

IRAT-ORSTOM
PARIS - 1977

REUNION
sur les
ESPECES AFRICAINES
DE RIZ

(25-26 janvier 1977)

IRAT-ORSTOM
PARIS - 1977

REUNION
sur les
ESPECES AFRICAINES
DE RIZ

(25-26 janvier 1977)

O.R.S.T.O.M. Fonds documentaire
N° : 21631, en 2
Cpte : A

REUNION SUR LES ESPECES AFRICAINES DE RIZ

Paris 25 et 26 janvier 1977

ORDRE DU JOUR

25 JANVIER

- 10 h 00 Accueil des participants à la réunion par M. F. BOUR, Directeur Général de l'IRAT et par M.M. GLEIZES Secrétaire Général de l'ORSTOM représentant le Directeur Général.
- 10 h 20 Exposé introductif par M. J. PERNES (ORSTOM), sur l'objet de la réunion et sur sa signification au regard des actions à entreprendre dans le cadre d'une collaboration inter-institutionnelle.

ORGANISATION ET HISTOIRE EVOLUTIVE DU POOL GENIQUE DES RIZ AFRICAINS

- 10 h 45 Diversité génétique au sein d'*O. glaberrima* et *O. breviligulata* en observation directe par M. J. BOZZA
- 11 h 30 Variabilité enzymatique du complexe *sativa* des *Oryza* en Afrique ; aspects écologiques et évolutifs. par M. G. SECOND
- 14 h 30 Les ancêtres des riz cultivés et leur évolution par Dr H.I. OKA.
- 15 h 15 Discussion générale sur la phylogénie des riz.

UTILISATION POUR L'AMELIORATION VARIETALE DES RESERVOIRS GENIQUES NON CULTIVES

- 16 h 00 Variabilité génétique et potentiel agronomique des espèces non cultivées et d'*O. glaberrima* par Dr T.T. CHANG.
- 17 h 15 Variations génétiques des *O. glaberrima*, leur inventaire et leur évaluation. par Dr H.I. OKA.

17 h 45 Discussion générale sur les ressources génétiques offertes par les formes non cultivées et par *O. glaberrima* pour l'amélioration variétale du riz.

18 h 30 Fin de journée

26 JANVIER

09 h 30 Rapport sur les travaux et sur les conclusions des débats de la journée 25 Janvier.
par M. J. PERNES

MODALITES PRATIQUES DE LA COLLECTE

10 h 00 Principes et modalités d'intervention de l'I.B.P.R.G. en matière d'exploration, collecte, conservation, évaluation et documentation des ressources génétiques des plantes les plus utiles à l'homme, y compris le riz.
par M. R.J. PICHEL

10 h 45 Organisation des prospections, de la conservation et de l'évaluation des riz africains
par Dr S.D. SHARMA.

11 h 30 Discussion générale sur les modalités pratiques de la collecte des riz africains.

15 h 00 Suite de la discussion : zones, équipes, méthodes de collecte ; conservation et évaluation du matériel prospecté.

18 h 00 Fin de la réunion.

LISTE DES PARTICIPANTS

Dr I.W. BUDDENHAGEN	IITA - Nigéria Chef des Programmes Céréales
Dr T.T. CHANG	IRRI - Philippines Généticien, Chef du Programme Ressources Génétiques
Dr H.I. OKA	NATIONAL INSTITUTE OF GENETICS - Misima (Japon) Département de Génétique Appliquée
M. R.J. PICHEL	F.A.O. Rome Chef Unité Ecologie des cultures et exploration des ressources génétiques – Division de la Production végétale et de la Protection des Plantes. Secrétaire I.B.P.G.R.
Dr S.D. SHARMA	IITA - Nigéria Unité des ressources génétiques
Dr S.V.S. SHASTRY	F.A.O. Rome Division de la Production Végétale et de la Protection des Plantes.
Dr H. WILL	ADRAO - Libéria Coordonateur de la Recherche.
M. M. GLEIZES	Secrétaire Général de l'ORSTOM
M. J.M. MARTIN	Chef du Service Relations Extérieures de l'ORSTOM
M. J. PERNES	Directeur du Laboratoire de Génétique et Physiologie du Développement des Plantes, CNRS, GIF-sur-YVETTE. Président du Comité Technique de l'Amélioration des Plantes, ORSTOM. Professeur de Génétique et A.P. de l'Institut PARIS XI. Amélioration des Plantes.
M. G. BESANCON	Centre ORSTOM, Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)
M. G. SECOND	Centre ORSTOM, Adiopodoumé (Côte d'Ivoire)
M. F. BOUR	Directeur Général de l'IRAT
M. G. VALLEYS	Directeur Général Adjoint de l'IRAT
M. M. ARRAUDEAU	Station IRAT de Bouaké (Côte d'Ivoire)
M. J. BOZZA	Station IRAT de Bouaké (Côte d'Ivoire)
M. R. CHABROLIN	Chef du Programme Riz Aquatique de l'IRAT
M. K. GOLI	Station IRAT de Bouaké (Côte d'Ivoire)
M. M. JACQUOT	Chef du Programme Riz Pluvial de l'IRAT

REUNION SUR LES ESPECES AFRICAINES DU GENRE ORYZA

Paris 25 et 26 janvier 1977

PARIS : 25 - 26 JANVIER 1977

Ces journées d'études ont été organisées conjointement par l'IRAT et l'ORSTOM, en raison de l'intérêt porté par l'Institut International de Recherche Rizicole (IRRI), l'Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA), l'Association pour le Développement de la Riziculture en Afrique de l'Ouest (ADRAO) et l'OAA, aux travaux engagés dès 1974 par une équipe IRAT-ORSTOM pour étudier, sur un échantillonnage beaucoup plus vaste que par le passé, la variabilité génétique et l'organisation des espèces de riz africaines.

Deux réunions (ADRAO Monrovia mai 1976 et septembre 1976), avaient permis aux organismes intéressés d'esquisser les premières bases d'un accord pour la collecte, l'évaluation et la conservation de ces espèces. Les journées des 25 et 26 janvier ont permis de préciser certains points. Il est prévu de se rencontrer à nouveau à Ibadan en mars 1977.

On trouvera en annexe la liste des participants et les communications présentées au cours de ces deux journées.

COMPTE RENDU DES DEBATS

JOURNEE DU 25 JANVIER

En ouvrant la réunion, Monsieur BOUR, Directeur Général de l'IRAT, après avoir salué chacun des participants, rappelle les conditions dans lesquelles l'IRAT et l'ORSTOM ont entrepris conjointement, il y a trois ans, la prospection des espèces *O. glaberrima*, *O. breviligulata* (*O. barthii*) et *O. longistaminata* en Sénégambie et dans le delta Central du Niger, puis en Haute-Volta et en Côte d'Ivoire.

Un matériel abondant a été collecté et analysé méthodiquement en vue d'améliorer les connaissances sur la structure et la variabilité des différentes espèces, ainsi que sur leurs relations.

Ces travaux pourront déboucher sur des nouvelles techniques de création variétale par hybridations interspécifiques. Ils permettent déjà d'affiner la méthodologie des prospections à venir.

Lors de deux réunions récentes organisées par l'ADRAO, les différents pays membres de cette Association ont manifesté de l'intérêt pour ces travaux, de même que les représentants de l'IRRI et de l'IITA. En dehors en effet de leur aspect purement scientifique, ils ont pour objectif d'améliorer la production rizicole et l'alimentation des populations concernées.

O.R.S.T.O.M. Fonds documentaire

N° : 21631, ex 2

Cpte : A

Sur proposition de Monsieur BOUR, Monsieur PICHEL est alors désigné comme Président de la réunion et Monsieur PERNES, comme animateur des débats.

Monsieur PICHEL souligne que l'un des buts essentiels de la réunion est de formuler des recommandations précises sur les rôles respectifs que devront jouer les différentes institutions concernées par les riz africains, et la collaboration qui doit s'établir entre elles, en plein accord avec les Etats eux-mêmes.

EXPOSE INTRODUCTIF PAR M. J. PERNES SUR L'OBJET DE LA REUNION ET SUR SA SIGNIFICATION QUANT AUX ACTIONS A ENTREPRENDRE DANS LE CADRE D'UNE COLLABORATION INTERINSTITUTIONNELLE

Monsieur PERNES insiste d'abord sur l'urgence de la collecte et de la conservation du potentiel génétique des riz africains, en voie d'épuisement rapide, du fait de la substitution aux variétés traditionnelles de variétés améliorées par suite des remaniements des paysages, des aléas climatiques, et de la modification des techniques agronomiques.

Les perspectives d'utilisation de ce potentiel génétique sont certainement à terme assez long et dépendent de l'avancement des méthodes modernes d'amélioration des plantes, qui permettent d'étendre les manipulations génétiques à des espèces considérées naguère comme peu utilisables.

Les principales questions à aborder seront donc :

- Quelles espèces faut-il collecter ?
- Où le faire, tant du point de vue géographique, qu'écologique ?
- Par quelles méthodes, et par qui ?

La réponse à la première question implique un accord sur la structure du groupe des espèces africaines du genre *Oryza*, accord basé sur les brillants travaux du Dr OKA et du Dr CHANG, prolongés par les contributions des chercheurs de l'équipe IRAT-ORSTOM sur les filiations génétiques des différentes formes, l'état des sites écologiques et les conditions actuelles des prospections, qui font l'objet des exposés de Messieurs BOZZA et BEZANCON.

Après que les Professeurs OKA et CHANG aient situé leurs positions relativement à ces nouvelles informations, il y aura lieu d'examiner les perspectives ainsi ouvertes pour l'amélioration variétale du riz en matière de plasticité, de recherche de caractéristiques de résistance, de modifications éventuelles des systèmes reproductifs et de possibilités de transformation par culture cellulaire.

Il faudra ensuite définir les priorités et les objectifs et étudier, de façon pratique, les méthodes de collecte et les moyens nécessaires pour une efficacité optimum.

ORGANISATION ET HISTOIRE EVOLUTIVE DU POOL GENETIQUE DES RIZ AFRICAINS

Diversité génétique d'*Oryza glaberrima* et d'*Oryza breviligulata* en observation directe et par électrophorèse d'isozymes.

Monsieur BOZZA présente les travaux portant sur l'observation directe, et Messieurs BEZANCON et SECOND, ceux qui ont trait à l'électrophorèse (voir en annexe le texte intégral de la communication). Monsieur SECOND présente ensuite la communication : "Variabilité d'*O. longistaminata* et du complexe *sativa* des *Oryza* en Afrique - Aspects écologiques et évolutifs".

Les principales conclusions de ces deux exposés sont les suivantes :

L'espèce *O. breviligulata* se présente sous deux formes : l'une sauvage, assez rare, l'autre adventice et très fréquente dans les cultures d'*O. glaberrima*. Il y a homologie de variation entre *O. glaberrima* et la forme adventice

d'*O. breviligulata* dans leur différenciation géographique et leur clivage en deux écotypes principaux : riz dressé et riz flottant.

La variabilité phénotypique d'*O. glaberrima* est supérieure à celle d'*O. breviligulata* et l'englobe totalement. C'est l'inverse qui est vrai en ce qui concerne la variabilité enzymatique.

Au cours de l'échange de vues qui suit ces exposés, le Docteur CHANG ayant tenu à féliciter vivement l'équipe IRAT-ORSTOM pour ses travaux remarquables, les opinions suivantes ont notamment été exprimées :

– Pour ces deux espèces, la variabilité génétique maximum s'observe entre régions géographiques. L'étude suggère qu'*O. breviligulata* ne présente pas les caractéristiques d'une forme sauvage, mais plutôt d'une forme adventice couplée à *O. glaberrima*. On serait ainsi passé à côté des véritables formes sauvages annuelles qui se trouvent sans doute, comme le dit M. BOZZA, dans des sites écologiques distincts.

La contradiction entre les analyses basées sur les caractères phénotypiques et sur les zymogrammes n'est qu'apparente ; en fait, les deux images sont aussi bonnes l'une que l'autre, mais correspondent à des lectures de phénomènes biologiques différentes.

Les phénotypes reflètent des systèmes à plusieurs gènes et correspondent à des adaptations. A ce niveau, la stratégie des cultivateurs est de rechercher des extrêmes, d'où la plus grande variabilité de l'espèce cultivée. Au contraire, l'analyse enzymatique, plus proche du gène, est un meilleur indicateur des filiations et des variabilités potentielles. De ce fait, l'espèce *O. breviligulata* montre ici la plus grande dispersion et prend une place importante en tant que réservoir de variabilité pour *O. glaberrima*, d'autant plus que, comme l'a montré le Dr OKA, les transferts de gènes entre ces deux espèces sont plus faciles que l'exploitation de *O. longistaminata*.

Il existe cependant sans doute des méthodes (fusion somatique de protoplastes), par exemple, qui permettraient de transférer la variabilité du grand réservoir *O. longistaminata* dans les formes utilisables au point de vue de l'amélioration des plantes.

– La dormance des grains pourrait, si elle est faible chez *O. breviligulata*, être l'une des raisons de son compagnonnage obligatoire avec la forme cultivée. Ce n'est pas le cas de la forme sauvage asiatique dont la dormance est forte.

Par ailleurs, il y a parallélisme entre les situations observées sur les deux continents (M. BOZZA indique qu'une dormance absolue de plus de 6 mois a été observée sur *O. breviligulata* mais ne dispose pas d'informations précises sur le sujet).

Par ailleurs, la collecte des formes sauvages est encore très incomplète et devrait être intensifiée. Certaines espèces sauvages d'Asie (*O. nivara*) ne sont absolument pas contaminées par l'espèce cultivée.

Peut-être en est-il de même en Afrique, et cela devrait être étudié.

– On met en parallèle la situation observée en Australie où la forme sauvage annuelle, isolée, n'est pas contaminée par la forme cultivée, et celle qui pourrait être rencontrée en Afrique, au Soudan, où l'on a signalé *O. breviligulata* alors qu'il n'y existe pas de cultures de riz. La nécessité de collecter davantage de formes sauvages est réaffirmée, elle contribuerait sans doute, à lever la contradiction apparente entre les deux types d'analyse de la variabilité.

Il est précisé que les populations d'*O. breviligulata* que l'on trouve souvent en abondance comme adventices dans les cultures d'*O. sativa* ne peuvent être considérées, du point de vue génétique, entièrement comme mauvaise herbe, du fait de l'absence du couplage naturel entre les deux espèces.

– L'analyse factorielle des caractères phénotypiques aurait pu se faire selon des modalités différentes. Les distances statistiques ont été évaluées en fonction du critère χ^2 selon la méthode de BENZECRI qui a l'avantage de représenter dans le même espace les caractères et les échantillons eux-mêmes, de privilégier les caractères rares, qui sont de bons caractères taxonomiques et de bien s'adapter à la représentation d'un grand nombre de variables qualitatives.

Les formes sauvages d'*O. breviligulata* présentent un grand intérêt. *O. longistaminata* n'est que la forme africaine de *O. perennis* et l'étude de la variation de ses zymogrammes serait fort utile et doit être poursuivie. L'allogamie de cette espèce n'est d'ailleurs sans doute pas absolue.

La variabilité des zymogrammes reflète peut-être un certain caractère hétérozygote des plantes (l'autoincompatibilité semble avoir disparu pour certaines populations de Casamance, plus petites et plus monomorphes que celles du delta central du Niger. On a observé des individus hétérozygotes quant aux phosphatases acides. Cependant, on ne peut pas interpréter toute la variabilité excédentaire des zymogrammes de *longistaminata* par l'hétérozygotie et l'allogamie, seulement, du fait de l'étalement de ceux-ci chez *longistaminata*. Il y a certainement une raréfaction des bandes en passant aux formes annuelles qui est due à des pertes structurales ou à des inactivations fonctionnelles en plus des hétéromères moins nombreux.

La similitude est grande entre les situations observées en Asie et en Afrique. En Asie, l'étude de la ramification des panicules a joué un rôle utile pour caractériser les relations entre espèces. Cette caractéristique, ou d'autres, pourraient en Afrique, être utilisées pour élucider ces rapports de façon plus claire.

La variabilité enzymatique, pour intéressante qu'elle soit, n'est guère liée à l'adaptation écologique qui devrait nous concerner davantage car elle gouverne davantage les caractères de productivité.

On se demande si la variabilité enzymatique est utile en soi, et s'il faudrait s'acharner, ou non, à la reconstituer si elle venait à se perdre, bien que comme on le souligne, l'évolution ait tendance à toujours accroître la variabilité du vivant.

En fait, il existe bel et bien des enzymes parmi celles déjà étudiées qui pourraient avoir un rôle assez direct dans l'adaptation écologique, notamment les peroxydases, les phosphatases acides et les alcools deshydrogenases.

Le Docteur H.I. OKA expose sa communication : "The ancestors of cultivated rice and their evolution" (texte intégral en annexe).

Le Docteur CHANG commente cette communication et développe une hypothèse relative à la dispersion des espèces de riz à partir de l'ancien continent de GONDWANA. Il indique que la variabilité de *O. glaberrima*, moindre que celle de *O. sativa* en Asie, peut sans doute s'expliquer, en partie, par l'homogénéité écologique plus grande de l'Afrique, son peuplement plus faible et la moins grande mobilité de ses populations.

DISCUSSION GENERALE SUR LA PHYLOGENIE DEZ RIZ

Dans ce débat sur l'histoire évolutive générale du pool génique des riz africains, les idées suivantes sont avancées :

De même qu'*O. perennis* est, en Asie, l'ancêtre commun des formes annuelles sauvages et cultivées, *O. longistaminata* en Afrique, pourrait être celui de *O. breviligulata* et de *O. glaberrima*. Cependant, *O. sativa* possède des caractéristiques de plante pérenne, notamment la possibilité de régénération par bouture, qui sont absentes chez les riz annuels africains ; des résultats différents ont cependant été notés à l'IRRI.

L'hypothèse du Dr CHANG relative à la dispersion à partir du continent de GONDWANA pourrait être élargie et permettre d'imaginer *O. longistaminata* comme représentant le plus l'ancêtre africain commun, les formes asiatiques n'ayant emmené avec elles que des barrières de reproduction encore imparfaites, qui se seraient, par la suite, perfectionnées et renforcées en Afrique. La barrière entre *O. sativa* et *O. longistaminata* serait donc moins marquée qu'entre *O. glaberrima* et *O. longistaminata*, celle-ci s'étant renforcée grâce à un contact prolongé entre les deux espèces. D'où l'intérêt d'échantillonner très soigneusement toutes ces formes pérennes autoincompatibles africaines.

Cet intérêt se renforce encore du fait que l'on est à peu près sûr de pouvoir, au cours des deux ans qui viennent, exploiter, grâce aux nouvelles méthodes de manipulation génétique, du matériel végétal de quelque origine que ce soit.

L'ensemble des participants partage ce point de vue sur l'importance de la collecte et de l'évaluation du patrimoine génétique que constitue *O. longistaminata*.

UTILISATION POUR L'AMELIORATION VARIETALE DES RESERVOIRS GENIQUES NON CULTIVES

Le Dr CHANG présente sa communication intitulée : "Morphoagronomic variousness and economic potential of *Oryza glaberrima* and wild species in the genus *Oryza*" (texte intégral en annexe). Il insiste particulièrement sur le fait que la variabilité d'*O. sativa* est considérable (notamment chez les populations anciennement introduites en Afrique) et qu'elle renferme sans doute beaucoup de gènes utiles que l'on pourrait être tenté de rechercher chez les espèces sauvages et d'incorporer aux variétés à créer.

Ce n'est donc, selon lui, qu'après avoir pleinement exploité la variabilité de *O. sativa* et *O. glaberrima* qu'il serait réellement intéressant de se tourner vers les espèces sauvages. Leur étude n'en fournira pas moins, dès maintenant, des éléments d'informations utiles.

Le Docteur H.I. OKA présente ensuite sa communication : "Genetic variations of *Oryza glaberrima*, their survey and evaluation" (texte intégral en annexe).

DISCUSSION GENERALE SUR LES RESSOURCES GENETIQUES OFFERTES PAR LES FORMES NON CULTIVEES ET PAR *O. GLABERRIMA* POUR L'AMELIORATION VARIETALE DU RIZ

Une question se pose : Faut-il considérer *O. glaberrima* comme une espèce à améliorer par elle-même (car il ressort nettement de l'exposé du Dr OKA qu'elle possède des potentialités productives importantes) ou comme l'un des moyens dont disposent les sélectionneurs pour améliorer *O. sativa* ?

Les caractères utiles (résistances à divers aléas notamment) que l'on rencontre chez *O. glaberrima* dès le début des études entreprises justifient son amélioration *per se*, d'autant plus que les Etats Africains le demandent. L'IRAT y consacre 20 % environ de son volume de recherches sur l'amélioration du riz en Côte d'Ivoire.

La concurrence qui existe sur le terrain, depuis plusieurs centaines d'années, entre *O. glaberrima* et *O. sativa* paraît plutôt évoluer en faveur de la seconde espèce. Cela expliquerait pourquoi il paraît actuellement peu vraisemblable qu'un financement important soit accordé à des programmes d'amélioration variétale mettant en œuvre des espèces spontanées.

On devrait accorder une attention spéciale aux micro-écosystèmes dans lesquels *O. glaberrima* domine *O. sativa* car on peut penser que ceci traduit l'existence d'avantages cachés chez la première espèce.

Les sélectionneurs continueront-ils comme par le passé, à favoriser le remplacement d'*O. glaberrima* par des variétés améliorées de *O. sativa* (et dans ce cas les mesures de conservation du patrimoine génétique que représente le premier sont très importantes) ou envisagent-ils d'entraver ce processus et de renforcer les positions d'*O. glaberrima* ?

Il s'agit, selon M. PICHEL, président de ces journées, d'une question fondamentale.

L'évolution économique de la culture, dans un contexte de technologie agricole améliorée semble condamner *O. glaberrima*. C'est notamment le cas en Sierra Leone ; cette espèce est, par contre, encore cultivée en Côte d'Ivoire.

Il faut donc conserver le patrimoine génétique des deux espèces, car les vieilles variétés de *O. sativa* disparaissent également, ceci pour préserver l'avenir.

En effet, les besoins qui existeront dans l'avenir (de 10 à 50 ans) ne sont pas connus. Si la solution de sagesse consiste incontestablement à poursuivre et intensifier les travaux consacrés à l'amélioration de *O. sativa* qui a largement fait ses preuves dans le monde entier, il n'en est pas moins extrêmement important de préserver, dans toute la mesure du possible la variabilité existant dans l'ensemble des espèces (et qui, pour certaines, est en voie de disparition rapide), et surtout de la caractériser, afin de pouvoir l'utiliser ultérieurement.

JOURNEE DU 26 JANVIER

RAPPORT SUR LES TRAVAUX ET SUR LES CONCLUSIONS DES DEBATS DE LA JOURNEE DU 25 JANVIER

Monsieur PERNES axe son exposé sur les conclusions pratiques dans le domaine de l'amélioration des plantes.

Les perspectives ont beaucoup changé en cette matière depuis quelques années. Un certain nombre de phénomènes ont été enregistrés, dont les conséquences convergent :

- Explosion de l'helminthosporiose du maïs aux U.S.A.
- Importance croissante de la sclérorosporiose du mil en Inde et en Afrique,
- Développement de la rouille du café au Brésil,
- Développement de la pyriculariose du riz en Afrique,
- Avancement du front de la sécheresse au Sahel,
- Pénurie d'énergie,
- Augmentation du prix des engrais, des produits chimiques, etc.

Les sélectionneurs sont ainsi amenés à mettre dorénavant l'accent, moins sur la création de variétés ayant un potentiel de production record, que sur la recherche de la meilleure garantie d'une production honorable, obtenue au moindre risque. Les utilisateurs, c'est-à-dire, en fait, les Gouvernements devraient donc — et ils le feront certainement de plus en plus — juger les programmes d'amélioration, non pas a posteriori sur les résultats obtenus (car les catastrophes ne sont que potentielles et l'on ne peut être sûr que la plante les surmontera que lorsqu'elles se seront produites) mais a priori, en fonction des systèmes de sécurité qu'ils comportent. Parmi ceux-ci :

- la diversité génétique réelle de la gamme variétale à laquelle aboutit le programme. Celle-ci est, plus que les autres, directement mesurable par le zymogrammes.
- le polymorphisme, ou la richesse complémentaire, des constituants initiaux des variétés elles-mêmes,
- le passé évolutif des génotypes cultivés qui entrent dans la fabrication des nouvelles variétés, et notamment, les aléas auxquels ils ont été soumis.

Des éléments positifs ont été identifiés pour l'acquisition de ces systèmes :

- l'aptitude au rendement non négligeable des *O. glaberrima*,
- la diversité de leurs formes de résistance, encore loin d'être totalement évaluée,
- la richesse génétique potentielle des formes sauvages,
- la possibilité de transférer des caractéristiques génétiques à travers toute la communauté évolutive que constitue le génôme A.

Le système d'autoincompatibilité, parfois strict, d'*O. longistaminata* pourra être exploité et jouer un rôle important à l'avenir, quand on ne se cantonnera plus à des formules variétales de type purement autogame.

Les résultats des travaux du Dr OKA et de l'équipe IRAT-ORSTOM, donnent déjà des idées précises sur la nature et les modalités des collectes à réaliser. Celles-ci sont schématisées dans le tableau ci-après.

Au cours de la discussion qui suit cet exposé, les participants expriment en général leur accord sur les positions prises par Monsieur PERNES, notamment en matière de priorités, *O. glaberrima* et *O. sativa* traditionnels étant considérés comme les plus fragiles.

ESPECES	INTERET	TECHNIQUE DE COLLECTE	DEGRE D'URGENCE (vitesse de disparition)
<i>Oryza longistaminata</i>	Allogamie incomplète Diversité génétique concentrée à l'intérieur des populations	Echantillonner à fond quelques populations	Modéré à exploiter à long terme
<i>Oryza breviligulata</i>	sauvage : variabilité interne facile à croiser avec <i>O. glaberrima</i>	Echantillonner populations hors zones de <i>O. glaberrima</i> large dispersion	Rapide (sécheresse)
	adventice : mimétique de <i>O. glaberrima</i>	Simultanée avec <i>O. glab.</i> difficultés liées à l'égre-nage spontané	Comme <i>O. glaberrima</i>
<i>Oryza glaberrima</i>	Diversité - Adaptation Qualités particulières	Echantillon modéré sur l'ensemble de l'aire de dispersion	Rapide sauf points de résistance à <i>O. sativa</i> mais d'intérêt immédiat
<i>O. sativa</i> (traditionnels en Afrique)	Adaptabilité éprouvée	Collecte - Travail d'enquête sur l'ancienneté de l'introduction	Assez rapide Mal protégés

L'espèce *O. glaberrima* serait cependant plutôt en voie d'extension en tant qu'adventice dans *O. sativa* en grande culture extensive. *O. glaberrima* et les vieilles variétés d'*O. sativa* sont menacées à plus long terme, par la création, en cours, d'organismes de production et de distribution de semences qui ne diffusent, bien évidemment, qu'un nombre restreint de variétés, modernes, pour la plupart.

La culture d'*O. glaberrima* continue à être importante, dans certaines zones de la Côte d'Ivoire, pour l'auto-consommation. Elle est même encouragée par la SODERIZ.

Par ailleurs, l'ITIPAT serait intéressé par les variétés de cette espèce pour la production d'aliments pour bébés. Le Gouvernement Ivoirien souhaite que soit établi un programme cohérent pour la création, à court terme, de variétés directement exploitables, tandis que la collecte et l'utilisation génétique des espèces sauvages apparentées s'inscriraient dans un programme à plus long terme.

De fortes réserves sont toutefois exprimées quant à la vraisemblance, tout au moins dans un avenir proche, d'un support important pour des programmes de sélection mettant en œuvre l'allogamie des *O. longistaminata*, quoique l'ignorance dans laquelle nous sommes des gènes dont nous aurons besoin dans l'avenir nous fasse une obligation de conserver la variabilité génétique des espèces, même sauvages, sans préjuger de leur utilité future.

Bien que la collecte du patrimoine héréditaire des espèces menacées soit fort importante, leur évaluation l'est plus encore. L'IRRI ne peut jouer en ce domaine qu'un rôle limité en raison du milieu phytopathologique très différent où il est placé. On estime d'une façon générale que les efforts dans ce domaine doivent essentiellement être réalisés en Afrique même.

Monsieur PICHEL expose ensuite le rôle de l'International Board of Plant Genetic Resources (IBPGR) en matière d'exploration, collecte, conservation, évaluation et information relatives aux plantes utiles à l'homme, y compris le riz (communication en annexe).

Le Docteur SHARMA procède alors à l'exposé de sa communication "Organisation de la prospection, de la conservation et de l'évaluation des riz africains", dont on trouvera en annexe le texte complet.

DISCUSSION GENERALE SUR LES MODALITES PRATIQUES DE LA COLLECTE DES RIZ AFRICAINS

Les participants sont conscients du rôle parfois inhibiteur que jouent, en cette matière, les réglementations relatives aux quarantaines qui sont actuellement en vigueur.

Un texte sur ce sujet dû à un groupe de scientifique de tous pays est en voie d'édition. L'OAA, tout en reconnaissant pleinement l'utilité de ce type de protection, exerce une pression sur les Gouvernements pour qu'elle ne soit pas un obstacle absolu à la circulation du matériel génétique.

De l'historique des contacts qui ont eu lieu, sous l'égide de l'ADRAO entre l'IRRI, l'IITA et l'IRAT-ORSTOM, dès le mois de mai 1976 et qui ont abouti à l'organisation de ces journées, découle l'intérêt d'une représentation de l'IRAT-ORSTOM au sein du Comité du riz de l'IBPGR, même si la participation formelle n'est pas possible. Le but de la présente réunion est, notamment, de préparer les dispositions concrètes et précises qui devront être adoptées au cours de celle de mars 1977 à Ibadan.

L'objet essentiel de cette réunion de mars 1977 est cependant : "Le riz en Afrique" et ne se limite pas au thème particulier de la collecte, de la conservation et de la mise en œuvre du patrimoine génétique des riz africains (il sera admis par la suite que la réunion permettra aux personnes concernées, qui y participeront, d'organiser un sous-groupe pour examiner les modalités d'échantillonnage et les problèmes financiers liés à ces actions).

ZONES, EQUIPES, METHODES DE COLLECTE, CONSERVATION ET EVALUATION DU MATERIEL COLLECTE

La discussion s'axe sur les priorités géographiques d'une part, et le matériel génétique à collecter en chaque zone d'autre part.

La question des méthodes de prospection et des moyens à y consacrer, soulevée par plusieurs participants, sera remise, pour examen, à la réunion d'Ibadan.

Monsieur PERNES expose ce que pourrait être l'aspect géographique des prospections et conclut à la nécessité de quatre types d'opérations :

- 1°) Echantillonnage systématique des formes cultivées là où elles existent, et particulièrement dans les zones où *O. glaberrima* se maintient bien face à *O. sativa* : le Centre de différenciation du delta du Niger, la zone séné-gambienne, la zone guinéenne, moins connue, représentent un premier ensemble. Un second, beaucoup plus dispersé correspond à des points de culture isolés répartis dans toute l'Afrique de l'Ouest y compris le Sud-Cameroun, la Côte d'Ivoire et le Tchad.
- 2°) Recherche des formes les plus marginales des *O. glaberrima* cultivés et des *O. sativa* traditionnels : collectes ponctuelles séparées par des distances kilométriques importantes avec enquêtes approfondies sur les lieux de culture : essentiellement villages éloignés des axes goudronnés.
- 3°) Collecte des types d'*O. breviligulata* sauvages (par opposition aux types adventices). Leur dispersion est considérable et il s'en trouve jusqu'au Soudan et en Afrique de l'Est. Cette opération devra être bien préparée, par des enquêtes et un recueil d'informations précises auprès de botanistes et herborisants connaissant ces contrées.
- 4°) Echantillonnage ponctuel de quelques populations d'*O. longistaminata* du delta central du Niger et du Tchad d'abord, de l'ensemble de l'Afrique, jusqu'à l'Afrique Australe et Madagascar ensuite.

Le Président, M. PICHEL, demande alors aux différentes institutions représentées de faire connaître leur position quant à l'exposé de M. PERNES, et leurs projets d'actions dans le domaine des riz africains.

L'IRRI est vivement désireux de collaborer avec l'IRAT, l'ORSTOM, l'IITA, l'ADRAO et les Etats, pour la collecte, la conservation et la mise en œuvre du patrimoine génétique des espèces africaines. Son rôle essentiel pourrait être d'assurer la conservation par stockage à long terme, d'évaluer dans différents milieux asiatiques le matériel collecté, et de diffuser, en Asie, des semences et des informations aux chercheurs intéressés. D'autre part, il pourrait aider à planifier les opérations de prospection et de collecte, à organiser l'évaluation et à développer les moyens d'échange d'informations, mais ne souhaite pas jouer le rôle de chef de file dans ces différents domaines.

Par contre, la mise en culture périodique du matériel végétal, pour rajeunissement, devrait plutôt, pour des raisons phytosanitaires essentiellement, avoir lieu en Afrique. Cette question devrait faire l'objet d'un accord précis entre les participants. La répartition des semences devrait également être organisée de façon précise.

L'IITA, qui a déjà un important programme de multiplication et de régénération de semences peut fort bien se charger, pour l'Afrique, de ces questions, si on lui en confie la responsabilité.

L'ADRAO souhaite avoir un rôle de coordination, conformément aux recommandations formulées à la réunion de mai 1976 à Monrovia. Elle pourrait assurer le stockage à court terme, le long terme étant réservé à l'IRRI.

Dans leur ensemble, les participants reconnaissent à l'ADRAO ce rôle de coordination, mais estiment nécessaire qu'au niveau technique, chaque organisation conserve la responsabilité de conception et de réalisation de ses interventions. La coordination pourrait prendre place à l'occasion des réunions sur la recherche organisées annuellement par l'ADRAO. Il appartient à chaque organisation de faire de son mieux, avec son optique propre et les moyens dont elle dispose, et d'en informer les autres au cours de réunions assez fréquentes.

L'élément essentiel n'est pas la coordination, mais l'aspect technique des opérations de prospection et de collecte qui demandent un personnel hautement qualifié et bien motivé.

L'ADRAO pourrait jouer un rôle extrêmement utile, en animant des opérations de collecte réalisées "in situ" par du personnel des services locaux. Celles-ci pourraient mettre à profit, à peu de frais, les courtes périodes (entre la maturité et l'égrenage) pendant lesquelles les semences peuvent être récoltées.

Le Dr CHANG propose la création d'un sous-comité Africain du riz, travaillant en liaison avec l'IBPRG. Les Dr SHARMA, WILL, SHASTRY et lui-même font déjà partie du comité du riz de cet organisme, l'IRAT et l'ORSTOM pourraient se joindre à eux pour former ce sous-comité qui se réunirait périodiquement.

M. PICHEL, Président, résume alors cette partie des débats :

"Il y a accord sur le matériel végétal à prospecter et à collecter. Il y a accord sur une collaboration à deux niveaux pour réaliser ces opérations : l'ADRAO a un rôle général dans les activités concernant le riz dans l'Ouest de l'Afrique. Il est nécessaire de l'informer systématiquement de tous les programmes en ce domaine puisque ses connexions avec les différents gouvernements intéressés permettent de faciliter les contacts, d'organiser les infrastructures et d'assurer l'appui logistique indispensable aux missions sur le terrain. D'autre part, l'IITA et l'équipe IRAT-ORSTOM existent et disposent des moyens matériels et du personnel qualifié nécessaire pour engager concrètement les opérations".

Le Président questionne alors l'IITA puis l'IRAT-ORSTOM sur leurs programmes immédiats et leurs possibilités d'action.

En 1976, l'IITA a collecté dans la partie Nord-Ouest du Nigéria et particulièrement dans la vallée de la SOKOTO, où l'on cultive beaucoup d'*O. glaberrima*, et a commencé des opérations au Ghana.

Au cours des prochaines années, il envisage un programme plus poussé au Nigéria, la poursuite du travail au Ghana et des prospections en Sierra Leone.

Les zones prioritaires pour l'IRAT-ORSTOM sont le pourtour du Lac Tchad, et celui de la Guinée, par la Côte d'Ivoire, voire la Guinée elle-même, qui possède le centre secondaire du FOUTAH DJALLON, potentiellement très intéressant par les formes d'altitude qu'il renferme. Il sera toutefois nécessaire dans ce cas, de se fonder sur des accords permettant de bénéficier de toutes les facilités administratives utiles.

Enfin, il faudra échantillonner très sérieusement quelques populations de *O. longistaminata* dans la zone du delta central et établir une stratégie d'entretien de ce matériel végétal pour éviter la dérive génétique.

Un accord se fait pour baser les modalités de collecte sur le bulletin édité par l'IRRI, après adaptation de celui-ci aux conditions africaines, de façon à standardiser les modes d'intervention des deux organisations. Le Président est également de cet avis, et pense que la réunion de mars à Ibadan, sera l'occasion de procéder à cette standardisation des méthodes.

Il aborde ensuite le problème des moyens financiers. Chaque organisme aura à faire le point des ressources qu'il peut mobiliser. Celles-ci seront passées en revue lors de la réunion d'Ibadan où l'on examinera si, et comment, des ressources supplémentaires pourraient être trouvées.

Si des moyens humains existent d'ores et déjà au niveau des deux organisations, les moyens financiers ne peuvent être évalués qu'en fonction de programmes précis qui restent à définir. Ces moyens devront également couvrir les travaux d'évaluation et de collecte qui viendront en aval des prospections elles-mêmes.

Le mandat de l'IBPRG s'arrête, jusqu'ici, à la conservation du matériel végétal et ne couvre pas son évaluation. Il ne peut donc pas mobiliser de ressources à cet effet. Cette position pourrait cependant évoluer dans un sens favorable.

A la suite de diverses interventions, il est décidé qu'après la réunion d'Ibadan, Rice in Africa, un après-midi sera consacré aux travaux d'un sous-groupe, comprenant essentiellement les mêmes participants que les présentes journées, sur la détermination précise des méthodes de collecte et d'échantillonnage. On évitera dans toute la mesure du possible, lors de cette réunion, d'aborder les problèmes de liaisons inter-institutionnelles et ceux liés à la recherche de financements.

Le Président remercie alors les organisateurs et les participants à ces journées, qu'il déclare officiellement closes.

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

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

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

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

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

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

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

ECHANTILLONNAGE ET METHODES D'ANALYSE

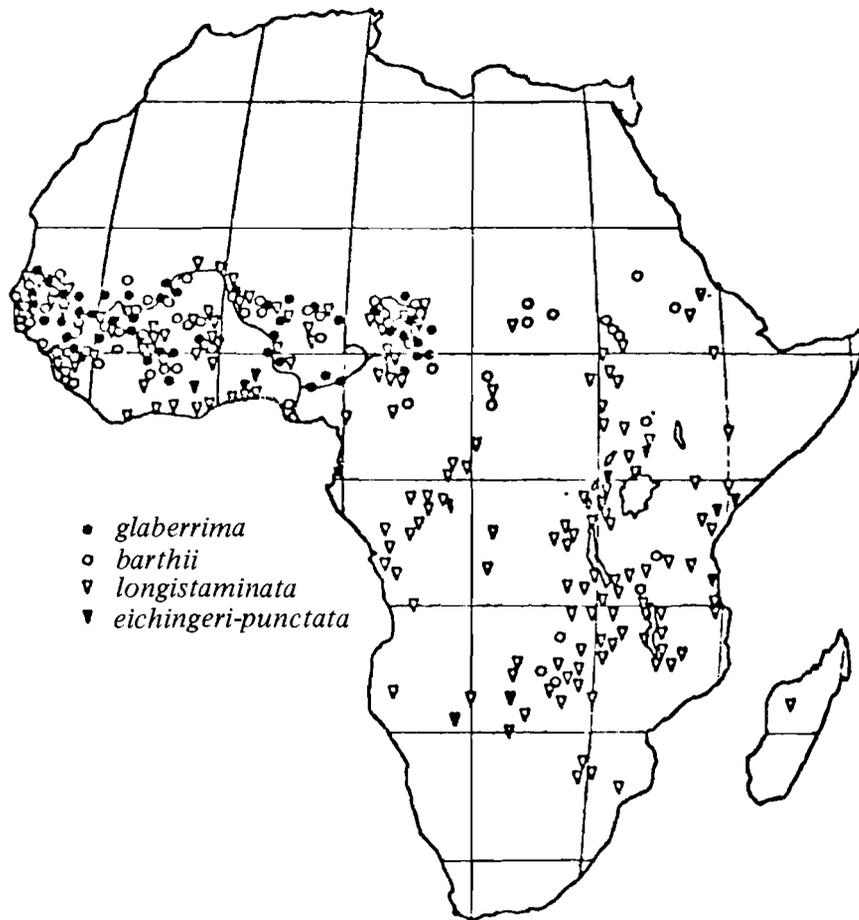
En Casamance et au Sénégal oriental, où les rizières sont bien individualisées, un échantillon est constitué en général d'une dizaine de panicules isolées prélevées chacune sur une plante différente, et d'un vrac de graines issues d'environ 40 plantes. Ceci pour les différents types de rizières : pluviales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

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

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

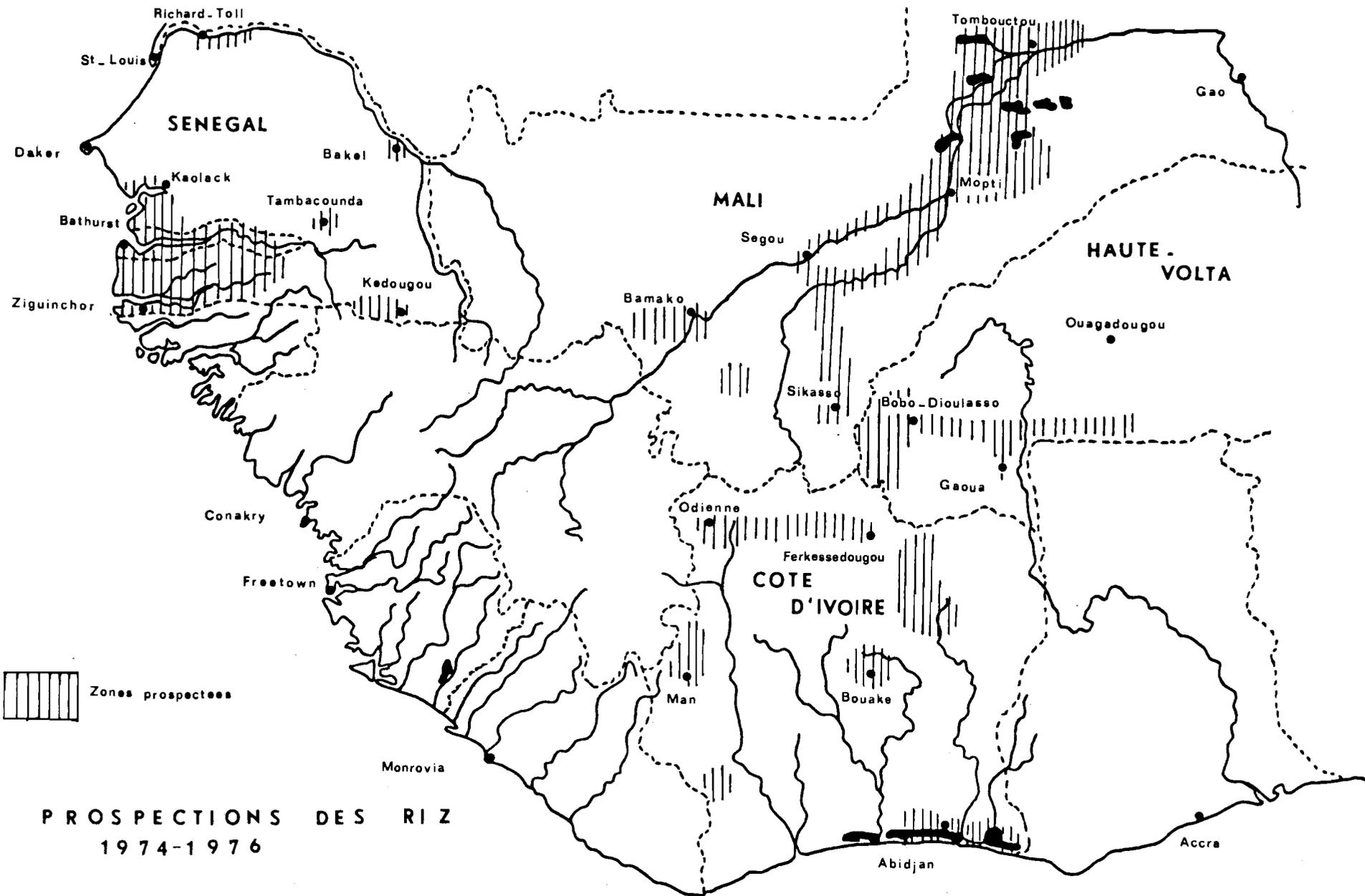
* Centre ORSTOM D'Adiopodoumé, B.P. V51, Abidjan (Côte d'Ivoire)

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



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

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



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

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

En ce qui concerne l'analyse de la variabilité au niveau enzymatique, les plantes étudiées ont été repiquées en serre dans des pots contenant environ 1 kg de terre (après semis en terrines). Ces pots percés de trous et installés dans des bacs remplis d'eau permettent une bonne irrigation. L'addition d'engrais complet (3 épandages de 12-15-18 à 20 g/m² au cours du cycle) suffit à une croissance correcte. Pour chaque échantillon, deux plantes en moyenne (issues soit de la même panicule, soit du même vrac de graines) ont été analysées à deux stades différents :

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

I – VARIABILITE ENZYMATIQUE

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

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

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

I.A. APERCU DE LA VARIABILITE GLOBALE OBSERVEE

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

1/ Estérases :

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

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

Le tableau 1 analyse les zymogrammes d'estérases.

Tableau 1 : Analyse des zymogrammes d'estérases

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

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

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

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

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

2/ Peroxydases :

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

Les conclusions sont les mêmes que pour les estérases :

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

3/ Phosphatases acides (fig. 5) :

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

4/ Leucines amino-peptidases :

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

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

5/ Malate désydrégénases :

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

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

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

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

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

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

On a ainsi :

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

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

On remarque que :

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

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

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

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

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

* Les classes SG et OB sont absentes

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

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

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

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

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

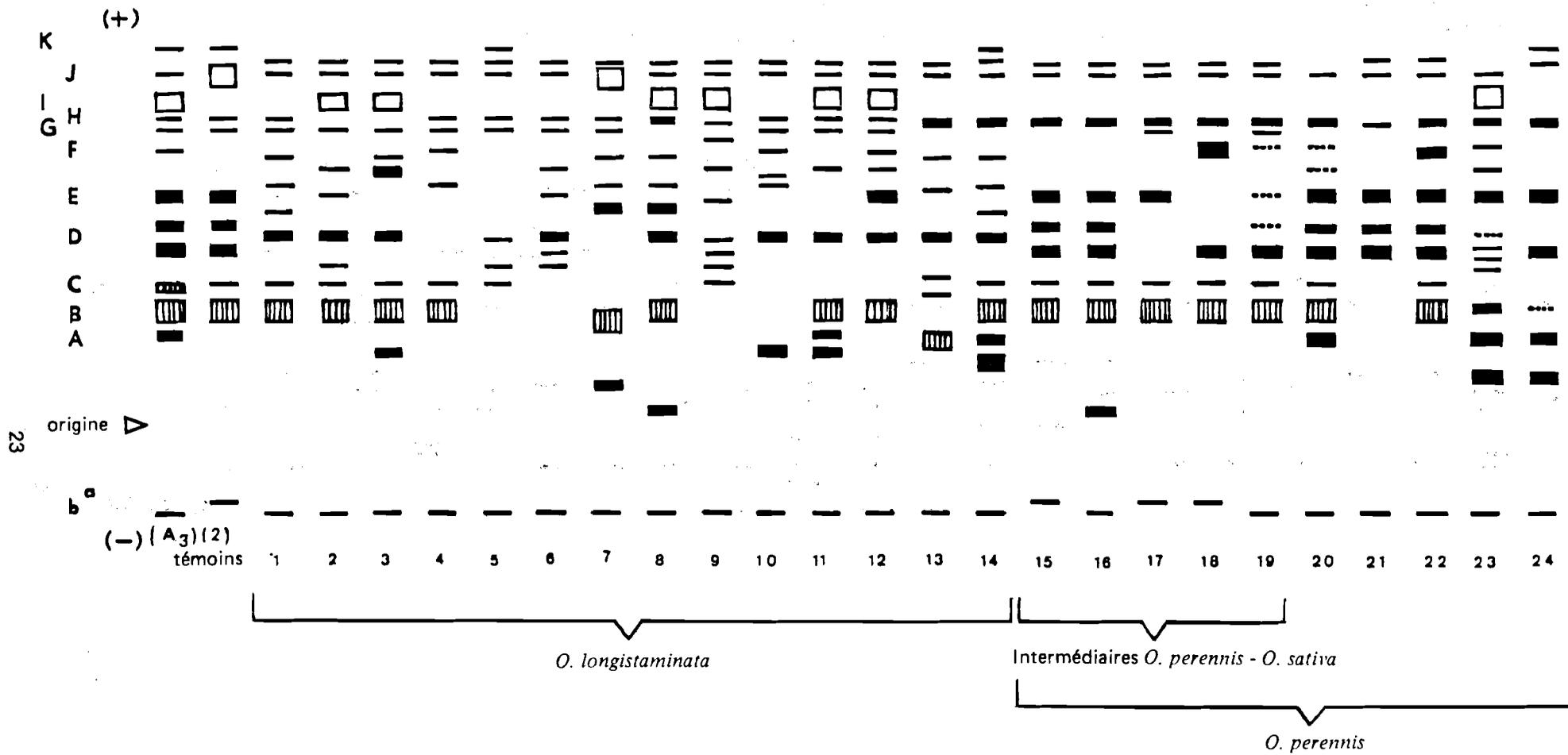


Figure 2 - ESTERASES : Quelques zymogrammes d'*O. longistaminata* choisis pour représenter la variabilité observée au niveau des bandes principales. Le nombre de zymogrammes différents est beaucoup plus important. A gauche du diagramme, on a placé 2 témoins : *O. breviligulata* (A_3) et *O. sativa* (2) et à droite, les zymogrammes observés parmi un échantillonnage d'*O. perennis* asiatique et de formes intermédiaires entre *O. perennis* et *O. sativa*.

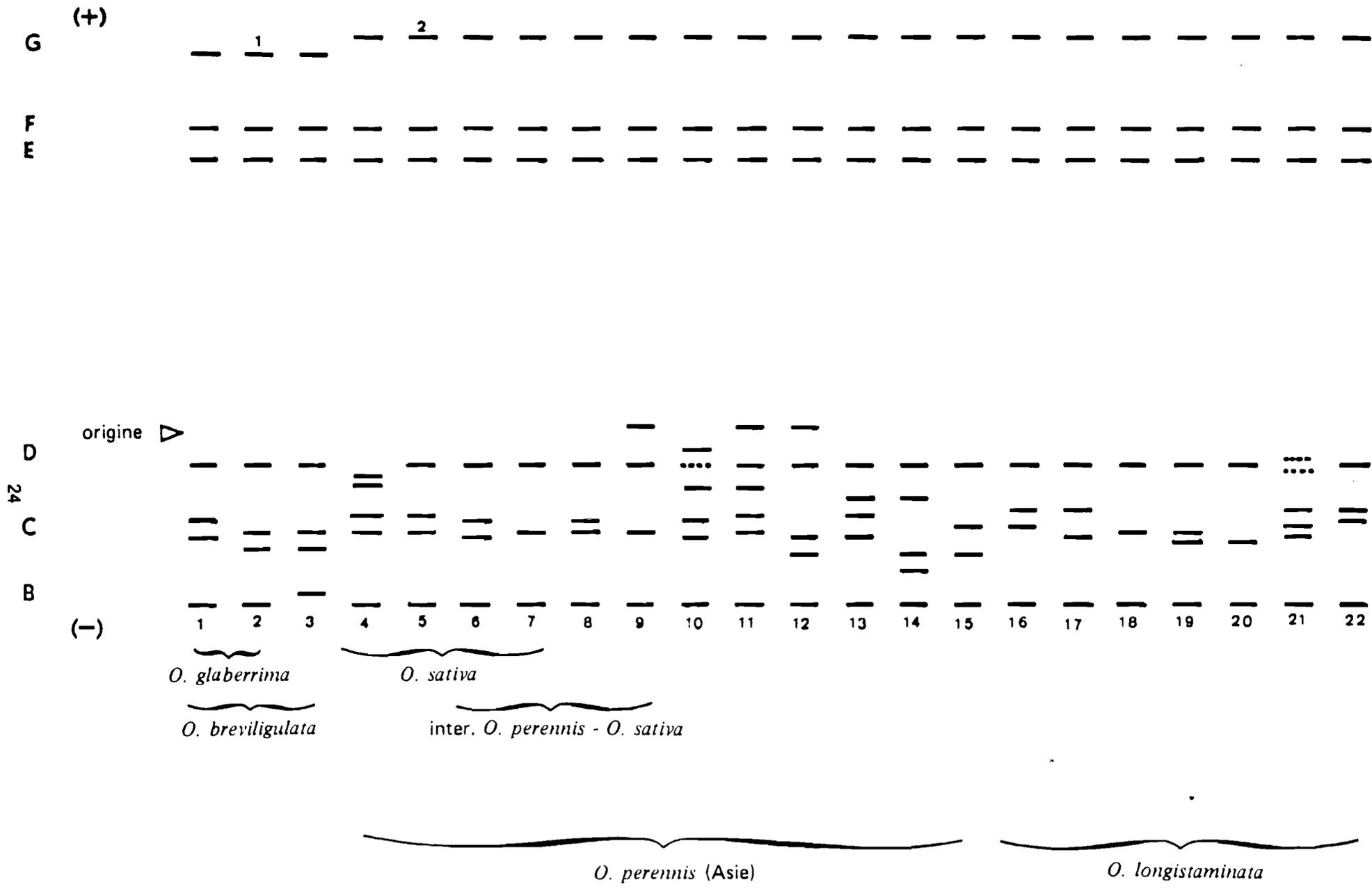


Figure 3 - PEROXYDASES : Différents zymogrammes observés par espèces.

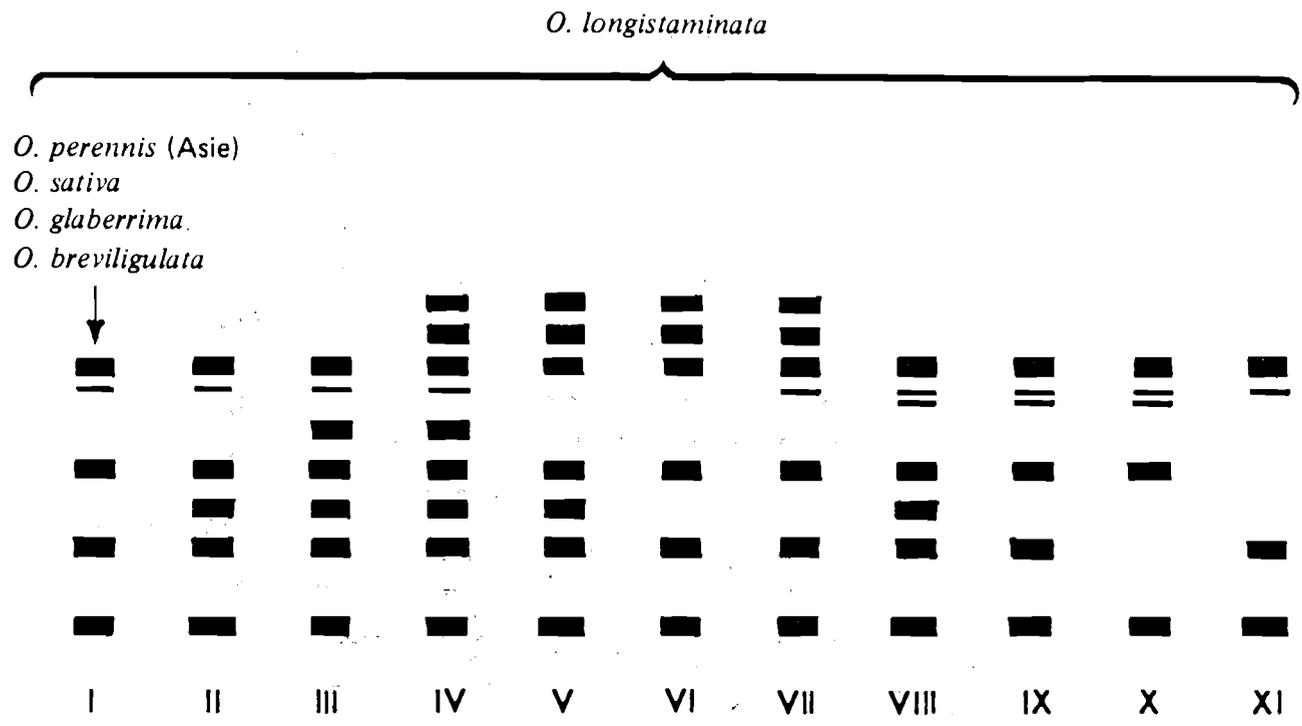


Figure 4 - MALATE DESHYDROGENASES : Différents zymogrammes observés par espèces.

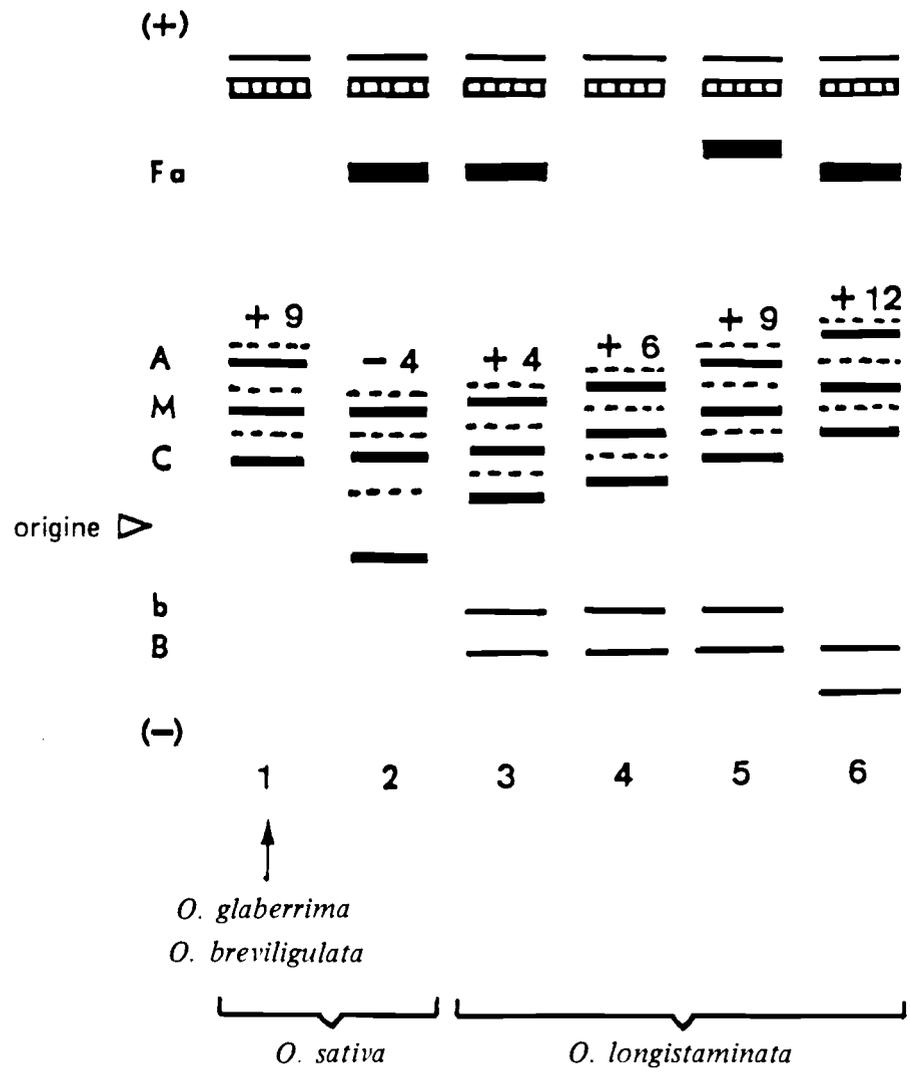


Figure 5 - PHOSPHATASES ACIDES : Variabilité observée au niveau des différentes bandes, par espèces (tous les zymogrammes d'*O. longistaminata* observés n'ont pas été représentés).

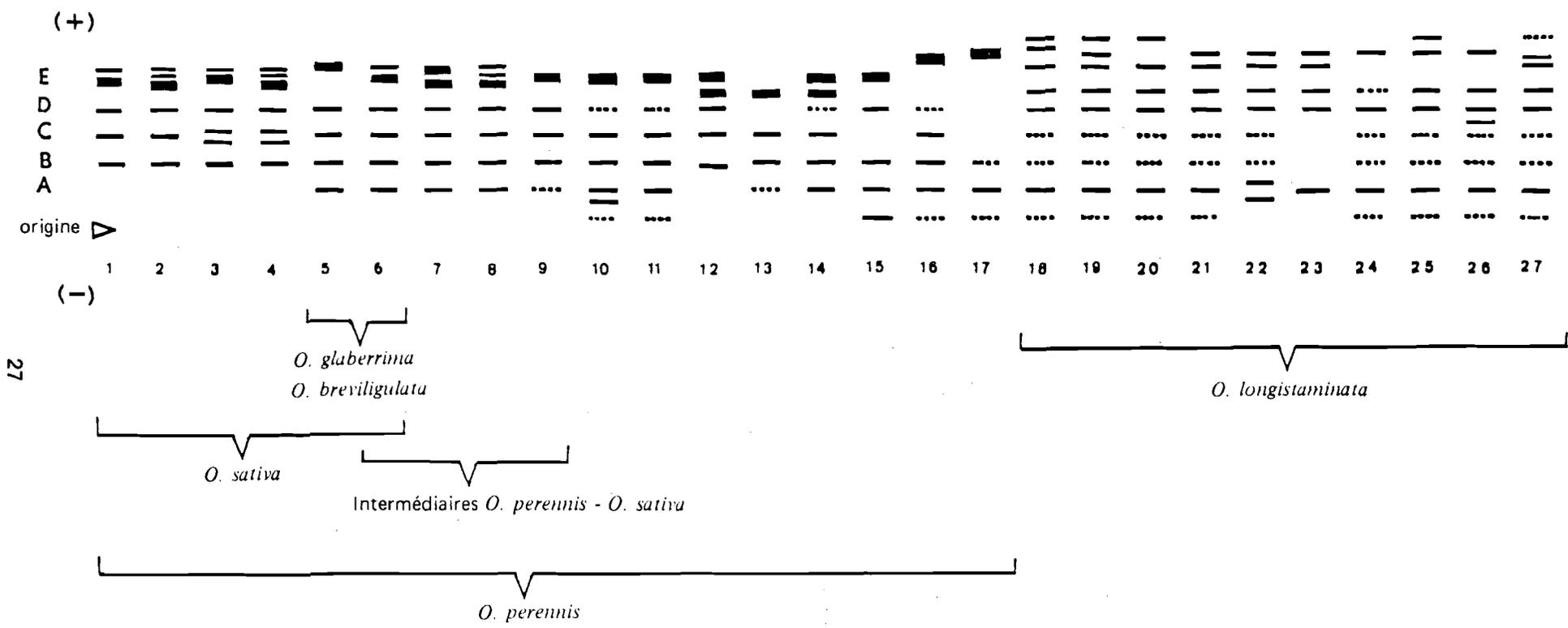


Figure 6 - LEUCINE AMINO-PEPTIDASES : Différents zymogrammes observés, par espèces.

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

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

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

I.C STRUCTURE DES POPULATIONS

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

1/ Hétérogénéité des populations :

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

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

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

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

2/ Hétérozygotie des individus :

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

I. D. DISCUSSION

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

Nous discuterons brièvement quelques hypothèses concernant :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

II.a. DISPERSION DES CARACTÈRES

Une première analyse des différentes projections conduit aux réflexions suivantes :

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

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

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

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

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

II.b. ÉTUDE DE LA VARIABILITE DES ÉCHANTILLONS

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

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

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

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

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

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

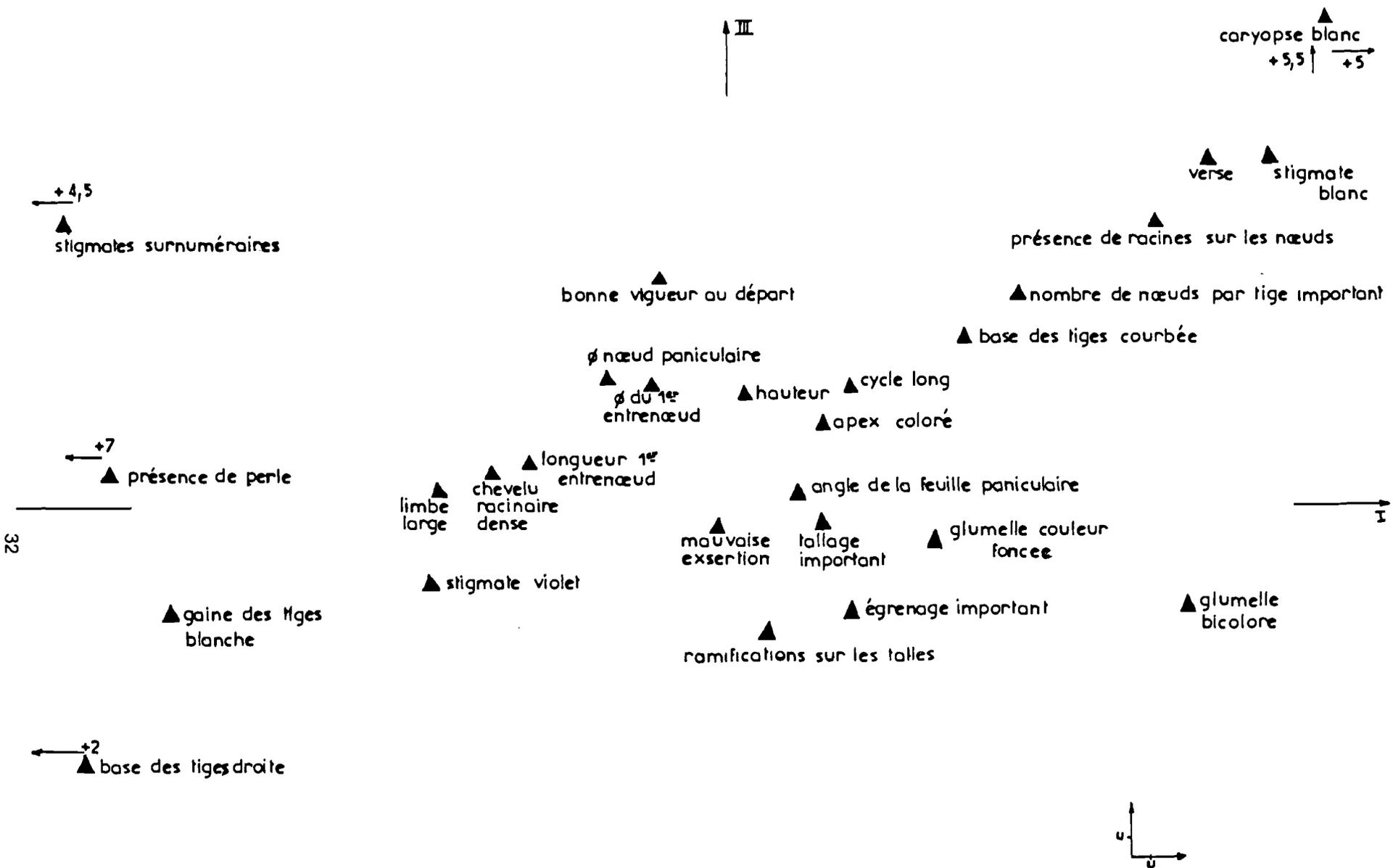
La Casamance (graphique 7A) apparaît nettement comme la zone la plus marquée par la domestication. Les paysans de Casamance sont de très bons riziculteurs. Les conditions de culture sont bien contrôlées, par opposition à la zone du delta intérieur du Niger où par exemple le contrôle de l'eau est très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

Tableau 4

Récapitulation des caractères significatifs et représentatifs sur les plans

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

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

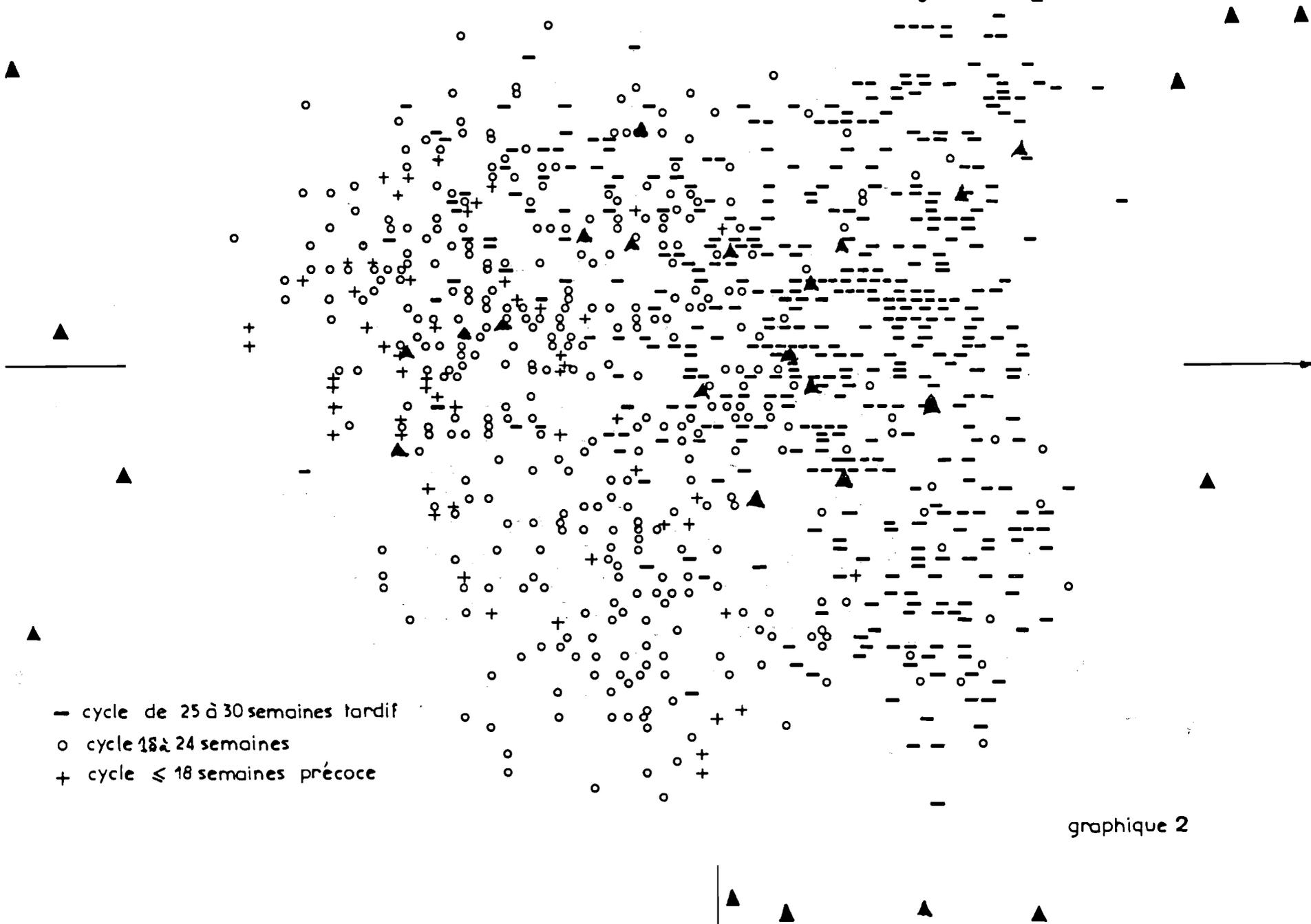


graphique 1

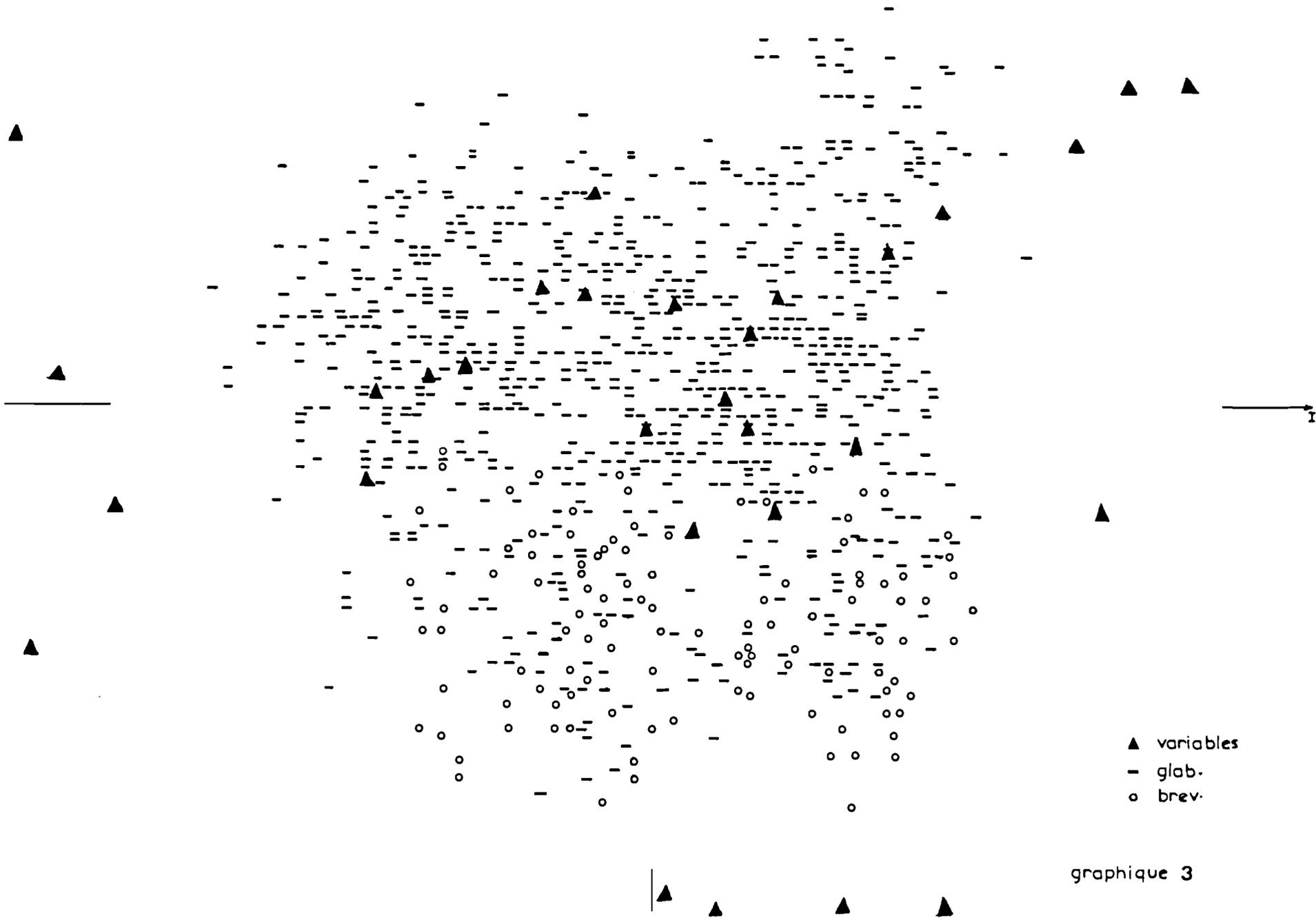
▲ pilosité des feuilles
 ▲ pilosité au nœud paniculaire
 ▲ aristation +2 forte +8
 ▲ pilosité des glumelles +3,6

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

graphique 2



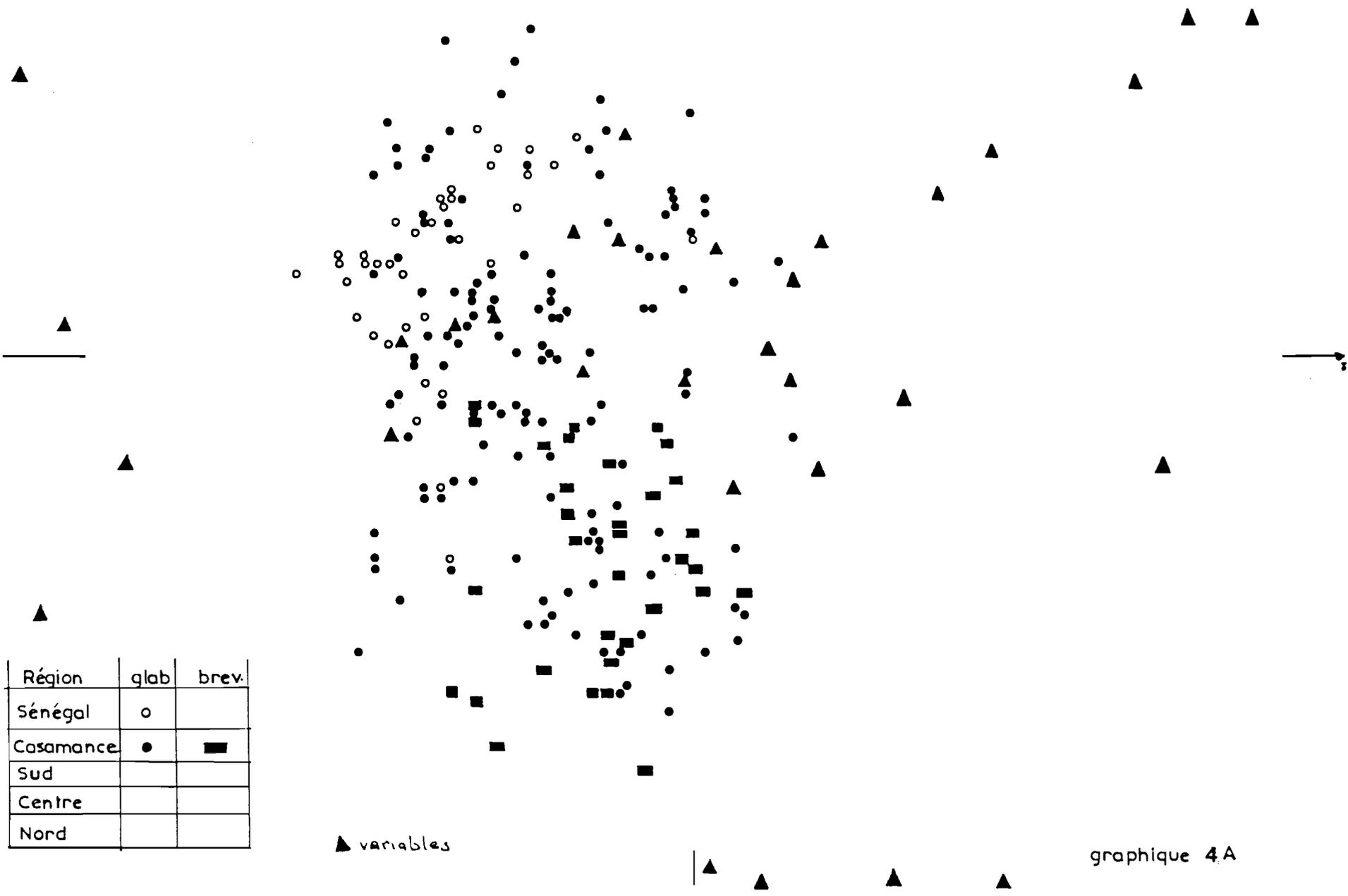
III
↑



▲ variables
- glab.
○ brev.

graphique 3

35



Région	glab	brev.
Sénégal	o	
Casamance	●	■
Sud		
Centre		
Nord		

▲ variables

graphique 4A

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

▲ variables

H
↑

graphique 4B

|

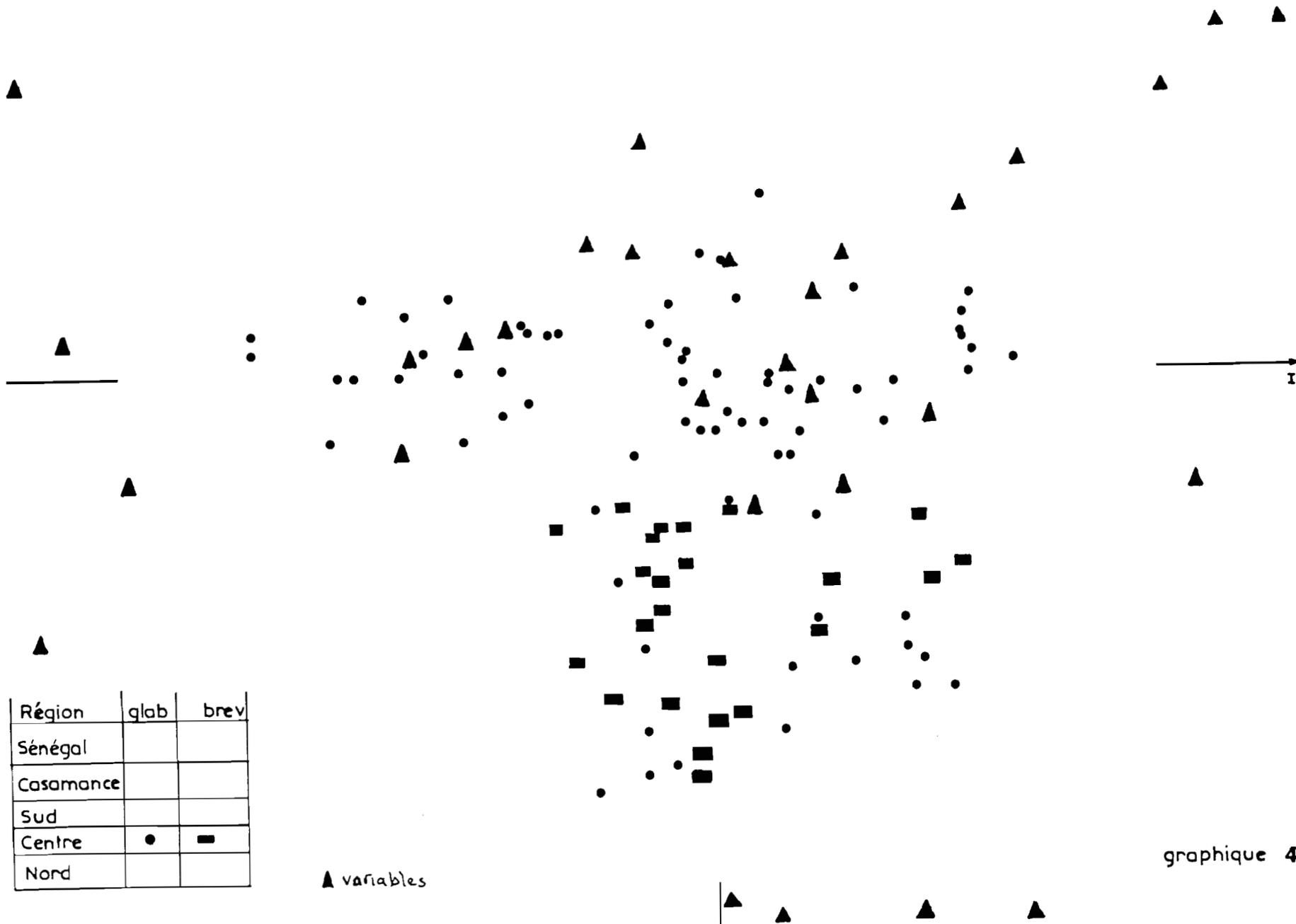
▲ ▲ ▲ ▲



Région	qlab	brev
Sénégal		
Casamance		
Sud		
Centre	●	■
Nord		

▲ variables

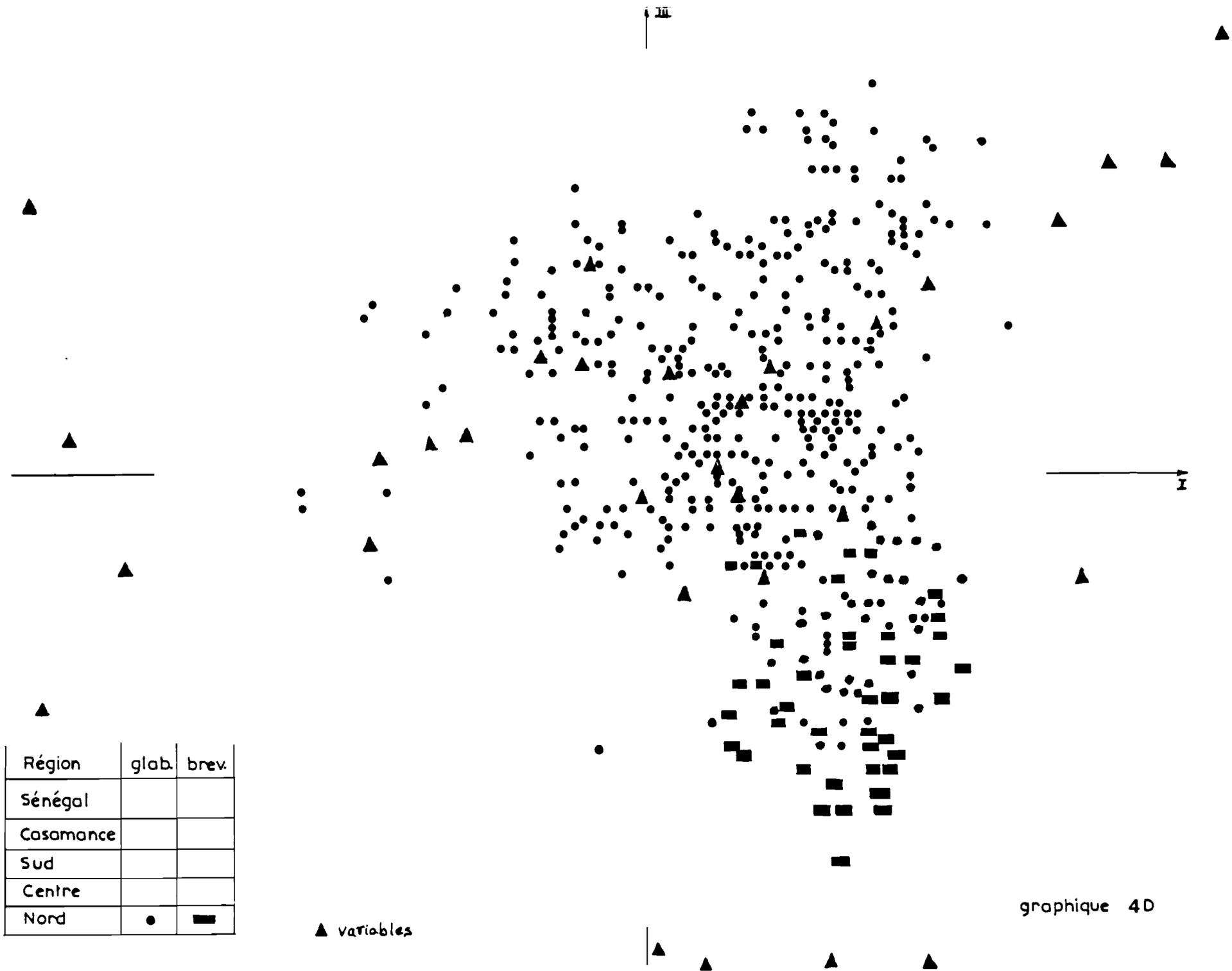
graphique 4C



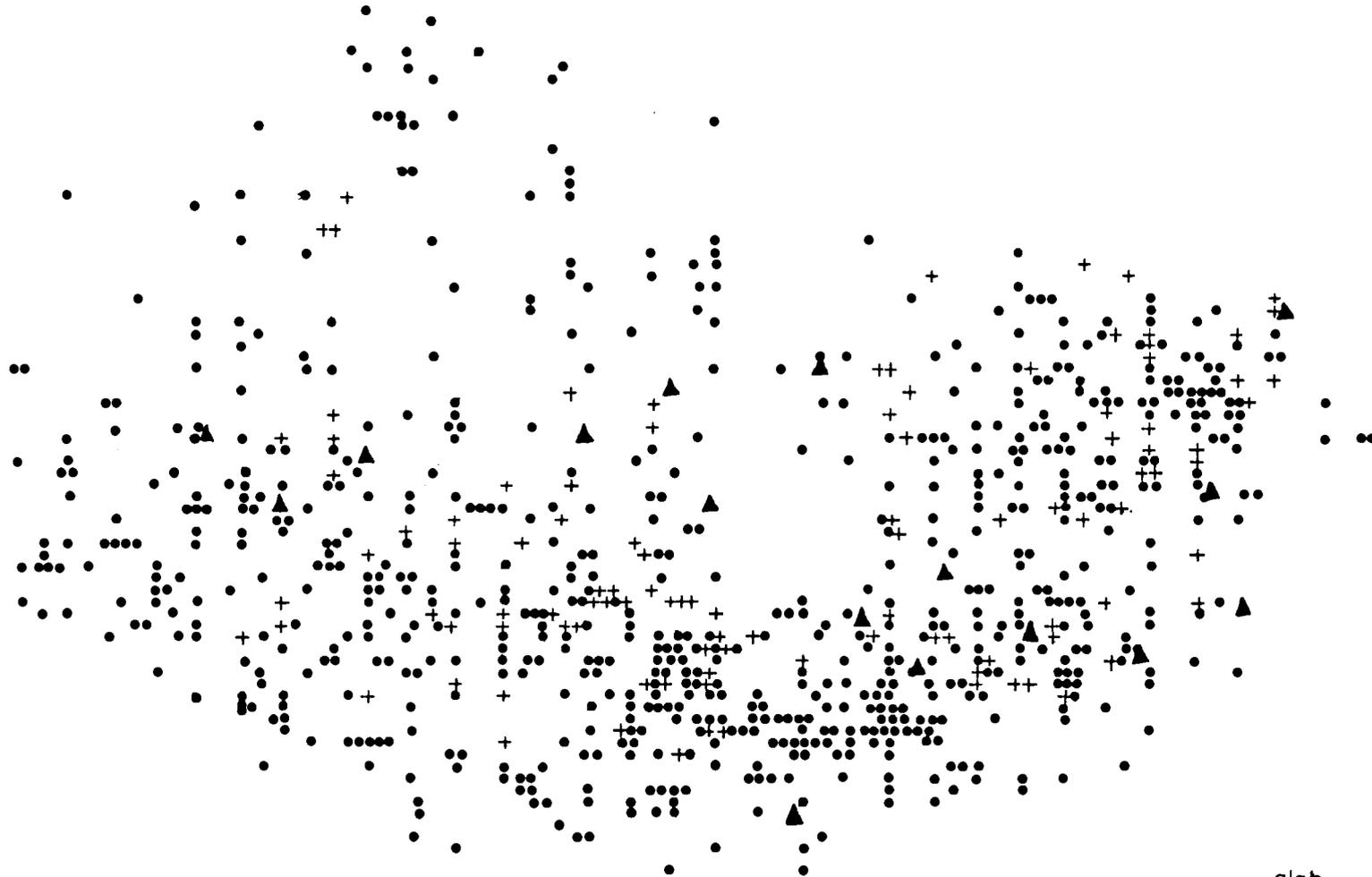
Région	glab.	brev.
Sénégal		
Casamance		
Sud		
Centre		
Nord	●	■

▲ variables

graphique 4D



↑ II



→ I

glab. ●
brev. +
▲ VARIABLE

graphique 5

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

II
 \uparrow

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

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

\triangleleft pilosité au nœud
paniculaire

\triangleleft aristation forte
 \triangleleft port retombant de la panicule

limbe large \triangleleft

\triangleleft bonne vigueur au départ

\triangleleft longueur du 1^{er}
entrenœud

\triangleleft pilosité des feuilles

\triangleleft pilosité des glumelles

40

chevelu racinaire
dense \triangleleft

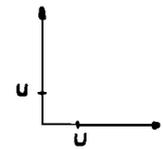
\triangleleft cycle long
tallage important \triangleleft
égrenage important \triangleleft
glumelle couleur
foncée \triangleleft

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

\triangleleft base des tiges
courbée

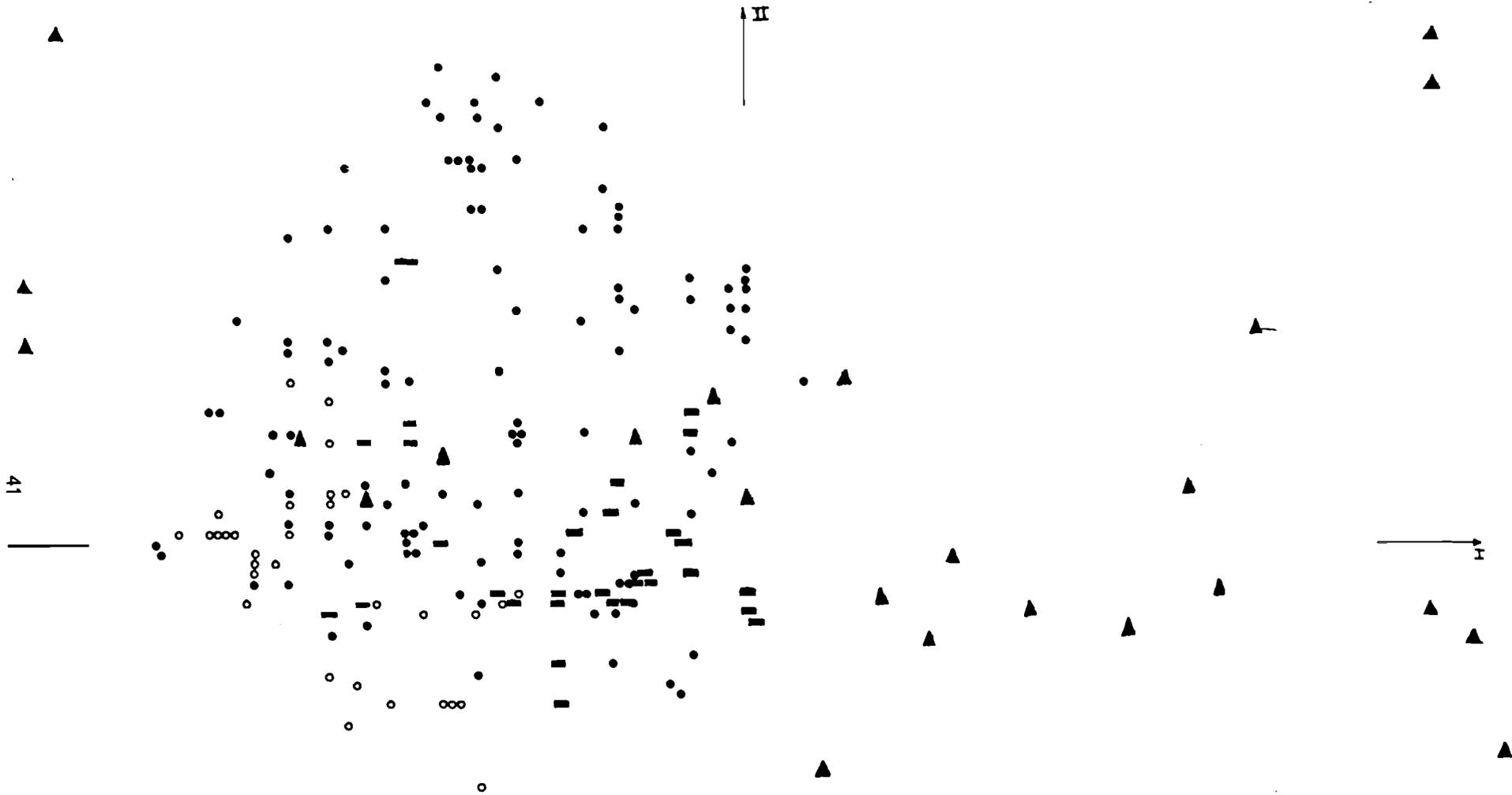
\triangleleft ramification sur
les tiges

verse \triangleleft



stigmate surnuméraire
 ± 14 \triangleleft \downarrow +5
 \triangleleft stigmate violet

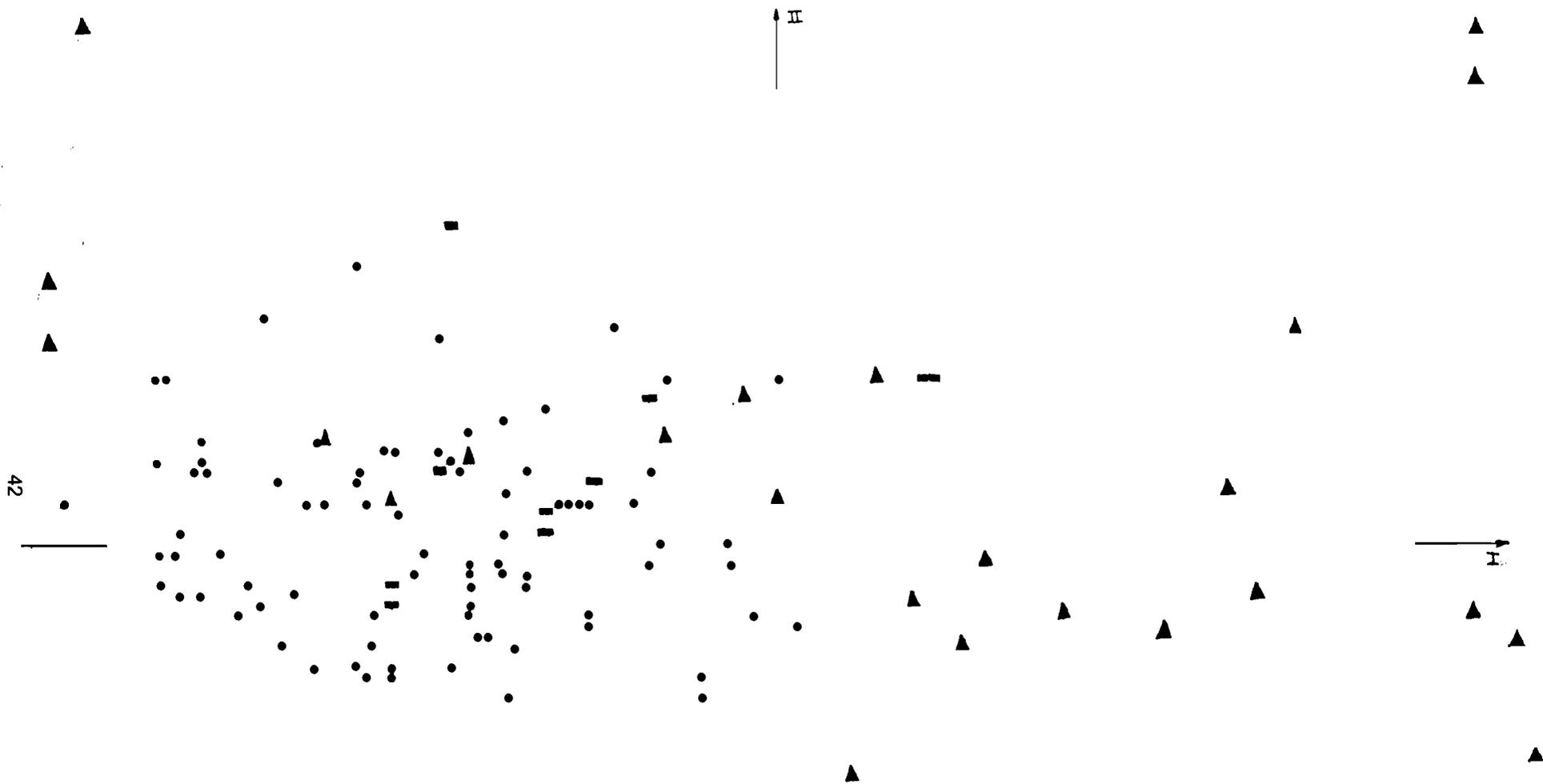
graphique 6



▲ : VARIABLE

Région	glab.	brev.
Sénégal	○	
Casamance	●	■
Sud		
Centre		
Nord		

graphique 7A



42

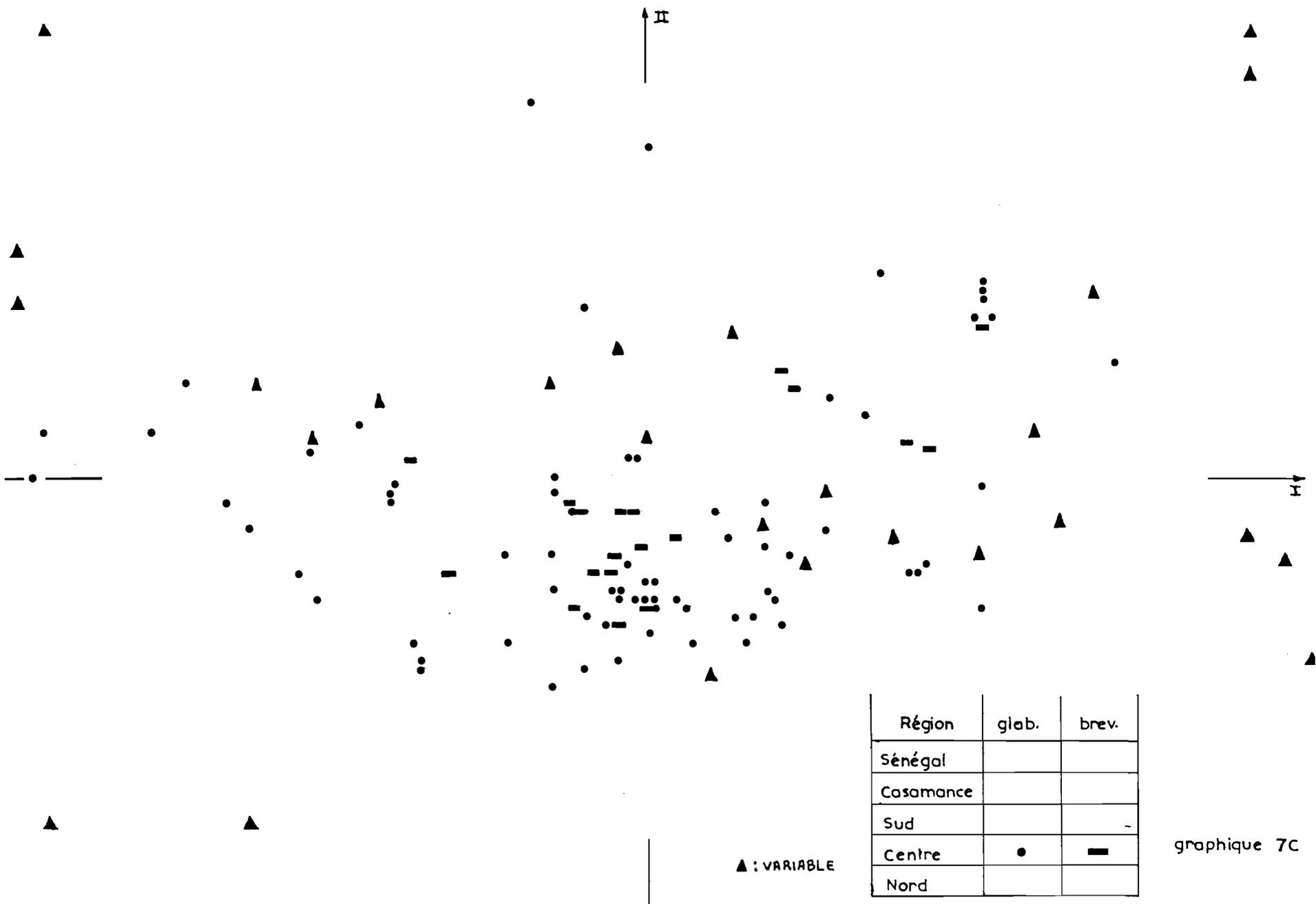
II

I

▲ : VARIABLE

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

graphique 7B



II



I



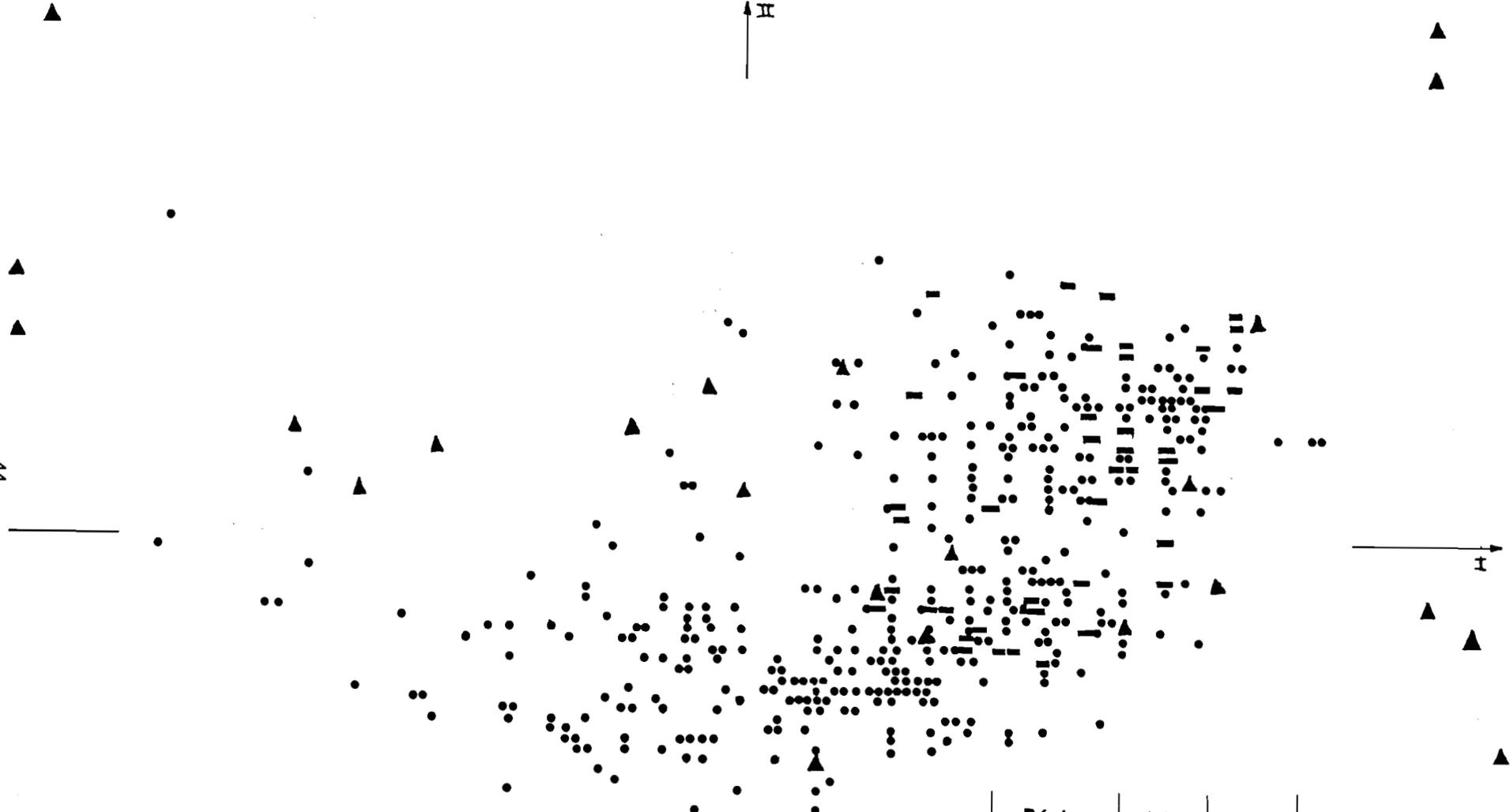
44



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

▲ : VARIABLE

graphique 7D



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD R.W., JAIN S.K. and WORKMAN P.L., 1968.- The genetics of inbreeding populations. *Advan. Genet.* 14 : 55-131.
- ALLARD R.W., 1975.- The mating system and microevolution. *Genetics* 79 : 115-126
- BENZECRI, 1975.- L'analyse des données, DUNOD Paris.
- CHANG T.T., 1976.- The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of asian and african rices. *Euphytica* 25 : 425-441.
- CHU Y.E., 1967.- Variations in peroxidases isozymes of *O. perennis* and *O. sativa*. *Japan. J. Genetics.* Vol. 42,4 : 233-244.
- CHU Y.E. and OKA H.I., 1967.- Comparaison of variations in peroxidase isozymes between *Perennis sativa* and *breviligulata - glaberrima* series of *Oryza*. *Bott. Bull. Acad. Sinica.* Vol. VII - Special number 1.
- CHU Y.E. and OKA H.I., 1972.- The distribution and effects of genes causing F₁ weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetics* 70 : 163-173.
- ENDO T., SHAHT B.B. and PAI C., 1971.- Genetic convergence of the specific acid phosphatase zymograms in *Oryza sativa*. *Jap. J. Genet.* 46 : 147-152.
- OKA H.I. and CHANG W.T., 1962.- Rice varieties intermediate between wild and cultivated forms and the origin of the *japonica* type. *Bott. Bull. Acad. Sinica, T. 3* : 109-131.
- PAI C., ENDO T. and OKA H.I., 1975.- Genic analysis for acid phosphatase isozymes in *Oryza perennis* and *O. sativa*. *Can. J. Genet. Cytol.* 17 : 637-650.
- PORTERES R., 1956.- Taxonomie agrobotanique des riz cultivés *O. sativa* et *O. glaberrima* Steud. *J.A.T.B.A.* vol. 3, 7 à 12.
- SHAHI B.B., MORISHIMA H. and OKA H.I., 1969.- A survey of variations in peroxidase, acid phosphatase and esterases isozymes of wild and cultivated *Oryza* species. *Japan J. Genetics.* Vol. 44, 5 : 303-319.

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

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

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

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

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

Les points suivants seront abordés :

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

1 – OBSERVATION DES POPULATIONS EN PLACE

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

2 – ÉTUDE DES BARRIÈRES REPRODUCTIVES

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3 – ANALYSE DE LA VARIABILITÉ ENZYMATIQUE

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

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

A) ESTÉRASES :

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

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

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

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

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

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

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

B) PEROXYDASES :

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

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

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

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

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

C) MALATES DESHYDROGÉNASES :

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

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

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

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

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

D) PHOSPHATASES ACIDES

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

Groupe AMC

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

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

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

Bandes Fa

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

Bandes B et b

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

E) LEUCINES AMINO-PEPTIDASES (fig. 6)

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

F) ANALYSE D'ENSEMBLE ET STRUCTURE DES POPULATIONS

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

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

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

4 – DISCUSSION ET HYPOTHESE

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

BIBLIOGRAPHIE

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

THE ANCESTORS OF CULTIVATED RICE AND THEIR EVOLUTION

H. I. Oka

National Institute of Genetics, Misima, 411 Japan

We have been engaged in a research project, "Studies on the origin of cultivated rice", which was initiated under a grant of the Rockefeller Foundation in 1957. First, we had to collect material and information on wild species of rice. Study tours, 13 times in total, were made (a list attached to the end of this paper), and the genetic stocks obtained are preserved in our Institute. On the occasion of the XIII International Congress of Genetics (Symposium on origin of cultivated plants), I had a chance to summarize the results of our work on this subject (OKA, 1974). In this paper, I will briefly discuss the problems in an attempt to minimize overlapping.

TWO PARALLEL SERIES : There are two distinct species of cultivated rice, *O. sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. They may have originated from domestication of the Asian form of *O. perennis* Moench and *O. breviligulata* A. CHEV. et ROEHR., respectively (MORISHIMA *et al.* 1963). Therefore, two parallel series of evolution can be compared, *perennis* to *sativa* and *breviligulata* to *glaberrima*. The two species series distinctly differ in certain botanical characters, and are isolated by a pronounced F₁ sterility and other reproductive barriers. The barriers found within the series are generally less pronounced (CHU *et al.*, 1969), except that *O. perennis* subsp. *barthii* shows a partial crossing barrier with other taxa (CHU and OKA, 1970a). In both series, the wild and cultivated taxa are often sympatric and produce hybrid swarms (OKA and CHANG, 1961 ; CHU and OKA, 1970b).

LATIN NAMES : Twenty-two good species are enumerated in the genus *Oryza* (TATEOKA, 1964), whereas more than 60 botanical names have so far been documented. The nomenclature of the ancestral species of cultivated rice is, unfortunately, in confusion. According to CHANG (1967a, b), the Asian forms of *O. perennis* should be called *O. rufipogon* Griff. (perennial type) and *O. nivara* Sharma et Shastry (annual type), even though the variation between the perennial and annual types seems to be continuous (MORISHIMA *et al.* 1961). According to Clayton (1968), the species we call *O. breviligulata* (having short ligules) should be *O. barthii* A. CHEV., and *O. perennis* subsp. *barthii* should be *O. longistaminata* CHEV. et ROEHR. Though these arguments are based on taxonomic convention, changes of species names will add more confusions, particularly for the reader unfamiliar with rice species. The names used in this paper are those recognized at the Symposium on Rice Genetics and Cytogenetics at Los Baños in February 1963 (IRRI 1964) ; we have not changed them in our publications in spite of documentations of new names.

INTERMEDIATE FORMS : In both the *perennis-sativa* and *breviligulata-glaberrima* series, intermediate wild-cultivated forms are found in certain areas where genetic diversities are accumulated. Those well known are the Jeypore Tract in India for *perennis-sativa* and the inland delta of the Niger in Mali for *breviligulata-glaberrima*. Possibly, the diversity of a crop species increases in an area where the crop exists with its wild progenitor and a primitive cultural condition has long been maintained stabilizing the agroecosystems. Such an area may have "micro-centers" so named by Harlan (1963), which are evolutionary active. The variation patterns as observed among the intermediate forms may be considered as showing the evolutionary path of cultivated species. Even if the intermediate forms are largely the products of introgression between wild and cultivated species, similar introgression would have played an primary role in the initiating process of cultivated species.

INDICA AND JAPONICA TYPES : The varieties of *O. sativa* are divided into the Indica and Japonica types ; the so-called Javanica may be regarded as a tropical type of Japonica (MORINAGA and KURIYAMA 1958). The monophyletic origin of Japonica and Indica types from the Asian *perennis* has been demonstrated by different methods. Among the intermediate wild-cultivated strains from Jeypore Tract, it was found that the Indica-Japonica differentiation proceeded as the plants approached the cultivated species (OKA and CHANG 1962 ; OKA 1974). Also, when a typically Indica cultivar and an Asian *perennis* strain were crossed, in the progenies were found plants with characters of the Japonica type, and when the same *perennis* strain was crossed with a Japonica cultivar, the progeny similarly produced plants with Indica characters (OKA, unpubl.). The evidence suggests that the Asian *perennis* plants have a genetic potentiality enabling such differentiation. However, it remains unknown what selective agent has initiated the varietal differentiation. In Northern Thailand (OKA and CHANG, 1963) and Yunnan Province of China (YU, 1944), Japonica cultivars are often found in the upland fields on hill slopes (shifting), while Indica cultivars are grown in wet fields in the valley ; intermediate Indica-Japonica types were frequently found in such a region (OKA and CHANG 1963), and the wild plants of *O. perennis* are distributed only in the valley. It may be suggested that adaptation to an upland condition could be an initiating agent for the origin of the Japonica type.

In both the Indica and Japonica types of *O. sativa*, geographical variations are striking, as MORINAGA and KURIYAMA (1958) have enumerated several "ecotypes". The varieties vary not only in morphological and agronomic traits, but also in photoperiodic response and other responses. They also show a range from upland to deepwater types. It seems that geographical dispersion has played an important role in varietal differentiation. This leads to the concept of "non-center" as pointed out by Harlan (1971).

In contrast, the varieties of *O. glaberrima* do not seem to be differentiated into types like the Indica and Japonica (MORISHIMA *et al.* 1962). Geographical differentiation of the varieties also seems to be less pronounced possibly because the distributing range, Senegal to Tchad, has similar latitudinal and climatic conditions. They show a range between upland and deepwater types and vary in photoperiodic response in the same manner as *sativa* varieties do. Among strains of *sativa* and Asian *perennis*, F₁-sterility relationships develop (HINATA and OKA 1962 ; CHU *et al.*, 1969) ; among *glaberrima* and *breviligulata* strains, F₁ weakness is an important reproductive barrier (CHU and OKA, 1971).

Perennial and annual types : Among Asian *perennis* strains, the breeding systems vary in a wide range, and the major axis of variation is represented by the continuum between the perennial and annual types (OKA and MORISHIMA 1967). The African form of *O. perennis* (subsp. *barthii*) is perennial (rhizomatous), the American form is intermediate perennial-annual, and the Oceanian form is annual. *O. breviligulata* and *O. glaberrima* are annual species.

Which the progenitor of *O. sativa* was, the perennial or annual type of Asian *perennis*, has been discussed among Indian workers. Sampath and RAO (1951) considered that the perennial type was progenitor and the annual type might be a hybrid derivative between *perennis* and *sativa*. On the other hand, CHATTERJEE (1951) accepted the view of ROSCHEVICZ (1931) that the annual type may be the progenitor of cultivated rice. CHANG (1976a, b) also has the same thought. We have postulated that the perennial type is more likely to be the progenitor on some circumstantial evidence : The intermediate cultivated-wild forms approaching the wild species show characters of the perennial type (OKA and CHANG, 1962 ; Fig. 1a) ; the perennial type has in its populations larger amount of genetic variability and hence may have a higher evolutionary potentiality than the annual type (MORISHIMA *et al.* 1961 ; MORISHIMA and OKA, 1970) ; the autogamous annual type may be in a blind alley of evolution ; and many varieties of *O. sativa* are essentially perennial (OKA and MORISHIMA, 1967).

The general scheme of domestication CHANG (1976b) has considered applicable to rice, wild perennial → wild annual → cultivated annual, does not seem to be the case with *O. sativa* which is itself a perennial plant. Yet, it seems probable that an intermediate perennial-annual form showing perennality and a high seed productivity, whose populations are appreciably heterogeneous, could be the progenitor of *O. sativa*.

BREEDING SYSTEMS : We have quantitatively estimated perennality in terms of the percentage of excised stem segments to take root on moistened sand (OKA and MORISHIMA, 1967). Many characters were found to be correlated with the perennality. Positive correlations with perennality were found in the time interval from flower opening to pollen emission, number of pollen grains per anther or anther size, and stigma-style length or the extrusion of stigmas outside the flowers, and the estimate of outcrossing rate. The productivity (seed number per plant), dispersal (shedding and awn development) and maintenance (dormancy) of the seeds were negatively correlated with perennality.

us, the perennial plants tended to be allogamous and the annual plants tended to be autogamous, as considered to be a general trend among higher plants by STEBBINS (1958).

The pattern of variations in reproductive effort as shown by allocation of resources was observed among 30 strains of *O. perennis* (SANO, Y. and H. MORISHIMA, unpubl.). The pattern of variations in 18 characters measured proved that the characters could be classified into two groups of positive correlations, between which the correlations were exclusively negative. One of the character groups appeared to indicate the tendency to vegetative vigor, and the other indicated reproductive activity by seed, as follows :

Group 1 (vegetative)

Culm length
 Panicle length
 Tillering angle
 Regenerating ability of excised stem segments
 Leaf and stem weight/total weight
 Leaf and stem weight/seed number
 Competitive ability in growth
 Anther weight/spikelet
 Anther weight/seed number
 Outcrossing rate

Group 2 (reproductive)

Seed weight/total plant weight
 Panicle number/tiller number
 Spikelet number/plant
 Panicle number/plant
 Seed fertility
 Awn development index
 Awn weight/seed weight
 Seed dormancy index

Thus, the data proved a variation of *perennis* strains between the so-called *r*- and *K*-strategists, as GADGIL and SOLBRIG (1972) have discussed. The estimate of reproductive effort by seed weight/total plant weight (including root, dry matter) was negatively correlated with anther weight per spikelet (at flowering, dry matter) which indicated pollen production and outcrossing (Fig. 2a). It was also negatively correlated with competitive ability in vegetative growth (percent loss of dry weight due to mix-planting of a tester strain ; Fig. 2b) ; nevertheless, *sativa* cultivars showed a high reproductive effort and a high competitive ability. The low reproductive effort of the perennial type of Asian *perennis* might have been gradually increased with domestication (Fig. 1b).

The perennial type grows in deep swamps which seems to be relatively stable, while the annual type is found in temporary swamps which are parched in the dry season and often disturbed by man when located nearby rice fields. It seems that the annual type has evolved from the perennial type by acquiring adaptability to unstable habitats, possibly in parallel with the evolution of cultivated species. However, the weedy annual form, which grows in rice fields together with cultivated plants, would be a hybrid derivative between *perennis* and *sativa* (OKA and CHANG, 1959).

ADAPTIVE MECHANISMS : The perennial-annual continuum shows variations in adaptive mechanisms, only a part of which have been elucidated (OKA, 1976). The annual type had higher infant mortality, but lower mortality of the plants once established, than the perennial type. Though the implication of this difference remains unexplained, the survival rate was significantly correlated with phenotypic plasticity in each stage of growth. This suggests that the strains differ in the developmental stage at which greater plasticity is expressed, and plasticity is due to adaptive changes in growth of the plants responding to environmental stresses (Fig. 3).

Further, in the number of seeds buried in the soil and its percentage to total seeds, the perennial (low) and annual (high) types showed a wide range (OKA, 1976). The bristles on the surface of glumes and awns were found to play a role in the movement of the seeds into soil to protect them from animal predation (Fig. 3d). Thus, various traits were intercorrelated to make up different adaptive strategies. More survey and analysis are needed to have an integrate understanding of the variations, particularly on how the adaptive mechanisms are modified with domestication.

When populations of *O. perennis* containing some genes of cultivated species are cultivated (the seed is harvested and sown), plants with cultivated characters increased in a few generations resulting in a significant difference from those left for natural seeding (OKA and MORISHIMA, 1971). This suggests that seeding by man has exerted a selection pressure on wild plants in the origin of cultivated species.

The natural populations of Asian *perennis* contain various genes, some of which are common to those of *O. sativa*. For instance, observing isozymic variations, we found that the *perennis* populations had at least 5 alleles at

two loci for peroxidase (PAI *et al.* 1973), and 12 alleles at three loci for acid phosphatase (PAI *et al.* 1975). In addition to these structural genes, variations supposedly in regulatory genes conditioning the intensity of peroxidase bands were found in the wild species (PAI *et al.*, 1973). In contrast, *sativa* cultivars have shown allelic differences only in a part of the loci ; two peroxidase alleles at a locus and two acid phosphatase alleles at another locus linked with the former were found among the cultivars, and the allelic differences represented the Indica and Japonica types. In this respect, domestication seems to have been a convergent process of genic variations. On the other hand, genic substitutions exhibiting various agronomic characters of cultivated rice should have taken place in the process of domestication.

CONCLUSIONS : The origin of rice has been a subject discussed by many workers. Among recent contributions, the reviews by NAYAR (1973), SAMPATH (1973), and CHANG (1976a, b) may be of considerable importance. NAYAR placed emphasis on cytogenetic researches and developed his speculations. SAMPATH extended bold hypotheses on species relationships stimulating our interest in the problems. CHANG has reviewed a wide range of references in an attempt to provide a concise overall view. As he claims, the various contributions in the past have been discipline-oriented and do not provide an integrate picture of botanical and historical knowledges. Yet, it may be doubted whether or not all published views are acceptable for the purpose of integration in case when some are subjective speculations not based on reliable data.

History is a science of incidence in the past which is essentially non-repeatable, while repeatable cause-effect relationships are sought for in biological studies. It is not an easy task to correctly use the past and present tense in a logical thinking. More archeological data are wanted to locate the time and place of origin of rice. The excavation conducted in Thailand is expected to throw a light (c.f. SOLHEIM, 1972). There also remain many unknowns in the study of evolutionary dynamics, *e.g.*, the adaptive mechanisms, the interrelation between adaptive and random (or historical) processes, etc. The most important might be to explore new problems which attract the interest of young scientists.

REFERENCES

- CHANG, T. T. (1976a). - The rice culture. Phil. Trans. R. Soc. London B275 : 143-157.
- (1976b). - The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25 : 425-441.
- CHATTERJEE, D. (1951). - Note on the origin and distribution of wild and cultivated rices. *Ind. J. Genet. & Pl. Breed.* 11 : 18-22.
- CHU, Y. E. and H. I. OKA (1970a). - The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. *Evolution* 24 : 135-144.
- and (1970b). - Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza* species. *Evolution* 24 : 344-355.
- and (1971). - The distribution and effects of genes causing F_1 weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetica* 70 : 163-173.
- CHU, Y. E., H. MORISHIMA and H. I. OKA (1969). - Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. *Jap. J. Genet.* 44 : 207-223.
- CLAYTON, W. D. (1968). - Studies in Gramineae : XVII, West African wild rice. *Kew Bulletin* 21 : 485-488.
- GADGIL, M. and O. T. SOLBRIG (1972). - The concept of *r*- and *K*-selection : Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Nat.* 106 (947) : 14-31.
- HARLAN, J. R. (1963). - Two kinds of gene centers in *Bothriochloinae*. *Amer. Nat.* (893) : 91-98.
- (1971). - Agricultural origins : Centers and non-centers. *Science* 174 : 468-474. HINATA, K. and H. I. OKA (1962) A survey of hybrid sterility relationships in the Asian forms of *Oryza perennis* and *O. sativa*. *Jap. J. Genet.* 37 : 314-328.
- IRRI (1964). - Rice Genetics and Cytogenetics. Elsevier, Amsterdam. 274 pp.
- MORINAGA, T. and H. KURIYAMA (1958). - Intermediate type of rice in the subcontinent of India and Java. *Jap. J. Breed.* 7 : 253-259.

TRIPS FOR COLLECTION OF RICE SPECIES (1957-1964)

1. India 1957 (West Bengal, Orissa Madhya Pradesh, Andhra, Madras, Kerala, and Ceylon). - H. I. OKA, T. TATEOKA and T. NARISE, Oct. 1 - Dec. 28. Rep. mimeo.
2. Thailand 1958 (Central, North and Northeast regions). - H. I. OKA, Nov. 20 - Dec. 22 (from Taipei). Rep. mimeo.
3. Malaya 1959 (Malayan Peninsula and Java). - I. HIRAYOSHI, Jan. 7 - Mar. 11. No. rep.
4. Africa 1959 (Senegal, Gambia, Sierra Leone, Guinea, Mali, Ghana, Nigeria, Sudan, Ethiopia, and Kenya). - K. FURUSATO, Oct. 4 - Jan. 25, 1960. No Report.
5. Northern India 1959 (Sikkim and Assam). - H. KIHARA and S. NAKAO, Oct. 7 - Dec. 11. No. rep.
6. Burma 1959 (Southern to Northern regions). - K. KATSUYA, Oct. 4 - Dec. 8. No. rep.
7. Latin America 1960 (Cuba, Guatemala, Costa Rica, Guiana, Surinam, Amazon basin, and Colombia). - H. I. OKA, Oct. 25 - Feb. 19, 1961. Rep. mimeo.
8. Philippines (a) and New Guinea (b) 1961 (a : Luzon, Mindanao, and Palawan ; b : Papua and Dutch New Guinea). T.C. KATAYAMA, Jan. 21 - Mar. 27. Rep. mimeo.
9. Philippines 1963 (Mindanao, Negros, Panay, Mindoro, Palawan, Samar, Leyte, Luzon, etc.). T. TATEOKA and J. V. PANCHO, Jan. 20 - Mar. 11 ; H. I. OKA and W. T. CHANG, Jan. 26-28 (from Manila). Rep. mimeo.
10. Borneo 1963 (North Borneo, Brunei, Sarawak, Kalimantan, and Java). T.C. KATAYAMA, Mar. 16 - May 23. Rep. mimeo.
11. West Africa 1963 (Sierra Leone, Guinea, Mali, Liberia, Ivory Coast, Upper Volta, Niger, Dahomey, Nigeria, Cameroon, and Tchad). - H. I. OKA and W. T. CHANG*, Oct. 16 - Jan. 31, 1964. Rep. mimeo.
12. Madagascar 1964 (Kenya, Uganda, Tanzania, and Madagascar). T. TATEOKA, May 1 - Aug. 1. Rep. mimeo.
13. Amazon 1964 (Manaos area). G. TAKENAKA, May 15 - 25 (from Sao Paulo). No. rep.

* Dr. Wen-Tsai CHANG, Professor, Taiwan Prov. College of Agriculture, passed at Yagoua, Cameroon, on December 14, 1963, after a car accident.

Oryza genetic stocks collected in National Institute of Genetics, Japan.

Species	Trip													Other sources	Total	
	1	2	3	4	5	6	7	8a	8b	9	10	11	12			13
<i>sativa</i>	301	110	224	29	326	48	27	88	21		63	61			2,676	3,974
<i>perennis</i> ¹																
Asia	57	23	37		49	17			1	1	4				14	203
America							16							6	7	29
Africa				22								39	11		4	76
Oceania									2						4	6
<i>glaberrima</i>				9								77			184	270
<i>breviligulata</i>				44								33			9	86
<i>australiensis</i>															3	3
<i>officinalis</i>	3	2	3		8	1				14	37				9	77
<i>minuta</i>								10		18					6	34
<i>eichingeri</i> ²				1									13		1	15
<i>punctata</i>				1								3	4		3	8
<i>latifolia</i> ³							14								16	30
<i>grandiglumis</i>							2							2	3	7
<i>meyeriana</i> ⁴	3	2				2		6		1	1				5	20
<i>ridlevi</i>	1		4								1					6
<i>longiglumis</i>									16							16
<i>brachyantha</i>				2								7			1	10
<i>perrieri</i>													1			1
<i>tisseranti</i>												1				1
<i>coarctata</i>	1															1

1. *O. perennis* complex. The African form is subsp. *barthii*.
2. *O. eichingeri* and *O. punctata* are not easily distinguishable.
3. *O. alta* is included in *O. latifolia* as they are indistinguishable.
4. *O. granulata* is synonymous. *O. abromeitiana* is included.

**Comments on Dr. Oka's paper entitled
"The ancestors of cultivated rice and their evolution" :**

T.T. Chang

With all due respect for Dr. OKA'S intensive study of the Asian and the African cultivated rices and his views on their progenitors, may I add a few remarks based on my studies and field travel. Perhaps we should exercise caution in the tendency to rely on small collections of existing rice germ plasm to analyze evolutionary trends in the distant past.

As a generalist, I propose to draw on pertinent evidence from several fields of study outside biosystematics in order to get a fresh insight into the complicated and controversial subject. If we begin with my postulate on the Gondwanaland origin of the genus (*Euphytica* 25 : 425-441, 1976), we can readily endorse the parallel evolution of the two cultivated species in Africa and in South-Southeast Asia, as well as the pan-tropical distribution of the wild relatives of *O. sativa* in South America and Australia. We can also recognize the close fit between genomic composition and the Gondwanaland components (*Int. Rice Res. Newslett.* 1(2) : 4, 1976). I may add that the Gondwanaland postulate is no longer a hypothesis ; it is well supported by studies in plate tectonics, the newest branch of the earth sciences.

If we could avoid using "*O. perennis*" as the common progenitor of the two cultivated species, we would eliminate most difficulties that we have encountered in designations and interpretations.

By comparing the topography, latitudinal spread of the ancestral species, diversity in climate, movement of people, population density, availability of iron tools and draft animals in Africa and Asia, we may readily understand the greater extent of genetic diversification in *O. sativa* than in *O. glaberrima*.

I agree with Dr. OKA that we need more help from archaeological findings. On the other hand, the fracture and drift of the Gondwanaland components probably began as early as the early Cretaceous period (slightly more than 100 million years ago) – we would then need to search beyond those relics which only dated back to several millennia.

MORPHO-AGRONOMIC VARIOUSNESS AND ECONOMIC POTENTIALS OF *ORYZA GLABERRIMA* AND WILD SPECIES IN THE GENUS *ORYZA*

T.T. Chang, Angelita P. Marciano, and Genoveva C. Loresto
International Rice Research Institute Los Baños, Philippines

Among the 20 valid species in the genus *Oryza* (Table 1), *O. glaberrima* Steud. and five wild species are indigenous to Africa (Chang, 1976a). The wild species are *O. barthii* A. Chev. (formerly known as *O. breviligulata* A. Chev. et Roehr.), *O. brachyantha* A. Chev. et Roehr., *O. eichingeri* A' Peter, *O. longistaminata* A. Chev. et Roehr. (formerly known as *O. barthii* A. Chev.) and *O. punctata* Kotschy ex Steud. A working key for the identification of the 20 valid species and their geographic races has been proposed by Chang (1976d), but certain problems related to taxonomy and nomenclature of several taxa of doubtful validity are yet to be resolved (Chang, 1964, 1976a, c).

Assemblage of the African rices and the wild taxa in the genus *Oryza* was one of the principal objectives when the International Rice Research Institute (IRRI) began its germ plasm bank project in 1962. IRRI now has 1,372 accessions of *O. glaberrima* and 866 strains of wild species and taxa. The African rices were donated to IRRI principally by Dr. H. I. Oka and his associates in the National Institute of Genetics (Japan), Dr. J. R. Harlan of the University of Illinois, the officers of the Institut de Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultures Vivrières (IRAT) and their national counterparts in several West African countries, Mr. Alan Carpenter (formerly of UNDP/FAO) and his associates in Liberia. The wild species and weed forms were collected and donated by Dr. Oka and his associates in the National Institute of Genetics ; Dr. T. Tateoka of the Kihara Institute for Biological Research ; staff and affiliates of the Institute of Botany, Academia Sinica, in Taiwan ; Drs. S. D. Sharma and S.V.S. Shastri, formerly of the Indian Agricultural Research Institute ; Mr. S. Sampath and his associates in the Central Rice Research Institute (India) ; members of the Tottori University Scientific Survey (Japan) ; Dr. Harlan of the University of Illinois ; staff of the National Institute of Agricultural Sciences (Japan) ; IRRI's field advisors on rice collection ; and many other scientists in Australia, Brazil, India, Indonesia, Thailand, U.S.A., and West Africa.

This report summarizes the progress made by the scientific staff of IRRI in assessing and using potentially useful traits in the African rices and the wild taxa in the genus *Oryza* in IRRI's Genetic Evaluation and Utilization (GEU) Program. Preliminary analysis of our work in characterizing the morpho-agronomic traits of 664 samples of *O. glaberrima* in IRRI's Genetic Resources Program will also be presented. The Statistics Department of IRRI kindly assisted us in the summarization and analysis of data.

MORPHO-AGRONOMIC VARIOUSNESS IN THE AFRICAN RICES

MORPHO-AGRONOMIC CHARACTERISTICS

Of the 664 accessions of *O. glaberrima* included in this report, 662 samples came from 10 countries in West Africa, while the geographic origin of the remaining two accessions was not known. Most samples came from Liberia

1) Mail address : P.O. Box 933, Manila, Philippines.

(n = 512), Mali (n = 88) and Nigeria (n = 25) (Table 2). For each accession, we have recorded 39 characteristics ; 11 are actual measurements or counts ; the others are coded values 1).

Of morpho-taxonomic interest, none of the 664 samples has completely glabrous leaf blades — all blade surfaces have a few papillae (or are slightly scabrous). Likewise, about 36 percent of the samples have varying degrees of light pubescence on the hulls. Most samples have only a few secondary branches of the panicles. The culm angles vary within a rather narrow range : intermediate to spreading.

Varying intensities of purple pigments are found in several plant parts : basal leafsheaths (81.7 %), leaf blades (0.6 %), ligules (9.2 %), auricles (9.2 %), collars (9.5 %), internodes (0.6 %), sterile lemmas (19.7 %), apiculi (93.1 %), awns (88.3 %) and stigmas (93.4 %). Nearly all (98.9 %) of the samples have red seedcoats.

Panicle exertion is generally partial (67.6 %). Most of the panicle branching belongs to the open type (82.4 %). More than one half of the samples are awnless. Leaf senescence is uniformly quick.

Among physiologic traits showing quantitative variation, the grain length ($x = 8.7$ mm) and width ($x = 2.9$ mm) values are remarkably uniform (coefficients of variation (c.v.) : 5 % and 7 %, respectively). Ligule length varied from 3 to 27 mm., with a mean of about 5 mm., and a c.v. of 32 percent. Blade width (c.v. = 22 %) varied more than blade length (c.v. = 11 %). Culm length measurements were quite uniform (c.v. = 11 %) with a mean of 98 cm. Panicle length was also very uniform ($x = 24$ cm., c.v. = 8.7 %). Maturity showed a very narrow range (93-145 days, $x = 112$) and the second lowest c.v. (6.2 %).

Among the samples from the five countries which contributed 10 or more each, the 88 from Mali showed the largest or the second largest c.v. values for ligule length, blade width, maturity, panicle branching, and panicle type (Table 2). The 10 samples from Upper Volta ranked second in the c.v. values for blade width, maturity, and hull pubescence ; but ligule lengths, 1000-grain weights, and blade lengths slightly exceeded those of the Mali samples. The 25 samples from Nigeria varied more in culm number, 1000-grain weight, blade width, and panicle type than in other traits. The 512 samples from Liberia and 15 from Guinea were less variable and had similar c.v. values, except that hull pubescence was more variable (c.v. = 35 %) in samples from Liberia.

The six samples from Sierra Leone showed high c.v. values for ligule length (104 %), hull pubescence (39 %), panicle type (35 %), and panicle branching (75 %).

While the sample size of our collection is insufficient to indicate the differences in morpho-agronomic diversity between country-groups, it is interesting to note that most of the samples lack the typical features of *O. glaberrima* that were described by Steudel in 1854 : ligule shorter than 8 mm, erect culms, and absence of secondary panicle branches. Some of those traits in our samples also differed from those of the 11 strains studied earlier by Bardenas and Chang (1966). It is most likely that many accessions in our study have been hybridized in the field with the wild race (*O. barthii*) or the weed race ("*O. stapfii*") or both. Our findings support an earlier observation of Chang (1976c) on the two Asian counterparts : "typical specimens . . . are rarely obtainable today even in their adapted habitats because of continuous hybridization among the wild, weed, and cultivated races, ...".

It is apparent from the above summary that the varietal diversity of the African rices is much smaller than would be the diversity of the *O. sativa* cultivars (see IRRI, 1970) for the same number of samples coming from another geographic area of similar size. The data support an earlier observation that *O. glaberrima* has not attained the level of varietal diversity found in *O. sativa* (Morishima et al., 1962b ; Chang, 1976b, c). It appears likely that the genetic differentiation within *O. sativa* predated that of *O. glaberrima* in West Africa (Chang, 1976c). We have not been able to confirm Porteres' postulate that African rices in the central Niger River delta have more dominant features, such as pigmented organs and extreme shattering than those in the Senegal-Gambian center (Porteres, 1976).

The brown rice of 17 *O. glaberrima* samples in earlier studies ranged from 20 to 30 percent in amylose content and from low-to-high in gelatinization temperatures. Other properties related to protein content and amino acid composition were similar to those of *O. sativa* (Bardenas and Chang, 1966 ; Ignacio and Juliano, 1968).

1) We recorded the 37 characteristics used in our systematic characterization of *O. sativa* cultivars and breeding lines (IRRI, 1970). To these, we added hull pubescence and secondary panicle branching.

Earlier, researchers at the Central Rice Research Institute (India) proposed to hybridize *O. sativa* with *O. glaberrima* with the aim of producing types that would have good grain quality and adaptability to low soil fertility (Richharia and Govindaswami, 1962). We recognize that *O. glaberrima* strains with 25 percent amylose content would be in the eating-reference range of most consumers. But their performance at low soil fertility levels needs to be compared with that of those *O. sativa* cultivars which have become adapted to the eco-edaphic environments of West Africa.

REACTIONS TO THE MAJOR DISEASES AND INSECTS OF TROPICAL ASIA AND TO SOIL MOISTURE STRESS

During 1975-76 IRRI entomologists screened 187 accessions of African rices against the green leafhopper (*Nephotettix virescens*). Nearly all of the African rices are resistant to the leafhopper (IRRI, 1976, 1977), although the *Nephotettix* species have not been reported from West Africa except from the Francophone countries (Breniere, 1976). Since early 1976, crosses between the leafhopper-resistant accessions of *O. glaberrima* and the elite breeding lines of IRRI (mainly *O. sativa* germ plasm) have been made to utilize the African gene pools (IRRI, 1976).

On the other hand, nearly all of the African rices are highly susceptible to the tungro virus transmitted by the green leafhopper as well as to the grassy stunt virus transmitted by the brown planthopper (*Nilaparvata lugens*). The African rices are also susceptible to the grassy stunt vector, the brown planthopper (IRRI, 1976).

We and IRRI plant pathologists have tested 189 Liberian strains against the blast pathogen in nursery beds. All of the strains are resistant to the local races of the blast fungus at the seedling stage.

To date, nearly all of the *O. glaberrima* strains tested by different plant pathologists have showed susceptible reactions to bacterial blight when the leaves are inoculated with the pathogen (Goto, 1965 ; Sakaguchi et al., 1968 ; IRRI, 1977). On the other hand, two strains were moderately resistant to bacterial leaf streak (Goto, 1965).

Staffs of the Plant Breeding and Agronomy Departments of IRRI have screened many African rices in the IRRI collection for reaction to water deficit in the field. As shown in Table 3, we found that none of the 790 African rices are highly resistant to drought, but the great majority fall between moderately resistant and intermediate (IRRI, 1975, 1976, 1977 ; Loresto et al., 1976). The agronomists have also evaluated 200 strains in a field test. About 50 percent of the strains had a score of 3 or better, i.e., they fall within the moderately resistant class (IRRI, 1977). The general inference is that the African rices have a higher mean score for drought resistance but a lower maximum score than the combined scores of the lowland and upland cultivars of *O. sativa*. We have also noted that the recovery ability of African rices is generally good when drought is over. The African rices also appear to ratoon well in upland plantings. In earlier investigations, workers in Japan have rated the drought resistance of African rices rather low (Morishima et al., 1962a).

Plant physiologists at IRRI have studied 42 accessions in root boxes. Those 42 African rices generally have higher minimum values for both the total root-to-shoot ratio (mg/g) and the deep-root-to-shoot ratio than 313 *O. sativa* accessions. However, the Asian rices have distinctly higher maximum values for both ratios (IRRI, 1977).

IRRI researchers have yet to test the African rices for their ability to tolerate submergence or to show rapid internode elongation in rapidly rising water. Earlier investigations by Japanese workers indicated that the *O. glaberrima* strains have weak floating ability (Kihara, et al., 1962 ; Morishima et., 1962a).

It appears that very limited research on *O. glaberrima* has been carried out in West Africa (Oka and Chang, 1964 ; Goli, 1976). One recent report indicated that four strains of *O. glaberrima* showed tolerance to iron toxicity of the soil (Virmani, 1976).

USEFUL TRAITS IN THE WILD AND WEED SPECIES

The grain-producing capacity of the wild and weed species is generally so low that yield trials have not been attempted. Nonetheless, the wild taxa offer unique opportunities for rice researchers to exploit certain traits of special significance.

One strain of *O. nivara* from India (IRRI Acc. No. 101508) given to us by Drs. S. D. Sharma and S.V.S. Shastry, was the only source of strong resistance to the grassy stunt virus (Ling et al., 1970) found by IRRI plant pathologists in screening 9,540 *O. sativa* strains and 100 wild forms (Chang et al., 1975). The single dominant gene for resistance in this strain of *O. nivara* (Khush et al., 1971) was the only available source of resistance until 1976, when plant pathologists found resistant lines in IRRI's breeding materials which were not derived from *O. nivara* (IRRI, 1977). The major gene for resistance to grassy stunt virus from IRRI Acc. No. 101508 has been incorporated into IR28, IR29, IR30, IR32, IR34, IR36, IR38, and many promising IR lines of more recent vintage.

Investigations in East Africa indicated that *O. longistaminata* and *O. punctata* were susceptible also to the yellow mottle virus, but the wild taxa showed slower disease development than the *O. sativa* strains (Bakker, 1970). One strain of the American race of *O. rufipogon* ("*O. cubensis*") appeared to be resistant to the dwarf virus (Shinkai, 1962).

O. eichingeri and *O. punctata* were found to be highly resistant to bacterial blight race B1 of the Philippines while other wild taxa ranged from susceptible to resistant. Most of the wild taxa were susceptible to the virulent race B72 of the Philippines (Goto, 1965).

Goto (1965) reported that *O. brachyantha*, *O. minuta*, *O. punctata* and *O. ridleyi* were highly resistant to bacterial leaf streak. Several Australian strains of the annual Asian wild species (*O. nivara*) and one Malaysian strain of "*O. perennis*" were also found to be resistant to bacterial leaf streak (IRRI, (1968)).

A number of wild taxa were reported to be susceptible to false smut, kernel smut, and the stem nematode (see Ou, 1972).

About 60 strains of wild taxa (*O. australiensis*, *O. barthii*, *O. brachyantha*, *O. latifolia*, *O. rufipogon* and *O. punctata*) have been tested against green leafhopper and against different biotypes of the brown planthopper. Ten strains are resistant to all three biotypes of the brown planthopper as well as to the green leafhopper. On the other hand, other strains are susceptible to the brown planthopper. The finding of such a broad spectrum of resistance to the hoppers is certainly encouraging, although similar levels of resistance have been found in 38 cultivars of *O. sativa* collected from Sri Lanka and southern India (IRRI, 1977). IRRI entomologists will continue the search for pest resistance.

A high level of resistance to the stemborers has been reported in *O. ridleyi* from Malaysia (Van and Guan, 1959). IRRI entomologists found that the species has more layers of sclerochymatous tissues and larger and denser silica cells in the stem than *O. sativa* cultivars (see Pathak et al., 1971). Our observation indicated that the extremely small pith of the internodes in this species would make it impractical for borer larvae to grow and to reach maturity.

IRRI plant physiologists have examined the root systems of 37 strains of 10 wild taxa in root boxes. The variations in the total root-to-shoot ratio and deep-root-to-shoot ratio were quite marked. However, none of the wild strains was significantly superior to the best *O. sativa* cultivars (IRRI, 1977).

Geneticists and plant physiologists have examined the ability of several wild relatives of *O. sativa* to withstand rising water levels in tanks. Plants of both *O. rufipogon* (the perennial wild race) and *O. nivara* (the annual wild race) have the potential for producing tillers at the higher nodes and producing many adventitious roots at the nodes when the water depth is gradually increased. The perennial race surpasses the annual race in this respect (unpublished results of Nyat Ng Quat and T. T. Chang). But the elongation ability of seven wild strains under rapidly increasing depth (30 cm/day) was rated poor by plant physiologists. We need to further compare the elongation ability of the wild relatives with that of the floating varieties of tropical Asia.

The grains of 13 wild taxa and 8 strains of the Asian annual weed race were studied by IRRI chemists several years ago. Bardenas and Chang (1966) also investigated the cooking characteristics of eight *O. barthii* strains. In terms of the physicochemical properties of the brown rice, the wild taxa offer no nutritional advantage over *O. sativa* (Ignacio and Juliano, 1968).

Indian workers (Richharia and Govindaswami, 1962) have proposed to use different wild taxa for improving specific traits of *O. sativa* : (1) tolerance of water-logged conditions — from "*O. perennis*", "*O. sativa* var. *spontanea*", and "*O. perennis* subsp. *cubensis*"; (2) tolerance of deep water and flood — from *O. officinalis* and *O. sativa* x

O. perennis" hybrids ; (3) drought resistance – from *O. longistaminata* and "*O. sativa* var. *spontanea*" ; (4) tolerance of saline conditions – from "*O. coarctata*" (now removed to the genus *Sclerophyllum*) ; and (5) resistance to diseases and insects – from unnamed wild species. Again, we are not in a position to comment on the proposals of Riccharia and Govindaswami because they offered no data. We have tested four *O. nivara* strains for drought tolerance. The field reactions ranged between moderately susceptible and moderately resistant (IRRI, 1976). Moreover, nearly all of the wild taxa were susceptible to the tungro and grassy stunt viruses in our field plantings. That has hampered the work of maintaining the wild taxa at Los Baños.

In 1933 Ting reported the successful development of cv. Yatsen 1 which appeared to have improved tillering ability, cool tolerance and acid soil tolerance from a cross between a *O. sativa* cultivar and a strain of "*O. sativa* var. *fatua*" found near Canton.

CONCLUDING REMARKS

The above summary indicates that researchers in different IRRI departments have made a number of limited evaluations of the *O. glaberrima* cultivars and, to a smaller extent, of the strains of various wild species. While it is not anticipated that the yield potentials of the African rices and of the wild species will surpass those of the improved *O. sativa* cultivars, the African rices and the wild taxa appear to offer an array of resistances or tolerances to some of the biotic and environmental stress factors, especially the leafhoppers, planthoppers, and drought. The diversity of the African rices is certainly less than that of the Asian rices, (Morishima et al., 1962b ; Chang, 1976b, c), mainly because the African rices have not been subjected to such rigorous selection pressures as those associated with dispersal and domestication of the Asian rices (Chang, 1976b). The morphological variousness of the African wild annual race (*O. barthii*) also appears to be less than that of its Asian counterpart (*O. nivara*) (Bardenas and Chang, 1966 ; our unpublished observations). On the other hand, the African rices and the wild taxa may provide useful genes for resistance or tolerance that are not found in the Asian rices. Resistance to the grassy stunt virus found in a strain of *O. nivara* is such an example.

We need to broaden our search for useful genes in the African rices as well as in the wild taxa, and to expand the testing of each trait and taxon. We also need to determine if the useful genes found in the above taxa are new or are identical to those in the *O. sativa* cultivars. The assemblage of wild taxa has been made a part of IRRI's field collection (IRRI, 1975, 1977).

The incorporation of useful genes from the African rices and the wild taxa into *O. sativa*'s genetic background would require more time or effort than conventional crosses between *O. sativa* cultivars. Hybrid sterility and aberrant chromosome-pairing in hybrids of *glaberrima* x *sativa* crosses have been described by Belgian, Japanese, and U.S. workers (see Chang, 1964). Certain barriers could be overcome by backcrossing or intercrossing among hybrid progenies. The transfer of genes from *O. australiensis* into an *O. sativa* background has been attempted, but the results have been disappointing (Wu et al., 1967 ; Wu and Li, 1977), primarily because *O. australiensis* has the E genome while *O. sativa* has the A genome. Compatibility between the A and C and between the A and E genomes appeared to be poor (Watanabe and Ono, 1973 ; Watanabe and Wakasa, 1973). Perhaps a more radical approach than chromosome addition or substitution, such as protoplasmic fusion, could be more expedient for truly wide crosses.

While we are discussing the rice germ-plasm of Africa, we should not ignore the thousands of *O. sativa* cultivars that have been grown and become adapted to African conditions following periods of from several decades to more than two centuries of planting and selection (both natural and artificial) in Africa. From the hundreds of *O. sativa* strains recently collected in the Ivory Coast (by IRAT officers) and Liberia (by Alan Carpenter), we have found in our mass-screening tests that many accessions have outstanding sources of drought resistance. Similarly, *O. sativa* cultivars bred in West Africa, such as OS4, OS6, and 63-83, also have outstanding drought resistance, and other desirable characteristics such as heat tolerance at anthesis (Chang et al., 1974 ; IRRI, 1974a, 1977). Under the GEU Program of IRRI, many *O. sativa* cultivars acquired from Africa have been identified to have high levels of resistance to blast, the yellow stemborer, whorl maggot, brown planthopper, and leaf folder (IRRI, 1974b ; Chang et al., 1975). Gissi 27, Socotera 55, and LAC 23 are highly tolerant to iron toxicity of the soil (Carpenter, 1975 ; Virmani, 1976). We should also use such useful and acclimatized germ plasm for the improvement of rices to be grown in Africa or Asia.

Ample opportunities are available for the researchers in international centers (IRAT, ORSTOM, IITA, WARDA, and IRRI) and in national centers of Africa to join in conserving, evaluating, and using the genetic potentials of the

African germ plasm. The staff of IRRI is most willing to collaborate with workers in African countries and Africa-based centers toward the improvement of rices for the farmers of Africa.

Table 1. Chromosome numbers, genome symbols, and geographical distributions of *Oryza* species (adapted from Chang, 1976a, c).

Species name synonym	(x = 12) 2n =	Genome group	Distribution
<i>O. alta</i>	48	CCDD	Central and South America
<i>O. australiensis</i>	24	EE	Australia
<i>O. barthii</i> (<i>O. breviligulata</i>)	24	A9A9	West Africa
<i>O. brachyantha</i>	24	FF	West and central Africa
<i>O. eichingeri</i>	24, 48	CC, BBCC	East and central Africa
<i>O. glaberrima</i>	24	A9A9	West Africa
<i>O. grandiglumis</i>	48	CCDD	South America
<i>O. granulata</i>	24	—	South and Southeast Asia
<i>O. latifolia</i>	48	CCDD	Central and South America
<i>O. longiglumis</i>	48	—	New Guinea (Irian Jaya)
<i>O. longistaminata</i> (<i>O. barthii</i>)	24	A ¹ A ¹	Africa
<i>O. meyeriana</i>	24	—	Southeast Asia, southern China
<i>O. minuta</i>	48	BBCC	Southeast Asia, New Guinea
<i>O. nivara</i> (<i>O. fatua</i> , <i>O. rufipogon</i>)	24	AA	South and Southeast Asia, Southern China, Australia
<i>O. officinalis</i>	24	CC	South and Southeast Asia, Southern China, New Guinea
<i>O. punctata</i>	48, 24	BBCC, BB (?)	Africa
<i>O. ridleyi</i>	48	—	Southeast Asia
<i>O. rufipogon</i> (<i>O. perennis</i> , <i>O. fatua</i> , <i>O. perennis</i> subsp. <i>balunga</i>) (<i>O. perennis</i> subsp. <i>cubensis</i>)	24	AA	South and Southeast Asia, Southern China, New Guinea
<i>O. sativa</i>	24	AA	Asia
<i>O. schlechteri</i>	—	—	New Guinea (Papua New Guinea)

Table 2. Means and coefficients of variation (% in parentheses) of morpho-agronomic traits obtained from 650 *O. glaberrima* samples from West African countries, 1975-76 wet seasons, IRR1 Genetic Resources Program.

Country	Samples (no.)	Blade length	Blade width	Ligule length	Culm number	1000-gr. wt.	Maturity	Hull pubescence a)	Sec. panicle branching a)	Panicle type
Guinea	15	47 (8%)	1.6 (7%)	5.1 (24%)	11 (17%)	20 (15%)	106 (6%)	1.0 (0%)	1.0 (0%)	1.5 (34%)
Liberia	512 (10%)	46 (10%)	1.6 (21%)	4.9 (21%)	11 (27%)	18 (11%)	110 (3%)	1.4 (35%)	1.0 (8%)	1.1 (28%)
Mali	88	47 (11%)	1.0 (50%)	5.3 (43%)	11 (39%)	19 (22%)	119 (11%)	1.4 (35%)	1.2 (33%)	1.8 (48%)
Nigeria	25	47 (13%)	1.3 (37%)	4.8 (14%)	12 (40%)	20 (29%)	116 (7%)	1.0 (0%)	1.0 (0%)	1.6 (44%)
Upper Volta	10	54 (14%)	1.2 (39%)	6.0 (65%)	13 (41%)	21 (31%)	112 (7%)	1.2 (35%)	1.1 (29%)	1.7 (48%)

a) Coded values.

Table 3. Field reactions of *O. glaberrima* samples to moisture stress, 1974-76 dry seasons, Plant Breeding Department, IRR1.

Year	Entries (no.)	Reaction *				
		R	MR	I	MS	S
1974	113	—	2	92	16	3
1975	327	—	118	150	59	—
1976	350	—	208	53	81	8
TOTAL	790	0	328	295	156	11

*) R = Resistant ; MR = Moderately resistant ; I = Intermediate ;
MS = Moderately susceptible ; S = Susceptible.

REFERENCES

- BAKKER, W. 1970. Rice yellow mottle, a mechanically transmissible virus disease of rice in Kenya. *Netherlands J. Plant Pathol.* 76 : 53-63.
- BARDENAS, E. A., and T. T. CHANG. 1966. Morpho-taxonomic studies of *Oryza glaberrima* Steud. and its related wild taxa, *O. breviligulata* A. CHEV. et ROEHR. and *O. stapfii* ROSCHEV. *Bot. Mag. (Tokyo)* 70 : 791-798.
- BRENIERE, J. 1976. Etude et travaux. Reconnaissance des principaux lepidoptères du riz de l'Afrique de l'Ouest. *Agron. trop.* 3 : 213-231.
- CARPENTER, A. J. 1975. Draft terminal report on rice farming in Liberia. UNDP/FAO and Ministry of Agriculture, Monrovia, Liberia. 77p. (mimeo.)
- CHANG, T. T. 1964. Present knowledge of rice genetics and cytogenetics. *Int. Rice Res. Inst., Tech. Bull.* 1. 96 p.
- CHANG, T. T. 1976a. Rice. Pages 98-104 in N. W. SIMMONDS, ed. *Evolution of Crop Plants*. Longman, London & New York.
- CHANG, T.T. 1976b. The rice cultures. Pages 143-157 in *The Early History of Agriculture*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, 275.
- CHANG, T. T. 1976c. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. *Euphytica* 25 : 425-441.
- CHANG, T. T. 1976d. Manual on genetic conservation of rice germ plasm for evaluation and utilization. *Int. Rice Res. Inst., Los Baños, Philippines*. 77p.
- CHANG, T. T. 1976e. Paleogeographic origin of the wild taxa in the genus *Oryza* and their genomic relationship. *Int. Rice Res. Newsl.* 1 (2) : 4.
- CHANG, T.T., G. C. LORESTO, and O. TAGUMPAY. 1974. Screening rice germ plasm for drought resistance. *SABRAO J.* 6 (1) : 9-16.
- CHANG, T. T., S. H. OU, M.D. PATHAK, K. C. LONG, and H. E. KAUFMANN. 1975. The search for disease and insect resistance in rice germ plasm. Pages 183-200 in O. H. FRANKEL and J. G. HAWKES, ed. *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GOLI, K. 1976. *O. glaberrima* Steud. instrument de selection du riz en Afrique de l'Ouest. *Proc. 2nd WARDA Varietal Improvement Seminar, September 14-18, 1976. Monrovia*. 19 p. (mimeo.).
- GOTO, M. 1965. Resistance of rice varieties and species of wild rice to bacterial leaf blight and bacterial leaf streak diseases. *Philipp. Agric.* 48 : 329-338.
- IGNACIO, C. C., and B. O. JULIANO 1968. Physicochemical properties of brown rice from *Oryza* species and hybrids. *J. Agric. Food Chem.* 16 (1) : 125-127.

- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. (1968). Annual report for 1968. Los Baños, Philippines. 405 p.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1970. Catalog of rice cultivars and breeding lines (*Oryza sativa* L.) in the world collection of the International Rice Research Institute. Los Baños, Philippines. 281 p.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1974a. Annual report for 1973. Los Baños, Philippines. 266 p.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1974b. The genetic conservation program of IRRI. Los Baños, Philippines. 70 p. (mineo.)
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1975. Annual report for 1974. Los Baños, Philippines. 384 p.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1976. Annual report for 1975. Los Baños, Philippines. 478 p.
- INTERNATIONAL RICE RESEARCH INSTITUTE. 1977. Annual report for 1976. (in process).
- KHUSH, G.S., R. C. AQUINO, and E. TORRES. 1971. Exploiting wild germ plasm of *Oryza* for improving cultivated rice. Pages 311-320 in Proc. Second Ann. Sci. Mtg. Crop Sci. Soc. Philippines.
- KIHARA, H., T. C. KATAYAMA, and K. TSUNEWAKI. 1962. Floating habit of 10 strains of wild and cultivated rice. Jpn. J. Genet. 37 : 1-9.
- LING, K.C., V. M. AGUIERO and S.H. LEE. 1970. A mass screening method for testing resistance to grassy stunt disease of rice. Plant Dis. Rep. 54 : 565-569.
- LORESTO, G. C., T. T. CHANG, and O. TAGUMPAY. 1976. Field evaluation and breeding for drought resistance. Philipp. J. Crop Sci. 1 (1) : 36-39.
- MORISHIMA, H., K. HINATA, and H. I. OKA. 1962a. Floating ability of drought resistance in wild and cultivated species of rice. Indian J. Genet. Plant Breed. 22 : 1-11.
- MORISHIMA, H., K. HINATA, and H.I. OKA. 1962b. Comparison between two cultivated rice species, *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. Jpn. J. Breed. 12 : 153-165.
- OKA, H. I., and W. T. CHANG. 1964. Observation of wild and cultivated rice species in Africa — report of trip from Sierra Leone to Tchad, 1963. National Institute of Genetics, Misima, Japan. 73 p. (mimeo.).
- OU, S. H. 1972. Rice diseases. Commonwealth Mycological Institute, Kew, England. 368 p.
- PATHAK, M. D., F. ANDRES, N. GALACGAC, and R. RAROS. 1971. Resistance of rice varieties to stripe rice borers. Int. Rice Res. Inst., Tech. Bull. 11. 69 p.
- PORTERES, R. 1976. African cereals : *Eleusine*, fonio, black fonio, teff, *Brachiaria*, *Paspalum*, *Pennisetum* and African rice. Pages 409-452 in J.R. HARLAN *et al.* ed. Origins of African plant domestication. Mouton Publishers, The Hague and Paris.
- RICHHARIA, R. H., and S. GOVINDASWAMI. 1962. Utilization of the genes of wild rice in evolving improved cultivated types. Rice News Teller 10 (1) : 20-21.
- SAKAGUCHI, S., T. SUWA, and N. MURTA. 1968. Studies on the resistance to bacterial leaf blight, *Xanthomonas oryzae* (Uyeda et Ishiyama) Dowson, in the cultivated and wild rices (in Japanese with English summary). Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. D, 18 : 1-29.
- SHINKAI, A. 1962. Studies on insect transmission of rice virus disease in Japan (in Japanese with English summary). Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. C, 14 : 1-12.
- TING, Y. 1933. Hybrid of wild rice with cultivated rice. Sun Yatsen Univ., Agron. Bul. 3. 24 p., 3 pl.

- VAN, T. K., and G. K. GUAN. 1959. The resistance of *Oryzae ridleyi* Hook to paddy stem borer (*Chilo suppressalis* Walk.) attack. *Malayan Agric. J.* 42 : 207-210.
- VIRMANI, S. S. 1976. Breeding rice for tolerance to iron toxicity. Proc. 2nd WARDA Varietal Improvement Seminar, September 14-18, 1976. Monrovia. 20 p. (mimeo.)
- WATANABE, Y., and S. ONO. 1973. Cytogenetic studies on the artificial polyploids in the genus *Oryza*. V. Sterile amphiploid, *sativa-officinalis* (AACC). *Jpn. J. BREED.* 23 : 67-70.
- WATANABE, Y., and K. WAKASA. 1973. Cytogenetic studies on the artificial polyploids in the genus *Oryza*. VI. Sterile amphiploid, *sativa-australiensis* (AAEE). *Jpn. J. GENET.* 48 : 207-215.
- WU, L. K. S. TSAI, and H. W. LI. 1967. Cytogenetical studies of *Oryza sativa* L. and its related species. 12. An alien additional line second backcross generation of *O. sativa* x *O. australiensis*. *Bot. Bull. Acad. Sinica* 8 : 165-170.
- WU, L., and H. W. LI. 1977. Cytological studies of a genetic barrier in an alien addition line second backcross generation of *Oryza sativa* x *Oryza australiensis*. 3rd Int. Congr. SABRAO. *Plant Breeding Paper* 2 : 28-38.

GENETIC VARIATIONS OF ORYZA GLABERRIMA THEIR SURVEY AND EVALUATION

H. I. Oka

National Institute of Genetics, Misima, 411 Japan

ORIGIN AND DISTRIBUTION : *Oryza glaberrima* Steud. is endemic to West Africa, and is grown according to the traditional cultural practice of the people mainly in the inland of West African countries. It may have evolved from domestication of *O. breviligulata* A. CHEV. et ROEHR., which is also endemic to the same area and has similar botanical characters as of *O. glaberrima* (MORISHISMA *et al.* 1963). The origin from *O. breviligulata* was postulated earlier by PORTERES (1956), though some Indian workers (*e.g.*, RICHHARIA, 1960) considered that *O. perennis* was the ancestral species not only for *O. sativa* but also for *O. glaberrima*, and *O. breviligulata* might be a hybrid derivative from *perennis* and *glaberrima*.

It is said that *O. glaberrima* was created in an ancient tribal state, Garamantes, which existed in southern Sahara some 3,500 years ago ; there were more oases and rivers than at present (VIGNIER, 1939). Egypt then had no rice introduced from Asia. *O. sativa* L., the common rice, may have evolved from the Asian form of *O. perennis* (OKA, 1964). Therefore, two parallel series of evolution can be compared with each other, *perennis* to *sativa* and *breviligulata* to *glaberrima* (MORISHIMA *et al.* 1963).

The *breviligulata-glaberrima* series can be distinguished from the *perennis-sativa* series by certain characteristics, *i.e.*, short and tough ligules, few secondary panicle branches, thick panicle axis, death of the plants at seed maturity (annual habit), and a high sterility of the F₁ hybrids with *sativa* or *perennis*. Nevertheless, all these species have the same number of chromosomes which normally pair in the meiosis of the F₁ hybrids (CHU *et al.*, 1970). In an induced tetraploid F₁ hybrid between a *sativa* and a *glaberrima* strain, partial preferential pairing (estimated to be 57 %) was pointed out (OKA, 1968). Their genomes might be slightly differentiated from each other.

The acreage of *glaberrima* rice is not found in statistical reports. It may be estimated as a half of the total rice field in the inland of West Africa, and a quarter or less in the area closer to the Atlantic coast. The rice fields in West Africa can be classified into five types, *i.e.*, deepwater paddy (silted clay, broadcast), rainfed paddy (clay to sandy loam, broadcast or transplanted), upland field (lateritic, bush-fallow shifting), irrigated field (newly reclaimed, mainly in desert areas), and mangrove swamps (acidic sulphuric soil, newly reclaimed along the coast). Plants of *glaberrima* are found in all these types except for mangrove swamps. However, in many places, *sativa* and *glaberrima* are grown in mixtures (Table 1).

It seems that the people do not mind the species difference in their harvest, and rather prefer *glaberrima* rice in their traditional way of life. In certain upland fields, it was observed that the two species resembled each other in the time of maturity and outward appearance, and could not be easily distinguished without an observation of the ligules. Perhaps, unconscious selection for a certain plant type might have resulted in such resemblance. However, natural hybrids between the two species were not frequent, possibly because the flowering time of *glaberrima* is about one hour earlier than that of *sativa*. In an experimental field at Misima, when the plots of the two species were laid side by side and they started flowering in the same week, the pollen flow (from *sativa* to *glaberrima*) was estimated to be 0.44 percent.

As *glaberrima* varieties are distributed from upland to deepwater conditions, they range from the upland to deepwater (floating) types in the same manner as *sativa* varieties do. The floating type is said to have a higher internode elongation rate, when submerged, than that of *sativa* floating types (Mr. L. MARCHAIS, personal communication). The upland type is supposed to be more tolerant to unfavorable conditions than that of *sativa*. When tested by the *Mimosa* method, however, *glaberrima* did not show a higher drought resistance than *sativa* (MORISHIMA *et al.*, 1962b).

PORTERES (1956) asserted that on the basis of variations in grain shape and other characters, *glaberrima* varieties were divisible into "indicoides" and "japonicoides" types. Observing the pattern of association of various characters, however, we failed to detect among *glaberrima* varieties such a trend of varietal differentiation as comparable to the Indica-Japonica differentiation of *sativa* varieties (MORISHIMA *et al.*, 1962a). The phenol reaction of spikelets is a character conveniently used for distinguishing between the Indica and Japonica types. Among *glaberrima* varieties, 62 were positive while 20 were negative, but the difference in phenol reaction was not associated with differences in other characters by which the Indica and Japonica types were distinguishable.

Strains of *O. glaberrima* and *O. breviligulata* can be divided into two groups isolated by an F₁ weakness barrier (controlled by a set of complementary dominant semi-lethals ; CHU and OKA, 1971). However, the two groups did not seem to differ in other morphological and physiological traits.

YIELDING POTENTIAL : Data evaluating the yielding potential of *glaberrima* varieties are meagre. At the Badeggi Rice Research Station, Northern Nigeria, an experiment of 31 *glaberrima* varieties showed a range of grain yield from 1.2 to 3.5 ton/ha. A variety, Jatau, gave 2.7 ton/ha on the average for several years when 27 kg/ha of nitrogen was applied. Our test of two *glaberrima* varieties in various cultural conditions at Taichung, Taiwan, also showed a considerable yielding potential of the varieties (Table 2). Since no breeding effort by the modern technique has been made, *glaberrima* may be compared only with unimproved varieties of *sativa*. They are productive under such unfavorable cultural conditions as no fertilizer application and no weeding.

The tillering capacity of *glaberrima* varieties does not seem to be inferior to that of *sativa* varieties. The leaf at the time of heading would not differ between the species, though these agronomic characters widely vary in each species among varieties. The number of spikelets per panicle would be smaller in *glaberrima* than in *sativa* as *glaberrima* has only a few secondary panicle branches. Many *glaberrima* varieties retain the characters of their wild progenitor, *e.g.*, easy grain shedding and pronounced seed dormancy (Table 3).

The death of the plants at maturity seems to make a sharp contrast to *sativa* which is essentially a perennial plant. In this respect, *glaberrima* rice may be compared with wheat and barley. Possibly, because of the annual habit, the senescence of leaf and straw proceeds fast with seed ripening, suggesting a high rate of translocation of nutrients to the grain. In improved *sativa* varieties, about 3/4 of carbohydrate deposited in the grain is due to assimilation after heading. Possibly, *glaberrima* has a lower rate of reliance upon assimilation after heading. However, when grown with an amount of nitrogenous fertilizers, the plants badly lodge at maturity. Therefore, *glaberrima* rice may not be highly responsive to nitrogen unless stiff-strawed variants are selected.

The amylose content of the grain, which showed a wide range among *sativa* varieties, would also vary among *glaberrima* varieties. A strain we have selected had a medium degree of stickiness of boiled rice. Data on the quality characters of *glaberrima* rice are not available.

A BREEDING EXPERIMENT : The grain of most *glaberrima* varieties has red pericarp. Looking for plants with colorless pericarp or white grain, we found three out of about 400 examined, which were from Gambia. Most *glaberrima* varieties are strongly sensitive to photoperiod and their duration depends upon daylength. Search for non-sensitive ones gave 8 out of 84, which were from Guinea. From hybridization of the two exceptional types (17 crosses in total), 37 F₂ plants were selected which were insensitive to photoperiod and had white grain. In a part of the crosses, insensitivity was monogenic recessive (3 : 1), while it was digenic (15 : 1) in the others. Colorless pericarp was monogenic recessive in all crosses.

With the view to obtaining non-lodging plants, their F₃ lines were inter-crossed in 35 random cross-combinations, and their progeny lines were tested for two years. Thirty non-lodging F₃F₂ plants were selected from about 1,100, but their F₃ lines showed that selection was unsuccessful. Their grain yield was 301 g/m² on the average as compared with 447 g/m² of an improved *sativa* variety (T65) in an adjacent plot. Then, the bulked seed was irradiated with 20 kR gam-

ma-rays, and about 10,000 M₂ plants (by one-kernel-from-one-panicle method, from about 1,000 M₁ plants) were tested, and 21 non-lodging plants were selected. But their M₃ lines all lodged again ; we had to give up our trial to select non-lodging *glaberrima* strains.

In order to obtain different types of mutants, the bulked seed was treated with EMS (0.5 %, 5 hours at 27°C after 2 hours presoaking), and about 7,000 M₂ plants (from about 1,000 M₁ plants, by one-kernel-from-one-panicle method) were examined for morphological mutants. The results gave a spectrum of various mutants, which may be used as markers for genic analysis (Table 4).

One of them, the glutinous (waxy) mutant, may be worthy noted. It was detected by iodine test of M₂ seeds on M₁ panicles (1/3,780 = 0.026 %). Its segregation in heterozygous M₂ panicles (83 : 25) proved that it was controlled by a recessive gene. On the other hand, iodine tests of more than 400 strains collected from various West African countries gave no glutinous one ; no report of glutinous *glaberrima* rice may be found in the literature. The induced mutant, which seems to be a new type, will be tested for chemical characters of starch, as to whether or not the gene locus is the same as that of *sativa*, and for its agronomic characters.

The 7,000 M₂ plants were cut at maturity to search for those ratooning from the stubble. Though it was in late October (1976), 20 regenerating plants were selected and transplanted into a greenhouse. However, all of them died in the greenhouse ; the search for perennial mutants was unsuccessful.

HYBRIDIZATION BETWEEN GLABERRIMA AND SATIVA : There is no particular crossing barrier between the two cultivated species. The F₁ plants are almost completely pollen-sterile, but 10 to 45 percent of embryosacs are normal anatomically, and backcrosses can be made (CHU *et al.*, 1969). Therefore, genes can be transferred from one to the other species if the sterility barrier occurring in backcross generations is overcome.

From B₈F₃ lines which had been obtained by selecting in each backcross generation plants showing a medium degree of pollen sterility, we have selected isogenic F₁-sterile lines (self-fertile) with the genetic background of either *sativa* or of *glaberrima* parent. The isogenic lines showed an about 50 percent pollen sterility when crossed with *sativa* or *glaberrima* parent (according to their genetic background) irrespective of the direction of crosses, but the F₂ plants were almost completely fertile (Table 5).

To account for this particular behavior of F₁ sterility, underlying genes may be assumed as follows : The *sativa* parent has A₁/A₁ while its isogenic F₁-sterile line has A₁^S/A₁^S introduced from the *glaberrima* parent. When an A^S gene is present in the sporophytic tissue of the F₁ plants (A₁/A₁^S), gametes (both pollen and embryosac) carrying A₁ degenerate during the course of development. The same model may be adopted to the isogenic F₁-sterile lines with *glaberrima* background. An evidence supporting this hypothesis was obtained from a line which had a gene for pigmentation of leaf sheath and apiculus in close linkage with A₁^S. Its semi-sterile F₁ plants with the *sativa* parent (colorless) were colored indicating the dominance of the pigmentation gene, and all the F₂ plants which were fertile (59 in total) were colored (no segregation). In contrast, the F₂ plants with its colorless sib-lines showed a 3 colored : 1 colorless segregation. It may be asserted that the F₁ sterility is due to a sporo-gametophytic interaction of particular genes.

On the basis of this hypothesis, the parental genotypes are A₁/A₁ A₂^S/A₂^S for *sativa* and A₁^S/A₁^S A₂/A₂ for *glaberrima*. Then, the F₁ plants between the isogenic F₁-sterile line with *sativa* background and that with *glaberrima* background should have the same genotype, A₁^S/A₁^S A₂^S/A₂^S, and should be fertile. However, they showed a high sterility. Further, exceptions to the above-mentioned genetic behavior of sterility were pointed out, which are now under observation. This indicates that there are other sterility genes in addition to those with sporo-gametophytic effects as worked out from the recurrent backcrossing experiment.

Expectedly, various genic substitutions are involved in species hybrids. Even among varieties of *sativa*, there were found a number of sets of duplicate genes causing gametophytic F₁ sterility (OKA 1957 ; 1974), similar ones causing sporophytic sterility in F₂ and later generations (OKA and DOIDA, 1962), and cytoplasmic male sterility with restorer genes (SHINJO, 1969). It is not an easy task to completely work out the genic substitutions controlling the sterility of species hybrids.

Further, the plants derived from the early generations of backcrossing were observed for characters distinguishing the two species. Though the plants were heterozygous and character values were largely intermediate between the parental values, the data suggested that recombinations took place. Observations of homozygous progeny lines are under way.

Because of the F_1 sterility, it is difficult to obtain F_2 seeds, but it is not impossible if a large enough number of F_1 plants are grown in a good condition in isolation from other rice plants. From such an experiment (108 x W039) conducted at Taichung, 27 F_2 plants were raised. Their F_7 lines which restored self-fertility were tested at Misima. Out of 18 lines tested, one had short ligules, another was completely annual, and two had few secondary panicle branches, but many others had the traits of *sativa* parent. One of them showed a high F_1 pollen-fertility when test-crossed with the *glaberrima* parent. An observation of character correlations among the lines proved that genes could be recombined in the species hybrid, though the occurrence of a few significant correlations suggested a trend to recombination restriction (Table 6).

A hybridization breeding experiment was conducted by Mr. B. D. A. BECK at the Badeggi Rice Research Station (personal communication) aiming at incorporation of vegetative vigor and flood resistance of *glaberrima* into *sativa* varieties. The F_6 lines made available through his courtesy, 28 in total number, were also tested at Misima. All the lines showed characters of *sativa* and a high F_1 sterility with *glaberrima* parent when test-crossed, except that one had short ligules, two had few secondary panicle branches, and one appeared to be annual. In this type of experiments, as the early generation plants are highly sterile and are easily contaminated by alien pollen, it is difficult to observe the pattern of character recombination. Yet, it may be asserted that the characters of *sativa* predominate in the hybrid progeny.

The populations of *O. glaberrima* in West African contain a large amount of genetic variations (MORISHIMA and OKA, 1970). Some are hybrid swarms with its wild form, *O. breviligulata*, and introgression would constantly create new variants. Further, in some deepwater fields observed in Mali and Niger, *O. perennis* subsp. *barthii* and *O. sativa* grow together forming a sympatric population of four *Oryza* species (OKA and CHANG, 1964); *barthii* is isolated from other species by a partial crossing barrier (death of young F_1 zygotes owing to complementary dominant lethals; CHU and OKA, 1970a). Nevertheless, introgression takes place across this and other reproductive barriers to increase the genetic variability within populations (CHU and OKA, 1970b). Observations of the genetic variations may bring to light various new genes.

CONCLUSION : It seems that *glaberrima* rice is grown by the people in West Africa as a component of their traditional life. The situation may be compared with that of classical wheat species like *Triticum dicoccum* which is still grown in Near East and Ethiopia. The importance of genetic diversity in crop species as the breeding material is now increasingly acknowledged. Presumably, it may also become acknowledged that genetic diversity plays a role in maintaining the stability of agroecosystems. Rice experiments conducted in Africa have been concentrated on *O. sativa* in the past. It is now hoped to look more closely into the breeding potentiality of *O. glaberrima* and its genes which deserve incorporation into *sativa* varieties. Conservations of germplasms of *O. glaberrima* and other African crop species should be put in practice as those would be rapidly diminishing with the modernization of agriculture.

REFERENCES

- CHU, Y. E., H. MORISHIMA and H. I. OKA (1969). - Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. *Jap. J. Genet.* 44 : 207-223.
- CHU, Y. E. and H. I. OKA (1970a). - The genetic basis of crossing barriers between *Oryza perennis* subsp. *barthii* and its related taxa. *Evolution* 24 : 135-144.
- and (1970b). - Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza* species. *Evolution* 24 : 344-355.
- and (1971). - The distribution and effects of genes causing F₁ weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. *Genetics* 70 : 163-173.
- MORISHIMA, H., K. HINATA and H. I. OKA (1962a). - Comparison between two cultivated rice species, *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. *Jap. J. Breed.* 12 : 153-165.
- , and (1962b). - Floating ability and drought resistance in wild and cultivated species of rice. *Ind. J. Genet. & Pl. Breed.* 22 : 1-11.
- , and (1963). - Comparison of modes of evolution of cultivated forms from two wild rice species, *Oryza breviligulata* and *O. perennis*. *Evolution* 17 : 170-181.
- MORISHIMA, H. and H. I. OKA (1970). - A survey of genetic variations in the populations of wild *Oryza* species and their cultivated relatives. *Jap. J. Genet.* 45 : 371-385.
- OKA, H. I. (1957). - Genic analysis for the sterility of hybrids between distantly related varieties of cultivated rice. *J. Genet.* 55 : 397-409.
- (1964). - Pattern of interspecific relationships and evolutionary dynamics in *Oryza*. In *Rice Genetics and Cytogenetics* (Ed. R. F. Chandler), p. 71-90. Elsevier, Amsterdam.
- (1968). - Preferential pairing of chromosomes in a tetraploid hybrid between *Oryza glaberrima* and *O. sativa*. *Can. J. Genet. & Cytol.* 10 : 527-535.
- OKA, H. I. (1974). - Analysis of genes controlling F₁ sterility in rice by the use of isogenic lines. *Genetics* 77 : 521-534.

- OKA, H. I. and Y. DOIDA (1962). - Phylogenetic differentiation of cultivated rice, 20. Analysis of the genetic basis of hybrid breakdown in rice. Jap. J. Genet. 37 : 24-35.
- OKA, H. I. and W. T. Chang (1964). - Observations of wild and cultivated rice species in Africa. - Report of trip from Sierra Leone to Tchad, 1963. Mimeo. Report, Nat. Inst. Genet., Misima, Japan. 73pp.
- PORTERES, R. (1956). - Taxonomie agrobotanique de riz cultivés, *O. sativa* L. et *O. glaberrima* Steudel. J. Agr. Trop. et Bot. Appl. 3 : 342-856.
- RICHHARIA, R. H. (1960). - Origins of cultivated rices. Ind. J. Genet. & Pl. Breed. 20 : 1-14.
- SHINJYO, C. (1969). - Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. 2. The inheritance of male sterility. Jap. J. Genet. 44 : 149-156.
- VIGNIER, PIEER (1939). - La riziculture indigène au Sudan. Paris.

Table 1 – Mixing of *sativa* and *glaberrima* in different types of rice fields in West Africa (No. of fields observed)

Type	Pure <i>sativa</i>	Mostly <i>sativa</i>	Half-to-half mixture	Mostly <i>glaberrima</i>	Pure <i>glaberrima</i>
Upland		2	2	4	5
Rainfed lowland	4	10	1	1	
Deepwater		1	1	5	1

After OKA and CHANG (1964)

Table 2 – Grain yield of *sativa* and *glaberrima* varieties under different growing conditions (g/m², mean for 1960 and 1961, at Taichung, Taiwan).

Variety (type, origin)	Transplanted				Broadcast				Mean \pm <i>o</i>
	FW	OW	FO	OO	FW	OW	FO	OO	
<i>sativa</i> :									
124 (Indica, Taiwan)	282	263	176	154	230	185	126	105	190 \pm 98.4
647 (Japonica, Celebes)	204	196	146	100	218	301	82	82	166 \pm 77.6
T65 (Japonica, Taiwan)	344	241	175	96	139	96	5	7	138 \pm 115.1
<i>glaberrima</i> :									
W028 (Pubescent)	253	216	158	113	238	253	131	101	183 \pm 64.2
W039 (Glabrous)	212	169	168	92	156	197	50	61	138 \pm 62.0

FW : Fertilized, weeded, OW : No fertilizer, weeded, FO : Fertilized, no weeding, OO : No fertilizer, no weeding. T65 is an improved variety. After MORISHIMA *et al.* (1962a).

Table 3 — Distributions of character values as compared between *O. sativa* (Sa) and *O. glaberrima* (G1).

Character	class interval (Basic Value)	Sp.	Score										No. of strains	Mean	
			0	1	2	3	4	5	6	7	8	9			10
Spikelet length	0.4 mm (5.2 mm)	Sa.	1	4	7	12	13	19	15	4	1	2	2	89	8.05
		Gl.				2	3	24	24	9	4				
Spikelet width	0.25 mm (1.25 mm)	Sa.	1	9	14	23	14	14	3	1	1			80	3.63
		Gl.			1	4	26	33	3	1					
Lth/width ratio	0.25 (1.75)	Sa.	2	6	17	13	12	14	11	3		1	1	80	2.70
		Gl.		1	4	51	12								
Apiculus hair length	0.1 mm (0 mm)	Sa.	3		24	19	7	8	7	3	2			73	0.35
		Gl.	47				1	12	7	1					
Awn length	1 cm (9 cm)	Sa.	68	3		2	4	6	1					84	0.73
		Gl.	56	2	1	3	4								
Weight of 100 grains	0.2 gm (1.3 gm)	Sa.	1	2	9	9	12	19	10	8	7	5	2	84	2.32
		Gl.			1	1	8	13	3	1	2	1			
Anther length	0.2 mm (1.8 mm)	Sa.	4	6	11	9	8	5	4					47	2.38
		Gl.	2	11	5	3									
Ligule length	0.4 cm (0.2 cm)	Sa.			4	24	34	29	3					94	2.09
		Gl.	58	23											
Panicle length	2 cm (10 cm)	Sa.	1	1	2	10	16	31	26	10	4	2	2	106	20.0
		Gl.		1	4	10	14	18	14	3					
Rachis no. per panicle	2 (4)	Sa.	3	8	23	31	20	6						106	9.9
		Gl.		2	6	16	19	14	2	4					
Spikelet no. per panicle	20 (20)	Sa.	1	2	4	18	28	20	15	6	8	2	2	106	110.6
		Gl.		4	11	18	17	8	3	1	1				
Days required for overcoming dormancy (Unhulled seeds)	20 days (20 days)	Sa.	20	25	29	18	1	2	1	1				97	53.8
		Gl.							17	7	2				
KClO ₃ resist. (Conc. in log)	0.3 (-3.6)	Sa.			6	20	31	53	8	3				106	-2.31
		Gl.	4	2	15	19	16	6	2						
Low temp. resist. (index number)	0.1 (0)	Sa.	24	24	10	7	8	6	2	4	2		1	88	0.22
		Gl.		1		4	1	2	1	7	10	3	3		
Damage by drought (Index-no.)	0.5 (0)	Sa.	1	2	6	24	25	15	16	27	2			118	2.53
		Gl.							3	4	22				
Floating ability (Index-number)	2 (4)	Sa.	2	2	1	1		1	2	1				10	10.2
		Gl.		1		1	3	3	2	1					
Degree of grain shedding (Index)	1 (1)	Sa.	42	39	14									95	
		Gl.	37	36	11	4									

After Morishima *et al.* (1962a)

Table 4 -- Mutants selected from an M₂ population (7079 plants, EMS treated) of a *glaberrima* strain insensitive to photoperiod and with colorless pericarp.

Type compared with <i>sativa</i> mutants	No. of plants	Frequency x 10 ⁻⁴
Dwarf, "Daikoku"	10	14.1
Dwarf, tillering		11.3
Dwarf, others	18	21.4
Chlorosis	13	18.4
Narrow leaf	4	5.6
Broad leaf	1	1.4
Brown discoloration	9	12.7
Rolled leaf	1	1.4
Branching	1	1.4
Brittle culm	2	2.8
Liguleless	12	17.0
Lax panicle	1	1.4
Long empty glume	1	1.4
Double glume	1	1.4
Hairy glume	1	1.4
Awned	1	1.4
Apiculus coloration	1	1.4
Minute grain	2	2.8
Large grain	2	2.8
Round kernel	1	1.4
Long kernel	1	1.4
Glutinous endosperm	1	2.6*
Early heading	3	4.2
Early lodging	1	1.4
Semi-sterile	2	2.8

*Frequency of heterozygotes ; homozygote frequency is its 1/4.

Table 5 – Distributions of pollen fertility in B₈F₁ and B₈F₂ generations of a backcrossing experiment between *sativa* and *glaberrima*.

Generation	Pollen fertility (%)									No. of	No. of
	15	25	35	45	55	65	75	85	95		
<i>sativa</i> background :											
B ₈ F ₁	1	1	4	8	11	7	2		6	40	13
B ₈ F ₂			1		2	2	2	1	253	261	9
<i>glaberrima</i> background :											
B ₈ F ₁		1	8	12	10	2				33	5
B ₈ F ₂									98	98	4



Table 6 – Correlation of characters among 18 F₇ lines from *sativa* (108) * *glaberrima* (W039).

Character	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
1) F ₁ pollen-fertility with <i>sativa</i> (108)						
2) F ₁ pollen-fertility with <i>sativa</i> (T65)	.50*					
3) F ₁ pollen-fertility with <i>glaberrima</i> (W039)	-.18	-.26				
4) Ligule length	.00	.59**	.01			
5) No. of secondary panicle branches/primary branch	-.28	.03	-.24	-.20		
6) Regenerating ability of excised stem segment	.09	.34	-.23	.47*	.14	
7) Lemma hair length	.03	.27	-.44	.23	-.08	-.25

*Significant at 5 % level, ** at 1 % level.

ORGANIZATION OF AFRICAN RICE EXPLORATION, CONSERVATION AND ASSESSMENT

W.M. Steele and S.D. Sharma
IITA, Ibadan, Nigeria

INTRODUCTION

We make these suggestions for the organization of rice conservation in Africa on the assumption that collaborating scientists meeting in Paris shall have identified and agreed upon priorities for future rice exploration, and that new work can begin in 1977. Furthermore, we urge the meeting to consider the desirability of asking an organization well based in West Africa to take responsibility for coordinating these activities. There are four reasons why we consider this to be very important :

- a - West and Central Africa have been and will probably continue to be the most important regions in which we do this work.
- b - Successful exploration in such a politically diverse region depends very largely upon close and cordial personal contact with national government officials and agricultural scientists over several months of the planning phase of every exploration mission.
- c - The logistics of exploration require a well-founded local base.
- d - Strong local control is required for continuing effective coordination of the evaluation rejuvenation of rice germplasm in African environments which represent the major ecosystems to which rice is adapted.

WARDA, IRAT/ORSTOM and IITA are organization of international character established in West Africa, and so well placed to take this responsibility ; and IRRI, though located far away, must be integrated into the conservation program to make maximum use of their wide experience and expertise. It seems probable that IRAT/ORSTOM and IITA will make large inputs, certainly with regard to the involvement of their personnel, and in the logistics of exploration and evaluation. They will work with WARDA when necessary to plan exploration, and in the evaluations.

To ensure close collaboration between the four organizations we suggest :

- a - That IITA take responsibility for coordinating future work. We are willing to do so, and believe that there are good reasons why this arrangement is desirable.

First the valuable contribution available from IRRI may be most effectively used if it is integrated directly through the coordinating organization. Because IRRI and IITA are sister Institutes this will be administratively efficient, and in practice IRRI and IITA staff can work together closely in all phases of the program.

- b - IITA has on its staff an experienced rice conservationist whose major work will be to collect, evaluate and conserve rice germplasm. He is a member of a team of three scientists and two postdoctoral fellows who form IITA's "Germplasm Collection Unit". They are supported by technical staff, and have the backing of all IITA's research support services for

O.R.S.T.O.M. Fonds documentaire
N° : 21637, ex 2
Cpte 3. A

germplasm collection, evaluation and conservation. IITA has a medium (5°C) term seed store and hopes soon to have a long-term (-18°C) seed store.

- c - IRAT/ORSTOM will have the dominant role in Francophone Africa and will collaborate with IITA/IRRI in exploration and evaluation wherever possible.
- d - WARDA will make whatever inputs it can in terms of personnel and materials for exploration and evaluation, but its chief role may be to liaise with West African governments in planning our work.

Our views on the organization of various aspects of the work are discussed in more detail later.

FUNDING

Paying for this work to be done is, of course, the first problem to be solved. We assume that collaborating organizations will pay the salaries, travel and accommodation expenses of their own personnel. IITA and IRRI will certainly do so. Further, when IITA personnel and vehicles are involved in exploration we shall pay the drivers' wages, the costs of fuel and vehicle maintenance, taxes and tolls and other incidental expenses of the exploration term. We hope that IRAT/ORSTOM will agree to do the same if their vehicles and drivers are used. To a limited extent IITA may provide money to assist the evaluation and rejuvenation of rice germplasm by other organization ; but we expect this work to be done mostly at established research centres where adequate staff and funds are already available.

We request that the Paris meeting discuss and identify any need for additional money to support rice conservation in 1977 and subsequent years. For example, new finance may be required for one or more vehicles and for exploration equipment, as well as to support any large extension of rice evaluation, rejuvenation and distribution activities (exchange of existing collections).

EXPLORATION

1. PLANNING

We recommend that IRAT/ORSTOM accept responsibility for planning exploration at the national level in Francophone Africa, and that IITA do the same in Anglophone Africa. We would expect both to work with the administration of WARDA if assistance is necessary to establish contacts with West African governments and national research organizations.

Working several months ahead of proposed exploration such planning should aim to achieve :

- a - A cordial working relationship with, and possibly the involvement of national government officials and local scientists.
- b - Freedom of entry and of movement for personnel and vehicles.
- c - Accommodation bases.
- d - The involvement of knowledgeable local personnel to act as guides and interpreters.
- e - The cooperation of the leading national agricultural research organization, especially as a depository for seed donated to the country in which it was collected, and for the safe storage of duplicate samples until the necessary plant quarantine authority has approved their export across national frontiers.

2. EXPLORATION MISSIONS

- a - Leadership : In Francophone Africa IRAT/ORSTOM, in Anglophone Africa IITA.
- b - Personnel : Usually two plant collectors and the driver. The identity of plant collectors will depend upon the region explored and the leadership agreed upon. On this basis IRAT/ORSTOM and/or IITA will always be involved, one or other sometimes accompanied by personnel from other collaborating organizations (which may include national organizations in the country explored).
- c - Vehicles : Normally, but not necessarily, four-wheel drive vehicles will be used. IITA offers one such vehicle for use within reasonable range of Nigeria (at most 3-4 days drive from Ibadan). Working in countries farther away, or if more than one exploration team is at work, IRAT/ORSTOM or WARDA would make a vehicle available, or one must be purchased.
- d - Local Bases : We recommend that exploration be from few well chosen bases to which teams return repeatedly after periods in the field. The alternative, which we do not favour, is continuous travel with few nights spent in many bases.
- e - Data collection : A standard French/English field data collection form, specifically designed to meet our needs in Africa, should be adopted and then used in all future work. Standardization here is important, especially in regard to describing pest and pathogen incidence and the local environment. It will assist in the subsequent task of documentation.

In principle, we favour the least complex data collection forms to meet these needs.

- f - Sampling Technique : We request that the Paris meeting discuss and agree upon the adoption of a standard seed sampling method for use in the field. Essentially, we have in mind that standard sampling methods will improve the value of future evaluation because we shall have a clear understanding of what was put "in the bag" during collection.

(We emphasize these references to standardization because scientists with various background, training and language will be involved in the work).

3. PLANT QUARANTINE

We believe it to be very important that national and regional plant quarantine authorities be informed of our plans for future exploration, and that they are given advance notice of the services we may request from them.

Among the collaborating organizations involved in West Africa, WARDA may be best able to liaise with plant quarantine authorities for the movement of rice collections within and from West Africa.

CONSERVATION

Samples of the collection of rice from Africa must enter the world collection maintained in long-term storage by IRRI and the laboratories with which it collaborates.

In so far as facilities for safe long-term storage are also available at IITA and in Paris it may be desirable that African material shall be conserved also in those centres. This is logical if we agree that seed in permanent storage must be rejuvenated in West African environments similar to those from which it was collected.

The question of medium-and short-term storage of "working collections" is closely related to agreed policy for evaluation. IITA is able to store working collections, and in so far as WARDA may be involved in evaluation, they may also wish to keep parts of any collection in medium-term storage.

The danger here is in creating a burden of seed increase and distribution activity exceeding that which is necessary for secure conservation and effective evaluation. An agreed policy is required.

EVALUATION

Effective evaluation and the work of documentation and analysis which it generates are perhaps the most costly routine activities we shall undertake. We strongly favour evaluation in several locations representing the African ecosystems where rice production is or can be successful. (IRRI will independently evaluate in the Asian ecosystems). But such locations must be few in number for cost efficiency, and they must be carefully selected not only to represent a range of environments, but also as places where the best scientific methods are used by well qualified personnel (including pathologists, entomologists and other specialists). These requirements effectively restrict site selection to existing agricultural research organizations, or their sub-stations in Africa, and so it seems probable that IRAT/ORSTOM, IITA/IRRI and WARDA will undertake the work.

Standardized experimental practice and descriptors.

For comparative analysis of evaluation data from several locations the need for standard field experimentation methods needs no emphasis. These standards should be defined by the coordinating organization. We believe it to be equally important that a standard set of descriptors be defined to evaluate rice. As well as characters of interest to breeders such a standard set should include several others known to be highly heritable and which can be used to "label" and identify rice accessions. (In the longer term we should bear in mind the value of isoenzyme analysis as a tool in categorizing and classifying germplasm collections).

DOCUMENTATION

IITA proposes to use the EXIR system for the computer management, analysis and documentation of all its germplasm collections. Dr. Steele will visit Colorado in March, 1977 with IITA's biometrician so as to hasten the use of the system in Ibadan. Once EXIR is operational at IITA, and in view of our probable involvement in rice evaluation, we will undertake the documentation (and publication) of rice germplasm data if asked to do so.

I.R.A.T.
Direction Générale
110, rue de l'Université
75007 PARIS

O.R.S.T.O.M.
Direction Générale
24, rue Bayard
75008 PARIS