

The Biology of Brassica juncea, B. rapa and B. napus for biodiversity risk assessment of genetically modified B. napus in Japan

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-12-20 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 津田, 麻衣, 田部井, 豊, 大澤, 良, 下野, 綾子, 吉田, 康子, 吉村, 泰幸 メールアドレス: 所属:
URL	<a href="https://doi.org/10.24514/00003021">https://doi.org/10.24514/00003021</a>

農環研報 36,  
1-45 (2016)

遺伝子組換えセイヨウアブラナの生物多様性影響評価に必要なカラシナ (*Brassica juncea*)、アブラナ (*B. rapa*)、セイヨウアブラナ (*B. napus*) の生物情報集

The Biology of *Brassica juncea*, *B. rapa* and *B. napus* for biodiversity risk assessment of genetically modified *B. napus* in Japan

津田麻衣<sup>\*\*</sup>・田部井豊<sup>\*</sup>・大澤 良<sup>\*\*</sup>・下野綾子<sup>\*\*\*</sup>  
吉田康子<sup>\*\*</sup>・吉村泰幸<sup>\*\*\*\*</sup>

(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第1種使用規程承認組換え作物として承認される。我が国にはセイヨウアブラナと交雑可能な近縁種として、カラシナとアブラナが分布し、この2種とセイヨウアブラナは、河原や空き地、路傍等に生育している。そのため、我が国においてGMセイヨウアブラナ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種の状況を把握できるような情報が整理された資料が不可欠である。本報告では、GMセイヨウアブラナの生物多様性影響評価に際して必要であると考えられるカラシナ、アブラナおよびセイヨウアブラナの分類や分布など植物学・作物学的情報、生育特性、生態特性、繁殖生物学、作物と近縁種との遺伝子浸透に関する知見、雑種後代の特性等、生物学的情報をとりまとめた。

\* 国立研究開発法人 農業生物資源研究所

\*\* 国立大学法人 筑波大学生命環境系

\*\*\* 学校法人 東邦大学理学部

\*\*\*\* 国立大学法人 神戸大学大学院農学研究科

\*\*\*\*\* 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

## 目次

I 序論	3	3. カラシナとその他のアブラナ属植物との	
1. はじめに	3	自然交雑性	14
2. 研究方法	6	1) カラシナ (種子親) とセイヨウアブラナ	
II カラシナ	6	(花粉親)	15
第1章 分類学的位置づけと分布	6	2) セイヨウアブラナ (種子親) とカラシナ	
1. 分類	6	(花粉親)	15
2. 起源と伝播	6	3) クロガラシとカラシナ	15
3. 分布域と生育環境	7	4. カラシナとその他の属との属間交雑親和性	17
1) 世界における分布	7	5. 雑種および雑種後代の交雑親和性	17
2) 日本における分布	8	1) F <sub>1</sub> (雑種第1代) の交雑親和性	17
第2章 形態的特性	8	2) 雑種後代の交雑親和性	19
第3章 生活史特性	9	3) 遺伝子の残存性	20
1. 生活史	9	ア) セイヨウアブラナの染色体由来領域	
2. 種子休眠性	9	の残存性	20
3. 開花	10	イ) 導入遺伝子の残存性	20
4. 交配様式	10	第7章 引用文献	21
5. 他の生物との相互作用	10	III アブラナ、セイヨウアブラナ	31
1) カラシナに害を及ぼす生物	10	第1章 分類学的位置づけと分布	31
2) カラシナにとって有益な生物	10	1. 分類	31
3) カラシナが他の生物に及ぼす影響	10	2. 起源と伝播	31
第4章 栽培種としてのカラシナ		3. 分布域と生育環境	32
1. 日本における利用の歴史	11	1) 世界における分布	32
2. 日本における栽培種の形態的特性	11	ア) アブラナ	32
3. 有用形質および遺伝子組換え技術の利用	12	イ) セイヨウアブラナ	32
1) カラシナが有する有用形質	12	2) 日本における分布	32
ア) 細胞質雄性不稔		ア) アブラナ	32
(Cytoplasmic male sterility = CMS)	12	イ) セイヨウアブラナ	33
イ) 重金属吸収	12	第2章 形態的特性	33
ウ) バイオフィューミゲーション		1. アブラナ	33
(生物的くん蒸)	12	2. セイヨウアブラナ	33
2) 遺伝子組換え技術の利用	12	第3章 生活史特性	33
第5章 遺伝学的情報	12	1. 生活史	33
1. ゲノム情報	12	1) アブラナ	33
2. マーカー情報	12	2) セイヨウアブラナ	33
第6章 近縁種との雑種形成と遺伝子浸透	13	2. 発芽と種子休眠性	33
1. 種内交雑における他殖率	13	1) アブラナ	33
2. カラシナと他のアブラナ属植物との		2) セイヨウアブラナ	33
交配および培養による交雑親和性	13	3. 開花	34
1) カラシナとアブラナ	13	4. 交配様式	34
2) カラシナとクロガラシ、カラシナおよび		1) 受粉と訪花昆虫相	34
キャベツ類	14	ア) アブラナ	34
3) カラシナとセイヨウアブラナ	14	イ) セイヨウアブラナ	34
4) カラシナとその他のアブラナ属植物	14	2) 花粉の散布距離	34

5. 他の生物との相互作用 ……………	35	1. 種間交雑 ……………	38
1) アブラナ、セイヨウアブラナに害を 及ぼす生物 ……………	35	1) 交配 ……………	38
2) アブラナ、セイヨウアブラナが他の 生物に及ぼす影響 ……………	35	ア) アブラナ……………	38
6. ストレスに対する耐性および競合性 ……………	36	イ) セイヨウアブラナ……………	38
第4章 栽培種としてのアブラナ、 セイヨウアブラナ……………	36	2) 自然交雑 ……………	38
1. 日本における栽培地と利用の歴史 ……………	36	ア) アブラナ (種子親) と セイヨウアブラナ (花粉親) ……………	39
1) 栽培地 ……………	36	イ) セイヨウアブラナ (種子親) と アブラナ (花粉親) ……………	39
2) 利用の歴史 ……………	37	ウ) セイヨウアブラナとクロガラシ……………	39
ア) ナタネ油……………	37	2. アブラナとセイヨウアブラナに由来する F <sub>1</sub> の交雑親和性 ……………	40
イ) カブ・ハクサイ類……………	37	第7章 参考文献……………	41
第5章 遺伝学的情報……………	38	IV 謝辞……………	44
第6章 近縁種との雑種形成……………	38		

## I 序論

### 1. はじめに

セイヨウアブラナ (*Brassica napus*) は明治以降に我が国に導入され、広く栽培されていたが、現在では油糧用としてその99%を海外から輸入している。日本がセイヨウアブラナを最も多く輸入しているカナダでは、その栽培面積の97.5%を遺伝子組換え (GM) 品種が占めている (James, 2012)。

世界で商業利用されている GM セイヨウアブラナとして、2015年3月現在、全34品種 (表1) の登録がある (BCH, 2015; J-BCH 2015; OECD, 2012)。

改変されている形質としては、除草剤 (プロモキシニル、グルホシネートおよびグリホサート) 耐性、菌類耐性、雄性不稔性、稔性回復性、抗生物質 (カナマイシン) 耐性、フィチン酸塩分解性、脂質・脂肪酸代謝性、抗酸化物質合成、シナピン成分改変、オメガ3脂肪酸 (DHA など) 産生性が報告されている (BCH, 2015; J-BCH, 2015; OECD, 2012)。

主たる品種は特定の除草剤に耐性を示す GM セイヨウアブラナである。日本においても2015年3月現在、商業利用できる12品種系のうち、全ての品種が何らかの除草剤に対する耐性を有している。それに加えて雄性不稔性や稔性回復性を付加された品種も登録されている (表1)。

世界には338属以上3,700種以上のアブラナ科 (*Brassicaceae* = *Cruciferae*) 植物が存在する (Al-Shehbaz et al., 2006; Warwick et al., 2009)。アブラナ属とその近縁属の主要栽培植物として、クロガラシ (*Brassica nigra*)、

キャベツ類 (*B. oleracea*)、アブラナ (*B. rapa*)、アビシニアガラシ (*B. carinata*)、カラシナ (*B. juncea*)、セイヨウアブラナ (*B. napus*) ならびにダイコン (*Raphanus sativus*) を含む4属のアブラナ科植物が報告されている (表2)。日本には130種51属のアブラナ科植物が分布し (邑田・米倉, 2012)、セイヨウアブラナの近縁種として、同じアブラナ属のクロガラシ、キャベツ類、アブラナ、カラシナや、ダイコン属のダイコン、セイヨウダイコンなどが分布する (竹松・一前, 1998; 日向, 1997; 清水ら, 2003; 邑田・米倉, 2012)。

アブラナは奈良時代に導入された帰化植物であり (山岸, 1989)、カラシナも、日本在来の野生種ではない (星川, 1987) ことから、GM セイヨウアブラナの交雑に関する生物多様性影響評価において対象となる野生種ではない。しかしながら、これらは広く国内に分布しているため、GM セイヨウアブラナとこれらの種との交雑を介し、在来のアブラナ属の野生種 (イヌガラシ、ナズナ、エゾスズシロなど) への遺伝子浸透による間接的な生物多様性影響が生じる可能性がある。今後、実用化が見込まれる GM セイヨウアブラナは環境ストレス耐性や病虫害抵抗性等、自然条件下での生存適応度を向上させるような形質を有するものが登場すると予想されるため、より慎重な検討が必要である。

そこで、GM セイヨウアブラナの生物多様性影響評価書を作成する申請者や評価書を審査する総合検討委員会等において、情報の共有化を図り、適正な生物多様性影響評価に資することを目的として、本報告では、IIでカラシナ、IIIでアブラナとセイヨウアブラナについての生

表1 世界および日本 (★) で登録されている遺伝子組換えセイヨウアブラナ一覧  
(BCH 2015、J-BCH 2015、OECD 2012 等の情報より作表)

識別名	LMO名	変更された形質	開発者
1 ★ ACS-BN011-5	Navigator™ canola	除草剤プロモキシニル耐性	Bayer CropScience
2 ACS-BN001-4	InVigor™ canola	除草剤グルホシネート耐性 稔性回復性	Bayer CropScience
3 ACS-BN002-5	InVigor™ canola	抗生物質カナマイシン耐性 除草剤グルホシネート耐性 稔性回復性	Bayer CropScience
4 ★ ACS-BN003-6	InVigor™ canola	抗生物質カナマイシン耐性 除草剤グルホシネート耐性 稔性回復性	Bayer CropScience
5 ACS-BN004-7	InVigor™ canola	除草剤グルホシネート耐性 稔性回復性	Bayer CropScience
6 ★ ACS-BN005-8	InVigor™ canola	抗生物質カナマイシン耐性 除草剤グルホシネート耐性 稔性回復性	Bayer CropScience
7 ★ ACS-BN007-1	InVigor™ canola	抗生物質カナマイシン耐性 除草剤グルホシネート耐性	Bayer CropScience
8 ★ ACS-BN008-2	InVigor™ canola	除草剤グルホシネート耐性	Bayer CropScience
9 CGN-89111-8	High oleic acid canola	オメガ3脂肪酸 (DHAなど) 産生性 抗生物質カナマイシン耐性	Monsanto
10 CGN-89465-2	High oleic acid canola	オメガ3脂肪酸 (DHAなど) 産生性 抗生物質カナマイシン耐性	Monsanto
11 ★ MON-89249-2	Roundup Ready™ canola	除草剤グリホサート耐性	Monsanto
12 ★ MON-00073-7	Roundup Ready™ canola	除草剤グリホサート耐性	Monsanto
13 ACS-BN010-4	Falcon™ rapeseed	除草剤グルホシネート耐性	Bayer CropScience
14	Canola MPS961 Phytaseed™ (phytase-producing)	フィチン酸塩分解性 抗生物質カナマイシン耐性	BASF
15	Canola MPS965 Phytaseed™ (phytase-producing)	フィチン酸塩分解性 抗生物質カナマイシン耐性	BASF
16	Canola MPS962 Phytaseed™ (phytase-producing)	フィチン酸塩分解性 抗生物質カナマイシン耐性	BASF
17	Canola MPS964 Phytaseed™ (phytase-producing)	フィチン酸塩分解性 抗生物質カナマイシン耐性	BASF
18	Canola MPS963 Phytaseed™ (phytase-producing)	フィチン酸塩分解性	BASF
19 ACS-BN009-3	Liberator™ canola	除草剤グルホシネート耐性	Bayer CropScience
20	<i>Brassica napus</i> modified for altered fatty acid metabolism	脂質・脂肪酸代謝性 抗生物質カナマイシン耐性	BAZ
21	<i>Brassica napus</i> modified for the synthesis of resveratrol	菌類耐性 抗酸化物質合成 抗生物質カナマイシン耐性	FINAB e. V.
22	<i>Brassica napus</i> modified for reduced sinapine content (pLH-BnSGT-GUS)	除草剤グルホシネート耐性 シナピン成分改変	FINAB e. V.
23	<i>Brassica napus</i> modified for reduced sinapine content (pLH7000-SGT/SCT)	除草剤グルホシネート耐性 シナピン成分改変	FINAB e. V.
24	<i>Brassica napus</i> modified for the synthesis of resveratrol and reduced sinapine content	除草剤グルホシネート耐性 菌類耐性 抗酸化物質合成 シナピン成分改変 抗生物質カナマイシン耐性	FINAB e. V.
25 MON-88302-9 × ACS-BN005-8 × ACS-BN003-6	InVigor canola, Roundup Ready™ canola	除草剤グルホシネート耐性 除草剤グリホサート耐性 雄性不稔性	Monsanto
26 MON-88302-9 × ACS-BN003-6	Herbicide Tolerant Canola	除草剤グルホシネート耐性 除草剤グリホサート耐性 稔性回復性	Monsanto Bayer CropScience
27	Canola modified for herbicide tolerance	除草剤グリホサート耐性	Анатолий Николаевич Евтушенко
28	Canola modified for herbicide tolerance	除草剤グリホサート耐性 抗生物質カナマイシン耐性	Анатолий Николаевич Евтушенко
29 DP-073496-4		除草剤グリホサート耐性	デュポン株式会社
30 ★ MON-88302-9		除草剤グリホサート耐性	Monsanto
31 ★ ACS-BN005-8 × ACS-BN003-6		除草剤グルホシネート耐性 雄性不稔性 稔性回復性	Bayer CropScience

32	★ ACS-BN004-7 × ACS-BN001-4	除草剤グルホシネート耐性 雄性不稔性 稔性回復性	Bayer CropScience
33	★ ACS-BN004-7 × ACS-BN002-5	除草剤グルホシネート耐性 雄性不稔性 稔性回復性	Bayer CropScience
34	ACS-BN005-8 × ★ ACS-BN003-6 × MON-00073-7	除草剤グルホシネート耐性 除草剤グリホサート耐性 雄性不稔性 稔性回復性	Bayer CropScience

注) J-BCHの登録から隔離ほ場試験の申請は除いた。

表2 アブラナ (Cruciferae) 科のアブラナ属 (Brassica) とその近縁属の主要作物の多様性 (生井, 2010b 改変)

種名	染色体数 (2n) と ゲノム記号	植物名	起源地と 主要な利用部位
<i>Brassica rapa</i>		カブ・ハクサイ類	地中海沿岸、中央アジア、中国、近東 葉、花茎、種子 (油料)
var. <i>oleifera</i>	20 (AA)	アブラナ (在来油菜、赤種、和種)	根 (+胚軸)、葉
var. <i>rapa</i>		カブ、コマツナ、ノザワナ	葉
var. <i>glabra</i>		ハクサイ、マナ、ヒロシマナ	葉
var. <i>chinensis</i>		タイサイ、ユキナ、チンゲンサイ、パクチョイ	葉
var. <i>narinosa</i>		タアサイ (揚菜)、キサラギナ、ヒサゴナ	葉
var. <i>nipposinica</i>		ミズナ (水菜)、キョウナ (京菜)、ミブナ	茎、葉、花茎
var. <i>parachinensis</i>		サイシン (菜心)、コウサイタイ (紅葉苔)	種子 (油料)、葉、茎
var. <i>sarson</i>		イエローサルソン、ブラウンサルソン	
<i>B. nigra</i>	16 (BB)	クロガラシ ブラックマスタード	近東 葉、種子 (油料)
<i>B. oleracea</i>		キャベツ類	地中海沿岸
var. <i>capitata</i>	18 (CC)	キャベツ (甘藍)	葉
var. <i>italica</i>		ブロッコリー (緑花椰菜)	花蕾
var. <i>botrysis</i>		カリフラワー (花椰菜)	未発達の花蕾
var. <i>gemmifera</i>		メキャベツ (子持甘藍)	葉
var. <i>acephala</i>		ケール (羽衣甘藍)	葉、茎
var. <i>gongylodes</i>		コールラビ (球茎甘藍)	茎
var. <i>alboglabra</i>		カイラン (芥藍)	茎、葉、花蕾
<i>B. juncea</i>		カラシナ類	中央アジア、近東、 [中国、インド]
var. <i>cernua</i>	36 (AABB)	種子用カラシナ	種子 (油料)、葉、花茎
var. <i>sabellica</i>		ハカラシナ (葉芥子菜)	葉、花茎、種子 (油料)
var. <i>napiformis</i>		チリメンカラシ、アザミナ、セリフォン (雪里紅)	葉、花茎
var. <i>integrifolia</i>		ネカラシナ (根芥子菜)	葉、根 (+胚軸)
var. <i>multisecta</i>		タカナ (高菜)、カツオナ (鱈菜)	葉
var. <i>rugosa</i>		ニンスーカ	葉、茎
var. <i>tumida</i>		ダイシンサイ、多肉性タカナ、山形青菜、結球高菜 ザーサイ (榨菜)	葉、茎 茎、葉
<i>B. napus</i>		セイヨウアブラナ類	地中海沿岸
var. <i>napobrassica</i>	38 (AACC)	セイヨウアブラナ (西洋菜種、黒種)、ナバナ ルタバガ (スウェーデンカブ)	種子 (油料)、葉、花茎 根 (+胚軸)
<i>B. carinata</i>	34 (BBCC)	アビシニアガラシ	アフリカ 葉、種子 (油料)
<i>Diptlotaxis</i>		ディプロタキシス	地中海沿岸
<i>D. muralis</i>	42 (DmDm)	一年生ウォールロケット (ワイルドロケット)	葉
<i>D. tenuifolia</i>	22 (DtDt)	多年生ワイルドロケット (ロボウガラシ)	葉
<i>Eruca sativa</i>	22 (EE)	キバナスズシロ ロケット、ルクラ (ルッコラ)	地中海沿岸 茎葉、種子 (油料)
<i>Raphanus sativus</i>		ダイコン類	地中海沿岸、中国、 [日本]
var. <i>sativus</i>	18 (RR)	西洋ダイコン	胚軸 (+根)、葉
var. <i>aphanistroides</i>		中国ダイコン、日本ダイコン	根 (+胚軸)、葉
var. <i>mougri</i>		サヤダイコン	未熟莢
var. <i>oleifera</i>		アブラダイコン	種子 (油料)
<i>Sinapis alba</i>	24 (SalSal)	シロガラシ ホワイトマスタード (イエローマスタード)	地中海沿岸 種子 (油料)、葉

注1) 起源地は、必ずしも明確でないものが多く、大まかな表示である。注2) 開花初めの花茎を食するナバナには、セイヨウナタネ類とカブ・ハクサイ類に属するものがある。注3) サヤダイコンには、未熟莢を食べる品種がタイ北部やインドにあり、インドには油糧用もある。

物学的情報をとりまとめた。

## 2. 研究方法

本報告の主たる記載項目はOECDの「*Brassica*属に関するコンセンサス文書」(OECD, 2012) 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3種が有する特性に基づき、個々の記載項目を設けた。また、本ドキュメントの作成に使用する文献等は、コンセンサス文書(OECD, 1997)で使用された文献を参考にし、査読論文、科学雑誌・刊行物、政府出版物、科学的会合の報告書・講演記録、ウェブサイト等を調査した。なお、OECDのコンセンサス文書はGM作物の使用申請時に使用される世界共通の情報である。このため、本稿では、OECDのコンセンサス文書に記載されている情報はできるだけ簡潔にまとめ、さらに分布状況や開花時期等の我が国特有の情報を盛り込んだ。

## II カラシナ

### 第1章 分類学的位置づけと分布

#### 1. 分類

カラシナは2009年に発表されたAPGIII分類体系に基づく下記のような植物分類学上の位置(大場, 2009; 邑田・米倉, 2012)にある。

真正双子葉類 (Dicotyledons)

アオイ群 (Malvids (*Eurosids II*))

アブラナ目 (Brassicales)

アブラナ科 (Brassicaceae = Cruciferae)

アブラナ属 (*Brassica*) (山岸, 1989)

カラシナ *Brassica juncea* (L.) Czern. et Coss.

カラシナは、葉の形がきわめて多様であることから、かつては様々な種名が名づけられ、種の分類に混乱を招いていたが(Prakash and Hinata, 1980)、Vaughan and Gordon (1973)により、*Brassica juncea* (L.) Czern.に統一する提案がなされた。

*B. juncea*に統一されるまでに用いられていた種名として、*B. besseriana*、*B. cernua*、*B. urbania*、*B. willdenowii*、*B. richerii*、*B. laevigata*、*Sinapis juncea*、*S. rugose*、*S. cernua*、*S. chinensis*、*S. integrifolia*、*S. campestris*、*S. timoriana*、*S. ramosa*、*S. cuneifolia*、*S. patens*があげられる(山岸, 1989; Kitamura, 1950; Prakash and Hinata, 1980)。現

在は、形態の大きな違い、利用部分の発達によって多くの変種に分類されている(表2)(西, 1986; 北村, 1947)。

#### 2. 起源と伝播

カラシナは、Aゲノムを持つアブラナ(ハクサイ、カブ、ナタネ、ツケナ類、AA、 $2n=20$ )とBゲノムを持つクロガラシ(*B. nigra*, BB、 $2n=16$ )の自然交雑に由来するAABBゲノム( $2n=36$ )を持つ複二倍体とする説が有力とされる(U, 1935; Nirubaga, 1934)(図1)。このことは、カラシナとクロガラシの種間雑種の減数分裂時に8個の2価染色体と10個の1価染色体ができること、カラシナとアブラナの種間雑種で同様に10個の2価染色体と8個の1価染色体ができることから確かめられている(山岸, 1989)。近年、祖先種アブラナとクロガラシのゲノムがカラシナに保存されていることが、RFLP解析で明らかにされた(Axelsson et al., 2000)。また、クロガラシ×アブラナ(A×Bと表記した場合、Aが種子親、Bが花粉親を示すと定められているため、以下この表記法にしたがって記載する)からは、ほとんど雑種種子を得ることはできないこと(皿嶋, 1990)と、細胞質DNAの解析(Uchimiya and Wildman, 1978; Palmer et al., 1983; Erickson et al., 1983)によって、アブラナ×クロガラシの組合せから種が成立したと考えられている(皿嶋, 1990)。

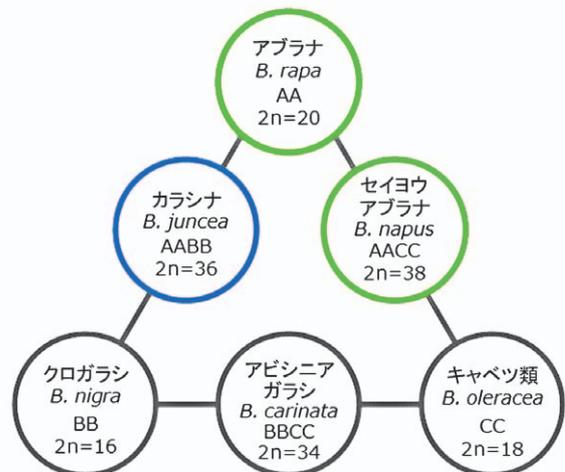


図1 アブラナ属Uトライアングルにおけるカラシナ(II)およびアブラナ・セイヨウアブラナ(III)の位置づけ、染色体数およびゲノム構成(U, 1935)

カラシナの起源地に関しては、アジア (Bailey 1922; Sinskaja, 1928) とする説、アフリカ (Burkill, 1930) とする説、第一次中心地が中央アジア (アフガニスタンとその周辺) で、油糧用カラシナの第二次中心地はインド、野菜用カラシナの第二次中心地は中国東部および日本 (Vavilov, 1949) であるとする説がある。また、現在も中近東地域にはカラシナの野生種が生育し (山岸, 1989)、ここを起源地とする説 (Mizushima and Tsunoda, 1967; 角田, 1991; 山岸, 1989; 皿嶋, 1990) が有力である。中近東地域で発生したカラシナは、アフガニスタンを経て、一方は東北アジアから中国地方へ、もう一方がパキスタン、インドに伝播したと考えられている (図2) (Mizushima and Tsunoda, 1967; 角田, 1991; 皿嶋, 1990; 山岸, 1989; 星川, 1987)。日本へは、中国から直接か、あるいは朝鮮半島を経由して伝搬したのが主なルートと推定されている。また、西欧系品種の特性をそなえた品種が、東北日本で古くから栽培されており、シベリア方面から直接北日本に渡来したのもあったと考えられている (青葉, 1972)。星川 (1987) によれば、9-10世紀の

書物である「新選字鏡」(892年)には「太加奈」、「本草和名」(918年)には「加良之」などの文字が認められ、また「延喜式」(927年)にも芥子、菘などの名が見られる。これらのことから、カラシナは日本に伝来してから既に1,000年以上の歴史をもつ古い作物である。

### 3. 分布域と生育環境

#### 1) 世界における分布

温帯を中心に、熱帯の一部まで広がっており (竹松・一前, 1998; 清水, 2003)、アジア、ヨーロッパ、北アフリカ、オーストラリア、南北アメリカでみられる (竹松・一前, 1998)。Zohary (1973)、Hedge (1976)、Oztürk et al., (1983) による世界の分布情報を Warwick et al., (2009) が整理している (図3)。野生種、栽培種、雑草化した逸出種等は、海岸低地、砂浜、高原地、1,150 mかそれ以上の山地に存在し、砂の多い道路沿いや荒地、畑には雑草化したものが多くみられる (Warwick et al., 2009)。

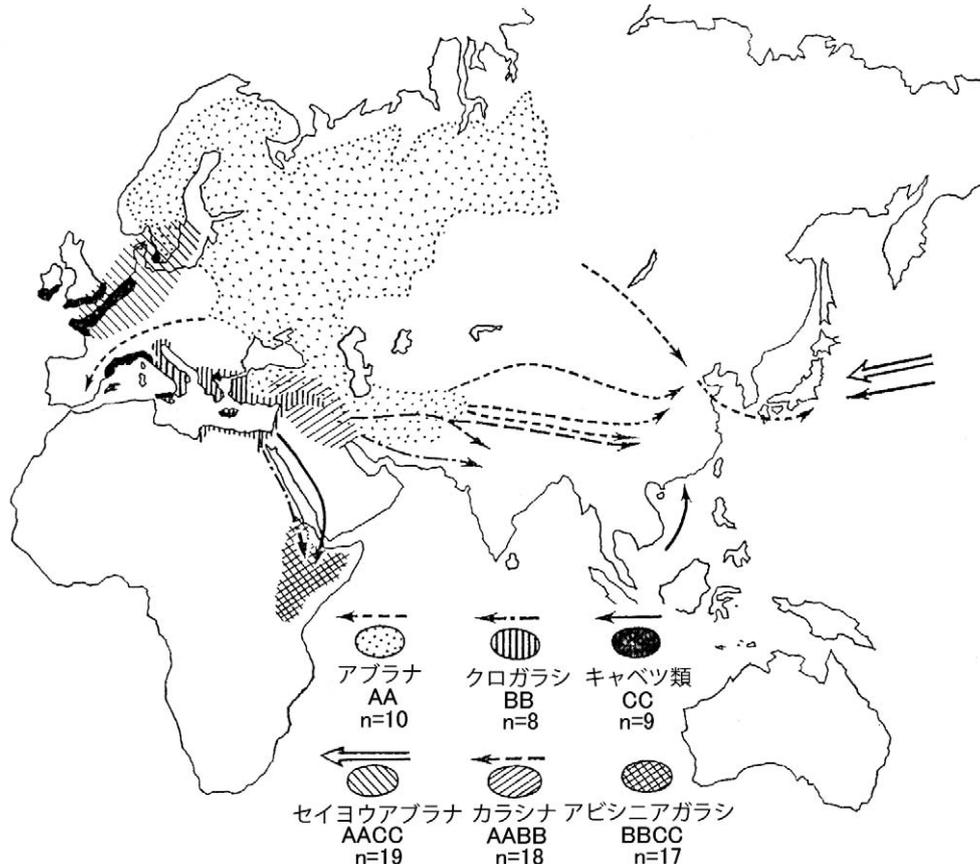


図2 アブラナ属作物の三基本ゲノム種の自生地の分布と伝播ならびに、三複二倍体種の推定成立地帯 (水島・角田, 1969)

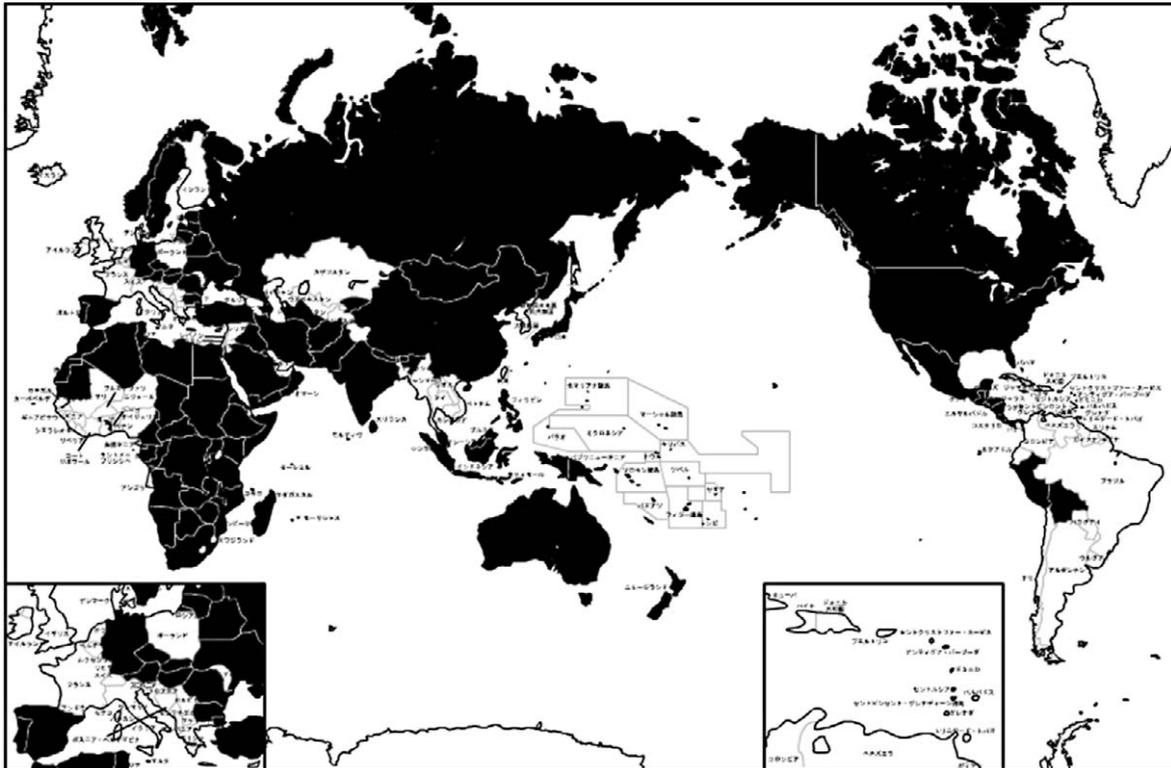


図3 カラシナの分布が報告されている国

## 2) 日本における分布

日本におけるカラシナの分布を具体的に記載した文献は非常に乏しい。そこで、引用可能な論文に加えて、環境省や農林水産省の資料、さらに国立科学博物館などの情報(近田ら, 2006; 国土交通省, 2012; 北海道ブルーリスト, 2010; 阿部ら, 2004; 国立科学博物館, 2012; 環境省, 2010; 農林水産省, 2011; 金井ら, 2008; Tsuda et al. 2014)などから各都道府県の分布を整理したところ、全都道府県に分布することが確認された。

生育環境としては、畑地、樹園地、牧草地、路傍、荒地などに生育する。日当たりのよい温暖地を好み、肥沃地ほど生育がよく、特に壤土(粒径2mm以下の土壌の中に粘土が25~37.5%含まれる土壌)が適しており(竹松・一前, 1998)、アブラナ科の中では最も高温に耐性がある(Khatikarn et al., 1991)。環境適応の幅が広く、生育力も旺盛である(日向, 1997)。本州の一部に帰化したカラシナの大群落があり(竹松・一前, 1998; Levy, 1995; 清水ら, 2003)、乾燥している河川敷、土手に自生集団を形成する(Nishizawa et al., 2010)。

## 第2章 形態的特性

表3にセイヨウアブラナ、アブラナ、カラシナの形態的特徴を示した。カラシナの子葉は、深い切れ込みがあり、腎臓型をしている。茎は直立し、分岐があり、高さ50-100 cm、無毛で白緑色である。葉は根生葉と茎につく葉からなる。根生葉はへら形で長さ20 cm、羽状に分裂し鋸歯がある。茎につく葉は中部から下部のものが長楕円形で粗い鋸歯があり、上部のものが全縁である。花弁は長楕円形で長さ8-10 mm、がく片は開花時には斜め上に向けて立つ。莢は線形で長さ3-6 cm、先端に長さ5-10 mmのくちばし部分がつくが種子は入っていない。種子は球形で直径1.5-2 mm、褐色を帯びる(竹松・一前, 1998; 清水, 2003; 長田, 1980)。カラシナでは、葉と葉の基部が、図4に示すように茎を抱かない(北村, 1947; Kitamura, 1950; 日向, 1997)。根は直根となる。

表3 セイヨウアブラナ、アブラナ、カラシナの形態的特徴の比較

部位	セイヨウアブラナ	アブラナ	カラシナ
葉	根生葉と茎につく葉からなる。根生葉は頭大羽状分裂し、あらい鋸歯を持ち、有柄。茎につく葉は、上部につく葉は長楕円形から披針形で全縁、小型で茎を抱く、葉色は、暗めの青みがかった緑で、白いロウで覆われている。	根生葉と茎につく葉からなる。根生葉は頭大羽状に深裂し、鋸歯があり、裏面に毛があり長柄を持つ。茎につく葉は、互生、上位の葉は、無柄で、全縁に近く長方形披針形である。下位の葉はわずかに鋸歯があり、羽状分裂で葉柄がある。	根生葉と茎につく葉からなる。根生葉は、へら形で長さ20cm、羽状に分裂し鋸歯がある。茎につく葉は、中～下部のものが長楕円形であらい鋸歯があり、上部のものが全縁である。
茎	直立し、分枝があり、50-100cm、茎は全体に粉白緑色を示す	直立し、分枝があり、30-100cm、有毛	直立し、分枝があり、50-100cm、無毛
花	黄色の十字状花で茎頂にを繖状花序を形成する。	黄色の十字状花で茎頂にを繖状花序を形成する。	黄色の十字状花で茎頂にを繖状花序を形成する。
花弁	長さ10～20mm	倒卵形で長さ6～10mm	長楕円形で長さ8～10mm
根	直根	直根で太く長い	直根
莢	線形で長さ5～10cm、先に長さ5～20mmのくちばしがつく	線形で長さ4～8cm、先にのくちばしがつく	線形で長さ3～6cm、先に長さ5～10mmのくちばしがつく。
種子	球形で長さ1.5～2.5mm、黒色を示す	球形で長さ2mm、赤褐色～黒色	球形で長さ1.5～2mm、褐色を帯びる



*B. juncea*  
葉が茎を抱かない



*B. rapa*  
葉が茎を抱く



*B. napus*  
葉が茎を抱く

図4 カラシナ (写真左)、アブラナ (写真中央) およびセイヨウアブラナ (写真右) の葉の基部と茎の形態

### 第3章 生活史特性

#### 1. 生活史

秋に発芽後、越冬して、春に開花し、翌年に枯れる冬型の一年生草本 (越年草、二年草とも記載される) である。種子繁殖し、周年発生する (清水, 2003)。

#### 2. 種子休眠性

野生のカラシナの種子の休眠性について記載された文献は見当たらず、ここでは、栽培種の種子休眠性について記載した。種子は褐色または黄色で休眠性を持つ (青葉, 1986)。収穫後の乾燥貯蔵 (Tokumasu, 1975; 徳増ら, 1981) や莢ごと保存する (Tokumasu, 1971; 徳増ら, 1981) ことで、種子の休眠覚醒が遅延するとの報告がある。アリルイソチオシアネートや $\beta$ -フェネチルイソチオシアネートを主成分とするカラシ油成分が種子の発芽抑制物質とされている (Evenari, 1949)。

### 3. 開花

低温感応性および日長感応性には大きな変異があるが (Khatikarn et al. 1991)、花芽分化や抽苔に低温を必要とせず、長日条件によって抽苔が促進され (Khatikarn et al., 1991)、花芽を分化し (青葉, 1986)、春に開花する (清水, 2003; 竹松・一前, 1998)。日本における開花期は、松尾・伊藤 (2001) によるさく葉標本および現地調査によって、北海道地方で8月上旬、東北地方で7月下旬、北陸地方では4月下旬から5月下旬、関東地方は4月上旬から6月上旬、東海地方は4月中旬から5月上旬、近畿地方は3月下旬から5月末、中国地方は4月中旬から6月上旬、四国地方は3月中旬から5月中旬であることが報告されている (図5)。また、セイヨウアブラナ、アブラナ、カラシナの3種における開花期の重複は、関東地方で4月上旬から5月中旬、近畿地方では3月下旬から4月末であると推定されている (松尾・伊藤, 2001)。

### 4. 交配様式

ポリネーターが訪花しなくとも自家受粉する花器構造を持っている (Howard et al., 1916)。以前は、ポリネーターは種子生産に全く貢献していない (Free and Spencer-Booth, 1963) と考えられていたが、結実の際にはポリネーターが重要な役割を果たす場合もあり (大沢・生井, 1987)、カラシナ類の維持、増殖のための網室採種に利用されている (生井, 1983)。

カラシナの花粉サイズは、直径がおよそ25–35  $\mu\text{m}$  (幾瀬, 1956; Mason et al., 2011)。蜜の平均糖度は52% (22–65%) である (Free, 1993)。

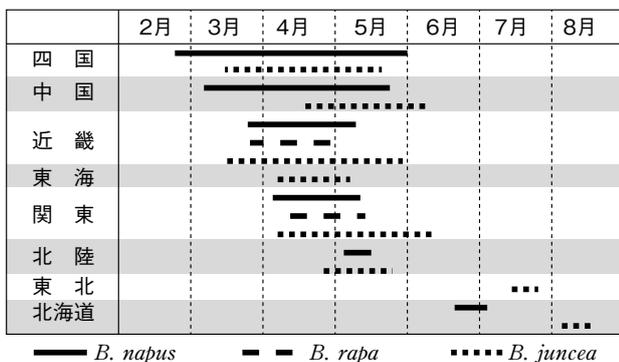


図5 現地調査ならびにさく葉標本調査に基づくアブラナ属3種の開花期の推定 (松尾・伊藤, 2001)

### 5. 他の生物との相互作用

#### 1) カラシナに害を及ぼす生物

病原体としては、*Albugo candida* (白さび病)、*Alternaria* spp. (黒斑病)、*Fusarium* spp.、*Pythium* spp.、*Rhizoctonia solani* (立枯病、根腐れ病)、*Leptosphaeria maculata* L. *biglobosa* (根朽病)、*Peronospora parasitica* (うどん粉病)、*Plasmodiophora barassicae* (ねこぶ病)、*Pseudocercospora capsellae* (白斑病) が報告されている (CFIA, 2007)。食害昆虫として、*Agrotis orthogonia*、*Dicestra trifolii*、*Euxoa ochrogaster* (ネキリムシ)、*Autographa californica* (シャクトリムシ)、*Ceutorhynchus obstrictus* (ゾウムシ)、*Delia* spp. (ネクイムシ)、*Entomoscelis americana* (コウチュウ目の一種)、*Laxostegia sticticalis* (ウェブワーム)、*Lygus* spp. (ミドリメクラガメ)、*Mamestra configurata* (ヨトウガ)、*Plutella xylostella* (コナガ)、*Phyllotreta* spp. (ノミハムシ)、また、鳥や動物による食害が報告されている (CFIA, 2007)。

#### 2) カラシナにとって有益な生物

カラシナは、ミツバチを主要なポリネーターとして、その他にハエ目やハチ目蜂類を訪花昆虫としている (Sihag, 1986)。カラシナの訪花昆虫は、農業環境インベントリーセンター (2008) による「ナタネ等アブラナ科植物の訪花昆虫検索表」において参照可能である。また、根圏に根菌や土壌細菌が共生し、有益生物としては、土壌の耕うん、改良の役割を行うミミズが生息する (CFIA, 2007、豊田, 2009)。

#### 3) カラシナが他の生物に及ぼす影響

アブラナ科野菜が特徴的に持つアレロパシー物質として、カラシ油配糖体 (グルコシノレート) が知られている (Brown and Morra, 1997)。揮発性物質イソチオシアネートは、アブラナ科野菜の細胞組織が破壊される時に、酵素ミロシナーゼによる加水分解反応によってグルコシノレートから生成され、アブラナ科野菜の食味に係る重要な化学成分であり、抗菌活性、抗寄生虫活性等の強い生理活性作用があることが知られている (Bending and Lincoln, 1999; 小嶋, 1988; 水谷, 1982)。イソチオシアネート類の中でも特にアリルイソチオシアネートは、からしなどの辛みの主成分である (小嶋, 1988)。カラシナの生葉を圃場にすき込むことで、カラシナから発生するアリルイソチオシアネートを利用した雑草種子の発芽抑制効果の可能性が示されている (草川ら, 2000)。

## 第4章 栽培種としてのカラシナ

### 1. 日本における利用の歴史

熊沢 (1965) によると、日本では、「本草和名」(延喜18年・918年)に「和名加良之」とあるのがカラシナ類であり、「新選字鏡」(寛平4年・892年)に「太加奈」とあるのがタカナ類であり、「延喜式」(延喜6年・928年)にも「芥子(カラシ)」、「菘(タカ)」が記載され、ともに古代中国から渡来したものであろうとされている(吉武, 1977)。さらに、奈良時代には芥子粉が利用された記録があり、今も芥子粉をとるカラシの他、葉菜として関西以西、特に福岡県を中心とする九州地方ではタカナが、また関東以北でカラシナが発達してきた。これらは、明治以降の中国などから導入された品種との交雑によって改良が加えられている(山岸, 1989)。明治には、「四川青菜」が、昭和には、「瘤子芥」や「二宮」のような多肉種も導入されている(吉武, 1977)。現在は、カラシナ類の黄ガラシナ、葉ガラシナ、ヤマシオナ、根ガラシ類の根ガラシ、雪裡紅類の銀糸芥とチヂミハガラシ、タカナ類の大葉タカナと長崎タカナ、南方カラシ類のカツオナ、山形セイサイ、三池タカナなどが食用ツケナとして栽培がされている(青葉, 1972)。他に、薬用としての利用もある(竹松・一前, 1998)。関東以北においてはカラシナを芥子粉用ならびに野菜用として栽培し、関西以西では、タカナ類を漬物用に栽培している。特に、暖地では水田裏作に適するため、長期の漬物のほか、浅漬やカツオナのように煮食にも供される(吉武, 1977)。

### 2. 日本における栽培種の形態的特性

これまで自生するカラシナの多様性を示した研究はない。しかし、自生地も広く、多様な地形や気候に適応していることから、栽培特性等においても多様性の高さが推定される。

西日本には全縁葉で無毛の品種が多く、東日本には欠刻葉で有毛の品種が多く、特に東北北部以北に毛の多い品種が認められる。また、日本のカラシナの品種の多くは褐色種子であるが、芥子粉用の品種と東北のハガラシ(A-F)には黄色種子のものがある。また、岩手県には、A型種皮(加湿時に種皮が水泡状になる)の品種がある。熊沢・阿部(1955)により示されたカラシナ類の各品種群における葉の形態図を示す(図6)。タカナの葉は、広くてうすく、色は鮮緑色から濃緑色であり、毛茸のないものが多い(N-S)。中肋の広いものも多く、特にカツオナの仲間(P)は、幅広く多肉である。また、茎葉も基部が狭く、茎を抱かない。葉の大きい大葉タカナ、中肋

の幅が広く多肉質の三池タカナ、キョウナに似た雪裡紅(J-L)などがあり、葉面に毛茸を持たないものから、東北のカラシナや根ガラシ(G-I)のように毛茸を密生するものまでである(青葉, 1972)。

花卉は、アブラナより細長く、花卉足は長く、開花時に花卉間はやや離れる。多くの品種は鮮黄色であるが、淡黄色の品種から濃黄色の品種までである。花軸がよく伸長し、着花はまばらであり、花は横向きに咲く。6本の雄ずいはがくの基部の内側から生じ、このうちの4本は長く、いわゆる4強雄ずいになる。長い4本は雌ずいに接し、葯は雄ずいの側を向き、短い2本は外方に湾曲し雌ずいから離れている。葯は内側が縦に裂け、多数の花粉を出す(青葉, 1972)。

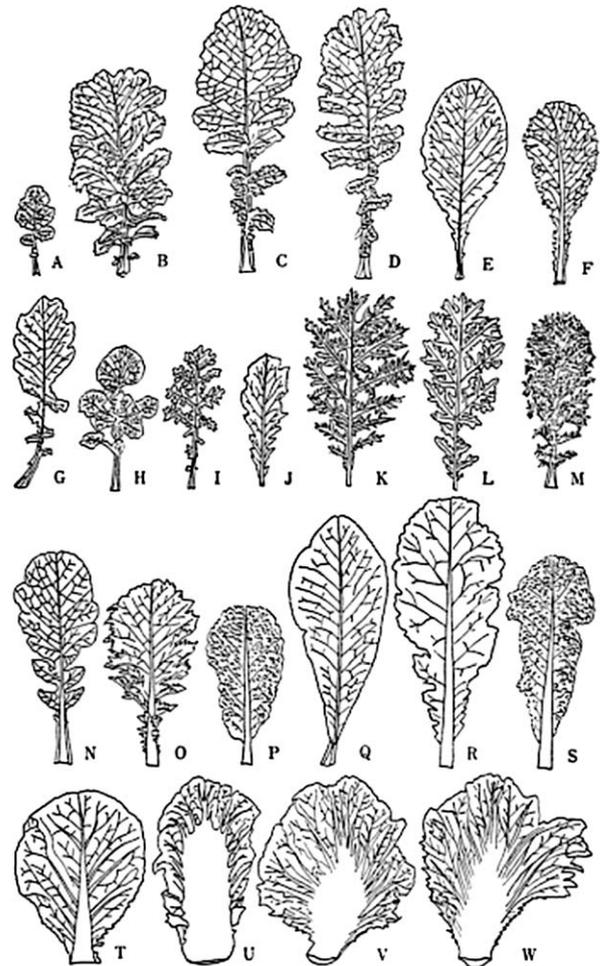


図6 カラシナの各品種群における根出葉の形態(熊沢・阿部, 1955)

A-F: 葉ガラシ類 (B: 葉ガラシナ, E: ヤマシオナ)  
G-I: 根ガラシ類, J-L: 雪裡紅類, M: アザミナ,  
N-S: タカナ類 (O: 川越ナ, P: カツオナ, Q: 長崎タカナ, R: 青葉タカナ, S: 広島紫タカナ),  
T-V: 多肉性タカナ (U: 三池タカナ, V: 柳河タカナ), W: 大心菜

### 3. 有用形質および遺伝子組換え技術の利用

#### 1) カラシナが有する有用形質

##### ア) 細胞質雄性不稔(Cytoplasmic male sterility = CMS)

CMSは、核供与親と細胞質提供親のゲノム間の不和合性によって花粉が作られない性質であり、雑種作出の効率化に有用である (Havey, 2004)。アブラナ科の中でも *Brassica* 種 (Budar et al., 2004) では、多くのCMS品種が報告されている。なかでもカラシナについては、*B. oxyrrhina* (Prakash and Chopra, 1990)、*B. tournefortii* (Rawat and Anand, 1979; Pradhan et al., 1991; Arumugam et al., 1996)、*Diplotaxis siifolia* (Rao et al., 1994)、*D. catholica* (Pathania et al., 2003)、*D. eruroides* (Bhat et al., 2006)、*D. berthautii* (Bhat et al., 2008)、*Trachystoma ballii* (Kirti et al., 1995a)、*Raphanus sativus* (Kirti et al., 1995b)、*Moricandia arvensis* (Prakash et al., 1998) および *Erucastrum canariense* (Prakash et al., 2001)、*E. lyratus* (Banga et al., 2003a) などの細胞質をもつ異質細胞質雄性不稔カラシナの品種が多数ある。

##### イ) 重金属吸収

近年、環境負荷の少ない環境修復技術によって、重金属や残留農薬、ダイオキシン、内分泌攪乱物質といった有害物質による大気、河川、土壌の汚染を浄化すること (バイオレメディエーション) に注目が集まっている (Ensley, 2000; Salt et al., 1995a; 森川ら, 2001)。カラシナの茎や葉は、高い重金属含有率を示し、しかもバイオマスが大きいことから重金属汚染土壌の浄化に適した植物として脚光を浴びている (早川・栗原, 2002; Ebbs et al., 1997; Salt et al., 1995a)。カラシナは、重金属の中でも特にカドミウム吸収に関する報告が多い (Ebbs et al., 1997; Hasegawa, 2002; Kayser et al., 2000; Kumar et al., 1995; Romkens et al., 2002; Salt et al., 1995b; Zhu et al., 1999; 我妻ら, 2002)。

##### ウ) バイオフィューミゲーション (生物的くん蒸)

近年、アブラナ科植物等をすき込み灌水、被覆することで土壌を還元化し、土壌病害虫を抑制する技術 (バイオフィューミゲーション) が注目されている。カラシナの辛味成分であるアリルイソチオシアネートがホウレンソウの萎凋病菌 (*Fusarium oxysporum*) の生育を抑制し、殺菌作用を示すことが報告されている (目時 2010)。

#### 2) 遺伝子組換え技術の利用

アブラナ属におけるこれまでの遺伝子組換え技術の利用は、グリホサートおよびグリホシネートなど除草剤耐性のセイヨウアブラナを中心に展開されてきた (表1)。近年はカラシナにおいても、胚軸や葉の切片 (Dutta et

al., 2008) を用いた様々な形質転換体が作出され、形質転換効率の向上 (Mohammed et al., 2011) による技術の応用や実用化が進められている。付与される特性として、油組成の改良を目的とした形質転換 (Das et al., 2006; Kanrar et al., 2006) や、莢の裂開抵抗性 (Østergaard et al., 2006)、塩耐性 (Prasad et al., 2000; Rajagopal et al., 2007)、除草剤2,4-D耐性 (Bisht et al., 2004)、アブラムシ抵抗性 (Kanrar et al., 2002; Dutta et al., 2005)、コナガ抵抗性 (Cao et al., 2008)、病原菌耐性 (Mondal et al., 2007)、重金属耐性 (Bañuelos et al., 2005; 2007; Gastic and Korban, 2007; Pilon-Smits, 2005; Zhu et al., 1999) 等の性質を持ったカラシナについての報告があり、圃場試験も行われている (Warwick et al. 2009)。

## 第5章 遺伝学的情報

### 1. ゲノム情報

アブラナ属植物は、シロイヌナズナ属からおおよそ2千万年前に分化したとされる (Yang et al., 1999; Koch et al., 2001) が、ゲノムサイズが160 Mbpのシロイヌナズナに対してアブラナ属は二倍体種で470-700 Mbp (Johnston et al., 2005; Schmidt et al., 2001)、複二倍体種で最大1,285 Mbp (Johnston et al., 2005) と言われる。カラシナは、1,105 Mbpであると報告されている (Arumuganthan and Earle, 1991)。ゲノムの進化における倍数性の構成については、第1章2. 起源と伝播にあるようにカラシナはAゲノムとBゲノムをあわせ持つ複二倍体であるが、アブラナのAゲノムは、2011年に全塩基配列が解読された (Wang et al., 2011)。クロガラシのBゲノムは、アブラナのAゲノムやキャベツ類のCゲノムと比較されている (Navabi et al., 2013; Lagercrantz and Lydiate, 1996) が、全ての解明には至っていない。

### 2. マーカー情報

カラシナの初期の連鎖地図として、RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) と AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) マーカーを用いたもの (Axelsson et al., 2000; Christianson et al., 2006, Pradhan et al., 2003) が作られている。その後、マーカー密度がより高い、計1,148の AFLP、RFLP、SSR (Simple Sequence Repeat) と遺伝子マーカーを使った地図 (Ramchiary et al., 2007) や、999の SNP (Single Nucleotide Polymorphism) マーカーと709の IP (Intron Polymorphism) マーカーによる連鎖地図 (Panjabi et al., 2008) が公表されている。近年では、次世代シーケンサーによるゲノム全体にわた

る解析によって、カラシナの2品種についてAゲノム上の85,473のSNPマーカーとBゲノム上の50,236のSNPマーカーを検出し、連鎖地図の高密度化に成功している (Paritosh et al., 2014)。その他には、アブラナ科のモデル植物シロイヌナズナで明らかとなったマーカーを比較して利用する手法がとられてきた (Parkin, 2011)。現段階ではまだカラシナの全塩基配列は解読されていないため、全塩基配列が解読されているシロイヌナズナ (*Arabidopsis genome initiative*, 2000) や、セイヨウアブラナのA、Cゲノム (Piquemal et al., 2005)、クロガラシのBゲノムと比較し、計533のマーカーが示されている (Pradhan et al., 2003)。

第6章 近縁種との雑種形成と遺伝子浸透

1. 種内交雑における他殖率

カラシナは自家和合性とされている (大沢・生井, 1987)。一般に複二倍体種は、自家和合性が高く不完全な自殖性作物 (植物集団内で変異を維持、拡大する他殖の機構と集団内の遺伝的斉一性を維持する自殖の機構の両方を備える) とされており (Kakizaki, 1925)、その他殖率には、大きな品種間差異があると報告されている (八城ら, 2001; Yashiro et al., 1999)。

5つのカラシナの栽培品種を異なる畝に栽培した場合は、各品種24%程度の他殖率が確認されている (Howard et al., 1916)。また、Rakow and Woods (1987) により示されたカナダの品種の他殖率は20-30%、平均値は

17.8%であった。Abraham (1994) によるインドの品種を用いた実験では、他殖率の平均値は7.5%と報告されている。西ら (1964)、GhoshDastidar and Varma (1999)、Rao and Shivanna (1997)、Tsuda et al. (2011) によるカラシナの交配では、交配花あたりの種子数は、7.90-14.46粒であり、平均値は11.69粒であった。中国の野生カラシナを用いた交配実験では、交配花あたりの種子数は、13.05-15.83粒、平均値は14.91粒であった (Song and Qiang, 2003)。また、中国の野生カラシナと栽培種間の種内交雑においては、交配花あたりの種子数の範囲は14.34-15.50粒、平均値は14.92粒であった (Song and Qiang, 2003)。また、種内交雑における雑種強勢として、主枝数の増加、1000粒重や収量の増加などが報告されている (Gupta, 1976; Pradhan et al., 1993; Mahto and Haider, 2004)。

2. カラシナと他のアブラナ属植物との交配および培養による交雑親和性

アブラナ、クロガラシ、キャベツ類、セイヨウアブラナ、*B. carinata*、*B. oxyrrhina*、*B. cossoniana*、*B. maurorum*、*B. tornefortii* (ハリゲナタネ)、*B. fruticulosa*、*B. gravinae*とカラシナ間の正逆の交雑親和性を表4-表6に示した。

1) カラシナとアブラナ

カラシナとアブラナとの交配および子房培養による雑種形成は、アブラナが花粉親あるいは種子親であっても

表4 カラシナとアブラナの種間交雑親和性

種名	交配による交雑親和性の評価				培養による交雑親和性の評価			引用文献	
	雑種形成	種子生産性 (種子数/交配花)		雑種生産性 (雑種数/交配花)		雑種形成	子房培養		
		範囲	平均	範囲	平均		範囲		平均
<i>B. rapa</i> (アブラナ)	花粉親 ○	0.00~2.96	0.39	0.00~5.66	0.85	○	0.00~45.5	16.24	Sharma and Singh 1992, Salisbury 1989, Rhee et al. 1997, Gupta 1997, Choudhary and Joshi 2001, Roy 1980, Anand et al. 1985, Choudhary et al. 2002, Katiyar and Chamola 1998, Rao and Shivanna 1997, GhoshDastidar and Varma 1999, Kakizaki 1925, Song and Qiang 2003, Choudhary and Joshi 1999, Mohapatra and Bajaj 1988, Takeshita et al. 1980
	種子親 ○	0.00~10.40	0.07	0.00~0.50	0.00	○	12.00~38.50	25.25	

\*1...雑種形成数/培養に用いた子房・胚珠・胚数×100

表5 カラシナとクロガラシおよびキャベツ類間の種間交雑親和性

種名	雑種形成	交配による交雑親和性の評価				培養による交雑親和性の評価		参考文献
		種子生産性 (種子数/交配花)		雑種生産性 (雑種数/交配花)		雑種形成	胚救済	
		範囲	平均	範囲	平均			
<i>B. nigra</i> (クロガラシ)	花粉親 ○	0.00~10.20	2.11	0.03~0.10	0.06	-	報告無し	Mohammad and Sikka 1940, Rao and Shivanna 1997, Bing et al. 1996, Bing et al. 1991, Prasad et al. 1997, GhoshDastidar and Varma 1999, Morinaga 1934
	種子親 ○	0.00~0.01	0.00	0.01	0.01	-	報告無し	Mohammad and Sikka 1940, Bing et al. 1996, Bing et al. 1991, GhoshDastidar and Varma 1999
<i>B. oleracea</i> (キャベツ類)	花粉親 ×	0.00~0.08	0.02	0.00	0.00	○	○ (形成率無記載)	Busso et al. 1987, Rao and Shivanna 1997, Kakizaki 1925, GhoshDastidar and Varma 1999, Gupta 1997
	種子親 ×	0.00~0.12	0.03	0.00	0.00	-	報告無し	Yamagishi and Takayanagi 1982, 西ら 1964, Kakizaki 1925, GhoshDastidar and Varma 1999, Plieske et al. 1998

表6 カラシナとセイヨウアブラナ間の種間交雑親和性

種名	雑種形成	交配による交雑親和性の評価				培養による交雑親和性の評価				参考文献		
		種子生産性 (種子数/交配花)		雑種生産性 (雑種数/交配花)		子房培養		胚珠培養			胚培養	
		範囲	平均	範囲	平均	範囲	平均	範囲	平均			
		%										
<i>B. napus</i> (セイヨウアブラナ)	花粉親 ○	0.21~16.50	4.96	0.00~13.5	4.05	0.41~67.60	43.37	30.40~49.50	42.40	4.24~73.00	24.94	Bajaj et al. 1986, Sharma and Singh 1992, Zhang et al. 2003, Frello et al. 1995, Zhao et al. 2003, Heenan et al. 2007, Tsuda et al. 2011, Mathias 1985, Bing et al. 1991, Bing et al. 1996, GhoshDastidar and Varma 1999, Mohammad and Sikka 1940, Sabharwal and Dolezel 1993, Rao and Shivanna 1997, Choudhary and Josh 1999, Song et al. 2009, Song et al. 2010, Lei et al. 2011, Di et al. 2009, Choudhary and Joshi 2001, Sandhu and Gupta 2000, Schelfhout et al. 2006, Prakash and Chopra 1990, Liu et al. 2010, Roy 1984, Mason et al. 2011, Roy 1980, Gupta 1997
	種子親 ○	0.01~26.20	1.99	0.00~0.32	0.07	5.40~14.90	10.15	37.50~42.00	39.75	0.77~60.90	22.62	Sacristan and Gerdeman 1986, Bajaj et al. 1986, Zhang et al. 2003, Frello et al. 1995, Zhao et al. 2003, Heenan et al. 2007, Choudhary and Joshi 1999, Yamagishi and Takayanagi 1982, GhoshDastidar and Varma 1999, Mohammad and Sikka 1940, Sabharwal and Dolezel 1993, Schelfhout et al. 2006, Kirti et al. 1995a, Roy 1980, Gupta 1997, Mason et al. 2011

\*1…雑種形成数/培養に用いた子房・胚珠・胚数×100

可能であった (表4)。

## 2) カラシナとクロガラシ、カラシナおよびキャベツ類

カラシナとクロガラシとの交配による雑種形成は、クロガラシが花粉親あるいは種子親のいずれであっても可能であったが、培養による評価は行われていない。カラシナとキャベツ類との交配による雑種形成は、どちらが花粉親であっても確認されておらず、キャベツ類が花粉親である場合にのみ胚救済による雑種形成が確認されている (表5)。

## 3) カラシナとセイヨウアブラナ

カラシナとセイヨウアブラナと交配および培養による雑種形成は、セイヨウアブラナが花粉親あるいは種子親であっても可能であった (表6)。

## 4) カラシナとその他のアブラナ属植物

カラシナとアビシニアガラシとの間ではどちらが花粉親であっても交配による雑種形成が確認されている。また、子房培養による雑種形成も確認されている。*B. oxyrrhina*、*B. cossoneana*、*B. maurorum*、*B. gravinae*との間では、これらの種が花粉親である場合にのみ雑種形成が確認されている。ハリゲナタネとの雑種形成は、培養による雑種形成のみが確認され、*B. fruticulosa*との雑種形成は、現在のところ確認されていない (表7)。

## 3. カラシナとその他のアブラナ属植物との自然交雑性

セイヨウアブラナとカラシナの自然交雑性は、セイヨウアブラナからカラシナへの遺伝子浸透の評価に欠かさない知見であるとともに、セイヨウアブラナからカラシナを介した近縁種への遺伝子浸透の評価にも有用であ

表7 カラシナとその他のアブラナ種植物との種間交雑親和性

種名 (和名、帰化/外国)	雑種 形成	交配による交雑親和性の評価				培養による交雑親和性の評価				引用文献				
		種子生産性 (種子数/交配花)		雑種生産性 (雑種数/交配花)		子房培養		胚珠培養			胚救済			
		範囲	平均	範囲	平均	形成	範囲	平均	範囲			平均		
										%*1				
<i>B. carinata</i> (アビシニアガラシ、外国種)	花粉親	○	0.22~0.75	0.48	0.02~0.2	0.48	○	0.03	0.03	-	-	-	-	Sharma and Singh 1992, Gupta 1997, Rahman 1976, Singh et al. 1997, Barcikowska et al. 1994, Sheikh et al. 2009, Yadava 1991, Mason et al. 2011, Sandhu and Gupta 2000, Katiyar and Chamola 1995, Anand et al. 1985, Harberd and McArthur 1980, Getinet et al. 1997, Rao and Shivanna 1997, GhoshDastidar and Varma 1999
	種子親	○	0.04	0.04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	GhoshDastidar and Varma 1999, Getinet et al. 1997, Mason et al. 2011
<i>B. oxyrrhina</i> (外国種)	花粉親	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Bijral and Sharma 1999, Salisbury 1989, Katiyar and Chamola 2007
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>B. cossoniana</i> (外国種)	花粉親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Harberd and McArthur 1980
	種子親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
<i>B. maurorum</i> (外国種)	花粉親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Bijral et al. 1995, Rahman 1976
	種子親	-	-	-	-	-	○	3.40	3.40	-	-	-	-	Chrungu et al. 1999
<i>B. tounefortii</i> (ハリゲナタネ、 帰化種)	花粉親	×	0.00	-	-	-	○ (形成率無記載)	Lokanadha and Sarla 1994, GhoshDastidar and Varma 1999, Goyal et al. 1997						
	種子親	×	0.00	-	-	-	○ (形成率無記載)	○ (形成率無記載)	○ (形成率無記載)	-	-	-	-	Lokanadha and Sarla 1994, GhoshDastidar and Varma 1999
<i>B. fruticulosa</i> (外国種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>B. gravinae</i> (外国種)	花粉親	○	0.13	0.13	-	-	○	23.80	23.80	-	-	-	-	Nanda Kumar et al. 1989
	種子親	×	0.00	0.00	-	-	×	0.00	0.00	-	-	-	-	Nanda Kumar et al. 1989

\*1…雑種形成数/培養に用いた子房・胚珠・胚数×100

和名がある植物種には ( ) に和名を、日本に分布する種には、在来種、帰化種の別を、日本に分布していない種は外国種と記載した

表8 カラシナとセイヨウアブラナおよびクロガラシとの自然交雑性

種名		交雑率 (%)		引用文献
		混植	隔離	
<i>B. napus</i> (セイヨウアブラナ)	花粉親	0.13~5.91	0.00~0.05 (1~27.5m)	Tsuda et al. 2012a, Heenan et al. 2007, Jørgensen et al. 1998, Huiming et al. 2007, Liu et al. 2010, Bing et al. 1991, 1996
	種子親	1.10~1.30	-	Heenan et al. 2007, Jørgensen et al. 1998, Bing et al. 1991, 1996
<i>B. nigra</i> (クロガラシ)	花粉親	-	-	報告無し
	種子親	0	-	Bing et al. 1991, 1996

る。カラシナとセイヨウアブラナとの自然交雑に関する報告は多いが、カラシナと他のアブラナ属植物との自然交雑に関する知見はクロガラシとの自然交雑に関する報告のみであった (表8)。

## 1) カラシナ (種子親) とセイヨウアブラナ (花粉親)

セイヨウアブラナとカラシナを同一区画内に混植した条件下での自然交雑による交雑率は、0.13-5.91%の範囲であった (Bing et al., 1991; 1996; Huiming et al., 2007; Jørgensen et al., 1998; Tsuda et al., 2012a; Heenan et al., 2007; Liu et al., 2010)。また、花粉源のセイヨウアブラナから種子親までの距離と交雑率の関係については、Tsuda et al. (2012a) が報告しており、セイヨウアブラナと

カラシナを混植した場合には1.62%、花粉源から1 m離れた地点の交雑率は0.05%と大きく減少し、5 mおよび10 m地点で0.04%、雑種が確認された最も遠い地点は17.5 mで、その交雑率は0.03%であった (表7)。

## 2) セイヨウアブラナ (種子親) とカラシナ (花粉親)

混植条件下での交雑率は、1.1-1.3%と報告されている (表7) (Bing et al., 1991; 1996; Jørgensen et al., 1998; Heenan et al., 2007; Rieger et al. 1999)。

## 3) クロガラシとカラシナ

クロガラシ (種子親) とカラシナ (花粉親) を混植した条件において、放任受粉による交雑は報告されていない (Bing et al., 1991; 1996)。

表9 カラシナとその他の属の植物との属間交雑親和性

種名 (和名、在来/帰化/栽培/外国)	交配による交雑親和性の評価					培養による交雑親和性の評価					引用文献		
	雑種 形成	種子生産性 (種子数/ 交配花)		雑種 生産性 (雑種数/ 交配花)		子房培養	胚珠培養	胚救済					
		範囲	平均	範囲	平均			範囲	平均				
<i>Diplotaxis virgata</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	○	4.10	4.10	-	-	-	-	Inomata 1994, Inomata 2003
	種子親	-	-	-	-	○	-	-	-	-	○	(形成率無記載)	Harberd and McArthur 1980
<i>D. siifolia</i> (外国種)	花粉親	×	1.30	-	0.00	×	0.00	0.00	-	-	-	-	Batra et al. 1990
	種子親	×	0.00	-	-	○	4.60	4.60	○	(形成率無記載)	-	-	Batra et al. 1990, Ahuja et al. 2003
<i>D. siettiana</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
	種子親	-	-	-	-	○	(形成率無記載)	-	-	-	-	-	Sarmah and Sarla 1995
<i>D. eruroides</i> (外国種)	花粉親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Inomata 1998
	種子親	○	○ (数値無記載)	-	-	×	×	-	-	-	-	-	Vyas et al. 1995, Bhat et al. 2006
<i>D. catholica</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
	種子親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Banga et al. 2003b
<i>D. berthautii</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
	種子親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Bhat et al. 2008
<i>D. muralis</i> (外国種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
<i>D. tenuifolia</i> (ロボウガラシ、帰化種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	○	○ (数値無記載)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Raphanus sativus</i> (ダイコン、栽培種)	花粉親	○	0.00~ 0.31	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	Kakizaki 1925, Rhee et al. 1997
	種子親	○	0.00~ 0.51	0.14	0.00~ 0.06	0.03	-	-	-	-	-	-	西ら 1964
<i>R. raphanistrum</i> (セイヨウノダイコン、帰化種)	花粉親	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Kamala 1983, Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Eruca vesicaria</i> (キバナズシロ、帰化種)	花粉親	×	0.09~ 9.20	4.64	0.00	0.00	○	-	-	○	(形成率無記載)	-	Goswami and Devi 2002, Prasad et al. 1997, GhoshDastidar and Varma 1999
	種子親	×	-	-	-	-	×	-	-	-	-	-	GhoshDastidar and Varma 1999
<i>Erucastrum virgatum</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	○	-	-	2.20	2.20	-	-	Inomata 2001
	種子親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
<i>E. gallicum</i> (オハツキガラシ、帰化種)	花粉親	-	-	-	-	×	-	-	-	-	-	-	Batra et al. 1989
	種子親	×	-	-	-	-	3.70	-	-	-	-	-	Batra et al. 1989
<i>E. abyssinicum</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
	種子親	×	-	-	-	○	(形成率無記載)	-	-	-	-	-	Rao et al. 1996, Sarmah and Sarla 1995
<i>Sinapis arvensis</i> (ノハラガラシ、帰化種)	花粉親	○	0.07	0.03	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989, Bing et al. 1996, Bing et al. 1991, Harberd and McArthur 1980, Mizushima 1952
	種子親	○	0.02	0.00	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989, Bing et al. 1996, Bing et al. 1991
<i>S. alba</i> (シロガラシ、帰化種)	花粉親	○	0.02	-	○	0.70~ 4.00	2.34	-	-	-	-	-	Sharma and Singh 1992
	種子親	-	-	-	○	0.00~ 1.90	0.95	-	-	-	-	-	Mohapatra and Bajaj 1987

<i>S. pubescens</i> (外国種)	花粉親	○	0.15	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-	Inomata 1991, Harberd and McArthur 1980
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Inomata 1991
<i>Moricandia arvensis</i> (イタリアソウ、帰化種)	花粉親	×	0.02	0.00	×	×	-	-	-	-	-	-	Takahata et al. 1993
	種子親	×	0.00	-	×	×	-	-	-	-	-	-	Takahata et al. 1993
<i>Orychophragmus violaceus</i> (シヨカッサイ、帰化種)	花粉親	-	-	-	-	○	-	-	-	-	0.00~3.30	1.70	Li et al. 1998
	種子親	-	-	-	-	×	-	-	-	-	0.00	0.00	Li et al. 1998
<i>Crambe abyssinica</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	○	-	-	0.00~2.10	0.70	-	-	Wang and Luo 1998
	種子親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
<i>Enarthrocarpus lyratus</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	○	-	-	0.00~0.65	0.33	-	-	Gundimeda et al. 1992
	種子親	-	-	-	-	×	-	-	0.00	0.00	-	-	Gundimeda et al. 1992
<i>Camelina sativa</i> (ナガミノアマナズナ、帰化種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Hirschfeldia incana</i> (アレチガラシ、帰化種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (ナズナ、在来種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Myagrum perfoliatum</i> (ハエトリナズナ、帰化種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Syembrium indicum</i> (外国種)	花粉親	×	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	GhoshDastidar and Varma 1999
	種子親	×	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	GhoshDastidar and Varma 1999
<i>Sisymbrium irio</i> (外国種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
<i>Sinapidendrin fruticulosa</i> (外国種)	花粉親	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	報告無し
	種子親	○	○ (数値無)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Harberd and McArthur 1980
<i>Conringia orientalis</i> (ナタネハタザオ、帰化種)	花粉親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989
	種子親	×	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Salisbury 1989

\*1…雑種形成数/培養に用いた子房・胚珠・胚数×100

和名がある植物種には ( ) に和名を、日本に分布する種には、在来種、帰化種、栽培種の別を、日本に分布していない種は外国種と記載したノハラガラシ (種子親) とカラシナ (花粉親) を混植とした条件での自然交雑は発生していない (Bing et al. 1991, 1996)

#### 4. カラシナとその他の属との属間交雑親和性

カラシナは、日本に最も広く分布するアブラナ科の雑草であることから、GMセイヨウアブラナとカラシナの雑種が形成された場合に、その雑種や雑種後代とその他のアブラナ科の他の属との交雑を介して導入遺伝子が拡散していくことが想定される。日本には、アブラナ科の植物が130種分布するが (邑田・米倉, 2012)、そのうち、カラシナと同じアブラナ属の在来種は分布しない。イヌガラシ、ナズナ、エゾスズシロなどその他の属の在来種58種との交雑が懸念されるが、これまで日本に分布する在来種との交雑の報告はなく、日本に生育する他の属 (帰化種) との交雑親和性も、無いか極めて低いことが示されている (表9)。

#### 5. 雑種および雑種後代の交雑親和性

##### 1) F<sub>1</sub> (雑種第1代) の交雑親和性

カラシナとセイヨウアブラナの種間交雑から得られるF<sub>1</sub>のうち、これまではカラシナを種子親としたF<sub>1</sub>における適応度の研究が中心に行われてきており、セイヨウアブラナを種子親としたF<sub>1</sub>の適応度に関する知見は乏しい (表10)。

カラシナ×セイヨウアブラナのF<sub>1</sub>は、染色体数36本のカラシナと38本のセイヨウアブラナの中間の染色体数である37本が報告されており (Choudhary and Joshi, 1999; Tsuda et al., 2012b)、ゲノム構成はAABC (Sabharwal and Doležel, 1993; Tsuda et al., 2012b) が多い傾向にある。しかし、Sabharwal and Doležel (1993) によるとAABのゲノム構成のF<sub>1</sub>も報告されるなど、異なるタイプのF<sub>1</sub>が形成される可能性も示唆されている。また、花粉稔性は、0-78%と幅広い稔性が報告されているが、10-30%程度の報告が多い (Sandhu and Gupta, 2000; Frello et al., 1995; Heenan et al., 2007)。

セイヨウアブラナ×カラシナのF<sub>1</sub>は、Sabharwal and Doležel (1993) によってゲノム構成がAABCおよびAABBCの植物が形成され、Heenan et al. (2007) により、95.4%の花粉稔性が報告されている。

また、カラシナ×セイヨウアブラナ由来のF<sub>1</sub>は、種子親および花粉親としてカラシナおよびセイヨウアブラナ

と交雑し、BC<sub>1</sub> (戻し交配第1代) を得ることができ、F<sub>1</sub>同士でも交雑可能でF<sub>2</sub>が得られている (表11)。セイヨウアブラナ×カラシナ由来のF<sub>1</sub>も、同様に種子親および花粉親としてカラシナおよびセイヨウアブラナと交雑し、BC<sub>1</sub>を得ることができ、F<sub>1</sub>の自殖によりF<sub>2</sub>が得られている (表12)。

表10 カラシナとセイヨウアブラナ間のF<sub>1</sub>の各特性

F <sub>1</sub> の由来	発芽率 (%)	染色体数 (2n)	ゲノム構成	花粉稔性 (%)	引用文献
<i>B. juncea</i> × <i>B. napus</i>	98.5			32.4	Song and Qiang 2003
	98.8			35.6	
		37			Choudhary and Joshi 1999
		37	AABC		Tsuda et al. 2012b
			AABC		Sabharwal and Dolezel 1993
			AAB	14.34 ~ 13.09	Sandhu and Gupta 2000
<i>B. napus</i> × <i>B. juncea</i>				0 ~ 31	Frello et al. 1995
				12.4-78	Heenan et al. 2007
				34	Liu et al. 2010
			AABC		Sabharwal and Dolezel 1993
			AABBC		
			95.4	Heenan et al. 2007	

表11 カラシナ×セイヨウアブラナ由来のF<sub>1</sub>の種子稔性

	種子親	花粉親	種子数/交配花	引用文献
F <sub>1</sub> と <i>B. juncea</i>			1.9	Song et al. 2010
			1.7	Song et al. 2010
	<i>B. juncea</i>	F <sub>1</sub>	0.65-1.1	Frello et al. 1995
			BC <sub>1</sub> 得られる	Lei et al. 2011
			BC <sub>1</sub> 得られる	Schelfhout et al. 2006
			0.73	Song et al. 2010
F <sub>1</sub> と <i>B. napus</i>	F <sub>1</sub>	<i>B. napus</i>	0.71	Song et al. 2010
			0.06	Liu et al. 2010
			1.2	Heenan et al. 2007
			BC <sub>1</sub> 得られる	Schelfhout et al. 2006
	<i>B. napus</i>	F <sub>1</sub>	BC <sub>1</sub> 得られる	Schelfhout et al. 2006
			BC <sub>1</sub> 得られる	Prakash and Chopra 1990
		1	Mathias 1985	
		0.12	Liu et al. 2010	
		0	Heenan et al. 2007	
		1.6	Heenan et al. 2007	
		BC <sub>1</sub> 得られる	Schelfhout et al. 2006	
F <sub>1</sub> の自殖	F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub> 得られる	Liu et al. 2010
			F <sub>2</sub> 得られる	Schelfhout et al. 2006
			F <sub>2</sub> 得られる	Roy 1984
			F <sub>2</sub> 得られる	Choudhary and Joshi 2001

表12 セイヨウアブラナ×カラシナ由来のF<sub>1</sub>の種子稔性

	種子親	花粉親	獲得が確認されている植物	引用文献
F <sub>1</sub> と <i>B. juncea</i>	<i>B. juncea</i>	F <sub>1</sub>	BC <sub>1</sub>	Schelfhout et al. 2006
	F <sub>1</sub>	<i>B. juncea</i>	BC <sub>1</sub>	Schelfhout et al. 2006
			BC <sub>1</sub>	Kirti et al. 1995a
F <sub>1</sub> と <i>B. napus</i>	<i>B. napus</i>	F <sub>1</sub>	BC <sub>1</sub>	Schelfhout et al. 2006
	F <sub>1</sub>	<i>B. napus</i>	BC <sub>1</sub>	Schelfhout et al. 2006
F <sub>1</sub> の自殖	F <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	Roy 1984
			F <sub>2</sub>	Schelfhout et al. 2006

## 2) 雑種後代の交雑親和性

F<sub>1</sub>とカラシナ間で作出されたBC<sub>1</sub>とその後代における稔性は、世代が進むとともに稔性が回復し、戻し交雑の反復親の稔性に近づく傾向にあることが報告されている(表13)。これまでカラシナ×セイヨウアブラナ由来のF<sub>1</sub>からは、F<sub>7</sub>まで、セイヨウアブラナ×カラシナ由来のF<sub>1</sub>から

は、F<sub>2</sub>までの自殖後代の作出が確認されている(表14)。

戻し交雑後代のBC<sub>2</sub>世代および自殖後代のF<sub>3</sub>世代までの雌性稔性を図7に示した。カラシナ×セイヨウアブラナ由来のF<sub>1</sub>を用い、その雑種とセイヨウアブラナまたは、F<sub>1</sub>とカラシナとの正逆交雑(セイヨウアブラナ×F<sub>1</sub>、F<sub>1</sub>×セイヨウアブラナ、カラシナ×F<sub>1</sub>、F<sub>1</sub>×カラシ

表13 カラシナ×セイヨウアブラナ由来のF<sub>1</sub>を用いて作出された戻し交雑後代BC<sub>1</sub>およびその後代の交配花あたりの種子数

戻し交雑後代	種子親	花粉親	種子数/交配花	引用文献
BC <sub>1</sub>	<i>B. juncea</i>	BC <sub>1</sub> ( <i>B. juncea</i> × F <sub>1</sub> 由来)	10.56	Song et al. 2010
			9.49	
			5.6	
			BC <sub>2</sub> 得られる	
BC <sub>2</sub>	BC1 (F <sub>1</sub> × <i>B. juncea</i> 由来)	<i>B. juncea</i>	3.83	Song et al. 2010
			3.82	
			15.95	
			15.3	
BC <sub>3</sub>	<i>B. juncea</i>	BC2 ( <i>B. juncea</i> × BC <sub>1</sub> [ <i>B. juncea</i> × F <sub>1</sub> ]由来)	5.8	Tsuda et al. 2012b
			15.01	
			3.93	
			15.54	
BC <sub>3</sub>	<i>B. juncea</i>	BC <sub>2</sub> (BC <sub>1</sub> [F <sub>1</sub> × <i>B. juncea</i> ] × <i>B. juncea</i> 由来)	16.01	Song et al. 2010
			15.18	
			9.67	
			9.67	

表14 作出が報告されているカラシナとセイヨウアブラナとのF<sub>1</sub>の自殖後代

材料	作出された自殖後代の世代	引用文献
<i>B. juncea</i> × <i>B. napus</i> 由来のF <sub>1</sub>	F <sub>2</sub> まで	Liu et al. 2010
	F <sub>3</sub> まで	Roy 1980
	F <sub>4</sub> まで	Choudhary and Joshi 2001
	F <sub>7</sub> まで	Roy 1984
<i>B. napus</i> × <i>B. juncea</i> 由来のF <sub>1</sub>	F <sub>2</sub> まで	Liu et al. 2010
	F <sub>2</sub> まで	Roy 1980

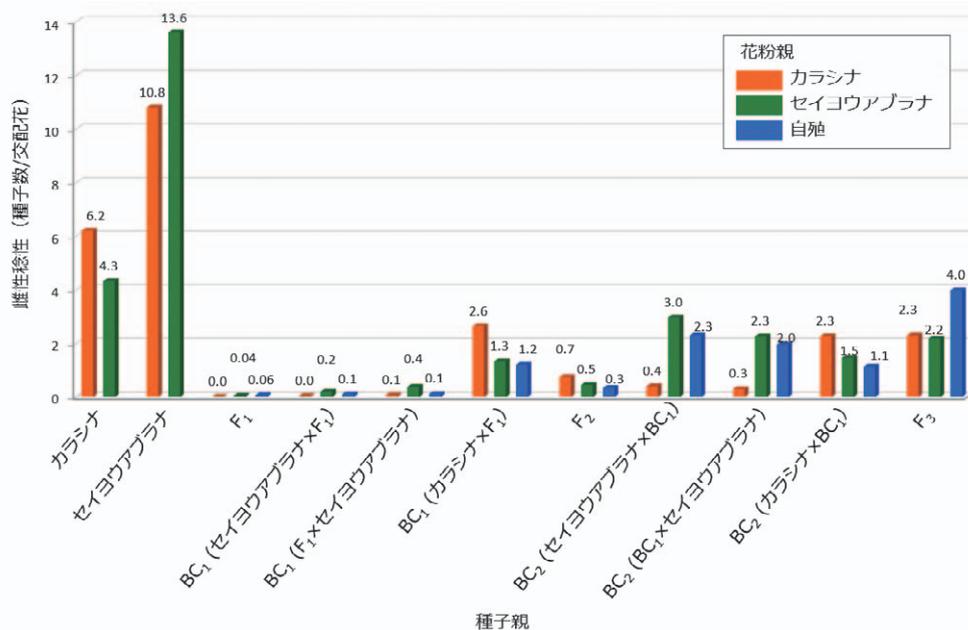


図7 戻し交雑後代および自殖後代の雌性稔性

ナ) を行って得られた3種類のBC<sub>1</sub>植物と、F<sub>1</sub>の自殖により得たF<sub>2</sub>およびF<sub>3</sub>を用いているが、これらの戻し交雑後代および自殖後代では、F<sub>1</sub>世代で極めて稔性が低下したものの、BC<sub>2</sub>やF<sub>3</sub>世代で回復傾向にあった(津田・田部井, 2013)。

### 3) 遺伝子の残存性

#### ア) セイヨウアブラナの染色体由来領域の残存性

セイヨウアブラナのCゲノム染色体特異的SSRマーカー(Piquemal et al., 2005)を用い、カラシナを反復親とした戻し交雑後代(F<sub>1</sub>(カラシナ×セイヨウアブラナ)、BC<sub>1</sub>(F<sub>1</sub>×カラシナ)およびBC<sub>2</sub>(BC<sub>1</sub>×カラシナ)にカラシナを交配して作出したBC<sub>1</sub>、BC<sub>2</sub>、BC<sub>3</sub>植物)において、その残存性を解析した結果、BC<sub>1</sub>植物では約86%のマーカーが脱落することが示された。また、BC<sub>3</sub>世代では、さらに81マーカーの脱落が確認されたものの、83マーカー中、2マーカーが検出されたことから、一部の染色体領域は雑種後代において残存する可能性も示唆されている(図8)(Tsuda et al., 2012b)。Frello et

al. (1995) は、セイヨウアブラナに特異的なRAPD(Randomly Amplified Polymorphic DNA)マーカーをBC<sub>1</sub>で検出しているが、セイヨウアブラナのAゲノム由来であるかCゲノム由来の領域であるかは特定できていない。現在のところ、セイヨウアブラナのAゲノムの残存性に関する研究はない。セイヨウアブラナのAゲノムはカラシナのAゲノムと起源が同じであり、またBゲノムとも同祖性が高い(Truco et al., 1996)とされることから、カラシナとの雑種後代においてCゲノムよりも残存しやすいと想定されるため、セイヨウアブラナのAゲノムの残存性に関する知見の集積が必要である。

#### イ) 導入遺伝子の残存性

Song et al. (2010) は、カラシナを種子親として、除草剤グリホサートおよびグルホシネート耐性のGMセイヨウアブラナと交雑させて作出したF<sub>1</sub>とカラシナを反復親とした戻し交雑後代のBC<sub>3</sub>世代において、それぞれ、導入遺伝子 *bar* および *CP4-EPSPS* を検出したと報告している。

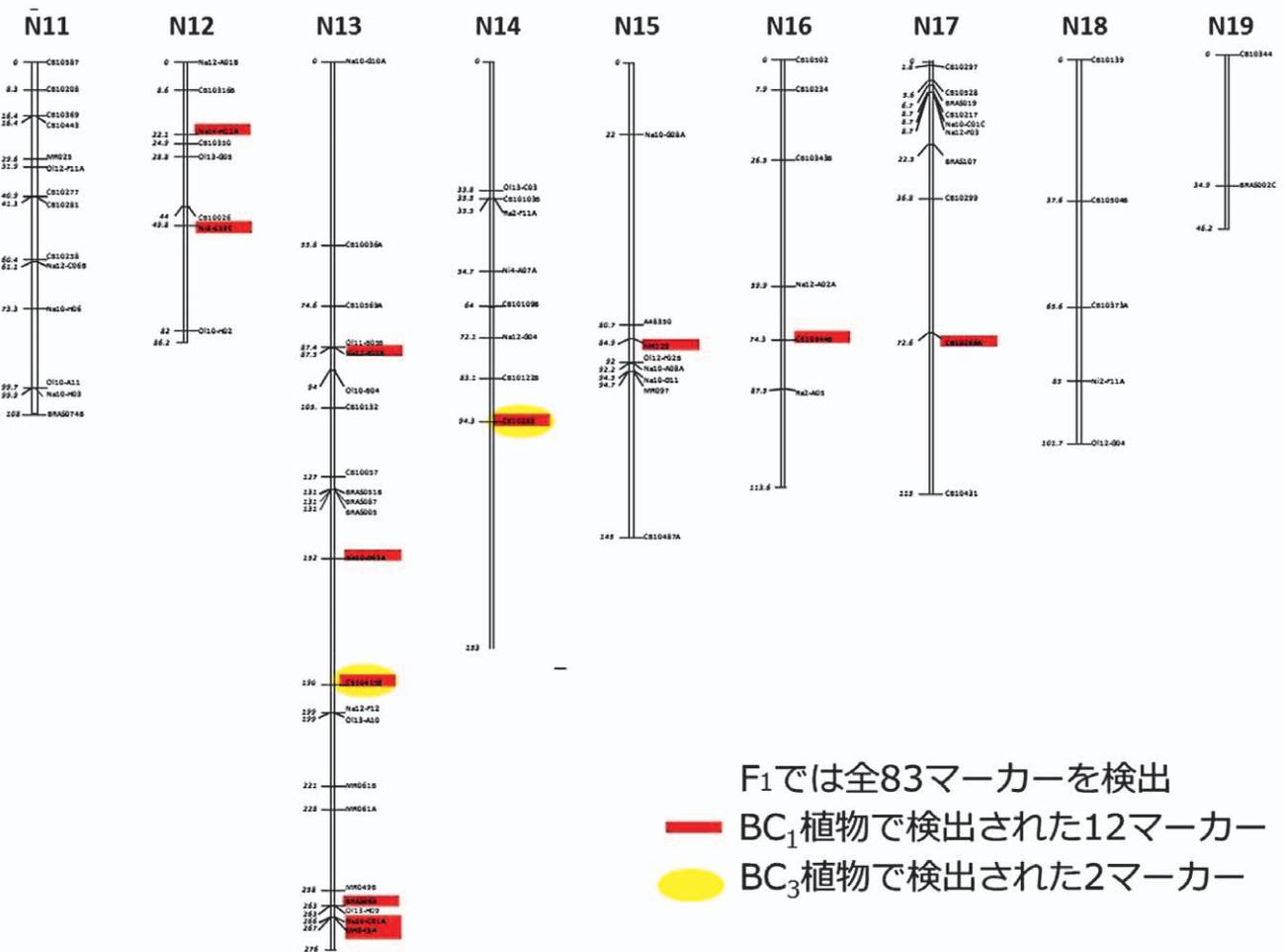


図8 Tsuda *et al.* (2012b) による戻し交雑後代において残存したセイヨウアブラナのCゲノム染色体領域(連鎖地図はPiquemal *et al.*, 2005を参照した)

## 第7章 引用文献

- 1) 阿部裕紀子・松田義徳・藤原陸夫 (2004) : 秋田県の帰化植物. 秋田県立博物館研究報告, **29**, 1-16
- 2) Abraham, V. (1994) : Rate of outcrossing in Indian mustard, *Brassica juncea*. *Cruciferae Newsletter*, **16**, 69-70
- 3) Ahuja, I., P.B. Bhaskar, S.K. Banga and S.S. Banga (2003) : Synthesis and cytogenetic characterization of intergeneric hybrids of *Diplotaxis siifolia* with *Brassica rapa* and *B. juncea*. *Plant Breeding*, **122**, 447-449
- 4) Al-Shehbaz, I.A., M.A. Beilstein and E.A. Kellogg (2006) : Systematics and phylogeny of the Brassicaceae (Cruciferae) : An overview. *Plant System Evol.*, **259**, 89-120
- 5) Anand, I.J., P.K. Mishra and D.S. Rawat (1985) : Mechanism of male sterility in *Brassica juncea*. I. Manifestation of sterility and fertility restoration. *Cruciferae Newsletter*, **10**, 44-46
- 6) 青葉 高 (1972) : ツケナ類, 野菜 7. In : CD-ROM版 農業技術体系2002., p.3-50 農山漁村文化協会
- 7) 青葉 高 (1986) : カラシナ. In : 西貞夫 (監修) 野菜種類・品種名考., p.315-318 農業技術協会発行
- 8) Arabidopsis Genome Initiative (2000) : Analysis of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature (London)*, **408**, 796-815
- 9) Arumugam, N., A. Mukhopadhyay, V. Gupta, D. Pental and A.K. Pradhan (1996) : Synthesis of hexaploid (AABBCC) somatic hybrids: a bridging material for transfer of 'tour' cytoplasmic male sterility to different Brassica species. *Theoretical and Applied Genetics*, **92**, 762-768
- 10) Arumuganthan, K. and E.D. Earle (1991) : Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, **9**, 208-218
- 11) Axelsson, T., C.M. Bowman, A.G. Sharpe, D.J. Lydiate and U. Lagercrantz (2000) : Amphidiploid *Brassica juncea* contains conserved progenitor genomes. *Genome*, **43**, 679-688
- 12) Bailey, L.H. (1922) : The cultivated *Brassicaceae*. I. *Gentes Herbarum*, **1**, 53-108
- 13) Bajaj, Y.P.S., S.K. Mahajan and K.S. Labana (1986) : Interspecific hybridization of *Brassica napus* and *B. juncea* through ovary, ovule and embryo culture. *Euphytica*, **35**, 103-109
- 14) Banga, S.S., J.S. Deol and S.K. Banga (2003a) : Alloplasmic male sterile *Brassica juncea* with *Enarthrocarpus lyratus* cytoplasm and the introgression of gene (s) for fertility restoration from cytoplasmic donor species. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 1390-1395
- 15) Banga, S.S., P.B. Bhaskar and I. Ahuja (2003b) : Synthesis of intergeneric hybrids and establishment of genomic affinity between *Diplotaxis catholica* and crop *Brassica* species. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 1244-1247
- 16) Bañuelos, G., N. Terry, D.L. Leduc, E.A.H. Pilon-Smits and B. Mackey (2005) : Field trial of transgenic Indian mustard plants shows enhanced phytoremediation of selenium-contaminated sediment. *Environmental Science & Technology*, **39**, 1771-1777
- 17) Bañuelos, G., D.L. Leduc, E.A.H. Pilon-Smits and N. Terry (2007) : Transgenic Indian mustard overexpressing selenocysteine lyase or selenocysteine methyltransferase exhibit enhanced potential for selenium phytoremediation under field conditions. *Environmental Science & Technology*, **41**, 599-605
- 18) Barcikowska, B., M. Kalasa-Janowska and M. Mackowiak (1994) : Attempts of receiving yellow seeded *Brassica napus* recombinations as the result of interspecific crosses *B. juncea* (L.) Czern. et Coss. × *B. carinata* Braun. *Cruciferae Newsletter*, **16**, 20
- 19) Batra, V., K.R. Shivanna and S. Prakash (1989) : Hybrids of wild species *Erucastrum gallicum* and crop *Brassicaceae*. *Proceedings of the 6th International Congress of the Society for the Advancement of Breeding Researches in Asia and Oceania*, **1**, 443-446
- 20) Batra, V., S. Prakash and K.R. Shivanna (1990) : Intergeneric hybridization between *Diplotaxis siifolia*, a wild species and crop *Brassicaceae*. *Theoretical and Applied Genetics*, **80**, 537-541
- 21) BCH (Biosafety Clearing-House) (2015) : Search for LMOs, Genes or Organisms. <http://bch.cbd.int/database/organisms>
- 22) Bending, G.D. and S.D. Lincoln (1999) : Characterisation of volatile sulphur-containing compounds produced during decomposition of *Brassica juncea* tissues in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, **31**, 695-703

- 23) Bhat, S.R., P. Vijayan, Ashutosh, K.K. Dwivedi and S. Prakash (2006) : *Diplotaxis erucooides*-induced cytoplasmic male sterility in *Brassica juncea* is rescued by the *Moricandia arvensis* restorer: genetic and molecular analyses. *Plant Breeding*, **125**, 150-155
- 24) Bhat, S.R., P. Kumar and S. Prakash (2008) : An improved cytoplasmic male sterile (*Diplotaxis berthautii*) *Brassica juncea*: identification of restorer and molecular characterization. *Euphytica*, **159**, 145-152
- 25) Bijral, J.S., T.R. Sharma, B.B. Gupta and K. Singh (1995) : Interspecific hybrids of *Brassica maurorum* with *Brassica* crops, and their cytology. *Cruciferae Newsletter*, **17**, 18-19
- 26) Bijral, J.S. and T.R. Sharma (1999) : Morpho-cytogenetics of *Brassica juncea* × *Brassica oxyrrhina* hybrids. *Cruciferae Newsletter*, **21**, 35-36
- 27) Bing, D.J., R.K. Downey and G.F.W. Rakow (1991) : Potential of gene transfer among oilseed *Brassica* and their weedy relatives. *GCIRC 8th International Rapeseed Congress*, 1022-1027
- 28) Bing, D.J., R.K. Downey and G.F.W. Rakow (1996) : Hybridizations among *Brassica napus*, *B. rapa* and *B. juncea* and their two weedy relatives *B. nigra* and *Sinapis arvensis* under open pollination conditions in the field. *Plant Breeding*, **115**, 470-473
- 29) Bisht, N.C., P.K. Burma and D. Pental (2004) : Development of 2, 4-D-resistant transgenics in Indian oilseed mustard (*Brassica juncea*). *Current Science*, **87**, 367-370
- 30) Brown, P.D. and M.J. Morra (1997) : Control of soil-borne plant pests using glucosinolate-containing plants. *Advances in Agronomy*, **61**, 167-231
- 31) Budar, F., R. Delourme and G. Pelletier (2004) : Male sterility. In: EC Pua, Douglas (eds.) *Biotechnology in agriculture and forestry* 54., p.43-64 Springer, Berlin Heidelberg New York
- 32) Burkill, I.H. (1930) : The Chinese mustards in the Malaya Peninsula. *Gardens' Bulletin (Singapore)*, **5**, 99-117
- 33) Busso, C., T. Attia and G. Röbbelen (1987) : Trigenomic combinations for the analysis of meiotic control in the cultivated *Brassica* species. *Genome*, **29**, 331-333
- 34) Canadian Food Inspection Agency (CFIA) (2007) : The Biology of *Brassica juncea* (Canola / Mustard). [http://www.inspection.gc.ca/plants/plants-with-novel-traits/applicants/directive-94-08/biology-documents/Brassica\\_juncea/eng/1330727837568/1330727899677](http://www.inspection.gc.ca/plants/plants-with-novel-traits/applicants/directive-94-08/biology-documents/Brassica_juncea/eng/1330727837568/1330727899677)
- 35) Cao, J., A.M. Shelton and E.D. Earle (2008) : Sequential transformation to pyramid two Bt genes in vegetable Indian mustard (*Brassica juncea* L.) and its potential for control of diamondback moth larvae. *Plant Cell Reports*, **27**, 479-487
- 36) Choudhary, B.R. and P. Joshi (1999) : Interspecific hybridization in *Brassica*. *Proceedings of the 10th International Rapeseed Congress, Australia*, Contribution No. 510
- 37) Choudhary, B.R. and P. Joshi (2001) : Genetic diversity in advanced derivatives of *Brassica* interspecific hybrids. *Euphytica*, **121**, 1-7
- 38) Choudhary, B.R., P. Joshi and S. Rama Rao (2002) : Cytogenetics of *Brassica juncea* × *Brassica rapa* hybrids and patterns of variation in the hybrid derivatives. *Plant Breeding*, **121**, 292-296
- 39) Christianson, J.A., S.R. Rimmer, A.G. Good and D.J. Lydiate (2006) : Mapping genes for resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica juncea*. *Genome*, **49**, 30-41.
- 40) Chrungu, B., Verma, N., Mohanty, A., Pradhan, A. and Shivanna, K.R. (1999) : Production and characterization of interspecific hybrids between *Brassica maurorum* and crop brassicas. *Theoretical and Applied Genetics*, **98**: 608-613.
- 41) Das, B., L. Goswami, S. Ray, S. Ghosh, S. Bhattacharyya, S. Fas and A.L. Majumder (2006) : *Agrobacterium*-mediated transformation of *Brassica juncea* with a cyanobacterial (*Synechocystis* PCC6803) delta-6 desaturase gene leads to production of gamma-linolenic acid. *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, **86**, 219-231
- 42) Di, K., C.N. Stewart Jr, W. Wei, B.-C. Shen, Z.-X. Tang and K.-P. Ma (2009) : Fitness and maternal effects in hybrids formed between transgenic oilseed rape (*Brassica napus* L.) and wild brown mustard [*B. juncea* (L.) Czern et Coss.] in the field. *Pest Management Science*, **65**, 753-760

- 43) Dutta, I., P. Majumder, P. Saha, K. Ray and S. Das (2005) : Constitutive and phloem specific expression of *Allim sativum* leaf agglutinin (ASAL) to engineer aphid (*Lipaphis erysimi*) resistance in transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*). *Plant Science*, **169**, 996-1007
- 44) Dutta, I., P. Saha and S. Das (2008) : Efficient *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of oilseed mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern] using leaf piece explants. *In Vitro Cellular & Developmental Biology Plant*, **44**, 401-411
- 45) Ebbs, S.D., M.M. Lasar, D.J. Brady, J. Cornish, R. Gordon and L.V. Kochian (1997) : Heavy metals in the environment, Phytoextraction of cadmium and zinc from a contaminated soil. *Journal of Environmental Quality*, **26**, 1424-1430
- 46) Ensley, B.D. (2000) : Rationale for use of phytoremediation. *In: Raskin, I. and Ensley, B. D. (eds.) Phytoremediation of toxic metals.*, p.3-11 Wiley-Interscience, New York
- 47) Erickson, L.R., N.A. Straus and W.D. Beversdorf (1983) : Restriction patterns reveal origins of chloroplast genomes in *Brassica* amphidiploids. *Theoretical and Applied Genetics*, **65**, 201-206
- 48) Evenari, M. (1949) : Germination inhibitors. *Botanical Review*, **15**, 153-194
- 49) Free, J.B. and Y. Spencer-Booth (1963) : The pollination of mustard by honeybees. *Journal of Apicultural Research*, **2**, 69-70
- 50) Free, J.B. (1993) : *Brassica juncea* L. *In: Insect pollination of crops.*, p.180-181 Academic Press, London, UK
- 51) Frello, S., K.R. Hansen, J. Jensen and R.B. Jørgensen (1995) : Inheritance of rapeseed (*Brassica napus*)-specific RAPD markers and a transgene in the cross *B. juncea* × (*B. juncea* × *B. napus*). *Theoretical and Applied Genetics*, **91**, 236-241
- 52) Gastic, K. and S.S. Korban (2007) : Transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*) plants expressing an *Arabidopsis* phytochelatin synthase (AtPCS1) exhibit enhanced As and Cd tolerance. *Plant Molecular Biology*, **64**, 361-369
- 53) Getinet, A., G. Rakow, J.P. Raney and R.K. Downey (1997) : Glucosinolate content in interspecific crosses of *Brassica carinata* with *B. juncea* and *B. napus*. *Plant Breeding*, **116**, 39-46
- 54) GhoshDastidar, N. and N.S. Varma (1999) : A study on intercrossing between transgenic *B. juncea* and other related species. *Proceedings of the 10th International Rapeseed Congress, Australia*, Contribution No 244
- 55) Goswami, R. and J. Devi (2002) : Intergeneric hybridization of Indian mustard (*Brassica juncea*) with taramira (*Eruca sativa*). *Indian Journal of Agricultural Sciences*, **72**, 436-438
- 56) Goyal, R.K., J.B. Chowdhury and R.K. Jain (1997) : Development of fertile *Brassica juncea* × *B. tournefortii* hybrids through embryo rescue. *Cruciferae Newsletter*, **19**, 19-20
- 57) Gundimeda, H.R., S. Prakash and K.R. Shivanna (1992) : Intergeneric hybrids between *Enarthrocarpus lyratus*, a wild species, and crop brassicas. *Theoretical and Applied Genetics*, **83**, 655-662
- 58) Gupta, R.R. (1976) : Heterosis in certain inter varietal crosses in Indian mustard [*Brassica juncea* (L.) Czern & Coss.]. *Indian Journal of Agricultural Research*, **10**, 125-128
- 59) Gupta, S.K. (1997) : Production of interspecific and intergeneric hybrids in *Brassica* and *Raphanus*. *Cruciferae Newsletter*, **19**, 21-22
- 60) Harberd, D. J. and E. D. McArthur (1980) : Meiotic analysis of some species and genus hybrids in the Brassiceae. *In: Tsunoda, S., Hinata, K. and Gómez-Campo, C. (eds.) Brassica crops and wild allies*. P.65-67 Japan Scientific Societies Press, Tokyo
- 61) Hasegawa, I. (2002) : Phytoremediation: a novel strategy for removing toxic heavy metals from contaminated soils using plants. *Farming Japan*, **36**, 10-15
- 62) Havey, M.J. (2004) : The use of cytoplasmic male sterility for hybrid seed production. *In: Daniell, H. and Chase, C. (eds.) Molecular biology and biotechnology of plant organelles.*, p.617-628 Springer, Dordrecht, The Netherlands
- 63) 早川孝彦・栗原宏幸 (2002) : 重金属環境汚染に対するファイトレメディエーション技術の実用化に向けて. *環境バイオテクノロジー学会誌*, **2**, 103-105
- 64) Hedge, I.C. (1976) : A systematic and geographical survey of the Old World Cruciferae. *In: Vaughn, A.*

- MacLeod, J. and Jones B. M. G. (eds.) The biology and chemistry of the Cruciferae., p.1-45 Academic Press, London
- 65) Heenan, P.B., M.I. Dawson, R.G. Fitzjohn and A.V. Stewart (2007) : Experimental hybridization of *Brassica* species in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **45**, 53-66
- 66) 日向康吉 (1997) : アブラナ, 双子葉類, 種子植物. *In*: 植物の世界6, 朝日百科., p.203 朝日新聞社週刊 百科編集部, 朝日新聞社
- 67) 北海道ブルーリスト (2010) : カラシナ, 北海道外来種データベース. <http://bluelist.ies.hro.or.jp/db/detail.php?k=08&cd=603>
- 68) 星川清親 (1987) : カラシナ. *In*: 改訂増補 栽培植物の起源と伝播., p.92-93 二宮書店, 東京
- 69) Howard, A., G.L.C. Howard and K. Abdur Rahman (1916) : Studies in Indian oilseeds I. Safflower and mustard. *Memoirs of the Department of Agriculture in India. Botanical series*, **7**, 214-272
- 70) Huiming, P.U., Q.I. Cunkou, Z.H.A.N.G. Jiefu, F.U. Shouzhong, G.A.O. Jianqin and C.H.E.N. Song (2007) : Studies on gene flow from GM herbicide-tolerant rapeseed (*B. napus*) to other species of crucifers. *In*: Proceedings of the 12th International Rapeseed Congress., p.79-81
- 71) 幾瀬マサ (1956) : 日本植物の花粉., p.80 廣川書店, 東京
- 72) Inomata, N. (1991) : Intergeneric hybridization in *Brassica juncea* × *Sinapis pubescens* and *B. napus* × *S. pubescens*, and their cytological studies. *Cruciferae Newsletter*, **14/15**, 10-11
- 73) Inomata, N. (1994) : Interspecific hybridization between *Brassica juncea* and *Diplotaxis virgata*, and their cytology. *Cruciferae Newsletter*, **16**, 30-31
- 74) Inomata, N. (1998) : Production of the hybrids and progenies in the intergeneric cross between *Brassica juncea* and *Diplotaxis erucoides*. *Cruciferae Newsletter*, **20**, 17-18
- 75) Inomata, N. (2001) : Intergeneric hybridization between *Brassica juncea* and *Erucastrum virgatum* and the meiotic behavior of F<sub>1</sub> hybrids. *Cruciferae Newsletter*, **23**, 17-18
- 76) Inomata, N. (2003) : Production of intergeneric hybrids between *Brassica juncea* and *Diplotaxis virgate* through ovary culture, and the cytology and crossability of their progenies. *Euphytica*, **133**, 57-64
- 77) J-BCH (バイオセーフティクリアリングハウス) (2015) : <https://ch.biodic.go.jp/bch/OpenList.do>,
- 78) James, C. (2012) : Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2011. ISAAA Brief No. 43, p.214-215. ISAAA: Ithaca, NewYork
- 79) Johnston, J.S., A.E. Pepper, A.E. Hall, Z.J.. Chen, G. Hodnett, J. Drabek, R. Lopez and H.J. Price (2005) : Evolution of genome size in Brassicaceae. *Annals of Botany*, **95**, 229-235
- 80) Jørgensen, R.B., B. Andersen, T.P. Hauser, L. Landbo, T.R. Mikkelsen and H. Østergård (1998) : Introgression of crop genes from oilseed rape (*Brassica napus*) to relative wild species - An avenue for the escape of engineered genes. *Acta Horticulturae*, **459**, 211-217
- 81) Kakizaki, Y. (1925) : A preliminary report of crossing experiments with Cruciferous plants, with special reference to sexual compatibility and matroclinous hybrids. *Japanese Journal of Genetics*, **3**, 49-82
- 82) Kamala, T. (1983) : A study on the cytogenetic homoeologies between *Raphanus* and *Brassica* genomes. *Indian Journal of Botany*, **6**, 131-140
- 83) 金井弘夫・清水建美・近田文弘・濱崎恭美 (2008) : 都道府県別帰化植物分布図 (作業地図)., p.53 金井弘夫
- 84) 環境省 (2010) : 平成23年度遺伝子組換え生物による影響監視調査報告書. <http://www.bch.biodic.go.jp/download/natane/H23natanetyousa.pdf>
- 85) Kanrar, S., J. Venkateswari, P.B. Kirti and V.L. Chopra (2002) : Transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*) with resistance to the mustard aphid (*Lipaphis erysimi* Kalt.). *Plant Cell Reports*, **20**, 976-981
- 86) Kanrar, S., J. Venkateswari, P. Dureja, P.B. Kirti and V.L. Chopra (2006) : Modification of erucic acid content in Indian mustard (*Brassica juncea*) by up-regulation and down-regulation of the *Brassica juncea* Fatty Acid elongation 1 (*BjFAE1*) gene. *Plant Cell Reports*, **25**, 148-155
- 87) Katiyar, R.K. and R. Chamola (1995) : Useful end products from *Brassica juncea* × *B. carinata* and *Brassica juncea* × *B. campestris* crosses. *Cruciferae Newsletter*, **17**, 20-21
- 88) Katiyar, R.K. and R. Chamola (1998) : Tetralocular

- Brassica juncea*: a new productive variability through interspecific hybridization. *Cruciferae Newsletter*, **20**, 19-20
- 89) Katiyar, R.K. and R. Chamola (2007) : Assessment of yield penalty in hybrids due to alien cytoplasm in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern. & Coss.). *Cruciferae Newsletter*, **26**, 17-18
- 90) Kayser, A., K. Wenger, A. Keller, W. Attinger, H.R. Felix, S.K. Gupta and R. Schulin (2000) : Enhancement of phytoextraction of Zn, Cd, and Cu from calcareous soil: the use of NYA and sulfur amendments. *Environmental Science & Technology*, **34**, 1778-1783
- 91) Khatikarn, B., Y. Shinohara, H. Namai and Y. Suzuki (1991) : Interspecific variations in flowering habits in mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern. et Coss.). *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, **35**, 71-78
- 92) Kirti, P.B., T. Mohapatra, S. Prakash and V.L. Chopra (1995a) : A stable cytoplasmic male sterile line of *Brassica juncea* from somatic hybrid *Trachystoma ballii* × *Brassica juncea*. *Plant Breeding*, **114**, 434-438
- 93) Kirti, P.B., S.S. Banga, S. Prakash and V.L. Chopra (1995b) : Transfer of *ogu* cytoplasmic male sterility to *Brassica juncea* and improvement of the male sterile line through somatic cell fusion. *Theoretical and Applied Genetics*, **91**, 517-521
- 94) Kitamura, S. (1950) : The cultivated *Brassicaceae* of China and Japan. *Memoirs of the college of science, University of Kyoto. Series B*, **19**(3), 76-77
- 95) 北村四郎 (1947) : 本邦に栽培するアブラナ属の品類. 育種と農藝, **2**, 3-6, 67-72, 125-129, 158-159
- 96) Koch, M., B. Haubold and T. Mitchell-Olds (2001) : Molecular systematics of the Brassicaceae evidence from coding plastidic *matK* and nuclear *Chs* sequences. *American Journal of Botany*, **88**, 534-544
- 97) 小嶋 操 (1988) : ワサビの辛味と機能性成分. 食品と開発, **23**, 32-35
- 98) 国土交通省 (2012) : 河川水辺の国勢調査, 河川環境データベース. <http://mizukoku.nilim.go.jp/ksnkankyo/index.html>
- 99) 国立科学博物館 (2012) : 標本・資料統合データベース. <http://db.kahaku.go.jp/webmuseum/>
- 100) 近田文弘・清水建美・濱崎恭美 (2006) : 都道府県別帰化植物分布表. *In*: 帰化植物を楽しむ., p.178-179
- トンボ出版, 大阪
- 101) Kumar, P.B.A.N., H. Dushenkov and I. Raskin (1995) : Phytoextraction the use of plants to remove heavy metals from soils. *Environmental Science & Technology*, **29**, 1232-1238
- 102) 熊沢三郎・阿部定夫 (1955) : からし菜類の品種に関する研究. 園芸学会雑誌, **24**, 69-84
- 103) 熊沢三郎 (1965) : 蔬菜園芸各論., p.399-407 養賢堂, 東京
- 104) 草川知行・平館俊太郎・藤井義晴・高崎 強 (2000) : カラシナ (*Brassica juncea* Coss.) 由来の揮発性物質による雑草の発芽抑制. 千葉県農業試験場研究報告, **41**, 29-34
- 105) Lagercrantz, U. and D.J. Lydiate (1996) : Comparative genome mapping in *Brassica*. *Genetics*, **144**, 1903-1910
- 106) Lei, L., C.N. Stewart Jr, Z.-X. Tang and W. Wei (2011) : Dynamic expression of green fluorescent protein and *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac endotoxin in interspecific hybrids and successive backcross generations (BC<sub>1</sub> and BC<sub>2</sub>) between transgenic *Brassica napus* crop and wild *Brassica juncea*. *Annals of Applied Biology*, **159**, 212-219
- 107) Levy, R. (1995) : Wild flower of Japan, A field guide., p.92-93 講談社インターナショナル, 東京
- 108) Li, Z., J.G. Wu, Y. Liu, H.L. Liu and W.K. Heneen (1998) : Production and cytogenetics of the intergeneric hybrids *Brassica juncea* × *Orychophragmus violaceus* and *B. carinata* × *O. violaceus*. *Theoretical and Applied Genetics*, **96**, 251-265
- 109) Liu, Y.B., W. Wei, K.P. Ma and H. Darmency (2010) : Backcrosses to *Brassica napus* of hybrids between *B. juncea* and *B. napus* as a source of herbicide-resistant volunteer-like feral populations. *Plant Science*, **179**, 459-465
- 110) Lokanadha, R.D. and N. Sarla (1994) : Hybridization of *Brassica tournefortii* and cultivated *Brassicaceae*. *Cruciferae Newsletter*, **16**, 32-33
- 111) Mahto, J.L. and Z.A. Haider (2004) : Heterosis in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern & Cosson). *Journal of Tropical Agriculture*, **42**, 39-41
- 112) Mason, A.S., M.N. Nelson, G. Yan and W.A. Cowling (2011) : Production of viable male unreduced gametes in *Brassica* interspecific hybrids is genotype specific and stimulated by cold temperatures. *BMC*

- Plant Biology*, **11**, 103-115
- 113) Mathias, R. (1985) : Transfer of cytoplasmic male sterility from brown mustard (*Brassica juncea* [L.] Coss.) into Rapeseed (*Brassica napus* L.). *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung (Plant Breeding)*, **95**, 371-374
- 114) 松尾和人・伊藤一幸 (2001) : *Brassica* 属3種の野生個体群の生態と混生群落における遺伝子流動の解析. 雑草研究, **40** (別), 225-225
- 115) 目時梨佳 (2010) : カラシナすき込みによるハウレンソウ萎凋病菌の発病抑制効果. 植物防疫, **64**, 7-11
- 116) Mizushima, U. (1952) : Studies on some auto- and allo-polyploids made in *Brassica*, *Sinapis*, *Eruca* and *Raphanus*. *Heredity*, **4**, 399-400
- 117) Mizushima, U. and S. Tsunoda (1967) : A plant exploration in *Brassica* and allied genera. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **17**, 249-276
- 118) 水谷純也 (1982) : 芥子油にみられる多様な生理作用 - イソチオシアネートの強い求電作用. 科学と生物, **20**, 415-417
- 119) Mohammad, A. and S.M. Sikka (1940) : Pseudogamy in Genus *Brassica*. *Current Science*, **6**, 280-282
- 120) Mohammed, S.U.B., R.M. Sung, J.J. Won, S. Sayeda, S.C. Kwan, P.L. Yong, Y.S. Won, L. Youngsook and R.L. Jang (2011) : An improved method for *Agrobacterium*-mediated genetic transformation from cotyledon explants of *Brassica juncea*. *Plant Biotechnology*, **28**, 17-23
- 121) Mohapatra, D. and Y.P.S. Bajaj (1987) : Interspecific hybridization in *Brassica juncea* × *Brassica hirta* using embryo rescue. *Euphytica*, **36**, 321-326
- 122) Mohapatra, D. and Y.P.S. Bajaj (1988) : In vitro hybridization in an incompatible cross - *Brassica juncea* × *Brassica hirta*. *Current Science*, **53**, 489-490
- 123) Mondal, K.K., R.C. Bhattacharya, K.R. Koundal and S.C. Chatterjee (2007) : Transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*) expressing tomato glucanase leads to arrested growth of *Alternaria brassicae*. *Plant Cell Reports*, **26**, 247-252
- 124) 森川弘道・高橋美佐・川村義史 (2001) : ファイトレメディエーションによる環境修復の新展開. 環境バイオテクノロジー学会誌, **1**, 1-14
- 125) Morinaga, T. (1934) : Interspecific hybridization in *Brassica*. VI. The cytology of F<sub>1</sub> hybrids of *B. juncea* and *B. nigra*. *Cytologia (Tokyo)*, **6**, 62-67
- 126) 邑田 仁・米倉浩司 (2012) : 日本維管束植物目録 北隆館, 東京
- 127) 生井兵治 (1983) : 作物遺伝資源保存のための採種法の現況Ⅱ. 飼料作物ならびに野菜 (1) アブラナ科. 育種学雑誌要旨集, **33**, 331-336
- 128) 生井兵治 (2010) : アブラナ科作物 (ブラシカ). In: 鶴飼保雄, 大澤良 (編著) 品種改良の世界史., p.355-382 悠書館, 東京
- 129) Nanda Kumar, P.B.A., S. Prakash and K.R. Shivanna (1989) : Wide hybridization in *Brassica*: Studies on interspecific hybrids between cultivated species (*B. napus*, *B. juncea*) and wild species (*B. gravinae*). *Proceedings of the 6th International Congress of the Society for the Advancement of Breeding Researches in Asia and Oceania*, **1**, 435-438
- 130) Navabi, Z.K., T. Huebert, A.G. Sharpe, I. Bancroft, I.A. Parkin and C.M.O. Neil (2013) : Conserved microstructure of the *Brassica* B Genome of *Brassica nigra* in relation to homologous regions of *Arabidopsis thaliana*, *B. rapa* and *B. oleracea*. *BMC Genomics*, **14**, 250
- 131) 西 貞夫・栗山尚志・平岡達也 (1964) : アブラナ科 (*Cruciferae*) そ菜の種間および属間交雑に関する研究 I Pseudogamyによる傾母雑種 (Matroclinous hybrid) の利用について. 園芸試験場報告, **3**, 161-250
- 132) 西 貞夫 (1986) : カラシナ. In: 野菜種類・品種名考., p.315-319 農業技術協会, 東京
- 133) Nishizawa, T., M. Tamaoki, M. Aono, A. Kubo, H. Saji and N. Nakajima (2010) : Rapeseed species and environmental concerns related to loss of seeds of genetically modified oilseed rape in Japan. *GM Crops*, **1**, 143-156
- 134) 農業環境インベントリーセンター (2008) : ナタネ等アブラナ科植物の訪花昆虫検索表. [http://www.niaes.affrc.go.jp/inventory/insect/illust\\_keys/insects\\_brassica/index.html](http://www.niaes.affrc.go.jp/inventory/insect/illust_keys/insects_brassica/index.html) (accessed 2013-2-5)
- 135) 農林水産省 (2011) : 「平成23年度遺伝子組換え植物実態調査」の結果について. <http://www.maff.go.jp/j/press/syouan/nouan/pdf/120912-02.pdf>
- 136) OECD (1997) : Consensus document on the biology of the *Brassica napus* L. (oilseed rape). Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 7. OECD
- 137) OECD (2006) : Point to consider for consensus

documents on the biology of cultivated plants.

- 138) OECD (2012) : Consensus Document on the Biology of the *Brassica* Crops (*Brassica* spp.). [http://search.oecd.org/officialdocuments/displaydocumentpdf/?cote=ENV/JM/MONO\(2012\)41&doclanguage=en](http://search.oecd.org/officialdocuments/displaydocumentpdf/?cote=ENV/JM/MONO(2012)41&doclanguage=en)
- 139) 長田武正 (1980) : セイヨウカラシナ. *In*: 原色日本帰化植物図鑑., p.263 保育社, 東京
- 140) 大場秀章 (2009) : 植物分類表 アボック社, 東京
- 141) 大沢 良・生井兵治 (1987) : ノザワナ (*Brassica campestris*) とキカラシナ (*B. juncea*) の受粉・結実に果たす花粉媒介昆虫の役割. 育種学雑誌要旨集, **37**, 453-463
- 142) Østergaard, L., S.A. Kempin, D. Bies, H.J. Klee and M.F. Yanofsky (2006) : Pod shatter-resistant *Brassica* fruit produced by ectopic expression of the *FRUITFULL* gene. *Plant Biotechnology Journal*, **4**, 45-51
- 143) Oztürk, M., K. Hinata, S. Tsunoda and C. Gómez-Campo (1983) : A general account of the distribution of the cruciferous plants in Turkey. *Ege University Journal of the Faculty of Science, Series B*, **6**(1), 87-98
- 144) Palmer, J.D., C.R. Shields, D.B. Cohen and T.J. Orton (1983) : Chloroplast DNA evolution and the origin of amphidiploid *Brassica* species. *Theoretical and Applied Genetics*, **65**, 181-189
- 145) Panjabi, P., A. Jagannath, N.C. Bisht, K.L. Padmaja, S. Sharma, V. Gupta, A.K. Pradhan and D. Pental (2008) : Comparative mapping of *Brassica juncea* and *Arabidopsis thaliana* using intron polymorphism (IP) markers: homoeologous relationships, diversification and evolution of the A, B and C *Brassica* genomes. *BMC Genomics*, **9**, 113
- 146) Paritosh, K., V. Gupta, S.K. Yadava, P. Singh, A.K. Pradhan and D. Pental (2014) : RNA-seq based SNPs for mapping in *Brassica juncea* (AABB) : synteny analysis between the two constituent genomes A (from *B. rapa*) and B (from *B. nigra*) shows highly divergent gene block arrangement and unique fragmentation patterns. *BMC Genomics*, **15**, 396
- 147) Parkin, I. (2011) : Chasing ghosts: Comparative mapping in the Brassicaceae. *In*: Schmidt, R. and Bancroft, I. (eds.) *Genetics and genomics of the Brassicaceae.*, p.153-170 Springer
- 148) Pathania, A., S.R. Bhat, V.D. Kumar, Ashutosh, P.B. Kirti, S. Prakash and V.L. Chopra (2003) : Cytoplasmic male sterility in alloplasmic *Brassica juncea* carrying *Diplotaxis catholica* cytoplasm: molecular characterization and genetics of fertility restoration. *Theoretical and Applied Genetics*, **107**, 455-461
- 149) Pilon-Smits, E.A.F. (2005) : Phytoremediation. *Annual Review of Plant Biology*, **56**, 15-39
- 150) Piquemal, J., E. Cinquin, F. Couton, C. Rondeau, E. Seignoret, I. Doucet, D. Perret, M.J. Villeger, P. Vincourt and P. Blanchard (2005) : Construction of an oilseed rape (*Brassica napus* L.) genetic map with SSR markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **111**, 1514-1523
- 151) Plieske, J., D. Struss and G. Röbbelen (1998) : Inheritance of resistance derived from the B-genome of *Brassica* against *Phoma lingam* in rapeseed and the development of molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **97**, 929-936
- 152) Pradhan, A.K., A. Mukhopadhyay and D. Pental (1991) : Identification of the putative cytoplasmic donor of a CMS system in *Brassica juncea*. *Plant Breeding*, **106**, 204-208
- 153) Pradhan, A.K., Y.S. Sodhi, A. Mukhopadhyay and D. Pental (1993) : Heterosis breeding in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern & Coss) : Analysis of component characters contributing to heterosis for yield. *Euphytica*, **69**, 219-229
- 154) Pradhan, A.K., V. Gupta, A. Mukhopadhyay, N. Arumugam, Y.S. Sodhi and D. Pental (2003) : A high-density linkage map in *Brassica juncea* (Indian mustard) using AFLP and RFLP markers. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 607-614
- 155) Prakash, S. and K. Hinata (1980) : Taxonomy, cytogenetics and origin of crop *Brassicaceae*, a review. *Opera Botanica*, **55**, 3-57
- 156) Prakash, S. and V.L. Chopra (1990) : Reconstruction of allopolyploid Brassicas through non-homologous recombination: introgression of resistance to pod shatter in *Brassica napus*. *Genetical Research*, **56**, 1-2
- 157) Prakash, S., P.B. Kirti, S.R. Bhat, K. Gaikwad, V. Dinesh Kumar and V.L. Chopra (1998) : A *Moricandia arvensis* - based cytoplasmic male sterility and fertility restoration system in *Brassica juncea*. *Theoretical and Applied Genetics*, **97**, 488-492

- 158) Prakash, S., I. Ahuja, H.C. Upreti, V. Dinesh Kumar, S.R. Bhat, P.B. Kirti and V.L. Chopra (2001) : Expression of male sterility in alloplasmic *Brassica juncea* with *ErUCAstrum canariense* cytoplasm and the development of fertility restoration system. *Plant Breeding*, **120**, 479-482
- 159) Prasad, C., B.K. Singh and U.C. Mehta (1997) : Appearance of the matroclinous hybrids in *Brassicaceae*. *Cruciferae Newsletter*, **19**, 27-28
- 160) Prasad, K.V.S.K., P. Sharmila, P.A. Kumar and P.P. Saradhi (2000) : Transformation of *Brassica juncea* (L.) Czern with bacterial *codA* gene enhances its tolerance to salt stress. *Molecular Breeding*, **6**, 489-499
- 161) Rahman, L. (1976) : Inheritance of the contents of erucic, eicosenoic, linolenic, linoleic and oleic acids in crosses between *Brassica juncea* (L.) Czern. & Coss. and *B. carinata* A. Br. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, **46**, 192-198
- 162) Rajagopal, D., P. Agarwal, W. Tyagi, S.L. Singla-Pareek, M.K. Reddy and S.K. Sopory (2007) : *Pennisetum glaucum* Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter confers high level of salinity tolerance in transgenic *Brassica juncea*. *Molecular Breeding*, **19**, 137-151
- 163) Rakow, G. and D.L. Woods (1987) : Outcrossing in rape and mustard under Saskatchewan prairie conditions. *Canadian Journal of Plant Science*, **67**, 147-151
- 164) Ramchiary, N., K.L. Padmaja, S. Sharma, V. Gupta, Y.S. Sodhi, A. Mukhopadhyay, N. Arumugam, D. Pentel and A.K. Pradhan (2007) : Mapping of yield influencing QTL in *Brassica juncea*: implications for breeding of a major oilseed crop of dryland areas. *Theoretical and Applied Genetics*, **115**, 807-817
- 165) Rao, G.V., V. Batra-Sarup, S. Prakash and K.R. Shivanna (1994) : Development of a new cytoplasmic male-sterile system in *Brassica juncea* through wide hybridization. *Plant Breeding*, **112**, 171-174
- 166) Rao, G.U., M. Lakshmikumaran and K.R. Shivanna (1996) : Production of hybrids, amphiploids and backcross progenies between a cold-tolerant wild species, *ErUCAstrum abyssinicum* and crop brassicas. *Theoretical and Applied Genetics*, **92**, 786-790
- 167) Rao, G.U. and K.R. Shivanna (1997) : Alloplasmics of *B. juncea* as bridge-species for development of alloplasmics of other crop Brassicas. *Cruciferae Newsletter*, **19**, 29-30
- 168) Rawat, D.S. and I.J. Anand (1979) : Male sterility in Indian mustard. *Indian Journal of Genetics & Plant Breeding*, **39**, 412-415
- 169) Rhee, W.Y., Y.H. Cho and K.Y. Paek (1997) : Seed formation and phenotypic expression of intra- and inter-specific hybrids of *Brassica* and intergeneric hybrids obtained by crossing with *Raphanus*. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science*, **38**, 353-360
- 170) Rieger, M., C. Preston and S. Powles (1999) : Risks of gene flow from transgenic herbicide-resistant canola (*Brassica napus*) to weedy relatives in southern Australian cropping systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, **50**, 115-128
- 171) Romkens, P., L. Bouwman, J. Japenga and C. Deaaisma (2002) : Potentials and drawbacks of chelate-enhanced phytoremediation of soils. *Environmental Pollution*, **116**, 109-121
- 172) Roy, N.N. (1980) : Species crossability and early generation plant fertility in interspecific crosses of *Brassica*. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, **12**, 43-54
- 173) Roy, N.N. (1984) : Interspecific transfer of *Brassica juncea*-type high blackleg resistance to *Brassica napus*. *Euphytica*, **33**, 295-303
- 174) Sabharwal, P.S. and J. Doležel (1993) : Interspecific hybridization in *Brassica*: Application of flow cytometry for analysis of ploidy and genome composition in hybrid plants. *Biologia Plantarum*, **35**, 169-177
- 175) Sacristán, M.D. and M. Gerdemann (1986) : Different behavior of *Brassica juncea* and *B. carinata* as sources of *Phoma lingam* resistance in experiments of interspecific transfer to *B. napus*. *Plant Breeding*, **97**, 304-314
- 176) Salisbury, P. (1989) : Potential utilization of wild crucifer germplasm in oilseed *Brassica* breeding. In: Proc. ARAB 7th Workshop, Toowoombu, Queensland, Australia., p.51-53
- 177) Salt, D.E., M. Blaylock, N.P.D.A. Kumar, V. Dushenkov, B.D. Ensley, I. Chet and I. Raskin (1995a) : Phytoremediation: A novel strategy for the removal of

- toxic metals from the environment using plants. *Nature Biotechnology*, **13**, 468-474
- 178) Salt, D.E., R.C. Prince, I.J. Pickering and I. Raskin (1995b) : Mechanism of cadmium mobility and accumulation in Indian mustard. *Plant Physiology*, **109**, 1427-1433
- 179) Sandhu, S.K. and V.P. Gupta (2000) : Interspecific hybridization among digenomic species of *Brassica*. *Crop Improvement*, **27**, 195-197
- 180) 皿嶋正雄 (1990) : 第3節 アブラナ科作物の起源・伝播・進化・分化. *In: 種・属間交雑によるアブラナ科作物の育種学 (I)*, p.20 落合書店, 宇都宮
- 181) Sarmah, B.K. and N. Sarla (1995) : Overcoming prefertilization barriers in the cross *Diplotaxis siettiana* × *Brassica juncea* using irradiated menthor pollen. *Biologia Plantarum*, **37**, 329-334
- 182) Schelfhout, C.J., R. Snowdon, W.A. Cowling and J.M. Wroth (2006) : Tracing B-genome chromatin in *Brassica napus* × *B. juncea* interspecific progeny. *Genome*, **49**, 1490-1497
- 183) Schmidt, R., A. Acarkan and K. Boivin (2001) : Comparative structural genomics in the Brassicaceae family. *Plant Physiology and Biochemistry*, **39**, 253-262
- 184) Sharma, T.R. and B.M. Singh (1992) : Transfer of resistance to *Alternaria brassicae* in *Brassica juncea* through interspecific hybridization among *Brassicaceae*. *Journal of Genetics & Breeding*, **46**, 373-378
- 185) Sheikh, F.A., S. Bangam, S.S. Banga, S. Najeeb, G.A. Parray and A.G. Rather (2009) : Cytogenetic studies of F<sub>1</sub> and backcross generations of Ethiopian mustard (*Brassica carinata*) and Indian mustard (*Brassica juncea*). *Cruciferae Newsletter*, **28**, 10-11
- 186) 清水矩宏・森田弘彦・廣田伸七 (2003) : 日本帰化植物写真図鑑 - Plant invader 600種 -, p.90-91 全国農村教育協会, 東京
- 187) 清水建美 (2003) : 日本の帰化植物., p.82-83 平凡社, 東京
- 188) Sihag, R.C. (1986) : Insect pollination increases seed production in cruciferous and umbelliferous crops. *Journal of Apicultural Research*, **25**, 121-126
- 189) Singh, D., N. Chandra and P.P. Gupta (1997) : Inheritance of powdery mildew resistance in interspecific crosses of Indian and Ethiopian mustard. *Annals of Biology (Hissar)*, **13**, 73-77
- 190) Sinskaja, E.N. (1928) : The oleiferous plants and root crops of the family Cruciferae. *Bulletin Of Applied Botany, Of Genetics And Plant-breeding*, **19**, 1-648
- 191) Song, X. and S. Qiang (2003) : Sexual compatibility of three species of oilseed rape (*Brassica* spp.) with wild rapes (*B. juncea* var. *gracilis* Tsen et Lee) and the fitness of F<sub>1</sub>-potential for gene transfer. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, **9**, 357-361
- 192) Song, X., K. Munns, S. Qiang, R. Blackshaw and E. Sharma (2009) : Detection and quantification of 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase (*cp4 epsps*) upon *Brassica napus* × *Brassica juncea* outcrossing using real-time PCR. *European Food Research and Technology*, **228**, 939-944
- 193) Song, X., Z. Wang, J. Zuo, C. Huangfu and S. Qiang (2010) : Potential gene flow of two herbicide-tolerant transgenes from oilseed rape to wild *B. juncea* var. *gracilis*. *Theoretical and Applied Genetics*, **120**, 1501-1510
- 194) Takahata, Y., T. Takeda and N. Kaizuma (1993) : Wide hybridization between *Moricandia arvensis* and *Brassica* amphidiploid species (*B. napus* and *B. juncea*). *Euphytica*, **69**, 155-160
- 195) 竹松哲夫・一前宣正 (1998) : *Brassica juncea* Czern. セイヨウカラシナ. *In: 世界の雑草II 離弁花類*, p.400-401 全国農村教育協会, 東京
- 196) Takeshita, M., M. Kato and S. Tokumasu (1980) : Application of ovule culture to the production of intergeneric hybrids in *Brassica* and *Raphanus*. *Japanese Journal of Genetics*, **55**, 373-387
- 197) Tokumasu, S. (1971) : Effect of dry and wet storage upon seed dormancy in cruciferous vegetables. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, **40**, 23-28
- 198) Tokumasu, S. (1975) : Prolonged dormancy in the seeds preserved in harvested fruits of *Brassica* vegetables. *Scientia Horticulturae*, **3**, 267
- 199) 徳増 智・柿原文香・加藤正弘 (1981) : アブラナ科作物種子の乾燥貯蔵及び莢中保存による休眠の変化. *園芸学会雑誌*, **50**, 208-214
- 200) Truco, M.J., J. Hu, J. Sadowski and C.F. Quiros (1996) : Inter- and intra-genomic homology of the *Brassica* genomes: implications for their origin and evolution. *Theoretical and Applied Genetics*, **93**, 1225-1233

- 201) 豊田剛己 (2009) : ミミズと土壤病害 農業および園芸, **84**, 213-218
- 202) Tsuda, M., K. Konagaya, A. Okuzaki, Y. Kaneko and Y. Tabei (2011) : Occurrence of metaxenia and false hybrids in *Brassica juncea* L. cv. Kikarashina × *B. napus*. *Breeding Science*, **61**, 358-365
- 203) Tsuda, M., A. Okuzaki, Y. Kaneko and Y. Tabei (2012a) : Relationship between hybridization frequency of *Brassica juncea* × *B. napus* and distance from pollen source (*B. napus*) to recipient (*B. juncea*) under field conditions in Japan. *Breeding Science*, **62**, 274-281
- 204) Tsuda, M., A. Okuzaki, Y. Kaneko and Y. Tabei (2012b) : Persistent C genome chromosome regions identified by SSR analysis in backcross progenies between *Brassica juncea* and *B. napus*. *Breeding Science*, **62**, 328-333
- 205) 津田麻衣・田部井豊 (2013) : セイヨウナタネからカラシナへの遺伝子浸透 — 雑種後代におけるセイヨウナタネ由来染色体領域の残存性の解析 —. 関東雑草研究会報, **24**, 34-43
- 206) Tsuda, M., R. Ohsawa and Y. Tabei (2014) : Possibilities of direct introgression from *Brassica napus* to *B. juncea* and indirect introgression from *B. napus* to related Brassicaceae through *B. juncea*. *Breeding Science*, **64**, 74-82.
- 207) 角田重三郎 (1991) : アブラナ連栽培植物のルーツ [4] クロカラシ・シロカラシ・カラシナのルーツ. 農業および園芸, **66**, 793-798
- 208) U, N. (1935) : Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Japanese Journal of Botany*, **7**, 389-452
- 209) Uchimiya, H. and S.G. Wildman (1978) : Evolution of fraction I protein in relation to origin of amphidiploid *Brassica* species and other members of the Cruciferae. *Journal of Heredity*, **69**, 299-303
- 210) Vaughan, J.G. and K.E. Gordon (1973) : A taxonomic study of *Brassica juncea* using the techniques of electrophoresis, gas-liquid chromatography and serology. *Annals of Botany*, **37**, 167-184
- 211) Vavilov, N.I. (1949) : The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants., 13, p.1-364 Chronica Botanica Co.
- 212) Vyas, P., S. Prakash and K.R. Shivanna (1995) : Production of wide hybrids and backcross progenies between *Diplotaxis eruroides* and crop brassicas. *Theoretical and Applied Genetics*, **90**, 549-553
- 213) 我妻忠雄・俵谷圭太郎・石川覚・栗原宏幸・早川孝彦・青木康宏・菊池敦子・東條正典 (2002) : *Brassica* 属植物におけるカドミウム集積能の比較. 日本土壤肥料学会講演要旨集, **49**, 253
- 214) Wang, Y.P. and P. Luo (1998) : Intergeneric hybridization between *Brassica* species and *Crambe abyssinica*. *Euphytica*, **101**, 1-7
- 215) Wang, X., H. Wang, J. Wang, R. Sun, J. Wu, S. Liu, Y. Bai, J.H. Mun *et al.* (2011) : The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, **43**, 1035-1039
- 216) Warwick, S.I., A. Francis and I.A. Al-Shehbaz (2006) : Brassicaceae: species checklist and database on CD-Rom. *Plant Syst Evol.*, **259**, 249-258.
- 217) Warwick, S.I., A. Francis and P.K. Gugel (2009) : Guide to Wild Germplasm of *Brassica* and Allied Crops (tribe Brassiceae, Brassicaceae) 3rd Edition. <http://www.brassica.info/info/publications/guide-wild-germplasm.php>
- 218) Yamagishi, H. and I. Takayanagi (1982) : Cross-compatibility of Hakuran (artificially synthesized *Brassica napus*) with *Brassica* vegetables. *Cruciferae Newsletter*, **7**, 34-35
- 219) 山岸 博 (1989) : カラシナ, 7. 菜類. *In*: 松尾孝嶺 (監修) 植物遺伝資源集成., p.894-898 講談社サイエンスティフィク, 東京
- 220) Yang, Y.W., K.N. Lai, P.Y. Tai and W.H. Li (1999) : Rates of nucleotide substitution in angiosperm mitochondrial DNA sequences and dates of divergence between *Brassica* and other angiosperm lineages. *Journal of Molecular Evolution*, **48**, 597-604
- 221) Yashiro, K., Y. Sakai and H. Namai (1999) : Relationships between pollen-ovule ratio and autofertility, self-compatibility, automatic self-pollination ability in heterogeneous incomplete autogamous plants, Thai mustard. *Breeding Science*, **49**, 39-42
- 222) 八城和敏・大澤 良・牛田典孝・生井兵治 (2001) : からしな類 (*Brassica juncea*) における生殖様式の品種間差異. 育種学研究, **3**, 21-30

- 223) 吉武貞敏 (1977) : カラシナ. *In*: 野菜園芸大事典編集委員会 (編) 清水茂 (監修) 野菜園芸大事典., p.1237-1246 養賢堂, 東京
- 224) Zhang, G.Q., W.J. Tang, H.H. Gu, W.J. Song and E.J.J. Momoh (2003) : Plant regeneration from the hybridization of *Brassica juncea* and *B. napus* through embryo culture. *Journal of Agronomy and Crop Science*, **189**, 347-350
- 225) Zhao, H.-C., D.-Z. Du, Q.-Y. Li, M.-N. Zhang and Q.-L. Yu (2003) : Interspecific distant hybridization between *Brassica juncea* with multiluculus and *Brassica napus*. *Xibei Zhiwu Xuebao*, **23**, 1587-1591
- 226) Zhu, Y.L., A.H. Elizabeth, T.A.S. Pilon-Smits, S.U. Weber, L. Jouanin and N. Terry (1999) : Cadmium tolerance and accumulation in Indian mustard is enhanced by overexpressing  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase. *Plant Physiology*, **121**, 1169-1177
- 227) Zohary, M. (1973) : Geobotanical foundations of the Middle East. Vol. 1., p.77-103 Gustav Fischer Verlag, Stuttgart

### Ⅲ アブラナ、セイヨウアブラナ

#### 第1章 分類学的位置づけと分布

##### 1. 分類

アブラナおよびセイヨウアブラナは2009年に発表されたAPGIII分類体系に基づく下記のような植物分類学上の位置 (大場, 2009; 邑田・米倉, 2012) にある。

- 真正双子葉類 (Dicotyledons)
  - アオイ群 (Malvids (*Eurosids II*))
    - アブラナ目 (Brassicales)
      - アブラナ科 (Brassicaceae = Cruciferae)
        - アブラナ属 (*Brassica*) (山岸, 1989)
          - アブラナ *Brassica rapa* L. var. *oleifera* DC.
            - セイヨウアブラナ *Brassica napus* L.

アブラナはアブラナ科に属し、アブラナ科を示すCruciferaeは、対角線上にある4枚の花弁を持つ花の形が十字架 (Crucifer) に似ていることに由来している。

リンネは、「*B. rapa*」は茎部の肥大がみられる形態を持つ種であり、「*B. campestris*」は、茎部肥大などがみられない雑草的な形態の種として、2つの異なる種を記載した。1833年にこれらは同種として分類群をカブ・ハク

サイ類 (*B. rapa*) に結合された (Toxeopus et al., 1984)。

カブ・ハクサイ類には、種内で作物種として分化した多様な変種 (variety) があり、アブラナ (*B. rapa* L. var. *oleifera*)、カブ (*B. rapa* L. var. *rapa*)、ハクサイ (*B. rapa* L. var. *glabra*) およびタイサイ (*B. rapa* L. var. *chinensis*) などがある。セイヨウアブラナはセイヨウアブラナ (*B. napus* L.) とルタバガ (*B. napus* var. *napobrassica*) の2変種が知られている (表2)。

#### 2. 起源と伝播

図2はアブラナ属作物の3つの基本種 (アブラナ、クロガラシ、キャベツ類) の自生地と、それらの間に自然の種間交雑で成立した3つの二基四倍体種 (セイヨウアブラナ、カラシナ、アビシニアガラシ) の成立地を示している。

アブラナ属の祖先は、 $x=4$ を基本染色体数とする植物であったが、6,500万年前にゲノムの二倍加が起こっている (Lysak et al., 2006)。その後、約2,000万年前にはシロイヌナズナとアブラナ属の3つの基本種の祖先が分岐し、1,600万年前には三倍加が起こった (Lysak et al., 2006)。アブラナ属の3つの基本種のうち、クロガラシ系列とキャベツ類/カブ・ハクサイ類系列は約800-1,400万年前に分岐した (Lysak et al., 2006)。その後、クロガラシ系列の花粉が後者の系列のカブ・ハクサイ類系列の雌蕊に自然受粉して生じた種間雑種が基になりダイコン類が分岐した (Yang et al., 2002)。カブ・ハクサイ類とキャベツ類の分岐は約400万年前に起こった (Lysak et al., 2006)。このように、複数の染色体が融合して数を減らし、かつ染色体が構造変化しながら $2n=16, 18, 20$ で安定し、染色体構造が複雑な二倍体のアブラナ (AA)、クロガラシ (BB)、キャベツ類 (CC) が成立した (Yang et al., 2002)。その後、それらの間で自然に種間交雑が発生し、3つの二基四倍体種 (セイヨウアブラナ、カラシナ、アビシニアガラシ) が成立した (図1)。

アブラナの野生種はヨーロッパ、ロシア、中央アジア、中近東に分布し、ヨーロッパおよびアフガニスタンに起源中心があるとされている。アジアと中近東のタイプはアフガニスタンに起源し、東方への移入とともに栽培化が始まったと考えられる。Prakash and Hinata (1980) は油用アブラナはヨーロッパとアジアの異なる系統が個別に改良されたことを示唆している。最近の葉緑体とミトコンドリアDNAの解析によると (Song and Osborn, 1992)、*B. montana* ( $n=9$ ) がアブラナとキャベツ類の細胞質のもととなったプロトタイプに近いことが



図9 アブラナの世界の分布 (Holm *et al.*, 1997)

示されている。

セイヨウアブラナは約1万年前にアブラナとキャベツ類との種間交雑で生じた。これは両種がヨーロッパの大西洋沿岸あるいは地中海沿岸にそって自生していたことによると考えられており、16世紀にヨーロッパ全域に拡大し、17-18世紀にアメリカ大陸、19世紀にアジアに拡散したとされている (OECD, 2012)。

### 3. 分布域と生育環境

#### 1) 世界における分布

##### ア) アブラナ

ヨーロッパ原産であり、温帯に分布する。地域的にはヨーロッパ、北アフリカ、アジア、オセアニア、北アメリカに見られる (図9)。ムギ類に混入して各地に広まった (竹松・一前, 1998a)。アブラナの分布は湾岸、低地、高原、丘陵地、2,300 mにおよぶ山地にまで広がっている (Warwick and Francis, 1994)。ヨーロッパでは、路側、耕地、埠頭、街中、荒地、川堤で野生化し、ごく普通に見られる。最近では、カナダやアメリカでも雑草化しており (Muenscher, 1980)、カナダでは攪乱地、空き地、庭、道側、荒地で見られる (Warwick and Francis, 1994)。気象環境や土壌環境に対する適応性が大きい (竹松・一前, 1998a)。

雑草として問題となっているアブラナの亜種は以下の通りである (竹松・一前, 1998a)。

*B. rapa* L. ssp. *sylvestris* (L.) Janchen : wild turnip と称される世界中に分布する一年生雑草である。

*B. rapa* L. ssp. *oleifera* (DC.) Metzg. : イギリス・オーストラリアでは bird rape、アメリカでは birdsrape mustard と称され、搾油用の *B. rapa* が雑草化したもので世界的にみられる雑草である。

*B. rapa* L. ssp. *rapa* (DC.) Metzg. : セイヨウカブといい、飼料用の栽培種であるが、ヨーロッパ・オーストラリア・アメリカで雑草化している。

これら3亜種は、いずれもアブラナとの判別は難しい。

##### イ) セイヨウアブラナ

ヨーロッパ原産であり、温帯に分布する。地域的にはヨーロッパ、アジア、アフリカ、オセアニア、南北アメリカに見られる。油料作物として世界各地に広まり、路傍、耕地、埠頭、街中、荒地、川堤で野生化しており、ごく普通に見られる (竹松・一前, 1998b; OECD, 2012)。他のアブラナ属植物と同じように、路傍や工場跡地など定期的に人為的管理が行われる攪乱地に自生化しやすいことが知られている (竹松・一前, 1998b; OECD, 2012)。

#### 2) 日本における分布

##### ア) アブラナ

一般には、栽培アブラナが各地で野生化し、道端、草地、土手に生育しているとされているが、「河川水辺の国勢調査」 (国土交通省, 2012) では新潟、長野、宮崎、熊

本の4県、近田ら(2006)においても福島、栃木、千葉、大分に分布するとされているだけである。各県の植物誌によれば、岩手、群馬、千葉、東京、神奈川、新潟、長野、静岡、岡山、愛媛、大分での自生が確認されている。いずれにしても自生アブラナの国内での分布は限られた地域である。

#### イ) セイヨウアブラナ

河川敷や路傍に自生するセイヨウアブラナは栽培種からの逸出種と考えられている(清水ら, 2008)。近田ら(2006)ならびに「河川水辺の国勢調査」(国土交通省, 2012)、さらに各県の植物誌調査によれば、奈良、長崎、沖縄を除く全都道府県で自生が確認されている。

## 第2章 形態的特性

### 1. アブラナ

若い葉は無毛あるいはわずかに剛毛があり、部分的に茎を抱く(図4)。茎はよく分岐する。ただし分岐の程度はバイオタイプや品種、環境条件によって異なる。最も高い葉の葉腋で分枝し、各枝の先端に花序がつく。下位の葉はわずかに鋸歯があるか、羽状分裂で葉柄がある。上位の葉は無柄で、全縁に近く長方形皮針形である。細長い総状花序を持ち、花は淡黄色で頂点に密集する。総状花序の開花は基部から始まり、上に向かって進む(Downey et al., 1980)(表3)。

### 2. セイヨウアブラナ

主に10-15の無毛葉と(Colton and Sykes, 1992)、下葉には頭大羽状複葉をもち、わずかに硬くごわごわし、有柄。真ん中から上葉は長楕円皮針形であり、厚く、抱茎しており無柄(Bailey, 1976)。葉の色は、暗めの青みがかかった緑で、白い粉で覆われている(図4,表14)。1つの葉がそれぞれの節で茎に付いており、個体あたりおよそ5-10 cmの間隔で15-20の節間がある。1990年代初頭、ナタネ品種の草丈は、品種や環境条件により120-150 cmと異なっていた(Colton and Sykes, 1992)。Plant Breeders Rights Database (Australian Government-IP Australia, 2007)による最近の調査では、近年の品種は背丈が低く、70-110 cmであるが、一方で150-170 cmの品種もある。

## 第3章 生活史特性

### 1. 生活史

#### 1) アブラナ

一年または二年草。種子繁殖し、秋から春に発生し、

春に開花する(竹松・一前, 1998a)。

#### 2) セイヨウアブラナ

一年または二年草。種子繁殖し、日本では、周年発生するが、春に開花する(竹松・一前, 1998b)。

## 2. 発芽と種子休眠性

### 1) アブラナ

発芽適温は18℃、10/20℃あるいは20/30℃の変温も有効である。発芽率は、明条件より暗条件の方が高く、10℃以下でも発芽可能であるが10℃以下のの土壤温度では徐々に発芽率が減少する。発芽率が50%にいたる日数は、7℃で4日程度であり、3℃で13日となる。2℃では20日過ぎても発芽が50%に満たない。低温は発芽に必要なタンパク質の生成を損ね、初期の実生の成長を妨げる。また、発芽は品種のもつ遺伝的効果や成熟時の種子の生育条件や種子の保存の仕方や扱い方にも影響される(CCC, 2007)。

収穫後間もない種子は休眠状態にあり(Averkin, 1978)、成熟種子の土中での寿命は長い(竹松・一前, 1998a)。

### 2) セイヨウアブラナ

最適な発芽条件は、20℃、十分な水分と光が挙げられる(Pekrun et al., 1998)。種子は実生時と収穫後に、様々な温度条件下で発芽するが、アブラナと同様に10℃以下の土壤温度では徐々に発芽率が低下する。発芽率が50%にいたる日数は、8℃で3日程度であり、2℃で12日と長くなる(CCC, 2007)。

一般にセイヨウアブラナは圃場規模で栽培・収穫されている全ての作物と同様に、いくつかの種子は収穫時にエスケープし、土の中に残ったまま次のシーズンを迎える。

成熟時の種子は実質的に休眠の兆候はみられない(Lutman, 1993; Pekrun et al., 1998)。しかし、非休眠種子も環境条件が発芽に好ましくない時には二次休眠に入る。二次休眠の誘導は、大きな温度変化や低水分、長期間の暗闇にさらされること、不十分な酸素供給などの条件で生じる。20℃より高い温度でも、いくつかの遺伝子型では二次休眠が誘導される(Linder, 1998; Gulden et al., 2000)。一度休眠した種子は、一定の温度(12℃あるいは20℃)で維持されると休眠し続ける(Pekrun et al., 1997a)。二次休眠は低温(2-4℃)(Gulden et al., 2000)、または高温・低温での変温条件によって打破される(Pekrun et al., 1998)。

長期間の暗闇と水ストレスにさらされる間に、種子は

感光性を発達させ (Pekrun et al., 1997b)、得られた感光性によっては短期間の光に反応して種子は発芽する (Schlink, 1995)。種子の二次休眠の発達と生存は、ヨーロッパの品種 (Schlink, 1995; Pekrun et al., 1997c) とカナダの品種 (Gulden et al., 2000) の間で異なる。

土壌中における種子の生存は、耕作土壌に比べて未攪乱土壌ではかなり長い (Chadoeuf et al., 1998)。イギリスの3地域、12の異なる自生地において、除草剤抵抗性をもつGMセイヨウアブラナの種子を2年間、2 cmと15 cmの深さで埋土したところ、全て死滅し、非GMセイヨウアブラナの種子は0.5%生存した (Crawley et al. 1993)。フランスの2地域で3年間、30 cmの深さに埋土したセイヨウアブラナ種子の生存率は0.03–0.08%であったが、41か月後の種子は発芽しなかった (Chadoeuf et al. 1998)。Masden (1962) は、セイヨウアブラナの変種 *B. napus* var. *napobrassica* (ルタバガ、スウェード・スウェーデンカブ) 種子の休眠性を調査し、16年間、20 cmの深さに埋土した種子の発芽率は、休眠打破した条件下で1%であり、17年以上では種子は発芽しなかったことを報告した。

上記の海外の研究では、埋土された種子は、未攪乱土壌で16年まで生き残る可能性を示しているが、品種の違いやそれぞれの地域の環境条件によって変異が大きいことも示された。一方、日本における土壌中の種子の生存についてはほとんど知見がなく、さらなる研究が必要である。

### 3. 開花

野生のアブラナの開花期は、さく葉標本および現地調査によって、関東地方は4月上旬から5月上旬、近畿地方は3月下旬から4月下旬と報告されている (図5)。また、野生のセイヨウアブラナの開花期は、北海道で6月下旬、北陸地方では5月上旬、関東地方は4月上旬から5月上旬、近畿地方は3月下旬から5月上旬、中国地方は3月中旬から5月下旬、四国地方は2月末から5月下旬であることが報告されている (図5)。また、セイヨウアブラナ、アブラナ、カラシナの3種における開花期の重複は、関東地方で4月上旬から5月中旬、近畿地方では3月下旬から4月末であると推定されている (松尾・伊藤, 2001)。

### 4. 交配様式

#### 1) 受粉と訪花昆虫相

##### ア) アブラナ

アブラナはインドで栽培される品種イエローサルソン (*B. rapa* var. *yellow sarson*) を除き、自家不和合性遺伝子を持つ他殖性である。従って自家受粉ではほとんど種子は稔らない。

ミツバチ (*Apis mellifera*) とマルハナバチ類 (*Bombus* sp.) が花粉の長距離散布を担う主要なポリネーターと考えられている。ハチを介した花粉の移動は、環境条件や昆虫の活性に加えて、花粉利用性 (供与集団のサイズや密度)、花粉源から授与集団の位置や方向に依存する (Levin and Kerster, 1969; ; Stringam and Downey, 1978; Ellstrand et al., 1989; Klinger et al., 1992)。一般的に寒い日や風の強い日は昆虫の活性が下がるため、気象条件は受粉に影響する。

##### イ) セイヨウアブラナ

自殖も他殖も可能な虫媒花であり (Treu and Emberlin, 2000)、それぞれの花は多量の花粉をつくり、通常は自家受粉である。しかし、圃場条件では、隣接個体間の物理的接触やポリネーターによって他殖も約30%程度行われている。

#### 2) 花粉の散布距離

アブラナの花粉散布距離についての情報は少ないが、セイヨウアブラナについては多くの情報があり、その値を表15に示した (Andersson and Carmen de Vicente, 2010)。

一般的に風で運ばれる花粉は長距離授粉にはあまり役割を果たさず、花粉移動のほとんどは10 m以下であり、花粉源から離れるほど花粉量は減少する (Stringam and Downey, 1978; Scheffler et al., 1993; Timmons et al., 1995; Thompson et al., 1999)。しかし、花粉の拡散範囲は数メートルから360 mと変動しやすく、最大1.5 km以上飛散したとの報告もあり (Timmons et al., 1995)、潜在的に少なくとも数キロメートル風下へ移動可能である (Treu and Emberlin, 2000)。カナダではアブラナの採種園では、他品種花粉の混交を最小限にするために、他のアブラナの花粉源から400 m以上離すことが求められている (CSGA, 1994)。

昆虫の採餌行動は複雑であり、空間的な個体の配置や環境条件、個体密度、花粉の生存能力などの様々な要因に依存する (Rieger et al., 2002)。豊富に花がある耕作地などでは、採餌者のミツバチは同じ個体や近接する個体から蜜や花粉を集める傾向にある。巣箱は一般的に、受

表15 セイヨウアブラナにおける花粉の飛散距離および交雑率 (Andersson and Carmen de Vicente, 2010 を改変)

種子親と花粉親の距離 (m)	交雑率 (最大値) (%)	試験が行われた国
0 (混植した群落)	3-12	UK
0.4, 0.8, 1.2	9.5, 5.6, 3.9	Canada
5, 7.25, 9, 11.25, 13 (無栽培帯で隔離)	5, 2.6, 1.2, 1.4, 0.9	USA
5, 7.25, 9, 11.25, 13 (ナタネ (花粉トラップ) で隔離)	5, 3.5, 1.0, 3.9, 2.5	USA
0, 7.5	6.3, 0.5	USA
0, 5, 10, 30	4, 2.5, 1.8, 0.6	France
1.5, 4, 11.5, 21.5, 31.5	1.56, 0.68, 0.25, 0.2, 0.03	Canada
1, 16, 32	0.1, 0.001, 0.001	Hungary
25, 50	0.7, 0.4	UK
4, 8, 20, 34, 56	2.0, 0.33, 0.16, 0.16, 0.11	UK
6, 30, 42, 50	0.05, 0.05, 0.33, 0.16	UK
10, 20, 150	0.44, 0.05, 0.22	UK
1, 3, 6, 12, 47, 70	1.5, 0.4, 0.11, 0.02, 0.0003, 0	UK
1.5, 11.5, 26.5, 51.5, 91.5	1.0, 0.5, 0.15, 0.1, 0.05	UK
50, 100	0.022, 0.011	UK
20, 50, 100	1.5, 0.4, 0.4	Canada
5, 25, 40, 50, 100, 200	1.2, 0.25, 0.65, 0.1, 0.5, 0.2	UK
47, 137, 366	2.1, 1.1, 0.6	Canada
50, 100, 175, 200, 225	0.24, 0.21, 0.09, 0.09, 0.09	Canada
50, 100, 180, 400	0.02, 0.01, 0, 0	Canada
200, 400	0.016, 0.004	UK
0, 50, 100, 200, 400, 800	1.4, 0.2, 0.15, 0.2, 0.14, 0.07	Canada
0, 10, 50, 225, 550, 800	0.12, 0.04, 0.02, 0.02, 0.001, 0.03 (*)	UK
450, 800	1.0, 0.1	France
500, 1000, 2000, 3000, 5000	0.16, 0.11, 0.2, 0.15, 0.0	Australia
> 500	16.5-92.4	France
0, 3, 6, 9, 12, 15, 20, 30	56, 60, 6, 1, 0.3, 0.2, 0.1, 0 (**)	France
> 32	0.02-0.05 (**)	Scotland
6, 20, 42, 54, 150	21, 0.16, 0.33, 0.11, 0.22 (**)	UK
0, 100, 360	6.3, 0.5, 3.7 (**)	Scotland
100, 200, 400	0.13, 0.03, 0.06 (**)	UK
0, 10, 50, 225, 550, 800	0.58, 0.31, 0.00, 0.21, 0.1, 0.02 (*, **)	UK
1500, 2500	1.2, 0.8 (**)	Scotland
500, 1000, 2000, 3000, 4000	15-70, 25-58, 8-35, 5, 5 (**)	UK

\*推定値

\*\*雄性不稔系統または花卉および雄蕊が取り除かれた個体によって試験された

粉を促進し、結実率を高めるために導入する。この場合、大部分の採餌は巣箱周辺の数十平方メートル内にあって、かつ隣接している複数の個体で行われる (Nieuwhof, 1963)。ミツバチの飛来の80%が1 m以内であり、花粉の大半は5 m以内で運ばれている (Cresswell, 1999; Ramsay et al., 1999; Pierre, 2001)。しかし、ミツバチは1-2 km (Eckert, 1933)、最大4 km飛行したケースも示されている (Ramsay et al., 1999; Thompson et al., 1999)。

## 5. 他の生物との相互作用

- 1) アブラナ、セイヨウアブラナに害を及ぼす生物  
セイヨウアブラナとの相互作用を示す他の生物とし

て、病原体となる糸状菌の *Albugo candida* (白さび病)、*Alternaria* spp. (黒斑病)、*Botrytis cinerea* (灰色かび病) や細菌の *Xanthomonas* spp. (黒腐病)、ウイルスの Turnip mosaic virus (カブモザイクウイルス)、捕食者として、Flea beetle (トビムシ)、ヒヨドリなどの鳥類、徘徊動物、土壌昆虫、共生者として根菌、土壌微生物、ミミズ、ポリネーターおよび捕食者として、ハナアブ、ミツバチなどの昆虫が知られている (OECD, 1997; 生井, 1985、表16)。

- 2) アブラナ、セイヨウアブラナが他の生物に及ぼす影響  
カラシナと同様に、アレロパシー物質として、からし油配糖体 (グルコシノレート) が知られている (Brown

表16 他の生物とセイヨウアブラナとの相互作用

他生物	相互作用
<i>Albugo candida</i> (White rust 白さび病)	病原体
<i>Alternaria</i> spp. (Black rust 黒斑病)	病原体
<i>Botrytis cinerea</i> (Gray mold 灰色かび病)	病原体
<i>Erysiphe</i> spp. (Powdery mildew うどんこ病)	病原体
<i>Leptosphaeria maculans</i> (Black leg 幹腐病、根朽病)	病原体
<i>Peronospora parasitica</i> (Downy mildew べと病)	病原体
<i>Plasmodiophora brassicae</i> (Club root 根こぶ病)	病原体
<i>Pseudocercospora capsellae</i> (白斑病)	病原体
<i>Pseudomonas</i> sp. (黒斑細菌病)	病原体
<i>Pyrenopeziza brassicae</i> (Light leaf spot)	病原体
<i>Pythium debaryanum</i> (Damping off 苗立枯病)	病原体
<i>Rhizoctonia solani</i> (Basal stem rot, Damping off 根腐病、苗立枯病)	病原体
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Sclerotinia stem rot エンダイブ菌核病)	病原体
<i>Xanthomonas</i> spp. (Bacterial rot 黒腐病)	病原体
<i>Mychorrhizal fungi</i> (菌根菌)	共生者
<i>Verticillium dahliae</i> (半身萎凋病)	病原体
Aster yellows mycoplasma (マイコプラズマ症)	病原体
Cauliflower Mosaic Virus (CaMV)	病原体
Beet Western Yellow Virus (BWYV)	病原体
Turnip mosaic virus (カブモザイクウイルス)	病原体
Flea beetle (トビハムシ)	捕食者
ハエ目、ハチ目の昆虫	共生者、捕食者
根菌	共生者
鳥類	捕食者
徘徊動物(鹿、うさぎ等)	捕食者
土壤微生物	共生者
ミミズ	共生者
土壤昆虫	捕食者

and Morra, 1997)。また、抗菌活性、抗寄生虫活性等の強い活性作用がある物質として、揮発性物質イソチオシアネートが知られている (Bending and Lincoln, 1999; 小嶋, 1988; 水谷, 1982)。

#### 6. ストレスに対する耐性および競合性

セイヨウアブラナは主根が土壤中に深く入り、また葉が厚く葉面積を制限しているため、葉が薄く、葉面積を広げるアブラナよりも耐乾性が高い傾向がある。ただしアブラナは早生のため生育後期の干ばつを回避することもある。耐湿性については、アブラナのほうがセイヨウアブラナよりも強い傾向にある。耐寒性は、アブラナのほうがセイヨウアブラナよりも強い。

セイヨウアブラナは、競合性が弱く、生物多様性に影響を及ぼす種とは考えられていない (OECD, 2012; Dignam, 2001)。なお、我が国におけるセイヨウアブラナ集団の雑草性の強さおよび競合性についての知見は無い。

セイヨウアブラナはオーストラリアの農業生態系では主要な雑草として (OGTR, 2011)、カナダではマイナー

雑草と考えられている (Canadian food Inspection Agency, 1994)。セイヨウアブラナは、カナダのアルバータ州において圃場で最もよく見かける20の雑草のうちの1つであり、残留雑草 (residual weed) としてコムギ圃場全体の11.8%とオオムギ圃場全体の10.5%で発生しており、同じくマニトバ州の農業が盛んな地域では、4番目の雑草として認識されている。アメリカの農業地域でも雑草として生じている。しかし、オーストラリアやカナダ、イギリスなどでは、セイヨウアブラナは有益な雑草でも、未撈乱の土地に侵入する植物でもないと考えられている (OGTR, 2011)。

#### 第4章 栽培種としてのアブラナ、セイヨウアブラナ

##### 1. 日本における栽培地と利用の歴史

###### 1) 栽培地

野菜としてのアブラナ、カブ、ハクサイ、小松菜、チンゲンサイは、福井県と高知県を除く45都道府県で栽培されている (総務省, 2015)。

一方、油糧用ナタネとしてのアブラナは江戸時代に全国で栽培されており、明治10年 (1877年) の統計には

表17 2015年におけるナタネの国内栽培面積、生産量の上位10都道府県

順位	栽培面積		収穫量	
	都道府県	(ha)	都道府県	(t)
1	北海道	603	北海道	1,860
2	青森県	249	青森県	767
3	福島県	117	福岡県	53
4	秋田県	72	福島県	43
5	熊本県	65	秋田県	40
6	福岡県	43	熊本県	39
7	愛知県	40	滋賀県	31
8	三重県	40	長野県	25
9	鹿児島県	32	愛知県	23
10	滋賀県	30	岩手県	22
上位10位累計		1,291	2,903	
国内計		総作付面積	総収穫量	3,100

鹿児島から青森に至る全国での栽培が記録されている(杉山, 2001)。明治時代にはアブラナは北海道を除く全国で栽培され、特に東海近畿と九州中北部に多く、北陸と東北南部(福島、山形)にも多く栽培されていた(杉山, 2001)。セイヨウアブラナの栽培は明治時代から始まった。セイヨウアブラナはアブラナに比べ、一般に熟期が遅く、長稈であったが、菌核病に強く、含油率と収量性が高かったこともあり栽培が急速に拡大した(志賀, 2001)。主に暖地の九州と寒地の北海道に導入され、その後は各地に拡大していった。2015年における国内での生産は、総面積1,620 ha、総収穫量3,100 tと調査が実施された2010年以降で最大であった(表17)。なかでも北海道が作付面積603 ha、収穫量1,860 tと最大の生産地になっている(農林水産省統計データ, 2015)。

## 2) 利用の歴史

### ア) ナタネ油

江戸時代より少し前の頃、摂津遠里小野(おりお)の若野某が、初めてアブラナの実を搾って種油をつくる方法を考案し、できた油を住吉明神に献納、これを契機としてその品質の優良な点が広く世の認めるところになった(深津, 1978)。江戸時代には油料(行灯)用などとして盛んに栽培され、以後、食油用として昭和初期まで全国的に栽培された。

江戸時代に栽培されたのはアブラナであり、これらは弥生時代あるいはそれ以前に日本に渡来したとされている(日向, 1998)。明治時代には、アブラナは暖地では水田の裏作として、東北では畑直播によるダイズや小豆などの二毛作が主体であった。福島県ではアブラナとダイズの間作による二毛作栽培体系を「播きカラシ法」と称して大正時代まで続いた(杉山, 2001)。

明治になって鎖国が解かれると、多くの植物が諸外国から輸入され、油の含量が高く、収量も多いセイヨウアブラナが栽培されるようになった。

明治初期に導入されたセイヨウアブラナは晩生大型の形質であったが、その後アブラナとの自然交雑により早生化して、明治20年(1887年)ごろには朝鮮種と呼ばれるようになり、以後水田裏作に利用されるようになった(志賀, 2001)。昭和30年(1955年)ごろには日本全国で25万haも栽培されていたが、農産物自由化と畑作生産衰退の傾向によって減少し続け、昭和35年(1960年)ごろから急速に栽培されなくなった(杉山, 2001)。

### イ) カブ・ハクサイ類

日本の農民たちは、カブ・ハクサイ類で多様な品種を育成してきた。生井(2010b)により多様な品種分化をとげたカブ・ハクサイ類における分類について以下のように整理されている。アブラナ(油菜)類は、日本では、西暦700年代の日本では野菜として利用され、江戸時代から昭和初期までは油糧用として全国的に栽培されたが、現在は漬け菜など野菜用で使用される。カブ類は、日本へは8世紀までに中国経由で東洋系が伝わり、シベリア経由で欧州系が伝わった。明治期には欧米から欧州系が再三導入された。植物分類上はカブであるが茎葉用の品種群に、小松菜、茎立菜、野沢菜がある。ハクサイ類は、タイサイ類の小白菜(パクチョイ)などの原種が、紀元前に地中海地方や中央アジアから中国に伝わり、華北で成立したとされる。結球白菜(中国語で大白菜)のほか、花心白菜(かしんはくさい)、半結球白菜(半結球山東菜)、不結球白菜(山東菜)、真菜(まな)、広島菜、大阪白菜(しろな)などの散葉白菜がある。タイサイ類にはタイサイ、雪白体菜、四月白菜(しろな)、雪菜など

があり、パクチョイが各地で順化したものとされる。再導入された青軸パクチョイがチンゲンサイ（青梗菜）である。タアサイ類は、日本に昭和初期に入り、キサラギナ（如月菜）、ヒサゴナ（瓢菜）、ビタミン菜などとして各地で順化した。ミズナ類は、京の都を中心に成立した菜類であり、ミズナ、キョウナ（京菜）、ミブナ（壬生菜）など、株元からの分枝性が極めて強いのが特徴であり、わが国独特のグループである。サイシン類は、日本に1970-1980年代に導入され、極早生で抽苔が早く、多分枝性で、花茎を食する。緑色系がサイシンであり、紫紅色系がコウサイタイ（紫菜苔）である。

## 第5章 遺伝学的情報

アブラナはAゲノム（ハクサイ、カブ、ナタネ、ツケナ類、AA、 $2n=20$ ）であり、セイヨウアブラナはAゲノムとCゲノム（キャベツ類、CC、 $2n=18$ ）の間のAACCゲノム（ $2n=38$ ）を持つ複二倍体種である（U, 1935, 図1）。アブラナ（Chiifu-401-42）のAゲノムは全塩基配列の解読が終了している（Wang et al., 2011a）。このゲノム情報をもとにアブラナ属データベースBRAD (<http://brassicadb.org/brad/index.php>) が作成され（Cheng et al., 2011）、アノテーション、ノンコーディングRNA、転写因子、シロイヌナズナとのオーソログ（表18, Cheng et al., 2012）、遺伝マーカーおよび連鎖地図（Wang et al. 2011b）の情報が掲載されている。Snowdon et al. (2007) はセイヨウアブラナのコンセンサスマップを作成し、ACゲノムのうちN1からN10をアブラナのA1からA10に、N11からN19をキャベツ類のC1からC9に割り当てた。セイヨウアブラナのゲノムサイズは1,127 Mbであり、連鎖地図長は1,441-1,765 cMである（OECD, 2012）。Wang et al. (2011c) はシロイヌナズナとアブラナとの比較ゲノム研究を進め、セイヨウアブラナのゲノムとの関係を明確にしている。

## 第6章 近縁種との雑種形成

### 1. 種間交雑

#### 1) 交配

##### ア) アブラナ

アブラナと近縁種との雑種は、除雄した雌親の花粉を交配することによって得られる。

これまでアブラナと32種の近縁種との交配が試みられ、14種との雑種の成功例が報告されている（FitzJohn et al., 2007）。このうち8種は同じアブラナ属であり、特にセイヨウアブラナとの交配については、アブラナが花粉親であれば成功率が高く（表19）、1交配あたり約2.3個の雑種が得られている。しかし、その逆の場合は0.44と低くなる。カラシナとの交配については多くの成功例があり、I.カラシナ（表4）等を参照されたい。アブラナ科の在来種との交配についての知見は少なく、ナズナとの試験例のみで種間交雑の成功例は報告されていない。

##### イ) セイヨウアブラナ

これまでセイヨウアブラナと32種の近縁種との交配が試みられ、18種との雑種の成功例が報告されている（FitzJohn et al., 2007）。このうち9種は同じアブラナ属である（表20）。同じアブラナ属の中では、カラシナおよびアブラナとの交配については多くの成功例があり、I.カラシナ（表6）および上記ア) アブラナの項を参照されたい。また、同属内であるが、キャベツ類との交配は正逆いずれも成功例より失敗例の方が多い。また、アブラナと同じく、アブラナ科の在来種との交配についての知見は少なく、ナズナとの試験例のみで種間交雑の成功例は報告されていない。

#### 2) 自然交雑

アブラナ、セイヨウアブラナ、カラシナ、クロガラシ、ノハラガラシの5種が圃場において混植され、自然交雑の有無が確認された。この中で、アブラナとセイヨウアブラナ、セイヨウアブラナとカラシナ、セイヨウアブラナとクロガラシの組合せのみ、自然交雑が観察された

表18 アブラナとシロイヌナズナのゲノムの相同性（Cheng et al., 2012）

	アブラナ	シロイヌナズナ
遺伝子数	41,174	27,379
タンデムジーンによる遺伝子重複を除いた後の遺伝子数	38,161	24,939
シロイヌナズナあるいはアブラナとのシンテニー領域 <sup>1)</sup> オーソログ <sup>2)</sup>	30,615	18,410
シロイヌナズナあるいはアブラナとの非シンテニー領域 <sup>1)</sup> オーソログ <sup>2)</sup>	1,391	2,561
ノンオーソログ	6,155	3,968

<sup>1)</sup> シンテニー領域：生物種間で遺伝子が同じ向きと順番で並んでいること、またはそのようなゲノム（染色体）の相同領域。共通祖先のゲノム（染色体）が進化の過程で再編成を経て保存されている領域。

<sup>2)</sup> オーソログ：共通祖先遺伝子から種分化によって受け継がれた遺伝子。生物種間で遺伝子の比較を行うにあたり、機能と構造が通常、最も対応すると考えられる。

(Bing et al. 1991)。

セイヨウアブラナとカラシナとの自然交雑については、I.カラシナ (表8) 等を参照されたい。以下にこれまで交雑が観察されているアブラナとセイヨウアブラナ、セイヨウアブラナとクロガラシのケースについて記載する。

ア) アブラナ (種子親) とセイヨウアブラナ (花粉親)

両種を混植したアブラナ個体およびあるいはセイヨウアブラナと同所的に分布しているアブラナ集団を解析したところ、0.2～1.93%の交雑個体が観察された (Bing et al. 1999; Wilkinson et al. 2000, 2003; Hansen et al. 2001)。セイヨウアブラナ圃場に隣接する10のアブラナ個体群の解析では、平均で5.8%、0～17.5%の交雑個体が観察され (Simard et al. 2006)、花粉源の大きさや種子

親の密度等が交雑率に影響を与えていると考えられる。

イ) セイヨウアブラナ (種子親) とアブラナ (花粉親)

ほ場において両種を混植し、セイヨウアブラナの種子から発生した790個体を解析したところ、21個体 (2.66%) の交雑個体が観察され、同条件で行われたセイヨウアブラナを花粉親とした場合 (0.99%) より高い割合であり (Bing et al. 1991)、交配と同じ傾向を示している。

ウ) セイヨウアブラナとクロガラシ

両種の自然交雑は、セイヨウアブラナが種子親の場合に、710個体中5個体が観察されたが、花粉親の場合には、観察個体1188個体から雑種個体は検出されなかった (Bing et al. 1991)。

表19 アブラナと近縁種との種間雑種の成功数および失敗数 (FitzJohn et al., 2007を改変)

種名	<i>Brassica rapa</i> (アブラナ)						*和名 (在来/帰化/栽培/外国)
	Male			Female			
	成功数	:	失敗数	成功数	:	失敗数	
<i>Brassica carinata</i>	4	:	1	4	:	1	アビシニアガラシ (外国種)
<i>B. fruticulosa</i>	2	:	3	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>B. juncea</i>	21	:	9	7	:	8	和名なし (外国種)
<i>B. napus</i>	84	:	0	55	:	8	カラシナ (帰化種)
<i>B. nigra</i>	1	:	10	15	:	10	セイヨウアブラナ (帰化種)
<i>B. oleracea</i>	5	:	40	51	:	56	クロガラシ (帰化種)
<i>B. spinescens</i>				1	:	0	キャベツ類 (栽培種)
<i>B. tournefortii</i>	5	:	3	4	:	2	和名なし (外国種)
<i>Camelina sativa</i>	0	:	1	0	:	1	ハリゲナタネ (帰化種)
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0	:	1	0	:	1	ナガミノアマナズナ (帰化種)
<i>Conringia orientalis</i>	0	:	1	0	:	1	ナズナ (在来種)
<i>Crambe abyssinica</i>				0	:	2	ナタネハタザオ (帰化種)
<i>Diplotaxis erucooides</i>	0	:	1				和名なし (外国種)
<i>D. muralis</i>	1	:	0	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. siettiana</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. siifolia</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. tenuifolia</i>	1	:	0	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. tenuisiliqua</i>	0	:	1	0	:	1	ロボウガラシ (帰化種)
<i>Enarthrocarpus lyratus</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>Eruca vesicaria</i>				1	:	0	和名なし (外国種)
<i>Erucastrum abyssinicum</i>	0	:	1				キバナズシロ (帰化種)
<i>E. canariense</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>E. cardaminoides</i>	0	:	1				和名なし (外国種)
<i>E. gallicum</i>	0	:	1	1	:	0	オハツキガラシ (帰化種)
<i>Hirschfeldia incana</i>	0	:	1	0	:	1	アレチガラシ (帰化種)
<i>Moricandia arvensis</i>	0	:	1	0	:	1	イタリアソウ (栽培種)
<i>Myagrum perfoliatum</i>	0	:	1	0	:	1	ハエトリナズナ (帰化種)
<i>Orychophragmus violaceus</i>	0	:	1	1	:	1	シヨカツサイ (帰化種)
<i>Raphanus raphanistrum</i>	0	:	2	0	:	2	セイヨウノダイコン (帰化種)
<i>R. sativus</i>	3	:	7	7	:	4	ダイコン (栽培種)
<i>Sinapis alba</i>	0	:	1	0	:	1	シロガラシ (帰化種)
<i>S. arvensis</i>	0	:	2	2	:	2	ノハラガラシ (帰化種)

\*日本に分布する種には、在来種、帰化種、栽培種の別を、日本に分布していない種は外国種と記載した

表20 セイヨウアブラナと近縁種との種間雑種の成功数および失敗数 (FitzJohn *et al.*, 2007を改変)

種名	<i>Brassica napus</i> (セイヨウアブラナ)						*和名 (在来/帰化/栽培/外国)
	Male			Female			
	成功数	:	失敗数	成功数	:	失敗数	
<i>Brassica carinata</i>	4	:	1	7	:	0	アビシニアガラシ (外国種)
<i>B. fruticulosa</i>	0	:	1	1	:	1	和名なし (外国種)
<i>B. gravinae</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>B. juncea</i>	25	:	1	13	:	4	カラシナ (帰化種)
<i>B. rapa</i>	55	:	8	84	:	0	セイヨウアブラナ (帰化種)
<i>B. nigra</i>	2	:	2	4	:	2	クロガラシ (帰化種)
<i>B. oleracea</i>	3	:	11	9	:	17	キャベツ類 (栽培種)
<i>B. maurorum</i>	1	:	0	1	:	0	和名なし (外国種)
<i>B. tournefortii</i>	0	:	1	1	:	1	ハリゲナタネ (帰化種)
<i>Camelina sativa</i>	0	:	1	0	:	1	ナガミノアマナズナ (帰化種)
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0	:	1	0	:	1	ナズナ (在来種)
<i>Conringia orientalis</i>	0	:	1	0	:	1	ナタネハタザオ (帰化種)
<i>Crambe abyssinica</i>				0	:	2	和名なし (外国種)
<i>Diplotaxis erucooides</i>	1	:	1				和名なし (外国種)
<i>D. muralis</i>	3	:	0	1	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. siettiana</i>	0	:	1				和名なし (外国種)
<i>D. siifolia</i>	0	:	3	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>D. tenuifolia</i>	0	:	3	0	:	1	ロボウガラシ (帰化種)
<i>D. tenuisiliqua</i>	0	:	3	1	:	1	和名なし (外国種)
<i>Enarthrocarpus lyratus</i>	0	:	1	0	:	1	和名なし (外国種)
<i>Eruca vesicaria</i>				2	:	0	キバナスズシロ (帰化種)
<i>Erucastrum abyssinicum</i>	0	:	1				和名なし (外国種)
<i>E. cardaminoides</i>	0	:	1				和名なし (外国種)
<i>E. gallicum</i>	0	:	1	1	:	0	オハツキガラシ (帰化種)
<i>Hirschfeldia incana</i>	1	:	2	1	:	2	アレチガラシ (帰化種)
<i>Moricandia arvensis</i>	0	:	2	0	:	2	イタリアソウ (栽培種)
<i>Myagrum perfoliatum</i>	0	:	1	0	:	1	ハエトリナズナ (帰化種)
<i>Orychophragmus violaceus</i>				0	:	1	シヨカツサイ (帰化種)
<i>Raphanus raphanistrum</i>	0	:	4	3	:	2	セイヨウノダイコン (帰化種)
<i>R. sativus</i>	1	:	5	1	:	2	ダイコン (栽培種)
<i>Sinapis alba</i>	0	:	6	1	:	2	シロガラシ (帰化種)
<i>S. arvensis</i>	1	:	10	5	:	8	ノハラガラシ (帰化種)

\*日本に分布する種には、在来種、帰化種、栽培種の別を、日本に分布していない種は外国種と記載した

## 2. アブラナとセイヨウアブラナに由来するF<sub>1</sub>の交雑親和性

種間交配によるF<sub>1</sub>は、部分稔性あるいは不稔となる。多くの雑種は内胚乳の発達が妨げられ発生できない。多くの例外があるが、母親と父親由来の染色体が2:1比率、あるいはそれ以上の場合、交配の成功率が向上する (Nishiyama and Inomata, 1966)。例えば四倍体の雌親と二倍体の花粉親の交配で種子を得られることが多い。一方、逆の交配からは種子を得にくくなる。セイヨウアブラナ×アブラナの組合せでは上記の例にあてはまり、種間交雑によって部分稔性のある雑種個体を得られ、自殖種子をつける。

形質が子孫に伝えられるためには、雑種と親との反復戻し交雑が起こり、その子孫が繁殖能力を有していることが必要である。

アブラナとセイヨウアブラナに由来するF<sub>1</sub> (2n=3x=29,

AAC) は花粉稔性30-60%、結実率が10%程度と稔性が低い、両親よりも多数開花し、状況によっては500粒以上の種子をつける (生井, 2010a)。この雑種は種子親としてセイヨウアブラナとの戻し交雑は容易であり、アブラナとも低い割合ではあるが戻し交雑が可能である (生井, 2010a)。雑種のゲノム構成は、二基三倍体 (2n=3x=29, AAC) が基本であり、染色体対合を見ると10個のII価と9個のI価から構成される場合が多い (生井, 2010a)。配偶子の染色体数は、n=10-29と多様であるが、稔性を有する多くの配偶子の染色体数は、n=10とn=19、またはそれに近いものとなる (生井, 2010a)。この二基三倍体では稔性を有する配偶体の形成頻度が低いために結実率は低い、株間受粉や両親との戻し交雑により、アブラナ復帰型 (2n=2x=20) やセイヨウアブラナ型 (2n=4x=38)、二基三倍体やそれに近い染色体数の個体が生じることになる (生井, 2010a)。

## 第7章 引用文献

- 228) Andersson, M.S. and M.C. de Vicente (2010) : Gene flow between groups and their wild relatives. The Johns Hopkins University Press, Maryland
- 229) Averkin G. V. (1978) : The seed germination of some weed species in relation to temperature in the Novosibirsky Province. Byulleten' Vsesoyuznogo Nauchno Issledovatel' skogo Instituta Rastenievodstva **78**, 67-68
- 230) Bending, G.D., S.D. Lincoln (1999) : Characterisation of volatile sulphur-containing compounds produced during decomposition of *Brassica juncea* tissues in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **31**, 695-703
- 231) Bing, D.J., R.K. Downey and G.F.W. Rakow (1991) : Potential of gene transfer among oilseed *Brassica* and their weedy relatives. *GCIRC 8th International Rapeseed Congress*, 1022-1027
- 232) Australian Government-IP Australia (2007) : Plant Breeders Rights - Database Search <http://www.ipaustralia.gov.au/get-the-right-ip/plant-breeders-rights/>
- 233) Canadian Food Inspection Agency (1994) : The biology of *Brassica napus* L. (Canola/Rapeseed).. Report No. Regulatory Dir. 94-09
- 234) Canola Council of Canada (CCC) (2007) : Chapter 5 Temperature, frost, hail: Canola Council of Canada. <http://www.canolacouncil.org/crop-production/canola-grower's-manual-contents/chapter-5-temperature-frost-hail/>
- 235) Chadoeuf, R., H. Darmency, J. Maillet and M. Renard (1998) : Survival of buried seeds of interspecific hybrids between oilseed rape, hoary mustard and wild radish. *Field Crops Research*, **58**, 197-204
- 236) Cheng, F., S.Y. Liu, J. Wu, L. Fang, S.L. Sun, B. Liu, P.X. Li, W. Hua and X.W. Wang (2011) : BRAD, the genetics and genomics database for *Brassica* plants. *BMC Plant Biology*, **11**, 136
- 237) Cheng, F., J. Wu, L. Fang and X. Wang (2012) : Syntenic gene analysis between *Brassica rapa* and other Brassicaceae species. *Frontiers in Plant Science*, **3**, 198
- 238) Colton, R.T. and J.D. Skyes (1992) : Canola (Agfact P5.2.1).. p.1-52 NSW Agriculture
- 239) Crawley, M.J., R.S. Hails, M. Rees, D. Kohn and J. Buxton (1993) : Ecology of transgenic oilseed rape in natural habitats. *Nature*, **363**, 620-623
- 240) Cresswell, J.E. (1999) The influence of nectar and pollen availability on pollen transfer by individual flowers of oil-seed rapa (*Brassica napus*) when pollinated by bumblebees (*Bombus lapidarius*). *Journal of Ecology*, **87**, 670-677
- 241) Canadian Seed Growers Association (CSGA) (1994) : Regulations and procedures for pedigreed seed crop production. Circular 6. CSGA, Ottawa, Canada
- 242) Dignam, M. (2001) : Bush, Parks and Road and Rail weed Management survey., p.24 Mark Dignam and Associates, Australia
- 243) Downey, R.K., A.J. Klassen and G.P. Stringam (1980) : Rapeseed and mustard. *In*: W. R. Fehr and H. H. Hadley (eds.) Hybridization of crop plants., p.495-509 American Society of Agronomy and Crop Science, Wisconsin, USA
- 244) Eckert, J.E. (1933) : The flight range of the honeybee. *Journal of Agricultural research*, **47**, 257-285.
- 245) FitzJohn, R.G., T.T. Armstrong, L.E. Newstrom-Lloyd, A.D. Wilton and M. Cochrane (2007) : Hybridisation within *Brassica* and allied genera: evaluation of potential for transgene escape. *Euphytica*, **158**, 209-230
- 246) 深津 正 (1978) : 植物性食用油脂の小史. 食の科学, **44**, 22-29
- 247) Gulden, R.H., S.J. Shirtcliffe and A.G. Thomas (2000) : Secondary dormancy in volunteer canola (*Brassica napus* L.). *In*: Maurice, D. and Cloutier, D. (eds.) Expert Committee on Weeds - Proceedings of the 2000 National Meeting, Sainte-Anne-de-Bellevue, Quebec., p.62-67. <http://www.weedscience.ca/publications>
- 248) Hansen, L.B., H.R. Siegismund and R.B. Jorgensen (2001) : Introgression between oilseed rape (*Brassica napus* L.) and its weedy relative *B. rapa* L. in a natural population. *Genetic Resources and Crop Evolution*, **48**, 621-627
- 249) 日向康吉 (1998) : 葉の花からのたより - 農業と品種改良と分子生物学と -. 裳華房, 東京
- 250) Holm, L., J. Doll, E. Holm, J. Pancho and J. Herberger (1997) : *Brassica campestris* L. *In*: World weeds: Natural histories and distribution., p.117-123 John Wiley & Sons, Inc., Toronto, ON
- 251) Jenkins, T.E., A.J. Conner, C.M. Frampton and I.N.C.

- New Zealand Plant Protection Society (2001) : Investigating gene introgression from rape to wild turnip. *New Zealand Plant Protection*, **54**, 101-104
- 252) Klinger, T., P.E. Arriola and N.C. Ellstrand (1992) : Crop-weed hybridization in radish (*Raphanus sativus*) : effects of distance and population size. *American Journal of Botany*, **79**, 1431-1435
- 253) 国土交通省 (2012) : 河川水辺の国勢調査, 河川環境データベース. <http://mizukoku.nilim.go.jp/ksnkankyo/index.html>
- 254) 近田文弘・清水建美・濱崎恭美 (2006) : 帰化植物を楽しむ pp.1-240., トンボ出版, 大阪
- 255) 小嶋 操 (1988) : ワサビの辛味と機能性成分. 食品と開発, **23**, 32-35
- 256) Lysak M.A., A. Berr, A. Pecinka, R. Schmidt, K. McBreen and I. Schubert (2006) : Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 5224-5229
- 257) Levin, D.A. and H.W. Kerster (1969) : The dependence of bee-mediated pollen and gene dispersal upon plant density. *Evolution*, **23**, 560-571
- 258) Linder, C.R. (1998) : Potential persistence of transgenes: seed performance of transgenic canola and wild x canola hybrids. *Ecological applications*, **8**, 1180-1195
- 259) Lutman, P.J.W. (1993) : The occurrence and persistence of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*). *Aspects of Applied Biology*, **35**, 29-35
- 260) Masden, S.B. (1962) : Germination of buried and dry stored seed III. 1934-1960. *Proceedings of the International Seed Testing Association*, **27**, 920-928
- 261) 松尾和人・伊藤一幸 (2001) : *Brassica* 属3種の野生個体群の生態と混生群落における遺伝子流動の解析 雑草研究, **40**(別), 225-225
- 262) 水谷純也 (1982) : 芥子油にみられる多様な生理作用 - イソチオシアネートの強い求電作用. 科学と生物, **20**, 415-417
- 263) Muenscher, W.G. (1980) : Weeds. Second Edition., p.586 Cornell University Press, Ithaca and London
- 264) 邑田 仁・米倉浩司 (2012) : 日本維管束植物目録 北隆館, 東京
- 265) 生井兵治 (1985) : 花粉媒介昆虫の利用 山口彦之 監修 p.54., 細胞質雄性不稔 シーエムシー, 東京
- 266) 生井兵治 (2010a) : GMセイヨウナタネと各種アブラナ科植物の自然交雑問題. 遺伝子組み換えナタネ汚染 遺伝子組み換え食品いらない! キャンペーン 編 pp.55-81
- 267) 生井兵治 (2010b) : アブラナ科作物 (ブラシカ). 品種改良の世界史 作物編., pp.355-382 鶏飼保雄・大澤良編著 悠書館
- 268) Nieuwhof, M. (1963) : Hybrid breeding in early spring cabbage. *Euphytica*, **12**, 189-197.
- 269) Nishiyama, I. and N. Inomata (1966) : Embryological studies on cross incompatibility between 2X and 4X in *Brassica*. *Japanese Journal of Genetics*, **41**, 27-42
- 270) 農林水産省統計データ (2015) : 平成27年産なたね (子実用) の作付面積及び収穫量, [http://www.maff.go.jp/j/tokei/sokuhou/syukaku\\_natane\\_15/index.html](http://www.maff.go.jp/j/tokei/sokuhou/syukaku_natane_15/index.html)
- 271) OECD (1997) : Consensus document on the biology of the *Brassica napus* L. (oilseed rape). Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 7. OECD
- 272) OECD (2012) : Consensus document on the biology of the *Brassica* Crops (*Brassica* spp.). Series on Harmonisation of Regulatory Oversight in Biotechnology No. 54. OECD
- 273) OGTR (Office of the Gene Technology Regulator) (2011) : The Biology of *Brassica napus* L. (canola) version 2.1. Australian Government, Department of Health and Ageing. [http://www.ogtr.gov.au/internet/ogtr/publishing.nsf/content/canola-3/\\$FILE/BiologyCanola2011.pdf](http://www.ogtr.gov.au/internet/ogtr/publishing.nsf/content/canola-3/$FILE/BiologyCanola2011.pdf)
- 274) 大場秀章 (2009) : 植物分類表 アボック社, 東京
- 275) Pekrun, C., P.J. Lutman and K. Baeumer (1997a) : Germination behaviour of dormant oil seed rape seeds in relation to temperature. *Weed Research (Oxford)*, **37**, 419-431
- 276) Pekrun, C., P.J.W. Lutman and K. Baeumer (1997b) : Induction of secondary dormancy in rape seeds (*Brassica napus* L.) by prolonged inhibition under conditions of water stress or oxygen deficiency in darkness. *European Journal of Agronomy*, **6**, 245-255
- 277) Pekrun, C., T.C. Potter and P.J.W. Lutman (1997c) : Genotypic variation in the development of secondary dormancy in oilseed rape and its impact on the

- persistence of volunteer rape. Proceedings of the Brighton Crop Protection Council Conference – Weeds 1997., p.243–248 British Crop Protection Council, Farnham, UK
- 278) Pekrun, C., J.D.J. Hewitt and P.J.W. Lutman (1998) : Cultural control of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*). *Journal of Agricultural Science*, **130**, 155–163
- 279) Prakash, S. and K. Hinata (1980) : Taxonomy, cytogenetics and origin of crop *Brassicaceae*, a review. *Opera Botanica*, **55**, 3–57
- 280) Ramsay, G., C.E. Thompson, S. Neilson, and G.R. Mackay (1999) : Honey bees as vectors of GM oilseed rape pollen. Gene flow and agriculture: relevance for transgenic crops. BCPC Symposium proceedings No. 72. (ed. P.J.W. Lutman). pp. 209–214. BCPC, London.
- 281) Rieger, M.A., Lamond M., Preston C., Powles S.B. and Roush R.T.. (2002) : Pollen-mediated movement of herbicide resistance between commercial canola fields. *Science*, **296**, 2386–2388
- 282) Scheffler, J.A., R. Parkinson and P.J. Dale (1993) : Frequency and distance of pollen dispersal from transgenic oilseed rape (*Brassica napus*). *Transgenic Research*, **2**, 356–364
- 283) Schlink, S. (1995) : Überdauerungsvermögen und Dormanz von Rapssamen (*Brassica napus* L.) Im Boden. Page 65–73. In 9<sup>th</sup> European weed research society symposium, Budapest. Doorwerth, Netherlands: European Weed Research Society.
- 284) 志賀敏夫 (2001) : ナタネ. 転作全書3雑穀., pp.335–348 農山漁村文化協会 東京
- 285) 清水短宏・森田弘彦・廣田伸七 (2008) : セイヨウアブラナ. In: 日本帰化植物写真図鑑., p.90 全国農村教育協会. 東京
- 286) Sikka, S.M. (1940) : Cytogenetics of *Brassica* hybrids and species. *Journal of Genetics*, **40**, 441–474
- 287) Simard, M.J., A. Legere and S.I. Warwick (2006) : Transgenic *Brassica napus* fields and *Brassica rapa* weeds in Quebec: sympatry and weed-crop in situ hybridization. *Canadian Journal of Botany*, **84**, 1842–1851
- 288) Snowdon, R., W. Lühs and W. Friedt (2007) : Oilseed rape. In: Kole C. (ed.) Genome mapping and Molecular Breeding in Plants vol 2, Oilseed., p.55–114 Springer-Verlag, Berlin
- 289) Song, K. and T.C. Osborn (1992) : Polyphyletic origins of *Brassica napus*: new evidence based on organelle and nuclear RFLP analyses. *Genome*, **35**, 992–1001
- 290) 総務省 (2015) : 作物統計調査 作況調査 (野菜) 平成26年産野菜生産出荷統計年次2014年 [http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/GL08020103.do?\\_toGL08020103\\_&listID=000001141603&disp=Other&requestSender=dsearch](http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/GL08020103.do?_toGL08020103_&listID=000001141603&disp=Other&requestSender=dsearch)
- 291) Stringam, G.R. and R.K. Downey (1978) : Effectiveness of isolation distance in turnip rape. *Canadian Journal of Plant Science*, **58**, 427–434
- 292) 杉山信太郎 (2001) : ナタネ 日本人とナタネ I 日本人の生活とナタネ. 転作全書3雑穀., p.273–280 農山漁村文化協会 東京
- 293) 竹松哲夫・一前宣正 (1998a) : *Brassica campestris*. In: 世界の雑草II 離弁花類., p.397–400 全国農村教育協会 東京
- 294) 竹松哲夫・一前宣正 (1998b) : *Brassica napus* L., セイヨウアブラナ. In: 世界の雑草II 離弁花類., p.402–403 全国農村教育協会 東京
- 295) Thompson, C.E., G. Squire, G.R. Mackay, J.E. Bradshaw, J. Crawford, and G. Ramsay (1999) Regional patterns of gene flow and its consequence for GM oilseed rape. Gene flow and agriculture: relevance for transgenic crops. BCPC Symposium proceedings No. 72. (ed. P.J.W. Lutman). . p. 95–100. BCPC, London.
- 296) Timmons, A.M., E. T. O'Brien, Y. M. Charters, S. J. Dubbels, M. J. Wilkinson (1995) Assessing the risks of wind pollination from fields of genetically modified *Brassica napus* ssp. *oleifera*. *Euphytica*, **85**, 417–423
- 297) Toxeopus, H., E.H. Oost and G. Reuling (1984) : Current aspects of the taxonomy of cultivated *Brassica* species. The use of *B. rapa* L. versus *B. campestris* L. and a proposal for a new intraspecific classification of *B. rapa* L. *Cruciferae Newsletter*, **9**, 55–57
- 298) Treu, R. and J. Emberlin (2000) : Pollen dispersal in the crops Maize (*Zea mays*), oil seed rape (*Brassica napus* ssp. *oleifera*), Potatoes (*Solanum tuberosum*), sugar beet (*Beta vulgaris* ssp. *vulgaris*) and Wheat (*Triticum aestivum*). In: A report for the Soil Association from the National Pollen Research Unit., p.1–54 University

College Worcester, UK. <http://www.soilassociation.org>

- 299) U, N. (1935) : Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Japanese Journal of Botany*, **7**, 389-452
- 300) Wang, X., H. Wang, J. Wang, R. Sun, J. Wu, S. Liu, Y. Bai, J.H. Mun *et al.* (2011a) : The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*. *Nature Genetics*, **43**, 1035-1039
- 301) Wang, Y., S. Sun, B. Liu, H. Wang, J. Deng, Y. Liao, Q. Wang, F. Cheng, X. Wang and J. Wu (2011b) : A sequence-based genetic linkage map as a reference for *Brassica rapa* pseudochromosome assembly. *BMC Genomics*, **12**, 239
- 302) Wang, J., D.J. Lydiate, I.A.P. Parkin, C. Falentin, R. Delourme, P.W.C. Carion and G.J. King (2011c) : Integration of linkage maps for the amphidiploid *Brassica napus* and comparative mapping with *Arabidopsis* and *Brassica rapa*. *BMC Genomics*, **12**, 101
- 303) Warwick, S.I. and A. Francis (1994) : Guide to the Wild Germplasm of *Brassica* and Allied Crops, Part V : Life History and Geographical Data for Wild Species in the Tribe Brassicaceae (Cruciferae). *In*: Technical Bulletin 1994, Centre for Land and Biological Resources Research. Agriculture and Agri-Food Canada
- 304) Wilkinson, M.J., I.J. Davenport, Y.M. Charters, A.E. Jones, J. Allainguillaume, H.T. Butler, D.C. Mason and A.F. Raybould (2000) : A direct regional scale estimate of transgene movement from genetically modified oilseed rape to its wild progenitors. *Molecular Ecology*, **9**, 983-991
- 305) Wilkinson, M.J., L.J. Elliott, J. Allainguillaume, M.W. Shaw, C. Norris, R. Welters, M. Alexander, J. Sweet and D.C. Mason (2003) : Hybridization between *Brassica napus* and *B. rapa* on a national scale in the United Kingdom. *Science*, **302**, 457-459
- 306) Yang, Y.W., P.Y. Tai, Y. Chen and W.H. Li (2002) : A study of the phylogeny of *Brassica rapa*, *B. nigra*, *Raphanus sativus*, and related genera using noncoding regions of chloroplast DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **23**, 268-275

## 謝辞

本報告は、「新農業ゲノム展開プロジェクト 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管理技術等開発」の助成を受けて作成されました。＜IIカラシナ第4章栽培種としてのカラシナ1. 日本における利用の歴史＞の取りまとめにあたって宇都宮大学農学部植物育種学研究室の金子幸雄教授から多くの資料の提供をいただきました。＜IIカラシナ第1章分類学的位置づけと分布3. 分布域と生育環境2) 日本における分布＞における秋田県、沖縄県の分布情報に関する資料は、秋田県立大学生物資源学部の森田弘彦教授から資料の提供をいただきました。＜IIカラシナ第3章生活史特性5. 他の生物との相互作用3) カラシナが他の生物に及ぼす影響＞において示したアレロパシー物質に関する情報は、国立研究開発法人農業環境技術研究所の平館俊太郎博士に文献および情報を提供していただきました。これらの情報および材料を御提供いただきました各位に心より感謝いたします。

## The Biology of *Brassica juncea*, *B. rapa* and *B. napus* for biodiversity risk assessment of genetically modified *B. napus* in Japan

Mai Tsuda, Yutaka Tabei, Ryo Ohsawa, Ayako Shimono, Yasuko Yoshida and Yasuyuki Yoshimura

### 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. *Brassica napus* can cross their relatives, *B. juncea* and *B. rapa* that grow in the reversides, roadsides and vacant lots. However, there are no summaries available for the biology of the wild brassica species 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 *B. juncea*, *B. rapa* and *B. napus* from the scientific literature. This compilation includes information about the classification, distribution, life history, growth characteristics, reproductive biology, hybrid offspring characteristics and introgression.