

ユーラシアにおけるアワの 遺伝的変異と分化

— その地理的起原をめぐって —

河 瀬 真 琴*

はじめに

アワ (*Setaria italica* (L.) P. BEAUV.) はユーラシア原産の典型的な夏作型の一年生イネ科雑穀であり、農耕の初期においては非常に重要な食用作物であったと考えられる。近年アワの経済的重要性は急速に失なわれつつあり、その栽培は各地で残存的にみられるに過ぎないものとなっているが、古くからユーラシアの各地で広く栽培されてきた長い歴史をもつ作物である。アワは焼畑農耕における重要な作物となっていることが多いが〔佐々木 1970, 1972〕、焼畑に限らず広く畑作物として栽培されてきた。また、近代的育種や組織的導入がほとんどなされていないため、各地に残存しているアワはその地域で長い間栽培されてきた在来性の高い地方品種 (landrace) であるといえる。したがって、栽培植物の系統分化に関心を持つ研究者にとって好適な材料であるといえよう。

アワの栽培については、伝統的な農耕との関連から関心をもたれることも多いが、肝心の遺伝的変異の組織的な調査がほとんどなされていない現状では、その起原地や伝播については未解決な点が多い。VAVILOV [1926] はアワの起原の中心地は東アジアであると記述しており、一般にこの考えが通説となっている。しかし、HARLAN [1975] は考古学的資料に基づいて中国とヨーロッパで独立に起原したのではないかと議論している。中尾 [1966] はアワの起原

* かわせ まこと, 京都大学農学部

地としてインドを挙げている。

アワの祖先野生種は木原・岸本[1942]によってエノコログサ(*Setaria viridis*)であることが細胞遺伝学的に証明されている。エノコログサは日本でもごく普通にみられる雑草であり、ユーラシアにきわめて広い分布をもつ。したがって、祖先種の分布から起原地を推測することは不可能である。

栽培植物の馴化は人間の活動の影響のもとにおける進化的過程と考えることができる。作物の遺伝的変異とその地理的分布を明らかにすることは、その作物の起原や系統分化に対する基本的な研究法のひとつである。遺伝的変異の調査によって系統関係を明らかにしていくためには、人為選択に少なくとも直接にはかからないような形質を選ぶ必要がある。フェノール着色反応性やアイソザイムのような生化学的形質はこの点便利である。また、雑種不稔性も系統間の遺伝的分化を直接的に示唆する現象である。

KÖRNICKE and WERNER [1885]の分類以来、アワは主に穂の構造に基づいて2亜種(*ssp. maxima*と*moharia*)に分類され、更に梗毛の長さや穎果の色等を用いて数多くの変種に分類されてきた。しかし、アワは栽培植物であるため、穂や穎果は人為選択の直接の目的となる器官であるし、このような人為分類にもとづいて系統分化を議論することは困難を伴う。また、アワの穂の形態は栽培条件によって大きく変化することが知られている。

本論文では、はじめにユーラシア各地で収集されたアワの穎果のフェノール着色反応性の遺伝的変異と分布について、第2に吸水種子のエステラーゼ・アイソザイムの遺伝的変異と分布について、第3に系統間雑種の不稔性によって分類された地方品種群について、第4に比較栽培実験の結果にもとづく各地域のアワの形態的な特徴の比較について報告する。最後に、以上の結果に基づいてアワの遺伝的変異と系統分化について議論し、起原に関する仮説を提起したい。

I フェノール着色反応性の遺伝的変異

穎果をフェノール溶液に浸漬することによって、内穎、外穎、種皮などの器官にみられる着色反応をフェノール着色反応性という。この形質は PIEPER [1922] がコムギなど数種の穀類で報告して以来、品種の同定、穀実サンプルの均一性の調査、品種群の分類などに利用されてきた。特にアジアの栽培イネでは品種群（いわゆるインディカ、ジャポニカ等）を分類するキー・キャラクターのひとつとして用いられた [岡 1953]。フェノール着色反応性のもつ生理学的意義については不明であるが、少なくとも直接的には人為選択にかかりにくい形質と考えられるので、アワの系統分化を研究するうえで興味深い形質である。

材料として用いたのはユーラシア各地より収集されたアワ504系統であり、日本、韓国、中国、モンゴル、台湾、フィリピン、インドネシア、タイ、ビルマ、バングラデシュ、ネパール、インド、アフガニスタン、ソ連、ハンガリー、チェコスロバキア、ブルガリア、ユーゴスラビア、ドイツ、ベルギー、フランス、スペイン、ケニアから収集されたものである（表1）。このうち386系統は、それぞれ栽培されていた農村から最近収集されたものであるが、残りの118系統は各地の研究機関から譲り受けたものである。なお、用いた系統はすべて京都大学農学部附属植物生殖質研究施設において保存されている。

フェノール着色反応性の調査は、内穎、外穎のついたままの完熟穎果を3%フェノール溶液に室温で24時間浸漬後風乾し、表面の着色の有無を観察して行なった [KAWASE and SAKAMOTO 1982]。

2種類の表現型、すなわちフェノール着色性とフェノール無着色性が見出された。フェノール着色性とは黒褐色の着色のみられるもの、無着色性とは全く着色のみられないものである。中間型は認められなかった。調査した504系統のうち、69系統（13.7%）がフェノール着色性、427系統（84.7%）がフェノール無着色性、5系統は両者の混じった種子サンプルであり、内穎・外穎が

表 1 用いたアワ系統の収集地域

地 域	系統数	収集地または入手先 (系統数)
日 本	150	
本州	(44)	岩手県(2) 新潟県(1) 長野県(5) 山梨県(6) 岐阜県(2) 神奈川県(1) 三重県(3) 奈良県(21) 兵庫県(3)
四国	(32)	高知県(21) 徳島県(5) 愛媛県(6)
九州	(24)	熊本県(10) 大分県(1) 宮崎県(5) 鹿児島県(8)
対馬	(27)	(長崎県)
南西諸島 (沖縄県)	(23)	沖縄本島(2) 大神島(1) 多良間島(1) 伊良部島(1) 池間島(3) 石垣島(5) 竹富島(3) 西表島(4) 波照間島(2) 与那国島(1)
韓 国	132	江原道(7) 京畿道(16) 忠清北道(7) 忠清南道(5) 慶尚北道(24) 慶尚南道(8) 全羅北道(18) 全羅南道(27) 済州道(16)
中 国	59	不詳 ¹⁾ (4) 黒龍江省(1) 湖南省(1) 貴州省(1) 雲南省(1) 中国北部(不詳 ¹⁾)(1) 北西部(不詳 ¹⁾)(11) 不詳 ²⁾ (20) 不詳 ³⁾ (23)
モンゴル	1	不詳 ¹⁾
台 湾	44	南投(7) 花蓮(1) 台東(13) 屏東(12) 蘭嶼(11)
フィリピン	14	Itbayat島(6) Batan島(7) Luzon島(1)
インドネシア	7	Halmahera島(5) Sulawesi島(2)
タイ	1	Cheng-mai近くの農村
ビルマ	2	Shan州
ネパール	4	Dhunché(1) Bhargu(2) Kathmandu(1)
バングラデシュ	3	Naokhali(2) Umalpur(1)
インド	32	Karnataka州(2) 不詳 ⁴⁾ (20) 不詳 ⁵⁾ (10)
アフガニスタン	21	Jabalsalaj-Zenya(3) Kabul(8) Takhar(2) Badakhshan(8)
ソ 連	20	[沿海州(1) Dagestan(1) Kirghizia(2) Uzbekistan(1) Georgia(2) Ukraine(6) Kazak(4) Nobosibirsk(1) Omsk(1) Saratov(1)] ¹⁾
ブルガリア	1	不詳 ¹⁾
ハンガリー	1	不詳 ¹⁾
チェコスロバキア	1	不詳 ⁶⁾
ユーゴスラビア	1	不詳 ¹⁾
ドイツ	1	不詳 ⁷⁾
フランス	3	Cuon, Maine et Loire
ベルギー	3	不詳 ⁸⁾
スペイン	1	Canges de Narcea
ケニア	2	Embu District
計	504	

注

- 1) N. I. Vavilov All-Union Institute of Plant Industry (Leningrad) より分譲を受けた。
- 2) 東北農試より分譲を受けた。
- 3) 農技研より分譲を受けた。
- 4) University of Agricultural Sciences (Bangalore) より分譲を受けた。
- 5) Tamil Nadu Agricultural University (Coimbatore) より分譲を受けた。
- 6) Institute of Genetics and Plant Breeding (Prague-Ruzyne) より分譲を受けた。
- 7) Karl-Marx-Universitaet (Leipzig) より分譲を受けた。
- 8) Dienst voor Parken En Plantsonen (Antwerpen) より分譲を受けた。

表2 アワのフェノール着色反応性の分布

地 域	調査 系統数	フェノール 着色性		フェノール 無着色性		混 合 種 子 サ ン プ ル		表 現 型 判 別 不 能	
		系統数(%)	系統数(%)	系統数(%)	系統数(%)	系統数(%)	系統数(%)		
日本									
本州	44	—	—	44 (100.0)	—	—	—	—	—
四国	32	—	—	32 (100.0)	—	—	—	—	
九州	24	1 (4.2)	23 (95.8)	—	—	—	—	—	
対馬	27	10 (37.0)	17 (63.0)	—	—	—	—	—	
南西諸島	23	4 (17.4)	19 (82.6)	—	—	—	—	—	
[小計]	150	15 (10.0)	135 (90.0)	—	—	—	—	—	
韓国	132	2 (1.5)	130 (98.5)	—	—	—	—	—	
中国	60	—	60 (100.0)	—	—	—	—	—	
台湾	44	28 (63.6)	13 (29.5)	1 (2.3)	2 (4.5)	—	—	—	
フィリピン	14	7 (50.0)	7 (50.0)	—	—	—	—	—	
インドネシア	7	—	7 (100.0)	—	—	—	—	—	
タイ・ビルマ	3	—	3 (100)	—	—	—	—	—	
バングラデシュ	3	1 (33)	1 (33)	—	—	1 (33)	—	—	
ネパール	4	3 (75)	1 (25)	—	—	—	—	—	
インド	32	9 (28.1)	21 (65.6)	2 (6.3)	—	—	—	—	
アフガニスタン	21	1 (4.8)	19 (90.5)	1 (4.8)	—	—	—	—	
ソ連	20	1 (5.0)	19 (95.0)	—	—	—	—	—	
ヨーロッパ	12	2 (16.7)	9 (75.0)	1 (8.3)	—	—	—	—	
ケニア	2	—	2 (100)	—	—	—	—	—	
計	504	69 (13.7)	427 (84.7)	5 (1.0)	3 (0.6)	—	—	—	

もともと黒色のため判別できなかったものが3系統あった(表2)。フェノール無着色性の系統はユーラシア大陸を通じて広い分布を示したが、フェノール着色性の系統の分布はより限定されており、台湾、フィリピン、インド等で比較的高い頻度で見出された反面、日本、韓国、中国等ではほとんど乃至は全く見出されなかった。フェノール着色性系統の地理的分布から、日本と台湾、中国と台湾、インドと中国、そしておそらくはインドと中央アジアの間に地理的ギャップが存在することが明らかとなった。フェノール着色性系統は低緯度地方により高い頻度で見出されたが、その分布パターンにはアジアの栽培イネのフェノール着色性系統の分布〔飯塚ら 1977〕との類似性が認められ興味深い。日本においては南西諸島(沖縄)の西南部(八重山列島・宮古列島)にフェノ

ール着色性の系統が見出されるが、これは着色性系統の頻度の高い台湾からのアワの導入を示唆するものである。

2つの表現型の間の雑種第1代 (F_1) はフェノール着色性を示し、雑種第2代 (F_2) 集団388個体を調査したところフェノール着色性297個体、無着色性91個体となり、ほぼ3:1に分離した。このことから、フェノール着色反応性が単一の優性遺伝子の支配を受けていることが明らかとなった。

なお、フェノール溶液の代わりに1%カテコール溶液や0.4%チロシン溶液を用いても、やや色合いに違いはあるものの同様の結果が得られる。また内穎・外穎と果実を分離して浸漬しても両者は同じ表現型を示すことがわかった。フェノール着色反応性にはポリフェノール・オキシダーゼという酵素が関与しているといわれており、内穎・外穎の粗抽出液をゲル等電点焦点法で調査したところ、フェノール着色性の系統にはこの酵素が含まれているが、無着色性の系統には含まれていないことがわかった。また、内穎・外穎が黒色でフェノール着色反応性を判別できなかった系統についてもポリフェノール・オキシダーゼを含んでいることがわかった〔KAWASE 1986〕。

II エステラーゼ・アイソザイムの遺伝的変異と地理的分布

同じ働きを持つ酵素タンパクの微細な生化学的変異であるアイソザイム（同位酵素）にはしばしば多型が見出されるが、この形質も人為選択にかかりにくいものと考えられるため、栽培植物の遺伝的分化の研究において利用価値の高いものといえる。例えば、NAKAGAHRA *et al.* [1975] はアジアの栽培イネのエステラーゼ・アイソザイムの多型とその地理的分布を調査し、起原や伝播との関連を議論している。イネでは7種類のアイソザイム遺伝子座においてインディカ型とジャポニカ型の品種群の間に対立遺伝子頻度の顕著な相違のあることがわかっている〔ENDO and MORISHIMA 1983〕。

材料としてはフェノール着色反応性の調査に用いたのと同じユーラシア各地のアワ504系統を用いた。各系統50mgの穎果を28℃で24時間吸水後、抽出緩液

中ですりつぶして資料とし、pH 3.5-10の範囲でゲル等電焦点法を用いてそのエステラーゼ・アイソザイムを分析した〔KAWASE and SAKAMOTO 1984〕。また、異なる表現型の系統間で交配し、その遺伝的分析を行なった。

酵素活性帯として5本のメジャー・バンド ($Est - 1^a$, $- 1^b$, $- 2^a$, $- 2^b$, $- 2^c$) と複数のマイナー・バンドが観察された。マイナー・バンドには、常にメジャー・バンドに随伴しているものや、発現が不安定なもの、また非常にうすくて遺伝的分析に不適なものが多いので、メジャー・バンドについてのみ分析を行なった。5本のバンドの組み合わせから、5種類の表現型 (A, B, C, D, E) が分類された。

これらの表現型のうち、CとD, BとA, EとAの系統の間で交配を行ない、そのF₁の表現型およびF₂集団の分離から、2つの遺伝子座 ($Est - 1$ と $Est - 2$) が関与しており、それぞれ3種類の対立遺伝子、 $Est - 1^a$, $- 1^b$ と酵素活性を持たない null 対立遺伝子 $- 1^{null}$ 、および $Est - 2^a$, $- 2^b$, $- 2^c$ の存在が明らかとなった。

各表現型の遺伝子型は次のようになる。

表現型 A : $Est - 1^{a/a}$ と $Est - 2^{a/a}$

表現型 B : $Est - 1^{a/a}$ と $Est - 2^{b/b}$

表現型 C : $Est - 1^{a/a}$ と $Est - 2^{c/c}$

表現型 D : $Est - 1^{b/b}$ と $Est - 2^{a/a}$

表現型 E : $Est - 1^{null/null}$ と $Est - 2^{a/a}$

どの表現型もエステラーゼ・アイソザイム遺伝子に関してホモ接合体であり、ヘテロのものは見出されなかったが、これはアワが自殖性の高い植物であるからであろう〔TAKAHASHI and HOSHINO 1933〕。また系統保存のための栽培によってホモ接合体化が進んだとも考えられる。

$Est - 1^a$ はユーラシアのほぼ全域に分布しておりケニアの系統も $Est - 1^a$ を持っているが、 $- 1^b$ は中国と韓国にほとんど集中してみられ、 $- 1^{null}$ は韓国とアフガニスタンの系統にごく稀に見出された(表3)。 $Est - 1^b$ は中国と韓国以外に台湾の蘭嶼、ソ連のウクライナ、ハンガリーのそれぞれ1系統に

表3 アワのエステラーゼ・アイソザイム遺伝子の変異と分布

地 域	調査 系統数	Est - 1			Est - 2		
		- 1 ^a	- 1 ^b	- 1 ^{null}	- 2 ^a	- 2 ^b	- 2 ^c
日本							
本州	44	44	—	—	44	—	—
四国	32	32	—	—	32	—	—
九州	24	24	—	—	21	—	3
対馬	27	27	—	—	27	—	—
南西諸島	23	23	—	—	23	—	—
[小計]	150	150	—	—	147	—	3
韓国	132	121	10	1	132	—	—
中国	60	21	39	—	57	—	3
台湾	44	43	1	—	44	—	—
フィリピン	14	14	—	—	14	—	—
インドネシア	7	7	—	—	7	—	—
タイ・ビルマ	3	3	—	—	3	—	—
バングラデシュ	3	3	—	—	3	—	—
ネパール	4	4	—	—	4	—	—
インド	32	32	—	—	31	1	—
アフガニスタン	21	19	—	2	21	—	—
ソ連	20	19	1	—	19	1	—
チェコスロバキア	1	1	—	—	1	—	—
ユーゴスラビア	1	1	—	—	1	—	—
ハンガリー	1	—	1	—	1	—	—
ブルガリア	1	1	—	—	1	—	—
ドイツ	1	1	—	—	—	1	—
ベルギー	3	3	—	—	—	3	—
フランス	3	3	—	—	—	3	—
スペイン	1	1	—	—	—	1	—
ケニア	2	2	—	—	2	—	—
計	504	449	52	3	488	10	6

みられた。

Est - 2^a は東アジアからヨーロッパ東部まで広く分布しているが、ヨーロッパ西部の系統には見出されず、逆に - 2^b はヨーロッパ西部以外ではインドとソ連のノボシビルスクの各1系統にのみみられた。また、- 2^c は日本（鹿児島と宮崎）と中国のそれぞれ3系統にみられた。

分析された2つの遺伝子座に関して中国の系統に遺伝的多様性が見出された。Est - 1^b はそれが高頻度で見られる中国から韓国へ導入された可能性が

高いが、 -1^{mll} は韓国とアフガニスタンで独立に生じたと考えられる。 $Est - 2^a$ と -2^b の分布からヨーロッパ西部と他地域のアワの系統分化に何らかの差異があることが示唆される。 $Est - 2^c$ は中国での分布が明らかではないが中国から日本に伝播した可能性が考えられる。

Ⅲ 系統間雑種の花粉不稔性によって分類された地方品種群

種内雑種の不稔性は多くの植物で知られている現象であるが、栽培植物の遺伝的分化を研究するうえですぐれた指標となると考えることができよう。イネでは1928年に台湾と日本の品種の間で雑種不稔性が生じることが報告された〔磯 1928〕。ほぼ同時期に加藤ら〔1928〕は雑種不稔性と形態形質に基づいてイネを2つの亜種（インディカとジャポニカ）に分類した。今日、イネの品種群の分化は単純ではなく、各品種群間の雑種不稔性も複雑なものであることがわかっている〔OKA 1958〕。

筆者は遺伝子分析の過程で特定のアワ品種間の F_1 の花粉に不稔性がみられることを発見し、組織的な交配実験を行なった。ユーラシア各地のアワ83系統を供試系統（♀）に選び、相互に交配すると F_1 に不稔性を生じる日本、台湾の蘭嶼、ベルギーの3系統をそれぞれテスターA、B、C（♂）として交配した〔KAWASE and SAKAMOTO 1986〕。交配にはピンセットないしは吸入ポンプを用いて効率的に除雄を行うことができた。試みた249組み合わせのうち224組み合わせにおいて系統間雑種を得ることができ、その F_1 および供試系統の自殖個体の花粉稔性と種子稔性を調査した。 F_1 個体は雑種強勢を示しつつ正常かつ旺盛に生育し、外見上の雑種弱勢は見られなかった。各 F_1 個体の花粉をグリセリン・カーミンで染色後1個体あたり1,000粒以上の花粉を観察し、正常に染色された花粉の頻度を以て花粉稔性とした。

F_1 の花粉稔性は8.2%から99.1%まで観察され、様々な程度の不稔性がみられたが、完全不稔つまり花粉稔性0%のものはみられず、明らかに種内分化の特徴を示している(図1)。したがって正確には“部分不稔性(partial sterility)”

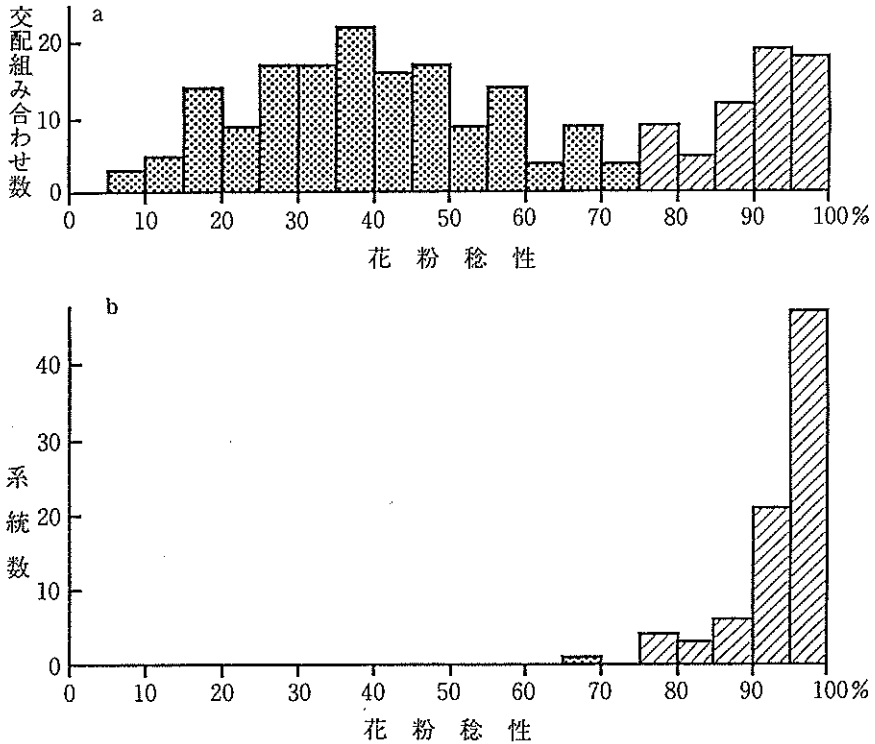


図1 F₁雑種の花粉稔性(a)および供試系統自殖個体の花粉稔性(b)の分布
(KAWASE and SAKAMOTO 1986 より)

と表現すべきだが、ここでは便宜上“不稔性”ということにする。表4に各組み合わせのF₁雑種の花粉稔性を示すが、同一交配組み合わせの雑種の個体間では不稔性の程度に大きな差はなく、その平均値を示した。

不稔性が生じる原因や機構についてはまだよくわからないが、予備実験の際にF₁の減数分裂の第一分裂中期に正常な二価染色体が観察され、また、正逆交雑においても程度の差こそあるものの不稔性がみられることから染色体の構造分化や細胞質の分化によるものではなく、むしろ遺伝子による不稔性と考えられる。種子稔性にも花粉稔性と同様な傾向を認めることができたが、供試系統の自殖個体の稔性のばらつきも大きく、クリティカルな遺伝的分化の指標と

表4 F₁ 雑種の花粉稔性(%) (75%以上の花粉稔性を太字で示す。)

地 域	供試系統 (♀)		テスター系統 (♂)			地 域	供試系統 (♀)		テスター系統 (♂)		
	コード番号		A	B	C 型		コード番号		A	B	C 型
日 本	1	- ¹⁾	17.2	31.9	? ²⁾	(蘭 嶼)	43	-	34.4	37.2	?
	2	95.4	19.9	39.6	A		44	48.7	40.4	17.8	X
	3	97.9	26.7	40.7	A		45	41.5	23.8	21.6	X
	4	96.1	25.5	35.5	A	46	66.7	44.8	33.2	X	
	5	96.1	38.9	-	?	47	38.5	46.1	-	?	
	6	80.0	42.4	37.4	A	48	36.2	51.9	59.4	X	
	7	77.5	-	-	?	49	20.2	29.8	66.7	X	
	8	98.2	29.0	25.5	A	50	45.6	48.5	42.1	X	
	9	82.3	29.3	-	?	51	45.2	46.3	18.7	X	
	10	98.1	37.8	56.9	A	52	50.7	38.2	28.5	X	
	(南西諸島)	11	41.1	17.2	8.2	X	53	-	-	75.4	?
12		-	-	44.9	?	54	40.5	68.3	73.5	X	
13		13.9	88.5	36.8	B	55	16.8	50.4	38.6	X	
14		20.0	81.9	29.6	B	56	-	30.8	66.9	?	
韓 国	15	11.5	77.8	54.2	B	57	26.5	31.4	86.3	C	
	16	83.1	14.2	25.6	A	58	31.2	37.8	-	?	
	17	93.4	17.9	19.6	A	59	38.1	77.2	92.9	B C	
	18	92.3	41.2	53.4	A	60	40.5	90.8	78.7	B C	
	19	91.9	28.2	20.0	A	61	50.5	78.2	86.5	B C	
	20	90.9	28.2	33.8	A	62	49.5	-	89.4	?	
	21	92.6	20.4	27.5	A	63	58.6	82.5	95.3	B C	
	22	89.7	24.2	46.2	A	64	49.1	41.0	73.9	X	
	23	99.1	37.8	57.7	A	65	52.6	87.2	93.9	B C	
	24	98.1	24.4	48.2	A	66	55.5	41.1	-	?	
	中 国	25	93.7	11.8	-	?	67	54.1	-	97.3	?
26		93.4	42.0	46.8	A	68	98.4	26.9	47.9	A	
27		93.6	39.3	39.2	A	69	63.9	31.5	85.9	C	
28		20.2	9.2	13.1	X	70	95.9	-	85.8	?	
29		68.9	-	-	?	71	96.4	33.1	93.8	A C	
30		88.2	58.1	42.9	A	72	95.0	48.6	96.5	A C	
31		93.3	34.2	-	?	73	-	19.0	65.8	?	
32		94.7	19.4	33.5	A	74	63.3	45.2	57.1	X	
33		16.9	-	20.1	?	75	82.3	43.5	62.3	A	
34		70.4	35.2	74.7	X	76	96.3	-	67.8	?	
台 湾		35	32.9	77.6	26.0	B	77	30.0	9.3	36.3	X
	36	25.1	97.0	53.9	B	78	47.2	31.3	91.0	C	
	37	47.2	85.4	55.1	B	79	31.0	19.7	76.7	C	
	38	37.9	86.5	35.5	B	80	65.2	48.6	88.2	C	
	39	33.2	97.2	38.9	B	81	56.9	58.9	-	?	
	40	34.2	92.8	42.6	B	82	57.3	56.7	96.1	C	
	41	65.9	54.4	22.1	X	83	62.0	38.2	92.7	C	
42	32.8	94.6	55.9	B							

注

各組み合わせ1ないし4個体のF₁を調査した。表にはその平均値を示す。

- 1) F₁ 個体の得られていない組み合わせは - で表す。
- 2) 3種類すべてのテスターとのF₁ 個体が得られておらず分類できない系統は?で表す。

(KAWASE and SAKAMOTO 1986 より改変)

しては花粉稔性の方が適している。花粉稔性と種子稔性との間には、特にテスターAおよびテスターBを交配して得た F_1 について比較的高い相関がみられた。しかし、ひとつの組み合わせについて F_2 集団を調査したところ相関はみられず、花粉の不稔性と種子の不稔性を引き起こしている要因が少なくとも一部分異なっていると考えられる。

1系統を除くすべての供試系統の自殖個体の花粉稔性が75%以上であることから、雑種の花粉稔性においても暫定的に75%以上をもって正常と判定した(図1)。表4においても75%以上の花粉稔性を太字で示す。

3種類すべてのテスターとの雑種を得ることのできた62系統は、その花粉不稔性にもとづいて6種類の型に分類することができた。テスターA, B, Cのうち、特定の1つのテスターとの雑種だけが正常な花粉稔性を示す系統は、それぞれテスターと同じ型であると考え、A型, B型, C型と分類した(表4)。また、2種類のテスターとの F_1 が正常な花粉稔性を示す場合もあり、テスターAとの雑種もテスターCとの雑種も正常な花粉稔性を示す系統はAC型、テスターBとの雑種もテスターCとの雑種も正常なものはBC型と分類した。それ以外の型、すなわちどのテスターとの雑種も正常な花粉稔性を示さない系統はX型と分類した。AB型あるいはABC型と分類されるような系統は見出されていない。3種類のテスターとの F_1 が揃っていない系統のなかにも何型か推測できるものがある。例えばコード番号5, 9, 25, 31はA型, 70はAC型と推測できよう。

このようにして分類された各型はそれぞれ特異的な地理的分布を示した。A型は、日本の本州、四国、九州、それから韓国および中国(収集地点は不詳であるがおそらく中国北部であろう)の系統に高い頻度でみられ、これらの地域のアワが互いに密接な関係にあることが示唆される。これらの地域のアワの多くがフェノール無着色性であり着色性系統がほとんどないという特徴を持っているが、それと対応している。A型はそれ以外にインドおよびソ連のウズベキスタンに各1系統ずつみられた。中国南部(湖南省と雲南省)の系統はA型ではない。B型は台湾本島山間部と日本の南西諸島西南部の系統に集中している。

テスター B として用いた系統は台湾の蘭嶼で収集されたものであるが、蘭嶼には他に B 型系統が見出されず、この系統は台湾本島から最近蘭嶼に導入されたと考えられる。台湾から南西諸島へアワの導入されたという可能性がフェノール着色性の系統の分布から示唆されていたが、両地域における B 型系統の分布はそれを裏付けるものである。B 型系統が南西諸島のどのあたりまで分布しているかは興味深い点であるがまだわかっていない。C 型は特にヨーロッパの系統に集中して見出された。エステラーゼ・アイソザイム遺伝子の *Est-2*^b がほとんどこの地域に特異的に分布していることと対応している。C 型はそれ以外にはネパールとアフガニスタンに 1 系統ずつみられた。遺伝的により未分化な段階にあると考えられる A C 型と B C 型の系統はそれぞれアフガニスタンとインドに分布している。どのテスターとの F₁ も不稔性を示す X 型の系統は台湾の蘭嶼やフィリピンのパタン諸島に集中してみられたほか各地に点在しているが、これらはさらにいくつかの型に分類できるかもしれない。このように各型の分布は明瞭な地理的独自性を示し、各地域に特異的な地方品種群が成立していることが明らかとなった。各型の地理的分布と穎果のフェノール着色反応性やエステラーゼ・アイソザイムの分布との間にいくつかの対応関係が見出された。

遺伝的により未分化と考えられる A C 型と B C 型の分布はアワの起原を考えるうえで非常に重要である。すなわち、アワがアフガニスタンからインドにかけての地域で起原し、遺伝的に分化しながら東西に伝播していった可能性が示唆される。

IV 比較栽培による形態的特徴の比較

先に述べたように、栽培植物の形態形質だけを取り上げてその系統関係を議論することは危険を伴うが、各地域在来の系統は長い間その地域で栽培されているうちに気候や農業慣行に適応してきたと考えられる。つまり、形態や出穂特性などにみられる特徴は各地域における自然および人為選択の結果形成され

たと見ることができよう。アワの場合、日長反応性に複雑かつ大きな変異がみられる〔竹井・阪本 1982, 1984〕。また、その形態は栽培条件によって大きく変化することが知られており、同一条件で比較する必要がある。もともと栽培されていた場所におけるのとは大きく異なった形態を示すこともあろうが、同一条件下での比較によってその特徴の一面をとらえることができよう。

筆者は、ほぼ毎年各地の系統を京都大学植物生殖質研究施設（京都府向日市）のガラス室で栽培しており、そのデータのいくつかを紹介したい。

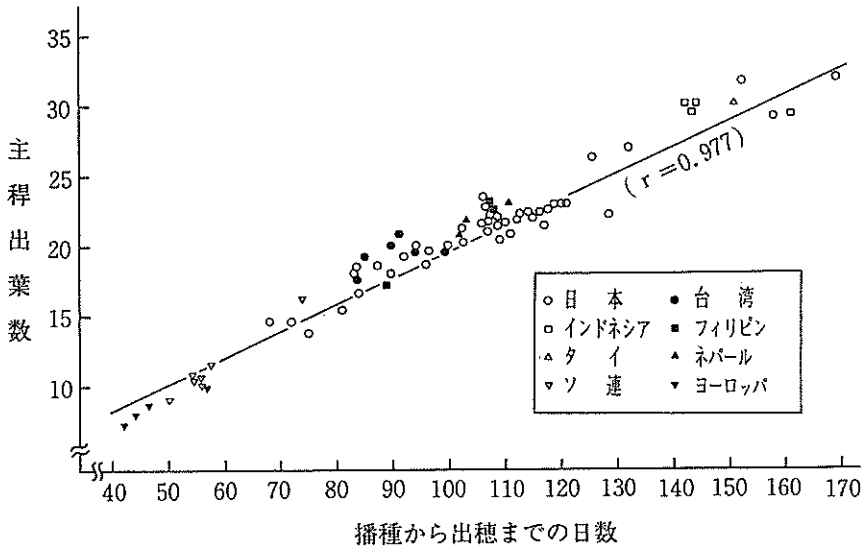


図2 播種より出穂までの日数と主稈出葉数の相関
(1977年4月12日より播種) (KAWASE 1986より改変)

図2に1977年のデータを示すが、播種から出穂迄の日数と主稈の出葉数との間にきわめて高い相関がみられる。これはアワの持つ特徴のひとつである〔石嶺 1973 a, 1973 b〕。また出穂までの日数に非常に大きな差異があることがわかる。ヨーロッパやソ連の系統には出穂までの日数が短かく草丈の低いものが多く、インドネシアやタイの系統は出穂までの日数が長い。日本の系統は両者の中間に位置するが変異の幅が大きい。穂の大きさにも同様の傾向がある。

また、日本の系統には単一の穂をつける非分けつ型が多いが、ヨーロッパヤソ連のものは分けつ型である。日本のなかでは四国の山間部の一部にシモカツギ群と呼ばれる晩生で分けつ型の品種群が存在することが知られている〔阪本 1983〕。

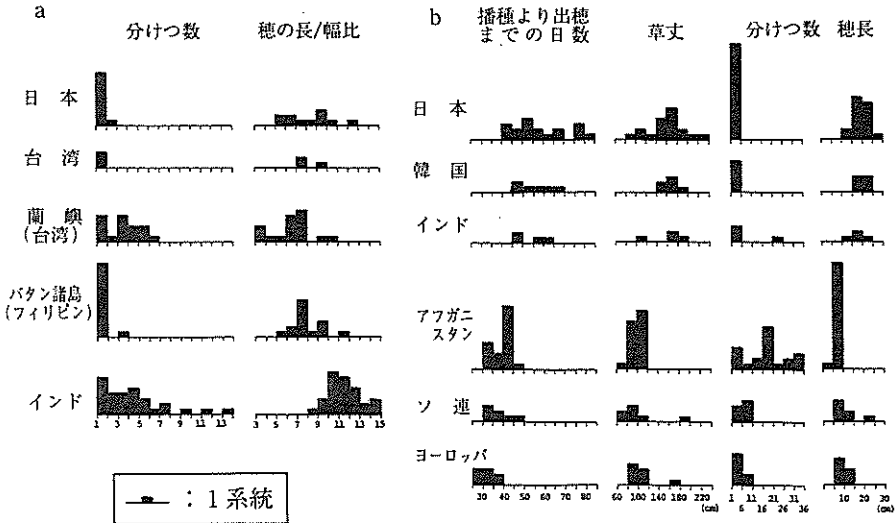


図3 比較栽培で観察された出穂特性ならびに形態質質の変異と分布
 a : 1978年7月10日播種 b : 1981年7月12日播種
 (KAWASE 1986 より抜粋・改変)

図3-aは1978年のデータで、特に台湾の蘭嶼、フィリピンのバタン諸島およびインドの系統を比較したものである。播種期が7月10日とやや遅いため出穂日数や草丈には大きな差異がみられず省略したが、分けつ数に特徴が出ている。日本とフィリピンのバタン諸島の系統は非分けつ型のものがほとんどだが、蘭嶼やインドの系統には非分けつ型のものもあるが、分けつ型の系統が多い。インドの系統には10以上（個体あたりの平均値）の穂をつけたものもある。穂の長幅比をとると蘭嶼の系統は小さく（太く短い）、インドの系統は大きい（細く長い）。実際、蘭嶼のものは小さい穎果がぎっしりつまった密穂型であり、インドのものは穂軸（枝梗）の二次分枝が少なく大きな穎果がやや疎につ

いている。

1981年のデータを図3-1bに示す。日本と韓国の系統は色々な形質でその変異の幅がオーバーラップしている。詳しいデータは省略するが、より多くの系統を用いた実験でも両地域の系統はよく似た傾向を示す。1981年のデータの中では特にアフガニスタンの系統に注目したい。アフガニスタンの系統は出穂日数や草丈においてはソ連やヨーロッパのものとよく似ているが、きわめて旺盛に分けつし小型の穂を多数つける（分けつ数のヒストグラムの横軸目盛に注意）。この草丈が低くきわめて活発に分けつし多数の穂をつけるという性質は祖先野生種と考えられるエノコログサの特徴に近く、原始的な特徴を残していると考えられる。無論、他の地域のアワと同様にアフガニスタンのアワも明瞭な非脱粒性を有し、完全な栽培植物である。先にふれたようにアワはその栽培条件によって形態、特に草丈や穂に大きな差異が出ることがある。例えば、ヨーロッパの系統のなかには収集された穂は長大であるが京都で栽培すると非常に小型の穂しかつけないものがある。しかしアフガニスタンの系統は現地においても京都の栽培条件下とほとんど変わらず、きわめて多くの分けつと小型の穂によって特徴付けられる。

V アワ地方品種の遺伝的分化と起原について

1. 地方品種の遺伝的分化

以上、アワのフェノール着色反応性の変異と分布、エステラーゼ・アイソザイムの変異と分布、系統間雑種の花粉不稔性による地方品種群の分類および比較栽培による地方品種の形態的な特徴について述べたが、特に形態形質を除く3者の地理的分布の間にはいくつかの対応関係が見出される（図4）。雑種不稔性からA型と分類された地方品種群が優勢を占めている日本、韓国、中国にはフェノール無着色性の系統が多く、B型が分布している日本の南西諸島西南部と台湾にはフェノール着色性系統が多い。つまり、フェノール着色性系統の分布にみられるギャップとA型、B型の分布の境界が一致している。ヨーロ

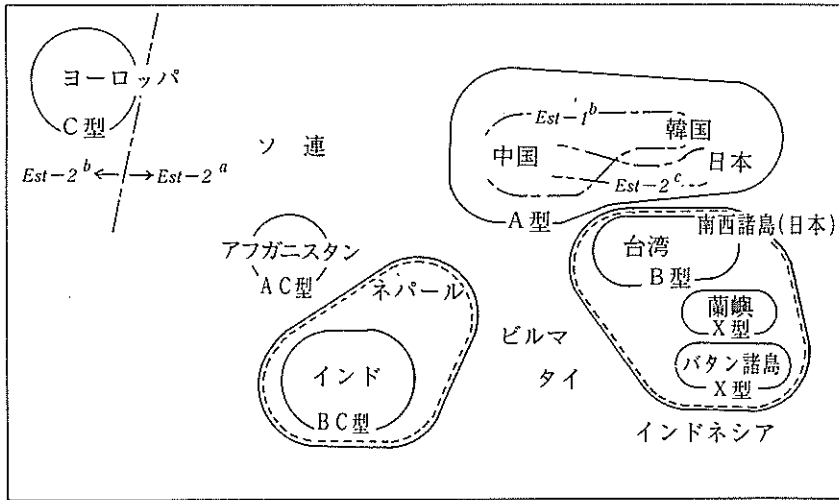


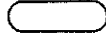


図4 アワの遺伝的変異と地方品種群の分化の模式図
(KAWASE 1986 原図)

注

-  フェノール着色性系統が比較的高い頻度で見られる地域
-  エステラーゼ・アイソザイム遺伝子の分布
-  系統間雑種花粉不稔性によって分類された地方品種群

ッパ西部にはC型が集中してみられるが、この地域には $Est-2^b$ 遺伝子がほとんど特異的に分布している。フェノール着色性系統はB C型が分布しているインドに比較的多くみられ、A C型の分布しているアフガニスタンにはあまりみられない。また、インドと中国の間にもフェノール着色性系統の分布にギャップがみられ、それぞれの地方品種群の分布と対応している。東南アジアやソ連のように利用できる系統数が少なく、よくわからない地域もあるが、各地域にそれぞれ独自の特徴を持った地方品種群が分布していることが明らかとなった。

地域別にアワの特徴をまとめると次のようになる（なお、形態に関する記述はあくまでも京都における比較栽培の結果に基づくものであり、現地では必ず

しもあてはまらないこととおことわりしておく)。

1) 日本、韓国および中国

南西諸島を除く日本、韓国、中国(おそらく北部)のアワは互いに密接な関係をもち、1つの系統群(A型)を形成している。多くの系統はフェノール無着色性であり、 $Est - 1^b$ 遺伝子が中国と韓国に、 $Est - 2^c$ 遺伝子が稀ではあるが日本と中国に分布している。これらの地域では胚乳デンプンがウルチ性のもつとモチ性のもつの両者が栽培されている〔阪本 1982〕。比較栽培の結果、日本と韓国のアワは広い形態的変異を示したが、その変異の幅は互いにオーバーラップしている。特に日本の系統は出穂特性に広い変異がみられる。一般に非分けつ型が多いが一部には分けつ型も見られる。

雑種不稔性の研究から中国南部には別の地方品種群の存在が示唆される。

2) 台湾本島と日本の南西諸島

台湾本島(特に山間部)と日本の南西諸島の一部にはB型系統群が分布しており1つの地方品種群を形成している。特に台湾本島ではフェノール着色性の系統の頻度が高く(約2/3)、南西諸島にも着色性のもつがあり(17.4%)、日本の九州、四国、本州と対照的である。エステラーゼ・アイソザイムについては表現型A($Est - 1^a$ と $Est - 2^a$)しかみられない。モチ性とウルチ性の両者が栽培されている。比較栽培によれば台湾本島と南西諸島の系統には出穂日数などの形質に差異があるが、これは地理的な条件(高度など)や農業慣行によるものであろう。異なる系統群に属するにもかかわらず、台湾の系統と日本の九州、四国、本州の系統を形態だけを見て区別することは現在のところほとんど不可能であり、両者にパラレルな変異が認められる。

3) 台湾の蘭嶼

台湾の蘭嶼の系統は雑種不稔性の研究では、どのテスターとの F_1 も不稔性を示し、X型と分類された。多くの系統がフェノール着色性であり、モチ性、ウルチ性の両者がある。約半数の系統がうすずみ色の種皮をもつ。この形質は、日本、韓国、中国では稀にしか見られないものである。蘭嶼の系統にはよく分

けつし、小さい穎果が非常に密についたやや小型の穂をもつものが多い。

4) フィリピンのバタン諸島

バタン諸島の系統もX型と分類されたが、蘭嶼のものとは1つの地方品種群を形成しているかどうかはまだわかっていない。これらの地域がごく近接していることから、密接な関係をもっている可能性はある。フェノール着色性系統の頻度が高い(50%)点では似た傾向を示す。しかし、バタン諸島のアワは蘭嶼のものとは多くの点で違った特徴を持つのも事実である。バタン諸島の系統はほとんど非分けつ型であり、やや太短い穂をもち、すべてウルチ性の胚乳をもっている。形態的にはむしろ日本、韓国、中国などの一部の系統に類似している。

5) インド

インドには雑種不稔性によってBC型と分類された系統群が分布している。フェノール着色性の系統が比較的多い(28.1%)。エステラーゼ・アイソザイム遺伝子に関しては、特にインドに特異的な対立遺伝子はみられない。インド以西にはモチ性の系統はなく、すべてウルチ性であり、東アジアとは対照的である〔阪本 1982〕。比較栽培の結果、インドのアワは大きな穎果をやや粗につけた細長い穂をもつものが多い。葉身も細長く展開してもあまり横に開かず立ち気味であり、きわめて容易に他地域の系統と区別できる。インド以外ではケニアの系統がこれに近い。

6) アフガニスタン

交雑実験に用いたアフガニスタンの系統数が充分とはいえないが、遺伝的により未分化と考えられるAC型が分布していることが明らかとなった。AC型はアフガニスタンに特異的なものである。ほとんどの系統はフェノール無着色性であり、稀に着色性系統がみられる。インドとの間のどこかにギャップがあると考えられる。胚乳はすべてウルチ性である。エステラーゼ・アイソザイムに関してはほとんどが表現型A(最も普遍的な表現型)であったが、2系統に稀な対立遺伝子 $Est - I^{mll}$ がみられた。アフガニスタンの系統は草丈が低く、

きわめて旺盛に分けつし小型の穂をつける。これは祖先野生種と考えられるエノコログサの性質によく似ており、原始的な特徴を備えていると考えられる。勿論、完全な非脱粒性を備えた栽培種でありその穎果は大きい。特に次々に分けつするという特徴は他地域にはみられないアフガニスタンの系統に独特の性質である。

7) ヨーロッパ西部

雑種不稔性からヨーロッパ西部の系統はほとんどがC型と分類された。この地方品種群は *Est-2*^b 遺伝子の分布と一致する。フェノール着色性の系統は少なくほとんどはフェノール無着色性であり、すべてウルチ性である。一般に草丈は低く、多少分けつし小型の穂をつける（現地では必ずしも小型のものばかりではないらしい）。

8) その他の地域

東南アジアのいくつかの地域は、用いた系統数が限られているため、わからないことが多い。インドネシアのハルマヘラ島やタイおよびビルマの系統は実験条件下では出穂までの日数が長く、草丈が非常に高くなり大きな穂をつける。一般に東南アジアのアワは穎果が小さい。ハルマヘラ島の系統はウルチ性であるが、タイやビルマのものはモチ性であった。

ソ連は本来1つの地域として取り扱うことに無理があるのだが、利用できる系統数が少なく不明の点が多い。用いたソ連の系統の多くは中央アジアで収集されたものだが、オレンジ色（赤橙色）の内穎・外穎をもつものが多いといった点でヨーロッパ東部の系統とよく似ている。オレンジ色の内穎・外穎はアジアの他の地域では一般に低頻度である^{注)}。中央アジアやヨーロッパ東部ではフェノール着色性は非常に稀であり、また、すべてウルチ性胚乳デンプンをもつ。両地域のアワの多くは実験条件下では草丈が低く多少分けつし小型の穂をつけ

注) 1985年にインド亜大陸で雑穀の収集調査を行なう機会を与えられたが、インド南部にはオレンジ色の穎果のアワが黄色や黒色のものにまじって比較的多く栽培されているのを観察した。

る。ただし、ソ連のグルジアの2系統は例外的に草丈が高くなり、長い穂をつけるものであった。グルジアのアワに大きな多様性がみられることを DEKAPRELEVICH and KASPARIAN [1928]が報告しているが、そのなかに記述されているかなり大型の品種に対応するものと思われる。交雑実験に用いたソ連のアワ3系統のうち、ウズベキスタンの1系統はA型、キルギジアの1系統はX型と分類された。沿海州の1系統はおそらくA型だと思われる。また、中国と韓国に集中して分布する $Est - 1^b$ 遺伝子がウクライナの1系統に、ヨーロッパ西部にはほぼ特異的な $Est - 2^b$ 遺伝子がノボシビルスクの1系統にみられるなど不明な点が多い。

2. アワの地理的起原について

はじめに述べたように、アワの地理的起原についてはよくわかっておらず、様々な説が出されている。VAVILOV [1926]が多様性の中心を起原の中心とする考えのもとづいて、アワの起原の中心地は東アジアであると記述して以来、東アジア説が広く受け入れられている。しかし、VAVILOVは根拠となったデータを提示している訳ではない。たしかに、紀元前5,000年紀に遡るといわれている中国の仰韶文化の考古学的遺跡からアワが大量に発掘されており、当時主食として利用されていたと考えられている。しかし、ヨーロッパにおいても紀元前3,000年前後の新石器時代の遺跡から発見されている。また、コーカサス地方の古民族植物学的研究によれば、紀元前6,000年紀ないし5,000年紀の発掘リストにアワが記載されている [LISITSINA 1978]。DEKAPRELEVICH and KASPARIAN [1928]はトランス・コーカサス西部のグルジアのアワに大きな変異が存在することを報告し、品種分化のごく早い時期にこの地方に導入されたのではないかと類推している。一方、中尾 [1966]は農耕文化複合という概念を提出し、雑穀栽培をサバンナ農耕文化という枠組みのなかで捉え、アワ属 (*Setaria*) 植物の利用の多様性がインドにみられることからアワの起原地としてインドを挙げている。HARLAN [1975]は中国とヨーロッパの新石器時代の考古学的発掘物のなかにアワが含まれることから、3種類の可能性を考察し

ている。すなわち、中国で起原してヨーロッパに伝播したか、逆にヨーロッパで起原したあと中国にもたらされたのか、あるいは、中国とヨーロッパの両方で独立に起原したという3種類の仮説である。彼は栽培植物の伝播速度や同時期に中国からヨーロッパに伝播したと考えられる作物がほかにないことなどから考えて、第3の仮説、すなわち独立起原の可能性が高いと推論している。DE WET *et al.* [1979] は主に形態の分析に基づいてアワを2つのレース（系統群）に分類したうえで、この独立起原の考えを踏襲、発展させ、複数の起原中心地（特に中国とヨーロッパ）で起原した後、分布を広げた結果、遺伝子交換が生じ、現在では中心地の特徴が不明瞭になっていると考えた。

しかしながら、本研究で明らかとなった地方品種群の分化とその地理的分布は、独立起原では説明し難いと考えられる。むしろ、遺伝的により未分化と考えられるAC型やBC型の分布するアフガニスタンからインドにかけての地域でまず起原した後、遺伝的に分化しながら東西に伝播し、各地域における長い栽培の歴史の間に各地域独特の地方品種群が成立していった可能性が高い。殊に、アフガニスタンに原始的特徴、すなわち草丈が低く、きわめて旺盛に分けつし、小型の穂をつけるといった特徴を示す系統が分布するという事実はこの仮説を強く支持するものである。この考えに従えば、中国とヨーロッパ両地域における新石器時代のアワ栽培も無理なく説明できるし、コーカサスにおいて古くから栽培され多様性が存在することも理解しやすい。

VAILOV [1926] が指摘した東アジアの多様性は、この地域でA型系統群が長い間盛んに栽培された結果、多様性の二次的中心地を形成したと考えることができる。またDE WET *et al.* [1979] が仮定したような遺伝子交換はエステラーゼ・アイソザイム遺伝子や雑種不稔性によって分類された地方品種群の分布を見るかぎり、全くとはいえないにしろあまり生じていないと思われる。

お わ り に

起原の問題については、アフガニスタンをはじめそれに隣接する地域、特に

パキスタンやソ連の中央アジア地域の系統をさらに収集，研究する必要がある。また，東アジアでは中国南部から東南アジアにかけて利用できる系統数が少なく，この地域のアワに関する情報が不足しているといえよう。雑種不稔性について，台湾の蘭嶼とフィリピンのバタン諸島のX型のアワがひとつの系統群を形成しているのかどうか，そして他地域のX型との関係等を調査する必要がある。日本とその周辺ではB型の系統の南西諸島における分布や，密接な関係にあると考えられる韓国や中国の系統とのより詳細な比較，また，ほとんど残っておらず困難であろうが北海道在来のアワの位置付けなど未解決の問題が多い。

さらに各地域の地方品種群がその形態や出穂特性において，その地域の自然条件は勿論であるが，伝統的な農業慣行，調製法，利用法などとの関連が考えられ，多くの課題が残されている。

引用文献

- DEKAPRELEVICH, L. L. and KASPARIAN, A. S.
 1928 A contribution to the study of foxtail millet (*Setaria italica* P. B. *maxima* Alf.) cultivated in Georgia (Western Transcaucasia) (in Russian with English summary). *Bull. Appl. Bot., Genet. Plant Breed.* 19 : 533~572.
- ENDO, T. and MORISHIMA, H.
 1983 Rice. *Isozymes in plant genetics and breedings*. Part B (Tanksley, S. D. and Orton, T. J. ed.) .Elsevier Science Publishers B. v., Amsterdam. pp. 129-146.
- DE WET, J. M. J., OESTRY-STIDD, L. L. and CUBERO, J.I.
 1979 Origins and evolution of foxtail millets (*Setaria italica*) *Jour. d'Agric. Trad. et de Bota. Appl.* 26 : 53~64.
- HARLAN, JACK R.
 1975 *Crops and man*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin. pp. 295.
- 飯塚 清・中川原 捷洋・林 健一・宮崎 尚時・川上 潤一郎
 1977 「栽培イネにおけるフェノール着色反応および糯・稈性形質の地理的分布」
 『育種学雑誌』27 (別冊2) : 262~263.
- 石嶺 行男
 1973 a 「粟品種の生態型分析 第1報 播種期のちがいによる出穂日数，葉数および出葉速度の変異」『琉球大学農学部学術報告』20 : 361~373.

石嶺 行男

- 1973 b 「粟品種の生態型分析 第2報 日長処理による出穂日数, 葉数および出葉速度の変異」『琉球大学農学部学術報告』20:375~387.

磯 永吉

- 1928 「台湾稲の育種学的研究」『台湾総督府中央研究所農業部報告』37 pp.315.

加藤 茂苞・小坂 博・原 史六

- 1928 「雑種植物の結実度より見たる稲品種の類縁に就いて」『九州帝国大学農学部学芸雑誌』3:132~147.

KAWASE, MAKOTO

- 1986 Genetic variation and landrace differentiation of foxtail millet, *Setaria italica*, in Eurasia. (Doctor Thesis, Kyoto Univ.) pp. 127.

KAWASE, M. and SAKAMOTO, S.

- 1982 Geographical distribution and genetic analysis of phenol color reaction in foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. *Theor. Appl. Genet.* 63:117~119.

KAWASE, M. and SAKAMOTO, S.

- 1984 Variation, geographical distribution and genetical analysis of esterase isozymes in foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. Beauv. *Theor. Appl. Genet.* 67:529~533.

KAWASE, M. SAKAMOTO, S.

- 1986 Geographical distribution of landrace groups classified by hybrid pollen sterility in foxtail millet, *Setaria italica* (L.) P. BEAUV. *Japan. J. Breed.* (submitted for publication).

木原 均・岸本 艶

- 1942 「あわたえのころぐさノ雑種」『植物学雑誌』56:62~67.

KÖRNICKE, FRIEDR. und WERNER, HUGO

- 1885 *Handbuch des Getreidebaus*. Verlag von Emil Strauss, Bonn. pp. 470.

LISITSINA, G. N.

- 1978 Main types of ancient farming on the Caucasus — on the basis of palaeo-ethnobotanical research. *Ber. Bot. Ges.* 91:47~57.

NAKAGAHARA, MASAHIRO; AKIHAMA, TOMOYA and KEN-ICHI HAYASHI

- 1975 Genetic variation and geographic cline of esterase isozymes in native rice varieties. *Jpn. J. Genetics* 50:373~382.

中尾 佐助

- 1966 「栽培植物と農耕の起源」岩波書店 pp.192.

岡 彦一

- 1953 「稲品種間の各種形質の変異とその組み合わせ—栽培稲の系統発生的分化」
『育種学雑誌』3：33～43.

OKA, H. I.

- 1958 Intervarietal variation and classification of cultivated rice. *Ind. J. Genet. Plant Breed.* 18 : 79～89.

PIEPER, H.

- 1922 Ein Mittel zur Unterscheidung der Weizensorten am Korn. *Deutsch Landw. Presse.* 67 : 438～439.

阪本 寧男

- 1982 「穀類における貯蔵澱粉のウルチーモチ性とその地理的分布」『澱粉科学』
29 : 41～55.

阪本 寧男

- 1983 「日本とその周辺の雑穀」『日本農耕文化の源流』（佐々木高明編）日本放送
出版協会59～120.

佐々木 高明

- 1970 『熱帯の焼畑』古今書院 pp. 412.

佐々木 高明

- 1972 『日本の焼畑』古今書院 pp. 457.

TAKAHASHI, NOBORU and HOSHINO, TORU

- 1933 Natural Crossing in *Setaria italica* (BEAUV.). *Proc. Crop. Sci. Soc., Japan.* 6 : 3～
19.

竹井 恵美子・阪本 寧男

- 1982 「アワの変異と分布 6. 沖縄のアワ, とくに栽培慣行と出穂特性の関連に
ついて」『育種学雑誌』32 (別冊2) : 30～31.

竹井 恵美子・阪本 寧男

- 1984 「アワの変異と分布 8. 日長反応性について」『育種学雑誌』32 (別冊
2) : 30～31.

VAVILOV, N. I.

- 1926 *Studies on the origin of cultivated plants.* Inst. Appl. Bot. Plant Breed. Leningrad.
pp. 248.