

総説

友岡憲彦¹: 遺伝学・育種学からみた
マメ科植物のドメスティケーションNorihiko Tomooka¹: Domestication of leguminous plants
—Perspectives from genetics and plant breeding—

要旨 種子貯蔵タンパク質やDNAの多様性解析、現生の野生・雑草アズキ集団の分布、考古学的知見は、アズキのドメスティケーションが日本で最初に進行したことを示唆している。アジア起源の近縁な作物であるアズキ、ツルアズキ、リョクトウ、ケツルアズキの比較ゲノム解析によって(A)種子サイズ、(B)裂莢性、(C)種子吸水性(休眠性)変化の遺伝的背景が明らかになってきた。種子サイズの増加は、少なくとも5~7個の遺伝子変異の蓄積によって、裂莢性消失は1~2個の遺伝子変異によって、種子休眠性消失は種特異的な1~5個の遺伝子変異によって達成されていた。近年進んだ原因遺伝子の解明とその遺伝的効果について、アズキを中心にいくつかの事例を紹介した。ほとんどの場合、ドメスティケーションは原因遺伝子の機能欠損型突然変異によってもたらされており、ドメスティケーションによる遺伝的变化が急速に進んだひとつの理由であると考えられた。これらの知見から、野生植物から特定の遺伝子の機能を壊して新たに作物を作り出す「ネオ・ドメスティケーション」と名付けた試みを、ストレス耐性を例に行っている。

キーワード: アズキ, 遺伝的背景, 起源, ドメスティケーション・シンドローム, ネオ・ドメスティケーション

Abstract Molecular analyses and present distribution of wild and weedy populations as well as recent archaeological findings suggest that azuki bean has been domesticated first in Japan. Comparative genomic analyses for azuki bean, rice bean, mungbean, and black gram revealed genetic background for major domestication traits, i.e., (A) seed size, (B) pod dehiscence, and (C) water absorption by seeds. The increase of seed size is a genetically complex process and attained by mutations of at least 5 to 7 genes, and the loss of pod dehiscence has simply attained by mutations of 1 or 2 genes for a given species, while the loss of dormancy and/or water absorption by seed is brought by mutations on different numbers and sets of genes among beans. Recent identification of domestication genes and studies on associated changes of phenotypes among beans are discussed. Most changes of domestication traits revealed are due to loss-of-function mutations, which have been selected by farmers. This might explain the reason why domestication could occur rapidly compared with evolution. Based on these findings, we try to develop a new crop by inducing artificial loss-of-function mutations on domestication genes of stress tolerant wild species. This plant breeding strategy is named “Neo-domestication”.

Keywords: azuki bean, domestication syndrome, genetic background, neo-domestication, origin

1. マメ科植物のドメスティケーション

那須(2018)は、「domestication:ドメスティケーション」やその訳語としてよく使われている「栽培化」という用語が人によって異なる意味に解釈されることが多いことを指摘した上で、これまでに提出された定義や議論に基づいて、少なくとも植物に関して言えば、「ドメスティケーション」には、1)人や動物が植物に干渉すること、2)対象の植物に突然変異に基づく表現型の変化が生じること、3)その表現型の変化をもつ個体(突然変異体)が宿主の人や動物に依存しながら集団内で維持されることで新しい種(あるいは品種)が維持されることの3点が重要であるとした。また、これら3点がすべて生じたときにドメスティケーションは成立するが、この途中の段階ではドメスティケーショ

ンの過程になることはあっても、かならずしもドメスティケーションに繋がらない場合があると考えたいた。本稿では、那須(2018)の考え方に従って「ドメスティケーション」という用語を使用する。

マメ科植物がドメスティケーションで獲得した重要な形質の変化は、(A)器官(特に食用とする種子や果実)の大型化、(B)裂莢性の消失、(C)種子休眠性の消失で、ドメスティケーション・シンドロームと呼ばれる(Doebley et al., 2006)。ドメスティケーション・シンドロームには、苦み成分の減少や日長反応性の変化、開花の斉一化なども含まれる。以下、マメ科植物の代表として、アズキ *Vigna angularis* のドメスティケーションを近縁マメ科植物と比較しながら考察する。

¹ 〒305-0856 茨城県つくば市観音台2-1-2 農研機構・遺伝資源研究センター

Research Center of Genetic Resources, NARO, Kannondai 2-1-2, Tsukuba, Ibaraki 305-0856, Japan

2. アズキの分類

アズキはササゲ属 (*Vigna* 属) アズキ亜属 (*Ceratotropis* 亜属) アズキ節 (*Angulares* 節) に分類される (Tomooka et al., 2002a)。ササゲ属の多様性中心はアフリカ大陸にあり、アジア方面 (*Plectrotropis* 亜属やアズキ亜属) およびアメリカ大陸 (*Lasiospron* 亜属) へと分布を広げながら多様な種を形成した (Maréchal et al., 1978)。アジアで種分化を遂げたアズキ亜属には、現在 23 種が記載されている (Takahashi & Tomooka, 2020)。アズキ亜属の種はすべて黄色い花を持ち、インドを中心に分布する *Aconitifoliae* 節 (作物としてモスビーン *Vigna aconitifolia* を含む)、インドから東南アジアに分布する *Ceratotropis* 節 (作物としてリョクトウ *Vigna radiata*, ケツルアズキ *Vigna mungo* を含む)、東南アジアから東アジアに分布する *Angulares* 節 (作物としてアズキ, ツルアズキ *Vigna umbellata*, クレオールビーン *Vigna reflexo-pilosa* var. *glabra* = *Vigna glabrescens* を含む) に分類される。*Angulares* 節には 13 種が記載されている。

3. アズキという種の起源と分布の拡大

野生アズキ (ヤブツルアズキ *Vigna angularis* var. *nipponensis*) は *Angulares* 節で最も北方まで分布を広げた種であり、東南アジア西北部山岳地帯 (ミャンマー北部付近) で成立した可能性が高い (Tomooka et al., 2020a)。東南アジア西北部において、より高標高地域に適応・分化した種が野生アズキで、より低標高地域に適応・分化した種が *Vigna tenuicaulis* と考えられる。*Vigna tenuicaulis* はタイ北部チェンライ近郊で発見された新種で (Tomooka et al., 2002b)、ミャンマー南部熱帯の標高 10 m 以下の地域からも収集されており (友岡ほか, 2003)、分子系統学的にアズキと最も近縁で交配可能であることから (Tomooka et al., 2002a)、耐暑性アズキ育成の有望な遺伝資源と考えられる。東南アジア西北部の山岳地帯に適応・分化した野生アズキは、類似した気候・植生をもつ照葉樹林帯の移動とともに、西方はブータン・ネパールへ、東方および北方へは中国南西部、朝鮮半島、日本列島へと分布を広げたと考えられる (Isemura et al., 2011; 山口, 2003)。

ラオス (Tomooka et al., 2006)、ミャンマー (Takahashi et al., 2019b; Tomooka et al., 2020a)、ブータン (Tomooka et al., 2008)、ネパール (Takahashi et al., 2017) において、野生アズキは主として標高 1000 m を超える山岳地帯に分布していた。これらの地域で収集された野生アズキの最も高標高の生息地はブータン・Thimphu 近郊の水田脇 2455 m の地点で、最も低標高の生息地はミャンマー・Kachin 州の 542 m の地点である。日本国内の野生アズキで最も高標高の収集地点は静岡県富士宮の標高 741 m の地点で

あり、日本においては主に低地に分布している (植物遺伝資源探索導入調査報告書に多数の報告書がある: https://www.gene.affrc.go.jp/publications.php#plant_report)。但し、関東平野や瀬戸内海沿岸における分布は少ない。

東日本には、染色体転座を起こした野生アズキが分布していることが明らかになった (Wang et al., 2015)。Kaga et al. (2008) は、アズキ品種・京都大納言と山梨県産野生アズキ (JP110658) の交雑集団を用いて、Han et al. (2005) が作成したアズキ (エリモショウズ) マイクロサテライトをマーカーとして分子連鎖地図を作成したが、連鎖解析の結果アズキの基本染色体数 (11 本) より 1 本少ない 10 本からなる連鎖地図が作成された。Kaga et al. (2008) のアズキ連鎖地図では、Han et al. (2005) が徳島の栽培アズキとネパールの野生アズキの交雑集団を対象に作成した 11 本の連鎖群からなるアズキ連鎖地図の第 4 連鎖群 (LG4) と第 6 連鎖群 (LG6) のマーカーが 1 本の連鎖群 (LG4+6 と表記した) に収束した。Wang et al. (2015) は、Han et al. (2005) が作成したエリモショウズのマイクロサテライトマーカー配列を用いて作成したツルアズキ (Isemura et al., 2010)、リョクトウ (Isemura et al., 2012)、ケツルアズキ (Chaiteng et al., 2006) の連鎖地図が、Han et al. (2005) のアズキ連鎖地図と同じ基本染色体数 11 本に収束し、ゲノム構造が高い相同性を示したことから、これらのアジア *Vigna* 属作物と祖先野生種がもつ染色体構造を普通型と考え、Kaga et al. (2008) のアズキ連鎖地図作成に用いた両親系統である京都大納言あるいは山梨県産野生アズキのいずれかに LG4 と LG6 の間の染色体転座が起こっていると考えた。そして、蛍光 *in situ* ハイブリダイゼーション (FISH) という解析を行った結果、山梨県産の野生アズキに染色体転座が起きていることを細胞遺伝学的に証明した。さらに、普通型の染色体構造を持つ野生アズキは西日本から北陸地方 (熊本, 宮崎, 長崎, 福岡, 高知, 岡山, 鳥取, 兵庫, 三重, 富山, 長野, 新潟) に、転座型の染色体構造を持つ野生アズキは東日本から東北日本 (静岡, 山梨, 茨城, 栃木, 福島, 宮城, 新潟, 秋田) にきれいに棲み分けしていたことから、転座自体が適応度に関係しているかどうかは今後解明する課題であるとしつつ、転座型の染色体を持つ野生アズキがより冷涼な気候に適応している可能性を示唆した。

4. 栽培アズキの起源地

現存する栽培アズキの元になった野生アズキ集団が生息していた地域を栽培アズキの起源地と定義すると、現在の野生アズキが分布している地域、すなわちネパール、ブータン、インドヒマラヤからミャンマー北部、中国南西部、台湾、朝鮮半島、日本に広がる照葉樹林帯の中のいずれかの地域が栽培アズキ起源地の候補になると考えるのが妥当

であろう (友岡, 2003; 山口, 2003)。但し, ドメスティケーションが進行した時代の野生アズキの分布と現在の野生アズキの分布に違いがある可能性には注意が必要である。照葉樹林は, 1万5000年前くらいに始まった氷河の後退に伴って北上を続け, 今より温暖であった約8000年前には青森付近まで到達していた (山口, 2003)。その後4000年前くらいに現在の気候や植生に近くなったという。

これまで, 栽培アズキの起源地は中国であるとする説が多かった (Lampkin & McClary, 1994)。中国で漢の時代 (約2000年前) に書かれた神農書にアズキの栽培品種に関する記述があり, 西暦540年頃に書かれた『齊民要術』にはアズキの栽培は2000~2500年前に中国で始まり, 緑豆, 赤小豆, 白小豆があると記されている (友岡, 2003; 由田, 2005)。星川 (1978) は, アズキは中国から朝鮮半島を経由して3世紀頃に渡来したと推定し, 中国東北地域を起源地と考へた。中国中・南部起源を支持する Tasaki (1983) は, 主として栽培アズキの分枝性に主眼を置いて4つの基本的生態型を定義し, 中国中・南部から中国北部や日本へ向かうアズキの伝播とそれに伴う生態型の分化に関する説を提出した。

一方, 現在の野生アズキの分布状況は, 西日本が起源地であることを支持している。日本 (北海道, 青森県, 沖縄県を除く) には, 野生アズキの他に栽培アズキとの中間的生育特性を示す雑草アズキが広く分布しており (Tomooka et al., 2001; Yamaguchi, 1992), 日本国内で野生アズキや雑草アズキの自生集団が最も豊富にみられる地域は西日本の近畿, 北陸, 山陰地方である (Tomooka et al., 2001; 友岡, 2003; Isemura et al., 2011)。山口 (1993) は, 韓国での調査において雑草アズキやヒメツルアズキ *Vigna nakashimae* (アズキ近縁野生種) の分布はかなりあったが, 野生アズキは済州島でしか発見できず, 韓国の雑草アズキは栽培からのエスケープとみられたことから, 朝鮮半島をアズキの起源とする説に否定的見解を示した。中国では野生アズキは希少植物であり, 標本調査によれば中国南西部 (四川省, 雲南省, 貴州省, 広西チワン族自治区, 広東省, 江西省) に分布が限られている (Tomooka et al., 2002a; 山口ほか, 1999)。また, 中国の降水量が比較的少ない場所や中原 (華北平原) には野生アズキではなくヒメツルアズキが分布していると述べた (山口, 2003)。上記以外の地域としては, 中国農業科学院による湖北省三峡ダム周辺の調査によって野生アズキが収集され, また中国の文献で遼寧省における野生アズキの分布が報告されている (Zong et al., 2003; 山口, 2003)。山口ほか (1999) は, 中国南西部における現地調査の結果, 野生アズキの分布はまれであったとした。また, 中国江南地方の調査では野生アズキを発見することができず, 江南地方で野生小豆と呼ばれ

ていたものはタケアズキ (=ツルアズキ *Vigna umbellata*) の雑草型であったと述べた (山口, 1993)。一般に, 作物の起源地では野生種や雑草型が多く存在すると考えられることから, 現在の野生アズキや雑草アズキの分布状況からは, 中国や韓国よりも日本, 特に西日本が栽培アズキの起源地である条件を満たしているといえる。

種子貯蔵タンパク質やDNA解析の結果, 東アジアとブータン・ネパールおよびベトナム北部の栽培アズキには大きな遺伝的分化が見いだされた。Isemura et al. (2001) は, 栽培アズキの種子貯蔵タンパク質のサブユニット構造をSDS-PAGE法で解析し, 日本国内における栽培アズキの多様性中心は本州南西部の日本海側に存在し, ブータン・ネパールの栽培アズキが日本や韓国の栽培アズキとは異なる特異的なタンパクタイプと形態・生態特性を持つことを明らかにした。伊勢村ほか (2002) は, RAPD法でDNAレベルの解析を行い, ブータン・ネパールの栽培アズキが日本や韓国の栽培アズキとは異なるグループに分類されることを再確認し, その原因として①ブータン・ネパールアズキと同様なグループに属する未発見の中国栽培アズキが伝播した, ②ブータン・ネパールで独自の分化を遂げた, ③ブータン・ネパールのアズキは独立に起源した, ④ブータン・ネパールの野生アズキからの遺伝子移入によって独自のグループが成立したという複数の可能性を示した。Zong et al. (2003) は, AFLPというDNA多型解析法でアジア各地の栽培・野生アズキの解析を行い, ブータン・ネパールの栽培アズキは東アジア (日本・韓国・中国中北部) の栽培アズキと遺伝的に大きく分化した特異的グループを形成することを示し, 独立に起源した可能性が高いとした。しかし, ブータン・ネパールの栽培アズキと同地域の野生アズキの間には大きな遺伝的分化が認められ, ブータン・ネパールで野生アズキからのドメスティケーションが進行したことを支持する野生種集団は見いだせなかった。Xu et al. (2008) は, ゲノムに散在するマイクロサテライトと呼ばれる短いDNA反復配列 (simple sequence repeat: SSR) をマーカーとしてアズキの多様性解析を行い, ブータン・ネパールの栽培アズキおよびベトナム北部の栽培アズキが東アジア (日本・韓国・中国中北部) の栽培アズキと遺伝的に大きく分化した特異的グループを形成することを明らかにした。また, 日本の野生アズキが持つマイクロサテライト対立遺伝子の変異は大きく, 現存するほぼすべての栽培アズキのマイクロサテライト対立遺伝子の変異をカバーしていることを示した。ブータン・ネパールの栽培アズキが独自の遺伝構造を持つこととして, ①ブータン・ネパールの栽培アズキの独立起源説, ②東アジアに起源した栽培アズキが, ブータン・ネパールへの伝播の過程でその地域に生息している野生アズキと交雑して独自の

遺伝構造を獲得した説を提案した。Xu et al. (2000a, b) は、日本国内の栽培アズキ、野生アズキ、雑草アズキ、栽培-野生-雑草型が同所的に生育する複合集団について RAPD および AFLP という方法で DNA レベルの多様性解析を行い、雑草アズキは栽培アズキより多様性が高く、複合集団は集団内での遺伝的多様性が最も高く維持されていることを示した。また、複合集団では、形態や生態的特性が異なる個体間での交雑が起こっていることを明らかにし、作物進化に大きな影響を与えたと考えた。Xu et al. (2008) は、マイクロサテライトから見た栽培アズキの多様性中心は東アジアにあり、日本、韓国、中国の栽培アズキに見いだされた遺伝的分化は、それぞれの国における長い栽培の歴史を反映していると考えた。

Ye & Yamaguchi (2008) は、葉緑体ゲノム内の4個の非翻訳領域について DNA の解析を行い、アジアの栽培・雑草・野生アズキを2つのグループに分類した。グループ1はヒマラヤ（ブータン・ネパール）と中国南西部（貴州省、雲南省、四川省）の野生アズキから構成された。グループ2は解析に用いたすべての地域（日本、韓国、中国、ベトナム、ブータン、ネパール）の栽培アズキおよび日本と韓国の野生アズキ・雑草アズキから構成された。この結果は、現在ブータン・ネパールで栽培されている栽培アズキの母系細胞質ゲノムドナーが、ブータン・ネパールや中国南西部の野生アズキではなく、日本あるいは韓国の野生アズキであることを示しており、ブータン・ネパールの栽培アズキが中国南西部やブータン・ネパールの野生アズキから起源したとする多起源説は否定された。Wang et al. (2015) は、野生アズキに見いだされた染色体の転座を持つ系統の分布を解析した際、栽培アズキ（徳島在来、京都大納言、エリモショウズ）がすべて普通型の染色体構造を持っていたことから、栽培アズキの元になった野生アズキは普通型の染色体構造を持つ系統であり、日本でドメスティケーションが進行したと考える場合、西日本や北陸地方に優占して分布している普通型の染色体を持つ野生アズキが栽培アズキの起源に関与したと考えた。韓国の野生アズキについては、Yoon et al. (2007) が栽培、雑草、野生アズキの AFLP 解析を行っている。その結果、韓国の野生アズキ（京畿道、忠清北道、忠清南道、慶尚北道）、雑草アズキ、栽培アズキに明瞭な遺伝的分化が見られなかったことから、DNA の類似性から見た場合、韓国の野生アズキが韓国の栽培アズキの起源に関わった可能性は残されている。

これまでに得られている考古学的な情報は、アズキの利用やドメスティケーションが日本で最初に進行した可能性が高いことを示唆している。Crawford & Lee (2003) は、オオムギ、ソルガム、アワ、イネ、コムギに関しては

中国の遺跡での出土遺物が最も古く、韓国の遺跡での出土遺物が続き、最後に日本の遺跡からの出土遺物が現れるため、これらは中国から朝鮮半島を経て日本に伝播した作物であると考えた。一方、アズキに関しては逆の傾向を示し、日本、韓国、中国の順で種子遺物の出土品が現れる。那須 (2018) の総説によれば、日本で最も古いアズキ種子の出土は、滋賀県粟津湖底遺跡の縄文時代早期（約10,000年前）で野生アズキと同程度のサイズである。また、日本でアズキ種子の資料数が増加し、大型種子が増加するのは縄文時代中期（6000年前～4000年前）で中部高地と関東地方西部に集中しており、韓国や中国での種子大型化より早い。この時期は、今より温暖であった縄文海進の時代が終わり、海水準が低下する海退開始の時期に相当し、6000～5000年前の中部高地の住居址数の増加（人口増加）とアズキやダイズ種子の大型化が同時並行的に進行している。ところが、4000年前以降になると、中部高地の縄文遺跡およびアズキの出土は激減し、近畿地方の上里遺跡や九州地方を中心とした西日本からの出土記録が増加する。これに関連して、4200～3800年前の急激な寒冷化による人の移動とともにマメ類栽培文化が九州地方へ伝播した可能性も指摘されている（小畑, 2016）。中山 (2017) は、アズキとダイズでは、縄文時代中期中葉には日本に栽培型が出現している可能性が高いとした。韓国で最も古いアズキ種子の出土遺跡は、慶尚南道 Pyeonggeodong の Num River（南江遺跡、約4800年前）で野生アズキに近いサイズである（Crawford & Lee, 2003; Lee, 2013）。中国で最も古いアズキ種子が出土した遺跡は、山東省龍山文化の Lianchengzhen（両城鎮遺跡、日照市、約4000年前）で、野生アズキと同程度のサイズである（Lee, 2013）。尚、現在の中国・山東省には野生アズキが分布していないことから、種の誤同定や伝播した小粒種子である可能性も考慮する必要がある。遺跡から出土するマメ科植物種子の種同定は難しいとされている（吉崎, 2003; Lee, 2013）。現在の韓国では野生アズキより近縁野生種ヒメツルアズキ *Vigna nakashimae* の分布が多いこと、中国華北平原には野生アズキの分布がみられないことから（山口, 1993; Yoon et al., 2007）、韓国や中国華北平原からの出土種子の種同定にあたっては特段の注意が必要であろう。

以上より、アズキのドメスティケーションに関して次のようにまとめることができる。日本あるいは韓国の野生アズキ集団が、現在栽培されているすべての栽培アズキの細胞質ゲノムドナーとなっている。中国南部、ベトナム、ブータン、ネパールへの伝播の過程で、核ゲノムの DNA 構造は地域特異的なものに変化していった。この過程では、現地に自生する野生アズキとの交雑が寄与した可能性がある。野生アズキ-雑草アズキは、中国や韓国より西日本（特に

近畿, 北陸, 山陰地方) において豊富に分布しており, 利用やドメスティケーションが始まる環境条件をより満たしている。考古学的データも日本において野生アズキの利用やドメスティケーションが最初に始まったとする説を支持している。

5. 生息地環境への適応による種子大型化

裂莢性や種子休眠性の消失は, 生息地における野生型植物の適応度を著しく低下させるため, 人為的選抜や維持による遺伝的变化であると考えてよい。一方, 人為的選抜や維持によらない, 言い換えれば生息地環境への適応としての種子大型化は自然条件下で起こり得るようである。ここでは私が野外調査で観察した2つの例をあげたい。

1) カンボジアの *Vigna minima*

東南アジア大陸部を中心に分布する *Vigna minima* という種がある。この種はこれまで私が見てきた *Vigna* 属野生種の中で種内の形態的多様性が最も高い種である。多様性中心はカンボジアで, 2011年の調査において以下のような適応現象を観察した (Tomooka et al., 2012)。カンボジア南部に位置する Kirirom 国立公園山頂付近 (標高約 680 m) にある松林の林床草地に生息する *Vigna minima* (JP244391) の種子サイズは 100 粒重 1.3 g, 莢長 5.4 cm で, 卵形の小葉をもっていた (図 1a, c)。一方, カンボジア・Kratie 州に広がるメコン川後背湿地の林床草地 (標高 30 m) に生息する *Vigna minima* (JP244397) の種子サイズは 100 粒重 3.5 g, 莢長 8.5 cm で, 小葉は周囲のイネ科植物の葉と見間違えるように葉細長くなっていた (図 1b, d)。さらに, カンボジア東部・Mondol Kiri 州山岳部 Bou Sra の滝付近の林床 (標高約 500 m) に生息する *Vigna minima* (JP244405) の種子サイズは, 100 粒重 1.7 g, 莢長 6.9 cm で, 卵形の小葉を持ち, 周囲の樹木の幹の空隙につるを差し込んで幹を登れるようになっていた。カンボジアで観察された種子サイズの多様化は, 小葉の形態や生育型の変化を伴っており, 生息地環境への適応によるものと考えられた。メコン川後背湿地林の林床に生育する *Vigna minima* の種子を顕著に大型化させた環境要因は不明であるが, 毎年のように雨季後半に起こる洪水によって土壤肥沃度が高くなっていること, 土壤の深いところに埋土される種子が多くなること, 低地であるため生育に使える積算温度が豊富であること等が要因の候補になると考えている。

2) 日本の野生アズキ

現在日本に自生している野生アズキ種子は大型化している。以下は, アジア各地で収集した遺伝資源をつくば市の



(a, c) *Vigna minima* (JP244391, 100 seed weight 1.3 g) (b, d) *Vigna minima* (JP244397, 100 seed weight 3.5 g)

図 1 カンボジアの *Vigna minima* に見られた環境適応による種子の大型化と葉の形態変化。定規の 1 目盛りは 1 mm。JP 番号はジーンバンク系統番号で, 詳細情報は https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search.php から入手できる。Fig. 1 Diversity in seed and leaflet morphology of *Vigna minima* plants growing at (a, c) Kirirom mountain (alt. 680 m), Kampong Speu Province and (b, d) Mekong river back marsh forest floor (alt. 30 m), Kratie Province in Cambodia. One scale of the ruler is 1 mm. JP No. refers to NARO Genebank accession number, whose detailed information can be obtained at https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search_en.php.

実験圃場で栽培して得た種子サイズの情報である。東南アジア・ブータン・ネパールの野生アズキは, 標高 1000 から 2000 m の山地にある湿潤な生息地に生育しており, 種子 100 粒重の平均は 1.5 g であった。また, 中国・三峡ダム付近 (標高 160 m) で収集された野生アズキの 100 粒重平均も 1.5 g であった (図 2b)。一方, 主に低地に生息する日本の野生アズキの種子は大型化しており 100 粒重の平均は 2.8 g であった。日本国内においては, 北上するにつれて種子が大型化するというような, 緯度に沿った地理的クラインは認められなかった。但し, 北緯 38.5 度より北に分布する野生アズキの種子は小さくなっていた。また, 標高 600 m 以上に分布する野生アズキの種子も小さくなっていた。その要因は不明であるが, 生育に使える積算温度が不足している生息地に適応したためではないかと考えている。

自生地で生育している野生アズキから採種した種子のサイズでも同様の結果が得られた (Tomooka et al., 2020a; Tomooka et al., 2020b)。2019 年にミャンマー・Sagain

表1 熊本県と鹿児島(10地点)およびミャンマー Sagain 州(20地点)の自生地において生育している野生アズキの平均種子100粒重, 莢長および1莢内粒数.

Table 1 Average seed weight, pod length, and no. of seeds/pod of 10 and 20 wild azuki bean populations growing in natural habitat of Kumamoto, Kagoshima, Japan and Sagain, Myanmar.

Place (No. of habitats)	100 seed weight (g)	Pod length (cm)	No. of seeds/pod
Kumamoto, Kagoshima, Japan (10)	2.8 (2.3–3.4)	6.4 (5.7–6.7)	10.1 (9.2–11.4)
Sagain, Myanmar (20)	1.5 (0.9–2.0)	7.3 (6.1–7.9)	14.1 (12.0–17.0)

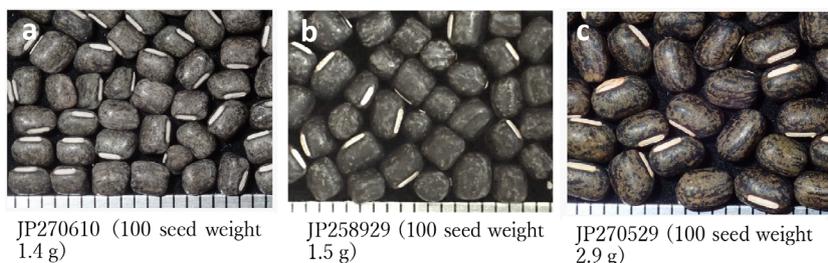


図2 日本の野生アズキにみられる種子サイズの大型化。(a) ミャンマー・Sagain の野生アズキ, (b) 中国三峡ダム付近の野生アズキ, (c) 日本・鹿児島県の野生アズキ. 定規の1目盛りは1 mm, JP番号はジーンバンク系統番号で, 詳細情報は https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search.php から入手できる.

Fig. 2 Seeds of wild azuki bean growing at (a) Lahe, Sagain Region, Myanmar (JP270610, alt. 1186 m), (b) near Three Gorges Dam, Hubei Province, China (JP258929, alt. 160 m), and (c) Kagoshima, Japan (JP270529, alt. 39 m). One scale of the ruler is 1 mm. JP No. refers to NARO Genebank accession number, whose detailed information can be obtained at https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search_en.php.

州(20地点)と日本の熊本・鹿児島(10地点)に生息する野生アズキの特性を調査したところ, ミャンマー・Sagain 州の野生アズキの平均の種子100粒重は1.5 g, 莢長は7.3 cm, 莢内粒数は14.1粒であったのに対し, 熊本県・鹿児島県の野生アズキの平均の種子100粒重は2.8 g, 莢長は6.4 cm, 莢内粒数は10.1粒であった(表1)。一例として両地域のひとつの集団で収集した種子の写真を示した(図2a, c)。熊本や鹿児島産の野生アズキ種子はミャンマー・Sagain 州の野生アズキ種子に比べて大型化し, 莢は短くなり, 莢内粒数は減少していた。また, ミャンマー・Sagain 州の野生アズキの花柄は時に40 cmにも達し, 日本の野生アズキ(長くて20 cm程度)に比べて顕著に長くなっており, 花をキャノピーの外に突き出して訪花昆虫にアピールしているようであった(Tomooka et al., 2020a; Photo15参照)。このように, ミャンマーの野生アズキと日本の野生アズキには種々の形態的差異が認められたことから, 日本の野生アズキ種子の大型化も先に述べた *Vigna minima* の例と同様に, 生息地環境への適応のひとつととらえる方が妥当であろう。現在日本に自生している野生アズキの主な生息地は, 低標高の人里の水田脇や用水路の周辺であり, ミャンマー等東南アジア山岳部と比較すると土壌の肥沃度が高くなっていると思われる。さらに, 標高が160 m程度の中国・三峡ダム付近(亜熱帯に属し湿潤な気候, 年平均気

温は18.4°C, 年平均降水量は1041 mm)で収集された野生アズキ種子は100粒重が1.5 gと小さいことを考えると, ドメスティケーションが始まる前の土壌肥沃度の低い生息地に自生していたと思われる縄文時代の野生アズキの種子サイズは, 現在の日本に自生している野生アズキよりも小さかった可能性がある。甲府市街地の標高は250~300 m, 年平均気温は14.7°C, 年平均降水量は1135 mmである。

6. ドメスティケーションで変化した形質の比較ゲノム解析

アジアでドメスティケーションが進んだアズキ(Isemura et al., 2007; Kaga et al., 2008), ツルアズキ(Rice bean: *Vigna umbellata*) (Isemura et al., 2010), リョクトウ(Mungbean: *Vigna radiata*) (Isemura et al., 2012), ケツルアズキ(Black gram: *Vigna mungo*) (Chaitieng et al., 2006)において, ドメスティケーションの過程で個々の形質に変化をもたらした遺伝子を明らかにするため, 栽培種と野生種の雑種集団を用いたゲノム連鎖地図の作成, それぞれの形質に関わる量的形質遺伝子座(quantitative trait locus: QTL)のゲノム上の座上位位置の遺伝解析による特定を行った。これらの結果を比較して, (A) 種子サイズ(重さ), (B) 裂莢性, (C) 種子吸水性(休眠性)に関与するQTLを連鎖地図上に図示した(図3; Tomooka et al., 2014a)。

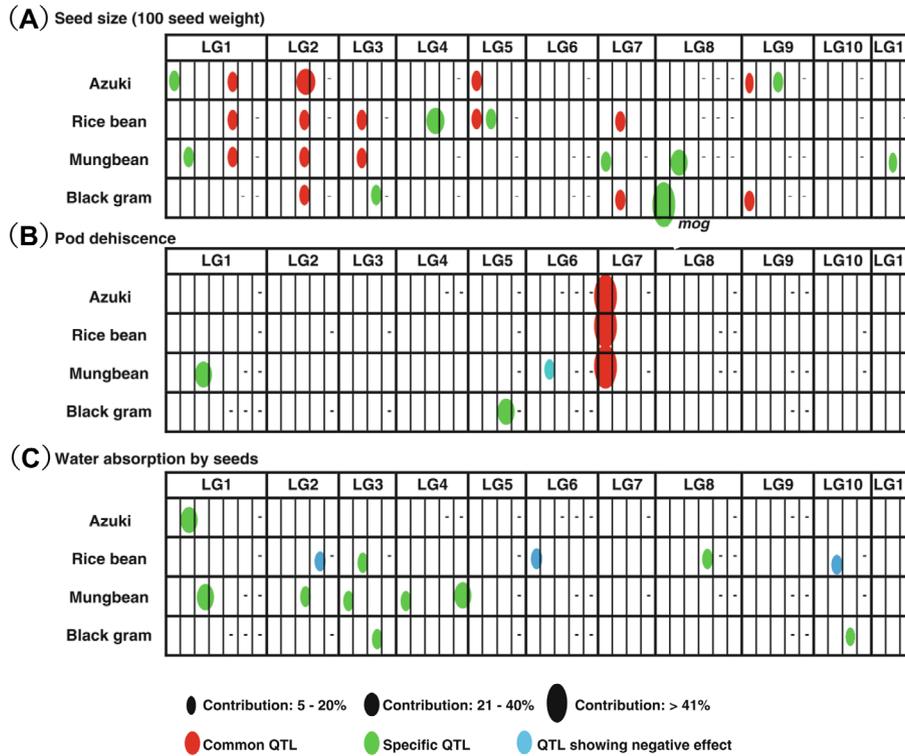


図3 アズキ(Azuki), ツルアズキ(Rice bean), リョクトウ(Mungbean), ケツルアズキ(Black gram)のドメスティケーションで, (A) 種子サイズ, (B) 裂莢性, (C) 種子吸水性に変化をもたらした遺伝子座 (QTL) の比較ゲノム地図 (Tomooka et al., 2014a より). 楕円の大きさは遺伝的寄与率を示す. 赤楕円は複数の種で検出された共通 QTL, 緑楕円はひとつの種だけで検出された種特異的 QTL. LG は連鎖群 (染色体に相当) を示す. *mog* は, Black gram の LG8 に検出された多器官大型化突然変異遺伝子. Fig. 3 Comparison of QTLs for three domestication-related traits among four *Vigna* crop species (after Tomooka et al., 2014a).

1) 種子サイズ (Seed size)

アズキと近縁3種のドメスティケーションに伴う種子サイズの変化に関わった QTL の数は多く, アズキで6個, ツルアズキで7個, リョクトウで7個, ケツルアズキで5個が検出された (図 3A)。これら4種の種子サイズに関しては, 野生種の対立遺伝子が種子大型化に寄与した QTL は検出されなかった。次に, 検出された QTL の中で最も寄与率が高かったケツルアズキ第8連鎖群 (LG8: 連鎖群は染色体に相当) の遺伝子単離を目指した。使用した栽培ケツルアズキは, タイにおける突然変異育種で育成された種子や葉など多器官が大型化した系統である。この突然変異遺伝子 *multiple organ gigantism (mog)* は, 元品種 'Phitsanulok 2' の種子重を7割重くし, 葉面積を2倍にする (Naito et al., 2017; 図 4a, b)。ファインマッピングによって, この多器官大型化遺伝子は, シロイヌナズナ *Arabidopsis thaliana* で単離されていた *PEAPOD* 遺伝子 (*PPD*) と共通の祖先遺伝子に由来し, 種分化の過程で生じた相同な機能をもつ遺伝子 (オルソログ) であると考えられ, *VmPPD* と名づけられた。本遺伝子による葉

の大型化は細胞サイズの大型化によるものではなく, 細胞数の増加によるものであることが判明した。大型化変異体の *VmPPD* 遺伝子には元品種にない8塩基の欠失があり, *VmPPD* 遺伝子の機能欠損 (発現量低下) によって器官形成における細胞分裂の停止時期を遅らせていると考えられた。そこで, RNA 干渉 (RNAi) によるジーンサイレンシングによってダイズ *PPD* 遺伝子の発現量を低下させたところ, ダイズの種子と植物体の大型化が認められたことから, *PPD* 遺伝子が多器官大型化に関与していることが確かめられた (図 4c)。

2) 裂莢性 (Pod dehiscence)

裂莢性の消失に関して検出された QTL の数は, アズキ1個, ツルアズキ1個, リョクトウ2個, ケツルアズキ1個と少なく, 裂莢性消失は少数の遺伝子突然変異に基づくことが明らかになった (図 3B)。アズキとツルアズキでは第7連鎖群 (LG7) の近傍に座している QTL によって裂莢性が消失していた。リョクトウの裂莢性消失にも第7連鎖群 (LG7) の近傍に座している QTL が関与して

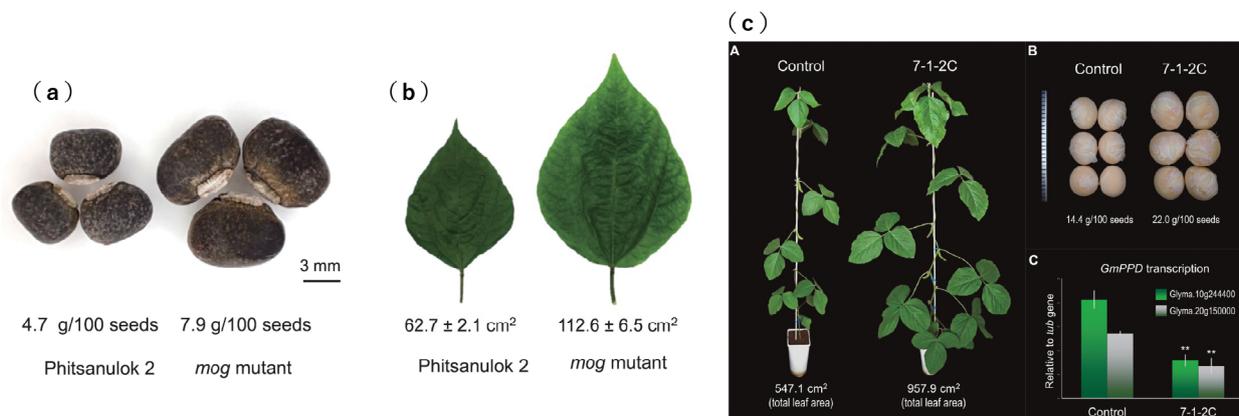


図4 ケツルアズキ多器官大型化遺伝子 *VmPPD* による (a) 種子の大型化, (b) 葉の大型化, および (c) ダイズ *PPD* 遺伝子のジーンサイレンシングによって植物体と種子大型化が達成されたダイズ系統 (7-1-2C) (Naito et al., 2017 より).

Fig. 4 Effect of *PPD* gene on (a) seed size, (b) leaflet size of black gram (*Vigna mungo*), and (c) plant size and seed size of soybean (*Glycine max*) (after Naito et al., 2017).

いたが, 他にもう1個の種特異的 QTL (LG1) の関与が検出された。また, リョクトウの第6連鎖群 (LG6) には, 野生種の対立遺伝子が裂莢性を低くする QTL が検出された。ケツルアズキの第7連鎖群 (LG7) には QTL が検出されず, 第5連鎖群 (LG5) に種特異的裂莢性 QTL が検出された。

アズキ, ツルアズキ, リョクトウの裂莢性消失に関与したと考えられる第7連鎖群に座上する遺伝子を単離するため, アズキを材料として戻し交雑と自殖を繰り返しながら遺伝子の位置を狭めていくファインマッピングという手法で領域を4 kb まで狭め, その領域にある *MYB26* という転写因子への1塩基 (T) の挿入が栽培アズキの非裂莢性をもたらしたと推定した (Takahashi et al., 2020)。T 塩基の挿入は日本, 韓国, 中国, ブータン, ネパール, ベトナムのすべての栽培アズキに共通してみられたが, これらの地域の野生アズキには T 塩基の挿入はみられなかった。野生アズキの *MYB26* 遺伝子に T 塩基が挿入されると, 翻訳の途中にストップコドンが発生するため機能欠損型の *MYB26* タンパクが合成される。機能型 *MYB26* 遺伝子をもつ野生アズキでは, 莢の内壁にリグニン層 (赤く染色された部分) が形成され, 莢が熟して乾燥すると強いねじれ力が生じて裂莢する (図 5a, d)。機能欠損型の *MYB26* 遺伝子をもつ栽培アズキでは, 莢の内壁へのリグニン層の形成がほとんどみられなくなり, 莢が熟して乾燥することで生じるねじれ力が顕著に低下しているため裂莢しなくなったと考えられる (図 5c, f)。栽培アズキに野生アズキの機能型 *MYB26* 遺伝子を入れた個体 (BC₃F₃) は, 栽培アズキとそっくりな形態 (赤種子, 白莢, 直立) を示すが, 熟莢内壁には野生アズキのようにリグニン層が形成さ

れ, 莢がねじれて裂莢した (図 5b, e)。莢内壁でのリグニン合成に使用するエネルギーが節約できるためか, 非裂莢性アズキの種子サイズは少し大型化した。

若莢を野菜として利用するジュウロクササゲ (*Vigna unguiculata* cultivar group *Sesquipedalis*) という作物がある (図 6i)。アフリカで野生ササゲから栽培ササゲが成立し, アジアに分布を広げてきた栽培ササゲからジュウロクササゲが成立したと考えられている。起源地から遠く離れたアジアに伝播した栽培ササゲに対し, さらにドメスティケーションが進行し新たな作物が成立した例である。ジュウロクササゲの莢長は長いものでは1 m にも達し, 若莢は極めて柔らかくなっているため, 東南アジアで広く野菜として利用されている。ジュウロクササゲにおいても第7連鎖群 (LG7) のアズキ裂莢性 QTL 近傍に裂莢性 QTL が検出されたため (Kongjaimun et al., 2012), ファインマッピングを進めた結果, 栽培アズキと同じ遺伝子 (*MYB26*) の突然変異 (塩基置換 A → G) が莢軟化による完全な非裂莢性をもたらしていると考えられた (Takahashi et al., 2020)。機能型 *MYB26* をもつ野生ササゲでは, 莢の内壁にリグニン層が形成され, 莢が乾燥すると強いねじれ力が生じて裂莢する (図 6g, j)。機能欠損型の *MYB26* 遺伝子をもつジュウロクササゲでは, 莢の内壁へのリグニン層の形成が全くみられなくなり, 長い若莢が柔らかくなるとともに全く裂莢しなくなっている (図 6i, l)。ジュウロクササゲに野生ササゲの機能型 *MYB26* 遺伝子を入れた個体は, 極めて長い莢をつくりジュウロクササゲとそっくりな形態を示すが, 莢内壁にはリグニン層が形成され, 若莢は固くて野菜としての利用には不向きになる (図 6h, k)。イタリアの研究グループは, 2020 年にインゲンマメ *Phaseolus*

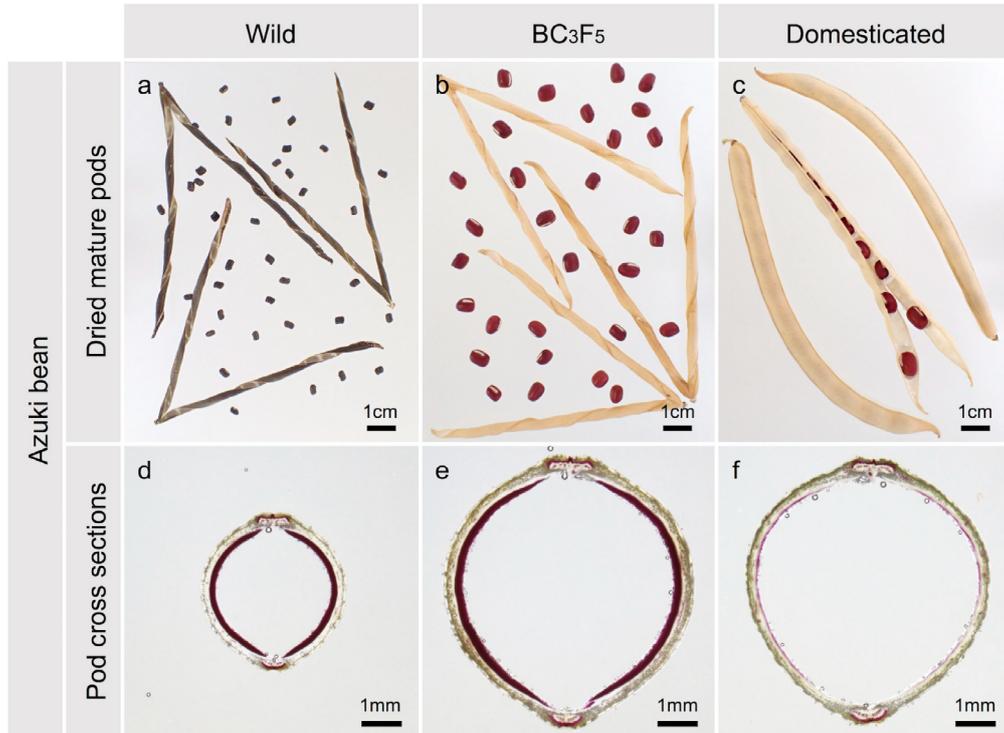


図5 野生アズキ (Wild) と、栽培アズキに野生アズキの裂莢性遺伝子領域を導入した系統 (BC₃F₅), 栽培アズキ (Domesticated) の裂莢性と熟莢内壁のリグニン蓄積程度 (Takahashi et al., 2020 より). 赤色部分が染色されたリグニンである.
 Fig. 5 Pod dehiscence and lignin accumulation in pod wall of (a, d) wild, (b, e) near isogenic line (BC₃F₅) of MYB26 genomic region, and (c, f) domesticated azuki beans (after Takahashi et al., 2020). Accumulated lignin is stained red.

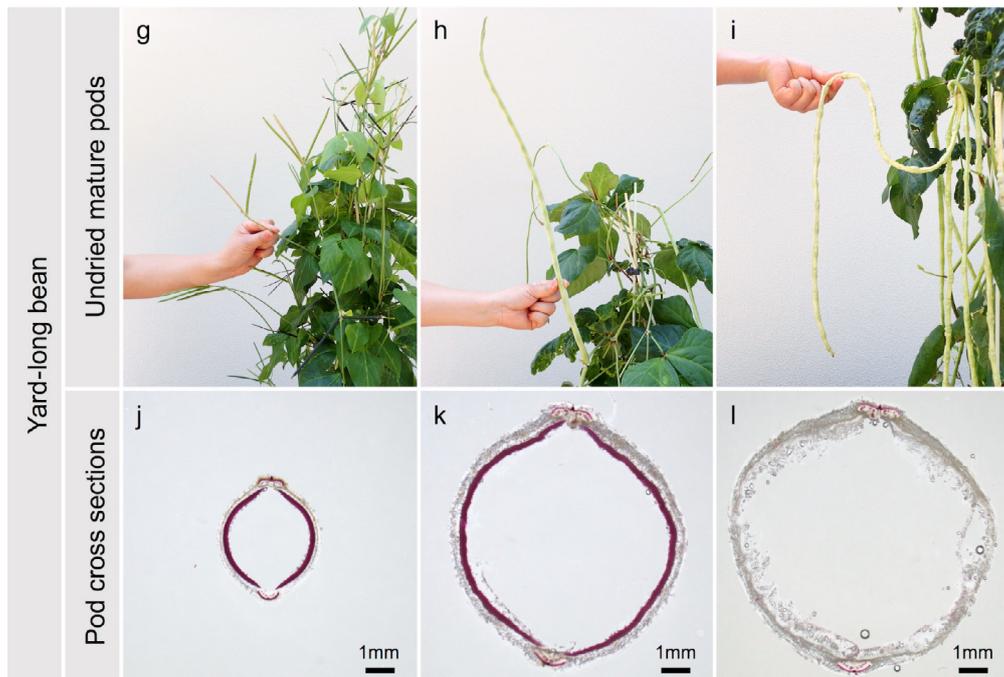


図6 野生ササゲ (g, j) と、栽培ジュウロクササゲに野生ササゲの裂莢性遺伝子領域を導入した系統 (h, k), 栽培ジュウロクササゲ (i, l) の莢柔軟性と熟莢内壁のリグニン蓄積程度 (Takahashi et al., 2020 より). 赤色部分が染色されたリグニンである.
 Fig. 6 Pod tenderness and lignin accumulation in pod wall of (g, j) wild, (h, k) near isogenic line (BC₃F₅) of MYB26 genomic region, and (i, l) domesticated yard long beans (after Takahashi et al., 2020). Accumulated lignin is stained red.

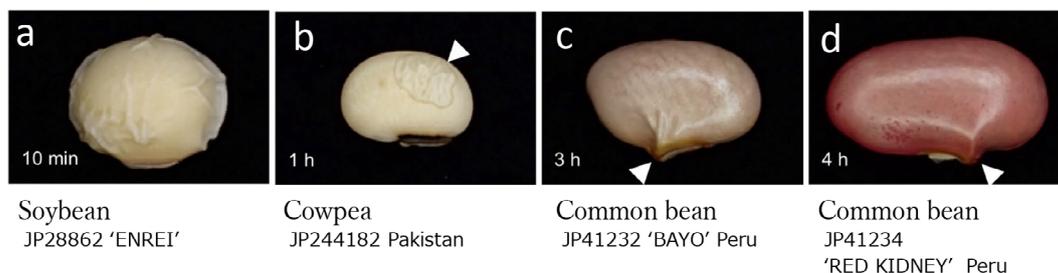


図 7 各種マメ科作物の吸水ポイント (△) と吸水速度にみられる多様性 (Takahashi et al., 2020 より). (a) ダイズ JP28862 は種皮全体から 10 分以内に, (b) ササゲ JP244182 は種子背面から 1 時間程度で, (c) インゲンマメ JP41232 は珠孔から 3 時間で, (d) インゲンマメ JP41234 は種瘤から 4 時間程度で吸水を開始した. JP 番号はジーンバンク系統番号で, 詳細情報は https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search.php から入手できる.

Fig. 7 Water entry site and speed in soybean, cowpea, and common bean accessions (after Takahashi et al., 2020). The entry site (indicated by arrowheads) and speed varied across accessions. Water entry started (a) within 10 min from throughout seed coat for soybean, (b) 1 hour from back side of seed for cowpea, (c) 3 hours from micropyle for a common bean accession, and (d) 4 hours from lens for another common bean accession. JP No. refers to NARO Genebank accession number, whose detailed information can be obtained at https://www.gene.affrc.go.jp/databases-plant_search_en.php.

vulgaris の裂莢性消失にも MYB26 への突然変異が関与しているという論文を発表した (Vittori et al., 2020).

ダイズの裂莢性消失に関与する遺伝子は 2 個同定されている。ひとつは, すべての地域の栽培ダイズが持っている SHAT1-5 という遺伝子である (Dong et al., 2014)。栽培ダイズでは莢の裂開部位 (Fibre Cap Cells : FCC) における SHAT1-5 遺伝子の発現量が野生ダイズの 15 倍程度高くなっており, そのため FCC を構成する細胞の二次細胞壁にリグニンが蓄積して分厚くなり莢が裂開しにくくなっていると考えられた。一部の地域の栽培ダイズに見つかったもうひとつの非裂莢性遺伝子は *Pdb1* である (Funatsuki et al., 2014)。*Pdb1* の機能欠損型突然変異を持つ栽培ダイズの分布は, 中国, インド, アメリカなど比較的乾燥した地域に限られており, 日本や韓国の栽培ダイズはこの突然変異を持っていない。Funatsuki et al. (2014) は, 中国において最初に SHAT1-5 遺伝子に突然変異が入った栽培型ダイズが成立し日本や韓国に伝播した後で, 中国においてさらに *Pdb1* 遺伝子にも突然変異が入った栽培型ダイズが成立したと考えたが, 日本あるいは韓国で SHAT1-5 遺伝子に突然変異が入った栽培型ダイズがまず成立し, 中国に伝播した後で中国において乾燥した地域への適応としてさらに *Pdb1* 遺伝子に突然変異が入り, 非裂莢性の程度が高くなった栽培ダイズが南アジアやアメリカへと伝播したという考え方もあり得る。*Pdb1* の機能欠損は, 莢内壁のリグニン含量に変化を与えないが, リグニン蓄積のパターンを変えることによって完熟莢がねじれる力を弱くしていると考えられている。一方, 現存する栽培ダイズにはアズキやインゲンマメの非裂莢性に関与した遺伝子 MYB26 の突

然変異体は知られておらず, SHAT1-5 と *Pdb1* を併せ持つ栽培ダイズにも熟莢がねじれる力が残っている。そのため, 乾燥地のダイズ栽培では裂莢による種子の減収が今でも問題になっている。栽培ダイズの MYB26 を機能欠損型に改変すればダイズ裂莢性はさらに改良できると思われる。

3) 種子吸水性 (Water absorption by seed)

アズキと近縁 3 種の種子吸水性の獲得 (休眠性の消失) には, いろんな遺伝子が利用されており, アズキで 1 個, ツルアズキで 2 個 (検出された 5 個のうち 3 個は野生種の対立遺伝子が種子吸水性を高める効果を持っていた), リョクトウで 5 個, ケツルアズキで 2 個の QTL が検出された (図 3C)。興味深いことに種間で共通の QTL は 1 個もなく, 吸水性の獲得に関与した合計 10 個の遺伝子突然変異が検出された。アズキの種子吸水性獲得に寄与した QTL は第 1 連鎖群 (LG1) にあり, 同じ領域に種皮を赤くする QTL も座落していたため, 種皮を赤くする遺伝子が吸水性をもたらした可能性も考えられる (友岡ほか, 2008)。現在我々は種皮赤色化遺伝子の同定に挑戦している。

関与遺伝子が多様であるためか, マメ科作物種皮からの吸水開始ポイントや吸水速度には, 種あるいは系統間で多様性がみられ, 珠孔 (micropyle), 種瘤 (lens), 臍 (hilum) あるいは種皮 (seed coat) から吸水し, 吸水開始までの時間も多様である (図 7)。アメリカのグループは, 2021 年に種瘤から吸水する栽培インゲンマメの原因遺伝子として PAE-8 (*pectin acetylesterase 8*) を同定した (Soltani et al., 2021)。栽培インゲンマメの PAE-8 には, 5 塩基の挿入変異が見られ, 種瘤の部分に微細な割れ目 (micro-crack)

が認められた。

7. ネオ・ドメスティケーションという新しい育種戦略：野生種の作物化

作物近縁野生種の価値は近年特に重要視されるようになった。これまでの育種戦略における近縁野生種は、耐病性・耐塩性・耐暑性などのストレス耐性遺伝子を近縁の栽培種に種間交雑を通して導入するための育種素材と考えられていた。

私は長年 *Vigna* 属作物近縁野生種の探索収集をいろいろな国で行って行く中で、野生種が持つ優れた環境適応性に驚嘆するとともに、地域の住民がそれらの野生種を収集して利用している例が多いことを知った。一方、*Vigna* 属作物のドメスティケーションに関する比較ゲノム解析を行って行く中で、ドメスティケーションの過程で用いられた遺伝子には、種を超えて利用されているものと種特異的に利用されているものがあること、またドメスティケーションをもたらした突然変異はほとんどの場合野生種が持つ遺伝子の機能欠損 (loss of function) であることを知り、強いストレス耐性を持つ野生種に突然変異処理を行ってドメスティケーションに係る遺伝子を壊すことができれば、既存の作物には見られない極めて強いストレス耐性を持つ栽培種を作ることができると考え、ネオ・ドメスティケーションという概念を提唱した (Tomooka et al., 2014b)。

我々は、*Vigna stipulacea* というインドに自生し農民に利用されている耐病虫害性に優れた植物を用いてネオ・ドメスティケーションを実践する試みを行っている。インド・タミルナドゥ州の農民が栽培している *Vigna stipulacea* は、近傍に自生している野生の *Vigna stipulacea* に比べて植物体が大型化しているが、種子は大型化していない (Tomooka Tet al., 2011)。*Vigna stipulacea* を栽培している農民は、1月から2月に水田に種子を散播し、緑肥、飼料として、また種子を食料として利用していた。種子は農民が自家採種し次年度に使うほか、町の種子屋でも販売していることを確認した。種子屋での聞き取りによれば、2009年には1500 kgの種子を販売し、販売価格はリョクトウ種子と同じ1 kgあたり60ルピー (120円)であった。聞き取りを行ったすべての農民が、Sambal, Chatney, Dosai, Idli等の伝統食品を作る場合、リョクトウやケツルアズキより *Vigna stipulacea* の種子で作る方が風味豊かで、美味であるという感想を持っていた。また、栽培に関しても、リョクトウやケツルアズキに比べて極めて病害虫に強く、*Vigna stipulacea* を栽培する際には一切農薬を散布する必要がないとのことであった。農民に、もっと大粒の *Vigna stipulacea* がほしいか聞いてみたところ、是非ほしいとのことであったので、ネオ・ドメスティケーション

を試みることにした。

Vigna stipulacea のネオ・ドメスティケーションの試みでは、EMSという突然変異誘発処理から3年間に栽培した合計18,000個体の植物から、種子や植物体が大型化した1系統、裂莢性消失1系統、種子休眠性消失3系統の獲得に成功した。現在 *Vigna stipulacea* の全ゲノム配列を解読して、これらの形質変化をもたらした原因遺伝子の同定を進めている。これまでの研究で、種子休眠性を消失した変異体 (*isi1*) の原因遺伝子は、セルロース合成に関わる遺伝子 *Cellulose synthase A7* と推定した (Takahashi et al., 2019a)。

今後、世界各地で生まれた多様な作物のドメスティケーションに関与した遺伝子の解明およびドメスティケーションの対象にならなかったストレス耐性に優れた野生植物が有するストレス耐性原因遺伝子の同定が望まれる。

引用文献

- Chaiteng, B., Kaga, A., Tomooka, N., Isemura, T., Kuroda, Y. & Vaughan, D. A. 2006. Development of a black gram [*Vigna mungo* (L.) Hepper] linkage map and its comparison with an azuki bean [*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi and Ohashi] linkage map. *Theoretical and Applied Genetics* 113: 1261–1269. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0380-5>
- Crawford, G. W. & Lee, G. 2003. Agricultural origins in the Korean Peninsula. *Antiquity* 77: 87–95. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00061378>
- Doebley, J. F., Gaut, B. S. & Smith, B. D. 2006. The molecular genetics of crop domestication. *Cell* 127: 1309–1321. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.12.006>
- Dong, Y., Yang, X., Wang, B. H., Liu, B. L. & Wang, Y. Z. 2014. Pod shattering resistance associated with domestication is mediated by a NAC gene in soybean. *Nature Communications* 5, Article number 3352. <https://doi.org/10.1038/ncomms4352>
- Funatsuki, H., Suzuki, M., Hirose, A., Inaba, H., Yamada, T., Hajika, M., Komatsu, H., Katayama, T., Sayama, T., Ishimoto, M. & Fujino, K. 2014. Molecular basis of a shattering resistance boosting global dissemination of soybean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 17797–17802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1417282111>
- Han, O. K., Kaga, A., Isemura, T., Wang, X. W., Tomooka, N. & Vaughan, D.A. 2005. A genetic linkage map for azuki bean [*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi]. *Theoretical and Applied Genetics* 111: 1278–1287. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00122-005-0046-8>
- 星川清親. 1978. 栽培植物の起原と伝播. 311 pp. 二宮書店, 東京.
- Isemura, T., Noda, C., Mori, S., Yamashita, M., Nakanishi, H., Inoue, M. & Kamijima, O. 2001. Genetic variation and

- geographical distribution of azuki bean (*Vigna angularis*) landraces based on the electrophoregram of seed storage proteins. *Breeding Science* 51: 225–230. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jsbbs/51/4/51_4_225/_pdf-char/ja
- 伊勢村武久・石井尊生・齋藤大樹・野田千代・三十尾修司・上島脩志. 2002. RAPD 分析により評価した在来アズキ系統の遺伝的多様性. *育種学研究* 4: 125–135. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jsbbr/4/3/4_3_125/_pdf-char/ja
- Isemura, T., Kaga, A., Konishi, S., Ando, T., Tomooka, N., Han, O. & Vaughan, D. A. 2007. Genome dissection of traits related to domestication in azuki bean (*Vigna angularis*) and comparison with other warm season legumes. *Annals of Botany* 100: 1053–1071. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm155>
- Isemura, T., Kaga, A., Tomooka, N., Shimizu, T. & Vaughan, D. A. 2010. The genetics of domestication of rice bean (*Vigna umbellata*). *Annals of Botany* 106: 927–944. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq188>
- Isemura, T., Tomooka, N., Kaga, A. & Vaughan, D. A. 2011. Comparison of the pattern of crop domestication between two Asian beans, azuki bean (*Vigna angularis*) and rice bean (*V. umbellata*). *JARQ* 45: 23–30. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jarq/45/1/45_1_23/_article
- Isemura, T., Kaga, A., Tabata, S., Somta, P., Srinives, P., Shimizu, T., Jo, U., Vaughan, D. A. & Tomooka, N. 2012. Construction of a genetic linkage map and genetic analysis of domestication related traits in mungbean (*Vigna radiata*). *PLoS ONE* 7: e41304. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041304>
- Kaga, A., Isemura, T., Tomooka, N. & Vaughan, D. A. 2008. The genetics of domestication of the azuki bean (*Vigna angularis*). *Genetics* 178: 1013–1036. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.078451>
- Kongjaimun, A., Kaga, A., Tomooka, N., Somta, P., Vaughan, D. A. & Srinives, P. 2012. The genetics of domestication of yardlong bean, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. ssp. *unguiculata* cv.-gr. *sesquipedalis*. *Annals of Botany* 109: 1185–1200. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs048>
- Lampkin, T. A. & McClary, D. C. 1994. Azuki Bean: Botany, production and uses. 288 pp. CAB International, Wallingford.
- Lee, G. A. 2013. Archaeological perspectives on the origins of azuki (*Vigna angularis*). *The Holocene* 23: 453–459. <https://doi.org/10.1177/0959683612460788>
- Maréchal, R., Mascherpa, J. M. & Stainier, F. 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1–273.
- Naito, K., Takahashi, Y., Chaitieng, B., Hirano, K., Kaga, A., Takagi, K., Ogiso-Tanaka, R., Thavarasook, C., Ishimoto, M. & Tomooka, N. 2017. Multiple organ gigantism caused by mutation in *VmPPD* gene in blackgram (*Vigna mungo*). *Breeding Science* 67: 151–158. <https://doi.org/doi:10.1270/jsbbs.16184>
- 中山誠二. 2017. 日本列島における縄文時代の栽培植物. 「アジアの考古学 3. 農耕の起源と拡散」(アジア考古学四学会編), XX–XX. 高志書院, 東京.
- 那須浩郎. 2018. 縄文時代の植物のドメスティケーション. 第四紀研究 57: 109–126. <https://doi.org/10.4116/jaqua.57.109>
- 小畑弘巳. 2016. タネをまく縄文人：最新科学が覆す農耕の起源. 234 pp. 吉川弘文館, 東京.
- Soltani, A., Walter, K. A., Wiersma, A. T., Santiago, J. P., Quiqley, M., Chitwood, D., Porch, T. G., Miklas, P., McClean, P. E., Osorno, J. M. & Lowry, D. B. 2021. The genetics and physiology of seed dormancy, a crucial trait in common bean domestication. *BMC Plant Biology* 21, Article number 58. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02837-6>
- Takahashi, Y., Nemoto, K., Sharma, S., Dongol, D., Shrestha, D., Joshi, G., Ghimire, K., Joshi, B., Paudel, M. & Tomooka, N. 2017. Collection and conservation of leguminous crops and their wild relatives in western Nepal from October 29 to November 10, 2016. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 33: 295–329. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2016\(33\)_p295.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2016(33)_p295.pdf)
- Takahashi, Y., Sakai, H., Yoshitsu, Y., Muto, C., Anai, T., Pandiyan, M., Senthil, N., Tomooka, N. & Naito, K. 2019a. Domesticating *Vigna stipulacea*: A potential legume crop with broad resistance to biotic stresses. *Frontiers in Plant Science* 10, Article number 1607. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2019.01607/full>
- Takahashi, Y., Yoshida, S., Ohm Mar Saw, & Tomooka, N. 2019b. The *ex situ* conservation of legume genetic resources in the southern Shan State of Myanmar in 2018. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 35: 185–204. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2018\(35\)_p185.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2018(35)_p185.pdf)
- Takahashi, Y., Kongjaimun, A., Muto, C., Kobayashi, Y., Kumagai, M., Sakai, H., Satou, K., Teruya, K., Shiroma, A., Shimoji, M., Hirano, T., Isemura, T., Saito, H., Baba-Kasai, A., Kaga, A., Somta, P., Tomooka, N. & Naito, K. 2020. Same locus for non-shattering seed pod in two independently domesticated legumes, *Vigna angularis* and *Vigna unguiculata*. *Frontiers in Genetics* 11, Article number 748. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2020.00748/full>
- Takahashi, Y. & Tomooka, N. 2020. Taxonomy of mungbean and its relatives. “*The Mungbean Genome. Compendium of Plant Genomes*”(Nair, R., Schafleitner, R. & Lee, S. H., eds.), 27–41. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-20008-4_3
- Tasaki, J. 1983. Genecological studies in the Azukibeans (*Phaseolus radiatus* L. var. *aurea* Prain), with special reference to the plant types used for the classification of ecotypes. *育種学雑誌* 13: 168–180.

- 友岡憲彦. 2003. アズキ. 「食用マメ類の科学」(海妻姜矩彦・喜多村啓介・酒井真次編), 14–22. 養賢堂, 東京.
- Tomooka, N., Vaughan, D. A., Xu, R. Q., Kashiwaba, K. & Kaga, A. 2001. Japanese native *Vigna* genetic resources. *JARQ* 35: 1–9. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jarq/35/1/35_1/_pdf/-char/en
- Tomooka, N., Vaughan, D. A., Maxted, N. & Moss, H. 2002a. The Asian *Vigna*. Genus *Vigna* subgenus *Ceratotropis* genetic resources. 270 pp. Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Tomooka, N., Maxted, N., Thavarasook, C. & Jayasuriya, A. H. M. 2002b. Two new species, new species combinations and sectional designations in *Vigna* subgenus *Ceratotropis* (Piper) Verdcourt (Leguminosae, Phaseoleae). *Kew Bulletin* 57: 613–624.
- 友岡憲彦・阿部健一・Thein M. S.・Twat W.・Ba Maw J.・Vaughan D. A.・加賀秋人. 2003. ミャンマーにおける豆類遺伝資源の調査と収集. 植探報 19: 67–83. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2002\(19\)_p67.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2002(19)_p67.pdf)
- Tomooka, N., Thadavong, S., Inthapanya, P., Vaughan, D. A., Kaga, A., Isemura, T. & Kuroda, Y. 2006. Conservation of Legume—Symbiotic rhizobia genetic diversity in Laos, 2005. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 22: 149–161. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2005\(22\)_p149.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2005(22)_p149.pdf)
- 友岡憲彦・加賀秋人・伊勢村武久・ダンカンヴォーン. 2008. アズキの起源地と作物進化. 豆類事報 51: 29–38. https://www.mame.or.jp/Portals/0/resources/pdf_z/051/MJ051-06-TK.pdf
- Tomooka, N., Okuizumi, H., Tamang, A., Phuntsho, U., Kaga, A., Nishikawa, T. & Vaughan, D. A. 2008. Collection and conservation of crops and their wild relatives in Bhutan, 2007. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 24: 87–111. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2007\(24\)_p87.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2007(24)_p87.pdf)
- Tomooka, N., Pandiyan, M. & Senthil, N. 2011. Conservation of leguminous crops and their wild relatives in Tamil Nadu, India, 2011. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 27: 111–127. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2010\(27\)_p111.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2010(27)_p111.pdf)
- Tomooka, N., Ra, T., Vathany, T., Channa T. & Makara, O. 2012. Collection and conservation of leguminous crops and their wild relatives in Cambodia, 2011. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 28: 125–137. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2011\(28\)_p125.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2011(28)_p125.pdf)
- Tomooka, N., Isemura, T., Naito, K., Kaga, A. & Vaughan, D. A. 2014a. *Vigna* species. “Broadening the Genetic Base of Grain Legumes” (Singh, M., Bisht I. S. & Dutta, M., eds.), 175–208. Springer, New Delhi. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007%2F978-81-322-2023-7.pdf>
- Tomooka, N., Naito, K., Kaga, A., Sakai, H., Isemura, T., Ogiso-Tanaka, E., Iseki, K. & Takahashi, Y. 2014b. Evolution, domestication and neo-domestication of the genus *Vigna*. *Plant Genetic Resources* 12: S165–S171. <https://doi.org/10.1017/S1479262114000483>
- Tomooka, N., Ohm Mar Saw & Min San Thein. 2020a. Collaborative exploration of legume crops and wild *Vigna* genetic resources in Sagain Region, Myanmar 2019. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 36: 170–199. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2019\(36\)_p173.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2019(36)_p173.pdf)
- Tomooka, N., Yokoyama, Y. & Akiba, M. 2020b. Collection of *Glycine* and *Vigna* crops and their wild relatives in Kumamoto and Kagoshima prefectures, Japan, during October 14–18, 2019. *Annual Report on Exploration and Introduction of Plant Genetic Resources* 36: 1–21. [https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2019\(36\)_p1.pdf](https://www.gene.affrc.go.jp/pdf/publications/plant-exp_2019(36)_p1.pdf)
- Vittori, V. D., Bitocchi, E., Rodriguez, M., Alseekh, S., Bellucci, E., Nanni, L., Gioia, T., Marzario, S., Logozzo, G., Rossato, M., Quattro, C., Murgia, M. L., Ferreira, J. J., Campa A., Xu C., Fiorani F., Sampathkumar A., Frohlich A., Attene, G., Delledonne, M., Usadel, B., Fernie, A. R., Rau, D. & Papa, R. 2020. Pod indehiscence in common bean is associated with fine regulation of *PvMYB26*. *Journal of Experimental Botany* 72: 1617–1633. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa553>
- Wang, L., Kikuchi, S., Muto, C., Naito, K., Isemura, T., Ishimoto, M., Cheng, X., Kaga, A. & Tomooka, N. 2015. Reciprocal translocation identified in *Vigna angularis* dominates the wild population in East Japan. *Journal of Plant Research* 128: 653–663. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0720-0>
- Xu, R. Q., Tomooka, N., Vaughan, D. A. & Doi, K. 2000a. The *Vigna angularis* complex: genetic variation and relationships revealed by RAPD analysis, and their implications for *in-situ* conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution* 47: 123–134. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1023/A:1008769204620.pdf>
- Xu, R. Q., Tomooka, N. & Vaughan, D. A. 2000b. AFLP markers for characterizing the azuki bean complex. *Crop Science* 40: 808–815. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.403808x>
- Xu, H. X., Jing, T., Tomooka, N., Kaga, A., Isemura, T. & Vaughan, D. A. 2008. Genetic diversity of the azuki bean (*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi) gene pool as assessed by SSR markers. *Genome* 51: 728–738. <https://doi.org/10.1139/G08-058>
- Yamaguchi, H. 1992. Wild and weed azuki beans in Japan. *Economic Botany* 46: 384–394.
- 山口裕文. 1993. 野生アズキの分類評価 3. 雑草アズキの地理的分布と変異. 育種学雑誌 43 (別 1) : 242.
- 山口裕文. 2003. 照葉樹林が育んだ雑豆“あずき”と祖先種. 「雑

- 穀の自然史」(山口裕文・河瀬真琴編), 128-142. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 山口裕文・梅本信也・阿部 純. 1999. 野生遺伝資源の自生地保全: 中国西南部における野生アズキとツルマメの生育地. 育種学研究 1 (別 1) : 193.
- Ye, T. T. & Yamaguchi, H. 2008. Sequence variation of four chloroplast non-coding regions among wild, weedy and cultivated *Vigna angularis* accessions. *Breeding Science* 58: 325-330. https://www.jstage.jst.go.jp/article/jsbbs/58/3/58_3_325/_pdf/-char/en
- Yoon, M. S., Lee, J., Kim, C. Y. & Baek, H. J. 2007. Genetic relationships among cultivated and wild *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi and relatives from Korea based on AFLP markers. *Genetic Resources and Crop Evolution* 54: 875-883. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s10722-006-9156-7.pdf>
- 由田宏一. 2005. アズキ栽培のはじまり. 「北海道アズキ物語」(北海道アズキ物語出版委員会編), 21-22. 北海道アズキ物語出版委員会. 日孔社, 札幌.
- 吉崎章一. 2003. 先史時代の雑穀: ヒエとアズキの考古植物学. 「雑穀の自然史」(山口裕文・河瀬真琴編), 52-70. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Zong, X. X., Kaga, A., Tomooka, N., Wang, X. W., Han, O. H. & Vaughan, D. A. 2003. The genetic diversity of the *Vigna angularis* complex in Asia. *Genome* 46: 647-658. <https://doi.org/10.1139/g03-041>

(2022年6月6日受理)