



Institut de recherche
pour le développement

L'origine du riz révélée par l'ADN

Par Gérard Second, IRD

UMR Diversité et génome des plantes cultivées (Agro-M, Cirad, Inra, IRD, UM II)

Conduire des recherches du point de vue génétique sur l'origine des plantes cultivées ne se justifie pas principalement du point de vue de la connaissance sur notre préhistoire. Pour la recherche finalisée sur le développement, il s'agit de contribuer à définir des stratégies de conservation et d'utilisation de l'agrobiodiversité qui est représentée par les variétés traditionnelles et les espèces sauvages proches parentes des espèces cultivées, en vue d'une production alimentaire accrue de manière durable. De plus, comme il est malheureusement hors de doute qu'une part croissante de la biodiversité générale ne pourra survivre sans intervention humaine active, la connaissance des processus génétiques de la domestication contribuera aussi à définir des stratégies d'action dans ce domaine.

Le riz appartient à la famille de végétaux qui contribue le plus à la nourriture de l'homme et des animaux domestiques, les graminées. Il y occupe une place bien particulière : i) avec le blé, c'est la céréale la plus importante pour la consommation humaine, ii) du point de vue botanique et écologique, le riz appartient à un groupe très ancien (Oryzées), adapté aux milieux humides, iii) du point de vue de la génétique, le génome du riz est relativement très petit, mais présente de grandes similitudes avec celui des autres céréales dans l'arrangement de ses gènes : son génome a été entièrement séquencé deux fois et il est devenu un modèle pour la génomique des autres céréales.

Les racines asiatiques du riz cultivé commun, *Oryza sativa*, n'ont jamais été mises en doute. Mais, Alphonse de Candolle, botaniste suisse renommé, dans son « Origine des Plantes Cultivées » publiée en 1883 hésitait entre une origine chinoise et indienne de cette céréale des régions chaudes. Des traces archéologiques d'utilisation du riz et de sa domestication remontent à plusieurs millénaires tant en Chine et Corée qu'en Inde, Thaïlande et Pakistan. C'est cependant la Chine qui détient le record avec des traces de domestication remontant à 9000 ans. La cueillette des grains de riz sauvage subsiste actuellement en Inde et en Afrique, selon un même procédé « au panier » dont on a aussi retrouvé des traces en Chine sur des sites archéologiques âgés de plus de 7000 ans.



Institut de recherche
pour le développement

Au début du XX^e siècle, Shigemoto Kato décrit scientifiquement l'existence de deux sous-espèces, *O. sativa japonica* et *O. sativa indica*, que les Chinois reconnaissaient traditionnellement dans les types « Keng » et « Hsien ». Roland Portères enleva néanmoins à l'Asie le seul bénéfice de la domestication du riz en reconnaissant pour *Oryza glaberrima* cultivé en Afrique de l'Ouest une origine africaine indépendante. Nous n'avons donc pas « un » riz mais « des » riz, avec trois espèces ou sous-espèces et une richesse en agro-écotypes et en variétés fabuleuse. Les espèces sauvages d'*Oryza* se retrouvent sous les tropiques du monde entier.

L'ADN au secours de l'histoire

Alors que l'examen des chromosomes a permis à Hitoshi Kihara de tracer l'origine du blé du point de vue de la génétique dans la première moitié du XX^e siècle, il fallut attendre le décryptage des variations au niveau de l'ADN dans les années 80 pour que nous soit révélée de manière cohérente l'origine du riz. Les développements fulgurants de la génomique chez le riz vont sans aucun doute affiner cette histoire lue sur les séquences d'ADN.

L'analyse des différences au niveau de l'ADN appliquée à de nombreux échantillons fut d'abord conduite par le biais de protéines enzymatiques. Elle a permis une application remarquable, chez une plante, du concept d'horloge moléculaire : la vie, caractérisée par la reproduction à l'« identique » de molécules dont la plus stable est l'ADN, accumule de rares erreurs de copie (mutations). Il y a ainsi une différenciation progressive avec le temps (« divergence ») qui, dans les meilleurs des cas, permet d'estimer le temps depuis l'ancêtre commun à partir de la divergence des descendants. Pour cibler approximativement l'époque d'évolution concernée, un « calage » de cette horloge effectué pour des animaux vertébrés (chez qui les fossiles datés sont beaucoup plus nombreux) fut utilisé. Les époques de divergence suggérées coïncident remarquablement avec les datations estimées pour les possibilités de migration des animaux et donc des plantes qu'ils transportent, entre l'Asie, l'Afrique et l'Océanie. Ces datations furent confirmées par l'analyse de la divergence des ADN du chloroplaste et considérées comme de premières estimations fiables. Elles ne sont pas contredites par l'accumulation actuelle de données issues du séquençage de l'ADN. Il en émerge un scénario d'évolution qui fait appel à la tectonique des plaques et aux modifications du paléoenvironnement (température, pluies, hauteur des mers...) depuis la moitié de l'ère Tertiaire.

Les complexes d'espèces

Selon ce scénario, l'origine du genre *Oryza* se situe en Eurasie il y a une cinquantaine de millions d'années, mais son ancêtre provenait de l'Afrique. Le fossile

découvert près du lac de Constance en Suisse et nommé *Oryza exasperata* par Oswald Heer en 1885 est le seul fossile d'*Oryza* connu. Sa détermination est tout à fait plausible et pourrait correspondre à l'espèce actuelle *O. meyeriana* ; il serait souhaitable de la confirmer par des techniques modernes.

De ce genre primitivement adapté aux forêts humides en Eurasie, se sont ultérieurement détachés, sans doute au cours de la coévolution des graminées et des herbivores, deux complexes d'espèces que l'on retrouve actuellement sous tous les tropiques (Fig. 1). Une reconstitution de leur distribution dans la préhistoire est possible sur la base des divergences génétiques entre espèces distribuées sur des continents différents : les faibles divergences impliquent un transport intercontinental récent ayant accompagné les voyages humains par bateau au niveau des tropiques,

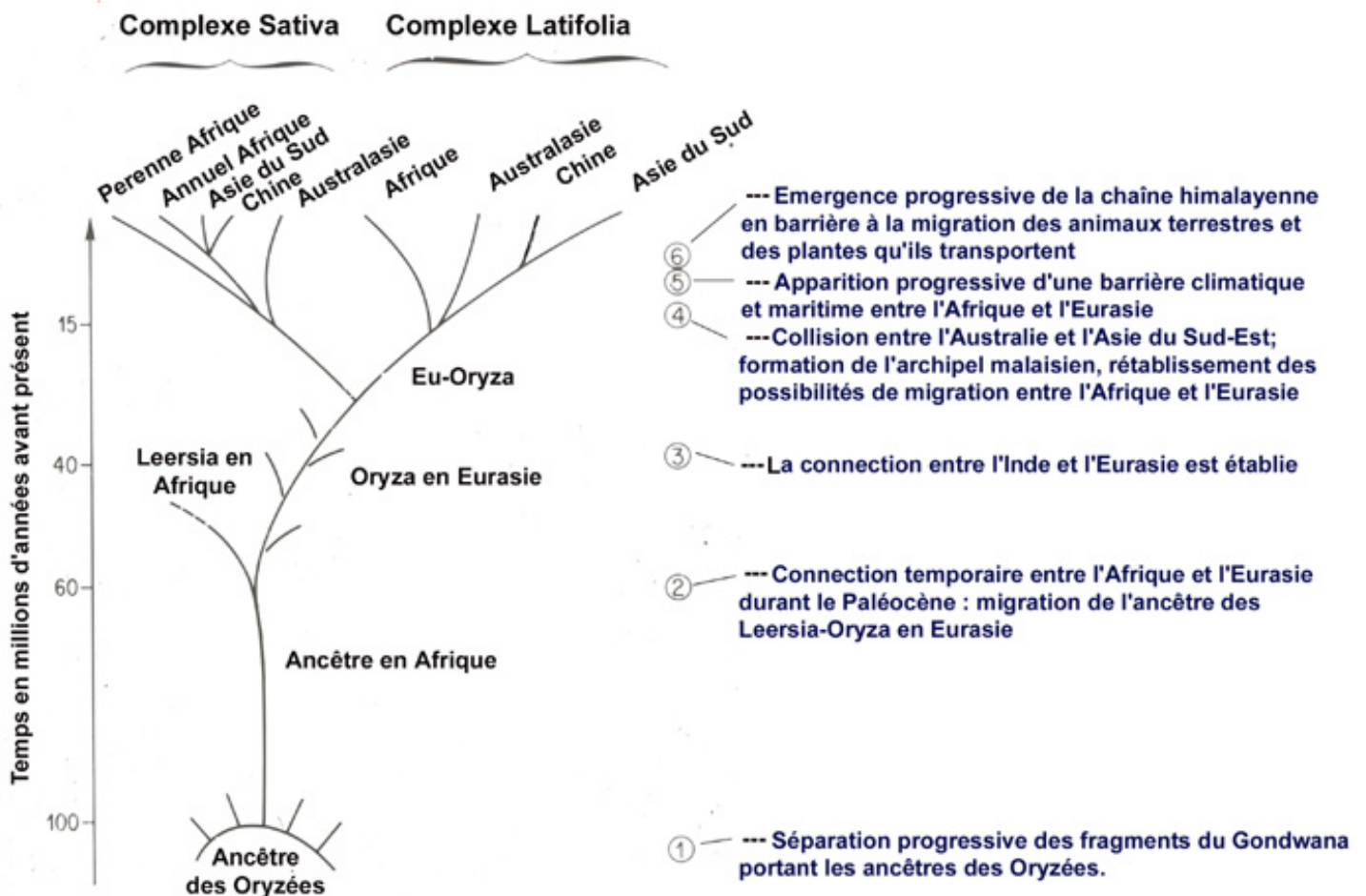
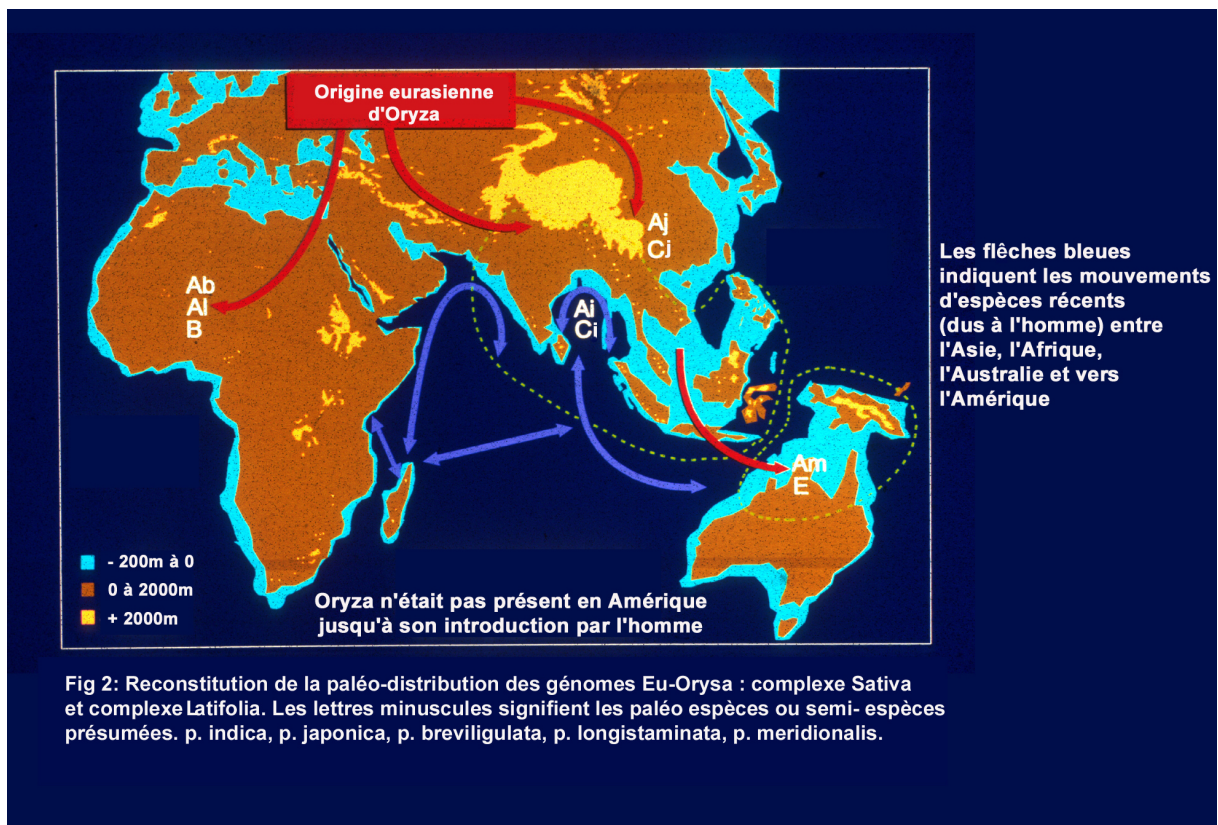


Fig. 1: Origine eurasiennne d'Oryza à partir d'un ancêtre africain

les fortes divergences reflètent des transports plus anciens ayant accompagné les migrations animales.

La paléodistribution reconstituée devient alors remarquablement cohérente (Fig. 2). Le complexe Latifolia (Génomes B, C et E) comprend des espèces d'ombre en Asie mais seulement des espèces de pleine lumière en Océanie et Afrique où il a migré naturellement à partir de l'Asie. Le complexe Sativa (Génome A) ne possède que des espèces de pleine lumière. Les possibilités de migrations intercontinentales se sont donc maintenues plus longtemps pour ce groupe, en dehors des forêts humides, au gré des opportunités de migrations animales entre l'Asie, l'Afrique et l'Océanie en milieu tropical. C'est le complexe qui inclut les riz cultivés.



Il y a une quinzaine de millions d'années, la collision des plaques australasienne et sud-est asiatique fit émerger des cordons d'îles à la topographie mouvante. Ces cordons ont représenté un couloir possible temporaire à la migration de quelques animaux et de certaines plantes, dont des riz sauvages qui ont migré d'Asie en Nouvelle-Guinée et Australie. Ces riz sont restés isolés en Australasie jusqu'à une



Institut de recherche
pour le développement

autre vague d'introduction beaucoup plus récente lorsque le niveau des mers était au plus bas, l'eau s'étant accumulée sur les pôles et les glaciers durant les époques de glaciations.

La migration des riz sauvages d'Asie en Afrique, contemporaine des migrations de mammifères entre les deux continents, fut interrompue par l'ouverture de la mer Rouge mais surtout par l'aridification et le refroidissement du climat qui ont fait refluer les riz vers l'Equateur. Il est remarquable de trouver des dates de divergence entre espèces africaines et asiatiques d'autant plus anciennes (2 à 15 millions d'années) que les exigences écologiques des espèces concernées correspondent, en Asie, à des climats plus humides. En Afrique par contre, aucune de ces espèces n'est adaptée à la forêt humide, reflet de la nécessité qu'elles ont rencontrée de traverser la zone sahélienne déjà plus ou moins aride à leur arrivée. Les divergences les plus anciennes concernent deux couples d'espèces sœurs habitant en Asie la forêt humide. Des divergences moindres (5 et 2 Ma) concernent deux autres couples d'espèces adaptées l'un aux vallées fluviales de zones ouvertes et l'autre aux mares temporaires de zones arides, tant en Asie qu'en Afrique.

Les ancêtres directs des riz et leur relation avec les gros herbivores

Alors que l'Asie du Sud-Est apparaît comme un refuge pour les espèces d'*Oryza* adaptées aux forêts humides, l'Asie Centrale, plus sèche, a pu être un berceau pour les riz sauvages de pleine lumière et particulièrement les formes annuelles à gros grains que l'on trouve dans les mares temporaires de la savane sèche. Les animaux et en particulier les gros herbivores se regroupent autour de ces mares, avant leur migration vers des points d'eau permanents, en début de saison sèche, c'est-à-dire lorsque les grains de riz sauvage tombent au sol à maturité. La perturbation du sol par le piétinement des animaux est alors intense et le sol est enrichi en excréments. La longue arête qui prolonge les enveloppes du grain assure à celui-ci de tomber verticalement à maturité et lui permet de s'enfoncer dans le sol par le clapotis de l'eau qui joue sur l'arête et les poils des enveloppes orientés de manière *had hoc*. La pénétration des grains dans le sol, largement amplifiée par le piétinement des animaux et les fissures de dessiccation de l'argile, les protège des petits prédateurs mais vont leur exiger, dans ces sols lourds, un gros effort pour germer à la saison humide prochaine, d'où une pression de sélection pour de gros grains. Les poils des enveloppes qui améliorent la pénétration des grains dans le sol peuvent aussi les fixer temporairement au pelage des animaux pour leur transport au gré des migrations de ceux-ci. Lorsque l'homme s'intéressa à ces gros grains, ce furent au contraire ceux qui tombaient moins facilement au sol qui furent plus souvent transportés pour éventuellement regermer dans les terrains perturbés par l'homme. On peut imaginer que le processus de domestication commença alors.



Institut de recherche
pour le développement

Il est clair que c'est la forme annuelle de riz sauvage qui fut domestiquée en Afrique. En Asie, le degré de perturbation humaine et de disparition de la biodiversité originale est tel qu'il est plus difficile de l'affirmer. Cependant on retrouve, au niveau moléculaire, parmi les formes actuelles de riz sauvages originaires de Chine et d'Asie du Sud et particulièrement celles qui sont le moins hybridées avec le riz cultivé, une différenciation similaire à celle des sous-espèces japonica et indica de riz cultivé. De même, on retrouve une différenciation bien nette des formes originaires de Chine et d'Asie du Sud chez l'espèce *O. officinalis* représentant le complexe *Latifolia* en Asie. On peut voir ici l'influence de l'Himalaya qui s'est érigée en barrière à la migration biologique entre ces deux sous-continentes. L'émergence de la chaîne himalayenne s'est conjuguée à l'aridité qu'elle engendrait en Asie Centrale et au refroidissement général du climat à cette époque, qui faisait descendre les étages de végétation, pour renforcer son rôle de barrière à la migration des animaux et des plantes associées. Celle-ci est relativement récente à l'échelle géologique puisque la faune à Hipparion (cheval à trois doigts) n'est pas différente dans ses fossiles au Nord et au Sud de l'Himalaya. L'horloge moléculaire pointe approximativement vers un millions d'années pour la séparation des ancêtres trois formes de riz cultivé, *glaberrima*, *indica* et *japonica*. Cette estimation est renforcée par des données récentes de l'analyse d'évènements de fossilisation dans le génome du riz d'éléments transposables d'ADN (Olivier Panaud, Com. Pers.).

Suite au développement du commerce entre peuples, des variétés cultivées de riz furent échangées entre la Chine et l'Asie du Sud. Elles s'hybridèrent avec les variétés locales. Ces hybridations sont en grande partie à l'origine de l'extrême diversité des variétés actuelles de riz asiatique.

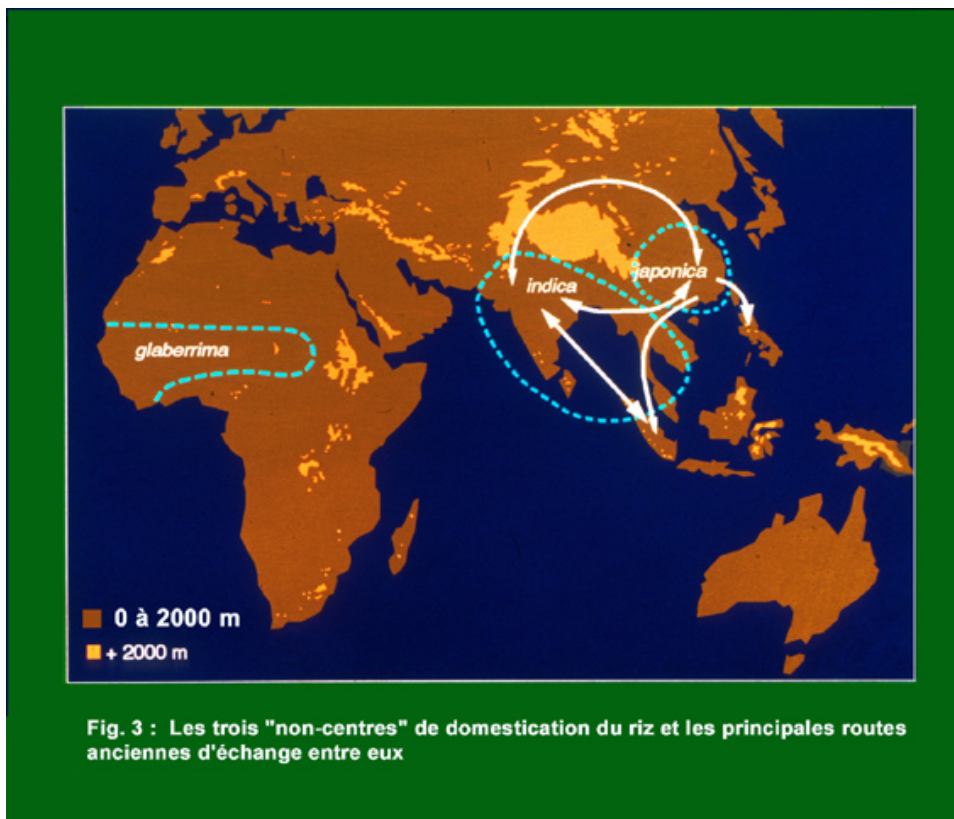
Le cas des espèces américaines

Un cas particulier dans le scénario d'évolution du genre *Oryza* est représenté par ses espèces américaines. Il existe en Amérique tropicale des espèces représentatives des deux complexes *Latifolia* et *Sativa*, mais toutes sont caractérisées par une origine dans des hybridations interspécifiques entre des espèces Australiennes, Asiatiques et Africaines, selon les cas. On trouve à la fois une proximité génétique pour certaines fractions du génome et des différences importantes pour d'autres. On peut donc envisager une origine récente des espèces américaines à partir de l'hybridation interspécifique. Celle-ci conduit à une « révolution génomique », par rapport à l'évolution lente décelée entre les espèces ayant évolué dans l'Ancien Monde au cours des ères géologiques. Le concept d'horloge moléculaire ne pourrait alors s'appliquer aux espèces américaines sur les mêmes bases. En fait, il est permis de penser que les introductions d'*Oryza* en Amérique sont aussi récentes que les migrations humaines transocéaniques. Tester cette hypothèse reste à poursuivre.

Le jardin mondial

Le transport probable d'Oryza par l'homme vers l'Amérique n'est en réalité qu'un aspect de la perturbation de sa paléodistribution effectuée directement ou indirectement sous l'influence humaine. D'autres cas d'évolution récente de formes spontanées d'Oryza sont décelables en Afrique et en Asie. Ils concernent en particulier des espèces hybrides, qui peuvent alors se retrouver dans les forêts humides en Afrique et aussi des formes qui ont émergé en parallèle à sa domestication (formes adventices dans les rizières).

L'histoire évolutive d'Oryza éclaire d'un jour nouveau celle de sa domestication. Elle confirme la domestication indépendante du riz africain et la distinction de deux sous-espèces japonica et indica dans l'espèce asiatique cultivée. Par contre, on ne peut préciser des zones géographiques de la domestication. On voit plutôt trois « non-centres » d'origine en Chine, Asie du Sud et Afrique sahélienne. Alors que le riz africain n'est en contact avec le riz asiatique que depuis quelques centaines



d'années et montre une diversité relativement faible, c'est l'hybridation entre les riz japonica et indica depuis des millénaires qui est à l'origine de la diversité et donc du succès du riz asiatique (Fig. 3). Sa domestication s'est prolongée bien au-delà de ses zones d'origine. On distingue ainsi,

parmi le sous-espèce japonica, une forme « javanica » originaire d'Asie du Sud-est et, par exemple, Madagascar présente aussi des types variétaux originaux.



Institut de recherche
pour le développement

L'hybridation entre espèces sauvages est de même à l'origine du développement d'une biodiversité nouvelle présentant de nouvelles adaptations.

La domestication du riz apparaît comme un processus historique qui se développe dans le temps. La connaissance de ce processus doit encourager sa poursuite dirigée, par exemple, dans les hybridations entre *O. glaberrima* et *O. sativa* mais aussi avec les riz sauvages. Elle permet le développement de stratégies de conservation des variétés traditionnelles et des espèces sauvages menacées de disparition. Le cas du riz représente un modèle génétique pour la conservation d'autres groupes de plantes, ou d'animaux, dont la survie passera de plus en plus par une certaine domestication directe ou indirecte dans le cadre de l'anthropisation croissante de la planète.

Année internationale du riz – Agropolis Museum - Montpellier, septembre 2004

Contact : Gérard Second, IRD, Courriel : gerard.second@mpl.ird.fr

Pour en savoir plus sur les ressources de l'IRD sur le riz :
<http://www.mpl.ird.fr/thema/riz/index.html>