

令和 6 年 5 月 30 日現在

機関番号：14501

研究種目：挑戦的研究(萌芽)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K20720

研究課題名(和文)パンコムギの起原地はどこか? : 植物遺伝学と考古植物学の協働による学際的研究

研究課題名(英文)Where did bread wheat originate? : Interdisciplinary study through collaboration between plant genetics and archaeobotany

研究代表者

松岡 由浩 (Matsuoka, Yoshihiro)

神戸大学・農学研究科・教授

研究者番号：80264688

交付決定額(研究期間全体) : (直接経費) 5,000,000円

研究成果の概要(和文) : 本研究は、植物遺伝学と考古植物学が協働して、パンコムギの起原地を推定するための基盤を整備することを目的として実施した。主な研究成果は次のとおり : (1) 分子マーカーを用いた調査により、タルホコムギに3つの種内系統群が存在することを確認した。(2) 交雑実験により、いずれの種内系統群に属するタルホコムギであっても、二粒系コムギとの交雑により稔性のあるF1雑種を生み出す能力を有していることが明らかとなった。(3) ムギ農耕はメソポタミア植生帯の外縁で同時多発的に発生しており、少しでもイラノ=アナトリアン植生帯に入ると、旧石器時代から続くアーモンド属等の木の実利用になることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

パンコムギは、二粒系コムギ(栽培種)が畑の周囲に雑草として生えていたタルホコムギ(野生種)と自然交雑して誕生した。しかし、パンコムギの正確な起原地は不明であり、このことが、初期コムギ農耕の全体像を理解する上で重大な障害となっている。本研究により、今後、トランスコーカサスおよびイラン北部のタルホコムギとパンコムギの遺伝的関係を解析し、かつ、この地域の遺跡出土植物情報の比較調査することでパンコムギの起原地を推定する学術的基盤を整備することができた。

研究成果の概要(英文) : This study was conducted with the aim of establishing a foundation for elucidating the origin of bread wheat through the collaboration of plant genetics and archaeobotany. The main findings are as follows: (1) The existence of three intraspecific lineages in *Aegilops tauschii* Coss. was confirmed by an investigation using molecular markers. (2) Artificial cross experiments revealed that *Ae. tauschii* belonging to any intraspecific lineage has the ability to produce fertile F1 hybrids when crossed with the *Triticum turgidum* L. wheat. (3) Wheat farming occurred simultaneously in multiple locations on the outer edge of the Mesopotamian vegetation zone, and it was revealed that the use of nuts such as almonds, which had continued since the Paleolithic period, occurred in the Irano-Anatolian vegetation zone.

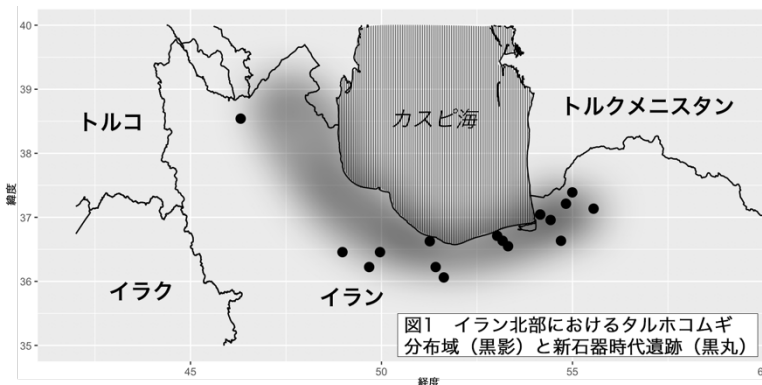
研究分野：植物遺伝学

キーワード：タルホコムギ 二粒系コムギ ユーラシア 農耕史 ゲノム比較 西アジア

1. 研究開始当初の背景

パンコムギは、二粒系コムギ(栽培種)が畑の周囲に雑草として生えていたタルホコムギ(野生種)と自然交雑して誕生した。この交雑は、トルコ南東部を中心とする「肥沃な三日月地帯」で始まった二粒系コムギ栽培の北方への伝播に伴い、三日月地帯からやや離れた地域で起きたと見られる。しかし、正確な起原地は不明であり、このことが、初期コムギ農耕の全体像を理解する上で重大な障害となっている(Matsuoka 2011. *Plant Cell Physiol* 52: 750; 丹野ら 2018. *西アジア考古学* 19: 35)。

パンコムギの起原地と目されるイラン北部の新石器時代遺跡周辺には、パンコムギの父親種タルホコムギが多く自生する(図1 遺跡地図は、Matthews and Nashli eds. *The Neolithisation of Iran* (British Association for Near Eastern Archaeology Book 3), 2013 参照)。一方、ごく最近、トランスコーカサスのアゼルバイジャンにおいて、最古の可能性のあるパンコムギが出土した(Akashi, Tanno et al. 2018. *Paleorient* 44: 75)。このことなどから、植物遺伝学と考古植物学の成果を統合的に考察して、「イラン北部説」を再検討することが今、求められている。



2017年、パンコムギの全遺伝情報(全ゲノム配列)が解読され公開された。これにより、遺伝情報量が非常に大きく(ヒトの最大5.7倍)、技術的に解析困難であったパンコムギとその祖先種でも、遺伝子の精密な比較解析(DNA多型解析)が可能となった。これらから、DNA多型解析を用いて「パンコムギと遺伝的に近いタルホコムギの自生地」を探索し、考古データと合わせて考察することで、「パンコムギが誕生したところ」に関する学際的研究を推進できる状況となった。

2. 研究の目的

本研究は、植物遺伝学と考古植物学が協働して、パンコムギの起原地を推定するための基盤を整備することを目的とした。農作物の起原地の解明は、19世紀後期から現代まで活発に研究されてきたテーマであるが、三大穀物(パンコムギ、トウモロコシ、イネ)の中でも唯一パンコムギについては、未だに決定的な証拠が得られていない。主に遺伝学の研究から、イラン北部がパンコムギの起原地として、これまで有力視されてきた。しかし、近年の考古植物学研究の進展を受け、植物遺伝学と考古植物学の成果を統合的に考察して「イラン北部説」を再検討することが今、求められている。パンコムギは、西アジアで誕生し、ユーラシア大陸全体に広がり、各地で文明を支えた。本研究により、考古学と遺伝学のデータを統合してパンコムギの起原地を推定する学術的基盤が構築されれば、初期コムギ農耕の実像を探る上でのフレームワークを提供するものとなる。

3. 研究の方法

①遺伝解析、②考古データ調査を、コロナウィルス流行による研究期間の延長(1年間)を含めて、4年間で実施した。具体的には次の通りである。

【①遺伝解析】

タルホコムギの集団構造解析:

タルホコムギの自然分布域全体をカバーする210系統を材料とし、それぞれの系統から抽出したDNAを用いてGras-Di法により次世代シーケンサー・ショートリードを取得した。次に、得られたショートリードを、公開されているタルホコムギ参照ゲノム配列にマッピングして塩基多型(SNPs)を抽出するとともに、SNPsをそれぞれのサイトにおいてどの塩基をもつかを判別する「分子マーカー」として用いて各系統の遺伝子型を決定した。SNPサイトはゲノム上に広く(すなわち、ゲノムワイドに)分布するため、ここで決定される遺伝子型は、それぞれの系統が持つゲノムの特徴(すなわち、それぞれの系統がどのような塩基組成のゲノムをもつか)を示す。そして、遺伝子型に基づく主成分分析等を行い、タルホコムギの集団構造

を明らかとし、これまでの知見と合わせて、パンコムギと遺伝的に近いタルホコムギ系統を同定した。

二粒系コムギとの F₁ 雑種の自殖着粒率データ解析：

タルホコムギ（パンコムギの父系祖先）と二粒系コムギ（母系祖先）を人工的に交雑して作出した F₁ 雑種の自殖着粒率データを、集団構造解析の結果と合わせて解析し、パンコムギの祖先となったタルホコムギの子孫である可能性の高いタルホコムギを探索した。

【②考古データ調査】

メソポタミア地方からカスピ海南西部にかけての遺跡における出土植物および地理・環境情報等を収集した。とくに植生学の著書 Zohary 1973 (Geobotanical Foundations of the Middle East, Vol. 2, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.) を精読し、遺跡出土植物を解釈した。

4. 研究成果

【①遺伝解析】

タルホコムギの集団構造解析：

Gras-Di 法によるショートリードを参照ゲノム配列にマッピングして得た SNPs を、連鎖不平衡を考慮したプルーニング（間引き）や欠損値によるフィルタリング（欠損値の高いものを取り除く）することにより、20,294 個の高品質 SNPs が得られた。これらの SNPs を用いた主成分分析により、210 系統のタルホコムギは、第一主成分スコアを基準として、大きく 3 つのグループに分かれることが明らかとなった（図 1）。これらのグループは、過去の研究で見出されたタルホコムギの 3 つの種内系統群（TauL1、TauL2、TauL3）に対応した。また、第二主成分スコアで見ると、TauL1 はさらに大きく 2 つのグループに分かれた。このことは、TauL1 内部に遺伝的に異なるサブグループがあることを示した。

Gras-Di 法とは異なる方法で取得した分子マーカーを用いた過去の研究により、タルホコムギの 3 つの種内グループのうち、TauL2 と TauL3 がパンコムギに遺伝的に近いことが複数の研究グループによって確認されている。本研究により、Gras-Di 法とそれに基づく遺伝解析を行うことで、タルホコムギの集団構造を解明し、パンコムギと遺伝的に近い種内系統群を高精度に同定できることが示された。TauL2 と TauL3 に属するタルホコムギは、イラン北部とアゼルバイジャンを含むトランスコーカサス地方に分布する。今後、これらの地域に自生するタルホコムギの遺伝子型を Gras-Di 法に基づく手法で調査し、それらをパンコムギの遺伝子型と比較することで、「パンコムギに遺伝的に近いタルホコムギの自生地」を探索することが可能となった。

二粒系コムギとの F₁ 雑種の自殖着粒率データ解析：

TauL1 (24 系統)、TauL2 (33 系統)、TauL3 (3 系統) のタルホコムギを父親（花粉親）として二粒系コムギ（Langdon 品種）と人工交雑することで作出した F₁ 雑種を栽培し自殖して種子がどのくらいついたか（すなわち、自殖着粒率）のデータを、遺伝グループ間で比較した（図 2）。自殖着粒率は、その F₁ 雑種の親であるタルホコムギの祖先がパンコムギの祖先であったかある程度表す指標となる。特に、自殖着粒率がゼロに近い値の場合、そのタルホコムギがパンコムギの祖先となったタルホコムギの子孫である可能性は低くなる。一方、自殖着粒率がどのくらい高ければそのタルホコムギの祖先がパンコムギの祖先となった可能性が高いかはわかっておらず、注意が必要である。

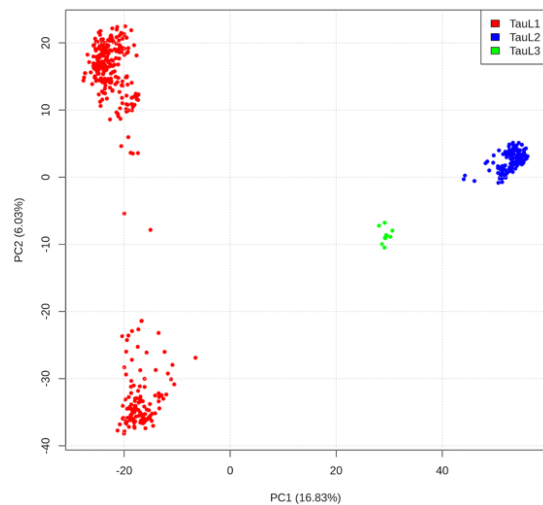


図 1 タルホコムギ 210 系統の主成分プロット。第一主成分 (x) と第二主成分 (y) それぞれ、分散の 16.83%、6.03% を説明する。色分けは、過去の研究で見出された多タルホコムギの 3 つの種内系統群 (TauL1、TauL2、TauL3) を示す。

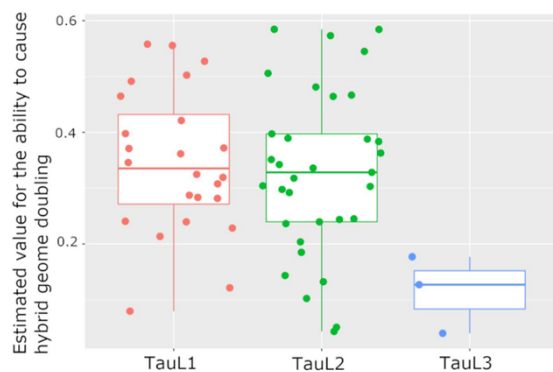


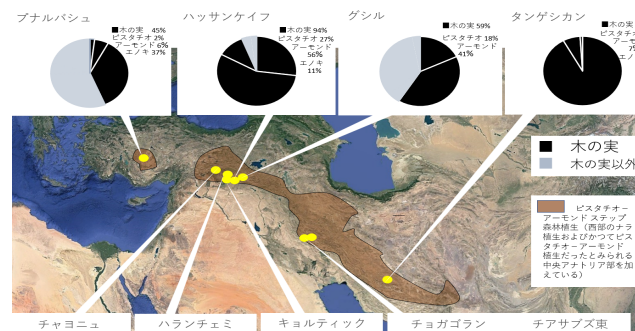
図 2 タルホコムギと二粒系コムギを人工的に交雑して作出した F₁ 雑種の自殖着粒率 (y) のタルホコムギ・グループ (x) 間での比較 (Matsuoka 2023, Genet Resour Crop Evol 70: 763–773)。

F₁雑種の自殖着粒率は、TauL1に由来する雑種（24雑種）では0.08から0.54（中央値0.34、平均値0.35、標準偏差0.13）、TauL2（33雑種）に由来する雑種では0.04から0.58（中央値0.33、平均値0.33、標準偏差0.15）、TauL3に由来する雑種（3雑種）では、0.04から0.18（中央値0.13、平均値0.11、標準偏差0.07）であった。これらにより、自殖着粒率は、TauL1に由来する雑種とTauL2に由来する雑種においては差がないことが明らかとなった。TauL3に由来する雑種についてはデータ数が少ないものの、少なくとも、自殖着粒率がゼロではないことが示された。これらの結果から、パンコムギと遺伝的に近いタルホコムギ（すなわち、TauL2とTauL3）は、二粒系コムギとの交雑により稔性のあるF₁雑種を生み出す能力を有していることが明らかとなった。この知見は、これらのタルホコムギがパンコムギの祖先となったタルホコムギの子孫であるとの仮定に矛盾せず、TauL2とTauL3タルホコムギの自生地であるイラン北部及びトランスコーカサス地方にパンコムギの起原地があることを示唆する。また、その他の知見として、自殖着粒率のみを基準としてパンコムギの祖先となったタルホコムギの子孫を絞り込むは困難であることが示された。

【②考古データ調査】

考古植物学では、これまでトランスコーカサスにおける初期のコムギ類の主だった出土事例は、前7千～前6千年期のアルメニアとアゼルバイジャンの5例程度と少なかった。本研究ではメソポタミア・サブグループ植生帯と同じイラノチュラニアン植生帯に属しておりかつ北に位置するイラノ＝アナトリアン・サブグループ植生帯における旧石器時代から初期農耕時代（新石器初頭）にかけての遺跡出土植物情報を収集した。さらに植生学の視点から農耕起源論への検討を加えた（丹野2023, 西アジア考古学 24: 15）。ムギ農耕はメソポタミア植生帯の外縁で同時多発的に発生しており、しかし少しでもイラノ＝アナトリアン植生帯に入ると、そこでは旧石器時代から続くアーモンド属、ピスタチオ属、エノキ属といった木の実利用になることが明らかとなった。この地域は過去の報告が少ないこともあり（ただし現在発掘が増えている）、出土植物と植生帯との関係から農耕起源を解釈した点は新しい。パンコムギの発祥推定地は二粒系コムギによる農耕が極めて厳しい環境であったことが改めて示された。

図3 イラノ＝アナトリアン・サブグループ植生帯の旧石器～新石器 PPNA 期の遺跡では、ムギ類が出土せず木の実利用が顕著であった（図下部のメソポタミア・サブグループ植生帯の遺跡は原図から省略している）。ハッサンケイフとタンゲシカン遺跡がオリジナルデータ（丹野2023, 西アジア考古学 24: 15）。



【結論】

本研究では、Gras-Di法を用いた遺伝子型決定とその解析により、タルホコムギの集団構造を高解像度に解明することに成功した。また、交雑実験結果の解析により、パンコムギに遺伝的に近いタルホコムギ系統群は、二粒系コムギと交雑して、生殖能力のある雑種を生み出す能力をもつことが明らかとなった。さらに、遺跡出土植物情報の比較調査により、旧石器時代から初期農耕時代（新石器初頭）において、パンコムギの起原地と従来考えられてきたイラン北部に南接する地域では、アーモンド属、ピスタチオ属、エノキ属といった木の実利用が中心であったこと、また、この地域は二粒系コムギによる農耕が極めて厳しい環境であったことが明らかとなった。本研究により、今後、トランスコーカサスおよびイラン北部のタルホコムギとパンコムギの遺伝的関係を解析し、かつ、この地域の遺跡出土植物情報の比較調査することでパンコムギの起原地を推定する学術的基盤を整備することができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Matsuoka Yoshihiro	4. 巻 70
2. 論文標題 Phylogeographic and quantitative trait locus analysis of the ability of <i>Aegilops tauschii</i> Coss., the D genome progenitor of common wheat, to cause genome doubling in the F1 hybrids with <i>Triticum turgidum</i> L., the AB genome progenitor	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Genetic Resources and Crop Evolution	6. 最初と最後の頁 763-773
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10722-022-01459-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 丹野研一	4. 巻 -
2. 論文標題 イラノ=アナトリアン植生帯における農耕以前の食糧& - タング・シ カン遺跡（イラン南部、後期旧石器時代）におけるピスタチオ属、アーモンド属、エノキ属植物の木の実の出土	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 西アジア考古学雑誌	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 松岡由浩、丹野研一、佐久間俊	4. 巻 765
2. 論文標題 パンコムギの起原地はどこか？	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 考古学ジャーナル	6. 最初と最後の頁 29-31
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Matsuoka Yoshihiro, Mori Naoki	4. 巻 10
2. 論文標題 Reproductive and genetic roles of the maternal progenitor in the origin of common wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 13926 ~ 13937
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/ece3.6985	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Mahjoob Mazin Mahjoob Mohamed, Gorafi Yasir Serag Alnor, Kamal Nasrein Mohamed, Yamasaki Yuji, Tahir Izzat Sidahmed Ali, Matsuoka Yoshihiro, Tsujimoto Hisashi	4. 巻 10
2. 論文標題 Genome-Wide Association Study of Morpho-Physiological Traits in Aegilops tauschii to Broaden Wheat Genetic Diversity	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plants	6. 最初と最後の頁 211 ~ 211
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3390/plants10020211	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Inoue Yoshihiro, Vy Trinh Thi Phuong, Asuke Soichiro, Matsuoka Yoshihiro, Tosa Yukio	4. 巻 -
2. 論文標題 Origin of host-specificity resistance genes of common wheat against non-adapted pathotypes of Pyricularia oryzae inferred from D-genome diversity in synthetic hexaploid wheat lines	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of General Plant Pathology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10327-021-00990-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 丹野研一	4. 巻 42
2. 論文標題 デュラムコムギの国内生産のための栽培法に関する基礎研究	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 龍谷紀要	6. 最初と最後の頁 41-59
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 松岡由浩
2. 発表標題 雑種ゲノム倍化を引き起こす能力の種内変異パターンがコムギ・エギロプス属の進化に関して示唆しうること
3. 学会等名 第17回 ムギ類研究会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 松岡由浩
2. 発表標題 二粒系コムギとのF1雑種でゲノム倍化を引き起こすタルホコムギの系統地理と関連遺伝子のQTL解析
3. 学会等名 第16回ムギ類研究会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 松岡由浩、森直樹
2. 発表標題 コムギ倍数性進化における雑種ゲノム倍加の重要性
3. 学会等名 日本進化学会第22回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松岡由浩
2. 発表標題 新しいタルホコムギの見方
3. 学会等名 第15回ムギ類研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 松岡由浩、森直樹
2. 発表標題 コムギ倍数性進化における雑種ゲノム倍加の重要性: 交雑実験 とQTL解析の結果から
3. 学会等名 第15回ムギ類研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Yoshihiro Matsuoka and Yoshihiro Koyama
2. 発表標題 Role of a Georgian lineage in the evolution of <i>Aegilops tauschii</i> Coss., an ancestor of bread wheat
3. 学会等名 International Scientific Conference GEORGIAN WHEAT - CONTINUOUS TRADITION OF USE AND RITUALS (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	丹野 研一 (Tanno Kenich) (10419864)	龍谷大学・文学部・准教授 (34316)	
研究分担者	佐久間 俊 (Sakuma Shun) (40717352)	鳥取大学・農学部・准教授 (15101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
ジョージア	Agricultural University of Georgia		