

日本におけるイネの起源と伝播に関する一考察

—遺伝学の立場から—

佐藤洋一郎

1. はじめに

日本のイネ品種は、近世以降中国より導入された陸稲品種を別にすれば、遺伝的に均一な集団であると考えられてきた。ある生物集団が遺伝的に均一であることはその集団が単一の起原をもつことを示唆する。日本のイネが遺伝的に均一であるという認識は日本の水稻品種の1元説を支持する理論的基礎となってきた。しかし最近になって日本のイネが少なくとも過去においては遺伝的に異質な集団から成っていたと考えなければ説明がつかないデータが複数報告されてきた。これらを整理すると日本のイネは単一の祖先を持つと考えるより、中国大陸およびそれに加えて熱帯島嶼由来の2つの伝播経路があったと考えたほうがよいように思われる。

日本のイネの起原と伝播にかかわる問題でもうひとつ未解決の問題は、北日本に分布する早生品種の成立の過程である。従来、日本のイネ品種は北進の過程で繰り返しおこった突然変異によって生じた早生遺伝子が自然交配などで集積されて早生化したと考えられてきた。しかしそれではイネが日本に伝来してから急速に北進したという事実をうまく説明することができない。一方、上に述べたように日本のイネが2つの起原をもち、それらが自然交雑を起こしたと考えるならばこの急速な早生化は難なく説明できる。

この論文では、遺伝的な多型性や遺伝子の地理的分布に関する最近の遺伝学上の研究成果を踏まえながら、日本イネの起原と伝播および早生品種の成立に関する上記2つの問題についての1つの仮説を提示したい。

2. 雑種弱勢遺伝子の分布からみた日本のイネ品種の起原

雨宮と明峰(1963)は、日本で育成された品種農林8号とペルー原産の在来品種JamaicaとのF₁植物が著しく虚弱な生育を示す現象をみいだした。この現象を雑種弱勢という。この現象は1対の遺伝子、*Hwc-1*と*Hwc-2*遺伝子の補足作用によって支配されている。つまり*Hwc-1*および*Hwc-2*遺伝子はそれら単独では生育に何の影響をも及ぼさないが、両者が共存する個体の生育を著しく虚弱なものにしてしまう作用を持っている。農林8号およびJamaicaの遺伝子型はそれぞれ *hwc-1 hwc-1 Hwc-2 Hwc-2* および *Hwc-1 Hwc-1 hwc-2 hwc-2* である。ある品種が*Hwc-1*遺伝子や*Hwc-2*遺伝子をもつかどうかは外見上わからないから、雑種弱勢に関する遺伝子型に強い選抜が加わったと

は考えられない。したがってこのような遺伝子の分布は、過去における品種の伝播経路を比較的よく反映しているとみることができる。

補足遺伝子のこの性質を利用すれば、ある品種の補足弱勢遺伝子の遺伝子型（2個の弱勢遺伝子のどちらを持つか、それともどちらも持たないか）は、この品種に *Hwc-1* 遺伝子だけをもつ系統、および *Hwc-2* 遺伝子だけをもつ系統を交配して得られる2種類の F_1 植物の生育が正常か虚弱かによって判定することができる。つまり、*Hwc-1* 系統 (Jamaica) との F_1 が正常で *Hwc-2* 系統 (農林8号など) との F_1 が虚弱となる品種は *Hwc-1* 遺伝子をもっていると考えることができる。逆に *Hwc-1* 系統との F_1 が虚弱、*Hwc-2* 系統との F_1 が正常となるような品種は *Hwc-2* 遺伝子をもっていると考えられる。また、2つの F_1 が両方とも正常な生育を示したなら、その品種は2つの弱勢遺伝子のどちらをももたない *hwc-1 hwc-1 hwc-2 hwc-2* のタイプの品種であると判定される。

Sato and Hayashi (1983) および Sato and Morishima (1987) は、この方法で日本を含むアジア各地の在来品種における *Hwc-2* 遺伝子の分布を調査した。*Hwc-1* 遺伝子をもつ品種は今のところアジアには1つも見いだされない。つまり農林8号との交雑 F_1 で弱勢が発現された品種はアジアには見つかっていない。*Hwc-1* 遺伝子はまれな遺伝子であることがわかる。一方、図1に示すように *Hwc-2* 遺伝子はインド型品種 (*indica*, 図中四角で示す) にはごくまれにしか見つからないが日本品種 (*japonica*, 図中丸で示す) には広く分布する。また日本型品種でもブータンから中国雲南省にかけての陸稲地帯やフィリピン、インドネシアなどの熱帯島嶼などに広く分布する熱帯日本型品種にはあまりみられないが、日本、朝鮮や中国北中部などに広く分布する温帯日本型品種には極めて高い頻度で分布することがわかった。日本の品種はほとんどが温帯日本型であり、*Hwc-2* 遺伝子は高い頻度 (93%) で見いだされる。しかし少数の品種 (7%) は *Hwc-2* 遺伝子をもっていない (遺伝学の用語では、その対立遺伝子で弱勢を引き起こさない *hwc-2* 遺伝子をもっていると言う)。日本には頻度こそ違うが *Hwc-2* をもつ品種と *hwc-2* 遺伝子をもつ品種が混在していたと考えられる。このように1つの遺伝子座の複数の遺伝子が混在する状態を遺伝的多型性という。

hwc-2 遺伝子の地理的分布から日本のイネ品種の伝播経路を推定することができる。図1に示したように *hwc-2* 遺伝子をもつ品種は中国大陸はじめ熱帯島嶼など日本の近隣地域の各所に多く分布する。しかし、*hwc-2* 遺伝子をもつ品種のうち中国大陸の品種は調査された限りみなインド型であって、これらが日本における *hwc-2* をもつ品種の祖先とは考えにくい。インド型と日本型は多くの遺伝子座の遺伝子型にちがいがあって、どちらか一方が他方からすぐに分化してきたとは考えにくいからである。これに対して台湾からフィリピン、インドネシアにかけて分布する *hwc-2* をもつ品種の多くは熱帯日本型である。日本の *hwc-2* 遺伝子は熱帯島嶼から伝来したと考えるのが自然であろう。この仮説を支持するデータもある。沖縄から奄美群島の在来品種では *hwc-2* 遺伝子をもつ品種の比率は日本の他の地域よりずっと高く30%にも達する。そしてこれら *hwc-2* 遺伝子をもつ日本の在来品種は150 cmを越える高い草丈、赤米、長い第1本葉などフィリピンやインドネシアの陸稲品種とよく似

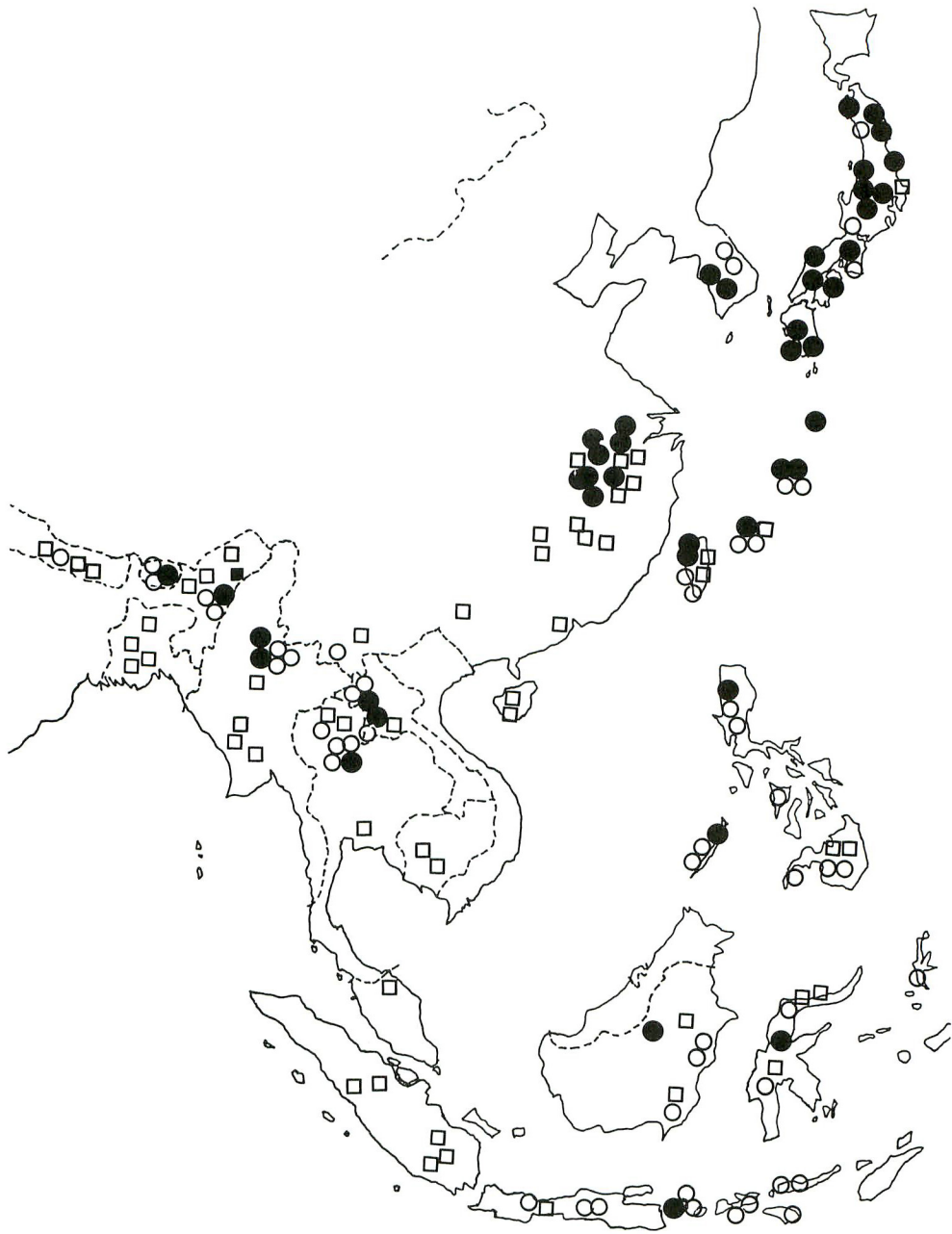


図1 アジアの在来品種における補足弱勢遺伝子 *Hwc-2* の分布
indica は四角, *japonica* は円で示す。■および●は *Hwc-2* 遺伝子をもつ品種, □および○は *hwc-2*
 遺伝子をもつ品種を示す。

Fig.1 Geographical distribution of *Hwc-2* and *hwc-2* genes in *indica* and *japonica* cultivars in Asia.

た特性をもつ傾向がある。これらの特性は中国の日本型品種（粳）にはまれにしか見つからない。つまり日本の在来品種に現存する *hwc-2* 遺伝子は中国大陸から伝来したと考えるより熱帯島嶼より伝来したと考えるほうがいろいろな事実をよく説明できる。

ただし、現存する *hwc-2* 遺伝子をもつ在来品種の多くは *Hwc-2* 遺伝子をもつものと同じく温帯日本型に属し、南方より伝播した当時のままの姿をとどめているのではないと考えられる。とくに東北地方のような高緯度の早生地帯には、西南暖地で栽培したとき晩生～極晩生を示すような南方の品種がそのまま適応するとは考えられない。*hwc-2* 遺伝子をもつ品種が自然交雑によって日本の栽培環境に対する適応性を獲得し各地に伝播したと考えるのが自然であろう。

3. 在来品種の遺伝的多様性

さて、*Hwc-2* 遺伝子座にみられるような遺伝的多型性は日本のイネ品種において例外的な現象とはいえないというのが最近の研究成果である。むろん日本のイネ品種が遺伝的に均一であるとは言ってもすべての品種がまったく同じというわけではない。ある任意の遺伝子座に多型性が認められたとしてもそのことがただちに、日本のイネの複数起原説を支持する根拠となるわけではない。

筆者らが注目しているのは、ここにあげた F_1 弱勢、雑種黄化や、ここでは取り上げなかった雑種植物の配偶子や種子が不稔となる雑種不稔性などのように、遺伝子の自由な交換を妨げる現象（生殖的隔離）を支配する遺伝子である。というのはこれらの現象を支配する遺伝子についての遺伝子型は、近縁品種の集団内では均一であることが多いからである。つまり、これらの遺伝子についての遺伝子型が多型的である集団は、遺伝的に遠縁な祖先からなる集団である可能性が大きい。次に、日本のイネがそうした遺伝子について多型的な例を2つあげる。最初は雑種集団 (F_2) の $1/16$ の個体が苗の時期に葉に黄化をおこして枯死する現象（雑種黄化）の例である。この雑種黄化は2つの独立な遺伝子座の劣性遺伝子 *hca-1* と *hca-2* によってもたらされる現象である (Sato *et al.* 1984)。つまりこれら劣性遺伝子の一方だけをもつ品種はどちらの劣性遺伝子も持たない品種同様正常に生育するのに、両方の劣性遺伝子を持つ個体だけが黄化を起こして死んでしまう。両遺伝子の分布は Sato and Morishima (1988) によって調べられている。それによれば、*hca-1* 遺伝子をもつのは滋賀県の在来品種 J-147 はじめ2、3の品種だけであるが、*hca-2* 遺伝子は、日本型品種に広く分布する。ただしその分布には、弱勢遺伝子 *Hwc-2* の場合のような温帯日本型、熱帯日本型間での偏りはない。日本の在来品種は大部分が温帯日本型であって、やはり *hca-2* 遺伝子をもつものともたないものがあり (Sato and Morishima 1988)、遺伝子座について多型的である。

もう1つ、 F_1 弱勢や雑種黄化のような生殖的隔離の現象ではないが、黒色穎の例をあげることができる。野生イネや一部のインド型品種は粳（穎）の色がメラニン色素の働きで黒くなるが（黒色穎）、この形質は3つの遺伝子 (*Ph*, *Bh-a*, *Ba-b*) に支配されていることがわかっている。北海道大学の前川博士（前川：1982）は、日本産各地産の在来品種を用いてこの3遺伝子がそれらの品種にどのよ

うに分布しているかを調べた。黒色穎は3遺伝子座のすべてについて優性遺伝子をもったときに初めて発現され、そのどれが欠けても通常の品種と同じ黄色っぽい色調を示す。黒色穎に関する遺伝子型の検定は、補足弱勢遺伝子の場合と同じように、これら3遺伝子のうち1つだけあるいは2つを持つ系統、というようにいろいろな遺伝子型の検定系統を準備しておき、被検定品種と検定系統とを交雑してできたF₁の籾の色で判定する。

調査の結果、日本の品種は3遺伝子のうち、*Ph* と呼ばれる遺伝子座については単一で日本の品種のほとんどが劣性の *ph* 遺伝子をもつが、残りの2遺伝子座については多型的であることがわかった。つまり日本の在来品種の中には、この2遺伝子座 *Bh-a*, *Bh-b* の遺伝子の組合せでできる4遺伝子型のすべてがみられるというわけで、この2遺伝子座について日本の在来品種がやはり多型的であることが示された。またそれらの分布は地理的な偏りは示さず、日本国内の各地にまんべんなく広がっていた。

ある集団が、遠縁品種同志の交配でしか分離しない遺伝子について多型的となる原因は、1) その集団が複数の異なる祖先をもつ場合、2) 祖先集団がもともと多型的であった場合、または3) 集団自体が古くそのなかで突然変異によって新しい遺伝子が集積された場合、のいずれかである。日本の在来イネ品種の場合、イネが日本に伝来してからの時間、つまり日本のイネという集団ができあがってからの時間がたかだか3,000年程度（これは3,000世代を意味する）に過ぎないことや、生殖的隔離など上にあげた例がおもに遠縁交雑に起きる現象であることを考えると、この多型性を3)の突然変異などに求めるのは困難である。1)と2)のどちらが正当かを検討するには日本の近隣地域におけるこれら遺伝子の分布をよく調べる必要があるが、第1節で述べたF₁弱勢を支配する *Hwc-2* 遺伝子の日本近隣地域における分布からは1)のように考えるのが妥当であると思われる。本節であげた事例の遺伝子の地理的分布はまだ詳細にはわかっていないが、これらの遺伝子の分布が明らかになってくれば、日本へのイネの伝播経路もより正確に推理できるようになるであろう。

4. 早生品種の成立と日本稲の伝播

日本におけるイネの起原や伝播に関する問題でもう1つ明らかにされなければならない問題は、北部日本などに分布する早生品種の出所である。日本列島は南北にイナ作地帯の緯度差は20度近くにも及ぶ。イネがこの緯度差を越えて各地に適応するためには早晩生に大きな変異を伴わなければならない。事実、現存する各地の在来品種を同一条件で栽培してみると極早生のものと極晩生のものとで開花期に2カ月以上の開きがあることが確かめられる(図2)。この開花時期の変異は遺伝的変異で、従来イネが日本に伝来してから後に徐々に生じた変異と考えられてきた。確かに西日本にイネが伝来してから北進して北日本に定着するのに1,000年のオーダーの時間がかかったのであれば、早生遺伝子が突然変異によって生まれたものと考えことに大きな矛盾はない。しかし最近の考古学的証拠によれば、北日本に稲作が伝わった時期が紀元前にまで遡ると考えるのが自然であり、イネが日本に伝来し

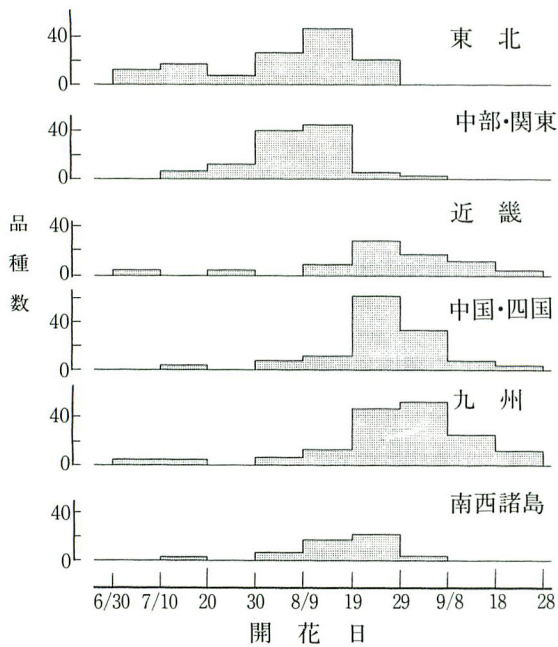


図2 日本各地の在来品種の開花日の変異
 多数の品種を同一環境下で栽培した時に観察される変異は遺伝的変異である。北部日本の品種が早生であるのはその環境によるのではなく早生となる遺伝子構成を持っているためである。

Fig.2 Variation in heading date among native cultivars in six localities of Japan.

ときの開花までの時間(基本栄養生長性, BVP)で、インドネシアの bulu 品種やフィリピンの陸稲などで長く、多くのインド型品種や日本の品種で短いことが知られている。

早生や晩生といった性質は、遺伝的にはこの PSP と BVP の組合せで決まる。日本のような中・高緯度地域では晩生品種は PSP と BVP のどちらか一方が長い(大きい)が、早生となるには PSP が短いかまったくなく、かつ BVP が小さいという2つの条件をみたすことが必要である。

ここで注目されることは、早生品種の起原として、① PSP および BVP を小さくする(短くする)突然変異のほか、② BVP が長く PSP が小さい晩生品種と BVP は短い長い PSP の晩生品種との交雑による BVP も PSP も短い(小さい)組換え型が考えられることである。これらの2種類の晩生品種は西南暖地では同じ頃に出穂する可能性が高く、自然交雑を起こす機会は充分ある。理論的にはこうした交雑の後代には BVP, PSP がともに短い早生の分離個体がわずかではあるが出現することが予想される。事実これらに相当する2つの晩生品種を人工的に交配させ、その雑種第2代を栽培してみると、BVP も PSP も短い早生の個体が数パーセント分離することがたしかめられた(図

てから北日本に伝播するまでの時間も以前考えられていたよりずっと短いと考えなければならなくなってきた。こうなると、早生遺伝子の起原を、従来のように北進過程で生じた突然変異に求めるには無理が生じる。突然変異の頻度はそう高くはないと考えられる。ところが、日本のイネの起原を中国大陸と熱帯島嶼の2つに求めると、この急速な早生品種の分化を無理なく説明できることがわかった。このことを少し詳しく述べる。

本論に入る前に、早生や晩生といった開花期の早晩性の遺伝様式を説明しておこう(図3)。

イネは短日植物で、開花は短日下で促進され、長日下では抑制、遅延する。開花期の促進の程度(短日性)には大きな変異があつて、それに関する遺伝子もみつかっている。短日性は、長日条件(たとえば14時間日長)と短日条件(たとえば10時間日長)における開花までの日数の差(PSP)で表される。開花時期を調節する遺伝的機構はもう1つある。それは高温・短日というイネの開花にとって好適環境で栽培された

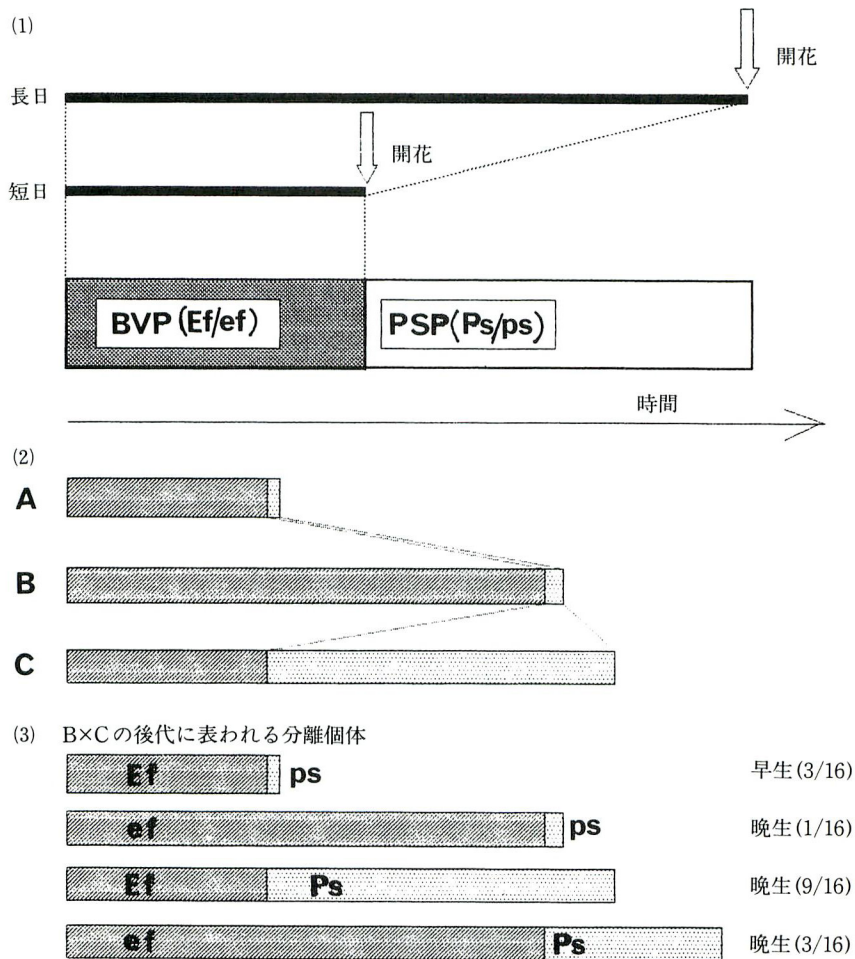


図3 イネの開花日を決める要因とその遺伝様式を示す模式図

イネの開花日は高温短日条件での開花まで日数で表される基本栄養生長性の長さ (BVP) と高温長日条件での開花までの日数と BVP の差で表される感光相の長さ (PSP) によって決まる。BVP や PSP を支配する遺伝子はすでに知られており、ここではそれらを Ef/ef , Ps/ps の記号で書く (1)。品種の早晩性は BVP と PSP の組合せで決まるが早生となるのは BVP が短く (Ef 遺伝子による) かつ PSP が小さい (ps) 場合 (A) である。B および C はともに晩生であるが、B は BVP が長い (ef) ことによる晩生、また C は PSP が長いための晩生 (Ps) である (2)。B×C の雑種は理論的には (2) A の Ef と ps の組合せをもつ早生が F_2 世代では 3/16 の割合で出現することが期待される。

Fig.3 A schematic figure showing factors determining heading time and its inheritance.

4)。日本のイネが上に述べてきたような2つの起原をもち、それらの自然交雑により北部日本にも適応できるほどの早生品種が生まれたならば、それら早生品種が北進するのは晩生品種が早生性を獲得しながら北進するよりはずっと簡単であったと考えられる。イネの自然交雑率は通常1%内外の値を示すが、突然変異は1遺伝子座についてそれより1,000倍もまれな現象で通常10万分の1程度と言われるからである。

自然交配はどこでも起こり得るので、この仮説が正しいとすれば早生品種は西南暖地を含む日本の

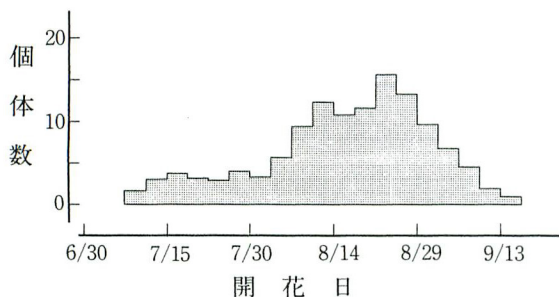


図4 フィリピンの上陸稲品種と中国のB₁品種との交雑F₂集団における開花日の変異

Fig. 4 Variation in heading date in an F₂ population derived from a Philippino upland cultivar x Chinese "keng" cultivar.

の各地に成立したはずである。事実、記録によれば出穂日が東北の早生と同程度の早生品種は九州から東北のいたるところに分布していた。そしてそれら早生品種は、高知県の二期作に代表されるように特殊な栽培様式に組み込まれた独自の適応性をもってごく最近まで実際に栽培されていたことがわかっている(盛永:1958)。BVPが長くPSPが短い晩生品種は沖縄、台湾、およびフィリピンから南の地域に、そしてその逆のPSPが大きくBVPが短い型の晩生品種は、インド型を除けば日本の西南暖地から中国大陆にかけて分布している(佐藤・林:1985, 佐藤未発表)。これら2種類の晩生の地理

的分布は日本のイネが中国大陆と熱帯島嶼部の2つの起原を持つとの仮説をよく支持している。

5. まとめ

本論文の結論は、日本の在来イネ品種が中国大陆と熱帯島嶼の2つの起原をもつと考えれば、生殖的隔離など遠縁交雑で分離する遺伝子の多型性や地理的分布を矛盾なく説明できるばかりか、日本に伝来後の急速な北進もうまく説明できるということである。これを図5にまとめた。つまり日本のイネは、i) 中国大陆に起原し、弱勢遺伝子 *Hwc-2* および長いPSPと短いBVPをもつ温帯日本型、ii) 熱帯島嶼に起原し(または経由し) i) とは逆の遺伝子型をもった熱帯日本型の2つの起原をもつと考えることができる。熱帯島嶼からのイネがどこを經由したかははっきりしないが南西諸島を經由したとも考えられ、柳田国男の南方説が再度検討されてよいと考えられる。

もっとも、南方のイネが日本のイネの成立に大きな役割を果たしたという筆者の仮説は、朝鮮半島や他地域からのイネの伝来を否定するものではない。日本にイネが伝来した回数を数えれば限りがないというのが本当の所であろう。ただし、問題は伝来したイネがその場所によく適応し分布域を広げたり、あるいは自然交配によって持っていた遺伝子を残すなどして伝来の痕跡をとどめ得たかという

ことである。

従来、遺伝学はじめ自然科学は、日本におけるイネの祖先や伝播といった問題に余り多くを語らなかった。それはこれらの学問分野が現存する材料を解析する分野であって歴史の軸に弱いからにはほかならないが、最近の自然科学とくに遺伝学の発達は歴史の変遷を含んだ変異を解析する新しい手法を開発しつつある。たとえば遺伝子の細かい構造を比較することによって遺伝子そのものの歴史をみようとすものなどである。このような方法が確立されればわれわれの起原や伝播に関する知見は一層充実してくるであろう。

引用文献

雨宮 昭・明峰英夫(1963) イネの致死補足遺伝子に関する遺伝生化学的研究(イネの胚培養に関する研究3) 農技研報D 10: 139-226.

前川雅彦(1982) 遠縁稲間における遺伝的差異に関する研究. 北大農学部邦文紀要 13: 146-177.

盛永俊太郎(編)(1958) 「稲の日本史」, 農林協会.

佐藤洋一郎・林喜三郎(1985) 日本各地の在来イネ品種の基本栄養生長期間および感光性程度の品種間差異. 育種学雑誌 35: 72-75.

Sato, Y. I. and K. Hayashi(1983) Distribution of the complementary genes causing F₁ weakness in the common rice and its wild relatives, I. *L-2-a* gene in Asian native cultivars. Jpn. J. Genet. 58: 411-418.

Sato, Y. I., S. Matsuura and K. Hayashi(1984) The genetic basis of hybrid chlorosis found in a cross between two Japanese native cultivars. Rice Genet. Newsl. 1: 106-107.

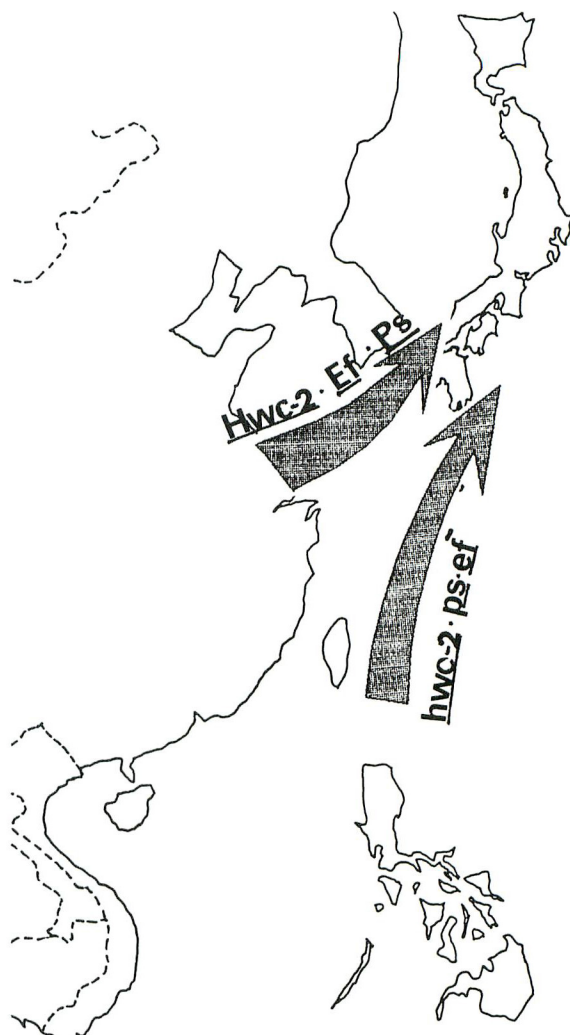


図5 日本におけるイネの伝播経路を示す模式図

Fig. 5 A schematic figure showing route of dissemination of Japanese rice.

Sato, Y. I., S. Chitrakon and H. Morishima (1986) The Indica-Japonica differentiation of native rice cultivars in Thailand and its neighbouring countries. Proc. Vth Int. Cong. SA-BRAO: 185-191.

Sato, Y. I. and H. Morishima (1988) Distribution of the genes causing F₂ chlorosis in rice cultivars of the Indica and Japonica types. T. A. G. 75: 723-727.

A new hypothesis on the parentage and dissemination of Japanese rice
—From standpoint of genetics—

Yo-Ichiro SATO

National Institute of Genetics
Mishima-city, 411, JAPAN

The parentage of Japanese rice, and the origin of early-heading cultivar in north-eastern part of Japan were discussed from viewpoint of genetics. Native cultivars in Japan and neighbouring countries were examined to survey the distribution of the genes for hybrid weakness, F_2 chlorosis and black hull-color which segregate only in crosses between distantly-related cultivars. It was indicated that Japanese native cultivars are polymorphic in terms of the gene-loci observed, suggesting Japanese rice has plural origins. Distribution pattern of the gene for hybrid weakness suggests two ways of dissemination; one was the way from mainland of China (keng type) and another was that from tropical insular. Modern Japanese rice was considered to be formed by natural hybridization between them.

Early-headed progeny is expected theoretically to appear in those hybrids, although the two parental *japonica* are both late-headed. In fact, a part of F_2 plants derived from a cross of keng x a Philippino upland cultivar headed as early as early-headed cultivars in north-eastern part of Japan. The origin of early-headed cultivar is well explained under the present hypothesis, while former one that assumes early-heading mutation seemed to be contradictory against recent findings that rice cultivation had begun at north Tohoku already in the early Yayoi dynasty.