

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： 野生コムギの農業生態系への適応と栽培化

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: 大田, 正次 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001145

野生コムギの農業生態系への適応と栽培化

大田 正次

福井県立大学 生物資源学部

コムギ属には生物分類学的に6種があり、1種(ウラルツコムギ)は野生種、2種(普通系コムギとジュコプスキーコムギ)は栽培種であるが、3種(一粒系コムギ、二粒系コムギ、チモフェービ系コムギ)には種内に野生型亜種と栽培型亜種が含まれる。栽培化に伴って野生コムギが変化させた遺伝的形質には、種子脱落性の消失、種子休眠性の消失、穂や穎果の大型化などが挙げられる。このうち、種子休眠性の消失については、一粒系コムギにおいて種子休眠性と小穂あたりの着粒数の変異ならびに両者の相関について行った実験結果から、大きさの揃った大粒の穎果を着ける個体の選択が非休眠性の栽培コムギ集団の成立を導いたことが示唆された。また、難脱穀性コムギの遺存的栽培と利用についての現地調査から、栽培植物とその種内で分化した品種が作物として維持されるためには、人がその作物の特性を知り、その特性に合った栽培と利用を行い、固有の呼称を与えて他の作物と区別・隔離することが必要であることが示唆された。

- | | |
|------------------------------------|--|
| 1 栽培コムギとその植物学的起源 | 2.4 野生および栽培一粒系コムギの穎果に見られた種子休眠性の変異の生態学的意味と栽培化との関連 |
| 2 農業生態系への野生植物の適応と栽培型形質の獲得 | 3 一粒系コムギとエンマーコムギの遺存的栽培と伝統的利用 |
| 2.1 野生および栽培一粒系コムギの個体内に見られる穎果の形態の変異 | 3.1 他のムギ類と区別し栽培される事例 |
| 2.2 野生および栽培一粒系コムギに見られる種子休眠性の変異 | 3.2 飼料として利用される他のムギ類に混入して栽培される事例 |
| 2.3 小穂あたりの着粒数と発芽率との関係 | 4 在来コムギとその品種多様性を維持してきたもの |

*キーワード：一粒系コムギ，エンマーコムギ，種子休眠性，難脱穀性コムギの遺存的栽培，コムギの品種多様性

1 栽培コムギとその植物学的起源

コムギは世界の主要穀類の1つとして、新石器時代から約1万年もの間多くの人類の食生活を支えてきた。とくに、植物分類学が古くから発達してきたヨーロッパ諸国で重要な作物であったため、コムギ属(*Triticum* 属)には、おもに穂の形態の変異に基づき多くの種が記載されてきた。20世紀に入ると、Schulz (1913) による形態の詳細な分析、Sakamura (1918) によるコムギ属における体細胞染色体数の決定と倍数性の

発見, さらには染色体対合に基づくゲノム分析に代表される木原 (1930) や Sax (1921) などによる種間雑種における遺伝学および細胞学的研究により, これらの種の類縁関係が明らかにされてきた。Mac Key (1966) は, このような研究に基づき生物分類学的な観点からコムギ属を5種にまとめた。1970年代から盛んに行われるようになった分子生物学的な研究によってもこの結論は概ね支持されており, その系統関係についてさらに詳細なデータが蓄積されてきた。このような研究によって明らかとなったコムギ属の系統関係と栽培コムギの成立についての概略を図1にまとめた。図1では, Mac Key (1966) が野生一粒系コムギに含めたウラルツコムギを独立した種としてコムギ属内を6種とした。これは, 両種は形態的によく似ているものの, 雑種種子の不発芽, 雑種植物の致死および雑種不稔性により生殖的に隔離されていること (Yamagishi 1987; Yamagishi and Tanaka 1983), および生育環境が異なることから, 別種とするのが妥当との著者の考えからである。

コムギ属には, 体細胞において14本, 28本および42本の染色体をもつ種が含まれる (Sakamura 1918)。細胞遺伝学では, ある植物群の染色体数が倍数系列になっているとき, そのうちもっとも染色体数の少ない種の単相世代 (配偶体や配偶子) における染色体数を基本数と呼ぶこととしている。コムギ属でもっとも少ない14本の体細胞染色体数をもつ種では, 減数分裂を経てその染色体数は半減し, 花粉 (雄性配偶体) や卵細胞 (雌性配偶子) は7本の染色体をもつ。したがって, コムギ属の基本数は7であり, 基本数の2倍の14本の体細胞染色体数をもつ種は二倍体, 28本および42本の体細胞染色体数をもつ種はそれぞれ四倍体および六倍体と呼ばれる。二倍体の野生コムギには野生一粒系コムギとウラルツコムギの2種, 四倍体の野生コムギには野生二粒系コムギと野

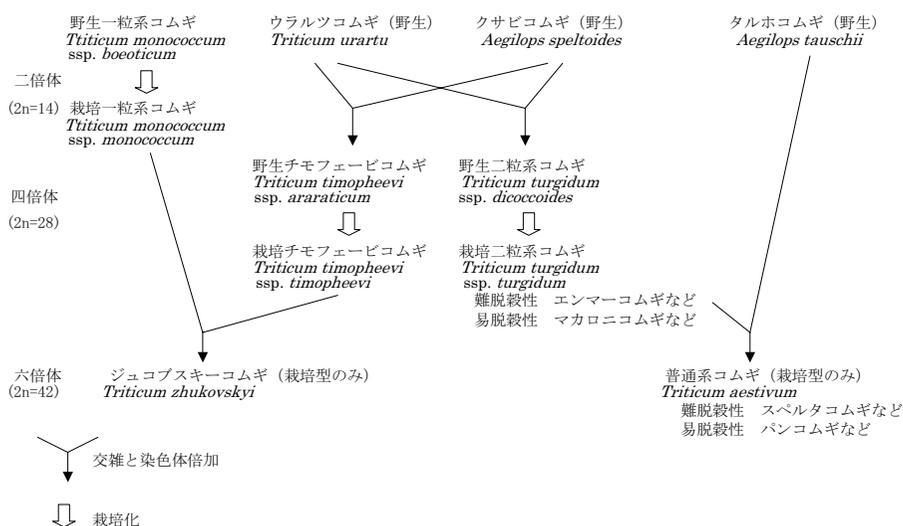


図1 コムギ属6種の系統関係と栽培コムギの植物学的起源

野生チモフェービコムギの2種がある。両者はいずれもコムギ属に近縁のエギロプス属 (*Aegilops* 属) の二倍体であるクサビコムギを母親に、ウラルツコムギを父親に自然交雑した雑種植物に由来する。野生二粒系コムギと野生チモフェービコムギは形態的によく似ているが、その間の雑種は不稔であり生殖的に隔離された別種として扱われる。また、葉緑体や核の遺伝子の違いから両種は独立に起源したと考えられている。

野生一粒系コムギからは栽培一粒系コムギ、野生二粒系コムギからは栽培二粒系コムギが、約1万年前の西南アジアで栽培化された。Heun *et al.* (1997) は、栽培一粒系コムギと野生一粒系コムギの多数の系統の核DNAを比較し、現存する栽培一粒系コムギにもっとも類似したDNA配列をもつ野生一粒系コムギがトルコ南東部ディヤルバクル周辺のカラジャダー (Karacadang) 地域に分布することを明らかにした。また、二粒系コムギについても、細胞質に含まれる葉緑体DNAの比較 (Mori *et al.* 2003) と核DNAの比較 (Ozkan *et al.* 2005; Luo *et al.* 2007) から、前述のカラジャダー地域あるいはその西に位置するガジアンテップ周辺のカルタルダギ (Kaltaldagi) 地域に分布する野生二粒系コムギが現存の栽培二粒系コムギにもっとも近縁であることが明らかとなっている。これらの場所は、いわゆる「肥沃な三日月地帯」の北端にあたり、チャユニユ (Çayönü) などの初期新石器ムギ農耕の遺跡があるところである。チャユニユ遺跡 (7200~6700bc) では、野生および栽培型の一粒子コムギと二粒系コムギの炭化遺物が見つかっている。野生チモフェービコムギからは栽培チモフェービコムギが栽培化されたが、考古学的証拠がなくその時期や場所についての詳細は不明である (Zohary and Hopf 2000; 阪本 1996)。これら3種の野生型と栽培型の間に生殖的な隔離はなく、両者は同一種であり、それぞれの種内において自然環境に適応した亜種と栽培環境に適応した亜種として位置づけられる。

六倍体のコムギには普通系コムギとジュコプスキーコムギの2種が含まれるが、どちらも栽培型のみで野生型は存在しない。普通系コムギは、二粒系コムギとエギロプス属の二倍体野生種であるタルホコムギ (*Aegilops tauschii*) の自然雑種に由来する (木原 1944; McFadden and Sears 1946)。タルホコムギのおもな分布域はカスピ海南岸から中国西部に至る地域であり、野生二粒系コムギの分布域と異なっている。これらのことと普通系コムギには野生型が存在しないことから、普通系コムギの成立に関与したのは栽培型の二粒系コムギであると考えられている。カスピ海南岸地域では今でもコムギ畑の周縁にタルホコムギが雑草として混入しているのを見ることができる (写真1)。現在ではこの地域のコムギ畑の多くで栽培されるのは普通系コムギであるが、1955年に京都大学カラコラム・ヒンズークシ学術調査隊がこの地域を訪れたときには二粒系コムギの1栽培品種群であるマカロニコムギが複数の場所で採集されている。さらに、カスピ海南東岸のコシュヤイラ (Koshyailagh) 村郊外のマカロニコムギ畑にタルホコムギが混入していたことが記載されている (Kihara *et al.* 1965)。2004年に著者が福



写真1 収穫あとのコムギ畑に散乱するタルホコムギの小穂（矢印）

井県立大学南西ユーラシア農業生態学調査隊の一員として同じ村を訪れた際には、マカロニコムギは見られなかったが普通系コムギ畑にタルホコムギが多数混入しているのを観察した (Ohta *et al.* 2005)。また、カスピ海南西岸のアラムート (Alamut) 地域ではマカロニコムギの畑にタルホコムギが混入するのを観察している (Matsuoka *et al.* 2008)。多くの場所で今は普通系コムギに置き換わってしまったが、このような状況で栽培二粒系コムギとタルホコムギの間で雑種ができ、染色体の自然倍加を経て普通系コムギができたと考えられる。

一方、ジュコプスキーコムギは、グルジア西部において栽培一粒系コムギと栽培チモフェービコムギを混作する畑の中で両者の雑種として起源したコムギであるが、このコムギのみを栽培する事例は報告されておらず、植物学的に記載されてはいるが作物として成立したコムギではないと考えてよいだろう。

これらの栽培コムギのうち、栽培一粒系コムギ、チモフェービコムギおよびジュコプスキーコムギは、難脱穀性 (non free-threshing, 穀粒を包む苞穎と呼ばれる皮が硬いため容易に脱穀できない性質) のコムギである。この性質はしばしば「皮性」と呼ばれるが、これは穀粒を直接包む内穎と外穎が穀粒と癒着するオオムギの皮性とは異なる。難脱穀性コムギの内穎と外穎は穀粒には癒着せず、硬い苞穎を機械的に取り除けば穀粒を取り出すことができる。この点は難脱穀性コムギの利用に関して重要である。栽培二粒系コムギと普通系コムギには、難脱穀性のコムギに加えて、易脱穀性 (free-threshing, 穎が柔らかく脱穀しやすい性質) のコムギが含まれる。野生型はすべて難脱穀性であり、栽培二粒系コムギと普通系コムギでは、栽培化の後、難脱穀性から易脱穀性への変化が生じたと考えられる。現在、世界のコムギの栽培面積のほとんどは、易脱穀性の普通系コムギであるパンコムギと易脱穀性の二粒系コムギであるマカロニコムギによって占められている。

2 農業生態系への野生植物の適応と栽培型形質の獲得

地中海・西南アジア地域は、ムギ類をはじめとする多くの一年生作物が栽培化された地域である。栽培化は、ある作物種について人が野生型から栽培型を選抜してきた過程として説明されることが多い。しかし、植物を中心に視点を移すと、野生植物が人の係わる環境に適応し遺伝的性質を変化させ、その生活史に人の行為を取り込んで利用してきた過程と考えることができる。それは、野生植物が新たな自然環境に適応し生態型を進化させるのと基本的には同じ過程である。つまり、栽培化とは、人が係わり攪乱する環境（農業生態系）に適応した生態型を野生植物が進化させてきた過程と考えることができる。

栽培化に伴って野生ムギ類が変化させてきた遺伝的形質には、種子脱落性の消失、種子休眠性の消失、穂や穎果の大型化、開花・結実の斉一化、分蘗数の減少などが挙げられる。このうち、種子脱落性はオオムギにおいては2対の主働遺伝子によって支配される形質であることがよく分かっている。コムギ属においては、一粒系コムギの種子脱落性が2対の遺伝子により支配されているとの報告がある（Sharma and Waines 1980）が、その詳細については研究されていないのが現状である。種子脱落性の消失は穀類において栽培型を特徴づけるもっとも顕著な形質の変化であり、考古遺物において野生型から栽培型を区別する重要な形質である。Tanno and Willcox (2006) は、西南アジアの終末期旧石器時代から初期新石器時代の遺跡について、出土した一粒系コムギの遺物に占める小穂非脱落性の個体の頻度を定量的に分析し、遺物中に非脱落性の小穂が出現してから遺物の大部分を非脱落性の小穂が占めるまでに3000年以上を要し、コムギの栽培化が長い時間をかけた漸進的な過程であったことを明らかにした。このような長い時間をかけて、一粒系コムギの集団は種子散布という野生植物の生活史において重要な場面を収穫・播種という人の行為に委ねることになったのである。

穎果の大きさの増大もまた考古遺物から栽培化の過程を推定する大きな手段である。Willcox (2004) は、イラク北部のユーフラテス川岸に位置する初期新石器時代のジェルフ・エル・アーマル遺跡（下層9,800～9,700BP および上層9,300～9,200BP）とジャーデ遺跡（9,400～9,000BP）、および銅器時代のコサック・シャマリ遺跡（6,050 ± 100BP）から出土した野生および栽培一粒系コムギの穎果の大きさを分析した。その結果、もっとも古いジェルフ・エル・アーマル遺跡下層の野生一粒系コムギの穎果は小粒であるが、その上層およびジャーデ遺跡の野生一粒系コムギの穎果の大きさには、ジェルフ・エル・アーマル遺跡下層の穎果からコサック・シャマリ遺跡の栽培一粒系コムギの穎果の大きさを包含する大きな変異があることを明らかにした。Willcox (2004) はこれらの遺跡から出土した大粒の野生一粒系コムギは小粒の野生一粒系コムギとは別の場所から持ち込まれたと推察しているが、このことについては、本稿の著者は異なる

見解を持っており、一粒系コムギの栽培化の過程と関連して改めて考察する。

種子休眠性は「生存している種子が発芽に好適な温度、水分、光などの環境条件を与えられても内的要因により発芽が抑制される現象」であり、種子繁殖する野生植物が予測困難な環境変化に遭遇したときに集団の絶滅を防ぐために重要な遺伝的形質である。種子休眠性の消失は植物の生活史において重要な形質の変化であるが、遺跡から発掘されるムギ類の遺物からは休眠性と非休眠性の種子を判別することができない。したがって、栽培化に伴うその変化については現生の植物を比較研究するのが唯一の方法である。以下に、野生および栽培一粒系コムギに見られる種子休眠性の変異と栽培化に伴う変化について、著者が現在行っている研究の結果の一部を紹介し、非休眠性の栽培コムギ集団の成立に人がどのように係わり得たかについて考察する。

2.1 野生および栽培一粒系コムギの個体内に見られる穎果の形態の変異

一粒系コムギの穂は多くの小穂が穂軸上に互生して穂状花序をつくる。それぞれの小穂には普通2つの小花があり、小花は基部から第1小花、第2小花の順に開花し、小花に1つずつ穎果と呼ばれる果実を着ける。1粒の麦粒が1つの穎果にあたり、穎果には種子が1つずつ含まれる。野生一粒系コムギでは、穂が熟すと個々の穂軸節とその上の穂軸節間の間に離層ができ、小穂ごとに穂が折れて地面に落ちる(図2)。つまり、1粒あるいは2粒の穎果を含む小穂を単位として種子が散布される。栽培一粒系コムギでは、穂軸節に離層が発達せず人が収穫と播種を行うことで種子を散布する。野生および栽培一粒系コムギの1穂に着いた穎果に見られる形態の変異の例を写真2に示した。野生一粒系コムギにおいて、2粒着粒した小穂では、第2小花に着いた穎果に比べて第1小花に着いた穎果は小さくその色は暗い灰色である。これに対して、第2小花に着いた穎果および小穂内に単独で着いた第1小花の穎果は大きくその色は明るい茶色である。分布域全域から収集した野生一粒系コムギ76系統と栽培一粒系コムギ20系統について、系統あたり10粒の穎果の重さを測定した平均値を表1に示した。野生一粒系コムギでは、両小花に着粒した小穂の第1小花の穎果が小さいことが明らかである。こ

表1 野生および栽培一粒系コムギにおいて、小穂内に単独あるいは2粒の穎果が着いたときの第1小花と第2小花に着いた穎果の重さ(mg)の平均値

小穂内の着粒状態	第1小花		第2小花	
	観察系統数	平均値	観察系統数	平均値
野生一粒系コムギ				
両小花に着粒	76	6.9±1.6 ^a	76	12.6±3.5 ^{bc}
単独で着粒	76	13.3±3.5 ^c	76	10.6±3.4 ^b
栽培一粒系コムギ				
両小花に着粒	8	10.5±2.2 ^a	8	11.0±3.8 ^a
単独で着粒	20	12.2±3.9 ^a	0	—

それぞれの亜種で同じアルファベットで示されている平均値の間には1%有意水準で有意差はない。

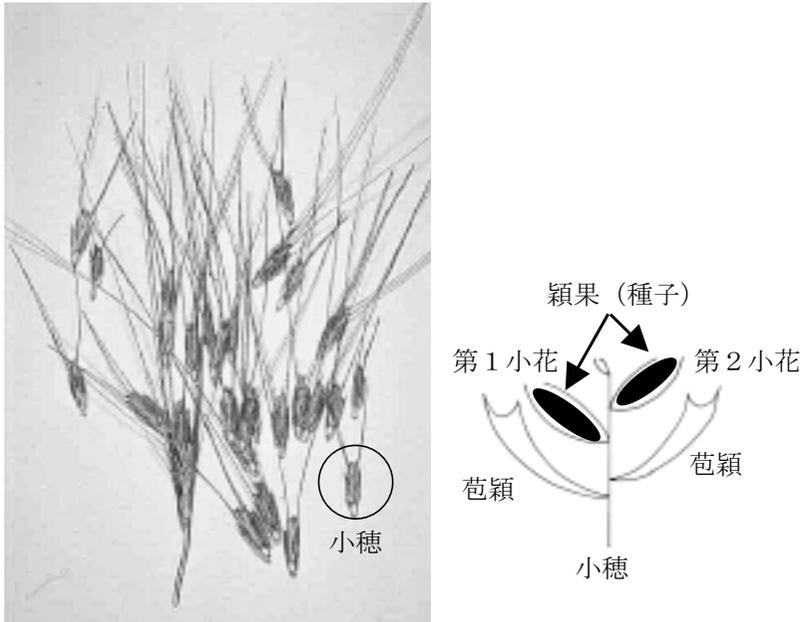


図2 野生一粒系コムギの穂と小穂の構造および種子散布様式。野生コムギの穂は完熟すると小穂ごとに折れて種子を散布する(左)。小穂には2つの小花があり、それぞれの小花に1粒の穎果を着ける(右)

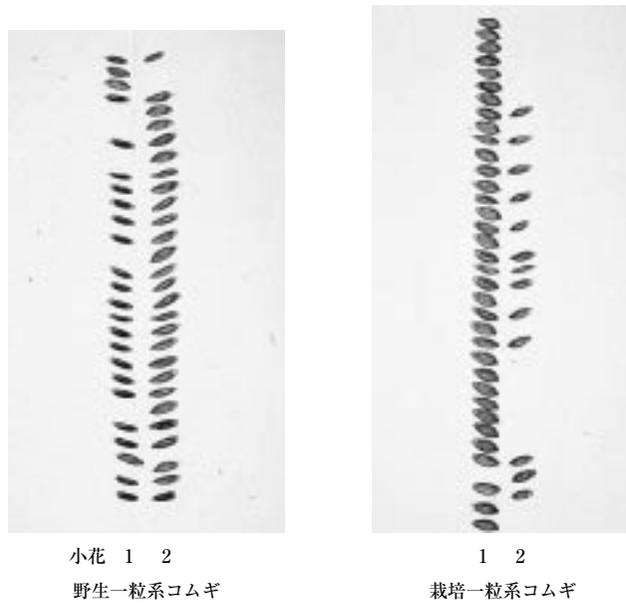


写真2 野生および栽培一粒系コムギの1穂に着粒した穎果の着粒位置と着粒状態による形態の相違。野生一粒系コムギ(左)では、2粒着粒した小穂の第1小花の穎果は灰色で小さい。栽培一粒系コムギ(右)では、第1小花に大きな茶色の穎果が着く

れに対し、栽培一粒系コムギでは、小穂内の着粒状態と着粒位置によって穎果の大きさに違いはなかった。また、栽培一粒系コムギの穎果の大きさは、野生一粒系コムギの第2小花についての穎果および第1小花に単独で着いた穎果と有意な差はなかった。

前述したように、イラク北部の2つの初期新石器時代の遺跡（ジェルフ・エル・アーマル遺跡上層とジャーデ遺跡）から出土した野生一粒系コムギの穎果の大きさには、ジェルフ・エル・アーマル遺跡下層の野生一粒系コムギの穎果から栽培一粒系コムギの穎果の大きさを包含する大きな変異があった。Willcox（2004）はこの大粒の野生一粒系コムギは小粒の野生一粒系コムギとは別の場所から持ち込まれたと推察している。しかし、今回の実験結果から、この穎果サイズの大きな変異は、小穂あたり2粒着粒する野生一粒系コムギの第1小花と第2小花に着粒した穎果が混在することに起因するのではないかと考えられる。

2.2 野生および栽培一粒系コムギに見られる種子休眠性の変異

種子重を計測した野生一粒系コムギ76系統および栽培一粒系コムギ20系統について、小穂内の着粒状態と着粒位置によって分けた4つのグループの穎果各10粒ずつを9月1日に20℃暗黒条件で播種し、10日間発芽数を調査した。野生一粒系コムギでは、両小花に着粒のあった小穂の第1小花に着いた穎果は播種後ゆっくりと発芽し、76系統の10日後の発芽率には系統により40%～100%の変異があり、平均値は87.3%であった（図3）。

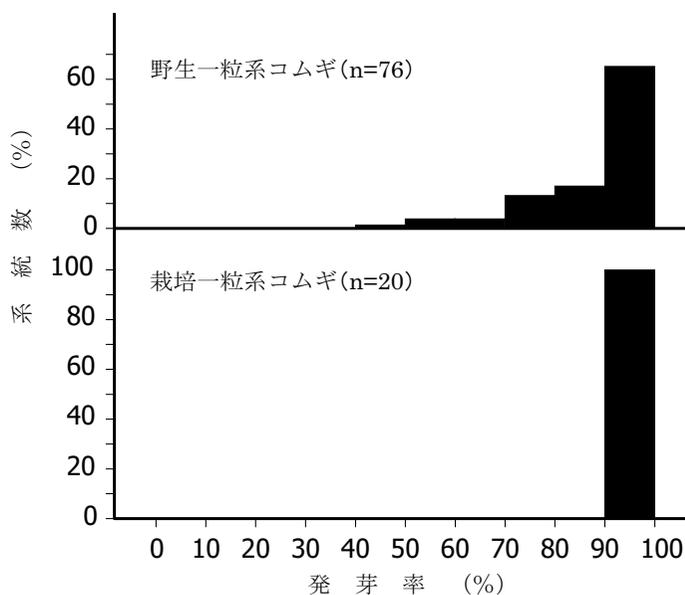


図3 野生および栽培一粒系コムギにおいて、2粒着粒した小穂の第1小花の穎果を20℃暗黒条件で9月1日に播種したときの10日後の発芽率の頻度分布

その他の着粒位置および着粒状態の穎果は播種後すばやく発芽しすべての系統で10日後の発芽率は100%であった。栽培一粒系コムギでは、着粒状態と着粒位置にかかわらず、その穎果は播種後すばやく発芽し10日後の発芽率は100%であった（図3）。

2.3 小穂あたりの着粒数と発芽率との関係

野生および栽培一粒系コムギの小穂あたりの着粒数には分類群内および分類群間で大きな変異が見られた（図4）。野生一粒系コムギでは、着粒のあった全小穂に対する両小花に着粒のあった小穂の割合には0.01~0.79の大きな変異があり、その平均値は0.34であったが、0.2~0.3および0.4~0.5の範囲にそれぞれピークが見られた。これに対して、栽培一粒系コムギの変異は小さく0~0.33で、平均値は0.06であり、小穂内に1粒しか着かない系統がほとんどであった。野生一粒系コムギでは、1小穂に1粒着く亜種をボエオティクム (*T. boeoticum* ssp. *boeoticum*)、2粒着く亜種をチャウダール (*T. boeoticum* ssp. *thaoudar*) と呼び分類学的に区別してきた（Bor 1968）。小穂あたりの着粒数について今回観察された2つのピークは、この2つの分類群に相当する可能性が考えられる。

野生一粒系コムギにおいて、両小花に着粒した小穂の第1小花に着いた穎果の発芽率と両小花に着粒のあった小穂の割合について描いた散布図が図5である。両者の間には1%水準で有意な弱い負の相関 ($r = -0.358$) があり、この結果は、小穂あたりの着粒数が少ない野生一粒系コムギには遺伝的に種子休眠性の小さい系統が多く、逆に小穂あたりの着粒数が多い系統では第1小花に着いた穎果の休眠が深い傾向があることを示唆している。

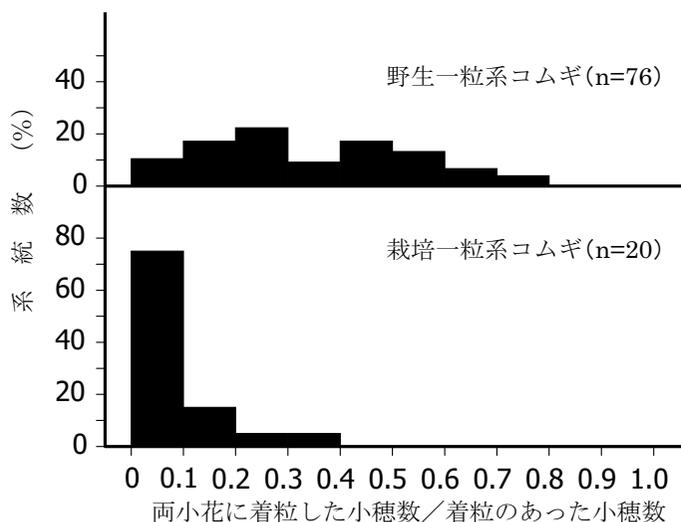


図4 野生および栽培一粒系コムギにおける小穂あたり着粒数の変異

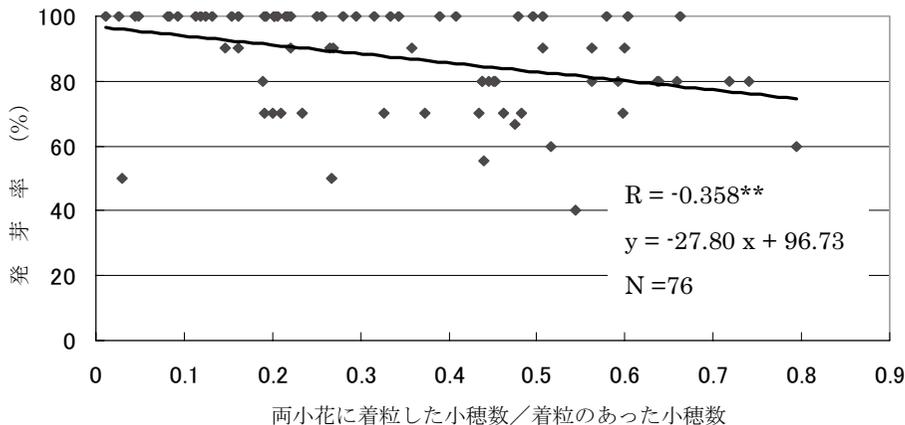


図5 野生一粒系コムギにおける、両小花に着粒のあった小穂の割合とその小穂の第1小花に着いた種子を9月1日に播種したときの発芽率との間の相関

2.4 野生および栽培一粒系コムギの穎果に見られた種子休眠性の変異の生態学的意味と栽培化との関連

地中海・西南アジアは高温乾燥の夏と湿潤な冬のコントラストが明瞭な地域であり、このような地中海気候に適応して多くの一年生野生植物が分化した。ここでは、一年生植物は秋と冬の降雨で発芽・栄養生長し、春から初夏に開花・結実する。その後、暑く乾燥した夏を種子で過ごし、10月頃に降り始める秋の雨によって発芽する。冬の降雨や人間の活動によって季節的に攪乱される土壤に生育する野生一粒系コムギにとって、秋の降雨開始とともにすばやく発芽し生育することは、その場所で集団を維持するために重要である。しかし一方で、発芽直後の寒さや乾燥などの予測困難な環境の変化は、すばやく発芽した個体にとって致命的で斉一に発芽した場合には集団の消滅さえも引き起こす。

前述したように、野生一粒系コムギでは2粒着粒した小穂の第1小花の穎果は他の穎果とは形態が異なり休眠が深い。種子休眠性の遺伝子型を持った個体が生理的に休眠性の異なる二型の穎果を着けることで、迅速な発芽・生育と予測困難な環境変化に対する危険回避を実現していると考えられる。このような発芽時の危険回避の仕組みは、コムギに近縁の他の野生種や乾燥地域の一年生植物の多くでも報告されており (Baskin and Baskin 2001; Gutterman 2002), 地中海・西南アジアや乾燥地域に分布する一年生野生植物に広くみられる発芽適応戦略と考えられる。これに対して、栽培一粒系コムギは非休眠性の遺伝子型を持ち、播種直後に素早く斉一に発芽することで、環境の攪乱が人間によってコントロールされた栽培環境に適応していると考えられる。

しかし、一粒系コムギの栽培化における種子休眠性から非休眠性への人為選択の過程

を具体的に考えると大きな疑問が生じる。それは、野生一粒系コムギは自殖性の植物であり、1穂に着く種子は基本的に同じ遺伝子型をもち、休眠が浅く秋の雨で一斉に発芽して生長した個体が開花した場合も、また、休眠の深い第1小花の穎果が発芽して開花した場合も、結実後地面に散布される小穂には、前年と同じように生理的に休眠の浅い穎果と休眠の深い穎果が含まれる。つまり、秋の降雨で一斉に発芽した個体を人が意識的に選択しても、その個体は遺伝的には休眠性の遺伝子型を持ち、その個体が着ける穂には前年と同じく休眠の深い穎果と浅い穎果が着き、集団の遺伝子型構成は変化しない。言い換えると、野生一粒系コムギにおいては、種子休眠性は人には見えない選抜不可能な形質なのである。

では、遺伝的に種子休眠性を持つ野生型から休眠性のない栽培型の集団がどのようにして選択されたのだろうか。今回の実験結果から次のようにまとめてみた。

- 1) 野生一粒系コムギにおいて、生理的に休眠性が異なる2粒の穎果を小穂に着ける系統は、環境攪乱の予測可能性が低い環境、すなわち予測困難な環境変化が頻繁に起こる環境、に適応的である。一方、小穂あたり1粒の休眠性のない穎果を着ける系統は、すばやく斉一な発芽が可能である点で、環境攪乱の予測可能性が高い環境に適応的である。
- 2) 栽培一粒系コムギは、野生一粒系コムギに比べて小穂あたりの着粒数が少なく、その小穂には1粒の穎果しか着けず、人が管理・保護する環境攪乱の予測可能性が極めて高い環境に適応している。
- 3) 人は、一粒系コムギの栽培化の初期段階で、大きさの揃った大粒の穎果を着けるタイプの個体を好んで採集し、それが休眠性の低い個体を選択することにつながった。また、人が頻繁に出入りし攪乱する場所は多少なりとも人が管理する環境攪乱の予測可能性が高い環境であり、小穂あたり1粒の大きさの揃った穎果を着ける個体が主として生育する場所であった。
- 4) 最初は、その穎果は非休眠性の表現型と休眠性の遺伝子型を有していたが、人が利用を重ねるうちに突然変異によって非休眠性の遺伝子型を持つようになった。

前述の種子脱落性に関する遺伝子の例やこの種子休眠性の遺伝的および生理的変異の例からわかるとおり、コムギの栽培化の過程に起こった遺伝的変化については具体的にわかっていることは少ない。この理解のためには、野生型と栽培型の双方に生じている変異を綿密な観察によって詳細に調べ、それに基づいて自然および栽培環境に植物がどのように適応しているかを考察することが重要である。

3 一粒系コムギとエンマーコムギの遺存的栽培と伝統的利用

西南アジアで起源したムギ農耕は、新石器文化の拡散にともなって周辺各地に伝播し

た。この初期の新石器時代ムギ農耕の主要素であったコムギ類は、難脱穀性の栽培一粒系コムギと二粒系のエンマーコムギであった。また、難脱穀性の普通系コムギであるスペルタコムギは、その炭化遺物が紀元前約5000年のトランスコーカサスの複数の遺跡で見つかっており、その後ローマ時代から今世紀はじめまでヨーロッパで広く栽培され続けてきたコムギであることがわかっている（Zohary and Hopf 2000）。これらの難脱穀性コムギは、やがてマカロニコムギやパンコムギに代表される易脱穀性のコムギに置き換わり、現在、世界のコムギの栽培面積のほとんどは、これらの易脱穀性コムギの改良品種によって占められている。しかし、このような状況の中で、地中海沿岸各地、エチオピア、インド南部やスペイン北部などで人々の生活と密接に結びつきながら、難脱穀性のコムギが今も栽培され続けているのが確認されている（阪本 1996）。これらの難脱穀性コムギの多くは近代的な品種改良とは無縁であり、永年にわたって農家や村において栽培・保存されてきた在来性の高い作物である。本節では、これらの難脱穀性コムギのうち一粒系コムギとエンマーコムギの栽培と利用の現状を紹介し、在来コムギの品種多様性の維持に関する人の係わりについて考察する。

表2と図6にモロッコからインド南部に至る各地で筆者自身が確認した一粒系コムギとエンマーコムギの栽培と利用に関する14の事例をまとめた。現地調査においては、これらのコムギが他のムギ類と区別されて栽培されている場合（表2の事例3から8, 11, 12, 14）と、家畜の飼料として栽培されるムギ類に混入している場合（事例1, 2, 9, 10, 13）があった。

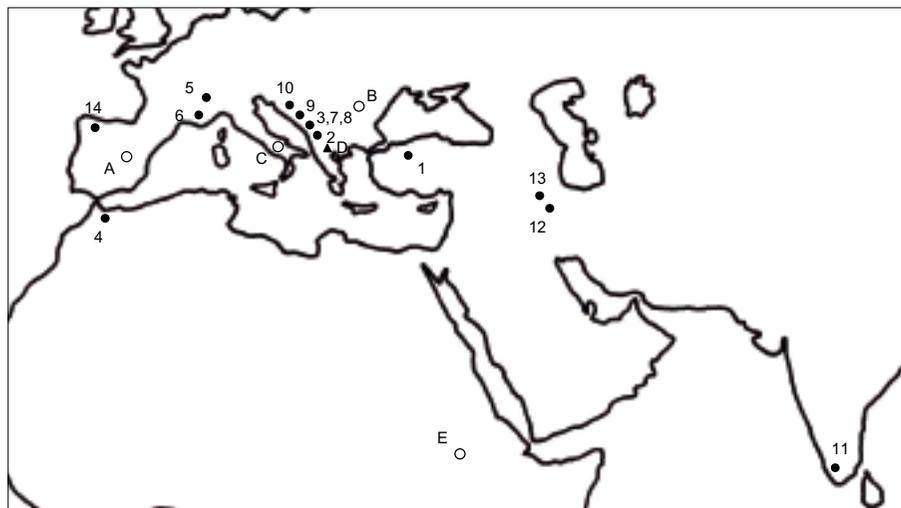


図6 難脱穀性コムギの遺存的栽培が行われている地域

●：1982年から2004年までの現地調査で自ら栽培を確認した地域のうち表1に事例として挙げた地域（数字は表2の事例番号と一致する）、▲：自ら栽培を確認したが表2に事例として挙げなかった地域（本文中にアルファベットで引用した）、○：これまでの他の研究者の報告から栽培が確認されている地域（本文中にアルファベットで引用した）。

表2 現地調査で収集した難脱穀性コムギの栽培と利用に関するデータ

事例	コムギの種類	調査年	調査地点	栽培と収集の状況	用途	呼称
1	一粒系コムギ	1982年	トルコ北西部 Gerede から東に19.6km	二条オオコムギ畑に混入	家畜の飼料	聞き取りなし
2	一粒系コムギ	1991年	ボスニア・ヘルツェゴビナ Volujac 村	六条オオコムギ畑に混入	家畜の飼料	呼称なし
3	一粒系コムギ	1991年	ボスニア・ヘルツェゴビナ Sovići 村	一粒系コムギ畑	聞き取りなし	聞き取りなし
4	一粒系コムギ	1995年	モロッコ・リフ山地 Ain-Derej 村	一粒系コムギ畑	料：家畜小屋の屋根材 小穂：家畜・鶏の飼料	chekalia
5	一粒系コムギ	1997年	フランス南部 Haute-Savoie Plaz-s-Arly 村	一粒系コムギ畑	クッキー	épeautre
6	一粒系コムギ	1997年	フランス南部 Vaucluse Ventoux 山麓	一粒系コムギ畑	粥、菓子	épeautre
7	一粒系コムギと エンマールコムギ	1991年	ボスニア・ヘルツェゴビナ Sovići 村	一粒系コムギとエンマールコムギ の混作畑	聞き取りなし	聞き取りなし
8	一粒系コムギと エンマールコムギ	1991年	ボスニア・ヘルツェゴビナ Sovići 村	農家貯蔵種子	家畜の飼料	pir
9	エンマールコムギ	1991年	クロアチア Gospić 村—Perusić 村	農家貯蔵種子 (エンバク) に混入	家畜の飼料	ječma ¹⁾
10	エンマールコムギ	1991年	クロアチア Čovići 村	農家貯蔵種子 (エンバク) に混入	家畜の飼料	ječma ¹⁾
11	エンマールコムギ	2001年	インド・タミルナドゥ州 Chinnacoonoor 村	農家貯蔵種子	粥 (upuma) 菓子 (paneeyaram) シヴァの祭りの供物	samba-godi
12	エンマールコムギ	2004年	イラン・クルディスタン県 Sanandaj—Divandarreh 間	エンマールコムギとマカロニココムギ の混作畑	ghouly	parasht
13	エンマールコムギ	2004年	イラン・クルディスタン県 Divandarreh—Saqqez 間	二条オオコムギ畑に混入	家畜の飼料	呼称なし
14	スバルタコムギと エンマールコムギ	1995年	スペイン北部 アストゥリアス地方	スバルタコムギとエンマールコムギ の混作畑	パン	escanda ²⁾

1) 現地ではオオコムギの呼称。2) スバルタコムギとエンマールコムギをとくに区別するときには前者を fisuga、後者を poveda と呼ぶ。

3.1 他のムギ類と区別し栽培される事例

ボスニア・ヘルツェゴビナ共和国のソビチ (Sovići) 村において一粒系コムギとエンマーコムギの小穂が混じったサンプルを農家で貯蔵していた例 (事例 8) では、両者は区別されずピール (pir) と呼ばれていたが、同じ村で栽培される易脱穀性のパンコムギ (pšenica) やオオムギ (ječma) とは明らかに区別されていた。表 3 と写真 3A に示すように、このピールのサンプルには、ムギ作の随伴雑草として古くから知られているドクムギ、カラスノチャヒキ、ムギセンノウの種子が多量に含まれていた。聞き取りはできなかったが、同じ村で一粒系コムギの畑 1 枚 (事例 3) と一粒系コムギとエンマーコムギが混在した畑 5 枚 (事例 7) を見つけた (写真 3B)。どの畑にも多量の随伴雑草が混入していた。アドリア海を挟んだ対岸のイタリア南部では、一粒系コムギとエンマーコムギをファロ (farro) と呼び、ボスニア・ヘルツェゴビナの事例と同様に家畜の飼料にする例が報告されている (図 6 の ○ C) (Perrino and Hammer 1982)。

モロッコ北部のリフ山地アイン・デレジュ (Ain-Derej) 村では、一粒系コムギの稈を家畜小屋の屋根材として利用していた (写真 4)。畑の持ち主によると、一粒系コムギはシェカリヤ (chekalia) という名で呼ばれ、稈がしなやかで水に強く、家畜小屋の屋根を葺くために昔から栽培しており、鎌で刈り、小穂は家畜や鶏の飼料にするとのことである (事例 4)。稈を利用するために一粒系コムギを栽培する例はルーマニアでも報告されている (図 6 の ○ B)。そこでは、パンコムギの稈よりも良質であるため、その村の住民の目印となる麦藁帽をもっぱら一粒系コムギの稈から作る (Sakamoto and Kobayashi 1982; Sakamoto 1987a; 阪本 1996)。

フランス南部プロバンス地方のベント山南麓のソールという町近くのスーパーマーケットでは、穎を取り除いた一粒系コムギの穀粒が小奇麗な箱に入って並べられ、エプートル (épeautre) あるいはプチ・エプートル (petit épeautre) という名前で売られて

表 3 ボスニア・ヘルツェゴビナのソビチ村で農家から分けてもらったピールのサンプル 1 袋に含まれていた植物の種類と頻度

植 物 種	小穂の数	種子の数	合 計
栽培一粒系コムギ	1578	86	1654
エンマーコムギ	938	168	1106
オオムギ <i>Hordeum vulgare</i>		18	18
ドクムギ <i>Lolium temulentum</i>		1828	1828
カラスノチャヒキ <i>Bromus secalinus</i>		66	66
ムギセンノウ <i>Agrostemma githago</i>		58	58
ナタネ属植物 <i>Brassica</i> sp.		19	19
その他		7	7
合 計	2516	2250	4766

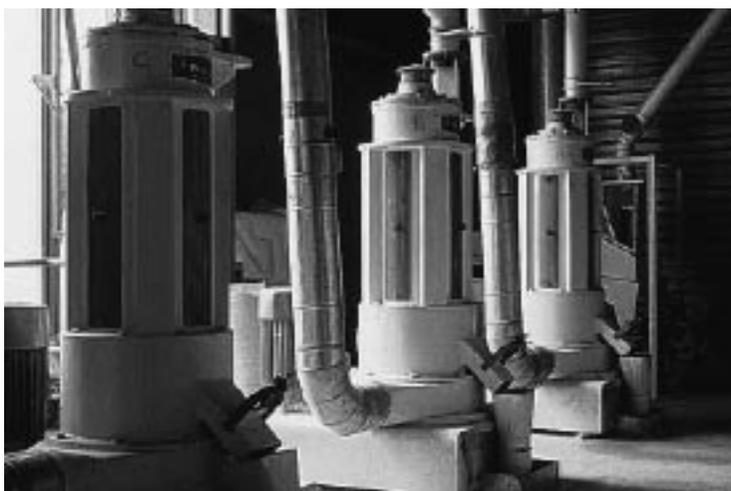


A B
写真3 ボスニア・ヘルツェゴビナのソビチ村で農家が貯蔵していたビールのサンプル (A) と一粒系コムギとエンマーコムギが混作される畑 (B)



写真4 モロッコ・リフ山地で見られた一粒系コムギの稈で屋根を葺いた家畜小屋

いた。この穀粒から碾き割り粥やプリンなどの菓子を作って食べるという。難脱穀性の一粒子コムギの穎果を食用するためには硬い穎を取り除く必要がある。町はずれにある工場内には、直径25cm 高さ1 mほどの円筒形の臼が並んでおり、その中に5～6枚重ねて入っている厚さ10cm の石臼の間隔を調節して一粒子コムギの穎を取り除いていた(写真5 Aと5 B)。また、ベント山北麓のブランデ村では一粒子コムギの碾き割り粥をつくることを、阪本(1996)がJ. F. Barrau 博士からの私信として報告しており、今回の観察と合わせると、ベント山麓一帯では、碾き割りにした穀粒を粥や菓子にするため一粒子コムギが大規模に栽培されていると考えられる。さらに、ヨーロッパアルプ



A



B

写真5 フランス南部ソールの製粉工場にあった一粒子コムギの穎を取り除くための臼を入れた円筒形の機械(A)と石臼(B)

スのシャモニー近くのプラツオルリ (Plaz-s-Arly) 村でも、開花中の栽培一粒系コムギを見ることができた (事例5)。畑の持ち主の老人の話では、稈は家畜の餌にし、穀粒は粉に碾いてパンやクッキーにする、エプートルのパンは美味しい、とのことで、穀粒は袋に入れて大切にしていた。

エンマーコムギを食用として栽培する事例は、イラン西部のザグロス山麓、インド南部のデカン高原やアフリカ北東部のエチオピアに今も見ることができる。ザグロス山麓サナンダジの近くの、マカロニコムギともエンマーコムギとも判断のつかない畑では、穎の硬い穂、柔らかい穂、穎が有毛の個体、無毛の個体、芒が黒い個体、白い個体が入り混じっていた (事例12) (Ohta *et al.* 2005)。聞き取りによると、作物の呼称はパラシュト (parasht) であり、ギョウリイ (ghouly) という料理を作るとのことであった。イラクとの国境に近いバネー郊外でも同様の畑が見つかった。しかし、サナンダジとサケズの間位置するディバンダレ郊外では、家畜の飼料にする二条オオムギの畑にパラシュトと同じ形態をしたコムギが混入していたが、畑の持ち主はこのコムギの名前はわからないと答えた (事例13)。1970年に京都大学メソポタミア高地植物調査隊が、同じ地域でマカロニコムギとエンマーコムギの混作畑を見つけている。両者は雑種形成を起こしており、ともに穎が有毛の個体と無毛の個体を含んでいたという (阪本 1996)。

インド南部に広がるデカン高原の東西ゴート山脈が重なるところに先住民が住む地域がある。ドラヴィダ語系の言語を話す5つの民族は、英国が19世紀に茶のプランテーションを導入するまで、この山岳地域で独自の文化に基づいた生活を送っていた。Percival (1921) は、マドラス、ボンベイ、マイソール各州でカプリ型と呼ばれる早生で特有の形質をもったエンマーコムギが栽培されていると記している。また、現在でもカルナタカ、タミール・ナドゥおよびアンドウラ・プラディシュの州境に位置する山岳地域ニルギリ・ヒルとシュベロイ・ヒルにおいて、先住民がサンバ・ゴディ (sambagodi) と呼ばれるエンマーコムギをかなり広く栽培し、その穀粒を細かく砕いてウブマという碾き割り粥を作り、主に朝食にすると報告されている (Sakamoto 1987b; 阪本 1996)。2001年にニルギリ・ヒル山頂近くのチンナクヌール村で、バダガ民族の農家からムギ類の栽培と利用法などについて詳しく話を聞いた (事例11)。また、ケッティ村では、数年前までエンマーコムギとパンコムギを栽培していたというバダガの老人に話を聞いた。これらの話をまとめると、エンマーコムギの呼称はサンバ・ゴディであり、パンコムギ (etta-godi) とは異なる呼称で呼ばれる。作付け期は1年に2回あり、3~4月播種6~7月収穫、あるいは、9~10月播種12~1月収穫のどちらでもよい。家に隣接したクンボラ (kumbola) と呼ぶ小さな畑で栽培し、鎌で穂だけあるいは稈ごと収穫し、稈は牛の餌にする。収穫した穂はアカシアで作った棒ダディ (dadi) で叩いて脱穀し、床に埋めた小さな石臼 (石の穴) オラル (oralu) に小穂を入れ、紫檀あるいはチーク材で作った専用の縦杵オナケ (onake) (写真6A) で搗いて穎を取り

除く。全粒粉からつくる固い粥ウプマ (upuma) はおもに朝食にする (写真 6 B)。祭りや婚礼の時には、全粒粉からエネイト (ene-it) という丸い形の菓子を作る。精白粉からは専用の鉄板 (昔は石できていた) パニヤラ・カル (paneeyara-kal) を使ってパニヤラム (paneeyaram) という菓子を作る。また、6月あるいは7月の収穫後には、全粒粉に牛のミルクを混ぜてゴディット (godi-it) という特別な食べ物を作り、シヴァ神の祭りの供物にするという (Ohta 2002)。また、タミル・ナドゥ州エルカードおよびカルナタカ州とアンドゥラ・プラディシュ州の州境に近いマドギールでエンマーコムギの栽培と食用としての利用を2008年夏に確認した (大田 未発表)。マドギールでは、エンマーコムギはジャワ・ゴディ (java-godi) という名前で呼ばれていた。

インド洋を挟んだアフリカ北東部のエチオピア高原は、とくに二粒系コムギの変異が大きく、紫粒など特殊な形質をもったコムギが栽培されることで知られている。京都大学大サハラ学術探検隊の植物班が、1967年12月から1968年2月にかけて、ここに住む多くの民族の栽培植物について詳細な植物学のおよび民族学的調査を行った。その結果、易脱穀性の二粒系コムギとパンコムギがその多様な形態的変異にかかわらず、シンデ (sinde) あるいはカマディ (k'amadi) などと総称され混作されるのに対し、難脱穀性のエンマーコムギだけはアジャ (aja), アレス (ales), エス (es) など易脱穀性のコムギとは別の呼称で呼ばれ、別の畑で栽培されていることを明らかにした (図 6 の O E) (福井 1971; Sakamoto and Fukui 1972)。富永達京都大学農学研究科教授によると、エチオピア西南部の山岳農耕民族マロも、易脱穀性の二粒系コムギであるマカロニ



A



B

写真 6 インド南部ニルギリ・ヒルでエンマーコムギの穎を取り除くために使われる縦杵オナケ (A) とエンマーコムギの全粒粉から調理される固い粥ウプマ (B)

コムギやリベットコムギをギステ (giste), 難脱穀性のエンマーコムギをカンバラ (k'anbara) という異なる呼称で呼び、前者は粉に碾いてパンのようにして食べる他、未熟なうちに収穫し穀粒を生のままあるいは炒ったり火であぶったりして粒食することがあるのに対し、後者は小穂ごと石臼で碾いて粥にし、出産後の女性や病人の滋養食として利用するという。

3.2 飼料として利用される他のムギ類に混入して栽培される事例

トルコ北西部では、かつて主として家畜の飼料とするために、そしてときには食用とするために、一粒系コムギが単作あるいはオオムギやエンバクと混作されていたことが、1959年に訪れた京都大学の調査隊によって報告されている (Yamashita and Tanaka 1960)。しかし、1982年に京都大学南西ユーラシア学術調査隊がトルコ北西部のゲレデ村郊外で見つけたのは、飼料用の二条オオムギの畑に2穂だけ混入している一粒系コムギであった (事例1) (Sakamoto 1987a; Ohta 1987)。

前述の旧ユーゴスラビアにおける調査では、ボスニア・ヘルツェゴビナ共和国のボルジャック村で六条オオムギ畑に1個体の一粒系コムギを見つけた (写真7)。畑に隣接する農家の女性によると、六条オオムギは家畜の飼料にするが、一粒系コムギの名前については「わからない」とのことだった (事例2) (Furuta and Ohta 1993)。さらに、クロアチア共和国の2つの村で農家から分譲された飼料用のエンバク種子の中にエンマーコムギの小穂が混じていた (事例9, 10)。その農家の男性に尋ねたところ、しばらく考えてイエチュマ (ječma) と答えた。これは穂の形態が類似したオオムギの呼称と同じである。Schiemann (1956) と Borojević (1956) は、クロアチア、ボスニア・ヘルツェゴビナおよびモンテネグロで、これらのコムギがおもに家畜の飼料に、まれに食用として栽培されていると報告した。Schiemannはこの報告の中で、まさに上述したその村、その地域において、エンマーコムギが単作されるか、あるいはオオムギやエンバクと混作され、豚や牛の餌として利用されていると述べている。

同様に、エンバク畑に一粒系コムギがまばらに混在する状況が1979年のスペイン南部クエンカ地方で (図6の○A)、オオムギやエンバクの畑に一粒系コムギが混在する状況が1980年のルーマニアのトランシルバニア地方で報告されている。また、トランシルバニア地方クルージュ農業試験場のA. T. Szabó博士から分譲された一粒系コムギのサンプルにもエンバクが多量に混在しており、このコムギがエンバクとともに家畜の飼料として栽培されていた名残りであると考えられる (図6の○B) (Sakamoto and Kobayashi 1982; Sakamoto 1987a; 阪本 1996)。

難脱穀性コムギは穀粒を包む苞穎が硬いため、多くの場合、易脱穀性コムギとは異なる用途で利用され、食用にする場合には異なる調製法を必要とする。このような理由で、難脱穀性のエンマーコムギと易脱穀性のマカロニコムギは植物学的には二粒系コムギ (*T.*



写真7 ボスニア・ヘルツェゴビナのボルジャック村で家畜の飼料にする六条オオムギの畑に混入していた一粒系コムギ

turgidum) という1つの種に属するにもかかわらず、異なる呼称で呼ばれ「異なる作物」として隔離・栽培・利用されてきたと考えられる。逆に、染色体数の異なる一粒系コムギとエンマーコムギは植物学的には明らかに別種であるが、その共通した特徴と利用法のために、同じ呼称で呼ばれ「同じ作物」として栽培・利用されてきたのだろう。本節で紹介した一粒系コムギとエンマーコムギに関する民族植物学的調査の結果は、人が個々の植物に対して作物としてどのように認識するかが在来コムギの種や品種多様性の維持に重要な役割を果たしていることを示唆していると言えるだろう。

4 在来コムギとその品種多様性を維持してきたもの

栽培一粒系コムギやエンマーコムギなどの難脱穀性コムギは、かつてムギ農耕の初期から人々の生活と密接に係わり、とくに地中海を囲む地域とヨーロッパで広く栽培されてきたコムギである。

本稿の前半では、一粒系コムギにおける種子休眠性の変異を例に、コムギの栽培化の過程で起こった遺伝的变化について考察した。しかし、コムギの栽培化の過程に起こっ

た多くの遺伝的变化について具体的データに基づいて理解されていることは少ない。この理解のためには、野生型と栽培型の双方に生じている変異を綿密な観察によって詳細に調べ、それに基づいて自然および栽培環境に植物がどのように適応しているかを考察することが重要であろう。

本稿の後半では、栽培一粒系コムギとエンマーコムギの栽培と利用の現状を紹介し、在来コムギとその品種多様性の維持に対する人の係わりについて考察した。易脱穀性コムギとは異なる固有の呼称、稈や穎果の伝統的利用法、硬い穎を取り除くための特別の石臼や杵の存在、味を懐かしむ気持ち、宗教的行事との結びつきなど、いずれも永い年月の中で培われた文化の一端を示していると言えるだろう。しかし一方で、現地調査で集まった難脱穀性コムギに関するデータは、近代品種と機械化農業を導入し日常生活が変化していく中で、生活や文化の一部であった「生きた作物」が、呼称を失くし人の認識から消え飼料作物に混入する「植物としての遺存」を経て、やがて近代的な飼料作物品種の導入とともに「消滅」する過程をも示した。多様な栽培植物種とその種内で多様に分化した品種が「生きた作物」であり続けるためには、人がその作物の特性を知り、風土に適した形で作物の特性に合った栽培と利用を行い、固有の呼称を与えて他の作物と区別・隔離し、日常生活の要素とすることが必要であると言ってもよいだろう。

また、このような作物と人との関係は栽培化の過程から続いてきたと考えることはできないだろうか。つまり、栽培化の初期の段階で人は自らが栽培するコムギの集団を近くにある自然集団とは異なる植物の集団として認識し両者を人為的に隔離してきたことが推察されるのである。

栽培化の過程は農業生態系の中で生じている植物と人の相互関係そのものである。その関係を具体的に理解するためには植物研究と人研究の間の密接な相互関係が不可欠である。

謝 辞

本研究の現地調査は、文部省および日本学術振興会科学研究費補助金（課題番号57041927研究代表者谷泰，課題番号02041037，07041133および11691180研究代表者古田喜彦，課題番号15255012研究代表者大田正次），ならびに総合地球環境学研究所プロジェクト研究「環境変化とインダス文明」（研究代表者長田俊樹）により行った。

文 献

Baskin, C. C. and Baskin, J. M.
2001 *Seeds*. San Diego: Academic Press.

- Bor, N. L.
 1968 Gramineae. In C. C. Townsend, E. Guest and A. Al-Rawi (eds.) *Flora of Iraq* 9, pp. 1-588. Baghdad: Ministry of Agriculture, Republic of Iraq.
- Borojević, S.
 1956 A note about the “New dates for recent cultivation of *Triticum monococcum* and *Triticum dicoccum* in Yugoslavia”. *Wheat Information Service* 4: 1.
- 福井勝義
 1971 「エチオピアの栽培植物の呼称の分類とその史的考察—雑穀類をめぐって」『季刊人類学』2: 3-86。
- Furuta, Y. and Ohta, S.
 1993 A report of the wheat field research in Yugoslavia. *Wheat Information Service* 76: 39-42.
- Gutterman, Y.
 2002 *Survival strategies of annual desert plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Heun M., Schafer-Pregl, R., Klawan, D., Castagna, R., Borghi, B. and Salamini, F.
 1997 Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 278: 1312-1314.
- 木原均
 1930 「ゲノムアナリシスに就て」『日本学術協会報告』6: 496-501。
 1944 「普通小麦の一祖先たる DD 分析種の発見 (予報)」『農業及園芸』19: 889-890。
- Kihara, H., Yamashita, K. and Tanaka, M.
 1965 Morphological, physiological, genetical and cytological studies in *Aegilops* and *Triticum* collected from Pakistan, Afghanistan and Iran. In K. Yamashita (ed.) *Cultivated plants and their relatives*, pp. 1-118. The committee of the Kyoto University Scientific Expedition to the Karakoram and Hindukush, Kyoto University.
- Luo, M. -C., Yang, Z. -L., You, F. M., Kawahara, T., Waines, J. G. and Dvorak, J.
 2007 The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theoretical and Applied Genetics* 114: 947-959.
- Mac Key, J.
 1966 Species relationship in *Triticum*. In J. Mac Key (ed.) *Proceedings of the Second International Wheat Genetics Symposium*, pp. 237-276. Lund: Berlingska Boktryckeriet.
- Matsuoka, Y., Aghaei, M. J., Abbasi, M. R., Totiaei, A., Mozafari, J. and Ohta, S.
 2008 Durum wheat cultivation associated with *Aegilops tauschii* in northern Iran. *Genetic Resources and Crop Evolution* 55: 861-868.
- McFadden, E. S. and Sears, E. R.
 1946 The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *Journal of Heredity* 37: 81-90, 107-116.

- Mori, N., Ishii, T., Ishido, T., Hirose, S., Watatani, H., Kawahara, T., Nesbit, M., Belay, G., Takumi, S., Ogihara, Y. and Nakamura, C.
 2003 Origins of domesticated emmer and common wheat inferred from chloroplast DNA fingerprinting. In N. E. Pogna, M. Romano, E. A. Pogna and G. Galterio (eds.) *Proceedings of the 10th International Wheat Genetics Symposium 1*, pp. 25-28. Italy: Paestum.
- Ohta, S.
 1987 Genetic variation of cultivated wheats and their adaptation to the climates of Greece and Turkey. In Y. Tani and S. Sakamoto (eds.) *Domesticated plants and animals of the southwest Eurasian agro-pastoral culture complex. I. Cereals*, pp. 71-86. Kyoto: Research Institute for Humanistic Studies, Kyoto University.
 2002 Cultivation and utilization of emmer wheat and naked barley in Nilgiri Hills. In Y. Furuta and S. Ohta (eds.) *A preliminary report of 'The Gifu University Scientific Exploration in India in 2001 (GSEE01)'*, pp. 1-9. Gifu: Faculty of Agriculture, Gifu University.
- Ohta, S., Mozafari, J., Tominaga, T., Matsuoka, Y. and Iwasaki, R.
 2005 A brief report on a collection by a field survey of wheat, barley, rye, their wild relatives and associated weeds in northwestern Iran in 2004. In S. Ohta and J. Mozafari (eds.) *A preliminary report of 'Fukui Prefectural University agro-ecological exploration in southwest Eurasia in 2004 (FASWE04)'* No. 2 Iran: Department of Bioscience, Fukui Prefectural University.
- Ozkan, H., Brandolini, A., Pozzi, C., Effgen, S., Wunder, J. and Salamini, F.
 2005 A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics* 110: 1052-1060.
- Percival, J.
 1921 *The wheat plant*. London: Duckworth.
- Perrino, P. and Hammer, K.
 1982 *Triticum monococcum* L. and *T. dicoccum* Schubler (Syn. of *T. dicoccon* Schrank) are still cultivated in Italy. *Genetica Agraria* 36: 343-352.
- 阪本寧男
 1996 『ムギの民族植物誌—フィールド調査から』東京：学会出版センター。
- Sakamoto, S.
 1987a Origin and phylogenetic differentiation of cereals in southwest Eurasia. In S. Sakamoto (ed.) *Domesticated plants and animals of the southwest Eurasian agro-pastoral culture complex. I. Cereal*, pp. 1-45. Research Institute for Humanistic Studies, Kyoto University.
 1987b *A preliminary report of the studies on millet cultivation and its agro-pastoral culture complex in the Indian subcontinent (1985)*. Research Team for the Studies on Millet Cultivation and its Agro-pastoral Culture Complex in the Indian Subcontinent, Kyoto University.
- Sakamoto, S. and Fukui, K.
 1972 Collection and preliminary observation of cultivated cereals and legumes in Ethi-

- opia. *Kyoto University African Studies* 7: 181–225.
- Sakamoto, S. and Kobayashi, H.
1982 Variation and geographical distribution of cultivated plants, their wild relatives and weeds native to Turkey, Greece and Romania. In Y. Tani (ed.) *Preliminary report of comparative studies of the agrico-pastoral peoples in southwestern Eurasia. II. 1980*, pp. 41–104. Research Institute for the Humanistic Studies, Kyoto University.
- Sakamura, T.
1918 Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten. *Botanical Magazine, Tokyo* 32: 150–153.
- Sax, K.
1921 Chromosome relationships in wheat. *Science* 54: 413–415.
- Schiemann, E.
1956 New dates for recent cultivation of *Triticum monococcum* and *Triticum dicoccum* in Jugoslavia. *Wheat Information Service* 3: 1–3.
- Schulz, A.
1913 *Die Geschichte der kultivierten Getreide*. Halle.
- Sharma H. C. and Waines, J. G.
1980 Inheritance of tough rachis in crosses of *Triticum monococcum* and *T. boeoticum*. *Journal of Heredity* 71: 214–216.
- Tanno, K. and Willcox, G.
2006 How fast was wild wheat domesticated? *Science* 311: 1886.
- Willcox, G.
2004 Measuring grain size and identifying Near Eastern cereal domestication: evidence from the Euphrates valley. *Journal of Archaeological Science* 31: 145–150.
- Yamagishi, Y.
1987 *Phylogenetic differentiation between two species of the wild diploid wheats*. Kyoto: Genbunsha.
- Yamagishi, Y. and Tanaka, M.
1983 Reproductive barriers in wild diploid wheats. *Wheat Information Service* 56: 52–54.
- Yamashita, K. and Tanaka, M.
1960 Some aspects regarding the collected materials of *Triticum* and *Aegilops* from the Eastern Mediterranean Countries. I. *Wheat Information Service* 11: 24–31.
- Zohary, D. and Hopf, M.
2000 *Domestication of plants in the Old World* (3rd ed.). Oxford University Press.