

遺伝子組換えダイズの生物多様性影響評価に必要な ツルマメの生物情報集

The Biology of *Glycine soja* Sieb. & Zucc. for biodiversity risk assessment of genetically modified soybean in Japan

吉村泰幸*・加賀秋人**・松尾和人*

(平成28年3月14日受理)

遺伝子組換え (GM) 作物の使用に際しては、カルタヘナ法に基づく生物多様性への影響が評価され、影響が生じないと認められた場合に承認される。我が国にはダイズと交雑可能な近縁種であるツルマメが河原や空き地、路傍等に分布しているため、GMダイズの生物多様性影響評価を行う際には、我が国におけるこれらの植物種の生物学的情報が不可欠である。本報告ではGMダイズの生物多様性影響評価に必要なツルマメの分類や分布、生活史特性、ツルマメとダイズの遺伝的特性、形態的特性の比較、ツルマメとダイズの雑種形成および雑種後代の特性、遺伝子浸透等の生物学的情報をとりまとめた。

目次

序論	48	5. 種子生産と散布様式	53
1. はじめに	48	6. 昆虫による食害	54
2. 研究方法	48	III ツルマメとダイズの特性比較	54
I 分類学的位置づけと分布	49	1. 遺伝的特性の比較	54
1. <i>Glycine</i> 属植物の分類	49	1) 核型にみられる差異	54
2. ツルマメの分布	50	2) 塩基配列にみられる差異	54
3. ツルマメの生育環境と共存植物	50	3) 遺伝的類縁関係	54
II ツルマメの生活史特性	51	2. 形態的特性の比較	56
1. 生活史と生育型	51	1) 種子の形態にみられる差異	56
2. 発芽条件	52	2) 葉型にみられる差異	57
3. 栄養成長及び開花・結実	52	3. 成熟群の比較	57
4. 交雑様式	53	IV ツルマメとダイズの雑種形成と遺伝子浸透	59

* 国立研究開発法人 農業環境技術研究所 生物多様性研究領域 corresponding author

** 国立研究開発法人 農業生物資源研究所

1. 自然雑種形成と雑種個体の特性 ……………	59	3) 適応度に関する量的形質遺伝子座 (QTL) ……	61
2. 人工交雑による雑種個体の特性解明 ……………	59	3. ダイズからツルマメへの遺伝子浸透の可能性 ……	62
1) 雑種第一代の特性 ……………	59	V 引用文献……………	62
2) 雑種後代の特性 ……………	61	謝辞……………	68

序論

1. はじめに

現在、世界において遺伝子組換え (GM) 作物が栽培されている面積は年々増加し、2014年における世界のGM作物の作付面積は、28か国、1億8,150万haに及んでいる (James, 2014)。また、これまで実用化されてきたGM作物は、除草剤への耐性や害虫への抵抗性を付与されたものが主であったが、最近では、高収量、乾燥耐性など、適応度、すなわち種として存続、繁栄する能力、を向上させるような形質を持つGM作物の開発が進んでいる。

我が国でGM作物を使用等 (加工、保管、運搬、栽培など) する際は、バイオセーフティに関するカルタヘナ議定書の国内実施法である「遺伝子組換え生物等の使用等の規則による生物の多様性の確保に関する法律」(以下、「カルタヘナ法」) に基づき、GM作物の栽培によって我が国の生物多様性に影響が生じないかどうかを事前に評価することとされている (環境省, 2014)。その一環として、例えば、GM作物が栽培される環境に交雑可能な野生種が生育している場合には、交雑を介して野生種に遺伝子が移行し、野生種そのものの個体群や多様性の維持に影響がないかといった観点でも評価することとされている。こうしたことから、GM作物について確度の高い生物多様性影響評価を行うためには、当該GM作物の宿主と交雑可能な野生種や近縁種の生物学的情報を充実させる必要がある。

ダイズは、世界の主要作物の一つであり、GMダイズの作付面積も年々増加している。2014年におけるGMダイズの作付面積は前年に比べ7.3% (620万ha) 増えて9,070万ha、これは世界のダイズ栽培面積の約82%を占めている (James, 2014)。我が国で消費されるダイズの約95%は北米、ブラジル、カナダなどより輸入され、これらの国々で作付されるGMダイズも我が国に多く輸入されている。

表1は、我が国で栽培、食用、飼料用としての使用が承認されたGMダイズの一覧である (環境省, 2014)。主たる品種は特定の除草剤に耐性を示す除草剤耐性のGMダイズであり、2010年頃より成分を改変した品種が承

認されている。そして、直近では、害虫抵抗性遺伝子を導入したいわゆるBtダイズの第一種使用等が承認されている。

我が国には、ダイズと交雑可能な野生種であるツルマメが広く分布している。このため、GMダイズの生物多様性影響評価に際しては、ダイズに導入された遺伝子がツルマメに移行した場合の影響の可能性等も含めたうえで評価されている。従来の除草剤耐性や成分組成を改変したGMダイズについては、GMダイズとの交雑により導入遺伝子がツルマメに移行しても、雑種個体が増加する可能性は極めて低いと評価されている (Kubo et al., 2013)。一方で、環境への適応度を向上させる可能性があるBt遺伝子については、一部は本報告にも掲載されている情報を活かしつつも、ツルマメの生態等に係る情報が不足していることから、生じ得るリスクを最大限に見込んだ生物多様性影響評価がなされたところである (農林水産省, 2014)。

このように、今後、適応度を向上させるような形質を持つGMダイズについて、より確度の高い生物多様性影響評価を行うため、ツルマメ自体の生物学的動向に加え、ダイズに導入された遺伝子が交雑を介してツルマメに移行した場合に生じる雑種個体の生物学的動向に係る情報も不可欠である。

2. 研究方法

ツルマメの生物情報集の主な記載項目はOECDの「ダイズの生物学に関するコンセンサス文書」(OECD, 2000) および「栽培作物の生物学に関するコンセンサス文書のための考慮すべき事項」(OECD, 2006)を参考としたが、詳細な項目についてはツルマメの特性に基づき、個々の記載項目を設けた。また、本報告の作成に使用する文献等は、コンセンサス文書 (OECD, 2000) での使用文献を参考にし、①査読論文、②科学雑誌・刊行物、③政府出版物、④科学的会合の報告書・講演記録、⑤ウェブサイトの順番で資料を調査し、引用した。また、我が国におけるツルマメの分布情報は、さく葉標本のラベル情報 (国立科学博物館、東京大学)、公開されているデータベース情報 (農業生物資源ジーンバンク, 2015; ナショナルバイオリソースプロジェクト, 2015) より、ツルマメ

表1 日本国内において第一種使用（栽培、食用、飼料用）が承認されている遺伝子組換えダイズ一覧

名称	性質	申請/開発者	第一種使用の 主な内容			承認年
			栽培	食用	飼料用	
除草剤グリホサート耐性ダイズ (40-3-2)	除草剤耐性	日本モンサント(株)	○	○	○	2005
除草剤グルホシネート耐性ダイズ (A2704-12)	除草剤耐性	バイエルクロップサイエンス(株)		○	○	2006
除草剤グルホシネート耐性ダイズ (A5547-127)	除草剤耐性	バイエルクロップサイエンス(株)		○	○	2006
除草剤グリホサート耐性ダイズ (MON89788)	除草剤耐性	日本モンサント(株)	○	○	○	2008
除草剤グリホサート及び アセト乳酸合成酵素阻害剤耐性ダイズ(DP-356043-5)	除草剤耐性	デュポン(株)	○	○	○	2009
イミダゾリノン系除草剤耐性ダイズ(BPS-CV127-9)	除草剤耐性	BASFジャパン(株)	○	○	○	2013
高オレイン酸ダイズ(260-05)	高オレイン酸形質	デュポン(株)		○	○	2007
高オレイン酸含有及び 除草剤アセト乳酸合成酵素阻害剤耐性ダイズ (DP-305423-1)	高オレイン酸形質、 除草剤耐性	デュポン(株)	○	○	○	2010
高オレイン酸含有並びに 除草剤アセト乳酸合成酵素阻害剤及び グリホサート耐性ダイズ(305423×40-3-2)*	高オレイン酸形質、 除草剤耐性	デュポン(株)	○	○	○	2012
低飽和脂肪酸・高オレイン酸及び 除草剤グリホサート耐性ダイズ(MON87705)	低飽和脂肪酸、 高オレイン酸形質、 除草剤耐性	日本モンサント(株)	○	○	○	2013
チョウ目害虫抵抗性ダイズ(MON87701)	害虫抵抗性	日本モンサント(株)		○	○	2013
チョウ目害虫抵抗性ダイズ及び 除草剤グリホサート耐性ダイズ (MON87701×MON89788)*	害虫抵抗性 除草剤耐性	日本モンサント(株)		○	○	2013

*スタック（掛け合わせ）品種

バイテク情報普及会ホームページ http://www.cbijapan.com/other/crops_daizu.php および農林水産技術会議ホームページ http://www.maff.go.jp/j/syuan/nouan/carta/c_list/pdf/list02_20130327.pdf に掲載されている資料に基づき作成。

の特性情報は米国USDAの植物遺伝資源データベースより収集した。また、生育地点の緯度・経度に基づき農業環境技術研究所（2015）の農村景観・調査情報（RuLIS）システムを使用してツルマメ生育地の環境を解析した。

I 分類学的位置づけと分布

1. *Glycine* 属植物の分類

植物分類学上で、ツルマメは下記に位置する。

真正双子葉類 (Eudicots)

マメ目 (Fabales)

マメ科 (Leguminosae)

ダイズ属 (*Glycine*)

ツルマメ (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.)

ツルマメが分類されている *Glycine* 属は、大きく *Glycine* 亜属と *Soja* 亜属に分けられる。*Glycine* 亜属には、22種が報告されており、いずれも多年生であり、主にオーストラリアに多く見られる (Hymowitz, 2004)。その中で *G. tabacina* (Labill.) Benth は、オーストラリアから太平洋

諸島、台湾、琉球諸島（伊江島、沖永良部島）まで分布している。また、宮古群島と石垣島の一部に特産する *G. koidzumii* Ohwi は *G. tabacina* に類似するが、両種の分類については、研究者間で意見の相違がある（立石, 1995）。一方、*Soja* 亜属には、2種が報告されているが、いずれも一年生である。そのうち *G. max* (ダイズ) は作物として世界的に広く栽培されている。*G. soja* (ツルマメ) は、ダイズの祖先種と考えられ、中国、ロシア、台湾、韓国、日本に広く分布する（表2）。

Soja 亜属には、前述の2種の他に、*G. gracilis* (Skvortz)、*G. ussuriensis* (Regel and Maack)、*G. formosana* (Hosokawa)、*G. wightii* (Arnott) Verdcourt などが知られている。極東ロシアを流れるウスリー (Ussuri) 川に分布することから命名された *G. ussuriensis* および台湾に分布する *G. formosana* については、それぞれ Verdcourt (1970) および Hermann (1962) によって *G. soja* に分類されている。

G. gracilis は、ダイズの雑草型と考えられており、中国東北部の限られた地域での分布の報告がある。しかし、一部の育種家や分類学者は、*G. soja* (広義) のみを認め、雑草型 (*G. gracilis*) はそれに含まれるとして、独立した

種として認めない見解もある (Hymowitz, 2004; Lu, 2005; Zhuang, 1999)。そのため、*gracilis* という種小名を今後とも使用することは困難になっている (Hymowitz, 2004)。一方、*G. wightii* (Arnott) Verdcourt は Lackey (1977) により別種 *Neonotonia wightii* (Arnott) Lackey に分類されている。

ツルマメ (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) は植物分類学、細胞遺伝学、考古学等の様々な観点から、ダイズ [*Glycine max* (L.) Merr.] の祖先野生種であると考えられている (Hymowitz, 1970)。ツルマメからダイズへの栽培化は、紀元前 1100 年頃に中国東北部で起こり、ダイズはその後周辺国に伝播したと推定されている (Hymowitz, 1990)。日本への伝播は紀元前 200 年以降で、中国もしくは韓国より伝播したものと考えられていた (Hymowitz and Kaizuma, 1981)。しかし、近年各国の遺跡より得られた炭化種子の形態や炭素年代測定と比較では、紀元前 9000–5000 年あたりから中国、日本、韓国の複数の場所でツルマメからダイズへの栽培化が進んでいた可能性が指摘されている (Lee et al., 2011)。日本における栽培化については、近年得られた出土炭化種子の形態、土器の圧痕、炭素年代測定等から、縄文時代中期以降から栽培化がはじまったと考えられている (中山, 2009; 会田ら, 2012)。

2. ツルマメの分布

ツルマメの主たる分布は中国であるが、北緯 24 度から 53 度、東経 97 度から 153 度内の極東地域に隣接するロシア (アムール地方、ハバロフスク、プリモライ)、韓国および日本に分布する (Iwatsuki et al., 2001; Lu, 2005)。

我が国では、北海道から九州南部まで分布するが、北限の北海道においては、分布が限られており、主に渡島半島および日高地方の太平洋側など南西部に限定されている (三分一, 1974; 島本, 1994)。南限については、昭和 53 年 (1978 年) に沖縄本島の佐敷村で収集されたツルマメの標本が琉球大学理学部附属標本庫に保存されているが、現地の再調査では見つかっておらず (島本, 2008)、現在の分布の南限は鹿児島県になっている。また、RuLIS システムを用いた解析では、ツルマメは標高 0 m 付近の低地から標高 700 m 近くまで分布し (表 3)、その場所の年平均気温は 6.8℃ 以上 17.2℃ 未満であり、暖かさの指数は 57 以上 143 未満 (冷温帯から暖温帯) であった。

3. ツルマメの生育環境と共存植物

ツルマメは、一般に日当たりのよい野原、路傍、荒地、河原などに生育するほか、果樹園や畑地に広がる (奥田, 1997)。また、水田の畔や道路法面などにも個体群を

表 2 日本国内で分布が確認されている *Glycine* 属植物

学名	和名	染色体数 (2n)	生活史	分布	出典
<i>G. tabacina</i> (Labill.) Benth.	ボウコウツルマメ	40, 80	多年草	日本 (沖永良部島、伊江島)、台湾、太平洋諸島、オーストラリア	立石 (1995) Hymowitz (2004) Lu (2005)
<i>G. koidzumii</i> Ohwi	ミヤコジマツルマメ	40	多年草	日本 (宮古群島、石垣島)	立石 (1995) Vaughan et al. (2011)
<i>G. soja</i> Sieb. & Zucc.	ツルマメ	40	一年草	中国、ロシア東部、台湾、韓国、日本	Hymowitz (2004) Lu (2005)
<i>G. max</i> (L.) Merr.	ダイズ	40	一年草	栽培作物	Hymowitz (2004) Lu (2005)

表 3 RuLIS システムを用いた、ツルマメ採集地点における環境要因

環境要因	平均	範囲
標高 (m)	89	0–699
年平均気温 (℃)	13.7	6.8–17.2
年間降水量 (mm)	1,909	782–4,002
暖かさの指数 (WI)	107.4	57.4–143.0
寒さの指数 (CI)	–7.8	–37.5–0.0

農業環境技術研究所 農村景観・調査情報 (RuLIS) システム
<http://rulic.dc.affrc.go.jp/rulicweb/> により作成。
 日本各地のツルマメ自生地 192 地点を解析。

観ることができる。河原の氾濫原や土手、路傍、畑の周辺や荒廃地など適度の攪乱にさらされる場所をおもな生育地とし、ヨモギ、セイタカアワダチソウ、ヨシ、スキなど丈の高い植物やフェンスに絡み付いて草丈3 m以上に生育する個体もあり、地面を匍匐しながら生育する個体もある（大橋, 1982; 島本, 1994; 阿部・島本, 2001; Saitoh et al., 2004; 黒田ら, 2005）。関東地方の湿潤地における調査（Masuda and Washitani, 1990）においても、カナムグラ、ヤエムグラなどのツル性植物とともに、路傍、野原、河川敷、荒地、畑などに生育している（表4）。しかし、北海道においては河川敷に限定されている（島本, 1994）。

II ツルマメの生活史特性

1. 生活史と生育型

ツルマメは、一年生の草本で、種子繁殖する（大橋, 1982）。ツル性の無限伸育型であり、茎の太さ、分枝数に系統間の変異が見られる（福井・海妻, 1971）。関塚・吉山（1960）は、ツルマメの草型を茎の太さと巻き付き性によって4型に分類しているが、単に分枝が多いタイプ（Branching）と巻きつきタイプ（Twining）に分ける場合もある（Ohara and Shimamoto, 1994）。

表4 ツルマメ生育地およびその周辺に生育する植物種と生育環境（Masuda and Washitani, 1990; 奥田, 1997より作成）

和名	学名	科名	生活史*	路傍	野原・草地	河川敷・河原	荒地	畑地	果樹園	林縁	堤防	湿地(低地)	空き地	土手	畔	人家周辺
ヨモギ	<i>Artemisia indica</i> Willd. var. <i>maximowiczii</i> (Nakai) H.Hara	キク科	P	●			●	●	●		●		●			
カナムグラ	<i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	クワ科	A	●		●	●									●
アキノノゲシ	<i>Lactuca indica</i> L.	キク科	A	●		●	●									
ヤエムグラ	<i>Galium spurium</i> L. var. <i>echinospermon</i> (Wallr.) Desp.	アカネ科	A	●			●	●			●					
ハナイバナ	<i>Bothriospermum zeylanicum</i> (J.Jacq.) Druce	ムラサキ科	A	●				●	●							
ヤブツルアズキ	<i>Vigna angularis</i> (Willd.) Ohwi et H.Ohashi var. <i>nipponensis</i> (Ohwi) Ohwi et H.Ohashi	マメ科	A	●	●						●					
ヤブマメ	<i>Amphicarpaea bracteata</i> (L.) Fernald subsp. <i>edgeworthii</i> (Benth.) H.Ohashi var. <i>japonica</i> (Oliv.) H.Ohashi	マメ科	A	●	●					●						●
ジロポウエンゴサク	<i>Corydalis decumbens</i> (Thunb.) Pers.	ケシ科	P	●	●					●						
ヤブジラミ	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	セリ科	A	●			●			●				●		
コオニタビラコ	<i>Lapsanastrum apogonoides</i> (Maxim.) J.H.Pak et K.Bremer	キク科	A	●				●								●
イヌタデ	<i>Persicaria longiseta</i> (Bruijn) Kitag.	タデ科	A	●				●						●		
ガガイモ	<i>Metaplexis japonica</i> (Thunb.) Makino	ガガイモ科	P		●	●									●	
スイバ	<i>Rumex acetosa</i> L.	タデ科	P	●							●					●
ヒナタイノコヅチ	<i>Achyranthes bidentata</i> Blume var. <i>fauriei</i> (H.Lév. et Vaniot)	ヒユ科	P	●												
ヤマノイモ	<i>Dioscorea japonica</i> Thunb.	ヤマノイモ科	P	●						●						
カントウタンポポ	<i>Taraxacum platycarpum</i> Dahlst.	キク科	P		●						●					●
ツルボ	<i>Barnardia japonica</i> (Thunb.) Schult. et Schult.f.	ユリ科	P		●											●
ノカラマツ	<i>Thalictrum simplex</i> L. var. <i>brevipes</i> H.Hara	キンボウゲ科	P		●											
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> var. <i>brevipedunculata</i>	ブドウ科	P		●					●						
アマドコロ	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce var. <i>pluriflorum</i> (Miq.) Ohwi	ユリ科	P		●					●						
スズメウリ	<i>Zehneria japonica</i> (Thunb.) H.Y.Liu	ウリ科	A			●										
ウナギツカミ	<i>Persicaria sagittata</i> (L.) H.Gross var. <i>sibirica</i> (Meisn.) Miyabe	タデ科	A			●							●			
オギ	<i>Miscanthus sacchariflorus</i> (Maxim.) Benth.	イネ科	P			●										
ヨシ	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	イネ科	P			●							●			
ヘクソカズラ	<i>Paederia foetida</i> L.	アカネ科	P				●			●						●
タカアザミ	<i>Cirsium pendulum</i> Fisch. ex DC.	キク科	A								●					

* A: 一年生、 P: 多年生

2. 発芽条件

ツルマメの種子は種皮に傷をつけると発芽するため、発芽は硬実によって制御される (Ohara and Shimamoto, 1994)。硬実は吸水を妨げるため休眠が深い (阿部・島本, 2001)。中国で行われたポット試験 (直径50 cm 深さ60 cm のポットで5個体栽培) では、硬実の程度はかん水の条件で大きく変動し、開花最盛期 (8月中旬) までは週2回の水やりを行い、その後収穫期 (9月下旬) まで水を与えなかった場合の硬実の程度は、従来の頻度で収穫期まで水を与え続けた場合よりも高まった (Zhou et al., 2010) と報告されている。湿度35–45%、温度18–25℃で10年間保存した場合、硬実の割合は保存前の96%から9%へと減少し、発芽率は100%から28%へと減少する。また、5年間酸素存在下で保存した場合の硬実の割合は96%から45%へと減少し、種皮抗酸化成分の一つであるエピカテキンの酸化と硬実率の低下との関連性が示唆されている。

種子の越冬能力は高く、0.5 cm の深さに埋土した場合は90% (中山・山口, 2001)、5 cm の深さで埋土した場合は98–100% (北本ら, 2007) の種子が越冬したという報告がある。野外での生育地での発芽の記録は、和歌山県で4月中旬、丹波地方で5月上旬、その後も8月中旬まで観察されている (中山・山口, 2000)。埼玉県田島ヶ原では4月上旬から6月下旬にかけて発芽が観察され、1986年の発芽数は1 m²あたり5個体、1987年は3個体、発芽時期の中央値は4月中旬から5月上旬である (Masuda and Washitani, 1990)。実験圃場 (大阪市) においては、4月から11月にかけては断続的に発芽し、1年間の累積発芽率は4.5% (中山・山口, 2001) であった。北海道の自然生育地における発芽率は、河岸で0.7%、内陸側で27.4% (Ohara and Shimamoto, 1994)、実験室での発芽率は、巻きつきタイプで0–45% (平均17.5%)、分枝が多いタイプで5%と報告されている (Ohara and Shimamoto, 1994)。

自生地で採集された雑草種子について、冷乾保存や冷湿保存処理と段階温度処理などを組み合わせた多様な温度処理に対する発芽反応が調べられている。採集直後のツルマメ種子は4℃からの温度上昇 (IT) 処理の間に12℃から16℃で8%、36℃からの温度下降 (DT) 処理では開始温度の36℃で11–13%の種子が発芽する。一方、1か月冷湿保存した種子はIT処理の間に8℃から28℃で18%、DT処理の間に36℃から32℃で17%の種子が発芽し、低温処理によって発芽可能温度が低温側に拡大する。4か月の冷乾保存と1か月の冷湿保存の組み合わせで

は各処理よりも発芽率が60–67%に高まることから、発芽には低温要求性があることが知られている。また、1か月の25℃乾燥保存での発芽率は41–50%、屋外で1か月埋土した種子の発芽率は15–100%である (Washitani and Masuda, 1990)。

3. 栄養成長及び開花・結実

発芽した個体は、生育の初期には暑さや乾燥、その後は除草行為や河川の増水により多数死亡し、個体群ごとの生存率は0–47%と報告されている (中山・山口, 2000)。

岡山で岩手および秋田の系統を6月18日に播種した場合の栄養成長期間は、それぞれ107日、122日 (Saitoh et al., 2004) であったと報告されている。関塚・吉山 (1960) は、秋田、仙台、三重および鹿児島から取り寄せた系統を4月から8月にかけて、一ヶ月おきに播種した場合の開花まで日数を計測し、4月播種では95–141日、5月播種では93–96日、6月播種では66–75日、7月播種では47–61日、8月播種では48–53日、と播種期が遅くなればなるほど栄養成長期間や草丈の系統間差は小さくなり、栄養成長期間は短く、草丈も低くなる傾向を報告している。

ツルマメは8月中旬から9月下旬にかけて開花し、葉腋から伸長した枝に5–6個の花を側生し総状花序を形成する。各花の寿命は約1日である (Ohara and Shimamoto, 2002)。生殖成長期間は32日 (岩手の系統を岡山で栽培)、40日 (秋田の系統を岡山で栽培) と報告されている (Saitoh et al., 2004)。豆果は狭楕円形、褐色毛を密生し、2–3粒の種子が入る。種子は扁平な楕円体、黒色に着色する (大橋, 1982)。また、開花期に乾燥や低温など不順な気候にさらされると開花することなく蕾のまま受粉し (閉花受粉)、開花期の後半はほとんどの花は閉花受精する (阿部・島本, 2001)。北海道での実験では、開放花は全体の0.9–2.4%であり、97%以上は閉鎖花となるが、結実率は開放花の方が高く、50%を超えるが、閉鎖花では30%程度である (宮下ら, 1999)。埼玉県田島ヶ原では8月下旬から9月下旬にかけて開花し、登熟後の種子散布は9月下旬から12月上旬にかけて観察されている (Masuda and Washitani, 1990)。岩手大学農学部の圃場において、日本のツルマメ28系統と海外72系統を1973年6月8日および1974年5月25日に播種し、比較が行われた。開花時期については、秋田から宮崎の日本の系統のなかで最も早かったのは秋田系統で8月3日、最も遅かったのは宮崎の系統で9月24日、その

差は54日だった。成熟時期については、最も早かったのは秋田系統の10月19日、最も遅かったのは宮崎系統の12月5日で、その差は47日だった。無霜期間の長短が生育期間の制限要因になり、緯度勾配に沿った地理的変異パターンが形成されたと考察されている（福井ら、1978）。

4. 交雑様式

ダイズは自家受粉植物であり、花が完全に開く前に雄ずいばが伸長し、裂開した葯が柱頭に接触して受粉は開花前に完了することが知られており（Williams, 1950; Carlson and Lersten, 1987）、ツルマメもこれと同様と考えられている。ツルマメは1花あたり平均3個の胚珠および約2,000個の花粉粒を持つ（Ohara and Shimamoto, 2002）。ツルマメの花粉の寿命についての報告はないが、ダイズと同様、通常開花後2–4時間（Andersson and de Vicente, 2010）と考えられる。さらに、ツルマメは他家受粉能力も保有しており、Fujita et al. (1997) は、複数の遺伝子座分析からの推定により、他殖率は9.3–19%、平均他殖率は13%、Kiang et al. (1992) は、2.3%と報告している。また、ダイズとツルマメは、相互交雑が可能で（Karasawa, 1936; Kwon et al., 1972; Oka, 1983）、野外におけるダイズとツルマメとの交雑は、両者を近くで栽培した場合に発生し、その交雑率は0.73%（Nakayama and Yamaguchi, 2002）、0.015%（Wang and Liu, 2006）、0.008%（Mizuguti et al., 2009）、0.14%（Mizuguti et al., 2010）と報告されている。温室内で両種を栽培し、ミツバチの箱を置いた場合には、0.477%という報告がある（Mizuguti et al., 2008）。

ツルマメの花粉は昆虫によって送粉され、表5のような種の訪花が観察されている。

5. 種子生産と散布様式

北海道のツルマメ自生地における個体当たりの種子生産数は16–235個（ 74.82 ± 50.33 個）、莢数は7–104莢（ 32.06 ± 20.31 莢）、1莢内種子数は0–4個（ 2.29 ± 0.27 個）（大原・島本, 1988; 1989）である。分枝が多いタイプと少ないタイプに分け、多いタイプでは平均で104個、少ないタイプで56.5個という報告もある（Ohara and Shimamoto, 1994）。近畿地方の自生地における1個体当たりの種子生産数は、個体群ごとの平均では8.3–176個、最大で674個（中山・山口, 2000）、219個（加賀ら, 2005）と報告されている。また、50 cm 方形区内に散布された種子数は河原の植物群落内では31–50粒に對

し、河岸の裸地では8–30粒であった（Ohara and Shimamoto, 1994）。

圃場で栽培した場合には、600個以上の種子を生産する個体もあり（Saitoh et al., 2004; Kuroda et al., 2006; Yoshimura et al., 2011）、最大7,574個であった（Kuroda et al., 2013）。関塚・吉山（1960）は、秋田、仙台、三重および鹿児島から取り寄せたツルマメを4月から8月にかけて、一月おきに播種した場合の種子生産数を計測し、4月播種では142–878.8個、5月播種では197–732.9個、6月播種では49–768.5個、7月播種では132–171個、8月播種では0–5個であったと報告している。

また、光環境への適応の例として0%、45%、75%の3段階の遮光処理を行うと、遮光が強くなるほどツルマメは莢が伸長し、個体重や種子数は減少、100粒重は増大する（大原ら, 1992）。一方、ダイズでは有限伸育型、半無限伸育型および無限伸育型ともにツルマメと同様の傾向を示すが、遮光程度に対する反応性は異なる。特に、75%の遮光では100粒重が減少する点がツルマメと異なる。

莢は脱粒しやすく、莢が縦方向に開裂し、種子が散布され（Ohara and Shimamoto, 2002）、晴れた秋の日には莢のはじける音が聞かれる（阿部・島本, 2001）。飛散する種子数は、親植物から離れるほど減少し、最大飛散距離は、2.8–3 m（Li et al., 1997）、4.5 m（Oka, 1983）、6.5–7 m（Yoshimura et al., 2011）に達することが報告されており、飛散種子の99%は5 m以内に落下する（Yoshimura et al., 2011）。自生地においては1 m²あたりにトラップされる種子数は58.7粒という報告がある

表5 ツルマメの訪花昆虫

分類	昆虫	出典
ハチ目	ニホンミツバチ	Fujita et al., 1997 黒田ら, 2005
	コハナバチ sp.	Fujita et al., 1997 中山・山口, 2002
	ハキリバチ sp.	Fujita et al., 1997 中山・山口, 2002
	クマバチ	Fujita et al., 1997 中山・山口, 2002
	ツチバチ類 カリバチ類 スズバチ	黒田ら, 2005 中山・山口, 2002 Fujita et al., 1997
ハエ目	ハナアブ類	中山・山口, 2002
	ハエ類	中山・山口, 2002
チョウ目	セセリチョウ sp.	中山・山口, 2002
	シジミチョウ sp.	Fujita et al., 1997 中山・山口, 2002
	ツメクサガ	Fujita et al., 1997
アザミウマ目	アザミウマ類	中山・山口, 2002

(Masuda and Washitani, 1990)。また、国内では200 mおよび12.4 km (Kuroda et al., 2006)、中国では1.5 km (Wang and Li, 2012a) という種子の長距離移動も示唆されており、それらの原因は水や動物、人間によるものと考えられている。

6. 昆虫による食害

多種類の昆虫が摂食する。茨城県と佐賀県での調査では、バッタ目とコウチュウ目による摂食が最も多く、次いでチョウ目 (摂食率は2%以下) で、他にはカメムシ目やカタツムリなどが観察された (Horak et al., 2012)。黒田ら (2005) もコウチュウ目のドウガネブイブイの摂食を記録している。安田ら (2012) は、東北、関東、中国、九州地方での調査を行い、チョウ目害虫合計12科47種を報告した。全国的に広く発生が確認されたものはダイズサヤムシガ、ウコンノメイガ、ヨモギエダシヤク、チャバネキボシアツバの4種であり、4地域すべてで確認された (表6)。

Ⅲ ツルマメとダイズの特性比較

1. 遺伝的特性の比較

1) 核型にみられる差異

ツルマメはダイズと同じ染色体数 ($2n=40$) を持ち (Carter et al., 2004)、重複したゲノムを持つ古倍数性の植物であり (Kim et al., 2010)、また、人工交雑による F_1 (雑種第1代) は高い種子稔性を持つことが知られている (Carter et al., 2004)。しかし、ツルマメとダイズとの F_1 の花粉稔性を詳しく調べた研究 (Palmer et al., 1987) からは稔性の低い組み合わせから染色体構造の違うツルマメが見つかった。それらは<第1章 分類学的位置づけと分布、1. *Glycine* 属植物の分類>で記述したように、現在は*G. soja*に分類されているが、以前は*G. ussuriensis*や*G. formosana*などの種名であったものも含まれる。

例えば、中国浙江省で収集されたツルマメ (PI163453) の染色体はダイズのものよりも6-7%短く (Ahmad et al., 1984)、ダイズとの F_1 における花粉稔性は温度によって75.1-83.7%のばらつきを示すが、これは相同染色体上の偏動原体逆位が原因と考えられている (Ahmad et al., 1977)。一方、ロシアで収集されたツルマメ (PI81762) では相互転座を生じており、ダイズとの F_1 における花粉稔性は49.2-53.3%と報告されている (Singh and Hymowitz, 1988)。

中国のツルマメ26系統のうち21系統、ロシアのツルマメ30系統のうち25系統は相互転座を有し、相互転座のないツルマメとダイズとの F_1 における花粉稔性は90.9-91.3%なのに対し、中国の転座系統とダイズとの雑種では44.9-52.2%、ロシアの転座系統とダイズとの雑種では46.9-53.2%、その転座は46系統のツルマメ間で共通している可能性が示唆されている (Palmer et al., 1987)。その中の2系統PI464890B、PI101404Bは第11染色体と13染色体との間で相互転座を生じていることが蛍光 *in situ* ハイブリダイゼーションによって、最近、証明された (Findley et al., 2010)。

2) 塩基配列にみられる差異

ダイズの核ゲノムの塩基配列については、米国のダイズ品種Williams 82の塩基配列が一般的ナリファレンス配列 (Schmutz et al., 2010) として扱われている。その配列は20本の染色体に相当する20本のアッセムブリから構成され、ダイズの総塩基配列長1.1 Gbのうち975 Mbの情報公開されている。一方、葉緑体の塩基配列長は152 kb (Saski et al., 2005)、ミトコンドリアの塩基配列長は403 kb (Chang et al., 2013) である。

次世代型シーケンサーによって韓国のツルマメ (Kim et al., 2010) および中国の複数のツルマメ (Lam et al., 2010) の塩基配列が解読され、韓国のツルマメについては米国のWilliams 82の塩基配列と比較され、中国のツルマメについては同時に解析された複数の中国産ダイズ品種の塩基配列と比較されている。中国のツルマメ17系統の塩基多様度 θ_π は 2.97×10^{-3} と中国のダイズ14品種の $\theta_\pi 1.89 \times 10^{-3}$ よりも大きく、ツルマメにおける遺伝子のコーディング領域 (CDS) の多様度も 1.06×10^{-3} とダイズの 0.72×10^{-3} よりも高い (Lam et al., 2010)。また、米国のダイズ品種に比べると韓国のツルマメはゲノム全体で約0.31%の塩基が異なり、46,430のうち16,519の遺伝子に非同義置換の変異を持つことがわかっている (Kim et al., 2010)。また、このツルマメは約32.4 Mbの領域が欠失していることやツルマメ独自のアッセムブルによって、ダイズには存在しない約8.3 Mbのツルマメ特有のゲノムが見出されている。しかし、日本のツルマメの塩基配列は報告されておらず、今後、全塩基配列の解読が期待される。

3) 遺伝的類縁関係

これまで多数の研究者により種々の分子マーカーを用いてツルマメとダイズの集団遺伝構造の比較が行われて

表6 東北、関東、中国、九州地方で調査したツルマメのチョウ目食害昆虫（安田ら, 2012より作成）

科名	和名	学名
Lyonetiidae ハモグリガ科	ダイズギンモンハモグリガ	<i>Microthauma glycinella</i> Kuroko
Gelechiidae キバガ科	コフサキバガ	<i>Dichomeris acuminata</i> (Staudinger)
Peleopodidae エグリキバガ科	ネズミエグリキバガ	<i>Acria ceramitis</i> Meyrick
Tortricidae ハマキガ科	スジトビハマキ	<i>Pandemis dumetana</i> (Treitschke)
	ウスアトキハマキ	<i>Archips semistructa</i> (Meyrick)
	チャハマキ	<i>Homona magnanima</i> Diakonoff
	チャノコカクモンハマキ	<i>Adoxophyes honmai</i> Yasuda
	オクハマキ	<i>Dentisociaria armata okui</i> Yasuda
	クロバヒメハマキ	<i>Olethreutes doubledayanus</i> (Barret)
	ダイズサヤムシガ	<i>Matsumuraeses falcana</i> (Walsingham)
	ヒロバヒメサヤムシガ	<i>Matsumuraeses vicina</i> Kuznetsov
	マメシンクイガ	<i>Leguminivora glycinivorella</i> (Matsumura)
Crambidae ツトガ科	ヒメクロミスジノメイガ	<i>Omiodes miserus</i> (Butler)
	マエウスキノメイガ	<i>Omiodes indicatus</i> (Fabricius)
	ウスイロキンノメイガ	<i>Pleuroptya punctimarginalis</i> (Hampson)
	ウコンノメイガ	<i>Pleuroptya ruralis</i> (Scopoli)
	アズキノメイガ	<i>Ostrinia scapularis</i> Mutuura & Munroe
	クロモンキノメイガ	<i>Udea testacea</i> (Butler)
Pieridae シロチョウ科	モンキチョウ	<i>Colia serate poliographa</i> Motschulsky
	キタキチョウ	<i>Eurema mandarina</i> (De L'Orza)
Lycaenidae シジミチョウ科	ツバメシジミ	<i>Everes argiades</i> (Pallas)
Nymphalidae タテハチョウ科	コムスジ	<i>Neptis sappho intermedia</i> W.B.Pryer
Geometridae シャクガ科	ヨモギエダシャク	<i>Ascotis selenaria cretacea</i> (Butler)
	ウスジロエダシャク	<i>Ectropis obliqua</i> (Prout)
	コウスアオシャク	<i>Chlorissa obliterata</i> (Walker)
	アカアシアオシャク	<i>Culpinia diffusa</i> (Walker)
	ナミスジチビヒメシャク	<i>Scopula personata</i> (Prout)
Lymantriidae ドクガ科	マメドクガ	<i>Cifuna locuples confusa</i> (Bremer)
	ヒメシロモンドクガ	<i>Orgyia thyellina</i> Butler
Arctiidae ヒトリガ科	シロヒトリ	<i>Chionarctia nivea</i> (Ménétrières)
Noctuidae ヤガ科	アオアツバ	<i>Hypena subcyanea</i> Butler
	ミツボシアツバ	<i>Hypena tristalis</i> Lederer
	キボシアツバ	<i>Paragabara flavomacula</i> (Oberthür)
	チャバネキボシアツバ	<i>Paragabara ochreipennis</i> Sugi
	ウスキミスジアツバ	<i>Herminia arenosa</i> Butler
	オオシラナミアツバ	<i>Hipoepa fractalis</i> (Guenée)
	オオウンモンクチバ	<i>Mocis undata</i> (Fabricius)
	エゾギクキンウワバ	<i>Ctenoplusia albostrata</i> (Bremer & Grey)
	イチジクキンウワバ	<i>Chrysodeixis eriosoma</i> (Doubleday)
	スジモンコヤガ	<i>Microxya confusa</i> (Wileman)
	ナシケンモン	<i>Viminia rumicis</i> (Linnaeus)
	オオタバコガ	<i>Helicoverpa armigera armigera</i> (Hübner)
	ツメクサガ	<i>Heliothis maritima adaucta</i> Butler
	ハスモンヨトウ	<i>Spodoptera litura</i> (Fabricius)
	ヒメサビスジヨトウ	<i>Athetis stellata</i> (Moore)
	シロシタヨトウ	<i>Sarcopolia illoba</i> (Butler)
	カブラヤガ	<i>Agrotis segetum</i> ([Denis & Schiffermüller])

きた。葉緑体やミトコンドリアのオルガネラゲノムについては、Shimamoto (2001) あるいは島本 (2008) の総説に詳しく記載されている。ツルマメやダイズの葉緑体では3種類、ミトコンドリアでは6種類の塩基配列の変異が見られ、その他にツルマメのミトコンドリアに特異的な20種類の塩基配列の変異が見出されている。

ミトコンドリア変異に基づくと、ツルマメは大きく4つの群に分類される。すなわち、①ツルマメに特異的な群、②日本のダイズやツルマメに特異的な群、③中国のダイズやツルマメに特異的な群、④ダイズに特異的な群である。2,000のツルマメ標本および1,000のダイズ標本の解析では、葉緑体とミトコンドリアの変異を組み合わせることで、ツルマメとダイズで共通してみられる8種類の細胞質遺伝子型の他に、ツルマメに特異的な30種類以上の細胞質遺伝子型が知られている。ツルマメとダイズで共通の細胞質遺伝子型のうち、日本と中国のダイズはCpI+mtIVb型を持つダイズが最も多く、ツルマメではCpIII+mtIVa型を持つものが最も多い。

核ゲノムについては解析系統数が多い研究例を下記に示した。20種類のSSRマーカーによる1,358系統の解析では、日本のダイズは世界中のどのツルマメとも遺伝的に分化しており、韓国、中国、ロシアのツルマメよりも日本のツルマメに最も近縁であると報告されている (Kuroda et al., 2009)。さらに、ダイズの遺伝変異を検出するのに適した191種類のSNPマーカーによって、世界のツルマメに加えて世界のダイズを含めた1,603系統が解析されている (Kaga et al., 2012)。

図1に示すように (Kaga et al., 2012を改変)、日本のツルマメをはじめ、各国のツルマメはダイズとは大きく異なる群を形成し、日本のツルマメがダイズに最も近縁であり、韓国、中国、ロシアの順に遠縁になる傾向が認められている。ダイズのなかでは、南アジアや中国に分布する雑草型のダイズや飼料用のダイズがツルマメに最も近縁であり、日本のダイズに比べると米国のダイズはツルマメにやや近縁な傾向が認められる。ただし、この解析に使用された海外のツルマメは、1800年代以降各国で収集され、USDAに保存されていたツルマメのため、特に中国での収集範囲や系統数が限られている。

最近、中国を広く包括したツルマメ231系統とダイズ79品種との遺伝構造が56種類のSSRマーカーを用いて比較されており、中国東北部と極東ロシアのツルマメのグループ、中国南部・日本・韓国のツルマメのグループ、中国中北部のツルマメのグループ、中国東北部・日本・韓国のダイズのグループ、中国南部と中北部のダイズの

グループが見出されている (Guo et al., 2010)。さらに、中国各地の40個体群 (712サンプル) の遺伝構造解析 (Guo et al., 2012) では、中国の集団内多様度 (0.345) は日本の集団内多様度 (0.228) よりやや高く、逆に集団間多様度 (0.561) は日本の集団間の多様度 (0.76) よりも低いことなどより、中国中北部のツルマメのグループは中国東北部や南部、日本、韓国のツルマメとは大きく異なる遺伝組成を持つと報告されている。

2. 形態的特性の比較

1) 種子の形態にみられる差異

農林水産ジーンバンクに保存されている国内で収集されたツルマメ種子の100粒重の平均値および変異幅は、2.20 gおよび0.85–7.34 g、ダイズは、27.8 gおよび3.5–73.9 gを示し、両者の平均値は大きく異なるが、3.50 gから7.34 gの間で変異が重なっている (加賀ら, 2005)。ツルマメに近い粒重を示したダイズの来歴は、主に沖縄県の栽培種や飼料用系統であり、飼料用系統のなかにはツルマメとの雑種後代から育成された系統が含まれており (関塚・吉山, 1960)、それらはツルマメの遺伝子を持つことがわかっている (Kaga et al., 2012)。以上のように、ダイズとツルマメの形態的分化が不明瞭な系統も存在する。

ダイズとツルマメとの中間的な形態的特性を持つ中間型はロシア (Skvortzow, 1927)、中国 (Wang et al., 2008) だけでなく、日本でも岡山、鳥取、栃木、茨城の各県から収集されたツルマメ (関塚・吉山, 1960)、秋田、山形、新潟、福島、千葉、愛知、福井、滋賀、広島、鳥根および福岡で収集されたジーンバンクの保存系統 (加賀ら, 2005) にも存在する。しかしながら、阿部・島本 (2001) が、「10年以上にわたり日本各地より採集、分析してきた800近い集団の中に、明瞭な中間型は見つからない」と述べているように、中間体は存在するとしても非常にまれであると考えられる。

日本とは異なり、中国とくに東北部では比較的多くの中間体が発見されている。中国全土から収集されたツルマメ6,172系統のうち8.5%が100粒重5 g以上の大粒であり、また2%が緑色の種子である (Dong et al., 2001)。このなかから選定された100粒重3–10 gの1,185系統には、栽培ダイズに特徴的な形質 (種皮色、花色、毛茸 (もうじ) 色、ろう粉など) が数多く見つかり、それらは南部よりも北部、西部よりも東部に数多く分布していた (Wang et al., 2008)。栽培化と関わり深い黄河中流域の陝西省の自生地からサンプリングされたツルマメ91個

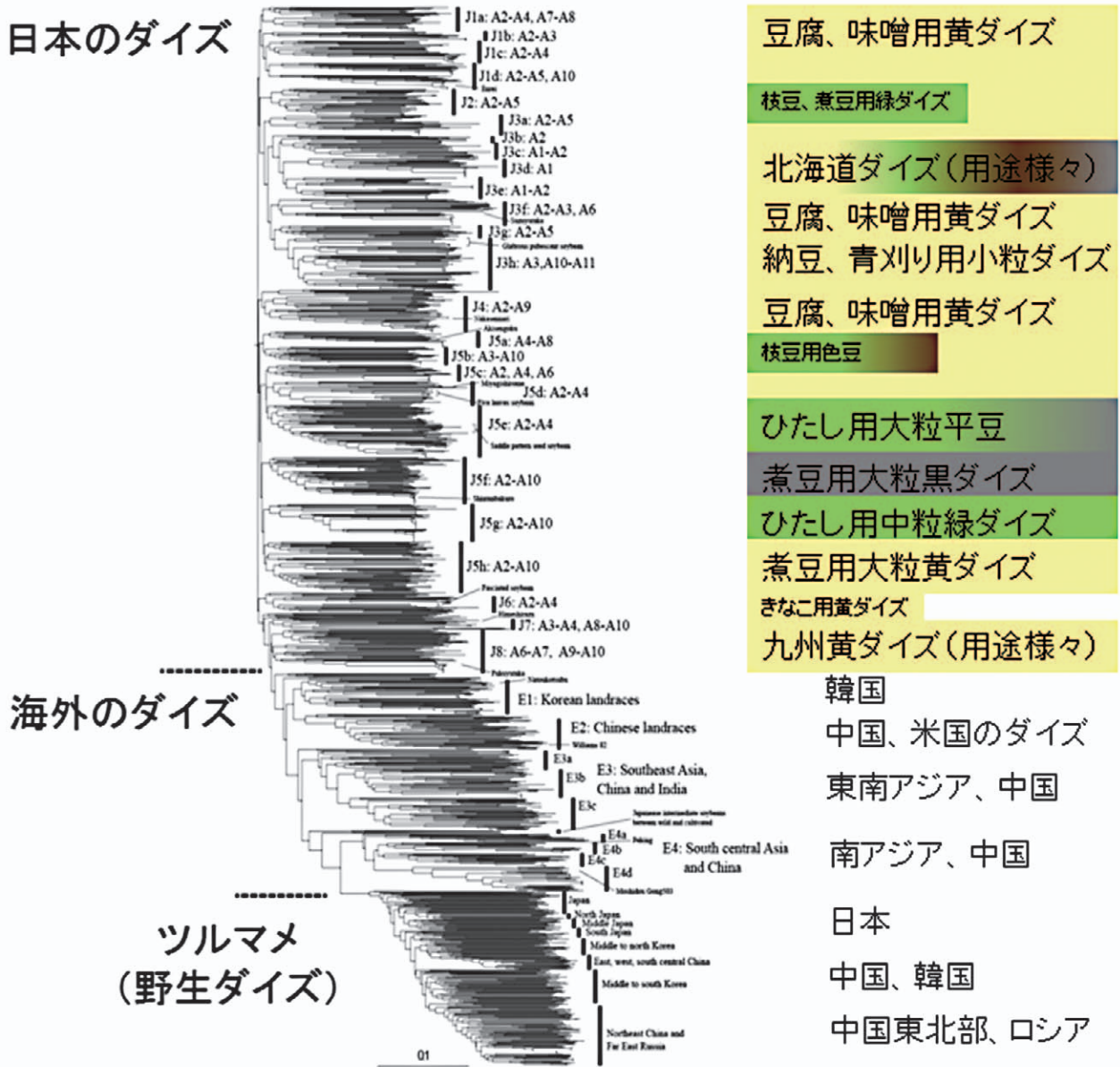


図1 世界のツルマメと世界のダイズとの類似性 (Kaga et al., 2012より改変)

体のSSR解析では、100粒重3-9gの中間型は遺伝子浸透により形成された可能性が指摘されている (Wang et al., 2012b)。このような日本との地域差、中間型が生存可能な環境や個体群の特徴は、遺伝子浸透や遺伝子定着の可能性を知る上で重要である。

2) 葉型にみられる差異

開花や熟期と同様に、葉型でも緯度勾配に沿った地理的変異パターンが認められており、低緯度では丸葉型、高緯度では長葉型が優占的である。海外のツルマメと異なる点として、日本のツルマメは茎のアントシアニン着色が濃厚で、茎はやや太く、葉型は中間型で大きく、毛

茸 (もうじ) は直立型で長い (福井・須永, 1978)。葉形はUSDAに保存されているツルマメ661系統間 (Chen and Nelson, 2004)でも比較されている。同じ条件での栽培比較ではダイズ94系統とツルマメ90系統の特性値 (表7) が報告されている (Jong and Kim, 2009)。

3. 成熟群の比較

ダイズにおける開花までの栄養生長期間は、日長および温度に影響を受け、栽培地の日長と生育温度との組み合わせにより決定される (福井, 1963)。米国では、ダイズの栽培地域が南北に大きく広がっていることから、ダイズ品種は栽培適地に対応した13種類の成熟群

(Maturity Groups; MG) に分類されてきた (Hartwig and Edwards, 1987)。北米以北に適したMG 000から赤道付近に適したMG Xまで設けられているが、最近の研究では、MG IVからVIに分類されていた品種群の最適帯は従来よりも南方であると示唆されている (Zhang et al., 2007)。日本では、開花までの日数を5段階 (I からV)、開花から登熟までの日数を3段階 (aからc) に分類し、その組み合わせによりダイズ品種の生態型が分類されている (福井, 1963)。

1950-1995年に品種登録された97品種を米国の成熟群に分類した結果 (Zhou et al., 2002) を参考に、米国で育成されたダイズの開花・登熟期と比較する場合の目安として表8を作成した。I aからI bには主に北海道の品種と九州の一部の極早生品種、II aからII cには東北、北陸、関東、中部、東海の早生品種、III cには東北、北陸、関東、中部の晩生品種、IV cには近畿、山陰、山陽、四国、九州の晩生品種、V cには近畿、山陽、四国、九州の極晩生品種などが分類されている (福井・荒井, 1951)。

ツルマメの生態型はダイズと同じ基準で分類されていないが、福井・海妻 (1971) によると、東北、北陸、山陰には開花・成熟期が早い系統、関東、東海、近畿は中程度、四国、九州には開花・成熟期が遅い系統が分布する。一方、米国USDAの植物遺伝資源データベース (USDA, 2015) の検索では、ダイズのMaturity Groupの評価に日本のツルマメ284系統が含まれており、これらを収集地点の情報とともに表9に分類した。日本のツルマメは開花・登熟が最も早いと考えられる北海道の系統がMG III、最も遅い鹿児島県の系統がMG IXであった。表8は米国で育成されたダイズの開花・登熟期と比較する場合の目安になるが、アメリカで行われた開花・成熟期の調査に基づいており、日本の自生地における開花・登熟期と一致しないため、注意が必要である。

表7 同一栽培条件下におけるダイズとツルマメの葉型の差異 (Jong and Kim, 2009より作成)

	ダイズ	ツルマメ
中央小葉長	12.3 ± 1.25cm	6.6 ± 1.35cm
幅	6.8 ± 1.241cm	2.9 ± 0.92cm
面積	55.6 ± 15.75cm ²	14.3 ± 7.83cm ²
葉形指数 (LSI)	1.9 ± 0.38	2.4 ± 0.53
葉の厚さ	0.25 ± 0.054mm	0.14 ± 0.032mm
葉面積比 (LAR)	40.1 ± 8.22	53.7 ± 12.02
角度	37.6 ± 5.89°	54.6 ± 10.77°
葉柄長	23.9 ± 5.89cm	5.9 ± 2.33cm

ダイズ94系統とツルマメ90系統の平均値を示した。

表8 日本の主要97ダイズ品種の成熟群による分類

JP	US	MG 00	MG 0	MG I	MG II	MG III	MG IV	MG V	MG VI	MG VII	MG VIII	MG IX	総計
Ia		2	2	2									6
Ib			4	14	2								20
IIa		1	3	2	2	1	1						10
IIb			2	3	12	2	1						20
IIc				2	8	4	1						15
IIIb						1							1
IIIc						1	2	7	3				13
IVc										2	3		5
Vc										2	2	3	7
総計		3	11	23	24	9	5	7	3	4	5	3	97

JP: 日本における分類、US: 米国における分類

表9 日本各地のツルマメのMaturity group

収集場所	USDAによるMaturity groupの分類								系統数	収集地点の北緯 (度)
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX			
北海道	1	6	1						8	43
青森県	1	2	7						10	40
岩手県		2	11						13	39
秋田県		3	30	1					34	39
山形県			1						1	38
福島県			1	2					3	37
茨城県				6	3				9	36
栃木県				5	2				7	36
群馬県				1					1	36
埼玉県			1	2					3	35
千葉県				4					4	35
東京都					3				3	35
神奈川県			1	1	1		1		4	35
新潟県			1	3					4	37
富山県				1					1	36
石川県				1					1	36
福井県					1				1	36
山梨県				2					2	35
長野県			3	10	1				14	36
岐阜県					1				1	35
静岡県				1	1		1		3	34
愛知県			2	17	16				35	35
京都府					1				1	35
兵庫県			1	32	15				48	34
奈良県					4				4	34
鳥取県				1					1	35
島根県				2					2	35
岡山県				4					4	34
広島県					1				1	34
山口県			1		1				2	34
徳島県				1					1	34
香川県			1						1	34
愛媛県				3					3	33
高知県				1	1				2	33
福岡県				1	2				3	33
佐賀県					1				1	33
長崎県					2				2	32
熊本県					23	14			37	32
宮崎県						1			1	31
鹿児島県					3	3	1	1	8	31
総計	2	13	62	128	75	1	3		284	

米国USDAの植物遺伝資源データベース

(<http://www.ars-grin.gov/>) より作成。

IV ツルマメとダイズの雑種形成と遺伝子浸透

1. 自然雑種形成と雑種個体の特性

ダイズが広く栽培されていた秋田県、茨城県、愛知県、兵庫県、広島県および佐賀県の217調査地点のうち、その近隣で自生する7か所のツルマメ個体群のなかにツルマメとダイズとの雑種の自生が確認されている(加賀ら, 2005; 黒田ら, 2005; 2006; 2007; 友岡ら, 2008; Kuroda et al., 2010)。7地点のうち2地点は秋田県の角館市および山形県の酒田市、そして残りの5地点は佐賀市近郊であった。雑種が発見された場所の近くには、水田輪換畑での大規模なダイズ栽培があったと記載されている。なお山形県酒田市で見つかった雑種の解析結果は発表されていない。F₁の種子や莢はツルマメに比べて大きく(100粒重は5.0–9.8 g、一莢に3粒入った莢の長さは4 cm程度)、種皮は黄色(緑含む)であり、葉の大きさ、蔓の太さ、蔓の巻き方の強さなどはツルマメとダイズとの中間的な特徴を持ち、各地点で発見された雑種の生育範囲はツルマメ個体群のなかであった。黄色い種皮をもつF₁は各地点で1–2個体のみが生育し、黒い種皮のF₂以降の世代の雑種は9個体(2004年に7個体、2005年に2個体)生育していたものの、その分布は5 m以内と報告されている。

雑種より散布された種子が自生地で生存し、次世代が形成されるかについての追跡調査(加賀ら, 2005; 黒田ら, 2005; 2006; 2007; 友岡ら, 2008)では、佐賀の一地点のみF₂以降の世代まで自生していたが、それ以外では雑種はF₁世代で淘汰されたと報告されている。F₁及び雑種後代からの遺伝子浸透については、これらの雑種が発見された個体群を含め、秋田県、茨城県、佐賀県の14個体群でサンプリングされた1,344の種子を対象にSSRマーカーで解析されたが、これらの種子のなかにはダイズ由来の遺伝子が個体群へ浸透した形跡は確認されていない(Kuroda et al., 2008)。

中国でも同様に、ダイズ畑の近隣で自生するツルマメ個体群や栽培ダイズのなかから雑種が見ついている。中国黒龍江省に近い内モンゴル自治区の3か所で収集されたツルマメ種子3,528粒、ツルマメ個体群近傍で栽培されていたダイズ種子7,620粒を試験圃場で栽培したところ、それぞれ31および15個体のF₁が見出された(Wang and Li, 2011)。管理栽培下で育成された個体の試験結果では、平均100粒重はダイズ16.1 g、ツルマメ1.0 gに対し、F₁雑種は約4.7 g、平均種子生産量はダイズ10.2 g、ツルマメ0.9 gに対し、F₁は約7.0 gであった。これらの

数値から個体当たりの種子数を算出すると、ダイズ63粒、ツルマメ90粒、F₁148粒になり、種子数はKurodaら(2013)の栽培実験結果より極めて少ない。さらに、ダイズにツルマメが交雑したF₁の草丈(161 cm)と乾物重(36 g)はツルマメにダイズが交雑したF₁の草丈(81 cm)と乾物重(18 g)の2倍ほど大きくなり、細胞質との相互作用による雑種強勢が示唆されている。

2. 人工交雑による雑種個体の特性解明

1) 雑種第一代の特性

ツルマメにダイズが自然交雑し、雑種が形成されるまでの過程を考えると、まず雑種種子はツルマメの莢の中に形成される。そのため、種皮はツルマメ型、その中の子葉はツルマメとダイズとのF₁の遺伝子型といったやや複雑な遺伝構成になる。種子はツルマメのもつ硬皮休眠性によって越冬し、その後発芽してF₁個体がツルマメ個体群に生育することになる。

ツルマメ個体群における雑種後代の生存数はF₁が生産する種子の数や散布された種子の生存率などによって決まる。後にマーカー解析によってF₁(Kuroda et al., 2010)と同定された秋田県角館町の雑種個体の特徴は、周辺のツルマメよりもツル化の程度は弱く、草姿は半直立型、莢は裂莢しておらず、種皮色はツルマメとは異なる(加賀ら, 2005)。近傍のツルマメの莢数と換算100粒重はそれぞれ73莢および2.4 gに対し、雑種個体はそれぞれ35莢および9.2 g、交雑した栽培ダイズの換算100粒重は32.6 gと報告されている。F₁は100粒程度の種子を散布していたと推定されたにもかかわらず、その後の経時的モニタリングではこの雑種に由来する後代は見つかっていない(Kuroda et al., 2010)。

表10に示すように、人工的に作出したF₁とツルマメの適応度関連形質を量的に比較した研究は外国産ツルマメとダイズとの組み合わせに限られていた。上記で述べたように、古くから中国やロシアのツルマメとダイズとの間の生殖的隔離障壁の仕組みが着目されていたことや、中国でのダイズ栽培化や中間型のダイズの適応進化に関する研究が盛んであったことで、大陸起源のツルマメとダイズの雑種に関する知見が多く集積されている。

日本のツルマメとダイズの組み合わせについては、広島産ツルマメと西日本の主要ダイズ品種「フクユタカ」、青森産ツルマメと北日本の主要ダイズ品種「リュウホウ」とのF₁雑種を、地理的および気候条件の大きく異なる国内3か所の試験地で管理栽培し、両親のダイズおよびツルマメの種子生産数、莢数、種子の越冬率が比較されて

いる (Kuroda et al., 2013)。概ね、 F_1 の種子生産数はツルマメよりも少なく、 F_1 に実った種子の越冬率 (晩秋に埋土して翌年の春に掘り起こした場合) はツルマメよりも低い。日本のツルマメと米国品種との F_1 の適応度に関する知見は存在しないため、今後情報集積が必要と思われる。

米国のダイズと日本のツルマメとの F_1 の花粉稔性については、論文として報告されていないが、表11のような知見がある (Palmer, 1985を改変)。相互転座の場合は50%、逆位の場合は10-40%の花粉が不稔になること指標として、染色体の構造変異が予測されている。不稔花粉が50%になる組み合わせは中国やロシアのツルマ

表10 ツルマメとダイズとの F_1 およびその後代に関する特性情報

著者	年	評価世代	交雑 (♀×♂)	ツルマメ	ダイズ	評価方法	評価形質	遺伝
Karasawa	1936	F_1, F_2	ダイズ×ツルマメ	ロシア1系統	不明1系統	量&質的	種子、葉、花などの形、色、大きさ、開花期、つる性	
Ting	1946	$F_1, F_2, F_{2:3}$	ツルマメ×ダイズ	中国1系統	不明1品種	量&質的	硬実率、開花期、草丈、節数、100粒重、粒型および種子、花、莢などの色	1因子
Tang & Tai	1962	$F_1, F_2, F_{2:3}$	ダイズ×ツルマメ	台湾1系統	台湾1品種	量&質的	開花期、登熟期、草丈、節数、100粒重および種子、花、莢などの色	1因子
海妻ら	1980a	F_1, F_2	ダイズ×ツルマメ	ロシア3系統、盛岡1系統	東北4品種、米国1品種	質的	種子、花、莢などの色	1因子
海妻ら	1980b	F_2, B_1F_2	ダイズ×ツルマメ	不明1系統	東北1品種	量的	タンパク質含量、開花期、草丈、茎径、100粒重	
Oka	1983	F_3-F_5	ダイズ×ツルマメ	中国1系統	台湾1品種	量的	雑種の定着率、種子生産数、発芽率、越冬率、開花まで日数、種子稔性、裂莢性、つる性、粒重、乾物重、草丈	
Palmer & Heer	1984	F_1, F_2	ツルマメ×ダイズ	中国1系統	米国1品種	量的	種子稔性、種子生産数	
Ertl & Fehr	1985	BC_1-BC_5	ツルマメ×ダイズ、ダイズ×ツルマメにダイズを戻し交雑	ロシア2系統	米国2品種	量的	種子生産量、熟期、倒伏性、草丈	
Carpenter & Fehr	1986	BC_0-BC_5	ツルマメ×ダイズ、ダイズ×ツルマメにダイズを戻し交雑	ロシア2系統	米国2品種	量的	つる性、倒伏性、草丈、熟期、落葉、粒重	
Keim et al.	1990b	$F_2, F_{2:3}$	ダイズ×ツルマメ	中国1系統	米国1品種	量的	葉のサイズ、主茎長、茎径、開花期、熟期	QTL
Keim et al.	1990a	$F_2, F_{2:3}$	ダイズ×ツルマメ	中国1系統	米国1品種	量的	硬実率	QTL
LeRoy et al.	1991	$F_2, B_1F_2, B_2F_2, B_3F_2$	ダイズ×ツルマメをダイズに戻し交雑	中国、韓国、ロシア各1系統	米国3品種	量的	種子生産量、草丈、熟期、倒伏性、粒重	
Maughan et al.	1996	$F_2, F_{2:3}$	ダイズ×ツルマメ	韓国1系統	米国1品種	量的	100粒重	QTL
Concibido et al.	2003	B_2F_1, B_2F_4	ダイズ×ツルマメにダイズを戻し交雑	中国1系統	米国1品種	量的	種子生産量、草丈	QTL
Sakamoto et al.	2004	$F_2, F_{2:3}$	ダイズ×ツルマメ	北海道1系統	北海道1品種	量的	硬実率	QTL
Wang et al.	2004	B_2F_4	ダイズ×ツルマメをダイズに戻し交雑	中国1系統	米国1品種	量的	種子生産量、草丈、熟期、倒伏性	QTL
Liu et al.	2007	F_8	ダイズ×ツルマメ	北海道1系統	北海道1品種	量的	開花期、草丈、節数、100粒重、裂莢率、硬実率など	QTL
Li et al.	2008	B_2F_4	ツルマメ×ダイズをダイズに戻し交雑	台湾1系統	米国1品種	量的	種子生産量、100粒重、熟期、登熟期間、倒伏性、草丈	QTL
Wang & Li	2011	F_1	ツルマメ×ダイズ、ダイズ×ツルマメ	中国自生集団3か所	自生集団近傍の3栽培品種	量的	種子生産量、茎径、乾物重、草丈、100粒重、種子形質	
Kuroda et al.	2013	$F_1, F_2, BC_1F_1, BC_2F_1, BC_1F_2$	ツルマメ×ダイズ	青森1系統、広島1系統	東北1品種、西日本1品種	量的	種子生産量、100粒重、莢数、草丈、乾物重、越冬率、硬実率、開花期	QTL

BC_1F_1 はツルマメと F_1 との雑種、 BC_2F_1 は BC_1F_1 の自殖後代、 BC_2F_1 はツルマメと BC_1F_1 との雑種を示す。

表11 米国のダイズと各国のツルマメとのF₁に見られた花粉稔性の変異
(不稔花粉の割合で分類した場合の組み合わせ数)

ダイズと交雑した ツルマメの由来	不稔花粉の割合				組み合わせ数
	5%未満*	10-15%	20-40%	50%	
ソビエト連邦	4	0	0	22	26
中国	3	0	0	16	19
韓国	42	7	9	1	59
日本	32	1	3	1	37
不明	0	0	0	1	1

*はPalmer et al. (1987) を参考にした

メと米国のダイズとの雑種で主に観察され、上述のように中国やロシアのツルマメは相互転座した染色体を持つ可能性、逆に日本や韓国南部のツルマメではやや稔性が低下した組み合わせが存在することから、それらでは逆位の染色体を持つ可能性が指摘されている。また、その他の日本のツルマメと米国のダイズとの雑種の花粉稔性(表11、37系統のうち32系統)や韓国南部のツルマメと米国のダイズとの雑種の花粉稔性(59系統のうち42系統)は概ね高く、類似した染色体構造を持つ可能性が高い。同様に、盛岡で収集されたツルマメとダイズとのF₁雑種の花粉稔性は98.6-99.0%を示し、ロシアの数系統とダイズとのF₁の花粉稔性(55.3-91.1%)よりもはるかに高いことが知られている(海妻ら, 1980a)。今後米国のダイズと日本のツルマメのF₁の花粉稔性や種子稔性について情報収集が必要である。

2) 雑種後代の特性

ツルマメやダイズは自家受粉によって種子繁殖する自殖性植物であるため、F₁の後代に相当するF₂個体群における適応度関連形質の特性情報が最も重要である。場合によっては他殖も生じるため、F₁がツルマメに交雑した場合の雑種後代の特性情報も必要である。表10に示すように、日本のツルマメとダイズのF₂に関する情報は、北海道産ツルマメとダイズとの雑種の種子の吸水性(Sakamoto et al., 2004)に関する研究のみであったが、最近本州産のツルマメとダイズとの雑種に関する情報が報告されている(Kuroda et al., 2013)。一方、戻し交雑後代の文献の多くはツルマメ形質をダイズ品種へ導入する育種目的であるため、戻し交雑によりツルマメの遺伝背景が高まった場合の情報に関しては1例(表10)(Kuroda et al., 2013)に限られる。戻し交雑後代では、種子生産数や種子の越冬率をはじめとするあらゆる形質がツルマメの特性に近づき、ダイズの遺伝子を保有するものの、ツルマメと区別できない形態に変化する。一方、F₂のほとんどは両親の中間的な特性を示すが、親のツルマメと

同程度の種子生産数と種子越冬率をあわせもった雑種後代の数は極めて少ない傾向が認められている。

雑種後代の定着率に関しては、台湾のダイズに中国のツルマメを人工的に交雑したF₃系統の種子を親系統とともに放棄圃場に播種し、3年間にわたり雑種後代の定着性や定着した後代の特徴が記録されている(Oka, 1983)。雑種後代の定着率は親系統のツルマメよりも概して低いが、なかには親系統のツルマメに匹敵する定着率を示す系統も認められている。定着した雑種後代の特徴として、種子の休眠性が高く、生育が旺盛で資源分配効率が高く、多数の種子をつけたことが挙げられている。

3) 適応度に関する量的形質遺伝子座(QTL)

分子マーカーによって作成された連鎖地図を用いて日本のツルマメを片親とした雑種後代の栽培化関連形質のQTLが解析された例は北海道のツルマメとダイズ品種の組み合わせのみであった(Sakamoto et al., 2004; Liu et al., 2007)。

最近、種子生産数や種子の越冬率等の適応度に関連した形質に関するQTLが解析された(Kuroda et al., 2013)。F₂世代の種子生産数に関しては、試験地の環境の大きな違いや遺伝的に大きく異なる集団にもかかわらず、連鎖群LのQTLは北日本および西日本の集団に共通してみられ、このQTLではダイズの遺伝子が種子生産数を極端に低下させる効果、その近傍には主茎長や茎乾物重に大きく作用するQTLが検出されており、この領域がダイズ遺伝子型に置き換わると植物体が小型化し、種子生産数が減少すると考えられている。

屋外における種子の越冬性に関しては、両集団に共通する3つのQTL(連鎖群A2, C2, D1b)が検出されており、ダイズの遺伝子が越冬率を低下させる効果を持ち、その近傍には多湿条件における吸水種子数(SCP)のQTLも検出されている。これらの領域がダイズ遺伝子型に置き換わると、冬季の屋外でも種子が吸水し、微生物によ

る腐敗などが原因で種子の越冬率が低下すると考えられている。屋外の評価ではないが、北海道のツルマメとダイズ品種の組み合わせについても、2種類の吸水種子数のQTLが連鎖群C2およびD1bに検出されている(Sakamoto et al., 2004; Liu et al., 2007)。

戻し交雑後代では、F₂で認められたような適応度を著しく低下させるQTLの効果がツルマメの遺伝的背景によって打ち消され、適応度の低下した雑種後代の出現率が低くなる傾向が認められている(Kuroda et al., 2013)。

3. ダイズからツルマメへの遺伝子浸透の可能性

F₂集団から得られた連鎖地図情報と適応度に関連するQTL情報を利用して、ツルマメ個体群におけるダイズ遺伝子や中立な導入遺伝子の残存性を予測する遺伝子浸透モデルが構築されている(Kitamoto et al., 2012)。このモデルはGMダイズとの自然交雑によってツルマメ990個体のなかにF₁が10個体生じることからはじまる。その後の世代では、自殖および他殖の2種類の繁殖様式によって次世代の種子が形成されるモデルを作成し、他殖率はツルマメ個体群で報告されている自然交雑率の最大値である約10%を用いている。個体群内の各個体の種子生産数と種子越冬率の表現型は、ダイズ染色体上の2か所の種子生産数および3か所の種子越冬性に関するQTL座の遺伝子型、その遺伝子型のQTLの効果および環境分散より計算し、仮想の種子集団を作成する。これより任意に選んだ1,000粒の種子集団を次世代として残る個体群とする。選ばれた種子は各々遺伝子型データを持つため、これを用いて次世代の種子生産数と種子越冬率の表現型が推定できる。この過程を10世代まで進める試行を

100回繰り返し、各世代における試行のうち導入遺伝子が個体群から消失していた試行数の割合をExtinction rateとしている。

図2に示すように、遺伝的浮動による導入遺伝子の消失よりも、ダイズに由来する種子生産数や種子越冬性QTLの効果に働く自然選択によって、雑種初期世代から導入遺伝子はツルマメの個体群内から急激に消失していくこと、他殖が生じる場合はその速度が低下すること、種子越冬性QTLの効果は導入遺伝子の消失に大きく寄与していること、導入遺伝子の挿入場所が種子生産数や種子越冬性QTLに近ければ近いほど早く消滅することなどが予測されている。

V 引用文献

- 1) 阿部 純・島本義也 (2001) : 第6章 ダイズの進化 ツルマメの果たしてきた役割. *In*: 山口裕文・島本義也 (編著) 栽培植物の自然史—野生植物と人類の共進化.
- 2) Ahmad, Q.N., E.J. Britten and D.E. Byth (1977) : Inversion bridges and meiotic behavior in species hybrids of soybeans. *Journal of Heredity*, **68**, 360-364
- 3) Ahmad, Q.N., E.J. Britten and D.E. Byth (1984) : The karyotype of *Glycine soja* and its relationship to that of the soybean, *Glycine max*. *Cytologia (Tokyo)*, **49**, 645-658
- 4) 会田 進・中沢道彦・那須浩郎・佐々木由香・山田武文・興石 甫 (2012) : 長野県岡谷市目切遺跡出土の炭化種実とレプリカ法による土器種実圧痕の研究

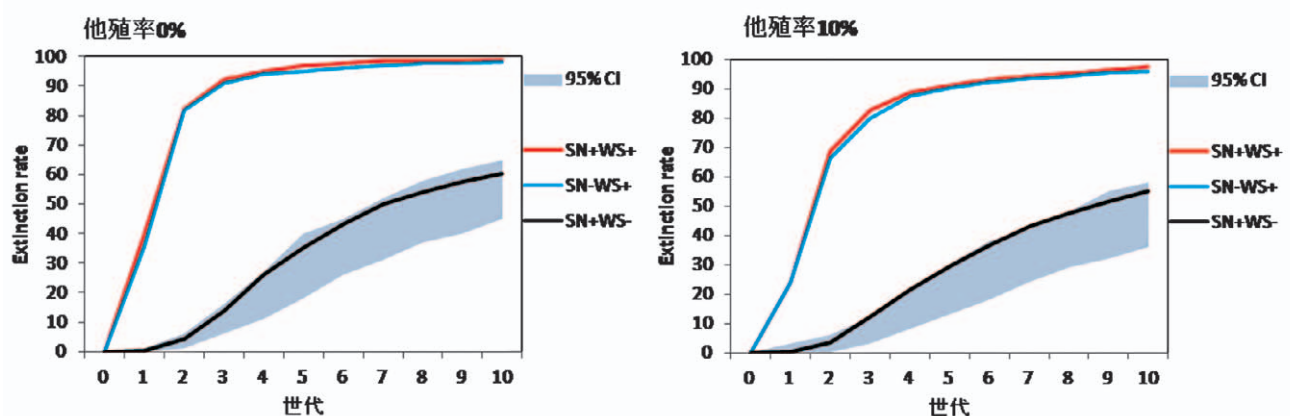


図2 ツルマメ個体群に浸透した導入遺伝子の挙動予測 (Kitamoto et al., 2012のデータより作成) SNおよびWSはそれぞれ種子生産数および種子越冬率のQTL、+はQTLの遺伝効果あり、-は効果無し、95% CIの帯は遺伝的浮動による挙動範囲を示す。左の図は他殖なし、右の図は他殖率10%の条件下での挙動を示す。

- 究. 資源環境と人類, **2**, 49-64
- 5) Andersson, M.S. and M.C. de Vicente (2010) : Soybean. *In*: Gene flow between crops and their wild relatives. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- 6) Carlson, J.B. and N.R. Lersten (1987) : Reproductive Morphology. *In*: J.R. Wilcox (ed.) Soybeans: Improvement, Production, and Uses, 2nd edn., p.95-134 American society of agronomy monograph, Madison, WI, USA
- 7) Carpenter, J.A. and W.R. Fehr (1986) : Genetic variability for desirable agronomic traits in populations containing *Glycine soja* germplasm. *Crop Science*, **26**, 681-686
- 8) Carter, T.E., R. Nelson, C.H. Sneller and Z. Cui (2004) : Genetic diversity in soybean. *In*: Boerma H.R. (ed.) Soybeans, Improvement, Production and Uses., p.303-416 Specht J.E., Am.Soc Agron, Madison, WI
- 9) Chang, S., Y. Wang, J. Lu, J. Gai, J. Li, P. Chu, R. Guan and T. Zhao (2013) : The mito-chondrial genome of soybean reveals complex genome structures and gene evolution at intercellular and phylogenetic levels. *PLoS ONE*, **8**, e56502
- 10) Chen, Y. and R.L. Nelson (2004) : Evaluation and classification of leaflet shape and size in wild soybean. *Crop Science*, **44**, 671-677
- 11) Concibido, V.C., B.L. Vallee, P. Mclaird, N. Pineda, J. Meyer, L. Hummel, J. Yang, K. Wu and X. Delannay (2003) : Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 575-582
- 12) Dong, Y.S., B.C. Zhuang, L.M. Zhao, H. Sun and M.Y. He (2001) : The genetic diversity of annual wild soybeans grown in China. *Theoretical and Applied Genetics*, **103**, 98-103
- 13) Ertl, D.S. and W.R. Fehr (1985) : Agronomic performance of soybean genotypes from *Glycine max* x *Glycine soja* Crosses. *Crop Science*, **25**, 589-592
- 14) Findley, S.D., S. Cannon, K. Varala, J.C. Du, J.X. Ma, M.E. Brichle Hudson and Stacey.G. J.A. (2010) : A fluorescence in situ hybridization system for karyotyping soybean. *Genetics*, **185**, 727-744
- 15) Fujita, R., M. Ohara, O. Okazaki and Y. Shimamoto (1997) : The extent of natural cross-pollination in wild soybean (*Glycine soja*). *Journal of Heredity*, **88**, 124-128
- 16) 福井重郎・荒井正雄 (1951) : 日本に於ける大豆品種の生態学的研究 : 1. 開花日数と結実日数による品種の分類とその地理的分布に就いて. 育種学雑誌, **1**, 27-39
- 17) 福井重郎 (1963) : 日長感応度から見た大豆品種の生態的研究. 農事試験場研究報告, **3**, 19-78
- 18) 福井重郎・海妻矩彦 (1971) : ツルマメの諸形質の系統間変異について. 岩手大学農学部紀要, **10**, 195-206
- 19) 福井重郎・須永静夫・海妻矩彦 (1978) : 日本産・韓国(南鮮)産・中国(東北)産およびソ連(シベリア)産ツルマメについての早晩性の系統間変異. 岩手大学農学部紀要, **14**(2), 71-80
- 20) 福井重郎・須永静夫 (1978) : 日本産・韓国(南鮮)産・中国(東北)産およびソ連(シベリア)産ツルマメの外部形態的形質の系統間変異. 岩手大学農学部紀要, **14**(2), 81-92
- 21) Guo, J., Y. Wang, C. Song, J. Zhou, L. Qiu, H. Huang and Y. Wang (2010) : A single origin and moderate bottleneck during domestication of soybean (*Glycine max*) : implications from microsatellites and nucleotide sequences. *Annals of Botany*, **106**, 505 - 514
- 22) Guo, J., Y. Liu, Y. Wang, J. Chen, Y. Li, H. Huang, L. Qiu and Y. Wang (2012) : Population structure of the wild soybean (*Glycine soja*) in China: implications from microsatellite analyses. *Annals of botany*, **110**, 777-785
- 23) Hartwig, E.E. and C. Edwards (1987) : USDA Southern soybean germplasm report. *Soybean Genetics Newsletter*, **14**, 14-20
- 24) Hermann, F.J. (1962) : A revision of the genus *Glycine* and its immediate allies. *United States Department of Agriculture Technical Bulletin*, **1268**, 1-79
- 25) Horak, M., H. Goto, A. Ahmad, B. Baltazar, H. Shimada, D. Stojšin, S. Nakai, A. Arii and S. Yamane (2012) : Protection from Lepidopteran feeding is unlikely to significantly alter the weediness potential of *Glycine soja*. 2012 *Weed Science Society of America Annual Meeting*, Poster session 130
- 26) Hymowitz, T. (1970) : On the domestication of the soybean. *Economic Botany*, **24**, 408 - 421
- 27) Hymowitz, T. and N. Kaizuma (1981) : Soybean protein electrophoresis profiles from 15 Asian

- countries or regions. Hypothesis on paths of dissemination of the soybean from China. *Economic Botany*, **35**, 1-23
- 28) Hymowitz, T. (1990) : Soybeans: The success story. *In*: J. Janick and J.E. Simo (eds.) *Advances in new crops.*, p.159 – 163 Timber Press, Portland
- 29) Hymowitz, T. (2004) : Speciation and cytogenetics. *In*: Boerma H.R. and Specht J.E. (ed.) *SOYBEANS: Improvement, Production, and uses 3rd Edition.*, p.97-136 American Society of Agronomy, Inc., Crop Science of America, Inc., and Soil Science Society of America., Madison, Wisconsin, USA
- 30) Iwatsuki, K., D.E. Boufford and H. Ohba (2001) : 62.Glycine Willd. *In*: Flora of Japan vol. b., p.276-277 KODANSHA, Tokyo, Japan
- 31) James, C. (2014) : Global status of commercialized Biotech/GM crops: 2014 <http://www.isaaa.org/resources/publications/briefs/49/executivesummary/default.asp>
- 32) Jong, S. and H. Kim (2009) : Variation of leaf characters in cultivating and wild soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] germplasm. *Korean Journal of Breeding Science*, **41**, 16-24
- 33) Kaga, A., T. Shimizu, S. Watanabe, Y. Tsubokura, Y. Katayose, K. Harada, D.A. Vaughan and N. Tomooka (2012) : Evaluation of soybean germplasm conserved in NIAS genebank and development of mini core collections. *Breeding Science*, **61** (5), 566-592
- 34) 加賀秋人・友岡憲彦・U. Phuntsho・黒田洋輔・小林伸哉・伊勢村武久・M.J. Gilda・D.A. Vaughan (2005) : 野生ダイズと栽培ダイズとの自然交雑集団の探索と収集—秋田県および広島県における予備的調査—。植物資源探索導入調査報告書, **21**, 59-71
- 35) 海妻矩彦・小野富士人・福井重郎・櫻井健策 (1980a) : ダイズ (*Glycine max* (L.) Merrill) とツルマメ (*G. soja* Sieb. and Zucc) の種間雑種F2世代における質的形質の遺伝について. *Journal of the Faculty of Agriculture, Iwate University*, **15** (1), 1-9
- 36) 海妻矩彦・木内 豊・小野富士人 (1980b) : ダイズ (*Glycine max* (L.) Merrill) とツルマメ (*G. soja* Sieb. and Zucc) の種間交雑による高タンパク質ダイズの育成-反復戻し交雑法の必要性-. 岩手大学農学部報告, **15**, 1-28
- 37) Karasawa, K. (1936) : Crossing experiments with *Glycine soja* and *G. ussuriensis*. *Japanese Journal of Botany*, **8**, 113-118
- 38) 環境省 (2014) 日本版バイオセーフティクリアリングハウス (J-BCH) : <http://www.bch.biodic.go.jp>
- 39) Keim, P., B.W. Diers and R.C. Shoemaker (1990a) : Genetic analysis of soybean hard seededness with molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **79**, 465-469
- 40) Keim, P., B.W. Diers, T.C. Olson and R.C. Shoemaker (1990b) : RFLP mapping in soybean: association between marker loci and variation in quantitative traits. *Genetics*, **126**, 735-742
- 41) Kiang, Y.T., Y.C. Chang and N. Kaizuma (1992) : Genetic diversity in natural populations on wild soybean in Iwate Prefecture, Japan. *Journal of Heredity*, **83**, 325-329
- 42) Kim, M.Y., S. Lee, K. Van, T.H. Kim, S.C. Jeong, I.Y. Choi, D.S. Kim, Y.S. Lee *et al.* (2010) : Whole-genome sequencing and intensive analysis of the undomesticated soybean (*Glycine soja* Sieb. and Zucc.) genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 22032-22037
- 43) Kitamoto, N., A. Kaga, Y. Kuroda and R. Ohsawa (2012) : A model to predict the frequency of integration of fitness-related QTLs from cultivated to wild soybean. *Transgenic Research*, **21** (1), 131-138
- 44) 北本尚子・黒田洋輔・加賀秋人・大澤 良 (2007) : 遺伝子組換え作物から野生種集団への導入遺伝子の環境拡散リスク評価. 科学, **77**, 203-211
- 45) Kubo, A, M. Aono, N. Nakajima, T. Nishizawa, M. Saji (2013) : Characterization of hybrids between wild and genetically modified glyphosate-tolerant soybeans. *Plant Biotechnology*, **30** (4), 335-345
- 46) Kuroda, Y., A. Kaga, N. Tomooka and D.A. Vaughan (2006) : Population genetic structure of Japanese wild soybean (*Glycine soja*) based on microsatellite variation. *Molecular Ecology*, **15**, 959-974
- 47) Kuroda, Y., A. Kaga, N. Tomooka and D.A. Vaughan (2008) : Gene flow and genetic structure of wild soybean (*Glycine soja*) in Japan. *Crop Science*, **48**, 1071-1078
- 48) Kuroda, Y., N. Tomooka, A. Kaga, S.M.S.W. Wanigadeva and D.A. Vaughan (2009) : Genetic diversity of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.)

- and Japanese cultivated soybeans [*G. max* (L.) Merr.] based on microsatellite (SSR) analysis and the selection of a core collection. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **56**, 1045-1055
- 49) Kuroda, Y., A. Kaga, N. Tomooka and D. Vaughan (2010) : The origin and fate of morphological intermediates between wild and cultivated soybeans in their natural habitats in Japan. *Molecular Ecology*, **19**(11), 2346-2360
- 50) Kuroda, Y., A. Kaga, N. Tomooka, H. Yano, Y. Takada, S. Kato and D. Vaughan (2013) : QTL affecting fitness of hybrids between wild and cultivated soybeans in experimental fields. *Ecology and Evolution*, **3**(7), 2150-2168
- 51) 黒田洋輔・加賀秋人・A. Apa・D.A. Vaughan・友岡憲彦・矢野 博・松岡伸之 (2005) : 野生ダイズ、栽培ダイズおよび両種の自然交雑集団の探索、収集とモニタリング—秋田県、茨城県、愛知県、広島県、佐賀県における現地調査から—。植物資源探索導入調査報告書, **21**, 73-95
- 52) 黒田洋輔・加賀秋人・G. Joe, D.A. Vaughan・友岡憲彦 (2006) : 野生ダイズ、栽培ダイズおよび両種の自然交雑集団の探索、収集とモニタリング—秋田県、茨城県、高知県、佐賀県における現地調査から—。植物資源探索導入調査報告書, **22**, 1-12
- 53) 黒田洋輔・加賀秋人・J. Poafa, D.A. Vaughan・友岡憲彦・矢野 博 (2007) : 野生ダイズ、栽培ダイズおよび両種の自然交雑集団の探索、収集とモニタリング—秋田県、兵庫県、佐賀県における現地調査から—。植物資源探索導入調査報告書, **23**, 9-27
- 54) Kwon, S.H., K.H. Im and J.R. Kim (1972) : Studies on diversity of seed weight in the Korean soybean. *Korean Journal of Breeding Science*, **4**, 70-74
- 55) Lackey, J.A. (1977) : *Neonotonia*, a new generic name to include *Glycine wightii* (Arnott) Verdcourt (*Leguminosae-Papilionoideae*). *Phytologia*, **37**, 209-212
- 56) Lam, H.M., X. Xu, X. Liu, W. Chen, G. Yang, F.L. Wong, M.W. Li, W. He *et al.* (2010) : Resequencing of 31 wild and cultivated soybean genomes identifies patterns of genetic diversity and selection. *Nature Genetics*, **42**, 1053-1059
- 57) Lee, G.A., G.W. Crawford, L. Liu, Y. Sasaki and X. Chen (2011) : Archaeological Soybean (*Glycine max*) in East Asia: Does Size Matter?. *PLoS ONE*, **6**, e26720
- 58) LeRoy, A.R., W.R. Fehr and S.R. Cianzio (1991) : Introgression of genes for small seed size from *Glycine soja* into *G. max*. *Crop Science*, **31**, 693-697
- 59) Li, J., S. Zheng, J. Qian, W. Ren and P. Ye (1997) : Seed rain of *Glycine soja*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **8**, 372-376 (in Chinese with English summary)
- 60) Li, D., T.W. Pfeiffer and P.L. Cornelius (2008) : Soybean QTL for yield and yield components associated with *Glycine soja* alleles. *Crop Science*, **48**, 571-581
- 61) Liu, B., T. Fujita, Z.H. Yan, S. Sakamoto, D. Xu and J. Abe (2007) : QTL mapping of domestication-related traits in soybean (*Glycine max*). *Annals of Botany*, **100**, 1027-1038
- 62) Lu, B.R. (2005) : Multidirectional gene flow among wild, weedy, and cultivated soybeans. In: Gressel J. (ed.) *Crop Fertility and Volunteerism*, p.137-147
- 63) Masuda, M. and I. Washitani (1990) : A comparative ecology of the seasonal schedules for 'Reproduction by Seeds' in a moist tall grassland community. *Functional Ecology*, **4**(2), 169-182
- 64) Maughan, P.J., M.A.S. Maroof and G.R. Buss (1996) : Molecular-marker analysis of seed-weight: genomic locations, gene action, and evidence for orthologous evolution among three legume species. *Theoretical and Applied Genetics*, **93**, 574-579
- 65) 宮下京子・松田晴光・大原 雅・三澤為一・島本義也 (1999) : ツルマメおよびダイズにおける開放花と閉鎖花の着花・結実動態. 北海道大学農学部農場研究報告, **31**, 41-48
- 66) Mizuguti, A., Y. Yoshimura, K. Ohigashi, A. Kaga, Y. Kuroda and K. Matsuo (2008) : Estimation of gene flow between wild and glyphosate-tolerant GM soybeans by honey bee in containment greenhouse. *10th ISBGMO Symposium Handbook*, 115
- 67) Mizuguti, A., Y. Yoshimura and K. Matsuo (2009) : Flowering phenologies and natural hybridization of genetically modified and wild soybean under field conditions. *Weed Biology and Management*, **9**, 93-96
- 68) Mizuguti, A., K. Ohigashi, Y. Yoshimura, A. Kaga, Y. Kuroda and K. Matsuo (2010) : Hybridization between GM soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) and wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et Zucc.) under field conditions in Japan. *Environmental Biosafety Research*,

- 9(1), 13-23
- 69) Nakayama, Y. and H. Yamaguchi (2002) : Natural hybridization in wild soybean (*Glycine max*. ssp. soja) by pollen flow from cultivated soybean (*G. max* ssp. max) in a designed population. *Weed Biology and Management*, **2**, 25-30
- 70) 中山誠二 (2009) : 縄文時代のダイズ属の利用と栽培に関する植物考古学的研究. 古代文化, **61** (3), 374-393
- 71) 中山祐一郎・山口裕文 (2000) : トランスジェニック作物からの遺伝子の生態系への拡散防止に関する研究 2. ダイズの祖先野生種ツルマメはどこでどのように生活しているのか. 雑草研究, **39**, 182-183
- 72) 中山祐一郎・山口裕文 (2001) : 遺伝子組換え作物からの遺伝子の生態系への拡散防止に関する研究 3. ダイズとツルマメの雑種後代はツルマメの自生地で生き残れるか?. 雑草研究, **46** (別), 222-223
- 73) 中山祐一郎・山口裕文 (2002) : 遺伝子組換え作物からの遺伝子の生態系への拡散防止に関する研究 4. ダイズ畑に隣接するツルマメ自生集団における訪花昆虫. 雑草研究, **47** (別), 178-179
- 74) ナショナルバイオリソースプロジェクト (2015) : <http://www.legumebase.brc.miyazaki-u.ac.jp/glycine/>
- 75) 農業環境技術研究所 (2015) : 農村景観・調査情報 (RuLIS) システム. <http://rulis.dc.affrc.go.jp/rulisweb/>
- 76) 農業生物資源 ジーンバンク (2015) : http://www.gene.affrc.go.jp/index_j.php
- 77) 農林水産省 (2014) : 農林水産技術会議 平成25年度第3回生物多様性影響評価検討会総合検討会. http://www.s.affrc.go.jp/docs/committee/diversity/140203/sidai_140203.htm
- 78) OECD (2000) : Consensus document on the biology of *Glycine max* (L.) Merr. (Soybean). Series of harmonization of regulatory oversight in biotechnology No.15. <http://www.oecd.org/science/biotrack/46815668.pdf>
- 79) OECD (2006) : Points to consider for consensus document on the biology of cultivated plants. Series of harmonization of regulatory oversight in biotechnology No.35. <http://www.oecd.org/science/biotrack/46815838.pdf>
- 80) Ohara, M. and Y. Shimamoto (1994) : Some ecological and demographic characteristics of two growth forms of wild soybean (*Glycine soja*). *Canadian Journal of Botany*, **72**, 486-492
- 81) Ohara, M. and Y. Shimamoto (2002) : Importance of genetic characterization and conservation of plant genetic resources: The breeding system and genetic diversity of wild soybean (*Glycine soja*). *Plant Species Biology*, **17**, 51-58
- 82) 大原 雅・島本義也 (1988) : 北海道における野生ダイズ (ツルマメ) の分布と生態. 日本育種学会・日本作物学会北海道談話会会報, (**28**), 13
- 83) 大原雅・島本義也 (1989) : 野生ダイズ (ツルマメ) に見られる生育の2型性. 日本育種学会・日本作物学会北海道談話会会報, (**29**), 3
- 84) 大原雅・萩原誠司・島本義也 (1992) : 野生ダイズ (ツルマメ) の生育形態の環境適応性:2圃場における遮光実験. 日本育種学会・日本作物学会北海道談話会会報, (**31**), 56
- 85) 大橋広好 (1982) : マメ科 ツルマメ. In: 佐竹義輔ら (編) 日本の野生植物Ⅱ、草本、離弁花類., p.211 平凡社, 東京
- 86) Oka, H. (1983) : Genetic control of regenerating success in semi-natural conditions observed among lines derived from a cultivated × wild soybean hybrid. *Journal of Applied Ecology*, **20**, 937-949
- 87) 奥田重俊 (1997) : ツルマメ. In: 奥田重俊 (編著) 日本野生植物館., p.88 小学館, 東京
- 88) Palmer, R.G. and H.E. Heer (1984) : Agronomic characteristics and genetics of a chromosome interchange in soybean. *Euphytica*, **33**, 651-663
- 89) Palmer, R.G. (1985) : Soybean cytogenetics. In: R. Shibles (ed.) World Soybean Research Conference III Proceedings., p.337-344 Westview Press, Boulder, Colorado
- 90) Palmer, R.G., K.E. Newhouse, R.A. Graybosch and X. Delannay (1987) : Chromosome structure of the wild soybean: accessions from China and the Soviet Union of *Glycine soja* Sieb. & Zucc. *Journal of Heredity*, **78** (4), 243-247
- 91) Saitoh, K., K. Nishimura and T. Kuroda (2004) : Characteristics of Flowering and Pod Set in Wild and Cultivated Types of Soybean. *Plant Production Science*, **7**, 172-177
- 92) Sakamoto, S., J. Abe, A. Kanazawa and Y. Shimamoto (2004) : Marker-assisted analysis for soybean hard seededness with isozyme and SSR loci. *Breeding*

- Science*, **54**, 133-139
- 93) 三分一敬 (1974) : 北海道におけるツルマメの自生について. 育種学雑誌, **24** (3), 37
- 94) Sasaki, C., S.B. Lee, H. Daniell, T.C. Wood, J. Tomkins, H.G. Kim and R.K. Jansen (2005) : Complete chloroplast genome sequence of *Glycine max* and comparative analyses with other legume genomes. *Plant Molecular Biology*, **59**, 309-322
- 95) Schmutz, J., S. Cannon, J. Schlueter, J. Ma, T. Mitros, W. Nelson, D.L. Hyten, Q. Song, J.J. Thelen and J. Cheng (2010) : Genome sequence of the paleopolyploid soybean. *Nature (London)*, **463**, 178 - 183
- 96) 関塚清蔵・吉山武敏 (1960) : 飼料草としての在来野草に関する研究 第IV報 本邦産ツルマメの作物学的特性について. 関東東山農業試験場研究報告, **15**, 57-73
- 97) Shimamoto, Y. (2001) : Polymorphism and phylogeny of soybean from chloroplast and mitochondrial DNA analysis. *JARQ*, **35**, 79-84
- 98) 島本義也 (1994) : 北海道に分布するツルマメ—その生態と遺伝的構造—. 遺伝生態研究センター通信, **25**, 1-4
- 99) 島本義也 (2008) : わが国における食用マメ類の研究 第1章 起源と品種分化. In: 1. ダイズ, 総合農業研究叢書, 44., p.2-14
- 100) Singh, R.J. and T. Hymowitz (1988) : The genomic relationship between *Glycine max* (L.) Merr. and *G. soja* Sieb. and Zucc. as revealed by pachytene chromosome analysis. *Theoretical and Applied Genetics*, **76**, 705-711
- 101) Skvortzov, B.V. (1927) : The soybean-wild and cultivated in Eastern Asia. *Proceedings of the Manchurian Research Society, Publication Series A, Natural History Section*, **22**, 1-8
- 102) Tang, W.T. and G. Tai (1962) : Studies on the qualitative and quantitative inheritance of an interspecific cross of soybean. *Glycine max* and *G. formosana*. *Botanical Bulletin of Academia Sinica (Taipei)*, **3**, 39-60
- 103) 立石庸一 (1995) : 琉球マメ科植物相の再検討—まずはボウコウツルマメ・ミヤコジマツルマメ群から. 植物分類・地理, **46** (2), 216-218
- 104) Ting, C.L. (1946) : Genetic studies on the wild and cultivated soybeans. *Journal of the American Society of Agronomy*, **38**, 381-393
- 105) 友岡憲彦・加賀秋人・伊勢村武久・黒田洋輔・A. Taman・松島憲一・根本和洋・D.A. Vaughan (2008) : 山形, 鳥取, 兵庫, 京都, 佐賀, 福岡, 大分, 長野県におけるマメ科植物遺伝資源の多様性保全 (2007) : 植物資源探索導入調査報告書, **23**, 9-19
- 106) USDA (2015) : 植物遺伝資源データベース <http://www.ars-grin.gov/>
- 107) Vaughan, D.A., N. Tomooka, A. Kaga, T. Isemura and Y. Kuroda (2011) : Glycine Genetic Resources. The 14th NIAS International Workshop on Genetic Resources, 1-9
- 108) Verdcourt, B. (1970) : Studies in the *Leguminosae-Papilionoideae* for the 'Flora of Tropical East Africa' . *Kew Bulletin*, **24**, 235-307
- 109) Wang, D., G.L. Graef, A.M. Procopiuk and B.W. Diers (2004) : Identification of putative QTL that underlie yield in interspecific soybean backcross populations. *Theoretical and Applied Genetics*, **108**, 458-467
- 110) Wang, C. and Y. Liu (2006) : Monitoring on gene flow from transgenic glyphosateresistant soybean to wild soybean. In: Environmental impacts and safety regulation of genetically modified organisms — Proceedings of the international workshop on Biosafety, Nanjing., p.152-162 China Environmental Science Press, Beijing
- 111) Wang, K.J., X.H. Li and F.S. Li (2008) : Phenotypic diversity of the big seed type subcollection of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. et. Zucc.) in China. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **55**, 1335-1346
- 112) Wang, K.J. and X.H. Li (2011) : Interspecific gene flow and the origin of semiwild soybean revealed by capturing the natural occurrence of introgression between wild and cultivated soybean populations. *Plant Breeding*, **130**, 117-127
- 113) Wang, K.J. and X.H. Li (2012a) : Genetic characterization and gene flow in different geographical-distance neighbouring natural populations of wild soybean (*Glycine soja* Sieb. & Zucc.) and implications for protection from GM soybeans. *Euphytica*, **186**, 817-830
- 114) Wang, K.J. and X.H. Li (2012b) : Phylogenetic relationships, interspecific hybridization and origin of some rare characters of wild soybean in the subgenus *Glycine soja* in China. *Genetic Resources and Crop*

- Evolution*, **59**, 1673-1685
- 115) Washitani, I. and M. Masuda (1990) : A comparative study of the germination characteristics of seeds from a moist tall grassland. *Functional Ecology*, **4**, 543-557
- 116) Williams, L.F. (1950) : Structure and genetic characteristics of the soybean. In: K. S. Markley (ed.) Soybean and soybean products, p.111-134 Interscience Publication, New York, USA
- 117) 安田耕司・榊原充隆・菊地淳志・水谷信夫・松村正哉・加賀秋人・菊池彰夫・高田吉丈・大木信彦 (2012) : ツルマメを寄主植物とするチョウ目昆虫. 蛾類通信, **263**, 333- 336
- 118) Yoshimura, Y., A. Mizuguti and K. Matsuo (2011) : Analysis of seed dispersal patterns in wild soybean (*Glycine soja*) as a reference for vegetation management around GM soybean fields. *Weed Biology and Management*, **11**, 210- 216
- 119) Zhang, L.X., S. Kyei-Boahen, J. Zhang, M.H. Zhang, T.B. Freeland, C.E.Jr. Watson and X.M. Liu (2007) : Modifications of optimum adaptation zones for soybean maturity groups in the USA. *Crop Management*, **6**, doi:10.1094/CM-2007-0927-01-RS
- 120) Zhou, X.L., T.E.Jr. Carter, Z.L. Cui, S. Miyazaki and J.W. Burton (2002) : Genetic diversity patterns in Japanese soybean cultivars based on coefficient of parentage. *Crop Science*, **42**, 1331-1342
- 121) Zhou, S., H. Sekizaki, Z. Yang, S. Sawa and J. Pan (2010) : Phenolics in the seed coat of wild soybean (*Glycine soja*) and their significance for seed hardness and seed germination. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **58**, 10972-10978
- 122) Zhuang, B.C., ed. (1999) : Biological studies of wild soybeans in China. Science Press (in Chinese)

謝辞

＜第1章 分類学的位置づけと分布 2. ツルマメの分布＞でのRuLISシステムを使用した生育環境の解析には、農業環境技術研究所生物多様性研究領域の楠本良延博士ならびに三上光一博士にご協力ならびにご指導を頂きました。また、本稿に対し農業環境技術研究所生物多様性研究領域の芝池博幸博士に有用なご助言をいただきました。記してお礼申し上げます。本報告は「新農業展開ゲノムプロジェクト、次世代遺伝子組換え生物の生物多様性影響評価手法の確立及び遺伝子組換え作物の区分管理技術等の開発」の助成を受けて作成されました。

The Biology of *Glycine soja* Sieb. & Zucc. for biodiversity risk assessment of genetically modified crops in Japan

Yasuyuki Yoshimura, Akito Kaga and Kazuhito Matsuo

Summary

Impacts of genetically modified (GM) crops on biodiversity are examined by the Cartagena Protocol Domestic Law in Japan. When a GM crop is shown to have no adverse effects on biodiversity, its cultivation and commodity usage are approved. Wild soybean, a relative of cultivated soybean, is widely distributed near paddy fields and rivers in Japan. Therefore, the ability of the wild and cultivated soybeans to cross and form fertile offspring must be assessed carefully; however, there are no summaries available for the biology of wild soybeans in Japan unlike other crops that have been characterized in documents published by OECD. In this report, we excerpted and compiled essential botanical information about wild soybeans from the scientific literature. This compilation includes information about the classification, distribution, life history, growth characteristics, reproductive biology, hybrid offspring characteristics and introgression.