

みんなくりポジトリ

国立民族学博物館学術情報リポジトリ National Museum of Ethnology

植物のドメスティケーション：トウモロコシの起源： テオシント説と栽培化に関わる遺伝子

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2010-03-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 福永, 健二 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001144

トウモロコシの起源

—テオシント説と栽培化に関わる遺伝子—

福永 健二
県立広島大学 生命環境学部

トウモロコシの起源についてはテオシント説と三部説で議論が分かれていたが、現在ではトウモロコシの起源はメキシコに自生するテオシント（テオシンテ）であることが様々な遺伝学的なデータによりうらづけられてきている。また、形態の違いは5つほどの主働遺伝子で説明できることも明らかとなり、そのうちの分けつ性などに関係する遺伝子 *teosinte branched 1 (tb1)* や種子の殻に関する遺伝子 *teosinte glume architecture 1 (tga1)* などは近年単離されており栽培化に関する遺伝子の変化や栽培化に伴う集団の遺伝的組成の変化なども急速に明らかになっている。

本稿では、トウモロコシの起源に関する最近の成果をレビューするとともに、様々な植物で近年盛んとなってきている栽培化に関わる遺伝子の単離・解析など「遺伝学から見た植物の栽培化」研究の現状について概説したい。

- | | |
|-------------------------|--------------------------------|
| 1 はじめに | 4 トウモロコシの起源と伝播 |
| 2 トウモロコシの祖先野生種はテオシントである | 5 トウモロコシの起源からの教訓とトウモロコシ起源研究の展望 |
| 3 テオシントの分類と地理的な分布・系統進化 | 6 栽培化（ドメスティケーション）に関わる遺伝子の単離と解析 |

*キーワード：トウモロコシ，テオシント，系統進化，栽培化遺伝子，分子遺伝学

1 はじめに

トウモロコシの起源はテオシント説と Mangelsdorf の三部説というふたつの説の間でかつては論争になっており、農学系の教科書などでは混乱を引き起こしていた（例えば、田中 1975; 星川 1980）。しかし、最近の研究成果についてはいくつか日本語でも解説（松岡 2007a; b）が書かれており、自然科学の研究者の間ではかなり理解が進んできている。本稿では、人類学者・民族学者など文系の研究者向けにトウモロコシの起源説の現状について解説するとともに、最近のゲノム研究の成果としてトウモロコシや他の作物の栽培化に関わる遺伝子の研究について言及したい。

2 トウモロコシの祖先野生種はテオシントである

トウモロコシの祖先野生種は、中米に自生し、遺伝学的に最も近いイネ科野生植物テオシント（テオシンテ）であるという説が古くから唱えられている有力な説であった（Beadle 1939）。しかしながら、テオシントとトウモロコシの形態があまりにも異なっていることからいくつかの異論があり、その中でも有力な説とされたのが Mangelsdorf と Reeves によって1938年に提唱された三部説（Mangelsdorf and Reeves 1938）である。この説は1）、トウモロコシの祖先は、今は絶滅している野生型トウモロコシである2）、テオシントは、トウモロコシと近縁属の *Tripsacum* の間の交雑に由来するものである3）、トウモロコシの大きな変異の多くは、トウモロコシと *Tripsacum* の間の交雑によるものである、というものであった。Mangelsdorf の三部説は考古学者も巻き込んで、“人気のある説”となり、Science やアメリカ科学アカデミー紀要などの権威のある科学雑誌に掲載されたが、遺伝学者を納得させられるものではなかった。例えば、トウモロコシと *Tripsacum* は 染色体数がそれぞれ $2n = 20$, $2n = 36$ ($2n = 72$ のものもある) と異なっているために交配して子孫を得るには胚培養が必要であり、これは自然界では決して起こりえないことである。Mangelsdorf の三部説と George Beadle を中心としたテオシント説の間では激論がたたかわされた時期もあった（このことについては Doebley 2001 に詳しい。これはアメリカの遺伝学雑誌 Genetics に掲載された解説記事であり、英文ではあるが、文系研究者にも読みやすい文章である）。しかし、ここ20年あまりの間にトウモロコシとテオシント、*Tripsacum* 属についての進化遺伝学的な研究が多く行われ、染色体の形態（Kato 1976）や反復配列（Fuerstenberg and Johns 1990）、アイソザイム（Doebley 1990a）、葉緑体 DNA（Doebley *et al.* 1987）など、いずれのデータもトウモロコシの起源に *Tripsacum* が関与しているということは全く支持せずに、テオシントが祖先野生種であるという説を支持している。例えば、何種類かの方法で系統樹を描くと、いずれにおいても *Tripsacum* はテオシントとは系統的に明らかに異なり、トウモロコシはテオシントの中に含まれる。このことは明らかにテオシントがトウモロコシの直接的な祖先野生種であり、*Tripsacum* がトウモロコシの起源に関与していないことを支持している。トウモロコシとテオシントの間には分げつ性、雌穂の条性、穎果を包む硬い殻の有無などの多くの形態的な差異（ハーラン 1984 などの図を参照されたい）があり、このような形態的な違いが簡単に生じるはずがない（テオシントがトウモロコシの祖先野生種のはずがない）というのがテオシント説に反論する側の大きな論拠であった。しかしながら、古くは George Beadle (1939)、最近では John Doebley ら (1990; 1993) の分離集団を用いた研究によりこの違いは5つ程度の遺伝子で説明できることが示されており、ドラスティックな形態の違いが遺伝子レベルではわずかな違いに過ぎないことが示されている。また、さらにこれ

らの遺伝子のひとつで主に分げつ性に関わる *teosinte branched 1 (tb1)* (Doebley *et al.* 1997), さらに最近では穀粒の殻に関する遺伝子 *teosinte glume architecture 1 (tga1)* が既に単離されている (Wang *et al.* 2005)。このうち、特に *tb1* については、はじめて単離された直接的に栽培化 (domestication) に関わる遺伝子であり、画期的な発見であったといえる。ドラスティックな形態の違いがひとつの遺伝子の変化でおこるということを示したということでも重要な発見であった (栽培化に関する遺伝子については後述する)。近年、トウモロコシは *Tripsacum* と *Z. diploperennis* (多年生の2倍体テオシント、後述) の雑種に由来するという説 (tripsacum-diploperennis 説: Eubanks 1995) も提唱されているが科学的な根拠に乏しいものである。トウモロコシの祖先野生種は、膨大な蓄積された遺伝学のデータに基づくと、1年生のテオシントであること、まったく *Tripsacum* や多年生のテオシントは関与していないということもはや明白である。2001年、アメリカの遺伝学やゲノムサイエンス、進化生物学の権威である12人が、トウモロコシの祖先野生種はテオシントであり、三部説や tripsacum-diploperennis 説は何の証拠もないという論文を考古学の雑誌に発表し、考古学の分野にもこのことがもはや疑いのない事実であることを表明した (Bennetzen *et al.* 2001)。そして今では考古学の分野にもこの見解は支持されている (Smith 2001)。

3 テオシントの分類と地理的な分布・系統進化

テオシントの分布域は中米に限られており、以下のような4種に分類される。このうちのひとつの *Z. mays* は栽培種であるトウモロコシを含む種であり、3つの亜種からなるテオシントを含んでいる。それぞれの特徴を以下に Doebley and Iltis (1980) とその後の改定に基づき示す。また各分類群の地理的分布 (Fukunaga *et al.* 2005) を図1に示すとともに自生地の写真を図2に示す。

- ① *Z. diploperennis* Iltis, Doebley and Guzman
2倍体の多年生種であり、分布が非常にせまい。メキシコのハリスコ (Jalisco) 州南西部の Sierra Menantlán にのみ分布している。
- ② *Z. perennis* (Hitchcock) Reeves and Mangelsdorf
唯一4倍体の種であり、多年生である。*Z. diploperennis* と似るが4倍体であることといくつかの形態的特徴により識別できる。
- ③ *Z. luxurians* (Durieu and Asherson) Bird
1年生であり、グアテマラ北東部、ホンジュラス、ニカラグアに分布している。上記多年生の2種に似るがライゾームがない点で異なっている。
- ④ *Z. mays* L.
トウモロコシを含む分類群である。トウモロコシと高い稔性を示す1年生テオシント

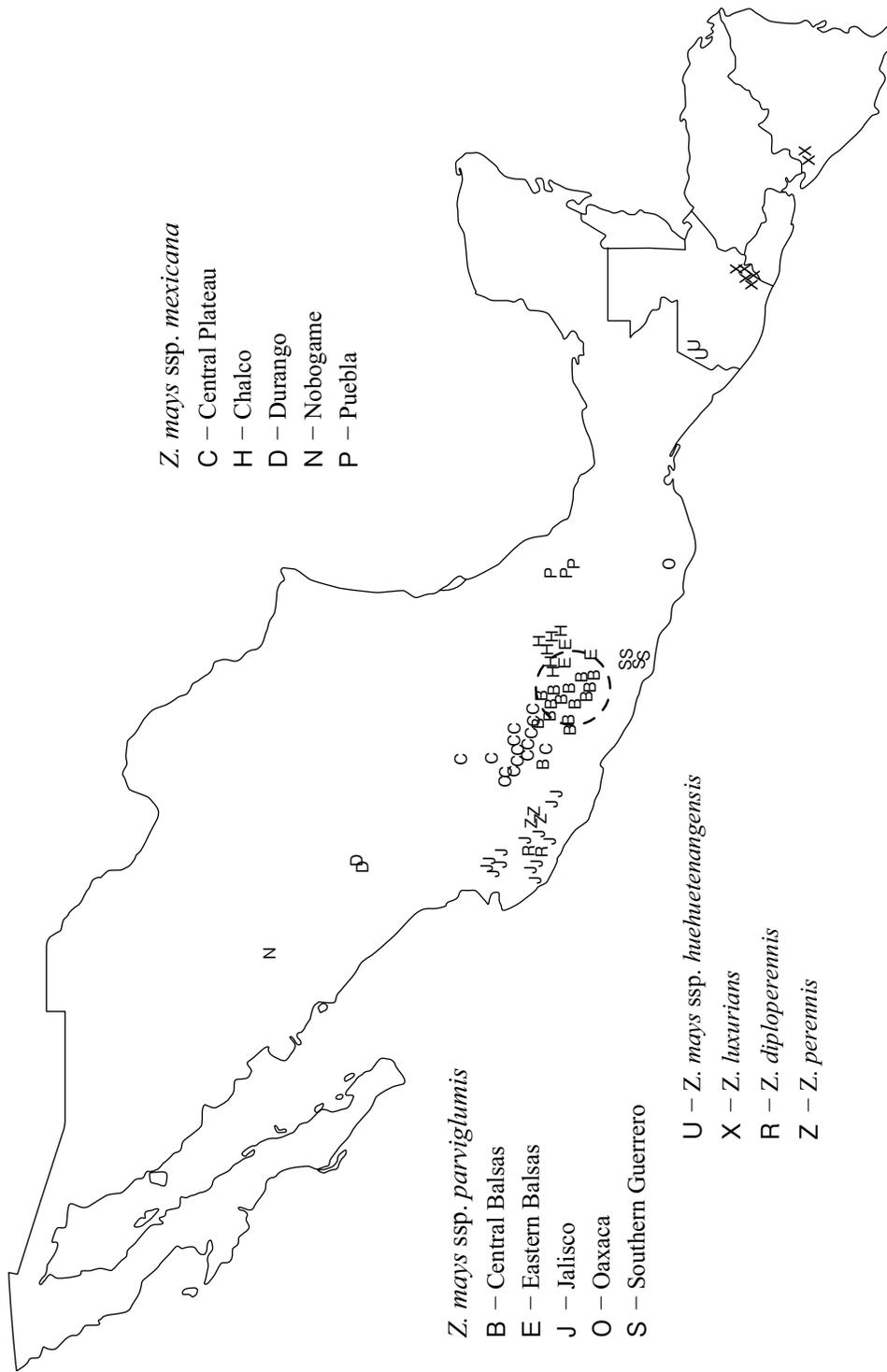


図1 メキシコにおけるテオシントの地理的分布。分類群と地理的グループについて地図上に示す (Fukunaga et al. 2005)。Matsuoka et al. (2002) により推定された起源地を破線で囲んでいる



a



b



c

図2 テオシント花序と自生地

- a テオシントの花序の構造 トウモロコシとは全く異なっている。
- b グアテマラ低地（グアテマラ南東部フティアパ。標高約800m）のテオシント（*Z. luxurians* ?）。
写真はいずれも山本紀夫撮影。
- c メキシコ高地（メキシコ市郊外チャルコ。標高約2200m）のテオシント（*Zea mays* ssp. *mexicana*）。

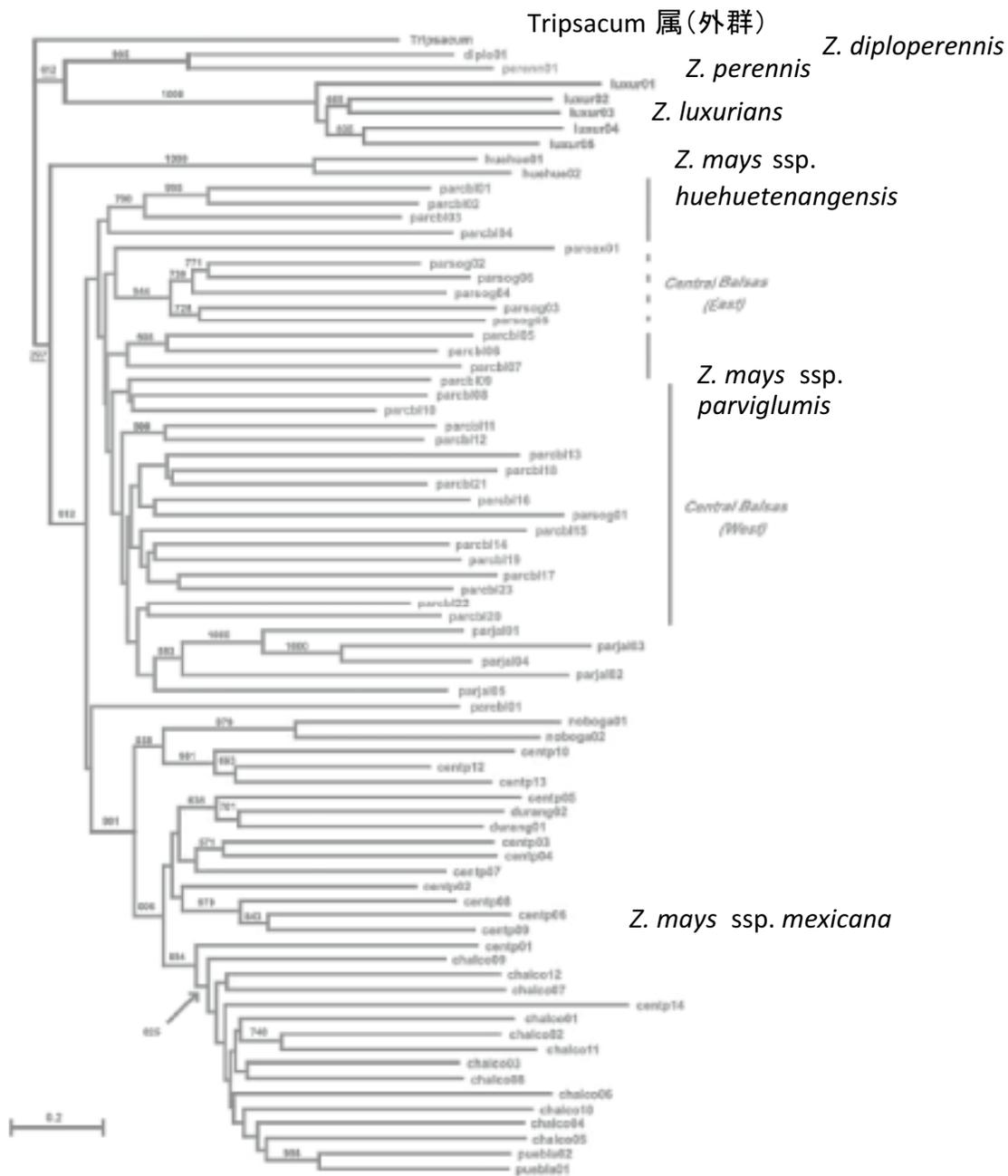


図3 テオシントの系統関係。テオシントの進化をたどることができる (Fukunaga et al. 2005より)

トを含み、それらは3変種に分類される。

④-1 *Z. mays* L. ssp. *huehuetenangensis* (Iltis and Doebley) Doebley

グアテマラ西部にのみ分布している。下記の *ssp. parviglumis* に似ているが生育が遅いという点で異なっている。

④-2 *Z. mays* L. ssp. *mexicana* (Schrader) Iltis

メキシコ北部及び中央部の1700-2600mの高地に分布する。生育が比較的早く10-20の分けつをだすものが多い。果実や雄穂小穂が大きいという点で他の2変種から識別できる。

④-3 *Z. mays* L. ssp. *parviglumis* Iltis and Doebley

メキシコの海拔400-1800mの地域に分布し、*mexicana* に比べ、低い標高で温暖な地域に生育している。亜種名は小さな外穎を意味する。雄穂小穂や果実が小さい。また分けつが多く、たいていは20をこえ、多いものでは100を超える。後述するように、トウモロコシの直接的な祖先野生種はこの亜種である。

これらの分類群はアイソザイム (Doebley 1990b) や葉緑体 DNA (Doebley *et al.* 1987)、マイクロサテライト多型 (Fukunaga *et al.* 2005) で見ても明瞭に異なっており、この分類が妥当であることが支持されている。93のマイクロサテライトマーカーから見たテオシント86地理集団の系統樹を図3に示す。この系統樹では、種内でも集団が地理的にも明瞭に分かれ、テオシントの拡散の歴史もうかがうことができる (Fukunaga *et al.* 2005)。

4 トウモロコシの起源と伝播

トウモロコシの祖先野生種が *Z. mays* ssp. *parviglumis* であることはアイソザイムや葉緑体 DNA の結果などから明らかになっている。Matsuoka ら (Matsuoka *et al.* 2002; Matsuoka 2005や松岡 2007a; b の解説も参照) は99のマイクロサテライト遺伝子座を用いて、トウモロコシ193個体、テオシント71個体 (34 *ssp. parviglumis*, 33 *ssp. mexicana*, 4 *ssp. huehuetenangensis*) を用いて詳細な系統解析を行なった。この結果からトウモロコシに最も近い集団はテオシント *ssp. parviglumis* の中の Balsas 川流域の集団 (第1図参照) のものであることが明らかになった。また、トウモロコシの他地域への伝播については、トウモロコシが起源地からメキシコ高地で多様化したのち、メキシコ西部及び北部→北米の南西部→北米東部→カナダというルートや、メキシコ南部、東部→グアテマラ、カリブの島々、南アメリカ低地→アンデス高地というルートがあることが示唆されている。このことはこれ以前のアイソザイムによる研究 (Doebley 1990a) とも矛盾しないし、考古学的に見たトウモロコシ農耕の拡散様式と比べても矛

盾しない (Bellwood 2005; 日本語ではベルウッド (2008) の p. 229の図を参照してほしい)。また, Matsuoka *et al.* (2002) ではマイクロサテライトによるテオシントとトウモロコシの分岐年代の推定を行っており, おおよそ9200年 (95%信頼区間で5689-13093 B.P.). という推定をしている。このことは考古学的なデータともそう矛盾しない (Piperno and Flannery 2001)。

5 トウモロコシの起源からの教訓とトウモロコシ起源研究の展望

MangelsdorfとReevesによる三部説など *Tripsacum* がトウモロコシの起源に関わったとする説は, 今ではまったく根拠がない説として否定されている。また, トウモロコシの直接的な祖先野生種は, 雑草的で草型が比較的トウモロコシに近い *ssp. mexicana* ではなく, どちらかといえば人間の手の入らないところに成育している *ssp. parviglumis* である点なども興味深い。メキシコ高地のトウモロコシ畑には *ssp. mexicana* がよく雑草として生えておりトウモロコシとの間の中間型が観察されている (Wilkes 1977) が, マイクロサテライトマーカーを用いた集団の解析により, これらは *ssp. mexicana* とトウモロコシの間の雑種であることが確認されている (Fukunaga *et al.* 2005)。

栽培植物の起源に関しては, フィールドでの“直感”や形態の類似性のみからの推察に終始する議論も見られる。それらも重要なことであるが, 起源や系譜を論じるには, やはり詳細な遺伝学的な解析などに基づく証拠を蓄積していく必要がある。そのことをトウモロコシの起源をめぐる議論は示唆しているように思える。

トウモロコシでは後述するように栽培化に関わる遺伝子の分子進化遺伝学的な解析や栽培化遺伝子の進化遺伝学的な検出の試みも行われており, ドメスティケーションの分子遺伝学のモデル植物と言っても過言ではないであろう。作物の進化に興味をもつ者としては今後の研究からも目が離せない。また, トウモロコシの起源については考古学や生物学など学際的成果についての名著 (Staller *et al.* 2006) も近年出版されてる。遺伝学の考古学資料への応用についても成果が挙がりつつある (Jaenicke-Despres *et al.* 2003) ことなど, さまざまな分野の研究者の成果がかみ合いつつある好例といえよう。

6 栽培化 (ドメスティケーション) に関わる遺伝子の単離と解析

栽培化 (ドメスティケーション) に関わる遺伝的变化については, かねてより遺伝学者の興味をひくところであった。Charles Darwin の『種の起源』も育種の話から始まっているように人為選択による動植物の進化に関わる遺伝子の実態がどのようなものな

のか、選択により遺伝子の集団内の組成がかわるのかなどは進化遺伝学における興味を中心である。上述したようにテオシントからトウモロコシへの変化にはきわめてドラスティックな形態の変化が伴っている。Beadle の古典的な遺伝学における実証、さらに最近での QTL 分析による Doebley らによる追試により、この変化に関わる遺伝子はだまかに 5 つ程度の遺伝子であることが明らかになった。さらにここの遺伝子のうち、第一染色体の長腕にある遺伝子は分けつ（植物体の分枝）に関わる遺伝子であり、*teosinte branched 1 (tb1)* と呼ばれる遺伝子の突然変異体と同じであることがわかった (Doebley *et al.* 1995)。この遺伝子は 1997 年に単離され Nature 誌に発表された (Doebley *et al.* 1997)。この成果は当時きわめて斬新なものであり大学院生だった著者は非常に興奮してこれらの論文を読んだことを覚えている。また、近年、第 4 染色体に座乗する種子の殻に関する遺伝子 (*teosinte glume architecture 1*) も単離された (Wang *et al.* 2005)。*tb1* については進化遺伝学的な研究が進められ (Wang *et al.* 1999; Clark *et al.* 2004; 2006)、他の遺伝子についても単離にむけて研究が進んでいる。また、様々な遺伝子について分子進化遺伝学的な解析を行って選択のかかっている遺伝子をスクリーニングする試みも行われている (Vigouroux *et al.* 2002; Yamasaki *et al.* 2005; 山崎; 2007)。

近年、他の作物でも分子遺伝学的な研究やゲノム研究がすすみ、栽培化に関わる遺伝子や品種分化に関わる遺伝子について解析が進められている。表 1 にこれまでに単離されている遺伝子の例を示す。全ゲノム配列が決定されたイネにおいて栽培化や品種分化に関わる遺伝子の研究が急速に進んでいる。脱粒性の遺伝子 (Konishi *et al.* 2006; Li *et al.* 2006) の単離などは記憶に新しいところである。また、出穂期に関する遺伝子 *Hdl* (Yano *et al.* 2000) や半矮性遺伝子 *sd1* (Sasaki *et al.* 2002) などがその例である。また、それ以外でもトマトの果実重について一番効果の大きな遺伝子 (Frery *et al.* 2000) やコムギの穂の形態に関わる *Q* 遺伝子 (Simons *et al.* 2005) や緑の革命のもととなった *Rht1* 遺伝子 (Peng *et al.* 1999)、春化についての *vrn* 遺伝子 (Yan *et al.* 2003)、オオムギの条性 (Komatsuda *et al.* 2007) や渦性 (Chono *et al.* 2003; Saisho *et al.* 2004)、皮・裸性 (Taketa *et al.* 2008) の遺伝子などが単離されている。これらの多くは一昔前の栽培植物の起源や作物進化の教科書に例としてあげられてきた形質や遺伝子であり、これらの遺伝子の実態がつきとめられるようになったことは非常に興味深い。作物の進化を考える上でこれらの形質の変化が何回独立におこったのかということは興味深いことであったが、遺伝子そのものを解析することで実証できるようになった。例えば、本書の河瀬の論文でふれられているように、モチ性は文化的な選択によってウルチからモチへの突然変異が *Waxy* 遺伝子という遺伝子に生じていることがわかっていただけであるが、近年ではこの遺伝子そのものを調べることによってこの変化が何回独立おこったか調べるのが可能となった。結果、イネでは 1 回 (Olsen and

表1 作物の栽培化や改良に関わった遺伝子

遺伝子	作物	分子や表現型での機能	変化
栽培化に関わる遺伝子			
tb1	トウモロコシ	転写制御因子 (TCP) 植物体と花序の構造	調節の変化
tga1	トウモロコシ	転写制御因子 (SBP) : 種子の殻	アミノ酸置換
qSH1	イネ	転写制御因子 (ホメオドメイン) 離層形成, 脱粒性	調節の変化
Rc	イネ	転写制御因子 (bHLH) : 種子色	コドンのフレームシフト
sh4	イネ	転写制御因子 (Myb3) 離層形成, 脱粒性	調節の変化/ アミノ酸置換
fw2.2	トマト	細胞シグナル, 果実重	調節の変化
Q	コムギ	転写制御因子 (AP2), 花序の構造	調節の変化・ アミノ酸置換
品種間差に関わる遺伝子			
c1	トウモロコシ	転写制御因子 (MYB) : kernel 色	調節の変化
r1	トウモロコシ	転写制御因子 (bHLH) : kernel 色	調節の変化
sh2	トウモロコシ	pyrophosphorylase, スーパースイート・スイートコーン	トランスポゾンの挿入
su1	トウモロコシ	isoamylase : スイートコーン遺伝子	アミノ酸置換
y1	トウモロコシ	phytoene synthase カロテノイド含量	調節の変化
brix9-2-5	トマト	invertase, fruit soluble solid content	アミノ酸置換
ovate	トマト	不明。果実の形	ストップコドンへの変化
rin	トマト	転写制御因子 (MADS), 果実の成熟	調節の変化
sp	トマト	細胞シグナル, 植物の生長	アミノ酸置換
R	エンドウマメ	デンブン分枝酵素, 種子の糖含量	トランスポゾンの挿入
ehd1	イネ	B-type レスポンスレギュレーター, 開花期	アミノ酸置換
gn1	イネ	サイトカイニン oxidase/dehydrogenase 種子数	転写, ストップコドン への変異
hd1	イネ	転写制御 (zinc finger), 出穂期	フレームシフト
sd1	イネ	GA20 oxidase: 草丈	ストップコドンへの変異
waxy	イネ	デンブン合成遺伝子, アミロース含量	スプライシング変異, エキソンの重複
waxy	アワ	デンブン合成遺伝子, アミロース含量	トランスポゾンの挿入
waxy	オオムギ	デンブン合成遺伝子, アミロース含量	遺伝子の欠失
vrs	オオムギ	転写制御因子 (ホメオドメイン), 花序の条性 (2条と6条)	アミノ酸置換・フレ ームシフト
nud	オオムギ	転写制御因子 (ERF), 種子の皮性・裸性	遺伝子領域の欠失
rht	コムギ	転写制御因子 (SH2) 草丈	ストップコドン
vrn1	コムギ	転写制御因子 (MADS), 春化 (バーナリゼーション)	調節の変化
vrn2	コムギ	転写制御因子 (ZCCT), 春化 (バーナリゼーション)	アミノ酸置換

(Doebley *et al.* 2006に加筆)

Purugganan 2002), オオムギでも1回 (Domon *et al.* 2002), アワでは4回であること (Fukunaga *et al.* 2002; Kawase *et al.* 2005; 福永・河瀬 2005) が明らかとなっている。また, オオムギの条性についても2条から6条への変化が複数回であることが明らかとなっている (Komatsuda *et al.* 2007; 小松田 2007)。このように最近のゲノミクスの成果によりドメスティケーション研究一般についても現在では遺伝学的に様々なことが実証できるようになった。これらのデータが今後学際的に活用され科学的な議論がなされていくことを願いつつ筆をおきたい。

謝 辞

ウイスコンシン大学 Doebly 教授に, 博士研究員在籍中に優れたトレーニングの機会を与えていただいた。この場を借りて謝意を表す。また, 福井県立大学の松岡由浩氏には多くの御助言を戴いた。ここに記して謝意を表します。

文 献

- Beadle, G.
1939 Teosinte and the origin of maize. *J. Heredity* 30: 245-247.
- Bellwood, P.
2005 *First Farmers: The origins of Agricultural Societies*. Blackwell Publishing. (ベルウッド『農耕起源の人類史』京都大学学術出版会 長田・佐藤監訳 2008)
- Bennetzen, J., E. Buckler, V. Chandler, J. Doebley, J. Dorweiler, B. Gaut, M. Freeling, S. Hake, E. Kellogg, R. S. Poethig, V. Walbot and S. Wessler
2001 Genetic evidence and the origin of maize. *Latin American Antiquity* 12: 84-86.
- Chono, M., I. Honda, H. Zeniya, K. Yoneyama, D. Saisho, K. Takeda, S. Takatsuto, T. Hoshino, Y. Watanabe
2003 A semidwarf phenotype of barley uzu results from a nucleotide substitution in the gene encoding a putative brassinosteroid receptor. *Plant Physiology* 133: 1209-1219.
- Clark, R. M., E. Linton, J. Messing, and J. Doebley
2004 Pattern of diversity in the genomic region near the maize domestication gene, *tb1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(3): 700-707.
- Clark, R., T. Nussbaum-Wagler, P. Quijada and J. Doebley
2006 A distant upstream enhancer at the maize domestication gene, *tb1*, has pleiotropic effects on plant and inflorescent architecture. *Nature Genetics* 38: 594-597.
- Darwin, C
1859 *Origin of Species* (ダーウィン『種の起源』岩波新書(上)(下)八杉龍一訳 1990)
- Doebly, J. F.
1990a Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.* 44 (Suppl.3): 6-27.

- 1990b Molecular systematics of *Zea* (Gramineae). *Maydica* 35: 143–150.
- 2001 George Beadle's other hypothesis: One-gene, one-trait. *Genetics* 158: 487–493.
- Doebley J. F. and A. Stec
- 1993 Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: comparison of results for two F2 populations. *Genetics* 134: 559–570.
- Doebley, J., A. Stec and C. Gustus
- 1995 *teosinte branched1* and the origin of maize: evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics* 141: 333–346.
- Doebley J. F., A. Stec, J. Wendel and M. Edwards
- 1990 Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F2 population: implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87(24): 9888–9892.
- Doebley, J., A. Stec and L. Hubbard
- 1997 The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485–488.
- Doebley J. F., B. S. Gaut and B. D. Smith
- 2006 The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309–1321.
- Doebley, J. F. and H. H. Iltis
- 1980 Taxonomy of *Zea* (Gramineae). I. A subgeneric classification with key to taxa. *American Journal of Botany* 67(6): 982–993.
- Doebley, J. F., W. T. Renfroe and A. Blanton
- 1987 Restriction site variation in the *Zea* chloroplast genome. *Genetics* 117: 139–147.
- Domon E, M. Fujita and N. Ishikawa
- 2002 The insertion/deletion polymorphisms in the waxy gene of barley genetic resources from East Asia. *Theoretical and Applied Genetics* 104(1): 132–138.
- Eubanks, M.
- 1995 A cross between two maize relatives: *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis* (Poaceae). *Economic Botany* 49(2): 172–182.
- Frary, A., T. C. Nesbitt, S. Grandillo, E. Knaap, B. Cong, J. Liu, J. Meller, R. Elber, K. B. Alpert, and S. D. Tanksley
- 2000 *fw2.2*: a quantitative trait locus key to the evolution of tomato fruit size. *Science* 289: 85–88.
- Fuerstenberg, S. and M. Johns
- 1990 Distribution of Bs1 retrotransposons in *Zea* and related genera. *Theoretical and Applied Genetics* 80(5): 680–686.
- 福永健二・河瀬眞琴
- 2005 「モチアワの起源—分子遺伝学と民族植物学」『遺伝』59: 70–75.
- Fukunaga, K., J. Hill, Y. Vigouroux, Y. Matsuoka, J. Sanchez, K. J. Liu, E. S. Buckler and J. Doebley
- 2005 Genetic diversity and population structure of teosinte. *Genetics* 169: 2241–2254.
- Fukunaga, K., M. Kawase and K. Kato
- 2002 Structural variation in the *Waxy* gene and differentiation in foxtail millet [*Setaria italica* (L.) P. Beauv.]: implications for multiple origins of the waxy phenotype.

Molecular Genetics and Genomics 268(2): 214–22.

ハーラン, J. R.

1984 『作物の進化と農業・食糧』熊田恭一・前田英三訳, 東京: 学会出版センター。

星川清親

1980 『新編食用作物』東京: 養賢堂。

Jaenicke-Despres, V., E. S. Buckler, B. D. Smith, M. T. Gilbert, A. Cooper, J. Doebley and S. Paabo

2003 Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* 302: 1206–1208.

Kato, T. A.

1976 Cytological studies of maize and teosinte in relation to their origin and evolution. *Massachusetts Agricultural Experiment Station Research Bulletin* 635.

Kawase M, K.Fukunaga, K. Kato

2005 Diverse origins of waxy foxtail millet crops in East and Southeast Asia mediated by multiple transposable element insertions. *Molecular Genetics and Genomics* 274: 131–40.

小松田隆夫

2007 「オオムギの栽培化 二条穂がさきか, 六条穂がさきか?」『蛋白質・酵素・核酸』52: 1953–1958。

Komatsuda, T., M. Pourkheirandish, C. He, P. Azhaguvel, H. Kanamori, D. Perovic, N. Stein, A. Graner, T. Wicker, A. Tagiri, U. Lundqvist, T. Fujimura, M. Matsuoka, T. Matsumoto, and M. Yano

2007 Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(4): 1424–1429.

Konishi, S., T. Izawa, S.-Y. Lin, K. Ebana, Y. Fukuta, T. Sasaki, and M. Yano

2006 An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312: 1392–1396.

Li, C., A. Zhou, and T. Sang

2006 Rice domestication by reducing shattering. *Science* 311: 1936–1939.

Mangelsdorf, P. C. and R. G. Reeves

1938 The origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 24(8): 303–312.

松岡由浩

2007a 「栽培植物進化遺伝学への招待—農業生態系における適応進化」『植物の進化 基本概念からモデル植物を活用した比較・進化ゲノム学まで』(清水健太郎・長谷部光泰 監修) pp. 136–143, 東京: 秀潤社。

2007b 「栽培植物の分子系統学 トウモロコシとコムギを例に」『蛋白質・酵素・核酸』52: 1937–1941。

Matsuoka, Y.

2005 Origin matters: Lessons from the search for the wild ancestor of maize. *Breeding Science* 55(4): 383–390.

- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M. M. Goodman, J. Sanchez G., E. Buckler, J. Doebley
 2002 A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(9): 6080-6084.
- Olsen, K. M. and M. D. Purugganan
 2002 Molecular evidence on the origin and evolution of glutinous rice. *Genetics* 162: 941-950
- Peng, J., D. E. Richards, N. M. Hartley, G. P. Murphy, K. M. Devos, J. E. Flintham, J. Beales, L. J. Fish, A. J. Worland, F. Pelica, D. Sudhakar, P. Christou, J. W. Snape, M. D. Gale and N. P. Harberd
 1999 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400: 256-261.
- Piperno, D. R. and K. V. Flannery
 2001 The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(4): 2101-2103.
- Saisho, K., K.-I. Tanno, C. Makiko, I. Honda, H. Kitano, K. Takeda
 2004 Spontaneous brassinolide-insensitive barley mutants 'uzu' adapted to East Asia. *Breeding Science* 54(4): 409-416.
- Sasaki, A., M. Ashikari, M. Ueguchi-Tanaka, H. Itoh, A. Nishimura, D. Swapan, K. Ishiyama, T. Saito, M. Kobayashi, G. S. Khush, H. Kitano and M. Matsuoka.
 2002 Green revolution: a mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature* 416: 701-702.
- Simons, K. J., J. P. Fellers, H. N. Trick, Z. Zhang, Y. S. Tai, B. S. Gill and J. D. Faris
 2005 Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics* 172: 547-55.
- Smith, B. D.
 2001 Documenting plant domestication: The consilience of biological and archaeological approaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(4): 1324-1326.
- Staller, J. E., R. H. Tykot and B. F. Benz (eds.)
 2006 *Histories of Maize: Multidisciplinary Approaches to the Prehistory, Linguistics, Biogeography, Domestication, and Evolution of Maize*. Academic Press.
- Taketa, S., S. Amano, Y. Tsujino, T. Sato, D. Saisho, K. Kakeda, M. Nomura, T. Suzuki, T. Matsumoto, K. Sato, *et al.*
 2008 Barley grain with adhering hulls is controlled by an ERF family transcription factor gene regulating a lipid biosynthesis pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(10): 4062-4067.
- 田中正武
 1975 『栽培植物の起原』東京：日本放送出版協会。
- Vigouroux, Y., M. McMullen, C.T. Hittinger, K. Houchins, K. Schulz, S. Kresovich, Y. Matsuoka, and J. Doebley
 2002 Identifying genes of agronomic importance in maize by screening microsatellites

- for evidence of selection during domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(15): 9650-9655.
- Wang, H., T. Nussbaum-Wagler, B. Li, Q. Zhao, Y. Vigouroux, M. Faller, K. Bomblies, L. Lukens, and J. Doebley
2005 The origin of the naked grains of maize. *Nature* 436: 714-719.
- Wang, R. L., A. Stec, J. Hey, L. Lukens and J. Doebley
1999 The limits of selection during maize domestication. *Nature* 398: 236-239.
- Wilkes, H. G.
1977 Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Economic Botany* 31(3): 254-293.
- 山崎将紀
2007 「ゲノムの変化からみたトウモロコシの栽培化と育種」『蛋白質・核酸・酵素』52: 1942-1946。
- Yamasaki, M., M. I. Tenaillon, I. V. Bi, S. G. Schroeder, H. Sanchez-Villeda, J. F. Doebley, B. S. Gaut, and M. D. McMullen
2005 A large-scale screen for artificial selection in maize identifies candidate agronomic loci for domestication and crop improvement. *Plant Cell* 17: 2859-2872.
- Yan, L., A. Loukoianov, G. Tranquilli, M. Helguera, T. Fahima, J. Dubcovsky
2003 Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(10): 6263-6268.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura, T. Sasaki
2000 *Hdl*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the *Arabidopsis* flowering time gene *CONSTANS*. *Plant Cell* 12: 2299-2301.

