特 集 記 事

栽培, 野生ダイコンにおける系統分化とオグラ型雄性不稔細胞質の起源

山岸 博

京都産業大学工学部, 京都市, 〒603-8555

Phylogeny of wild and cultivated *Raphanus* and the origin of Ogura male-sterile cytoplasm

Hiroshi Yamagishi

Fac. of Engineering, Kyoto Sangyo Univ., Kyoto 603-8555, Japan

キーワード

Raphanus, 系統分化, オグラ型細胞質, ダイコン, ハマダイコン, ミトコンドリアゲノム

はじめに

約 4000 年前のエジプトのピラミッドの壁に刻まれていることに示されるように, ダイコンの栽培の歴史は極めて古い (Crisp 1995). この世界的な栽培の歴史を反映して, 各地に多様なタイプのダイコンの品種が成立した. その中には, 若いサヤを食用とするサヤトリダイコンや種子から油をとるアブラダイコンなどが含まれる. また根を食用とする品種においても, 根の形や色ならびに農業生態的特性に関して非常に高い多様性が生まれた. 日本においてもダイコンは古い歴史とともに, 野菜の中で最大の生産量を維持してきた (熊澤 1956). その用途は根の生食, 煮食にとどまらず, 漬物や切り干など保存食としての利用や, 芽生えの「かいわれ」ダイコンとしての利用など, 日本人の食生活に密着して多彩に発達してきた. この過程で全国各地に地域特有の在来品種が生み出される一方で, 全国的な周年供給を可能とする作型とそれに対応した品種が開発されてきた.

栽培ダイコンの起源に関しては, 単一の野生種に由来するとする説と 2 種の野生種間の交雑に由来するとする説があり (Yamane *et al.* 2005), 現在まで不明のままである. また *Raphanus* 属には 6 種の野生種があるとされるが, それらは相互に交雑が可能であり, 研究者によってはそれらを一種に包含する場合もある (北村 1958). さらに栽培ダイコンの起源地からは伝播の東端に位置する日本における, ダイコンの多様な品種分化の遺伝的背景については, 今日まで十分な解明がなされていない.

一方我国のダイコンで雄性不稔性細胞質が発見され (Ogura 1968), 発見者にちなんでオグラ型細胞質と呼ばれている. 発見当時, オグラ型細胞質の有用性は日本ではさほど注目されなかった. しかしこの細胞質はヨー

ロッパに導入され, ダイコンの F₁ 育種に利用されるとともに (Bonnet 1977), オグラ型細胞質とそれに対する稔性回復遺伝子が属間交雑によって *Brassica* 属作物に導入された (Heyn 1976). このオグラ型細胞質を用いた *Brassica* 属作物の F₁ 育種体系の確立にはいくつかの困難が伴ったが, それらが細胞融合の利用などによって 1 つ 1 つ克服され (Pelletier *et al.* 1983), この雄性不稔性の実用的な利用体系が確立されるに至った (この過程については本誌における酒井・今村 (2003) の総説で解説されている.). これら実用化に向けた研究の中で, オグラ型雄性不稔性の原因遺伝子であるミトコンドリアの *orf138* が同定される (Bonhomme *et al.* 1991) 一方で, この細胞質に対する稔性回復遺伝子も単離される (Brown *et al.* 2003, Koizuka *et al.* 2003) という, 顕著な分子遺伝学的成果が得られた. ここに至ってようやく最近, 我国のダイコンや *Brassica* 属野菜の F₁ 育種にオグラ型細胞質を利用する動きが本格化してきている. しかしながら, 小倉氏によって発見されたこの細胞質が, いかなる植物に起源し, どのようなダイコンに分布するかについては不問に付されてきた.

このように, 古い時代におけるダイコンの栽培化, 世界各地特に我国における栽培品種の多様な分化, ならびにオグラ型雄性不稔の出現を誘起したダイコンにおける細胞質の分化の過程は, いずれも依然十分に解明されていない. これらの問題を遺伝・育種学的見地から解明することは, ダイコンと人類の間の相互進化の関係を明らかにするという意義を持つ. それはまたダイコンのみならず, 作物の育種における遺伝的多様性の利用に関する指針を与えるものと期待される. このような視点から本稿においては, まずオグラ型細胞質の起源と分布について述べ, さらにハマダイコンの起源, 栽培ダイコンの起源と日本のダイコンの成立等, 栽培, 野生ダイコンの進化について現在までに得られた知見を紹介する.

オグラ型細胞質の起源と分布

細胞質雄性不稔性は非常に多くの種類の植物で発見され、 F_1 育種に利用されているが、実際の雄性不稔性に至る原因遺伝子は植物種によって異なる (Mackenzie 2005). オグラ型雄性不稔の原因遺伝子として同定されたミトコンドリアの *orf138* も、他の生物では相同性のある遺伝子がまったく発見されておらず (Bonhomme *et al.* 1992), またこの遺伝子の発現機作もいまだ解明されていない. こうした中で、この遺伝子のアブラナ科植物における分布を明らかにし、その起源を推定するために、*orf138* の有無を幅広く検索した. 検索の結果、この遺伝子は栽培ダイコンにおいてはごく一部の例外を除いて存在しないのに対して、我国をはじめとする東アジアに自生する野生ダイコン (我国では‘ハマダイコン’と総称されている) に、40% 以上の高い割合で広く分布することが明らかになった (Yamagishi and Terachi 1994a, 1996). さらに *Raphanus* 属の野生種である *R. raphanistrum* および *R. maritimus* にも存在する一方で、*Raphanus* 属以外のアブラナ科野生種には、この遺伝子は観察されなかった (Yamagishi and Terachi 1997, 2003). このことは、オグラ型細胞質は *Raphanus* 属植物が成立した後、野生種における細胞質の分化によって生まれたものであることを示している.

しかしながら、*orf138* を持つ野生ダイコンにおいては、雄性不稔個体は現実にはめったに観察されない. そこで、*orf138* 遺伝子の分布を検索した結果にもとづき、実際にハマダイコンや *R. raphanistrum* を細胞質親として交雑を行い、雄性不稔個体の出現の有無を調査した. その結果、2 種類の野生ダイコンのいずれを用いても栽培ダイコンとの間に雑種が形成され、その後代に雄性不稔個体が出現した (Yamagishi *et al.* 1993, Yamagishi and Terachi 1994b, 1997). このため小倉氏によるオグラ型雄性不稔細胞質の発見の経緯については、鹿児島県に自生するハマダイコンと栽培ダイコンの間で生殖的な接触が起こって両者の雑種が生じ、その後代に雄性不稔個体が出現して発見されたものと推定された.

この *orf138* 遺伝子について、これを持つ栽培、野生ダイコン 143 個体の塩基配列をすべて決定した (Yamagishi and Terachi 2001). その結果 *orf138* 内に 6 か所の塩基置換と 1 か所の挿入/欠失 (39 bp) が存在し、それらによって、栽培、野生ダイコンの *orf138* は 9 タイプに分類された (図 1). このうち *R. raphanistrum* には 2 タイプ、ハマダイコンには 8 タイプまた栽培ダイコンには 5 タイプが存在した. ハマダイコンにおいて最も高頻度に認められ、かつ他のタイプとの塩基配列変異の関係から *orf138* の祖先型と考えられるタイプ (図 1 の B タイプ) は、*R. raphanistrum* にも多く観察された. こうした事実から、*orf138* は *Raphanus* 属野生種に起源し、それがハマダイコンに伝播して、ハマダイコンにおいて遺伝子内の変異を蓄積したものと考えられる. 稔性回復遺伝子の存在下で

図 1. オグラ型雄性不稔遺伝子 *orf138* における塩基配列変異の相互関係 (Yamagishi and Terachi 2001 を改写)

円内のアルファベットは *orf138* のタイプを表す. タイプ間の塩基置換のうち、非同義置換には下線を施した. また二重の円で示したタイプは雄性不稔を発現することが今までに確認されている.

は *orf138* における突然変異は自然選択上中立であるが、同遺伝子内の変異がハマダイコンで特異的に蓄積した進化上のメカニズムは興味深い.

ハマダイコンに存在する 8 タイプのうちいくつかは、我国の栽培ダイコンのごく一部の品種に共通してみられる. このうち池谷 (1986) によって東北地方の在来品種‘小瀬菜’で発見された雄性不稔細胞質で、その原因遺伝子が *orf125* と名付けられたタイプ (Iwabuchi *et al.* 1999) は、山形県、青森県等のハマダイコンの集団にも存在した (図 1 の F タイプ). これと後述する‘小瀬菜’における細胞質の著しい品種内多型は、この品種の起源を推定する重要な手がかりとなる. 一方、台湾の栽培ダイコンに集中して分布し、実際に F_1 育種に利用されているタイプ (図 1 の H タイプ) は、野生ダイコンには見出されていない. このタイプの分布を台湾をはじめとする中国南部の野生ダイコンにおいて検索することは興味ある課題である.

今までの観察から、発見された 9 タイプの *orf138* のうち、5 タイプは実際に雄性不稔を引き起こすことが明らかになっている (図 1). 残りの 4 タイプにおける雄性不稔性の発現とそれに対する非同義置換の影響については現在解析を進めている. しかしそれ以上に、他の生物に全く見出されていない *orf138* 遺伝子がどのような進化上の要因によって *Raphanus* 属植物のミトコンドリアに生じたのか、またどのようなメカニズムによってダイコンをはじめとするアブラナ科植物に雄性不稔を誘起するのかなど、この細胞質をめぐる根本的な問題が今後解明されなくてはならない.

実際の雄性不稔の発現の有無は、上記ミトコンドリアの *orf138* 遺伝子と核内の稔性回復遺伝子 (以下 Rf と略

記する)の相互作用で決まる。そこで各種ダイコンにおける Rf の有無を大規模な交配実験によって調査した (Yamagishi 1998)。その結果 *R. rapanistrum* とハマダイコンには Rf が広く分布するのに対して、大部分が正常型の細胞質である栽培ダイコンにおいては、Rf を持つ品種と持たない品種が約半数ずつ存在した。このうち Rf を持つものはヨーロッパのハツカダイコンと中国のダイコンに多く見られ、日本の栽培品種で Rf を持つものは少数に限られていた。Koizuka *et al.* (2003) によって単離された Rf (*orf687*) はこのうち中国ダイコンが持つものであり、それが PPR モチーフを持つタンパク質の遺伝子であることが明らかになっている。PPR モチーフタンパク質はオルガネラの mRNA のプロセッシングや翻訳制御に関与する機能を持つ (Small and Peeters 2000)。現在 PPR タンパク質に関する研究は急速に進展しており、その構造や具体的な働きも明らかになりつつある (Lurin *et al.* 2004)。著者らは *R. rapanistrum*、ハマダイコン、ハツカダイコンに存在する Rf についても、*orf687* との塩基配列の比較や遺伝子の周辺の構造の比較を進めている。この解析が進めば、*Raphanus* 属植物においてミトコンドリアゲノムに *orf138* が誕生したこととどのように対応して、核に *orf687* を始めとする Rf が生まれたか、またそれがどうしてハツカダイコンなど正常型細胞質の栽培種に伝達されたか、さらには *orf138* 内の塩基配列変異と Rf の変異との間に何らかの対応関係があるのかなど、核ゲノムとミトコンドリアゲノムの相互関係における進化の様相が明らかになることが期待される (Hanson and Bentolila 2004)。そのためには Budar (1998) が指摘するように分子遺伝学と集団遺伝学との協働が必要であろう。ところでオグラ型雄性不稔に対する Rf は現在までのところ *Raphanus* 属以外では発見されていないが、今村ら (2006) は *B. rapa* の核内にこれとは別の、インゲンにおける稔性回復 (He *et al.* 1995) と類似したメカニズムで稔性を回復する遺伝子が存在することを発見した。この回復遺伝子をさらに詳細に解析することは、アブラナ科植物のミトコンドリアにおける *orf138* の消長を知る上で有効かもしれない。

ハマダイコンの起源

我国およびアジア大陸東部の海岸域には、*R. rapanistrum* とともに栽培ダイコンとも形態的に異なる野生ダイコンが分布している。我国ではこの野生ダイコンは「ハマダイコン」と総称されているが、このハマダイコンの起源については 2 つの考え方があった。1 つは Makino (1909) に代表される「栽培ダイコンが逸出し野生化した植物である。」とする説であり、もう 1 つは青葉 (1989) の「大陸から古い時代に渡来した野生ダイコンの後代」とする説である。上記のオグラ型細胞質とそれに対する稔性回復遺伝子 (Rf) の分布は、ハマダイコンの起源についての考察に指針を与える。すなわちハマダイコンにおいては

オグラ型雄性不稔細胞質と Rf が広く分布するのに対して、我国の栽培ダイコンの大部分はオグラ型細胞質も Rf も持たない。またヨーロッパ、中国の栽培ダイコンに視野を広げても、核内に Rf を有する品種はあるものの、オグラ型細胞質は台湾に集中してみられる以外は、ほとんどすべての品種が持っていない。このことから我国の栽培ダイコンに限らず、栽培ダイコンが逸出して野生化したものがハマダイコンであるとする考えは成立しない。逆に一部の系統にオグラ型細胞質を持つものがあり、かつ広く稔性回復遺伝子が分布する野生種 *R. rapanistrum* の子孫がハマダイコンであると考えるのが合理的である。

このハマダイコンの起源を別の視点から推定するために、オグラ型、正常型を問わずミトコンドリアに存在し、オグラ型では雄性不稔の原因遺伝子 *orf138* と共転写される *orfB* 遺伝子について塩基配列を調査した。その結果、この遺伝子内にオグラ型と正常型への塩基配列の分化に加えて、正常型内に 2 つのタイプの塩基配列が存在することが判明した (Terachi *et al.* 2001)。そこで、この 3 つのタイプの *orfB* の品種、集団内分布を栽培ダイコンおよびハマダイコンで解析したところ、栽培品種の多くは 1 つのタイプで固定しているのに対して、ハマダイコンの集団内には 2 つないしは 3 つのタイプが観察され、特に大半の集団が 3 つのタイプすべてを含んでいた (Yamagishi 2004)。このような細胞質における品種・集団内多型の大きさの顕著な差は、ハマダイコンが栽培ダイコンの逸出、野生化によって生じたものではないことを示すもう 1 つの証拠である。

なお我国の栽培ダイコンには、この領域に関して 2 つのタイプを含む品種が散見され、さらに東北地方の在来品種「小瀬菜」は 3 つのタイプすべてを含む著しい品種内多型を示した。この「小瀬菜」の細胞質の品種内多型性は、ミトコンドリアの *atp6* の 3' 領域における構造についても観察されている (図 2; Yamagishi and Sasaki 2004)。既述のように「小瀬菜」には *orf138* の欠失型である *orf125* を持つ個体が高頻度で存在するが、この型はハマダイコンにも見出される。これらの事実は「小瀬菜」がハマダイコンを祖先として成立した栽培品種であることを示している (山岸 2003)。一方、京都府舞鶴市の在来品種で「佐波賀」という品種がある。この品種の細胞質について現在まで調べた範囲では、全個体が *orf138* を持つことが明らかになった。しかしこれらの個体はいずれも正常な花粉を形成していた。すなわち「佐波賀」は、ハマダイコンが示す雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子を共に持つという特性をそのまま受けついでおり、ハマダイコンが栽培化されたもう 1 つの例として挙げられる。我国各地の在来品種を丹念に調査して行けば、「小瀬菜」などの例のように、我国においてハマダイコンが栽培化された品種がさらに発見される可能性がある。ハマダイコンは我国の栽培ダイコンに対する遺伝的変異の供給源の 1 つである。

図2. ミトコンドリア *atp6* の3'領域に観察される「小瀬菜」細胞質の品種内多型
「正常型」細胞質に特異的なプライマーによるPCRによって、DNA増幅断片の有無の変異とともに、増幅DNAのサイズについても品種内変異が認められる。M：分子量マーカー（ ϕ 174-Hae III digest），N：ネガティブコントロール

栽培ダイコンの多元性と日本のダイコンの成立

栽培、野生ダイコンにおける「正常型」細胞質の分化がミトコンドリアの *orfB* 遺伝子領域で明らかになったが、これと同様の「正常型」における分化は、サザン解析により *R. rapanistrum* の種内変異として以前に観察されていた（Yamagishi and Terachi 1997）。このため、栽培、野生ダイコンにおけるミトコンドリアゲノムの構造変異をより広範囲に解析し明らかにするために、正常型細胞質において *orfB* から約3kbpのところに隣接する *cox I* 遺伝子と、両細胞質に共通する *orfB* を含めたミトコンドリアゲノムの構造の解析を行った（Yamagishi and Terachi 2003）。解析の結果、*R. rapanistrum* の種内に5タイプの細胞質が存在すること、およびそのうち4タイプは *R. maritimus* にも共通して存在することが明らかになった。これら2つの野生種はともに種内に細胞質の変異を保有し、種間での細胞質の分化は起こっていないと考えられた。一方、栽培種を同様に観察すると、ヨーロッパのハツカダイコンおよび中国のダイコンが互いに異なるタイプに集中して見出されるのに対して、日本のダイコンには、中国北部などのダイコンと同一のタイプと日本のダイコンに独特のタイプの2つの主要なタイプが見出された。このように地域によって栽培ダイコンの細胞質のタイプが異なる特徴を持つことは、栽培ダイコンが多元的に成立したことを示している。すなわち分化した細胞質を持つ野生ダイコンが、世界のいくつかの地域で独立に栽培化されたことを示している。このことは、ヨーロッパと東アジアの間で、栽培ダイコンの形態的特性や農業生態的特性が大きく異なることの、最も根本的な原因であると考えられる。このような野生種における細胞質の豊富な分化とそこからの栽培種の多元的な成立

は、葉緑体の塩基配列変異の解析によっても裏づけられている（山岸ら 2005）。

日本の栽培ダイコンは2つのタイプに大別されるが、そのうち一方は中国北部および朝鮮半島の栽培ダイコンと同一のタイプであるのに対して、もう1つの主要なタイプは中国大陸には多く見出されていない。今日の日本のダイコン栽培における主要品種群は「みの早生」、「宮重」、「練馬」の3大群であるとされるが（芦澤 1982）、これら3大群のうち「宮重」、「練馬」は後者のタイプに含まれ、さらに「聖護院」、「二年子・時無」群等これらに次ぐ主要品種もこのタイプである。これに対して中国北部などのダイコンと共通するもう一方のタイプには、主要品種群のうち「みの早生」が含まれるが、それ以外は、すべて地方の在来品種で占められている。このことから我国の主要な栽培ダイコンの成立について、以下のような二重構造を想定することができる。つまり中国北部から伝播した品種群は、現在、各地の在来品種として残存しているのに対して、これとは別の細胞質を持つダイコンが日本に伝えられ、それらが近年の主要品種として全国的に栽培されるようになったと考えられる。

このような我国の栽培植物の二重構造はオオムギやカブでも認められていることである（渋谷・岡村 1955, 青葉 1961, 高橋 1965, 安田 1978）。しかし、これらの作物が「東北日本」対「西南日本」という画然とした分布域の差を示すのに対して、ダイコンの場合は「全国的主要品種」対「地方在来品種」という分かれ方をする点が独特である。その一方で栽培品種の中には、2つの主要タイプのいずれかに固定したもの他に、品種内にこれら2つのタイプの個体を含むものが散見されている。これらは主要タイプ間の意識的な交雑によって、我国独特の新しいダイコン品種が育成された結果ではないかと考えられる。

以上の、ダイコン属野生種および栽培種のミトコンドリアゲノムの解析による系統分化の研究結果をもとに、栽培ダイコンの進化と伝播について概観する。ユーラシア大陸で多元的に成立した栽培ダイコンは、世界各地で特有の品種を生み出した。日本へは主に2つの細胞質のタイプが伝来し、我国の栽培ダイコンの二重構造を基本的に形成するとともに、両タイプ間の交雑により新しい品種が作り出された。その一方で、同じくユーラシア大陸で分布を拡大した野生種が東アジア地域に適応することによって、ハマダイコンが成立し、その一部が我国で栽培化されて今日の在来品種の一部となった。我国の栽培ダイコンが示す多様性は、こうしたダイコンと日本人の間の複雑な相互関係の結果として進化してきたものと考えられる。アブラナ科作物の育種において全世界で最も広く利用されているオグラ型雄性不稔性は、この相互関係の一幕でハマダイコンと日本の栽培ダイコンの生殖的な接触が起こることによって生まれたものである。このような栽培ダイコンと野生ダイコンの接触は、現在で

も日本の各地で起こっている可能性がある。しかし、それによって生じる遺伝的変異を栽培品種に取り入れたり、ハマダイコンを育種素材として活用することによって、栽培ダイコンの多様性をさらに高めようとする意識と能力が、現在と将来の我々に備わっているかどうかは注意深く考える必要があろう。

謝 辞

本研究の素地は[※]西 貞夫博士をはじめとする野菜試験場育種部（当時）の先輩、同僚の方々との議論の中で形成された。京都産業大学においては米澤勝衛、寺地徹、野村哲郎教授のサポートと御協力により本研究を遂行することができた。また実際の実験にあたっては、実験補助員の方々の御助力および大学院生、学生の明るさに日々励まされた。なお本研究においては、我国内外の研究機関および個人が収集・保存されている栽培、野生ダイコンの品種、系統を快く分譲していただいて実験に供した。これらの方々の御協力に心より御礼申し上げる。

引用文献

青葉 高 (1961) 本邦蔬菜在来品種の分類と地理的分布に関する研究。(第3報) 中部地方北西部のカブ在来品種の類縁関係と地理的分布. 園芸学会雑誌 30: 318–324.

青葉 高 (1989) わが国の野生ダイコンの変異と系譜. 農耕の技術 12: 94–114.

芦澤正和 (1982) ダイコン, “野菜園芸ハンドブック” 西貞夫監修, 養賢堂, 東京. 739–763.

Bonhomme, S., F. Budar, M. Ferault and G. Pelletier (1991) A 2.5 kb *NcoI* fragment of Ogura radish mitochondrial DNA is correlated with cytoplasmic male sterility in *Brassica* cybrids. *Curr. Genet.* 19: 121–127.

Bonhomme, S., F. Budar, D. Lancelin, I. Small, M.-C. Defrance and G. Pelletier (1992) Sequence and transcript analysis of the *NcoI* 2.5 Ogura-specific fragment correlated with cytoplasmic male sterility in *Brassica* cybrids. *Mol. Gen. Genet.* 235: 340–348.

Bonnet, A. (1977) Breeding in France of a radish F_1 hybrid obtained by use of cytoplasmic male sterility. *Eucarpia Cruciferae Newslett.* 2: 5.

Brown, G.G., N. Formanova, H. Jin, R. Wargachuk, C. Dendy, P. Patil, M. Laforest, J. Zhang, W.Y. Cheung and B.S. Landry (2003) The radish *Rfo* restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats. *Plant J.* 35: 262–272.

Budar, F. (1998) What can we learn about the interactions between the nuclear and mitochondrial genomes by studying cytoplasmic male sterilities? In “Plant mitochondria: From gene to function” Möller, I.M., P. Gardeström, K. Glimelius and E. Glaser (eds.), Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 49–55.

Crisp, D. (1995) Radish. In “Evolution of crop plants”, Smartt, J. and N.W. Simmonds (eds.), Longman Scientific & Technical, Harlow, UK, 86–88.

Hanson, M.R. and S. Bentolila (2004) Interactions of mitochondrial

and nuclear genes that affect male gametophyte development. *Plant Cell* 16: S154–S169.

He, S., A. Lyznik and S. Mackenzie (1995) Pollen fertility restoration by nuclear gene *F_r* in CMS bean: nuclear-directed alteration of a mitochondrial population. *Genetics* 139: 955–962.

Heyn, F.W. (1976) Transfer of restorer genes from *Raphanus* to cytoplasmic male sterile *Brassica napus*. *Eucarpia Cruciferae Newslett.* 1: 15–16.

池谷保緒 (1986) 小瀬菜ダイコンの一系統に見られた細胞質雄性不稔個体の多量発現. 育種 36 (別2): 106–107.

今村 順・川合麻紀子・大島雅夫・酒井隆子 (2006) cms 原因遺伝子 *orf125* のコピー数減少を伴うコセナ CMS ナタネの稔性回復. 育種学研究 8 (別1): 115.

Iwabuchi, M., N. Koizuka, H. Fujimoto, T. Sakai and J. Imamura (1999) Identification and expression of the Kosena radish (*Raphanus sativus* cv. Kosena) homologue of the Ogura radish CMS-associated gene *orf138*. *Plant. Mol. Biol.* 39: 183–188.

北村四郎 (1958) ダイコンの品類とその変遷, “日本のダイコン” 西山市三 (編) 日本学術振興会, 東京. 1–19.

Koizuka, N., R. Imai, H. Fujimoto, T. Hayakawa, Y. Kimura, J. Kohno-Murase, T. Sakai, S. Kawasaki and J. Imamura (2003) Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Kosena radish. *Plant J.* 34: 407–415.

熊澤三郎 (1956) “総合蔬菜園芸各論” 養賢堂, 東京.

Lurin, C., C. Anders, S. Aubourg, M. Bellaoui, F. Bitton, C. Bruyere, M. Caboche, C. Debast, J. Gualberto, B. Hoffmann, A. Lecharny, M.L. Ret, M.L. Martin-Magniette, H. Mireau, N. Peeters, J.P. Renou, B. Szurek, L. Taconnat and I. Small (2004) Genome-wide analysis of *Arabidopsis* pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis. *Plant Cell* 16: 2089–2103.

Mackenzie, S.A. (2005) The influence of mitochondrial genetics on crop breeding strategies. In “Plant Breeding Reviews, Vol. 25” Janic J. (ed.), John Wiley & Sons, Inc. New York, 115–138.

Makino, T. (1909) Observation on the flora of Japan. *Bot. Mag.* 23: 59–75.

Ogura, H. (1968) Studies on the new male-sterility in Japanese radish, with special references to the utilization of this sterility towards the practical raising of hybrid seeds. *Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ.* 6: 39–78.

Pelletier, G., C. Primard, F. Vedel, P. Chetrit, R. Remy, P. Rousselle and M. Renard (1983) Intergeneric cytoplasmic hybridization in Cruciferae by protoplast fusion. *Mol. Gen. Genet.* 191: 244–250.

酒井隆子・今村 順 (2003) ナタネ (*Brassica napus* L.) F_1 育種: F_1 種子採種体系の現状と問題点. 育種学研究 5: 93–102.

渋谷 茂・岡村和政 (1955) *Brassica* 属種子の形態的特性に就いて. 園芸学会雑誌 24: 195–198.

Small, I.D. and N. Peeters (2000) The PPR motif—a TPR-related motif prevalent in plant organellar proteins. *Trends Biochem. Sci.* 25: 46–47.

高橋隆平 (1965) 大麦品種の遺伝的分化と地理的分布. 育種学最近の進歩 6: 18–32.

Terachi, T., K. Yamaguchi and H. Yamagishi (2001) Sequence analysis on the mitochondrial *orfB* locus in normal and Ogura male-sterile cytoplasm from wild and cultivated radishes. *Curr. Genet.* 40: 276–281.

Yamagishi, H. (1998) Distribution and allelism of restorer genes for

- Ogura cytoplasmic male sterility in wild and cultivated radishes. *Genes Genet. Syst.* 73: 79–83.
- 山岸 博 (2003) ミトコンドリアの遺伝子が示す ‘小瀬菜’ ダイコンの起源. *農業および園芸* 78: 1056–1059.
- Yamagishi, H. (2004) Assessment of cytoplasmic polymorphisms by PCR-RFLP of the mitochondrial *orfB* region in wild and cultivated radishes (*Raphanus*). *Plant Breeding* 123: 141–144.
- 山岸 博・飯田崇申・石橋篤志・尾崎昭子 (2005) シークエンスに基づく葉緑体ゲノムの PCR-RFLP による栽培ダイコンの起源の推定. *育種学研究* 7 (別 1・2) : 308.
- Yamagishi, H. and J. Sasaki (2004) Differentiation of the cytoplasm of Japanese cultivated radishes (*Raphanus sativus*) into four types in the 3' region of mitochondrial *atp6*. *Breed. Sci.* 54: 189–195.
- Yamagishi, H., T. Terachi, Y. Fujita and H. Fukuya (1993) Induction of male sterility in hybrids between Japanese wild and cultivated radishes (*Raphanus sativus* L.) *Jpn. J. Breed.* 43: 635–639.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (1994a) Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the Cruciferae. I. The origin and distribution of Ogura male-sterile cytoplasm in Japanese wild radishes (*Raphanus sativus* L.) revealed by PCR-aided assay of their mitochondrial DNAs. *Theor. Appl. Genet.* 87: 996–1000.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (1994b) Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the Cruciferae. II. The origin of Ogura male sterile cytoplasm inferred from the segregation pattern of male sterility in the F_1 progeny of wild and cultivated radishes (*Raphanus sativus* L.) *Euphytica* 80: 201–206.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (1996) Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the Cruciferae. III. Distribution of Ogura-type cytoplasm among Japanese wild radishes and Asian radish cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 93: 325–332.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (1997) Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the Cruciferae. IV. Ogura-type cytoplasm found in the wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Plant Breeding* 116: 323–329.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (2001) Intra- and inter-specific variations in the mitochondrial gene *orf138* of Ogura-type male-sterile cytoplasm from *Raphanus sativus* and *Raphanus raphanistrum*. *Theor. Appl. Genet.* 103: 725–732.
- Yamagishi, H. and T. Terachi (2003) Multiple origins of cultivated radishes as evidenced by a comparison of the structural variations in mitochondrial DNA of *Raphanus*. *Genome* 46: 89–94.
- Yamane, K., N. Lü and O. Ohnishi (2005) Chloroplast DNA variations of cultivated radish and its wild relatives. *Plant Sci.* 168: 627–634.
- 安田昭三 (1978) 栽培オオムギの分化. *育種学最近の進歩* 19: 32–43.