

熱帯アジアの野生稻の分布とその特性

片山 忠夫*

Distribution and Some Characteristics of Wild Rice, Genus *Oryza*, in Tropical Asia

Tadao C. KATAYAMA*

This report reviews the distribution, origin, evolution, dissemination, and diversification of wild rice in and around tropical Asia. Some characteristics of wild rice species are described from the viewpoint of their morphological and ecological characters.

The genus *Oryza* is constituted by about 20 valid species, including two cultivated and many wild species. As in other cereals, the evolutionary pathway of cultivated rice may be conceptualized as: wild perennial species→wild annual species→cultivars. Wild relatives of *O. sativa* are widely distributing in tropical and subtropical Asia and Oceania. Record of them has been found in Thailand, India, and South China dating back as far as 3,500 B.C. They are rich in genetic diversity, much of which remains to be tapped, and which stems largely from their wide geographical dispersal and eco-genetic diversification. From the

1960s, abundant research into and collection of wild rice in Asia has been reported.

The characteristics of wild rice species in tropical Asia have been discussed in comparison with the wild rice distributed in other regions in terms of grain morphology, anatomical and histological characters of glumes and leaves, germination behaviour, seed longevity, affinity between embryo and endosperm, flowering order and time of grains in a panicle, panicle structure, floating habit, and specificity of *O. officinalis*.

Several factors account for the different photoperiodic sensitivities in the genus *Oryza*. It can be concluded that the adaptation to natural photoperiod has played an essential role in the existence of cultivated and wild species. Some characteristics become clear from the physiological and evolutionary relationships and phylogenetic differentiation of the genus *Oryza*.

はじめに

栽培稻の起源、進化、栽培歴、分化および分散経路などの諸問題は、生物学者はもちろんのこと、多くの地理、考古、社会科学に關与する学徒の間でも大いに興味を抱かれるものである。しかし、稻ということばが、稻属全体を意味する場合、栽培稻だけを意味する

場合、などが混同されていることに加えて、稻属の分類自体が依然として統一見解をもち得ていないことなどが原因で、同一の結果に対して異なった解釈がなされている場合も稀ではない。

前述の諸課題はいずれも農学の分野にとってきわめて興味あるものではあるが、ここではそれらの概要に触れるに止どめ、栽培稻に關連の深い野生稻の種類、分布とその特性を、アジアとその周辺のものを中心として、形態および生理・生態的項目について概説する。

* 鹿児島大学農学部 ; Faculty of Agriculture, Kagoshima University, 1-21-24 Korimoto, Kagoshima 890, Japan

稲属の種類と起源に係わる事項の概要

1) 起源

稲属に属する種は約20種である。広く熱帯アフリカ、南米、アジア、オセアニアに分布している。稲属の分類と起源に関する研究の歴史は古いが、まとまったものとしては Roschevicz [1931] に始まる。Chevalier [1932] は、アジアとアフリカの栽培稲の共通祖先として *Oryza perennis* MOENCH を考えた。その後の報告は多いが、下って Harlan [1973] は、野生稲と栽培稲の weedy 関係の研究から、すべての稲属種の起源地を Gondwanaland と報じた。Tateoka [1962 b] は、*O. sativa* complex と *O. glaberrima* complex の6種を栽培稲の2本柱とその近縁種群であると提案した。また、Nayar [1973] は、起源に関するさまざまな遺伝的研究の成果を渉猟した。

2) 進化過程

稲属の進化に係わる諸説をとりまとめると、アジア栽培稲の祖先型には① *O. rufipogon* GRIFF. (= *O. sativa* v. *rufipogon*), ② *O. sativa* L. v. *fatua* PRAIN (= *O. sativa* L. f. *spontanea*), ③ *O. perennis* MOENCH の3系列が直接関与していると考えられる。さらに、過

去においては *O. minuta* や *O. officinalis* も考えに入れられていた。多くの業績を踏まえて [Simmonds 1976; Whyte 1974], 進化過程の大筋は wild perennial → wild annual → cultivated annual と考えてよい。最近では type specimens とそっくりの植物はめったにみられないほど、自然界の植物群落がさま変わりしていることも、研究を難しくしている一因である。これは、野生稲が永年にわたって環境に適応しながら変化してきた結果である [Chang 1976]。

Sharma et al. [1965] は *O. nivara* の調査結果から、1年生、種子繁殖、地下茎消失、浅水適応の諸形質が、栽培稲の進化過程では顕著であると考えた。結局、世界に広く分布する栽培稲である *O. sativa* には *O. spontanea* を、アフリカのみ分布している他方の栽培稲である *O. glaberrima* には *O. breviligulata* を、それぞれの直接祖先種と考えるのが妥当であるとした。筆者も同じ考えである。*O. sativa* の prototype はヒマラヤにあったと考えられる。*O. glaberrima* のそれはニジェール河沿いと考えられる。

3) 分類とゲノム構成

稲属の分類、ことに栽培稲近縁種の区分と相互関係およびゲノム構成に関する分野では1963年のシンポジウムで一応の区切りが行わ

表1 *Oryza sativa* に近縁な野生稲の分類提案 [IRRI 1964]

Genus <i>Oryza</i> Previous Classification	Proposed Alternative Classification*		
	1	2	3
<i>sativa</i> var. <i>fatua</i> or f. <i>spontanea</i>	<i>sativa</i> var. <i>fatua</i>	<i>sativa</i> var. <i>fatua</i>	<i>rufipogon</i> subsp. <i>rufipogon</i>
<i>perennis</i>	<i>perennis</i>		
American form	subsp. <i>cubensi</i> .	<i>perennis</i>	<i>rufipogon</i> subsp. <i>glumaepatula</i>
Asian form	subsp. <i>balunga</i>	<i>balunga</i>	<i>rufipogon</i> subsp. <i>rufipogon</i>
African form	subsp. <i>barthii</i>	<i>barthii</i>	<i>barthii</i>

* Proposed classification number 1 in the above scheme was adopted by the Symposium on February 8, 1963, as a tentative or temporary classification for the group.

れた [IRRI 1964]。表 1 に 3 案を対比して示し、表 2 にゲノム構成とそれらの分布地域を示した。その後幾多の報告が行われ、現在では表 3 の様式 [Sharma 1983 ; Sharma *et al.* 1965] が一般的であるが、必ずしもこの方式を使用しない向きもある。なお、*O. longistaminata* に A¹ を、*O. barthii* に A² を使用し、*O. glaberrima* との関連を論じ、また B、

C, D, E, F ゲノムと A ゲノムとの関係进行分析するなど、幾多の問題が継続して研究されている。

4) 栽培史

野生稻の“栽培”があったか否かの議論も面白い。半栽培、保護的“作物”としての位置付けは否定できない。現在なお熱帯・亜熱帯アジア、アフリカにおいて、柵を設け、村落共有財産として保有されている例が多い事実からも首肯けよう。

栽培稻の“栽培”は、9,000年の歴史があるといわれる。多年生から1年生への進化が北東インド、東南アジア北部や南部および中国南部で、それぞれ異なった標高、温度条件下において、高低温の交代する厳しい環境の中で起こった [Whyte 1972]。Gathering-and-selection の連続的な過程を経たことは、現在の野生稻集団のとり扱いからも判る [片山

表 2 稻属の種名とゲノム記号の提案 [IRRI 1964]

Genomes	Oryza Species	Distribution
AA	<i>sativa</i> *, <i>sativa</i> var. <i>fatua</i> (or f. <i>spontanea</i>), <i>perennis</i> subsp. <i>balunga</i>	Asia
A ^b A ^b	<i>perennis</i> subsp. <i>barthii</i>	Africa
A ^{cu} A ^{cu}	<i>perennis</i> subsp. <i>cubensis</i>	America
A ^g A ^g	<i>glaberrima</i> *, <i>breviligulata</i> , <i>stafii</i>	Africa
CC	<i>officinalis</i>	Asia
BBCC	<i>minuta</i> * <i>eichingeri</i>	Asia Africa, Asia
CCDD	<i>latifolia</i> *, <i>alta</i> , <i>grandiglumis</i> , <i>paraguaiensis</i>	America
EE	<i>australiensis</i>	Australia
FF	<i>brachyantha</i>	Africa

* Representative species of the subgroup.

表 3 稻属の分類とゲノム構成 [Sharma 1983]

I. <i>Sect. Oryza</i>	
(A) <i>Ser. Sativae</i> :	
In Asia	: <i>sativa</i> (AA), <i>nivara</i> (AA), <i>rufipogon</i> (AA), <i>meridionalis</i> (AA)
In Africa	: <i>glaberrima</i> (AA), <i>barthii</i> (<i>breviligulata</i>) (AA), <i>longistaminata</i> (AA)
In America	: <i>glumaepatula</i> , i.e. <i>cubensis</i> (AA)
In Australia	: <i>meridionalis</i> (AA)
(B) <i>Ser. Latifoliae</i>	
In Asia	: <i>officinalis</i> (CC), <i>collina</i> (CC), <i>malampuzhaensis</i> (BBCC), <i>minuta</i> (BBCC)
In Africa	: <i>punctata</i> (BB), <i>eichingeri</i> (CC), <i>schweinfurthiana</i> (BBCC)
In America	: <i>brucheri</i> (??), <i>latifolia</i> (CCDD), <i>alta</i> (CCDD), <i>grandiglumis</i> (CCDD)
In Australia	: <i>australiensis</i> (EE)
II. <i>Sect. Angustifolia</i>	
In Africa	: <i>brachyantha</i> (FF), <i>angustifolia</i> (??), <i>perrieri</i> (??), <i>tisseranti</i> (??)
III. <i>Sect. Padia</i>	
In Asia	: <i>granulata</i> (??), <i>meyeriana</i> (??), <i>abromeitiana</i> (??), <i>ridleyi</i> (????), <i>longiglumis</i> (????), <i>schlechteri</i>

Based largely on Sharma *et al.* [1965]. *Oryza brucheri* is a provisional name for the diploid *Oryza* species of *O. latifolia* complex, reported by Brucher.

1986 a ; Vishu-Mittre 1974]。

5) 遺物

野生稻の遺物としては、Mohenjodaro の BC 2,500 [Andrus *et al.* 1958], Ban Chiang 出土の青銅製腕輪に詰まった土中に見出されたもの、BC 1,000 は *O. spontanea* と思われた。Non Nok Tha 出土品、BC 3,500 [Bayard 1970] についても、野生稻と判断された。

日本においても、洪積世最末期の江古田植物化石層出土のものが野生稻ではないかとする報告もあるが [直良 1955], 粒形などからみて野生稻とは判断できない。中国についても種々の報告があり、南部には *O. sativa* var. *spontanea*, *O. officinalis*, *O. granulata* などが非常に古い時代から分布していたと思われる [廣東農林学院 1974 ; 丁穎 1957 ; 1964]。

野生稻の分布地域と分布・分化特性

1) 分布地

野生稻の全世界的分布地域の概略を示した

のが、図1である [Katayama 1969 a]。また、東南アジアおよび中国南部における栽培稻に近縁な野生稻に限って示した分布図 [Chang 1975] に、採集地点を拡大、東部ニューギニアまで追加・修正したのが、図2 [Katayama 1963 a] である。さらに、分類学上問題点の一つとされている *O. latifolia* complex 各種の分布地域を示したのが、図3である [Tateoka 1962 a]。

野生稻の分布地を調査した報告は19世紀にすでにみることができなが、組織的な分布調査は、インドのオリッサ州の Jeypore Tract において1950年代に行われたものが最初である [Govindaswamy *et al.* 1966]。次は、日本のグループが東南アジア、南アジア、東・西アフリカ、ニューギニア、ラテンアメリカなどに17回にわたって行なった記録が目立つ [Katayama 1963 a ; 1968 ; Kihara *et al.* 1960]。その後個々の調査としては、熱帯アジアでの報告に限ってみると、1950年代後半から1960年代にフィリピン [Tateoka 1965 ; Tateoka *et al.* 1963], タイ [Akihama *et*

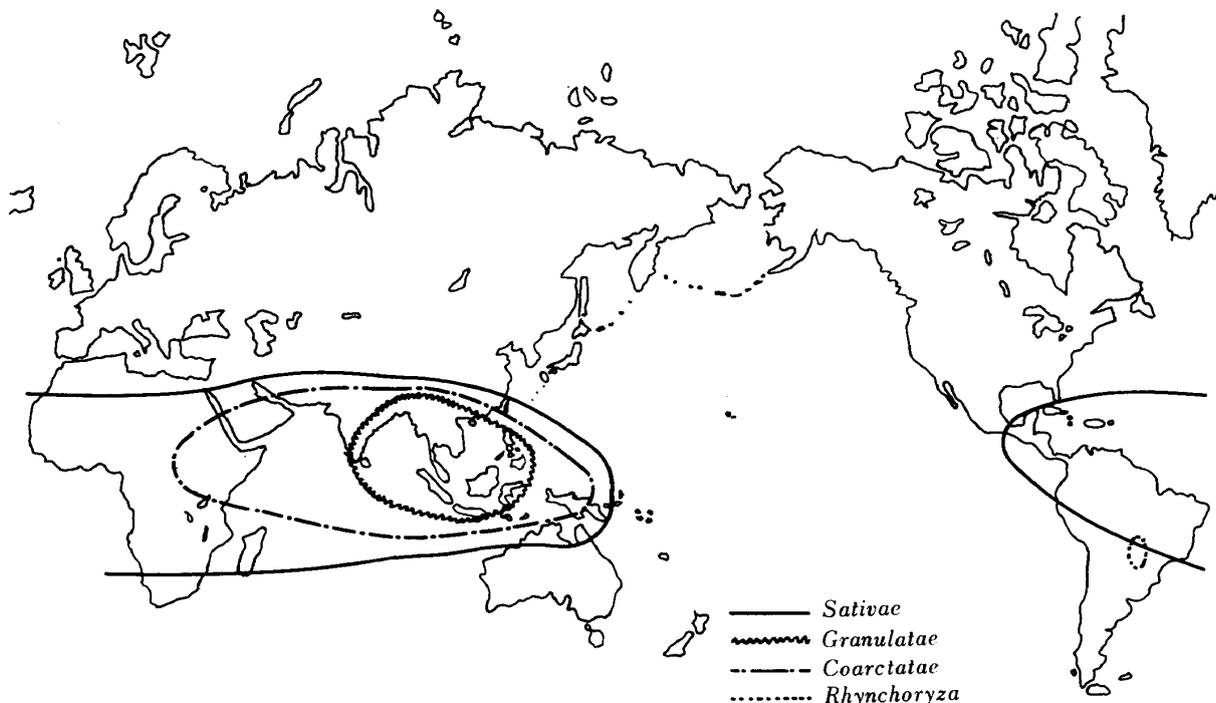


図1 地球上の稻属の分布図 [Katayama 1969 a]

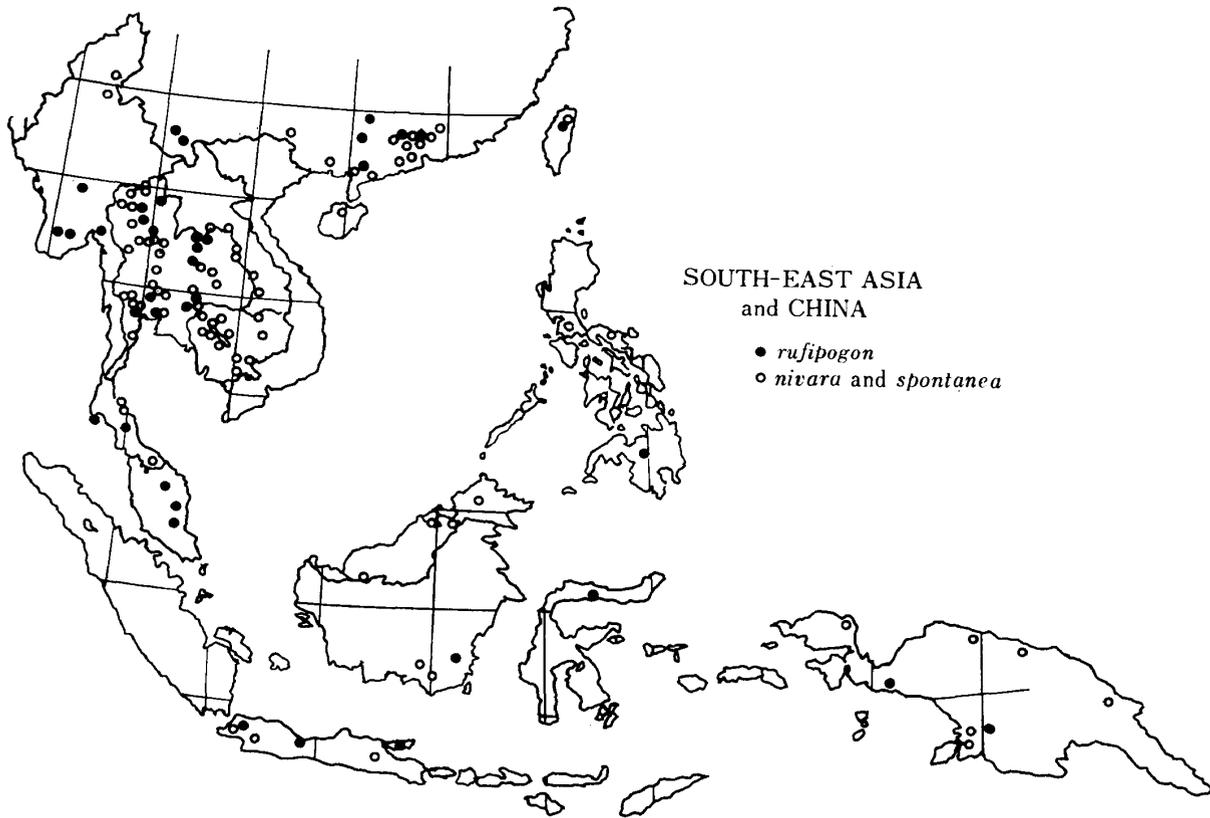


図2 東南アジアおよび中国とオセアニアの一部における近縁野生稻の分布地図 (Chang [1975] に加筆)

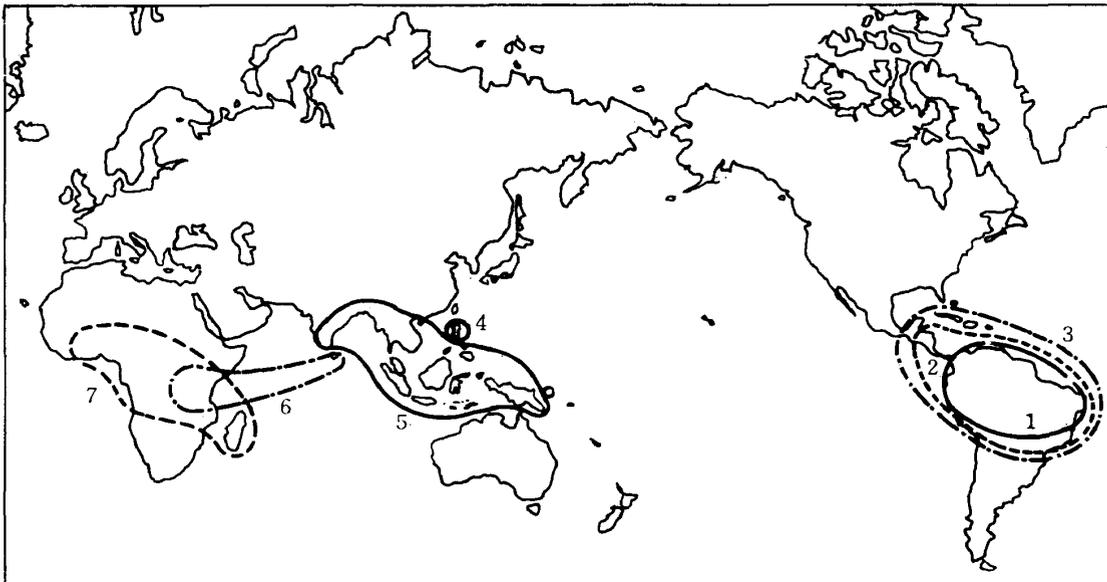


図3 *Oryza latifolia* complex 各種の分布地の概要
 1. *O. grandiglumis*; 2. *O. alta*; 3. *O. latifolia*; 4. *O. minuta*; 5. *O. officinalis*;
 6. *O. eichingeri*; 7. *O. punctata* [Tateoka 1962 a]

al. 1970], インド [Akihama *et al.* 1972; Katayama; Watabe; Kuroda 1972; Sampath *et al.* 1958], セイロン (スリランカ) [Katayama; Akihama; Weliwita 1972], 中国 [Ho 1969] などがある。1967年から1971年にかけて、IRRI とその協力者によって、インドネシア、ネパール、フィリピン、スリランカ、南ベトナムにおいて野生稻が採集された。

1970年代後半からは、東南アジアの *Perennis* 群の分布図に Harlan [1975] によって中国が明確に示されるようになった。さらにインド [Katayama 1980 a; 1980 b], インドネシア [Katayama 1984; 1986 b], タイ [Morishima *et al.* 1984], ネパールほか [Morishima *et al.* 1980] など、幾多の報告がなされた。

なお、各時代に個々の報告を適宜まとめてレビューしたものとしては Roschewicz [1931], Katayama [1963 b], Chang [1975] などがある。

2) 集団の特徴

熱帯アジア野生稻の分布特徴をまず集団レベルでみる。

集団の規模はもちろんさまざまである。地形的、地質的、気象的、さらには人間集落との係わり方にも大いに関係して、それぞれの位置付けがある。一例をインドの Mahanadi 河と Godavari 河の周辺についてみる (図4 [Akihama *et al.* 1972])。Raipur や Jeypore のように、稲作の歴史が古くから知られている地域の野生稻集団の規模は大きい。また、それらの移動には両河が大いに関与している。この図では、集団の大

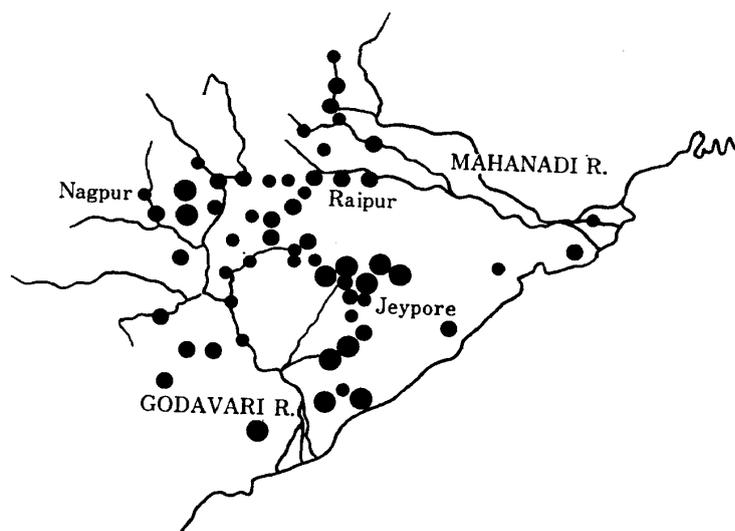


図4 インド・カタック西部における野生稻の分布図。集団の大きさを、大・中・小で表示 [Akihama *et al.* 1972]

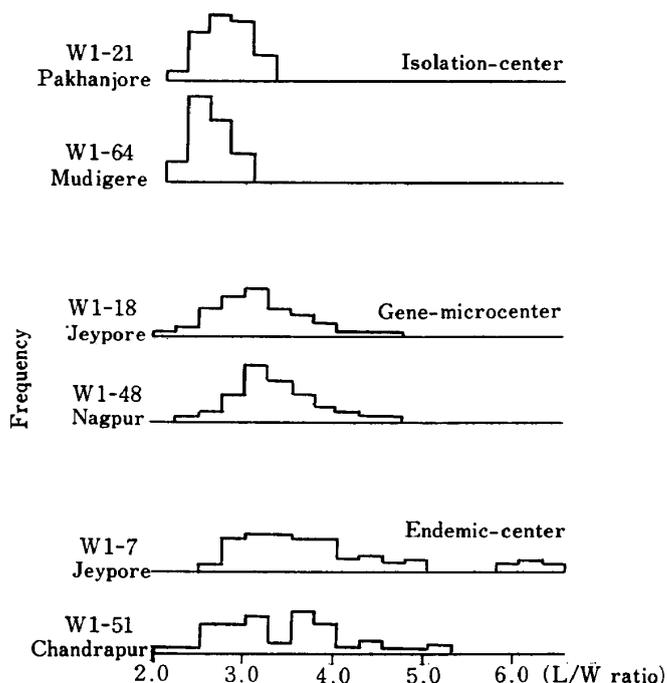


図5 インド・カタック西部における野生稻の分布。粳の長幅比からみた、3種の遺伝子中心型 [Akihama *et al.* 1972]

きを相対的に大、中、小に分けて記載してある。これはまた、Jeypore Tract が野生稻の secondary center であるとする考え [Sampath *et al.* 1958] を、裏付けているものと思われる。図5は、野生稻の形質の一つである粳の長幅比を例にとり、集団内での頻

度分布を示し, Harlan [1963] の考えをモデルにしながらか分類を試みたものである [Aki-hama *et al.* 1972]。非常に狭い変異幅を示す集団から, 逆に広くかつ, 不連続な変異幅を示す集団まで見出された。この手法は集団の特徴を把握するには便利であり, しばしば活用され, 各集団の意義付けがなされた。

O. officinalis の分布は, 栽培稲や近縁野生稲のそれとは大いに異なる。この種の分布は, 他のアジア野生稲に較べて, ボルネオ島に広く分布し, しかも他の地域における同種より集団規模が大きい。時には日陰と日当りの良いところで, *O. sativa* と sympatrically に分布している。さらに, 粒形, 葉身長, 草丈などの形質的特徴や, 感光性形質などを考慮に入れた場合, *O. officinalis* はボルネオ島あるいはその周辺で起源し, 感光性を示し, 分布拡大とともに不感光性系統が分化した, 一種独特の種であると判断された [Katayama 1964 c]。

3) 分布限定要因

野生稲の環境適応性はかなり広いが, 無条件に分布しているわけではもちろんない。主な分布限定要因には普遍性, 種特異性, 亜種特異性, 系統特異性, 地域特異性などがあり, ある場合にはきわめて明確である [Katayama 1985; 片山 1986 a]。多くの関係因子のうち二, 三の項目に触れる。

ニューギニアに分布する *O. longiglumis* は浮稲性を示している。多くのアジア各地の栽培稲や野生稲でみられる浮稲とは異なり, 分布地域が closed area でなく氾濫原, 河筋に生育する環境であるため, 雨季盛期には集団で floating migration を起こす。出穂期には乾季に切り換わり, 水位が下がり定着し temporary residence の様相を示す。長期間にわたりこの経過を繰り返す結果として, 広い集団移動範囲を示す。

人間との係わり方では, 水溜・貯水池・養魚などと結び付く場合に, 保険作物的意味を合わせ持つ。この場合は野生稲集団は保護され, 分布状態が安定してはいるが, 概して年々厳しい自然淘汰を受けつつ生き残っている。それには乾湿一程度, 季節変動, 年変動; 集団のなり立ちと規模—gene-centers の型, 新旧, 変異性の多少; 地形的条件—急傾斜と緩傾斜, 湿原からの距離; 人間集落—ruins, stupa, ruler, 家畜, 農業形態; 気象—大気汚染, 野生稲の感受性などが, 大筋として直接的に関与している条件の骨格である。

4) 分散

栽培稲に近縁であるアジア野生稲の分化の視点に立ち, それらが示す“多様性”と歴史の古いことが知られている栽培地との地理的關係を検討すると [Akihama *et al.* 1972; Katayama *et al.* 1974], 栽培化と定着化は野生稲の最大変異帯の周辺部で起こったことになる。野生稲の最大の分化が見付かったところが, 必ずしも第1原産地とは限らない。例えば, 南米やオーストラリアの野生稲集団には, 古い型がいまなお多数残されてはいるがそれは原産地ではなく, 栽培稲をも含めて, 邪魔がほとんどなかったために残されていると考えられる。

5) 野生形質の変貌

アジア野生稲の特徴の一つは, 集団がその内部に多量の遺伝的変異を含むことである。さらに, それは原始的栽培稲にも引き継がれていることが多い。野生稲から栽培稲になるに従って起きた変化には, さまざまな形質があり, その程度もまたさまざまである。そこには栽培圧も加わった [Oka *et al.* 1971]。以下に, その主な項目を列挙する。

1 年生化, 脱粒性低下, 交雑率低下, 温度などの環境適応幅の拡大, 感光性形質の変

化、温度反応の変化、肥料反応の拡大、草丈・葉長・稈長・稈径・穂長の変化、葉数と出葉周期の変化、根圏の拡大、幼苗・成苗の伸長力拡大、分けつや穂形成同伸性の明確化、個体の光合成能力の拡大、第2次・第3次分けつの増大、第2次・第3次枝梗の増大、葯の短縮、穎表面の毛の減少、粒形の拡大、粒厚の拡大、粒の充実期間延長、色素減、地下茎減、発根力増大、芒減少、種子の休眠性減少、耐寒性減少。いずれも他の禾穀類にみられる変化と大差はなく、形態、生態、生理全般にわたるものである。

一方、耐深水性に表わされる浮稲性については、変化することなく引き継がれているとみなすことができる [Kihara *et al.* 1962]。

最初の1年生化の項目について少し触れておく。野生稻の年生については、完全に1年生である種の方が少ないというべきであろう。多年生から1年生への形質移行過程を知るために、主稈が出穂したあとの各分けつ芽の生長点を調査した。その結果、主稈が生殖生長に移った場合に、低位分けつ芽にまで花芽の刺激が移行し、すべての分けつ芽が生殖生長になった場合は1年生となり、一部でも栄養生長の状態では休眠芽となれば多年生になることが確認された [片山 1965]。

アジア野生稻の集団における繁殖形式の調査から、種子繁殖のみ、無性繁殖のみ、およびその中間型が見出された。それには水分の存在が関与していること、それぞれの集団の植物がもつ酵素にも差があることが確かめられ、さらにその中間型が *O. sativa* の祖先型であると推定された [Sano *et al.* 1980]。

6) 共存共栄

野生稻と栽培稻の分布地点をそれぞれ独立に調査すること、あるいは両者が混在する分布地点を同時に調査することは、ともに野生稻で起こった栽培化の過程を考察するのに有

益である。その過程は栽培稻のもつ繁殖法、野生稻のもつ雑草性によって異なる。Raipurでは稻株の35%が野生型であるという観察があるが、逆に両者が全く棲み分けている場合も多い。従って、この問題、両者が *allopatrically* か、あるいは *sympatrically* に生息しているかについて、両種が明確に見分け難い場合もあり、いずれか一方のみと断言することはできない。また道路からの距離、家畜や人間による *disturbance*、他の植物の種類やその侵入程度、ことに近縁イネ族植物 (*Leersia* sp. など) の存在すらも、この問題と無関係ではない。

アジア野生稻の形態的および生理的特性

野生稻の形態的および生理的形質を比較検討すると、全世界の野生稻を対象にした場合には明確だが、アジア野生稻に限定すると不明確になる種の特徴もある。ここでは、可能な限りアジア野生稻に絞って、調査した多くの形質のうち、10形質について紹介する。

1) 粒形

粒の形や大きさで種を区分する研究は、*O. officinalis* complex の場合、*O. officinalis*, *O. minuta*, *O. eichingeri* および *O. punctata* の間で試みられ、粒長、粒幅の変異幅を対比しつつ区分されている [Tateoka 1965]。しかし、*Meyeriana* complex の場合には、3種の間で中間値が多く存在するため、区分は不可能であり、これらを3亜種とする方が妥当であるとされた。また、*O. sativa* complex の場合に、亜種または近縁の種相互で比較すると中間型が多く、区分は困難である。むしろ、その状態こそが真の姿である。しかしこの場合、アジアとアメリカに分布する種と、アフリカに分布する種に分けられるとする見方もある。従って、粒形の特徴から、種、地域特

異性を表示するのは、厳密に言えば、ある程度の危険率をあらかじめ見込まなければならぬ。

栽培稻の一種、*O. sativa* における A, B, C 型に分割する方法などは確立された技術であるが、野生稻では集団内変異、不稔性、長芒、穎毛などの特徴的形質があり、測定者による誤差は免れない。ここではまず、アジア野生稻のうち、A ゲノムをもつ野生稻の地域平均値を比較してみる [Katayama 1963 a ; 1964 c ; 1968 ; 1980 a ; 1980 b ; 1984 ; 1986 b ; Katayama ; Akihama ; Weliwita 1972 ; Katayama ; Watabe ; Kuroda 1972]。

表4は、アジア7地域における近縁野生稻の粳型6形質にみられた平均値を対比したものである。この表でみる限り、東部ジャワの系統が長形であるが、Ganga 群のものも長形に属すると考えられる。しかし、インド内部

では Ganga>Central India>Assam の順に長いことが判る。これらは系統数が多く、測定値の信頼度は高い。このように地域の特徴はある程度把握できる。

O. officinalis についてみると、*O. minuta* との区別は粒形では不可能である [Tateoka 1962 a]。同じくアジア7地域で調査した *O. officinalis* の地域内の種内変異を示したのが、表5である。Sarawak 産の系統は長形であり Sumatra の系統は短形であること、およびボルネオ島全体で変異が非常に大きいことが判る。

以上、粳の外形形質のみについて比較したが、さらに玄米の形質、粳と玄米の対比に関する形質も、野生稻の特徴を表わすのに有効である [Katayama 1973 ; Katayama *et al.* 1974]。

表4 7地域における近縁野生稻の粳型平均値

Locality	Length (mm)	Width (mm)	Thick- ness (mm)	L/W	L/T	W/T
New Guinea	8.50	2.33	1.31	3.66	6.78	1.85
Java	8.75	2.20	1.19	4.00	7.39	1.86
Kalimantan	8.20	2.16	1.23	3.79	6.69	1.77
Philippines	8.33	2.20	1.16	3.79	7.18	1.90
Ganga	8.53	2.78	1.83	3.12	4.72	1.52
Assam	7.65	2.21	1.70	3.51	4.56	1.31
Cntl. India	8.01	2.54	1.73	3.18	4.66	1.48

表5 7地域における *Oryza officinalis* の粳型平均値

Locality	Length (mm)	Width (mm)	Thick- ness (mm)	L/W	L/T	W/T
Philippines	5.02	2.27	1.20	2.22	4.23	1.91
North Borneo	5.25	2.33	1.10	2.26	4.85	2.17
Brunei	5.56	2.37	1.29	2.34	4.31	1.85
Sarawak	5.78	2.30	1.14	2.47	4.80	2.09
Kalimantan	5.64	2.30	1.36	2.45	4.15	1.69
Java	6.01	2.48	1.22	2.42	4.93	2.03
Sumatra	4.51	2.27	1.21	2.00	3.73	1.88

2) 粳・茎の表面構造

Tateoka [1961] は穎と葉を、Jacques-Felix [1955] は同じく穎と葉を、Clarke [1960] は葉を、それぞれイネ科植物の分類に用い、表面構造形質が有効であることを示した。

SUMP 法と灰像法を用いて稻属各種を検討した結果によると [Katayama 1969a], まず穎では Section *Sativae* においては、細胞が正方形または矩形で、格子状に規則的に並んでいるのが目立つ。しかし、*O. perennis* はやや不揃いである。各細胞にはほぼ円形の隆起があり、その表面は平滑なものと不平滑なものに分かれ、さらに瘤状になったものと、やや平らで破膜状になったものとが分化している。アジアの種はすべてに毛状体があり、とくに *O. officinalis* でそれが顕著にみられ、*O. minuta* ではやや長い。Section *Granulatae* (すべてアジア種) では、細胞の輪廓が不鮮明な矩形を示し、やや波状に配列している。大

形瘤は、多数の小隆起より構成されている。Section Coarctatae では、細長い細胞膜よりなり、瘤は見当らない。深い溝をもった縦縞または鍵状の配列を示す。この Section 内においては種による違いが著しい。*O. coarctata* には明らかに気孔がみられた。

灰像法により穎の細胞の発育過程における細胞の配列、細胞分裂の方向、細胞膜の伸長様式、表皮の隆起と瘤位置などをみると、種によって異なる点が多くみられ、稻属の中にかんりの分化が起こっていることが判る。ことに、*O. granulata* は発育の初期段階で縦列、次に横列を越えて瘤が発達し始めること、および *O. ridleyi* では全く瘤が発達しないことが目立つ。

一方、葉の表面の構造も、穎同様に種によって異なり、分類の一つの決め手となる。たとえば表皮細胞の配列や細胞型、とくに珪酸細胞の型から *O. minuta* は X 型、*O. sativa*

や *O. officinalis* は鼓型、*O. australiensis* は長鼓型の代表種とみなすことができる、などが顕著な鍵となり得る。

3) 種子の発芽習性

稻属種子の常温下での発芽習性、すなわち経時的発芽過程、発芽所要日数、発芽期間の概要は次の通りである [Katayama 1969 b]。初期 9 日間の発芽率は種の特徴を示している (表 6)。種間変異の型から全種は 5 群に分けられた。アジア野生稻は第 2 型 (2~3 日目に多量に発芽し、次第に増加する)、第 3 型 (発芽率は第 2 型に似ているが、最終的に 3 割程度しか発芽しない)、第 4 型 (1~2 日目に多量に発芽し、次の 4 日間で増加するが、最終的に 6 割程度しか発芽しない) に属している。

種内変異からは、種およびさまざまな地域特異性がみられた。たとえば、*O. sativa* var.

表 6 稻属の発芽習性 [Katayama 1969 b]

Species	No. of Days after Sowing									No. of Strains Tested	Group No.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
<i>O. sativa</i> var. <i>spontanea</i>	2	39	49	59	62	63	64	67		112	4
<i>O. perennis</i>	1	61	71	74	76	77	78	79		49	4
<i>O. barthii</i>	0	60	70	75	80					4	2
<i>O. stapfii</i>	0	85								2	1
<i>O. breviligulata</i>	0	11	21	31	38	39	39	43		6	5
<i>O. officinalis</i>	0	34	47	62	66	69	71	72		18	4
<i>O. australiensis</i>	15	85	93	93	93	93	93	93	94	3	4
<i>O. minuta</i>	0	36	52	57	64					4	2
<i>O. malampuzhaensis</i>	0	63	70	80						2	2
<i>O. eichingeri</i>	0	43	71	74						3	2
<i>O. latifolia</i>	2	49	57	61	62					12	2
<i>O. alta</i>	0	62	64	68						3	2
<i>O. punctata</i>	0	30	50	80						1	2
<i>O. meyeriana</i> subsp. <i>granulata</i>	0	0	0	18	32					2	3
<i>O. meyeriana</i> subsp. <i>meyeriana</i>	0	27	58	67	77	80	82	83		15	4
<i>O. ridleyi</i>	0	43	50	53	63	63	67			1	4
<i>O. brachyantha</i>	0	7	7	13	24	25				4	3
<i>O. subulata</i>	0	60	65							1	1

spontanea ではアッサム, シッキムおよび北部タイ産の系統は第2型に属する。一方, *O. perennis* では第2型と第3型に分離しており, *O. officinalis* は種内変異が最も著しい。他の16種においては種内変異は小さいといえる。

短い調査期間では, 常に非常に低い発芽率を示す場合があるため, その種や系統を1年間を通じて発芽に適した条件を保持してみた。アジア野生稻の *O. sativa* var. *spontanea* では最長記録で207日目に, *O. perennis* では334日目に, また *O. granulata* では119日目に発芽し, 健全に育った。この傾向は, 3年間の繰返し実験で常に類似の結果を示したことを考慮すると, 自然集団では1世代遅れた個体が混在していることも推定される。一般

に, 最終の発芽率が低い種や系統は, 最終発芽日が遅い傾向がある。

4) 種子の寿命

種子の寿命 (=発芽力維持期間) の研究は栽培稻を含む多くの穀類で行われた [Roberts 1961]。野生稻においては, 不利な環境下で発芽せず, 好転したら発芽する能力をもつことは, 集団を維持していくうえで意義が大きい。栽培稻における種子の寿命が, いかなる過程で確立したかを知るうえからも, 野生稻の種子の寿命の分析は重要である。

デシケーター中で6年半, 0℃の下で貯蔵した稻属の種子の発芽習性をみる [Katayama 1972]。栽培種の *O. sativa* と *O. glaber-*

表7 0℃で6年半の間貯蔵したのちの稻属の発芽習性 [Katayama 1972]

No. Species	No. of Strains Used	The Final Percentage									
		0	11	21	31	41	51	61	71	81	91
		10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
1. <i>O. sativa</i>	14										100.0
2. <i>O. sativa</i> var. <i>spontanea</i>	48							4.2	6.3	12.5	77.1
3. <i>O. perennis</i>	28	3.6	3.6				3.6			10.7	78.6
4. <i>O. barthii</i>	5										100.0
5. <i>O. stapfii</i>	3			33.3							66.7
6. <i>O. breviligulata</i>	15			6.7				6.7			86.7
7. <i>O. officinalis</i>	41	2.4	2.4	7.3	12.2	24.4	17.1	12.2	14.6	4.9	2.4
8. <i>O. minuta</i>	5					40.0	20.0			20.0	20.0
9. <i>O. eichingeri</i>	1				100.0						
10. <i>O. latifolia</i>	7		14.3				42.9		14.3	14.3	14.3
11. <i>O. alta</i>	2						50.0		50.0		
12. <i>O. grandiglumis</i>	2										100.0
13. <i>O. punctata</i>	2								50.0		50.0
14. <i>O. australiensis</i>	1								100.0		
15. <i>O. meyeriana</i> subsp. <i>granulata</i>	3	100.0									
16. <i>O. meyeriana</i> subsp. <i>meyeriana</i>	7	57.1	14.3			14.3	14.3				
17. <i>O. longiglumis</i>	5										100.0
18. <i>O. brachyantha</i>	1	100.0									
19. <i>O. tisseranti</i>	1									100.0	
20. <i>O. subulata</i>	1								100.0		
No. 1	14										100.0
Nos. 2-6	99	1.0	1.0	2.0			1.0	3.0	3.0	9.1	79.8
Nos. 7-14	61	1.6	3.3	4.9	9.8	19.7	19.7	8.2	16.4	6.6	9.8
Nos. 15-20	18	44.4	5.6			5.6	5.6		5.6	5.6	27.8
Total and Average	192	5.2	2.1	2.6	3.1	6.8	7.3	4.2	7.3	7.3	54.2

rima ではほぼ100%の種子が1週間内に発芽した。一方、野生稻では非常に大きな変異性がみられた。アジア野生稻に限ってみると、*O. sativa* var. *spontanea* では2~3日目から発芽を始め、およそ20日間で発芽を完了した。地域特異性として確かなことは、低緯度原産の系統が20日間、高緯度原産の系統が14日間で、それぞれ完了したことである。*O. perennis* では、5日目に発芽開始がみられる系統が多く、地域特異性は少ない。いずれの系統でも最終発芽率は約90%である。

O. officinalis では他のどの種におけるよりも種内変異が大きい、地域特異性とは結び付かない。最終発芽率は約60%である。*O. minuta* は *O. officinalis* に類似した型を示すが、やや発芽経過は早目に進行する。*O. granulata* 群では発芽は7日目におわり、最終発芽率は約30%である。*O. longiglumis* は *O. sativa* に類似した型も示すが、進行がやや早く、最終発芽率は約90%である。

種の特異性の概要を示したのが、表7である。2種は貯蔵中に完全に寿命が尽きた。平均値でみると、近縁野生種は80%前後の発芽率を示しているが、遠縁野生種では変異が非常に大きい。

新鮮な種子における発芽習性と寿命とを合わせて考察すると、一般に発芽の経過が遅くかつ最終発芽率の低い種や系統は、種子の寿命が短く、長期貯蔵後の発芽が悪い。この傾向はアジア野生稻において、より鮮明に認められた。

5) 胚と胚乳の親和性
胚や胚乳の発達、相

互の親和性を知ることは、種や系統の近縁関係を知るうえで重要である。胚と胚乳を相互に移植する方法 [Sachar *et al.*, 1964] は有効な手段であることから、この方法によって稻属各種の相互関係を調査した [Katayama 1970 a]。この方法は種内だけでなく、種間でも可能であることが判った。

明らかに近縁種相互の移植では、遠縁種間相互の移植におけるよりも、移植後の生育が有意に著しい。*O. sativa* のうち *japonica* の胚は、アジア野生稻の胚乳に移植した方が、アフリカ野生稻に移植した時よりも、大きな親和性を示した。一方、*indica* ではその差はみられなかった。胚乳として利用した場合には、その逆の結果が得られた。この結果は、*indica* はアジア野生稻からまず進化し、そのあと *japonica* が進化したと考えるのが全く無意味ではないことを示している。また、アジア近縁野生種相互間では明確な差は得られなかった。

6) 1穂中における小花の開花順序

イネ科の開花順序はかなり複雑であるが、1穂中における小花の開花順序の知見は、交雑など実験を行ううえでの基礎知識としても

表8 *Oryza sativa* var. *spontanea* の開花順序。表中の数字はそれぞれの日における開花小花数 [Katayama 1970 b]

Day	Rachis Number from the Top											Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1			2	1								3
2	2	1		1								4
3	2		4	3	3	2	2					16
4	2	1	1	2	3	3	2	3	3	3		23
5		1	2	2	3	1	3	2	2	1	1	18
6					1	1		1	2	2	3	10
7					1	2	1				1	5
8				2	1		1					4
Total	6	3	9	11	12	9	9	6	7	6	5	83

重要である。栽培稻についての報告はあるが [Akemine 1914], 稻属全体についての報告は少ない。稻属24種についての調査結果の概要を述べる [Katayama 1970 b]。

表8は, *O. sativa* var. *spontanea* の一例である。この場合, 縦軸には1穂中で開花を始めた日 (= 1) からの日付をとり, 横軸には第1次枝梗を上から順に配列し, 該当する日のそれぞれの第1次枝梗で開花した小花数を示した。このように記録したもののうち, 6種7系統について開花経過を示したのが, 図6である。横軸に第1次枝梗を上から順に配列し (第1次枝梗数は No.1 で16本, No.6 で6本であることを意味する), 縦軸には最終的に開花した総小花数を100とし, 経時的に順次累積開花小花数を%で示した。

開花順序は環境支配がきわめて少なく, 順序はまず狂わない。一般に開花は, 第1次枝

梗では最上位の枝梗にまずみられ, 次第に下位枝梗へと移行する。この順序, すなわち第1次枝梗の順番と, 開花日進行との間には, 高い正の相関関係がみられ, ほとんどの種・系統で0.1%水準で, 有意である。回帰直線からみると, *O. perennis* の場合, 第1次枝梗が1段下がると開花日は0.6日遅れる計算になる。

第2次枝梗における開花順序では, 種間の変異が目立つ。16種では, それぞれの第1次枝梗の中で最上位の第2次枝梗が開花し, 次に最下位の第2次枝梗が開花し, 順次上位へと移行する。つまり, 上から2番目の第2次枝梗が最も遅く開花する。4種では, 第1次枝梗の中で最上位開花は同じだが, 次は最下位よりやや上位で開花し, そのあと上下両方向に移行する。他の4種では, 最上位から下位へ向って順次開花する。

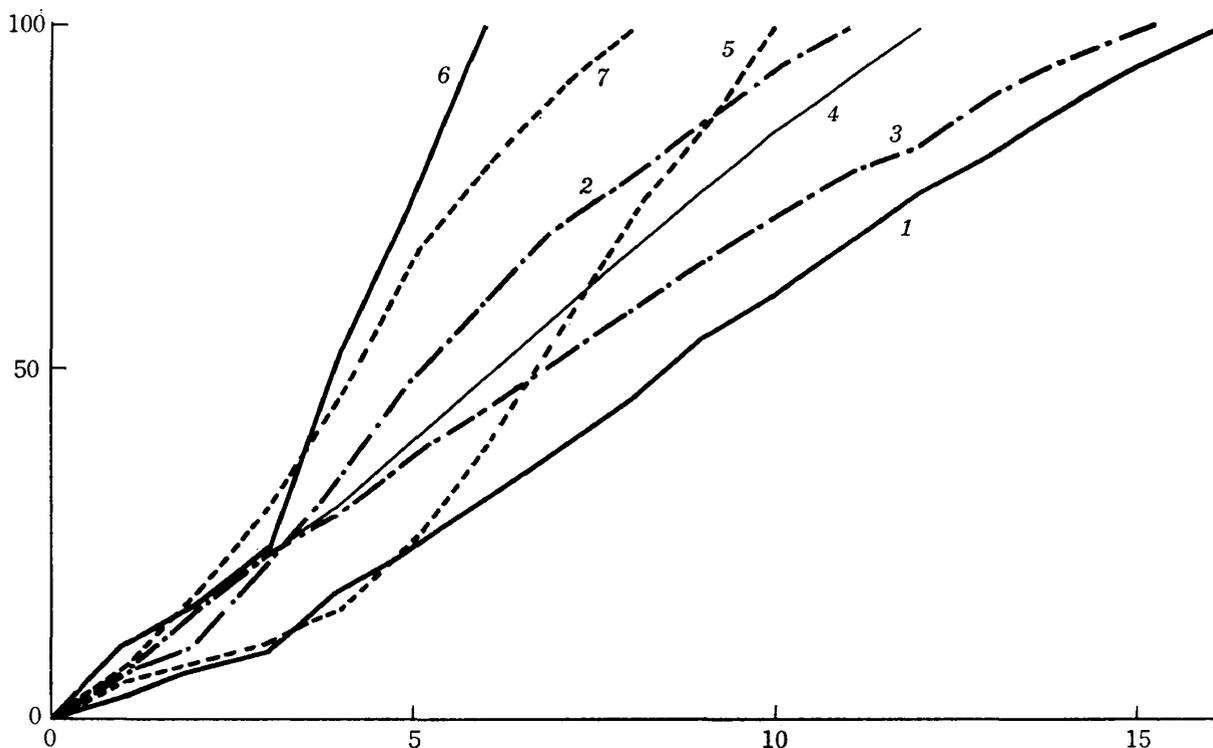


図6 各第1次枝梗 (横軸) と, 開花した小花数の累積状況 (縦軸) との関係。最終的開花小花数を100%として計算。

1. *O. sativa*; 2. *O. sativa* var. *spontanea*; 3. *O. glaberrima*; 4. *O. stapfii*; 5. *O. officinalis*-I; 6. *O. officinalis*-II; 7. *O. malampuzhaensis* [Katayama 1970 b]

いずれも毎日連続して開花を続けるが、アジア野生稻のうち *O. ridleyi* と *O. longiglumis* の2種では、最上位が開花したあと、数日間開花日の間隔がある。さらに、この2種では第1次枝梗および第2次枝梗の最上位で100%雄性不稔である。これは他花受精型の意味をもつものとして、興味ある現象である。

7) 開花時間

自然界における開花習性、すなわち開花時期、時間的隔離機構、自然交雑、開花時間などを研究した例は少ない。開花時期は、類似の集団において、多年生野生稻集団が1年生集団より1カ月くらい早い例 [Morishima *et al.* 1984], 開花時間については、同一集団で同一開花日でありながら開花時間が異なる。

表9 稻属各種の開花時刻。最も早い場合、最も遅い場合、両者の差、および調査期間 [Katayama 1970 c]

Species	Earliest Time	Latest Time	Difference between Earliest and Latest Times	Period of Observations
<i>O. sativa</i>	6° 50 ^m	11° 00 ^m	4h 10 ^m	68days
<i>O. sativa</i> var. <i>spontanea</i>	6 50	10 50	4 00	51
<i>O. perennis</i>	8 00	10 00	2 00	45
<i>O. glaberrima</i>	7 50	10 00	2 10	55
<i>O. stapfii</i>	6 00	8 20	2 20	47
<i>O. breviligulata</i>	6 25	10 00	3 35	45
<i>O. officinalis</i>	4 40	7 40	3 00	74
<i>O. minuta</i>	5 40	8 00	2 20	69
<i>O. malabarensis</i>	6 20	7 10	50	47
<i>O. malampuzhaensis</i>	6 20	7 15	55	49
<i>O. eichingeri</i>	6 00	10 30	4 30	72
<i>O. punctata</i>	5 50	9 55	4 05	57
<i>O. latifolia</i>	5 05	7 00	1 55	72
<i>O. alta</i>	4 00	6 00	2 00	57
<i>O. grandiglumis</i>	5 10	6 20	1 10	47
<i>O. australiensis</i>	14 00	17 10	3 10	66
<i>O. meyeriana</i> subsp. <i>granulata</i>	4 00	5 00	1 00	74
<i>O. meyeriana</i> subsp. <i>meyeriana</i>	4 00	5 00	1 00	66
<i>O. meyeriana</i> subsp. <i>abromeitiana</i>	4 00	5 00	1 00	57
<i>O. ridleyi</i>	4 00	8 00	4 00	47
<i>O. longiglumis</i>	4 10	7 55	3 45	51
<i>O. coarctata</i>	12 00	17 20	5 20	47
<i>O. brachyantha</i>	9 30	11 00	1 30	66
<i>O. tisseranti</i>	9 40	11 00	1 20	74
<i>O. perrieri</i>	9 50	11 00	1 10	68
<i>O. subulata</i>	5 17	7 30	2 13	74

ることに基づいて集団内で時間的隔離が生じ、従って別個の集団が維持されていること [Katayama 1973], などの報告がある。

栽培稻の開花時間については、前項同様の報告がみられる [Akemine 1914]。稻属全体にわたる開花時間は、多くの体内および体外要因によって左右される点で開花順序と異なるため、調査に困難を伴うが、開花盛期に受精率が高いこと、花粉の寿命が数分しかないこと、これらの現象は野生稻で著しいことなどから、明らかにされる必要がある。

開花時間の種内変異は小さい。種特異性は表9に示すとおりである [Katayama 1970c]。多くの種では開花は早朝に始まる。アジアおよびオセアニア野生稻のうち、*O. australiensis* は夕方より、また *O. coarctata* は正午ごろから始まるのが特異的である。

同一種、同一系統でも、最も早い開花時間と最も遅い開花時間との間には、最大5時間20分の差がある。温室内で保温下の調査だから9月から11月にかけての経過中での気温の直接的影響は少ない。他の気象条件因子などへの反応型として、全種は4群に分類された。第1群は開花時間が気象条件で支配されない7種(アジア野生稻では *O. granulata* complex), 第2群は気象条件にかなり支配される7種(アジアとオセアニア野生稻では *O. officinalis*, *O. minuta*, *O. australiensis*, *O. ridleyi*, *O. longiglumis*), 第3群は主に日の出の時刻に密接に関係する9種(アジアとオセアニア野生稻では *O. sativa*, *O. sativa* var. *spontanea*, *O. perennis*), 第4群は主に日最高気温に影響される1種(*O. coarctata*)である。第3群の *O. sativa* では開花開始時間と経過暦日との間に $r = +0.907$ の高い正の相関があるが、第2群の *O. officinalis* では両者間に相関関係は認められない。

1日中で咲く小花の、咲きはじめと咲きおわりの間の開花頻度をみると、アジア野生稻

は栽培稻と比較して、その最盛期が遅い方に見られる傾向がある。

8) 穂の構造と出穂・開花

穂に係わる形質のうち、20項目にわたって調査が行われた [Katayama 1971 b]。これらは栽培稻との関連で重要な項目に絞られたものである。すなわち、開花した小花数、不開花小花数、全小花数、不開花率、第1次枝梗数、第2次および第3次枝梗数、第1次枝梗当たりの第2次および第3次枝梗数、第1次枝梗当たり小花数、第2次および第3次枝梗当たり小花数、穂長、平均節間長、穂首から最下位第1次枝梗までの長さ、出穂始日、出穂終日、開花始日、開花終日、出穂始日から開花始日までの間隔、出穂継続期間、開花継続期間、1日当たり開花数、である。

まず目立つのが *O. officinalis* が各項目にわたって種内変異が大きいことである。各項目のうち、アジア野生稻の種特異性と目されるものの中で、主なものを列挙すると次のとおりである。

1. 開花小花数は、*Meyeriana* complex で少なく、Section *Sativae* が他の群よりも多い。
2. 不開花小花数は、*O. ridleyi*, *O. longiglumis* および *O. coarctata* で多い。おそらくは日陰や塩分の影響による形質変化であろう。
3. 第1枝梗数は、*O. granulata* complex, *O. coarctata* で少ない。一般に第1次枝梗の少ない種では、穂の開度が小さい。
4. 第2次および第3次枝梗数は、アジア野生稻の各種は、稻属全種が示す値の大と小の間である。
5. 第1次枝梗当たり第2次および第3次枝梗数は、ゼロを示すことが多い。言い換えれば、第1次枝梗のみの種が、栽培稻の *O. glaberrima* をはじめ12種あり、アジア野生稻では *O. granulata* complex, *O. ridleyi* complex, *O. coarctata* complex が含まれる。また、アジ

ア野生稻の *O. sativa* var. *spontanea* や *O. perennis* では逆にこれが多いことが注目される。

6. 第1次枝梗当たり小花数は, *O. meyeriana* complex で最も少なく2.7, *O. ridleyi* complex で4.9, *O. glaberrima* complex で7.0, *O. sativa* complex で9.3であり, *O. sativa* var. *spontanea* や *O. perennis* でも, さほど少ない。

7. *O. minuta* の穂長は *O. officinalis* の穂長より短いとの報告 [Tateoka et al. 1963] があるが, 種内変異は大きい, 平均値ではここでも同様の結果を得た。

8. 穂首から最下位第1次枝梗までの長さは9種で1cm以下, 4種で20cm以上である。最下位第1次枝梗の出る位置は, *O. minuta* で全穂長の1/3下から, *O. officinalis* で1/2であり, 分類の鍵とされているが, [ibid.], 全系統で同じである。

従来, *O. ridleyi* と *O. longiglumis* は sterile glume の長さだけで分類されているが [Tateoka 1963], この形質で *O. longiglumis* が1cm以上も *O. ridleyi* より長く, 両種の区別に使用可能な鍵であることがはじめて判明した。

9. 出穂期間は, *O. ridleyi* の23日間が *O. longiglumis* の21日より長いのが目立つ。*O. sativa* var. *spontanea* や *O. perennis* は, *O. sativa* に類似して短く, 7~9日以内である。

10. 開花期間は, アジアの *O. sativa* var. *spontanea* や *O. perennis* で栽培稻と大差はない。他花受精率は栽培稻よりも野生稻で高いと推定されているが [Oka et al. 1967], 開花期間が長いことが他花受精に有利であると, 単純にはいえない。

11. 1日当たり開花数は, *O. sativa* の26.7に対し *O. sativa* var. *spontanea* と *O. perennis* では10.8である。

12. 7形質間の21項目にわたる相関関係をみると, 9項目で有意な相関関係が認められ

た。そのうち, 1穂当たり小花数が, 第1次枝梗数, 第2次および第3次枝梗数, 穂長との間で, いずれも高い相関関係を示した。アジア野生稻もほとんどの点で全世界の野生稻と類似の傾向を示すが, ただ小花数と出穂期間との間に, 相関関係がみられない点が注目された。

また, 草丈, 穂長, 第1次枝梗数, 葯長, 種子長, 芒長, 6形質間の15相関関係の調査では, 12形質にわたって有意な相関関係のみ [Morishima et al. 1984], また穂長と第1次枝梗数との間で高い相関が目立つ。

9) 浮稻性

深水の際の浮稻の伸長性は, 節数の増加と平均節間長の増大の両方に, 同程度に依存していること, およびそれらの支配因子群が確認された [Kihara et al. 1962]。

10) *O. officinalis* の特異性

O. officinalis は広く熱帯アジアに分布している。各地の系統を用いて多くの項目にみられる種内変異, 系統分化と地理的關係をみると, 主に交雑成功率や F_1 稔性に目立つ傾向などに基づいて, この種は大きくI群(フィリピン, ボルネオ, ジャワ)とII群(タイ, セイロン, インド)に分けることができる。それぞれの群内では変異性は比較的低い [Katayama 1964 c]。

野生稻の感光性とその分化

野生稻が集団を増やしていく過程において, また分布地域を拡大していく場合に, 新しい現地条件との軋轢を克服していかなければならない。その過程では環境に適合する強い変化圧, 突然変異などを繰り返しながら, 現在の野生稻分布圏を得た。それには水文, 温度, 湿度, 気圧などの違いに対して適応的变化を

重ねた。その一つの障害が日長条件であり、野生稻の特徴を論ずるには避けて通れない項目である。

野生稻の原産地は、比較的低緯度地方であることは、すでに述べたところである。従って、現在の分布圏をみると、原産地の日長条件に適合した型を越えた形質を獲得した結果とみなすことができる。それに対応し得た形質が感光性である。

稻の感光性の研究は、一貫して *O. sativa* によって行われた。野生稻のまとまった研究は1959年に始まる [Shah 1959]。 *O. perennis*, *O. officinalis*, *O. australiensis*, *O. breviligulata* を調査し、 *O. perennis* を除く3種は短日植物であることが確かめられた。逆に、 *O. perennis* は敏感な短日植物であるという結果も報告されている [Richharia 1960]。また、 *O. sativa* var. *spontanea* に比較して *O. perennis* は感光性に関して集団内変異が大きいことが確かめられた [Oka et al. 1960]。

従来の感光性に関する報告は解釈に不適当なものが多かった。その理由は、原産地が不明確な材料を使って実験して結論を下したこと、発現形質の多くは複数の因子によって左

右されていることを無視して表現されたことなどによるところが大きい。1964年以来、稻属の多くの種・系統を用いて、感光性のなり立ち、関与する形質と条件を分析することによって、感光性の全貌がほぼ明らかにされた [Katayama 1964 a; 1964 b; 1971 a; 1974; 1975; 1976; 1977 a; 1978; 1979; 1980 c]。

これらの中で、とくに植物齢による反応の違いが明確にされたこと、および栽培稻の祖先型は感光性の強い植物であり、それから種々の進化、不感光性系統の分化が起こったことが証明されたこと、などが注目された。ここではこれらの結果を中心に、稻属、ことにアジア野生稻が示す感光性形質の概要を紹介する。

稻属の感光性を支配する因子の構成は、表10に示す通りである [Katayama 1977 b]。

1) 感光性と不感光性の分類

栽培稻2種と野生稻22種、合計717系統による感光性と不感光性系統の分析結果は、表11に示す通りである。栽培稻では75.9%の系統が感光性を示す。アジアを主とした野生稻についてみると、1年生の *O. sativa* var. *spontanea* は100%、多年生の *O. perennis* では97.6%の系統が感光性を示す。近縁野生稻全体(上記2種のほか *O. breviligulata*, *O. cubensis*, *O. stapfii* など、アジア以外の種を含む)では99.9%の系統が感光性を示す。このことは栽培稻の原型は感光性であったことを裏付けるものである。熱帯アジアの多くの地方では救荒作物として野生稻分

表10 稻属の感光性に関与している要因一覽表 [Katayama 1977 b]

- | | |
|------|--|
| I. | Classification of rice strains into "sensitive" and "insensitive" on the basis of short day response |
| II. | Measuring of photoperiodic sensitivity on the basis of short day response |
| a) | Aging effect threshold effect
dosage effect
partial critical day length |
| b) | Critical day length |
| c) | Acceleration rate of the heading by short day treatments |
| d) | Accumulation effect |
| e) | Effect of decreasing degree of natural day length |
| f) | Stability of the photoperiodic response |
| III. | Effect of civil twilight |
| IV. | Genetic constitution |
| V. | Evolutional relationship |

布地域が保護され、半栽培的条件すらみられるにもかかわらず、そのような系統でも、感光性形質が何ら変化をみせていないことをも考慮に入れると、稻属の本質は、感光性を示すものであるといえる。また、アジアの近縁野生稻でみると、161系統を用いた1961年の結果と、258系統に増やした1980年の結果が、

本質的に何ら変わらない。ただ *O. perennis* において、促進度（短日処理によって出穂が早められる度合い）が比較的小さい系統が見出された。これはアッサム原産の系統である。この現象は *O. sativa* var. *spontanea* ではありませんで知られていた。促進度の弱い反応は、進化過程では比較的後期に現われた現象であ

表11 稻属の感光性と不感光性系統の分類

Species	No. of Strains			Ratio of Sensitive to Total Strains (%)	Habitat
	Total	Sensitive ¹⁾	Insensitive ²⁾		
<i>O. sativa</i>	202	144	58	71.3	Asia, Africa and America
<i>O. glaberrima</i>	80	70	10	87.5	Africa
<i>O. sativa</i> var. <i>spontanea</i>	176	176	0	100.0	Asia
<i>O. perennis</i>	84	82	2	97.6	Asia and America
<i>O. cubensis</i>	3	3	0	100.0	America
<i>O. breviligulata</i>	39	39	0	100.0	Africa
<i>O. stapfi</i>	5	5	0	100.0	Africa
<i>O. australiensis</i>	3	3	0	100.0	Australia
<i>O. officinalis</i>	20	6	14	30.0	Asia
<i>O. minuta</i>	15	11	4	73.3	Asia
<i>O. malampuzhaensis</i>	2	2	0	100.0	Asia
<i>O. eichingeri</i>	3	3	0	100.0	Africa
<i>O. punctata</i>	1	1	0	100.0	Africa
<i>O. latifolia</i>	21	13	8	61.9	America
<i>O. alia</i>	4	2	2	50.0	America
<i>O. grandiglumis</i>	2	2	0	100.0	America
<i>O. granulata</i>	4	0	4	0.0	Asia
<i>O. meyeriana</i>	2	0	2	0.0	Asia
<i>O. abromeitiana</i>	1	0	1	0.0	Asia
<i>O. ridleyi</i>	4	4	0	100.0	Asia
<i>O. longiglumis</i>	11	11	0	100.0	New Guinea
<i>O. coarctata</i>	1	1	0	100.0	Asia
<i>O. brachyantha</i>	2	0	2	0.0	Africa
<i>O. subulata</i>	1	0	1	0.0	America
Cultivated	282	214	68	75.9	
Total Wild	435	395	40	90.8	
Whole	717	609	108	84.9	

- 1) Strains, whose heading date observed under short day condition was by more than 20 days earlier than that observed under natural condition.
- 2) Strains, whose heading was not accelerated more than by 10 days by short day treatment.

る。

注目されることは、年間を通して日長条件があまり変化しない赤道近くに分布している系統でも、感光性を示すか、あるいはポテンシャルを内蔵していることである。これらは感光性の形質が生物的意味をもつ地域から移動してきたことを示すものである。

遠縁野生稻では感光性の比率が、*O. officinalis* で30%、*O. minuta* 群が73%、*O. granulata* 群が0%、*O. ridleyi* 群が100%である。

O. officinalis 全系統では、感光性対不感光性比が1:3であるが、ボルネオ産のみでは7:5であり、このうち感光性系統は、北緯7度と南緯4度の範囲内に分布していることなどが注目を引く [Katayama 1964 c]。

2) 限界日長時間

日長がこれ以上長いと花芽分化が起こらない時間を、その系統の限界日長時間と呼ぶ。野生稻における限界日長時間は12^h25^mから13^h56^mの大幅を示すが(表12)、栽培稻における変異幅よりはるかに小さい。年変動幅も栽培稻のそれよりも有意に小さい。限界日長時間は系統の違いにより連続的に分散している。このことは、時間の経過とともに副次的に野生稻の中で分化が起こりつつあることを意味している。最近、野生稻集団に人間圧、環境圧が加えられつつあることも無関係では

あるまい。

アジア野生稻でみると、各地域ごとにある程度のまとまりがあり、その地域内では変異幅が小さく、集団の特異性を示すこと、および2集団の生息地がきわめて近い場合でも変異に差がみられること、この相反する結果が特徴である。これは一義的には地域性を示すが、その後その地域内において二義的な分化が起こったことを示しており、おそらくアジア野生稻の特徴とみなされよう。

これらの知見に基づいて、限界日長時間とそれぞれの原産地の緯度との関係を見ると、表13の通りである。一般に、低緯度地方に分布する系統は出穂が遅く、限界日長時間が短い。この中で特異的な2群が認められる。一つは北緯25~27度のアッサム産の系統である。これは回帰直線から、短い限界日長時間

表12 稻属の感光性系統が示す限界日長時間

Species	No. of Sensitive Strains Tested	Critical Day Length	Latitude of Sensitive Strains
<i>O. sativa</i>	144	12 ^h 20 ^m ~14 ^h 44 ^m	6~35
<i>O. glaberrima</i>	70	12 ^h 20 ^m ~14 ^h 21 ^m	6~13
<i>O. sativa</i> var. <i>spontanea</i>	176	12 ^h 27 ^m ~13 ^h 56 ^m	6~26
<i>O. perennis</i>	82	12 ^h 25 ^m ~13 ^h 40 ^m	5~27
<i>O. barthii</i>	31	12 ^h 50 ^m ~13 ^h 30 ^m	10~13
<i>O. cubensis</i>	3	13 ^h 14 ^m	22
<i>O. breviligulata</i>	39	12 ^h 33 ^m ~13 ^h 34 ^m	12~13
<i>O. stapfii</i>	5	13 ^h 10 ^m ~13 ^h 23 ^m	13
<i>O. australiensis</i>	3	12 ^h 29 ^m ~13 ^h 11 ^m	12~16
<i>O. officinalis</i>	6	12 ^h 35 ^m ~13 ^h 35 ^m	7~14
<i>O. minuta</i>	11	12 ^h 37 ^m ~12 ^h 54 ^m	7
<i>O. malampuzhaensis</i>	2	13 ^h 27 ^m ~13 ^h 34 ^m	18
<i>O. eichingeri</i>	3	12 ^h 29 ^m	13
<i>O. punctata</i>	1	13 ^h 12 ^m	17
<i>O. latifolia</i>	13	13 ^h 14 ^m ~13 ^h 34 ^m	15~22
<i>O. alta</i>	2	13 ^h 37 ^m	17
<i>O. grandiglumis</i>	2	13 ^h 13 ^m	16
<i>O. ridleyi</i>	4	12 ^h 25 ^m ~13 ^h 17 ^m	5~17
<i>O. longiglumis</i>	11	12 ^h 57 ^m ~13 ^h 23 ^m	7
<i>O. coarctata</i>	1	13 ^h 42 ^m	22

側に大きく傾く。すなわち、緯度の割に限界日長時間が短い。同緯度の平地に比較して、夜間の低温の影響が、日長条件に絡んでいることを示す。他の一つはニューギニア低地(南緯7~8度)に分布している *O. longiglumis* 群である。ユーカリなどの大樹に被覆されているところであり、日照の影響が著しい。この2群を除くと、両因子間でみられる相関係数は $r=+0.567$ である。回帰直線式から計算すると、緯度が1度違えば、限界日長時間は3.5分違うことが示された。

3) 苗令効果

植物が発芽後、生育齢を重ねると、日長条

件への感応度が変化していくことを、苗令効果という。短日日数との組合せに対する反応から判定するが、種々の反応型に分類される。アジア野生稻に限ってみると5型に分類される。一般に、若い苗はあまり反応せずに、苗令を重ねると次第に感応を増すが、反応の plateau に到るまでの型は非常に多様性を示す。感応が最大になった時に長い限界日長時間を示すのも、アジア野生稻の顕著な特色である。このような現象は、それぞれの原産地における生態的条件の相違に基づくものである。アジア野生稻に限って言えば、概して高緯度地方に分布している系統は、種のいかに問わず、低緯度地方に分布している系統に

表13 稻属の感光性系統が示す限界日長時間と、それぞれの系統の原産地との関係

Critical Day Length	Latitude																						Total	
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26		27
12 ^h 30 ^m	2	1																						3
36							1		2	1		1												5
40			3	5					2	1		1												12
44			2	4								1	1											8
48		1	1	2					1	1	10													16
52									1		7													8
56			2	4								1	1											8
13 ^h 00 ^m							1		3		6	1												11
04			3			1	1		3	1	1							1						11
08			1						1		6						3							11
12			3								4	8	1			3	4	8						31
16			2						1	4	12				1	1					2	1		24
20				1						3	7	1			1		2			5	2	3	3	28
24									1			1		2		2	3	3	7		21	1	1	42
28				2					1	3	14	3		1	1		1			5	10	11	2	54
32			1							1		1					3	1	6		4	2		19
36										3	1		2	1	1	1	3			1	2	5		20
40										3		4			1	2		2	5	5	10	1		33
44																1		1	8					10
48															1		1	9	15			2		28
52														1	1	3				5				10
56																	3							3
Total	2	2	20	16	0	1	3	4	29	36	56	8	5	3	7	24	17	8	35	36	51	26	6	395

$r=+0.5163^{***}$ (d.f.=393), significant at the 0.1% level.

比較して、顕著な苗令効果を示す。

4) 短日感応最少必要日数

日長条件に感応させるには、最少何日間の短日条件を与えなければならないかを、短日感応最少必要日数と呼ぶ。もちろん前項の苗令効果と全くの独立事象ではない。最少日数は栽培稲では6日という、きわめて敏感な系統もあるが、アジア野生稲では15日間が短い方である。しかし、そのように敏感な系統はわずかであり、25日間を要する系統が多い。最短日長と最少日数との関係はみごとに一致する。すなわち、短い日長は限界日長時間以下でも長い日長時間よりも強い刺激を与えること、および長日処理期間は同一日長条件下では短い処理期間よりも強い刺激を与えること、さらにこれらのことはアジア野生稲において顕著であることなどが注目を引く。

一方、限界日長時間と、若・老齢における反応との関係は、若齢の時の関係によって表示することができ、老齢の時とよく一致する。一般に野生稲においては、高緯度地方に分布している系統の方が、低緯度地方に分布している系統に比較して、反応を始めるのに必要な短日処理の最少日数は絶対的に少ない。

5) 短日刺激の累積効果

短日条件下に、長日条件(=花芽形成に不利な条件)を挿入することによって、短日刺激の前処理、および後処理として与えられる短日条件の効果がどのように累積するか、また妨害許容範囲はどうか、を知るのがこの項目である。

種々の条件を設定、組合せに対する反応型から、アジア野生稲についてみると、9型に分類される。累積効果の変異性は非常に大きい。一般に、野生稲は栽培稲に比較して累積効果は小さく、長日条件の挿入効果は相対的

に大きい。また、高緯度地方に分布している系統は、低緯度地方に分布している系統に比較して、いずれも短日条件の効果は累積し易い。さらに、短日条件期間中に与える長日条件が短いほど、また短日前処理が長ければ長いほど、いずれも短日条件の累積効果が相対的に大きい。

6) 刺激の進行と退行

苗令、日長時間、累積効果の各因子を組み合わせると、ある特定の組み合わせ試験区においてのみ、感光性反応が特異的に進行、あるいは明確化したり、逆に退行、あるいは鈍化する現象が認められる。その一例を表14に示す。多くの試験区のうちある組合せにおいて、得られた反応に対する分類と位置付けが変わることが、繰り返し実験の結果、明らかになった。これは、種・系統の特異性を示すものと考えられる。この現象は栽培稲には多く見出されるが、野生稲ではアジア産のもののみ認められた。

7) まとめ

感光性の形質は非常に複雑であり、まだ予想されていない現象が見出される可能性が秘められている。アジア野生稲のみに特異的な反応もあり、他地域の野生稲と共通な反応もあり、さらに栽培稲と共通の現象もある。これらが全体として、包括的に稲属の進化、系統・地域分化に果たした役割は大きい。感光性は他のいかなる環境要因にもまさる生物学的、および農学的意義をもつ。

おわりに

以上に述べた事項を振り返って、アジア野生稲に関する研究の将来と展望に触れる。

分類学的には *Latifolia complex* と同様に *Officinalis complex* についても、染色体数の

2x や 4x の問題も含めて、Biosystematics の新しい流れに沿った研究が必要である。

栽培稲の起源と野生稲の係わり方について論じる稿ではないが、上述の分類学上からも、あるいは分化過程の考察にしても、diversity, isolation, evolution, specificityなどを論ずるために、生態学的研究に傾いている現状から生理学的研究にも視点を拡げる必要がある。それには、比較対照を重視した、野生稲それ自体における研究の進展が望まれる。また、アジア以外の野生稲の研究も並行して発展させる必要がある。

現在の食糧問題を考える時、稲は北へ南へと拡がらねばならず、そのためには、より適応的な耐暑・耐寒性遺伝子、効率的な光合成に関与する遺伝子の探索が必要である。*O. nivara* が grassy stunt virus の耐性育種に貢献した [Chang *et al.* 1975] ように、また他地域の野生稲との不透明な関係分野を解明するためにも、今後熱帯アジア野生稲に、学問と実用の両面での入力が大いに期待される。

参 考 文 献

- Akemine, M. 1914. Über das Blühen des Reises und Einige Sich daran Anknüpfende Erscheinungen. *Zeit. Pflanzenz.* 2: 339-375.
- Akihama, T.; and Toshimitsu, K. 1972. Geographical Distribution of Morphological Variation on Wild Rice in Central and Southern India. *Prelim. Rep. Tottori Univ. Sci. Survey* (1971) 1: 48-59.
- Akihama, T.; and Watabe, T. 1970. Geographical Distribution and Ecotypic Differentiation of Wild Rice in Thailand. *Tonan Ajia Kenkyu* [Southeast Asian Studies] 8(3): 337-346.
- Andrus, J.R.; and Mohammed, A.F. 1958. *The Economy of Pakistan*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Bayard, D.T. 1970. Excavation of Non Nok Tha, Northeastern Thailand. *Asian Perspect.* 13: 109-143.
- Chang, T.T. 1975. Exploration and Survey in Rice. In *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow*, edited by O.H. Frankel and G. Hawkes, pp. 159-165. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- _____. 1976. The Origin, Evolution, Cultivation, Dissemination and Diversification of Asian and African Rices. *Euphytica* 25: 425-441.
- Chang, T.T.; Ou, S.H.; Pathak, M.D.; Ling, K.C.; and Kauffman, H.E. 1975. The Research for Disease and Insect Resistance in Rice Germplasm. In *Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow*, edited by O.H. Frankel and G. Hawkes, pp. 183-200. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Chevalier, A. 1932. Nouvelle contribution a l'etude systematique des *Oryza*. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* 12: 1014-1032.
- Clarke, J. 1960. Preparation of Leaf Epidermis for Topographic Study. *Stain Tech.* 35: 35-39.
- Govindaswamy, S.; Krishnamurthy, A.; and Sastry, N.S. 1966. The Role of Introgression in Varietal Variability in Rice in the Jeypore Tract of Orissa. *Oryza* 3: 74-85.
- Harlan, J.R. 1963. Two Kinds of Gene Centres in *Bothriochloinae*. *Amer. Nat.* 97: 91-98.
- _____. 1973. Genetic Resources of Some Major Field Crops in Africa. In *Survey of Crop Genetic Resources in Their Centers of Diversity*, edited by O.H. Frankel, pp. 45-64. Rome: FAO/IBP.
- _____. 1975. Geographic Patterns of Variation in Some Cultivated Plants. *J. Heredity* 66: 182-191.
- Ho, P.T. 1969. The Loess and the Origin of Chinese Agriculture. *The American Historical Review* 75 (1): 1-36.
- IRRI. 1964. *Rice Genetics and Cytogenetics*. Amsterdam: Elsevier.
- Jacques-Felix, H. 1955. Notes sur les *Graminées* d'Afrique tropicale. *Jour. Agr. Trop. Bot. Apple.* 2: 600-619.
- Katayama, T.C. 1963a. Wild *Oryza* Species of the Philippines, New Guinea, Borneo and Java. *Seiken Zihō* 15: 35-46.
- _____. 1963b. A Survey of Botanical Studies on the Genus *Oryza*, Especially of Photoperiodic Studies. *Seiken Zihō* 15: 98-109.
- _____. 1964a. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. I. *Japan. Jour. Bot.* 18(3): 309-348.
- _____. 1964b. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. II. *Japan. Jour. Bot.* 18(3): 349-383.
- _____. 1964c. Characteristics of *Oryza officinalis* WALL. Found in Borneo. *Ann. Rep. Nat. Inst. Genet.* 14: 69-70.
- 片山忠夫. 1965. 「イネ属における花芽刺激移行範

- 圃の研究」『国立遺伝学研究所年報』15:24-25.
- Katayama, T.C. 1968. Scientific Report on the Rice-collection-trip to the Philippines, New Guinea, Borneo and Java. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 6(2): 89-134.
- _____. 1969a. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. I. Morphological and Anatomical Investigations of Glume- and Leaf-surface with the SUMP and Histological Method. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 7(1): 89-117.
- _____. 1969b. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. II. Germination Behaviour. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 7(1): 119-135.
- _____. 1970a. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. III. Embryo Transplantation. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 7(2): 197-218.
- _____. 1970b. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. IV. Flowering Order in a Panicle. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 7(2): 219-241.
- _____. 1970c. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. V. Flowering Time. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 7(2): 243-256.
- _____. 1971a. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. III. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 8(1): 299-320.
- _____. 1971b. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. VI. Panicle Structure and Flowering Behaviour. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 8(1): 321-329.
- _____. 1972. Botanical Studies in the Genus *Oryza*. VII. Germination Behaviour of Seeds Stored for Six and Half Years. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 8(2): 53-78.
- _____. 1973. Distributions and Some Morphological Characters of the Wild Rice in the Ganga Plains (Part III). *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 9: 1-27.
- _____. 1974. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. IV. Combinations of Plant Age, Day Length and Number of Treatment. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 43(2): 224-236.
- _____. 1975. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. V. Studies on Index of Accelerating Effect. *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 44(3): 236-242.
- _____. 1976. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. VI. Studies on Index of Accelerating Effect (2). *Proc. Crop Sci. Soc. Japan* 45(3): 394-400.
- _____. 1977a. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. VII. Accumulation Effect (1). *Japan. Jour. Crop Sci.* 46(2): 269-274.
- _____. 1977b. Studies on the Photoperiodism in the Genus *Oryza*. *JARQ (Japan Agricultural Research Quarterly)* 11(1): 13-17.
- _____. 1978. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. VIII. Accumulation Effect (2). *Japan. Jour. Crop Sci.* 47(2): 249-254.
- _____. 1979. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. IX. Combinations of Plant Age, Day Length and Accumulation Effect of Short Day Condition (1). *Japan. Jour. Crop Sci.* 48(2): 272-278.
- _____. 1980a. Distribution and Some Morphological Characters of the Wild Rice in the Central India. *Rep. Kyoto Univ. Sci. Survey India Burma* 24-33.
- _____. 1980b. Distribution and Some Morphological Characters of the Wild Rice in the Northeastern India. *Rep. Kyoto Univ. Sci. Survey India Burma* 34-43.
- _____. 1980c. Photoperiodism in the Genus *Oryza*. X. Combinations of Plant Age, Day Length and Accumulation Effect of Short Day Condition (2). *Japan. Jour. Crop Sci.* 49(3): 412-419.
- _____. 1984. On the Wild Rice, *Oryza sativa* var. *spontanea* ROSCHEV., Collected at Babat, East Java, Indonesia. *Mem. Kagoshima Univ. Res. Center South Pacific* 5(1): 31-41.
- _____. 1985. Some Aspect on Distribution of the Genus *Oryza*. *Proc. 4th Asian Agr. Symposium* 15-31.
- 片山忠夫. 1986a. 「イネ属植物の分布限定と探索阻害要因」『鹿児島大学南方海域調査研究報告』9: 42-64.
- Katayama, T.C. 1986b. On the Wild Rice, *Oryza officinalis* WALL., Collected at Tembilahan, Sumatra, Indonesia. *Mem. Kagoshima Univ. Res. Center South Pacific* 7(2): 10-20.
- Katayama, T.C.; Akihama, T.; and Weliwita, S.M.P. 1972. Distribution and Some Morphological Characters of the Wild Rice in Ceylon. *Preliminary Report Tottori Univ. Sci. Survey* 1971 1: 60-64.
- Katayama, T.C.; and Kuroda, T. 1974. Distributions and Some Morphological Characters of the Wild Rice in the Ganga Plains (Part II). *Preliminary Report Tottori Univ. Sci. Survey* 1971 2: 19-70.
- Katayama, T.C.; Watabe, T.; and Kuroda, T. 1972. Distributions and Some Morphological Characters of the Wild Rice in the Ganga Plains (Part I). *Preliminary Report Tottori Univ. Sci. Survey* 1971 1: 1-47.

- Kihara, H.; Katayama, T.C.; and Tsunewaki, K. 1962. Floating Habit of 10 Strains of Wild and Cultivated Rice. *Japan. Jour. Genet.* 37: 1-9.
- Kihara, H.; and Nakao, S. 1960. The Rice Plant in Sikkim. *Seiken Zihō* 11: 46-54.
- 広東农林学院农学系云南大学生物系. 1974. 「云南省思茅地区籼, 粳稻垂直分布調査報告」『植物学报』16(3): 208-222.
- Morishima, H.; Sano, Y.; and Oka, H.I. 1980. Observations on Wild and Cultivated Rices and Companion Weeds in the Hilly Areas of Nepal, India and Thailand —Report of Study-tour in Tropical Asia, 1979—. (Mimeographed)
- Morishima, H.; Shimamoto, Y.; Sano, Y.; and Sato, Y.I. 1984. Observations on Wild and Cultivated Rices in Thailand for Ecological-genetic Study —Report of Study-tour in 1983—. (Mimeographed)
- 直良信夫. 1955. 『日本古代農業発達史』東京: さえら書房.
- Nayar, N.M. 1973. Origin and Cytogenetics of Rice. *Advances in Genetics* 17: 153-292.
- Oka, H.I.; and Chang, W.T. 1960. Survey of Variations in Photoperiodic Response in Wild *Oryza* Species. *Bot. Bull. Acad. Sinica* 1: 1-14.
- Oka, H.I.; and Morishima, H. 1967. Variations in the Breeding System of the Wild Rice, *Oryza perennis*. *Evolution* 21: 249-258.
- _____. 1971. The Dynamics of Plant Domestication: Cultivation Experiments with *Oryza perennis* and Its Hybrid with *O. sativa*. *Evolution* 25: 356-364.
- Richharia, R.H. 1960. Origins of Cultivated Rices. *Indian Jour. Genet. & Plant Breed.* 20: 1-14.
- Roberts, E.H. 1961. Viability of Cereal Seeds for Brief and Extended Periods. *Annals Bot. N.S.* 25: 373-380.
- Roschevitz, R.J. 1931. A Contribution to the Knowledge of Rice. *Bull. Appl. Bot. Genet. Breed.* 27(4): 1-133. Leningrad (in Russian with English Summary).
- Sachar, K.; Swaminathan, M.S.; and Iyer, R.D. 1964. The Effect of Reciprocal Grafting on Embryo and Endosperm Developments in Crosses between *Corchorus olitolius* and *C. capsularia*. *Zeit. Pflanzenz.* 52: 355-365.
- Sampath, S.; and Govindaswami, S. 1958. Wild Rices of Orissa and Their Relationship to the Cultivated Varieties. *Rice News Teller* 6(3): 17-20.
- Sano, Y.; Morishima, H.; and Oka, H.I. 1980. Intermediate Perennial-annual Populations of *Oryza perennis* Found in Thailand and Their Evolutionary Significance. *Bot. Mag. Tokyo* 93: 291-305.
- Shah, S.S. 1959. Response to Photoperiod of Four Wild Species of the Genus *Oryza*. *Indian Jour. Genet. & Plant Breed.* 19: 98-106.
- Sharma, S.D. 1983. Conservation of Wild Species of *Oryza*. In *Rice Germplasm Conservation Workshop*, edited by IRRI, pp. 21-25. IRRI.
- Sharma, S.D.; and Shastry, S.V.S. 1965. Evolution in Genus *Oryza*, In *Advancing Frontiers in Cytogenetics*, pp. 5-20. New Delhi: Hindustan Publish. Corp.
- Simmonds, W.W., ed. 1976. *Evolution of Crop Plants*. London: Longmann.
- Tateoka, T. 1961. A Biosystematic Study of *Tridens* (Gramineae). *Amer. Jour. Bot.* 48: 565-573.
- _____. 1962a. Taxonomic Studies of *Oryza*. I. *O. latifolia* Complex. *Bot. Mag. Tokyo* 75: 418-427.
- _____. 1962b. Taxonomic Studies of *Oryza*. II. Several Species Complexes. *Bot. Mag. Tokyo* 75: 455-461.
- _____. 1963. Taxonomic Studies of *Oryza*. III. Key to the Species and Their Enumerations. *Bot. Mag. Tokyo* 76: 165-173.
- _____. 1965. Taxonomy and Chromosome Numbers of African Representatives of the *Oryza officinalis* Complex. *Bot. Mag. Tokyo* 78: 198-201.
- Tateoka, T.; and Pancho, J.V. 1963. A Cytotaxonomic Study of *Oryza minuta* and *O. officinalis*. *Bot. Mag. Tokyo* 76: 366-373.
- 丁 穎. 1957. 「中國栽培稻种的起源及其演变」『农业学报』8(3): 243-260.
- _____. 1964. 「中國イネ品種の生態型およびそれと生産発展との関係. 東アジアにおける水稻の進化と生態型」『技術会議調査資料』44: 9-26. 農林水産技術会議事務局調査資料課.
- Vishu-Mittre. 1974. Paleobotanical Evidence in India. In *Evolutionary Studies on World Crops*, edited by J.B. Hutchinson, pp. 3-20. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Whyte, R.O. 1972. The Gramineae, Wild and Cultivated of Monsoonal and Equatorial Asia. I. South Asia. *Asian Perspect.* 15: 127-151.
- _____. 1974. An Environmental Interpretation of the Origin of Asian Cereals. *Indian Jour. Genet.* 34A: 1-11.