

アブラナ属および近縁属植物の類縁関係と分化

高 畑 義 人
(岩手大学教育学部)

日 向 康 吉
(東北大学農学部)

まず、アブラナ属栽培植物とその近縁種属とはどのような植物群をさし分類学上どこに位置するのかを述べ、その後でそれらの植物群の類縁関係や分化について、細胞遺伝学や数量分類の分野からアプローチした結果を述べたいと思います。

アブラナ属栽培種と近縁種属植物の分類学上の位置

アブラナ科植物は、古くから野菜、油料、飼料、香料、薬用として人々に利用され、現在作物として28属が世界中で栽培されています。その中でも特に経済的に重要で世

界的に栽培されている種を含む属がアブラナ属 *Brassica* とダイコン属 *Raphanus* です。この両属が植物分類学上どのような位置にあるかを示したものが図1です。アブラナ科 *Cruciferae* は SCHULZ (1936) の分類によりますと、19の連 (Tribe) に分けられ約350の属 (Genus) を含んでおります。アブラナ属はアブラナ連 *Brassicaceae* アブラナ亜連 *Brassicinae* に含まれ、ダイコン属はダイコン亜連 *Raphaninae* に属しています。HARBERD (1976) は互いに遺伝子交換可能なグループということから、アブラナ亜連にダイコン亜連の数属 (*Raphanus*,

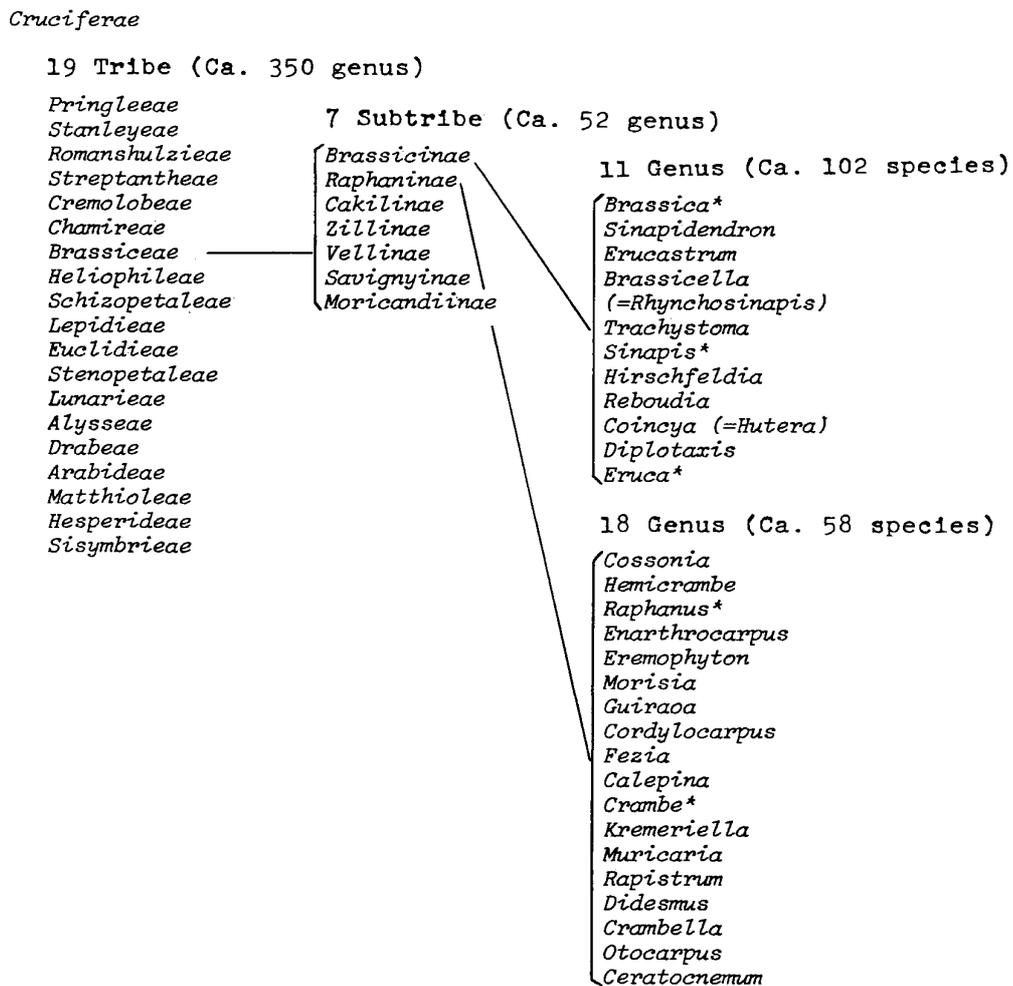


図1 アブラナ属および近縁属植物の分類学上の位置

*: 栽培種を含む属 (SCHULZ 1936)

Enarthrocarpus など)を加えたグループをアブラナ属とその近縁属植物として扱っておりますが、今回はそのうち、特にアブラナ亜連に限って話を進めていきたいと思ひます。

アブラナ科の分類は SCHULZ (1936) による分類が出发点となっており、アブラナ亜連は11属を含んでおります(図1)。最近の研究では、*Brassicella* (*Rhynchosinapis*) と *Coincya* (*Hutera*) は同一属として *Hutera* にまとめられ、*Reboudia* はこのアブラナ亜連には属さないといわれています。種の数でいいますと約102種を含んでおります。その中で特に作物として重要な種を含む属がアブラナ属 *Brassica* です(そのほかに、シロガラシ属 *Sinapis*、キバナノスズシロ属 *Eruca* も栽培種を含んでおります)。アブラナ属には約40種が含まれますが、作物として利用されているのは6種です。すなわち、*B. nigra* (クロガラシ, $n=8$, Bゲノム), *B. oleracea* (キャベツ, カリフラワー, ブロccoli, ケールなど, $n=9$, Cゲノム), *B. campestris* (ハクサイ, カブ, ナ類など, $n=10$, Aゲノム), *B. carinata* (エチオピアガラシ, $n=17$, BCゲノム), *B. juncea* (カラシナ, タカナなど, $n=18$, ABゲノム), *B. napus* (西洋ナタネ, スウェーデンカブ, $n=19$, ACゲノム)です。これら6種のゲノムの類縁関係は図2に示すように3種の基本2倍体種とそれらの異なるゲノムから成立した3種の複2倍体種から成っていることが細胞遺伝学的に明らかとなっております (MORINAGA 1934, U 1935)。これら6種の栽培植物については、細胞遺伝学、形態学、生化学、生態学の各方面から数多くの研究がなされております。水島・角田 (1969) はこれらの起源について、それまでの研究

をもとに考察し、基本2倍体種は共通の未知の源ゲノム ($n=5$ か 6)から染色体の増加と構造的変化によって成立したものであり、その起源地として、アブラナ属を含めアブラナ科植物の変異がもっとも多いことから、地中海周辺地域であることを述べています。また複2倍体種の起源地域についても考察しています(図3)。

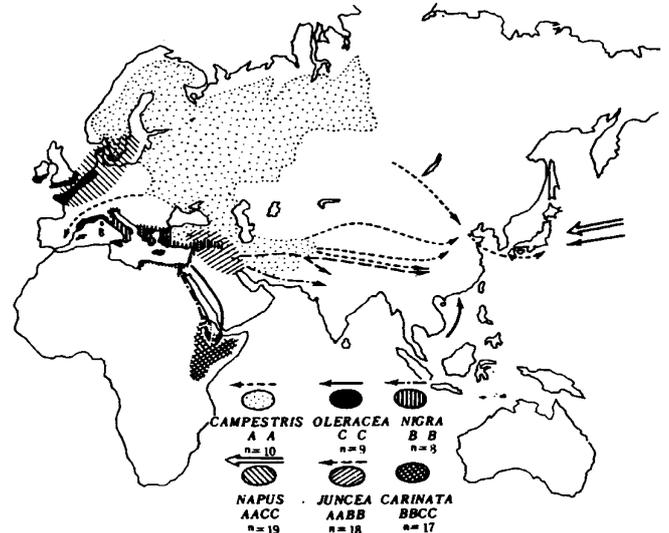


図3 アブラナ属3基本種の分布、栽培植物としての移動および複2倍体種の推定成立地帯 (水島・角田 1969)

サイトデーム Cytodeme による類縁性の検討

以上のように栽培種に関しては多方面から多くの研究がなされておりますが、野生種を含めての広範な研究はあまり多くありません。形態的な分類ではアブラナ亜連は102ほどの種を含んでいるわけですが、それらの種が全て生殖的な隔離を発達させているのか、あるいは形態的には異種に分類されているが生殖的隔離が不十分で自由に交雑できる種もあるのか、ということが類縁関係を知るうえでの第一歩になります。

HARBERD (1976) はアブラナ属およびその近縁属植物についての細胞分類学 cytotaxonomy の研究で、サイトデームの概念を提出しました。すなわち異った2~数種を比較した時、次の3条件をそなえた種を同一サイトデームに属する種としたわけだけす。(1)染色体数は同数である、(2)両種は交雑が容易で雑種が得やすい、(3)その雑種は正常に発育しある程度の種子稔性を有する。このような基準で種を検討すると、いくつかの種が同一サイトデームに属することがわかり、36の2倍体サイトデームと10の4倍体サイトデームをリストアップすることができました。

私たちはアブラナ亜連の分化と類縁関係を知るために東北大学アブラナ科系統保存の中の62種136系統を材料として用い、それらの染色体数を決定するとともに同一

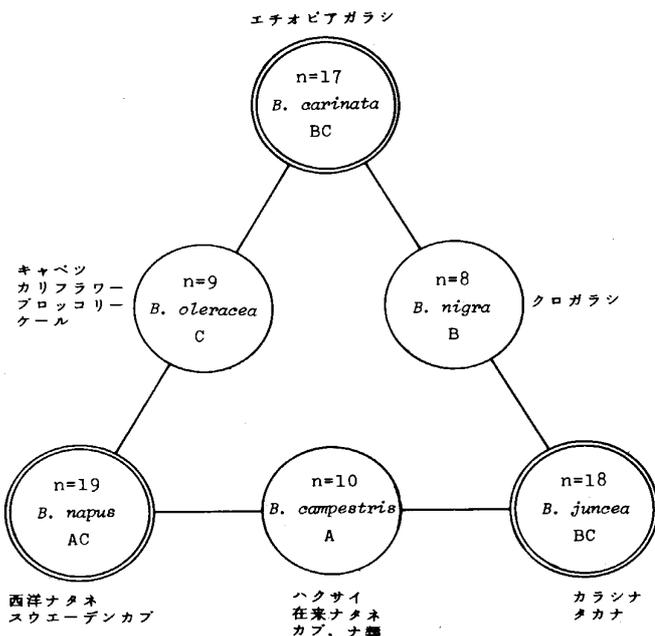


図2 アブラナ属栽培種のゲノムの類縁関係 (U 1935)

表1 サイトデーム内種間雑種の細胞遺伝学的観察 (TAKAHATA & HINATA 1983)

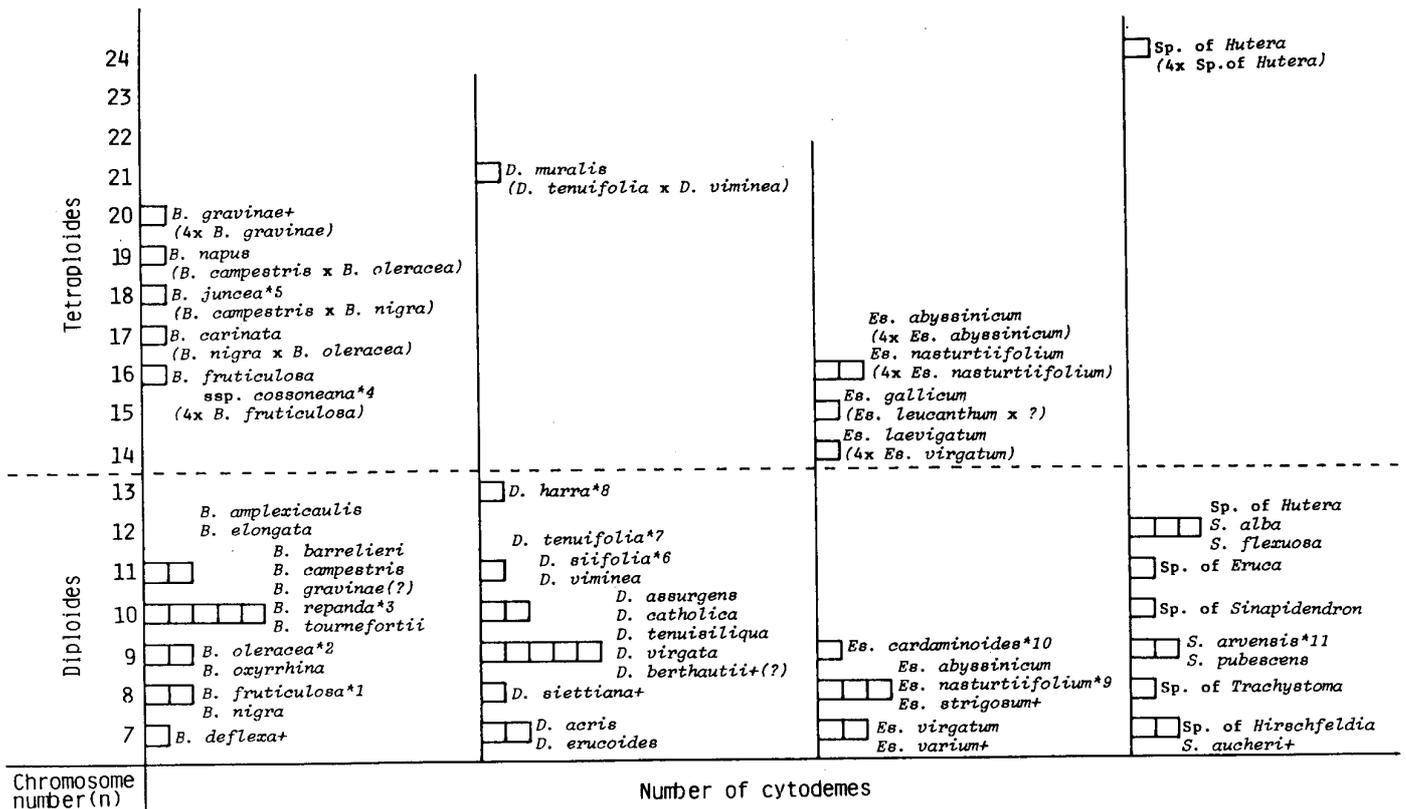
Cross combinations	Somatic chromosome number (2n)	Number of plants observed	Number of PMC's observed	Chromosome conjugation at MI (%)			pollen fertility (%)
				8II	7II+2I	others	
<i>Brassica fruticulosa</i> cytodeme (n=8)				8II	7II+2I	others	
<i>B. fruticulosa</i> x <i>B. spinescens</i>							
Fr-103* x Sp-1	16	3	75	61(81)	13	1	
Fr-104 x Sp-1	16	4	100	93(93)	6	1	36.9
Fr-202 x Sp-1	16	8	200	176(88)	19	6	48.6
<i>B. spinescens</i> x <i>B. fruticulosa</i>							
Sp-1 x Fr-103	16	4	100	78(78)	13	9	
<i>B. maurorum</i> x <i>B. fruticulosa</i>							
Ma-1 x Fr-202	16	4	100	97(97)	2	1	43.8
Ma-2 x Fr-104	16	8	186	184(99)	2	0	94.5
Ma-5 x Fr-104	16	7	175	171(98)	4	0	95.3
<i>B. maurorum</i> x <i>B. spinescens</i>							
Ma-2 x Sp-1	16	4	100	88(88)	11	1	34.3
<i>B. fruticulosa</i> x <i>Erucastrum laevigatum</i> ssp. <i>glabrum</i>							
Fr-103 x LAVGT-4	16	4	100	76(76)	22	2	
<i>B. cossoneana</i> (= <i>B. fruticulosa</i> ssp. <i>cossoneana</i>) cytodeme (n=16)				16II	15II+2I	others	
<i>B. fruticulosa</i> ssp. <i>cossoneana</i> x <i>B. fruticulosa</i> ssp. <i>mauritanica</i>							
Fr-201 x Fr-401	32	1	25	23(92)	1	1	
<i>B. fruticulosa</i> ssp. <i>radicata</i> x <i>B. fruticulosa</i> ssp. <i>cossoneana</i>							
Fr-301 x Fr-201	32	2	50	42(84)	1	7	
<i>Brassicaria</i> cytodeme (n=10)				10II	9II+2I	others	
<i>B. repanda</i> x <i>B. desnottesii</i>							
Re-4 x Ds-1	20	3	75	66(88)	8	1	
Re-5 x Ds-1	20	1	25	23(92)	1	1	
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> cytodeme (n=11)				11II	10II+2I	others	
<i>D. pitardiana</i> x <i>D. tenuifolia</i>							
PITAL-1 x TENFO-3	22	3	66	59(89)	6	1	
<i>Eruca</i> cytodeme (n=11)				11II	10II+9I	others	
<i>E. sativa</i> x <i>E. vesicaria</i>							
ESATV-9 x EVESC-3	22	3	100	99(99)	1	0	76.4
<i>E. vesicaria</i> x <i>E. sativa</i>							
EVESC-3 x ESATV-9	22	1	25	25(100)	0	0	77.4
EVESC-5 x ESATV-9	22	1	50	48(96)	1	1	
<i>Erucastrum nasturtifolium</i> cytodeme (n=8)				8II	7II+2I	others	
<i>Es. nasturtifolium</i> x <i>Es. leucanthum</i>							
NASTF-2 x LEUCT-1	16	2	50	43(86)	5	2	82.3
<i>Es. leucanthum</i> x <i>Es. nasturtifolium</i>							
LEUCT-1 x NASTF-2	16	1	25	21(84)	3	1	58.9
<i>Sinapis arvensis</i> cytodeme (n=9)				9II	8II+2I	others	
<i>S. turgida</i> x <i>S. arvensis</i>							
TURGD-1 x ARVENS-16	18	3	75	70(93)	5	0	

*：東北大学植物育種学講座アブラナ科系統保存の系統番号

サイトデームに含まれる種について細胞遺伝学的にサイトデームの確認を行ないました。表1に示すように、同一サイトデームに属する種間雑種ではすべての組み合わせで80~100%の完全な染色体対合を示しました。しかし、その中には雑種の花粉稔性が低い組み合わせもあり、このようなサイトデームは生殖的隔離が起りつつあることを示していると思われます。たとえば、*B. fruticulosa* サイトデームには *B. fruticulosa*, *B. maurorum*, *B. spinescens* という3種が含まれています。*B. fruticulosa* と *B. maurorum* の雑種では完全な染色体対合をする率が高頻度であります。が、*B. spinescens* を含んだ交雑 F₁ で

は80%前後で花粉稔性も低く、*B. spinescens* は染色体分化が進んでいることをうかがわせます。*B. fruticulosa* は海岸砂地に生育し、*B. maurorum* はより内陸の畑地や路傍に生えていますが、*B. spinescens* は海に面した崖に生育し生態的地位を異にしております。*B. fruticulosa* サイトデームは現在分化の途中にあり、生殖的隔離が進行途中のグループと考えています。

新たに染色体数の決定できた種についてもサイトデームの検討を行ない、1種2亜種は既存のサイトデームに (*B. desnottesii* は *Brassicaria* サイトデームに、*B. fruticulosa* ssp. *mauritanica*, *B. f.* ssp. *radicata*



*1 includes *B. maurorum* and *B. spinescens*.
 *2 includes *B. alboglabra*, *B. montana*, *B. rupestris*, *B. insularis*, *B. cretica*, *B. incana*, *B. macrocarpa* and *B. villosa*.
 *3 includes *B. desnottesii*, *B. nudicaulis*, *B. saxatilis* and provisionally *B. gravinae*(?).
 *4 includes *B. fruticulosa* ssp. *mauritanica* and ssp. *radicata*.
 *5 includes *B. integrifolia* and *B. cernua*.
 *6 provisionally includes *D. berthautii*(?).
 *7 includes *D. cretacea* and *D. pitardiana*.
 *8 includes *D. crassifolia*.
 *9 includes *Es. leucanthum*.
 *10 includes *Es. canariense*.
 *11 includes *S. allioni* and *S. turgida*.

図4 アブラナ亜連のサイトデーム

1 ますが1 サイトデームを表わし、左の列から *Brassica* 属、*Diplotaxis* 属、*Erucastrum* 属、その他の属 (*Eruca*, *Hirschfeldia*, *Hutera*, *Sinapidendron*, *Sinapis*, *Trachystoma*) を示す。
 4 倍体については () 内にそれぞれの親の種を示し、(4 × ...) は同質4倍体を表わす。
B. gravinae (?) と *D. berthautii* (?) は HARBERD (1976) と著者らの結果が異なり、再調査の必要があるため、両方の結果を載せた。
 +: 本研究で新たに見出されたサイトデーム (TAKAHA & HINATA 1983).

は *B. fruticulosa* ssp. *cossoniana* サイトデームに属す), 7種 (*B. deflexa* n=7, *B. gravinae* n=20, *D. berthautii* n=9, *D. siettiana* n=8, *Es. strigosum* n=8, *Es. varium* n=7, *S. aucheri* n=7) は新サイトデームであることが判明しました。

以上総合した結果が図4で、アブラナ亜連は40の2倍体サイトデームと11の4倍体サイトデームに細胞遺伝学的に分類されました。これまで数人の研究者が指摘しておりますように、アブラナ亜連は2倍体レベルでn=7からn=13の異数体の分化が著しいことが特徴となっており、このことはn=5あるいは6の源ゲノムが二次的あるいは三次的に染色体を倍化して分化していると考えられると思います。

数量分類による分化と類縁性の検討

1. 主成分分析法による分析

同一サイトデームに含まれる種は非常に近縁な種であり、生物学的種 biological species という概念からすると同種とみなし、その中に含まれる‘種’は亜種あるいは生態種と考えても良いと思われることがわかりました。次に問題となるのは、サイトデーム間の類縁関係ということです。前節で述べたような交雑性の検討や細胞遺伝学的研究は種の類縁関係を検討するのに良い方法であり、最近サイトデーム間の染色体の相同性についてのデータも蓄積してきています (HARBERD & McARTHUR 1980, PRAKASH & HINATA 1980, TAKAHATA & HINATA 1983)。しかしすべての組み合わせを網羅するのはたいへんであり、また交雑不能の種間の類縁関係を知るための十

分な手段とはいえません。

そこでサイトデーム間の類縁関係およびアブラナ亜連の分化の方向を探るために、多くの形質を数量的に測定しその値にもとずいて分類する数量分類の手法を用いました。分析の対象としてなるべく1種2系統以上を用いました(材料の都合で1種1系統のものもある)。各系統は1生育集団から採種したものを1系統としています。各系統の種子・子葉・花卉・果実の30形質を測定し、主成分分析法を用いて分析を行ったわけです。主成分分析法やそのほかの数量分類の手法については、第9回研究会で山口氏(1979)が報告されておりますので詳細はそれを見ていただきたいと思います。主成分分析法では、各形質を座標軸とした多次元空間内に各系統の形質測定値を散布させ、そのちらばり(分散)をもっとも良く説明する新しい数個の座標軸を求め、その新しい軸を用いた座標上に各系統の値を投影させることによって多次元内での各系統の値の散布のようすを見ることができます。図5はこのようにして求めた第1主成分(Z_1)と第2主成分(Z_2)に各系統の値を散布させたものです。ここには30次元に散布させた情報のうち約60%が表わされてお

ります。第1主成分では「大きさの因子」が取り出され、特に種子・子葉・花卉等の大きな系統が負で大きくなる傾向にあります。第2主成分では「雌ズイ、果実の形」を表わす因子が抽出されました。この軸で正の大きな系統は子房、扉部(valve)が発達し、その中の種子数も多いものであり、逆に負で大きな系統は花柱、嘴部(beak)が発達し、その中に種子が比較的多く生じます。またこの第2軸は1果実当り種子数とも関係し、種子数の多い系統は正で大きく、少ない系統は負で大きくなっています。アブラナ亜連の形態分類では、果実の形質が主要な鍵となっており、これに関連した形質が第2主成分で抽出されていることは興味深いことです。

各属についてみると、それぞれの属の変異は連続的ですが、各属の特徴や分化の方向がわかります。アブラナ属は左上から右下まで広く分布し、 Z_1 軸での変異が大きい、つまり「大きさ」についての変異が大きいことがわかります。特に栽培種や栽培型が左上に分布し、人類の選抜による大型化(*B. campestris*の場合、図中のB12が野生型、B09とB11が栽培型)や大型植物の栽培化(*B. oleracea*の場合、図中のB29とB44が野

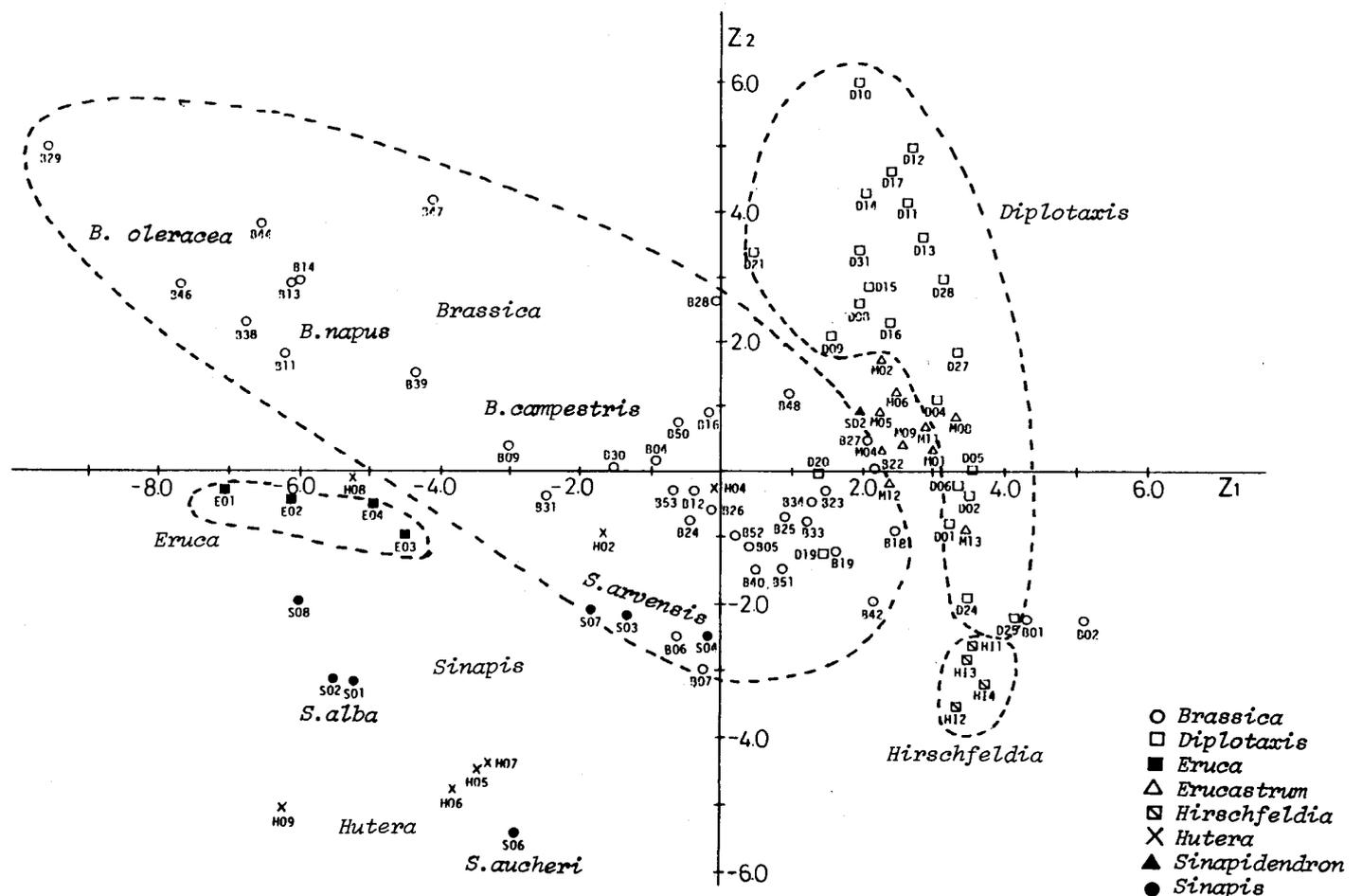


図5 主成分分析法によるアブラナ亜連各系統の第1主成分(Z_1)、第2主成分(Z_2)における散布図

(TAKAHATA & HIJATA 1980)

生型, B46 が栽培型)を示していると思われます。またゲノム分析などで両親のわかっている複2倍体種は、それぞれの両親のほぼ中間に位置しました。たとえば B38 と B39 は *B. napus* (AC ゲノム) ですが、それらは A ゲノムの *B. campestris* (B09, B11, B12) と C ゲノムの *B. oleracea* (B29, B44, B46) のほぼ中間に位置しています。右側に分布した小型の形質を持つ種は、ほとんどが野生種でありました。*Diplotaxis* 属は Z_1 軸で正の大きな値を示し、種子等の形質が小さいことが特徴となっています。 Z_1 軸より Z_2 軸での変異が大きく「雌ずい, 果実の形」「1 果実当り種子数」の変異が大きく、種子数に関していうと 100 粒以上の種子を生産する *D. harra* (D10, D12) から 20 粒程度の *D. tenuisiliqua* (D24, D25) まで変異しました。*Erucastrum* 属は Z_1 , Z_2 両軸において変異は小さく、アブラナ属と *Diplotaxis* 属の中間に位置しますが、この両属と明確な境界を引くことはできず、形態的には両属と類似した、あるいは中間的な属と思われます。*Sinapidendron* 属もこの領域に位置しています。*Hirschfeldia* 属は *Diplotaxis* 属の下に位置し、種子や花等が小型であるとともに、*Diplotaxis* 属にくらべて花柱や嘴部が発達し、種子数の少ないことが特徴となっています。*Eruca* 属は Z_1 軸では負で大きく、大きな花卉と種子をもつ属です。*Sinapis* 属と *Hutera* 属は Z_1 , Z_2 両軸とも負で広く分布し、アブラナ属や *Eruca* 属にくらべて花柱・嘴部が発達しています。

各種についてみると、種間の変異は連続的ですが、同一種内に含まれる系統あるいは同一サイトゲームに含まれる種は比較的良いまとまりをみせ、また前述したように、複2倍体種はその両親のほぼ中間に位置しています。このようなことから、図5はある程度種間の類縁性を反映していると思われます。このことは、一部の種間について現在まで研究されてきた細胞遺伝学の方面からの結果と比較してみると明らかです。たとえば *Sinapis* 属については、独立した *Sinapis* 属として分類すべきか、アブラナ属内に含めるべきか、研究者の間で意見の分れるところですが、図5では *S. arvensis* (S03, S04) と *S. pubescens* (S07) はアブラナ属に近く分布し、*S. alba* (S01, S02) と *S. aucheri* (S06) は遠く離れています。MIZUSHIMA (1950) は *S. arvensis* と *B. nigra* との雑種において高い染色体対合をすることを観察しており、HARBERD & McARTHUR (1980) は *S. pubescens* とアブラナ属の数種との間で雑種を得ています。一方 HINATA *et al.* (1974) は *S. alba* がアブラナ属の種と雑種をつくるのが非常に困難であることを報告しています。このように細胞遺伝学的な結果とも図5はある程度斉合性があります。*Sinapis* 属に関していうと、アブラナ属に近縁な種と縁が遠い種の2つの

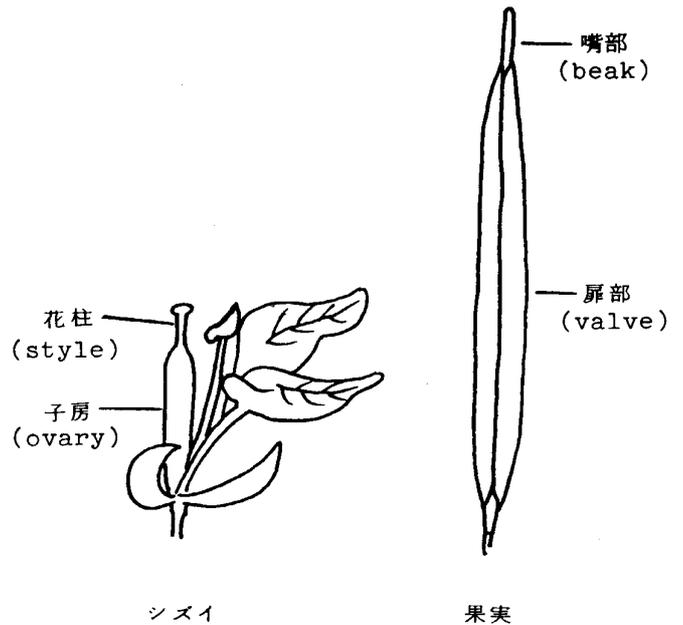


図6 アブラナ属植物のシズイと果実

群に分れるように思われます。

また図5は植物が生育している立地条件、特に水分条件と関係があるように考えられます。 Z_1 軸で負の方向に分布する栽培種は適潤地に生育する中生植物で、*Hutera* 属はイベリヤ半島の西側山地に生育する植物です。正の方向に分布する *Diplotaxis* 属と *Erucastrum* 属は主に乾燥する開放的 (open) な場所に生育する植物です。加えて Z_1 軸が種子と子葉の大きさ、 Z_2 軸が種子数と関連していることは、生物の適応戦略の概念である $K-$, $r-$ 戦略と関係があることをうかがわせます。すなわち、種子が大きく幼植物体も大きいアブラナ属の一部の種、*Eruca* 属、*Hutera* 属、*Sinapis* 属は適潤地に生育する $K-$ 戦略の植物であり、逆に小さな種子を多量に生じ、乾燥地に生育する *Diplotaxis* 属と *Erucastrum* 属の一部の種は $r-$ 戦略の植物と考えられます。

以上のように、主成分分析法による結果はある程度種間の類縁を反映し、またアブラナ亜連は「大きさ」に関しての分化と「雌ずい, 果実の形およびそれに関連して1果実当り種子数」との2つの方向に分化し、これらは生態的にも関係していることが推察されました。この2方向の分化に加えて、図5は種子の形の分化とも関連し、 Z_1 軸で正に位置する属は細長い種子をもち、負の方向には *Eruca* 属を除き球形の種子をもつ属が位置します。図7に示すように(この図は数個の量的形質で属の分類を試みたものです)アブラナ亜連の種子の形は各属で一定であり、種子の長さとの幅の比 0.78 を境として球形の種子をもつアブラナ属、*Hutera* 属、*Sinapis* 属と細長い種子をもつ *Diplotaxis* 属、*Eruca* 属、*Erucastrum* 属、*Hirschfeldia* 属、*Sinapidendron* 属の2群に分れ

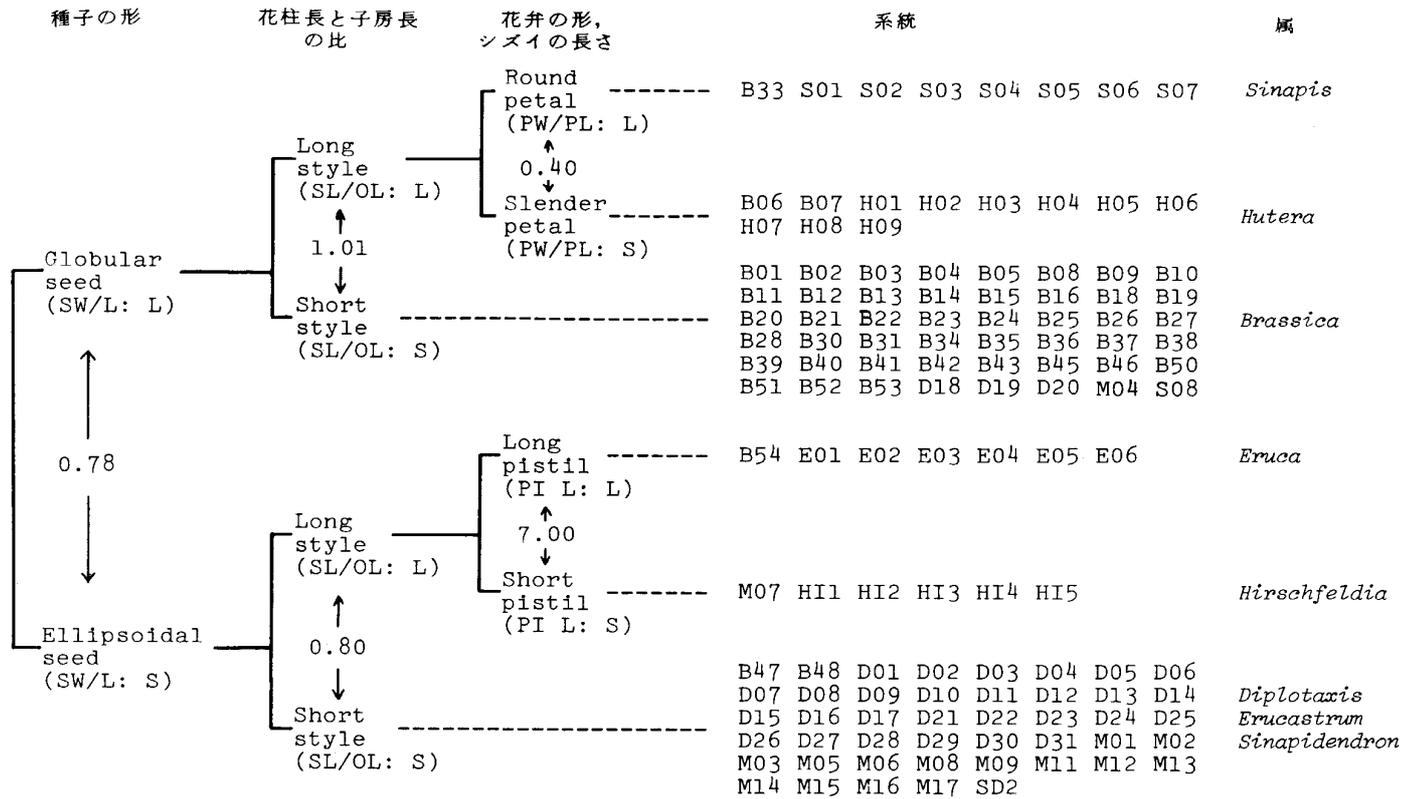


図7 量的形質を用いたアブラナ亜連の属の検索表の試作

図5, 図9等の研究で用いた形質の中から属間の差を明瞭に示す形態を選んで作成した。若干の例外はあるが、アブラナ亜連は6つのグループに分けることができた。しかし、*Diplotaxis*, *Erucastrum*, *Sinapidendron*の3属は分類できなかった。

使用形質；種子の形：SW/L (種子巾/種子長), 花柱・子房長の比：SL/OL (花柱の長さ/子房の長さ), 花卉の形：PW/PL (花卉の巾/花卉の長さ), 雌ズイの長さ：PI L (雌ズイの長さ), L: 大きい S: 小さい

系統番号；系統番号中の最初の文字は各属を表す。

B: *Brassica*, D: *Diplotaxis*, E: *Eruca*, M: *Erucastrum*, HI: *Hirschfeldia*, H: *Hutera*, SD: *Sinapidendron*, S: *Sinapis*

ます。例外として、細長い種子をもつ *Brassica desnottesii* (B54) と *B. repanda* (B47, B48), 球形の種子をもつ *Diplotaxis siifolia* (D18, D19, D20) がありますが、後者は最近アブラナ属に含めるべきことが主張されています。このような種子の形は、子葉の形態と結びついて、系統発生上重要な形質であることがいわれております (GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA 1974), そこでこのような3つの分化の方向にもとづいてアブラナ亜連の分化のようすを示したのが図8です。

アブラナ亜連の進化について考察した GOMEZ-CAMPO と TORTOSA (1974) は現在の *Sinapidendron* 属が形態的に古い形を残していることから、アブラナ亜連の進化の方向としては *Sinapidendron* 属に類似した形態をもつ植物から、*Diplotaxis* - *Erucastrum* - *Brassica* の複合的植物 (complex), そしてアブラナ属へ進化し、特に *Sinapidendron* → *Diplotaxis* → *Erucastrum* → アブラナ属という考えも持っており (私信), また *Sinapidendron* から直接 *Brassica repanda* へ、そして他のアブラナ属の種へ進化した可能性もあることを推察しています。図8において *Sinapidendron* 属は中

央に位置しており、またそこには *Erucastrum* 属やアブラナ属の一部の種が位置します。そして図5と図8で周辺部に位置する属や種は、中央部に位置するものにくらべてそれぞれの軸で表わされる特性に関してある程度分化した属や種であると考えることができます。このよう

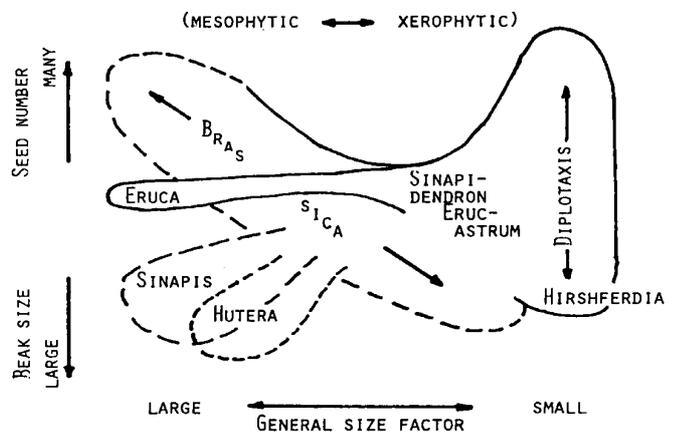


図8 アブラナ亜連各属の phenetic な関係

実線は細長い種子, 破線は球形の種子を表わす。
(TAKAHATA & HINATA 1980)

なことを考え合せると、アブラナ亜連の各属、各種は中央部に位置するような形態をもった植物から、それぞれ生態的に適応し、サイズが大きくなったり、種子数を増加させたり、花柱や嘴部を発達させて分化していった可能性があることが推察されます。

2. クラスタ分析による分析

主成分分析法により、アブラナ亜連の分化の方向や属間・種間の関係がある程度判明しました。さらに詳細に各属内の種間の類縁関係をみるために、主成分分析法で用いた形質にそれらの間の比を加え、53形質を用いてク

ラスタ分析を行ないました。クラスタ分析には、尺度の定義とクラスタ化の方法によって様々な手法があり、どの手法が最適かは議論のあるところですが、実際には研究者の解釈に都合の良い結果を採用することが多いようです。客観的には co-phenetic correlation coefficient という基準もありますが (SNEATH & SOKAL 1973), ここでは同一種内の系統や同一サイトデーム内の種を指標とし、それらが良くまとまっている結果のものを採用しました。標準ユークリッド距離、相関係数を尺度として用い、群平均法、ワード法、可変法の 3 法を試み、ほぼ似た結果が得られましたが、53形質をルート変換して

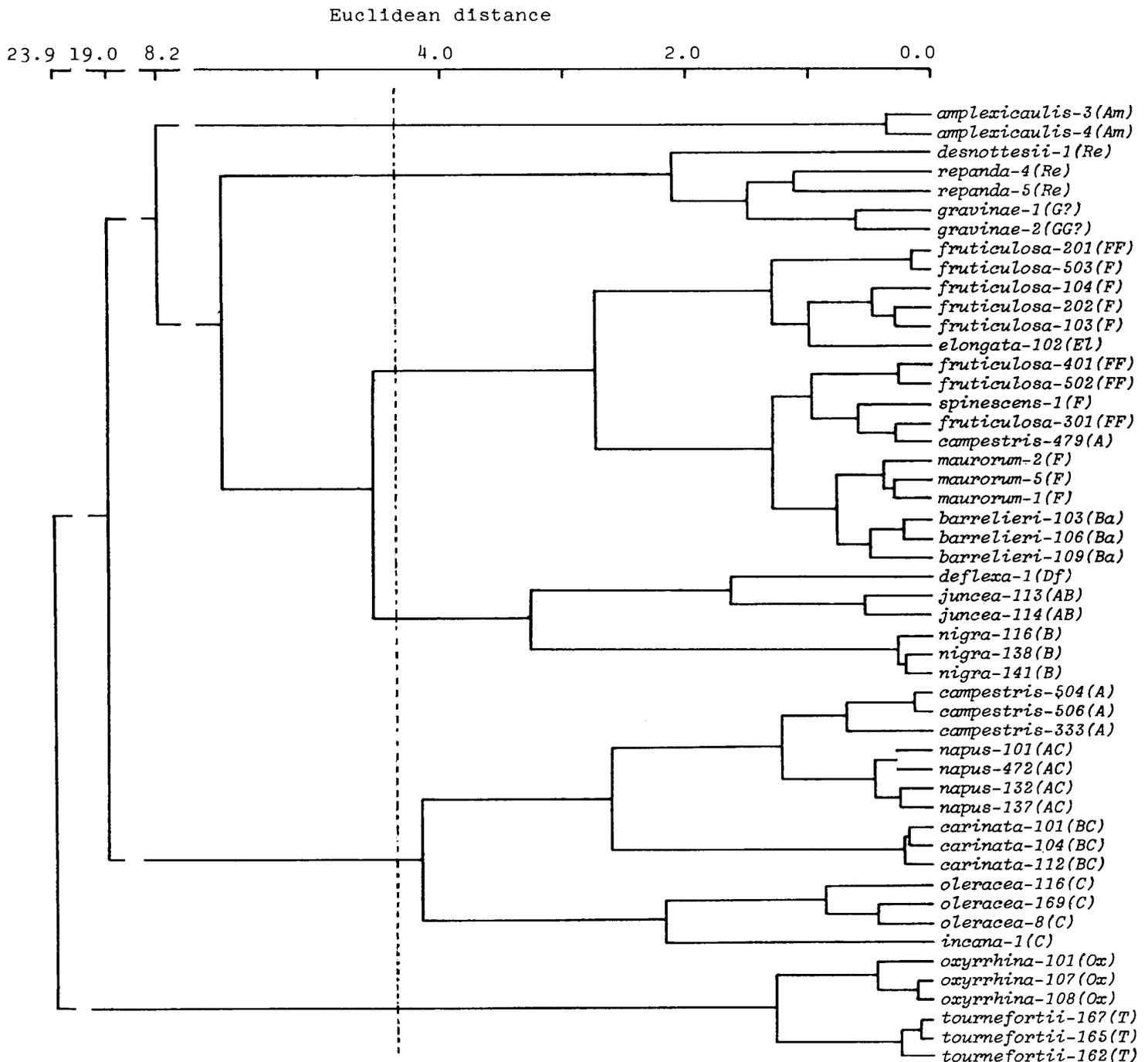


図9 クラスタ分析によるアブラナ属各種のデンドログラム

(): サイトデームの概念に基づいて与えたゲノム記号

標準ユークリッド距離を尺度としたワード法がサイトデームによる類縁関係と比較の一致し、各種、各サイトデームがまとまりを示しました。

図9はアブラナ属についての結果です。ユークリッド距離1.2で種がまとまりをみせています。4.4で分けると、(1) *B. amplexicaulis*, (2) *B. gravinae*, *B. repanda* 群, (3) *B. fruticulosa* サイトデーム, *B. barrelieri* などの群, (4) *B. nigra* などBゲノムを含む種と *B. deflexa* の群, (5) *B. oleracea* などCゲノムを含む種と *B. campestris* 群, (6) *B. oxyrrhina*, *B. tournefortii* 群の6つに分類されます。これをSCHULZ (1936) の分類と比較してみると—SCHULZ はアブラナ属を(1) *B. amplexicaulis*, *B. nigra* から成る *Melanosinapis* 節, (2) *B. gravinae*, *B. repanda* などから成る *Brassicaria* 節, (3) その他の種からなる *Brassicotypus* 節の3つの節 (Section) に分類しています—クラスタ分析でまとまった *B. gravinae*, *B. repanda* 群は *Brassicaria* 節と一致しております。*B. nigra* についてSCHULZ は *B. amplexicaulis* とともに *Melanosinapis* 節に含めていますが、クラスタ分析の結果からは、むしろ *B. fruticulosa* サイトデームに近縁であるといえます。このことは、*B. nigra* と *B. fruticulosa* の間の染色体の相関性が高いという細胞遺伝学的な結果 (MIZUSHIMA 1968) とも一致します。その他の種を含む *Brassicotypus* 節は一群にまとまらず、*B. oleracea* 等のCゲノムをもつ種と *B. campestris* 群, *B. oxyrrhina*, *B. tournefortii* の自家和合種の群, *B. fruticulosa* サイトデームや *B. barrelieri* などその他の種を含む群に分れました。

以上の結果を細胞遺伝学的結果と比較しますと(1) *B. amplexicaulis*, *B. gravinae*, *B. repanda* については、いまだ他のアブラナ属の種との雑種が得られていない、(2)他のクラスタの種間では雑種ができているという関係にあります。これらのことを考慮して、アブラナ属の分類を試みますと、

- (1) *B. amplexicaulis* 群
- (2) *Brassicaria* 群 — *B. gravinae*, *B. repanda*, *B. desnottesii* などから成る
- (3) *Brassicotypus* 群 — その他の種全部 (*B. nigra* を含む)

の3つに分けることもできると思います。*B. oxyrrhina* と *B. tournefortii* がきわめてかけはなれたように見えるのは、これらが自家和合種で特徴ある形質をもっているためと考えております。

おわりに

アブラナ亜連の各種について細胞遺伝学的に生物種を決定し、それら間の類縁関係や分化の方向を、多くの数量形質を総合的に評価する数量分類の手法を用いて検

討してきました。そこでの類縁関係は主成分分析法やクラスタ分析による種やサイトデームのまとまりとしてとらえられました。そして部分的ではありますが、他研究者の結果と比較検討することにより、その結果がある程度種の類縁性を反映していることが推察されました。

種の類縁関係を追求する手段としては、ここで述べてきた細胞遺伝学的手法、数量分類学的手法のほかに、現在までの植物分類学の基本である形態学的・解剖学的手法、生態学的手法、そして最近では遺伝子の一次産物である蛋白質や酵素あるいはDNAそれ自体を指標とする生化学的手法が用いられています。ある植物集団の類縁性を知らんとする時、いろいろな手法をもってアプローチし、それぞれの結果を比較検討することは、その植物集団の類縁性を多面的かつ総合的に把握できるだけでなく、取り上げる形質間の分化の程度の違いを知ることができる点で興味あることです。

アブラナ亜連の種に関しても多方面からの分析が行なわれていますが、そのほとんどは栽培種に限られたものであり、野生種を含めての広範囲の研究は数少ないものです。しかし、最近細胞遺伝学的に多くの種間の染色体の相関性についての観察がなされたり、生化学的にもFraction I蛋白質の分析も行なわれ (UCHIMIYA & WILDMAN 1978)、栽培種だけでなく近縁野生種属についてのデータも蓄積してきました。現在私たちは3つの異った手法から類縁性を調べた結果を、数量的に比較検討することを試みています。すなわち、数量分類からはユークリッド距離を指標とし、細胞遺伝学的研究からは2種間の雑種の二価染色体の数を指標とし、生化学的な類縁性は2種間のFraction I蛋白質の類似度を指標にしてそれら間で相関をとってみますと、互いに高い相関が認められ、3つの異ったアプローチのいずれもが種の類縁性を考える上で有用なことがわかりました。この詳細は、結果がまとまってから論文にしたいと思っております。

引用文献

- GÓMES-CAMPO, C. & M. E. TORTOSA. 1974. The taxonomic and evolutionary significance of some juvenile characters in the Brassiceae. Bot. J. Linn. Soc. 75: 105-124.
- HARBERD D. J. 1976. Cytotaxonomic studies of *Brassica* and related genera. In: J. G. VAUGHAN *et al.* (eds.), The Biology and Chemistry of the Cruciferae, 47-68. Academic Press, London.
- & E. D. McARTHUR. 1980. Meiotic analysis of some species and genus hybrids in the Brassiceae. In: S. TSUNODA *et al.* (eds.), *Brassica*,

Crops and Wild Allies, 65-87. Japan Scientific Societies Press, Tokyo.

- HINATA, K., N. KONNO & U. MIZUSHIMA. 1974. Interspecific crossability in the tribe Brassiceae with special reference to the self-incompatibility. *Tohoku J. Agr. Res.* **25**: 58-66.
- MIZUSHIMA, U. 1950. Karyogenetic studies of species and genus hybrids in the tribe Brassiceae of Cruciferae. *Tohoku J. Agr. Res.* **1**: 1-14.
- 1968. Phylogenetic studies on some wild *Brassica* species. *Tohoku J. Agr. Res.* **19**: 83-99.
- 水島宇三郎・角田重三郎 1969. アブラナ属栽培種の起源について *農業及園芸* **44**: 1347-1352.
- MORINAGA, 1934. Interspecific hybridization in *Brassica* VI. The cytology of F_1 hybrids of *B. juncea* and *B. nigra*. *Cytologia* **6**: 62-67.
- PRAKASH, S. & K. HINATA. 1980. Taxonomy, cytogenetics and origin of crop Brassicas, a review. *Opera Botanica* **55**: 1-57.
- SCHULZ, O. E. 1936 Cruciferae. In: A. ENGLER & P. PRANTL (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed., **17b**: 227-658. Leipzig, Engelmann.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL. 1973. Numerical Taxonomy. W. H. Freeman Co., San Francisco.
- TAKAHATA, Y. & K. HINATA. 1980. A variation study of subtribe *Brassicinae* by principal component analysis. In: S. TSUNODA *et al.* (eds.), *Brassica Crops and Wild Allies*, 33-49. Japan Scientific Societies Press, Tokyo.
- & ————— 1983. Studies on cytodemes in subtribe *Brassicinae* (Cruciferae). *Tohoku J. Agr. Res.* (in press)
- U, N. 1935. Genome-analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.* **7**: 389-452.
- UCHIMIYA, H. & S. G. WILDMAN. 1978. Evolution of fraction I protein in relation to origin of amphidiploid *Brassica* species and other members of the Cruciferae. *J. Hereditiy* **69**: 229-303.
- 山口裕文 1979. 東アジアのカラスムギ *Avena fatua* L. sens. ampl. の生態型分化 *種生物学研究* **3**: 47-60.

〔討 論〕

司会：河原太八
(京大農・生殖研)

河原 アブラナ属とその近縁植物について、いくつかの視点からみた類縁関係をお話しいただきました。ご講演に対してご質問、ご意見がありましたらどうぞ。

可知(公害研) 数量分類をする時に問題となるのは「どのような形質を測定し用いるか」という点だと思いますが、この場合種子や子葉、果実のような形質を選ばれた基準や根拠はどんなことでしょうか。

高畑 遺伝的に安定した形質とされるからです。

可知 生態的な、種子の休眠性とか種子の生産量とか多年草とか1年草といったもっと選択の網に積極的にかかる形質を用いたらどうでしょうか。

高畑 分類のためにはむしろ選択にかかりにくいものの方がいいと思いますが、他の問題解決のためには面白いと思います。

三宅(富山大教養) 初歩的な質問ですが、ユークリッド距離の出し方で、葉の長さや種子の長さを較べるとき、5 cm ちがう場合、3 mm ちがう場合も単純に計算をするのですか。

高畑 今回使った標準ユークリッド距離では、それぞれの形質の測定値を平均0、標準偏差1になるよう標準化しています。

三宅 可知さんへの質問にもなるが、1年草や多年草のようなちがいをどの様にしてユークリッド距離にかえるのでしょうか。

可知 その場合は0、1として扱えばいい。定性的に赤、白といったものでもこの様に計算すれば良い。

三宅 1年草を0、多年草を1とすると計算はできるが計測された数値データと性質のちがうものではないでしょうか。

山口 0は0と一致する、1は1と一致する、0と1は一致しないというような計算の方法で距離を決めることが出来ます(注:類似度や距離は連続量だけでなく、離散量からも求められる。詳しくは、SNEATH and SOKAL 1973 Numerical Taxonomy を参照)。

村松(岡大農) 最大の染色体対合と類縁関係について DARLINGTON は染色体の同質の部分が対合するとしています。選択にかからない形質の採用がいい結果が得られるということは、種分化の初めに染色体対合が起らないため遺伝子交換が少なくなってその後の種分化が進んだろうと考えられます。しかしながら種の中にはアトランダムに生じたものでなく、はじめから分化が方向づけられているものもあると思われます。例えば、ユークリッド距離と染色体対合量との関係について染色体対合

量自身は選択にかからない形質として取り挙げられましたが、ここで取り挙げた種間交雑の例は遺伝的な面からみればアトランダムに集積されたものではないでしょうか。

高畑 アブラナ属に関していいますと、現在の種は、いずれも $n=5$ あるいは 6 の源ゲノムをもった植物から染色体の増加と構造的変化によって分化してきたものと考えられています。したがって、現在の一つの種のゲノムの中には、いくつかの同祖染色体が含まれていると考えられますが、普通はそれらの同祖染色体が同一ゲノム内で対合するようなことは見られません。それぞれの染色体は対合できないほど構造的分化が進んだか、あるいは同じゲノム内では対合をさまたげるような機構を持っているのかもしれませんが、ところが、ゲノムの異なった 2 種の間で雑種を作ってみますと、対合が起こっているのが観察されます。これは、それぞれ異なった 2 つのゲノム内で別々に分化した相同染色体の間で、一部にしろ相同性があり、その部分が対合することによって考えられています。したがって、一般に染色体の構造的変化が進めば進むほど相同性部分は失われ、対合量は減っていくものと考えられます。

村松 交雑した後の稔性がないため遺伝子交換が起きないという隔離された集団が先にできる。その後で染色体の変異や染色体が対合しないということが生じたのかも知れない。染色体の対合量は除々に増加していくようなものではないだろうから、類縁という同じスケールにのせられないのではないか。

阪本(京大農) アブラナ亜連各属の分化の話で、*Sinapidendron* が基本的なタイプと述べられましたが、この *Sinapidendron* に含まれる種の数と地理的分布とハビタートはどのようなものでしょうか。

高畑 5 種が含まれ、みんな同じサイトデーム $n=10$ です。地理的分布は詳しくはわからないのですが、スペインのマディラ島およびカナリア群島の海岸の岩山の崖に生えていたと思います。

小林(宇都宮大) Fraction I タンパクをマーカーにされていますが、それも変化しにくいという理由でしょうか、また種分化という細かい差をみるときに Fraction I タンパクは妥当なものでしょうか。

高畑 深くは考えなかったのですが Fraction I タンパクは種によって安定していると言われるので用いました。

井上(東大植物園) 図 8 のアブラナ亜連の類縁的な関係において、祖先型は中間的な形質を持ったものでないかと述べられましたが、その根拠はなにかあるのでしょうか。分化が進んだ群で、ある形質がまた祖先型にもどることはありませんか。

高畑 GÓMEZ-CAMPO が個々の形質について原始的なも

のと新しく進化したものについて評価し、その結果、現在の *Sinapidendron* が原始的な形質を多く持っており、そのような形質を持った植物が祖先型だと推測しています。このような属が図 5、図 8 では中央にきます。アブラナ亜連の 2 つの分化の方向から考えると、中央に位置するものは周辺部のものにくらべて特徴的な形質をもたないということです。祖先型にもどるかどうかはよくわかりません。

藪野 染色体対合と数量形質との相関をみておられますが、数量形質の種類によりうまく関係が表わせる場合とそうでない時とあると思いますが、ご意見をお持ちでしょうか。

高畑 ユークリッド距離を使った場合も主成分分析による距離を使った場合でもよく似た結果を得ましたが、ユークリッド距離のほうがどちらかというとい良い結果を得ましたのでそちらを使いました。たぶん計る形質によっても違ってくると思います。

藪野 というと全く関係のない形質もあるということになりますね。この場合はうまくいっていますが……。

高畑 それは実際にやってみないとわからないことです。たぶん、個々の形質一つ一つと相関をとってみると全く関係のないものもあると思います。ただ、ここで行なったような数多くの形質を総合的に判断した場合にはある程度の相関が得られると思います。

松尾 形態的形質を選ぶ場合選択の影響を受け難い形質を取ったと言われましたが、具体的には個体内はもちろんですが、種内の変異の小さいものを選んだということですか。

高畑 変異性が少ないというよりは環境の影響を受け難いと言った方がいいと思います。

松尾 選択という概念で分類形質を選ぶという場合、選択の影響を受け易い形質で比較すべきと考えますが、いかがでしょうか。

高畑 分化をどのように考えるかによって変ると思います。たとえば、ある同一の環境条件に連のちがうものが適応してきても同じような形態をとることがある。数量的に比較するとこの両者は近縁ということになるから、そのようなものを反映しない形質を選んだ方がいいと考えます。

松尾 環境を無視してサンプリングして、かつ変異性の少ないものを選んだということでしょうか。各地から持って来たものの種子や葉を調べてグラフを描いて変異性の少ない形質を選んだということでしょうか。

高畑 環境を無視したというよりは採集したものを全て同一条件下、すなわち同一環境下で生育させ、一定のサンプルをとって行なっています。たとえば山の上で矮化しているものと同じ種で低地のものと両方にとって同一の場所で生育させ比較して環境の影響を受けないような

形質をとったということだと思います。

松尾 可知さんは変異の大きいものが多いと言われましたが、その理由をお聞きしたい。

可知 興味がどこにあるかということです。類縁関係よりも現在生きているいろいろな環境でいろいろなものが生きている事を見たいと思って言いました。

平(大阪府大農) 主成分分析で使われた果実の嘴部と扉部の長さで、受精以前の段階だと子房の方に胚のうがあり、その当時は花柱になりますから受精以後どのような過程を経て種子が花柱の方へ来てるかを理解した上でないと、その様なものをマーカーにして統計処理をした場合変動が出ると思います。

高畑 アブラナ科の場合、雌ズイは子房と花柱、果実は扉部と嘴部といわれる部分にはっきり分れます(図6)。たとえば、ダイコンのようなものは、他のアブラナ属植物でみられるような子房といわれる部分がなくて、花柱といわれる部分が発達して、その中に胚珠を形成して、それが発達してほとんど嘴部から成る果実を形成します。胚珠が形成される部分を子房というなら、正確にはその部分は子房なのでしょうが、アブラナ科の場合、雌ズイ、果実とも明らかに2分され、その上部を花柱、嘴部、下部を子房、扉部といっていると理解してください。

岡井 生物の類縁関係を調べるのに染色体のペアリングとか形態的なユークリッド距離から出すという方法があるということですが、私達の分野ではアミノ酸配列で生物進化を判断しています。ペアリングするということはペアリングの DNA 配列があって、ペアリングする部位があってその違いをみている訳です。だから、種を考える時に非常によく似かよっているのだけでも、そういった道具だけが違っている場合は逆の結果が出る可能性もある。ペアリングするということに関しては、その遺伝的背景が違うという事であって別の結果が出てくる場合もある。もう一つはあまり変動しないものを選ぶという事は種が出て来る時に種が変動しない遺伝的背景を濃厚に受ける形で生態的な位置の中で持っている目的意義と変動し易くって種として進化して来る時に主体性として利いてくる形質とがある。種を比較する時のクリテリアは遺伝的背景を濃厚に表わすようなやり方とか変り易いもので比べた時に分けて論じる研究者の任意の態度で選んでいるから、これらを整理した方がいいと思います。

高畑 類縁性を見る場合、ペアリングにしる形態にしる、遺伝的なものを間接的に見ることになります。つまり、形態は遺伝情報を直接見るのではなく、その間にいろいろな修飾が行なわれ、その結果を見ていることになります。ペアリングについては、染色体、つまり遺伝情報の載っている部分の相同性について比較的直接的に見ようとするものだと思います。

村松 私なりの意見ですが、染色体のペアリングというのは非常に微妙な情報でいろんな事が含まれています。遺伝子の組み換えでいわれるのはメジャー・ジーンです。ペアリングと DNA 配列とは直接関連しているものではない。高等植物では一つの遺伝子でも pleiotropicなものも多く、たまたまそのような遺伝子があって、芒や短稈のムギのように穎に関する遺伝子や出穂日に関する遺伝子の pleiotropic な作用の一つが対合にも影響しています。細胞分裂の場合、減数分裂の pleiotropic のいろいろな時期に関与する遺伝子が関与することもあります。接合でもキアズマ形式に関与するものがあり、これらが複雑にからみあったものが対合量だと思いますから、DNA 配列そのものとの関係だけでは考えられません。

斎木 *Brassica oleracea* はキャベツの仲間ですがカリフラワーとかブロッコリーのような経済作物になりますが、これらの形質を扱うと素人目にみると別のものに思えます。それを種子の大きさに着目されたのは種子が変動しないからということですが、カキの場合、富有柿と渋柿の種子のように、またソラマメの場合でもオタフクみたいな大きいものから小さいものなど統計的にも別種ほどに違うものがあります。そこで、種子が使われた妥当性についての見解をうかがいたい。

高畑 種子というのはアブラナ亜連では環境によって変動しにくいし、また異なる栽培条件によって変り難いという意味で使いました。もう一つは種子だけで *B. oleracea* そのものを特徴づけているのではないのです。主成分分析というのは多くの形質を用いて分析するものです。

斎木 富有柿と渋柿の種子は形がひどく違って素人目にみると別種に扱うぐらい違う。経済作物に関しては種を一つの点としてしまう安易さは困るのではないか。むしろ分類群としてみた場合 *B. oleracea* の中のいろいろなものを別々にプロットしてもらわないと困ると思う。

高畑 確かにそのとおりです。ここでも私は1集団を採集したグループを1系統として取り扱っています。採集は他の人がやったのですが採集地のちがう1集団を1系統として扱っています。それらをまとめて、*B. oleracea* として扱ってはいません。

小林 Fraction I タンパクについて今年のシンポで平井さんが詳しく講演されましたが、この Fraction I タンパクは植物に共通性の高いもので光合成と光呼吸に関与するタンパク質ということです。同じタンパク質でもアイソザイムの ADH などとずい分比較する内容がちがうと思います。それを考えると種間の系統関係を探るということに有効であるのか、疑問を持っています。Fraction I タンパクは雑種である時に両親の関係を探るという程度にしか使わないのではないのでしょうか。

高畑 山本先生のおっしゃったように、このアイソザイムは種内変異を、このアイソザイムは種間関係をよく表わすということに関係があるでしょう。それと同じように Fraction I タンパクが種間関係を探るのにいいものかどうかは判りません。アブラナ亜連の類縁関係についてこれまでの仕事には私達の仕事と染色体と生化学的研究があり、その間の関係を探ろうとしました。そのうちの 하나가 Fraction I タンパクです。UCHIYAMA & WILDMAN は染色体からの類縁関係と Fraction I タンパクからの類縁性について個々に比較していますが、それ

らの間には関連はないと言っているのです。しかし、私共は全体的にみても両者の間に高い相関を得ました。種間の分析に Fraction I タンパクがいいのかどうかはわかりません。成分分類の一つとみていいと思います。
小林 アイソザイムは共通の形質に対するシストロンのレベルでの違いに対応関係のはっきりしたものです。アイソザイム分析はCバンド法のような染色体の細かい部分を細かく検討するのと同じ性質を持っていますが、Fraction I タンパクではそのようにはいかないのではないかという疑問があるのです。