

総説

遺伝子組換え作物の生物多様性影響の競合における優位性に関する考察

後藤秀俊¹⁾・黒川俊二²⁾・笠井美恵子³⁾・福田美雪⁴⁾・高橋靖幸⁵⁾・井上公一⁶⁾・中井秀一¹⁾・山根精一郎⁷⁾・津田麻衣⁸⁾・大澤 良⁸⁾

- ¹⁾ 日本モンサント株式会社, 東京都中央区, 〒104-0031
²⁾ 農業・食品産業技術総合研究機構中央農業研究センター, 茨城県つくば市, 〒305-8666
³⁾ 千葉大学環境健康フィールド科学センター, 千葉県柏市, 〒277-0882
⁴⁾ シンジェンタジャパン株式会社, 東京都中央区, 〒104-6021
⁵⁾ ダウ・アグロサイエンス日本株式会社, 東京都千代田区, 〒100-6111
⁶⁾ BASF ジャパン株式会社, 東京都港区, 〒106-6121
⁷⁾ 株式会社アグリシーズ, 東京都板橋区, 〒174-0056
⁸⁾ 筑波大学生命環境系, 茨城県つくば市, 〒305-8572

Evaluation of Competitiveness, one of assessment endpoints in environmental risk assessment of genetically modified crops in Japan

Hidetoshi Goto¹⁾, Shunji Kurokawa²⁾, Mieko Kasai³⁾, Miyuki Fukuda⁴⁾, Yasuyuki Takahashi⁵⁾, Koichi Inoue⁶⁾, Shuichi Nakai¹⁾, Seiichiro Yamane⁷⁾, Mai Tsuda⁸⁾ and Ryo Ohsawa⁸⁾

- ¹⁾ *Monsanto Japan Limited*, Chuo-ku, Tokyo 104-0031
²⁾ *National Agriculture and Food Research Organization, Agricultural Research Center*, Tsukuba, Ibaraki 305-8666
³⁾ *Center for Environment, Health and Field Sciences, Chiba University*, Kashiwa, Chiba 277-0882
⁴⁾ *Syngenta Japan K.K.*, Chuo-ku, Tokyo 104-6021
⁵⁾ *Dow AgroSciences Japan Ltd.*, Chiyoda-ku, Tokyo 100-6111
⁶⁾ *BASF Japan Ltd.*, Minato-ku, Tokyo 106-6121
⁷⁾ *Agriseeds, Co., Ltd.*, Itabashi-ku, Tokyo 174-0056
⁸⁾ *Faculty of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba*, Tsukuba, Ibaraki 305-8572

キーワード

遺伝子組換え作物, 生物多様性影響評価, 隔離ほ場試験, 競合における優位性, 侵略性, データ可搬性, ファミリアリティ

1. はじめに～遺伝子組換え作物の生物多様性影響評価の枠組みと課題～

遺伝子組換え作物は1996年に商業栽培が開始され, 世界26カ国で栽培されている. その作付け面積は2016年時点で1億8,510万haに達している (ISAAA 2016). 日本では, 1989年4月から農林水産省の「農林水産分野等における組換え体の利用のための指針」により遺伝子組換え生物の利用における環境安全性の確認が行われてきたが, 2004年2月18日に本指針は廃止された. これに代わり, 2004年2月19日より「生物の多様性に関する

条約のバイオセーフティに関するカルタヘナ議定書」(カルタヘナ議定書)が日本において発効されたことに伴い, 「遺伝子組換え生物等の使用等の規制による生物の多様性の確保に関する法律」(カルタヘナ法)のもとで遺伝子組換え作物の日本の生物多様性に対する影響評価が行われるようになった (田部井 2010). 日本ではカルタヘナ法に基づき, 遺伝子組換え作物を国内で使用した際の環境リスクのうち生物多様性影響を, 1) 競合における優位性 (遺伝子組換え作物が在来の野生種と栄養分・日照・生育場所などを巡って競い合い, 在来生態系に侵入し, 野生生物の生育に影響を及ぼすことがないか), 2) 有害物質の産生性 (遺伝子組換え作物が有害な物質を産生することによって, 周辺に生息する在来の野生植物や昆虫などに影響を及ぼすことがないか), 3) 交雑性 (遺伝子組換え作物が在来の野生種との交雑により, 在来の野生種の集団に影響を及ぼすことがないか) の三つの評価の

観点から包括的に評価している（環境省 2015）。この評価の観点は Assessment endpoint と呼ばれ、抽象的なものではなく生態学的に意味のある実体であり、その実体に対するリスクが同定でき、かつ保護すべきものであるとされている（Nickson 2008）。

米国をはじめとする遺伝子組換え作物の栽培国では、遺伝子組換え作物が Assessment endpoint に与える影響が宿主作物と比較して実質的に同等であるかを評価するための情報を収集するために、隔離ほ場試験が実施されている。隔離ほ場試験では、各調査項目について、遺伝子組換え作物と対照の非組換え作物との間に統計学的有意差が検出されなければ、当該遺伝子組換え作物が競合における優位性をもたないと判断される。仮に統計学的有意差が検出された場合でも、遺伝子組換え作物から得られた形態・生育特性等の値が従来品種間の変動を超えるものでなければ、検出された差は日本の生物多様性に影響を及ぼすものではないと判断される。このような、作物や栽培される環境などに関するこれまでに蓄積された知識と経験を安全性評価の分野ではファミリーリティと呼び、このファミリーリティの概念は、遺伝子組換え作物の安全性評価でも広く用いられている（Nickson and Horak 2006, OECD 1993）。

遺伝子組換え作物の商業栽培に先立って承認を取得するために国内で隔離ほ場試験を実施することは、遺伝子組換え作物に関する規制が整備されている国々においては、一般的に定着しているプロセスである。一方、遺伝子組換え作物の商業栽培を意図せず、食品・飼料・加工（Food, Feed, Processing: FFP）として扱う場合は、商業栽培の場合と比較して環境中に放出（曝露）される量も少なく、仮に曝露が生じてその受容環境は輸入された作物の輸送経路沿いの攪乱された植物の生息地に限られると考えられることから、曝露状況を考慮した評価が求められている（Roberts *et al.* 2014, 2015）。しかし、日本では遺伝子組換え作物の使用用途が FFP に限られた場合であっても、土壌、気象などの生育環境が異なった場合に、遺伝子組換え作物が栽培国と日本で異なる生育を示す可能性があることを理由に、栽培国に加え、日本国内でも隔離ほ場試験が求められている（與語 2010）。また、隔離ほ場試験では、遺伝子組換え作物が生物多様性に及ぼす影響が宿主と比較して実質的に同等であるかを評価することが目的であるものの、遺伝子組換えによる非意図的变化が生じていないことを確認する目的も含め、農林水産植物審査基準（農林水産省 2017a）を基に作られた形態・生育特性を中心とした多様な評価項目が調査されているのが現状である。2017年7月28日現在、日本では39件（トウモロコシ12件、ダイズ16件、ワタ8件、アルファルファ1件、セイヨウナタネ2件）の遺伝子組換え作物（花卉を除く）に関して、カルタヘナ法のもとで実施された国内の隔離ほ場試験結果に基づいて生物多様性影響評価が行われ、栽培または輸入目的の承認がな

されている（農林水産省 2017b）。これら39件の遺伝子組換え作物は米国でも隔離ほ場試験が実施され、無規制栽培の承認がなされている。米国で実施されたほ場試験で検出されなかった遺伝子組換え作物と対照の非組換え作物との Assessment endpoint に関わる差異が、日本の隔離ほ場試験で検出された事例はない（APHIS 2017, 環境省 2017b）。

以上のことから、他国で隔離ほ場試験が行われる遺伝子組換え作物については、これまでに国外及び日本で実施されてきた隔離ほ場試験において蓄積された知見に基づいて、日本における隔離ほ場試験の必要性や評価方法を見直すべき時期が来ていると考えられる。

このような背景のもと、2016年5月19日に「生物多様性影響評価のあり方に関する公開ワークショップ」が国際生命科学研究所（International Life Sciences Institute Japan, ILSI Japan）主催で開催された。本ワークショップでは、リスク評価の場面で広く用いられている問題の定式化（プロブレム・フォーミュレーション）の考え方に基づき日本の生物多様性影響評価方法や事例を振り返るとともに、海外における生物多様性影響評価方法や事例と比較して Assessment endpoint を明確にした。さらに、Assessment endpoint をより有効に評価するために必要な項目を精査し、今後の生物多様性影響評価の在り方を探った。

その結果、遺伝子組換え作物について、米国では Become weedy or have noxious weed characteristics（雑草化する、または有害雑草の特徴をもつ）、オーストラリアでは Harm to object of value（保護すべき対象に有害な影響を及ぼすことがあるか）を Assessment endpoint とし、日本の生物多様性影響評価における競合における優位性と同等の考え方を含む Assessment endpoint をもつことが確認された。すなわち、人間の手助けがなければ繁殖が難しい高度に栽培化された植物を宿主とした遺伝子組換え作物が、自生能力を獲得し、侵略的で有害な雑草となるかが日・米・豪の共通の Assessment endpoint であることが確認された（図1の②）。一方で、本ワークショップの議題とされていた栽培作物を宿主とした遺伝子組換え作物が自生能力を獲得し、侵略的雑草となるかどうかを判断するために必要な Assessment endpoint の特定については今後の検討課題とされた。

そこで、本稿では、遺伝子組換え作物の生物多様性影響評価の Assessment endpoint の一つである競合における優位性に注目し、その評価方法について、宿主作物の特性及びこれまでの遺伝子組換え作物の評価経験を基に考察することとした。はじめに、Assessment endpoint を検討するにあたり宿主作物を侵略的雑草や雑草がもつ特性を参考にして分類し、自生能力の有無を確認することが競合における優位性を獲得したか否かを評価する前段階として有効であることを後の文で示した。さらに、外来雑草種などの知見に基づき自生能力をもたないことが知

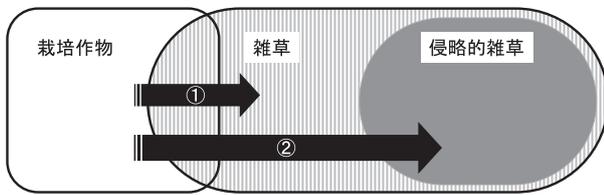


図 1. 栽培作物、雑草及び侵略的雑草と競合における優位性との関係性。栽培作物は人間の手助けがなければ繁殖しない植物群であり、雑草は人間により攪乱される環境で自然に生育する植物群である(伊藤 2004)。雑草の中でも人間活動によって意図的・非意図的に他の地域から持ち込まれ定着し、その分布を拡大するものは侵略的雑草と定義される(村中 2010)。栽培作物を宿主とした遺伝子組換え作物が自生能力を獲得し、侵略的雑草となること(②)が生物多様性影響評価における Assessment endpoint であると考えられる。自生能力をもたない栽培作物を宿主とした遺伝子組換え作物が競合における優位性を獲得するには、まず自生能力を獲得することが必要である(①)。

られているトウモロコシ、ワタ及びダイズを宿主とする遺伝子組換え作物の競合における優位性の評価のために重要な調査項目について検討し、その結果の他国への可搬性(データ可搬性)について考察した。

2. 外来雑草種などの知見に基づく、遺伝子組換え作物の評価項目の検討

本来の生育地域から意図的・非意図的に持ち込まれる侵略的外来生物による生物多様性の危機は、実害が発生しているグローバルな問題である。2020年までに侵略的外来種とその定着経路を特定し、優先順位を付けて、優先度の高い種を制御する、あるいは根絶することが生物多様性条約第10回締約国会議(COP10)で示された生物多様性戦略計画(2011-2020)の20の目標(愛知目標)の一つに挙げられている(環境省 2017a)。日本では、国内での被害状況や国外の知見に基づき侵略的、または侵略的になり得ると判断される外来植物は、外来生物法によって特定外来生物(Invasive Alien Species, 侵略的外来種)に指定され、輸入、保管、運搬、野外へ放つことが禁止されるだけでなく、栽培や飼育も禁止されている。一方、外来生物対策に先進的なオーストラリアやニュージーランドでは、意図的に新規に導入する全ての外来植物について、予防原則に基づく導入前雑草リスク評価(Weed Risk Assessment; WRA)(Pheloung *et al.* 1999)がなされ、導入の可否が決定される仕組みがとられている。WRAでは海外で得られた歴史/生物地理学的特性、生物学/生態学的特性に関する科学的知見に基づいた約50項目の設問に回答することにより評点をつけ、侵略的となり得るか否かを評価するため、導入前の国内における栽培試験は原則的に行われぬ。

新たな生物(形質)を持ち込むという意味では、遺伝

子組換え作物の生物多様性影響は、意図的に導入される外来植物による生物多様性影響と共通するものがあると考えられる。一方で、トウモロコシ、ワタ、ダイズなどの作物を宿主とした遺伝子組換え作物の場合、栽培国及び輸入国の双方において既に非組換え作物として使用されてきた中で生物多様性への影響がないことが明らかになっており、生物多様性影響評価では、Assessment endpoint において遺伝子導入による非意図的な影響の有無を検証することを目的とする点が外来植物とは異なる。

Raybould (2007)は、遺伝子組換え作物の栽培試験の目的は、遺伝子組換え作物を使用する環境ごとにその特性を把握することではなく、環境リスク評価における Assessment endpoint に関する非意図的影響の有無を検証することであると述べている。しかし、上述したように日本の隔離ほ場試験では、形態・生育特性を中心とした多種多様な項目が調査されている。これらの調査項目の中には Assessment endpoint の一つである競合における優位性に関連しないものも含まれている。そこで、侵略的雑草や雑草がもつ特性を参考にし、競合における優位性を評価するためにより重要な項目を検討した(図1の②)。その検討に際しては、はじめに侵略的雑草種が共通してもつ特性を明らかにし、評価対象の遺伝子組換え作物がその特性を獲得していないか評価することとした。雑草がもっている特性は Baker (1974)が提唱し、その後若干の修正を経て表1の形となり現在においても広く用いられている(伊藤 2004)。しかし、主要雑草と目される種は保有する特性が多い傾向があるものの(伊藤 2004)、特性によっては互いにトレードオフの関係にあること、各特性を保有することは雑草にとって負荷となる(適応のコストとなる)ことから、あてはまる項目が多いほど雑草性が高いと仮定することはできない(三浦 2007)。また、外来植物種の侵入は、その植物種の特性だけでなく、外来植物種と在来動植物種との相互作用、持ち込まれる数や頻度、侵入される場、すなわち受容環境の影響も受けることから、まだ本来の分布域外における外来植物の定着・分布拡大に影響を及ぼすような侵略的雑草がもつ性質についての全貌は解明がされていない(赤坂 2010)。一例として、外来種の定着と侵略性の有無に影響がある生態学的要因を明らかにするため、植物及び鳥類に関する複数の研究結果を収集・統合し、統計学的に解析した結果では、過去に他の地域で侵略的となった事実及び栄養繁殖能力が侵略性に影響があることが示されたものの、その他の特性については侵略性に影響は認められなかったと報告されている(Kolar and Lodge 2001)。このように、ある植物種が及ぼす環境影響評価を、あらゆる生態系を再現しながら直接評価することは事実上不可能である。そこで、オーストラリアでは、外来植物に関して、過去に侵略的となった植物の生態的・生物的特性の評価項目について文献調査に基づいて評価を行う WRA のような手法による導入前の評価が行われ

表 1. 代表的な雑草のもつ特性 (伊藤 2004)

1. 種子が休眠性をもち、発芽に必要な環境要求が多要因で複雑である
2. 発芽が不斉一で (内的制御), 埋土種子の寿命が長い
3. 栄養成長が速く, 速やかに開花に至ることができる
4. 生育可能な限り長期にわたって種子生産する
5. 自家和合性であるが, 絶対的な自殖性やアポミクティックではない
6. 他家受粉の場合, 風媒かあるいは虫媒であっても昆虫を特定しない
7. 好適環境下においては種子を多産する
8. 不良環境下でも幾らかの種子を生産することができる (高い可塑性)
9. 近距離, 遠距離への巧みな種子散布機構をもつ
10. 多年生である場合, 切断された栄養器官からの強勢な繁殖力と再生力をもつ
11. 多年生である場合, 人間の攪乱により深い土中に休眠芽をもつ
12. 種間競合を有利にするための特有の仕組み (ロゼット葉, アレロパシーなど) をもつ

ている。オーストラリアで実施されている WRA の有効性については、14 以上の国と地域で証明され、非関税障壁とならないための科学的根拠となっており、日本でもその有用性が確認されている (Nishida *et al.* 2009)。WRA を遺伝子組換え作物の生物多様性影響に導入することも試みられており (Keese *et al.* 2014)、宿主作物が雑草化する可能性を評価する最初のステップとして妥当であると考えられている (吉村 2014)。しかしながら、WRA による外来植物の評価の場合、「種」を単位として評価しているが、遺伝子組換え作物の場合、宿主作物に付与された特定の形質における Assessment endpoint に及ぼす影響を評価するため、WRA による宿主情報に関する文献調査に基づく遺伝子組換え作物の評価のみでは十分な精度を有するとは言えない。そこで、競合における優位性に関する評価は、従来通り遺伝子組換え作物を対照の非組換え作物 (導入遺伝子以外は遺伝的背景がほぼ同じ品種) と比較して相対的に評価するアプローチを検討した。

3. 栽培作物が自生能力を獲得するための条件

自生能力をもたない栽培作物を宿主とした場合、遺伝子組換え作物が競合における優位性を獲得するには、まず「遺伝子組換え作物が非農耕地で自生集団を形成する」または「個体群を存続させる」段階、すなわち自生能力を獲得する段階が存在する (Raybould 2010, 水口 2016) (図 1 の①)。しかしながら、栽培作物は植物体や器官の巨大化、種子散布能力の喪失、種子休眠性の喪失、散布体数の減少、刺や苦味など外敵に対する保護機構の喪失、器官の同調成熟、生育器官の変更、根や茎など利用器官の変形、雌雄性の変更、枝の退化と草型の変更など栽培化症候群と呼ばれる特徴をもっており、栽培化が進むにつれ自生能力が失われる (山口 2001, 2013)。雑草にはいくつかの特徴的な性質があることを表 1 で示したが、筆者らは種子散布機構である脱粒性、及び種子休眠性によってもたらされる土壌シードバンクの形成を自生能力に必須の能力として着目した。結実した種子は直接地表に散布または間接的に土壌に伝播される。直接的な種子

散布機構としては植物種がもつ脱粒や裂莢が知られる。散布された種子は土壌中で発芽に適切な気象条件となるまで埋土種子として休眠する特性をもち、土壌シードバンクと呼ばれる土中に多くの生きた種子が存在する状態を作る (伊藤 2004)。

脱粒性は次世代の増殖のために野生植物においては必要な特性ではあるが、作物としては収穫量の低下をもたらすため、栽培化の過程で優先的に取り除かれてきた形質である。また、種子休眠性は野生植物では生育に適切な環境条件になるまで発芽しないために必要な特性であるが、作物においては、不斉一な発芽の要因であるため、栽培化の過程で優先的に取り除かれる傾向がある。種子が脱粒性、休眠性をもたない栽培作物、特に一年生夏作物は結実した種子を土壌に散布することができず、仮に散布に成功したとしても、種子休眠性をもたないため春が来る前に発芽してしまい、枯死することになる。したがって、栽培作物のなかでも、栽培化が進み自生能力をもたないことが知られている植物種を宿主とする遺伝子組換え作物については、その競合における優位性を評価する前段階として、遺伝子組換え作物が種子散布能力 (脱粒性) 及び種子の休眠性について宿主植物と変化がないことを確認できれば、自生能力はないと判断でき、遺伝子組換え作物の競合における優位性が評価できる (図 2)。

4. トウモロコシ、ワタ及びダイズの自生能力

現在、遺伝子組換え作物として商品化されている植物種のうち、トウモロコシ、ワタ及びダイズについては、栽培化の過程で雑草性 (表 1 に示した特性) が失われていることが知られており (OECD 2013)、図 2 のグループ A に該当すると考えられる。これら 3 作物は日本の環境条件下における生育状況の調査が行われており、日本国内において自生集団を形成していないことが確認されている。農林水産省は輸入港周辺及び輸送経路沿いにおけるトウモロコシのこぼれ落ち及び生育個体の調査を行っており、トウモロコシのこぼれ落ちは確認されたものの、生育が確認されたのは 3 年間で 2 個体であったと報告し

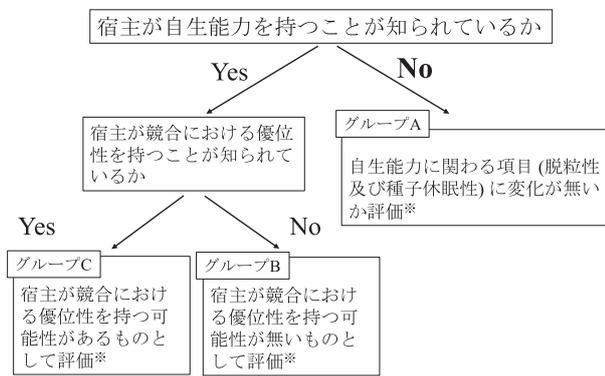


図2. 遺伝子組換え作物の競合における優位性の評価のための宿主作物のカテゴリ分け。交雑可能な近縁野生種が存在する場合には、その近縁種に導入遺伝子が移行した場合の影響を別途評価する必要がある。

ている（農林水産省 2014a, 2015a, 2017c）。ワタについては、輸入されたワタ種子を使用する施設周辺及び輸送経路において調査が行われ、2年間の調査で5個体（2014年：1個体、2015年：4個体）が確認されたが、施設敷地内から逸出した種子が発芽・生育したものであり、世代交代を繰り返した自生個体ではないと報告している（農林水産省 2017d, 2017e）。また、農林水産省は輸入港周辺におけるダイズ生育個体の調査も行っているが、これまでに確認されているダイズ個体は陸揚げ地点付近の道路沿いに限定されており、複数年連続して同じ地点でダイズ個体の生育が確認された例はない（農林水産省 2011a, 2011b, 2012, 2013, 2014b, 2015b, 2017f）。この結果は、確認されたダイズ個体はこぼれ落ちに由来するものであり、遺伝子組換えダイズ個体が自生し、生育域を拡大してはいないことを示唆するものである（農林水産省 2011a, 2011b, 2012, 2013, 2014b, 2015b, 2017f）。

なお、トウモロコシ、ワタ、ダイズと並んで主要な遺伝子組換え作物の一つであるセイヨウナタネは路傍や工場跡地のような定期的に人の手加えられる場所では自生化することが知られているが（OECD 1997）、生態系に影響を与える有害雑草ではないことが報告されている（Crawley *et al.* 1993, EC 2000, Hall *et al.* 2005）。日本ではセイヨウナタネは日本固有の在来種を駆逐して生物多様性に影響を及ぼす特定外来生物には指定されていない（国立環境研究所 2017）。海外から種子が陸揚げされる港湾の周辺、港湾からの輸送経路及び河川敷で生育することがこれまでに報告されているものの（Aono *et al.* 2006, 2011, Katsuta *et al.* 2015, Nishizawa *et al.* 2009, 2016, Saji *et al.* 2005）、その生育範囲は拡大していない（Katsuta *et al.* 2015）。したがって、セイヨウナタネは図2のグループBに該当すると考えられる。

5. 遺伝子組換えトウモロコシ、ダイズ、ワタにおける自生能力の評価方法と、そのデータ可搬性

前項において自生能力の判断基準として提示した種子の脱粒性及び休眠性は、日本のカルタヘナ法の下で作成する生物多様性影響評価書の記載事項に定められており（農林水産省 2014c）、これらの特性が遺伝子組換え作物と対照の非組換え作物との間で同等であることを隔離ほ場試験で確認されている。トウモロコシ種子の脱粒性については、遺伝子組換え作物の雌穂が非組換え作物と同様に苞葉で覆われていることが目視により調査されている（図3A）。ワタ種子の脱粒性については、遺伝子組換え作物の種子が非組換え作物と同様に繊維に絡み合っ分難しにくく、脱粒性をもたないことが目視により調査されている（図3B）。ダイズ種子の脱粒性については、成熟期に目視で遺伝子組換え作物及び非組換え作物の間で裂莢の難易やその程度に差がないことが調査されている（図3C）。また、種子の休眠性については、いずれの作物についても隔離ほ場において同一条件で栽培された遺伝子組換え作物及び非組換え作物の収穫種子の発芽率を調査し、その程度に差がないことが調査されている。

これまで、国外で隔離ほ場試験が行われた遺伝子組換え作物について、土壌、気象などの生育環境が異なった場合に、異なる生育を示す可能性があるか確認するために、種子の脱粒性及び休眠性の変化について日本の隔離ほ場試験においても調査されてきた（與語 2010）。しか

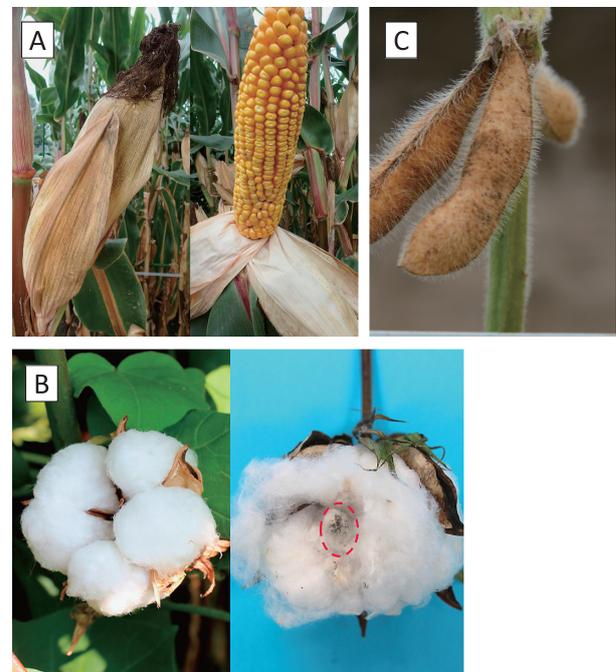


図3. トウモロコシ、ワタ及びダイズの脱粒性の確認。(A) トウモロコシの種子は苞葉で覆われている。(B) ワタの種子は繊維に覆われている。写真右は繊維を掻き分けたもので、種子を赤丸で示している。(C) ダイズは成熟期においても裂莢することがない。

しながら、トウモロコシ、ダイズ、ワタのこれらの特性について日本の隔離ほ場試験において他国の試験結果と異なる傾向を示す結果が得られた事例はない。近年、遺伝子組換え作物についても、特定の国で行われた隔離ほ場試験の結果を用いて、他の国の環境影響評価を行うこと、すなわち隔離ほ場試験データの可搬性の科学的妥当性について検討が行われている (Ahmad *et al.* 2016, Garcia-Alonso *et al.* 2014, Nakai *et al.* 2015)。Nakai *et al.* (2015) は、隔離ほ場試験結果の可搬性を検討するうえで、1) 隔離ほ場試験の目的が明確であること、2) 宿主作物に雑草性がないこと、3) 隔離ほ場試験データに信頼性があること、の3点が重要であると述べ、遺伝子組換えトウモロコシとワタに関しては、導入された形質に関わらず、栽培国から輸入国へのデータ可搬性が可能であると結論している。また、ダイズについては、日本に交雑可能な近縁野生種が存在することから、遺伝子組換え作物からの遺伝子浸透の影響について考慮する必要があるものの、栽培国の隔離ほ場試験結果は他国の生物多様性影響評価に情報を提供し得るものであるとしている (Nakai *et al.* 2015)。本稿では、脱粒性及び休眠性の評価のための特定の国で得られた知見の可搬性についてより詳細に検証した。ある国のは場で調査された遺伝子組換えトウモロコシ、ワタ及びダイズにおける脱粒性及び休眠性の獲得の有無に関する隔離ほ場試験結果が異なる国の環境影響評価の際に適用できる、つまり可搬的であるためには、1) 脱粒性及び休眠性の特性が遺伝的要因で支配されている、2) これまでの栽培実績から脱粒性及び種子休眠性の特性が異なる土壌や気象条件でも容易に変化しないことが知られている、3) 実施される隔離ほ場試験が、適切な方法かつ十分な規模で行われている、の3点が条件として考えられる。

1) 脱粒性及び種子休眠性に関する遺伝的要因

高度に栽培化され種子休眠性をもたないトウモロコシ、ワタ及びダイズにおいて、それらの種子の脱粒性、休眠性が生育環境によって影響を受けないことは以下に示す遺伝的要因からも説明できる。

種子の脱粒性について、これらの作物の特徴を以下にまとめた。トウモロコシの祖先種であるテオシントの子実は一粒ずつ殻 (包穎) に覆われており、種子成熟後、花序が崩壊することにより種子を散布させる機構をもつ (López *et al.* 2011)。一方トウモロコシでは、殻を形成していた花軸に由来する組織が穂軸を形成し、種子は成熟後も穂軸から離れることはない (図4) (Doebley 2004, López *et al.* 2011)。このようなトウモロコシとテオシントの穂の形態の違いについて、F₂ 集団を用いた研究の結果から5つのQTLが報告されており (Doebley and Stec 1991, 1993)、その後の研究で包穎の形成を制御する遺伝子 (*tg1* 遺伝子) の変異が、上述したトウモロコシとテオシント間の脱粒性の違いをもたらしていることが明ら

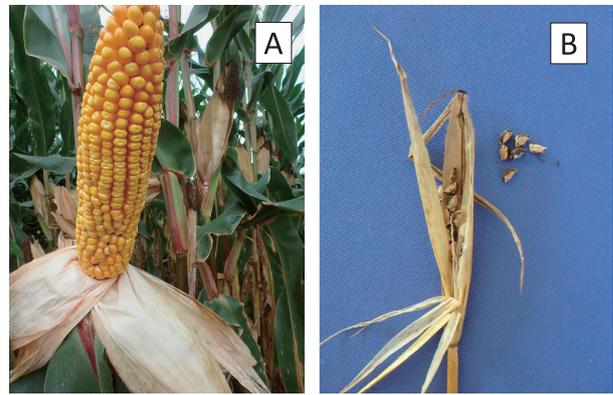


図4. トウモロコシ及びテオシントの子実。(A) トウモロコシの雌穂。(B) テオシントの雌穂。種子成熟後、花序が崩壊する。

かとなっている (Doebley 2004, Wang *et al.* 1999)。

現在栽培されているワタ品種は、雑草がもつ硬実種子による種子休眠性、埋土種子の長い寿命、種子散布機構などを失っている (d'Eeckenbrugge and Lacape 2014, OECD 2008, OGTR 2008)。ワタのさくは発達するにつれて水分が減り、さく皮が裂けて中の実綿が現れるが、種子は綿毛に覆われているために脱粒性は低い (Llewellyn and Fitt 1996)。栽培種のワタがもつ長く強い綿毛は野生種と最も異なる部分である (Gross and Strasburg 2010)。

ダイズの祖先種であるツルマメの莢は成熟期に縦方向に開裂し、種子が散布されるため (Ohara and Shimamoto 2002)、ダイズの脱粒性は一般に裂莢性と呼ばれる。ダイズが大規模に栽培され、収穫が機械化されている米国等では、ほとんどの品種が難裂莢性であり裂莢性の程度は非常に低い。ダイズの裂莢は成熟後の乾燥によって莢がねじれて裂開することによって起こるが、難裂莢性の品種では一つの遺伝子が機能欠損することにより莢のねじれが抑えられることが明らかとなっている (Funatsuki *et al.* 2014)。なお、日本で栽培されるダイズ品種には裂莢性をもつものがあるために、機械収穫や刈遅れによる収穫量低下が問題となっており、難裂莢性品種の開発、導入が進められている (Yamada *et al.* 2009)。

また種子の休眠性については、テオシントは種子休眠性をもち、休眠性は子実を覆っている包穎によるものであることが知られている (López *et al.* 2011)。上述したように、トウモロコシとテオシント間における包穎の形成を制御する遺伝子 (*tg1* 遺伝子) の変異が、トウモロコシとテオシント間の種子休眠性の違いをもたらしていることが明らかとなっている (Doebley 2004, Wang *et al.* 1999)。

ワタの祖先種は硬実種子の割合が高く、不透水性をもつ (OGTR 2008)。ワタは本来、自発休眠 (innate dormancy) 及び誘導休眠 (induced dormancy) をもつことが知られている (OGTR 2008)。自発休眠は一次休眠の一種であり、種子の登熟過程で獲得されるが (表2)、栽培

ワタでは休眠獲得後 2-3 ヶ月で消失することが知られている (OGTR 2008). 誘導休眠は二次休眠の一種で好適発芽環境に置かれても発芽しない状態のことであり (表 2) (吉岡ら 2009), 植物の自生能力に影響を及ぼすと考えられる. 一方で, 二次休眠をもつ植物は好適条件下で播種したとしても発芽しないため, 農業上は好ましくない形質であるとみなされ, 育種の過程で二次休眠をもたない品種が選抜されている (Hopper and McDaniel 1999, Mauncy 1986, OGTR 2008).

ダイズは易吸水性種子であるが, ツルマメは難吸水性種子である. ツルマメの発芽には低温要求性があることが知られているが (Washitani and Masuda 1990), 発芽には種皮に傷をつける必要があるため, 発芽は硬実によって制御されている (Ohara and Shimamoto 1994). 両者の種皮の違いは単一の遺伝子の変異によってもたらされていることが知られており, ダイズとツルマメにはカルシニューリン様タンパク質をコードする *GmHs1-1* 遺伝子が存在するが, ダイズでは *GmHs1-1* 遺伝子に一塩基置換があり, 硬実性が失われていることが明らかとなっている (Sun *et al.* 2015).

2) 脱粒性及び種子休眠性が異なる環境条件下で容易に変化する可能性

トウモロコシ, ワタ及びダイズは, 土壌や気象条件の異なる環境下で栽培されてきた長い歴史をもつ. 例えば, トウモロコシは米国の大部分, 中国, ブラジル, アルゼンチン, ヨーロッパ諸国が含まれる北緯約 58 度から南緯約 40 度までの土壌や気象条件の大きく異なる地域で栽培されている (OECD 2003, 丸山 1981). ワタは, メキシコ及びグアテマラを中心とする地域で古くから栽培され, 18 世紀にはアメリカに導入, その後世界各地に広まった (巽 2006). ダイズは中国を起源とするが現在は北米, 南米, ヨーロッパ, アジアで栽培されている. しかし, 現在までのところ, これらのトウモロコシ, ワタ及びダイズが, ある特定の環境条件下で脱粒性及び休眠性を示し, その結果として一部の地域で定着及び自生したとする報告はない. したがって, これまでの栽培実績からもトウモロコシ, ワタ及びダイズの種子の脱粒性及び休眠性が栽培環境によって大きく変化することはないと考えられる.

表 2. 種子休眠の種類

休眠の種類	休眠の状態	原因
一次休眠 (自発休眠)	種子の登熟過程で獲得. 種子が親植物から離脱・散布されてある期間を経て覚醒	胚が未熟または胚の代謝阻害 (生理的休眠) 種皮が物理的に水分やガスの吸収を抑制 (物理的休眠)
二次休眠 (誘導休眠)	一次休眠の覚醒後に好適発芽環境に置かれても発芽しない	発芽に不適な条件に継続的に置かれたため

伊藤 (2004) 及び吉岡ら (2009) を元に作成.

3) 脱粒性及び種子休眠性を適切に評価するための隔離ほ場試験の方法及び実施規模

米国で実施されている遺伝子組換え作物の環境影響評価のための隔離ほ場試験でも日本と同様に, 種子の脱粒性及び休眠性について調査が行われている. 脱粒性に関する指標として, トウモロコシでは落下雌穂数, ワタでは落さく, ダイズでは裂莢性を調査している. また, 種子の休眠性については日本における隔離ほ場試験の場合と同様に種子の発芽率が調査されている. 種子の発芽率の調査では, 収穫した種子の発芽に最適な温度条件及び低温条件での発芽率を調査している. そして, 最適な温度条件での発芽率が対照の非組換え品種と同等であれば二次休眠に変化がないこと, 低温条件での発芽率が対照の非組換え品種と同等であれば環境休眠に変化がないことを確認することができる. さらに, 米国の隔離ほ場試験は, それぞれの宿主作物が栽培される国内の複数の試験地で実施されている (Horak *et al.* 2007). 日本ではこれまでカルタヘナ法のもとで隔離ほ場試験が実施され, その結果に基づき一般使用のための評価が行われ, 審査が終了している遺伝子組換えトウモロコシ, ワタ及びダイズが 36 件あるが, 米国の隔離ほ場試験で検出されなかった競合における優位性に影響するような結果が日本の隔離ほ場試験で検出された事例はない.

6. 結論

以上のことから, 米国の隔離ほ場試験で評価された遺伝子組換えトウモロコシ, ワタ及びダイズの脱粒性及び種子休眠性の評価結果は, 日本での生物多様性影響評価にも適用できる, すなわち可搬性があると結論された.

なお, 本稿で示した競合における優位性の評価方法は, 栽培作物を宿主とする遺伝子組換え作物が, 自生能力の獲得に必要な特性である脱粒性及び種子休眠性を獲得したかを評価する方法として, 導入遺伝子が付与する形質に関わらず全ての遺伝子組換えトウモロコシ, ワタ及びダイズに適用できると考えられる. 例えば, 高収量性の遺伝子組換えトウモロコシが輸送中のこぼれ落ち等に由来して日本の自然環境に放出され, 生育した後に従来トウモロコシよりも多くの種子を結実させる可能性は否定できない. しかし, 結実した種子が脱粒せず, 休眠性をもたなければ自生能力を獲得することはできず, 次世代の個体が生じることはない. また, 脱粒性及び種

子休眠性は環境要因によって影響を受けるものではないため、仮に遺伝子導入による非意図的变化により遺伝子組換え作物が種子脱粒性または休眠性を獲得したとしても、米国の隔離ほ場試験結果を適用して評価できると考えられる。

7. おわりに

本稿では、遺伝子組換え作物の競合における優位性の評価を行う際には、まず宿主作物の自生能力の有無に応じたグループ分けが効果的であり、自生能力をもたないトウモロコシ、ワタ及びダイズを宿主作物とした遺伝子組換え作物が競合における優位性を獲得したかを評価する前段階として、まず自生能力に変化がないかを確認することが有効であることを示した。そして、トウモロコシ、ワタ及びダイズの自生能力は種子の脱粒性及び休眠性で評価できること、その調査結果には可搬性があり、栽培国の隔離ほ場試験において調査された結果に基づき日本での競合における優位性を評価することが可能であることを示した。また、脱粒性と種子休眠性の獲得は、栽培作物を宿主とする遺伝子組換え作物が自生能力を獲得するために必要な条件であるため、この考え方は導入遺伝子が付与する形質に関わらず全ての遺伝子組換え作物に適用できると考えられた。セイヨウナタネのような自生能力をもつが競合における優位性をもたない作物（図2のグループB）及び競合における優位性（侵略性）をもつ作物（図2のグループC）を宿主とする遺伝子組換え作物については、栽培国及び導入する国における宿主作物の状況（自生状況、侵略的外来種として知られているか等）や導入する国の受容環境を考慮しながら、WRAのような考え方を参考にしつつ競合における優位性を評価することが求められる。

一方で、上述したように日本における遺伝子組換え作物の生物多様性影響評価は、競合における優位性に加えて有害物質の産生性（有害な物質を産生することによって、周辺に生息する在来の野生植物や昆虫などに影響を及ぼすことがないか）と交雑性（在来の野生種との交雑により、在来の野生種の集団に影響を及ぼすことがないか）も Assessment endpoint として総合的に評価している。しかし、使用用途が栽培ではなく食品・飼料・加工の場合には、栽培する場合に比べて環境中への放出量が極めて低く、仮に輸送中にこぼれ落ちたとしても、競合における優位性を獲得していなければ、そのほとんどの穀粒は生育しないか、生育したとしても世代交代を繰り返しながら分布を拡大することはない。実際に遺伝子組換えトウモロコシ、ワタ、ダイズについては、このことは既に農林水産省による輸入港周辺での生育個体の調査により示されている（農林水産省 2011a, 2011b, 2012, 2013, 2014a, 2014b, 2015a, 2015b, 2017c, 2017d, 2017e, 2017f）。このことから競合における優位性を獲得していない場合

には、使用用途が栽培ではなく食品・飼料・加工であれば、有害物質の産生性及び交雑性は Assessment endpoint として重要性が低いと考えられた。

謝辞

2016年5月19日に開催された「生物多様性影響評価のあり方に関する公開ワークショップ」において遺伝子組換え作物の評価の考え方、事例等をご紹介いただきました Andrew Roberts 博士、日野明寛博士、Michael Dornbusch 博士、Linda Pollak 博士、下野綾子博士及び與語靖洋博士に感謝いたします。さらに日野明寛博士及び與語靖洋博士には本稿に対しご助言をいただきましたこと深く御礼申し上げます。遺伝子組換え作物の評価に関する議論の機会を与えていただいた国際生命科学研究機構（ILSI）に感謝いたします。

引用文献

- Ahmad, A., I. Negri, W. Oliveira, C. Brown, P. Asimwe, B. Sammons, M. Horak, C. Jiang and D. Carson (2016) *Transgenic Res.* 25: 1–17.
- 赤坂宗光 (2010) *日本生態学会誌* 60: 207–215.
- Aono, M., S. Wakiyama, M. Nagatsu, N. Nakajima, M. Tamaoki, A. Kubo and H. Saji (2006) *Environ. Biosafety Res.* 5: 77–87.
- Aono, M., S. Wakiyama, M. Nagatsu, Y. Kaneko, T. Nishizawa, N. Nakajima, M. Tamaoki, A. Kubo and H. Saji (2011) *GM Crops* 2: 201–210.
- APHIS (2017) Petitions for determination of nonregulated status. <https://www.aphis.usda.gov/aphis/ourfocus/biotechnology/permits-notifications-petitions/petitions/petition-status> [Accessed October 25].
- Baker, H.G. (1974) *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1–24.
- Crawley, M.J., R.S. Hails, M. Rees, D. Kohn and J. Buxton (1993) *Nature* 363: 620–623.
- d'Eeckenbrugge, G.C. and J.-M. Lacape (2014) *PLoS ONE* 9: e107458.
- Doebley, J. (2004) *Annu. Rev. Genet.* 38: 37–59.
- Doebley, J. and A. Stec (1991) *Genetics* 129: 285–295.
- Doebley, J. and A. Stec (1993) *Genetics* 134: 559–570.
- EC (2000) Opinion regarding submission for placing on the market of Glufosinate tolerant oilseed rape transformation event liberator PHOE 6/AC notified by the Hoechst schering Agro Company [Now AVENTIS CROPS SCIENCE] (Notification C/DE/98/6) (Opinion adopted by written procedure following the SCP meeting of 30 November 2000). European Commission Scientific Committee on Plants-Genetically Modified Organisms, Paris, France. http://ec.europa.eu/food/fs/sc/scp/out88_gmo_en.html.
- Funatsuki, H., M. Suzuki, A. Hirose, H. Inaba, T. Yamada, M. Hajika, K. Komatsu, T. Katayama, T. Sayama, M. Ishimoto *et al.* (2014) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111: 17797–17802.
- Garcia-Alonso, M., P. Hendly, F. Bigler, E. Mayeregger, R. Parker, C. Rubinstein, E. Satorre, F. Solari and M.A. McLean (2014) *Transgenic Res.* 23: 1025–1041.

- Gross, B.L. and J.L. Strasburg (2010) BMC Biol. 8.
- Hall, L.M., M.H. Rahman, R.H. Gulden and A.G. Thomas (2005) In "Crop Fertility and Volunteerism". J. Gressel (ed.). CRC Press, Inc., Boca Raton, 59–79.
- Hopper, W.M. and R.G. McDaniel (1999) In "Cotton: Origin, History, Technology and Production". C. Smith and J. Cothren (eds.). John Wiley & Sons, New York, 289–317.
- Horak, M.J., E.W. Rosenbaum, C.L. Woodrum, A.B. Martens, R.F. Mery, J.T. Cothren, J.A. Burns, T.E. Nickson, T.A. Pester, C. Jiang *et al.* (2007) Crop Sci. 47: 268–277.
- ISAAA (2016) In Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2016. ISAAA Brief No. 52. ISAAA, Ithaca, NY.
- 伊藤操子 (2004) 雑草学総論. 養賢堂, 東京. 13–19.
- 環境省 (2015) ご存知ですか? カルタヘナ法. <http://www.bch.biodic.go.jp/cartagena/> [Accessed September, 2015].
- 環境省 (2017a) 生物多様性 Biodiversity. https://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/aichi_targets/index_03.html [Accessed October 26, 2017].
- 環境省 (2017b) 日本版バイオセーフティクリアリングハウス. <http://www.biodic.go.jp/bch/> [Accessed October 25, 2017].
- Katsuta, K., K. Matsuo, Y. Yoshimura and R. Ohsawa (2015) Breed. Sci. 65: 265–275.
- Keese, P.K., A.V. Robold, R.C. Myers, S. Weisman and J. Smith (2014) Transgenic Res. 23: 957–969.
- 国立環境研究所 (2017) 侵入生物データベース 維管束植物. https://www.nies.go.jp/biodiversity/invasive/DB/toc8_plants.html [Accessed on May 29, 2017].
- Kolar, C.S. and D.M. Lodge (2001) Trends Ecol. Evol. 16: 199–203.
- Llewellyn, D. and G. Fitt (1996) Molecular Breeding 2: 157–166.
- López, A.N.A., J.d.J.S. González, J.A.R. Corral, L.D. La, C. Larios, F. Santacruz-Ruvalcaba, C.V.S. Hernández and J.B. Holland (2011) Crop Sci. 51: 2056–2066.
- 丸山寛治 (1981) 品種の基本特性 畑作全書. 農山漁村文化協会, 東京. 83–89.
- Mauncy, J. (1986) In "Cotton Physiology I". The Cotton Foundation, Memphis, 514.
- 三浦励一 (2007) 農業と雑草の生態学 侵入植物から遺伝子組換え作物まで. 文一総合出版, 東京. 275–295.
- 水口亜樹 (2016) 日本生態学会誌 66: 319–323.
- 村中孝司 (2010) 外来生物の生態学 進化する脅威とその対策. 種生物学会 (編) 文一総合出版, 東京. 25–37.
- Nakai, S., K. Hoshikawa, A. Shimono and R. Ohsawa (2015) Transgenic Res. 24: 929–944.
- Nickson, T.E. (2008) Plant Physiol. 147: 494–502.
- Nickson, T.E. and M.J. Horak (2006) Assessing Familiarity: The role of Plant Characterization. Pages 76–80 In "Proceedings of the Ninth International Symposium on the Biosafety of Genetically Modified Organisms", Jeju Island, Korea.
- Nishida, T., N. Yamashita, M. Asai, S. Kurokawa, T. Enomoto, P.C. Pheloung and R.H. Groves (2009) Biol. Invasions 11: 1319–1333.
- Nishizawa, T., N. Nakajima, M. Aono, M. Tamaoki, A. Kubo and H. Saji (2009) Environ. Biosafety Res. 8: 33–44.
- Nishizawa, T., N. Nakajima, M. Tamaoki, M. Aono, A. Kubo and H. Saji (2016) GM Crops & Food 7: 20–37.
- 農林水産省 (2011a) 「平成 21 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2011 年 1 月 7 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/21_kekka.pdf
- 農林水産省 (2011b) 「平成 22 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2011 年 10 月 14 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/22_natane.pdf
- 農林水産省 (2012) 「平成 23 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2012 年 9 月 12 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/23_kekka.pdf
- 農林水産省 (2013) 「平成 24 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2013 年 9 月 24 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/24_kekka.pdf
- 農林水産省 (2014a) 飼料用トウモロコシの流通・加工実態調査 結果報告書. 2014 年 3 月 26 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/maize_25.pdf
- 農林水産省 (2014b) 「平成 25 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2014 年 11 月 21 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/h25_kekka.pdf
- 農林水産省 (2014c) 「農林水産大臣がその生産又は流通を所管する遺伝子組換え植物に係る第一種使用規程の承認の申請について」の一部改正について. 2014 年 12 月 5 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/c_data/notice/pdf/01_tree_20141205.pdf.
- 農林水産省 (2015a) 「平成 26 年度トウモロコシ生育等実態調査」の結果について. 2015 年 6 月 18 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/maize_26.pdf
- 農林水産省 (2015b) 「平成 26 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2015 年 10 月 29 日公表. http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/pdf/h26_houkoku.pdf
- 農林水産省 (2017a) 農林水産種類別審査基準. http://www.hinshu2.maff.go.jp/info/sinsakijun/botanical_taxon.html [Accessed December 18, 2017]
- 農林水産省 (2017b) カルタヘナ法に基づき第一種使用規程を承認した遺伝子組換え農作物一覧 (作物別, 特性等別). <http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/attach/pdf/index-127.pdf> [Accessed December 29, 2017].
- 農林水産省 (2017c) 「平成 27 年度トウモロコシ生育等実態調査」の結果について. 2017 年 3 月 22 日公表. <http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/attach/pdf/index-63.pdf>
- 農林水産省 (2017d) 「平成 26 年度及び平成 27 年度ワタの生育実態等調査」の結果について. 2017 年 2 月 14 日公表. <http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/attach/pdf/index-59.pdf>
- 農林水産省 (2017e) 「平成 28 年度ワタの生育実態等調査」の結果について. 2017 年 11 月 29 日公表. <http://www.maff.go.jp/j/press/syouan/nouan/attach/pdf/171129-1.pdf>
- 農林水産省 (2017f) 「平成 27 年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. 2017 年 1 月 10 日公表. <http://www.maff.go.jp/j/syouan/nouan/carta/torikumi/attach/pdf/index-42.pdf>
- OECD (1993) Safety Considerations for Biotechnology: Scale-Up of Crop Plants. Organisation for Economic Cooperation and Development, Paris.
- OECD (1997) Consensus document on the biology of *Brassica napus* L. (oilseed rape). Series on Harmonization of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 7. Organisation for Economic Co-operation and Development, Paris, France.
- OECD (2003) Consensus document on the biology of *Zea mays* subsp. *mays* (Maize). ENV/JM/MONO(2003)11. Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No.27. Organisation of Economic Co-operation and Development, Paris, France.

- OECD (2008) Consensus document on the biology of cotton (*Gossypium* spp.). ENV/JM/MONO(2008)33. Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No.45. Organisation for Economic Co-operation and Development, Paris, France.
- OECD (2013) Low Level Presence of Transgenic Plants in Seed and Grain Commodities- Environmental Risk/Safety Assessment, and Availability and Use of Information Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD), Paris.
- OGTR (2008) The biology of *Gossypium hirsutum* L. and *Gossypium barbadense* L. (cotton). Australian Government, Department of Health and Ageing, Office of the Gene Technology Regulator, Canberra, Australia.
- Ohara, M. and Y. Shimamoto (1994) Can. J. Bot. 72: 486–492.
- Ohara, M. and Y. Shimamoto (2002) Plant Spec. Biol. 17: 51–58.
- Pheloung, P.C., P.A. Williams and S.R. Halloy (1999) J. Environ. Manag. 57: 239–251.
- Raybould, A. (2007) Plant Sci. 173: 589–602.
- Raybould, A. (2010) Environ. Biosafety Res. 9: 123–133.
- Roberts, A., Y. Devos, A. Raybould, P. Bigelow and A. Gray (2014) Transgenic Res. 23: 971–983.
- Roberts, A., F. Finardi-Filho, S. Hegde, J. Kiekebusch, G. Klimpel, M. Krieger, M.A. Lema, P. Macdonald, C. Nari, C. Rubinstein *et al.* (2015) Transgenic Res. 24: 783–790.
- Saji, H., N. Nakajima, M. Aono, M. Tamaoki, A. Kubo, S. Wakiyama, Y. Hatase and M. Nagatsu (2005) Environ. Biosafety Res. 4: 217–222.
- Sun, L., Z. Miao, C. Cai, D. Zhang, M. Zhao, Y. Wu, X. Zhang, S.A. Swarm, L. Zhou, Z.J. Zhang *et al.* (2015) Nat. Genet. 47: 939–943.
- 田部井豊 (2010) 日本農薬学会誌 35: 145–150.
- 巽 次郎 (2006) 作物学 (II) —工芸・飼料作物編—石井龍一 (編) 文永堂出版, 東京. 8–14.
- Wang, R.-L., A. Stec, J. Hey, L. Lukens and J. Doebley (1999) Nature 398: 236–239.
- Washitani, I. and I. Masuda (1990) Funct. Ecol. 4: 543–557.
- Yamada, T., H. Funatsuki, S. Hagihara, S. Fujita, Y. Tanaka, H. Tsuji, M. Ishimoto, K. Fujino and M. Hajika (2009) Breed. Sci. 59: 435–440.
- 山口裕文 (2001) 栽培植物の自然史—野生植物と人類の共進化—. 山口裕文・島本義也 (編) 北海道大学図書刊行会, 札幌. 3–15.
- 山口裕文 (2013) 栽培植物の自然史II 東アジア原産有用植物と照葉樹林帯の民族文化. 北海道大学図書刊行会, 札幌. 1–17.
- 與語靖洋 (2010) 日本農薬学会誌 35: 377–382.
- 吉村泰幸 (2014) 新農業展開ゲノムプロジェクト—GMO評価・管理領域—. 463–467.
- 吉岡俊人・藤 茂雄・川上直人 (2009) 発芽生物学. 種子発芽の生理・生態・分子機構. 種生物学会 (編) 文一総合出版, 東京. 49–63.