

## 農学博士水島宇三郎君の「ジュウジバナ科アブラナ類の核遺伝学的研究」に対する授賞審査要旨

アブラナ類は五〇以上の属で構成される大きな植物群で、そのアブラナ属 *Brassica*、シロガラシ属 *Sinapis*、ダイコン属 *Raphanus* 等は温帯の住民にとって副食用及びビタミン給源として日常不可欠の多数のそ菜のほか油料作物、香辛・薬用作物、飼料作物等を含む重要な存在である。特に日本人の場合は摂取するそ菜の生体重の半分がアブラナ類植物であるといわれる。

これらの植物の原産地、分布及び栽培型の分化について、水島宇三郎君は種々の資料と現地調査の結果から、次のように述べている。すなわち、現在の野生種及び栽培型の分布から見て、アブラナ類の原産地は欧州、小アジア及び北アフリカの地中海岸を含む地域——いわゆる地中海気候地帯（温帯冬雨気候地帯）——とされる。最も人類に縁の深いアブラナ属について詳説すると、その基本的な三つの栽培種クロカラシ *B. nigra* (G118)、キャベツ等のカンラン類 *B. oleracea* (G119) 及びハクサイ、カブ、ナタネの類 *B. campestris* (G1110) のうち、クロカラシは現在でも地中海の平坦部に野生し、その辛味のためにエチオピア、インド、地中海島嶼その他で香辛料、薬用として栽培されるところによっては油料や葉菜としても作られている。カンランの野生型は海岸の急峻な岩崖を生育地とし、岩生適応型として栄養分に富んだ厚肉葉の永年生の植物として見出される。恐らくは栽培によって現在の二年生の作物となつたものと考えられる。この野生型は地中海岸から温暖な大西洋岸を経て、暖流に洗われるアイルランド南岸、ビス

ケー湾岸からユトランド半島にまで自生地を拡大し、欧州全域で多様な栽培型に分化したものと考えられる。一方ハクサイ、カブ等の野生型は地中海域から亜寒帯冬雨気候地帯まで生育地を北上させたあとがかなりはつきりしている。地中海域では小アジアの高原地帯に優勢な生育地が見られ、そこからコーカサスを経て西はヨーロッパロシア、スカンデナヴィア、東はシベリアにのびている。この *campestris* は低温下でよく生育するため、油料用のナタネとしては北欧で種々の栽培型を生じ、またカブとして分化した型は欧州全域で栽培されるに至った。さらに一部の *campestris* はインドの北部に伝播して特別の型のインドナタネを生じ、他の一部は中国東部及び日本に伝播して、多種類の東洋特有のツケナ類とナタネに分化している。

後述のように *nigra* (ゲノム組成 BB) *oleracea* (CC) 及び *campestris* (AA) の三基本種間の自然雑種の染色体倍加によって二次的にアビシニアカラシ *carinata* (BBCC, n=17)、カラシ *juncea* (AABB, n=18) 及び西洋ナタネ *napus* (AACC, n=19) の三種の高染色体種が生じたが、*juncea* の野生型はトルコ、イラク、アラビアを含む中近東地域に発見され、この地域で AA 及び BB 野生種の接触によって生じたものであろう。*juncea* はインドで油料及び野菜としての栽培型に分化し、中国に伝播したものは油料、葉菜、根菜及び香辛料として特に四川省を含む地帯で多数の栽培型を生じている。

*carinata* は古くからのエチオピア人の最重要な葉菜である。地中海域にその野生型が全く見られぬことから、恐らくは東北アフリカ高原に人為的にもたらされた栽培型の *oleracea* と、紅海又は地中海域から生育地を拡げた野生状態の *nigra* との交雑に由来したものと考えられる。*napus* の野生型は英仏海峡の沿岸からスエーデン南部にかけての北

欧に多く、この種がこの地域に既に栽培されていた *oleracea* と、北上して来た *campestris* との間に生じたことは想像に難くない。その栽培型は大別して油料用の西洋ナタネと飼料カブの二つとなり、前者は北欧、シベリア、カナダ等で広く栽培され、後者のルタバガは北欧の重要飼料作物として多数の栽培型を生じた。西洋ナタネは明治以後に我国に伝わり重要な油料作物となった。

#### アブラナ類の核遺伝学的研究

アブラナ類のうちアブラナ属では他に類例の稀な染色体数の変異が見られ、 $2n=7, 8, 9, 10, 11, 12, 17, 18, 19, 24$ のように部分的に連続した値を示し、実用的に重要であるばかりでなく、植物進化の過程を追跡するのに好適な材料を形成している。一九二〇年代に欧州や我国の研究者によってアブラナ属やダイコン属の栽培種の染色体数とその連続的な変異が明らかにされ、染色体数の異なる種間の雑種の染色体の行動から種間の類縁関係を明らかにしようとする試みが漸く内外の多数の研究者によって行なわれはじめた。しかし、外国研究者の挙げた結果は断片的なものが多く、結局、広汎かつ組織的な計画で実験を重ねた我国の研究者によって既に述べた AA, BB, CC の三つの基本的な一基種と、それらの異なる三ゲノムの二つずつで構成される AABB, BBCC, AAACC の三つの二基種の存在が一九三〇年代の半ばに明快に説明されるに至った。しかし当時はまだ A, B, C 相互間の関係やこれらと他のアブラナ類のゲノムとの関係は不明であった。

水島君は一九三一年頃からアブラナ類の遺伝、育種学的研究に着手して最もすぐれた成績を発表した一人であるが、水島君が A, B, C 相互間ばかりでなく、汎くアブラナ類のゲノム間の関係を追求すると同時に、アブラナ属に二基

四倍性を上まわる高次の異質倍数性—例えば三基又は二基の六倍性—の発見されない理由、及び人為的に既存の、又は全く新しいゲノム組成の異質倍数性植物を合成した場合のもつ進化的及び育種学的意義等を検討する目的で広汎なる実験を行なったのは主として一九四一—一九五〇年の間であった。

その時供試された材料は A, B, C の単一ゲノム及び AB, BC, AC の複合ゲノムで構成されるアブラナ属の二〇種、シロカラシ属の一種ハタガラシ *Sinapis arvensis* (Sar,  $n=9$ ) キバナノスズシロ *ErUCA sativa* (E,  $n=11$ ) 及びダイコン *Raphanus sativus* (R,  $n=9$ ) の四属十三種であった。それらの相互間に多数の交雑を行なって、ゲノム組成の異なる二〇種類の種間及び属間雑種の育成に成功し、更にこれらの雑種の薬品処理によって十七種類の異なる人為複二倍体(二基四倍体八、一基六倍体六、三基六倍体三)の作成を行なった。その当時までにこのような目的で人為複二倍体が作成されたことはなく、また作成の甚だ困難とされた複二倍体がこのように多く作られたのもこれがはじめてである。これらの雑種及び複二倍体を研究して水島君があげた成果の主要なものを述べると以下の通りである。

(一) 供試ゲノムの相互関係から結論されるアブラナ類ゲノムの進化

水島君はそれぞれの雑種の成熟分裂で異なるゲノムの染色体間におこる対合(異親和合)の数を、それぞれのゲノム内でおこる対合(同親和合)の可能性を考慮しつつ厳密に吟味決定し、供試ゲノム間の部分相同性を証明し、異親和合の数によるゲノム間の類縁関係の親疎を明らかにすることに成功している。その際水島君は複二倍体、特に二基四倍体で形成される多価染色体(IV価)の数から二つのゲノム間の異親和合の最少数を安全かつ正確に決定する方法をとっているが、この方法は従来他の研究者によって試みられなかった独創的のもので、極めて合理的な方法であ

る。附図に示された結果から、異親和合の頻度はアブラナ属のゲノム間に多く異属のゲノム間に少ないと云うことは全く認められず、形態的分類で別属のものとしてきたゲノムも遺伝学的には區別出来ないことが明らかとなり、これらの  $n=8$  から  $n=11$  までの連続的な値をもつアブラナ類のゲノムは、いずれも同一の原ゲノムから、数的変化を伴った複雑な構造的变化によって生じたものであり、源を同じくした二次的倍数性のものと結論された。

なお一九六五年に地中海域、エチオピア高原及び中近東の植物採集で水島君はアブラナ類で最少の染色体数を示す *B. adpressa* ( $Ad, n=7$ ) 及び *B. genum* と異なる  $n=8$  のゲノムで構成される *B. fruticulosa* ( $F, n=8$ ) を得、更に *A. genum* と異なる  $n=10$  のゲノムをもつ *B. tournefortii* ( $T, n=10$ ) を加えて、それらの相互関係を明らかにしたが、全体の結論は前に述べたところと変りはない(附図)。

(c) 合成複二倍体の進化学的及び育種学的意義

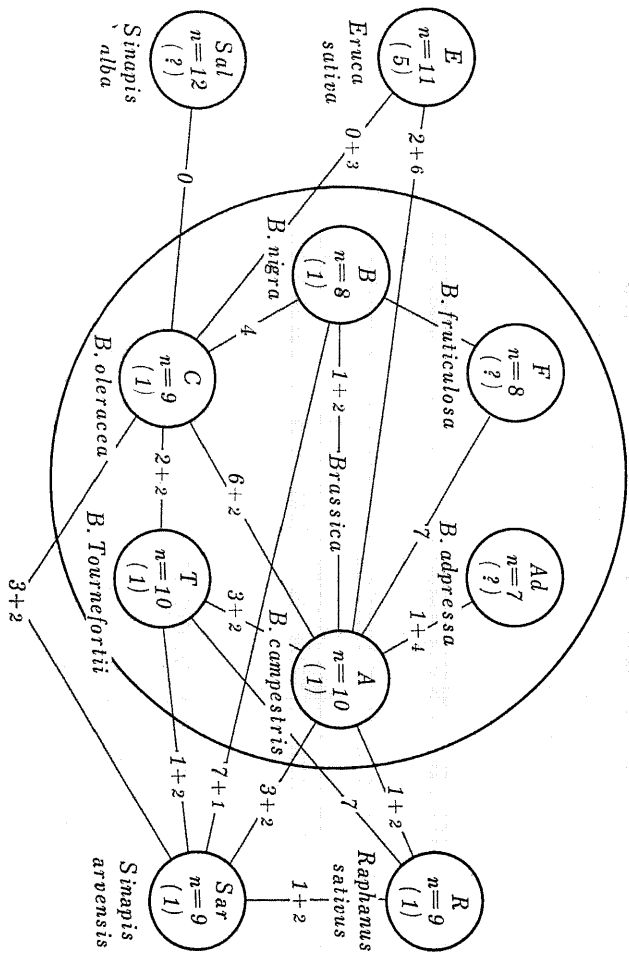
合成された八つの二基四倍体の中の二つはカラシ及びアビシニアカラシとそれぞれ同じゲノム組成をもつ AABB 及び BBCC である。両者は何れも対応する自然のカラシ及びアビシニアカラシと容易に交雑して稔性の子孫をつくることが確かめられた。禹氏(一九三五)によって得られた  $AA \times CC$  交雑から自然に染色体が倍加して生じた  $AA$   $CC$  と合わせて、アブラナ属の異質倍数性にもとづく栽培種の分化がこれですべて合成的に証明された。

上述の二つを含む全部の二基四倍体は少数の  $IV$  価染色体を形成するものを含むが、成熟分裂は正常で花粉稔性も殆ど完全であり、自家不和合性を示すのみで、明らかに永続性をもつ高度の稔性植物であることが確かめられた。これに反して高次の倍数性を示す二基及び三基六倍体はみな構成ゲノム間の部分相同性が主要因となって多数の多価及び一

価染色体を生じ易く、その結果成熟分裂は著しく不規則となるので、そのゲノム組成をくずさずに後代に伝えることが不可能なことが明らかとなった。これらことからアブラナ属及びその近縁属に六倍性以上の高次異質倍数植物を見ないわけが明らかになり、また二基四倍性利用による育種の可能なることも明らかとなった。

なお関連する水島君の一、二の研究について簡単にふれると、水島君は作成した人為 BBCC は成熟分裂で不定数のⅣ価染色体を示すこと、自殖後代で成熟分裂の様式の変化を示すこと、自殖稔性の不安定な点などから過去の長年月間複合ゲノムを形成して来たB及びCゲノムと単体で存在するB及びCゲノムとの間の差違を指摘し、又人為 BBCC植物を利用してクロカラシの細胞質中にキャベツのゲノムを持つ核置換体を作成して、クロカラシの細胞質がキャベツの自家不和合性遺伝子の作用を抑制する事実を明らかにした。後者は重要作物なるカンラン類の採種技術に重大な示唆を与え、同時にアブラナ類の育種に異質細胞質の利用の可能性を示したものとして注目される。

この研究はアブラナ類の系統分化を遺伝、進化学的に研究して従来の研究に一段階を画したものとして高く評価されるべきものと考えられる。この研究がアブラナ属の種間及びそれらとその近縁属の種間に容易に低次複二倍体が成立することを明らかにして、異質倍数性による育種の可能性を示し、さらに必要な遺伝子をひろく異種又は異属から導入し得ることを明らかにしたことは同時に育種学に対する大きな貢献であった。現に水島君の行なった芝罘白菜(A)とサクセッション甘藍(C)の交雑は rapus 型の新しい葉菜育成の可能性を示唆し、篠原氏等による新結球葉菜ハクラン(AACC)の作成をうながし、又水島君の AACCCC 二基六倍体の後代から細田氏によって分離された系統 CC(AA CC, 飼料ナプス)は著しく多葉かつ耐寒性の故に実用作物としてすでに我国で一〇、〇〇〇ヘクタール以上の作付が



附図 異親和合の程度で示した Brassicaceae ゲノムの部分相同関係、各ゲノムを結ぶ大数字は当該ゲノム間の異親和合によるⅡ価染色体の最少出現数を、大数字と小数字の和は可能と考られるその最大出現数を示す。円内( )内の数字はそのゲノム内で理論的に考えられる同親和合によるⅡ価染色体数を示すが、事実上同親和合は殆んどおこらない。

なお、ゲノム Ad、F、T と他のゲノム関係は一九六八年に追加されたもの、その他の関係は一九五二年の論文による。

行なわれているが、このものは又北欧特にスウェーデンとデンマークで實際栽培に、又育種材料として利用されている。更にCOに白菜を戻交雑することによって、Cゲノムのもつ白腐病抵抗遺伝子をAゲノムに導入した抵抗性白菜平塚一号が清水、金沢、小林氏らによって農業技術研究所すでに育成されている。

主要な著書及び論文目録

- 1) U. Mizushima, N.U, and T. Nagamatsu: A report on meiosis in the two hybrids, *Brassica alba* Ragh. ♀ × *B. oleracea* L. ♂ and *Eruca sativa* Lam. ♀ × *B. oleracea* L. ♂. *Cytologia Fujii Jub.* Vol., 437-441 (1937).
- 2) U. Mizushima, N.U, and K. Saito: On diploid and triploid *Brassica-Raphanus* hybrids. *Ibid.*, 319-326 (1937).
- 3) アセナフタン処理によるアブラナ属数種の四倍植物育成について 育種研究 二、一五一—一六一 一九四三年
- 4) ナ属とシロガラシ属にみられる半数性単為生殖 農業及園芸 一九、七四三—七四四 一九四四年
- 5) アブラナ属における異質倍数性の研究 農学研究所報告(農産研究五) 一一九—一九四四年
- 6) U. Mizushima: Karyogenetic studies on species and genus hybrids in the tribe *Brassicaceae* of *Cruciferae*. *Tohoku J. Agr. Res.*, 1, 1-14 (1950).
- 7) —: On several artificial allopolyploids obtained in the tribe *Brassicaceae* of *Cruciferae*. *Ibid.*, 1, 15-21 (1950).
- 8) アブラナ類の核遺伝学研究 技報堂、東京
- 9) U. Mizushima and K. Katsuo: On the fertility of an artificial amphidiploid between *B. nigra* Koch and *B. oleracea* L. *Tohoku J. Agr. Res.*, 4, 1-14 (1953).
- 10) —: Elimination of self-incompatibility in the common cabbage, *Brassica oleracea* L., by means of sub-



- stitution of nucleus. Proc. X Int. Congr. Gen., II, 191 (1958).
- 11) 異質倍数性利用の育種 育種学雑誌 11' 111—115 1961年
  - 12) 異種属細胞質の育種的利用 育種学最近の進歩 11' 四四—五二 1961年
  - 13) U. Mizushima and S. Tsunoda: A plant exploration in *Brassica* and allied genera. Tohoku J. Agr. Res., 17, 249-276 (1967).
  - 14) 導入十字花科新作物の遺伝的特性に関する研究 昭和四一年度農林水産特別試験研究費補助金による研究報告 一九六七年
  - 15) U. Mizushima: Partial homologous relation among the genomes of *Brassica* and allied genera and artificial allopolyploids made in the tribe *Brassicaceae*. Scientific Exhibit "Genetics in Asian Countries", XII Int. Cong. Gen., 81-82 (1968).
  - 16) —: Phylogenetic studies on some wild *Brassica* species. Tohoku J. Agr. Res., 19, 83-99 (1968).