

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： イネにおける栽培と栽培化

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: 佐藤, 洋一郎 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001143

第2章 植物のドメスティケーション



ナンミトワの名前で知られる有毒で半栽培植物のサトイモ科リュウキュウハンゲ属植物に加工処理をほどこすシェルパ女性。
(ネパール東部・ソル地方)

イネにおける栽培と栽培化

佐藤 洋一郎

総合地球環境学研究所

本論文ではイネの栽培化について論じる。イネには *indica*, *japonica* の2つのタイプがあるが、両者は異なる祖先型野生種に端を発していると思われる。分子マーカの分析では、*japonica* は多年生の *O. rufipogon* と、また *indica* は、一年生の *O. nivara* または *O. officinalis* とより近縁である。一方、栽培化関連遺伝子の分析では、それが *indica*, *japonica* を問わず共通の1個の突然変異による可能性を示唆するデータが得られている。これらの事実を総合すると、*indica* は、熱帯アジアの各地で、先に栽培化された *japonica* の栽培化関連遺伝子をドナーとしつつ、土地固有の野生イネとの間で生じた「連続戻し交配」によって生じたと考えるのがよいと思われる。なおごく最近になって、*indica* と *japonica* とが一元的に生じたとする論考や、栽培化の場所をインドネシア等南島に置く論文が出ているが、いずれも考古学のデータとあわないなどの問題があって採用できない。

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 1 はじめに | 3.4 栽培化の分子機構 |
| 2 栽培と栽培化 | 3.5 もうひと組み合わせの脱粒性遺伝子 |
| 2.1 哺乳類としての人類 | 4 <i>indica</i> の栽培化 |
| 2.2 人間行為としての栽培 | 4.1 <i>indica</i> と <i>japonica</i> |
| 2.3 野生植物と栽培植物 | 4.2 DNA でみる <i>indica</i> |
| 2.4 穀類の栽培化 | 4.3 <i>indica</i> の祖先 |
| 3 <i>japonica</i> の栽培化 | 4.4 <i>indica</i> 伝染伝播説 |
| 3.1 <i>indica</i> と <i>japonica</i> | 4.5 <i>indica</i> はいつ生まれたか |
| 3.2 最初のイネは <i>japonica</i> | 5 まとめ |
| 3.3 栽培化はいつ進んだか | |

*キーワード：イネ, *indica* - *japonica*, 栽培化, 浸透交雑

1 はじめに

ここ数年の分子遺伝学の発達は、今まで知られてこなかった生物進化の細かな様相を明らかにしつつある。ことに、人間が関与した「栽培化」（ここでは家畜化を含めてこう呼ぶことにする）について理解が深まった部分が多い。ここではイネの例を中心に、栽培化がどう進んだか、さらに栽培化の進行に人間社会は何をなしたかについて述べてみたい。

2 栽培と栽培化

2.1 哺乳類としての人類

今から数百万年前に登場したといわれる人類は、同じ哺乳動物の中でも決して生態系の頂点に立つ資質を持っていたわけではない。特別早く走れるわけでもない。体が特別大きいわけでもない。群れの大きさも知れている。それにもかかわらず彼らが生き延び、また生態系の中で他をリードできたのは、火と弓矢を使えたからだったであろう。

火の使用は、生態系のかく乱をもたらした。他の哺乳類とは異なって、人類は火を使うことを知っていた。人類だけが、火を使うことによって生態系を意図してかく乱することができた。そうするとそこには草原が一時的にはあれ登場し、あるいは木々に新芽を芽吹かせ、草食の動物たちを集めることができた。動物界にあってはかく乱を好む比較的小型の動物たちが、植物界にあっては草本を中心とする生殖期間の短い種が、人類の集団の周りに自然に集まるしくみがこのようにしてできた。人類が火を使うことで、よく火の使用は大型の肉食獣から身を守るために有効であったといわれるが、人類が生態系を支配できるようになった理由はそれだけではない。このかく乱こそが、ヒトを人にしたもうひとつの要因と思われる。

近くに集まった草食獣を効率よく獲るのに有効であったのが弓矢であろう。弓矢は、森の中では有効に働かない。ある程度の広い空間を持った草原こそが弓矢の独壇場となる。直立歩行を果たし、手を使えるようになったことの利点がここにも現れている。

このように、火と弓矢を使うことによって、人類は自らの身体能力の劣勢をカバーして比較的安定的に食料を確保し、さらには生態系を作り変えていったものと思われる。

2.2 人間行為としての栽培

このようにして自ら近づいてきた動植物に、人類はさらに積極的にかかわるようになる。動物にあっては、捕獲してきた幼生個体を飼育する行為（たとえば内山 2007; 龍虬荘 1999）が顕著である。植物にあっては明確な考古学的証拠はそれほど知られていないが、最近 Fuller ら（2007）は野生イネを採集した痕跡が中国浙江省の田螺山遺跡出土のサンプルに見られると主張している。

おそらく、栽培-栽培化という農耕開始の過程の中で最初におきたのは人による栽培という行為である。というも、栽培化という（あるいは家畜化を含めてもよい）プロセスは栽培（あるいは飼育）という人間の行為に端を発しておきたものと考えられるからである。人がなぜ栽培（飼育）という行為を始めたかは、多くの研究者の研究にもかかわらずいまだに定説をみるにいたっていない。これについて Harlan (1975) は、(1) 気候変動など外的要因によっていわばそうすることを強いられたから、(2) 人口の増加や社会システムの発達など人間の集団の内的な要員、(3) 宗教的儀礼として行っていた

栽培の行為が経済活動に発展した、という3つの可能性をあげている。

私の個人的な見解を書くなら、(1)のような外的圧力は、栽培という行為を開始したきっかけとはなりえても、おそらく何千年と続いたであろう栽培-栽培化の過程の全期間を通じて、気候「変動」がそれを後押しし続けたとは考えにくい。また、当時まだ移動を繰り返していた人類集団にとって気候変動などの不都合が生じた場合はまっさきにそれからの回避——たとえば移住——のような方法がとられたはずで、農耕や牧畜（遊牧でない）はむしろそれに反するとさえ思われるからである。おそらく気候変動などは、農耕開始のプロセスのどこかの過程を後押ししたことはあったとしても、それが農耕をもたらしたというようなことはなかったと思われる。また(2)の人口圧も、野生動物の集団では人口の増加はただちに資源（えさ）の枯渇を招き、次世代には飢餓によって人口が減少するという一種の自動調節の機能が生態系には存在する。この原則は人類集団にも当然あてはまったはずで、その意味では「人口増加」は一義的要因とは考えにくい。

おそらく人類がなぜ農耕を始めたかについて本当のところはこれらさまざまな要因が複雑に絡み合っていたのではないかと考えられる。そしてこれらのほかにも(4)偶然、という要素を欠落させるわけには行かないであろう。何かのはずみに始まった栽培行為が栽培化をもたらし、それが伝播してついに今のような農業社会が出来上がったと考えるのである。

2.3 野生植物と栽培植物

農耕以前から地球上にあった植物はすべてからく野生植物である。人が農業を始めるようになったのはだいたい1万年くらい前のことといわれる。もっともなかには、コリン・タッジのように農業の始まりはそれよりもっと前に始まったという人もいる。人間はやがて、野生植物のいくつかを手元に置き、秋にその種子を採って身近な場所に播くなどの作業を始めた（生殖の認識）。多くの人は、農業を始めた人類はその後一直線に農業生産を伸ばしてきたと思っているが、おそらく農業生産が急速に伸びるようになったのは産業革命以後のことで、それより昔には農業生産はもっと低かった。人類の大半が狩猟採集民であった時代には、農耕と狩猟採集の間を行ったり来たりした集団はたぶんたくさんあったのではないかとと思われる。

どんな栽培植物にも、そのもとになった野生植物がある。イネにも、もとになった野生植物、野生イネがある。従来の伝統的な分類学上のならわしに従うと、栽培植物としてのイネは *Oryza sativa*, *Oryza glaberrima* という2つの種にまたがって属する。このうち *O. sativa* はほぼ全世界に広がるが、*O. glaberrima* は西アフリカのしかもニジェール川流域にしかない。しかも *O. glaberrima* の栽培は年々減る傾向にあり、いまのままではなくなってしまうかもしれない。一部の植物は、こうした人間の行為にあわせるように、その生き方やさまざまな特性を変えてきた。こうした、植物の側におきた

変化の過程を栽培化という。そして栽培化された植物を栽培植物という。人間の行為が1万年以上をかけて進化したものなのだから、栽培化の過程も、ゆっくり進行したに違いないと思われる。野生植物と栽培植物の間には、はっきりとした境目はない。

2.4 穀類の栽培化

先にも書いたように、「栽培」は人間の行為であるから野生植物もまた栽培の対象となりえる。栽培が、植物の世代をまたいで行われるようになると、栽培される植物の側にも独特の変化が生じる。たとえば、収穫という行為にあわせて、成熟した種子が母親から離れないようになる。野生植物は、その種子が成熟すると母親の組織を離れるようになしかけができていく。たとえば、イネ科の野生植物では、種子は、「脱粒性」や「脱落性」により母親の穂からはなれてゆく。マメ科の野生植物ではさやがはじけて中の種子が外に飛び出す。しかしこの性質は、栽培植物には邪魔な性質である。せっかく成熟した種子が撒き散らされてしまったのでは、収穫の効率がひどく悪くなるからである。そこで、栽培されるイネ科やマメ科の植物はこの性質を遺伝的に失うことになった。こうした、栽培という人の行為や人の都合に合う形で生じる遺伝的な変化が栽培化である。栽培化は、脱粒性のような、たった1つの性質に起きる変化ではない。いくつもの性質があいともなって変化することで栽培化は進行する。

野生植物では、撒き散らされた種子はすぐに発芽しない。地面に落ちた種子にとって、適度な水分と温度があればすぐに発芽してもよさそうなものだが、それでは後が困る。イネのような夏植物では、秋に落ちた種子がそこで発芽してしまうと、生育の時期が寒く乾燥した冬にかかって生きながらえることができなくなる。麦のような冬植物でも同じで、春に発芽した種子は、暑く湿った夏を越すことができない。だから、野生植物の種子たちは、次のシーズンまで発芽しないしかけをもっている。このしかけのことを休眠性と呼んでいる。一方栽培植物では、播いた種子はちゃんと一斉に発芽してくれないと困る。だから栽培植物では休眠性は失われていることが多い。

穀類では、それを利用する人間にとって興味の対象となるのは種子の部分である。当然、人間の選抜は種子の生産性が大きくなる方向に働いた。そしてこのことは、穀物を多年草から一年草へと進化させる原動力ともなった。だから、多くの穀物は一年生の性格を強くもつ。少なくともそれらは、一年生の作物として扱われている。

ほかにも、栽培化の進行によって、種子が大きくなる、種子の色が白っぽくなる、種子に含まれる毒素が減るなどの現象が起きる。もうひとつの大きな変化は遺伝的多様性の低下である。栽培化のプロセスは、人間による選抜のプロセスでもある。そして選ばれたタイプだけがその数を増やし、そのなかからまた特定のものだけが選抜されるという選抜の連鎖がおきる。選抜の連鎖の結果、集団のなかでの遺伝的多様性はおおきく低下する。栽培化されたイネは、集団としての多様性を著しく低下させた。さらに、

栽培化された集団は、しばしば遠くへと運ばれた。しかも一度に運ばれた種子の量は、多くの場合ごく少量であった。それらは運ばれるたびにいわゆる「ボトルネック効果」により、その遺伝的多様性を著しく小さくした。「はるかなる大地」への旅が栽培化の進行を加速させたとも言えそうである。

3 japonica の栽培化

3.1 indica と japonica

イネには *indica*, *japonica* という2つの大きなグループが存在する。これらの名前をイネに初めて使ったのは、九州大学教授であった加藤茂苞 (1928) であった。彼はイネの品種に2つのグループがあることにきづき、その一方を *japonica*, 他方を *indica* と呼ぶことにした。

indica と *japonica* の違いを、遺伝学的な分析にもとづいてきちんと記載したのは、岡彦一 (Oka 1958) である。彼はアジアの古いイネ品種を多数集め、それらのうち代表的な100あまりの品種について多数の遺伝形質を丹念に調べあげ、それらの組み合わせ (形質組み合わせ) によって品種の分類を試みた。こういう分析をすると、組み合わせの数は、遺伝形質の数が n ならば 2^n の n 乗となり、 n の増加につれてねずみ算式に増えてゆく。イネでも同じことがおきるが、おもしろいことに多くのイネの品種は、それら無数にも近い組み合わせのある特定のものに集中した。具体的に言うと、フェノール反応、塩素酸カリ抵抗性、ふ毛の長さ、という3つの遺伝形質に注目すると、これらの組み合わせは、『フェノール反応・プラス、塩酸カリ抵抗性・強、ふ毛・長』などの八つができる。ところがこの八つの組み合わせのうち、圧倒的多数の品種が、「フェノール反応・プラス、塩素酸カリ抵抗性・弱、ふ毛・短」と「フェノール反応・マイナス、塩素酸カリ抵抗性・強、ふ毛・長」に集中した。前者が *indica*, 後者が *japonica* にあたる。

3.2 最初のイネは japonica

最近の中国の考古学の発展には目を見張るものがある。この分野での研究の進展は、イネの起源の研究にも少なからず影響を与えている。しかし、イネの起源地が長江の流域、それも湖南省あたりの中流域から江蘇省、浙江省あたりの下流域にあることはほぼ間違いない。何と云ってもこの地域における稲作遺跡の量と質には、他のどの地域も及ばないであろう。だが、さらに細かく見てゆくと、研究者の間にはまだ幾分かの相違がある。

佐藤と藤原はイネそれも *japonica* のイネが図1にある長江の中・下流域にあると考えた (佐藤・藤原 1992)。そのポイントは、まずイネの起源地が、それ以前に考えら

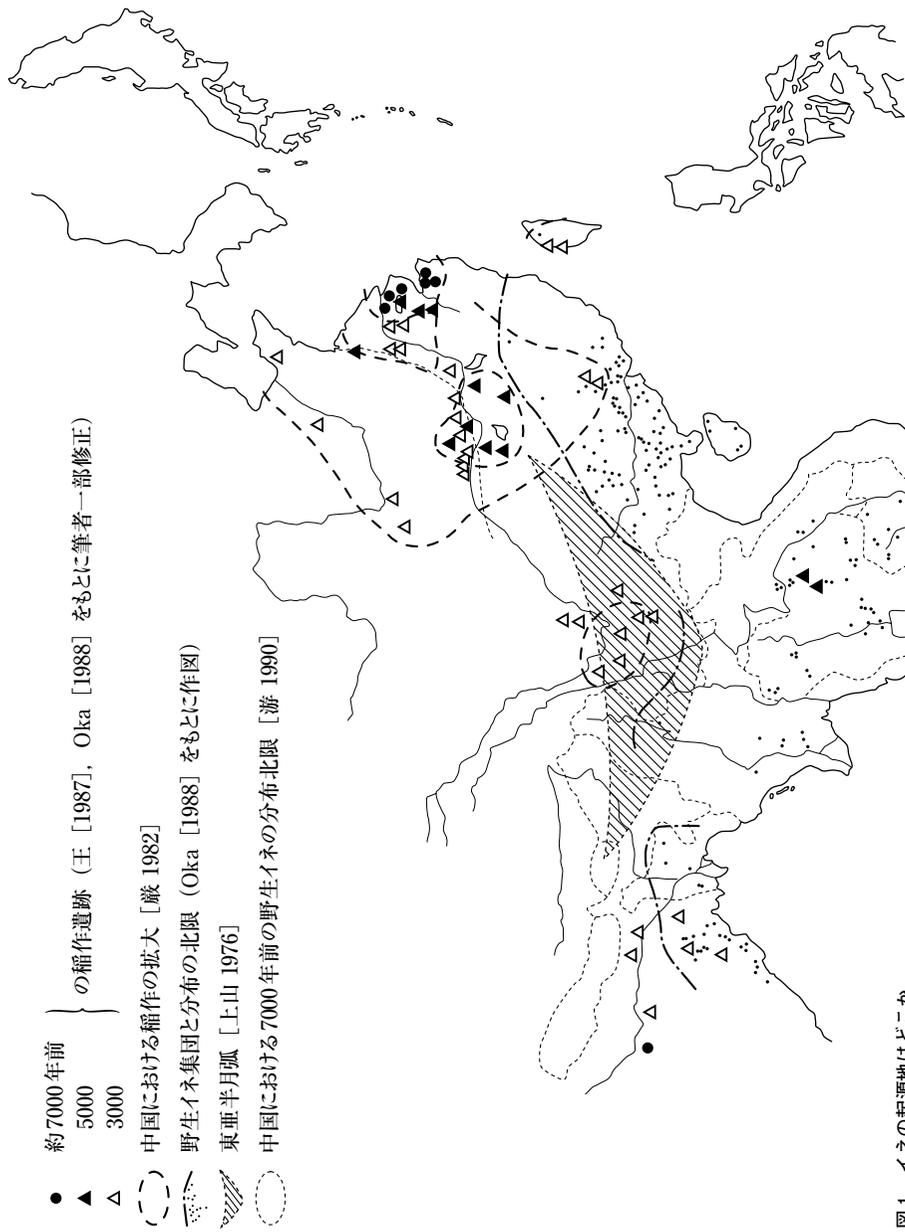


図1 イネの起源地はどこか

れていたような「アッサムから雲南のかけての地域」つまりアジアの山中深くにはないということ、そしてそこで生まれたイネは主に *japonica* のイネであったということ、の2点である。

一方安田は、イネの起源は長江の中流域にあると考えている。それは、湖南省南部一帯にひろがる石灰質の洞窟のなかに、玉蟾岩遺跡をはじめとするいくつもの古い時代のイネの存在を示す遺跡が見つかっているからである。これらの遺跡では、今から12000年より古い地層からいく粒かのイネの種子が出土している。これが本当にそれほど古いものかは不明である。また時代は確かとしても、それが栽培イネであるか否かはわかっていない。

中国の研究者の中には、イネの起源地を長江流域からさらに北の淮河流域にあると考えるものも多い。その最大の根拠は、河南省の覃棚遺跡の存在である。そこからはさまざまな形をしたイネの種子が出土しているが、その中に少数、野生イネと思われる形をしたものが含まれている、というのである。その年代は8千年前に達するので、淮河から長江までの場所がイネの起源地だと考えるのである。覃棚遺跡は緯度が35度近くに達するのでイネの出土はたしかに意外である。ただし痩せた、細長い種子が出てきたからといって、それで直ちに野生イネがあったと判断を下すのは危険である。北京にある中国社会科学院考古研究所の趙志軍も、この遺跡で出土した種子の長さや幅を測定した結果から、ここのイネは原始的ながら栽培イネのもので、野生イネではなかっただろうと結論している（趙志軍私信）。

3.3 栽培化はいつ進んだか

イギリスの考古学者G・チャイルドの「農業革命」というアイデアは農業の始まりが「産業革命」と並んで人類の歴史に大きな影響を与えた事件と位置づけている。農業革命という発想は、農業、あるいは栽培植物やそれを栽培する文化や経済的な変化が急速に起こったという考えである。だが、もろもろの事実は、農業、という生業がそんなに急速には進まなかったことを示している。

イネでも、中国江蘇省の龍虬荘遺跡では、一番古い時代の地層である第8層（約7000年前）から比較的新しい第4層（5200年前）までの約1800年間、ほぼ連続して稲作がおこなわれていた遺跡である。この5つの地層のうち第5層を除く他の4つの層からは相当量のイネの種子（炭化した玄米）が出土している。湯は、これら4つの層から出土したイネ種子の大きさが、若干の例外はあるものの時代が新しくなるにつれて大きくなること、さらに時代が新しいほど長さや幅のばらつきが大きくなることを見出した。つまり小粒の種子ばかりだったものが、時がたつにつれて大粒の種子が増えていったことを示す。種子の増大が栽培化の進行によるものとするれば、龍虬荘遺跡で見られたこの現象はイネにおける栽培化の1つの過程を反映したものということもできる。実際のと

ころ、種子の拡大に伴って、①単位時間当たりのイネの生産量が格段におおきくなっていること、そして②稲作の増加に伴って、ヒシの実やジュズダマ（野生のハトムギ）種子など、採集によったと思われる野生植物の量が減少している。つまりエネルギー源たるデンプンの供給元が、野生植物からイネという栽培植物へとシフトしている。こうなってくると、「栽培化がいつ起こったか」を言うことは、実はきわめて困難な作業である。

いずれにせよ、ここでいう栽培化の進行とは、栽培型の比率の向上をいう。その進行が遅かったということは、栽培型の比率の向上が遅かったということである。それはすぐれて、人間社会の選択の結果である。人間社会が生み出した栽培型は、人間社会からなかなか受け入れられなかった。

3.4 栽培化の分子機構

1980年代以後の分子遺伝学の進歩は、イネの進化の解釈にも大きな影響を与えてきた。特に、それまで「ブラックボックス」に閉じ込められてきた、目に見える性質を支配する遺伝子の細かな構造、つまり塩基配列がわかるようになってきた。そしてその流れは、栽培化を支配する遺伝子にも及び始めている。

Konishi *et al.* (2006) は、「日本晴（にっぽんばれ）」という日本の品種と *indica* の品種のひとつ、「Kasarath」とを交配、できた雑種の DNA レベルでの詳細な分析をおこなった。日本晴の品種は脱粒性を示さない。いっぽう、Kasarath は成熟期に達するともみの一部を落としてしまう。両品種の交配で得られた雑種集団の解析から、脱粒性を支配する遺伝子としておおきな働きをする *qSH1* という遺伝子が第 1 染色体上にあることを突き止めた。ついで、日本晴と Kasarath の遺伝子の塩基の配列を調べて、この遺伝子の塩基のうちのたった 1 箇所に違いがあることを突き止めた。つまり、脱粒性が 1 個の遺伝子の突然変異で生じたことを証明した。

Konishi らの研究に先駆けて Furukawa ら (2006) は「赤米」の遺伝子の配列を明らかにした。赤米も先の補足遺伝子の支配を受けており、2つの優性遺伝子の組み合わせが玄米の表面を赤くする。彼らが調べたのはこのうちの 1つ、*Rc* と呼ばれるほうの遺伝子である。調べた結果、劣性遺伝子である *rc* 遺伝子の配列が、どの品種の場合にもみな同じだった。ということは、赤米から赤くない米ができたとき、*Rc* 遺伝子に関していうなら、あるときあるところで突然変異によってできた *rc* 遺伝子が、今の栽培イネにあまねく分布していることになる。こうした研究の成果を眺めてみると、栽培化に関係する突然変異はあちこちで頻繁におきたというようなものではなさそうである。また、栽培化関連形質ではないがモチ性の胚乳についても同じことが言える。多数の在来品種の調査結果では、モチ性の起源はやはり 1 個の突然変異に由来する（武藤千秋論文投稿中）。

3.5 もうひと組み合わせの脱粒性遺伝子

脱粒性の遺伝子は1つではない。Linら(2007)は、*SHAI*と名づけられた第4染色体にある遺伝子の配列を明らかにした。この遺伝子は、中国のある野生イネの脱粒性遺伝子を持つ系統と *Teqin* という名前の栽培イネ品種との交配でみいだされたものである。つまり簡単に言えば、中国の野生イネと栽培イネの雑種に見つかった遺伝子である。その結果は驚くべきもので、4、この遺伝子の配列は、栽培品種は調べた限りみな同じで、しかもそれは *indica*, *japonica* を問わないという。つまり、野生イネから非脱粒性になったのは、たった1個の突然変異によるとも考えられる。

この点について、*indica* 品種がもつ非脱粒性遺伝子と *japonica* のそれとが、配列はたまたま一緒ではあるものの、それは、突然変異が2回以上偶然同じところに起きたからという可能性もないではない。そうだとすれば栽培化の起源はやはり、2つかそれ以上ということになる。*indica* の遺伝子と *japonica* の遺伝子が、出は同じなのかそれとも別なのか、これを決めるのはなかなかむずかしい。「配列がまったく同じ」2つの遺伝子がたまたまおきた2回(以上の)突然変異である可能性は、確率的にはきわめて低い。しかしそれはあくまで確率の話であって、起きてしまえば確率の低さは問題にならない。また、突然変異はおきやすい部分とおきにくい部分とがあることが知られ、もしこの部分がそれに該当するなら、配列が同じことが同一の突然変異によることの証拠にはならない。

しかし、もし *indica* の遺伝子と *japonica* の遺伝子とが同じ出自をもつとするなら、どう考えればよいのだろうか。二元説は間違っていたのだろうか。実は結論から言ってしまうと、二元説は正しい。言葉で言えば、栽培化の中の脱粒性という性質を決める遺伝子のごく少数ながら、他の遺伝的背景は、*indica* と *japonica* で明らかに異なる。

理由の1つは、脱粒性という性質が、一個だけの遺伝子では説明がつかないことにある。先に紹介した Konishi らの遺伝子は第一染色体にあった。いっぽう Lin らの遺伝子は第四染色体にある。これだけを見ても、脱粒性を決める遺伝子が少なくとも2つ以上あるらしいことがわかる。しかも *qSHI* 遺伝子は別の遺伝子とセットで働き、このセットには最低2つの遺伝子が関係している。つまり脱粒性喪失という性質の完成には、いくつもの遺伝子の関与が必要なのである。

不思議なことに、縁の遠い品種同士を交配すると、できた子につく種子が脱粒性を示すことがある。つまり脱粒性の遺伝子は1つではなく、なかには2つの遺伝子が1つの株の中に共存したときはじめてその働きを示すものがあることを示している。このような遺伝子を「補足遺伝子」とか「重複遺伝子」と呼んでいる。なお、補足遺伝子とは優性遺伝子同士の相互作用で雑種第一代に性質が現れるものを、また重複遺伝子とは劣性遺伝子同士の相互作用で、雑種第二世代以後の世代に現れるものをいう。遺伝現象の包括的な理解には、分子レベルでの解明が進んだだけでは十分ではない。古典遺伝学と

いわれる、2つ以上の遺伝子の相互作用についての十分な理解がないと、全容は見えてこない。

4 *indica* の栽培化

4.1 *indica* と *japonica*

さて、*indica* と *japonica* という品種の違いはどのようにして生じたのだろうか。この問いに対する答えは、*indica* と *japonica* の起源をどう考えるかによって異なる。私が *indica* と *japonica* とは異なる祖先から来たと考えていることは、前著にも述べたしここでもその主張を繰り返した。違う祖先から来た、といっても、それは祖先をどこまでさかのぼるかで答えは違ってくる。どんな生物ももとをたどれば1つの祖先にたどり着くのだから、その意味では *indica* も *japonica* も同じ祖先から来たことに違いはない。しかしそんな言い方をすれば、イネも、カエルも、大腸菌も、すべては同じ祖先から来ている。*indica* と *japonica* が違う祖先を持つかそうでないかについては、「人間が栽培という行為をはじめたときに」、という但し書きをつけてみるのがよいのではないかと私は思っている。そして、この但し書きに従えば、*indica* と *japonica* は明らかに異なる祖先を持つ。

それはそうとして、*indica* と *japonica* の間には「隔離」が存在し、両者の間での遺伝子の交換を妨げている。ここに、「隔離」が *indica* と *japonica* の区別をもたらした原因ではないかという考えが成り立つ。しかし、この隔離がどんな現象であるかは、まだよくわかっていない。

ところで、*indica* と *japonica* とを交配すると、雑種不稔性といって、雑種植物の花粉や種子がうまく実らない現象が起きることが知られている。不稔性のほかにも、雑種植物そのものが死んでしまう「雑種致死」といわれる現象、雑種もその種子もふつうに育つのに、孫の世代以降に、不稔や致死の個体が数パーセントの割合で現れる「雑種崩壊」と呼ばれる現象などである。こうしたことを考えると、ひょっとしてこれらの現象が *indica*, *japonica* というイネの2つのグループの成立にかかわっているのではないだろうか。あるいはひょっとして、それらは *indica*, *japonica* という違いをもたらした原因ではないだろうか。しかし、私の考えるところ、雑種不稔性は、*indica*, *japonica* のような品種のグループを分け隔てる原因とはなりえない。詳しい説明はあまりに専門的になりすぎるのでここではこれ以上かかないが、これらの現象は、後代での分離の状態を、メンデルの法則から割り出せる値から狂わせることはあっても、両親型だけを増やすなどの現象を引き起こすことはない。これらの現象は、むしろ *indica* と *japonica* という区別が生じた結果起きた現象と考えるのがよさそうである。

4.2 DNA でみる *indica*

さて、両者が異なる種に属するという発想自身は新しいものではない。すでに1850年代に、スイスの植物学者ド・カンドルが、「イネは中国起源」と考えている。しかし彼の仕事は主に文献によるもので、実地の調査はおこなわれてはいない。

科学の立場から、両者の違いが種のレベルに達するほど大きいと考えたのは Second (1981) である。彼はアイソザイムという植物の体の中にある酵素や DNA の分析を通じて *indica* と *japonica* が違う種のイネから進化してきたと考えた。もちろんこの場合の「イネ」は「野生イネ」をさしている。この発想は Ishii ら (1988) によって支持された。彼らは、葉緑体 DNA という、母から子にだけ伝わる DNA の分析の結果からこの結果を導き出している。彼らの結果は、*indica* と *japonica* の品種が、それぞれ違う葉緑体 DNA のタイプを持っていることを示した。つまり *indica* の品種と *japonica* の品種が違う母系をもつことを明らかにしたのである。

さらに Ishii ら (1988) が示した *indica* と *japonica* の違いは葉緑体 DNA にある ORF100 と呼ばれる部分の欠失の有無、塩基の数にして69個分の欠けのあるなしが先の RFLP のパターンの違いに大きく寄与していることが明らかにされた (Chen *et al.* 1993)。Chen ら (1993) はたくさんの品種をテストしてみたところ、それらはすべて欠けのあるなしのどちらかにわけることができた。そしてさらに、*indica* 品種と判別されたものの大半はこの欠けをもち、*japonica* と判定された品種の大半には、この欠けがないことを明らかにした。

葉緑体 DNA には ORF100 以外にもよく研究されている領域がある。PS-ID と呼ばれる領域で、Nakamura *et al.* (1997) によって見出されたものである。この領域の頭の部分が、イネの場合とても特徴的な配列をもっている。それは、シトシン (C) が幾つか並んだあとにアデニン (A) がまた幾つか並ぶというもので、こんな配列は生き物の種類多しといえどもイネだけである。さらに、C の数と A の数は品種のグループによって少しずつ違っている。まず、*indica* と *japonica* で、C の数と A の数が違う。そして *indica* の仲間には、C の数と A の数の組み合わせによって、複数個のタイプがある。*indica* という品種のグループができてから PS-ID 領域の配列に何の変化もおきなかったとすれば、この複数のタイプは、*indica* がうまれたときからあったものということになる。とすれば、*indica* の母系の数も複数あったと考えるのがよいということになる。

複数の母系は、アジアの各地にランダムに分布している。この結果はおそらく、*indica* のイネがその長い成立の過程で頻繁に移動を繰り返したであろうことを示唆している。

いずれにしても、*indica* というイネが複数の場所で、したがって個々独立に生まれた可能性がある。この点が、*japonica* の起源と *indica* の起源が大きくことなる点である。

4.3 *indica* の祖先

indica と *japonica* という 2 つの品種群に属するイネが異なる祖先をもつとの仮説 (佐藤・藤原 1992) はいまでは定着してきた感がある。最近では核 DNA にもそれを支持するデータがあると考えられている。たとえば Cheng (2003) らのデータは、トランスポゾンといわれる「動く遺伝子」についてのもので、*indica* と一年生野生イネが 1 つのグループをなし、*japonica* と多年生野生イネがまた別のグループを形成することを如実に示している。これは、*indica* と *japonica* が異なる祖先から来たと考えられる根拠であり、また、*japonica* が *O. rufipogon* から、そして *indica* が *O. nivara* から来たという仮説を支持しているかに見える。かつては私もそう考えていたが、これで問題が完全に解決したわけではない。

矛盾はいくつか残されている。まず PS-ID のタイプ。*indica* にみられる複数の PS-ID タイプのうち、7 個の C と 7 個の A というタイプ (7C7A) は、*O. officinalis* という野生イネによく見られるタイプである。ところが 8 個の C と 8 個の A など、それ以外のタイプの配列を持つ野生イネは今のところまったく知られていない。また、今まで *indica* の祖先と思われてきた *O. nivara* という種の PS-ID タイプは、6 個の C と 8 個の A という、*indica* にも *japonica* にもない配列のものが圧倒的に多い。このデータだけを見ると、*indica* の少なくとも一部については、その母系の祖先が *O. officinalis* にあると結論できそうだが、それでは *O. nivara* → *indica* という仮説は崩れてしまう。さらに *O. officinalis* 欠失のないタイプである。すると母を *O. officinalis* に限定することはできなくなる。今のところ、*indica* の元となった野生イネが何であるかはわからない、というよりない。母系が複数あることから、交配は一度ではなく複数回おきたのだろう。「親探し」というと父親探しを意味することが多いのが人間社会の常だが、イネの場合には母親が何であるかも、なかなかの難問である。

核の DNA の場合はどうだろうか。*indica* と *japonica* の核遺伝子を丹念に調べてゆくと、*indica* が自然交配を経て成立したことを示すかのような現象にゆきあたる。*Pox-1* という遺伝子を例にとると、4C というタイプとナルというタイプの 2 つのタイプが知られている。*japonica* 品種の多くのはナル・タイプの遺伝子をもつが、*indica* には、ナルタイプが低頻度で、そして 4C タイプが高頻度で存在する。つまり 4C タイプの遺伝子を持つ品種は *indica* と見てよいが、ナル・タイプの遺伝子を持つ品種は、それだけでは *indica* と *japonica* と区別がつかない。言い方を変えれば *indica* は「多型」であるのに対して *japonica* は多型ではない。

じつはこうした傾向はほかのいくつもの遺伝子にも見られる。『DNA が語る稲作文明』(佐藤 1996) のころから、私はこの点を問題にしていた。いったい、なぜ *indica* はいくつもの遺伝子についてこうも多型であるのか。一般的に言って、こうしたことが起きるには 2 つの可能性がある。1 つは、*indica* が *japonica* と何かと交配してできたとい

う可能性、そして他方は *japonica* が *indica* の中の特殊タイプとして別個に取り出されたという可能性、である。そして考古学的な証拠から *indica* のおこりは *japonica* のおこりより明らかに遅いことを考えれば、おそらく前者が正しいであろう。

4.4 *indica* 伝染伝播説

この仮説に従うなら、*indica* の父親は *japonica* ということになる。ここで再び脱粒性遺伝子の DNA の塩基配列の関係を取りざたする。この結果だけを簡単に考えれば、栽培イネの起源は1つであったというふうにもみえるが、それでは母系の DNA のはつきりとした分化は一元説では説明ができない。さらにトランスポゾンのデータも説明不可能である。

この、一見矛盾する事実を説明するのによいモデルが1つある。*indica* の成立に当たって、自然交配の父親が *japonica* 品種であったと考えるのである。ここで、脱粒性の遺伝子のデータと、他の DNA 領域のデータとが見事に符合する。つまり、脱粒性という、栽培化に関係する遺伝子は *japonica* から提供されたものの、他の核遺伝子と母系の遺伝子はその未知の野生イネから来たと考えるのが一番合理的ではないかと思われる。やはり *indica* は、*japonica* の品種と、何か別の種との間に自然に起きた異種間交配によると考えるのだ。

では、*japonica* はいったいいつどうして、その「何か」と合間見えることになったのか。こころ先は私の想像であり、また繰り返しもなるが少し詳しく説明しておこう。*japonica* のイネが急速に広まりを見せはじめるのは今から5000年ほど前のことである。おそらくこのとき、一部のイネは中国の雲南を通して熱帯の平地にも達したのであろう。長江をさかのぼったイネは、雲南のあたりで南に流れる瀾滄江、つまりメコンの文化に接する。メコンは南シナ海に注ぐ大河で、その流域にはラオスやタイの北部を擁する。中流域には、バンチェン文化やそれに続くドンソン文化などが栄えたタイの東北地方がある。この地域は早くから人間活動が活発で森林は、製鉄、製塩などのために焼き払われていた。

さらに下流には、アンコール遺跡のあるトンレサップ湖が横たわる。このあたりは熱帯の大湿原ながら、モンスーンによる雨季と乾季が作る生態的に不安定な土地があちこちに広がっている。つまり、一年生の草たちの舞台になっていたところである。熱帯に達した人びとはここに携えてきたイネを植えてみたことだろう。ところが中国のイネは温帯の気候に適したイネで、たぶん熱帯ではろくに育たなかったに違いない。とくに熱帯の短日条件は、温帯産の *japonica* には合わなかった。というのも、長江流域（北緯25度から30度）では昼間の長さは夏至のころには14時間近くにもなるが、熱帯地方では年を通じて昼間の長さはそうは変わらない。温帯産のイネを、例えばバンコクに持ち込んで栽培すると、4、50日もしないうちに花を咲かせてしまう。4、50日といえば、昔

の稲作の感覚で言えば田植え直後の時期に当たる。つまりイネがまだ苗代にあるころから花を咲かせることになる。しかしこれでは、生産性はまったく期待できない。

熱帯では適応性を発揮できない *japonica* のイネは、周囲に生えていた野生のイネとの間で自然交配をおこしたのではないか。その証拠はないが、イネの他家受粉率は1パーセントを超える。自然交配を起こした可能性は十分にある。自然交配でできた株の次世代からは、野生イネのように熟した種子が脱粒してしまうものや脱粒しないもの、さらには雑種不稔性を発現して種子生産性の低い個体が分離してきたことだろう。しかし中には土地にあったイネが選り出され栽培されることもあったに違いない。そして今度はそれが人の手で広められた。それらは行く先々で原生の野生イネと交配しては同じことを繰り返したとも考えられる。

こうした、自然の戻し交配と人による選抜の繰り返しは、新しい種や品種を生み出すのに大きな力となることがある (Harlan 1975)。この繰り返しの結果が、今われわれの目の前にある *indica* の品種たちではないかというのが「伝染伝播説」のシナリオである (図2)。

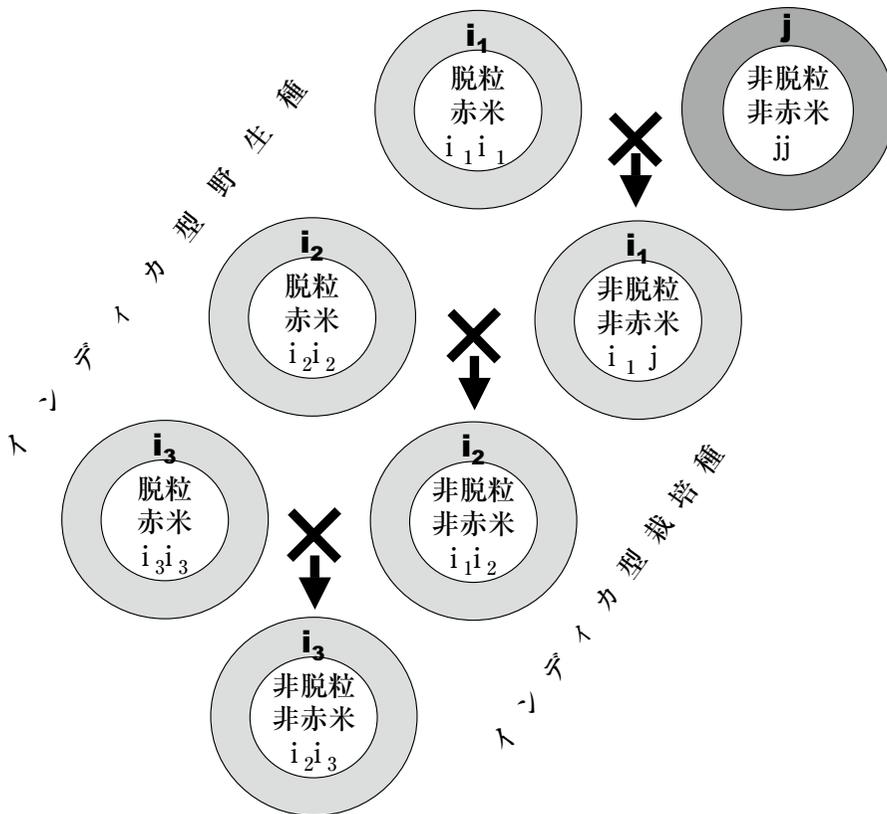


図2 *indica* の「伝染伝播説」を示す模式図

4.5 *indica* はいつ生まれたか

長江流域における *japonica* の場合と異なり、*indica* のイネが遺跡から出土した例は、私が知る限りほとんどない。かつて浙江省の河姆渡遺跡から出土した種子の約七割が *indica* であったとする見解もあったにはあった。しかし、前章で述べたように同遺跡を含めた長江流域のイネは *japonica* であったと考えるのがよい。「7割が *indica*」という主張の根拠は、細長い形をした種子が7割ほど混ざっているから、というものである。しかし種子の形は *indica* と *japonica* の判別には使えない。この主張には意味がない。先にも書いたように、*indica* と *japonica* を区別する指標はDNA かプラントオパール¹の形くらいしかない。種子の形はまったく使えない。こうしてみると、*indica* の遺物として明確なものは意外とない。考古学的には、*indica* がいつ生まれたかを言うだけの材料はまだない。

生態学的には、熱帯におけるイネの起源はどうみえるだろうか。長江流域で *japonica* の稲作が始まったひとつのきっかけになったのがヤンガードリアスの低温ではなかったかという仮説がある。ヤンガードリヤスとは、2万年ほどまえをピークとする最終氷期から温暖期（7000年ほど前の「ヒブシ・サーマル期」）への移行中に起きた急激な寒冷期のひとつである。イネの栽培化が気候変動だけで起きたわけではないが、低温によって野生植物の収穫が減ったことは農耕開始のひとつのきっかけにはなろう。また、低温などのストレスが多年生のイネの種子繁殖能力を高めた可能性もある。しかし、東アジアや熱帯ではヤンガードリアスの影響はほとんど及ばなかったという。とくに熱帯は生態学的には豊かで、人口密度が高くなければ食べるに困ることはない。生産様式は「狩猟採集」で十分であり、農耕社会に社会システムを転じるモチベーションは一貫して低かった。このように考えれば、熱帯における農耕の開始は温帯地域より相当に遅かったと考えるのが自然である。*indica* の起源地は熱帯にあると考えられるが、そうだとすればその誕生は相当に最近のことなのかもしれない。そして、栽培化の過程は、温帯地域におけるよりもさらにゆっくりと進行したことだろう。*indica* がいつ生まれたかを言うのは相当難しいことなのかもしれない。

5 まとめ

ここに書いた *indica* の栽培化とその展開は、*indica* と *japonica* が異なる起源を持つとの仮定にたっている。この仮定の骨組みは変わることはないと思われるが、最近、両者がひとつの起源を持つとの「一元説」が復活している（Vaughan 2008）。これはしかし、到底受け入れがたい。「一元説」は、DNA 情報をそれだけで解釈したときに論理的必然的にでてくる解釈である。というのは多数の遺伝子座の多型データを用いた樹形図は必然的に1つのルートから発生するかにみえるからである。そもそもDNAで

考えれば、あらゆる生命は1つの起源を持つ。しかしそれをいえば、イネばかりか動物も植物も同じ起源をもつことになる。私の「二元説」は栽培化が始まった時点を起点としてこの時点で *indica*, *japonica* 分化がおきていたかどうかを考えたものである。

さらに（少なくとも現時点では）現存する系統樹モデルでは、多数の種や系統が相互に交配して遺伝子を交換するということは仮定されていない。しかしこれは、特に栽培化のように互いに近縁の系統を扱う場では、およそ実態にあわない仮定である。またこの場では、突然変異が一定の速度で起きるという「分子時計」の考え方も現実にはあわない。栽培化の起源を考えるにはやはりどうしても分野横断型の研究組織が必要になる。結局考古学との連携が必要という Olsen & Gross (2008) の指摘は当を得ているのである。

ここに示した *indica* の起源説は熱帯アジアにおいて東から西への人と文化の移動があったことを示唆している。しかし人類学的な知見からは、このようなヒトの大きな移動の痕跡は残されていないようである。実際のところ、この「西向き」のイネの移動に人間集団の移動が伴ったか否かを言うだけの証拠は今はまだない。しかし、文化が人間集団の集団を伴わずに移動した例はたくさんある。欧州における人類集団の拡散は、農耕の文化と言語の拡散を伴ったといわれる (Bellwood 2005)。日本列島でも水田稲作の渡来に当たって、大きな人類集団の渡来を伴ったかどうかは長く議論された。埴原はその「日本人二重構造説」のなかで、水田稲作は大きな集団の渡来に伴っておきたものとの仮説をたてている。この論争の決着はついているとは言いがたいが、私は個人的には大きな集団の移動はなかったのではないかと考えたい。この時期渡来したイネの集団が、従来考えられていたよりはずっと小さいと考えられるから (佐藤・黒田 2000) である。

文 献

Bellwood P.

2005 *First farmers: The origins of agricultural societies*. Blackwell Publishing. pp. 360.

Chen, WB., Nakamura I., Sato Y-I.

1993 Distribution of deletion type in cpDNA of cultivated and wild rice, *Jpn, J. Genet.* 68: 597-603.

Cheng C., Motohashi R., Tsuchimoto S., Fukuta Y., Ohtsubo H. and Ohtsubo E.

2003 Polyphyletic origin of cultivated rice: Based on the interspersion pattern of SINES. *Mol. Biol. Evol.* 20: 67-75.

Fuller DQ, Harvey E, Qin L

2007 Presumed domestication? Evidence for wild rice cultivation and domestication in the fifth millenium BC of the Lower Yangtze region. *Antiquity* 81: 316-331.

- Furukawa T., Maekawa M., Oki T., Suda I., Iida S., Shimad H., Takamura I. and Kadowaki K.
2006 The Rc and Rd genes are involved in proanthocyanidin synthesis in rice pericarp. *Plant J.* 49: 91-102.
- Harlan JR.
1975 *Crops & Man*. Madison, Wis., USA: American Society of Agronomy: Crop Science Society of America. pp. 295.
- Ishii T., Terachi T. and Tsunewaki K.
1988 Restriction endonuclease analysis of chloroplast DNA from A-genome diploid species of rice. *Jpn. J. Genet.* 63: 523-536.
- 加藤茂苞・小坂 博・原 史六
1928 「雑種植物の結実度より見たる稲品種の類縁に就いて」『九州大学農学部学芸雑誌』3: 132-147。
- Kawakami S., Ebana K., Nishikawa T., Sato Y-I., Vaughan DA. and Kadowaki K.
2007 Genetic variation in the chloroplast genome suggests multiple domestication of cultivated Asian rice (*Oryza sativa* L.). *Genome* 50: 80-187.
- Konishi S., Izawa T., Lin SY., Enaba K., Sasaki T. and Yano M.
2006 An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312: 1392-1396.
- Lin ZW., Griffith ME., Li XR., Zhu ZF., Tan LB., Fu YC., Zhang WX., Wang XK., Xie DX. and Sun CQ.
2007 Origin of seed shattering in rice (*Oryza sativa* L.). *PLANTA* 226: 11-20.
- Nakamura N., Kameya Y., Kato S., Yamanaka S., Jomori H. and Sato Y-I.
1997 A proposal for identifying the short ID sequence which addresses the plastid subtype of higher plants. *Breed. Sci.* 47: 385-388.
- Oka, HI.
1958 Interval variation and classification of cultivated rice. *Indian J. Genet. Pl. Breed.* 18: 79-89.
- Olsen KM and Gross B.
2008 Detecting multiple origins of domesticated crops. *PNAS* 105: 13701-13702.
- 佐藤洋一郎
1996 『DNA が語る稲作文明』東京：日本放送出版協会（NHK ブックス）。
- 佐藤洋一郎・藤原弘志
1992 「イネの発祥地はどこか—これからの研究に向けて」『東南アジア研究』30: 59-68。
- 佐藤洋一郎・黒田洋輔
2000 「日中の水稲品種のマイクロサテライト多型」『DNA 多型』8: 83-86。
- Second G.
1981 Origin of the genetic diversity of cultivated rice (*Oryza* spp.): study of the polymorphism scored at 40 isozyme loci. *Jpn. J. Genet.* 57: 25-57.
- 内山純蔵
2007 『縄文の動物考古学』pp. 234, 昭和堂。
- Vaughan, D. Rice
2008 The evolving story of rice evolution. *Plant Science* 174: 394-408.

龍虬庄遺跡考古隊編著

1999 『龍虬庄—江蘇東部新石器時代遺跡發掘報告』 pp. 563, 科学出版社。(中文)