特集記事

イネの進化研究を考える

森島啓子

(平塚市幸町 15-2, 〒254-0804)

Evolutionary Studies in Rice Species : A review

Hiroko Morishima

(15-2 Saiwai-cho, Hiratsuka, 254-0804 Japan)

キーワード：イネ属，系統分化，進化機構，生殖隔離，分子系統樹，生物考古学

イネの起源や進化に関する研究は，今世紀前半から始まる長い歴史を持つ．現在は5年に1回開催されているイネ遺伝学国際シンポジウムの第1回とでも言うべき会議が，創立後まだ日の浅い国際稲研究所で1963年に開かれた．その時のプロシーディングとして刊行された *Rice Genetics and Cytogenetics* (IRRI 1964)を見ると，核型や雑種の染色体対合を中心に論じられた分類や種間関係に関する研究が多く，今昔の感を抱く．はっきりした分類単位の間の関係を主な対象とし染色体進化の概念を基礎にしたイネの進化研究は，その後，種内変異や生殖的隔離の観点に立つ小進化の機構解明への展開をとげた．一方，この20年ほどの間の分子遺伝学のめざましい発展は，生物学の他の分野同様にイネの進化研究にも大きな変貌をもたらした．1980年代前半までの研究に関しては Oka (1988)によってまとめられているので，ここではそれ以前については簡単にふれるだけとし，主としてその後の研究の流れを，筆者のできる範囲で概説する．

1. イネ属の分類

イネ属 (*Oryza*) の種の分類は，1930-40年代に盛んに研究されて形態や地理的分布に基づくその基本的な形が提案され (Roschevicz 1931)，その後 Tateoka (1963 そのほか) の詳細な研究によって分類の基準になる形質が定められた．しかし，一部の種の分類については研究者の間で混乱があり，1963年の国際シンポジウムでは標準的な種名とゲノム記号を決めることが大きな課題であった．専門委員会が長時間の議論を重ねたが，栽培イネの近縁野生種の命名法については合意が得られず，異なる三つの意見を併記するという事態になってその後も混乱が続いた．紆余曲折はあったが，最近 Vaughan (1989, 1994) は分類学的に整理した見解をまとめた (表1)．

イネ属は4つの種群，すなわち，1) 2種の栽培イネ *O. sativa* および *O. glaberrima* と AA ゲノムを共有する *O.*

sativa complex, 2) BB, CC, BBCC, CCDD ゲノムをもつ4倍体を含む *O. officinalis* complex, 3) *O. ridleyi* complex, 4) *O. granulata* complex の4つの species complex, それに遠縁の *O. brachyantha* および *O. schlechteri* とから成る．従来イネ属に含まれていた数種が他の属へ移され，新しく *O. rhyzomatis* が加えられた．混乱の多かった AA ゲノム野生種では，葉舌の短い *O. barthii* (以前は *O. breviligulata* と呼ばれた；アフリカ1年生) 以外の，葉舌の長い4種は，複合種 *O. perennis* と総称されたこともあったが，現在は *O. longistaminata* (アフリカ多年生)，*O. rufipogon* (アジア，オセアニア)，*O. meridionalis* (オーストラリア)，*O. glumaepatula* (アメリカ) と分布域ごとに別種として扱われるようになった．*O. rufipogon* は，種内で多年生型と1年生型に分化する傾向があり，両者の典型的なものは形態的に大きく異なるので，多年生型を *O. rufipogon* Griff., 1年生型を *O. nivara* Sharma et Shastri と別種に扱う立場もある (Sharma and Shastri 1965)．また *O. glumaepatula* は，*O. rufipogon* と形態的に区別できない場合があるとして，*O. rufipogon* に含める立場もある (Vaughan 1994)．この表には含めていない *O. malampghaensis* (インドの BBCC ゲノム種) と *O. indandamanica* (*O. granulata* complex) を，他種との遺伝距離の大きさから判断して種のランクに位置づける研究もある (Aggarwal ら 1999)．

遠縁交雑が積極的に行われ，幼胚の培養によって従来は不可能と思われていた多くの種間雑種やモノゾミック添加系統が作成された (Brar・Khush 1997)．A から F までのゲノム記号は種間雑種の細胞遺伝学的観察から決められたが，*O. ridleyi* complex と *O. granulata* complex は種間雑種が得られにくく，ゲノムが未定であった．Aggarwal ら (1997) は全 DNA ハイブリダイゼーションのパターンがゲノム特異的であること，この2つの species complex が他と明瞭に異なるパターンを持つことを示し，それぞれに GG と HHFF のゲノム記号を与えた．しかし，種あるいはゲノム特異的な反復配列の増幅と従来のゲノム分析の基礎であった雑種の染色体対合との関係は不明である．

表1. イネ属の種

Section Complex Species	染色体数 (2n)	寿命 ¹⁾	ゲノム	地理的分布
<i>Oryza</i>				
<i>Oryza sativa</i> complex				
<i>O. sativa</i> L.	24	A/P	AA	Worldwide
<i>O. rufipogon</i> (sensu lato) ²⁾	24	A-P	AA	Asia, Oceania
<i>O. glaberrima</i> Steud.	24	A	AA	West Africa
<i>O. barthii</i> A.Chev.	24	A	AA	Africa
<i>O. longistaminata</i> Chev. et Roehr.	24	P	AA	Africa
<i>O. meridionalis</i> Ng	24	A	AA	Australia
<i>O. glumaepatula</i> Steud.	24	A-P	AA	America
<i>O. officinalis</i> complex				
<i>O. officinalis</i> Wall ex Watt	24	P	CC	Asia
<i>O. minuta</i> J.S.Presl ex C.B.Presl.	48	P	BBCC	Philippines
<i>O. rhizomatis</i> Vaughan	24	P	CC	Sri Lanka
<i>O. eichingeri</i> Peter	24	P	CC	Africa, Sri Lanka
<i>O. punctata</i> Kotschy ex Steud.	24	P	BB	Africa
"	48	P	BBCC	Africa
<i>O. latifolia</i> Desv.	48	P	CCDD	America
<i>O. alta</i> Swallen	48	P	CCDD	America
<i>O. grandiglumis</i> (Doell) Prod.	48	P	CCDD	America
<i>O. australiensis</i> Domin	24	A/P	EE	Australia
Ridleyanae				
<i>O. brachyantha</i> Chev. et Roehr.	24	A/P	FF	Africa
<i>O. schlechteri</i> Pilger	48	P	—	New Guinea
<i>O. ridleyi</i> complex				
<i>O. ridleyi</i> Hook.	48	P	HHJJ	Asia
<i>O. longiglumis</i> Jansen	48	P	HHJJ	New Guinea
Granulata				
<i>O. granulata</i> complex				
<i>O. granulata</i> Nees et Arn. ex Watt	24	P	GG	Asia
<i>O. meyeriana</i> (Zoll. et Mor. ex Steud.) Baill.	24	P	GG	Asia

¹⁾ A: 1年生, P: 多年生, A/P: 弱多年生, A-P: 1年生と多年生に分化

²⁾ Vaughan (1989, 1994)は *O. nivara* (1年生)と *O. rufipogon* (多年生)にわけている

2. 系統分化: 種間・ゲノム間の関係

系統分岐の客観的な推定が不可能であることを前提に1960年代に台頭した数量分類学派と従来の分岐分類学派との間の分類原理に関する論争は、分子進化時計の概念が確立されてそれを適用できるデータが得られるようになった現在では、ほぼ終結したと言える。しかし推定された系統樹の結果をどのように分類に反映させるかは、まだ議論のあるところであろう。従来イネ属の種あるいはゲノム間の類縁関係は、形態的特徴、雑種での染色体の行動、生殖的隔離、地理的分布などから総合的に考察されてきた。生化学的・分子的マーカーや塩基配列の情報が容易に得られるようになってからは、それらのデータから分類単位間の遺伝的類似性を求めて系統関係の推定をめざす分子系統学的研究が多数行われた。

遠縁種を含むイネ属の多くの種を用いて行われた分子系統学的研究は、Second (1991, アイソザイム), Wang, Z. Y.ら (1992, 核RFLP)などによっておこなわ

れた。最近, Aggarwalら (1999)は23種77系統について1191個の多型的マーカー (AFLP)の変異を基に系統樹を作成した。その結果は、イネ属が共通の祖先から単系的に進化し分化したこと、先に述べた4つの species complexが明らかに分化していること、それらの間では *O. sativa* complexと *O. officinalis* complexが比較的近く、また *O. ridleyi* complexと *O. granulata* complexが比較的近いこと、*O. officinalis* complexの中では *O. australiensis*が他の種から最も遠いこと、*O. brachyantha*はイネ属の中のおも他の種から最も遠いことなどを示唆した。この結果はそれ以前の研究結果とほぼ一致し、多数のDNAマーカーによってその結果の信頼性を高めたと言える。ゲノムサイズが大きいことで知られる *O. australiensis*では、ゲノム中にレトロポゾン *RIRE1*のコピー数が激増していることもわかった (Nomaら 1997)。また分子生物学的手法はイネ属の細胞遺伝学にも新しい展開をもたらし、進化研究に貢献する情報源を提供しつつある。FISH

法による rDNA 座の検出 (Fukui ら 1994) や、GISH 法による異種ゲノムの同定 (Fukui ら 1997) などが可能になった。

母系列を探る上に重要な手がかりとなる細胞質因子ゲノムの変異探索もイネ属の多くの種を用いて行われた。cpDNA については、Ichikawa ら (1986)、Ishii ら (1988)、Dally・Second (1990) など、mtDNA については、Second・Wang (1992)、Abe ら (1999) などの研究があげられる。葉緑体やミトコンドリアの制限酵素切断パターンは、同じゲノムを共有する種群の中では多様性が低く、それら相互の類似度は核 DNA から推定された系統関係とほぼ一致し、少なくともこのレベルでは、進化速度の異なる核と細胞質因子のゲノムが協調的に進化したことを示唆する。

近縁種の間との関係を正確に把握するには、種内変異をよく代表する多数の系統の情報によることが必要である。近縁種の相互関係が研究者によって結果が必ずしも一致しないのは、供試系統の質と数の問題が大きいと思われる。栽培イネ *O. sativa* と *O. glaberrima* をそれぞれ進化した *O. rufipogon* と *O. barthii* の 2 野生種、および近縁の *O. longistaminata*、*O. meridionalis*、*O. glumaepatula* の 5 種からなる AA ゲノムを共有するグループでは、種間および種内に多年生・他殖性から一年生・自殖性への分化が生じていて、表現型的にはこの適応的分化に対応する変異が最も顕著である (Sano・Morishima 1982, Akimoto 1999)。一方、異なる種は生殖的に隔離されていて (Morishima 1969)、核ゲノムのマーカーの変異も明瞭な種間の差を示した (Second 1985, Doi ら 1995, Ishii ら 1996, Akimoto 1999)。遺伝的距離では、*O. rufipogon*、*O. barthii*、*O. glumaepatula* の 3 種が互いに比較的近く、*O. longistaminata* と *O. meridionalis* はそれらとは遠いことを示唆する結果が多い。アメリカの *O. glumaepatula* として供試された系統の中に、アジアの *O. rufipogon* と明らかに類似する系統が存在することを多くの研究者 (Dally・Second 1990, Doi ら 1995, Juliano ら 1998, Sano・Dung 1998) が報告している。この変異の起源は不明であるが、中南米では *O. sativa* と *O. glumaepatula* との自然雑種集団 (Chu・Oka 1970) や、形態的に *O. rufipogon* と類似する雑草イネが水田やその周辺に分布することも知られているので、それらは新大陸での稲作開始以後、発生あるいは導入された可能性がある。

AA ゲノム種では、葉緑体やミトコンドリアの RFLP も種間・種内で多型を示す。その変異はやや複雑で、核 DNA の変異パターンとは必ずしも一致しない (Dally・Second 1990, Second・Wang 1992, Ishii ら 1988)。Akimoto (1999) が AA ゲノム 5 野生種の多数系統を用いて、生理形態形質、核 DNA、cpDNA、mtDNA を調査した結果によると、*O. glumaepatula* は核ゲノムの種内変異は大きくないが、地理的・生態的には 3 群に分化していて、その 1 つは cpDNA において *O. barthii* と、また他の 1 つ

は mtDNA において *O. longistaminata* と類似しており、オルガネラゲノムにおけるアメリカとアフリカの系統の類縁関係が示唆された。オセアニアの AA ゲノム種としては、オーストラリアだけに分布する *O. meridionalis* (1 年生) とアジアからオーストラリア・ニューギニアにまで広く分布する *O. rufipogon* (多年生) の 2 種が知られている。両種は核ゲノムでは明瞭に差があるが、オルガネラゲノムからみると類似する点もある。更に、ニューギニアの系統の中にアジアの *O. rufipogon* と *O. meridionalis* の中間的な集団も見いだされた。オセアニアはまだ未知の部分が多い地域である。

特定の遺伝子の構造や塩基配列の比較から進化的な考察をしようとする研究も増えた。rDNA のスペーサー長の多型が種間・種内で発達していることが Sano・Sano (1990) や Cordesse ら (1990) によって見いだされた。また SINE (Mochizuki ら 1993, Hirano ら 1994) や MITE (Kanazawa ら 1999) に属するいくつかの可動遺伝子の有無から系統の進化的関係が論じられた。Iwamoto ら (1999) は *CatA* のイントロン構造を AA ゲノム種の系統間で比較して、*O. longistaminata* を最も原始的な種であろうと推定している。このような種特異的な DNA の探索とその比較研究は、分子レベルでの種分化の過程を理解するのに貢献するであろう。遺伝子構造の比較に基づく進化研究において注意しなければいけないのは、得られる系統樹はその遺伝子の系譜を示すものであって生物種の系統樹ではないことである。過去の共通祖先がおそらく多型的な集団であったと考えると、遺伝子の系統樹と遺伝子頻度から求められる種あるいは集団の系統樹とは一致しないこともあり得る。

3. 種内分化: 栽培イネの第 1 次遺伝子プール

栽培植物には植物一般の分類基準が当てはめにくいことから、Harlan・De Wet (1971) は遺伝子交換の難易に基づいた遺伝子プールの概念を提唱した。この考えに従うと、*O. sativa* およびこれと稔性のある雑種をつくる唯一の野生種 *O. rufipogon* は両者の中間的な雑草型と共に第 1 次遺伝子プール (primary gene pool: 遺伝子の交換が容易) を共有する 1 つの生物学的種 (biological species) に属する。同様に *O. glaberrima* は祖先野生種 *O. barthii* および雑草型と共にもう一つの生物学的種を形成する。定義に厳密に従えば、栽培型と祖先野生型は同一種に属する亜種となるが、ここでは、従来通り別の種名を使うことにする。アジアとアフリカで独立に栽培化へ移行したこの 2 つの生物学的種は、他の AA ゲノム野生種と共に第 2 次遺伝子プール (secondary gene pool: 遺伝子の交換がやや困難) を共有する。なお、AA ゲノム種の進化機構に関する筆者らのグループの研究は Morishima ら (1992) にまとめられている。

遺伝変異に乏しく、分布もアフリカに局限されている *O. glaberrima*/*O. barthii* とは対照的に、*O. sativa*/*O.*

rufipogon のグループは内部に複雑な変異が生じていて、次のような方向の分化が認められる。1) 野生型から栽培型への分化、2) 野生型の中での多年生型・1年生型の分化、3) 野生型の地理的変異、4) 栽培型でのインド型・日本型の分化。これらは概念的には独立の分化過程だが、実際には相互に関係しながら進行したと考えられる。

1) 栽培化の過程

O. sativa は、脱粒性や種子休眠性がないこと、高い種子生産効率や生育の斉一性をもつことなどで、その野生型 *O. rufipogon* と大きく異なる。*O. glaberrima* と *O. barthii* の間でも全く同じ差が認められる。穀物がその野生型との間で共通して差を示すこれら1群の形質セットは栽培化の適応的形質群 (adaptive syndromes of domestication) と呼ばれ、野生植物に働きかけた人間の意識的・無意識的行動が淘汰圧となって生じた進化の産物である。特に栽培化の初期には、播種・収穫という行為自体がもたらす無意識的 (自動的) 選択が重要であることが、実験集団を数世代の間栽培するだけで栽培型的な個体の頻度が急速に増えることで実証された (Oka・Morishima 1971)。

多くの稲作地帯で、水田、特に直播田に雑草として混入する“雑草イネ”が知られている。野生イネ分布地域の雑草イネの大部分は野生イネと栽培イネとの自然交雑に由来すると考えられるが、分布域外の雑草イネは遠縁品種間の自然交雑後代や古い品種の多型的な集団の中から雑草的な性質の強い個体が自然選択されて定着した場合など、種々の起源を持つと考えられる (湯・森島 1997, Suh ら 1997)。現在の雑草イネは栽培化が確立された後に2次的に生じたものであろうが、このような野生・栽培の中間的な型が栽培化の過程で果たした進化的役割を考察する上で重要である。

他の作物と同様に、イネの栽培化も野生型と栽培型の間に生殖的隔離をもたらしていない。中立的な遺伝子マーカーでは一般的判別はできない程度に両者は近いが、アイソザイム遺伝子の *Est 10-4* は *O. rufipogon* の純野生型を栽培型や雑草型と識別するのに有用なマーカーである (Wang, X. K. ら 1992)。これは第1染色体にある比較的大きい効果を持つ脱粒性遺伝子と休眠性遺伝子に連鎖していることがわかった (Cai・Morishima 1999)。遺伝的多様性の大きさを野生型と栽培型との間で比較すると、形質や遺伝子によって異なることがわかる (Morishima ら 1992)。中立的な遺伝子では多様性程度は野生型の方が大きく、栽培型特異的な分子マーカーはほとんど知られていない。このことは、栽培化が野生型の一部に生じた事象であることを意味するだろう。他方、作物として意味のある形質や遺伝子、例えば種子の形・大きさ・色や食味などは、栽培品種間の変異の方があきらかに多様化していて、野生条件下では不利な突然変異でも人に関心をもたれたものは栽培されたことが推察される。そういう突然変異の一つ、食味に関わる *Wx* 遺伝子座については進

化学的立場からも詳細な研究が行われた (Sano 1984, Sano ら 1985)。その2つの対立遺伝子 Wx^a と Wx^b の違いはスプライシングにかかわる配列の一塩基の突然変異 (Is-shiki ら 1998, Hirano ら 1998) であることがわかったが、それが人間によって選ばれたことは興味深い。

O. rufipogon には多年生型・1年生型の、*O. sativa* にはインド型・日本型の分化が生じているので、これらの分化と栽培化との関係に多くの研究者が関心を持った。1) 多年生型→1年生型→栽培型 (Chang 1976)、2) 多年生型→多年生・1年生中間型→栽培型 (Sano ら 1980a)、3) 多年生型→日本型; 1年生型→インド型 (佐藤 1996, Sato 1999) などの説が提案された。1) と 2) の立場は、インド型・日本型分化とは切りはなして、1年生型 (種子生産性や環境適応性における栽培型との類似から) あるいは多年生・1年生中間型 (進化的能力の高さと攪乱環境へ適応性から) を祖先型と考えた。インド型・日本型の分化と関連づけたのは 3) の立場で、日本型とインド型の特異的マーカーがそれぞれ野生型の多年生型および1年生型の中に高頻度でみられることを根拠にしている。

2) 野生型における生態型分化

O. rufipogon は種内変異が豊富である。多変量解析の結果は表現型で生じている最も顕著な変異が多年生型と1年生型との分化であることを常に示した (Oka 1988, Morishima ら 1992)。しかし1年生型の分布は、この種が自生する中国からオーストラリアにいたる広範な地域の中の、厳しい乾期を持つ熱帯大陸部に限られる。その地域では、1年生型は乾期には完全に乾燥する浅水の水路や低地に、多年生型は乾期にも土壤水分がなくなる深水の池や湿地にすみわけている。多年生型は栄養繁殖力が強いばかりでなく、競争力が強く、開花期が遅く、他殖率が高く、1年生型はそれとは反対の特徴を持っており (Sano・Morishima 1982, Morishima ら 1984)、この繁殖体系の違いが両者の集団の遺伝構造に差をもたらしている (Barbier 1989)。多年生型と1年生型の差は、それぞれ安定環境と攪乱環境とに生育する両者の適応戦略の分化と理解できる。

2つの生態型の間に生殖的隔離はなく、またどちらも栽培イネと共存すると容易に交雑し稔性のある後代をつくる。はっきりした乾期を持たない熱帯島嶼や温帯地域にもしばしばみられる1年生的な集団は、おそらく多年生型野生イネと栽培型との自然交雑に由来するものであろう。急速に進む都市化や農地周辺の整備によって、自然の立地条件が減少し人間活動によって攪乱される環境が増えた結果、多くの野生イネ自然集団が絶滅した。現在自生している *O. rufipogon* の集団の多くは、自然交雑していろいろな程度に栽培イネの遺伝子を吸収した雑草性の強いタイプと思われる (Akimoto ら 1999)。

多年生型と1年生型とは、表現型では大きく異なるが、中立的遺伝子での差は顕著ではない。多数のマーカーを総合的に解析すると、若干の分化は認められるが、変異

は連続的で、単独で判別に用いられるマーカーは殆どない。アイソザイム遺伝子 *Pox1* の多型 (Morishima 1991)、葉緑体 ORF100 の欠失の有無 (Chen ら 1993)、MITE に属する可動遺伝子の 1 つの座の有無 (Kanazawa ら 1999) などが生態型分化と相関する傾向が指摘されているが、そのメカニズムは不明である。

3) 野生型の地理的変異

アイソザイムや RFLP など核ゲノムのマーカーを用いて *O. rufipogon* の種内変異を調べると、表現型の場合と異なり、最も顕著な変異は地理的な分化である。中国・インドシナ半島・南アジアの系統群はあきらかに分化する傾向を示す (Second 1985, Cai ら 1995, 1996)。形態的形質の変異は生態型分化と関わっているため、純粋の地理的変異を描き出すことは難しいが、中国系統は葉の形態や栄養繁殖に関連する特徴などで熱帯の系統とは異なる。

栽培品種の地理的変異は人による伝播が含まれるので、その成因を特定することは難しいが、野生植物の場合は、地域的な環境適応と分布拡大に伴う偶然の変異の蓄積、すなわち isolation by distance と言われる中立的な過程の産物である。中立的遺伝子マーカーで見られる *O. rufipogon* の地理的分化は、この種がアジア・オセアニアで分布を拡大していった過程を反映していると考えられる。

4) 日本型・インド型の分化

イネ進化遺伝学の研究の歴史の中で、少なくとも日本では、インド型・日本型問題ほど論議されることの多かったテーマはないかも知れない。Kato ら (1930) によって見出された相互に不稔を示す 2 つの品種群に与えられた実体を必ずしも正確には反映していないこの名前が定着し、いわゆるジャワ型 (熱帯日本型) を含めてそれらの分類学的地位、形質セットとしての 2 品種群の認識、雑種不稔性の遺伝的基礎などの問題が、多くの研究者によって繰り返し議論された (Oka 1988)。

多数の生化学的・分子のマーカーが利用できるようになって、それらを用いた *O. sativa* の品種間変異が次々に調査された。多数品種を扱った研究として、アイソザイムでは Nakagahra (1978)、Second (1982)、Glaszmann (1987)、核 RFLP では、Wang・Tanksley (1989)、Kawase ら (1991)、Zhang ら (1992)、Doi ら (1995)、cpDNA については、Ishii ら (1986)、Dally・Second (1990)、Chen ら (1993)、mtDNA については、Kadowaki ら (1988)、Second・Wang (1992) などあげることができる。表現型形質においても、従来から判別に用いられてきた塩素酸カリ抵抗性・低温抵抗性・フェノール反応 (Oka 1958) などに加えて、phytolith (日本ではプラントオパールと言われることが多い植物由来の珪酸体; 佐藤ら 1990) や穂首維管束系 (Fukuyama ら 1999) のような新しい形質も見つけられた。これらの結果で共通しているのは、典型的なインド型・日本型品種を扱うかぎり、

それらの間で多型を示すマーカーは、核ゲノム・細胞質因子ゲノムを通じて、対立遺伝子が特定の組み合わせで結びついて、いわゆる連鎖不平衡 (必ずしも染色体上での連鎖ではないので gametic disequilibrium というほうがよい) を示し、その結果両者の差は非常に明瞭であることである。Glaszmann (1987) は、アジア全域にわたる多数の品種のアイソザイム変異を多変量解析し、インド型・日本型を両端とする 6 つの品種群に分類し、その後の多くの研究者によって利用された。彼の結果は、インド型・日本型に分類しにくい品種も少数だが存在することを示した。それらの中には、部分的な組み換え型で、インド型・日本型の中間と言えるものもあるが、バングラデッシュの深水地帯の品種にみられるように、栽培品種には稀な (しかし野生イネには存在する) 遺伝子を持ち、インド型・日本型の尺度では測れない品種群もある (Glaszmann 1987, Cai・Morishima 1997)。

インド型と日本型の系統的起源については、祖先野生型から分化するに従って 2 群に分かれたとする一元論 (Oka 1974b, Chang 1976) と、違う場所で独立に起源したとする二元論 (周 1948, Second 1982) があった。一元論の根拠の一つは *O. rufipogon* にはインド型・日本型の分化が生じていないということであったが、それまでは入手できなかった中国系統を含む広範なサンプルが解析できるようになって、栽培品種にみられるほど明瞭ではないが、インド型・日本型に相当する型が野生型にも存在することがわかってきた (Second 1985, Morishima・Gadrinab 1987, Dally・Second 1990, Chen ら 1993)。特に *O. rufipogon* 分布域の北辺に近い中国系統は、日本型特異的なマーカーを高頻度で持つことがわかった (Sano ら 1989, Cai ら 1995)。これらの発見が、後で述べるように地理的起源地の 1 つとして中国がクローズアップされると共に、二元論が再び評価されるようになった理由である。しかし *O. rufipogon* 全体としてはインド型・日本型マーカーの連鎖不平衡の程度は低く、連続的な変異を示す。最近中国の研究者らによって、多数の自国の野生イネ・栽培イネを含む材料の調査が核・細胞質因子の両面から行われつつある。その研究結果はほとんど中国語で書かれているが、王・孫 (1996) によってまとめられている。

4. 種分化の遺伝的基礎

種分化は、地理的・生態的に隔離された集団の間に遺伝的な差が蓄積し、その副産物として生殖的 (内的) 隔離機構が発達して成立すると考えられている。イネでは雑種不稔、雑種致死、雑種崩壊、受精競争などに関わる遺伝子が多数同定されてきた。特に雑種不稔性に関しては、異なる作用を持つ多様な遺伝子の関与が明らかにされ (Oka 1974a, Sano ら 1979, 新城 1984, Ikehashi・Araki 1986, Sano 1990, Wan ら 1996 など)、古典遺伝学の手法で隔離機構の遺伝的基礎がこれほど詳細に研究された

例は他の植物ではあまりない。最近では、分子マーカーの利用によって、生殖隔離に関わる遺伝子の染色体上の詳細な位置やその働きが研究された (Li ら 1997, Fukuo-ka ら 1998)。これら生殖隔離の遺伝子は交雑の起こった後の遺伝子頻度にも影響し、進化の方向に大きな影響を与える。Harushima ら (1996) は分離の歪みを起こす多数の遺伝子が RFLP 地図上に広く分布することを示した。これは、個々の作用は不完全であっても多数の要因が総合されて隔離はより強いものになるであろうと考えた Oka (1988) の説を支持するものであろう。

近縁の種や生態型の間の差は多数の遺伝子に支配される量的形質においてみられる。それらの形質や遺伝子は、自然界ではランダムに変異しているのではなく、特定の組み合わせのセットを形成していて、それによって私たちは分類単位の差を認識する。形質や遺伝子の特定の組み合わせは、自然選択 (共適応)、連鎖、多面発現、創始者効果などによって生ずる。他殖性から自殖性への変化を伴ったイネの進化の場合は、自殖という繁殖様式自体が、一旦 1 つの配偶体に組み込まれた遺伝子セットは連鎖していなくても崩壊することなく保存されるように機能したであろう。

表 2 は、*O. sativa* の第一次遺伝子プールの中に生じている分化の要因を推定したものである。1) 野生型から栽培型への進化、および 2) 多年生型から 1 年生型への進化では、それぞれの環境条件に適応するための形質群は分化しているが、中立的遺伝子では大きく分化していない。したがって、これらは自然選択による適応的進化であることは明かである。野生型×栽培型や多年生型×1 年生型の F_2 では、両親を特徴づける形質組み合わせの大部分が消失することからも、形質組み合わせが少数の遺伝子の連鎖あるいは多面発現による可能性は小さく、主として共適応の結果であることが示唆される。しかしこのこ

とは量的形質の遺伝子の連鎖や多面発現を否定するものではない。

3) の地理的分化は、先にのべたように、距離的隔離がもたらす中立的な分化過程と、環境適応という選択的な分化過程との複合結果であろう。4) のインド型・日本型分化の要因がもっとも問題である。不完全ではあるが両者の間に生じている生殖的隔離が、栽培化に伴って発達したものか、祖先の野生型に既に存在していた隔離機構に起源するのかは明かではない。ゲノム全体に分布している多数の中立的遺伝子マーカーがインド型・日本型の間で多型を示すこと、細胞質因子の分化もそれに平行していることは、両者を分化させた野生祖先型の差 (創始者効果) を反映している可能性を否定できない。一方、インド型と日本型が種々の環境適応性についても異なることはよく知られている。作物であるための人による伝播を考えれば、移住地での適応的分化も当然進行した筈で、現在の両品種群の差は複数の要因の総合的結果であろう。

種分化における連鎖あるいは遺伝子ブロックの役割について鋭い洞察をしたのは Grant (1975) である。戻し交雑によって特定の染色体領域を抽出するという手法で、比較的效果の大きい量的形質遺伝子の連鎖がイネで実証された。*O. sativa* と *O. glaberrima* の交雑から見いだされた雑種不稔性の遺伝子と種特異的な形質や感光性遺伝子との間の連鎖 (Sano ら 1980b, Sano 1990), *O. sativa* と *O. rufipogon* の交雑から見いだされた雑種不稔性・交雑親和性・出穂性に関わる一連の遺伝子の連鎖ブロック (Sano 1992) は、生存に関わる遺伝子と適応形質の遺伝子の間の連鎖を意味する。M-V linkage と呼ばれるこのような遺伝子ブロックは種分化を促進する要因として機能したと考えられる。量的形質遺伝子の全体的分布の様相は、QTL 解析によって描き出すことができる。野生型・栽培型を規定する形質群の遺伝子は互いにゆるく連鎖し

表 2. *O. sativa* 第一次遺伝子プールの内部の分化

分化	主な表現型の差	中立的マーカーの差	分化要因
栽培化			
野生型→栽培型	脱粒性、休眠性 種子生産効率 生育の斉一性	大きい差はない	栽培圧に対する適応 (人の意識的・無意識的選抜)
野生型の生態的分化 多年生型→1 年生型	寿命、再生産効率 他殖率、出穂性	大きい差はない	生育地の環境条件に対する適応
野生型の地理的分化 中国-南アジア	草型	差がある	距離的隔離 (中立的過程) 地域環境への適応
栽培型の品種分化 インド型-日本型	KClO ₃ 抵抗性 低温抵抗性 フェノール反応	顕著な差がある	祖先型の差? (創始者効果) 地域環境への適応

て、ゲノム上の複数の領域にクラスターを形成する傾向があることがわかってきた (Xiongら 1999, Cai・Morishima 投稿中)。これは、限られた数の染色体上に複数の形質の量的遺伝子が存在する場合、違う形質の遺伝子の間に必然的に生ずる連鎖 (multifactorial linkages, Grant 1975) とそこに働いた選択の産物と理解できよう。

5. 歴史としてのイネの起源

進化のシナリオは、時間的・空間的軸の上に描かれるべきだが、化石の少ない植物の場合はなかなか難しい。イネ属の汎熱帯的分布を、ゴンドワナ大陸に起源した共通祖先が大陸移動に伴って分れて移動した結果であると説明したのは Chang (1976) であった。超大陸の分裂開始はジュラ紀 (1-2 億年前) であるに対し、イネ科やイネ属の起源はもっとずっと新しいと考えられている。イネ属の分岐は 7000 万年前、*O. officinalis complex* のアフリカとアジアの分岐、およびオセアニアとそれ以外の系統群の分岐が 1500 万年前、AA ゲノムのアフリカとアジアの系統分岐が 700 万年前以降と推定された (Second 1991)。イネ属の地理的分布をプレートテクトニクスと関連づけて説明するには、超大陸の分裂と移動は長い地質時代に徐々に起こったことであり、原始的なイネ属が起原した頃はまだ陸あるいは島伝いで植物の移動が可能であったと考えざるを得ない。現在中国からオーストラリアまでの広範な分布域を持つ *O. rufipogon* も、この仮説に従えば、インドが北上してアジアプレートと衝突した後にゴンドワナ要素が中国へ侵入したことになる。

O. sativa の地理的起源地については古くから種々の説があり、インド、中国、そして話題になった雲南・アッサム (渡部 1977)、ヒマラヤ南麓に沿ったインド亜大陸東端からインドシナ半島にいたる広い地帯 (Chang 1976) などの仮説が提案された。近年になって、中国で稲作遺跡の発掘および考古学的研究が精力的に行われ、新石器時代のイネ栽培を証拠立てる事実が次々に発見された (Crawford・Shen 1998, 岡 1997)。約 20 年前の河姆渡遺跡 (約 7000 年前) の発見により、長江下流域が一躍脚光をあびたが、その後更に古い彭頭山遺跡 (約 8000 年前) などいくつかの稲作遺跡が長江中流域で発見された。これらは、インド北部やタイ東北部の稲作遺跡よりもあきらかに古い。雲南で今までに発見された稲作遺跡は古くても 3-4000 年前のものである。

稲作の起源地の候補になり得るには、1) イネ栽培を示す考古学的証拠、2) 野生イネの存在、3) 原始的イネの栽培を可能にさせる生態的条件、の少なくとも 3 つが必要であろう。このような条件をみだす地域はアジアでは一つではない。今のところ、最も古いと考えられる長江中・下流域の遺跡の場合、問題になるのは野生イネの存在である。現在中国での *O. rufipogon* の分布は北緯 25 度以南に集中しており、それ以北は極端に少なく、問題の長江流域には分布していない。しかし古環境に関する資料によ

ると 1 万年近く前は現在より 3-4 度気温が高かったこと、河姆渡遺跡から出土したイネ粃の中に有芒で脱粒性が高い野生型と思われるものが混じっていること (Satoら 1991) などから判断して、当時長江の中下流域に野生イネが自生していたと考えることは妥当であろう。遺跡から得られる考古学的証拠は、稲作が確立される過程を示すものであり、おそらく単一の事象ではないと考えられる最初のイネ栽培化の時期はそれよりもかなり古いと考えられる。

年代測定技術の進歩、土中の phytolith の研究、炭化米からの DNA 抽出の成功 (Nakamura・Sato 1991) などの生物考古学の進歩が、栽培化に関わったイネの性質を推定するために役立つと思われる。Zhao (1996) は吊桶杯遺跡の各層から出土した phytolith の形態のデータを統計的に分析して野生型と栽培型とに分類し、その混合割合の変化から栽培の始まった時期を 7500 年前頃と推定している。王ら (1998) は、太湖近くの草鞋山遺跡から出土した phytolith の形を分析し、約 6000 年前から日本型と思われるイネが栽培され、その後インド型イネも栽培された可能性があると報告している。また Satoら (1995) が長江中下流域のいくつかの遺跡 (2000-7000 年前) から発掘された炭化米の葉緑体 DNA を分析したところ、日本型タイプであった。これらの状況証拠は長江中下流域で日本型イネが起源したという仮説 (Sato 1999) を支持するものであろう。この二元論で、インド型の起源地については未解決である。すでに述べたように、現在のインド型・日本型は多数の形質や遺伝子で異なり、そのセットとして見た時に明瞭に区別される 2 群である。粃型同様に、phytolith も DNA マーカーも、多数の違いの 1 つであるので、それだけによって現存しない植物の全体像を知るのは難しい。より多くのサンプルとより多くのマーカーによる解析が待たれる。

ま と め

進化の原動力である遺伝子突然変異が実に多様な機構によって生ずることがあきらかになって、新しい遺伝子像に基づく進化の理解が可能になった。また、分子遺伝学的手法によって、交配できない遠縁の種まで含めたイネ属の種の関係が遺伝子のレベルで量的に評価できるようになった。ゲノム研究の成果は、種や属を越えて synteny が存在することを示し (Bennetzen・Freeling 1997)、進化研究においても、新しい視点から染色体やゲノムの構成を考察できる時が到来していると思われる。Patersonら (1995) は、栽培化の初期に選ばれた基本的な脱粒性や種子重の遺伝子のいくつかは、イネ、トウモロコシ、ソルガムを通じて、同じ遺伝子であったことを指摘している。

一方、進化のダイナミクスに関する研究、例えば近縁種や種内に形成されつつある生殖隔離の機構や、適応

形質の遺伝的基礎およびその多様性の出現機構などの分子の基礎に挑戦する研究者は多くはないことがいささか淋しい。進化機構の解明は、新しい技術がありさえすればできるものではなく、新しい問題と新しい考え方の発見が求められるのである。過去に起こった事象を跡づけることにとどまらず、人による小進化すなわち育種に貢献できる進化学的知見を得るためには、系統分化、進化機構、それに考古学的研究などの総合の上になった理解が必要であろう。

謝 辞

原稿を読んで貴重な助言を下された佐野芳雄教授に深く感謝します。

引用文献

- Abe, T., T. Edanami, E. Adachi and T. Sasahara (1999) *Genes Genet. Syst.* 74: 23–27.
- Aggarwal, R. K., D. S. Brar and G. S. Khush (1997) *Mol. Gen. Genet.* 254: 1–12.
- Aggarwal, R. K., D. S. Brar, S. Nandi, N. Huang and G. S. Khush (1999) *Theor. Appl. Genet.* 98: 1320–1328.
- Akimoto, M. (1999) 北海道大学学位論文
- Akimoto, M., Y. Shimamoto and H. Morishima (1999) *Genet. Resour. and Crop Evol.* 46: 419–425.
- Bennetzen, J. L. and M. Freeling (1997) *Genome Research* 7: 301–306.
- Barbier P. (1989) *Jpn. J. Genet.* 64: 273–285.
- Brar, D. S. and G. S. Khush (1997) *Plant Molecular Biology* 35: 35–47.
- Cai, H. W., X. K. Wang and H. Morishima (1995) *RGN* 12: 178–180.
- Cai, H. W., X. K. Wang and H. Morishima (1996) *RGN* 13: 67–69.
- Cai, H. W. and H. Morishima (1997) *RGN* 14: 29–30.
- Cai, H. W. and H. Morishima (1999) *Theor. Appl. Genet.* (印刷中)
- Chang, T. T. (1976) *Euphytica* 25: 425–441.
- Chen W. B., I. Nakamura, Y. I. Sato and H. Nakai (1993) *Jpn. J. Genet.* 68: 597–603.
- 周 拾禄 (1948) *中国稻作* 7(5): 53–54.
- Chu, Y. E. and H. I. Oka (1970) *Evolution* 24: 135–144.
- Cordes, F., G. Second and M. Delseny (1990) *Theor. Appl. Genet.* 79: 81–88.
- Crawford, G. W. and C. Shen (1998) *Antiquity* 72: 858–866.
- Dally, A. M. and G. Second. (1990) *Theor. Appl. Genet.* 80: 209–222.
- Doi, K., A. Yoshimura, M. Nakano and N. Iwata. (1995) *RGN* 12: 160–162
- Fukui, K., N. Ohmido and G. S. Khush (1994) *Theor. Appl. Genet.* 87: 893–899.
- Fukui, K., R. Shishido and T. Kinoshita (1997) *Theor. Appl. Genet.* 95: 1239–1245.
- Fukuoka, S., H. Namai and K. Okuno (1998) *Theor. Appl. Genet.* 97: 446–449.
- Fukuyama, T., H. Sasahara and Y. Fukuta (1999) *Breed. Sci.* 49: 15–20.
- Glaszmann, J. C. (1987) *Theor. Appl. Genet.* 74: 21–30
- Grant, V. (1975) *Genetics of Flowering Plants*. Columbia Univ. Press.
- Harushima, Y., N. Kurata, M. Yano, Y. Nagamura, T. Sasaki, Y. Minobe and M. Nakagahra (1996) *Theor. Appl. Genet.* : 92: 145–150.
- Harlan, J. R. and J. M. J. deWet. (1971) *Taxon* 20: 509–517.
- Hirano, H. Y., K. Mochizuki, M. Umeda, H. Ohtsubo, E. Ohtsubo and Y. Sano (1994) *J. Mol. Evol.* 38: 132–137.
- Hirano, H. Y., M. Eiguchi and Y. Sano (1998) *Mol. Biol. Evol.* 15: 978–987.
- Ichikawa, H., A. Hirai and T. Katayama (1986) *Theor. Appl. Genet.* 72: 353–358.
- Ikehashi, H. and H. Araki (1986) In *Rice Genetics*, IRRI, 119–130.
- IRRI (1964) *Rice Genetics and Cytogenetics*. Elsevier
- Ishii, T., T. Terauchi and K. Tsunewaki (1988) *Jpn. J. Genet.* 63: 523–536.
- Ishii, T., T. Nakano, H. Maeda and O. Kamijima (1996) *Genes Genet. Syst.* 71: 195–201.
- Isshiki, M., K. Morino, M. Nakajima, R. J. Okagaki, S. R. Wessier, T. Izawa and K. Shimamoto (1998) *Plant J.* 15: 133–138.
- Iwamoto, M., H. Nagashima, H. Higo and K. Higo. (1999) *Theor. Appl. Genet.* 98: 853–886.
- Juliano, A. B., M. E. B. Naredo and M. T. Jackson (1998) *Genetic Resources and Crop Evolution* 45: 197–203.
- Kadowaki, K., K. Yazaki, T. Osumi, K. Harada, M. Katsuta and M. Nakagahra (1988) *Theor. Appl. Genet.* 76: 809–814.
- Kanazawa, A., M. Akimoto, H. Morishima and Y. Shimamoto *Theor. Appl. Genet.* (投稿中)
- Kato, S., H. Kosaka, Y. Maruyama and Y. Takiguchi (1930) *J. Dept. Agr. Kyushu Imp. Univ.* 2: 241–276.
- Kawase, M., N. Kishimoto, T. Tanaka, A. Yoshimura, S. Yoshimura, K. Saito, A. Saito, M. Yano, N. Takeda, T. Nagamine and M. Nakagahra (1991) In *Rice Genetics II*, IRRI. 467–473.
- Li, Z., S. R. Pinson, A. H. Paterson, W. D. Park and J. W. Stansel (1997) *Genetics* 145: 1139–1148.
- Mochizuki, K., H. Ohtsubo, H. Y. Hirano, Y. Sano and E. Ohtsubo (1993) *Jpn. J. Genet.* 68: 205–217.
- Morishima, H. (1969) *Evolution* 23: 429–443.

- Morishima, H. (1991) *In* Rice Genetics II, IRRI. 1–9.
- Morishima, H., Y. Sano and H. I. Oka (1984) *Plant Syst. Evol.* 144: 119–135.
- Morishima, H. and L. U. Gadrinab. 1987. *In* Crop Exploration and Utilization of Genetic Resources, Taiwan. 11–20.
- Morishima, H., Y. Sano and H. I. Oka. (1992) *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 8: 135–184.
- Nakagahra, M. (1978) *Trop. Agr. Res. Ser.* 11: 77–82.
- Nakamura, I. and Y. I. Sato (1991) *Chinese J. Rice Sci.* 5: 175–179.
- Noma, K., R. Nakajima, H. Ohtsubo and E. Ohtsubo (1997) *Genes Genet. Syst.* 72: 131–140.
- Oka, H. I. (1958). *Ind. J. Genet. Plant Breed.* 18: 79–89.
- Oka, H. I. (1974a) *Genetics* 77: 531–534.
- Oka, H. I. (1974b) *Genetics* 78: 475–486.
- Oka, H. I. (1988). *Origin of Cultivated Rice*, Japan Scientific Societies Press, Tokyo. 254.
- Oka, H. I. and H. Morishima (1971) *Evolution* 25: 356–364.
- 岡 彦一・編訳 (1997) 中国古代遺跡が語る稲作の起源, 八坂書房
- 王 才林・宇田津徹朗・湯 陵華・鄒 江石・雲 飛・佐々木章・柳沢一男・藤原宏志 (1998) *Breed. Sci.* 48: 387–394.
- 王 象坤・孫 学清 編 (1996) 中国栽培稻起源与演化研究学集. 中国農業大学出版社
- Paterson, A. H., Y. R. Lin, Z. Li, K. F. Schertz, J. F. Doebley, S. R. M. Pinson, S. C. Liu, J.W. Stansel and J. E. Irvine (1995) *Science* 269: 1714–1717.
- Roschewicz, R. J. (1931) *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant Breed.* 27: 3–133.
- Sano, Y. (1984) *Theor. Appl. Genet.* 68: 467–473.
- Sano, Y. (1990) *Genetics* 125: 183–191.
- Sano, Y. (1992) *Jpn. J. Breed.* 42: 561–572.
- Sano, Y., Y. E. Chu and H. I. Oka (1979) *Jpn. J. Genet.* 54: 121–132.
- Sano, Y., H. Morishima and H. I. Oka. (1980a). *Bot. Mag. Tokyo* 93: 291–305.
- Sano, Y., Y. E. Chu and H. I. Oka (1980b) *Jpn. J. Genet.* 55: 19–30.
- Sano, Y. and H. Morisima (1982) *Bot. Gaz.* 143: 518–523.
- Sano, Y., M. Katsumata and K. Okuno (1985) *Euphytica* 35: 1–9.
- Sano, Y., H. X. Yi, Q. Q. Shao and S. Iyama (1989) *Procced.* 6th Int. SABRAO Congress. 493–496.
- Sano, Y. and R. Sano. (1990) *Genome* 33: 209–218.
- Sano, Y. and Dung (1998) *In* *Plant Genetic Resources: Characterization and Evaluation*. MAFF/NIAR. 59–70.
- 佐藤洋一郎・藤原宏志・宇田津徹朗 (1990) *育種* 40: 495–504.
- 佐藤洋一郎 (1996) *DNAの語る稲作文明*, NHK ブックス.
- Sato, Y. I. (1999) *In* *Interdisciplinary Perspectives on the Origins of the Japanese*. Int. Res. Center Jap. Studies. 143–153.
- Sato, Y. I., S. X. Tang, L. U. Yang and L. H. Tang (1991) *RGN* 8: 76–78.
- Sato, Y. I., L. H. Tang and I. Nakamura (1995) *RGN* 12: 260–261.
- Second, G. (1982) *Jpn. J. Genet.* 57: 25–57.
- Second, G. (1985) *Genet. Sel. Evol.* 17: 89–114.
- Second, G. (1991) *In* *Rice Biotechnology in Agriculture and Forestry* 14, Springer. 468–494.
- Second, G. and Z. Y. Wang (1992) *Genet. Resour. Crop Evol.* 39: 125–140.
- Sharma, S. D. and S. V. S. Shastri. (1965). *Ind. J. Genet. Plant Breed.* 25: 157–167
- 新城長有 (1984) *育種学最近の進歩* 25: 98–107.
- Suh, H. S., Y. I. Sato and H. Morishima (1998) *Theor. Appl. Genet.* 94: 316–321.
- 湯 陵華・森島啓子 (1989) *Breed. Sci.* 47: 153–160.
- Tateoka, T. (1963). *Bot. Mag. Tokyo.* 76: 165–173.
- Vaughan, D. A. (1989) *The genus Oryza L. Current status of taxonomy*. IRRI Res. Pap. Ser. 138.
- Vaughan, D. A. (1994) *Wild Relatives of Rice: Genetic Resources Handbook*. IRRI, Philippines.
- Wan, J., Y. Yamaguchi, H. Kato and H. Ikehashi (1996) *Theor. Appl. Genet.* 92: 183–190.
- Wang, Z. Y. and S. D. Tanksley (1989) *Genome* 32: 1113–1118.
- Wang, Z. Y., G. Second and S. D. Tanksley. (1992). *Theor. Appl. Genet.* 83: 565–581.
- Wang X. K., H. W. Cai and K. S. Cheng (1992) *Chinese Rice Res. Newslet.* 7: 1–2.
- 渡部忠世 (1977) *稲の道*, NHK ブックス
- Zhang, Q., M. A. S. Maroof, T. Y. Lu and B. Z. Shen (1992) *Theor. Appl. Genet.* 83: 495–499.
- Zhao, Z. (1996) *Dissertation for PhD at Univ. Missouri*.
- Xiong, L. Z., K. D. Liu, K. K. Dai, C. G. Xu and Q. Zhang (1999) *Theor. Appl. Genet.* 98: 243–251.