

Etudes et Thèses

The graphic design features a series of overlapping, curved lines in various shades of red and pink, set against a white background. The lines originate from the top right and curve downwards and to the left, creating a sense of movement and depth. The top portion of the design is a solid dark red, which transitions into the layered lines.

RELATIONS ÉVOLUTIVES CHEZ LE GENRE *ORYZA* ET PROCESSUS DE DOMESTICATION DES RIZ

Gérard SECOND

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Gérard SECOND

**RELATIONS ÉVOLUTIVES CHEZ LE GENRE *ORYZA*
ET PROCESSUS DE DOMESTICATION DES RIZ.**

Éditions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ETUDES** et **THESES**

PARIS 1985

Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse
de doctorat d'État es - Sciences Naturelles, présentée le 22 novembre 1984
à l'Université de Paris - Sud, Centre d'Orsay sous le numéro 2948

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part,
« que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées
« à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but
« d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le
« consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayant cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une
« contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal».

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Justification de cette recherche, sa position dans le contexte scientifique	5
-----------------------------------------------------------------------------------	---

PRELIMINAIRE.

Présentation du matériel et état actuel des connaissances	13
-----------------------------------------------------------------	----

I - La systématique sur herbier	15
A) La tribu des Oryzées	15
B) Le genre <i>Oryza</i>	18
II - La taxinomie expérimentale et les observations écologiques	21
A) Définition des génomes sur la base des appariements de chromosomes et barrières reproductives rencontrées	23
B) Types biologiques et écologiques	27
C) Origine des riz cultivés	29
D) Le polymorphisme enzymatique	32
Photographies de plaques d'électrophorèse	33

PREMIERE PARTIE.

L'analyse du polymorphisme enzymatique	37
----------------------------------------------	----

I - La structure génétique des formes sauvages et adventices du groupe <i>Sativa</i>	41
A) Structure d'ensemble du groupe	41
B) Variabilité intra-population	53
C) Conclusion : classification révisée du groupe <i>Sativa</i>	57

II - Le polymorphisme comparé d'<i>O. breviligulata</i> et d'<i>O. glaberrima</i>	65
A) Diversité totale	65
B) Analyse de la variabilité cachée	67
C) Diversité régionale et écotypique	69
D) Origine d' <i>O. breviligulata</i> adventice	74

III - La structure génétique de l'espèce <i>O. sativa</i> comparée à celle d'<i>O. glaberrima</i>	79
A) La diversité génique et la structure génétique	79
B) La relation entre la stérilité pollinique des hybrides F1 chez <i>O. sativa</i> et la différenciation <i>indica-japonica</i>	83
C) Conclusion et interprétation de la structure génétique d' <i>O. sativa</i>	85

IV - Analyse de la diversité isozymique du groupe <i>Latifolia</i>	91
---------------------------------------------------------------------------------	-----------

V - Comparaison de la structure et de la diversité des groupes d'espèces <i>Sativa</i> et <i>Latifolia</i>	97
A) Présentation des résultats	97
B) Conclusions	100

DEUXIEME PARTIE.	
Interprétation des relations évolutives chez le genre <i>Oryza</i>	105
I - Cadre général de l'interprétation	107
A) La systématique phylogénétique	107
B) Les théories sélectionnistes et neutralistes	108
C) Le concept d'horloge moléculaire	112
II - Le paléoenvironnement terrestre, particulièrement depuis le Miocène	115
A) La tectonique des plaques et les données paléontologiques	115
B) Les paléoclimats	120
III - La détermination des époques de divergence	123
IV - Un scénario plausible de l'évolution du genre <i>Oryza</i> et de la tribu des Oryzées	127
A) Les données fossiles	127
B) L'origine des genres <i>Leersia</i> et <i>Oryza</i>	129
C) L'origine de la structure génétique des groupes d'espèces <i>Sativa</i> et <i>Latifolia</i> du genre <i>Oryza</i>	134
V - La domestication des riz	137
CONCLUSIONS GENERALES.	151
I - L'apport de cette recherche pour l'étude de l'évolution des plantes	153
II - Les parallèles avec d'autres situations de domestication	156
III - La préservation des ressources génétiques des riz	161
IV - Les voies de création variétale qui découlent de l'organisation évolutive des <i>Oryza</i>	162
A) La voie des variétés hybrides et des variétés allogames ..	162
B) La voie des introgressions de gènes entre formes éloignées	163
C) Les potentialités de la tétraploïdisation dans le groupe <i>Sativa</i>	163
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.	167
Liste des prospections de riz effectuées par l'ORSTOM	179
English introduction and abstract	181
Remerciements	187

INTRODUCTION

Le riz est une des principales productions vivrières mondiales. C'est la première céréale pour les quantités destinées à la consommation humaine : elle représente la base de l'alimentation d'une grande part de la population des pays les moins industrialisés dans lesquels la nécessité d'augmenter la production se fait le plus cruellement sentir.

Le riz n'a pas toujours eu cette importance. Au Japon, par exemple, c'était encore il n'y a pas très longtemps une céréale de luxe que l'on mélangeait souvent au millet ou à l'orge pour la consommer. Dans les pays du Sud-Est Asiatique, les statistiques agricoles permettent de préciser l'expansion de sa production par un facteur de 5 à 7 depuis une centaine d'années. Elle est liée pour une bonne part à la mise en culture de nouveaux territoires tels que les vallées et deltas fluviaux.

Dans les pays africains, où cette céréale représentait traditionnellement la base de la nourriture seulement dans certaines régions, elle connaît un engouement actuel de grande ampleur de même qu'en Amérique Latine. La vulgarisation de nouvelles variétés améliorées et l'occupation des habitats des riz sauvages pour la riziculture conduisent à la disparition de la diversité des variétés traditionnelles aussi bien que des espèces sauvages.

La gestion et l'évaluation des ressources génétiques naturelles en voie de disparition, de même que la définition de nouvelles stratégies de création variétale, passent par l'analyse et la compréhension de la structure génétique des cultivars traditionnels et des parents sauvages, proches et plus éloignés. C'est dans cet esprit que l'ORSTOM en Côte d'Ivoire a débuté en 1974 un programme de recherche auquel je participe depuis ses débuts. Un triple but est assigné à ce programme :

- Prospector les cultivars et espèces sauvages d'*Oryza* et genres apparentés ;
- Evaluer la diversité génique, la structure génétique et les flux géniques sur la base du matériel collecté ;
- Proposer et étudier la faisabilité de nouvelles voies de création variétale sur la base des relations mises en évidence.

Alors que de Candolle (1883) semblait hésiter entre l'Inde et la Chine pour situer l'origine du riz cultivé, Portères (1950) reconnut à l'Afrique d'avoir domestiqué cette céréale indépendamment de l'Asie. La forme africaine (*O. glaberrima*) n'a cependant jamais eu une importance économique comparable à celle de son homologue asiatique (*O. sativa*), qui d'ailleurs tend à la supplanter.

L'Afrique présente donc pour notre étude le triple intérêt d'une situation unique où :

- Les deux espèces cultivées sont en présence, voire en compétition dans les mêmes champs ;
- Un niveau relativement peu avancé de la domestication de l'espèce africaine permet d'en reconnaître sans ambiguïté l'ancêtre direct ;
- Des situations relativement peu perturbées par l'homme existent encore dans lesquelles les espèces sauvages se trouvent à l'état naturel.

Il nous apparut donc que la situation que nous étudions en Afrique, non seulement devait être interprétée dans l'ensemble plus vaste du genre *Oryza* et des recherches effectuées sur d'autres continents, mais qu'elle pouvait aussi contribuer à comprendre la situation plus complexe en Asie. L'hypothèse de Portères semblait cependant être valablement mise en cause par une école indienne, en particulier par une publication de Nayar (1973) qui voyait une origine asiatique aux riz africains. A l'opposé, une thèse séduisante de Chang (1976 a et b) inspirée de Stebbins (1971) situait l'origine des *Oryza* dans le territoire du Gondwana et expliquait leur distribution et leur structure génétique par sa fragmentation. Le même auteur semblait avoir obtenu un large consensus sur l'état actuel des connaissances concernant l'histoire et l'origine de la domestication des riz.

Un fait limitait cependant le progrès de l'analyse des relations évolutives des riz, c'est la rareté des marqueurs génétiques qui étaient accessibles.

L'analyse génomique de Kihara (voir Lilienfeld 1951 pour une synthèse), qui avait permis de faire de grands progrès dans la connaissance du processus de domestication des blés, ne permettait chez le riz que de réduire l'éventail des espèces ancestrales possibles mais ne renseignait en rien sur la domestication (Kihara 1975). En utilisant un grand nombre de marqueurs biochimiques à déterminisme génétique simple (isozymes, allozymes) sur une large collection de riz sauvages et cultivés comprenant pour la première fois certains échantillons chinois, notre étude était donc à même de projeter un éclairage nouveau sur le problème des relations évolutives du genre *Oryza* et du processus de la domestication des riz.

Cependant, l'interprétation de ce type de polymorphisme moléculaire est au coeur d'un débat qui marque l'étude des problèmes de l'évolution depuis les années 70.

Dans le cas du polymorphisme isozymique des riz, une interprétation sélectionniste de la variabilité observée était adoptée par Endo et al (1971) qui voyait dans la variabilité réduite des riz cultivés par rapport aux riz sauvages un phénomène de convergence sous la pression de la sélection humaine. Nous adoptons une position similaire (Second et al 1976) pour interpréter la ressemblance, au niveau isozymique, d'*O. sativa* et *O. glaberrima* domestiqués indépendamment. C'est l'observation du polymorphisme des phosphoglucose- isomérase (Second et Trouslot 1980), suivie par celle d'autres cas similaires avec, dans chaque espèce : 1) l'électromorphe le plus fréquent flanqué de part et d'autre sur les zymogrammes par des électromorphes moins fréquents et 2) une distribution des vitesses de migration des électromorphes en conformité avec le modèle des " sauts de charge " qui nous conduit à envisager l'interprétation neutraliste du polymorphisme observé. En effet, si les allozymes représentaient différents états adaptatifs de la protéine, il y aurait *a priori* peu de chance d'observer de tels " patrons de zymogrammes " dans la mesure où chaque isozyme ne serait pas issu directement de l'autre par des mutations uniques ou en petits nombres, mais représenterait des états de la molécule sélectionnés de longue date, les formes intermédiaires ayant été éliminées. D'autres observations sur lesquelles nous reviendrons nous ont confirmé dans cette voie.

Sans exclure que les locus d'isozymes soient associés sur les chromosomes à des polymorphismes sélectionnés et donc qu'ils puissent être indirect-

tement des marqueurs de l'environnement, la vue neutraliste du polymorphisme des "allozymes" nous autorisait à tenter une interprétation en fonction de l'histoire évolutive des groupes que nous étudions. C'est cette interprétation que nous nous sommes efforcés de tester. Elle s'est avérée beaucoup plus explicative et parcimonieuse que l'approche sélectionniste.

Notre recherche s'est déroulée d'abord en Côte d'Ivoire, puis au Japon et enfin en France. Elle a été menée de front avec des missions de prospection sur le terrain, particulièrement en Afrique, véritable "laboratoire" des phénomènes évolutifs et de domestication, mais aussi en Thaïlande et en Inde. Deux missions de quelques semaines en Chine nous ont également permis de nous renseigner sur la distribution des riz sauvages et les collections effectuées dans ce pays.

La conduite des prospections sur le terrain d'une part, les progrès concomittant de la mise au point de la technique d'électrophorèse et les affectations géographiques successives d'autre part ont souvent conduit à laisser inachever, pour une présentation irréprochable, un bon nombre des analyses effectuées, que ce soit sur la structure génétique des populations, le déterminisme génétique des marqueurs utilisés ou un programme d'hybridations interspécifiques. Ces analyses ont néanmoins fourni des informations pour orienter le programme global de recherche de l'ORSTOM sur la génétique des riz et permis d'entreprendre d'autres opérations sur des bases plus solides : certaines sont actuellement poursuivies. D'autres résultats ont été publiés ou sont en cours de publication, souvent en langue anglaise. Ils sont le résultat du travail d'une équipe dispersée dans le temps et l'espace. Le lecteur trouvera ici une présentation synthétique de ces résultats et de leur interprétation.

Après une présentation générale de la tribu des Oryzées, du genre *Oryza* et des riz cultivés, l'on exposera et discutera les données expérimentales concernant presque exclusivement l'analyse du polymorphisme enzymatique par électrophorèse en gel d'amidon. Puis, l'on présentera une interprétation des relations évolutives parmi le genre *Oryza*, y compris au niveau des formes cultivées. Celle-ci prend en compte, d'une part les apparentements ou dates de divergence déterminés sur la base des distances génétiques, d'autre part les données publiées sur les relations cytogénétiques ou de fertilité des hybrides et enfin la connaissance du paléoenvironnement terrestre depuis le milieu du Tertiaire.

Le modèle avancé pour l'évolution du genre *Oryza* et du processus de la domestication des riz est à considérer comme un schéma rassemblant un vaste ensemble de données et compatible autant que nous sachions avec l'ensemble des connaissances sur le riz. En ce sens, il repose sur des bases plus solides que ceux qui ont été publiés précédemment, mais ne représente qu'une étape et non un aboutissement dans le programme d'étude de la structure génétique des riz qui est en cours.

En conclusion, nous tenterons de dégager l'apport de cette recherche, non seulement pour la conservation des ressources génétiques et l'amélioration des riz, mais aussi pour l'étude de l'évolution chez les plantes et de la domestication des céréales.

Ce travail s'intègre dans le programme collectif plus vaste défini ci-dessus et conduit également par G. Bezancon, A. Ghesquière, A. de Kochko et J.L. Pham à la station de recherche de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire. Ce programme est conduit en collaboration avec l'IRAT/CIRAD (Institut de Recherche en Agronomie Tropicale), l'ADRAO (Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest), dont les recherches débouchent directement sur le travail de sélection et, enfin, avec le groupe de Phytochimie de l'Université de Lyon qui étudie le polymorphisme flavonoïque de l'ensemble du genre *Oryza*.



En haut : Rizières en "mouchoirs de poche" en conditions pluviales dans le Nord du Cameroun (Octobre 1977). Au premier plan, *O. glaberrima* est dominant, au deuxième plan, *O. sativa* est dominant mais les deux sont en mélange.

En bas : Récolte du riz panicule par panicule dans une région de riziculture traditionnelle : Basse Casamance au Sénégal (Octobre 1974). Se détachant à gauche sur l'arrière plan, une panicule d'*O. longistaminata* en adventice.

La proximité de différentes variétés ou espèces, cultivées et sauvages, occasionne des hybridations naturelles ; la méthode de récolte par panicule permet une sélection de hors types ou la purification d'un type variétal.

PRELIMINAIRE

PRESENTATION DU MATERIEL ET ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES

I) LA SYSTEMATIQUE SUR HERBIER.

A) La tribu des Oryzées.

La tribu des Oryzées comprend 7 à 16 genres selon la revue de Pyrah (1969). La classification en usage à l'herbier de Kew (Londres), proche de celle de Tateoka (1963) sera considérée. Elle retient les 12 genres dont la répartition et les zones climatiques acceptées sont indiquées dans le tableau I. La figure I indique leurs relations phénétiques telles qu'elles sont considérées par les Drs. Clayton et S.A. Renvoize à l'herbier de Kew (Communication personnelle 1984).

La tribu peut être divisée en deux sous tribus, Oryzinées et Zizaninées selon que les fleurs d'une même plante sont hermaphrodites ou unisexuelles. Les Zizaninées ne comprennent que le genre *Zizania* caractérisé par un nombre de base de chromosomes de 15 ou 17 alors que le nombre chromosomique de base des Oryzinées est de 12. Tous les genres de la tribu ont des chromosomes petits (Pyrah, 1969).

Tableau 1 - La tribu des Oryzées.

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>Zizaniopsis</i>	5	Amérique N. et S.		t + T
<i>Rynchoryza</i>	1	Amérique S.	C?	t
<i>Maltebrunia</i>	5	Afrique tropicale		T
<i>Prospytochloa</i>	1	Afrique du Sud		t
<i>Potamophila</i>	1	Australie		t + T

*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

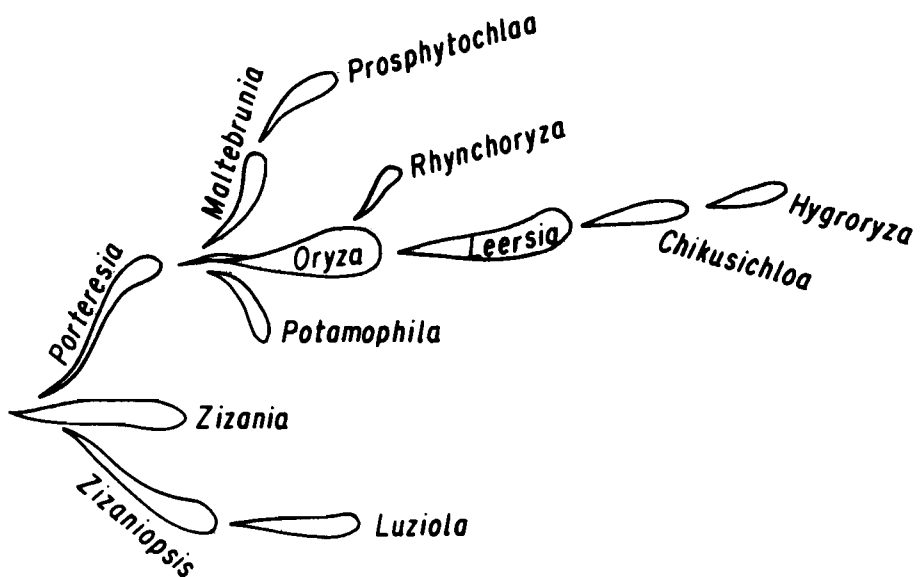


Fig. 1 - Relations phénétiques entre les genres composant la tribu des Oryzées, vues par W.D. Clayton (Communication personnelle).

Exceptés *Leersia*, *Oryza* et *Zizania*, les autres genres ont une distribution réduite à un seul continent. Seuls *Leersia* et *Oryza* ont une distribution pan tropicale. Ce sont les deux genres les plus importants de la tribu avec respectivement 17 ou 18 espèces. Ils sont par ailleurs taxinomiquement très voisins à tel point que les espèces *angustifolia*, *tisseranti* et *perrieri*, classées dans le genre *Oryza* par Tateoka (1963), ont été déplacées dans le genre *Leersia* (Launert 1965). Cette position a été confirmée pour *L. tisseranti* et *L. perrieri* sur la base de l'examen de l'épiderme au microscope électronique à balayage (Terrell et al. 1983) mais, dans la même étude, *O. angustifolia* (= *L. nematostachya*) apparaît différent de tous les *Leersia* et ses relations avec les deux genres restent à préciser. Pyrah (1969), avance que le nombre de base diploïde des chromosomes est 24 et non 12 chez *Leersia* mais notons qu'aucune espèce africaine n'a été étudiée.

La tribu des Oryzées est considérée comme primitive parmi la famille des Graminées sur la base des caractères des fleurs de nombre de ses espèces (6 étamines en particulier), des chromosomes petits mais nombreux et des considérations anatomiques des feuilles (Stebbins 1956, Tateoka 1957, Clayton 1975).

B) Le genre *Oryza*.

L'histoire de la classification des *Oryza* jusqu'à 1963 est résumée par Angladette (1965). Alors que la nomination de l'espèce *O. sativa* par Linné date de 1723, la première classification des *Oryza* fut publiée par H. Baillon dans son " Histoire des Plantes " (tome XII, 1894). Elle fut suivie de nombreuses autres qui ont consisté à rajouter de nouvelles espèces, à remanier la classification et à l'élaguer pour créer de nouveaux genres. On doit noter celle de Roschewicz (1931) qui représente la base des travaux ultérieurs sur la taxinomie expérimentale et les recherches d'études phylogénétiques. Roschewicz distingue dans le genre quatre sections sur la base de caractères morphologiques variés. Les plus caractéristiques sont les différences dans la structure de surface des glumelles qui ont été très bien visualisées par Kihara (1963). La section *Sativa* inclut, sans modification, les groupes *Sativa* et *Latifolia*, principalement considérés dans ce travail et qui

correspondent à la section *Eu-Oryza* de Baillon. Chevalier (1932) inclut *O. brachyantha* dans cette section mais les études sur l'anatomie de l'embryon (Tateoka 1964) aussi bien que nos données isozymiques semblent donner raison à Roschewicz qui l'en excluait.

Tateoka (1963) publia une clef de détermination des espèces d'*Oryza* revue sur la base des échantillons conservés dans les herbiers mondiaux. Sa classification comprend 22 espèces. Il en retira une pour créer un nouveau genre : *Porteresia coarctata* (Roxb) Tateoka (1965). Nous avons vu d'autre part que l'on peut suivre Launert (1965) pour en retirer les espèces africaines *angustifolia*, *perrieri* et *tisseranti* qui se classent dans le genre *Leersia* et non dans le genre *Oryza* sur la base de l'absence des glumes.

Le genre *Oryza* comprendrait donc 18 espèces (dont deux sont cultivées) dans l'acceptation de Tateoka (1963) élaguée des espèces les plus éloignées. Le même auteur (Tateoka 1962) reconnaît, sur la base de caractères étudiés principalement sur herbarium, l'existence de 5 complexes d'espèces et d'espèces isolées. La distinction des complexes *O. sativa* et *O. glaberrima*, incluant chacun l'une des deux espèces cultivées est surfaite sur la base des données biologiques et nous suivrons Chang (1976a) pour regrouper tous les riz cultivés et leurs proches parents dans le même groupe d'espèces *Sativa*. De même, la distinction de l'espèce *O. australiensis* du complexe *O. latifolia* ne correspond pas plus aux données expérimentales que nous présentons qu'à la proximité de leurs caractéristiques morphologiques, écologiques et génomiques (voir plus loin). Dans un esprit de clarification pour la suite de l'exposé, nous les rassemblons dans le groupe *Latifolia*.

Le genre *Oryza* apparaît ainsi composé de 4 groupes d'espèces : *Sativa*, *Latifolia*, *Meyeriana* et *Ridleyi* et de deux espèces isolées : *O. brachyantha* et *O. schlechteri*. Les groupes *Sativa* et *Latifolia* ont une distribution pantropicale alors que les deux autres groupes ou complexes sont limités au Sud-Est asiatique et à la Nouvelle Guinée. *O. brachyantha* est endémique en Afrique. L'espèce *O. schlechteri*, représentée seulement par un échantillon d'herbier originaire de Nouvelle Guinée est très mal connue. Ses épillets sont plus petits que ceux de toutes les autres espèces d'*Oryza* mais possèdent des glumes (observées sur l'échantillon conservé à l'herbier de Kew).

L'approche typologique à l'intérieur des groupes d'espèces n'est généralement pas satisfaisante et nous n'adopterons pas les nouveaux noms d'espèces

Tableau 2 - La section Eu-Oryza du genre Oryza

-----	-----
Selon Tateoka (1962)	Dans le présent texte
-----	-----
: Complexe <u>O. sativa</u>	: Groupe <u>Sativa</u>
: <u>O. sativa</u> L.	: <u>O. sativa</u>
: <u>O. rufipogon</u> Griff.	: <u>O. rufipogon</u>
: <u>O. barthii</u> A. Chev.	: <u>O. longistaminata</u>
:	: A. Chev. et Roehr.
:	: <u>O. glaberrima</u>
:	: <u>O. breviligulata</u>
: Complexe <u>O. glaberrima</u>	:
: <u>O. glaberrima</u> Steud	:
: <u>O. breviligulata</u> A. Chev. et Roehr.	:
:	:
: Complexe <u>O. latifolia</u>	: Groupe <u>Latifolia</u>
: <u>O. officinalis</u> Wall. ex Watt.	: <u>O. officinalis</u>
: <u>O. latifolia</u> Desv.	: <u>O. latifolia</u>
: <u>O. alta</u> Swallen	: <u>O. alta</u>
: <u>O. grandiglumis</u> (Doell) Prod.	: <u>O. grandiglumis</u>
: <u>O. punctata</u> Kotschy	: <u>O. punctata</u>
: <u>O. eichingeri</u> A. Peter	: <u>O. eichingeri</u>
: <u>O. minuta</u> J.S. Presl	: <u>O. minuta</u>
:	: <u>O. australiensis</u>
: Espèce isolée	:
: <u>O. australiensis</u> Dommin	:
:	:
-----	-----

récemment créés, (*O. nivara* Sharma et Shastry 1965, *O. meridionalis* Ng et al. 1981, en particulier dans le groupe *Sativa*). Nous reconnaissons cependant leur raison d'être conceptuelle dans la mesure où, comme nous le défendrons, elles ont pu correspondre à des espèces mieux définies dans un passé évolutivement récent (Néolithique ?).

Le tableau 2 résume la classification de la section *Eu-Oryza* par Tateoka (1963) et telle que nous l'acceptons. Une différence d'appellation spécifique apparaît pour les espèces *O. longistaminata* et *O. breviligulata*. Bien que le nom *O. barthii* semble être l'appellation valide pour *O. breviligulata* (Clayton 1968), il a été généralement utilisé pour *O. longistaminata*, suite à une confusion qui apparaît dans les écrits de Chevalier (1932). Nous adoptons donc la nomenclature non ambiguë de Portères (1956) pour ces deux espèces. La figure 2 est un dessin d'après Tateoka (1963), agrandi 5 fois, des épillets des principales espèces d'*Oryza* reconnues par cet auteur.

II) LA TAXINOMIE EXPERIMENTALE ET LES OBSERVATIONS ECOLOGIQUES.

Il serait vain de vouloir résumer en quelques lignes l'approche expérimentale de la taxinomie des riz. Morinaga (1964) fait remonter à Takahashi en 1878 la première hybridation artificielle du riz au Japon. Il semble bien que les travaux les plus importants sur la cytotauxinomie des riz aient été effectués dans ce pays. Un premier congrès sur la génétique et la cytogénétique des riz eut lieu à l'IRRI (International Rice Research Institute) aux Philippines en 1964. Les comptes rendus présentent l'état de la question à l'époque (IRRI 1964). Nayar (1973) consacre une revue extensive de la question en incluant des travaux plus récents. Une sélection des publications du Dr. H.J. Oka et de ses collaborateurs fut rassemblée en 1980 et présente les résultats les plus importants obtenus alors par cette équipe japonaise qui s'est attachée à l'étude expérimentale de l'origine des riz cultivés et de l'évolution des riz sauvages depuis la dernière guerre mondiale (Iyama et Morishima 1980). Le Dr. T. Katayama a par ailleurs conduit d'importantes investigations de cytogénétique qu'il faut signaler (Katayama 1982).

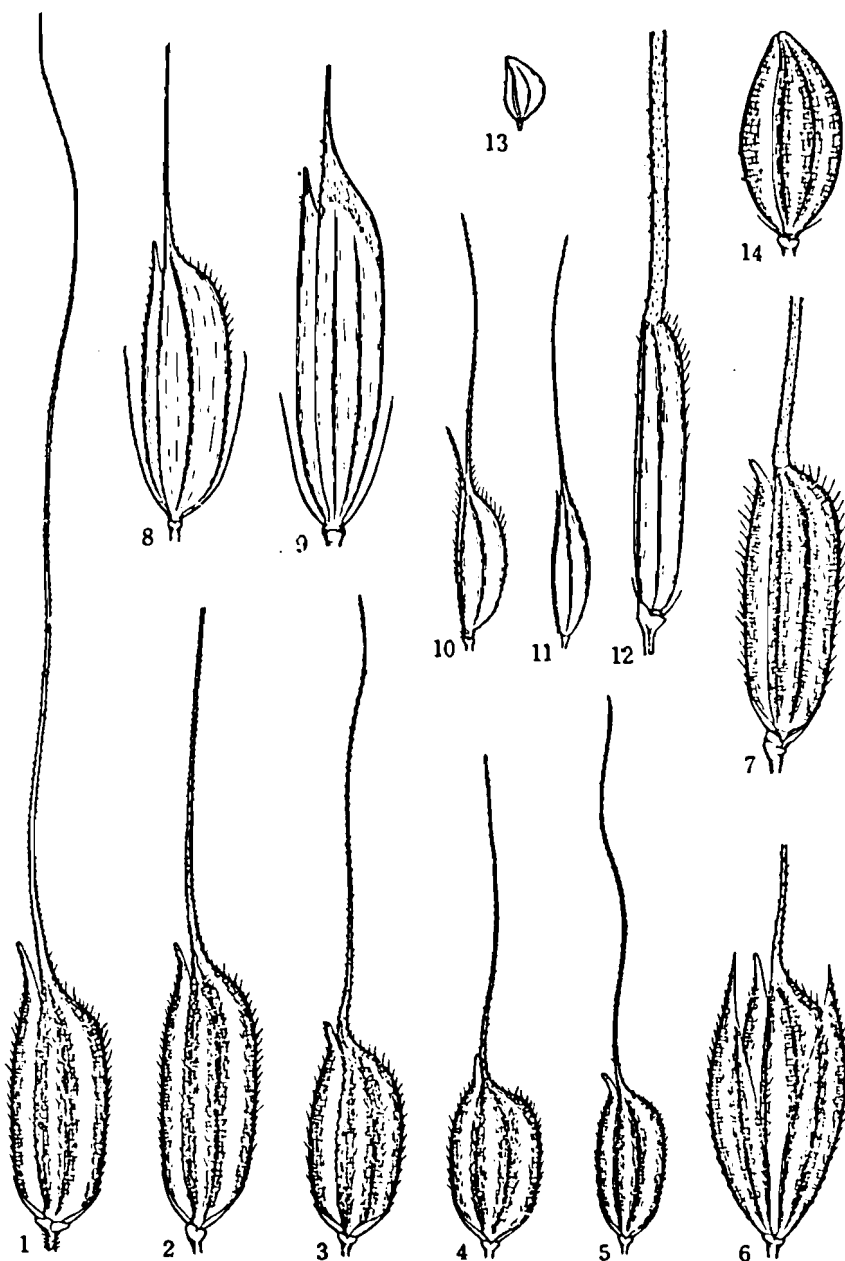


Fig. 2 - Epillets des espèces d'Oryza retenues et dessinés par Tateoka (1963)x5.

1- O. australiensis; 2- O. alta; 3- O. latifolia; 4- O. officinalis;
 5- O. minuta; 6- O. grandiglumis; 7- O. rufipogon; 8- O. ridleyi;
 9- O. coarctata; 10- O. perrieri; 11- O. tisseranti; 12- O. brachyantha;
 13- O. schlechteri; 14- O. meyeriana

L'état actuel des connaissances peut être présenté comme suit. Le tableau 3 résume brièvement la classification du genre *Oryza*, la répartition géographique des espèces, leur type biologique, système reproductif, nombre de chromosomes et types de génomes définis par l'observation des chromosomes à la méiose. Nous avons inclus les espèces voisines *Rynchoryza subulata* Bail. (= *Oryza subulata* Nees) et *Porteresia coarctata* Tateoka (= *Oryza coarctata* Roxb). Elles se trouvent en collection vivante et il y aurait intérêt à les considérer dans les études à base moléculaire du genre *Oryza*, leur position taxinomique n'étant somme toute pas très assurée. La figure 3 est une photo des épillets des principales formes, sous-espèces et espèces retenues dans le tableau 3, excepté *O. schlechteri*.

A) Définition des génomes sur la base des appariements de chromosomes et barrières reproductives rencontrées.

Des progrès notables ont été atteints principalement dans la section *Sativa* de Roschewicz (= *Eu-Oryza*) définie dans le tableau 2. Des croisements intersections ont cependant été obtenus rarement (Katayama et al. 1981). Un seul génome (A) est reconnu dans le groupe *Sativa* qui rassemble les riz cultivés et leurs ancêtres ou collatéraux les plus directs, tous diploïdes. Par contre, 4 génomes sont distingués dans le groupe *Latifolia* (B, C, D et E, IRRI 1964) avec des espèces diploïdes (BB, CC et EE) et tétraploïdes (BBCC et CCDD). Le génome D n'est pas connu sous la forme diploïde. Notons que les formes d'*O. officinalis* de Chine ne semblent pas avoir été testées pour ce point.

Une parenté des génomes E et D a été rapportée (Katayama 1982) et confirme les observations morphologiques et écologiques (Oka 1978) pour le regroupement d'*O. australiensis* avec le groupe *Latifolia* que nous proposons d'après les données isozymiques.

Une grande variété des formes de stérilité se rencontre dans les produits des croisements entre espèces, sous-espèces et formes d'un même groupe d'espèces ou d'un même groupe génomique. La stérilité gamétique, particulièrement pollinique, est la plus fréquente mais on rencontre aussi la

Tableau 3.

Les espèces du genre *Oryza*: répartition géographique, types biologiques, systèmes de reproduction, nombres chromosomiques et groupes génomiques

	Répartition	types :biol.*:	systèmes de :reproduction:	2 n	G
GRUPE SATIVA					
Espèces cultivées					
<i>O. sativa</i> (deux sous espèces, indica et japonica)	Origine asiatique	I	U (parfois I)	24	AA
<i>O. glaberrima</i>	Origine africaine	A	U	24	AA
Espèces sauvages					
<i>O. rufipogon</i> (espèce complexe)	Asie, Australasie, Amérique	A-I-P	U-I-L+V	24	AA
<i>O. longistaminata</i>	Afrique	P	L + V	24	AA
<i>O. breviligulata</i>	Afrique	A	U	24	AA
GRUPE LATIFOLIA					
<i>O. officinalis</i> (espèce complexe)	Asie du Sud et du Sud-Est, Chine du Sud, Nouvelle Guinée	P	U + V	24	CC+DD?
<i>O. latifolia</i> } <i>O. alta</i> } <i>O. grandiglumis</i> }	Espèces complexes Amérique du Centre et du Sud	P	U + V	48	CCDD
<i>O. eichingeri</i> (espèce complexe)	Afrique (+ Sri-Lanka?)	P	U	24	CC
<i>O. punctata</i> diploïde	Afrique	A	U	24	BB
<i>O. punctata</i> tétraploïde**	Afrique	P	U	48	BBCC
<i>O. minuta</i>	Asie du Sud-Est	P	U	48	BBCC
<i>O. australiensis</i>	Australie du Nord	P	U + V	24	EE
COMPLEXE RIDLEYI					
<i>O. ridleyi</i>	Asie du Sud-Est,	P	U ou I?	48	--
<i>O. longiglumis</i>	Nouvelle Guinée	P	U ou I?	48	--
COMPLEXE MEYERIANA					
<i>O. meyeriana</i> (espèce complexe)	Asie du Sud-Est, Chine du Sud	P	U	24	--
ESPECES ISOLEES					
<i>O. brachyantha</i>	Afrique	A	U	24	FF
<i>O. schelchteri</i>	Nouvelle Guinée	-	---	--	--
GENRES ISOLEES					
<i>Rynchoryza subulata</i>	Amérique du Sud tempérée	P	U ou I?	24	--
<i>Porteresia coarctata</i>	Sous continent Indien	P	U ou I?	48	--

* Type biologique : A, Annuel. P, pérenne. I, Intermédiaire.
Systèmes de reproduction : U, autogame largement prédominant.
L, allogame largement prédominant.
I, Intermédiaire
V, végétatif.

2n : nombre diploïde de chromosomes

G : symboles des génomes

** Une forme tétraploïde proche d'*O. punctata* se rencontre en Inde et en Asie du Sud-Est. Son appellation *O. malampuzhaensis* n'a pas été retenue par Tateoka (1963).

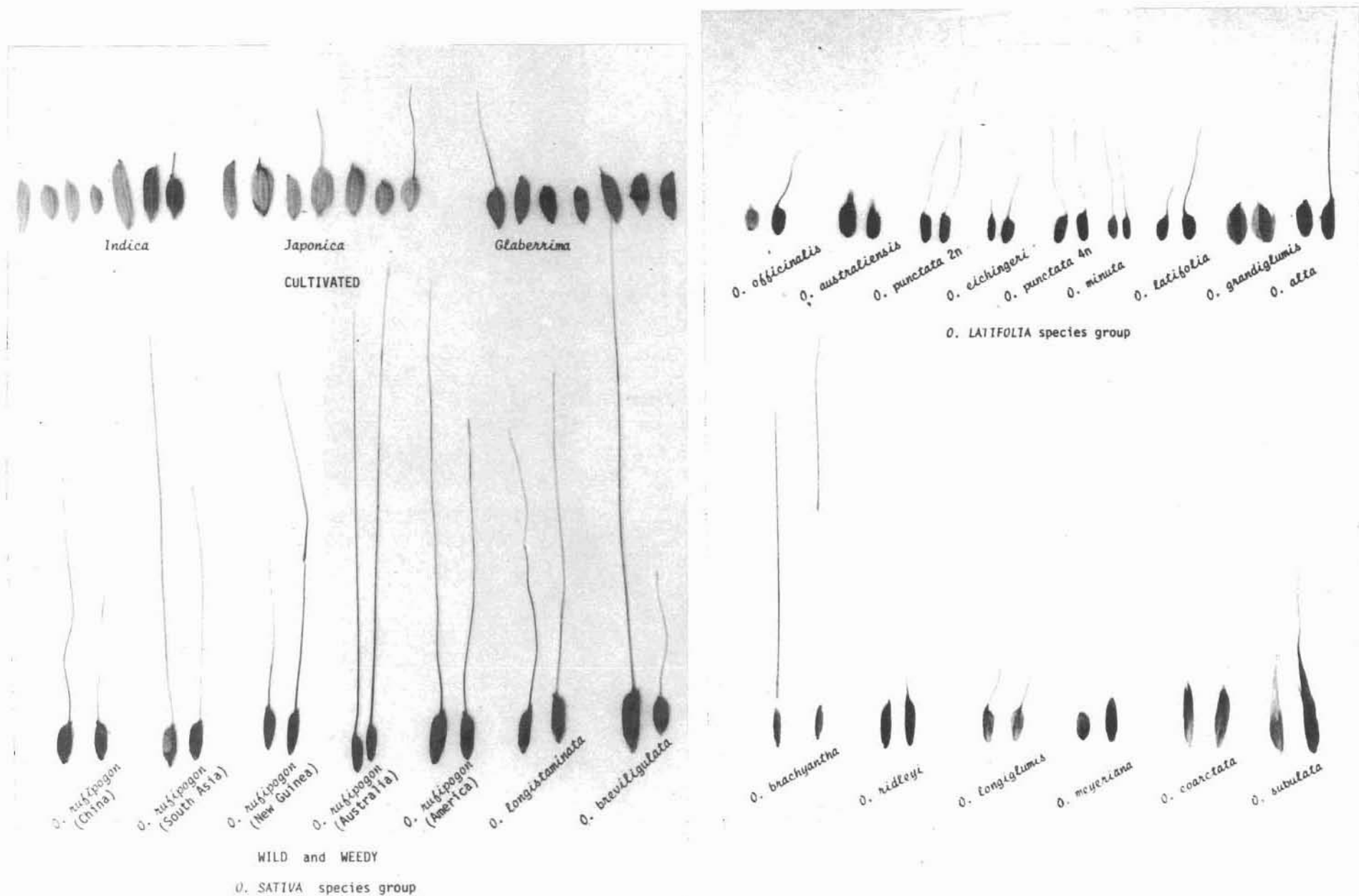


Fig. 3. Photographie, grandeur nature, d'épillets des espèces d'*Oryza* retenues dans le texte et des deux espèces voisines *Porteresia* ou *Oryza coarctata* et *Rhynchoryza* ou *Oryza subulata*.



En haut : Cueillette au panier d'O. breviligulata.
 En bas à gauche : Panicules d'O. breviligulata nouées pour éviter l'égrenage spontané et permettre une cueillette ultérieure.
 En bas à droite : Perturbation d'une population d'O. breviligulata par les troupeaux. (Tchad, Octobre 1977).

faiblesse des générations F1 ou F2, la dégénérescence de l'embryon ou de l'albumen etc... Ces barrières reproductives ont été particulièrement étudiées dans le groupe *Sativa* (Chu, Morishima et Oka, 1969) mais la stérilité gamétique a été également souvent observée dans les croisements intra-spécifiques parmi le groupe *Latifolia* (Kihara 1963, Hu et Chang 1967, et autres).

B) Types biologiques et écologiques.

Des types biologiques annuels ou pérennes sont reconnus dans le groupe *Sativa*. Un continuum existe entre des formes ou espèces typiquement annuelles (qui meurent après maturité même si, en environnement artificiel, les conditions restent favorables à la croissance) ou pérennes (qui subsistent végétativement en état de dormance pendant la saison sèche mais ont une végétation continue lorsque les conditions sont favorables) et des formes intermédiaires (pour les différents caractères qui distinguent les deux types extrêmes). Ce continuum représente la plus forte association de caractères reconnaissable au niveau morphologique et adaptatif dans le groupe *Sativa*, (Morishima, Oka et Chang 1961). Les types pérennes tendent vers l'allogamie associée à un effort reproductif sexué moindre mais à une possibilité de reproduction végétative alors que les types annuels présentent les tendances opposées en fonction de leur adaptation à des habitats différents. L'habitat du groupe *Sativa* se trouve dans les zones inondées (même très localement) des savanes tropicales, allant jusqu'aux savanes incluses en forêt équatoriale. Le type annuel (*O. breviligulata*, type annuel d'*O. rufipogon* en Asie et en Australie) se rencontre exclusivement dans les mares temporaires de saison des pluies en zones de longue saison sèche. Le type pérenne (*O. longistaminata*, type pérenne d'*O. rufipogon* en Asie et en Amérique) se rencontre typiquement en grandes populations jusqu'à plusieurs km² dans les plaines inondées par la crue des fleuves, deltas ou lacs. Il peut subsister végétativement à une longue saison sèche et se trouve également parfois dans les mêmes petites mares que le type annuel. On remarque alors une tendance à la ségrégation d'habitats entre les deux types. Le type intermédiaire annuel-pérenne se rencontre en Asie, dans des zones perturbées par l'homme, et en Amérique, c'est-à-dire dans ce que l'on peut penser être (comme nous le

verrons pour l'Amérique) des niches écologiques nouvellement ouvertes à l'espèce. Toutes les espèces du groupe *Sativa* sont héliophiles et ne se présentent qu'en population.

Au contraire, les espèces du groupe *Latifolia* sont adaptées à la mi-ombre et se rencontrent soit en zones inondées, soit sur sol végétal humide en forêt, en petits groupes ou petites populations. Elles sont généralement pérennes. L'espèce africaine *O. punctata* diploïde est néanmoins annuelle et se rencontre parfois en mélange avec *O. breviligulata* dans les mares temporaires. L'espèce *O. australiensis* est considérée comme pérenne par Oka (1978). Si l'échantillon de cette espèce, W8 (NIG) anciennement conservé en collection, se maintient effectivement de manière pérenne, les échantillons rapportés par cet auteur de sa prospection en Australie (Oka 1978) se comportent en collection plutôt comme des annuels (observation confirmée par Hiroko Morishima, communication personnelle). En accord avec leur existence en petites populations, souvent en forêt, toutes les espèces du groupe *Latifolia* sont autogames.

Les espèces sauvages du groupe *Sativa* se rencontrent toutes en adventices dans les rizières. On peut d'ailleurs considérer le groupe comme étant en voie de disparition en Asie, en dehors des zones fortement perturbées par l'homme. Certaines espèces du groupe *Latifolia* se rencontrent également en adventices, comme *O. punctata* (diploïde) dans les rizières d'Afrique australe et *O. officinalis* en Asie mais ces cas sont relativement rares.

C) Origine des riz cultivés.

Seul le groupe *Sativa* est actuellement considéré à l'origine de la domestication des riz. La forme asiatique d'*O. rufipogon* serait l'ancêtre direct d'*O. sativa* alors qu'*O. breviligulata* serait celui d'*O. glaberrima*. Différentes hypothèses phylogénétiques ont cependant été proposées dont les principales sont rappelées dans la figure 4.

Une partition en deux groupes principaux, *indica* et *japonica*, du riz cultivé *O. sativa* est scientifiquement reconnue depuis les travaux de Kato

Tableau 4. La différenciation des types indica et japonica d'O. sativa.

Caractères	Références originales ou synthèses
- Biochimiques	
. Réaction au phénol des glumelles	Oka 1958
. Proportion d'amylose dans les grains	Oka 1983, IRRI, 1974.
. Isozymes	Endo et Morishima 1983 Nakagahra 1978 Second 1982 Glaszmann 1982
- Génétiques	
. Stérilité des hybrides F1	Oka 1958 Second 1982
. Mauvaise aptitude à la recombinaison génétiq	Oka 1983 Nombreuses observations de sélectionneurs
- Sérologiques	Kato 1930
- Cytogénétiques	
. Nombre de nucléoles	Oka et Kao 1955
. Différenciation chromosomique	Shastry 1964
- Morphophysiol	
. Dormance et longévité des graines	Oka et Tsai 1955
. Nombreux caractères	Portères 1956 Matsuo 1952 Oka 1958 Chang et Bardenas 1965 Jacquot et Arnaud 1979 Morishima et Oka 1981
- Pathologiques	
. Sensibilité différencielle aux différentes races de <u>Pyricularia oryzae</u>	Morishima 1969b
- Distribution géographique	Oka 1983

(1930) et a fait l'objet de nombreuses observations (voir le tableau 4 pour les différents caractères qui distinguent les types *indica* et *japonica*). Des intermédiaires existent et, selon les critères utilisés, les classifications peuvent être sensiblement modifiées. Une classification en usage à l'IRRI et rendue actuellement très populaire (Chang et Bardenas 1965), retient sur une base morphologique trois types principaux de variétés : Indica, Javanica et Japonica. Cependant, au niveau isozymique, seules les sous espèces de Kato sont retrouvées (Second 1982). Le type Javanica devrait plutôt être considéré comme une forme de la sous espèce *japonica*. De nombreux autres groupes variétaux ou écotypes peuvent être reconnus sur la base de telle ou telle autre caractéristique.

Pour Oka (1958, 1977), l'origine de la sous-spéciation *indica-japonica* d'*O. sativa* serait dans la sélection disruptive occasionnée par l'homme. Ce processus serait répétable dans le temps et l'espace, cet auteur (Oka 1982) voyant une potentialité dans la forme asiatique d'*O. rufipogon* à se différencier en types *indica* et *japonica* cultivés.

Pour Harlan (1975b) et Chang (1976 a et b, 1984), au contraire, l'origine d'*O. sativa* se trouverait dans la zone géographique de sa variabilité actuelle maximale correspondant aux contreforts de l'Himalaya en Inde, Burma et Chine. Le type tropical (" Indica ") serait à l'origine du type tempéré (" Japonica ", Chang 1981).

Une différenciation du genre *Oryza* durant la période Crétacé est considérée comme probable par Stebbins (1971). Cette hypothèse est reprise par Chang (1976a et b, 1984) qui considère que l'origine du genre se trouve dans le super-continent du Gondwana, avant la dérive de ses fragments ; les espèces actuelles auraient été largement différenciées avant le Crétacé, soit il y a environ 130 millions d'années.

Nous verrons que ces hypothèses n'apparaissent pas réalistes.

D) Le polymorphisme isozymique.

L'étude de la variabilité des isozymes, introduite en biologie des populations il y a une vingtaine d'années, a été rapidement adoptée au Japon pour l'étude des riz sauvages et cultivés. Elle était cependant limitée à trois familles enzymatiques, les estérases, peroxydases et phosphatases acides (voir Endo 1983 pour une revue). L'approche isozymique a cependant, dès les débuts, révélé une variabilité très importante, y compris parmi les riz cultivés, recoupant assez bien les autres données de la taxinomie expérimentale et mettant en évidence des phénomènes d'introgression entre formes ou espèces. Nous l'avons étendue à 13 familles enzymatiques (Second et Trouslot, 1980a et édition complétée en préparation) en conservant une technique d'électrophorèse sur gel d'amidon. Ce sera la base essentielle des résultats expérimentaux que nous allons présenter dans le prochain chapitre.

Quelques photographies de plaques d'électrophorèse après révélation de différents enzymes permettent d'illustrer la technique utilisée.

Photographies de plaques d'électrophorèse après révélation de différents enzymes.

Les individus analysés appartiennent au groupe d'espèces Sativa sauf si indiqué autrement. Ils sont placés côte à côte sur la même plaque. La migration a lieu dans le sens vertical (Second et Trouslot 1980a).

Première planche :

=====

- 1: Glutamate deshydrogénase;
- 2: Malate deshydrogénase (groupes Sativa et Latifolia);
- 3: Estérase;
- 4: Phosphoglucose isomérase;
- 5: Leucine aminopeptidase (2 plaques);
- 6: 6-Phosphogluconate deshydrogénase (2 plaques);
- 7: Isocitrate deshydrogénase.

Deuxième planche :

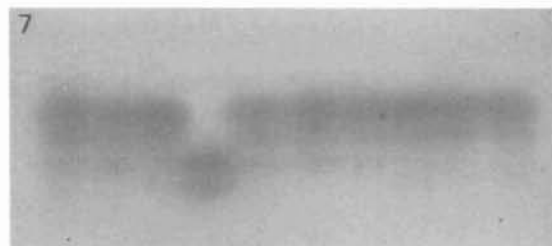
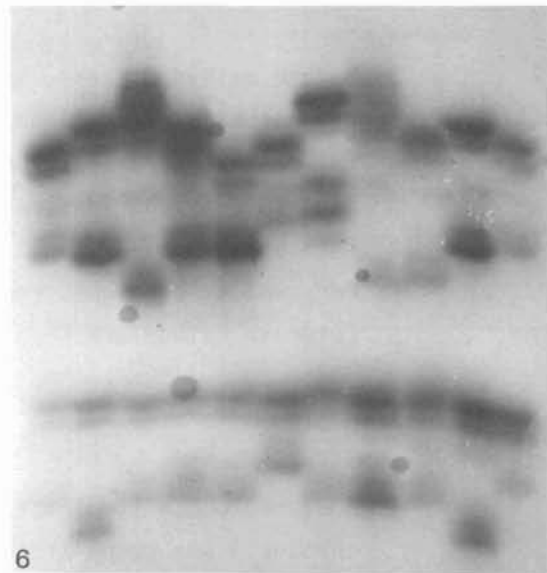
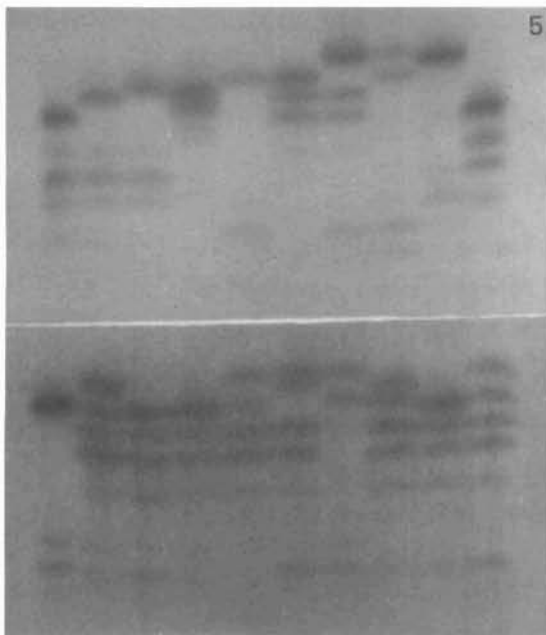
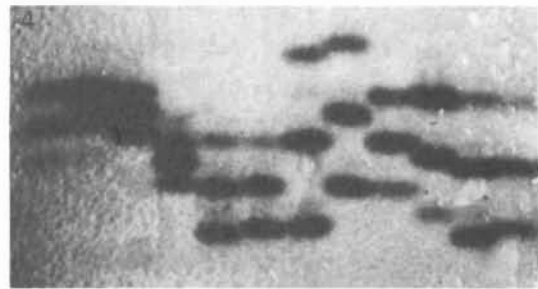
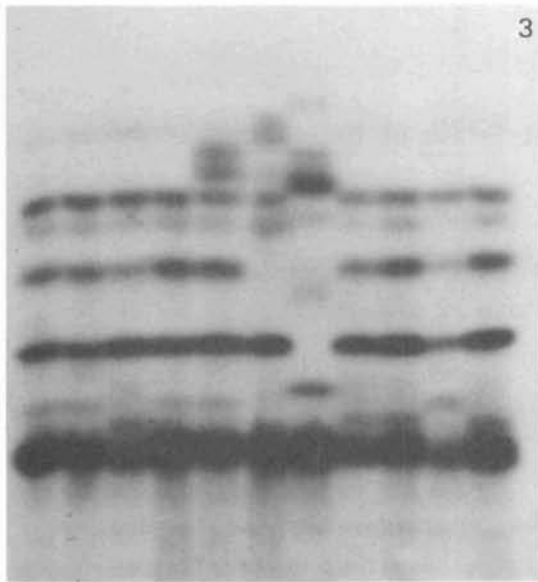
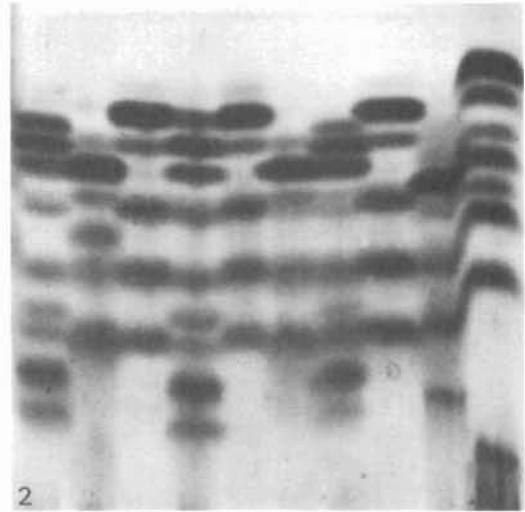
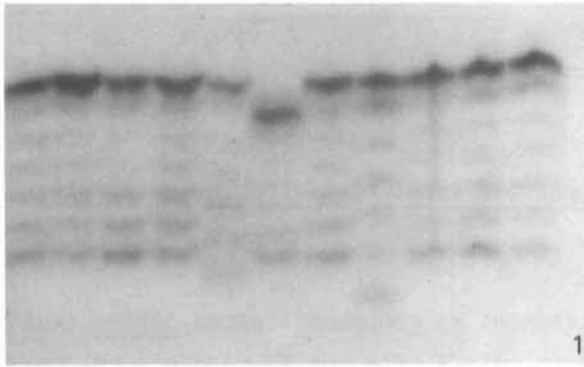
=====

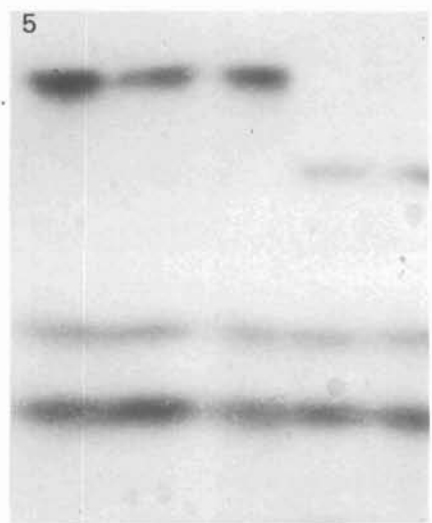
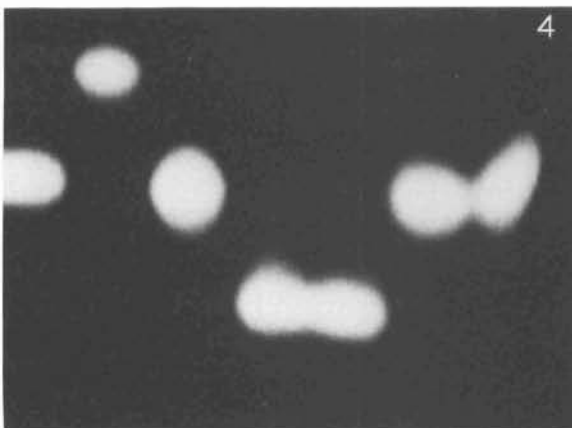
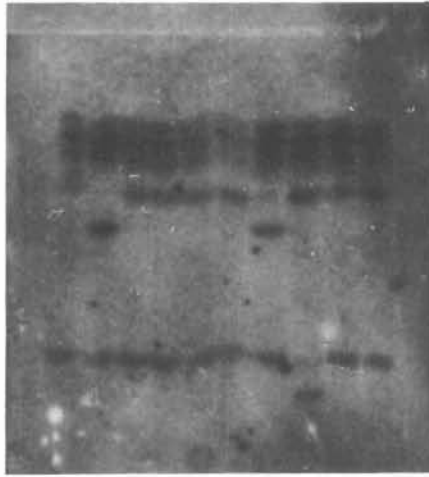
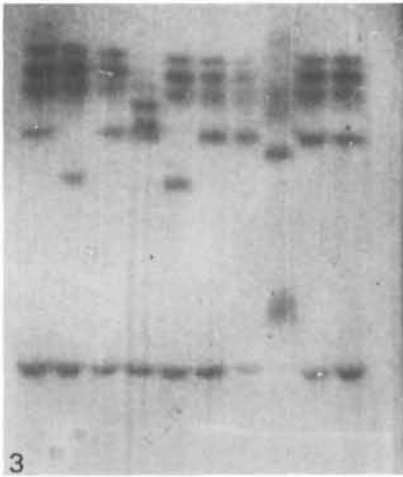
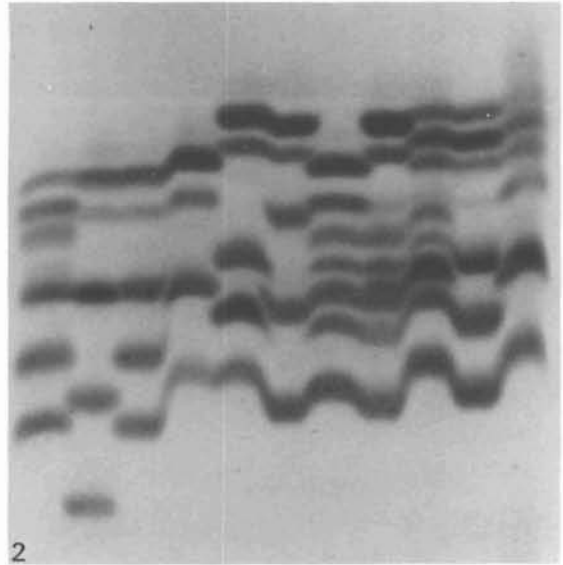
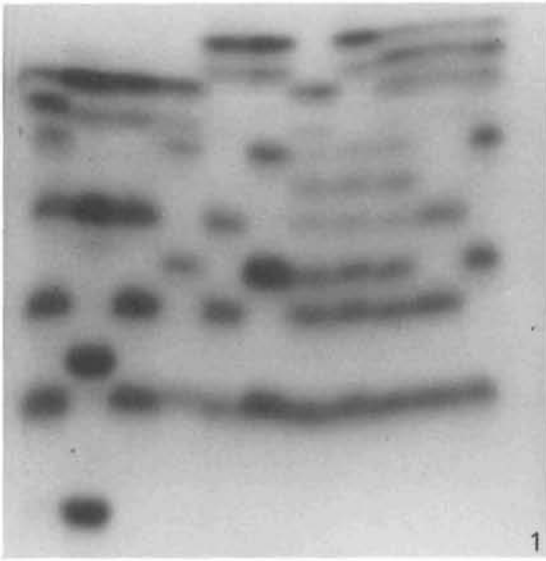
- 1 et 2: Malate deshydrogénase, les mêmes individus sont sur les deux plaques mais avec (1) des extraits de gaines de feuilles et (2) des extraits de limbes;
- 3: Aspartate aminotransféraser (2 plaques);
- 4: Catalase;
- 5: Peroxydases anodiques rapides;
- 6: Estérase cathodique.

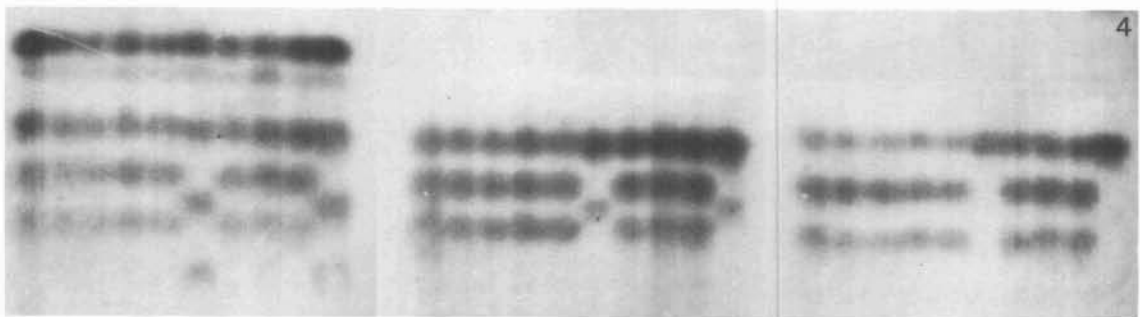
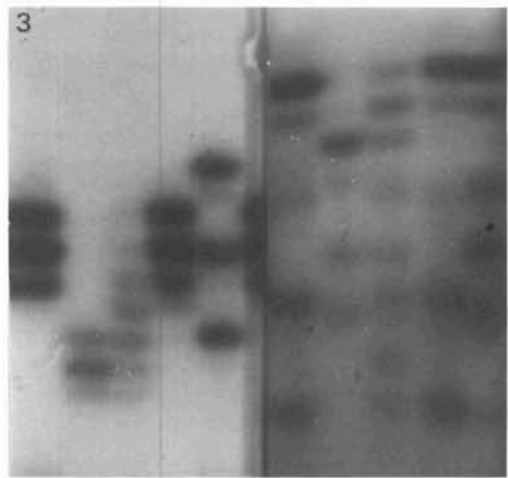
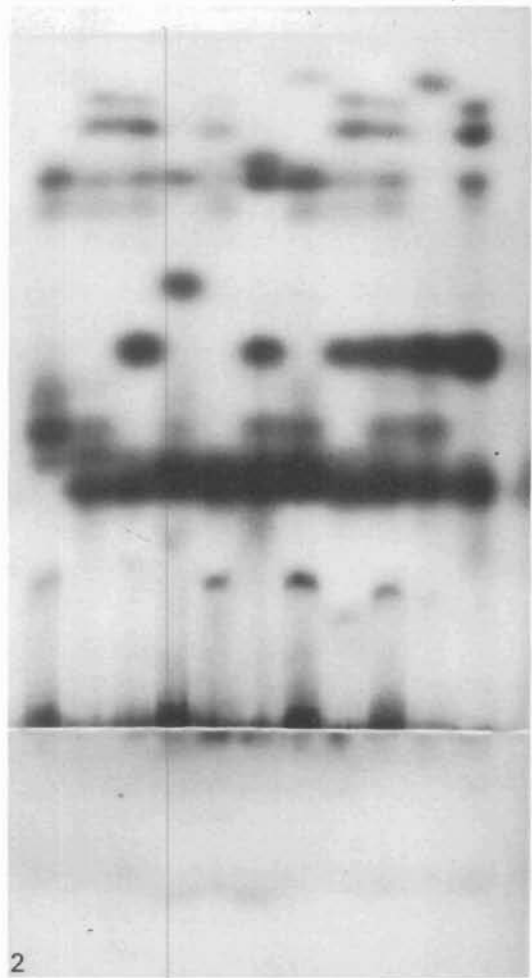
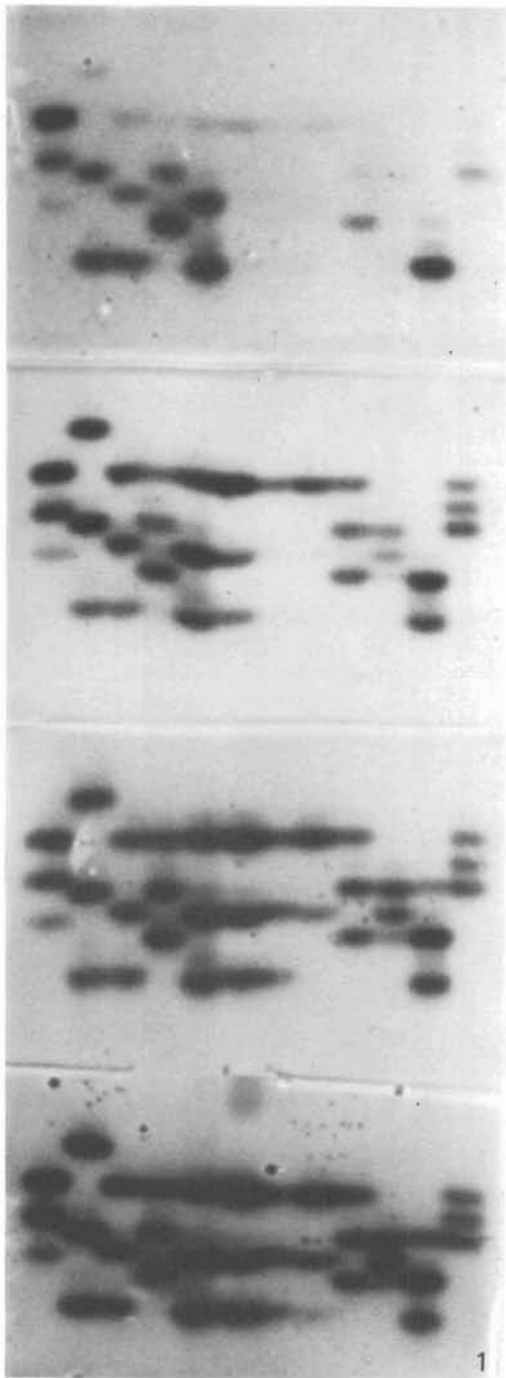
Troisième planche :

=====

- 1: Phosphoglucose isomérase, 4 plaques identiques ont été traitées chacune à une température différente avant révélation : 50, 53, 56 et 59°C pendant 20 mn;
- 2: Estérase;
- 3: à gauche, Phosphoglucose isomérase et, à droite, Malate deshydrogénase (groupes Sativa et Latifolia);
- 4: Malate deshydrogénase, 3 plaques identiques traitées à 56, 59 et 62°C pendant 20 mn







PREMIERE PARTIE

L'ANALYSE DU POLYMORPHISME ENZYMATIQUE

Le polymorphisme enzymatique est un marqueur de la structure génétique et des flux géniques qu'il permet d'étudier à différents niveaux :

- individu : hétérozygotie vraie ou fixée (duplication segmentaire ou totale : amphiploïde),
- population qui, dans notre pratique, correspond à un échantillon prélevé dans une seule " population " naturelle ou un seul champ cultivé,
- espèce, dans son aire de répartition,
- groupe d'espèces.

Les similitudes sont aussi importantes que les dissemblances. Nous nous intéressons donc à tous les isozymes que nous sommes capables de révéler, sans autre *a priori*. La limite de la méthode est atteinte quand, dans une comparaison, tous, ou presque tous, les isozymes sont différents. En fait tous les locus d'isozymes n'évoluent pas à la même vitesse au cours de la divergence des populations. Alors que dans une comparaison entre individus à base génétique étroite, tous les locus peuvent être considérés, lorsque l'on compare des espèces éloignées, seuls les locus les plus conservateurs peuvent l'être. De même, plus le matériel étudié est diversifié, plus les problèmes techniques se compliquent à tous les niveaux, réduisant encore le nombre de locus d'isozymes accessibles pour une comparaison rigoureuse.

Appliquant une technique d'électrophorèse sur gel d'amidon, nous avons révélé 13 familles enzymatiques sur les riz cultivés et leurs proches parents sauvages (Second et Trouslot, 1980a). La comparaison des zymogrammes observés chez *O. longistaminata* (allogame) et les diverses espèces autogames nous permettait d'évaluer à 40 le nombre minimum de locus impliqués dans le codage génétique des zymogrammes observés et de leur variation. Des analyses mendéliennes pour certains de ces locus et de leurs électromorphes (allèle distingué en électrophorèse) ont été effectuées (Second 1982, Glaszmann 1982). D'autres sont en cours (Ghesquière 1981, Pham 1984, Lacroix 1984). Elles confirment généralement la définition de ces locus. La nomenclature utilisée ici correspond à celle définie dans Second et Trouslot (1980a).

Compte tenu des collections disponibles, notre approche a été souvent limitée à l'examen d'un seul individu représentatif par échantillon de collection (un minimum de trois plantes par échantillon étaient cultivées et observées : on s'assurait ainsi de la représentativité de la plante analysée). Le matériel collecté en Afrique (voir liste des prospections effectuées par l'ORSTOM, l'IRAT et l'IDESSA en annexe) nous aurait permis une analyse beaucoup plus structurée au niveau de chaque population. Nous l'avons effectuée dans certains cas. Cependant, une approche globale est, nous semble-t-il, un préliminaire indispensable à une étude fine des prospections effectuées et à venir.

Le traitement statistique des données, qui se résument pour la plupart à des fréquences géniques, sera généralement limité ici aux indices de diversité génique (H) et de la distance génétique standard (D) de Nei (1975). Leur interprétation biologique est simple. Il s'agit respectivement de l'"hétérozygotie" calculée et d'une estimation du nombre moyen de différences détectables par locus entre deux populations ou deux individus. Pour une représentation visuelle des distances sur un plan, "The principal coordinate analysis" de Gower (dans Pielou, 1969, p. 257-262) ou la méthode du positionnement multidimensionnel (Escoufier 1975) ont été utilisées (selon le programme d'ordinateur disponible du moment). Les deux méthodes sont équivalentes, au critère de "qualité d'image" près. Les représentations se lisent comme celles d'une analyse en composantes principales. La validité de la représentation peut être contrôlée à partir des distances réelles dont nous donnons la distribution (minimum, médiane, maximum) dans les comparaisons

individu à individu, inter et intra groupes définis à la suite de l'analyse multivariée précédente.

Les données présentées ici ont pour la plupart déjà été publiées (Second 1982 ; 1983 ; 1984a, b et c). Nous ne reviendrons donc pas sur leur présentation détaillée mais chercherons à en faire ressortir les faits essentiels nécessaires à une interprétation globale. Les données concernant la structure géographique d'*O. breviligulata* et d'*O. glaberrima* sont cependant originales, de même que de nouveaux arguments concernant l'origine de la structure génétique d'*O. sativa*.

I) LA STRUCTURE GENETIQUE DES FORMES SAUVAGES ET ADVENTICES DU GROUPE SATIVA.

A) Structure d'ensemble du groupe.

Une collection des formes sauvages et adventices du groupe d'espèces *Sativa* la plus large possible a été examinée en rassemblant :

- La collection de l'Institut National de Génétique (NIG) au Japon ;
- Les échantillons d'*O. rufipogon* du Centre de Conservation des Ressources Phytogénétiques à Tsukuba (Japon) provenant de deux prospections en Inde et en Thaïlande indépendantes de celles du NIG (Akihama et Toshimitsu 1972, Akihama et Watabe 1970) ;
- Les échantillons disponibles à l'IRRI ne provenant pas des autres collections étudiées ;
- La collection de l'ORSTOM.

Compte tenu du grand nombre d'échantillons disponibles, 181 plantes (voir la carte de la figure 5 pour leur distribution dans l'Ancien Monde) ont été sélectionnées de la manière suivante :

- *O. breviligulata* et *O. longistaminata* (qui ont été étudiées par ailleurs pour leur diversité totale) furent représentées par 20 plantes prélevées dans

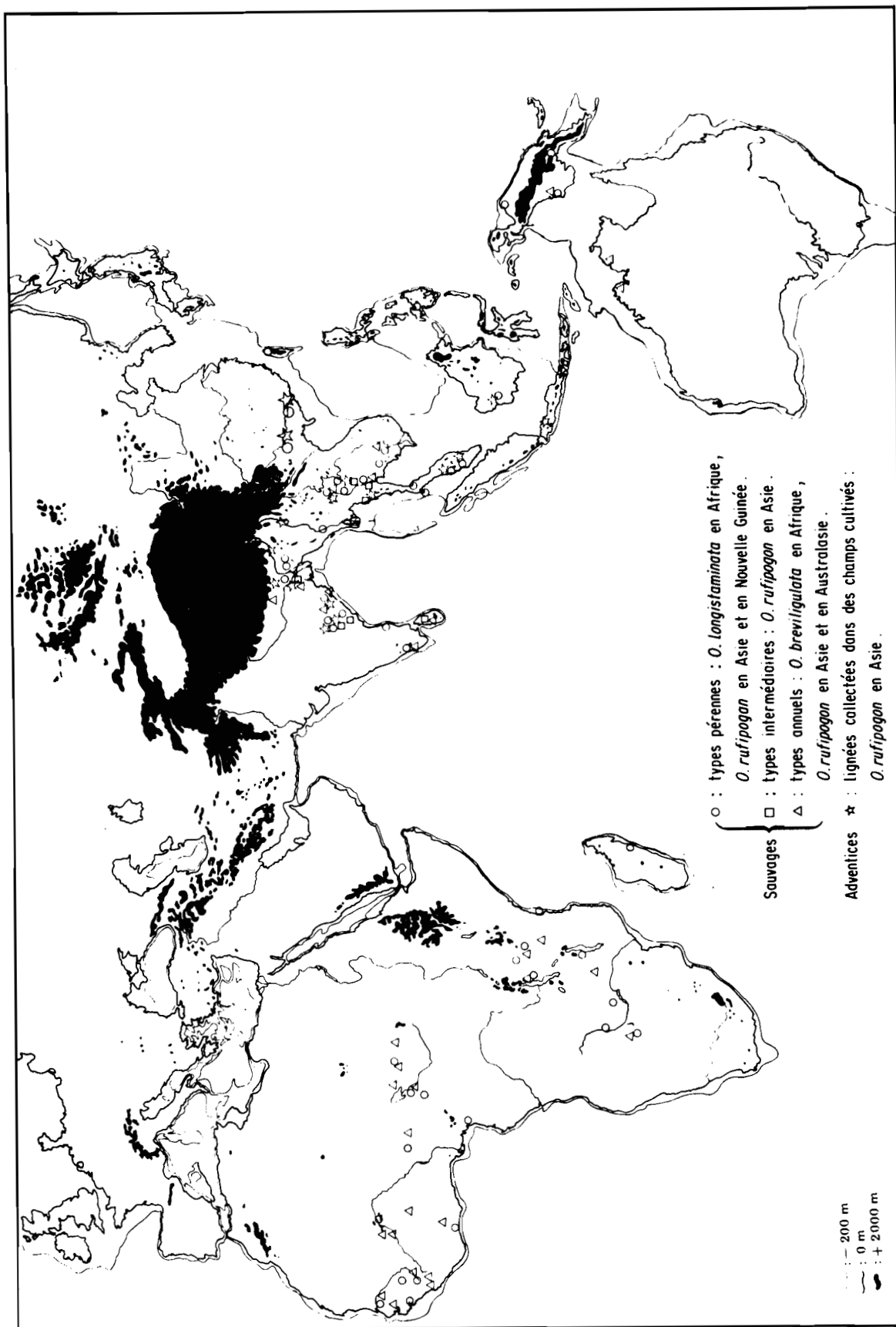


Fig. 5 - La distribution géographique des formes sauvages et adventices du groupe Sativa étudiées en provenance de l'Ancien Monde.

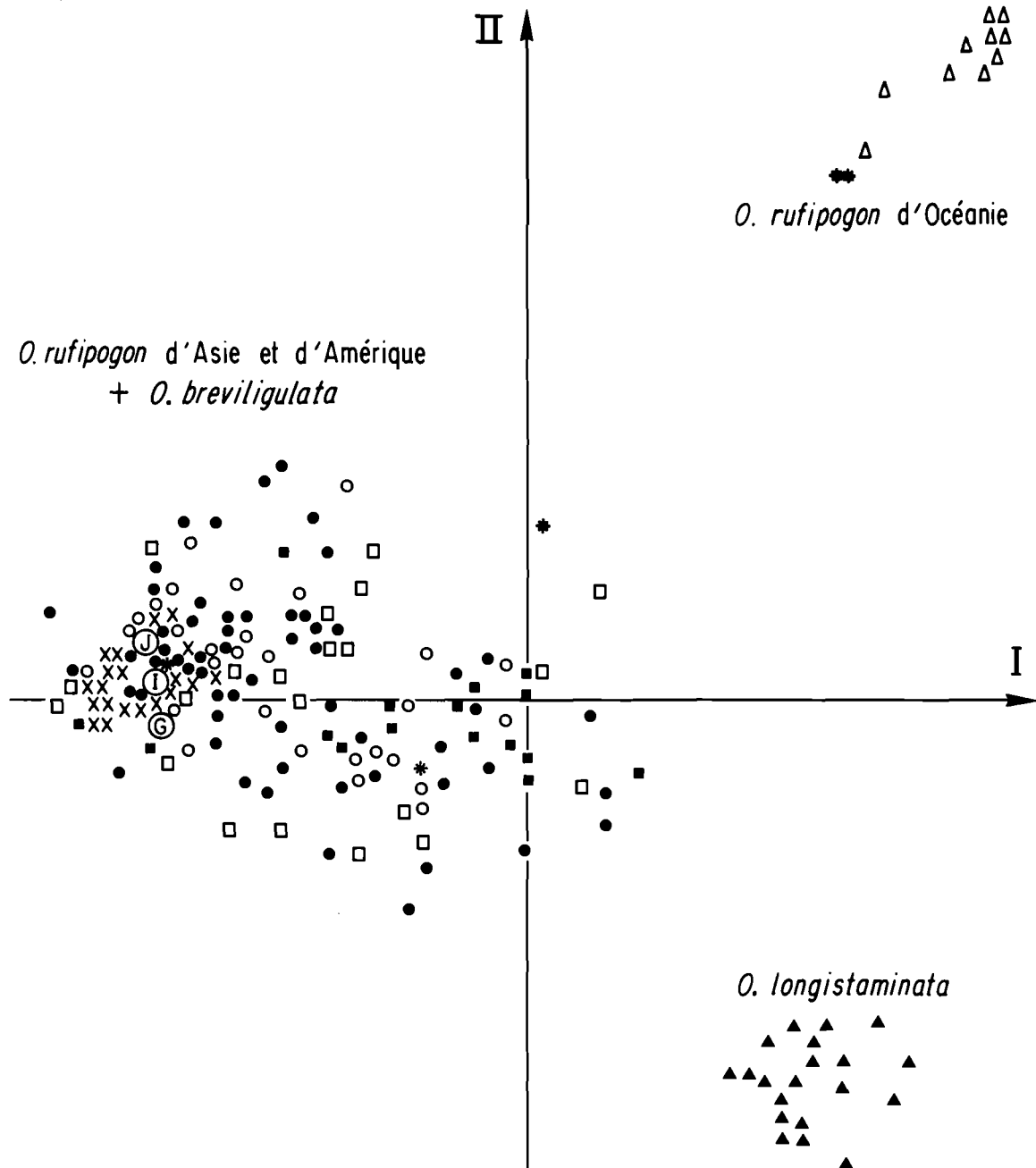
Un point peut correspondre à plusieurs lignées extraites de différentes populations. La carte montre la ligne isobathique -200 m et les surfaces au dessus de 2000 m d'altitude.

20 populations originaires de milieux peu ou pas perturbés par l'homme, approximativement réparties sur l'ensemble de leur aire de répartition. Au niveau isozymique, cet échantillonnage représente à peu de chose près la diversité totale telle qu'elle a été étudiée par ailleurs.

- Pour *O. rufipogon* d'Asie du Sud, un grand nombre d'échantillons furent observés en culture à Mishima (serre ou jardin) pour repérer les différents types morphologiques. Bien que des mesures n'aient pas été effectuées, ce premier contact avec le matériel fut important, en relation avec les anciennes données du laboratoire du Dr. H.I. Oka portant sur des mesures morphologiques, fertilité pollinique en croisement avec des testeurs et pourcentage de régénération des plantes en multiplication végétative. Des études électrophorétiques furent effectuées sur 13 locus analysés sur 173 à 361 plantes représentant autant d'échantillons. On a sélectionné en définitive 82 plantes ou lignées dans l'optique d'éviter les redondances mais d'extraire la variabilité totale disponible. Ils représentaient, de manière la plus égale possible, les différentes régions géographiques et écologiques et en outre la totalité du polymorphisme enzymatique observé dans les analyses préliminaires. Ils étaient classés en " adventice " ou " sauvage " selon leur origine dans une rizière ou en dehors des rizières. Peu de populations d'origine étaient en fait réellement isolées des rizières en terme de flux génique possible. Les échantillons " sauvages " étaient enfin classés en " annuel ", " intermédiaire " ou " pérenne " selon les critères utilisés dans les travaux de l'équipe de Mishima (Morishima, Oka et Chang, 1961). Il s'agit principalement de la faculté de régénération à partir des noeux de talles et de la longueur des anthères.

- Pour *O. rufipogon* de Chine, Nouvelle Guinée, Australie et Amérique, tous les échantillons disponibles furent conservés, soit 28, 5, 10 et 16 échantillons respectivement.

La collection originaire de Chine mérite une mention particulière car c'est la première fois qu'une collection de Chine continentale était accessible. Quinze échantillons provenaient de la province du Kwangsi sans que l'on connaisse les conditions exactes de récolte (dans les populations naturelles ou après multiplication ?). A l'observation en culture, il ressortait que deux d'entre eux présentaient des signes évidents d'hybridation avec le riz cultivé mais que les 13 autres étaient de type sauvage. Un autre ensemble de 9 échantillons ayant été multipliés à l'IRRI provenait de la collection de l'Institut du Riz à Canton et originellement de la région de Boluo dans la



X : *O. breviligulata*, Afrique ; ▲ : *O. longistaminata*, Afrique.
O. rufipogon : Δ : Australie ; * : Nouvelle Guinée ; ● : Inde, Sri-Lanka, Népal, Bangladesh, Birmanie, Thaïlande, Cambodge.
 ○ : Chine ; □ : Malaisie, Indonésie, Philippines ; ■ : Amérique du Sud, Cuba.
 ⓐ : *Glaberrima* ; ⓘ : *Indica* ; ⓙ : *Japonica*

Fig. 6 - Positionnement, dans le premier plan d'une analyse en coordonnées principales des distances de Nei sur 24 locus, de 181 plantes représentant les formes spontanées du groupe Sativa (Second 1984c).

La classification taxinomique (et l'origine géographique quand nécessaire) sont indiquées par un symbole conventionnel. La position des formes cultivées est indiquée par celle des trois formules isozymiques "ancestrales": indica, japonica et glaberrima.

province du Kwangtung. Ces derniers présentaient tous des signes d'hybridation avec le riz cultivé. Quatre échantillons provenaient de Formose et avaient été récoltés avant que le riz sauvage ne disparaisse de l'île. Ils présentaient également des signes d'hybridation avec le riz cultivé.

En ce qui concerne les graines cultivées, elles étaient généralement issues directement de populations naturelles et conservées en chambre froide ou au congélateur. Dans les autres cas, et excepté la collection de Chine continentale et quelques autres échantillons, les graines étaient issues d'auto-fécondation (après ensachage) d'une plante provenant d'une population naturelle. Chaque plante analysée fut perpétuée sous forme de graines auto-fécondées ou végétativement dans les serres du NIG.

Les 181 plantes retenues furent étudiées pour leur polymorphisme isozymique à 24 locus (Second, 1984).

La figure 6 est la projection sur le premier plan d'une analyse en "coordonnées principales" des distances de Nei calculées entre les 181 plantes. Les trois formules isozymiques de base des riz cultivés (Second, 1982) représentent ces derniers en variables supplémentaires. La surface relative occupée par chaque groupe est une indication de leur diversité génique qui est présentée dans le tableau 5. Les extrêmes sont *O. rufipogon* sud-asiatique avec $H = 24$ et *O. breviligulata* avec $H = 0.11$.

Il apparaît que trois groupes seulement sont clairement séparés.

- *O. rufipogon* d'Australie et 2 lignées (identiques) parmi les 5 lignées de Nouvelle Guinée ;
- *O. longistaminata* ;
- Un groupe comprenant *O. rufipogon* d'Asie du Sud, de Chine, d'Amérique et les 3 autres lignées de Nouvelle Guinée avec *O. breviligulata*.

Les trois types de riz cultivés se regroupent entre eux et avec *O. breviligulata*, lui-même inclus dans *O. rufipogon* asiatique.

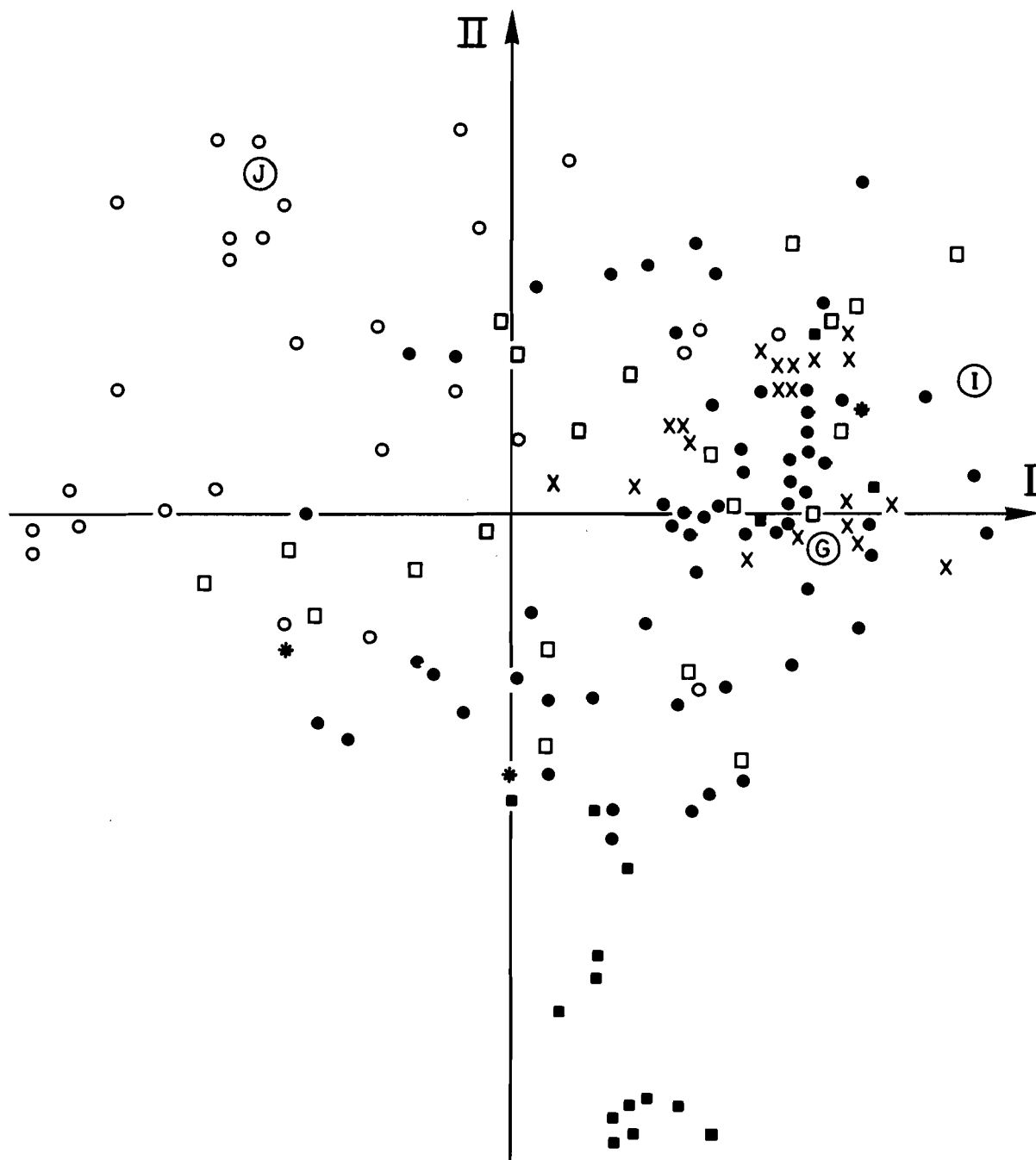
La projection sur le premier plan du groupe composite (*O. rufipogon* asiatique et américain plus *O. breviligulata*) analysé seul est portée sur la figure 7. Aucun sous-groupe n'est clairement distingué mais les échantillons chinois ont tendance à se séparer sur le premier axe, autour du type *japonica* des riz cultivés, alors que les représentants sud-asiatiques sont plus proches

Tableau 5. Diversité génique (Nei) observée parmi différents groupes géographiques d'*O. rufipogon* et les deux espèces africaines du groupe *Sativa*.

n : nombre de plantes ou lignées

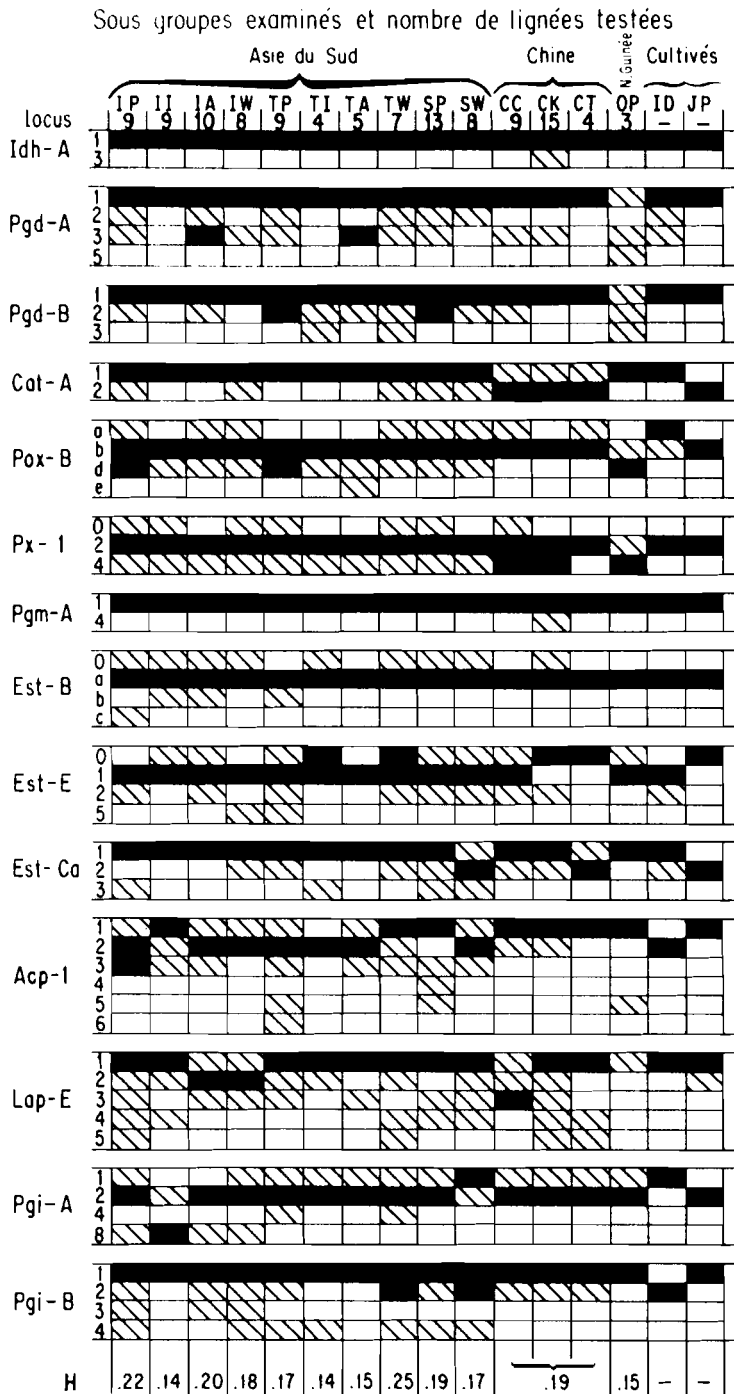
H : diversité génique (moyenne sur 24 locus)

	n *	H *
<i>O. rufipogon</i>		
Asie du Sud	82	.24
Chine	28	.19
Nouvelle Guinée (type océanien)	2	0
Australie	10	.12
Amérique	16	.18
<i>O. longistaminata</i>	20	.17
<i>O. breviligulata</i>	20	.11



x : *O. breviligulata*, Afrique. *O. rufipogon*, ● : Inde, Sri - Lanka, Népal, Bangladesh, Burma, Thaïlande, Cambodge; ○ : Chine; □ : Malaisie, Indonésie, Philippines; ■ : Amérique du Sud, Cuba. * : Nouvelle Guinée
 Ⓞ : *glaberrima* ; ⓘ : *indica* ; ⓘ : *japonica* .

Fig. 7 - Les 141 plantes représentant le groupe principal de la fig. 6 positionnées selon la même technique et avec les mêmes symboles.



Pour *O. rufipogon* d'Asie du Sud, la première lettre représente l'origine géographique : I pour le sous-continent indien, T pour l'Asie du Sud-Est continentale et S pour l'Asie du Sud-Est insulaire; la deuxième lettre indique le type biologique pour les groupes d'origine sauvage, P : pérenne, I : intermédiaire, A : annuel, ou leur origine adventice : W. Pour *O. rufipogon* chinois, CC, CK et CT indiquent l'origine géographique des collections dans les provinces du Kwangtung, Kwangsi et Taïwan, respectivement. OP représente le groupe de plantes de type biologique pérenne originaire de Nouvelle Guinée. ID et JP représentent les formules isozymiques "ancestrales" des types *indica* et *japonica* de riz cultivé.

Pour chaque groupe, les allèles prédominants sont représentés par une case hachurée. H est la diversité génétique de Nei établie en moyenne sur les 24 locus analysés.

Fig. 8 - Représentation graphique des fréquences d'électromorphes trouvées aux 14 Locus les plus polymorphes parmi *O. rufipogon* asiatique et *O. sativa* classés comme indiqué dans la légende (Second 1984c).

du type *indica* et qu'*O. breviligulata* est peu dispersé et inclut le type *O. glaberrima* de riz cultivé. Sur le deuxième axe, la plupart des échantillons américains se séparent de tous les autres. Il s'agit de plantes originaires de populations isolées des champs cultivés dans le bassin amazonien, à l'exception d'une population originaire de Cuba. Trois représentants américains sont cependant retrouvés parmi *O. rufipogon* asiatique. Il s'agit de deux formes adventices originaires de Cuba et du Brésil mais aussi d'un représentant d'une grande population sauvage du bassin amazonien. Sur l'axe 3 qui n'est pas visible sur la figure 7, c'est le groupe *O. breviligulata* (comprenant *O. glaberrima* cultivé) qui est particulièrement distingué. L'examen des fréquences alléliques indique que seul *O. breviligulata* (avec *O. glaberrima*) possède un électromorphe fréquent qui n'est pas représenté chez *O. rufipogon* d'Asie du Sud. La distinction d'un groupe américain sur l'axe 2 est donc uniquement liée à des combinaisons originales d'allèles présents dans *O. rufipogon* asiatique. L'application d'autres techniques de taxinomie numérique telle que l'analyse en composantes principales ou l'analyse factorielle des correspondances sur les fréquences alléliques (0 ; 1 ou 0,5 dans le cas d'un individu), la classification hiérarchique sur les premiers axes, la méthode des nuées dynamiques et de classification discriminante pas à pas ne permettent pas une description sensiblement meilleure de cet ensemble composite mais montrent une très forte cohérence des résultats des différentes approches.

L'analyse sur 40 locus de quelques lignées confirme l'extrême divergence d'*O. rufipogon* australien et au contraire les similarités entre certaines lignées d'Asie du Sud et toutes les lignées américaines.

Il est intéressant de situer l'espèce *O. sativa* par rapport aux riz sauvages asiatiques. La figure 8 est une représentation graphique des fréquences géniques observées parmi les différents types biologiques, origines écologiques ou géographiques d'*O. rufipogon* asiatique comparées à celles caractéristiques des types *indica* et *japonica* d'*O. sativa*.

Les électromorphes du type *japonica* se trouvent en fréquence élevée parmi les lignées chinoises. Le type *indica* est plus apparenté aux lignées d'Asie du Sud mais aucune origine géographique ni type biologique ou écologique ne lui apparaît significativement plus proche. Les électromorphes *Pgi-A1* et *Pgi-B2* du type *indica* ne se rencontrent que rarement parmi les plantes sauvages.

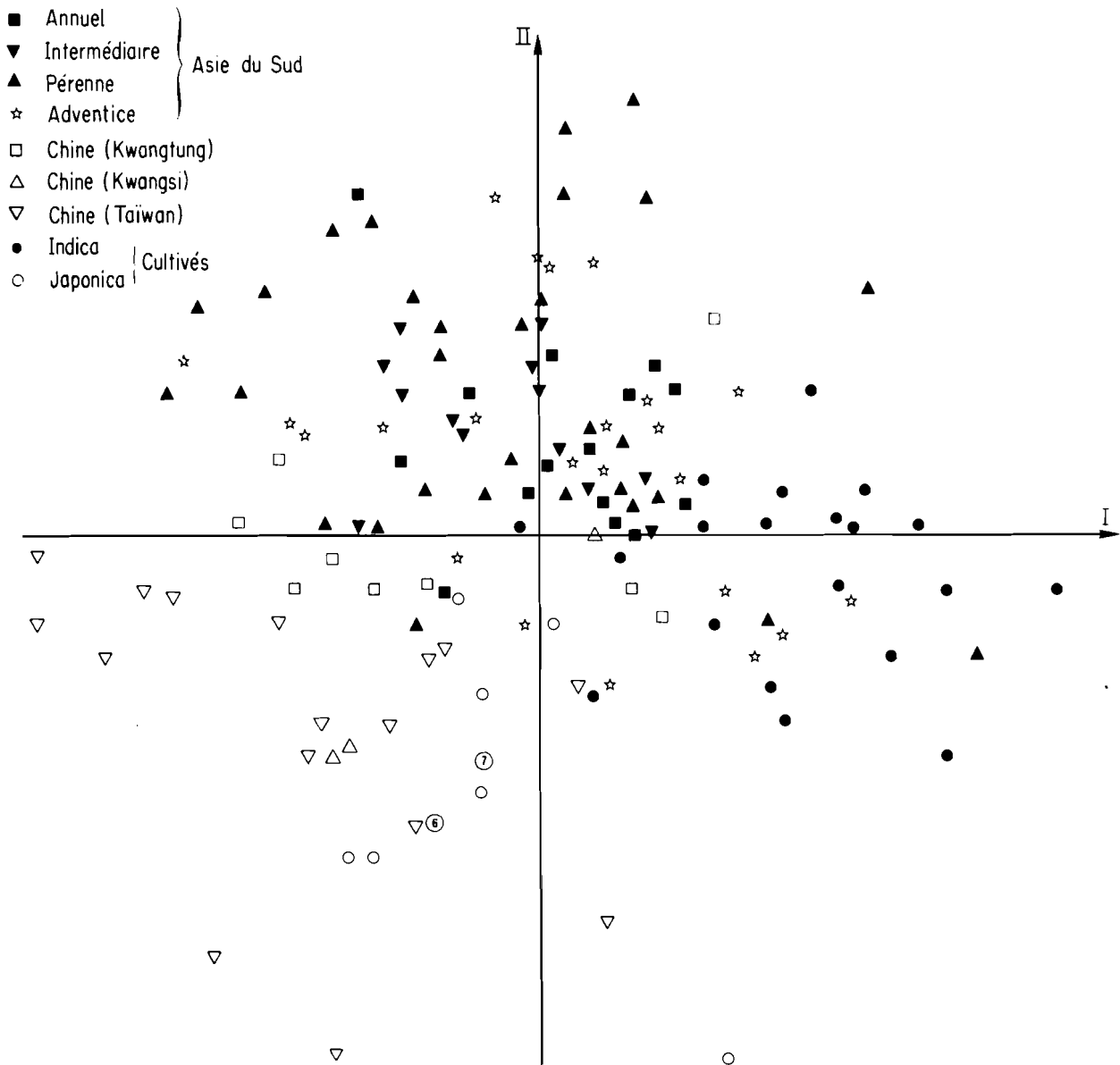


Fig. 9 - Positionnement, comme dans les fig. 6 et 7, des 110 plantes d'O. rufipogon asiatique de la fig. 6 et des 40 variétés d'O. sativa étudiées dans Second (1982).

Les plantes d'origine adventice et le type biologique pour les plantes d'origine sauvage d'O. rufipogon d'Asie du Sud, l'origine géographique pour les trois collections d'O. rufipogon de Chine et la classification en types indica et japonica d'O. sativa selon la réaction au phénol des glumes sont indiqués par un symbole conventionnel.

La figure 9 illustre sur le premier plan le résultat d'une analyse en coordonnées principales de 40 variétés d'*O. sativa* (celles utilisées dans Second, 1982) avec les lignées d'*O. rufipogon* asiatique classées selon leur origine écologique et leur type biologique. La variabilité des formes sauvages excède largement, mais aussi inclut pour la plupart, celle des cultivars. On observe sur les deux premiers axes la distinction entre les types *japonica* et *indica* d'*O. sativa* qui est associée avec une différenciation entre *O. rufipogon* de Chine et d'Asie du Sud respectivement. Les intermédiaires apparaissent cependant beaucoup plus nombreux chez les riz sauvages que chez les riz cultivés. L'hétérozygotie de certains riz sauvages avec, souvent, à la fois des électromorphes représentatifs des types *indica* et *japonica* d'*O. sativa* chez la même plante, explique ce dernier résultat mais de nombreux génotypes ne sont pas communs aux riz cultivés et sauvages. L'examen détaillé montre que l'originalité de quelques variétés cultivées provient uniquement de combinaisons différentes entre électromorphes non représentés chez les riz cultivés.

En Asie du Sud, les types biologiques ou écologiques ("sauvages"/adventices) ne sont pas distingués clairement. En Chine continentale, tous les échantillons sont de type pérenne ou intermédiaire mais on distingue les deux collections originaires respectivement des provinces du Kwangtung et du Kwangsi. La première se retrouve, pour la plupart des échantillons, intermédiaire entre les types *indica* et *japonica* d'*O. sativa*. La seconde est au contraire nettement plus apparentée au type *japonica*. Nous reviendrons sur cette observation dans la conclusion de cette section.

En résumé, s'il y a une nette parenté d'*O. rufipogon* asiatique avec *O. sativa* et une différenciation de ses formes chinoises et non-chinoises en relation avec les types *japonica* et *indica*, aucune des formes étudiées ne peut prétendre, sur cette base, à être l'ancêtre direct des formes cultivées.

Tableau 6. Fréquence des électromorphes et mesure de la variabilité génétique parmi 13 populations d'Inde et de Thaïlande d'*O. rufipogon*.

Locus § allele n**	Population annuelle						Population intermédiaire			Population pérenne			
	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16	W16
	80	81	85	90	95	98	94	96	97	68	69	83	86
	5	20	10	6	10	5	6	10	10	20	20	21	14
<u>Pgi-A</u>													
1							8	20	20	45	12	12	39
2	100	100	100	100	100	100	72	80	80	55	88	88	61
<u>Pgi-B</u>													
1	100	7	100	100	100	100	92	75	100	98	100	69	61
2		93					8	25		2		26	4
3													4
4												5	32
<u>Px-1*</u>													
OC							7	11		53		17	29
2A	100	100	100	100	100	100	93	78	100	47	100	12	54
4A								11				71	17
<u>Px-2*</u>													
null						36						21	48
4C	100	100	100	100	64	100	100	100	100	79	100	52	100
<u>Acp-1*</u>													
-4	67	43	100	100	100	100	100	100	91	89	91	12	67
+4												67	25
+9	33	57							9	11	9	21	8
<u>Acp-2*</u>													
O	100	80	100			100		11	27	32		33	42
S		10		100	100		86	89	55	68	67	10	50
S/F									18		33	5	
F		10					14					52	8
Prop. de locus Polymorphes (%)					10.4					45.9			68.8
Freq (%) Hétérozygotes					1.0					8.8			15.4
No. d'alleles par locus					1.12					1.54			1.59

* Données observées par C. Pai.

** n : Nombre de plantes par population

B) Variabilité intra-population.

Pour *O. rufipogon* asiatique, cet aspect a été étudié en collaboration avec l'équipe du Dr. H. Morishima à Mishima (Morishima, Sano and Oka, 1984). Le tableau 6 présente, à titre d'exemple, les fréquences d'électromorphes et des paramètres de la variabilité génétique à 6 locus parmi 13 populations représentant le continuum annuel-pérenne d'*O. rufipogon* asiatique collectionné en Inde et en Thaïlande. On note que les populations pérennes sont plus variables et plus hétérozygotes que les populations annuelles, conformément à la règle générale répondant à leur système de reproduction.

Une mention particulière doit être faite de certaines populations originaires de Thaïlande, de type biologique intermédiaire annuel-pérenne qui sont l'objet d'études particulières de la même équipe (Sano et al., 1980, Morishima, 1984). Ces populations sont rares, se trouvent dans des milieux perturbés et ont été notées particulièrement polymorphes par rapport aux populations voisines franchement de type annuel ou pérenne. Le type intermédiaire est considéré par ces auteurs comme la forme ancestrale la plus probable d'*O. sativa*. Nous reviendrons sur la signification de ce type du point de vue évolutif.

O. longistaminata présente une grande diversité intra-population et, comme l'on peut s'y attendre d'une espèce allogame, il montre une forte hétérozygotie (Second et al., 1977). La comparaison des répartitions génotypiques observées et attendues dans l'hypothèse de la panmixie pour cinq locus parmi deux populations originaires, l'une du delta du Niger et l'autre de la région de Tamatave à Madagascar est portée sur le tableau 7. L'accord des deux répartitions est conforme au test du χ^2 mais on sait que ce test est peu puissant. Remarquons que dans tous les cas il y a un léger déficit des hétérozygotes, significatif par sa répétition ($p = (\frac{1}{2})^8 < 4 \text{ ‰}$), qui laisse présumer, soit un petit pourcentage d'autogamie, soit une structuration en sous-populations légèrement différenciées, soit enfin la présence d'allèles nuls en faible proportion. Des plantes autofertiles ont d'ailleurs été repérées dans la population malgache en relation avec l'introgression de l'électromorphe *Gdh-B1* à partir d'*O. sativa*. La tendance vers l'autogamie de certaines populations d'*O. longistaminata* d'Afrique en liaison avec des introgressions de

TABLEAU 7 : COMPARAISON DES REPARTITIONS GENOTYPIQUES OBSERVEES ET ATTENDUES DANS L'HYPOTHESE DE LA PANMIXIE POUR CINQ LOCUS PARMIS DEUX POPULATIONS D'*O. LONGISTAMINATA*.

Légende : P : Phénotypes des bandes homomères
 n : Nombre d'individus étudiés
 obs. : Répartition observée
 att. : Répartition attendue

1 : Locus Glutamate déshydrogénase "A"

Population	n	P	Phénotype (P) et Genotype (G)			χ^2	Fréquence des types alléliques	
			A ₁	A ₂	A ₁ /A ₂		A ₁	A ₂
		G	A ₁ /A ₁	A ₂ /A ₂	A ₁ /A ₂			
LL	101	obs.	77	2	22	0,17	. 87	. 13
		att.	76,6	1,7	22,6	N.S.		
AL	41	obs.	41	0	0	-	1	0
		att.	41	0	0			

2 : Locus Malate déshydrogénase "B"

Population	n	P	Phénotype (P) et Génotype (G)			χ^2	Fréquence des types alléliques	
			B ₁	B ₂	B ₁ /B ₂		B ₁	B ₂
		G	B ₁ /B ₁	B ₂ /B ₂	B ₁ /B ₂			
LL	84	obs.	49	6	29	0,33	. 75	. 24
		att.	47,8	5,1	31,1	N.S.		
AL	55	obs.	14	15	26	0,16	. 49	. 51
		att.	13,2	14,3	27,5	N.S.		

Population		P	Phénotype (P) et Génotype (G)			χ^2	Fréquence des types alléliques	
n	G		C ₁	C ₂	C ₁ /C ₂		C ₁	C ₂
			C ₁ /C ₁	C ₂ /C ₂	C ₁ /C ₂			
LL	85	obs.	73	2	10	0,3	. 92	. 08
		att.	71,4	0,6	12,9	N.S.		
AL	55	obs.	17	12	26	0,12	. 54	. 46
		att.	16,3	11,4	27,3	N.S.		

4 : Locus - Estérases "E"

Population		P	Phénotype (P) et Génotype (G)				χ^2	Fréquence des types alléliques		
n	G		E ⁻	E ₄	E ₅	E ₄ /E ₅		E ⁻	E ₄	E ₅
			E ⁻ /E ⁻	E ₄ /-	E ₅ /-	E ₄ /E ₅				
LL	205	obs.	7	159	10	29	0,41	. 19	. 71	. 10
		att.	7,3	158,4	9,8	29,1	N.S.			
AL	51	obs.	0	51	0	0	-	-	1	0

5 : Locus - Leucine amino-peptidases "E"

Population		P	Phénotype (P) et Génotype (G)						Fréquences des types alléliques			
n	G		E ₄	E ₅	E ₆	E ₄ /E ₅	E ₄ /E ₆	E ₅ /E ₆		E ₄	E ₅	E ₆
			E ₄ /E ₄	E ₅ /E ₅	E ₆ /E ₆	E ₄ /E ₅	E ₄ /E ₆	E ₅ /E ₆				
LL	95	obs.	37	6	6	17	21	8,0	3,9	. 59	. 19	. 22
		att.	33,0	3,6	4,5	21,6	24,1	8,0	N.S.			
AL	50	obs.	42	1	0	7	0	0	0,05	. 91	. 09	-
		att.	41,4	0,4	0	8,2	0	0	N.S.			



En haut : Petite population d'O. longistaminata en "Ile flottante" sur le lac Bamendjing dans le Sud Cameroun (Décembre 1977)

En bas : Grande population d' O. longistaminata dans les plaines inondées du delta du Niger au Mali (Novembre 1975).

gènes d'*O. sativa* dans les milieux perturbés par l'homme est largement confirmée par des données récentes (Ghesquière 1984).

Une étude de quelques centaines de plantes sur 7 locus (*Gdh*-A et B, *Mdh*-A, B et C et *Pgi*-A et B) représentant des populations d'Afrique de l'Ouest, du Centre et de l'Est (données non publiées, en préparation avec A. Ghesquière) indique une tendance plus forte des populations d'Afrique de l'Est à s'écarter de la panmixie. Cela est à mettre en parallèle avec des observations également non publiées de A. Borgel concernant une fertilité relativement plus élevée en autofécondation de certaines populations originaires d'Afrique de l'Est.

Une étude fine de la variabilité intra-population des espèces africaines est en cours (G. Bezançon, A. Ghesquière).

De nouvelles prospections sur le terrain sont nécessaires pour étudier la variabilité intra-population des autres formes géographiques.

C) Conclusion : classification révisée du groupe *Sativa*.

Sur la base de l'analyse de sa diversité isozymique et compte tenu des différenciations morphologiques ou géographiques précédemment étudiées (Morishima, 1969), nous pouvons classer le groupe *Sativa* comme suit :

1) *O. rufipogon* d'Asie du Sud : cette forme comprend les origines d'Asie du Sud et du Sud-Est, avec des types biologiques annuel, pérenne ou intermédiaire à l'état adventice ou sauvage. Il inclut certaines formes de Nouvelle Guinée. C'est le sous-groupe le plus divers.

Dans certains documents sanskrits datant de 800 ans av. J-C, il est mentionné que l'on peut observer deux types de riz sauvage (" Nivara ") ; l'un est en eau peu profonde, l'autre en eau profonde (Dr. K.L. Mehra, comm. pers.). Plusieurs auteurs ont avancé (voir en particulier Chang, 1976 a et b) que les formes annuelle, pérenne et adventice d'*O. rufipogon* pouvaient être typifiées : *O. nivara*, *O. rufipogon* et *O. spontanea* ou *fatua* respectivement.

Cela ne ressort pas de l'analyse de la collection que nous avons effectuée. Cependant il nous semble qu'une prospection dans les zones d'habitat relativement primitif, isolé des cultures, reste à faire en Asie avant de pouvoir répondre définitivement à cette question. Il se pourrait que la majorité des échantillons analysés corresponde au concept *O. spontanea*, c'est-à-dire à une intergradation entre formes sauvages annuelles et pérennes et formes cultivées. La parenté d'*O. rufipogon* asiatique avec *O. sativa* n'est très probablement pas remise en cause par cette réserve. Par contre, il est envisageable d'approcher une bien plus grande finesse d'interprétation sur la base d'une collection qui serait effectuée en dehors des zones rizicoles comme nous en avons réalisée une en Inde de l'Ouest (Ghesquière et Second 1984).

S'il y a peu de doute que le type annuel existait avant la domestication car il correspond à une niche écologique naturelle comme on peut l'observer en Afrique ainsi que dans l'Ouest de l'Inde, il se pourrait que le type intermédiaire ne soit apparu qu'à la suite de la perturbation intensive de l'environnement par l'homme. Sa date d'apparition a pu alors dépendre des barrières reproductives existant préalablement entre les types annuels et pérennes, mais ce point n'est pas éclairci.

2) *O. rufipogon* de Chine : cette forme comprend les origines chinoises, y compris celles de Formose. Selon des spécimens d'herbier montrés par le Pr. Wang Xiang Ming de l'université de Wuhan, les échantillons que nous avons étudiés en provenance de la province du Kwangsi sont très semblables à ceux qui ont été récemment trouvés dans le bassin moyen du fleuve Yangtze jusqu'à la latitude 28° N dans les provinces du Hunan et du Jiangsi. Ce sont eux qui sont très apparentés au type *japonica* de riz cultivé tout en présentant des électromorphes rares spécifiques. Par contre, les échantillons originaires de la province du Kwangtung que nous avons étudiés apparaissaient hétérozygotes pour les marqueurs *indica-japonica*. Ils étaient probablement hybridés avec des variétés *indica* du Sud de la Chine comme nous l'a confirmé le Dr. Liang Neng, responsable des collections de riz sauvage à l'Institut du Riz de Canton d'où provenaient les échantillons. Nos observations sont donc cohérentes avec l'hypothèse de l'existence actuelle en Chine d'une forme d'*O. rufipogon* proche du type *japonica* d'*O. sativa* mais ayant introgressé des gènes du type *indica* particulièrement dans certaines régions.



En haut : Mare temporaire avec O. breviligulata et O. punctata diploïde en mélange (Tanzanie, Mai 1979).
En bas : Mare temporaire avec, en bordure, la forme annuelle d'O. rufipogon. Côte Nord-Ouest de l'Inde (Province du Maharashtra, Octobre 1984).



Deux populations d'altitude de la forme annuelle d'O. rufipogon en Inde de l'Ouest : en haut, au Mont Abu, 1200m, en bas, près de Mahabaleshwar, 1400m (Octobre 1984).

La présence du riz sauvage en abondance dans le bassin inférieur du Yangtze et jusque dans le Hopei (Bassin du Fleuve Jaune) est attestée par les livres anciens jusqu'au X^e siècle (Ho, 1969) ce qui correspond aux données du paléoenvironnement de la Chine.

Actuellement, seules des formes pérennes ou intermédiaires pérenne-annuelle sont signalées en Chine. Il est biogéographiquement intéressant de remarquer que les riz sauvages de Formose se rattachent à ceux de la Chine continentale. Ce riz sauvage était connu dans une seule région de l'île avec trois populations isolées à deux kilomètres de distance. Il a été décrit comme pérenne, avec de grandes anthères et parfois des rhizomes (Oka 1965, Oka et Chang 1961). Il a complètement disparu de l'île à présent (Kiang, Antonovics et Wu 1979).

3) *O. rufipogon* de Nouvelle Guinée : ce groupe est représenté dans notre analyse par deux lignées identiques caractérisées par leur affinité isozymique avec *O. rufipogon* d'Australie. Alors que ce dernier est de type purement annuel, celui-là est intermédiaire, avec une morphologie et un port rampant particulier. Sa formule isozymique est en accord avec l'hypothèse que nous faisons de son origine dans des introgressions de gènes de la forme asiatique par la forme australienne. Cela correspond bien par ailleurs à sa position éco-géographique, la Nouvelle Guinée étant rattachée géologiquement à la plaque australienne mais climatiquement à l'Asie du Sud-Est.

4) *O. rufipogon* d'Australie : forme annuelle qui pourrait introgresser facilement des gènes de la forme asiatique ou d'*O. sativa* car des descendances d'hybrides spontanés présumés ont été observées dans la multiplication de nos échantillons. Ceci paraît cohérent avec l'observation dans la collection d'*O. rufipogon* d'Australie de types extrêmes mais aussi d'autres types partiellement intermédiaires avec *O. rufipogon* d'Asie, tant par leur morphologie (épillet très effilé avec un aspect reconnaissable de la forme australienne) que par leurs formules isozymiques (les électromorphes spécifiques plus rares ne sont pas distribués au hasard mais sont au contraire réunis chez certaines lignées). Notons à ce propos que plusieurs échantillons d'herbier originaires d'Australie, morphologiquement très proches de la forme asiatique et signalés de type pérenne, se trouvent à l'herbier de Kew mais pas dans notre échantillonnage.

5) *O. rufipogon* d'Amérique : Morishima (1969) distingue deux types morphologiques interfertiles. D'après nos observations, deux types américains se différencient en outre par l'aspect de la panicule. L'un ressemble de ce point de vue à *O. breviligulata* et l'autre à la forme pérenne asiatique d'*O. rufipogon* ou à *O. longistaminata*. Des formes adventices se trouvent également dans les rizières d'Amérique du Sud. Aucune de ces formes ne semble typiquement annuelle.

6 et 7) *O. breviligulata* et *O. longistaminata* : ces deux espèces africaines relativement monotypiques dans leur habitat naturel représentent les deux extrêmes du continuum pérenne-annuel du groupe *Sativa*. Elles sont séparées par des barrières reproductives particulièrement prononcées. Il est remarquable que, malgré sa différenciation isozymique, *O. longistaminata* (= *O. rufipogon* s. lato) reste morphologiquement très proche des formes homologues asiatiques avec cependant une allogamie et un développement des rhizomes plus poussé.

Nous avons pris soin de choisir les plantes étudiées en Afrique dans des populations isolées des rizières. Cependant, il est important de noter que les introgressions entre les différentes formes de riz cultivé d'une part et avec *O. longistaminata* d'autre part tendent, compte tenu du développement important de la riziculture en Afrique, à modifier cette structure simple en deux espèces bien typées pour créer des formes intermédiaires moins facilement classifiables. Ainsi, certaines formes d'*O. breviligulata* adventice seraient originaires d'introgressions de gènes d'*O. sativa* par *O. glaberrima* (voir p. 77) ; certaines formes autofertiles d'*O. longistaminata* pourraient être issues d'introgressions de gènes d'*O. sativa* comme on peut le suspecter dans la population malgache étudiée et également dans certaines populations africaines (Ghesquière, 1984).

8) **Le riz cultivé** avec les types *indica*, *japonica* et *glaberrima* explicités dans les sections suivantes.

Le phénogramme de la figure 10 résume les relations entre et parmi ces sous-groupes (riz cultivés exclus) sur la base des distances de Nei sur 24 locus entre lignées présentées dans le tableau 8. Il confirme les représentations du positionnement multidimensionnel des figures 6 et 7.

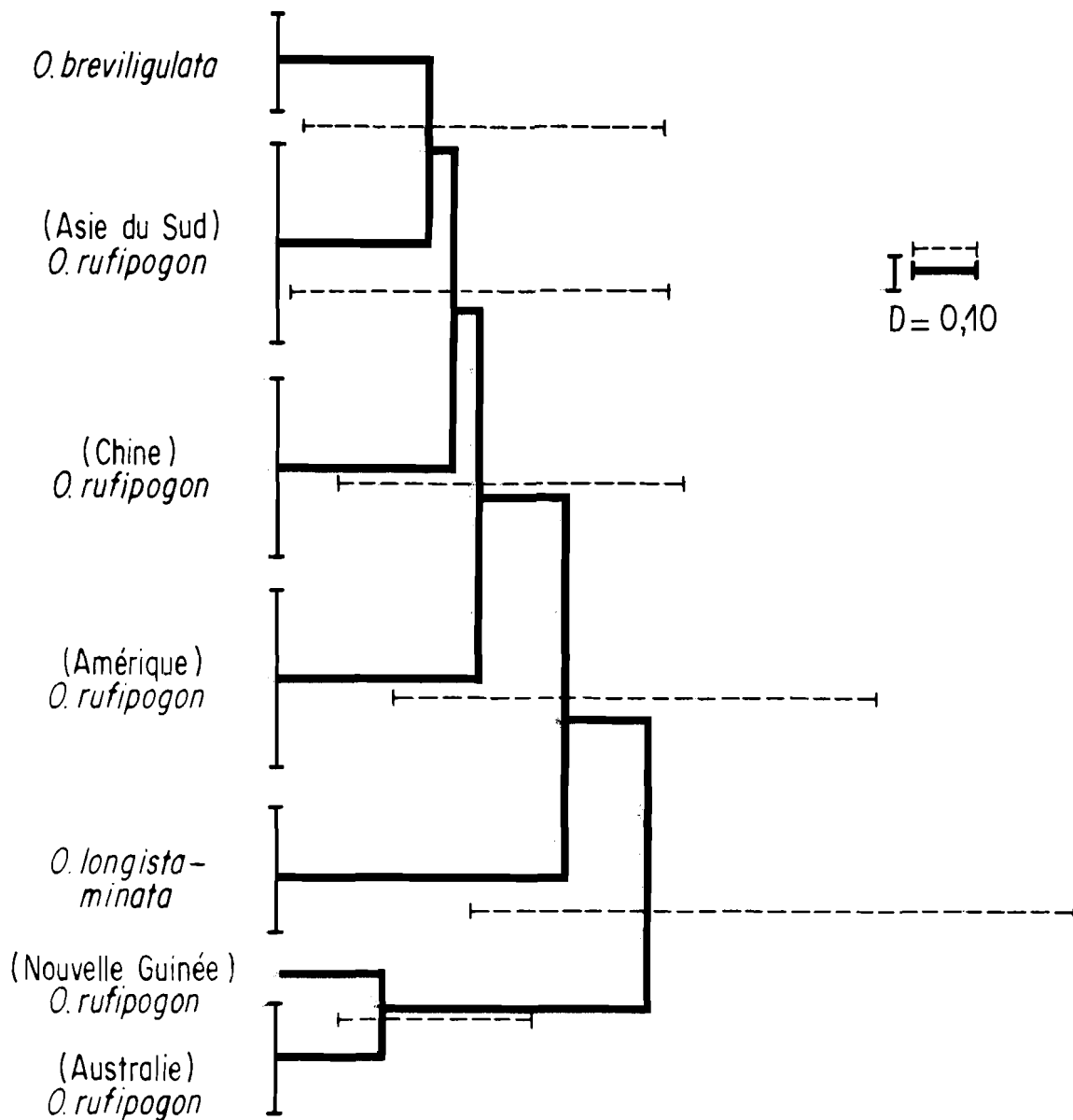


Fig. 10 - Phénogramme montrant les relations parmi le groupe Sativa en termes de distances génétiques entre les 181 plantes étudiées.

En ligne épaisse, un dendrogramme (selon la moyenne) sur la base des distances médianes entre plantes des espèces ou groupes géographiques considérés. En ligne fine, l'intervalle de variation des distances entre plantes pour chaque groupe. En ligne brisée, l'intervalle de variation des distances entre plantes des groupes réunis à chaque niveau de dendrogrammes (Données du tableau 8). L'échelle est indiquée pour les différentes lignes.

Tableau 8 - Distribution des distances génétiques entre plantes ou lignées et le nombre de locus sans électromorphe en commun parmi le groupe Sativa.

Sur la diagonale et au dessus: les valeurs minimum, médiane et maximale des distances de Nei calculées sur 24 locus dans toutes les combinaisons de plantes ou lignées deux à deux. Sous la diagonale, a) le nombre de locus sans électromorphe en commun et b) entre parenthèses, le nombre de locus différant par l'électromorphe prédominant. Pour les riz cultivés, seules les trois formules isozymiques ancestrales (tableau 12) sont considérées.

n : nombre de plantes.

(n)	SA	CA	ON	OA	AM	BV	AL	ID	JP	GL
	8.2	28	2	10	16	20	20	1	1	1
SA	min 0	0.02	0.34	0.31	0.09	0.04	0.18	0.06	0.09	0.04
Asie du Sud	med 0.25	0.29	0.47	0.61	0.30	0.23	0.45	0.23	0.28	0.22
	max 0.62	0.62	0.69	1.12	0.56	0.61	0.81	0.44	0.48	0.47
CA	(a) 0	0	0.36	0.30	0.12	0.06	0.24	0.09	0	0.07
Chine	(b) (3)	0.20	0.49	0.64	0.34	0.25	0.46	0.31	0.14	0.23
		0.56	0.69	0.98	0.64	0.54	0.94	0.48	0.37	0.42
ON	5	7	-	0.09	0.40	0.47	0.51	0.52	0.53	0.47
Nouvelle Guinée	(9)	(9)	0	0.16	0.53	0.47	0.60	-	-	-
			-	0.40	0.61	0.69	0.81	0.52	0.53	0.47
OA	4	5	2	0	0.40	0.40	0.47	0.55	0.53	0.47
Australie	(11)	(11)	(4)	0.09	0.60	0.61	0.76	0.68	0.68	0.61
				0.34	1.10	1.10	1.26	0.98	0.86	1.10
AM	0	0	7	6	0	0.13	0.24	0.15	0.21	0.14
Amérique	(3)	(5)	(9)	(10)	0.16	0.29	0.44	0.32	0.38	0.30
					0.56	0.60	0.76	0.41	0.50	0.45
BV	0	0	8	7	0	0	0.30	0.16	0.14	0
<i>O. breviligulata</i>	(2)	(3)	(9)	(11)	(4)	0.09	0.45	0.18	0.24	0.09
						0.29	0.80	0.28	0.35	0.23
AL	1	2	9	9	2	4	0.03	0.42	0.42	0.30
<i>O. longistaminata</i>	(6)	(7)	(10)	(11)	(6)	(6)	0.19	0.50	0.52	0.45
							0.39	0.63	0.73	0.60
ID	0	0	9	7	0	2	6	-	-	-
<i>indica</i>	(3)	(6)	(10)	(12)	(4)	(4)	(8)	-	0.30*	0.22*
								-	-	-
JP	0	0	9	7	3	2	4	5	-	-
<i>japonica</i>	(4)	(1)	(10)	(11)	(6)	(4)	(8)	(7)	-	0.20*
									-	-
GL	0	0	8	6	1	0	4	3	3	-
<i>glaberrima</i>	(2)	(3)	(9)	(11)	(4)	(0)	(6)	(4)	(4)	-
										-

* ces valeurs étaient 0,51 ; 0,35 et 0,34 calculées sur 40 locus (Second 1982)

II) LE POLYMORPHISME COMPARE D'*O. BREVILIGULATA* ET D'*O. GLABERRIMA*.

Selon l'hypothèse de Portères d'une domestication du riz africain *O. glaberrima* à partir d'*O. breviligulata*, ce couple d'espèces offre un bon exemple des différences qui peuvent exister entre l'ancêtre direct et la forme domestiquée. Nous en avons étudié, sur un nombre variable de locus, un total de 1470 plantes, représentant les prospections effectuées par l'ORSTOM et l'IRAT de 1974 à 1979 (du Sénégal au Tchad et en Tanzanie, Zambie et Botswana) et celles de l'Institut National de Génétique au Japon, en particulier pour la Guinée, la Sierra Leone et le Nigéria. Les analyses ont été effectuées sur des plantes issues de graines récoltées dans les populations naturelles ou au champ. Les peroxydases et estérases furent étudiées sur tous les échantillons, mais un total de 40 locus furent criblés sur un nombre moindre de plantes (voir tableau 9). Dans les cas où peu de plantes furent étudiées, elles étaient réparties entre un maximum d'origines géographiques et écologiques différentes. Dans tous les cas, nous avons distingué, pour *O. breviligulata*, les plantes adventices issues de populations en rizières ou jachères de rizières (Ba) de celles échantillonnées dans les mares naturelles (Bs).

A) Diversité totale.

21 locus sur 40 sont monomorphes (au seuil de fréquence observée 0.95) dans les deux espèces. La diversité génique moyenne apparaît plus importante dans les lignées d'*O. breviligulata* issues des mares naturelles ($H = 0.14$) que dans les lignées récoltées en adventice ou dans les jachères de rizières récentes ($H = 0.06$). L'espèce cultivée a une diversité plus faible ($H = 0.03$).

Notons que parmi toutes les analyses effectuées, les figures caractérisant des hétérozygotes n'ont été observées qu'exceptionnellement dans les zymogrammes. Il n'est cependant pas possible d'en déduire un pourcentage de fécondation croisée résiduelle de ces espèces autogames car, 1) la variabilité intra-population est généralement faible (et n'a pas été étudiée en détail) et

Tableau 9 - Les fréquences d'électromorphes observées à 20 locus parmi le complexe des formes annuelles du groupe *Sativa* en Afrique: *O. glaberrima* (G), *O. breviligulata* en adventice (Ba) et *O. breviligulata* sauvage (Bs).

Le nombre de plantes sur le nombre de populations analysées est indiqué entre parenthèses pour chaque locus. 20 autres locus ont été observés monomorphes (voir Second 1982 pour leur liste et le nombre de plantes analysées). La diversité génique moyenne H est calculée sur 40 locus.

Electromorphes	G	Ba	Bs
Mdh-A	1 1(220/124) 2 3	1(256/107)	.98 (518/129) * .01
Pgd-A	1 1(10/10) 2 3	.84(12/12) .16	.58 (25/25) .14 .28
Pox-A	1 1(515/152) 2	.99(473/137) .01	.97 (479/120) .03
Pox-B	1 .98 " 2 .02	.90 " .10	.66 " .34
Pox-C	0 " 1 1	.01 " .99	1 "
Got-A	1 1(78/41) 2	1 (63/35)	.94 (180/66) .06
Got-B	1 1 " 2	1 "	.93 " .07
Got-C	1 1 " 2 1 "	1 " 1 "	.98 " .02
Est-A	0 1 (515/512) 1	.93 (473/137) .07	.74 (479/120) .26
C	0 1 " 1 2	.998 " .002	.95 " .05
D	1 1 " 2 3	.94 " .06	.98 " .01 .01
E	1 1 " 2	.995 " .005	.995 " .005
H	0 .35 " 1 .63 2 .02	.25 " .75	.19 " .79 .02
I	0 .12 " 1 .88	.30 " .70	.25 " .75
Acp-B	1 1 (80/80) 3	1 (35/35)	.90 (60/60) .10
C	0 .01 " 1 .99	1 "	.40 " .60
E	1 1(10/10) 2 3	.83 (12/12) .17	.33 (12/12) .50 .17
Lap-E	1 .94 (107/69) 2 3	.95 (169/66) .05	.92 (227/58) .07 .01
Pgi-A	1 (78/41) 2 .10 3 .90 4	(74/52) .24 .76	.05 (165/83) .28 .65 .02
Pgi-B	1 1 " 4	1 "	.74 " .26
H	.03	.06	.13

* L'électromorphe Mdh-A² n'a été observé que dans l'échantillon fournit par l'IRRI (101196) en provenance du Cameroun.

2) aucune étude n'a été effectuée sur le décalage éventuel dans le temps de la floraison et la répartition spatiale des différents génotypes. En tout état de cause, le pourcentage d'hétérozygotes observés est largement inférieur à celui de 1% trouvé dans les populations annuelles d'Asie. (tableau 6).

De manière remarquable, ce sont les isozymes les plus fréquents chez la forme sauvage que l'on retrouve chez la forme adventice et cultivée (voir tableau 9). En conclusion, s'il y a une réduction importante de diversité liée à la domestication, il n'y a pas d'effet de sélection évident. Ce pourrait être simplement la manifestation d'une réduction importante de l'effectif de reproduction au cours du passage de la forme sauvage à la forme cultivée.

B) Analyse de la variabilité cachée.

Il est certain que la diversité électrophorétique des isozymes ne représente qu'une part de la diversité isozymique totale puisqu'une même mobilité (qui dépend de la charge électrique de la molécule dans un tampon donné mais aussi des interactions de la molécule avec les ions du tampon et les mailles du gel) peut être réalisée par différentes structures primaires de la protéine enzymatique (Ramshaw et al. 1979, Iskandar et Bonhomme 1984). Il est connu que la thermosensibilité des isozymes permet de révéler une partie de leur variabilité résiduelle ou "cachée". Une thermosensibilité différentielle au niveau des bandes homologues a pu être mise en évidence parmi *O. breviligulata* et les riz cultivés au niveau de 7 locus. Comme cela est indiqué dans le tableau 10, une variabilité cachée importante fut mise en évidence parmi les échantillons sauvages d'*O. breviligulata* mais aucune parmi *O. glaberrima* et *O. breviligulata* adventice. Cela renforçait donc seulement la conclusion de l'étude électrophorétique d'une variabilité beaucoup plus importante de la forme sauvage par rapport à la forme cultivée.

Incidentement, un autre résultat est apparu : dans chaque espèce, le thermomorphe le plus résistant était toujours le plus fréquent. Plutôt que le modèle de stricte neutralité adaptative des isozymes selon Kimura, c'est celui des mutations faiblement délétères de Ohta (1973) qui semble suggéré dans ce cas. On sait cependant que ce dernier modèle s'intègre dans le cadre de

Tableau 10 : Distribution, en nombre de lignées analysées, de 27 électrothermomorphes parmi les riz cultivés et *O. breviligulata* (Second, 1982).

Locus et électrothermomorphes*	Nombre de lignées par groupes **			
	G	Ba	Bs	S
<i>Mdh-A</i> ¹ 62°	32	30	66	40
<i>Mdh-A</i> ¹ , <i>A</i> ² et <i>A</i> ³ 56°	—	—	2 (<i>A</i> ² et <i>A</i> ³)	1 (<i>A</i> ¹)
<i>Mdh-B</i> ¹ 62°	32	30	67	41
<i>Mdh-B</i> ¹ 59°	—	—	1	—
<i>Mdh-C</i> ¹ 56°	32	30	66	41
<i>Mdh-C</i> ¹ 53°	—	—	2	—
<i>Cat-A</i> ¹ et <i>A</i> ³ 47°	32 (<i>A</i> ¹)	30 (<i>A</i> ¹)	65 (<i>A</i> ¹)	41 (<i>A</i> ¹ and <i>A</i> ²)
<i>Cat-A</i> ¹ 44°	—	—	3	—
<i>Est-F</i> ² 53°	—	—	—	13
<i>Est-F</i> ² 50°	—	—	—	7
<i>Pgi-A</i> ¹ , <i>A</i> ² et <i>A</i> ³ 59°	26 (<i>A</i> ³)	24 (<i>A</i> ³)	25 (<i>A</i> ³)	122 (<i>A</i> ¹ et <i>A</i> ²)
<i>Pgi-A</i> ² et <i>A</i> ⁴ 56°	6 (<i>A</i> ²)	6 (<i>A</i> ²)	29 (<i>A</i> ² et <i>A</i> ⁴)	—
<i>Pgi-A</i> ¹ 56°	—	—	9	—
<i>Pgi-A</i> ¹ et <i>A</i> ² 53°	—	—	4	—
<i>Pgi-A</i> ¹ 47°	—	—	1	—
<i>Pgi-B</i> ¹ , <i>B</i> ² , <i>B</i> ³ et <i>B</i> ⁴ 56°	32 (<i>B</i> ¹)	30 (<i>B</i> ¹)	67 (<i>B</i> ¹ et <i>B</i> ⁴)	122 (<i>B</i> ¹ , <i>B</i> ² et <i>B</i> ³)
<i>Pgi-B</i> ¹ 53°	—	—	1	—

* les électrothermomorphes sont symbolisés par l'électromorphe et la plus forte température (en °C) soutenue pendant 20 mn sans perte appréciable d'activité (Second et Trouslot 1980)

** entre parenthèses, l'électromorphe considéré, si ambigu. G : *O. glaberrima*, Ba : *O. breviligulata* en adventice ; Bs : *O. breviligulata* sauvage ; S : *O. sativa*.

l'hypothèse de " mutations et dérive au hasard " de l'évolution moléculaire due à Kimura (1983).

C) Diversité régionale et écotypique.

Nous l'avons étudiée au niveau de 26 locus (dont 16 polymorphes) qui comprennent la majorité des locus polymorphes chez *O. breviligulata*. Cependant les analyses ayant été réalisées au fur et à mesure des prospections, la fiabilité des résultats n'est peut-être pas totale, en particulier pour certaines bandes d'estérases (*Est-A* et *F*) dont la présence-absence peut être influencée par les conditions de culture (Second et Trouslot, 1980a). Les résultats présentés sont donc à considérer comme préliminaires dans l'attente d'une analyse plus rigoureuse mais permettent cependant d'avancer quelques conclusions. Les échantillons sont classés par pays d'origine et dans certains cas par régions. Pour le Sénégal, on distingue ainsi la région Nord, la région Orientale et la Casamance. Pour le Mali on distingue du reste du pays la zone du delta intérieur du Niger, c'est-à-dire les formes de riz " flottantes " et " dressées " (Bezançon et al. 1977, 1978).

Les fréquences d'électromorphes sont présentées indépendamment pour *O. glaberrima* et les formes adventices et sauvages d'*O. breviligulata* dans le tableau II. L'analyse des distances de Nei entre ces formes et origines géographiques par la méthode du positionnement multidimensionnel est montrée pour le premier plan sur la figure II. On remarque que la diversité d'*O. glaberrima* et d'*O. breviligulata* adventice se regroupe avec celle d'*O. breviligulata* sauvage originaire des pays sahéliens. Par contre, une séparation des échantillons d'*O. breviligulata* sauvage originaires de Tanzanie, Botswana, Zambie et Côte d'Ivoire apparaît nettement. La divergence maximale est atteinte par les échantillons du Botswana et de Tanzanie. Pour plusieurs locus, *Pox-E*, *Est-H* et *I*, *Lap-E* notamment, un cline semble exister entre l'Afrique de l'Ouest, l'Afrique Centrale et l'Afrique de l'Est et Australe. Dans cette structure, les deux populations de Zambie apparaissent comme une exception, étant intermédiaires entre celles d'Afrique de l'Est et de l'Ouest. Ce fait se retrouve au niveau de la morphologie : les populations de Zambie se rattachent plutôt à celles de l'Afrique de l'Ouest par leur aspect général et

- *O. glaberrima*
 △ *O. breviligulata* adventice
 □ *O. breviligulata* sauvage



Fig. 11 - Positionnement multidimensionnel (sur la base des distances génétiques) de 27 groupes de plantes d'*O. glaberrima* et d'*O. breviligulata* sauvage et adventice établis selon l'origine géographique et analysées pour la fréquence des électromorphes à 26 locus polymorphes (données du tableau 11).

La classification taxinomique ou écologique est indiquée par un symbole. Des lettres marquent l'origine géographique: C: région de la Casamance au Sénégal; O: région du Sénégal Oriental; S: région du Fleuve au Sénégal; M: Mali en dehors des zones inondées par le Niger; L: région du delta intérieur du Niger au Mali; I: Côte d'Ivoire; H: Burkina-Faso; K: Nigéria; To: Togo; T: Tchad; U: Cameroun; E: Tanzanie; Z: Zambie; W: Botswana.

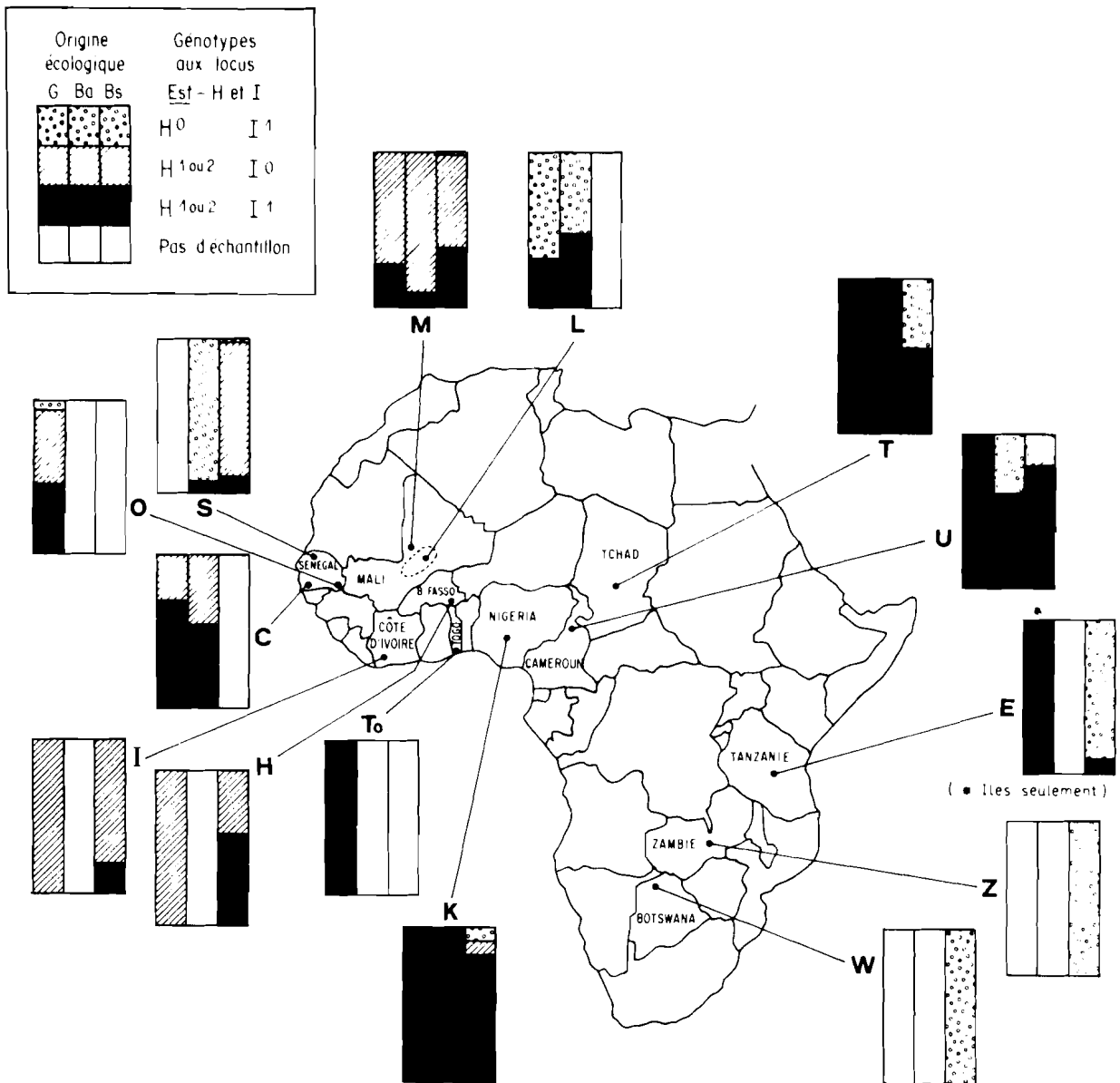


Fig. 12 - Distribution des fréquences d'électromorphes aux locus Est-H et Est-I pour *O. glaberrima* (G), *O. breviligulata* en adventice (Ba) et *O. breviligulata* sauvage (Bs) classés sur une base régionale.

Chaque lettre indique une région ou un pays (voir le tableau 11).

vigueur alors que celles de Tanzanie et du Botswana s'en distinguent. Ce fait est remarquable et mériterait d'être précisé sur un plus fort échantillonnage, malheureusement pas disponible actuellement.

Un aspect particulièrement intéressant de la diversité régionale concerne le polymorphisme des bandes d'estérases H et I (voir figure 12). L'absence fréquente de la bande H (électromorphe 0) correspond au type dressé d'*O. glaberrima* alors que l'absence fréquente de la bande I caractérise le type flottant (Bezançon et al. 1977). La présence simultanée des bandes H et I se rencontre dans les deux écotypes. Une variation parallèle est observée entre *O. glaberrima* et *O. breviligulata* adventice pour les fréquences de ces bandes dans les mêmes régions. Par contre, parmi *O. breviligulata* sauvage, cette dichotomie apparaît seulement en fonction de l'origine géographique des populations. A l'Ouest du lac Tchad, la bande H est parfois absente mais la bande I toujours présente. A l'Est du lac Tchad et au Sud, la bande H est toujours présente mais la bande I fréquemment absente. En d'autres termes, vue au niveau de ces bandes d'estérases, la différenciation régionale d'*O. breviligulata* se retrouve au niveau d'une différenciation écotypique d'*O. glaberrima*. Par ailleurs, au Mali, les populations d'*O. breviligulata* adventice " flottante " du delta du Niger ne sont pas en relation directe avec les populations d'*O. breviligulata* sauvage que l'on trouve à l'Ouest du Delta.

Un autre aspect de la variabilité du locus *Est-H* concerne l'électromorphe rare *Est-H2* que l'on rencontre parmi *O. glaberrima* et *O. breviligulata* adventice du Nigeria et parmi *O. breviligulata* sauvage du Mali. Ce résultat confirme la convergence des fréquences géniques entre formes adventices et cultivées mais au contraire l'absence de relation directe entre populations cultivées et sauvages d'une même région.

Ces données permettent d'avancer quelques conclusions :

Alors que les formes adventices ont toujours une grande affinité avec les formes cultivées dans la même région (indice d'un flux génique important entre les deux), il n'en va pas de même des relations entre formes sauvages et cultivées. La domestication aurait concerné une vaste zone (concept de " Non-centre " de Harlan, 1975a), impliquant des formes sauvages des régions Ouest et Est du lac Tchad, mais la migration des cultivars les a parfois conduits loin de leur aire d'origine.

Par ailleurs, les prospections sur le terrain ont montré que dans le delta intérieur du Niger, présumé par Portères comme le centre d'origine d'*O. glaberrima*, se rencontrent des populations adventices d'*O. breviligulata* mais pas de population sauvage (Bezançon et Second, rapport de prospection au Mali 1975). Au total, les résultats confirment l'hypothèse de Portères (1950) d'une domestication du riz africain en Afrique mais pas certains de ses détails tels que son origine dans la région du delta du Niger. Les résultats présents militent pour une domestication dans la zone sahélienne avec, peut-être, une importance particulière de la zone du lac Tchad qui apparaît à la jonction entre deux aires de diversité d'*O. breviligulata* sauvage.

D) Origine d'*O. breviligulata* adventice.

Une situation particulièrement intéressante existe en Afrique de l'Ouest où les deux espèces cultivées peuvent être rencontrées en mélange dans les mêmes rizières avec des formes adventices d'*O. breviligulata*. Comme nous l'avons remarqué au cours de nos prospections, parmi les riz à ligule courte, aux épillets hispides, aristés et égrenant spontanément, rencontrés en adventices dans les rizières d'Afrique de l'Ouest et Centrale jusqu'au Soudan, il existe 2 types extrêmes avec des intermédiaires. L'un a des épillets gros et allongés avec une arête longue et forte comme l'espèce *O. breviligulata* des mares temporaires. L'autre a des épillets plus ronds et plus courts, comme *O. glaberrima*, avec une arête plus courte et plus fine. Ce dernier est appelé parfois *O. stapfii*. Au cours de nos prospections en Afrique de l'Ouest, la forme *stapfii* a été rencontrée dans toutes les régions traversées, parfois en mélange avec l'autre forme d'*O. breviligulata* adventice (dans le delta du Niger, au Mali, en particulier, Bezançon et Second, rapport de mission 1975). Elle est cependant plus fréquente dans les rizières mal entretenues ou leurs jachères, en particulier au Tchad et au Cameroun (Borgel et Second, rapport de prospection 1977) où de nombreux hybrides *O. sativa* X *O. glaberrima* ont été également observés et étudiés comme suit :

104 plantes issues des populations échantillonnées lors de la prospection ci-dessus ont été mesurées pour 9 caractères et les résultats analysés selon la technique des composantes principales. Elles représentaient des descendance d'hybridation naturelle entre *O. sativa* et *O. glaberrima* (l'origine hybride fut

confirmée par l'analyse des isozymes), 5 cultivars d'*O. glaberrima*, 2 cultivars d'*O. sativa*, 7 populations d'*O. breviligulata* adventice, dont 3 de type *stapfii*, 1 population d'*O. breviligulata* sauvage et 2 plantes issues d'une hybridation naturelle entre *O. longistaminata* et *O. sativa* ou *O. glaberrima* (Second, 1979).

La figure 13 présente la projection des plantes étudiées dans le plan des axes I et II dont la composition principale est la suivante :

- Axe I : (44,18% de la variabilité) = 0,85 nombre de racèmes secondaires + 0,81 longueur de la ligule + 0,81 nombre d'épillets + 0,75 poids sec / longueur du cycle + 0,66 hauteur des talles + 0,63 longueur des feuilles paniculaires - 0,53 fertilité pollinique - 0,49 longueur des arêtes.

- Axe II : (15,3% de la variabilité) = 0,78 largeur feuille paniculaire - 0,59 longueur des arêtes - 0,38 longueur de la ligule + 0,36 fertilité pollinique + 0,28 nombre d'épillets.

On remarque que la forme *stapfii* inclut *O. glaberrima* mais est plus variable, certaines plantes étant intermédiaires entre *O. sativa* et *O. glaberrima* (avec, en particulier, un nombre de racèmes secondaires de la panicle supérieur à celui d'*O. glaberrima* et *O. breviligulata*). Les autres formes d'*O. breviligulata* adventice ne se distinguent pas par contre de la population sauvage de la même espèce dans la même région.

Des données plus complètes sur l'analyse morphologique et sur les résultats d'hybridation parmi le complexe des espèces annuelles de riz d'origine africaine ont été obtenues par Bezançon (1982).

Nous avons vu d'autre part (tableau 11) que l'analyse électrophorétique montre une convergence dans le polymorphisme des populations d'*O. breviligulata* adventice et d'*O. glaberrima* région par région. La diversité de la forme adventice est cependant plus forte que celle de la forme cultivée avec des électromorphes qui n'ont jamais été observés chez *O. glaberrima*. Ces derniers sont, selon les cas, observés parmi *O. breviligulata* sauvage ou *O. sativa*, ou les deux à la fois. Ces faits fournissent une preuve directe que la diversité d'*O. breviligulata* adventice proviendrait d'introgressions de gènes par *O. glaberrima* en provenance de deux sources au moins :

■ *O. glaberrima*

● *O. sativa*

O. breviligulata adventice :

○ non stapfii

○ stapfii

▲ *O. breviligulata* sauvage

descendants d'hybrides spontanés :

* *O. glaberrima* x *O. sativa*

x *O. longistaminata* x *O. sativa*

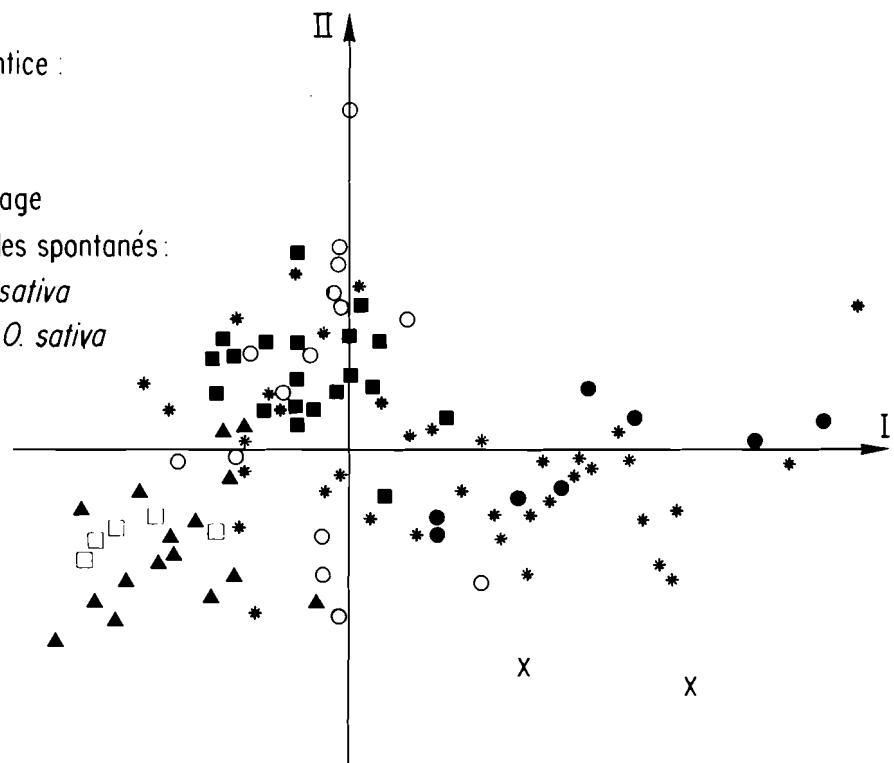


Fig. 13 - Positionnement, sur le premier plan d'une analyse en composantes principales, de 104 plantes mesurées pour 9 caractères morpho-physiologiques.

Leur classification taxinomique est indiquée par un symbole conventionnel.

- *O. breviligulata* sauvage
- *O. sativa*

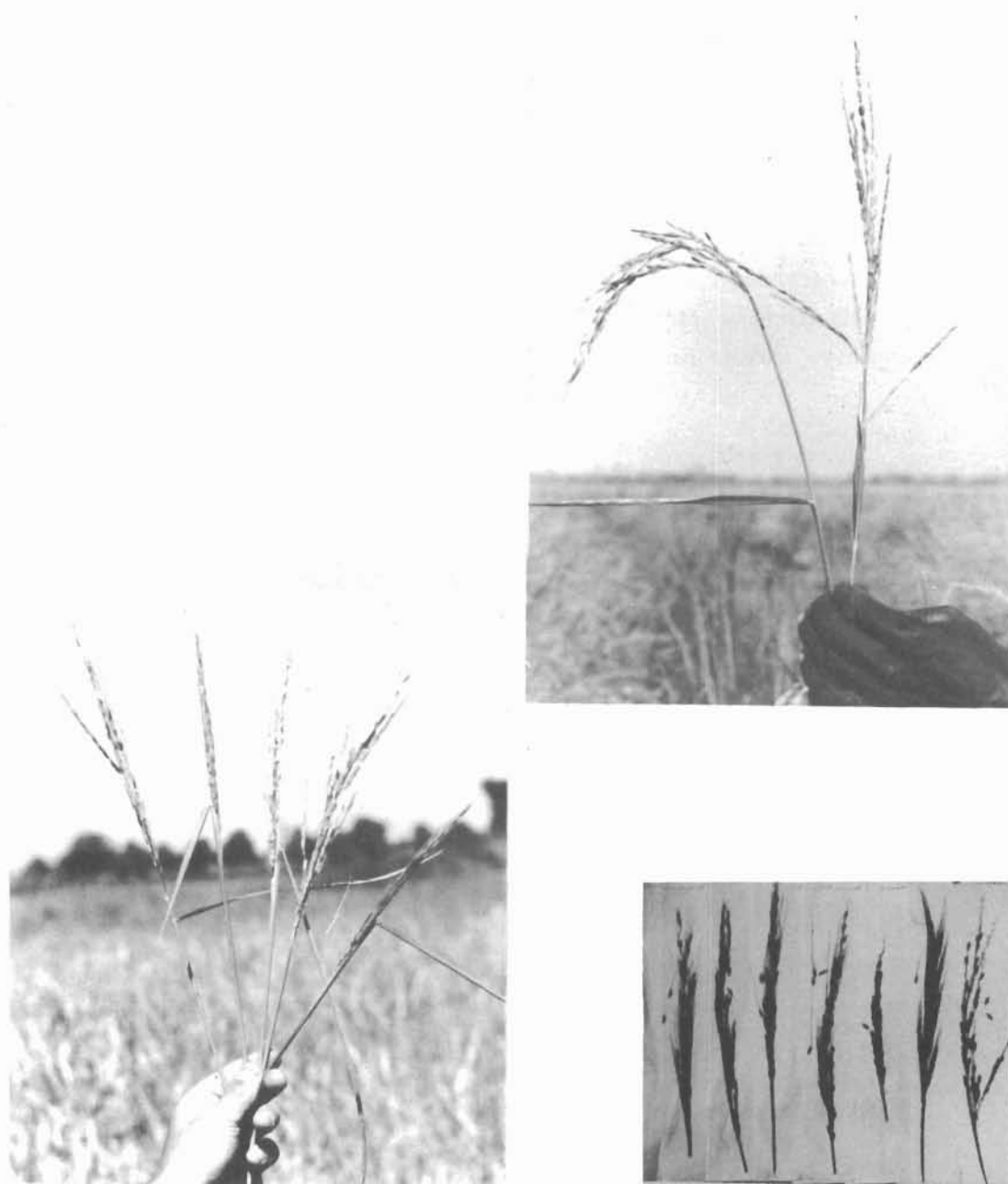
Alors que la première source est aisée à admettre, la deuxième apparaît plausible compte tenu des descendance d'hybrides *O. sativa* X *O. glaberrima* observés.

Des plantes d'apparence du type *stapfii* ont également été observées dans une descendance de 4ème génération d'un croisement contrôlé *O. sativa* X *O. glaberrima* à Mishima au Japon. Cependant, l'autofécondation des descendance n'avait pas été rigoureusement contrôlée et on ne peut malheureusement pas exclure des croisements accidentels avec *O. breviligulata* ou *O. rufipogon*.

O. breviligulata ne s'observe pas en adventice en Afrique de l'Est et Australe. Un type particulier d'adventices (formes "Pururé") a cependant été observé dans les îles Pemba et Zanzibar de Tanzanie (Miezan et Second, rapport de mission 1979). Il coïncide avec l'existence (rare) d'*O. glaberrima* sur ces îles, ressemble au type *stapfii* d'*O. breviligulata* adventice mais possède une ligule longue. Au niveau des 40 locus enzymatiques analysés, il s'apparente uniquement à *O. sativa* et pourrait en être dérivé, peut-être à la suite d'hybridations de types *indica* et *japonica* tous deux présents sur ces îles.

En conclusion, même si aucune preuve formelle de l'évolution des formes adventices de riz uniquement à partir de variétés cultivées n'a encore été obtenue, retenons que se rencontrent des formes adventices qui n'ont pas de lien direct avec la forme sauvage locale mais au contraire avec la forme cultivée.

Les hypothèses de Nayar (1973) et Portères (1956) n'étaient pas exclusives en ce qui concerne l'origine d'*O. breviligulata* considéré soit dérivé des cultivars, soit espèce ancestrale d'*O. glaberrima*, respectivement. Toutes deux semblent expliquer une part de réalité au niveau des formes adventices. Par extension de l'hypothèse de Nayar, on peut suggérer que des croisements entre les sous-espèces *indica* et *japonica* d'*O. sativa* pourrait être à l'origine de certaines formes adventices à ligule longue. L'application de cette hypothèse au cas des formes "Pururé" des îles tanzaniennes semble d'autant plus justifiée que la diversité particulièrement élevée des cultivars de ces îles pourrait inclure des formes "ancestrales" *indica* et *japonica* (Ghesquière et Second 1983).



En haut : Comparaison d'une panicule d' O. sativa (courbée) et d'O. glaberrima (dressée).

En bas à gauche : Différentes panicules issues d'un essai d'hybrides O. sativa x O. glaberrima dans une rizière du Tchad (Novembre 1977).

En bas à droite : Différentes panicules des types "Pururé" que l'on trouve en adventice dans les rizières des îles tanzaniennes (Zanzibar, Pemba, Décembre 1979).

III) LA STRUCTURE GENETIQUE DE L'ESPECE *O. SATIVA* COMPAREE A CELLE D'*O. GLABERRIMA*.

A) La diversité génique et la structure génétique.

Le polymorphisme d'*O. sativa* a été étudié au niveau de 40 locus sur un nombre de lignées (une plante reproduite en autofécondation) variant de 41 à 357 selon les locus et représentant pour la plupart chacune un cultivar traditionnel. La diversité génique moyenne était relativement élevée ($H = 0,23$) mais un nombre maximum de 3 électromorphes par locus était seulement distingué. La thermosensibilité des isozymes étudiée à 7 locus sur 40 pour 122 lignées ne permettait pas non plus de distinguer plus de 3 allèles à un seul locus alors que 7 allèles pouvaient être distingués au locus *Pgi-A* chez *O. breviligulata*.

La distribution de fréquence des valeurs de diversité génique par locus (h) entre les 40 locus montrait un excès significatif de locus avec une diversité élevée (h de l'ordre de 0,5) par rapport à une distribution théorique calculée dans le cadre de l'hypothèse neutraliste et était l'indice d'une hétérogénéité génétique d'*O. sativa* (Second, 1982).

Une collection de 60 lignées étudiée pour le polymorphisme en électrophorèse à 40 locus et la thermosensibilité des isozymes à 7 locus fut constituée. Elle se répartissait comme suit : 41 *O. sativa*, 6 *O. glaberrima*, 7 *O. breviligulata* adventices et 6 *O. breviligulata* sauvages représentant des origines (géographique, écologique, collections d'origine) aussi variées que possible. Leur variabilité fut traitée par l'analyse factorielle des correspondances (figure 14) dont les résultats sont décrits par ailleurs (Second 1982). Pour une comparaison, nous présentons sur la figure 15 la distribution de ces mêmes lignées dans le premier plan d'une analyse en "coordonnées principales" des distances de Nei entre lignées, calculées sur la base des mêmes données. On remarque que les deux distributions sont essentiellement identiques mais l'analyse factorielle des correspondances met plus en évidence des états de caractères dans un contexte inhabituel. C'est le cas notamment d'une lignée d'*O. breviligulata* adventice, présentant un seul électromorphe *indica* mais qui se rapproche ainsi fortement des variétés de ce dernier type. C'est aussi le cas des variétés qui apparaissent intermédiaires *indica-japonica* dans l'analyse

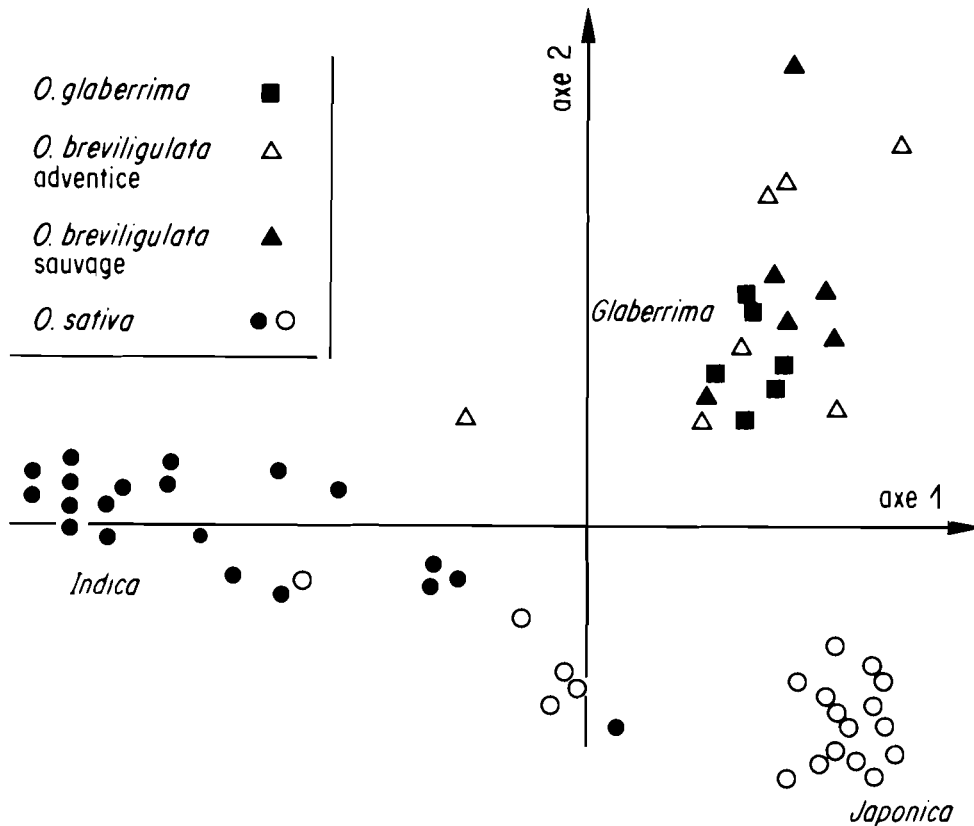


Fig. 14 - Distribution, dans le premier plan d'une analyse factorielle des correspondances, de 60 lignées décrites par 32 locus polymorphes considérés comme autant de caractères avec différents états selon l'électrothermomorphe (Second 1982)

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.

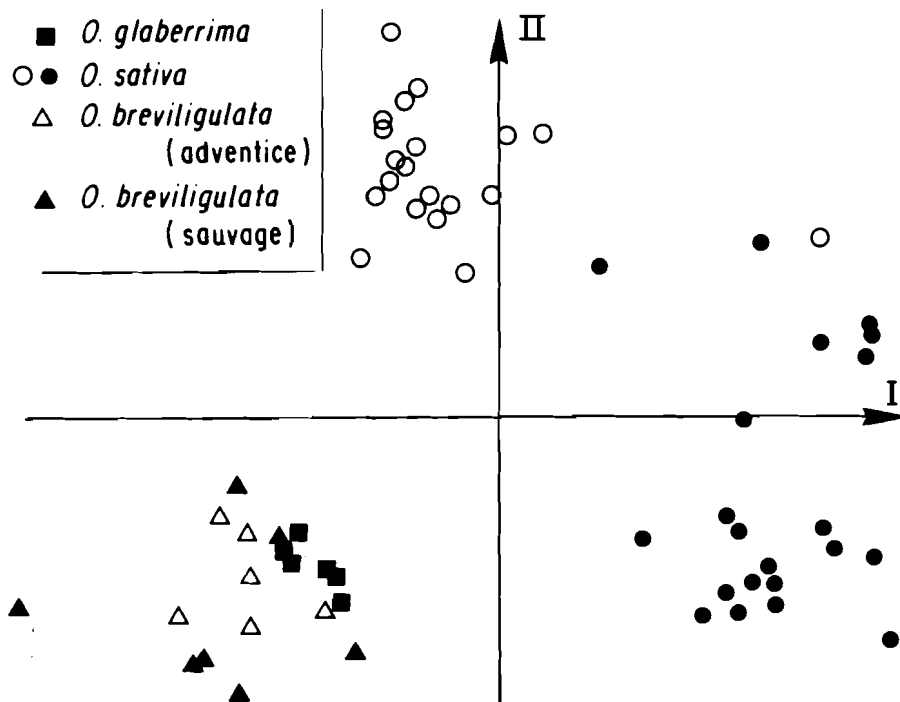


Fig. 15. Les mêmes données et lignées que dans la figure 14, traitées par l'analyse en coordonnées principales des distances de Nei entre lignées.

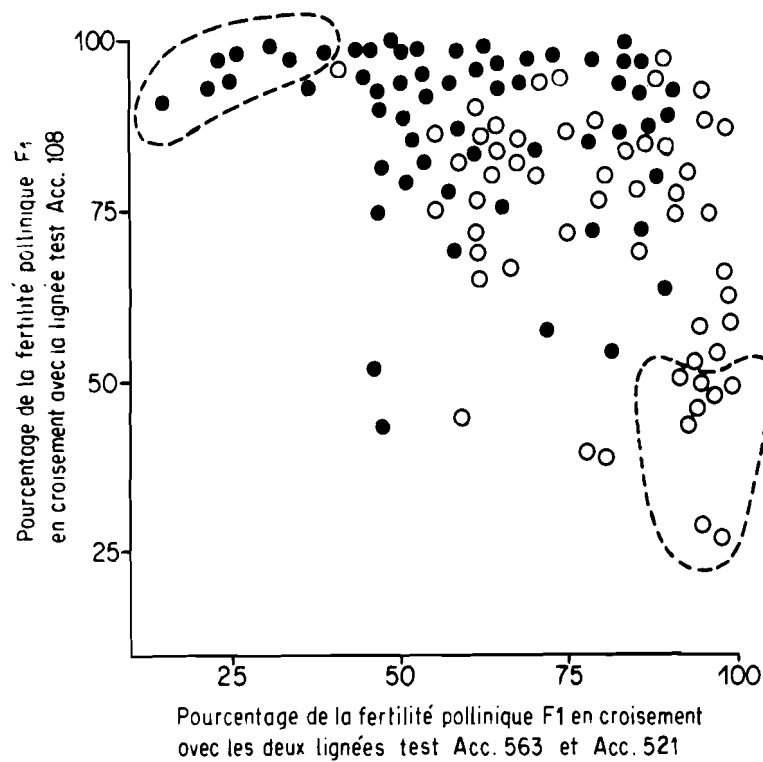


Fig. 16 - Distribution de 115 lignées d'*O. sativa* sur la base de leur fertilité moyenne en croisement avec 2 testeurs japonica (axe horizontal) et un testeur indica (axe vertical).

Un cercle vide indique la réaction négative au phénol, connue pour être étroitement liée à la différenciation indica-japonica. Les deux groupes de huit lignées qui ont été utilisées pour la définition des formules isozymiques "ancestrales" indica et japonica sont entourés.

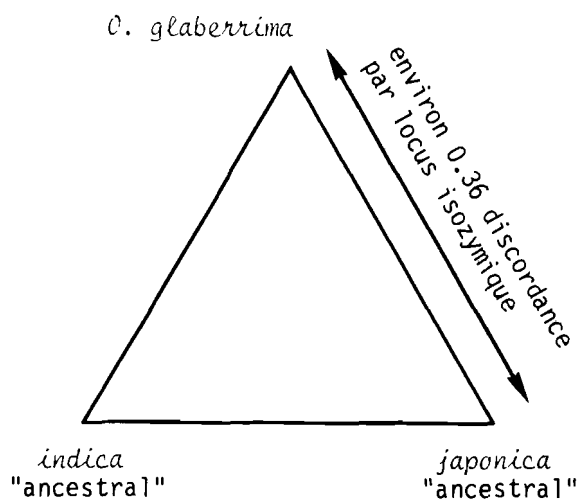


Fig. 17 - Représentation graphique de l'équidistance génétique, sur la base de l'électrophorèse d'isozymes, entre O. glaberrima et les formes ancestrales des types indica et japonica définies dans le texte.

factorielle des correspondances alors qu'elles ne le sont pas en terme de proportion d'électromorphes de l'un ou l'autre type.

B) La relation entre la stérilité pollinique des hybrides F1 chez *O. Sativa* et la différenciation *indica-japonica*.

De nombreux caractères distinguent les types *indica* et *japonica* (tableau 4, p.30). Parmi ceux-là, la stérilité pollinique des hybrides F1, bien que n'ayant pas de relation directe apparente avec cette différenciation (Oka 1983), semblait présenter un intérêt particulier pour l'étude des relations phylogénétiques, compte tenu du fait qu'une stérilité pollinique complète se manifeste dans les hybrides *O. sativa* X *O. glaberrima*.

Utilisant les données de Oka (1958) sur 115 lignées d'*O. sativa* croisées avec 7 variétés tests de la même espèce, nous avons classé ces lignées selon leur stérilité en croisement avec les variétés tests les plus discriminantes (voir Second 1982). Nous avons obtenu une distribution (figure 16) dans laquelle une grande majorité des lignées a une fertilité pollinique de plus de 50% avec les deux testeurs et 2 petits groupes ont une réaction extrême : très fertiles avec l'un des testeurs et plus de 50% stériles en croisement avec l'autre testeur. Nous avons choisi les deux groupes des 8 lignées les plus extrêmes qui furent analysées pour les 40 locus, côte à côte sur les mêmes plaques d'amidon. Il fut surprenant de constater que tous les allèles fréquents chez *O. sativa* y étaient retrouvés, les deux groupes apparaissant complémentaires entre eux. Parmi le groupe *japonica*, il y avait 5 variétés du Japon, 1 de Taïwan, 1 de Thaïlande et 1 du Nord de la Chine. Parmi le groupe *indica*, il y avait 3 variétés d'Indonésie, 3 de Taïwan, 1 de Chine centrale et 1 des Philippines.

La composition isozymique de chacun des deux groupes fut donc considérée comme représentant les formules " ancestrales " ou " de base " de la diversité isozymique d'*O. sativa*. Le tableau 12 donne pour les 21 locus les plus polymorphes, la liste des électromorphes rencontrés dans les types *indica*, *japonica* et *glaberrima* de riz cultivés et de ceux qui ont été trouvés dans les deux groupes de 8 variétés définis plus haut. Les électromorphes observés

Tableau 12. Affichés par leur chiffre conventionnel et dans l'ordre de leurs fréquences décroissantes pour chaque locus, les électromorphes qui sont fréquemment (> 5% environ) observés dans les trois types de riz cultivés pour les 21 locus les plus polymorphes. Quand il y a ambiguïté l'électromorphe est indiqué entre parenthèses.

Pour les types *indica* et *japonica*, sont également portés les électromorphes observés dans les variétés présumées "ancestrales" sur la base des relations de stérilité pollinique (Fig. 14).

Loci	<i>indica</i>		<i>japonica</i>		<i>glaberrima</i>
	effectif	"ancestral"	effectif	"ancestral"	
<i>Pgd-A</i>	1, 2 et 3	1, 2 et 3	1 et 3	1	1
<i>Cat-A</i>	1	1	2 et 1	2	1
<i>Pox-B</i>	4 et 3	4 et 3	3 et 4	3	1 et 2
<i>E</i>	2	2	2	2	1
<i>Got-B</i>	1	1	1 0	0	1
<i>Est-B</i>	2 et 0	2 et 0?	1 et 0	1 et 0?	1
<i>C</i>	2	2	0	0	0
<i>D</i>	1 et 0	1 et 0	1 et 0	1	1
<i>E</i>	1, 2 et 0	1 et 2	1 et 0	0	1
<i>F</i>	2 et 0	2	0 2	0	1
<i>G</i>	0 et 1	0	1	1	1
<i>H</i>	?* et 0	?*	1 et ?*	1	1 et 0
<i>I</i>	0	0	2	2	1 et 0
<i>J</i>	2	2	1	1	0
<i>Ca</i>	1 et 2	1 et 2	2	2	1
<i>Acp-B</i>	2	2	1	1	1
<i>C</i>	1	1	0	0	1
<i>Lap-A</i>	1 et 0	?	1 et 0	?	1
<i>C</i>	1 et 2	1 et 2	1 et 2	1 et 2	1
<i>E</i>	1	1	1 et 2	1 et 2?	1 et 3
<i>Pgi-A</i>	1 et 2(59°)	1	2(59°)	2(59°)	3 et 2(56°)
<i>B</i>	1 et 2	2	1	1	1

* superposée mais plus faible que F2

étant classés par ordre de leur fréquence relative à chaque locus, on remarque que les formules dites " ancestrales " ne représentent pas, chez *O. sativa*, le tirage au sort de la formule la plus probable (les électromorphes *Est-EO* chez le type *japonica* et *Pgi-B2* chez le type *indica* ne sont pas les plus fréquents mais on les retrouve seuls dans les formules ancestrales). Il serait hautement improbable d'observer ces deux formules parfaitement complémentaires parmi 16 variétés seulement en l'absence d'une structure forte. Néanmoins, il serait bien entendu souhaitable de disposer de plus nombreuses variétés avec des réactions de stérilité extrêmes pour confirmer ce test. Compte tenu de notre hypothèse, il se pourrait d'ailleurs que l'observation des stérilités polliniques en croisement soit particulièrement pertinente pour caractériser la diversité génétique d'une collection de variétés.

Un résultat important qui apparaît dans les données du tableau 12 est l'équidistance entre les trois formes de riz cultivé comme indiqué sur la figure 17.

C) Conclusion et interprétation de la structure génétique d'*O. sativa*.

La structure génétique observée (figures 14 et 15) renforce singulièrement l'hypothèse de Portères d'une domestication d'*O. glaberrima* indépendamment d'*O. sativa*. Par analogie, il apparaît que l'origine d'*O. sativa* pourrait bien être dans la domestication indépendante des types *indica* et *japonica*.

En effet, la non-influence de la domestication sur la nature des isozymes observés (couple *O. glaberrima* - *O. breviligulata*) d'une part et la distance importante des types *japonica* et *indica* d'autre part suggèrent la domestication de ces derniers à partir de deux ancêtres sauvages différenciés en allopatrie, précédemment à la domestication (Second 1982, 1984c). La convergence relative des trois types cultivés avec *O. breviligulata*, par rapport à la diversité d'*O. rufipogon* asiatique (beaucoup plus dispersé sur la figure 6) suggère de plus que la domestication a eu lieu à partir d'une forme annuelle dont la migration entre les continents a pu durer plus longtemps que pour la forme pérenne, dans le cadre du refroidissement et de l'aridification

concomitante du climat du globe terrestre depuis la fin de la période Tertiaire (voir le chapitre de l'interprétation générale).

Au contraire, tant dans l'hypothèse monophylétique, avec sélection disruptive, de Oka et Chang (1962) que dans l'hypothèse de Chang (1976) dans laquelle le type *japonica* a pour origine le type tropical *indica*, on s'attendrait à observer une structure génétique non polarisée au niveau isozymique.

Selon Oka (1983) la différenciation d'après la stérilité pollinique F1 se serait accumulée au cours de la domestication et ne serait pas en relation directe avec la différenciation *indica-japonica*. Les résultats présents apportent au contraire une preuve indirecte que les ancêtres des types *indica* et *japonica* actuels auraient été isolés par une barrière de stérilité pollinique des hybrides F1, peut-être comparable à ce que l'on observe entre *O. glaberrima* et *O. sativa*, bien que les niveaux actuels de stérilité soient moindres.

L'énorme diversité - à quelque niveau d'observation que ce soit - d'*O. sativa* par rapport à *O. glaberrima* pourrait donc s'interpréter par :

- a) des introgressions réciproques de gènes entre les sous-espèces ancestrales *indica* et *japonica*.
- b) des introgressions de gènes du riz sauvage dans les différentes régions où les cultivars furent disséminés. L'introgression de gènes d'*O. longistaminata* par *O. sativa* en Afrique en est un bon exemple (Ghesquière et Second 1983).

Si le point b) est bien prouvé, il apparaît difficile de distinguer le point a) du point b) par électrophorèse dans la mesure où les isozymes des formes cultivées se rencontrent identiques chez les formes sauvages. Les introgressions entre types *japonica* et *indica* nous semblent cependant avoir joué un rôle important dans l'évolution des riz cultivés pour les raisons qui suivent.

Bien que les deux types soient en général cultivés dans des champs différents, on les trouve parfois en mélange (en Afrique notamment à l'époque actuelle - Ghesquière et Second 1983 -) ou en voisinage immédiat. D'autre part, des variétés des deux types sont fréquemment cultivées par le même riziculteur ce qui donne l'occasion de nombreux mélanges accidentels. Le jeu de la sélection des semences permet l'évolution de nouvelles variétés à partir de descendances hybrides.

Un exemple particulièrement important où nous avons de nombreux indices pour suspecter de telles introgressions se trouve dans le cas des variétés dites " pluviales " ou de " montagne ". Elles sont fréquemment de type *japonica*. Ce dernier est cultivé soit à des latitudes élevées (Japon, Chine), soit en altitude, soit en conditions pluviales (Asie, Afrique, Amérique). Les variétés de type *japonica* sont donc depuis très longtemps moins exposées aux hybridations avec le riz sauvage que les variétés de type *indica*. Nous voudrions montrer cependant que, tant au Japon qu'en conditions tropicales, les variétés pluviales *japonica* présentent fréquemment des marqueurs caractéristiques du type *indica*.

1) Au Japon, une étude extensive de 281 cultivars au niveau de 3 locus d'estérases (Nakagahra et al. 1975) montre que les variétés de type " irrigué " ne présentent qu'un seul zymogramme (correspondant au type *japonica*) alors que les variétés dites de montagne, cultivées en conditions pluviales possèdent d'autres zymogrammes avec des électromorphes que l'on rencontre plus fréquemment chez le type *indica*. Ces dernières montrent par ailleurs une plus grande variabilité du nombre de nucléoles que les variétés irriguées (Oka et Kao 1955), ce qui les rapproche également du type *indica*. Cette tendance est confirmée par l'examen des variétés originaires du Japon parmi la collection des " testeurs de Oka ", conservée au NIG, et d'une variété récoltée en 1981 sur une pente de colline, près de Mishima, et que nous avons nommée " Hakoné ". Comme l'indique le tableau 13, les variétés cultivées en conditions pluviales montrent, par rapport à celles cultivées en condition irriguée, plus fréquemment des marqueurs *indica* tels que la réaction positive au phénol des glumelles, les électromorphes *Cat-A1* et *Est-E1* (ce dernier en confirmation de Nakagahra et al. 1974). Elles ont d'autre part plus fréquemment été classées dans le groupe *japonica* tropical de Oka (1983 = Itr de Oka 1958) et sont, en moyenne, plus fertiles en croisement avec le testeur 108 (*indica*) et moins fertiles en croisement avec les testeurs 521 et 563 (*japonica*). Elles appartiennent néanmoins " globalement " toutes au type *japonica*.

Ces faits sont à rapprocher de l'observation peu connue que des variétés appartenant au type *indica* se trouvent au Japon et sont représentées notamment par les " riz rouges " (Akai-mai) qui contaminaient les populations de riz de montagne dans ce pays et possèdent une capacité de compétition élevée (Sakai et Suzuki, 1952). Ces variétés présentent une prédominance d'électromorphes de type *indica* (*Cat-A1* ; *Est-C2* ; *Est-E2*, *Est-I2* ; *Acp-B2* ;

Tableau 13. Dix neuf variétés originaires du Japon, classées selon les indications du Dr. H.I. Oka d'après leur aptitude à être cultivées en conditions pluviales et examinées pour plusieurs caractères en relation avec la différenciation *indica-japonica*.

Up : aptitude à la culture dite de montagne ;

Ph : réaction au phénol des glumelles ; C : classification (Oka 1983 et 1958) en type *Japonica* tempéré (Tm) et *Japonica* tropical (Tr) ; 108 : fertilité pollinique en croisement avec le testeur *indica* 108 (%) ; 521/563 : moyenne de la fertilité pollinique en croisement avec les testeurs *japonica* 521 et 563 (%) ; Cat et Est : électromorphes aux loci Cat-A et Est-E, respectivement. Un blanc signifie l'absence de donnée.

Variétés "testeurs" de H.I. Oka en provenance du Japon		Up	Ph	C	108	521/ 563	<u>Cat</u>	<u>Est</u>
521	Kisshin	-	-	Tm	27	99	2	0
545	Shinriki	-	-	Tm	84	61	2	0
546	Ginbozu	-	-	Tm	58	94	2	0
548	Kameji	-	-	Tm				
552	Aikoku 1	-	-	Tm	49	94	2	0
554	Myojin-mochi	-	-	Tr				
562	Gun - eiki	-	-	Tm				
563	Kinoshita-moschi	-	-	Tm	29	94	2	0
564	Nakamura	-	-	Tm	43	92	2	0
565	Tosamochi	-	+	Tr				
566	Bozu 5	-	-	Tm	54	96	2	0
571	Mansaku	-	-	Tm	51	92	2	0
501	Urasan	+	+	Tm	71	85	1	0
532	Gaisen	+	+	Tr	76	66	2	0
535	Hirayama	+	-	Tm	71	61	1	0
536	Oiran	+	-	Tr				
537	Kirishima	+	+	Tr	52	46	2	1
538	Nagaewase	+	+	Tm	54	81	1	0
"Hakone"(voir texte)		+	+				1	0

Pgi-A1 et *Pgi-B2* notamment). Contrairement à la majorité des variétés *indica*, elles complètent leur cycle dans les conditions de la Camargue (R. Marie, comm. pers.). Par ailleurs, l'origine exacte des variétés de type pluvial au Japon est obscure mais il semble admis que leur développement est relativement récent et pourrait donc être postérieur à l'introduction de variétés exotiques, dont le type *indica*, au Japon. Cette introduction remonterait à plus de deux siècles (Arashi, 1974).

2) De même, les variétés de type " Javanica " (le groupe " Indo-japonica " de Portères, 1956 : voir Angladette, 1965, p. 122) sont souvent cultivées en conditions pluviales et possèdent fréquemment des électromorphes de type *indica* bien qu'elles appartiennent globalement au type *japonica*. Elles présentent, de plus, fréquemment, une bonne fertilité pollinique en croisement tant avec les variétés *indica* que *japonica* (Second, 1982).

Notons que les variétés de type pluvial possèdent également un enracinement adapté à leur écologie représentant une combinaison entre celui des variétés *indica* et *japonica* typiques (Ahmadi, 1982).

Parmi les variétés classées intermédiaires sur la figure 14, se trouvent des variétés pluviales d'origines diverses ainsi que des variétés de type flottant (Second, 1982). Glaszmann (comm. pers.) signale que les variétés de type " Aus " de l'Inde sont intermédiaires par leurs isozymes entre les types *indica* et *japonica* mais présentent en plus un électromorphe *Pgi-B3* rare chez *O. sativa*. Cet électromorphe se rencontre chez *O. rufipogon* et *O. longistaminata*. Les variétés du groupe Aus " sont semées d'Avril à Mai sur des sols relativement sablonneux et élevés, non inondés pendant les pluies " (Watt, 1908) et sont donc typiquement de type pluvial. Tant par l'Ouest que par l'Est, l'Inde a été en relation privilégiée avec la Chine depuis des millénaires et des introductions anciennes de variétés chinoises (*japonica*) sont concevables. Il se pourrait que le riz sauvage local ait joué un rôle de " pont " entre les types *indica* et *japonica* ancestraux séparés probablement par une forte stérilité des hybrides, d'où la présence des allèles particuliers dans ces groupes de variétés (voir la discussion sur la domestication des riz).

La capacité à créer de nouveaux types variétaux par introgression de gènes entre les types *indica*, *japonica* et *glaberrima* en utilisant éventuel-

lement une forme sauvage " pont " apparaît donc comme une voie importante de sélection à explorer.

Un autre groupe particulier de variétés proches du type *japonica* par les zymogrammes, mais présentant une qualité de grain de type *indica*, est représenté par certaines variétés originaires d'Iran. Elles sont caractérisées par un électromorphe rare *Pgi-B4* (fréquent chez *O. rufipogon*) et présentent l'électromorphe *Cat-A2* très fréquent chez le type *japonica* et *O. rufipogon* de Chine (figure 9) mais très rare chez le type *indica* et *O. rufipogon* d'Asie du Sud. Il est concevable qu'elles aient été sélectionnées dans cette partie du monde, au carrefour de la route de la soie, selon le mode proposé ci-dessus pour l'évolution des variétés " Aus ". La fixation, qui semble réalisée dans ces variétés, des qualités de grain appréciées par les peuples Indo-Européens (grains longs ne collant pas à la cuisson) sur une base génétique *japonica* d'origine orientale, est un des problèmes importants de la sélection de nouvelles variétés en Europe. Ces variétés iraniennes pourraient représenter des géniteurs utiles pour la sélection de nouvelles variétés européennes. Elles présentent malheureusement une stérilité élevée en croisement avec certaines variétés cultivées en Camargue.

En opposition avec l'observation que certains électromorphes caractéristiques du type *indica* se rencontrent également chez le type *japonica*, et réciproquement, on note que d'autres électromorphes fréquents sont totalement absents de l'un des types. Citons par exemple *Pgi-A1* rencontré uniquement chez le type *indica* et *Acp-B1* et *B2* " diagnostiques " des types *japonica* et *indica*, respectivement, mais le tableau 2 suggère plusieurs autres cas. L'observation ci-dessus s'explique très simplement dans la mesure où ces électromorphes pouvant être liés à des gènes de stérilité (Second et Sano 1981), ils sont susceptibles d'être éliminés de la descendance des croisements. Des croisements contrôlés sont cependant nécessaires pour vérifier si les marqueurs considérés sont systématiquement éliminés d'un " fonds " génétique *indica* ou *japonica* ou si leur absence chez l'un des types est le résultat aléatoire d'un processus historique d'introgression (voir travaux de J.L. Pham en cours).

IV) ANALYSE DE LA DIVERSITE ISOZYMIQUE DU GROUPE *LATIFOLIA*.

Le matériel étudié (Second, 1984a) comprend 144 lignées, correspondant à des plantes maintenues végétativement en serre et généralement obtenues par autofécondation ou bouturage d'une plante dans une autre collection ou représentant un échantillon de collection. Elles sont originaires des collections de l'Institut National de Génétique au Japon et de l'ORSTOM et, en complément, de celle de l'IRRI. Malheureusement, une seule lignée d'origine possible chinoise était disponible ; il s'agit d'une lignée anciennement conservée au Japon. Sa structure génomique correspond à celle d'*O. latifolia* (CCDD) et il n'est pas possible d'exclure une substitution accidentelle en cours de conservation par une plante d'origine américaine (Sampath et Subramanyam 1966).

Les lignées se répartissent de la manière suivante selon les espèces reconnues par Tateoka (1963) : *O. punctata* (15), *O. eichingeri* (5), *O. officinalis* (70), *O. minuta* (13), *O. grandiglumis* (5), *O. alta* (3), *O. latifolia* (29), *O. australiensis* (2). De plus, 3 espèces incertaines étaient représentées : *O. malanpuzhaensis* (1), *O. malabarensis* (1) et *O. paraguaensis* (1).

L'étude de 8 locus (*Mdh*-A, B et C ; *Pgi*-A et B ; *Pgd*-B ; *Icd*-A et *Pgm*-A) fut faite sur des extraits de coléoptiles. Une très grande diversité fut révélée mais les figures de zymogrammes sont tout à fait comparables entre les deux groupes *Sativa* et *Latifolia* : mêmes hétérozygoties fixées chez les diploïdes entre les locus *Mdh*-A et B et *Pgi*-A et B entre autres.

Comme on peut s'y attendre parmi ces espèces autogames, l'hétérozygotie vraie est très rarement observée. Au contraire, les allotétraploïdes apparaissent avec une hétérozygotie fixée qui se manifeste à tous les locus polymorphes (voir les zymogrammes dans Second et Trouslot, édition complétée à paraître). L'observation de l'hétérozygotie apparente par rapport aux locus définis chez les diploïdes, avec l'apparition de bandes hybrides pour les enzymes di ou multimériques peut donc être utilisée pour diagnostiquer le niveau de ploïdie lorsque plusieurs locus sont observés simultanément. A noter cependant que parmi les lignées américaines et la lignée " chinoise " (présümées toutes allotétraploïdes CCDD), une diploïdisation apparente au niveau des zymogrammes était fréquemment observée. Elle peut être



Population d'*O. officinalis* en forêt de zone montagneuse en Inde (Dangs district, Octobre 1984). En haut : totalité de la population. En bas : détail des panicules.

attribuée à une autotétraploïdisation segmentaire ou à l'effet de gènes de régulation réprimant les gènes d'un des génômes. Les deux possibilités ne sont pas mutuellement exclusives dans le même génôme mais un phénomène de régulation était certainement impliqué car un effet du stade de développement a été remarqué : des zymogrammes correspondant à un homozygote ou à un hétérozygote étaient observés en fonction du stade de développement de la feuille analysée pour le locus *Mdh-B* chez *O. latifolia*. Aucun véritable diploïde ne fut observé parmi les lignées américaines.

Le phénomène de diploïdisation apparente décrit ci-dessus ne fut pas observé parmi les allotétraploïdes BBCC.

En comparaison avec la systématique sur herbier, la classification était rendue facile parmi des complexes spécifiques tels que *O. eichingeri* (génôme CC) et *O. punctata* diploïde et tétraploïde (génômes BB ou BBCC) ou entre *O. officinalis* diploïde et *O. malampuzhaensis* et *O. minuta* tétraploïdes. Par contre, il ne semblait pas possible de distinguer sur une base simple les trois espèces américaines retenues par Tateoka (1963). De même, *O. malabarensis* ne semble pas pouvoir se distinguer d'*O. malampuzhaensis* et *O. paraguensis* ne se distingue pas des autres espèces américaines.

Sur la base de ces premiers résultats, 25 lignées furent choisies de manière à représenter la diversité isozymique révélée et les origines géographiques variées pour les différentes espèces. Neuf locus supplémentaires furent étudiés sur cette collection réduite : *Adh-A*, *Pdg-A*, *Cat-A*, *To-A*, *Lap-E*, *Skd-A*, *Got-A* et C et *Gp*.

Pour le calcul des distances génétiques entre lignées et compte tenu du fait de leur système de reproduction autogame, les allotétraploïdes étaient considérés comme des diploïdes hétérozygotes. Ceci permettait un traitement homogène des données mais les distances génétiques impliquant des allotétraploïdes étaient alors biaisées vers des valeurs plus faibles à cause de l'"hétérozygotie fixée" élevée.

Le génôme D n'est pas connu au niveau diploïde et aucune lignée observée ne semble y correspondre. Les zymogrammes des allotétraploïdes BBCC étant généralement une simple combinaison de ceux des diploïdes BB et CC, la formule attendue pour le génôme DD fut déduite de la comparaison

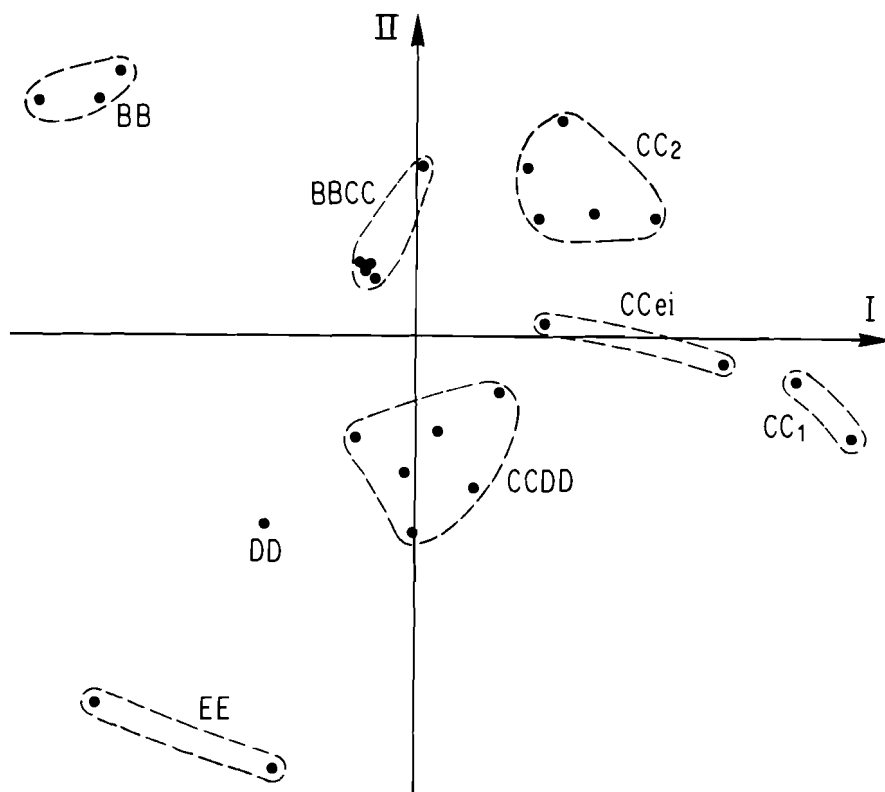


Fig. 18 - Le positionnement sur le premier plan d'une analyse en coordonnées principales, des distances de Nei sur 17 locus, de 25 plantes représentant le groupe *Latifolia* (Second 1984a).

L'appartenance aux différents génomes est indiquée par les lettres majuscules conventionnelles. Pour le génome CC, trois sous-génomes sont individualisés (voir le texte): CC1 et CC2 pour *O. officinalis*, CCEi pour *O. eichingeri*. CC1 représenterait le génome ancestral alors que CC2 et CCEi seraient dérivés d'introgression de gènes du génome BB. La formule isozymique du génome DD est fictive et déduite de la comparaison des formules des génomes CC1 et CCDD.

des zymogrammes des génomes CCDD et CC. Le positionnement multidimensionnel des lignées sur la base de leurs distances génétiques de Nei avec toutes les autres est indiqué pour le premier plan sur la figure 18.

Il apparaît que des représentants de chaque génome diploïde se trouvent aux extrêmes de la distribution, alors que les allotétraploïdes, mais aussi les diploïdes, avec le génome CC, sont dans des positions intermédiaires. Les diploïdes intermédiaires représentent *O. eichingeri* (génome CCei) d'Afrique mais aussi un groupe d'*O. officinalis* ayant pour origine l'Indonésie et les Philippines. Deux groupes distincts d'*O. officinalis* sont donc reconnus dont l'un représenterait le génome CC ancestral (... CC1) et l'autre un génome CC ayant introgressé des segments chromosomiques du génome BB (... CC2). Parmi les lignées allotétraploïdes BBCC, une homogénéité apparaît entre les lignées originaires d'Afrique et d'Inde. Par contre, *O. minuta* se distingue de ces derniers par des électromorphes différents aux locus *Mdh-C*, *Cat-A*, *Pgm-A*, *Pgi-A*, *Skd-A* et *Got-C*, soit à 6 des 17 locus. Il était remarquable que les zymogrammes des formes allotétraploïdes BBCC s'expliquent généralement et simplement par des combinaisons entre produits des électromorphes des génomes diploïdes BB et CC. Deux exceptions furent cependant notées parmi *O. minuta* : un électromorphe au locus *Mdh-C* et un autre au locus *Pgi-A* n'étaient pas trouvés parmi les formes diploïdes. Compte tenu du faible échantillonnage étudié, il n'est cependant pas possible d'en conclure que ces différences proviendraient d'une évolution de ces locus depuis l'événement de tétraploïdisation.

Le tableau 14 résume les relations entre les groupes de lignées retenues : a) moyenne des distances entre lignées et intervalles de variation dans les comparaisons lignée à lignée dans et entre les groupes ; b) nombre de locus sans allèle commun entre les groupes. Il confirme la représentation de la figure 18.

Le nombre de lignées par groupe est certainement trop faible. Cependant, la démarche utilisée dans l'échantillonnage, avec des analyses préliminaires à 8 locus sur des nombres plus grands de lignées assure une représentativité de l'ensemble de la collection étudiée. Une proportion maximale de 12 locus sur 17 n'ayant pas d'allèle en commun entre groupes, avec des distances de Nei allant jusqu'à 1,37 en moyenne entre les génomes BB et CC1 sont trouvés.

Tableau 14 - La distribution des distances génétiques entre plantes individuelles et le nombre de locus sans électromorphes en commun dans les comparaisons entre les génomes retenus pour le groupe Latifolia (voir le texte).

Sur la diagonale et au dessus: les valeurs minimum, moyennes et maximales des distances de Nei calculées sur 17 locus dans toutes les combinaisons de plantes 2 à 2. Sous la diagonale le nombre de locus sans allèle commun (pour les tétraploïdes, les locus homéologues sont considérés comme un seul locus)
n: nombre de plantes.

(n)	BB 3	CC ₁ 2	CCei 2	CC ₂ 5	BBCC 5	CCDD 6	EE 2	DD* 1
BB	min 0	1.22	0.76	0.64	0.24	0.56	0.92	0.69
	moy 0.08	1.37	0.87	0.79	0.29	0.90	1.06	0.73
	max 0.13	1.45	1.04	1.04	0.50	0.93	1.19	0.75
CC ₁		-	0.44	0.19	0.46	0.36	1.10	0.65
12		0.13	0.59	0.42	0.58	0.51	1.18	0.79
		-	0.64	0.64	0.68	0.63	1.22	0.94
CCei			-	0.44	0.24	0.28	0.72	0.94
6	4		0.64	0.54	0.36	0.46	0.88	0.94
			-	0.64	0.50	0.58	1.04	0.94
CC ₂				0.06	0.35	0.17	1.01	0.69
8	3	3		0.20	0.40	0.49	1.14	0.76
				0.35	0.62	0.72	1.22	0.83
BBCC					0	0.22	0.82	0.46
0	3	0	1		0.12	0.36	0.92	0.53
					0.27	0.64	1.09	0.72
CCDD						0.08	0.35	0.13
5	2	0	1	0		0.17	0.63	0.22
						0.28	0.71	0.34
EE							-	0.40
10	12	10	10	7	3		0.08	0.40
							-	0.41

* formule isozymique présumée (voir texte).

En conclusion : l'examen global du groupe *Latifolia* montre donc une structure en plusieurs génomes de base relativement équidistants (sauf, peut-être le génome D, mal connu) et des interactions entre ces génomes sous la forme non seulement d'allotétraploïdes mais aussi d'introgessions avec l'apparition de génomes intermédiaires. A de rares exceptions près, on note l'absence d'évolution des électromorphes entre les allotétraploïdes ou les génomes intermédiaires d'une part, et les génomes de base d'autre part.

Il se pourrait que ces observations soient à même de faciliter les études cytogénétiques. Les incohérences que l'on note dans la littérature (voir Nayar 1973), concernant les relations entre génomes chez *Oryza*, pourraient être dues non seulement à l'imprécision inhérente à la technique, mais aussi à l'existence d'introgessions entre génomes ancestraux. Les introgessions récentes entre génomes pourraient également expliquer l'observation de stérilité des hybrides F1 parmi différentes origines géographiques d'*O. officinalis* (Hu et Chang 1967).

V) COMPARAISON DE LA STRUCTURE ET DE LA DIVERSITE DES GROUPES D'ESPECES *SATIVA* ET *LATIFOLIA*.

A) Présentation des résultats.

Parmi les 17 locus étudiés dans le groupe *Latifolia*, tous, sauf *TO-A* et *Skh-A*, avaient été étudiés dans le groupe *Sativa*. Une comparaison directe entre les deux groupes d'espèces peut donc porter sur 15 locus.

Afin de réduire les possibilités de biais dans la comparaison dues à l'inégalité des effectifs observés dans les deux groupes, 26 lignées furent choisies au hasard dans le groupe *Sativa* pour les comparer aux 26 lignées du groupe *Latifolia* (cela modifie en fait très peu la diversité totale du groupe *Sativa*). La comparaison des diversités géniques moyennes, distances de Nei entre lignées et nombre de locus sans allèle en commun fut effectuée parmi ces 52 lignées.

Compte tenu du fait que 4 génomes sont distingués, à la méiose, dans le groupe *Latifolia* et un seul dans le groupe *Sativa*, nous nous intéresserons particulièrement aux résultats suivants :

* Diversité génique moyenne des deux groupes comparés (H calculé sur 15 locus) : elle est de 0,32 et 0,45 pour les groupes *Sativa* et *Latifolia* respectivement.

* Distances génétiques médianes parmi toutes les combinaisons de lignées entre groupes : elles sont de 0,39 et 0,51 dans les groupes *Sativa* et *Latifolia* respectivement.

* Distances maximales trouvées entre deux lignées : elles sont de 1,30 et 1,32 respectivement dans les deux groupes et correspondent à des lignées sans allèle commun à 11 locus sur 15. Comme nous l'avons vu, dans le groupe *Sativa*, ce sont certaines des lignées australiennes qui sont les plus divergentes alors que dans le groupe *Latifolia*, les génomes B et E et le génome C1 sont relativement équidistants.

* Distance entre les deux groupes et entre les différents génomes des deux groupes : compte tenu de la divergence importante, nous ne considérons ici que les locus les moins polymorphes (c'est-à-dire les plus conservateurs) : *Adh-A*, *Mdh-A*, B et C, *Icd-A*, *Cat-A* et *Gp-A*, soit 7 locus. Les autres locus sont très polymorphes et, dans le cadre de l'hypothèse d'un nombre infini d'allèles, nous devons considérer que toutes les bandes, mêmes homologues, correspondent à des allèles différents entre les deux groupes. Il faudrait, pour le vérifier, appliquer les différentes techniques de mise en évidence de variabilité cachée. Cela semble néanmoins raisonnable compte tenu des résultats obtenus dans d'autres groupes biologiques (Iskandar et Bonhomme, 1984).

La comparaison montre qu'aucun des locus n'est fixé pour le même allèle dans les deux groupes et ceci reste vrai si les 45 locus, que l'on sait maintenant révéler chez les riz, sont considérés (non publié).

Dans la comparaison génome à génome entre groupes cependant, 3, 4 et 3 des 7 locus " conservateurs " considérés sont presque fixés pour le même électromorphe dans les comparaisons entre les génomes AA d'une part et BB, CC et EE, respectivement, d'autre part. Ce sont les suivants :

AA vs BB : *Adh-A1*, *Mdh-B1* et C1

AA vs CCI : *Adh-A1*, *Mdh-A1* et B1, *Cat-A1*

AA vs EE : *Mdh-A1* et B1, *Cat-A1*

Pour un parallèle, la comparaison entre génomes BB, CCI et EE du groupe *Latifolia* peut être approchée de deux façons :

1) Les nombres de locus fixés ou quasiment fixés pour le même électromorphe s'établissent à 5,4 et 5 dans les comparaisons BB à CCI, BB à EE et CCI à EE, respectivement. Il y a donc un locus de plus fixé pour le même électromorphe dans la comparaison entre génomes du groupe *Latifolia* par rapport à la comparaison entre génomes des deux groupes. La divergence entre ces derniers semble donc bien être supérieure à la divergence dans les groupes mais nous arrivons à la limite de résolution de la méthode en électrophorèse simple.

2) Une autre approche possible de la divergence entre génomes du groupe *Latifolia* est le dénombrement des locus qui apparaissent non dupliqués dans les zymogrammes d'individus allotétraploïdes. Six des 15 locus observés apparaissent homozygotes, tant dans les allotétraploïdes BBCC que CCDD, soit un de plus qu'il n'apparaît dans la comparaison directe des génomes BB et CCI effectuée ci-dessus. Ce pourrait être l'indice d'une autopolyploïdisation segmentaire, à moins qu'il ne s'agisse d'un effet d'échantillonnage.

Notons que les allotétraploïdes entre les deux groupes d'espèces peuvent être obtenus artificiellement (Nayar, 1973) et que la distribution des deux groupes est parapatricque en certaines régions mais qu'aucun hybride ni allotétraploïde entre groupes n'a jamais été observé dans la nature. Dans ces conditions, un cas surprenant d'électromorphe rare commun aux deux groupes apparaît. C'est celui de l'électromorphe *Adh-A4*. Il semble représenter deux sauts de charge par rapport à l'électromorphe *Adh-A1* et n'a été observé que dans les deux espèces parapatricques *O. australiensis* et *O. rufipogon* d'Australie appartenant respectivement aux deux groupes d'espèces considérés. Il pourrait être interprété comme un cas d'introggression entre les deux groupes mais sa signification n'est pas claire en l'absence de test de variabilité cachée.

B) Conclusions :

1) Indépendance génétique des deux groupes.

Bien que la possibilité d'introgession de gènes entre les groupes *Sativa* et *Latifolia* ne puisse être exclue, ces derniers apparaissent comme génétiquement indépendants. Ils se seraient séparés avant que n'apparaisse la divergence intragroupe, mais à une époque trop reculée pour que nous puissions en apprécier les distances absolues par électrophorèse d'isozymes. Il devient alors pertinent de vérifier si le taux de fixation apparent des mutations électrophorétiques est variable parmi les locus. En fait, un coefficient de corrélation significatif de 0,53 a été trouvé entre la diversité génique à chaque locus de nos deux groupes d'espèces (le coefficient de diversité était h , déjà défini). Il est indicateur d'un taux d'évolution variable selon les locus, conformément à ce que l'on observe généralement (Sarich, 1974).

Retenons par ailleurs que les distances génétiques maximales sont comparables dans les deux groupes bien que les distances moyennes soient inférieures dans le groupe *Sativa* par rapport au groupe *Latifolia*.

2) La structure biogéographique comparée.

La distribution du génome BB est restreinte à l'Afrique et Madagascar, celle du génome EE à l'Australie et celle du génome CC est prédominante en Asie. Nous avons vu d'autre part que le génome CC d'*O. eichingeri* apparaît comme purement intermédiaire entre les génomes BB et CC1 et noté l'absence d'originalité notable des génomes allotétraploïdes BBCC par rapport aux génomes parentaux respectifs.

L'origine du génome DD diploïde pourrait être la forme chinoise d'*O. officinalis* dont malheureusement nous ne disposons pas d'échantillon. Nous avons pu cependant obtenir, sous forme de feuilles, une collection de 8 échantillons distincts en provenance de la province du Kwangtung (y compris l'île de Haïnan). Ces échantillons apparaissent différents de leurs homologues d'Asie du Sud au niveau du polymorphisme flavonoïque bien que l'on ne puisse pas établir avec certitude pour l'instant leur homologie avec le génome DD (Ch. Boyet, en préparation).

Il semble donc raisonnable d'admettre que la structure biogéographique actuellement observée correspond à une perturbation récente d'une paléo-structure dans laquelle la distribution des génomes BB, CC, DD et EE était réduite respectivement à l'Afrique, l'Asie du Sud, la Chine et l'Australie. Nous verrons que ce schéma cadre également bien avec la distribution des autres groupes d'espèces d'*Oryza* et de *Leersia*. Nous retrouvons donc dans le groupe *Latifolia* les quatre zones de différenciation géographique définies dans l'Ancien Monde pour le groupe *Sativa* (les introductions en Amérique tropicale ayant été, dans ce schéma, relativement récentes).

En ce qui concerne les représentants australiens, des degrés de divergence comparables avec leurs homologues non australiens sont observés dans les deux groupes. Conformément à l'histoire géologique de la région, une introduction simultanée des deux groupes en Australie est envisageable et sous-tend l'hypothèse d'une vitesse d'évolution isozymique constante entre eux (pour les locus homologues). Nous verrons qu'une introduction au cours du Miocène, il y a une quinzaine de millions d'années, correspond tant aux données géologiques qu'aux estimations basées sur l'"horloge" électrophorétique.

3) La différenciation génomique comparée.

Une différence essentielle dans l'évolution des groupes *Sativa* et *Latifolia* serait donc que, pour des temps d'isolement comparables, il y aurait eu différenciation des génomes (définis sur la base des appariements à la méiose) dans l'un des groupes mais pas dans l'autre. On peut y voir une relation avec les valeurs différentes des quantités d'ADN par noyau diploïde (Second, 1984b) : les *Oryza* ont des valeurs 2C relativement faibles (de l'ordre de 1 à 2 pg) mais semble-t-il plus faible parmi le groupe *Sativa* que parmi le groupe *Latifolia* (voir les données de Iyengar et Sen 1978, corroborées par les observations cytogénétiques rapportées dans Nayar 1973).

Il se pourrait aussi que le système de reproduction autogame, seul rencontré parmi le groupe *Latifolia* et correspondant (pour une anémophile présumée) à son adaptation primaire sous forêt, favorise la différenciation chromosomique ?

Il se pourrait enfin que le génome C (génome " pivotal " dans les formes tétraploïdes, mais éventuellement pour des raisons historiques compte tenu de sa position biogéographique) possède certains facteurs qui contrôlent l'appariement chromosomique (Hu 1967). Le modèle des gènes récessifs de régulation de la synapsis et de la desynapsis connus chez plusieurs plantes (*Zea*, *Triticum*) et peut-être présents parmi *O. officinalis* (Shin et Katayama 1979) pourrait être évoqué.

En tout état de cause, la différenciation en quatre génomes du groupe *Latifolia*, alliée à la reproduction autogame, a pu freiner les introgressions de gènes entre groupes géographiques, mais par contre favoriser l'apparition des formes allotétraploïdes, suite à la perturbation de la paléodistribution par l'activité humaine. Les échanges de génomes, en particulier B et C entre l'Afrique et l'Asie sont le témoin de migrations qui ont probablement existé dans le groupe *Sativa* mais qui ont été absorbées génétiquement par introgression. Deux voies complémentaires s'offrent donc pour expliquer les distances génétiques entre les représentants africains et asiatiques, plus faibles dans le groupe *Sativa* que dans le groupe *Latifolia*.

a) Des différences dans l'établissement de la barrière climatique à la migration des riz selon les exigences respectives des espèces considérées : le groupe *Latifolia* est le plus ombrophile, adapté aux lisières de forêts denses, alors que le groupe *Sativa* est plus héliophile, adapté aux savanes ouvertes avec des types biologiques pérenne et annuel différenciés. Le premier est donc *a priori* plus sensible à une barrière géographique liée à l'aridification du milieu.

b) Les introgressions de gènes, suite aux migrations intercontinentales provoquées par l'homme, plus rapide dans le groupe *Sativa* (sans différenciation génomique) que dans le groupe *Latifolia*.



Plante hybride spontanée entre O. longistaminata et O. sativa dans une rizière du Tchad (Novembre 1977).

DEUXIEME PARTIE

INTERPRETATION DES RELATIONS EVOLUTIVES CHEZ LE GENRE *ORYZA*

I) CADRE GENERAL DE L'INTERPRETATION.

A) La systématique phylogénétique.

Un bon accord a été observé, en ce qui concerne les subdivisions taxinomiques du genre *Oryza*, entre les données classiques (sur la base de la systématique sur herbier et des analyses morpho-physiologiques et cytogénétiques) et celles de l'électrophorèse d'isozymes. Au contraire, d'énormes contradictions apparaissent dans l'estimation des degrés de divergence entre ces formes (aspect phénétique) d'une part, et avec les temps de divergence - relatifs ou absolus - que l'on peut en déduire (aspect phylogénétique), d'autre part. Par exemple, dans son étude en taxinomie numérique sur les proches parents sauvages d'*O. sativa*, Morishima (1969) conclut à leur évolution indépendante, en Amérique, Asie et Afrique et ne prend pas en considération *O. breviligulata*. Au contraire, les distances électrophorétiques montrent que cette dernière espèce est beaucoup plus proche du riz cultivé asiatique que beaucoup des formes d'*O. rufipogon*, mais par contre, que les formes américaines *O. rufipogon* sont très voisines de leurs homologues asiatiques par rapport à la divergence des formes australiennes et africaines.

Notre argumentation portera donc principalement sur l'utilisation des distances électrophorétiques pour estimer des temps relatifs de divergence. On montrera ensuite que le calage de cette " horloge " électrophorétique effectuée chez les vertébrés donne, pour les *Oryza*, des estimations de dates compatibles avec les données du paléoenvironnement. Il apparaît un faisceau relativement cohérent de correspondances entre les époques ou les possibilités de migrations intercontinentales des riz ont pu exister ou être supprimées et les époques de divergence estimées entre espèces ou semi-espèces d'*Oryza*.

La domestication est un parfait exemple des modifications rapides que peuvent subir la morphologie et l'adaptation écologique, tout du moins dans certaines limites. Les études morphologiques ne sont donc qu'un bien mauvais indicateur des temps relatifs d'évolution. Cela serait probablement moins vrai si l'on pouvait distinguer, parmi les différents caractères morphologiques, ceux qui sont adaptativement neutres. En fait la systématique classique recoupe souvent, malgré de nombreuses exceptions - et non des moindres - la phylogénèse établie sur la base des " molécules informatives ".

Les marqueurs isozymiques, dont l'utilisation s'est développée en biologie des populations depuis les années 60, semblent au contraire généralement représenter des variations sélectivement neutres ou accompagnées de coefficients de sélection relativement très faibles (concept des mutations légèrement déficientes, Ohta 1973) et sont donc utilisables pour les études de phylogénèse. Ceci reste malgré tout une hypothèse dont il nous semble important de rappeler ici les fondements (Kimura 1983).

B) Les théories sélectionnistes et neutralistes.

Avec la théorie " synthétique " de l'évolution entre Darwinisme et Mendélisme, il semblait acquis que l'évolution progresse sous l'action de la sélection naturelle sur des gènes mendéliens et personne ne semblait contester le fait que chaque caractère biologique puisse être interprété en terme d'évolution adaptative sous la pression de la sélection naturelle. A la limite, certains caractères sans rôle apparent pouvaient représenter des reliques d'une adaptation passée.

C'est la révélation d'une quantité énorme de variabilité au niveau moléculaire, dans la plupart des populations, qui jeta le doute sur cette conception. Les modèles de génétique des populations de l'époque, qui considéraient les gènes comme des entités séparées, étaient incompatibles avec l'idée que ce polymorphisme puisse être maintenu par la sélection naturelle sous une forme " équilibrée " car cela conduirait à un " fardeau génétique " sans commune mesure avec les faits.

La théorie " neutraliste " ou des " mutations et dérive au hasard " fut alors proposée par Kimura en 1967 et 1968 puis par King et Jukes en 1969. Cette théorie admet que la majorité des substitutions nucléotidiques au cours de l'évolution est le résultat d'une fixation au hasard de mutations sélectivement neutres, ou presque neutres, plutôt que de la sélection darwinienne. L'accumulation de ces " essais ", favorisés par la duplication des gènes, aboutirait à de nouvelles fonctions dans un nouvel environnement, permettant une complexification du matériel génétique. Ainsi, le polymorphisme enzymatique représenterait une phase de transition de l'évolution moléculaire, maintenue par la balance entre le flux des mutations et leur élimination au hasard (Kimura 1983).

Mise à part l'interprétation du polymorphisme moléculaire, une différence capitale de concept apparaît. Jusqu'alors, pour la plupart des biologistes et encore maintenant pour certains, le taux et la direction de l'évolution sont essentiellement déterminés par la sélection, indépendamment des mutations (tout du moins de la majorité d'entre elles qui ne modifient pas l'adaptation de l'individu). Au contraire, il devenait concevable que les mutations elles-mêmes (neutres ou quasiment neutres pour l'extrême majorité de celles qui ne sont pas éliminées) soient à l'origine de l'évolution. La sélection naturelle serait le crible d'une manifestation évolutive de la matière vivante, essentiellement fonction du temps et du hasard.

Le dilemme est cependant loin d'être résolu et, même pour beaucoup de ceux qui acceptent la théorie neutraliste au niveau moléculaire, la sélection reste le facteur explicatif majeur de l'évolution organismique qui pourrait correspondre plus à des modifications dans l'arrangement des gènes et leur régulation qu'à l'évolution de nouvelles fonctions moléculaires. La valeur explicative du darwinisme au niveau de la macroévolution a cependant toujours été contestée, particulièrement pour ceux qui voient l'évolution

comme l'expression d'un programme interne. Pour certains biophysiciens, notamment, il faut au contraire considérer l'origine de la vie et l'évolution biologique comme l'expression d'une propriété inconnue de la matière. Nagl (1983), par exemple, voit dans les contraintes physiques au niveau de l'ADN qui ne code pas pour des protéines, l'origine d'une "direction vers la complexification" de l'évolution.

Ce n'est cependant pas l'évolution organismique qui nous concerne ici mais seulement l'interprétation du polymorphisme moléculaire intra-spécifique. Négligeant le fait que les gènes structuraux, seuls échantillonnés dans les analyses d'isozymes, ne représentent que de l'ordre de 1% et probablement beaucoup moins de l'ADN du génome et que ceux-ci sont portés sur des chromosomes, les "sélectionnistes" ont souvent invoqué l'observation de phénomènes de sélection différentielle entre "allozymes" pour argumenter que ces derniers ont un rôle adaptatif direct.

Les "neutralistes" ont alors avancé le concept de l'entraînement (Hitch-hiking) de gènes neutres par des gènes adaptatifs qui ferait apparaître les isozymes comme directement sélectionnés. Notons que ce phénomène a d'autant plus de chance de se présenter que la population considérée est formée de plusieurs lignées ayant divergé pendant très longtemps dans des milieux différents, avant d'être réunies, à l'occasion de l'ouverture de nouvelles niches écologiques par exemple.

Indépendamment des considérations basées sur l'évolution moléculaire, une différence importante apparaît entre les deux possibilités - valeur sélective directe des isozymes ou leur association chromosomique avec un gène sélectionné - en ce qui concerne la divergence des isozymes en fonction du temps entre des populations génétiquement isolées. Si les isozymes sont soumis à la sélection directe, ils évolueront en fonction de l'environnement. Si au contraire ils sont adaptativement neutres - ou quasiment neutres - leur divergence sera un témoin de l'histoire de la population.

La controverse entre "neutralistes" et "sélectionnistes" dans l'interprétation du polymorphisme enzymatique n'est pas résolue. On peut résumer la situation actuelle en remarquant, d'une part, que la théorie neutraliste s'est érigée sous une forme mathématique faisant partie intégrante de la génétique des populations (Kimura 1983) et d'autre part, que les sélection-

nistes tentent de résoudre le paradoxe du fardeau génétique en invoquant des effets épistatiques entre gènes (Ayala, 1983), conduisant à la structuration du génome telle que la sélection naturelle agit sur un nombre limité d'ensembles coadaptés.

En plus des considérations exposées dans l'introduction, nous adopterons le point de vue que les isozymes représentent, généralement, des variations neutres ou quasiment neutres pour les raisons suivantes.

D'une part, les convergences ou divergences isozymiques observées entre les formes ou espèces d'*Oryza* considérées s'interprètent de manière beaucoup plus satisfaisante en fonction de la paléogéographie, compte tenu des relations phylogénétiques probables, qu'en fonction des similarités ou dissimilarités d'environnement (mares temporaires *versus* plaines inondables, savane sèche *versus* savane humide sur différents continents, etc...). On observe par exemple une divergence extrême entre types biologiques annuels du groupe *Sativa* d'origine australienne et non-océanienne mais par contre l'absence de différenciation nette selon les types biologiques asiatiques. Au contraire, les types biologiques africains sont très différenciés mais parfois rencontrés dans le même habitat. Les formes américaines sont par ailleurs très peu différenciées des formes asiatiques bien qu'elles aient développé une adaptation à des niches écologiques particulières.

D'autre part, les observations faites sur une valeur adaptative apparente très forte des isozymes (Allard et al. 1978, Nevo et al. 1979) ont souvent été conduites sur des espèces sauvages de blés, orges ou avoines observées en Californie ou au Proche-Orient, c'est-à-dire dans des régions où il est particulièrement justifié de penser à une hétérogénéité génétique des populations considérées (voir la discussion sur l'origine des blés p.157). Il se pourrait donc que l'on se trouve, dans certains cas, dans la situation type où on doit s'attendre à un entraînement des isozymes par des gènes sélectionnés.

C) Le concept d'horloge moléculaire.

Si les isozymes sont considérés comme des marqueurs généralement neutres, ils peuvent être des témoins de l'histoire évolutive. Plusieurs conditions doivent cependant être respectées pour appliquer le concept d'horloge électrophorétique. Parmi celles-là, on peut noter :

1) Les vitesses d'évolution isozymique doivent être constantes parmi les groupes comparés.

On sait que cela n'est pas vrai entre les locus. Certains locus fixent des mutations beaucoup plus rapidement que d'autres. Nous avons eu confirmation de ce fait dans notre cas en calculant un coefficient de corrélation significatif pour la diversité des locus homologues comparée entre les groupes d'espèces *Sativa* et *Latifolia*. Cette corrélation ne peut pas être due à une origine commune récente car nombre de ces locus n'ont pas d'électromorphes en commun. Les distances que nous comparerons doivent donc être établies sur la base de locus homologues.

L'indice d'un taux d'évolution relativement constant entre groupes est fourni par la comparaison des distances entre les espèces de chacun des groupes *Sativa* et *Latifolia*. La comparaison a montré que si aucun locus n'est fixé pour le même allèle dans les deux groupes, chacune des espèces d'un groupe partage le même électromorphe que l'autre groupe à un nombre à peu près constant de locus (3 ou 4 sur 15). La limite de résolution de la méthode est presque atteinte mais il semble que si vitesse différentielle d'évolution entre groupes il y a, elle reste dans le domaine d'imprécision que nous accordons à nos estimations.

2) Les distances initiales ne doivent pas être trop importantes.

Compte tenu de l'énorme variance d'échantillonnage liée aux estimations sur un nombre limité de locus, deux individus pris au hasard dans

une population panmictique théorique très variable peuvent présenter une " distance génétique " apparente élevée. Dans le cas réel d'*O. rufipogon* asiatique par exemple, les distances *maximales* étaient comparables aux distances *médianes* observées entre espèces ou formes du groupe *Sativa* dans les comparaisons lignée à lignée.

Nous introduisons donc un autre postulat dans notre raisonnement. Les espèces tendraient, après une longue période d'évolution, vers un polymorphisme limité sous l'effet de la sélection, de la dérive et de la migration entre populations. Réciproquement, les espèces très diverses pourraient représenter une hétérogénéité génétique récente due au mélange de populations ou semi-espèces préalablement divergentes.

Dans notre cas, les espèces africaines *O. longistaminata* et *O. breviligulata* pourraient représenter le degré de diversité atteint par une espèce de riz occupant une vaste aire géographique, sans barrière géographique stricte à la migration (eu égard aux glissements cycliques des zones climatiques) et en l'absence de perturbation humaine notable. Nous avons vu que leurs taux moyens de diversité génique représentent des valeurs modérées. Réciproquement, la structure actuelle de l'espèce *O. rufipogon* en Asie, avec une diversité élevée tant dans chaque forme biologique que dans chaque origine géographique, pourrait s'expliquer par la disparition, sous l'influence humaine, des barrières reproductives géographiques, écologiques et génétiques au sein de l'espèce et ne représenterait donc pas la situation avant la domestication.

3) Les populations ou espèces dont on détermine la divergence ne doivent pas échanger de gènes.

L'examen critique de la distribution des genres de graminées à travers le monde montre que la migration trans-océanique ne semble généralement pas exister sur de grandes distances (Calyton 1975). Le cas des riz, avec leurs gros grains, ne devrait pas pouvoir constituer une exception valable. La possibilité du transport à grande distance par les oiseaux migrateurs ne paraît pas réaliste. De plus, elle correspondrait plutôt, *a priori*, à un transport à travers les latitudes qu'à travers les longitudes. Enfin, si une niche écologique est occupée, des intrus auront peu de chance de s'y développer.

L'étude du paléoenvironnement nous permettra d'évaluer les dates probables de l'établissement des différentes barrières (ou couloir) pour la migration terrestre des riz. Nous verrons que pour ces espèces tropicales, inféodées à des milieux humides, généralement de bas fonds, des barrières strictes ont pu exister entre différentes zones de l'Ancien Monde pendant des millions d'années. Au contraire, l'activité humaine a pu considérablement perturber cette distribution de la même manière que l'on note 1) des transports de nombreuses espèces méditerranéennes vers l'Amérique ou l'Australie depuis la colonisation occidentale (*Avena*, *Aegilops*, etc...) 2) une "africanisation" des savanes de l'Amérique tropicale (Parsons 1970) 3) la récente introduction de la plupart des espèces de graminées du Sud-Est asiatique (Whyte 1972) 4) des échanges apparemment liés au commerce entre les flores graminéennes d'Asie et d'Afrique (Clayton 1980) etc...

L'application du concept de l'horloge moléculaire dans un ensemble aussi perturbé pourrait donc apparaître inadapté s'il n'y avait de nombreux freins aux flux géniques qui sont écologiques mais surtout génétiques entre ensembles récemment mis en contact : stérilité et/ou mauvaise performance des hybrides due à la coadaptation des systèmes géniques. Les flux géniques auront cependant pour conséquence de réduire les distances génétiques par rapport à celles qui existaient avant la disparition des barrières à la migration.

Il se pourrait cependant que de nouvelles formes apparaissent à partir des ensembles génétiquement hétérogènes que nous estimons récemment constitués. Un tel schéma de spéciation par recombinaison (Grant 1971) pourrait peut-être s'appliquer au cas des riz sauvages américains qui, bien que ne présentant pas d'électromorphes nouveaux, possèdent des associations génotypiques originales.

En définitive, c'est la vraisemblance du schéma évolutif proposé, permettant d'ordonner de façon simple et cohérente avec les données du paléoenvironnement l'origine de l'ensemble de la tribu des Oryzées et de la biogéographie des *Leersia* et *Oryza* qui le rendra plausible malgré toutes les incertitudes sur les concepts qui permettent de l'élaborer.

II) LE PALEOENVIRONNEMENT TERRESTRE, PARTICULIEREMENT DEPUIS LE MIOCENE.

A) La tectonique des plaques et les données paléontologiques.

Les progrès dans la connaissance de la tectonique des plaques durant les vingt dernières années ont été tels que la paléogéographie du globe ne peut être envisagée qu'à sa lumière. Cela permet une interprétation nouvelle de la distribution actuelle des êtres vivants.

Les deux supercontinents, Laurasia (Amérique du Nord, Groenland et Eurasie) et Gondwana (Amérique du Sud, Afrique, Arabie, Madagascar, Inde, Australie, Nouvelle Guinée, Nouvelle Zélande et Antarctique) se séparèrent au début du Jurassique, il y a 180 Ma (millions d'années) environ, par l'ouverture de l'océan Atlantique entre l'Afrique et l'Amérique du Nord. Le Gondwana, qui nous intéresse ici plus particulièrement, puisqu'il est considéré, sur la base de leur distribution uniquement, comme le lieu d'origine des graminées (Clayton 1975), commença à se fracturer lui-même à 140 Ma. La figure 19 montre une vue du monde à 100 Ma. L'Inde, Madagascar et l'Afrique se sont séparées. L'Inde va traverser l'équateur en remontant vers le Nord (Patriat et al. 1982). La collision entre l'Afrique et l'Eurasie dans la région méditerranéenne va débiter à 80 Ma. L'Australasie va se séparer de l'Antarctique à 55 Ma. Les contacts de surface entre l'Inde et l'Eurasie seront établis à 40 Ma alors que l'Australasie progressera à son tour vers le Nord. La figure 20 montre une vue du monde à 20 Ma. Elle ressemble déjà beaucoup à une carte actuelle mais l'Himalaya n'est pas encore formé. L'Australasie s'approche de l'Asie mais la collision n'a pas encore eu lieu (Audley-Charles et al. 1981) ; elle interviendra au milieu du Miocène c'est-à-dire à 15 Ma. Le tableau 15 donne un repérage dans le temps des principaux mouvements continentaux importants du point de vue biogéographique depuis le Jurassique.

Ces données de la géologie nous indiquent les grandes lignes des possibilités de migration d'organismes terrestres entre les continents mais ne nous en donne pas de preuve. Nous avons deux témoins de ces migrations : les fossiles et les génomes. L'utilisation de ces derniers pour les reconstitutions paléontologiques n'en est qu'à ses balbutiements et doit s'appuyer sur les fossiles pour démontrer ses potentialités. Malheureusement, en ce qui

Tableau 15. Principaux mouvements continentaux importants du point de vue biogéographique depuis le Jurassique.

Millions d'années	Ere	Période	Epoque
0	CENOZOIQUE	Q	Pleistocène
			Pliocène
20		TERTIAIRE	Miocène
40			Oligocène
60			Eocène
			Palaeocène
80	MESOZOIQUE	CRETACÉ	Crétacé supérieur
100			Crétacé inférieur
140			Jurassique

- 6 - Emergence de l'Himalaya aux altitudes présentes - Réunion terrestre des Amériques du Nord et du Sud
- 5 - Réunion terrestre de l'Afrique et de l'Eurasie
- 4 - Collision au niveau de la ligne de Wallace, de l'Asie et de l'Australie
- 3 - L'Australasie se sépare de l'Antarctique - Amérique du Sud
- 2 - L'Afrique rentre en collision avec la Laurasia
- 1 - L'Inde se sépare probablement de l'Antarctique - Australasie et de l'Afrique

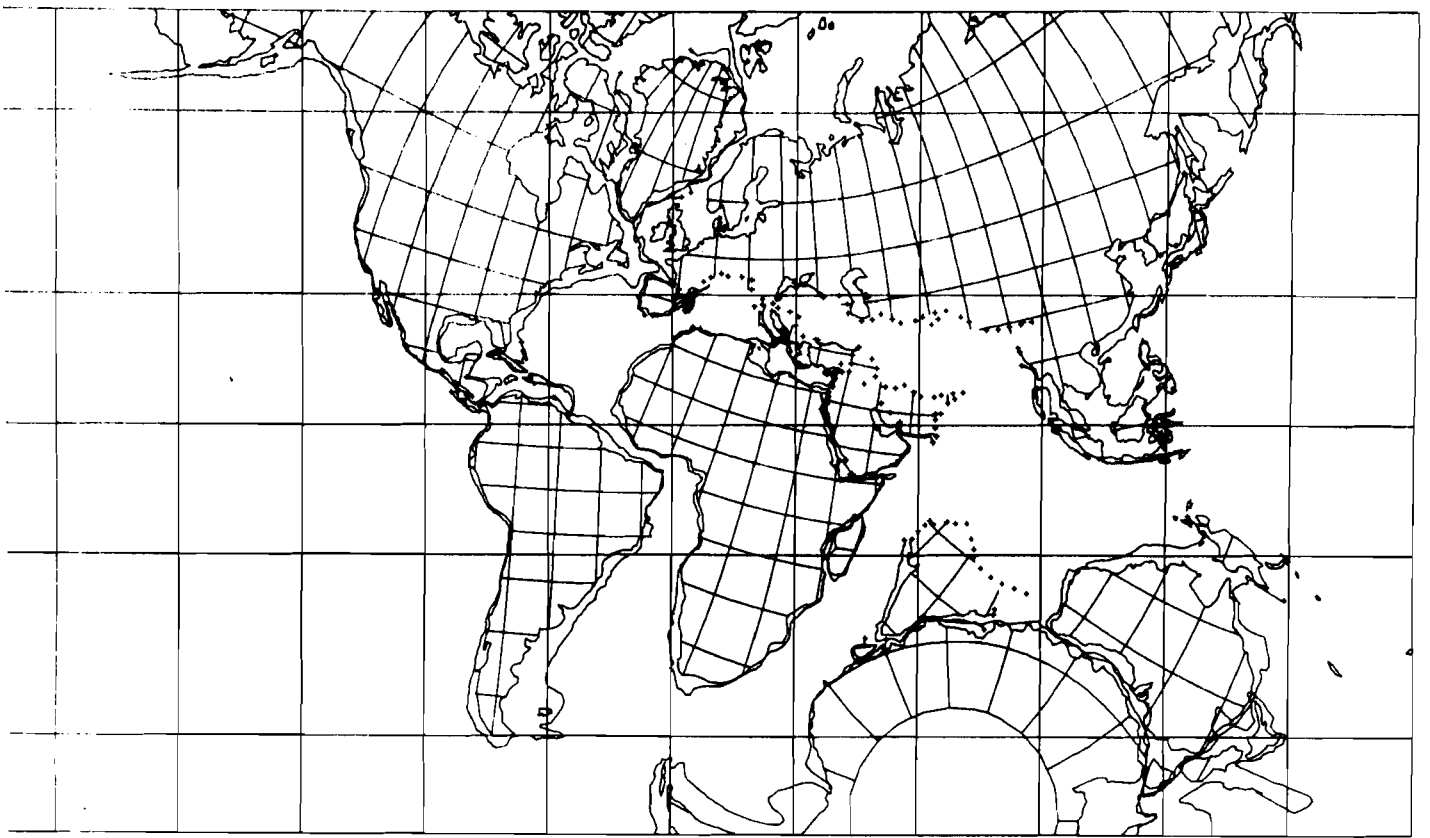


Fig. 19. Reconstitution d'une carte des paléocontinents, il y a 100 millions d'années-milieu du Crétacé - (d'après Smith and Briden 1977).

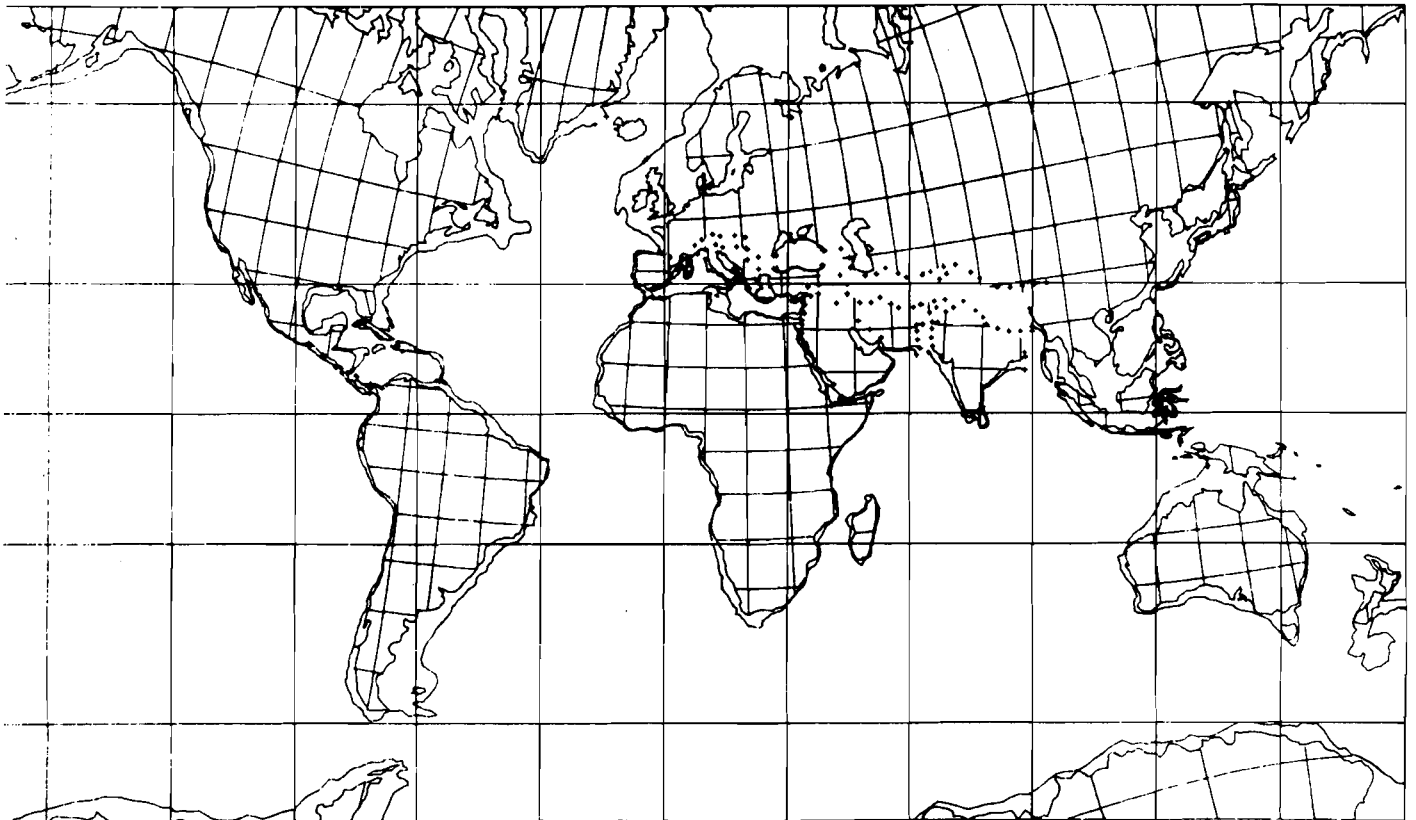


Fig. 20. Reconstitution d'une carte des paléocontinents il y a 20 millions d'années - Début du Miocène, Cénozoïque - (ibid).

concerne les graminées, la détermination des fossiles (macrofossiles ou pollen) reste très difficile et nous serons obligés de nous adresser à d'autres groupes de végétaux (voir en particulier Raven et Axelrod, 1974), mais bien souvent aux mammifères, pour démontrer à quelles périodes les migrations étaient possibles ou interrompues.

Durant la plus grande partie, sinon toute la période Tertiaire (65 à 2 Ma), l'Amérique du Sud était une île. Son isolement se termina environ à 3 Ma quand l'isthme de Panama réunit les deux Amériques. L'échange de faune et de flore le long du couloir andin entre l'Amérique du Nord et du Sud était alors bien établi (Marshall et al. 1979).

En ce qui concerne les échanges entre l'Afrique et l'Eurasie, les données concernant les fossiles de Mammifères indiquent une longue période d'isolement durant l'Eocène, qui fit suite à une période temporaire d'échange durant le Paléocène, c'est-à-dire suite à la collision dans la région méditerranéenne vers 80-60 Ma. L'endémisme de la faune africaine de mammifères diminuera pendant l'Oligocène et le Miocène pour atteindre un minimum durant le Pliocène. Les routes les plus fréquentées semblent avoir été via l'Asie et l'Inde. Il y avait probablement encore une voie à travers le Sud de la péninsule Arabique vers l'Inde jusqu'au début du Pléistocène. On retrouvera le niveau d'endémisme d'origine au cours du Pleistocène et les raisons doivent bien sûr être recherchées non dans l'isolement géographique mais plutôt dans la barrière climatique du Sahara (Cooke 1972, Coryndon et Savage 1973).

D'un intérêt particulier pour nous est l'observation que les représentants actuels des rongeurs arrivés au Maghreb au cours du Miocène en provenance de l'Asie sont caractéristiques pour la plupart des zones arides et semi-arides. Le net endémisme des rongeurs du Maghreb à cette époque implique d'autre part un isolement relatif plutôt que des migrations importantes (Jaeger 1975). Des données variées montrent que les conditions désertiques au niveau du Sahara actuel sont apparues durant le début du Pliocène, soit vers 5 Ma (Maley 1980). Les premiers représentants du genre *Mus* d'origine asiatique en Afrique datent de 3 Ma, en Afrique du Nord aussi bien qu'au Sud du Sahara (in Bonhomme et al. 1984).

Nous entrevoyons donc une longue histoire d'échanges et d'isolement successifs entre l'Afrique et l'Eurasie. Ces échanges ont eu lieu, selon les

espèces, dans l'un ou l'autre sens. L'évolution du climat dans la région méditerranéenne implique, pour les végétaux, que les migrations ont été interrompues plus ou moins tôt, depuis le Miocène, selon qu'il s'agit d'espèces inféodées aux forêts, aux savanes humides ou aux savanes sèches ou arides.

La formation de la chaîne himalayenne a son origine dans la collision de l'Inde et de l'Eurasie. Il semble que la chaîne ait été complétée entre le Miocène et le Pliocène mais, même à la fin du Tertiaire, le plateau n'était pas à plus de 1000m d'altitude et n'était pas une barrière importante à la migration des faunes si l'on en juge par les fossiles du cheval à trois doigts (*Hipparion*) récemment découverts. L'Himalaya est considéré n'avoir atteint les hauteurs qu'on lui connaît qu'à la fin du Pléistocène, occasionnant un changement important du climat en perturbant la circulation de la mousson humide et chaude, d'où la désertification de l'Asie Centrale (Liu et Ding 1984, Whyte 1983).

Une des plus classiques frontières biogéographiques est la ligne de Wallace qui traverse l'archipel indonésien et marque la rencontre de faunes essentiellement asiatique et australienne. Bien que d'abord repérée par les zoologistes, elle est reconnue également pour de nombreux groupes de plantes, en particulier pour les Palmacées (Dransfield, 1981, voir Clifford and Simon 1981). Géologiquement, la collision dans la région de la Nouvelle Guinée et des îles Célèbes est datée à 15 Ma et semble impliquer une communication terrestre avec le continent à la même époque (Audley-Charles 1981). Des zoologistes envisagent que la fermeture du fossé entre les plaques d'origine laurasienne et gondwanienne au cours du Miocène aurait donné temporairement une dimension continentale à cette région d'où seraient originaires certaines familles d'oiseaux et le genre *Rattus*. Ces groupes se seraient ensuite diversifiés en fonction de la complexité de l'évolution topographique de la région (The Earl of Cranbrook 1981).

L'Amérique du Sud était en contact physique émergé avec l'Australie jusqu'à 60-70 Ma par la voie de l'antarctique tempéré, alors que les possibilités d'échanges entre l'Amérique du Nord et l'Eurasie par la voie Béringienne ont existées jusqu'au Pléistocène (Aigner 1984) bien qu'à travers des climats de plus en plus impropres à la migration des plantes.

B) Les paléoclimats.

A la différence des gros mammifères dont la migration peut se dérouler à travers des terrains et des climats fort différents (le cas des éléphantides du Pléistocène que l'on rencontre en Afrique, Europe, Asie, Amérique du Nord et du Sud, et jusqu'en Nouvelle Guinée est exemplaire), les barrières écologiques sont beaucoup plus importantes pour les plantes. Dans le cas des riz inféodés aux zones humides, en climat tropical ou subtropical, il semble que les barrières climatiques soient déterminantes.

Les conditions très chaudes et humides qui apparemment caractérisent les latitudes en dessous de 45° jusqu'à la fin de l'Eocène se sont modifiées durant la première moitié de l'Oligocène pour ressembler plus aux conditions climatiques présentes.

L'augmentation du gradient de température entre l'Equateur et le Pôle Sud, c'est-à-dire avec l'Antarctique, dès 30 Ma, au cours de l'Oligocène (Kerr 1984), engendre une accélération de la circulation atmosphérique et l'établissement de zones désertiques. L'aridité de la partie Nord de l'Australie serait apparue au Miocène avec le développement de zones ouvertes, occupées par des graminées (Kemp 1978). Au contraire, il ne semble pas que la forêt pluviale du Sunda (le territoire correspondant à la plaque de l'Asie du Sud-Est depuis l'isthme de Kra) ait jamais connu de période de sécheresse susceptible de la faire disparaître, bien que des zones de savanes aient existé (Walker 1982). Au cours du maximum des glaciations, quand le niveau des mers était au plus bas, la plaque du Sunda était largement émergée et les îles par conséquent alors continentales, sans barrière géographique à la migration des plantes, en direction ou en provenance de l'Asie du Sud.

En Chine, se surajoutant aux variations climatiques du globe, l'émergence du plateau du Tibet jusqu'à 3000m d'altitude au milieu du Pléistocène, a entraîné une déflexion des vents d'Ouest d'altitude en deux branches Nord et Sud durant une partie de l'année, provoquant des saisons très contrastées avec des hivers froids et secs et des étés chauds et humides (Barry et Chorley 1971) propices à des plantes comme le riz à des latitudes relativement élevées. L'accumulation du loess pendant les épisodes froids et de latérite pendant les épisodes chauds témoigne de nombreuses fluctuations climatiques au cours du Quaternaire (Liu et Ding 1984).

Les températures en Asie du Sud-Est (y compris la Chine) ont été abaissées en moyenne de 7 à 10°C à la fin du Pliocène par rapport à celles du Miocène. Durant la dernière période glaciaire, les températures dans l'Est de la Chine ont peut-être été de 8°C plus basses qu'à présent mais l'extension des glaciers ne semble pas avoir atteint cette région. Durant le Pléistocène, les monts Quinling s'élevaient à leur altitude actuelle et constituaient une barrière pour la mousson du Sud et pour les vents froids de Sibérie du Nord. Les Quinling représentent ainsi une frontière naturelle entre le Nord devenu plus froid et plus sec et le Sud (y compris tout le bassin du Yangtze) devenu plus chaud et plus humide (Hsu, 1984).

La présence ancienne du riz sauvage en Chine dans des régions où il a actuellement disparu, probablement sous l'influence de l'homme, est attestée par les livres anciens jusqu'au 10^{ème} siècle dans le bassin du Yangtze et jusque dans le bassin du Houang-Ho (Fleuve Jaune, Ho 1969).

En Inde, l'aridité du climat s'accroît pendant et après le Miocène (Axelrod 1979) avec la disparition de la mer Tethys, l'augmentation, qui en découla, de la masse continentale et la modification du régime des moussons due à l'élévation de l'Himalaya. Cependant, la forêt semble avoir occupé une part très importante du continent indien avant l'extension de l'agriculture. Réciproquement, l'étendue du couvert de graminées et de savane était moins importante. Il y aurait eu peu d'espèces de graminées en forêt avant l'extension du peuplement humain. Les Oryzées représenteraient néanmoins une des exceptions (Whyte 1981).

En Afrique, à la suite de la fermeture de la mer Tethys au début du Miocène et donc d'une diminution d'humidité pour la région méditerranéenne et l'Asie du Sud-Ouest, de grandes différences climatiques régionales surviennent. Les anciens écosystèmes stables se réduisent et sont remplacés par de nouveaux qui se diversifient en fonction de larges bandes climatiques devenant progressivement de plus en plus arides (Axelrod et Raven 1978). Parmi les causes de ces modifications, il faut également tenir compte du refroidissement général du globe avec la première glaciation dans l'hémisphère Nord à la fin du Miocène qui entraîna des modifications importantes des courants aériens. Notons que la flore de la partie Nord du Sahara est d'origine en grande partie Eurasiatique et témoigne des échanges importants qui ont eu lieu au cours du Miocène et ultérieurement (Maley 1980).

En Europe occidentale du Sud, la faune du Miocène supérieur qui a été comparée à celle qui vit de nos jours en Indo-Malaisie révèle un couvert forestier important avec un climat chaud et relativement humide. Vers la fin de cette période (8 à 5 Ma) le changement de faune indique la transition vers un habitat plus ouvert, savane boisée (Bouvrain et de Bonis 1984, Bessedik et al. 1984).

Une mention particulière est à faire du climat méditerranéen qui prévaut actuellement dans le " corridor " qui réunit l'Afrique à l'Eurasie. Ce type de climat caractérisé par des étés chauds avec les pluies concentrées sur les autres saisons est un cas particulier que l'on rencontre à la frange des influences tempérées et tropicales, sur le côté Ouest de tous les continents aux latitudes correspondantes (actuellement, 30 à 35°).

Si la flore méditerranéenne doit être relativement ancienne et remonter au moins au Miocène moyen (Quezel 1978), la végétation et le climat méditerranéen en Europe se seraient installés vers 2 ou 3 Ma (Suc 1984). Il est intéressant de noter que ce climat s'étend de nos jours tout autour de la mer Méditerranée seulement grâce à l'influence de cette dernière qui ne représente pas une barrière aux vents mais au contraire les recharge d'humidité. Pendant les périodes de dessiccation de la mer Méditerranée, le climat méditerranéen ne prévalait probablement que sur la partie Ouest de la région alors que la steppe asiatique, marquée par des pluies en été et en hiver s'étendait dans le Nord-Est de la région méditerranéenne. A la fin du Quaternaire, l'histoire de la végétation de cette région établie par l'étude pollinique semble indiquer que le climat méditerranéen ne s'est réinstallé au Moyen Orient que peu avant le Néolithique (11000 ans, Wright 1976) ; vers 18000 BP, les pluies semblent avoir été plus importantes en Grèce durant la saison estivale (Sabatier et Van Campo 1983).

III) LA DETERMINATION DES EPOQUES DE DIVERGENCE.

Il est clair que toute tentative pour utiliser la divergence génétique comme une horloge moléculaire dépend en définitive du calage de l'horloge sur des données fossiles. Dans la période depuis le Miocène qui nous intéresse, les modifications morphologiques des plantes ont été limitées et la phylogénèse des groupes morphologiques était mise en place. Les fossiles de graminées sont d'autre part très rares et de détermination malaisée. Nous devons donc compter sur un calibrage de l'horloge établi pour d'autres groupes, en particulier les vertébrés, qui ont eu une évolution notable depuis cette époque, mais nous pourrions contrôler si les estimations de dates sont compatibles avec la paléogéographie.

Cette démarche est, à notre connaissance, relativement pionnière chez les plantes (voir cependant, pour des approches moléculaires, Prager et al. 1976 et Hori et Osawa 1979) mais de nombreuses données se sont accumulées chez les animaux, vertébrés, insectes et chez les procaryotes pour indiquer qu'il existe un taux d'évolution approximativement constant entre grands ordres d'organismes, pour des classes homologues de protéines (Wilson et al. 1977). Le cas des grenouilles semble relativement intéressant à comparer à celui des plantes. C'est un groupe ancien que les zoologistes considèrent avoir très peu divergé au niveau morphologique. Et pourtant, les différences observées au niveau moléculaire (immunologiques en particulier) montrent des divergences entre espèces supérieures à celles observées entre familles ou sous ordres de mammifères. L'hypothèse de l'horloge moléculaire semble au contraire bien prédire les divergences à attendre entre des groupes de grenouilles, reptiles ou mammifères dont les temps de séparation sont connus sur des données fossiles (Wallace et al. 1971, Sarich 1981 et Wilson et al. 1977) ou sur la base de la théorie de la tectonique des plaques (Wilson et al. 1977). On connaît cependant des cas, comme celui de la cytochrome oxydase ou le cytochrome C qui semblent avoir évolué plus rapidement dans certains groupes, à certaines périodes (Cann et al. 1984). Ces derniers semblent représenter l'exception à la règle d'une évolution constante parmi les groupes de vertébrés.

Sarich (1977) a tenté de calibrer l'horloge électrophorétique par rapport à celle basée sur les distances immunologiques de l'albumine chez les

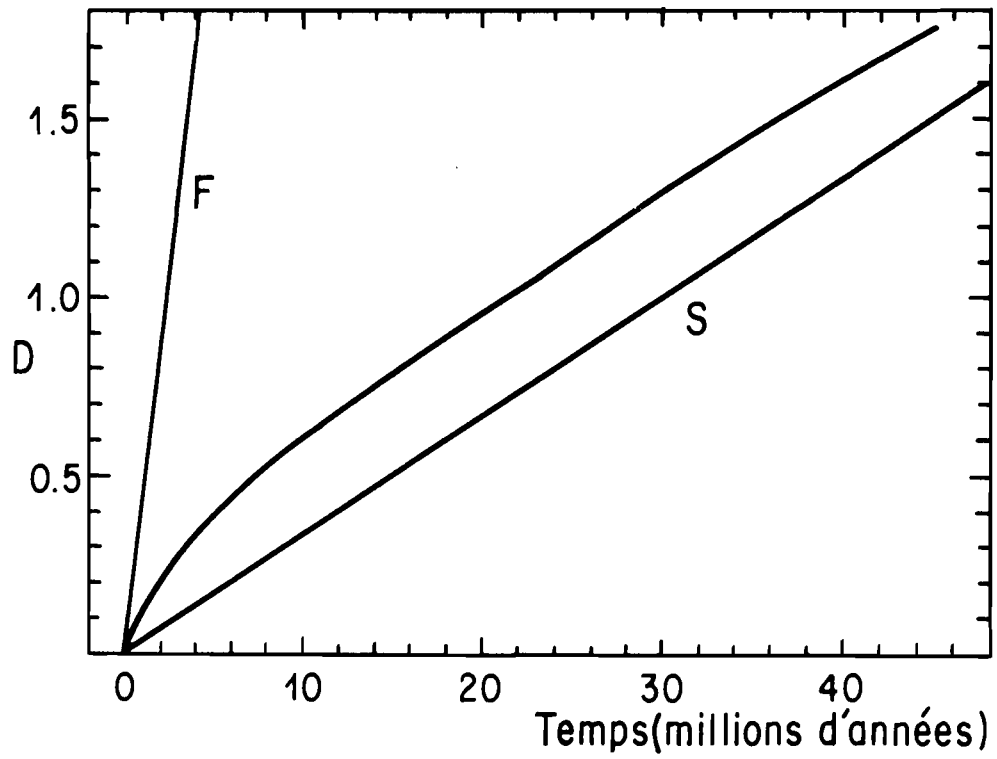


fig. 21 - L'accumulation de la distance génétique en électrophorèse d'isozymes en fonction du temps, pour les protéines évoluant rapidement (F), pour celles évoluant lentement (S) et pour un mélange de 3/4 évoluant rapidement et 1/4 évoluant lentement (ligne intermédiaire). Reproduit de Sarich (1977).

vertébrés, elle-même calibrée par rapport aux données paléontologiques, principalement chez les mammifères. Il fait remarquer que les locus d'isozymes se classent en deux groupes, les uns évoluant rapidement et les autres étant beaucoup plus stables.

Dans notre cas, tous les locus d'estérases anodiques seraient " rapides ", si l'on en juge par leur haut degré de polymorphisme parmi les groupes *Sativa* et *Latifolia* qui nous a conduit à les abandonner pour des études entre groupes fort divergents. Il en irait de même pour les locus *Pox-B*, *Acp-1*, *Lap-E* et *Pgi-A*, bien que l'on ne puisse pas établir de limite précise entre deux classes. En première approximation, on peut cependant admettre que l'estimation de Sarich de 1/4 de locus évoluant rapidement et 3/4 de locus plus conservateurs dans les études classiques utilisant de nombreux locus, correspond à l'échantillonnage de locus utilisé pour l'étude des groupes *Sativa* et *Latifolia*. Par contre, dans le cas des 40 locus utilisés pour les riz cultivés et *O. brevili-gulata*, la proportion de locus à évolution rapide serait un peu plus forte. La figure 21 indique le calibrage de l'horloge électrophorétique retenu par Sarich (1977) par rapport aux distances de Nei calculées entre individus ou populations relativement peu variables. Rappelons que la distance de Nei peut être interprétée comme une mesure du nombre moyen de codons qui diffèrent entre deux gènes (Nei, 1975). Dans le cas d'un isolement génétique complet entre les deux populations considérées, elle indique l'accumulation de substitutions géniques par locus, après que les populations aient divergé d'une population ancestrale commune. Si l'on admet l'hypothèse que le taux d'évolution moléculaire, en termes de substitutions géniques, est, en gros, constant selon le temps, la distance de Nei est applicable directement à la détermination des temps de divergence.

En appliquant l'échelle de Sarich (figure 21) à nos données, les distances de Nei de 0,6 à 1,2 trouvées en moyenne entre les représentants australiens (*O. rufipogon* et *O. australiensis*) et leurs homologues non-océaniens dans les groupes *Sativa* et *Latifolia* indiquent un temps de divergence de l'ordre de 10 à 15 Ma (millions d'années). Cette estimation correspond remarquablement à l'époque de la collision entre l'Australie et l'Asie du Sud et peut donc être acceptée. Notons qu'elle ne signifie pas nécessairement l'introduction du genre *Oryza* en Australie à cette époque mais sa migration sans retour dans la région malaisienne qui a connu depuis cette époque des bouleversements importants de topographie. On peut imaginer un passage d'une île à l'autre en fonction des collisions ou séparations successives.

En conservant le même étalonnage, nous obtenons :

- un temps de divergence du même ordre de grandeur entre *O. punctata* diploïde africain et *O. officinalis* sud-asiatique (15 Ma) ;
- au contraire, une divergence plus récente entre *O. longistaminata* et *O. rufipogon* asiatique (7 Ma) ;
- des temps de divergence de l'ordre de 2 à 3 Ma entre les trois types de riz cultivés.

Notons que la séquence trouvée pour les interruptions de migration entre l'Afrique et l'Asie est remarquablement en accord avec la paléogéographie, compte tenu des exigences écologiques particulières de chaque espèce considérée :

- *O. punctata* appartenant au groupe *Latifolia*, ombrophile, primitivement adapté aux forêts humides ;
- *O. longistaminata*, adapté aux plaines inondables des savanes ;
- *O. breviligulata*, adapté aux mares pluviales des savanes sèches.

On doit rappeler cependant qu'*O. punctata* contraste par rapport aux représentants asiatiques du groupe *Latifolia* en ce qu'il est adapté aux mares pluviales, parfois sympatriquement avec *O. breviligulata*. Il se pourrait que ce caractère corresponde à une adaptation acquise lors de la traversée du Sahara. L'autre représentant diploïde du groupe *Latifolia* d'Afrique, *O. eichingeri*, est au contraire inféodé au milieu forestier, il serait une introduction récente en Afrique, en provenance d'Asie mais particulièrement modifié par introgression de gènes d'*O. punctata*.

Notons également que la date de divergence trouvée entre les types *indica* et *japonica* d'*O. sativa* (2 à 3 Ma), peut correspondre à la date d'émergence de l'Himalaya en barrière à la migration des riz.

Nos estimations, bien que paradoxalement basées sur un étalonnage de l'horloge pour les vertébrés, sont raisonnables. Encore que certainement entachées d'une marge d'incertitude qu'il n'est pas possible de préciser actuellement, elles représentent des ordres de grandeur plausibles (Second 1984d).

Ce résultat étonnant peut s'expliquer :

- parce que les produits géniques sont similaires dans les bactéries, les plantes, les vers et les hommes. En contraste avec les séquences d'ADN ne

codant pas pour des protéines, les gènes eux-mêmes ont été hautement conservés durant l'évolution en dépit de toutes les mutations (Nagl 1983) ;

- si les taux de mutation sont fonction du temps absolu et non du nombre de générations ;

- si une combinaison de facteurs conduit à un étalonnage de l'horloge électrophorétique comparable, approximativement, entre les règnes végétal et animal, même si les taux de fixation des mutations sont fonction du nombre de génération et non du temps absolu. Nous pouvons noter les possibilités suivantes :

- . une suggestion de Kimura (1983) qui invoque le modèle de Ohta des mutations non neutres mais très faiblement désavantageuses. Dans ces conditions, le taux de fixation est fonction de l'effectif efficace de reproduction. En admettant, ce qui semble raisonnable, que les espèces à temps de génération long ont un effectif de reproduction plus faible que les espèces à temps de génération court, on peut se rapprocher d'un taux de fixation constant par rapport au temps absolu ;

- . une signification biologique non déterminée ;

- . le peu de précision que nous attendons de cette horloge statistique.

IV) UN SCENARIO PLAUSIBLE D'EVOLUTION DU GENRE *ORYZA* ET DE LA TRIBU DES ORYZEES.

La divergence des génomes indiquant des temps d'évolution d'échelle géologique, nous examinerons les données de la paléobotanique avant de proposer un schéma d'évolution.

A) Les données fossiles.

Elles sont minces mais pas inexistantes, contrairement à d'autres groupes de graminées :

- Un fossile d'épiderme de graminées observé par Litche (1968) dans des dépôts de charbon en Allemagne de l'Est a été attribué à la tribu des Oryzées

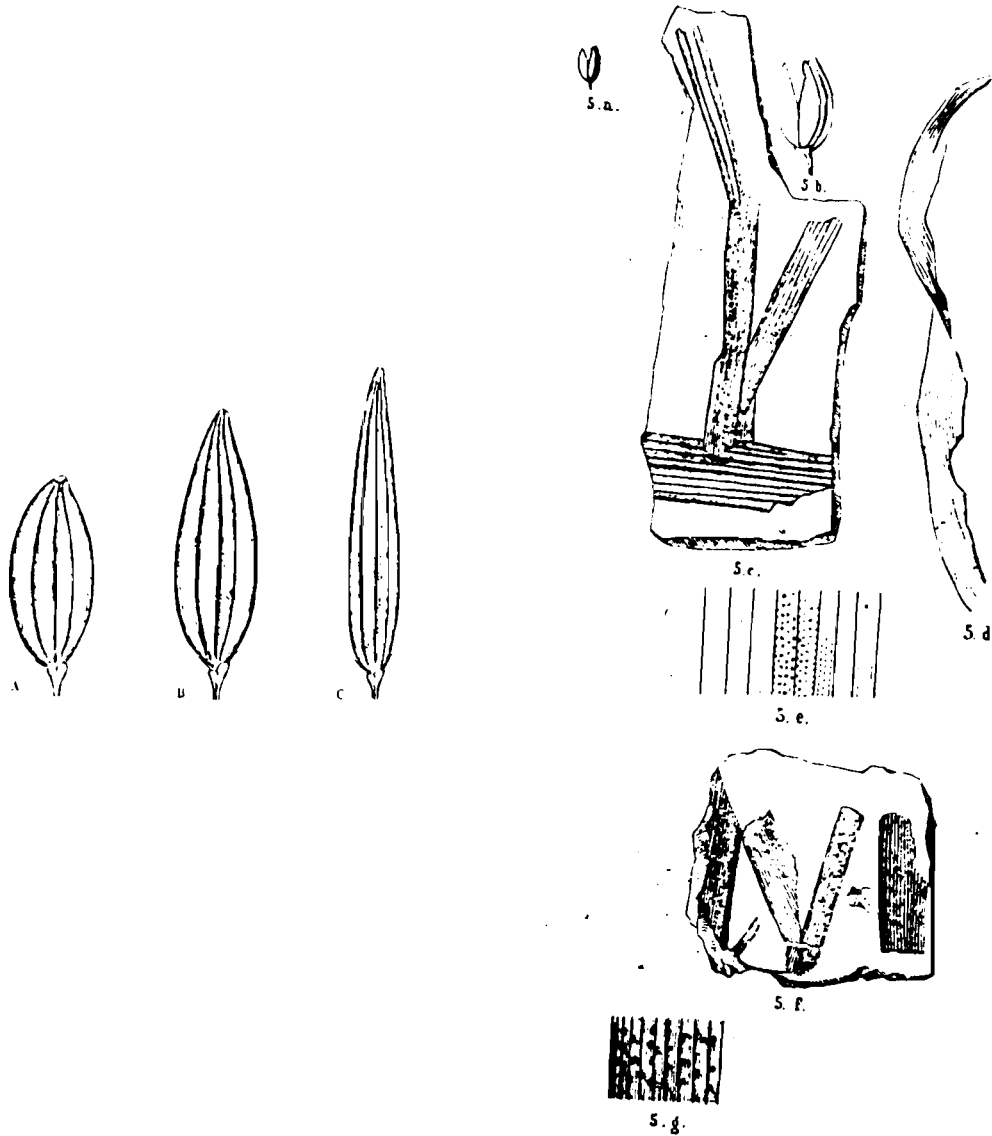


Fig. 22 - A droite, la représentation par Heer (1885) d'*O. exasperata*.
 5 a: épillet; 5 b: épillet agrandi; 5 c et d: feuilles du site d'Oeningen; 5e:
 fragment agrandi; 5f: feuille du site de Hohe Rhonen; 5g: fragment agrandi.

A gauche, la représentation par Tateoka (1962) de différents épillets
 d'*O. meyeriana* grossis 5 fois. L'épillet A, qui correspond dans sa forme et sa
 taille à celui d'*O. exasperata*, est le plus fréquemment rencontré.

par Stebbins (1981) et indiquerait que cette tribu était différenciée à la fin de l'Eocène. Cependant, selon S. Renvoize (comm. pers.), la publication de Litche n'autorise pas une telle conclusion avec certitude.

- *Oryza exasperata* fut décrit et illustré par Heer (1861) dans une couche du Miocène proche du lac de Constance en Allemagne. Le fossile n'a pas (encore ?) été retrouvé. L'illustration qui en est donnée (figure 22) pourrait très bien correspondre à *O. meyeriana* (taille et forme de l'épillet, absence d'arête) mais pas aux autres espèces d'*Oryza* actuelles. L'écosystème déterminé au site correspondrait à un climat comparable à celui des îles Madère ou Canaries actuelles. Bien que la détermination ne puisse pas être considérée comme certainement correcte, elle apparaît tout à fait plausible.

- *Archeoleersia nebraskensis* fut trouvé récemment au Nebraska (USA) dans une couche de la fin du Miocène. Les épillets silicifiés ne laissent aucun doute sur sa détermination comme représentant d'une forme ancestrale des *Leersia*. Les anthoécies d'*Archeoleersia nebraskensis* sont le plus semblables à un complexe d'espèces incluant *Leersia ligularis* et *L. monoandra* d'Amérique du Nord, centrale et du Sud et *L. triandra* d'Afrique. Son existence dans les dépôts du Nebraska s'ajoute à d'autres indices pour estimer qu'un refroidissement a eu lieu dans cette région à la fin du Tertiaire et au Quaternaire. L'espèce aurait subsisté - ou migré - en Amérique centrale puis ultérieurement en Amérique du Sud, il y a 2 à 3 millions d'années. Ce fossile est donc un indice important de migration des plantes - dont les Oryzées - entre l'Afrique et l'Amérique du Sud, via l'Amérique du Nord, au cours du Tertiaire. Il est d'autre part une preuve que la différenciation des formes actuelles pouvait être établie à la fin du Miocène.

- *Leersia orizoïdes* fut rapporté dans un étage du Pléistocène au Canada (Lichti-Federovich 1977).

B) L'origine des genres *Leersia* et *Oryza*.

Dans le cadre général de l'hypothèse d'une origine gondwanienne des graminées (Clayton 1975), la différenciation de la tribu des Oryzées à l'époque de la fracturation du Gondwana apparaît probable compte tenu des caractéristiques de la tribu : ses caractères primitifs et sa distribution dans laquelle différents genres sont généralement présents sur différents

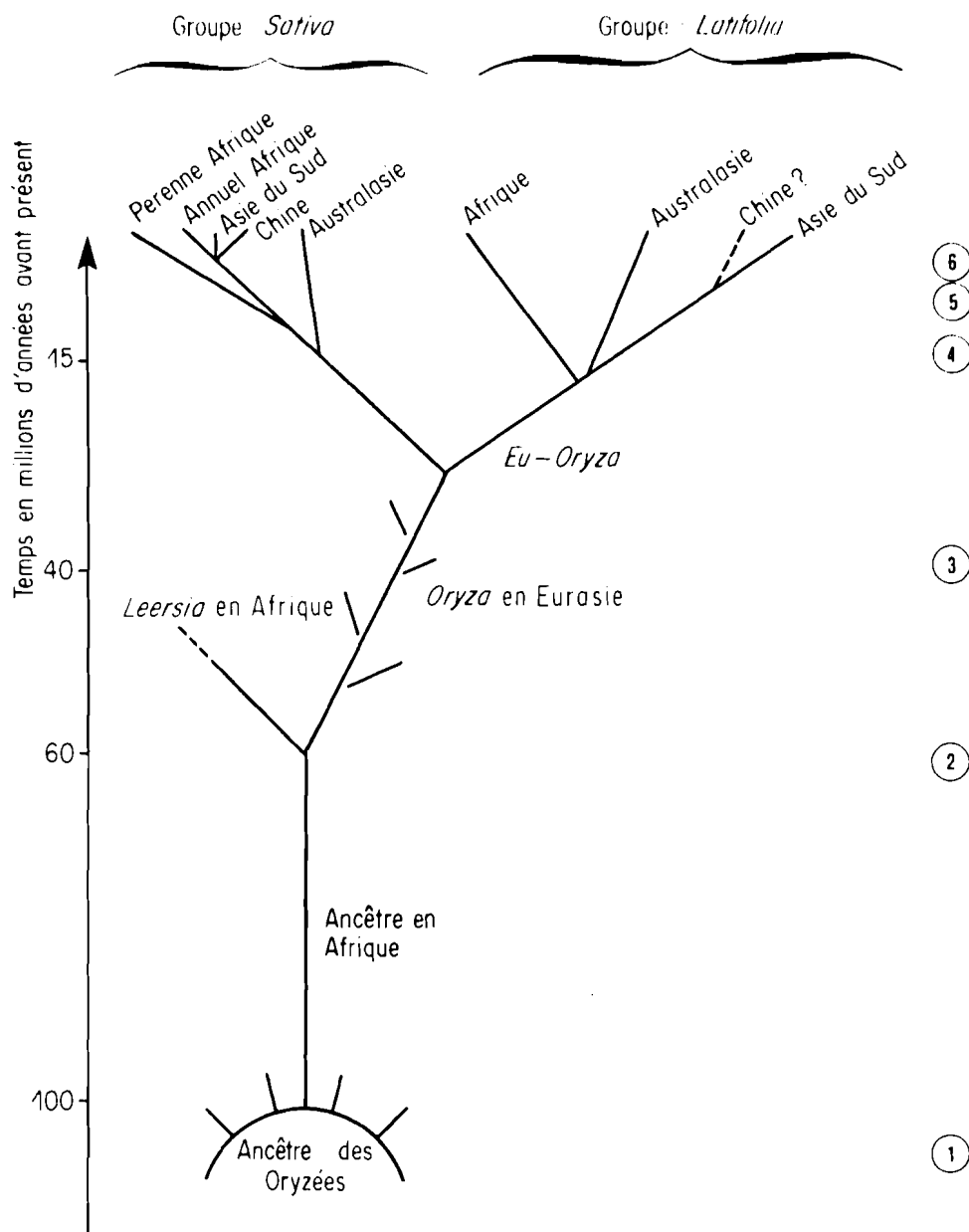


Fig. 23 - Arbre phylogénétique proposé pour les *Oryza*.

1: Séparation progressive des fragments du Gondwana portant les ancêtres des Oryzées; 2: Connection temporaire entre l'Afrique et l'Eurasie durant le Paléocène: migration de l'ancêtre des *Leersia-Oryza* en Eurasie; 3: La connection 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.

continents. Les genres *Leersia* et *Oryza* font exception avec une distribution pantropicale. Ils sont par ailleurs très voisins par rapport à l'hétérogénéité d'autres genres de la tribu ce qui suggère qu'ils ont probablement une origine commune sur la même plaque, postérieurement au partage du Gondwana. Il pourrait s'agir de la plaque africaine pour les raisons qui suivent .

1) L'origine eurasiatique du genre *Oryza* est attestée par plusieurs faits :

- L'Asie est seule à posséder des représentants de toutes les sections du genre ;

- L'Asie est seule à présenter les formes ancestrales de forêt si l'on admet que *O. eichingeri* en Afrique est une introduction récente (comme développé plus haut) ;

- Une migration du genre *Oryza* en Afrique à travers un milieu aride, donc pas avant le Miocène-Pliocène, est attestée par l'écologie des espèces *O. longistaminata*, *O. breviligulata*, *O. punctata* et *O. brachyantha* dont l'existence en Afrique est, contrairement à celle d'*O. eichingeri* et *O. punctata* tétraploïde, probablement géologiquement ancienne.

2) que l'origine du genre *Leersia* soit en Afrique nous apparaît par ailleurs probable :

- 9 des 17 espèces de *Leersia* sont présentes en Afrique. Huit d'entre elles sont endémiques en Afrique et ont une distribution réduite (Launert 1965) ;

- Le fossile d'*Archeoleersia* évoqué ci-dessus est conforme à l'hypothèse d'une migration d'Afrique en Amérique (probablement à travers l'Asie) au cours du Tertiaire, plutôt qu'à celle d'une migration d'Amérique du Sud vers l'Amérique du Nord.

3) Une migration de l'ancêtre commun des *Leersia-Oryza* a pu avoir lieu entre l'Afrique et l'Eurasie au Paléocène si l'on en juge par les migrations de vertébrés mais aussi par la phytogéographie des Angiospermes (Raven et Axelrod 1974). Les deux genres auraient évolué indépendamment, suite à l'isolement de l'Afrique en cours de l'Eocène et peut-être d'une partie de l'Oligocène (voir figure 23). Compte tenu du fait que l'Inde s'est rattachée à l'Asie durant l'Eocène seulement (environ 45 Ma) alors, qu'à cette époque,



En haut : Perturbation par un éléphant d'un bas fond occupé par *O. longistaminata* (Nord Cameroun, Novembre 1977).
En bas : Récolte d'*O. rufipogon* de type pérenne pour le fourrage, près de Bangkok (Thaïlande, Décembre 1980).

l'Afrique semble avoir été complètement isolée de l'Europe et de l'Asie, c'est probablement l'Afrique qui portait l'ancêtre des *Leersia-Oryza*.

Faut-il voir dans la migration de l'ancêtre commun, hors d'Afrique, à travers un corridor, une adaptation au transport par les animaux qui aboutira à l'augmentation de la taille des caryopses des *Oryza* (adaptation au piétinement ?) et en définitive à leur domestication ? A l'appui de cette thèse, on peut noter que l'autre genre de la tribu à avoir été domestiqué, ou récolté à l'état sauvage, est le genre *Zizania* (" Wild rice " des Américains du Nord ou " riz des barbares " dans les anciens livres chinois) qui a également une large distribution, à cheval sur l'Asie et l'Amérique du Nord.

Les genres *Leersia* et *Oryza* auraient acquis leur distribution dans l'Ancien Monde et en Amérique du Nord au cours du Miocène. Ils seraient parvenus en Amérique du Sud au Pléistocène. Le caractère polyploïde des *Leersia* (qui pourrait ne caractériser, comme cela reste à préciser, que les espèces non endémiques en Afrique ?) serait peut-être à mettre en relation avec leur conquête de nombreuses niches écologiques. Il serait intéressant d'analyser la phylogénèse des *Leersia* selon le modèle de différenciation des génomes en isolement géographique que nous admettons pour le groupe *Latifolia* des *Oryza*.

Parmi le genre *Oryza*, la différenciation des complexes ou groupes d'espèces *Ridleyi*, *Meyeriana*, *Latifolia* et *Sativa* se situerait par conséquent pendant l'Eocène puisqu'elle semble avoir été accomplie au milieu du Miocène, si l'on en juge sur nos estimations des dates de divergence.

Une détermination des relations phylogénétiques des genres, sections ou complexes spécifiques, de la tribu des Oryzées, sur la base de marqueurs moléculaires (ADN) reste à effectuer. Par une combinaison judicieuse avec les données de la paléogéographie et d'études similaires dans d'autres groupes d'organismes (grenouilles etc...), elle devrait permettre de tester l'hypothèse de l'horloge moléculaire en permettant son application éventuelle pour des groupes de végétaux qui se prêtent moins à une étude paléogéographique.

C) L'origine de la structure génétique des groupes d'espèces *Sativa* et *Latifolia* du genre *Oryza*.

Le groupe *Sativa* présente un continuum de types biologiques allant des types pérennes allogames à des types annuels autogames avec des formes géographiques asiatiques (parmi lesquelles on distingue certaines formes chinoises), australiennes, africaines et américaines.

Le complexe *Latifolia* présente des espèces à tendance annuelle en Afrique et en Australie (*O. punctata* diploïde, *O. australiensis*), toutes les autres étant pérennes mais également autogames. On y distingue 4 génômes avec des formes allotétraploïdes entre trois d'entre eux.

Une interprétation raisonnablement satisfaisante de cette structure est possible en considérant les dates de divergence que nous avons estimées et les données de la paléogéographie. Elle aboutit au scénario suivant.

Les deux complexes étaient différenciés au milieu du Miocène. A cette époque, le climat leur était favorable jusqu'aux latitudes moyennes. Les ancêtres des formes actuelles pénétrèrent dans l'archipel Malaisien dont la géographie mouvante depuis le milieu du Miocène isola certaines populations qui aboutirent en Australasie. D'autres populations migrèrent en direction de l'Afrique au cours du Miocène-Pliocène, soit à travers l'Arabie, soit à travers l'Europe. Les migrations eurent lieu - ou s'interrompirent - plus tôt pour le groupe *Latifolia*, ombrophile, que pour le groupe *Sativa*, héliophile. Parmi ce dernier, les échanges furent possibles pendant plus longtemps pour les formes annuelles que pour les formes pérennes. Les formes annuelles africaines n'évoluèrent pas à partir des formes pérennes en Afrique mais représentent de nouvelles introductions en provenance d'Asie.

Notons qu'indépendamment de toute considération d'horloge moléculaire, la migration des riz entre l'Afrique et l'Asie au cours du Quaternaire apparaît improbable pour des considérations d'ordre climatique. L'existence de formes annuelles remonterait donc à la fin du Pliocène au moins et non du Pléistocène terminal comme envisagé par Whyte (1977).

L'émergence de l'Himalaya isola les populations en Asie centrale et en Chine par rapport à celles d'Asie du Sud. La migration des *Oryza* entre les

deux zones asiatiques apparaît possible au niveau de l'Indochine, bien qu'à travers de profondes vallées, entre des chaînes de montagnes parallèles. Il se pourrait cependant que cette région n'ait pas permis la migration des espèces des groupes *Sativa* et *Latifolia* pour les raisons suivantes :

- la distribution de ces espèces pouvait se situer soit en savane soit au contact forêt-savane et non dans la zone montagneuse considérée, occupée par une forêt dense ;
- jusqu'à une époque récente, leur distribution pouvait s'étendre en Asie Centrale et en Asie du Sud-Ouest, zones complètement isolées par la chaîne himalayenne.

Il est concevable néanmoins que, suite aux refroidissements du Pléistocène ou à la déforestation récente due au développement de l'agriculture, les contacts entre la Chine et l'Asie du Sud aient pu s'intensifier notablement au niveau du Sud-Est Asiatique. Pas suffisamment toutefois pour faire disparaître le contraste dans les fréquences de certains allèles tels que *Cat-A1* et *A2* chez *O. rufipogon*, entre les lignées chinoises et thaïlandaises par exemple. Une reconstitution de la paléodistribution des génomes du groupe *Latifolia* et sous-génomes du groupe *Sativa* est portée sur la figure 24.

Enfin, les échanges qui étaient facilités entre l'Asie et la Nouvelle Guinée au Pléistocène, lorsque le niveau des mers était plus bas, d'une part, et le développement de la migration des riz entre les continents sous l'effet du commerce ou des expéditions maritimes d'autre part, bouleversa la paléo-structure vieille de 2 à 15 millions d'années. Les échanges se seraient traduits par des allotétraploïdisations et des introgressions de gènes et par la conquête de nouvelles niches écologiques comme l'Amérique tropicale, les forêts africaines, les zones déforestées d'Asie du Sud et du Sud-Est.

De nouveaux génomes seraient rapidement apparus, intermédiaires entre les génomes parentaux mais plus proches généralement de l'un d'entre eux. Ce schéma semble pouvoir s'appliquer sans difficulté aux complexes spécifiques *Meyeriana* et *Ridleyi*, selon leur distribution.

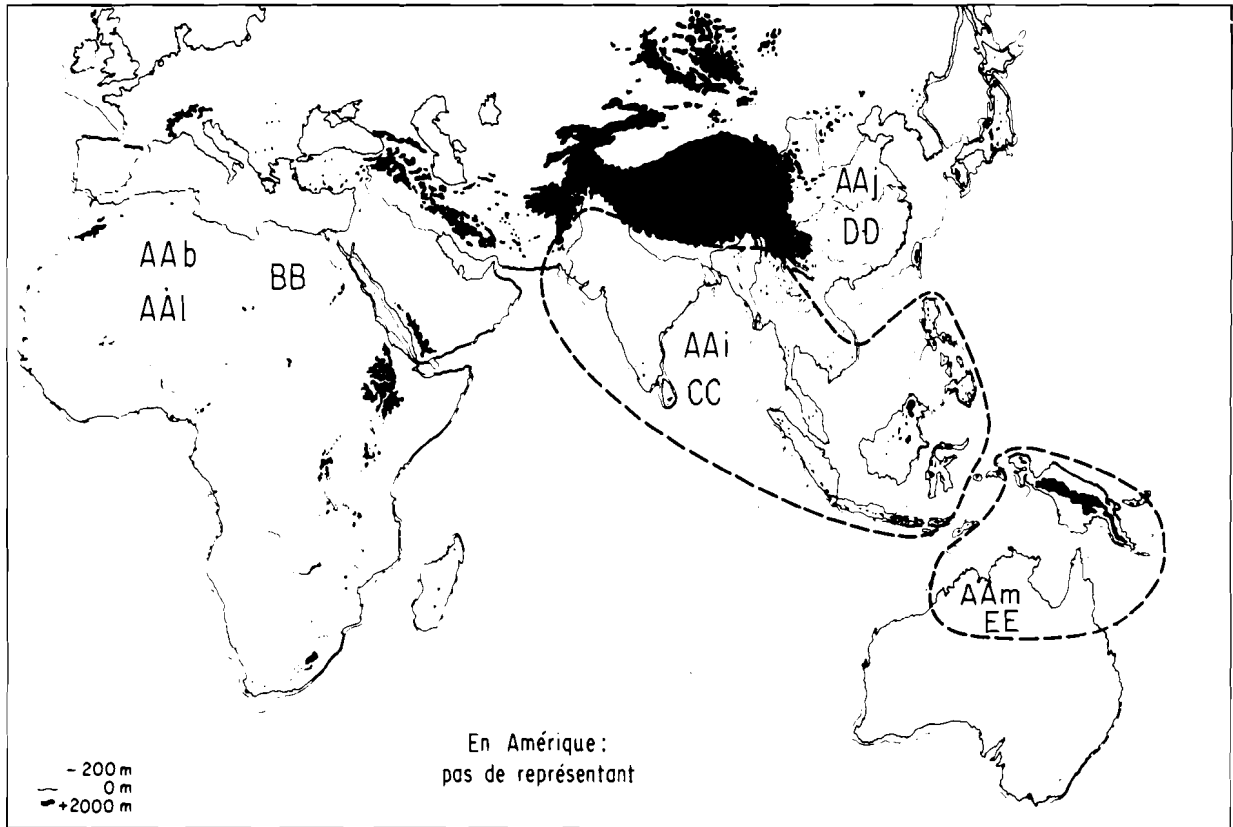


Fig. 24 - Paléo-structure biogéographique de la section Eu-Oryza.

La distribution probable des génomes et sous-génomes est indiquée. Parmi le génome AA, les lettres minuscules i, j, b, l et m signifient les paléo (p.) espèces ou semi-espèces présumées p. indica, p. japonica, p. breviligulata, p. longistaminata et p. meridionalis (cf. Ng et al. 1981).

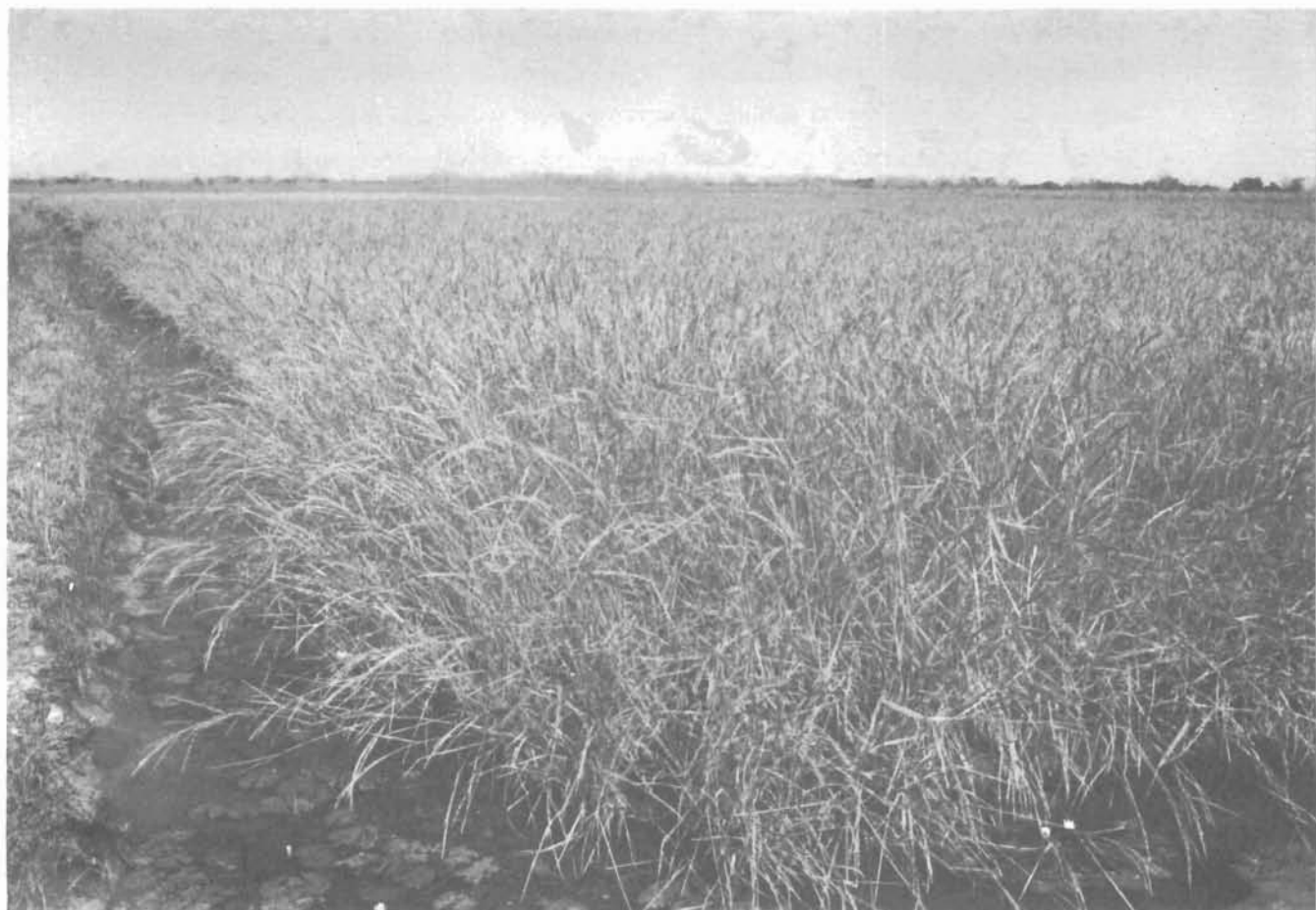
V) LA DOMESTICATION DES RIZ.

Le cas d'*O. glaberrima* semble relativement clair, la domestication aurait été effectuée à partir d'un ancêtre sauvage annuel et aurait impliqué une large aire de distribution de l'espèce sauvage en Afrique sahélienne. Cela confirme l'hypothèse de Portères d'une domestication africaine mais réfute son origine proposée dans le delta intérieur du Niger (Portères 1950).

On est tenté alors de prendre le cas d'*O. glaberrima* comme modèle et de voir l'origine d'*O. sativa* dans deux domestications indépendantes des types *indica* et *japonica*, à partir d'ancêtres sauvages annuels, en Asie du Sud et en Chine, respectivement. L'hypothèse est séduisante et plausible. Elle explique d'ailleurs simplement la convergence qui existe entre les trois formes cultivées par rapport à la diversité des formes sauvages asiatiques : un type annuel serait apparu en Eurasie et aurait migré, au Pliocène, en Afrique et entre l'Asie du Sud et la Chine, longtemps après que la migration du type pérenne fut interrompue. Les trois types de riz cultivés représenteraient trois formes géographiques de riz sauvage annuel, ultérieurement modifiés par l'introgession de gènes du riz sauvage pérenne local et entre cultivars. Des systèmes de stérilité hybride et de gènes coadaptés (dont certains surimposés sur la structure génétique de base par la sélection humaine) expliqueraient la conservation de cette structure cohérente.

Il faut reconnaître cependant qu'aucune preuve directe de ce point de vue n'est connue. On peut y objecter :

1) La zone asiatique apparaît comme centrale dans l'évolution du genre *Oryza*. Une comparaison directe avec le cas africain n'est donc pas autorisée. La séparation des types pérennes et annuels en Asie n'a peut-être jamais été aussi prononcée qu'en Afrique. La complexité géographique de l'Asie a pu permettre l'évolution du genre *Oryza* par des cycles isolation-hybridation beaucoup plus courts et fréquents que nous ne l'envisageons. Les migrations entre Chine, Asie du Sud et Australasie en particulier ont pu avoir lieu au cours du Pléistocène par exemple, avant l'intervention humaine effective. L'Asie a d'ailleurs certainement constitué une zone refuge par rapport à une distribution beaucoup plus vaste du genre en Eurasie au cours de l'ère Tertiaire.



Belle rizière irriguée d'*O. glaberrima* près de Zigunchor en Casamance au Sénégal (Octobre 1974). En Haut : détail des panicules.

Tout en étant la plus complexe, la zone asiatique est par ailleurs celle dont l'échantillonnage est le moins satisfaisant compte tenu du manque d'échantillons de Chine d'une part et du fait que les échantillons disponibles ont souvent été récoltés dans les zones les plus perturbées par l'homme d'autre part (la toute récente collection effectuée dans l'Ouest de l'Inde en dehors des rizières est une exception mais dont le matériel reste à étudier (Ghesquière et Second 1984).

2) La domestication d'*O. sativa* aurait pu débuter dans une zone de contact, le Sud-Est Asiatique par exemple, entre la Chine et l'Asie du Sud. Les types *indica* et *japonica* pourraient alors constituer des assemblages uniques de gènes, pas ou peu représentés parmi les formes sauvages.

Une domestication indépendante en Asie du Sud et en Chine nous semble cependant plus probable compte tenu de l'observation que les stérilités polliniques FI sont à même de distinguer des variétés présentant des patrons isozymiques complémentaires. Il est probable que les barrières de stérilité entre les ancêtres des formes *indica* et *japonica* étaient plus développées à l'époque de la domestication qu'actuellement où elles ont pu être contre-sélectionnées, suite à de nombreuses hybridations successives. Il se pourrait que les riz sauvages (formes pérennes, allogames ?) aient joué le rôle de pont dans des hybridations du type (*japonica* X sauvage) X *indica* ou réciproque.

L'ambiguïté d'interprétation sera toujours difficile à lever dans ce domaine historique. Une première approche possible est de poursuivre l'étude entreprise sur un meilleur échantillonnage (poursuite des prospections de riz sauvage), avec plus de locus isozymiques et de nouveaux marqueurs (ADN cytoplasmique et nucléaire, flavones...). Une attention particulière devrait être donnée aux études sur les stérilités polliniques.

Une autre approche est de se tourner vers les données archéologiques. Elles existent bien que moins abondantes que pour le blé et l'orge. Elles sont par ailleurs d'interprétation délicate. Nous nous bornerons aux plus significatives.

Des restes de riz ont été rencontrés dans les recherches archéologiques en Asie. On trouve des grains entiers, des endospermes carbonisés ou des

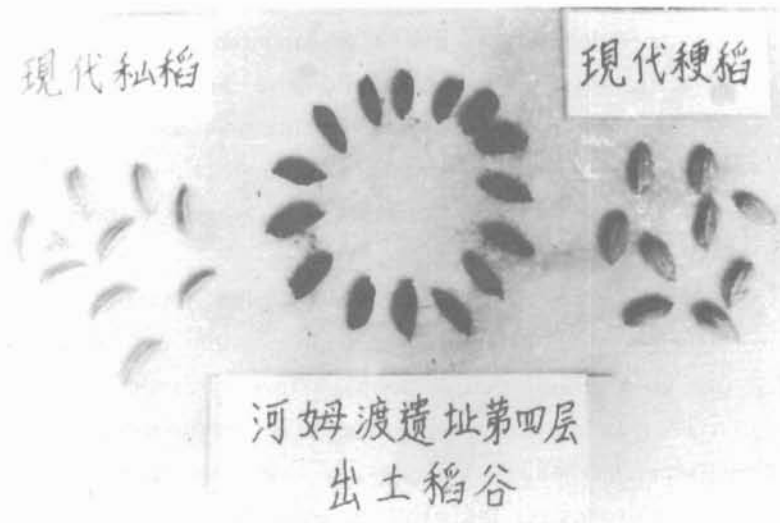
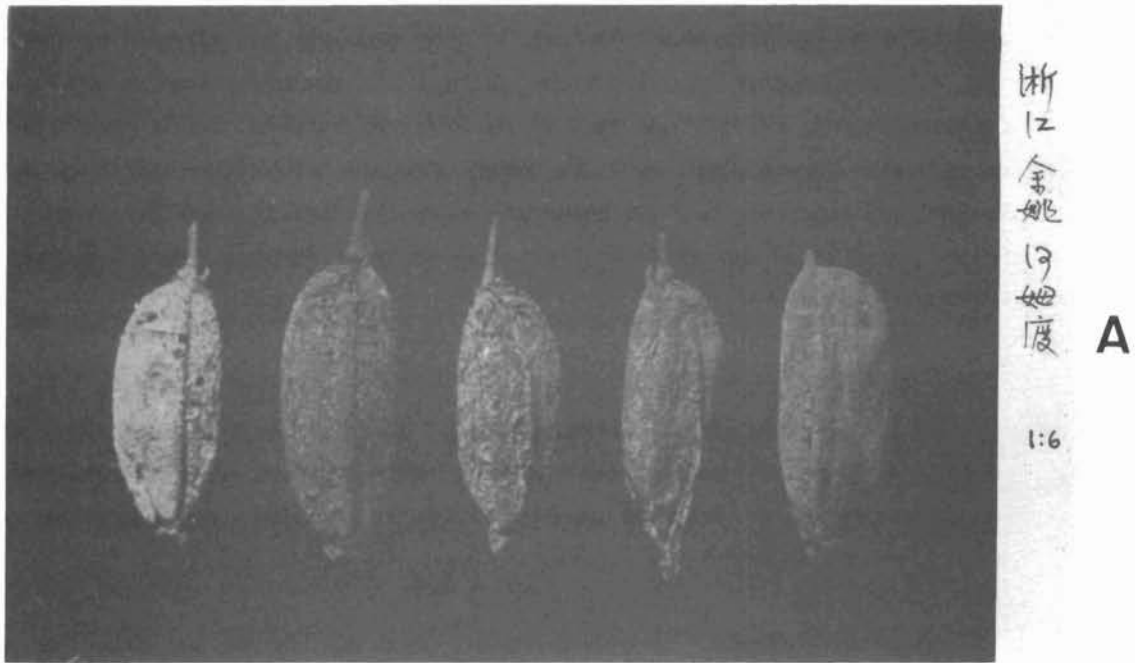


Fig. 25 - Photographie d'épillets de riz trouvés sur le site de Ho-mu-tu (Chine).

A: 5 des plus gros grains trouvés, grossis 6 fois. Tous, sauf peut-être celui à l'extrême droite, portent une arête. Le deuxième en partant de la droite est attaché à un fragment de rachis. B: Au centre, des grains anciens trouvés à Ho-mu-tu, à gauche des grains d'une variété moderne de type Keng (japonica) et à droite des grains d'une variété moderne de type Hsien (indica). C'est sur cette base uniquement morphologique que les grains trouvés à Ho-mu-tu ont été décrits comme appartenant au type indica.

impressions de grains ou glumelles sur des poteries ou des briques originaires de Chine du Nord et du Sud, Japon, Inde, Pakistan et d'Asie du Sud-Est, y compris l'Indonésie.

Le plus vieil échantillon de riz cultivé pourrait être celui de Ho-mu-tu près de Hangchow dans la basse vallée du Yangtze (CPAM 1978). Situés à 4m au dessous du niveau de la mer, les grains, répartis sur le sol, étaient parfaitement conservés. Ils ont été datés à 5000 ans Av. J-C. sur la base de l'analyse au carbone 14 d'échantillons de bois.

Sur une photographie de cinq grains qui m'a été cédée (figure 25A), on remarque :

- un des grains semble encore attaché à un fragment de rachis ;
- tous portent une arête brisée ;
- le plus gros des grains est fortement pileux et présente une forte arête. Il rappelle les épillets de la forme annuelle de riz sauvage.

D'autres grains ont été trouvés sur le même site, fichés au fond d'un panier, grâce à leurs arêtes, comme on l'observe dans les récoltes actuelles de riz sauvage. Il semble donc que sur le site de Ho-mu-tu, des riz étaient cultivés (non-égrenage, encore conviendrait-il d'examiner le niveau d'abscission au microscope électronique à balayage car il pourrait s'agir de riz sauvage immature) mais d'autres étaient récoltés à la manière des riz sauvages comme on peut encore l'observer en Afrique et en Inde. Leur détermination " type *indica* ", officiellement retenue en Chine (Musée de Sanghai), n'est, en tout cas, pas fondée car elle s'appuie uniquement sur leur forme (figure 25B).

Les trouvailles archéologiques de riz (carbonisés ou empreintes) sont nombreuses en Chine et remontent au 3ème ou 4ème millénaire Av. J-C., y compris dans la région du Loess (Ho, 1969). A Yang Shao Tsun, un site dans l'Ouest de la province du Honan, au nord des montagnes Quinling, étudié par Anderson (1934), des empreintes de glumelles de riz ont été observées sur un fragment de poterie daté à 3000 Av. J-C. A cette époque, le niveau de l'eau dans le sol atteignait les couches superficielles.

Parmi les plus anciennes traces d'utilisation du riz, se trouvent également les empreintes de glumelles et les grains carbonisés découverts sur le site de Non Nok Tha dans le Nord de la Thaïlande, associés avec la culture

hoabinienne et datés à 3500 ans avant notre ère. Des spéculations sur une riziculture hoabinienne ont été faites (Solheim 1972) mais des révisions ultérieures ont conclu à l'impossibilité de distinguer les restes trouvés du riz sauvage (Otsuka 1972, Yen 1982). Il se pourrait d'ailleurs que les premiers riziculteurs ne soient apparus en Thaïlande que dans les derniers siècles avant notre ère (Dauphin 1979).

En Inde, la plus ancienne trouvaille de riz sauvage remonterait au 9ème ou 8ème millénaire avant notre ère à Chopani-Mando. Des grains carbonisés et des empreintes de glumelles représentant du riz cultivé auraient été trouvés dans une couche datée du 6ème au 5ème millénaire avant notre ère, à Koldiwa, à la jonction de la plaine du Gange et des collines Vindhyan. Ces dates sont cependant contestées. Certains soutiennent que la dernière pourrait être ramenée à 1500-1600 ans Av. J-C (Allchin 1980). D'autres comme le Pr. D.P. Agrawal (Physical Research Laboratory, Ahmedabad, com. pers.) considèrent ces critiques non fondées. De manière indubitable, de nombreux sites en Inde centrale et occidentale ont fourni du riz daté depuis le 2ème millénaire avant notre ère (Fairervis 1975 ; Sharma et al. 1980 ; Prof. V.N. Misra, Deccan college, com. pers.). Par contre, l'établissement de la riziculture dans l'Est de l'Inde (Assam, Bengal, Orissa) semble avoir été postérieure.

Les découvertes archéologiques indiquent donc une utilisation du riz et sa domestication très ancienne. L'interprétation de ces découvertes ne semble cependant pas être toujours indépendante d'un certain nationalisme. Par ailleurs, les chances de trouver un échantillon sont fonction non seulement de l'existence d'un passé mais des conditions de conservation et de l'intensité des fouilles. Il serait bien entendu tentant d'étudier certains des échantillons les mieux conservés - il en existe en particulier en Chine - par les méthodes de la biochimie génétique (immunologie, étude des composés flavonoïques, etc...).

Retenons cependant que les données archéologiques ne sont pas en contradiction avec l'hypothèse d'une domestication indépendante en Chine et quelque part en Asie du Sud. Ce "quelque part" pourrait très bien comprendre l'Inde centrale et occidentale, voire également la basse vallée de l'Indus. La présence actuelle du riz sauvage de type biologique annuel (*O. rufipogon*) en dehors des zones rizicoles, est maintenant bien établie dans l'Inde occidentale jusque sur la presqu'île du Saurashtra dans la province du Gujarat (Ghesquière

et Second 1984). Se basant sur le fait que la plus ancienne littérature védique (Transcription sanskrite vers 1500 ans Av. J-C. des hymnes Rig-Veda, qui remonterait, par tradition orale, à plus de 3000 ans Av. J-C.) mentionne le blé et l'orge mais pas le riz, Harlan (1975b) conclut que le riz a été importé en Inde de l'Ouest (vers 2000 Av. J-C) mais aurait son origine quelque part à l'Est. Un autre hymne védique, Arthava-Veda (2000 ans Av. J-C) mentionne le riz " Vrihi ". Il correspond à une époque où les Aryas avaient accentué leur pénétration en Inde et assimilé la culture dravidienne. Il se pourrait 1) que les auteurs du Rig-Veda, Aryas nouveaux migrants dans la région du Punjab, aient eu quelque réticence ou ignorance par rapport au riz; 2) que le riz ait été à cette époque une céréale mineure, comparable à *O. glaberrima* en Afrique qui n'était important que localement même avant l'introduction d'*O. sativa* en Afrique; 3) que la progression des Aryas venant du Nord-Ouest ait été concomitante de modifications climatiques (aridification) et hydrologiques conduisant à la raréfaction des riz sauvages, la disparition de la riziculture et son remplacement par des céréales de climat tempéré.

Comme, d'autre part, le site de Ho-mu-tu évoqué ci-dessus est situé en Chine centrale, il ne semble pas autorisé de réduire, avec Harlan (1975b) et Chang (1976b), la zone de domestication du riz asiatique à la région qui s'étend de l'Est de l'Inde à la Chine du Sud. Compte tenu de l'observation que la domestication d'*O. glaberrima* appuie la notion de " Non-Centre " de Harlan (1975a), il ne faut pas rechercher des centres d'origine d'*O. sativa*. Nous devons plutôt envisager que la domestication a débuté à partir de riz sauvage dont la diversité était plus structurée écologiquement et géographiquement qu'à présent dans une zone qui s'étend au moins de la vallée de l'Indus à celle du Yangtze. Dans la structure géographique, nous reconnaissons un rôle particulièrement important à la barrière himalayenne. Les différentes formes géographiques et écologiques pouvaient être séparées par des barrières de stérilité plus fortes que ce qu'on observe actuellement dans les collections disponibles. Si ce dernier point est vrai, les collections de riz sauvages effectuées dans les régions les moins perturbées d'Asie (lorsqu'il est encore temps...) devraient nous fournir des populations plus proches des formes ancestrales que celles que nous avons pu étudier.

Le développement du riz comme céréale importante dans toute l'Asie aurait suivi les échanges de variétés entre les deux zones d'origine. Des centres de diversification se seraient développés en de nombreuses régions par hybridation avec le riz sauvage local et entre variétés exotiques et locales.

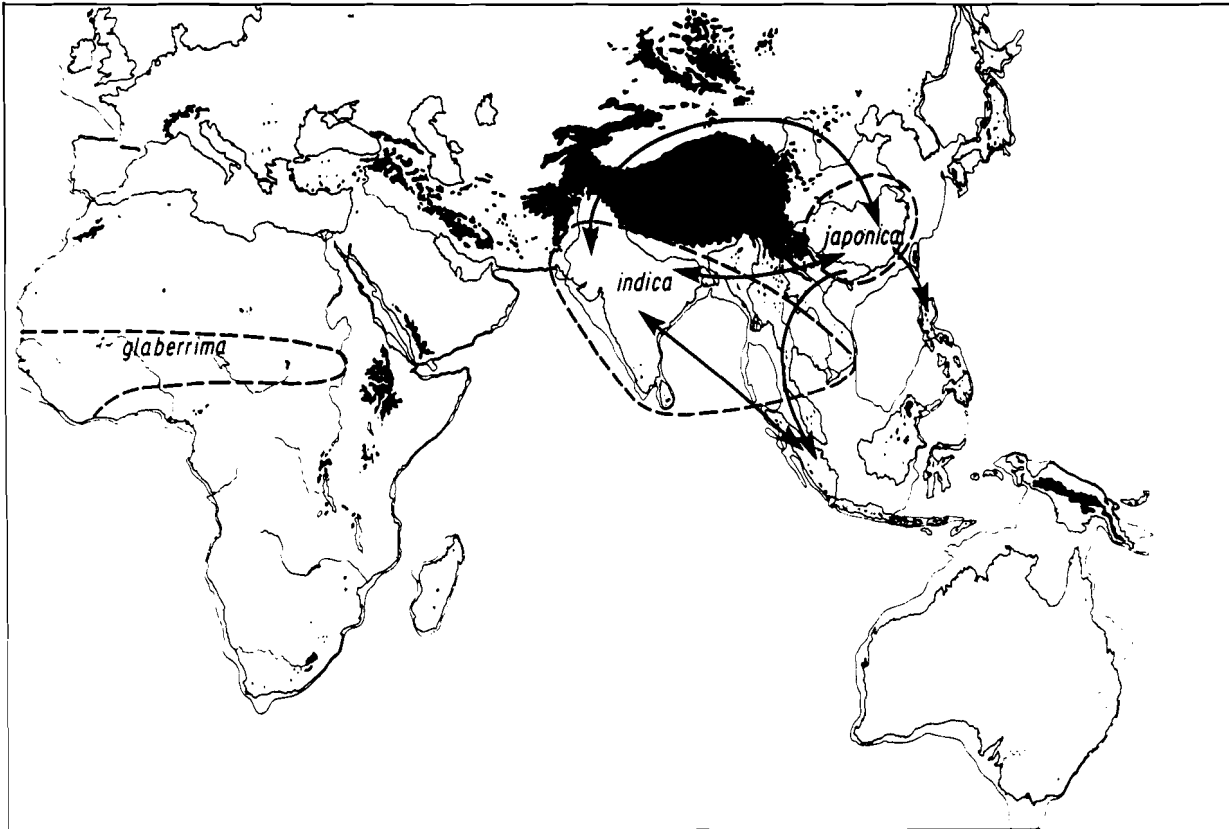


Fig. 26 - Les trois "non-centres" probables de domestication indépendante des riz et les principales routes anciennes d'échange entre eux.

La région supposée d'origine, dans l'hypothèse actuelle classiquement retenue, qui s'étend du pied de l'Himalaya depuis l'Inde du Nord jusqu'à la Chine méridionale (Chang 1976a et b) pourrait ne représenter qu'une zone de diversité liée à :

- La diversité écologique de ces zones montagneuses ;
- La diversité culturelle de cette région, souvent refuge pour des minorités ethniques ;
- La zone de contact qu'elle représente entre la Chine et l'Asie du Sud.

La figure 26 schématise l'hypothèse que nous proposons pour l'origine d'*O. sativa* et d'*O. glaberrima*. Pour *O. glaberrima*, l'aire d'origine proposée est déduite de la comparaison de la diversité isozymique de cette espèce avec celle de son ancêtre sauvage. Il s'agit typiquement d'un " non-centre " encore qu'un rôle relativement plus important de la zone du lac Tchad ne soit pas à exclure (voir p. 73). Il faut remarquer également que la domestication a pu avoir lieu à une époque où le Sahara était plus arrosé et donc permettrait une distribution d'*O. breviligulata* peut-être plus importante. Le fameux riz des Garamantes (peuple de l'antiquité situé au Sud Libyen ?) de Strabon (de Candolle 1883, p. 310) était peut-être bien d'origine africaine. Pour *O. sativa*, parmi les diverses hypothèses avancées jusqu'à présent à notre connaissance, seule celle de la domestication indépendante des deux types en Inde et en Chine, suggérée par Chou (1948) est en accord avec notre interprétation. Chou (selon une traduction orale du Dr. H.I. Oka) avance les arguments suivants : ancienneté de la riziculture dans ces deux pays ; distribution géographique différencielle des deux types de riz entre les deux pays ; existence de riz sauvage non seulement en Asie du Sud et du Sud-Est mais aussi en Chine, jusque dans les lacs du bassin inférieur du Yangtze. Il rappelle des données historiques rapportant l'introduction de nouvelles variétés de riz en Chine en provenance du Vietnam (où l'influence hindoue et bouddhiste fut importante) et note que la distinction entre types *indica* et *japonica*, scientifiquement décrite par Kato en 1928, était traditionnellement reconnue par le peuple chinois (types Hsien et Keng, respectivement). En conséquence, il propose de dénommer *sinica* le type *japonica*.

Selon H.I. Oka (comm. verbale), feu E. Anderson proposait également une origine de la diversité des variétés de riz cultivé dans les introgressions réciproques de gènes entre les deux types. G.L. Stebbins (comm. pers.) partage également l'opinion d'une domestication indépendante en Chine des

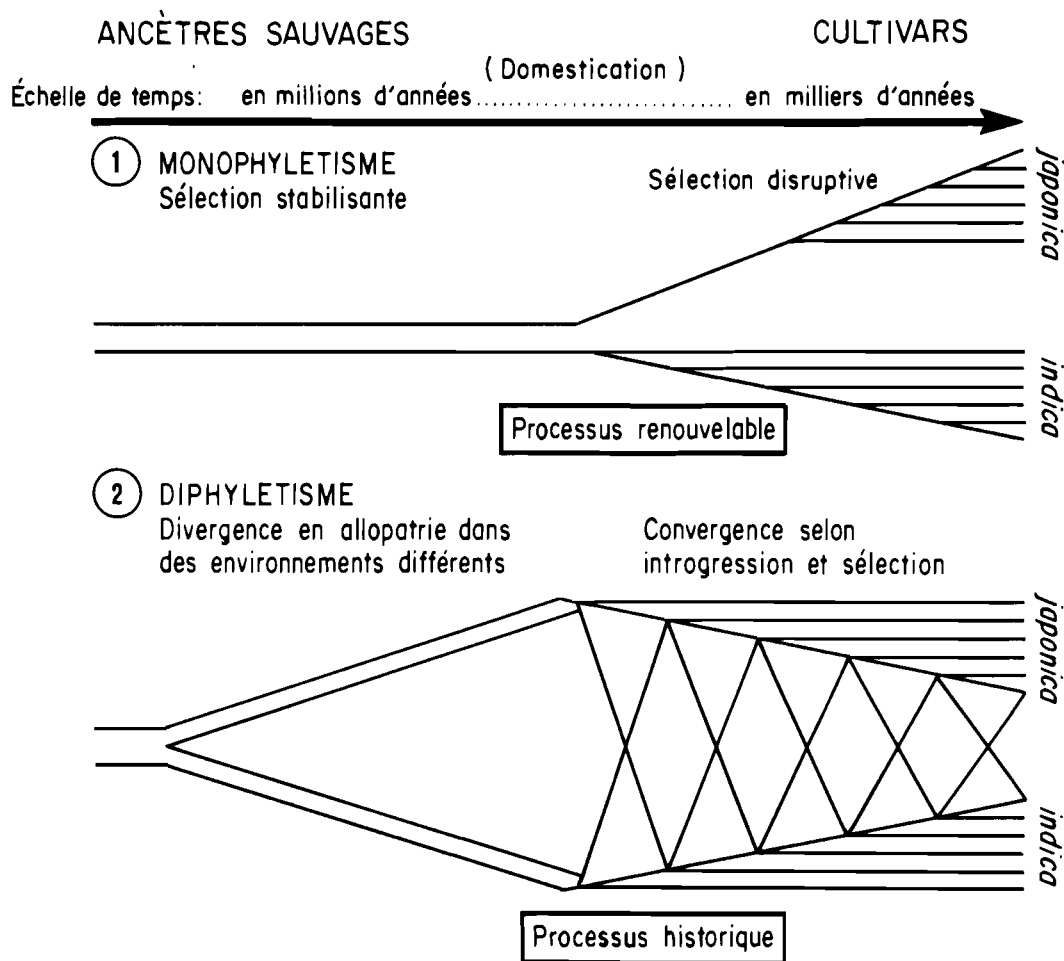


Fig. 27 - Les deux hypothèses principales pour l'évolution d'une différenciation sous-spécifique, avec une intergradation de formes, parmi *O. sativa*.

L'hypothèse 1 est une interprétation des idées de Oka (1974, 1982).
L'hypothèse 2 est défendue dans le texte (Second, 1984d).

variétés *japonica*, à partir d'une espèce sauvage peut-être différente d'*O. rufipogon* et originellement endémique dans la région Nord-Est de Chine.

Notons que les observations cytologiques au stade pachytène réalisées surtout en Inde, sur des hybrides FI entre variétés d'*O. sativa* et entre *O. sativa* et *O. rufipogon* ou *O. longistaminata* (Shastri 1964 et Nayar 1973) qui montrent un début de différenciation génomique parmi le génôme AA s'accordent parfaitement avec nos conclusions. Cependant, comme nous l'avons noté dans l'introduction, les méthodes cytogénétiques seules ne permettaient pas d'y aboutir.

Au contraire, parmi les données récemment publiées, l'hypothèse de Oka (1974) est diamétralement opposée à la nôtre (voir figure 27). Cet auteur voit dans *O. rufipogon* asiatique, une potentialité à évoluer en types *indica* et *japonica*. Il avance deux arguments principaux :

1) La différenciation *indica-japonica* semble progresser, parmi le matériel originaire de la région du Jeypore Tract en Orissa (Inde) depuis des formes sauvages jusqu'aux deux types cultivés en passant par des intermédiaires (Oka et Chang 1962). Ces auteurs se sont sans nul doute trompés dans la direction de l'évolution de ces populations qui représentent plus probablement un retour vers une forme intermédiaire sauvage-cultivée, par introgression génétique entre variétés cultivées et espèce sauvage. En effet, les variétés cultivées ou " intermédiaires cultivées-sauvages " ne montrent pas les zymogrammes que l'on attendrait si elles avaient été domestiquées à partir d'*O. rufipogon* local (Second 1982). La région du Jeypore Tract est connue par ailleurs pour être le refuge de plusieurs minorités ethniques indiennes qui pratiquent une agriculture primitive.

2) Un croisement d'une lignée d'*O. rufipogon* avec une variété *indica* a donné, dans la descendance, certaines plantes s'apparentant au type *japonica* pour trois caractères (résistance au chlorate de potassium, résistance au froid et longueur des poils apiculaires). Réciproquement, avec un croisement de la même lignée sauvage et d'une variété *japonica*, il a été obtenu dans la descendance certaines plantes s'apparentant au type *indica* (Oka 1982). Indépendamment du fait que ces trois caractères sont très loin de pouvoir représenter la différenciation *indica-japonica*, il y a au moins deux arguments qui pourraient invalider cette expérimentation : a) l'échantillon unique d'*O. rufipogon* utilisé (originaire d'Inde) peut être lui-même issu d'introgessions

spontanées du riz sauvage en Inde avec les variétés cultivées (dont le type *japonica*) et ne représente peut-être pas valablement le riz sauvage préalablement à la domestication ; b) la garantie de la reproduction des hybrides F1 en autofécondation n'est peut-être pas totale.

De nombreux auteurs se sont intéressés à l'origine du riz. Chang (1976b) fit une revue de cette importante littérature. Il considéra comme " évidente " l'origine du genre *Oryza* dans le Gondwana sur la base de sa distribution actuelle et proposa un schéma d'évolution qui " devait résoudre la plupart des controverses ". Ce schéma retient deux séries évolutives : espèce sauvage pérenne → espèce sauvage annuelle → espèce cultivée en Asie et en Afrique respectivement. Chang note cependant que les deux espèces ancestrales d'*O. sativa* seraient essentiellement des taxons conceptuels du passé lointain : *O. rufipogon*, pérenne et *O. nivara*, annuel, dans la mesure où l'on observe toute une intergradation de formes entre espèces sauvages, cultivées et adventices. Trois " races éco-géographiques " d'*O. sativa*, Indica, Javanica et Japonica (= Keng = Sinica) sont retenues. La race tropicale Indica est présumée ancestrale avec une zone d'origine correspondant aux contreforts de l'Himalaya en Inde et en Asie du Sud-Est.

Cette publication est une importante synthèse. Cependant, avec Oka (1977), nous pouvons nous demander si toutes les données publiées doivent être intégrées dans la mesure où certaines sont subjectives et ne reposent pas sur des données fiables ou reproductibles. Cette synthèse semblait représenter un consensus mais ne clarifie pas la situation comme elle y prétendait. Parmi les confusions les plus graves, il y a, nous semble-t-il, celle concernant la structure génétique d'*O. sativa*. Comme nous l'avons déjà noté, les races Indica et Japonica de Chang ne correspondent pas aux sous-espèces *indica* et *japonica* définies par Kato ou aux types définis par Oka et que nous retrouvons. Nous n'en voulons pour preuve que la classification dans le type Indica, faite par cet auteur, des variétés introduites au Moyen-Orient et en Europe et de l'apparement des variétés Javanica (plus exactement Bulu) au type Indica, alors que les études génétiques nous ont confirmé que ces deux groupes variétaux s'apparentent au type *japonica*. D'autres exemples sont documentés mais une clarification est en cours (G.L. Glaszmann).

Par contre, sans la démontrer, nous avons vu que nos résultats sont en accord avec l'hypothèse due à Whyte (1974) d'une évolution en Asie de la forme sauvage pérenne vers la forme sauvage annuelle puis vers la forme

cultivée. Cependant, ce schéma, n'est pas applicable au cas africain où *O. longistaminata* ne peut être à l'origine d'*O. breviligulata*.

Enfin, si l'origine première des *Oryza* est bien entendu liée à celle des graminées, leur distribution actuelle est, pour une bonne part, le résultat de l'activité humaine. Il faut donc considérer avec beaucoup de circonspection cette distribution pour en retirer une information du point de vue évolutif.

Pour conclure, même si nous n'avons pu qu'apporter des arguments, et non des preuves, à notre interprétation, l'examen de la littérature montre qu'elle est compatible avec tous les faits bien qu'elle bouscule un bon nombre de spéculations. Comme l'a écrit Pernès (1984), la vérité sur la domestication de riz pourrait donc bien être dans cette dernière hypothèse.

La figure 28 présente d'une manière synthétique nos principales conclusions concernant les relations phylogénétiques des riz cultivés, entre eux et avec leurs plus proches parents sauvages et adventices.

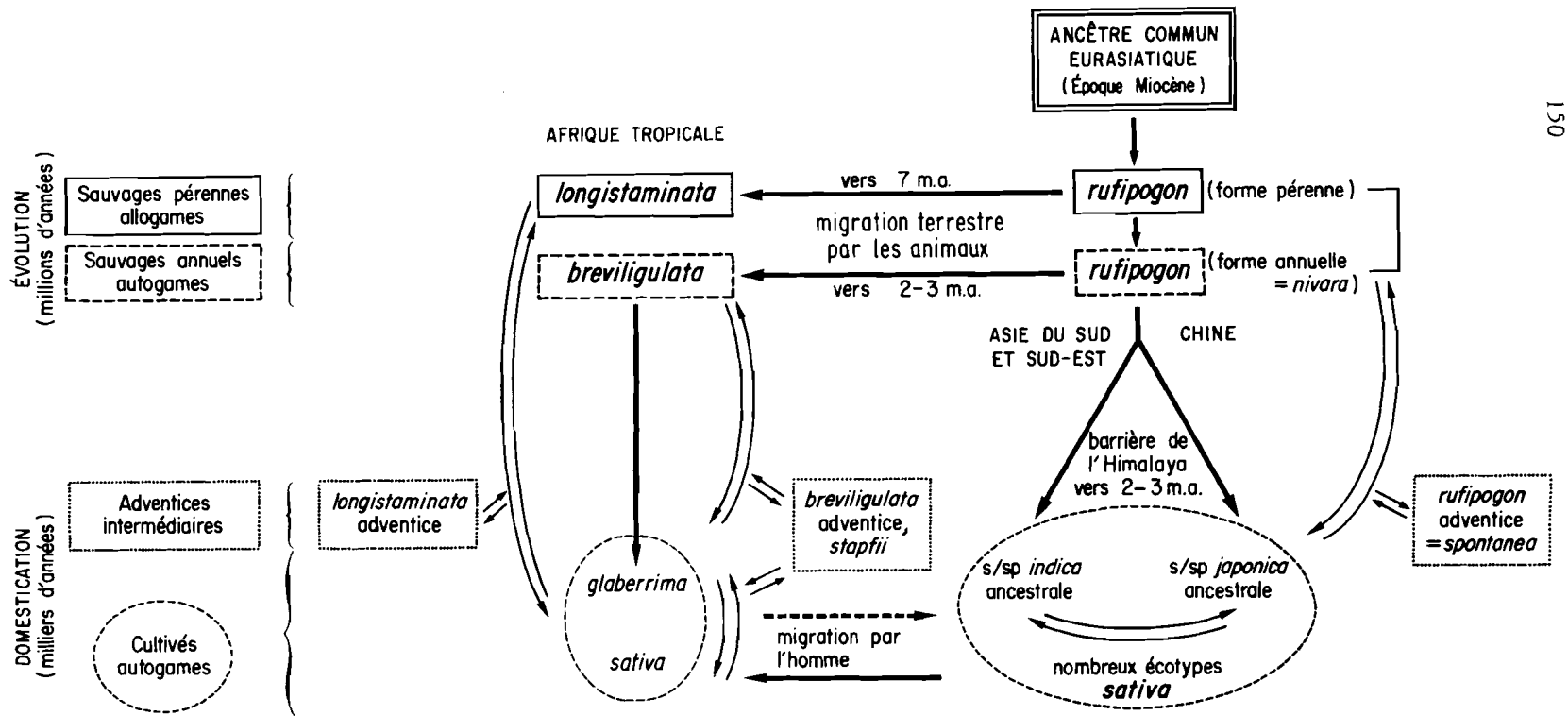


Fig. 28. Relations phylogénétiques des deux espèces de riz cultivé. Les flèches simples indiquent une descendance directe. Les doubles flèches indiquent l'introggression par hybridation et rétrocroisements qui semble exister entre toutes les formes ou espèces sympatriques, sauf peut-être entre *O. longistaminata* 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*.

CONCLUSIONS GENERALES

L'étude de la diversité génétique grâce à la technique d'électrophorèse d'isozymes nouvellement accessible nous a permis de présenter une interprétation des relations évolutives parmi le genre *Oryza* et du processus de la domestication de riz dans lesquels sont pris en compte non seulement nos résultats expérimentaux mais des observations de terrain et une large bibliographie.

Nous voudrions conclure de quatre points de vue :

1. L'apport de cette recherche pour étude de l'évolution chez les plantes ;
2. Les parallèles avec d'autres situations de domestication ;
3. La préservation des ressources génétiques des riz ;
4. Les voies de création variétale qui découlent de l'organisation évolutive des *Oryza*.

1) L'APPORT DE CETTE RECHERCHE POUR L'ETUDE DE L'EVOLUTION CHEZ LES PLANTES.

Le modèle d'évolution entrevu est conforme à celui de la spéciation en allopatrie (Grant 1971). Les barrières reproductives n'atteindraient que lentement un niveau irréversible et des hybridations (avec ou sans polyploïdisation) seraient à la source d'une grande création de variabilité, conformément à la suggestion classique d'Anderson et Stebbins (1954). L'observation que les barrières reproductives isolant les deux espèces africaines *O. longistaminata*

et *O. breviligulata* sont particulièrement développées par rapport aux possibilités d'hybridation qui subsistent entre des formes allopatriques encore plus divergentes telles que *O. rufipogon* asiatique et australien est néanmoins à relever. Il pourrait s'agir d'un cas de renforcement ("Wallace effect", Grant 1971) consécutif à l'introduction successive de ces deux espèces en Afrique et à leur distribution parapatrique. Ce fait est à préciser. On pourrait en déduire : 1) que le phénomène de spéciation n'est pas superposable à la divergence en allopatrie et 2) que les phénomènes d'introgession ne sont pas adaptativement neutres pour l'espèce. Le cas de la spéciation d'*O. breviligulata* impliquant une divergence moindre que celle que l'on constate dans la seule espèce *O. rufipogon* est également à relever. Dans les aires géographiques les moins perturbées et anciennement conquises par les espèces concernées (savanes d'Afrique et d'Australie), on observe des espèces relativement monotypiques avec des formes biologiques bien distinctes. Par contre, dans les aires les plus perturbées (Asie) ou nouvellement ouvertes à la distribution de ces espèces (Amérique, forêts africaines) et également dans les zones cultivées en Afrique, on observe des espèces complexes dans lesquelles l'approche typologique n'est pas satisfaisante et qui présentent un continuum de formes biologiques. Les espèces polyploïdes d'*Oryza* représenteraient une phase d'évolution récente, liée à la fois à l'ouverture de nouvelles niches écologiques (Amérique, zones perturbées de l'Ancien Monde) et à la juxtaposition de deux génomes, ayant évolué en allopatrie. Parmi les diploïdes, on peut distinguer, de formes probablement plus proches des espèces ancestrales, d'autres qui leurs sont intermédiaires et seraient issues d'échanges génétiques récents entre génomes différents (que ceux-ci se traduisent ou non par des aberrations méiotiques chez les hybrides F1). Il nous semble ainsi avoir démêlé un écheveau embrouillé entre un petit nombre de lignées phylogénétiques. Si le modèle est plausible en fonction de la connaissance du paléoenvironnement et compte tenu des exigences écologiques des riz, il est évident que des phénomènes naturels (tectoniques ou climatiques) ou les animaux, avant l'homme, ont pu provoquer de tels enchaînements d'hybridation entre lignées préalablement isolées durant des millions d'années. D'ailleurs, nous n'avons pu résoudre la question de savoir si, en Asie où le genre *Oryza* développe le maximum de variabilité, le modèle est applicable dans sa simplicité ou au contraire s'il faut voir une succession de périodes d'isolation et d'hybridation en fonction de l'histoire géologique et climatique complexe de la région.

Nous voudrions relever trois points :

a) L'impact de l'activité humaine (déforestation, agriculture, voyages à travers les barrières géographiques naturelles) a été énorme pour modifier la structure génétique de nombre d'espèces. Ce fait est une évidence dans le cas des riz, il n'en est cependant probablement pas moins réel dans bon nombre d'espèces pour lesquelles il peut être sous estimé. Souvent, les espèces prises comme modèle pour l'étude de l'évolution font également partie de l'environnement anthropisé et on peut les qualifier d'adventices ou de commensales de l'homme (de nombreuses espèces de drosophiles font partie de ces dernières, Dobzansky, 1965). A ce titre, le cas que nous étudions ne peut pas être considéré comme particulier.

b) Une explication pour le rejet du modèle du neutralisme particulièrement fréquent parmi ceux qui s'intéressent aux plantes pourrait résider dans le fait que ces dernières (Grant 1971), par rapport aux vertébrés supérieurs notamment, conservent parfois une possibilité d'hybridation entre des lignées isolées pendant des millions d'années. Compte tenu d'une part que nous observons généralement les espèces qui réussissent le mieux dans l'environnement actuel et ont donc manifesté une grande adaptabilité et d'autre part des perturbations humaines évoquées ci-dessus, ce sont peut-être bien des populations ou espèces d'origine phylogénétique hétérogène qui ont le plus de chance d'être étudiées. Dans notre cas, si une interprétation " sélectionniste " semblait s'imposer à l'échelle des riz cultivés et de leurs parents immédiats, nous avons vu que l'interprétation neutraliste était beaucoup plus explicative lorsque l'on considérait la section *Eu-Oryza* dans son ensemble.

c) Si le modèle adopté est correct dans ses grandes lignes, nous disposons, avec le genre *Oryza* et la tribu des Oryzées, d'un matériel exceptionnel pour poursuivre des recherches fondamentales sur l'évolution. Notons en particulier : l'hypothèse de l'horloge moléculaire, la signification - adaptative ou non - du polymorphisme flavonoïque, le rôle de l'hybridation (introgression, allopolyploïdisation) dans l'évolution de la variabilité génétique (jusqu'au niveau des familles de gènes répétés dans le génome - évolution concertée -), l'évolution des chromosomes, la signification évolutive des types biologiques intermédiaires annuel-pérenne, de l'allotétraploïdisation, etc...

Si au contraire, le modèle n'est pas correct, sa valeur explicative et prédictive devrait être rapidement mise en défaut par l'expérimentation.

II) LES PARALLELES AVEC D'AUTRES SITUATIONS DE DOMESTICATION.

Nous avons confirmé l'hypothèse d'une domestication distincte des riz en Afrique et en Asie et émis celle d'une domestication indépendante en Chine et en Asie du Sud. La grande diversité d'*O. sativa* proviendrait, pour une part importante, des hybridations entre les origines chinoises et sud-asiatiques. Nous devons donc nous demander si cela est un cas unique ou si l'on peut établir des parallèles avec d'autres cas, *Hordeum* et *Triticum* en particulier.

La structure génétique des orges n'est pas sans rappeler celle des riz :

1) Une structuration de la variabilité d'une collection mondiale d'orge cultivée a été mise en évidence au niveau de 4 locus d'estérases avec 2 groupes principaux : Oriental et Occidental (Kahler et Allard 1981) ; T. Konishi, comm. pers.). Cette structure au niveau isozymique rappelle celles mises en évidence sur la base de la fréquence des gènes gouvernant l'absence d'abscission du rachis, les gènes de résistance au mildiou, le nombre de rangs de l'épi, etc... qui sont à la base de l'hypothèse diphylétique de l'origine des orges cultivés (Takahashi 1955).

2) Des combinaisons particulières de gènes existent dans les variétés d'Ethiopie (T. Konishi, comm. pers.), région connue depuis Vavilov pour représenter un "centre secondaire" de variation pour l'orge (voir aussi Erroux, 1956). Les variétés éthiopiennes sont par ailleurs généralement caractérisées par un patron particulier de variation flavonoïque (Frost et al. 1975). Ces observations doivent être rapprochées des découvertes archéologiques récentes qui indiquent une utilisation ancienne de l'orge et du blé (probablement diploïde) dans la haute vallée du Nil, 17000 ans B.P. (Wendorf et al. 1979 ; Wendorf et Schild 1980) et de l'orge et d'autres céréales au Soudan, 6000 ans B.P. (Klichowska 1978).

Ces trouvailles permettent d'envisager au paléolithique la présence d'orge et de blé sauvage en Afrique. Bien que ces espèces aient disparu actuellement de ces régions à l'état sauvage, il est donc raisonnable d'admettre qu'elles aient pu être domestiquées en Afrique indépendamment du centre mieux reconnu du Moyen-Orient.

Le cas des blés est particulièrement complexe. Les trouvailles archéologiques ci-dessus permettent d'avancer l'hypothèse d'une aire de distribution des *Aegilops* très différente de celle que l'on connaît aujourd'hui. La section *Sitopsis* (famille des génomes S, apparentée au génome B des blés) est la seule qui soit présente actuellement à l'état diploïde en Afrique (Zohary 1965). C'est également cette section qui marque la divergence isozymique maximale par rapport aux autres (Brody et Mendlinger 1980, voir une visualisation des données de ces auteurs par un positionnement multidimensionnel sur la figure 29 et la distribution des distances de Nei observées entre lignées dans le tableau 16). Cela permet d'envisager l'évolution de la section *Sitopsis* en Afrique, plus ou moins indépendamment des autres sections, pendant des millions d'années. Les données de l'analyse de restriction des ADN chloroplastiques permettent d'autre part de confirmer l'hypothèse que l'évolution des blés polyploïdes est récente par rapport à celle de leurs parents diploïdes (Tsunewaki et Ogihara 1983). Celle-ci pourrait remonter à la fin du Pléistocène seulement (Wright 1976). Bien que spéculative, nous pouvons donc, sur la base de l'exemple du groupe d'espèces *Latifolia* des *Oryza*, avancer l'hypothèse d'une évolution allopatrique des génomes de blés en Afrique, Eurasie de l'Ouest, et Asie centrale avant leur réunion au Proche-Orient. Des échanges complexes de chromosomes, ou segments chromosomiques, auraient conduit à une diversification rapide des génomes des *Triticum* (en particulier des génomes A, B et G) à partir de ceux des *Aegilops* (Second, 1984a). Le fait que des génomes similaires soient fréquemment observés en association avec des cytoplasmes très différents et réciproquement (Tsunewaki et Ogihara, 1983 ; Y. Ogihara, comm. pers.) est en faveur de l'hypothèse d'échanges récents nucléo-cytoplasmiques très importants.

Il y a donc convergence des données archéologiques et de la biogéographie évolutive pour reconnaître un rôle important du continent africain dans l'évolution des trois premières céréales de l'Ancien Monde et pour étayer l'hypothèse d'une domestication multiple en fonction des barrières géographiques qui se sont renforcées il y a quelques millions d'années entre l'Afrique, l'Eurasie de l'Ouest et l'Asie Centrale-Chine.

L'hypothèse d'une origine hybride des animaux domestiques semblant également pouvoir être avancée sur la base du polymorphisme des protéines (Fergusson 1980, p. 128), la question de savoir si l'on peut ériger en règle la relation entre le succès des espèces domestiquées et leur origine hybride

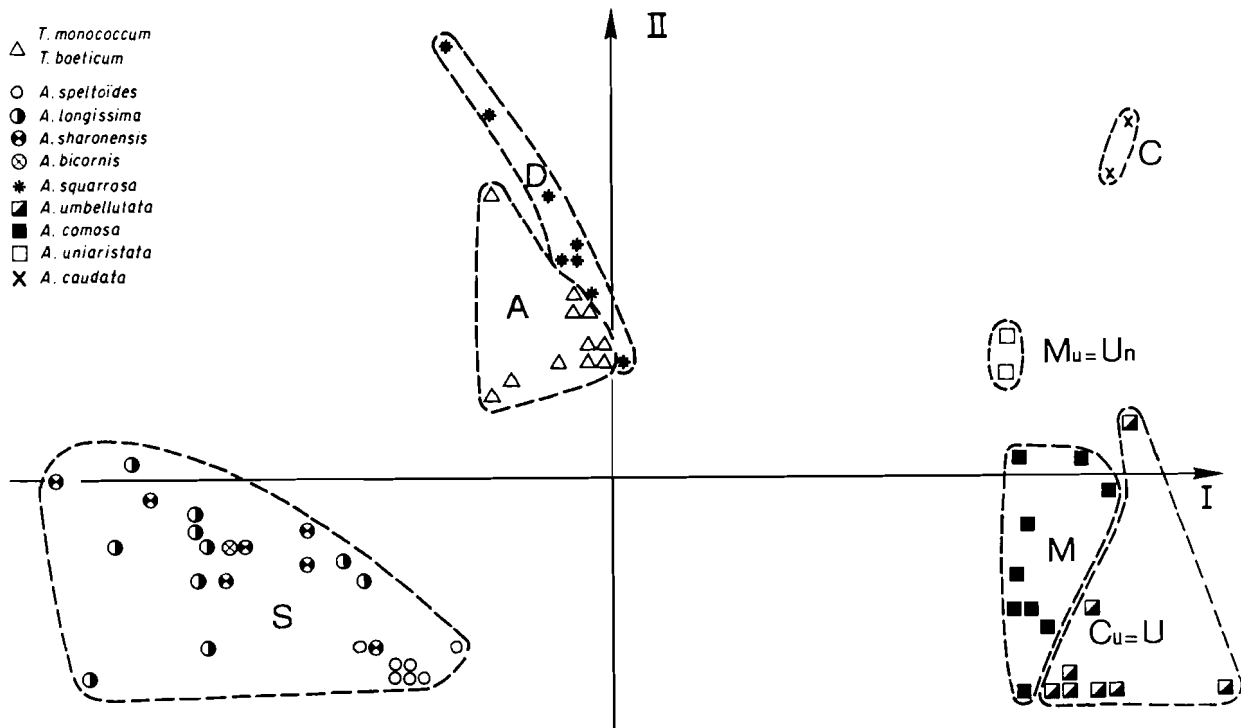


Fig. 29 - Positionnement sur le premier plan d'une analyse en coordonnées principales des distances de Nei sur 19 locus polymorphes, de 65 lignées de *Triticum* et *Aegilops* diploïdes.

La classification spécifique est indiquée par des symboles et les espèces sont regroupées selon les familles de génomes indiquées par les lettres conventionnelles de la littérature (Données isozymiques extraites de Brody et Mendlinger, 1980).

devient donc attrayante. Dans le cas des céréales telles que le riz, on peut imaginer une domestication " primaire " (*O. glaberrima* à partir d'*O. breviligulata*, par exemple) puis une domestication " secondaire " à la suite des hybridations qui peuvent conduire à un certain retour vers la forme sauvage par complémentation génétique mais fournissent une base génétique beaucoup plus large à la sélection humaine (*O. sativa*).

Un autre fait apparaît évident dans le cas de la domestication des riz, plus particulièrement d'*O. glaberrima*, qu'il semble intéressant de noter. C'est celui de la pré-adaptation à la domestication de l'ancêtre *O. breviligulata*. Rappelons que cette dernière espèce se trouve dans les mares pluviales de savanes sèches, souvent fréquentées par les animaux en début de saison sèche avant leurs grandes migrations vers les points d'eau permanents. Les plus gros grains du genre *Oryza* sont observés dans cette espèce (et aussi dans son homologue asiatique, la forme annuelle d'*O. rufipogon* telle qu'elle se présente en Inde de l'Ouest) lorsqu'elle se trouve sur un sol profond et riche en argile, dans le bassin du lac Tchad notamment. Les animaux piétinent profondément le sol humide et l'enrichissent de leurs déjections. Ne doit-on pas voir dans la grosseur des grains une adaptation à l'enfouissement profond par le piétinement qui protège les grains des prédateurs mais demande une plus grande quantité d'énergie pour germer ? On peut alors estimer que l'adaptation à un milieu perturbé a précédé la domestication. Contrairement au cas de la domestication du Maïs qui semble avoir tiré partie d'une soudaine transmutation dans l'architecture et la sexualité de la plante (Iltis 1983), on doit envisager dans celui du riz un processus continu de domestication qui a consisté à intégrer de la diversité génétique en provenance de différents compartiments préalablement cloisonnés. Nous pouvons poursuivre ce processus.

III) LA PRESERVATION DES RESSOURCES GENETIQUES.

En ce qui concerne la préservation des ressources génétiques, nous sommes conduits à mettre l'accent sur les formes ancestrales dont toutes les autres seraient issues dans un passé géologiquement récent. Il s'agit de privilégier une approche qualitative par rapport à une approche quantitative.

Il ne suffirait pas de conserver quelques variétés pour obtenir toutes les autres par recombinaison. Nous devons avoir le respect d'un patrimoine cédé par des milliers de générations de sélectionneurs, selon un processus que nous ne connaissons pas entièrement. Cependant, il nous semble important de ne pas " focaliser " les collections sur les formes que l'on rencontre dans les milieux cultivés ou leur voisinage mais d'attacher plus d'intérêt, particulièrement en Asie, aux formes qui se trouvent peut-être encore dans les zones les moins affectées par l'activité humaine et ses développements récents, d'ampleur dramatique. Il s'agit également de retrouver les cultivars les plus primitifs sur une base combinée des distances génétiques et des comportements en croisement.

Il y a là, nous semble-t-il, une attitude généralisable au problème de la protection des ressources génétiques dans son ensemble. Cette dernière ne doit-elle pas, en définitive, tendre vers la conservation des formes ancestrales dans le cadre de l'anthropisation accélérée de l'environnement. Ne doit-on pas alors essayer de remonter dans le temps et ne pas se contenter de conserver les formes qui nous sont les plus proches, qui donc sont déjà lourdement affectées par le processus de disparition de la variabilité génétique ?

Ces formes primitives ont cependant toutes chances de se trouver dans les zones les plus difficilement accessibles, et aussi d'être les plus délicates à cultiver en conditions expérimentales standard car elles sont adaptées à une niche écologique étroite, particulière. La démarche d'évaluation des relations évolutives a des chances de repérer ces formes, donc de pouvoir les conserver. Parmi les techniques disponibles, l'électrophorèse d'isozymes est une méthode actuellement irremplaçable, tant par sa simplicité que par la signification phylogénétique des variations observées. L'analyse selon la taille des fragments de restriction de l'ADN sera sans aucun doute dans les années à venir une technique complémentaire qui présente entre autre l'intérêt de

marquer tout aussi simplement les gènes cytoplasmiques que nucléaires (grande lacune de notre étude). Il ne faut pas pour autant négliger les méthodes traditionnelles. Pour l'analyse de la structure génétique des riz cultivés, il y a lieu notamment de remettre en valeur l'observation des stérilités polliniques en croisement avec des lignées tests.

La recherche des relations évolutives non seulement permet de repérer les formes primitives ancestrales mais représente un guide pour l'évaluation plus rapide, sur la base d'un nombre réduit de variétés parmi toutes celles accessibles, des caractéristiques adaptatives qui intéressent les sélectionneurs. Si, par chance, ces dernières étaient liées à certains des marqueurs isozymiques ou de restriction étudiées, le travail de sélection pourrait en être grandement facilité.

IV) LES VOIES DE CREATION VARIETALE QUI DECOULENT DE L'ORGANISATION EVOLUTIVE DES ORYZA.

Nous voudrions axer notre réflexion sur trois voies principales possibles :

- A) celle des variétés hybrides et des variétés allogames ;
- B) celle des introgressions de gènes entre formes éloignées ;
- C) celle de l'allotétraploïdisation.

A) La voie des variétés hybrides F1 de riz cultivé a été rendue populaire par le succès que ces dernières ont rencontré en Chine. Le cas de l'autoincompatibilité de l'espèce *O. longistaminata* permet d'envisager non seulement de faciliter l'obtention de semences hybrides (Taillebois, 1983) mais peut-être aussi de constituer des variétés allogames cultivées. Cette possibilité semble d'autant plus attrayante qu'il serait éventuellement possible d'associer le caractère pérenne à une telle variété.

Il nous semble néanmoins à propos de rappeler que les formes allogames d'*O. rufipogon* asiatique ont probablement largement participé à l'élaboration

de la variabilité d'*O. sativa* par la voie d'introgessions génétiques. Cette espèce s'est cependant maintenue avec un système de reproduction à dominante autogame. Faut-il en déduire que la voie allogame ne serait pas fonctionnelle dans le système traditionnel de riziculture ? Cette possibilité pourrait être liée à la dispersion, parmi les chromosomes de riz, des gènes déterminant le syndrome de domestication (contrairement à ce que l'on observe avec des céréales allogames comme le maïs et le mil, Pernès, 1984). Une forme domestiquée allogame de riz ne pourrait pas, dans ces conditions, résister aux flux géniques en provenance d'espèces sauvages ou d'autres cultivars. En d'autres termes, que ce soit pour la formule des variétés hybrides F1 ou pour celle d'une forme allogame, un processus coûteux de production de semences devrait être mis en place qui compromettrait pour une part importante le gain de productivité escomptable.

B) La voie des introgressions de gènes entre formes éloignées (type *indica* et *japonica* " ancestraux "), *O. glaberrima*, *O. longistaminata*, *O. rufipogon* océanien...) est celle qui découle le plus naturellement de l'organisation évolutive qui a été entrevue pour le groupe d'espèces *Sativa*. Elle est probablement, pour une large part, à l'origine de la diversité de l'espèce *O. sativa* mais peut être poursuivie. Cela suppose un vaste programme récurrent d'hybridations suivies de rétrocroisements, avec l'utilisation éventuelle d'espèces " ponts " entre formes interstériles. Elle est sans aucun doute à même de créer des formes variétales entièrement nouvelles et multipliables par autogamie.

C) Les potentialités de la tétraploïdisation à l'intérieur du groupe *Sativa* doivent être réexaminées.

Du point de vue nombre chromosomique, le riz est intermédiaire entre l'orge (diploïde, $2n = 14$) et les blés polyploïdes ($2n = 28$ ou 42). Son nombre chromosomique diploïde de 24 pourrait correspondre à une polyploïdisation ancienne comme de nombreux travaux le suggèrent (voir Nayar 1973, p. 261-4). Cet événement devrait cependant remonter à un passé très ancien dans l'évolution des graminées puisque plusieurs tribus voisines partagent ce nombre chromosomique. Par ailleurs, les teneurs en ADN par chromosome sont très inférieures chez le riz comparé au blé et à l'orge (0.050 vs 0.824 et 0.779 pg., respectivement, Bennett 1976).

L'hypothèse d'une structure allopolyploïde ancienne de leur génome ne doit pas conduire à négliger *a priori* l'intérêt de la polyploïdisation des riz cultivés. La structure du groupe *Latifolia* atteste des potentialités qu'ont les *polyploïdes* d'*Oryza* à conquérir de nouvelles niches écologiques. La potentialité agronomique de variétés tétraploïdes obtenues par des croisements complexes entre types *indica* et *japonica* a été démontrée. La revue effectuée par Nayar (1973, p. 246-9) des travaux sur la polyploïdisation du riz cultivé est d'ailleurs impressionnante par le nombre de chercheurs qui se sont déjà penchés sur la question. L'auteur conclut néanmoins : " les possibilités d'exploiter les allotétraploïdisations ne semblent pas avoir été pleinement explorées chez le riz ". Plus que les potentialités agronomiques, c'est la difficulté de fixer une variété tétraploïde qui est limitante (Pao et al. 1983). Elle est à rapprocher de la différenciation génétique relativement faible des riz cultivés par rapport à celle du groupe *Sativa*. Bouharmont (1982) conclut une étude préliminaire en rejetant la voie de la tétraploïdisation pour l'amélioration des riz cultivés.

L'examen des relations évolutives parmi le genre *Oryza* nous conduit à penser qu'une différenciation incomplète du génome A doit exister au sein du groupe *Sativa*, parallèlement à celle du groupe *Latifolia*, en fonction de la structure biogéographique mise en évidence. Cette hypothèse ne semble pas avoir été prise en compte dans les travaux antérieurs. Parmi les différents croisements étudiés, il y a donc toute chance pour que, non les formes les plus distantes, mais au contraire des produits d'introgessions aient été utilisés. Cette hypothèse est confortée par le fait qu'une régularisation partielle de la méiose est obtenue après croisements de différents auto-tétraploïdes ou doublement chromosomique des hybrides, indiquant une homologie plus grande entre les chromosomes dédoublés qu'entre ceux qui proviennent des deux parents. Il a été noté également dans certains cas que la fertilité des hybrides tétraploïdes est inversement proportionnelle à celle des hybrides diploïdes (Shastry 1964, Nayar 1973).

L'observation contradictoire, d'une absence de corrélation entre la présence d'irrégularités à la méiose et la stérilité dans les croisements *indica* X *japonica* d'*O. sativa* (Engle et al. 1969) perd de sa force si l'on prend en compte que la stérilité chez *O. sativa* pourrait être résiduelle à la suite d'un processus d'introgession, comme notre interprétation le suggère. Néanmoins, selon les distances génétiques mises en évidence, ce n'est pas entre les variétés cultivées que l'on peut espérer une différenciation génomique impor-

tante mais entre ces dernières et *O. rufipogon* australien ou *O. longistaminata* notamment. Encore faudrait-il prendre garde de ne pas utiliser, pour parents, des formes sauvages déjà introgressées par la forme cultivée ou inversement.

Dans la mesure où la difficulté d'allotétraploïdiser le génome A provient sans doute pour une part de sa nature elle-même, un autre fait, peut-être indépendant des relations évolutives sinon du processus de domestication (?), pourrait venir en aide à la constitution de structures allotétraploïdes dans ce génome. C'est celui des grandes différences (dans le rapport 1 à 2), des teneurs en ADN observées parmi les variétés cultivées (Nagato 1981). Selon Rees et al. (1982), des disparités du même ordre de grandeur des teneurs en ADN chez *Festuca* peuvent effectivement entraver l'appariement des chromosomes homéologues.

On peut donc suggérer qu'une combinaison des approches portant sur la détermination des distances génétiques et de l'étude qualitative et quantitative des teneurs en ADN des chromosomes pourrait conduire à choisir des parents entraînant une méiose diploïde régulière chez un hybride d'*Oryza* tétraploïde de génome A.

REFERENCES

- AHMADI, N. 1982. Variabilité génétique et hérédité de deux mécanismes d'adaptation à la sécheresse chez le riz. *Thèse Dr. Ir. I.N.A.* Paris.
- AIGNER, J.S. 1984. The Asiatic-New World continuum in late Pleistocene times. In : R.O. Whyte ed. *The evolution of the East Asian environment*. Vol. II, P. 915-938, Centre of Asian Studies, University of Hong-Kong.
- AKIHAMA, T. and TOSHIMITSU, K. 1972. Geographical distribution of morphological variation on wild rices in Central and Southern India. *Preliminary Report of Tottori University's Scientific Survey*. 1971. Vol. 1 : 48-59.
- AKIHAMA, T. and WATABE, T. 1970. Geographical distribution and ecotypic differentiation of wild rice in Thailand. *Tonan Ajia Kenkyu* (the Southeast Asian Studies) 8,3 : 337-346.
- ALLARD, R.W., MILLER, R.D. and KAHLER, A.L. 1978. The relationship between degree of environmental heterogeneity and genetic polymorphism. In *Structure and functioning of plant populations* (ed. A.H.J. Freysens and J.W. Woldenhorp), pp. 49-73. North Holland Publishing Company.
- ALLCHIN, B.R. 1980. *The rise of civilization in India and Pakistan*. Cambridge world archeology.
- ANDERSON, J.G. 1934. *Children of the Yellow Earth*. The Mit Press, Paperback edition 1973, Cambridge, Massachusetts, 346p.
- ANDERSON, E., and G.L. STEBBINS, jr. 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8 : 378-388.
- ANGLADETTE, A. 1965. *Le riz*. G.P. Maisonneuve et Larose. Paris. 930p.
- ARASHI, K. 1974. *Consideration on red rice in Japan*. (En japonais). Yusan-kaku Publ. Co. Tokyo. 295p.
- AUDLEY-CHARLES, M.G., HURLEY, A.M. and SMITH, A.G. 1981. Continental movements in the mesozoic and cenozoic. In : *Wallace's line and plate tectonics*. Ed. T.C. Whitmore. Clarendon Press, Oxford. p. 9-23.
- AXELROD, D.I. and RAVEN, P.H. 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In : *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Ed. M.J.A. Werger and A.C. Van Bruggen. W. Junk, the Hague.
- AXELROD, D.I. 1978. Desert vegetation, its age and origin 72 p. In : *Arid Land Plant Resources*. Ed. J.R. Goodin et D.K. Northington. International Center for Arid and Semi-Arid Land Studies. Texas Tech. Univ. Lubbock.
- AYALA, F.J. 1983. Genetic polymorphism at the molecular level : Where are we now. XV International congress of genetics. Symposia session S.I.C. New Delhi.

- BARRY, R.G. and CHORLEY, R.J. 1971. *Atmosphere Weather and Climate*. Methuen, London. Second edition. 379p.
- BENNETT, M.D. 1976. DNA amount, latitude and crop plant distribution. *Envir. exp. bot.* 16, 93-108.
- BESSEDIK, M., AGUILAR, J.P., CAPPETTA, H. et MICHAUX, J. 1984. Le climat du néogène dans le Sud de la France (Provence, Languedoc, Roussillon), d'après l'analyse des faunes (Rongeurs, Selaciens) et des flores polliniques. *Paléobiologie continentale*, R.C.M.N.S. Intercolloquium, Montpellier, 1984.
- BEZANCON, G. 1982. Analyse du complexe des espèces annuelles de riz d'origine africaine, relations entre formes sauvages, adventices et cultivées. ORSTOM-IRAT, Réunion du 1-3/9/82. Paris.
- BEZANCON, G., BOZZA, J., KOFFI, G. et SECOND, G. 1977. Diversité génétique d'*Oryza glaberrima* et *O. breviligulata* en observation directe et par électrophorèse d'isozymes. Réunion sur les espèces africaines de riz (25-26 janv.) IRAT-ORSTOM, Paris : 15-46. En Français et Anglais.
- BEZANCON, G., BOZZA, J., KOFFI, G. et SECOND, G. 1978. Genetic diversity of indigenous rice in Africa. In : *Rice in Africa*, Ed. I.W. Buddenhagen and G.J. Persley. Academic Press. London, N.Y. San Francisco.
- BONHOMME, F., CATALAN, J., BRITTON-DAVIDIAN, J., CHAPMAN, V.P., MORINAKI, K., NEVO, E. and THALER, L. 1984. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. *Biochem. Genet.* 22 (314). Sous presse.
- BOUHARMONT, A. 1982. Cytologie et problèmes de stérilité chez les hybrides interspécifiques d'*Oryza* (Graminées). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 115 : 143-148.
- BOUVRAIN, G. et DE BONIS, L. 1984. La faune européenne il y a dix millions d'années. *Pour la Science*. Avril, 38-45.
- BRODY, T. and MENDLINGER, S. 1980. Species relationships and genetic variation in the diploid wheats (*Triticum*, *Aegilops*) as revealed by starch gel electrophoresis. *Pl. Syst. Evol.* 136 : 247-258.
- CANDOLLE (de). 1883. *Origine des plantes cultivées*. Paris. 378p.
- CANN, R.L., BROWN, W.M. and WILSON, A.C. 1984. Polymorphic sites and the mechanism of evolution in human mitochondrial DNA. *Genetics*. 106, 3 : 479-499.
- CHANG, T.T. 1976a. Rice. In : *Evolution of crop plants*. N.W. Simmonds ed. University of California, Berkeley Press.
- CHANG, T.T. 1976b. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25 : 425-441.
- CHANG, T.T. 1981. The origins and early cultures of the cereal grains and food legumes p.p. 65-95. In : *The Origins of Chinese civilization*. D.N. Keightley Ed. Univ. of California press.
- CHANG, T.T. 1984. Conservation of rice genetic resources : luxury or necessity ? *Science* 224 : 251-256.
- CHANG, T.T. and BARDENAS, E.A. 1965. The morphology and varietal characteristics of the rice plant. *Techn. Bull. IRRI* (Philippines) 4, 40p.
- CHEVALIER, A. 1932. Nouvelle contribution à l'étude systématique des *Oryza*. *Rev. Bot. Appl.* 136 : 1014-1032.
- CHU, Y.E., MORISHIMA, H. and OKA, H.I. 1969. Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. *Jpn. J. Genetics* 44 : 202-223.

- CLAYTON, W.D. 1968. Studies in Gramineae : XVII, West African wild rice. *Kew bulletin* 21 : 487-488.
- CLAYTON, W.D. 1975. Chorology of the genera of Gramineae. *Kew bulletin*. 30, 1 : 111-132.
- CLAYTON, W.D. 1980. The chorology of the Old World species of Gramineae. *Kew Bulletin* 35-1 : 135-171.
- CLIFFORD, H.T. and SIMON, B.K. 1981. The Biogeography of Australian grasses. In : *Ecological Biogeography of Australia*. A. Keast Ed. Dr. W. Junk bv Publishers. The Hague, Boston, London.
- COOKE, H.B.S. 1972. The fossil mammal fauna of Africa, p. 89-139, in A. Keast, Erk, F.C. and Glass, B. (Ed.), *Evolution, Mammals and Southern Continents*. State Univ. New York Press, Albany.
- CORYNDON, S.C. and SAVAGE, R.J.C. 1973. The origin and affinities of african mamal faunas. *Syst. Assoc. Publ. N° 9. Special papers in paleontology* N°12 p. 121-135.
- CPAM. 1978. Excavations (first season) at Ho-mu-tu in Yu-Yao County, Chekiang Province. CPAM, Chekiang Province and Chekiang Provincial Museum. En chinois avec résumé anglais.
- DAUPHIN, F.E. 1979. Recherche agricole et développement rural en Thaïlande. *Thèse Doctorat 3ème cycle*. ESHESS. Paris.
- DOBZANSKY, T. 1965. " Wild " and " domestic " species of *Drosophila*. In : H.G. Baker and G.L. Stebbins (eds.). *The genetics of colonizing species*. pp. 533-551. Academic press. New York and London. 588p.
- DRANSFIELD, J. 1981. Palm's and Wallace's line. in : Ed. Whitmore. *Wallace's line and plate tectonics*. Clarendon press. Oxford. p. 45-56.
- ENDO, T. and MORISHIMA, H. 1983. Rice. In : *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*, Part B. S.D. Tanksley and J.J. Orton (Ed.). Elsevier isozyme Monograph, Amsterdam, The Netherlands, 472p.
- ENDO, T., SHAHI, B.B. and PAI, C. 1971. Genetic convergence of the specific acid phosphatase zymograms in *Oryza sativa*. *Jpn. J. Genet.* 46 : 147-152.
- ENGLE, L.M., RAMIREZ, D.A. and CHANG, T.T. 1969. The cytology of sterility in F2, F3 and F4 hybrids of *indica* X *japonica* crosses of rice (*Oryza sativa* L.). *Cytologia* 34 : 572-585.
- ERROUX, J. 1956. Les orges du Fezzan. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.*, 47 : 74-83.
- ESCOUFIER, Y. 1975. Le positionnement multidimensionnel. *Rev. Stat. Appl.* 23 (4) : 5-14.
- FAIRSERVIS, W.A. 1975. *The roots of ancient India*. The University of Chicago press. Second edition. 480p.
- FERGUSON, A. 1980. *Biochemical systematic and evolution*. Blackie (Glasgow and London).
- FROST, S., HOLM, G. and ASKER, S. 1975. Flavonoïd patterns and the phylogeny of barley. *Hereditas* 79 : 133-142.
- GHEsqUIERE, A. 1981. *Rapport d'Elève*, ORSTOM. Doc. multigr.
- GHEsqUIERE, A. 1984. L'origine de l'autofertilité chez *O. longistaminata*. Com. Réunion annuelle du groupe de biologie et de génétique des populations. Lille, septembre 1984.

- GHESEQUIERE, A. et SECOND, G. 1983. Polymorphisme enzymatique et évolution d'*Oryza sativa* en Afrique. Colloque *Electrophorèse et Taxonomie*. Société Zoologique de France. Sous presse.
- GHESEQUIERE, A. et SECOND, G. 1984. Rapport de prospection des espèces de riz sauvage dans l'Ouest de l'Inde. En préparation.
- GLASZMANN, J.C. 1982. Variabilité enzymatique du riz (*Oryza sativa* L.), son importance pour la compréhension de la structure écogéographique de l'espèce. *Thèse Dr. Ir.* I.N.A. 128p.
- GRANT, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press. New York.
- HARLAN, J.R. 1975a. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. *The J. of Heredity*. 66 : 184-191.
- HARLAN, J.R. 1975b. *Crops and Man*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin. 295p.
- HEER, O. 1855. *Flora Tertiaria helvetiae*. Winterthur, Paris.
- HO, P.T. 1969. The loess and the origin of Chinese agriculture. *Am. Hist. Rev.*, 76, 1 : 1-36.
- HORI, H. and OSAWA, S. 1979. Evolutionary change in 5S RNA secondary structure and a phylogenetic tree of 54 5S species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76 : 381-5.
- HSU, J. 1984. Changes in the paleoenvironment of Southern East Asia since the late Tertiary. In : R.O. Whyte ed. *The evolution of the East Asian environment*. Vol. I, P. 419-425. Centre of Asian Studies, University of Hong-Kong.
- HU, C.H. and CHANG, C.C. 1967. Cytogenetic studies of *Oryza officinalis* complex. I. F1 hybrid sterility in geographical races of *O. officinalis*. *Bot. Bull. Acad. Sinica*. 8 : 8-19.
- HU, C.H. 1967. Cytogenetic studies of *Oryza officinalis* complex 2. Meiotic studies of induced autotetraploids of *O. officinalis*. *Bot. Bull. Acad. Sinica*. 237-338.
- ILTIS, H.H. 1983. From teosinte to maize : the catastrophic sexual transmutation. *Science* 222 : 886-894.
- IRRI. 1964. *Rice genetics and cytogenetics*. Proceedings of the symposium on rice genetics and cytogenetics. Elsevier Publishing Company. 274p.
- IRRI. 1974. Annual report for 1973. International Rice Research Institute. Los Banos, Philippines, pp.3-9.
- ISKANDAR, D. et BONHOMME, F. 1984. Variabilité électrophorétique totale à onze locus structuraux chez les rongeurs muridés (*Muridae, Rodentia*). *Can. J. Gen.* Soumis.
- IYAMA, S. and MORISHIMA, H. 1980. *The Ancestors of Cultivated Rice and their Evolution*. Selected papers by Dr. OKA, H.I. and coworkers. National Institute of Genetics. Misima. Japan 411. 362p.
- IYENGAR, G.A.S. and SEN, S.K. 1978. Nuclear DNA content of several wild and cultivated *Oryza* species. *Environmental and experimental botany*, 18 : 219-224.
- JAEGER, J.J. 1975. Les rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. Montpellier, *Thèse Sc. fasc.* 1, 164p.
- JACQUOT, M. et ARNAUD, M. 1979. Classification numérique de variétés de riz. *Agr. Trop.* XXXIV, 2 : 157-173.

- KAHLER, A.L. and ALLARD, R.W. 1981. Worldwide patterns of genetic variation among four esterase loci in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor. Appl. Genet.* 59 : 101-111.
- KATAYAMA, T. 1982. Cytogenetical studies on the genus *Oryza*. XIII. Relationship between the genomes E and D. *Jpn. J. Genet.* 57 : 613-621.
- KATAYAMA, T., ONIZUKA, W. and SHIN, Y.B. 1981. Intersectional F1 hybrids obtained from the crosses *Oryza minuta* Presl. X *O. ridleyi* Hook. and *O. officinalis* Wall. X *O. ridleyi* Hook. *Jpn. J. Genet.* 56 : 67-71.
- KATO, 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.
- KEMP, E.M. 1978. Tertiary climatic evolution and vegetation history in the Southeast Indian Ocean region. *Paleo* 3. 24 : 169-208.
- KERR, R.A. 1984. Ice cap of 30 millions years ago detected. *Science* 224 : 141-142.
- KIANG, Y.T., ANTONOVICS, J. and WU, L. 1979. The extinction of wild rice (*Oryza perennis formosana*) in Taiwan. *J. Asian Ecology*, 1 : 1-9.
- KIHARA, H. 1963. Genome analysis in *Oryza*. Tenth Pacific Science Congress Symposium on Rice Problems. pp. 809-822.
- KIHARA, H. 1975. Origin of cultivated plants with special reference to wheat. *Seiken Zihô* 25-26 : 1-24.
- KIMURA. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, 366p.
- KLICHOWSKA, M. 1978. Preliminary results of palaeoethnobotanical studies on plant impressions on potsherds from the Neolithic settlement at Kadero. *Nyome Akuma*, 12 : 42-43.
- LACROIX, J.M. 1984. *Thèse 3ème cycle en préparation*.
- LAUNERT, E. 1965. A survey of the genus *Leersia* in Africa. *Senck. Biol.* 46 : 129-153.
- LICHTI, F. 1977. Fossil records of *Ceraophyllum demersum* L., *Flatine triandra* var. *americana* (Pursh) Fasset, and *Leersia oryzoides* (L.) Swartz from the Missinaibi formation, Northern Ontario. *Report of Activities, Part B ; Geol. Surv. Can.*, paper 77-1B.
- LILIENFELD, F.A. 1951. H. Kihara : Genome analysis in *Triticum* and *Aegilops*. X. Concluding Review. *Cytologia*, 16, 2 : 101-123.
- LITKE, R. 1988. Über den nachweis tertiärer gramineen. *Monatber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin* 10 : 462-471.
- LIU, T. and DING, M. 1984. The evolution of natural environment of China since the late Tertiary. In : R.O. Whyte ed. *The evolution of the East Asian environment*. P. 11-40. Centre of Asian Studies, University of Hong-Kong.
- MALEY, J. 1980. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique : leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In : Williams, M.A.J. and Faure, H. Eds. *The Sahara and the Nile*. A.A. Balkema - Rotterdam.
- MARSHALL, L.R., BUTHER, R.F., DRAKE, R.E., CURTIS, G.H., TEDFORD, R.H. 1979. Calibration of the great American interchange. *Science*, Vol. 204 : 272-279.
- MATSUO, T. 1952. Genecological studies on cultivated rice. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan* D3, 1-111 (en japonais).

- MORINAGA, T. 1964. Cytogenetical investigations on *Oryza* species. In: IRRI, ed. *Rice Genetics and Cytogenetics*. Elsevier Publishing Company. pp. 91-110.
- MORISHIMA, H. 1969a. Phenetic and phylogenetic relationships among strains of *Oryza perennis*, estimated by methods of numerical taxonomy. *Evolution*, 23 : 249-443.
- MORISHIMA, H. 1969b. Differentiation of pathologic races of *Piricularia oryzae* into two groups *indica* and *japonica*. *SABRAO Newsletter* 1 : 81-94.
- MORISHIMA, H. 1984. Habitat, genetic structure and dynamics of the perennial and annual populations of the wild rice *Oryza perennis*. Comm. Table ronde du CNRS, Biologie des Populations Végétales. Port Camargue 21-25 mai 1984. Sous presse.
- MORISHIMA, H. and OKA, H.I. 1981. Phylogenetic differentiation of cultivated rice. XXII. Numerical evaluation of the *indica-japonica* differentiation. *Japan. J. Breed.* 31, 4 : 402-415.
- MORISHIMA, H., OKA, H.I., and CHANG, W.T. 1961. Directions of differentiation in populations of wild rice, *Oryza perennis*, and *O. sativa f. spontanea*. *Evolution* 15 : 326-329.
- MORISHIMA, H., SANO, Y. and OKA, H.I. 1984. Differentiation of perennial and annual types due to habitat conditions in the wild rice *Oryza perennis*. *Plant Systematics and Evolution*, 144 : 119-135.
- NAGATO, Y., YAMAMOTO, K. and YAMASHITA, H. 1981. Variation of DNA content in Asian rice. *Jpn. J. Genet.* 56 : 483-495.
- NAGL, W. 1983. Evolution : theoretical and physical considerations. *Biol. Zbl.* 102 : 257-269.
- NAKAGAHRA, M. 1978. The differentiation, classification and center of genetic diversity of cultivated rice (*Oryza sativa* L.) by isozyme analysis. *Trop. Agr. Res. Ser.* 11 : 77-82.
- NAKAGAHRA, M., AKIYAMA, T. and HAYASHI, K.I. 1975. Genetic variation and geographic cline of esterase isozymes in native rice varieties. *Jpn. J. Genet.* 50 : 373-382.
- NAYAR, N.M. 1973. Origin and cytogenetics of rice. *Adv. genet.*, 17 : 153-292.
- NEI, M. 1975. *Molecular population genetics and evolution*. North Holland, Amsterdam.
- NEVO, E., ZOHARY, D., BROWN, A.H.D. and HABER, M. 1979. Genetic diversity and environmental associations of wild barley, *Hordeum spontaneum*, in Israel. *Evolution* 33 : 815-833.
- NG, N.Q., CHANG, T.T., WILLIAMS, J.T. and HAWKERS, J.G. 1981. Morphological studies of Asian rice and its related wild species and the recognition of a new Australian taxon. *Biol. J. Linnean Society* 16 : 303-313.
- OHTA, T. 1973. Slightly deleterious mutant substitutions in evolution. *Nature, Lond.* 246 : 96-8.
- OKA, H.I. 1955. Observations on natural populations of formosan wild rice. *Annual Report, National Institute of Genetics*. 1955. P. 46-47.
- OKA, H.I. 1958. Varietal variation and classification of cultivated rice. *Ind. J. Genet. and Pl. Breed.* 18 : 78-89.
- OKA, H.I. 1974. Experimental studies on the origin of cultivated rice. *genetics* 78 : 475-486.

- OKA, H.I. 1977. The ancestors of cultivated rice and their evolution. In : *Réunion sur les espèces africaines de riz*, 25-26 janvier 1977. IRAT-ORSTOM. Paris. pp. 57-64.
- OKA, H.I. 1978. An observation of wild rice species in tropical Australia. *Report of trip*, 1978. National Institute of Genetics. Mishima. 24p.
- OKA, H.I. 1982. Phylogenetic differentiation of cultivated rice, XXIII. Potentiality of wild progenitor to evolve the *indica* and *japonica* types of rice cultivars. *Euphytica* 31 : 41-50.
- OKA, H.I. 1983. The *indica-japonica* differentiation of rice cultivars. A review. *Fourth International SABRAO Congress Kuala Lumpur* (4-8 May 1981). pp. 117-128.
- OKA, H.I. and CHANG, W.T. 1961. Hybrid swarms between wild and cultivated rice species, *Oryza perennis* and *O. sativa*. *Evolution*, 15 : 418-430.
- OKA, H.I. and CHANG, W.T. 1962. Rice varieties intermediate between wild and cultivated forms and the origin of the *japonica* type. *Bot. Bull. Acad. Sinica*. 3, 109-131.
- OKA, H.I. and KAO, C.H. 1955. Variation in nucleolar number among varieties of cultivated rice. *Cytologia*. 21 : 44-49.
- OKA, H.I. and TSAI, K.H. 1955. Dormancy and longevity of rice seed with regard to their variations among varieties. *Jap. J. Breeding*. 5 : 22-26.
- OTSUKA, I. 1972. Rice lemmas found in pottery fragments excavated at Non Nok Tha (Thailand). *Seiken Zihô* 23 : 67-68.
- PAO, W.K., QUIN, R.Z., WU, D.Y., CHEN, Z.Y., SONG, W.C. and ZHANG, Y.H. 1983. High yield tetraploid rice clones. XV International Congress of Genetics. Abstracts of contributed papers 1049 : 585.
- PARSONS, J. 1950. The "Africanization" of the New World tropical grasslands. *Tub. Geogr. Stud.* 34, 3 : 141-153.
- PATRIAT, P., SEGOUFIN, J., SCHLICH, R., GOSLIN, J., AUZENDE, J.M., BEUZART, P., BONNIN, J. et OLIVET, J.L. 1982. Les mouvements relatifs de l'Inde, de l'Afrique et de l'Eurasie. *Bull. Soc. Géol. France*, (7) XXIV, 2 : 363-373.
- PERNES, J. 1984. La génétique de la domestication des céréales. *La recherche* 146 : 910-919.
- PHAM, J.L. 1984. *Rapport d'Elèves*. ORSTOM. Doc. multigraphié.
- PIELOU, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley-Interscience. New York, London, Sydney Toronto.
- PORTERES, R. 1950. Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. Centres d'origine et de diversification variétale primaire et berceaux d'agriculture antérieurs au XVIème siècle. *L'Agronomie tropicale*, V, 489-507.
- PORTERES, R. 1956. Taxonomie agrobotanique des riz cultivés *O. sativa* Linné et *O. glaberrima* Steudel. *Compilations d'articles du JATBA. Museum National d'Histoire Naturelle*. Paris.
- PRAGER, E.M., FOWLER, D.P. and WILSON, A.C. 1976. Rates of evolution in conifers (Pinaceae). *Evolution* 30 : 637-649.
- PYRAH, G.L. 1969. Taxonomic and distributional studies in *Leersia* (Gramineae). *Iowa state journal of science*. 44 : 215-270.
- QUEZEL, P. 1978. Analysis of the flora of mediterranean and saharan Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 65, 2.

- RAMSHAW, J.A.M., COYNE, J.A. and LEWONTIN, R.C. 1979. The sensitivity of gel electrophoresis as a detector of genic variation. *Genetics*, 93 : 1019-1037.
- REES, H., JENKINS, G., SEAL, A.G. and HUTCHINSON, J. 1982. Assays of the phenotypic effects of changes in DNA amounts. In : *Genome evolution*. Eds. G.A. Dover and R.B. Flavell Academic Press.
- RAVEN, P.H. and AXELROD, D.I. 1974. Angiosperms biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri botanical garden*. 61, 3 : 182-191.
- ROSCHEWICZ. 1931. A contribution to the knowledge of rice. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed.* 27 : 1-133.
- SABATIER, R. et VAN CAMPO, M. 1983. L'analyse en composantes principales de variables instrumentales appliquées à l'estimation des paléoclimats de la Grèce il y a 18000 ans. *Pré rapport du colloque de bioclimatologie méditerranéenne*. Montpellier. Mai 1983. II. 4 : 1-11.
- SAKAI, K.I. and SUZUKI, Y. 1952. Competition between the upland-rice plant and the " red-rice " plant. *Annual report of National Institute of Genetics*. Japan, 3. 1952 : 59-60.
- SARICH, V.M. 1977. Rates, samples sizes and the neutrality hypothesis for electrophoresis in evolutionary studies. *Nature* 265 : 24-28.
- SAMPATH, S. and SUBRAMANYAM, M.D. 1966. A new form of *Oryza* from China. *Curr. Sci.* 11 : 278-279.
- SANO, Y., MORISHIMA, H. and OKA, H.I. 1980. Intermediate Perennial-Annual Populations of *Oryza perennis* found in Thailand and their evolutionary significance. *Bot. Mag. Tokyo* 93 : 291-305.
- SECOND, G. 1979. Evaluation de la variabilité génétique par le polymorphisme des isozymes et l'origine des riz africains. Rapport interne dactylographié 34p.
- SECOND, G. 1982. Origin of the genic diversity of cultivated rice (*Oryza spp.*) study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jpn. J. Genet.* 57 : 25-57.
- SECOND, G. 1983. The study of isozymes in relation to the distribution of the genus *Oryza* in the Palaeoenvironment and the subsequent origin of cultivated rice. In : *The Evolution of the East Asian Environment*. R.O. Whyte ed. Vol. II, 664-681. Centre of Asian Studies. Univ. of Hong-Kong.
- SECOND, G. 1984a. A new insight into the genome differentiation in *Oryza* L. through isozymic studies. In : *Advances in chromosome and Cell genetics*. Eds. A.K. Sharma, Archana Sharma. Oxford and IBH Publishing Co. New Delhi. P. 45-78.
- SECOND, G. 1984b. Different rates of genome divergence presumed between two species groups in the genus *Oryza*. *The Nucleus* 27 (1, 2) : 44-48.
- SECOND, G. 1984c. Evolutionary relationships in the *Sativa* group of *Oryza* based on isozyme data. *Génétique, Sélection, Evolution*. Sous presse 17, 1 (1985).
- SECOND, G. 1984d. Geographic origins, genetic diversity and the molecular clock hypothesis in the *Oryzaceae*. In : *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*, P. Jacquard, G. Heim, J. Antonovics (Ed.) Springer-Verlag, NATO ARW Series (A paraître).
- SECOND, G., BEZANCON, G. et BOZZA, J. 1977. Variabilité d'*Oryza longistaminata* et du complexe *Sativa* des *Oryzaceae* en Afrique : aspects écologiques et

- évolutifs. IRAT-ORSTOM, Paris. *Réunion sur les espèces africaines de riz* (25-26 Jan.) : 47-55. En Français et Anglais.
- SECOND, G. BEZANCON G. et TROUSLOT, P. 1976. Convergence de cinq zymogrammes des espèces autogames d'*Oryza* du groupe *Sativa*. 30p. 5 fig. 10 photos. Rapport ORSTOM dactylographié.
- SECOND, G. et TROUSLOT, P. 1980a. Electrophorèse d'enzymes de riz. ORSTOM, Paris. *Travaux et Documents* N°120, 88p.
- SECOND, G. et TROUSLOT, P. 1980b. Phospho-glucose isomerase electrophoretic and thermostability isozyme variation in wild and cultivated rice species. *Isozyme bulletin* 13/93.
- SECOND, G. et SANO, Y. 1981. An introgressed electromorph found in an isogenic line of *O. sativa* with a sterility gene from *O. glaberrima*. 1p. *National Institute of Genetics, Annual Report*. Mishima. Japan.
- SHARMA, S.D. and SHASTRY, S.V.S. 1965. Taxonomic studies in genus *Oryza* L. III. *O. rufipogon* Griff. *sensu stricto* and *O. nivara* Sharma et Shastry *nom. nov.* *Indian J. Genet. Plant. Breed.* 25 : 157-167.
- SHARMA, G.R., MISRA, V.D., MANDAL, D., MISRA, B.B. and PAL, J.N. *Beginnings of agriculture*. Abinas Prakashan. Allahabad. Inde.
- SHASTRY, S.V.S. 1964. Chromosome structural differentiation, isolating mechanisms and speciation in *Oryza*. In IRRI ed. *Rice genetics and cytogenetics*, pp.111-117, Elsevier. Publ. Co. 274p.
- SHIN, Y.B. and KATAYAMA, T. 1979. Cytogenetical studies on the genus *Oryza* XI. Alien addition lines of *O. sativa* with single chromosomes of *O. officinalis*. *Japan J. Genetics*. 54, 1 : 1-10.
- SOLHEIM, W.G. 1972. An earlier agricultural revolution. *Scientific American* 226 : 34-41.
- STEBBINS, G.L.J. 1956. Cytogenetics and evolution of the grass family. *Amer. Jour. Bot.* 43 : 890-905.
- STEBBINS, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 215p.
- STEBBINS, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 68 : 75-86.
- STEBBINS, G.L. 1983. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, N.Y., London, Biol. Ser. 16, fifth printing, 1950.
- SUC, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307, 5950 : 429-432.
- TAILLEBOIS, J. 1983. Transfert de l'allogamie d'*Oryza longistaminata* à *Oryza sativa*. *Thèse de Docteur Ingénieur*, ENSA et Université I de Rennes.
- TAKAHASHI, R. 1955. The origin and evolution of cultivated barley. *Advances in genetics*. 7 : 226-227.
- TATEOKA, T. 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. *J. Japan. Bot.* 32, 9 : 257-287.
- TATEOKA, T. 1962. Taxonomic studies of *Oryza* II. Several species complex. *Bot. Mag. Tokyo* 75 : 455-461.
- TATEOKA, T. 1963. Taxonomic studies of *Oryza* III. Key to the species and their enumeration. *Bot. Mag. Tokyo* 76 : 165-173.

- TATEOKA, T. 1964. Notes on some grasses. XVI. Embryo structure of the genus *Oryza* in relation to the systematics. *Amer. Jour. Bot.* 51, 5 : 539-543.
- TATEOKA, T. 1965. *Porteresia*, a new genus of Gramineae. *Bulletin of the National Science Museum*, 8, 3 : 405-406.
- TERRELL, E.E., WERGIN, W.P. and RENVOIZE, S.A. 1983. Epidermal features of spikelets in *Leersia* (Poaceae) *Bull. Torrey Bot. club.* 110, 4 : 423-434.
- TSUNEWAKI, K. and OGIHARA, Y. 1983. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops* species. II. On the origin of polyploid wheat cytoplasm as suggested by chloroplast DNA restriction fragment patterns. *Genetics* 104 : 155-171.
- THE EARL OF CRANBROOK. 1981. The vertebrate faunas. In : Ed. T.C. Whitmore. *Wallace's line and plate tectonics*. Clarendon press. Oxford. p. 57-69.
- WALKER, O. 1982. Speculations on the origin and evolution of Sunda/Sahul rain forests. In : *Biological Diversification in the tropics*. (Ed. G.T. Prance). Columbia University Press. New York.
- WALLACE, D.G., MAXSON, L.R. and WILSON, A.C. 1971. Albumin evolution in frogs : A test of the evolutionary clock hypothesis. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 68, 12 : 3127-3129.
- WATT, G.I. 1908. *A dictionary of the economic products of India*. Vol. V. London, pp. 498-654.
- WENDORF, F. and SCHILD, R. 1981. The earliest food producers. *Archeology*, Sept/Oct. : 30-36.
- WENDORF, F., SCHILD, R., EL HADIDI, N., CLOSE, A.E., KOBUSIEWICZ, M., WIECKOWSKA, H., ISSAWI, B., HAAS, H. 1979. Use of barley in the Egyptian late paleolithic. *Science* 205, 4413 : 1341-1347.
- WHYTE, R.O. 1972. The gramineae, wild and cultivated, of monsoonal and equatorial Asia. I. Southeast Asia. *Asian perspectives* XV : 127-151.
- WHYTE, R.O. 1974. An environmental interpretation of the origin of Asian cereals. *Indian J. Genet.* 34 A : 1-11.
- WHYTE, R.O. 1977. The botanical neolithic revolution. *Human ecology*, Vol. 5, N°3, 1977.
- WHYTE, R.O. 1981. The gramineae of monsoonal and equatorial Asia. II. Western Monsoon Asia. *Asian perspectives*, XII, 2 : 182-206.
- WHYTE, R.O. 1983. The evolution of the Chinese environment. In : *The origins of Chinese civilization*. Ed. D.N. Keightley. Univ. of California press. pp.3-19.
- WILSON, A.C., CARLSON, S.S. and WHITE, T.J. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46, 573-639.
- WRIGHT, H.E., Jr. 1976. The environmental setting for plant domestication in the Near East. *Science*, 194 : 385-389.
- YEN, D.E. 1982. Ban Chiang pottery and rice. *Expedition*. Summer 1982 : 51-64.
- ZOHARY, D. 1965. Colonizer species in the wheat group. In H.G. Baker and G.L. Stebbins (eds.). *The genetics of colonizing species*. p. 404-420. Academic Press. New York and London. 588p.

Missions de prospection des variétés traditionnelles et des espèces sauvages de riz effectuées par l'ORSTOM en collaboration avec l'IRAT, l'IDESSA (Côte d'Ivoire), le NIG (Japon) et l'aide financière de l'IBPGR de la FAO (Rome). Chaque mission a fait l'objet d'un rapport dactylographié.

Pays	Dates	Participants étrangers
Sénégal, Gambie	1-10-74 au 16-1-75	G. Second
Mali	Oct.-Déc. 1974	G. Bezançon, R. Chabrolin, J. Bozza.
Mali	4-11-75 au 19-12-75	G. Bezançon, G. Second
Bourkina-Fasso	4 au 17-10-74	J. Bozza, G. Second
Côte d'Ivoire	Depuis 1975	IDESSA-IRAT-ORSTOM
Tchad et Cameroun	19-10 au 23-12-77	A. Borgel, G. Second
Mali et Sénégal	17-11 au 30-12-77	G. Bezançon, J. Bozza
Zambie, Botswana et Malawi	8-5 au 19-6-78	G. Bezançon, G. Second
Guinée-Bissau	Oct-Nov. 1978	A. Borgel, J. Bozza
Tanzanie	18-4 au 14-6-79	K. Miezán, G. Second
R.P.R. de Guinée	15-11 au 30-12-79	G. Bezançon, G. Koffi
Thaïlande	Déc. 1980 et 1983	G. Second (associé à l'équipe du Dr H. Morishima)
Madagascar	Avril-Mai 1984	A. de Kochko
Inde	30-9 au 28-10-84	A. Ghesquière, G. Second

Mission d'information en Chine : 5 au 31 Janvier 1981 par G. Second

ENGLISH INTRODUCTION AND ABSTRACT

This document presents a summary of results obtained in the framework of ORSTOM's research program on Rice Genetics started in 1974 in the Ivory Coast (Adiopodoumé) and having three aims :

- collecting and conserving rice genetic diversity
- studying genetic structure and evolutionary relationships between the wild species and the cultivated one of the *Oryza* genus
- giving subsequent proposals of efficient ways of breeding new improved varieties.

Results and their interpretation show the particularly original position presented by the African continent in studying evolution of the genus *Oryza* whose distribution in wild species is pantropical. This continent offers in fact, amidst a setting of quite rudimentary agriculture and zones little disturbed by man, not only the common cultivated species introduced from Asia (*O. sativa*), but also a species that has been independantly domesticated in Africa (*O. glaberrima*), and a wealth of endemic wild species. The need for increasing rice production on the basis of new varietal types is incidentally crucial there.

When prospecting, care was taken in visiting as many isolated regions as possible in the some fifteen intertropical African countries. This has allowed acquaintance with the " evolution laboratory " formed by these regions and assembly of a large collection. The latter was completed by direct access to world-wide collections during a 15 months stay in Japan

interrupted, or followed by missions to China, the Philippines, Thailand and India. So it is the best possible assemblage of world-wide collections of the genus *Oryza* that has been studied.

Isozyme electrophoresis was chosen as a privileged tool for investigating genetic diversity. A method was set up for analyzing on starch gel 13 enzymatic systems which represented 40 loci and for investigating into some of their thermosensible variants. Classical techniques for studying morpho-physiological characters and pollen sterility of F1 hybrids were used, either directly, or by calling upon data from other authors concerning the same lines.

Most of the results have been published in English. This text is a detailed abstract followed by an assembly of the arguments that lead to our interpretation.

This concerns interpretation of enzymatic polymorphism on one hand and an overview of paleoenvironment since the middle of the Tertiary era on the other. Detailed observations done in Africa are interpreted in a global biogeographical framework and allow for an interpretation of the Asian situation, more complex evolutionary speaking, account taken of this continent's geology and geography and of the more advanced anthropization of its surroundings.

ABSTRACT

Isozyme electrophoresis data show a strong structure, on a geographical basis in the Old World, of genetic variability in wild species of the *Sativa* group which includes all cultivated rice's close parents. The Australian, Asian and African forms are clearly discriminated. Among the Asian forms, the largest differentiation is found between certain Chinese and South-Asian forms respectively, but there are numerous intermediates. Surprisingly, if one takes into account their morphological and ecological differentiation, American forms do not present any frequent allele that can be considered as original in comparison to their Asian homologue.

No strong connection between biological types (annual, perennial, intermediate...) and isozymic diversity pattern is to be observed in Asia. However, in Africa, the two annual and perennial types correspond to two well-distinct species. The wild annual African species, ancestor to the African cultivated one, is near, from an isozymic point of view, to rice cultivated in Asia compared to the general diversity of the *Sativa* group as a whole.

Domestication of the African species did not go with selection of certain isozymes but only with reduction of global diversity. From one side to the other of lake Tchad there is regional variation in the wild ancestor (*O. breviligulata*) which is found again in the cultivated species but on an ecotypic differentiation level and hints on the hypothesis of "non-centre" of domestication.

The cultivated Asian species' diversity is wide but strongly structured into the two subspecies classically recognized (*japonica* and *indica*). However, intermediate forms can be observed, often associated with rare alleles. Examining pollen fertility relationships between F1 hybrids enables isolation of two small extremal variety groups whose diversity is respectively reduced but complementary. All *O. sativa*'s variability, except for the rare alleles, can be explained by hybridizations between these "ancestral" groups. The latter are clearly more related to wild Chinese and South-Asian forms respectively. The three cultivated rice groups thus defined, *japonica*, *indica* and *glaberrima* are genetically equidistant.

In other respects, examining the *Latifolia* species group, without any domesticated form, shows a geographical structure which is parallel to the *Sativa* group's. According to bibliography, four genomes are distinguished (on the basis of chromosomes pairing in F1 hybrids) in this group whereas only one is kept in the *Sativa* group.

Among the three diploid genomes of the *Latifolia* group that were studied, only one (South-Asian) of them shows a high isozymic diversity that seems to correspond to introgressions of genes from its African homologs. Apart from some rare exceptions, allotetraploids do not present any particular alleles in comparison to diploids. A parallel can be drawn between the apparently quicker genome differentiation of the *Latifolia* group compared with the *Sativa* group and the amount of DNA reputed to be higher in diploid

species of this group. This could lead to a possible way of approaching chromosomes differentiation.

The concept of a molecular clock (based on paleontological data concerning vertebrates) can be applied to the observed electrophoretical distances. This brings determination of times of divergence consistent, on one hand with the more or less primitif status classically recognized for the *Oryzae* tribe among *Gramineae*, and on the other with paleoenvironment evolution since middle Tertiary era.

This particularly concerns collision of Australia with South East-Asia 15 million years ago, progressive establishment of a climatic barrier to land migration between Africa and Asia, between 18 and 2 million years ago (according to the tropical forest → arid environment sequence) and the Himalaya's emergence, which is geologically recent.

Genetic structure of the two species groups investigated would have resulted from :

1) Partition of their distribution into four principal zones in the Old World, according to tectonic and climatic factors ;

2) Disturbance of this structure by relatively recent intercontinental migrations. The latter may have been induced by animals during the Pleistocene glacial ages in South-East Asia and New Guinea, but more likely by mankind, through expansion of intercontinental exchanges in the Old World during Antiquity and more recently with America. Introgressive hybridization and allotetraploidization between semi-species or species previously isolated during millions of years would have been a result of their neighbourhood being recovered, and what may be still more important, of the environment's anthropization involving the appearance of new ecological niches.

Taking into account the whole genus *Oryza* species' ecology undoubtedly indicates in this scheme an Eurasian origin for the genus that would have migrated, during the Miocene epoch, to Australia and Africa in arid environment. Similarity between genus *Oryza* and *Leersia*, on the other hand leads to suggesting that their common ancestor was on the African plate.

Rice domestication probably started independantly in Africa, South/South-East Asia and China. Asian rice's extreme diversity may be

interpreted as a result, for a significant part after the cultivar's dispersion, of reciprocal introgression of genes between the *indica* and *japonica* types on one hand and from local wild rice on the other. On the basis of this genetic diversity, there has been human selection which is disruptive because it was done by ethnical groups and in environments that were different.

This model of evolution for rice seems to be in accordance with published knowledge as a whole, even if it is contradictory with many interpretations previously put forward (Chang 1976, Oka 1977).

As a conclusion, it is pointed out how interesting *Oryzae* appear as a material for investigating into plants' evolution and domestication. A convergence between archeological and genetic data in assigning an important role to Africa for all that concerns evolution and domestication of the Old World's cereals : rice, wheat and barley is noted. Some considerations about a way of preserving genetical resources and making varietal improvements for rice are briefly exposed.

REMERCIEMENTS

Il y a dix ans, à quelques jours près, j'abandonnai par la force des choses un sujet prometteur, sur les protoplastes, au laboratoire du Professeur Demarly, pour me consacrer à l'étude génétique des riz sauvages et traditionnels sous la direction du Professeur Pernès. C'est la même passion qui permet de lever les obstacles et de traverser les périodes de doute avec laquelle j'ai abordé les deux sujets. Je la dois d'abord au sens pédagogique doublé de la haute culture scientifique que j'ai toujours admirés dans ces deux personnalités à qui je dois mon existence scientifique.

L'ORSTOM m'a donné la possibilité de réaliser, au cours de diverses affectations dans de bonnes conditions, des recherches fondamentales dans un domaine finalisé. C'est un privilège auquel on s'habitue au point de pouvoir l'oublier. Je tenais à le reconnaître tout en espérant que ce document représente une justification de ces recherches.

Je suis particulièrement reconnaissant à Monsieur Demarly de m'avoir fait l'honneur de bien vouloir présider mon jury de thèse.

Jean Pernès m'a " mis sur les rails " en m'initiant à mon sujet de recherches. Il m'a permis ensuite, tout au long de ces années, de travailler en toute liberté sur un thème aussi riche. Il est peu de dire que son appui et sa compréhension immédiate, tant aux plans moral qu'intellectuel ne se sont jamais démentis et m'ont assisté en permanence.

J'ai trouvé au Centre Emberger une équipe et une ambiance propices à la réflexion sur mes résultats. Je dois à Monsieur Jacquard de m'avoir accueilli et donné, bien souvent grâce à son contact humain facile, un appui moral inappréciable. Ayant, comme lui, expérimenté la " mobilité ", je suis sensible à son mépris des frontières institutionnelles face à une dynamique scientifique.

J'ai bénéficié à Montpellier d'un cadre stimulant pour ceux qui s'intéressent aux sciences de l'évolution, climat que nous devons au Professeur Louis Thaler dont j'apprécie hautement qu'il ait bien voulu s'intéresser à notre programme malgré son emploi du temps si chargé.

A l'ORSTOM, André Charrier est pour moi non seulement un parrain mais aussi un ami qui m'a patiemment conseillé et a corrigé ce manuscrit. Je le remercie également d'avoir accepté d'en être le rapporteur lors de ma soutenance de thèse.

Mon sujet de recherche m'a souvent amené hors du domaine de connaissance qui m'est familier et à approfondir - voire découvrir - des disciplines passionnantes mais étrangères à ma formation : l'ethnobotanique, l'archéologie, les sciences du paléoenvironnement et paléontologiques... J'ai alors largement profité de l'aide de spécialistes en ces matières. Le professeur Jacques Barrau m'a fait bénéficier de ses immenses connaissances et a accepté de participer à mon jury. Je l'en remercie. Jean Maley m'a très amicalement guidé sur les pistes quelque peu hallucinantes de l'étude du paléoenvironnement. Je lui dois, ainsi qu'au Professeur R.O. Whyte, d'avoir pu tenter d'en esquisser une vue d'ensemble.

Les années n'ont pas entamé ma dette de reconnaissance envers Pierre Trouslot pour avoir assumé la plus grande part de la tâche ingrate de la mise au point d'une technique d'électrophorèse sans laquelle mon travail n'aurait pu aboutir.

Plusieurs personnes ont pallié mon ignorance de l'informatique : Elizabeth Nguyen Van à Gif, Jean Dejardin et Louis Marchais à Bondy, Jean-Louis Salager à Montpellier. Je leur adresse mes remerciements les plus vifs.

Une part importante de ces années s'est déroulée en prospections ou voyages d'information dans plus de quinze pays d'Afrique et d'Asie. J'ai découvert l'hospitalité la plus parfaite, souvent là où il y a le moins, la gentillesse, l'aide la plus gratuite mais non moins efficace. Des remerciements sont peu de choses en regard. Il me reste aussi des souvenirs. J'en garde un respect immense pour les gens de la terre de ces pays et leur savoir qui, pour n'être pas académique, n'en est pas moins réel. Je voudrais rapporter ici une anecdote.

En 1977, dans la vallée du Logone au Tchad, conduits par quelques membres d'un village, nous avons effectué, sous un soleil de plomb au zénith, des observations sur des plantes hybrides naturels de riz. De retour au village, je me proposais d'exposer le but de nos recherches et nos conceptions d'alors sur l'évolution des riz. Je fus flatté d'entendre ensuite le point de vue d'un paysan, signe que la communication était établie. Il me dit en substance : " C'est vrai, ce riz là (indiquant le type pérenne sauvage) est le père de tous les riz, mais celui-ci (en montrant le type annuel sauvage) est arrivé avec la bouse des vaches "... Je venais de lui dire que l'un était dérivé de l'autre mais je me suis rendu compte, depuis, de la pertinence de sa remarque.

Durant ces dix années, j'ai travaillé non seulement dans les laboratoires de génétique de l'ORSTOM en Côte d'Ivoire et à Bondy mais aussi dans ceux du GERDAT et du Centre Louis Emberger du CNRS à Montpellier. J'ai effectué un séjour de quinze mois à l'Institut National de Génétique de Mishima au Japon. Je suis rentré en contact direct ou épistolaire avec beaucoup de chercheurs de par le Monde pour des demandes de collection ou d'information.

Que les nombreux Chercheurs, Ingénieurs, Techniciens et Administratifs sans l'aide desquels je n'aurais pu progresser dans ma recherche veuillent bien trouver ici l'expression de ma reconnaissance la plus sincère.

RESUME

Ce document présente les résultats d'une analyse du polymorphisme isozymique en électrophorèse sur gel d'amidon de 17 à 40 locus des espèces sauvages et cultivées de la section *Eu-Oryza* du genre *Oryza*.

Une importante collection des espèces africaines, échantillonnées dans leur habitat, est étudiée ainsi que des représentants des collections mondiales.

Les distances génétiques sont visualisées par analyse multivariable et interprétées comme reflétant des temps de divergence. Elles permettent de construire un scénario d'évolution de la section *Eu-Oryza*, cohérent avec les modifications tectoniques et climatiques depuis 15 millions d'années si l'on tient compte de la perturbation humaine. Trois domestications indépendantes en Afrique, Asie du Sud et Chine sont présumées.

Mots clés : Evolution - Graminées - *Oryza* - Domestication - Céréales - Riz - Isozymes - Distances génétiques.

SUMMARY

The results of an analysis of the isozyme polymorphism in starch gel electrophoresis of wild and cultivated species of the section *Eu-Oryza* at 17 to 40 loci are presented.

A large collection of African species, sampled from their habitat, as well as representatives of world-wide collection were studied.

Genetic distances were visualized through multivariate analysis and interpreted as reflecting times of divergence. They allow to draw an evolutionary scenario of the section *Eu-Oryza*, coherent with past tectonic and climatic events in the Old World in the last 15 millions years, assuming the disturbance of a "paleo-structure" due to Man. Three independent domestications of rice in Africa, South Asia and China were presumed. (In French, with an English Introduction and Abstract).

Key Words : Evolution - Gramineae - *Oryza* - Domestication - Cereals - Rice - Isozymes - Genetic distances.