

葉緑体 DNA の変異からみたインド亜大陸のエンマーコムギと インド矮性コムギの遺伝的多様性と起源について

森 直樹

神戸大学大学院農学研究科

高木 俊弥

神戸大学大学院農学研究科

千葉 一

東北学院大学

大田 正次

福井県立大学生物資源学部

はじめに

コムギ属 (*Triticum*) には一粒系コムギ、ウラルツコムギ、二粒系コムギ、チモフェービ系コムギそして普通系コムギの 5 種が存在する。このようなコムギ属植物の起源と進化について、これまでに遺伝学、考古学、民族植物学など様々な角度から研究が行われてきた。図 1 はその成果を簡略化して示したものである (総説: Lilienfeld 1951)。一粒系コムギとウラルツコムギは体細胞の染色体数が 14 本 ($2n=14$) で AA ゲノムを、二粒系コムギは 28 本で AABB ゲノムを、また、普通系コムギは 42 本で AABBDD ゲノムをそれぞれ持っている。進化の系譜を概観すると、まず、今から数百万年前に近

縁のエギロプス属の SS ゲノムを持つ野生種と AA ゲノムを持つウラルツコムギの間で自然交雑と雑种植物の染色体の倍加が起こり、A と B(=S) の二種類のゲノムをあわせもつ野生二粒系コムギ (パレスチナコムギ、*T. turgidum* ssp. *dicoccoides*, $2n=28$, AABB) が生まれた。そして、約一万年前的新石器時代に人類がパレスチナコムギを栽培化し栽培二粒系コムギ (エンマーコムギ、*T. turgidum* ssp. *dicoccum*, $2n=28$, AABB) が生まれた。そして、約一万年前的新石器時代に人類がパレスチナコムギを栽培化し栽培二粒系コムギ (図 2、エンマーコムギ: *T. turgidum* ssp. *dicoccum*, $2n=28$,

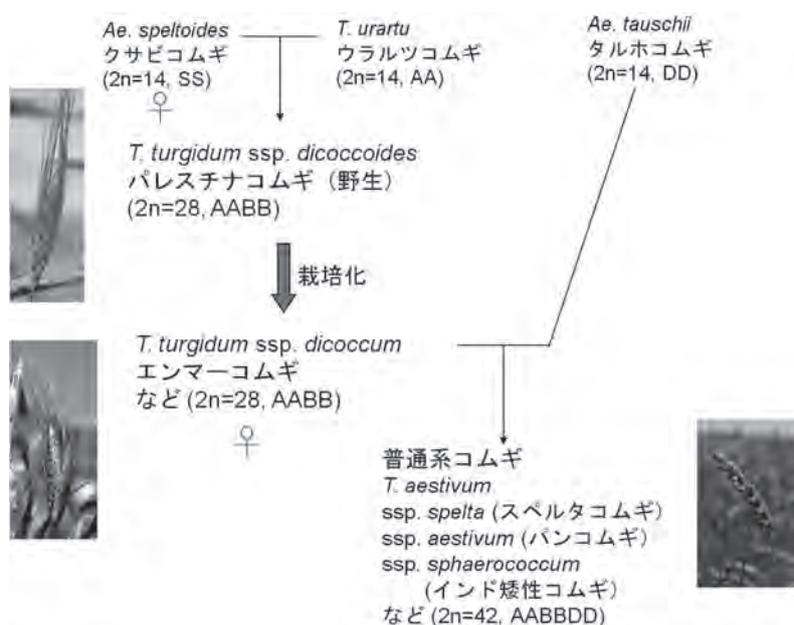


図 1 コムギの倍数性進化と栽培化



A : 開花期の穂 (サンプル番号 2010-2-10-2)
 B : 農家で保存されていた小穂 (サンプル番号 2010-2-10-1)

図 2 インド中部の Karnataka 州の Ankasamudra 村で栽培されていた
 エンマーコムギ (*T. turgidum* ssp. *dicoccum*)

AABB) が起源した。新石器時代にはエンマーコムギの他にも栽培一粒系コムギ (*T. monococcum* ssp. *monococcum*, 2n=14, AA) や栽培オオムギ (*Hordeum vulgare*, 2n=14, HH) 等も栽培化され、エンマーコムギとともに西南アジアにおけるムギ農耕の発祥とその後の世界各地への伝播に重要な役割を果たした (Zohary and Hopf 2000)。そして、エンマーコムギが起源地である肥沃な三日月地帯からカスピ海の南岸地域に伝播した際、第三の野生種であるタルホコムギ (*Aegilops tauschii*, 2n=14, DD) と交雑がおこり普通系コムギ (*T. aestivum*, 2n=42, AABBDD) が成立したと考えられている (図 1)。普通系コムギに含まれるパンコムギ (*T. aestivum* ssp. *aestivum*) は世界の温帯地域を中心に広く栽培され現在もっとも多くの人々が利用しているパンコムギである。本稿で報告するインド矮性コムギ (図 3、詳しくは後述) もこの普通系コムギの一亜種である。以上のように、普通系コムギの誕生に至るコムギ属植物の進化は自然と人類が関与する複雑な過程である。エンマーコムギが栽培化されなければ、のちに普通系コムギは生まれなかったことから、エンマーコムギの誕生とその伝播はムギ農耕の起源を考える上で重要なステップであると考えられる。

世界各地に栄えた古代文明には、それぞれ独自の栽培植物と家畜の組み合わせがあり、人々の日常生活の基盤となっていたと考えられている。考古学的研究から、紀元前 2600 年ごろ南アジアに興ったインダス文明では、この地域に特有の気候を巧みに利用した農業形態が営まれてきたことが知られている。それは冬季に冬の雨と灌漑によりムギ類などの冬作物を栽培し、夏季にモンスーンの雨を利用して夏作物を栽培する二毛作のシステムである。このような農業形態を持っていた古代インダス文明において、エンマーコムギやインド矮性コムギ (*T. aestivum* ssp. *sphaerococcum*, 2n=42, AABBDD) は重要な冬作物であったと考えられている (Weber 1999; 2010)。インド矮性コムギはインド亜大陸に固有の普通系コムギとして知られており (Percival 1921)、背丈が低い半矮性で直立した草型をもち、穂長が短く、特徴的な球形の種子をつける

(図 3)。細胞遺伝学的研究から 3D 染色体上の *S* 遺伝子座に *sI* 対立遺伝子を持ち、この遺伝子の多面的効果によって独特の形質を獲得したことが明らかになっている (Sears 1942)。考古学的研究から、このコムギはインダス文明期に盛んに栽培・利用されていたことが伺えるが、二十世紀初頭からその栽培は急速に減少し、栽培の記録が途絶えていたコムギである。

本研究プロジェクトにおいて、我々は考古学的研究を補完し、古代インダス文明期の人々の日常生活を再構成することを目的として、現在のインドで栽培さ

れている在来コムギの地理的分布やその利用法を詳しく調査してきた (大田ら 2010)。その結果、世界の他の地域では伝統的な栽培と利用がほとんどみられなくなってしまったエンマーコムギが、少なくともインドの西部ではまだ現役の作物として、儀礼のみならず日常の生活文化に深く溶け込む形で残っていることが確認された (大田ら本報告書)。また、我々は、2010 年 2 月のマハーラーシュトラ州およびカルナータカ州におけるフィールド調査で偶然にもインド矮性コムギの栽培を再発見したので、エンマーコムギに加えてこのコムギについても調査を続けている (Mori *et al.* in prep.)。

これまでに、野生エンマーコムギから栽培エンマーコムギを経て普通系コムギに至る系譜を明らかにするため、西南アジアで採集されたパレスチナコムギをはじめ、世界各地で採集されたエンマーコムギや普通系コムギについて葉緑体 DNA の変異を詳細に調査してきた。その結果をまとめたのが図 4 である。これら一連の研究から、世界のエンマーコムギの葉緑体 DNA が 2 つのグループ (プラストグループ I と II) に分かれることがわかった。そして、これらのプラストグループ I と II に特徴的な葉緑体 DNA の型 (プラストタイプと呼ぶ) がそれぞれ野生種であるパレスチナコムギに見つかったので、野生種から栽培種に至る母系が少なくとも二つあることが判明した (図 4、Mori *et al.* 2003, Mori *et al.* in prep.)。また、その後の核 DNA を併用して用いた解析から、エンマーコムギの二つの母系のうちのグループ I のみが、直接普通系コムギに伝えられたことがわかった (図 4、Hirosawa *et al.* 2004)。



図 3 インド中部の Karnataka 州、MasavinaLa 村で栽培されていたインド矮性コムギ (*T. aestivum* ssp. *sphaerococcum*)

A) 植物体、サンプリング番号 2010-2-13-6

B) 独特の形状をもつ穂、サンプリング番号 2011-3-9-1; C) 球形の種子、サンプリング番号 2011-3-9-1

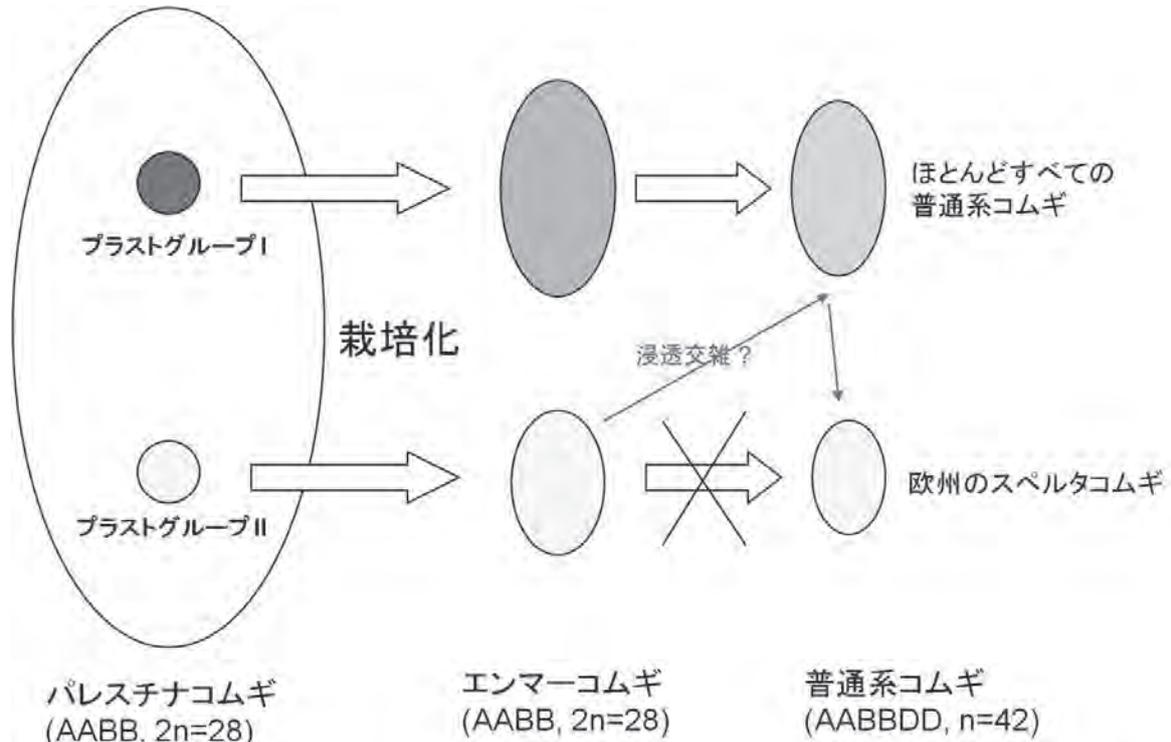


図4 野生二粒系コムギ（パレスチナコムギ）から栽培二粒系コムギ（エンマーコムギ）を経て普通系コムギに至る母系白色の矢印は葉緑体 DNA のプラストグループIとIIにそれぞれ属する母系を示す

インダスプロジェクトの一環として、あらたにインド亜大陸で採集したエンマーコムギとインド矮性コムギの遺伝的多様性を明らかにし、これらの起源と伝播を考察するため、葉緑体 DNA の変異を詳しく調査してきた。本報告では、この結果を中心に報告する。

材料と方法

植物材料

インダスプロジェクトによる 2009 年までの現地調査で新たにインドで採集された 19 系統を含む合計 46 系統のエンマーコムギと 2010 年に新たに採集された 2 系統を含む合計 32 系統のインド矮性コムギを神戸大学のほ場で栽培し、DNA を抽出した (表 1、表 2、付表 1)。インドで採集したもの以外の種子は、アメリカ合衆国農務省の National Small Grains Facility (USDA-ARS, National Genetic Resources Program, U.S.A.) から分譲を受けた。葉緑体 DNA の解析には、以上の系統の他にこれまでに解析してきた二粒系コムギ 104 系統と普通系コムギ 73 系統のデータも利用した。また、葉緑体 DNA の分析における標準系統としてパンコムギの一品種 *T. aestivum* ssp. *aestivum* cv Chinese Spring (以下 Chinese Spring と略す) を使用した。系統解析の外群としてはタルホコムギ *Aegilops tauschii* (KU2080) を用いた。

DNA の抽出と葉緑体 DNA のマイクロサテライト座の解析

コムギの全 DNA は Liu *et al.* (1990) の方法に従って、分けつ期の新鮮な葉組織から抽出した。本研究では葉緑体ゲノムに存在する 24 のマイクロサテライト座 (*WCt1* - *WCt24*) についてそれ

表 1 本研究で用いたエンマーコムギ 45 系統にすでに解析されていた 1 系統の結果を加えた合計 46 系統で見出されたプラストタイプのアリルと対応する系統番号

プラストタイプ	WCt locus																								系統数	系統番号
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20/21	22	23	24			
E30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-1	0	21	2657*, 2750, 2751, 2752, 2756 2759, 2760, 3504, 2008-10-5-1-1, 2008-10-5-1-2 2009-9-13-1-2, 2009-9-13-3-1, 2009-9-17-1-2 2009-9-18-1A-1, 2009-9-18-1D-1, 2009-9-18-1E-1 2009-9-19-1-1, 2009-9-20-1-1, 2009-9-20-4-1, 2007-30-2, 2008-9-29 (Super market in Mysore)
E26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	-1	0	12	2758, 2762, 2763, 2765, 2766, 2767, 2768 2770, 2009-9-17-1-1, 2009-9-18-1B-1 2009-9-20-2-1, 2009-9-20-3-3
E15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	-1	0	0	0	0	-1	0	6	2764, 2772, 2773, 2774, 2775, 2009-9-13-2-1	
E10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2754, 2007-9-30-1	
E31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0	1	2757	
E49	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	-1	0	1	2769	
E60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	-1	-1	1	2753	
TK4	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	-1	0	1	2755	
TK6	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	-1	0	0	0	0	0	0	1	2771	

注 1) * は本研究より以前に解析されていた 1 系統

注 2) インド以外で採集された系統は斜体で表した : USA: 3504 ; Afganisatan: 2758; Oman: 2771, 2772, 2773, 2774, 2775; Saudiarabia: 2755, 2757; Eritrea: 2753

注 3) インドの 36 系統を太字で表した

表 2 本研究で解析したインド矮性コムギ 32 系統で見出されたプラストタイプと対応する系統番号

プラストタイプ	WCt 座																								系統数	系統番号 ^{1), 2)}
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20/21	22	23	24			
H11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	16	3506, 3507, 3508, 3510, 3512, 3513 , 3514, 3520, 3521, 3523, 3524, 3528, 3761, 2010-2-16-2, 2010-2-16-3, Sph1*	
H10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	3503, 3505, 3509, 3515, 3516, 3518, 3519, 3522, 3525, 3526, 3527, 3530	
H12	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0	0	3	3517, Sph2*, Sph3*	
TK5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1	0	1	3501	

注 1) インド及びパキスタンで採集された系統は太字で表した

注 2) Hirose et al. (2004) で解析した 3 系統には*をつけた

それに特異的なプライマーセットを用いて PCR を行い、この DNA 増幅産物をポリアクリルアミドゲル電気泳動によって解析した。方法の詳細は Ishii et al. (2001) による。

結果

エンマーコムギの葉緑体 DNA の遺伝的多様性と分化

調査した 24 のマイクロサテライト座のアリルをもとに、46 系統のエンマーコムギと 32 系統インド矮性コムギの葉緑体 DNA の型 (以後プラストタイプとよぶ) を決定した。また、各座ごとのアリル数と遺伝的多様度 (H) を算出した。このアリル数や H の平均値はともにその集団の遺伝的多様度を表す指標である。

表 1 は、本研究で解析した 45 系統とすでに解析が終わっていた 1 系統のエンマーコムギを加えた 46 系統についての解析結果をまとめたものである。表では、各マイクロサテライト座の繰り返し配列の塩基数を標準系統である Chinese Spring と比較し、その差を表示した。たとえば、ある座が「0」と表示されている場合、その座の繰り返し配列の塩基数は Chinese Spring と等しいということを表している。46 系統のエンマーコムギでは合計 9 のプラストタイプが見出され、各マイクロサテライト座におけるアリルサイズの差は±2 塩基であり、ラストタイ

プ間の類似度が高いことが判明した。また、インドで採集された 36 系統のエンマーコムギでは平均アリル数が 1.17、H の平均値は 0.043 であった。この値は、他の地域のエンマーコムギの推定値（平均アリル数：2.13、H=0.127）と比較して極端に低く、インド亜大陸のエンマーコムギはその遺伝的多様性が非常に小さいことが明らかになった。

本研究で見出されたプラストタイプとこれまでに明らかになっている他の地域の調査結果を総合すると、エンマーコムギの葉緑体 DNA には 27 のプラストタイプが存在することが明らかになった。これらのプラストタイプの遺伝的な関係を明らかにするため、各プラストタイプの間でマイクロサテライト座を比較し、異なるアリルの割合を

算出した。この値をプラストタイプ間の遺伝的距離とした。この距離をもとに Neighbor Joining 法 (Saitou and Nei 1987) で系統樹を作成した (図 5)。この図から明らかなように、27 種類のプラストタイプは二つのクレードすなわちプラストグループ I と II に分かれた (図 5)。I と II のクレードのブートストラップ値 (Felsenstein 1985) は、いずれも 95% 以上と高く、これら二つのプラストグループが遺伝的に明瞭に分化していることを示していた。インド亜大陸のエンマーコムギで見出されたプラストタイプはいずれもプラストグループ I に属し、グループ II に属するもの (図 5 では 22 型と 59 型) はこの地域には見られなかった。ブートストラップ値は高くなかったが、プラストグループ I はさらにいくつかのサブクラスター (Ia, Ib, Ic) に分かれる傾向がみられた。

これまでの研究から東アフリカのエチオピアには E15、E26、E30、E31、E32、E36、E60 の型が、またエリトリアでは E35、E60 型が見出され、E31 型を除くとすべてサブクラスター Ib に属していた (図 5)。これらの型の多くは他の地域には見られないユニークな型であった。本研究で明らかになったインド亜大陸およびアラビア半島のエンマーコムギが持つプラストタイプ (表 1) は E10 型、E31 型、E49 型を除くといずれもサブグループ Ib に属しており、このことからインド、エチオピア、アラビア半島のプラストタイプは互いに類似していると同時に、他の地域の型とはある程度分化していることを示していた。

図 6 にインド亜大陸とアラビア半島におけるプラストタイプの地理的分布を示した。この図

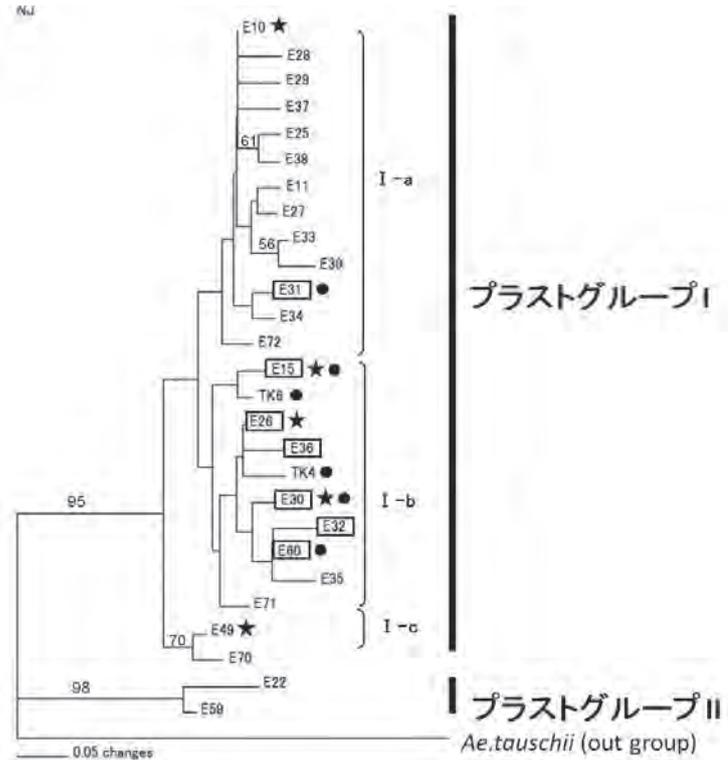


図 5 エンマーコムギに存在する 27 のプラストタイプの遺伝的関係をあらわす NJ 系統樹。太枠で囲んだ型：エチオピアおよびエリトリアに見られたプラストタイプ、星印：インド亜大陸のエンマーコムギにみられた型、丸印：アラビア半島に見られた型をそれぞれ示す。系統樹の枝の下の数字は 1000 回のリサンプリングによるブートストラップ値を示す

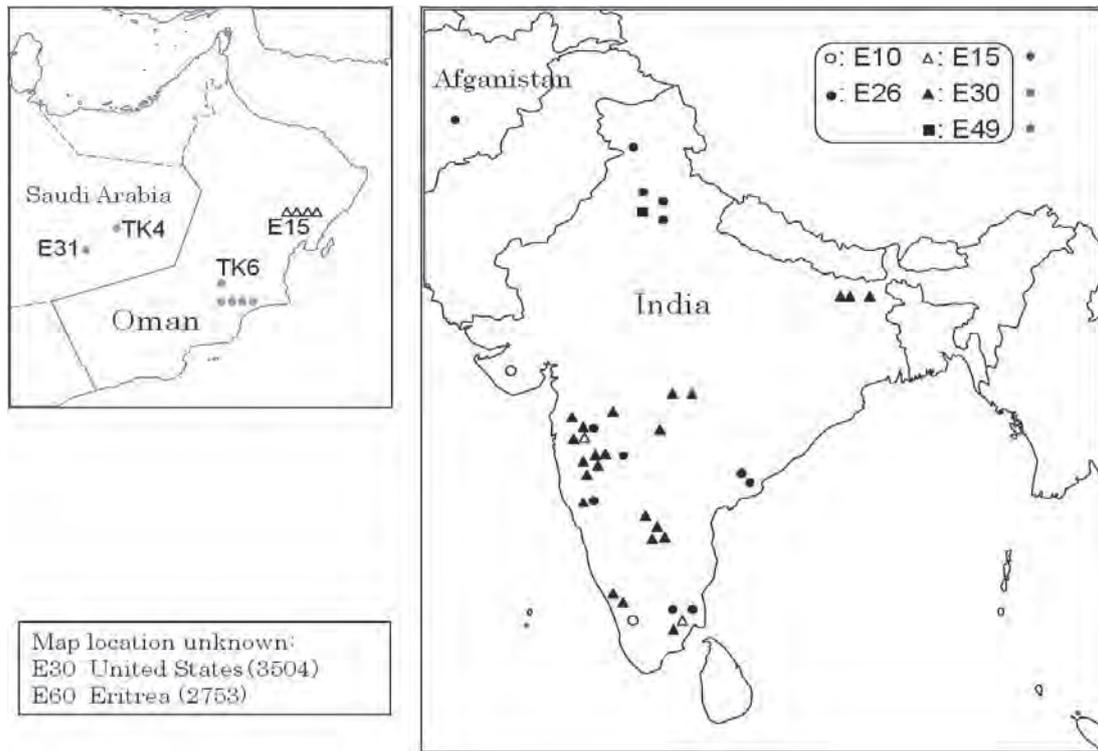


図6 インドとアラビア半島におけるエンマーコムギのプラストタイプの分布

から、E26型がインド亜大陸に最も広く分布していること、E30型は南部に分布する傾向があること、また、アラビア半島にはこのE26やE30と類似したTK6型やTK4型やE31型などが分布していることが明らかになった。

インド矮性コムギの葉緑体ゲノムの遺伝的多様性と分化

本研究では、インド、パキスタンおよび欧州で主に20世紀初頭に採集されたインド矮性コムギを解析に用いた。これらのうち、欧州や北米で採集されたものはおそらくインド亜大陸が植民地化された後に、植民地の統治政府によって採集され、二次的に導入されたものと考えられる。これらに加えて、我々が2010年2月のフィールド調査の際にカルナータカ州北部とマハーラーシュトラ州南部において、新たに採集したインド矮性コムギについても解析を行った(表2、付表1)。

解析した29系統にすでに解析していた3系統(Sph1, Sph2, Sph3)を加えた32系統のインド矮性コムギのうち、インド及びパキスタンで採集された系統におけるマイクロサテライト座の平均アリル数は1.13、Hの平均値は0.029であった。この値はこれまでに調査した世界各地の普通系コムギ73系統の値(平均アリル数: 1.91、平均H = 0.0808、Hirosawa *et al.* 2004)と比較してかなり小さいことが判明した。

また、インド矮性コムギではH10、H11、H12、TK5の4つのプラストタイプが見出された(表2)。H10型は普通系コムギに最も高い頻度で見られる型で、全世界の普通系コムギの約60%を占める。一方、H11とH12はインド矮性コムギ以外には見られない固有の型であり、DNAの構造解析を行ったところWCt21座とWCt22座を含むDNA領域に部分重複を伴う構造変異を持っているため約18bp大きなアリルサイズになっていると推定された(Hirosawa *et al.*

2004)。なお、TK5 型を示す 1 系統 (3501 番) は北米で採集された系統であることから、この型は例外的なものと考えられる。

これまでに世界各地の普通系コムギで見出されたプラストタイプ (Hirosawa *et al.* 2004) をあわせると、普通系コムギでは 17 のプラストタイプがみられたことになる。図 7 はインド亜大陸でみられた 4 つのプラストタイプとその他の地域のタイプの遺伝的関係を示す系統樹である。この図から明らかのように、世界の普通系コムギのプラストタイプはエンマーコムギと同様に 2 つの明瞭に分化したプラストグループ I と II にわかれる。インド矮性コムギの 4 つのプラストタイプはいずれもプラストグループ I に属しており、プラストグループ II に含まれるものは見られなかった。また、H11 と H12 は互いにきわめて近縁な関係にあるが、特異的な構造変異を共有するユニークな型であることがわかる。

インド矮性コムギのプラストタイプの地理的分布を示したのが図 8 である。インド亜大陸において H10 型と H11 型のそれぞれの地理的分布には大きな分化がみられなかったが、H12 型はパキスタンにのみ見られた (図 8)。

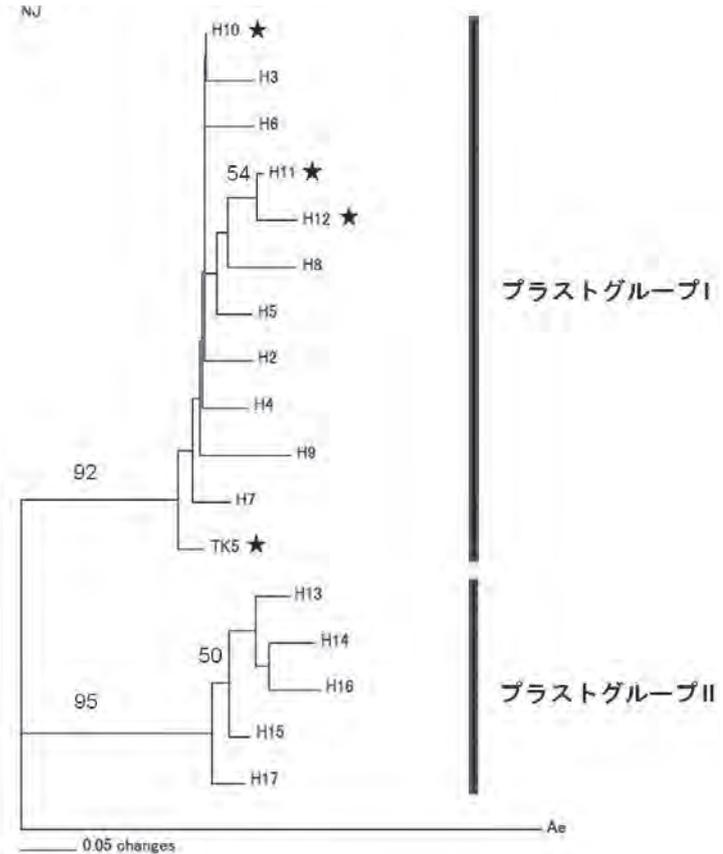


図 7 普通系コムギに存在する 17 のプラストタイプの遺伝的関係をあらわす NJ 系統樹。インド矮性コムギにみられたプラストタイプは星印で示した。系統樹の枝の下の数字は 1000 回のリサンプリングによるブートストラップ値を示す

考察

インド亜大陸へのエンマーコムギの伝播：母系からの考察

インド亜大陸のエンマーコムギは、すべての系統がプラストグループ I に属していることが明らかになったことから、この地域のエンマーコムギがプラストグループ I に代表される母系に属しており、西南アジアに起源したエンマーコムギのうちのプラストグループ I に属するものだけがインド亜大陸にもたらされ、第二の母系に属するものは導入されなかった事を示唆している。インド亜大陸のエンマーコムギの葉緑体ゲノムの遺伝的多様度 (平均 $H=0.0358$) は、世界各地のもの ($H=0.1271$) より低かったことも併せて考えると、コムギ属植物の中でも最も初期に西南アジアで栽培化され、全体として大きな遺伝的多様性をもつエンマーコムギのうち

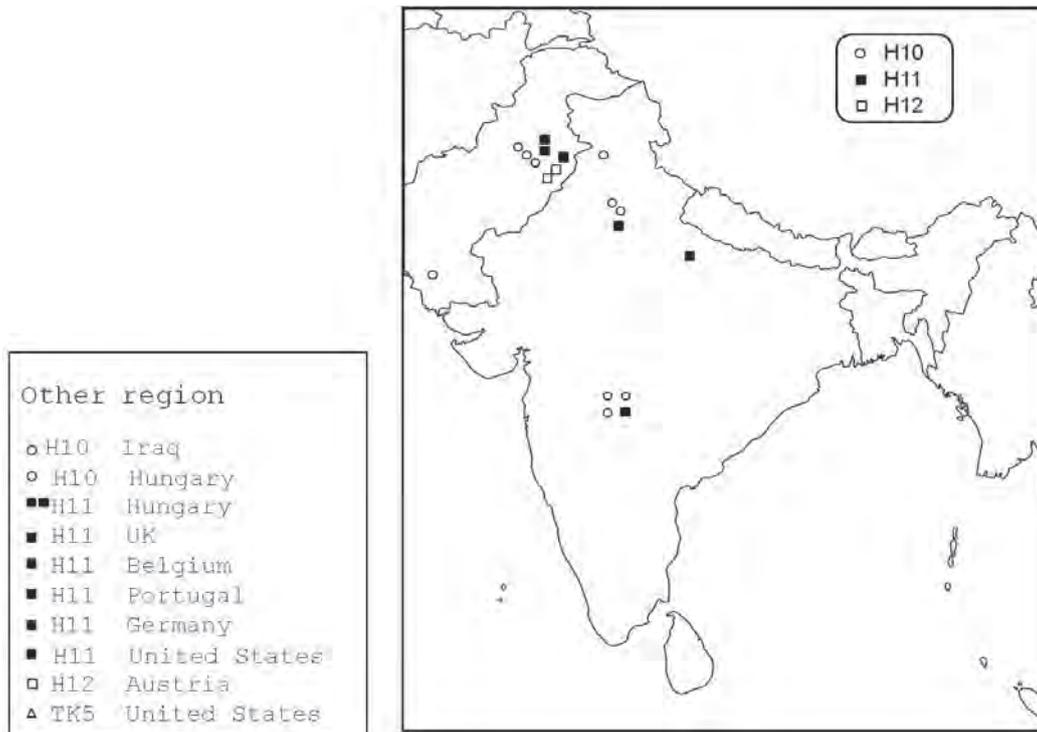


図8 インド矮性コムギのプラストタイプのインドおよびパキスタンにおける地理的分布

のごく限られたものがインド亜大陸に導入されたことが示唆される。

また、本研究でインド亜大陸のエンマーコムギから特徴的な5つのプラストタイプ (E10, E15, E26, E30, E49) が見出された (表1、図5)。このうち3つのプラストタイプ (E15, E26, E30) はアラビア半島と接する東アフリカのエチオピアで高い頻度で見ついている。E15はオマーンでも見出された。

また、TK4とTK6は本研究で新たに発見されたプラストタイプであり、それぞれサウジアラビアとオマーンに分布している (図6)。どちらのプラストタイプもE26とE30と遺伝的類似性が高く、ともにプラストグループI-bに属していた (図5)。

これらの結果は、インド亜大陸のエンマーコムギの遺伝的特徴がエチオピアやアラビア半島南部のエンマーコムギと類似していることを示しており、古代に東アフリカからアラビア半島を経てインド亜大陸にもたらされた可能性を示唆している。アフリカ東岸からアラビア半島南端を経てインド亜大陸に至るアラビア海ではモンスーンの影響によって夏は南西の、冬は北東の季節風が吹き、これを利用した海上の交易ルートが古くから存在したことが知られている。インド亜大陸のエンマーコムギはこの海のルートによって東アフリカから導入されたのかもしれない。これまでの研究からイラン以西の地域ではE26やE30のような特徴的なプラストタイプをもつエンマーコムギの頻度は非常に低いことが明らかになっている。このことから、インド亜大陸に現存するエンマーコムギがユーラシアを内陸で東西に結ぶルートを通ってきたのではなく、アラビア海のルートによってもたらされた可能性が高いと考えられる。

インド矮性コムギの葉緑体ゲノムの多様性と起源

インド矮性コムギの特徴的な形質は3D染色体上の多面発現遺伝子*S*に起きた突然変異によることが明らかにされている (Sears 1942)。このコムギがインド亜大陸に固有の亜種であるこ

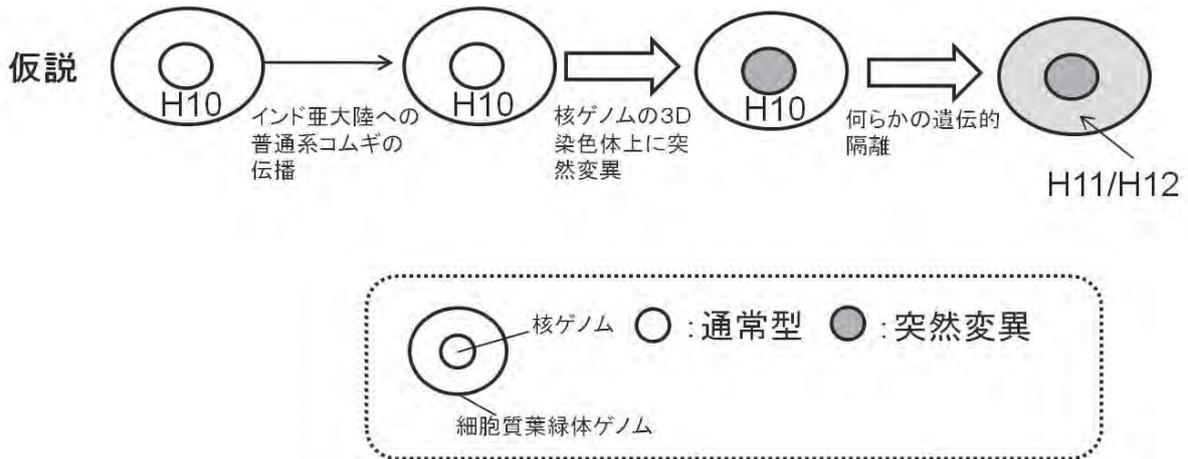


図9 インド矮性コムギの起源に関する仮説

とを考慮すると、西アジアで起源した普通系コムギ（おそらくパンコムギ）がインド亜大陸に伝播した後、この地域内で *S* 遺伝子座に変異 (*s1* 対立遺伝子) を持つものが生じてインド矮性コムギが起源した可能性が最も高い。したがって *S* 遺伝子座の変異を詳細に解析できればこのユニークなコムギの起源を解明するための重要な手がかりが得られると考えられる。しかし、*S* 遺伝子座の分子レベルにおける構造と機能については全く不明であるため、今後この遺伝子の直接的な解析が望まれる。

本研究ではインド矮性コムギの葉緑体ゲノムのマイクロサテライト座にみられる変異を調査し、すでに明らかになっている世界各地の普通系コムギの結果と比較した。その結果、インド矮性コムギの葉緑体ゲノム（平均 $H=0.0279$ ）の遺伝的多様度は、世界各地の普通系コムギの平均値（ $H=0.0808$ ）より低かった。また、平均アレル数も同様にインド矮性コムギ（平均アレル数 = 1.13）の方が世界各地の普通系コムギの平均値（1.91）より低かった。このことは西アジアで起源した普通系コムギのうちのごく限られたグループがインド矮性コムギの系譜につながることを示唆している。

インド亜大陸（インドとパキスタン）のインド矮性コムギには、3つのプラストタイプ（H10、H11、H12）が見出された（表2）。H10、H11、H12はそれぞれ45%、45%、10%の頻度であった。H10は世界の普通系コムギ（*T. aestivum*）において最も高い頻度で存在するプラストタイプである。一方、H11とH12はインドとパキスタンに固有のプラストタイプである。今回の研究では、インド亜大陸のインド矮性コムギは普通系コムギに普遍的なプラストタイプを持つものと地域固有のプラストタイプを持つものに二分され、両者は地理的に混在して分布することが判明した（図8）。上記のように、このコムギの起源については不明な点が多いが、本研究の結果から以下のような仮説が考えられる（図9）。仮説：インド亜大陸にH10をもつ普通系コムギ（おそらくパンコムギ）がもたらされた後、このコムギの中で3D染色体に突然変異を起こした個体が現れてインド矮性コムギが誕生した。その後、人間によって異なる品種として栽培され遺伝的に隔離されたことでH10をもつインド矮性コムギの一部の系統から、H11やこれと極めて類縁性が高いH12をもつ系統が誕生した。このような仮説を検証するためには、今後インド矮性コムギの核ゲノムの変異について詳細に解析する必要がある。

欧州で過去に採集されたインド矮性コムギのほとんどがH11型を持っていた。これらの系

統はいずれも 20 世紀の初頭に欧州で採集されたものであるが、これらがいつごろ最初に欧州にもたらされたのか記録がない。しかし、欧州における考古学的研究から古代の欧州でこのコムギが栽培されていた可能性は低い (Zohary and Hopf 2000)、大航海時代以降に欧州に持ちこまれたと考えられる。欧州のインド矮性コムギのほとんどが H11 型を示したということは、インド亜大陸が植民地化されたころのインドでは H11 型のインド矮性コムギの頻度が高かったことを物語っているのかもしれない。

謝辞

本研究は、総合地球環境学研究所プロジェクト H-03「環境変化とインダス文明」により行った。また、研究に用いたコムギの系統の一部は United States Department of Agriculture, ARS, National Genetic Resources Program から提供を受けた。これらの支援に対し、ここに心から感謝の意を表す。

【引用文献】

- 大田正次・千葉一・森直樹・三浦励一 (2010)「生業システム研究グループ 2009 年度活動報告」『環境変化とインダス文明 2009 年度成果報告書』、総合地球環境学研究所、93-102 頁
- Felsenstein, J. (1985) "Confidence limits on phylogeny: An approach using the bootstrap", *Evolution* 39 : 783-791.
- Hirosawa, S., Takumi, S., Ishii, T., Kawahara, T., Nakamura, C., Mori, N. (2004) *Chloroplast and nuclear DNA variation in common wheat : insight into the origin and evolution of common wheat*
- Ishii, T., Mori, N., Ogihara, Y. (2001) "Evaluation of allelic diversity at chloroplast Microsatellite loci among common wheat and its ancestral species", *Theor. Appl. Genet.* 103: 896-904.
- Lilienfeld, F. A. (1951) "Kihara, H. : Genome-Analysis in Triticum and Aegilops X. Concluding Review", *Cytologia* 16: 101-123.
- Liu, Y.-g., Mori, N., Tsunewaki, K. (1990) "Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis in wheat", In: Genomic DNA Library construction and RFLP analysis in Common wheat. *Jpn. J. Genet.* 65: 367-380.
- Mori, N., Ishii, T., Ishido, T., Hirosawa, S., Watatani, H., Kawahara, T., Nesbitt, M., Belay, G., Takumi, S., Ogihara, Y., Nakamura, C. (2003) "Origins of domesticated emmer and common wheat inferred from chloroplast DNA fingerprinting", In : Proc Xth Int. *Wheat Genet Symp, Paestum, Italy.* pp. 25-28.
- Percival J (1921) *The wheat plant (A monograph)*. Duckworth and Co., London
- Saitou, N., and Nei, M. (1987) "The neighbor-joining method: A new method for Reconstructing phylogenetic trees", *Mol. Biol. Evol.* 4: 406-425.
- Sears E.R. (1947) "The sphaerococcum gene in wheat", *Genetics* 32: 102-103.
- United States Department of Agriculture, ARS, National Genetic Resources Program. Germplasm Resources Information Network - (GRIN). [Online Database] National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. URL: <http://www.ars-grin.gov/>
- Weber, S. (1999) "Seeds of urbanism: palaeoethnobotany and the Indus civilization", *Antiquity* 73: 813-826.
- Weber, S. (2010) "Does size matter: the role and significance of cereal grains in the Indus civilization", *Archaeol. Anthropol. Sci.* 2: 35-43.
- Zohary, D., Hopf, M. (2000) *Domestication of Plants in the Old World 3rd ed.* Oxford Univ. Press, New York

付表 1 本研究で用いたエンマーコムギとインド矮性コムギの系統

コード番号	オリジナル系統番号 ¹⁾	種名	採集地
2750	Citr4013	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Madhya Pradesh
2751	Citr12213	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Bihar
2752	Citr12214	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Bihar
2753	Citr14822	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Eritrea
2754	PI40919	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Gujarat, Kathiawar
2755	PI94613	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Saudi Arabia
2756	PI94628	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India
2757	PI94664	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Saudi Arabia
2758	PI94671	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Afghanistan
2759	PI101971	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Maharashtra
2760	PI164578	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Tamil Nadu
2762	PI217637	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Tamil Nadu
2763	PI217639	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Tamil Nadu
2764	PI217640	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Tamil Nadu
2765	PI248990	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Andhra Pradesh
2766	PI248991	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Andhra Pradesh
2767	PI310471	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Delhi
2768	PI322232	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Delhi
2769	PI322233	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Delhi
2770	PI427274	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Delhi
2771	PI532302	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Oman
2772	PI532304	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Oman
2773	PI532305	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Oman
2774	PI532306	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Oman
2775	PI532307	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	Oman
3504*	PI168685	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	United States, Kansas
2007-9-30-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Nilgiri Hills
2007-9-30-2		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Nilgiri Hills
2008-10-5-1-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, I. D. Hari (Ka)
2008-10-5-1-2		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, I. D. Hari (Ka)
2008-9-29		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Super-market in Mysore
2009-9-13-1-2		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Mudhare (Ma)
2009-9-13-2-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Baramati (Ma)
2009-9-13-3-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Baramati (Ma)
2009-9-17-1-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Shirur (Ma)
2009-9-17-1-2		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Shirur (Ma)
2009-9-18-1A-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Pune (Ma)
2009-9-18-1B-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Pune (Ma)
2009-9-18-1D-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Pune (Ma)
2009-9-18-1E-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Pune (Ma)
2009-9-19-1-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Sarud (Ma)
2009-9-20-1-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Herale (Ma)
2009-9-20-2-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Tamdalage (Ma)
2009-9-20-3-3		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Sangli (Ma)
2009-9-20-4-1		<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Mhaisale (Ma)
2657	KU 493	<i>T. turgidum</i> ssp. <i>dicoccum</i>	India, Nirgiris Hills, Tamil Nadu
3501	Citr17737	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	United States, Maryland
3503	PI115818	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Panjab
3505	PI182118	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Sind
3506	PI190982	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Belgium
3507	PI191301	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Potugal
3508	PI272580	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Hungary, Pest
3509	PI272581	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Hungary, Pest
3510	PI277141	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Germany
3512	PI277164	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3513	PI277165	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3514	PI278650	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	UK
3515	PI282451	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India
3516	PI282452	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India
3517	PI323439	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Austria, Vienna
3518	PI324491	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Delhi
3519	PI324492	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Delhi
3520	PI330556	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	UK
3521	PI337997	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Delhi
3522	PI352498	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India
3523	PI352499	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India
3524	PI40941	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3525	PI40942	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3526	PI40943	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3527	PI40944	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan, Panjab
3528	PI42013	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Uttar Pradesh
3530	PI70711	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Iraq
2010-2-16-2		<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Gulgunjnāli, (Ma)
2010-2-16-3		<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Gulgunjnāli, (Ma)
2761**	PI164582	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	India, Tamil Nadu
Sph1	KU 162-1	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	unknown
Sph2	KU 162-2	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan
Sph3	KU 3004	<i>Triticum aestivum</i> ssp. <i>sphaerococcum</i>	Pakistan

注 1) オリジナル系統番号について

KU: Plant Germ-plasm Institute, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 617, Japan

PI, Citr: United States Department of Agriculture, ARS, National Genetic Resources Program.

Germplasm Resources Information Network - (GRIN). [Online Database]

*: ジーンバンク登録上は *Triticum aestivum* ssp. *sphaerococcum* であったが形態などから *T. turgidum* ssp. *dicoccum* と判断したもの

** : ジーンバンク登録上は *T. turgidum* ssp. *dicoccum* であったが形態などから *Triticum aestivum* ssp. *sphaerococcum* と判断したもの