

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

品種分化をめぐって：
遺伝資源の研究領域から見た作物のドメスティケーション：
アジアのアワの遺伝的多様性とモチ性の作物進化

| | |
|-------|--|
| 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: 河瀬, 眞琴 メールアドレス: 所属: |
| URL | https://doi.org/10.15021/00001154 |

第4章 品種分化をめぐって



エチオピアは、世界でも有数の栽培植物の多様性のセンターであり、市場でも雑穀などに多様な品種が見られる。

(エチオピア北部・アクスムの市場)

遺伝資源の研究領域から見た作物のドメスティケーション ——アジアのアワの遺伝的多様性とモチ性の作物進化——

河瀬 真琴

(独)農業生物資源研究所 ジーンバンク

作物改良に活用することを主たる目的として作物遺伝資源すなわち栽培植物の多様性を保全する活動は、応用的な基盤領域として確立している。各国や国際機関では、遺伝資源の収集・保存・特性解析・利用促進に力を入れている。現在、作物や近縁植物の遺伝的多様性を遺伝情報すなわちDNA配列レベルで分析することができるようになり、ドメスティケーションに伴う遺伝的变化や品種分化を実証的に検証することが可能となった。本稿では、最も古い穀類のひとつと考えられるアワを取り上げ、東アジアや東南アジアの穀類に見いだされる胚乳デンプンのモチ性に注目する。この形質をコントロールしている遺伝子座において可変性因子によって生み出された変異から、アワの作物進化の一端を知ることができた。すなわち、モチ性という調理法や食における嗜好に結びついた遺伝形質の多様性が、ひとつの遺伝子座において可変性因子に誘起された変異と人為選択の結果生じたことが明らかとなった。

- | | |
|---------------------|-----------------------|
| 1 はじめに | 3.3 禾穀類のウルチ・モチ性 |
| 2 ドメスティケーション・シンドローム | 3.4 アワのウルチ・モチ性の多様性 |
| 3 アワの遺伝的多様性 | 3.5 アワのモチ遺伝子の進化と可変性因子 |
| 3.1 アワについて | 4 おわりに |
| 3.2 作物としてのアワとその起源 | |

*キーワード：植物遺伝資源、胚乳デンプン、ウルチ・モチ性、可変性因子、作物進化

1 はじめに

作物の品種¹⁾改良すなわち育種は、農林水産業関係の独立行政法人や都道府県等による公設の試験研究機関、民間企業の研究機関、大学等、あるいは個人によって行われているが、育種には元になる多様な植物材料が必要である。育種では、在来品種や突然変異体を用い、有用な遺伝子²⁾を探しだし、様々な遺伝子の組み合わせをもつ植物を作り出し、その中から望ましい表現型を持つものが選び出されている。最近では、DNAの配列のわずかな相違（例えば、1塩基対³⁾の違い）や、特定の配列の有無などを手がかりにして望ましい遺伝子型の個体を選抜する技術や、遺伝子組換えなどバイオテクノロジー手法の開発が急速に進んでいる。一方で、在来品種や野生近縁種、さらに育種の結果作り出された品種や系統には、長い年月の間に生じた自然突然変異の集積による幅広

い遺伝的多様性が含まれており、将来の育種に用いられる可能性がある。このような品種・系統を遺伝資源と呼ぶ。すなわち、遺伝資源とは、ヒトによる潜在的な利用可能性をもつ遺伝的多様性である。

作物遺伝資源には、伝統的な在来品種、育成された近代品種、育成を途中でやめた系統や実験系統、近縁野生種等さまざまなものが含まれる。これら遺伝資源は私たちの知的財産として保存し、持続的に利用されることが重要である。遺伝資源の保存は、それを長年栽培しているそれぞれの地域の農家が維持保存してきたのであるが、農業の近代化によって少数の近代品種だけが栽培されるようになると遺伝的多様性が急速に失われる傾向にある。また、都市化によって近縁野生種の自生地が失われることもある。1970年代以降、遺伝資源の保存が重視され、保存のための施設、いわゆる「ジーンバンク」が、わが国を始め各国や国際機関に設置されている。ジーンバンクのような、元の場所以外での保存を *ex situ* 保存、それに対して、元の場所での保存を *in situ* 保存、その中でも農家での保存を *on-farm* 保存と呼ぶ。わが国では、農業食糧植物の場合、農業生物資源研究所と他の独法研究機関とがジーンバンク事業という遺伝資源を組織的に管理するネットワークを組んで総計約24万点の植物遺伝資源を保存している。国際的には、生物多様性条約が発効（1993年）し、国際社会が協力して多様性を保存し持続的に利用するという合意が形成され、同時に遺伝資源に対する原産地の主権の権利が認められ、国際的なルール作りが行われている。さらに、農業上重要な特定の作物については、FAOの農業食糧植物遺伝資源条約⁴⁾（2004年発効、日本は未加盟）し、国際的な枠組み作りへの努力が続いている。

このような、遺伝資源研究は産業利用を前提としたプラグマティックな研究分野ではあるが、その研究はヒトと植物の相互関係の過去・現在・未来を対象としており、ある作物において、どのような多様性すなわち遺伝的変異が、どのように分布するかといった研究は、まさに、ヒトとその作物の歴史と裏表である。

遺伝資源という概念は、生物の多様性を育種などに利用するという観点からうまれてきたが、遺伝資源（多様性）には利用価値ばかりでなく非利用価値がある（西川 2005）。利用価値には直接的利用価値、間接利用価値、オプション価値などが想定できる。非利用価値には存在および将来世代への遺産価値が考えられている。文化的価値ということもできる。常日頃、遺伝資源を扱う研究者は農業生産という産業に直結して思考しているために、直接的利用価値を強く意識している。しかし、遺伝資源を扱う場合には、利用価値の中のオプション価値や非利用価値も意識する必要がある。さらに、利用から生み出される価値を考える場合にも、市場での評価、すなわち経済的な価値以外に社会的な価値を認識しなければいけない。

最近では、国際生物多様性センター（Biodiversity International, 国際植物遺伝資源理事会 IBPGR）として活動を開始し、その後国際遺伝資源研究所 IPGRI と改称、国際

バナナ・プランテーション改良ネットワークと統合し、現在の名称になった)も民族植物学的研究の重要性を打ち出しているが、それは、単に学問的な関心というよりは、特に多様性が存在している発展途上国側の伝統的知識に関する知的財産が、発達した利用技術を有する先進国だけを利することのないようにどう守るか、あるいは、逆に遺伝資源を利用して行われた作物改良の結果である新しい品種を地域に根付かせるためには、伝統的な社会や文化の理解が不可欠であるという認識に根ざしたものである。

2 ドメスティケーション・シンドローム

野草を庭で栽培しただけでは、ドメスティケーションとはいわないように、何らかの遺伝的な変化がドメスティケーションを論ずる上で重要である。多くの栽培植物は祖先野生型と生物学的には同一種と考えられる場合が多い。すなわち、祖先野生種と栽培植物の間には大きな遺伝的変異が生じているが、種(species)の枠を超えていない場合が多い(普通系コムギのように交雑と染色体数の倍加によって、新しい種として成立したような例外はある)。つまり、同一種の野生型と栽培型として扱うことができる。

穀類の栽培型の進化の過程で生じた遺伝的変異について考えてみよう。イネ、コムギ、トウモロコシなどの穀類(イネ科穀類、禾穀類ともいう)は、胚乳にデンプンを含み、私たちの日常の食糧の中で重要なカロリー源である。

多くの穀類の場合、収穫と播種の繰り返しによって、自然な種子散布ではなく非脱粒性の突然変異が選抜される。また、種子の休眠性が弱くなり発芽が斉一になる。収穫の対象である穎果(子実)が大きくなる。マメ類では、莢が熟しても裂開しにくくなり、種子が大きくなる。すなわち、植物は栽培化によって、元の野生状態には簡単には戻れないような遺伝的変化を生じる。草型(草姿)、たとえば枝分かれ(分げつ性)も、野生型と栽培型を比べると大きく異なっている場合が少なくない。このような形質をドメスティケーション・シンドロームと呼ぶ。

イネの場合、脱粒性に関与する遺伝子座は複数知られており、それぞれの遺伝子座の持つ効果には強弱があるが、栽培稲であれば、インド型と呼ばれる品種群(cultivar group Indica)も日本型と呼ばれる品種群(cultivar group Japonica)も、いずれも染色体4上の脱粒性に関する作用力の大きい遺伝子座(QTL 遺伝子座 $qSH-4-2(t)$ ($qSHT1-4$)で従来遺伝学的に同定されている $sha-3$ に対応すると考えられる)に共通の突然変異を持っている。このことは、品種群は多様に変化しているが、その栽培化が単一起源(monophyletic)であったことを示唆している。一方、日本型品種群、例えば日本の近代的品種とインド型の品種の間を比較すると、別の脱粒性関連遺伝子座(QTL 遺伝子座 $qSH1$ で従来遺伝学的に同定されている $sh1$ に対応すると考えられる)に違いがあることが分かってきている。これは、現在の日本の稲品種が、圃場では脱粒

しにくく、おそらくは収穫・乾燥後に千歯扱き（17世紀後半に用いられ始めたといわれる）や機械による脱穀に適した形質を持つイネが選抜されてきたのに対し、多くのインド型品種を栽培する地域では、現在は機械による脱穀が無いわけではないが、多くの地方の農家では、伝統的に盛り上げた圃場や石に収穫した植物体を人力で叩き付けて脱穀しており、ある程度弱い力で脱粒する稲が選抜されてきたからである。このように、ドメスティケーション・シンドロームに関わる形質、例えば脱粒性ひとつをとってみても、それを支配する遺伝子は栽培化の過程の早い時期に生じた脱粒型から非脱粒型への大きな変化だけではなく、農耕におけるヒトの活動に応じて、脱粒性の程度を微調整するような様々な突然変異と人為選択による遺伝子の集積の結果が現在の品種に反映しているのである。

また、作物種子の斉一な発芽に関与する遺伝子も単純ではない。野生型では強い休眠性があるが、栽培型は休眠性が弱くなっている。しかし、収穫時期に降雨がある地域ではある程度の休眠性がないと穂発芽などを起こし不都合である。逆に、乾燥地で穂発芽の心配がなく、しかもその穀類のモヤシがビール醸造などに用いられる場合には、収穫時に休眠性があるのは不都合である。在来品種であっても、気候など自然条件や、耕種慣行、利用方法などに応じて、独特の性質をもつようにしている。これは自然突然変異と自然選択、そして意識的あるいは無意識的な人為選択の結果と考えられる。

その意味で、しばしば言及されることではあるが、ドメスティケーションは一回のイベントではなく現在に至る長いプロセスであるという事を実感することができよう。

3 アワの遺伝的多様性

3.1 アワについて

日本におけるアワ栽培の歴史は古く、おそらくは縄文時代にまで遡る。奈良時代や平安時代にはすでに重要な作物のひとつだった。古事記や日本書紀には穀物神の死がアワ等の作物をもたらしたという起源神話が記述されている。『延喜式』神祇、供新嘗料に記述された特別な穀物はアワとイネだし、アワは義倉に納入する重要な穀類として富国贍民備荒のために栽培が奨励されていた（鑄方 1977）。

江戸時代には、粟餅の曲搗きといって音楽にのせて餅をついたり、投げたりして、今で言えば派手なパフォーマンス付実演販売等もあった（福永 2006）。江戸時代の作物品種名を記録した文献資料「諸国産物帳」では多い順に、陸奥・盛岡領でウルチ267品種、モチ111品種、肥後・熊本領ではウルチ150品種、モチ55品種、ついで尾張の161品種（ウルチ・モチの内訳不明）等で、イネに次いで多数の品種名が記載されており、ヒエ、オオムギ、コムギよりも少なくとも数で勝っていた（盛永・安田 1986）。単に品種名だけでなく、地域によっては穂の長さ、穂の色、成熟期等で分類されていたことが記され

ている。昭和50年代以降、著者が農家を訪ねたときにはアワの栽培はすでに非常に少なくなっており、多くの場合ウルチアワとモチアワ程度の区別しかされていない場合が大半だったが、場所によっては複数種類の品種を聞き取ることができた。品種名にはシロアワ、クロアワ、アカアワ、ネコアシ（猫足）、サルデ（猿手）等があるが、面白いのはムコダマシである。お婿さんに白米と見間違えさせられるほど白いアワという意味だそう。ただし、経験では同じムコダマシという名前でもウルチアワだったりモチアワだったり、さほど白くなかったり、多様である。四国山地にほぼ特異的にみられるのが、シモカツギあるいはシモカブリという名前で、霜担ぎ・霜被りという意味である。その名前のおとおり、寒くなってから収穫されるような極晩生で、しかも半矮性の多分蘖（げつ）型のアワである（阪本 1979）。

3.2 作物としてのアワとその起源

アワ (*Setaria italica*) は典型的な夏作型一年生穀類で、ユーラシアの各地で長い栽培の歴史をもつ。体細胞染色体数 $2n = 2x = 18$ の 2 倍体で、基本的に自殖性の植物である。世界的にみるとマイナーな作物だが、地方的には重要な穀類となっている（写真1）。経済的価値が下がっても、伝統文化の中で重要な地位を占めていることがある。形態的に幅広い変異と広い地理的分布を有しているが、主要穀類と比べると近代育種があまり行われていないため各地に地方品種が残っており、その点では作物進化の研究に適した材料といえる。アワの祖先野生種は、交雑実験の結果からエノコログサ *S. viridis* (L.) P. Beauv. と考えられている（Kihara und Kishimoto 1942）が、エノコログサは世界



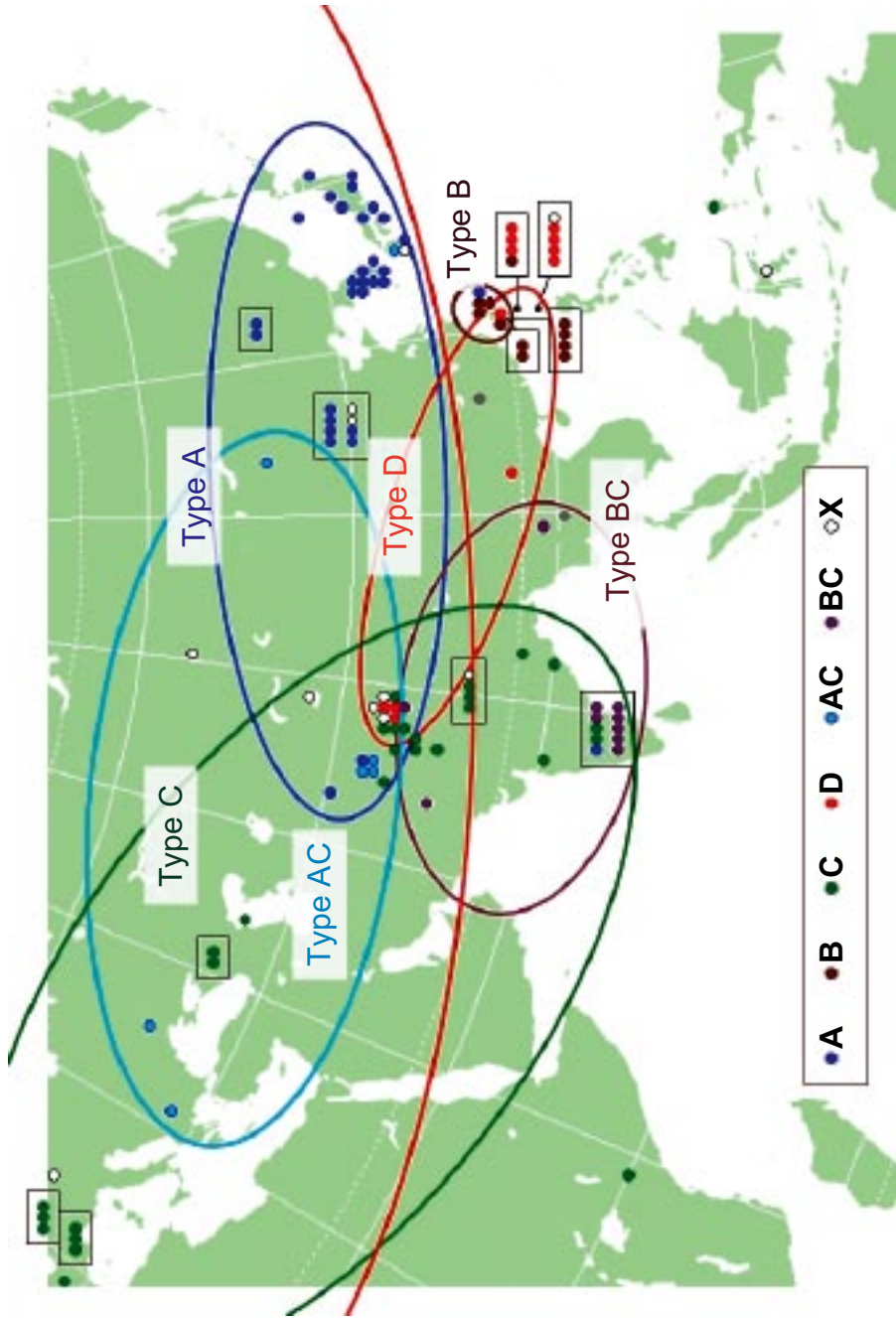
写真1 現在、日本ではアワの栽培はなかなか見ることができないが、各地を調査していると、まれにごく小面積の栽培を見ることができる



写真2 アワの野生祖先種と考えられているエノコログサは、ネコジャラシとも呼ばれ、日本各地で路傍の雑草としてごく普通に見ることができる

中に広く分布する雑草性の高い種であり、野生祖先種の地理的分布からアワの起源を論ずることは難しい(写真2)。アワとエノコログサは容易に交雑可能で、プライマリー・ジーンプール⁵⁾(第一次遺伝子プール、交雑を通じて著しい不稔性を生じることなく遺伝子を交換できる)を共有する(カラー写真1)。アワ畑では、アワとエノコログサの雑種や雑種に由来すると思われる個体をしばしば見ることが出来る。すなわち、同一の生物学的種に属する栽培型と野生型と考えることができるため、De Wet *et al.* (1979) はそれぞれを亜種とし、アワを *S. italica* ssp. *italica*、エノコログサを *S. italica* ssp. *viridis* としている。

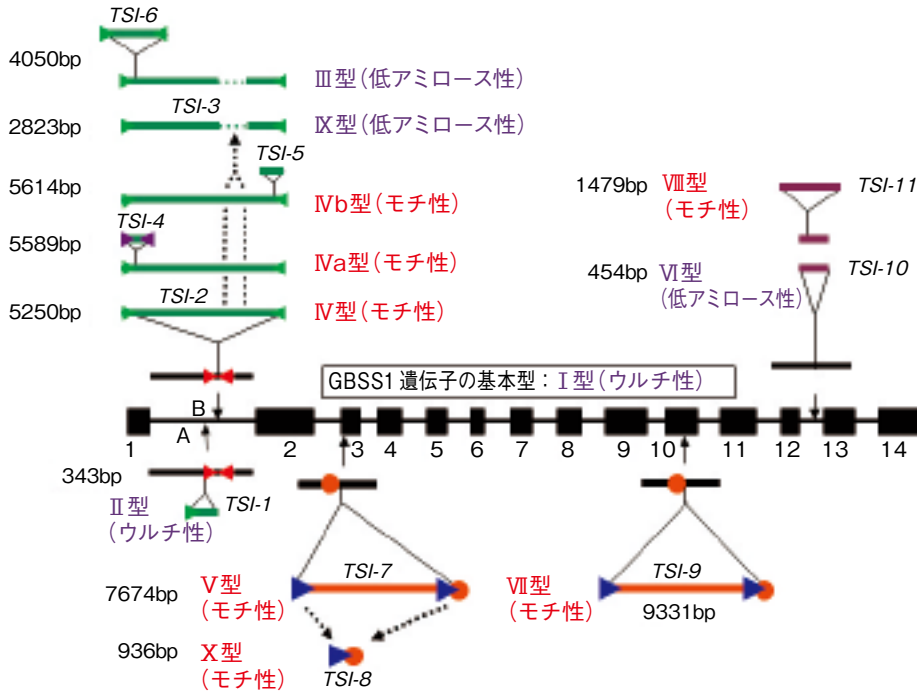
アワの地理的起源については不明な点が多く、いくつかの説が提出されている。例えば、東アジア(Vavilov 1926)、インド(Körnicker und Werner 1885; 中尾 1966)、中央アジアからインドにかけて(Kawase and Sakamoto 1987)、東アジアとヨーロッパでの独立起源(Harlan 1975)などが起源地として仮定されている。品種間の一代雑種を調べると、交雑の組み合わせによって、正常な稔性からほとんど不稔にいたる、様々



カラー図版1 アワの地方品種群の分布の模式図。A, B, C, D, AC, BC, Xは交雑不稔性に基づいて分類した品種群。品種群の分布はお互いに重なっているが、地域によって特色があり。赤線より北には、I型rDNAが多く、フェノール着色反応に関しては無着色性がきわめて多いのに対し、赤線より南には、II型rDNA（III型を含む）が多く、フェノール着色反応に関しては着色性の頻度が比較的高い（河瀬・福永 1999を改変）



カラー写真1 パキスタンで観察したアワ畑の作物-雑草複合。このアワ畑には、アワ (A) と、雑草型のエノコログサ (B) と、それらの雑種もしくは雑種後代と思われる個体 (C) が見いだされた



カラー図版2 アワ GBSS1 遺伝子の基本的構造と可変性因子の挿入や部分的欠失によって生じた多様な対立遺伝子 (Kawase et al. 2005原図を改変)

な部分不稔性が生じる。花粉を染色液で染めてみると充実度に明瞭な差違があり、しかも、多数の花粉を観察できるため、種子の稔性に比べて不稔性の程度を定量的に調査できる。そこで、花粉不稔性を遺伝的分化の指標として、品種群が分類された（カラー図版1）（河瀬・福永 1999 原図）その品種群は、染色体DNAの多型に基づく品種の多様性解析とも概ね矛盾がない（Fukunaga *et al.* 2002b）。アワという作物のドメスティケーションの過程全体については、まだまだ研究を重ねる必要があるが、ここでは、アジアの東部に見られるモチ性に関して紹介したい。

3.3 禾穀類のウルチ・モチ性

禾穀類のウルチ性・モチ性というのは、穀実の食べる部分である胚乳の貯蔵デンプンの組成の違いである。大雑把に言うと、ウルチ性とは貯蔵澱粉のうちアミロペクチン含有率が約80%前後でアミロース含有率が約20%なのに対して、モチ性ではアミロース含有率がほぼゼロになったものであり、水とともに加熱するとねばねばとした食感を示す。イネのウルチ性とモチ性を思い浮かべると理解しやすいと思うが、同じ植物種でありながら、日常の食生活において、ウルチ性とモチ性では全く異なる食材として扱われている。

栽培禾穀類の野生型は総じてウルチ性である。アワの場合にも、エノコログサはウルチ性である。したがって、ウルチ性のアワが最初にありその中から新たにモチ性のアワが生じたと考えられている。禾穀類の伝統的ないわゆる在来品種において、例えば、コムギ、ライムギ、エンバク、ニホンビエ、インドビエ、シコクビエ、トウジンビエなどにはウルチ性のみが認められる。それに対して、ウルチ性、モチ性の両方認められるものは、イネ、オオムギ、アワ、キビ、モロコシ、トウモロコシ、ハトムギの在来品種である（阪本 1989）。コムギにおいてはもともとモチとされるものは在来品種の中にはなかったが、最近、農林水産省の試験研究機関によってモチコムギが開発された（山守・中村 1995）、ヒエについては2007年に岩手大学が長十郎もちというモチ品種（星野 2007）を開発している。

上記の穀類のうち、コムギ、ヒエは除くとして伝統的にモチが見られるものは上にあげた7種の穀物である。もっとも、この中でオオムギの伝統的品種はアミロース含有量がゼロではなく数%である（人為的突然変異を利用してアミロースフリーすなわちアミロース0%の系統も作出されている）。また、ハトムギは、ほとんどの品種・系統がモチ性で、ウルチ性は少ない。伝統的なモチ性穀類は独特の地理的分布をもち、アッサム・アラカン（ラカイン）山脈以東の東南アジア・東アジアにはほぼ限られている（阪本 1989）。イネのうち、ジャポニカ（日本型）と呼ばれるものは長江流域起源とされ、ハトムギは東南アジア起源とされるが、アワ・キビはユーラシアのどこかで起源したものであり、モロコシはアフリカ起源である。また、トウモロコシに至っては新大陸起源（中

米)であり、アジアでの栽培はコロンブス以降とされる。これらの作物の在来品種でも、この地域の外ではウルチ性が優占的である。

東南アジア・東アジアでは程度の差はあるものの、モチ性穀類に対する嗜好性がある。モチ性穀類と伝統文化との関わりは専門書にゆだねたいが、長い歴史の中で、モチ性穀類への嗜好と依存が多様なモチ性作物を成立させたと考えられる。

3.4 アワのウルチ・モチ性の多様性

30数年前に著者が学生だった頃は、「モチ性はウルチ性から、単一の遺伝子の突然変異によって生じた」とされており、アワには胚乳澱粉に大きく分けて、ウルチアワとモチアワの2種類があることということになっていた。しかし、アジアの南東部にはウルチ性とモチ性の中間的な低アミロース性のアワが存在することが明らかとなった(阪本1986; 井ノ内ら1993)。その後、アミロース含有率の大小がWaxyタンパク質と呼ばれるタンパク成分の多少と相関があることが確かめられた(Afzal *et al.* 1996)。Waxyタンパク質の実体は*GBSS 1*(顆粒結合性デンプン合成酵素1)という酵素であり、*GBSS 1*遺伝子座がそれを支配する構造遺伝子である。イネでも複数の低アミロース性系統が報告されているが、*GBSS 1*遺伝子座以外に複数の遺伝子座の関与が報告されている。アワの低アミロース性は*GBSS 1*遺伝子の変異であることが明らかとなり(Nakayama *et al.* 1998)、その後、*GBSS 1*遺伝子の基本的構造が決定され(Fukunaga *et al.* 2002a)、モチ性の系統では、この遺伝子に複数の挿入配列が入っていることが明らかとなった。

禾穀類の*GBSS 1*遺伝子の基本的構造は、似通っているが、モチ性の変異の原因はそれぞれ異なっている。イネのモチ性*GBSS 1*対立遺伝子では第2エクソン⁶⁾に23bpの重複が生じており、正常な*GBSS 1*が生合成されない。ジャポニカ(日本型)⁷⁾のウルチ性イネの多くはインディカ(インド型)⁸⁾に比べやや低いアミロース含有率を示すが、これは第1イントロン⁹⁾のスプライシング¹⁰⁾サイト¹¹⁾の1塩基の置換のため、遺伝子発現¹²⁾において転写によって生じたRNAがスプライシングによってmRNAに変わる際の効率下がったためと考えられている。在来のモチ性オオムギでは5'側非翻訳領域に418塩基対の比較的長い欠失変異が存在し、その結果、低アミロース性(2-10%)となっている。トウモロコシでは、トランスポゾン¹³⁾(動く遺伝子)の挿入により、伝統的モチ性品種が成立している。同じ*GBSS 1*遺伝子に生じた変異ではあるが、作物によってその進化過程は異なる。

モチ性穀類の食文化の中心である東南アジアにおいて、アワの調査はあまり組織的にはなされていないのだが、著者がミャンマーで収集した品種を地図上に並べてみると、面白い傾向が見いだされた(図1)。ミャンマーでは、各地方の気候条件も差異があり、民族的にも多様なためかも知れないが、地方毎にアワの特徴も異なっている。

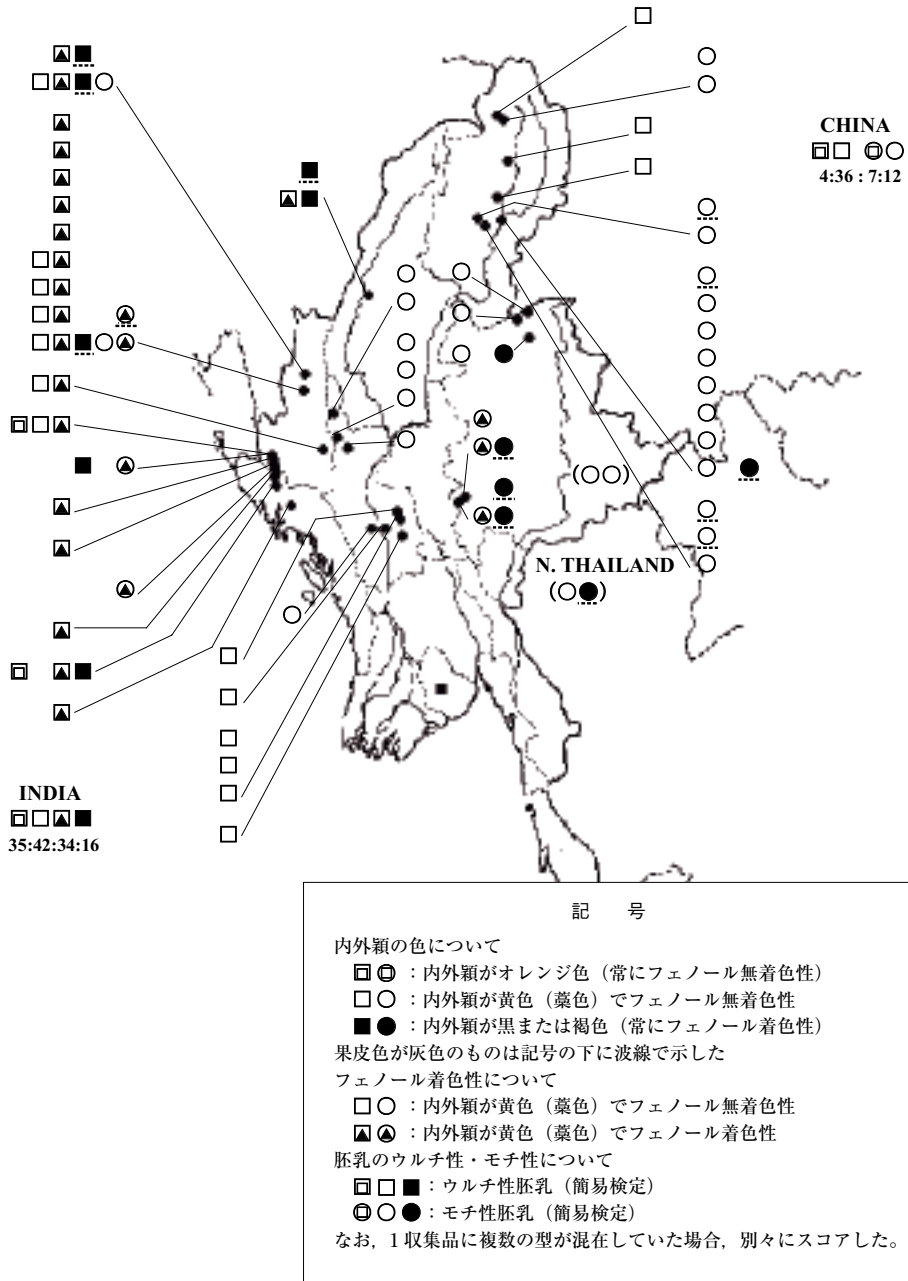


図1 ミャンマーで収集したアワ品種の特徴の予備調査結果 (河瀬 未発表)



| 地域 | 供試系統数 | ウルチ性 | 中間型 | モチ性 | |
|-------------|-------|-----------|-----------|---------|---------|
| | | I型 | II型 | IV型 | VII型 |
| A | 14 | 1 | 2 | 0 | 11 |
| B | 29 | 14 | 3 | 12 | 0 |
| C | 10 | 0 | 0 | 1 | 9 |
| D | 11 | 0 | 9 | 0 | 2 |
| E | 6 | 0 | 6 | 0 | 0 |
| 計 | 70 | 15 | 20 | 13 | 22 |
| アミロース含有率(%) | | 22.5-26.7 | 16.6-22.2 | 1.7-2.9 | 1.3-2.8 |

図2 ミャンマーで収集したアワ品種を大まかに5地域に分けて比較したウルチ・モチ性の変異(河瀬ら2003)。I型, II型, IV型, VII型については本文を参照のこと

特に隣接するインドや中国、そしてタイなどの在来品種との詳細な比較が必要ではあるが、大雑把に見るとミャンマーの西側にはウルチ性のアワが、東側にはモチ性のアワが分布する傾向がある。これは、前述したように、複数の穀類のモチ性の分布がアッサム・アラカン山脈より東側に多いことと良く符合している。しかし、アラカン山脈の中に位置するチン州である農家を訪ねたときに、「アワには二種類あり、粘るのと粘らないのがある」と聞いて、モチ性とウルチ性だと一人合点したのだが、彼は、「ウルチ性アワ」でチマキを作ると粒が粘って互にくっついて美味しい」と続けた。著者は、ウルチ性ならそんなに粘ってくっつかないはずだがとは思いつつも、そのままフィールドノートに記していた。現地ですぐにヨード反応を調べた時には、ウルチ性と判定し、図1にもそのまま記入している。

帰国後、収集品を改めて調査した結果、彼が「粘らない」と表現し、著者がウルチ性と判断したアワが実はウルチ性とモチ性の中間に位置する低アミロース性であったことが後に判った。また、後述するように、モチ性に関しても2種類の遺伝子型が見いだされた(図2)。

3.5 アワのモチ遺伝子の進化と可変性因子

ウルチ・モチ性のような形質は、遺伝的に支配されているのであるが、実際には、栽培条件、特に開花・登熟時の温度などの環境に左右される。東南アジアのような、低緯度の亜熱帯地方から日本にアワを導入して栽培すると、極端に生育期間が長くなって、寒くなってから登熟するなど、環境の影響を受けやすく、胚乳デンプンのアミロース含有率をいくら精密にもとめても、遺伝子型を評価することが難しくなる場合がある。そこで、アワのウルチ性、モチ性、低アミロース性を支配している *GBSS 1* 遺伝子の多型をDNAの分子レベル(塩基配列¹⁴⁾情報)で調べてみた。つまり、アミロース含有率を計測することなく、*GBSS 1*の遺伝子型を決定できれば便利だと考えたのである。その結果、面白いことが判明した。*GBSS 1* 遺伝子座で12種類の対立遺伝子(I型~IV型, IVa型, IVb型, V型~X型)が見出された(カラー図版2)(Kawase *et al.* 2005)。このうち、I型, II型がウルチ性, III型, VI型, IX型が低アミロース性, IV型, IVa型, IVb型, V型, VII型, VIII型, X型がモチ性で、それぞれの遺伝子型が表現型とよく対応しており、低アミロース性やモチ性が多源的に起源したことが明らかとなった(カラー図版1, 図3)。

その変異の主要因は可変性因子(トランスポーザブル・エレメント¹⁵⁾、いわゆる動く遺伝子。トランスポゾン、レトロトランスポゾン¹⁶⁾など構造やメカニズムの異なるものが見いだされている)である。この研究から *GBSS 1* 遺伝子座の対立遺伝子の進化の道筋も少しずつ分かってきた。そして、日本のモチ性には少なくともIV型とV型というふたつの異なる道筋があることが明らかとなった。IV型は第1イントロンに

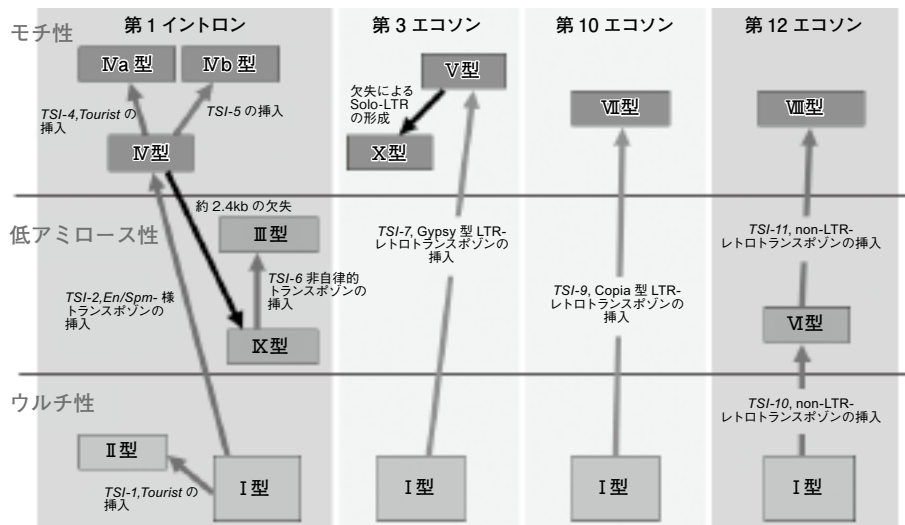


図3 アワのGBSS 1遺伝子の分子進化の道筋 (Kawase et al. 2005原図を改変)

DNA型のトランスポゾン *TSI-2*の挿入配列をもち東アジア全体に分布している。イントロン領域なので短い配列の挿入では遺伝子発現に大きな差異がでないのであろうが、5 kbpを超える断片が入るとスプライシングがなされず遺伝子発現が妨げられるらしい。IV型には *TSI-2*の配列の異なる部位に、さらに *TSI-4*と *TSI-5*とがそれぞれ挿入されたIVa型とIVb型が本州に分布する。IV型は日本、朝鮮半島、中国大陸部、東南アジアと広く分布している(図4)。

V型は第3エクソンにLTR-レトロトランスポゾン *TSI-7*の挿入配列を持ち、朝鮮半島から日本に分布している。IV型から派生したと考えられるIII型(*TSI-1*の一部が欠失してできた*TSI-3*の上にさらに*TSI-6*が挿入されている)は南西諸島に分布する。V型の派生型であるX型は*TSI-7*のLTR(端部の反復配列)片方だけ配列(Solo-LTR型)である*TSI-8*をもち、四国地方に特異的に見出されている。

アジア全体でみると、VII型は第10エクソンにLTR-レトロトランスポゾン *TSI-9*の挿入配列を持ち、中国南部、ミャンマーからスマトラまで見いだされている。IV型のモチ性遺伝子の*TSI-2*が部分的に欠失すると、*TSI-3*という挿入断片になり、遺伝子活性が幾分回復した低アミロース性遺伝子IX型の対立遺伝子となる。IX型はインドのマハラシュトラ州、台湾南部の蘭嶼、インドネシアのスマトラ島に隔離分布しているが、IX型の*TSI-3*に短い*TSI-6*が挿入されると、同じ低アミロース性の表現型ではあるが、III型という別の対立遺伝子となる。III型はフィリピンのバタン諸島や蘭嶼、南西諸島の南部に分布し、蘭嶼においてIX型とIII型は分布が重複している。第12イントロンに短い*TSI-10*が挿入された対立遺伝子はVI型という低アミロース性になり、さらに*TSI-10*の中に*TSI-10*が挿入された対立遺伝子はVIII型というモチ性である。



図4 アワGBSS 1遺伝子の多様な対立遺伝子の地理的分布 (Kawase et al. 2005原図を改変)

VI型はインド東部、ネパール、東南アジアの半島部から島嶼部にかけて広く分布し、VIII型は隣接するインドネシアのスラウェシで見いだされ、VI型からVIII型が生じたと考えて無理がない。

一方、ウルチ性は、野生型がユーラシア全体に分布しているが、表現型は同じウルチながら、第1イントロンにTSI-1という挿入配列が入った対立遺伝子II型がネパールとケニアの系統に見いだされた。インド東部のオリッサ州には、II型でかつVI型、すなわち、TSI-1とTSI-10のふたつの挿入配列をもつものが見いだされた。これは、II型とVI型が交雑し、遺伝子座内組換えを生じたものと推測される。

このようなGBSS 1遺伝子の多型がなぜ生じたのかは明らかではない。他の作物の場合、可変性因子が原因となってひとつの遺伝子座にここまで複雑な対立が生じているという例はない。アワの場合、まず、重要なことは、ひとつの遺伝子座に多数の変異を生じた可変性因子の役割である。つぎに、モチ性という、調理法や食における嗜好に結びついた遺伝形質が複数の起源を持っていることは、それだけ強い人為選択が掛かっていたことを示している。この点は、他の禾穀類でも詳細な検討が必要である。

4 おわりに

栽培植物の起源や伝播の研究は、民族学、考古学、植物学などの分野間の相互作用の中で新しい視野が開けてくる。なかでも、雑穀類については遺伝学知見の蓄積がまだまだ不十分であり、なかなか仮説らしいモノを提出できないのだが、例えば今回紹介したアワのモチ性の分子進化や系譜について、民族植物学的な研究成果とどこまで符合するのか、しないのか？あるいはわかっていないのか？について民族学など他分野の方々との相互の情報交換や議論の場を持つことができると有難い。その点、今回、ドメスティケーションを主題に多分野の研究者が集った山本紀夫氏主宰の国立民族学博物館の研究会に参加して非常に多くの刺激を受けることができたし、今後もこのような場を共有する機会があることを望む。

注

- 1) 種の中で、他の個体と区別できる、人為的に選抜された形質などの特徴が安定しており、それにより他と区別できる、もしくは産業上区別する意味の認められる個体群を品種と呼ぶ。農作物や家畜に対して用いる用語である。
- 2) 生物の遺伝的な形質を規定する遺伝情報の単位。高等生物において遺伝情報はゲノム DNA の塩基配列として保持されており、遺伝子の本体はしばしば DNA といわれる。
- 3) 塩基対とは、デオキシリボ核酸の 2 本のポリヌクレオチド分子が、アデニン (A) とチミン (T) (リボ核酸の場合にはウラシル (U)), グアニン (G) とシトシン (C) という決まった対を作り、水素結合で繋がったもの。
- 4) ITPGR: International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture
- 5) 作物、およびそれと生物学的に同一種と考えられる野生祖先種は一般に交雑が容易で、遺伝子をやりとりできるため、プライマリー・ジーンプール (遺伝子給源) を共有していると理解できる。
- 6) エクソン (エキソン) とはゲノム DNA の塩基配列の中で、最終的に機能する転写産物に残る配列部分を指す。
- 7) イネの品種群 (cultivar group Japonica)。アジア栽培稲は、ジャポニカとインディカに大別できる。ジャポニカはさらに温帯ジャポニカと熱帯ジャポニカ (ジャバニカとも記される) に細分される。日本の品種の多くは基本的にジャポニカであるが、品種改良の過程でインディカの形質を取り入れたものも多い。
- 8) イネの品種群 (cultivar group Indica)。食感がパサパサしている、長粒品種が多いなどと巷間いわれるが、必ずしも長粒のものばかりではない。インディカもジャポニカもどちらも多様性を有している。
- 9) ゲノム DNA の塩基配列の中で、転写はされるが最終的に機能する転写産物からスプライシング反応によって除去される配列部分をイントロンという。
- 10) 典型的な真核生物において、DNA から転写された mRNA 前駆体には、イントロンと呼ばれる直接蛋白質のアミノ酸配列を決定していない部分が存在する。スプライシングとは、このイントロン部分を除き、残りの部分を結合して完全な蛋白質配列に対応する mRNA を作ることをいう。

- 11) イントロン部分の切り出しが行われる部分を指す。
- 12) 遺伝子の情報が細胞において構造や機能に変換されることを遺伝子発現という。
- 13) 正確には、トランスポーザブル・エレメント（後述）の中でDNA型といわれ、DNA断片が直接転移するタイプを指す。トランスポーザブル・エレメントを広くトランスポゾンということもある。
- 14) DNA, RNAなどの核酸において、それを構成しているヌクレオチドの結合順をが遺伝情報となっておりヌクレオチドの一部をなす有機塩基類の種類に注目してその並び方を塩基配列と呼ぶ。
- 15) 細胞内においてゲノム上の位置を転移（transposition）することのできる塩基配列という意味でこう呼ぶ。
- 16) トランスポーザブル・エレメントの中で、RNA型といわれ、転写と逆転写の過程を経るタイプである。

文 献

- Afzal M., M. Kawase, H. Nakayama and K. Okuno
1996 Variation in electrophoregrams of total seed protein and Wx protein in foxtail millet. In Janick J. (ed.) *Progress in New Crops*, pp. 191-195. Alexandria: ASHS Press.
- De Wet J. M. J., Oestry-Stidd L. L. and Cubero J. I.
1979 Origins and evolution of foxtail millet (*Setaria italica*). *Journ d'Agric et de Bot* 26: 53-64.
- 福永健二
2006 「アワの系譜から見たいくつもの日本一遺伝学的解析の現状」『季刊東北学』7: 162-180.
- Fukunaga, K., M. Kawase and K. Kato
2002a 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: 214-222 Kawase et al. 2005.
- Fukunaga K., Wang Z. M., Kato K., and Kawase M.
2002b Geographical variation of nuclear genome RFLPs and genetic differentiation in foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. *Genetic Resources and Crop Evolution* 49: 95-101.
- 星野次汪（監）
2007 「モチ性ヒエ「長十郎もち」をめぐるやりとり～在来種か改良品種か～」岩手大学付属寒冷フィールドサイエンス教育センター（滝沢農場）。
- 鑄方貞亮
1977 『日本古代穀物史の研究』東京：吉川弘文館。
- 井ノ内直良・竹井恵美子・朝岡正子・河村吉則・阪本寧男・不破英次
1993 「アワ（*Setaria italica* Beauv.）胚乳澱粉の二、三の性質」『澱粉科学』40: 397-401。
- 河瀬眞琴・福永健二
1999 「アワの遺伝的多様性とエノコログサ」山口裕文・河瀬眞琴 編著『雑穀の自然史【その起源と文化を求めて】』札幌：北海道大学出版会。

河瀬眞琴・John Ba Maw・福永健二・加藤鎌二

2004 「ミャンマーおよび周辺地域におけるアワの遺伝的変異」『育種学研究』5 (別冊1)。

Kawase M. and S. Sakamoto

1987 Geographical distribution of landrace groups classified by hybrid pollen sterility in foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. *Japan J. Breed.* 37: 1-9.

Kihara H. und Kishimoto E.

1942 Bastarde zwischen *Setaria italica* und *S. viridis*. *Bot Mag* 20: 63-67.

Körnicke und Werner

1885 Handbuch des Getreidebaus. Verlag von Emil Strauss (Bonn).

盛永俊太郎・安田 健 (編著)

1986 『江戸時代中期における諸藩の農作物—享保・元文 諸国産物帳から』東京：日本農業研究所。

中尾佐助

1966 『栽培植物と農耕の起源』東京：岩波書店。

Nakayama, H., M. Afzal and K. Okuno

1998 Intraspecific differentiation and geographical distribution of Wx alleles for low amylose content in endosperm of foxtail millet, *Setaria italica* (L.) Beauv. *Euphytica* 102, 289-293.

西川芳昭

2005 『作物遺伝資源の農民参加型管理—経済開発から人間開発へ』 p. 209。東京：農山漁村文化協会。

阪本寧男

1979 「アワの変異と分布 1. 四国のシモカツギ群について」『育種学雑誌』29 (別冊1): 224-225。

1986 「雑穀におけるウルチ—モチ性とそのアミロース含量の変異の研究」三島海運記念財団事業報告書：62-69。

1989 『モチの文化誌—日本人のハレの食生活』東京：中央公論社。

山守 誠・中村俊樹

1995 「糯小麦の創出」『農業技術』50(6): 241-245。

Vavilov N. I.

1926 Studies on the origin of cultivated plants. *Inst. Bulletin of Applied Botany and Plant Breeding* 16(2).