



日本列島における遺伝系の進化と細胞地理学 : 2~3 のキク科植物を例にして

渡邊, 邦秋

(Citation)

植物分類, 地理, 38:224-240

(Issue Date)

1987-09-25

(Resource Type)

journal article

(Version)

Version of Record

(Rights)

© 1987 植物分類地理学会

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/0100477451>



日本列島における遺伝系の進化と細胞地理学

—2〜3のキク科植物を例にして—

渡 邊 邦 秋*

Kuniaki WATANABE: The evolution of genetic system and the cytogeography
in the Japan Archipelago

細胞地理学は、生物個々の分類群の地理的分布図に細胞学的特徴で識別される亜群の分布図を1枚付け加えるという消極的な意味をもつだけでなく、異なる亜群の発生、発展、消滅の動態を、細胞遺伝学的、集団遺伝学的、生態学的に検討できる基礎的資料を提供し、進化の方向や生物相形成過程を明らかにするという積極的な意味をもっている。得られた資料から、できるだけ多くの情報を引き出すためには、利用する細胞学的標識の生物学的、進化学的意味をあらかじめ十分に検討しておく必要がある。

本稿では、細胞学的標識として最もよく研究されている異数性(特に異数的減少)と倍数性の意味を遺伝系全体の中で検討し、日本列島の細胞地理学的特徴を、キク科2属を例に考察してみる。

著者は、これまでキク属やヒヨドリバナ属で、倍数性による植物の進化を研究してきたが、1973年以来、オーストラリア大陸で異数性による進化がみつかったキク科 *Brachyscome* 属植物を研究する機会を与えられ、同一系統群内に、異数性や倍数性がきわめて効果的に生じる機構の違いに興味をひかれてきた。染色体数に関する豊富なデータが蓄積されてくる中で (FEDOROV, 1969; MOORE, 1973; GOLDBLATT, 1981, 1984, 1985), 日本産植物の染色体数の変異には、倍数性によるものが非常に多いことが明らかにされている。オーストラリアでも、同様に、倍数性は多数の植物群で生じているが、温帯林から乾燥した半砂漠へ向けての急激な環境勾配と、多様な生育環境の中で、キク科だけを取りあげても、*Brachyscome* 属で、 $n=2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 15$ (SMITH-WHITE *et al.*, 1970), ムギワラギク属 *Helichrysum* で、 $n=5, 7, 8, 9, 11$ (SMITH-WHITE, 私信), *Podolepis* 属で、 $n=3, 7, 8, 9, 10, 11, 12$ (TURNER, 1967), *Calotis* 属で、 $n=4, 5, 7, 8$ (STACE, 1978, 1982) などの著しい異数性(特に、 $n=9$, あるいは、8からの染色体数の減少的变化)が見いだされている。異なる系統的、遺伝的背景をもつ植物群で、平行的に生じているこのような染色体数の減少的变化は、偶然の産物とは考えられず、特定の環境条件や、これら植物群の特定の進化過程と密接に結びついた“意味のある変化”であることが強く示唆される。このことは、世代時間の短縮化・乾燥期の生育忌避(多年生→1年生)と、先駆植物としての特性の発達を伴う染色体数の異数的減少が、オーストラリア以外でも、類似の気候条件下、つまり、夏に極端な乾燥をひき起す地中海式気候に支

* 神戸大学教養部生物学教室

配されている地域で頻繁に生じているという事実からも支持される（地中海北東部でのフタマタタンポポ属 *Crepis* (BABCOK, 1947; TOBGY, 1943; SHERMAN, 1946) や、メキシコ北部からアメリカ合衆国中南部にかけての *Haplopappus* 属 (JACKSON, 1962, 1965; SMITH, 1966))。

このような異数性や倍数性出現の地域的な偏りは、進化生物学的にみていかなる意味を持つのであろうか。

遺 伝 系 の 進 化

染色体数の違いについての意味を最初に考察したのは、DARLINGTON (1939, 1940, 1958) で、その後、この問題は、より広い視点から HUXLEY (1942), MATHER (1943), CARSON (1957), STEBBINS (1957, 1958, 1960), GRANT (1958, 1964, 1975), EHRENDORFER (1970), JACKSON (1971) などにより、論じられてきた。彼らは、染色体数の変化を、生物集団に遺伝的変異を供給する組換え量の変化に換算して考え、組換え量を変化させる要因を、染色体数以外にも見つけだして整理し、それらの要因を総合して遺伝系 genetic system (または組換え系 recombination system) と呼んだ。そして、進化的に成功している生物集団は、その生物群のある環境条件下における生存を確実に保障する適応度 (または生存価) fitness と、頻繁に起こる環境変化に対応できる融通性 flexibility とのある種の妥協点をうまく持ち合わせており、特定の遺伝系の発達と、その生物群が生活している生育環境との間には、適応的帰結として“特別な関連”が存在していると主張した。

GRANT (1975) は、この遺伝系に関係する諸要因を、次のように整理している。

I 世代あたりの組換え量を制御する要因・減数分裂に関係して働く制御要因

1. 染色体数
2. キアズマ頻度
3. 配偶子の不稔性障壁

II 世代あたりの組換え量を制御する要因・受精に関係して働く制御要因

4. 繁殖システム
5. 送粉システム
6. (特に雄性配偶体の) 分散距離
7. 集団サイズ
8. 交雑障壁と外的隔離機構

III 物理的時間あたりの組換え量を制御する要因

9. 前繁殖期間の長さ

これら9つの制御要因は、お互い独立に様々な程度で集団が保有する変異量を調節し、種により異なる方法と程度で、さまざまな遺伝系を発達させている。

さて、制御要因の中で、染色体数、キアズマ頻度、前繁殖期間の長さの関係を、表1、および、2に整理してみると、染色体数1個の変化は、細胞あたり平均キアズマ数1個の変化に相当すること。また、染色体数1個の変化は、前繁殖期間の長さの 2^2 倍に反比例するという関係が成立している。組換え頻度が高い場合には集団は変異性に富み、進化的融通性が高く、逆に、低い場合には、集団は遺伝的に均一になり融通性の程度が低いことを意味する。このように、9つの要因を全て組換え量に換算して考えれば、異なる遺伝系を異なる程度に発達させている異なる分類群を、進化的融通性の程度で比較することが可能になる。

表1. 接合子における染色体の可能な組合せ.

染色体数 (n)	細胞あたりの平 均キアズマ数 ($\bar{x}$)	配偶子における 染色体組合せ (2^{n+x})	接合子における 染色体組合せ ($2^{2(n+x)}$)
2	0	4	16
	1	8	64
	2	16	256
3	0	8	64
	1	16	256
	3	64	4096
4	0	16	256
	1	32	1024
	4	256	65536

$n+\bar{x}$: recombination index (DARLINGTON, 1939). 2 価染色体あたり 1 対以上の遺伝子がヘテロで、自由交配がおこなわれた場合の予想数. 自殖後ホモ接合体になったものには、当てはまらない.

CARSON (1957) は、この連続する進化的融通性の程度を便宜的に 3 型に分けることを提案し、それぞれを、閉鎖的組換え系 closed recombination system, 限定的組換え系 restricted recombination system, 開放的組換え系 open recombination system と呼んだ。STEBBINS や GRANT は、これら 3 つの組換え系が、SALISBURY (1942) により、侵入・定着 colonization の容易さの程度で分類された特定の生育環境と強い関連を持つことを見出した。つまり、開放的で攪乱される不安定な生育環境へ侵入する先駆植物 colonizer は、より限定的、または、閉鎖的組換え系を発達させているという関連である。限定的、または、閉鎖的組換え系は、低染色体数、低キアズマ頻度、自殖、または、無融合種子形成機構等で特徴づけられる。組換え頻度を減少させる、言い換えれば、将来の進化的融通性を犠牲にして、当座の適応度を高めることが、なぜ開放的で攪乱される不安定な生育環境に侵入・定着する先駆植物にとって適応的なのであろうか。

通常、先駆植物としてふるまう種は、それぞれの生育環境に一時的に生じ、その集団は絶えずこわされたり、新しく利用できるようになった場所に形成されたり、急速にサイズを拡大したりしている。このような条件下では、1～数個の少数個体から、それぞれの生育地に十分適

表2. 接合子の染色体組合せに影響する染色体数と前繁殖期間の関係.

染色体数 (n)	配偶子における 染色体組合せ	前繁殖期間 の長さ・年 (y)	1年あたりの接合子に おける染色体組合せ ($2^{2n}/y$)
2	4	1	16
3	8	4	16
7	128	1	16384
14	16384	(16384)	(16384)

$n=7$ は、草本植物、 $n=14$ は、木本植物の代表的染色体数として取りあげた。草本が、一年生である場合、接合子における染色体組合せは16384通り予想される。 $n=14$ をもつ木本で、同じ染色体組合せは、前繁殖期間を16384年とすれば同じになる。通常、木本類は数年～数十年で子孫が残せるので、 $n=7$ をもつ一年草にくらべると、はるかに大量の変異を子孫集団に供給できるということになる。

応した遺伝子型をもつ大きな集団をすばやく作りあげることができるように、強い選択が働いていると考えられる。限定的、または、閉鎖的組換え系は、適応的な遺伝子型を、ほとんどそっくり子孫に伝達させることが可能な上に、自殖や無融合種子形成による繁殖は、少数、あるいは、1つの創始個体からでも、集団を短時間でつくりあげることができる。つまり、このような環境に生育する植物にとって、限定的、または、閉鎖的組換え系を保有することは、適応的であると考えられる。

他方、開放的組換え系(例えば、自家不和合性、高染色体数、高キアズマ頻度、雌雄異株)をもつ群では、集団の維持に多数の個体を必要とすると同時に、集団内に蓄積された適応的遺伝子型が、子孫で分離してしまい、多数の不適応型子孫を生じ、それらが失われる為、開放的で攪乱される不安定な生育環境では、あきらかに不利な遺伝系と考えられる。開放的組換え系を持つ植物は、侵入・定着の困難な閉鎖的環境(例、密閉した森林)で多くみつかると。このような生育環境では、通常、親植物は大量の種子を生産するが、そのうち、わずかな個体しか成熟段階に達しない。そこでは、子孫の遺伝子型を均一に保つ必要はなく、開放的組換え系を保有することで、適応的な遺伝子型が分離により失われる損失よりも、組換えをおこした子孫の中に、親個体よりわずかでもすぐれた遺伝子型が生き残る機会がある方が、有利で適応的な意味をもつと考えられる。つまり、閉鎖的環境に生育している木本類や一部の草本類が、開放的環境に生育している草本類に比べて染色体数が多いことも、それぞれの生育環境に適応して発達した遺伝系の一部と解釈できる(STEBBINS, 1957, 1958, 1960; GRANT, 1958, 1964, 1975; 表2の説明参照)。

さて、遺伝系と生育環境の一般的関係から、染色体数の減少と倍数性がみついているキク科 *Brachyscome* 属で、これらの遺伝系が発達してきた過程を具体的に検討してみることにする。

Brachyscome 属植物の細胞地理と遺伝系の進化

Brachyscome 属は、オーストラレイシア地域に固有で、約70種を含み、葯の付属体の有無から、*Brachyscome* と *Metabrachyscome* の2亜属に分けられる。*Brachyscome* 亜属は、図1に示されているように、湿潤なオーストラリア東南部から乾燥地域へむけて種数が、漸次、減少する分布状態を示し、異数性、構造変化、B染色体等の染色体変異を含んでいる。他方、*Metabrachyscome* 亜属は、オーストラリア西南部や南部海岸部に多数の種を分化しているが、染色体変異は、倍数性だけに限られている。

SMITH-WHITE と協同研究者による20年以上にわたる研究から、この属で、次のような進化的発展の3段階が推定されるようになった。

1. オーストラリア大陸の東西に、2亜属が分化した段階(ニュージーランド、パプアニューギニアには、*Brachyscome* 亜属のみ分布)
2. オーストラリア大陸東部に隔離された *Brachyscome* 亜属で、染色体数の異数的減少と乾燥を避ける習性(一年生。多年草では、厚くて塊状の根茎の発達等。)の発達を伴う著しい種分化がおきた段階。
3. 倍数性と、自殖、または、無融合種子形成機構の発達とより乾燥地域への分布域の拡大の段階。

ここでは、染色体数の変化に関係をもつ第2、第3段階について述べてみる。まず、本属の染色体基本数が、 $x=9$ と考えられる理由は、1) 両亜属にみつかり、*Metabrachyscome* 亜属

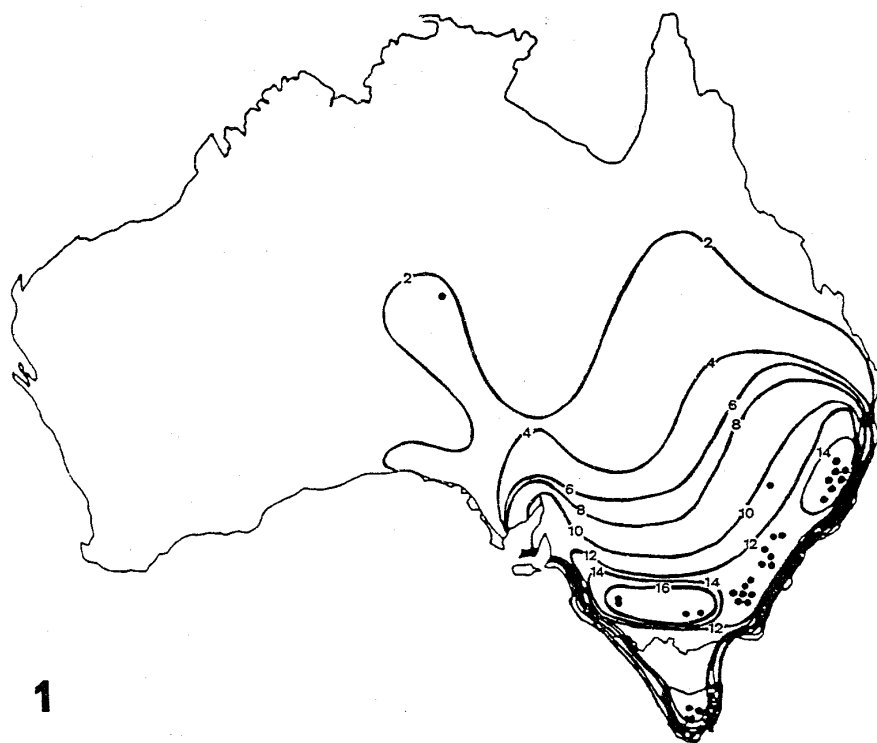


図1. *Brachyscome* 亜属の等種数分布図. 黒丸は $n=9$ が算定された産地 (STACE, 1982).

では, $x=9$ 以外の染色体基本数はみつからない。2) 未調査のパプアニューギニア産種を除き, オーストラリア大陸, タスマニア, ニューゼalandで, $x=9$ がみつかる。3) 調査が不十分な上種 *B. diversifolia* を除き, DAVIS (1948) が分類した全てのの上種で, $x=9$ がみつかる。4) $x=9$ は, コンギク連の原始的基本数と考えられている上に, DAVIS が *Brachyscome* 属に近縁と考えた *Lagenophora* 属, *Solenogyne* 属や, 祖先属と考えた *Bellis* 属も, $x=9$ をもつ。5) 調査された52分類群中, 最も頻繁にみつかる染色体数は $x=9$ に基づく。

$n=9$ の染色体数をもつ種は, 分布(図1の●印)や習性, 外部形態の上からも, 最も原始的と考えられる特徴をもっている。つまり, それらは, オーストラリア東南部の湿潤な生育地に局在し, 多年生で, さじ型のロゼット葉をもち, 自家不和合で目立つ大きな花(他家受精)をつけ, 単純な果実形態をもっている。

これらの原始的特徴をもつ群から派生したと考えられる種群は, 湿潤な東南部から半乾燥地

表3. 中湿地, 乾燥地における *Brachyscome* 亜属の一年草および多年草の半数染色体数 (*B. marginata* を除く)。

半数染色体数		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13	15
中湿地	一年草					1							
	多年草	—	—	2	2	4	3	1	15	1	1	1	1
	合計	—	—	2	2	5	3	1	15	1	1	1	1
乾燥地	一年草	1	3	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—
	多年草	—	—	1	1	2	—	—	1	—	—	—	—
	合計	1	3	4	3	3	—	—	1	—	—	—	—

SMITH-WHITE *et al.* (1970) の表4から *B. leneariloba* 複合種の $n=4, 5, 6, 8$ を倍数体とみなして除く。

帯へと降水量が減少する地域に自生しており、一年生習性の発達と染色体数の減少の相関がはっきりと認められる(表3)。最も派生的と考えられる $x=4, 3, 2$ をもつ群は、乾燥条件に反応したと考えられる一年生習性や、羽状に深裂した線状裂片葉をもつ。また、果実形態は、複雑で特殊化しており、分布域は、局所的に固有になったり、散在したりしている。

第3段階の存在は、*B. multifida* $2n=14, 28$, *B. nova-anglica* $2n=12, 18$, *B. melano-carpa* $2n=12, 24, 30$, *B. marginata*, $2n=8, 16$, *B. diversifolia* $2n=8, 32, 40$, *B. lineariloba*, $2n=4, 8, 10, 12, 16$ などで認められた $n=9$ から減数した染色体数に基づく倍数性の存在から推定され、*B. lineariloba* 複合体についての詳細な解析から、その進化段階の存在が、確証された。

B. lineariloba 複合体では、染色体数が最少の $2n=4$ をもつ種(*B. dichromosomatica*, CARTER, 1978b)が、1) 大きくて目立つ花をもち、自家不和合性で他殖を行ない、より湿潤な生育地に散在する分布域をもつこと。2) $2n=8, 10, 12, 16$ をもつ群は、小型の花で自殖し、染色体数の多いものほど、より内陸部の乾燥地に、連続した広い分布域をもつこと(図2)。3) $2n=4 \rightarrow 8 \rightarrow 10 \rightarrow 12 \rightarrow 16$ の染色体数の変化は、 $2n=4$ をもつ種が連続的に交雑し、複2倍体化することで染色体数が増加したもので、倍数性の変型であるということ等が明らかにされた(渡邊, 1975a, b, 1978; WATANABE et al. 1975, 1976, 1985; KYHOS et al., 1977, WATANABE and SMITH-WHITE, 1987)。

Metabrachyscome 亜属でも、2倍体種は、より中湿なオーストラリア西南部でみつか。乾燥した内陸部まで深く侵入し、最も広い分布域をもつ *B. ciliaris* 複合種は、 $2n=18, 36, 54, 81$ の倍数性を示し、分布域の大部分を占める倍数体は、無融合種子形成で繁殖している(CARTER, 1978a; DAVIS, 1964)。

これら複合種の繁殖機構の発達と、倍数性に基づく異なる細胞型が、乾燥地域にむけて、同心円状に侵入・分布している状態(図2)は、おそらく、最近、数十～数万年の気候変動(乾湿サイクル)の中で生じてきたと考えられる(SMITH-WHITE, 1982)。

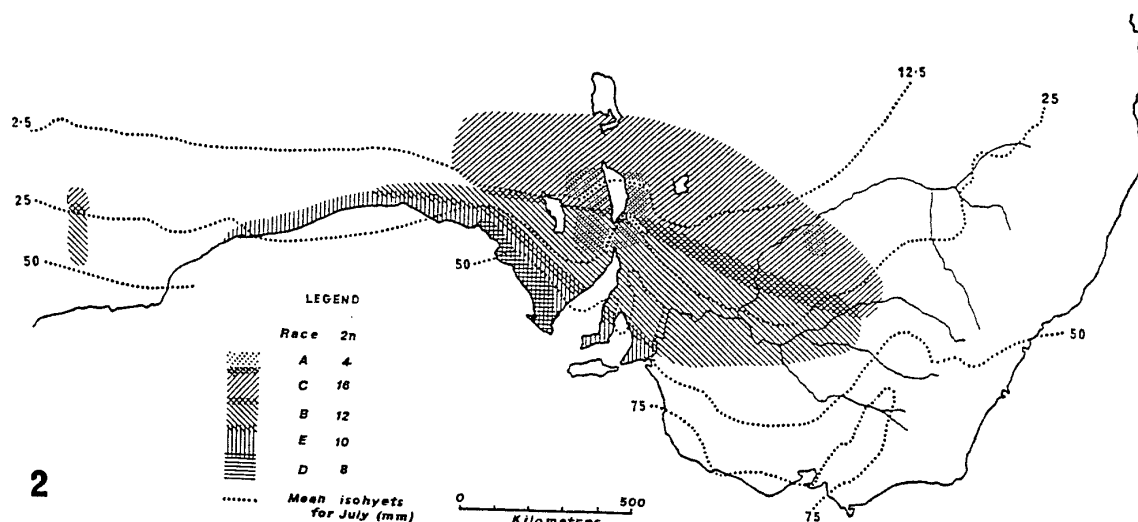


図2. オーストラリア南部における *B. lineariloba* 複合種 ($2n=4, 8, 10, 12, 16$) の細胞型の生態地理学的分布. 7月の平均等雨量線にほぼ対応して、 $2n=8$ から $2n=16$ までの細胞型が帯状に分布している (KYHOS et al., 1977)。

詳細は原著論文を読んでいただくとして、ここで問題にしたい点は、これらの複合種が、条件の過酷な内陸部に侵入するに際し、自殖や無融合性殖などの繁殖方法と、倍数性を発達させている点である。つまり、遺伝系全体としては、より閉鎖的な遺伝系を保有する方向に進化してきているという点である。最少染色体数 $n=2$ を持つに到るまでの染色体数減少や、キアズマ頻度の減少は、自殖や無融合種子形成の発達に比べれば、よりおだやかな変化であり、より以前の環境の中で発達した遺伝系で、倍数性、自殖、無融合種子形成等は、より最近の環境条件下で、後から発達した遺伝系とみなされる。

SMITH-WHITE(1959)は、オーストラリア大陸の木本類に高頻度でみつかる染色体数の異数的進化は、オーストラリア植物相の発達のかかなり早い時期に、低競争条件下と低選択圧下で、中湿から半乾燥地帯にかけて起こった適応放散の過程と関係して生じた、質的により大きな変化で、未利用の環境が減少し、個々の群が利用できる生育地が満杯に近づき、強い競争と高い選択圧が生じた後は、すでに適応し確立していた安定なゲノムを維持するという倍数性のような、質的に小さな変化だけに、染色体進化が制限されていたと解釈している。

Brachyscome 亜属の異数的減少は、木本類の適応放散の時期に比べれば、はるかに最近のでき事と思われるが、よく似た低競争条件と低選択圧化での適応放散がおきる機会が存在したと考えられる。つまり、季節的、又は、長期間の乾燥気候、一年生習性、及び、先駆植物としての特性の発達、著しい染色体数の異数的減少の間には、強い関連が認められる。一年生植物は、乾燥期を種子の状態回避する。長期に渡る極端な乾燥化は、植生の大規模な破壊と既存の種の広範な絶滅を引き起し、気候条件が緩和された後に、広大な生態的空白状態を生み出し、新しい適応放散の機会を提供したと考えられる。この適応放散の過程と先駆植物としての適応的進化過程が連続的染色体数の減少という変化を許容したものと考えられる。

個々の種の系統関係と染色体数減少過程の解析は、現在、種間雑種の分析等から進められているが、これらのデータと、最近著しく進展した古環境変遷の解析データ (KEAST, 1981; BARKER and GREENSLADE, 1982) をつきあわせる事から、両者の対応関係が、早晚、より具体的に個々のケースで裏付けられるものと期待される。

さて、染色体数の異数的減少を、連続的に誘起するような先駆植物の適応放散の機会が、日本列島に存在したであろうか。中生代以来、ユーラシア大陸の東端部に位置し、列島として分離した時代を通じて、温暖・湿潤で、種多様性が高く、長い間、森林におおわれ、気候変動に際しても、南北移住の地形的障壁がなかったと考えられる日本列島では、連続的な染色体数の減数的変化を伴う適応放散を許すような環境は、存在しなかったと考えられる。又、たとえ、一時的にそれが存在し、開放的で、生態的に空白な生育環境を占有したと考えられる染色体数が減少した一年草の先駆植物が分化したとしても、再び、森林におおわれる過程で、絶滅に追いやられた可能性も否定できない。おそらく、現在、日本列島に産する先駆植物のほとんどは、日本列島で古くから進化してきたというよりも、ヒトにより、常に攪乱の加えられる不安定で生態的空白状態が生み出される中で、新しく侵入・定着してきた植物群とみなされる。

それでは、倍数性が高頻度に見つかる日本列島の細胞学的状況は、どのように解釈されるべきであろうか。次に、この問題を、同じキク科のヒヨドリバナ属 *Eupatorium* とヨメナ属 *Kalimeris* の細胞地理を紹介する中で考えてみることにする。

ヒヨドリバナ属植物の細胞地理

ヒヨドリバナ *Eupatorium chinense* var. *oppositifolium* は、日本列島の山野・路傍に、ごく普通にみられる植物である。この種について、HUZIWARA (1956) は、 $2n=30, 31, 40, 50$ の倍数性を発見した。この倍数性を標識にして、それぞれの細胞型が、日本列島でどのように分布しているかを調べたのが、図3である(渡邊, 1981, 1986; WATANABE, 1986; WATANABE et al., 1982; WATANABE and YAHARA, 1984)。 $2n=20$ をもつ2倍体は、西南日本の外帯、いわゆる襲速紀地域に分布が限られており、一方、倍数体は、広く日本列島全域に分布している(図3, 4, 5, 8, 9)。 $2n=30, 40, 50$ 。それに加えて、染色体切断、 $2n=31, 39$ の異数性を含む倍数体型細胞型は、集団中に同所的に出現し、集団構造を複雑にしているが、各細胞型間で、生育地の分離はおきていない。2倍体と倍数体細胞型間では、繁殖方法をはじめ、外部形態や、地理的、及び、生態的分布に関して、明確な分化が認められる。2倍体は、90 cm 以下と草丈が低く、植物体は全体にきゃしゃで、小型の細長く薄い葉をもち、花も小型で、花やそう果の数は個体当り、平均して500個と少なく、主に、他殖を行い(他種との交雑や、袋かけした場合には、自殖した種子をつける)、周囲に高茎草本のない山地の急斜面とか、岩の上や割れ目などに自生している。この2倍体は、GRIME (1977, 1979) の定義にあてはめると、ストレス耐性型の適応戦略をもつ群に相当する。一方、残りの倍数体細胞型は、草丈が、1.5~2.0mと高く、節間は長く、茎は太くがっしりしており、厚く大きな葉をもち、そう果は、多いものでは個体当り4万個以上、平均して2000~3000個をつけ、無融合種子形成を行う。これらの細胞型は、ススキなどの高茎草本がはえる開放的な山地草原や、ヒトによる攪乱が絶えず起きているような山地の路傍や林縁に自生している。これらの倍数体細胞型は、2倍体に比べ、より先駆植物的傾向をもっている。

このようなヒヨドリバナ2倍体と倍数体、さらには、近縁のヨツバヒヨドリやサワヒヨドリの地理的、及び、生態的分布の情報は、後氷期以降の日本列島の植生の変遷史に照らして、次

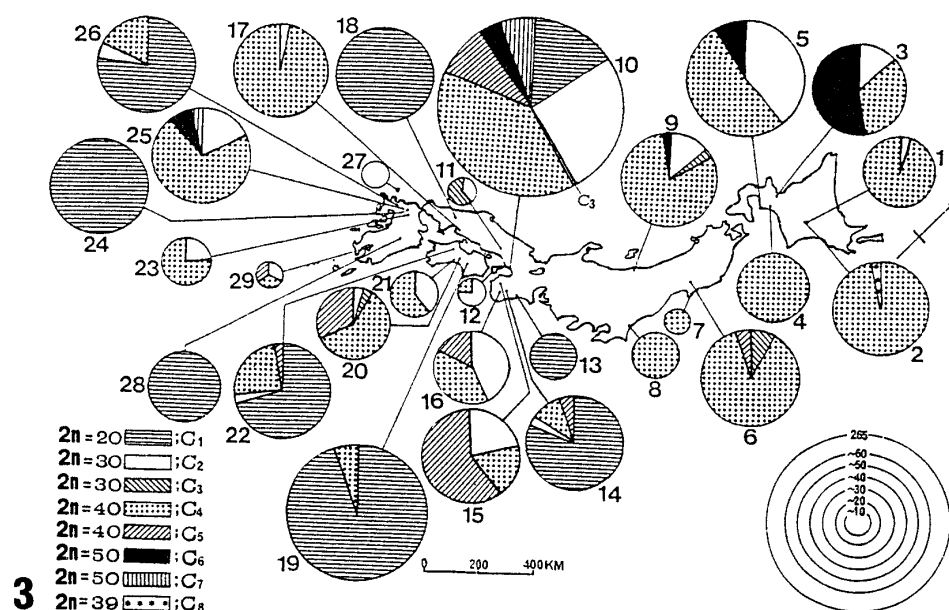


図3. 日本列島におけるヒヨドリバナ各細胞型の分布と出現頻度 (WATANABE, 1986).

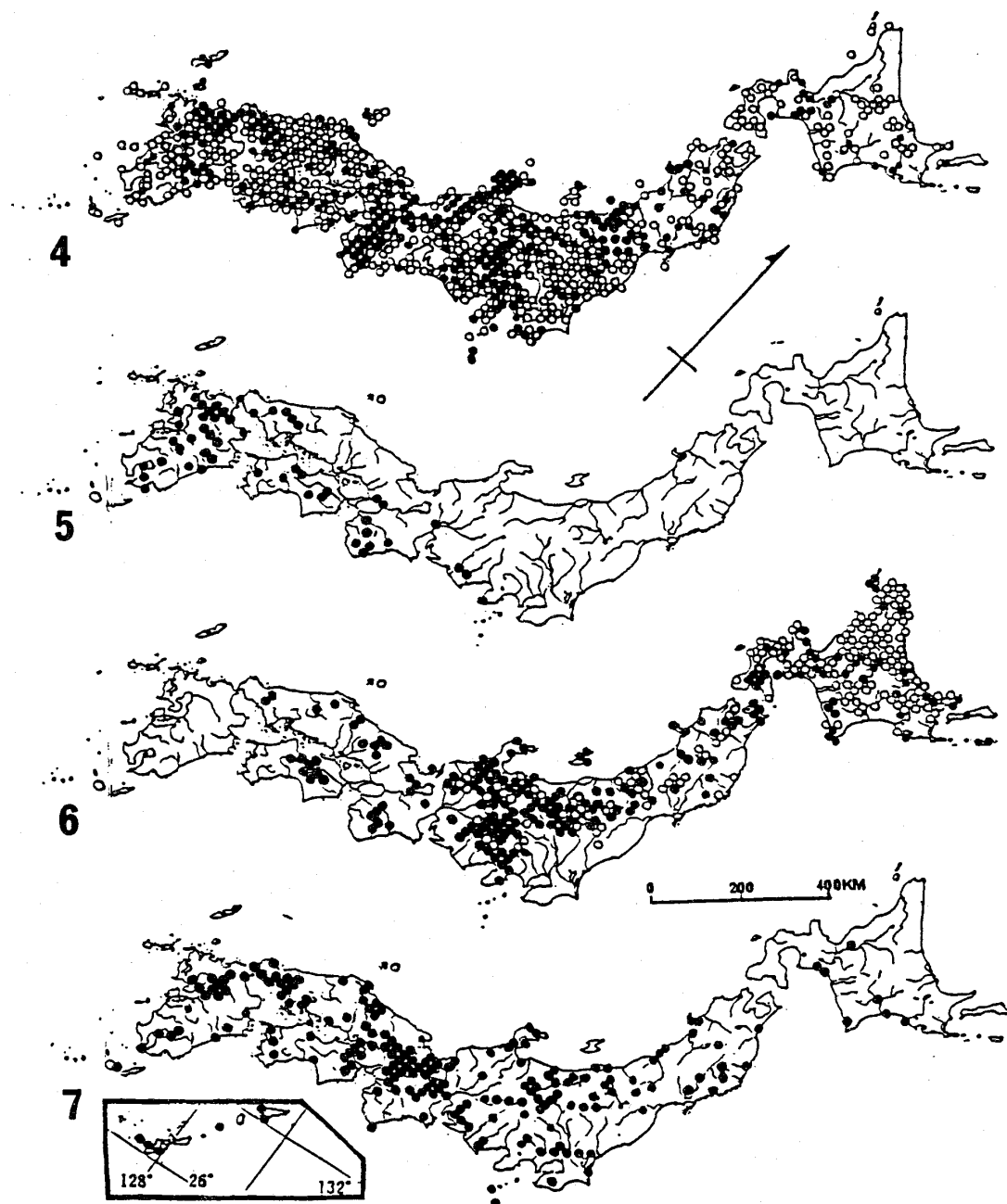


図4～7. 日本列島におけるヒヨドリバナ類の水平分布. 4: ヒヨドリバナ倍数体, 5: ヒヨドリバナ2倍体, 6: ヨツバヒヨドリ, 7: サワヒヨドリ (WATANABE, 1986).

のように解釈される。

日本産ヒヨドリバナ属植物には、図4～11のように、顕著な地理的、生態的隔離分布が認められる。気候が寒冷化した最終氷期には、現在のヒヨドリバナ属植物の分布域に対応する暖帯から温帯にかけての森林植生帯が、西南日本に南下、縮小していたことは明らかである(那須, 1979; 塚田, 1984)。後氷期の気候の温暖化に伴ない、植生帯の北進が起り、それに随伴して、ヨツバヒヨドリ、サワヒヨドリ、ヒヨドリバナ倍数体の北進が起ったと思われる。一方、ヒヨドリバナ2倍体の分布域は、南と低地からはヒヨドリバナ倍数体に、北と高地からはヨツバヒヨドリ、湿地ではサワヒヨドリにと、優勢な他のヒヨドリバナ類に分布域を取り囲まれてい

る上に、この2倍体が、特殊な生育環境に分布を制限されていることから判断して、気候が好転しても、周辺の他のヒヨドリバナ類の分布域内へ侵入し、それらと競争しておきかわっていったとは考えられない。従って、ヒヨドリバナ2倍体が、現在、分布している襲速紀地域は、最終氷期に縮小した、この2倍体分布域の位置と規模を示していると考えることができる。

一方、日本列島内には、ヒヨドリバナ類の生育できる気候範囲は、潜在的に大きく拡大されたと思われるが、温暖で降水量が多く、森林に広く使われていたと考えられる当時の日本列島で、林床に侵入することができないヒヨドリバナ類は、崩壊地、林縁、ギャップ、湿原などにその分布を制限されていたと思われる。所が、稲作が約2000年前から西南日本で始まり、中部日本に広がってゆく過程で、暖帯常緑樹林が破壊され、開放的な空間が拡大されるにつれて、そのような生態的立地を利用でき、無融合種子形成を行うために繁殖力の大きなヒヨドリバナ倍数体が、選択的に個体数を増加させ、分布域を拡大した可能性が高い。ヒヨドリバナ倍数体の分布域の人為的拡大は、これまでヒヨドリバナ倍数体とヨツバヒヨドリやサワヒヨドリの生育地の間に存在していた空間的、生態的隔離障壁を取り払い、各地で、雑種派生物の倍数体を生じさせている。ヨツバヒヨドリとサワヒヨドリの間でも、ヒヨドリバナ倍数体を介して、複雑な3重雑種倍数体が生じている。

ヒヨドリバナ倍数体の起源は、現在、種間交雑やアイソザイムの分析などから解析中であるが、日本列島のヒヨドリバナ2倍体の分布地域に隣接する場所で生じたというよりも、中国大陸の2倍体種から起源し、朝鮮半島経由で、陸続きになった時代に日本列島に侵入したものと予想される。

ヨメナ属植物の細胞地理

ヨメナ *Kalimeris yomena* は、日本列島に固有で、九州、四国、本州の耕作地帯の水田のあぜや路傍に、ごく普通にみつかれる植物である(図14)。この種には、 $2n=54, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 73$ 等の染色体数をもつ多数の異数体が知られているが (SHIMOTOMAI and INOUE, 1951; INOUE, 1954)、一般には、 $2n=63$ で、9を基本とする7倍体である。藤原 (1941, 1954), SHIMOTOMAI and HUIZWARA (1942), HUIZWARA (1958) は、

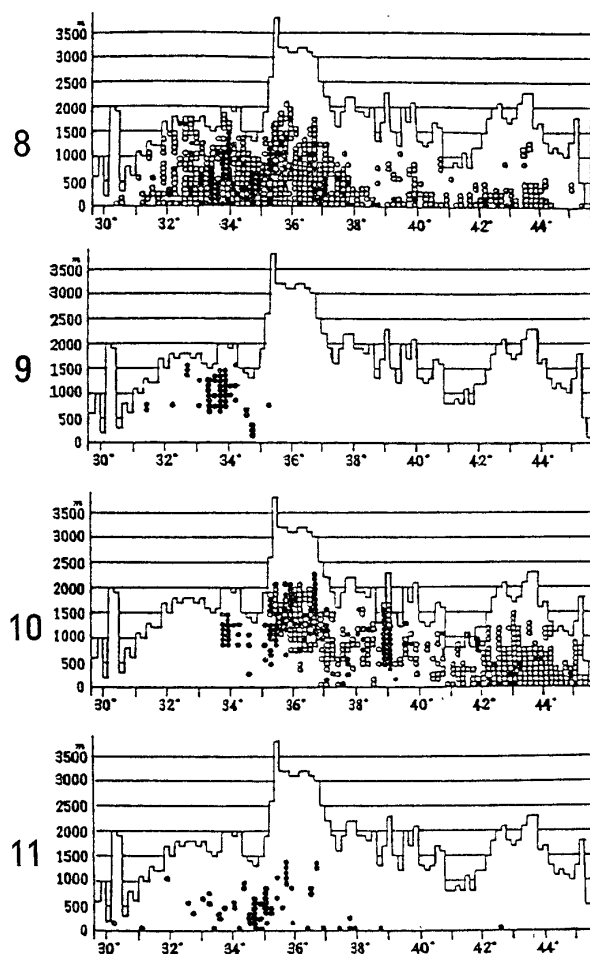


図8～11. 日本列島におけるヒヨドリバナ類の垂直分布. 8: ヒヨドリバナ倍数体, 9: ヒヨドリバナ2倍体, 10: ヨツバヒヨドリ, 11: サワヒヨドリ (WATANABE, 1986).

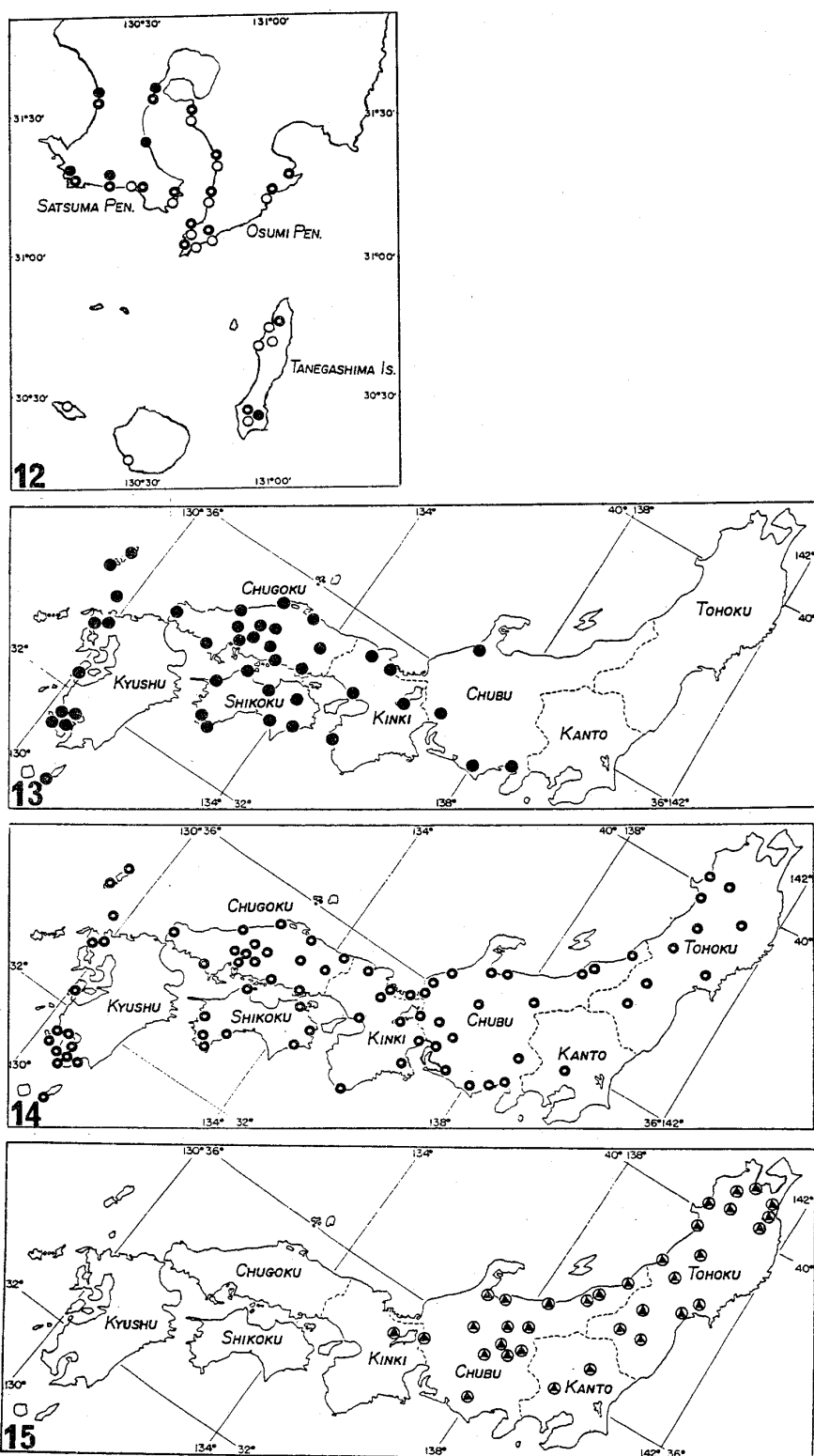


図12～15. 日本列島におけるヨメナ類の分布と調査地. 12: 九州南部のヨメナ類 ○: コヨメナ ($2n=54$), ●: ヨメナ ($2n=63$ 中心), ●: オオユウガギク ($2n=72$), 13: オオユウガギク, 14: ヨメナ, 15: ユウガギク (進藤 1964a, 1966a, b; SHINDO, 1967).

この特異な奇数性倍数体のヨメナが、形態上からも、染色体上からも、近縁なオオユウガギク *K. incisa* ($2n=8x=72$) と、コヨメナ *K. indica* ($2n=6x=54$) の中間型であることから、天然で生じた雑種起源の植物であろうと推定した。

オオユウガギクは、シベリア、満州、北支、朝鮮、及び、日本の西南部に広く分布し、一方、コヨメナは、インド、インドシナ、華南、華中、台湾、南西諸島、鹿児島県南部に広く分布している。

進藤 (1964a, b, 1965, 1966a, b), 及び、SHINDO (1967) は、これら日本列島のヨメナ属植物の詳細な細胞学的、形態学的、地理学的研究を行ない、次のような細胞地理学的状況を明らかにした。

ヨメナ、オオユウガギク、コヨメナの分布が、一部重なる種子島では、ヨメナよりもコヨメナが圧倒的に多く、大隅半島では、ヨメナの方が、一般に優勢に生育している。さらに、薩摩半島では、コヨメナは、ほとんど見られず、ヨメナは、オオユウガギクと重複して分布するようになる(図12)。両種の重複分布は、オオユウガギクの分布の北限にあたる中部地方まで続いている(図13・14)。さらに北方では、ヨメナはユウガギク *K. pinnatifida* ($2n=2x=18$) と重複して分布し、岩手県、及び、秋田県まで達している。さらに北方の青森県では、ヨメナ属植物はユウガギクだけになる(図15)。

種子島では、コヨメナは、平地部の湿気の多い田畑の畦に自生し、オオユウガギクとヨメナは、人家集落内の路傍や空地に生育しており、コヨメナとオオユウガギク、又は、ヨメナ間の交雑は起きていない。

鹿児島県南部では、本来、コヨメナの生育地と考えられる湿気の多い田畑の畦にも、ヨメナの侵入が多くみられ、両種間の雑種とみられる $2n=60$ の異数体も生じ、両種の形態的、生態的違いを不明瞭にさせている。他方、コヨメナとオオユウガギクの混生地はなく、従って、両種間の雑種もみつかっていない。

ヨメナは、水田の畦やその近辺の路傍に多く、オオユウガギクに比べて、より湿潤で地味が肥え、しかも、除草や採草が頻繁に行なわれるような場所に生育している。オオユウガギクは、ヨメナ属植物の中では、かなり乾燥した場所に生育している。路傍、川土手、耕地の周辺、河川敷などで、ヨメナに比べて、除草や採草など、ヒトの作用の加わる度合いが、比較的少ない草だが、典型的な生育環境である。ヨメナとオオユウガギクの地理的分布域は、日本列島で広く重なっているが、上述した生育地の違いにより、生態的にうまく隔離されている。しかし、両種が混生する場所も、しばしばみつかっており、そこでは、雑種派生物と考えられる $2n=66$ や 67 の異数体が見い出されるので、隔離は厳密ではないと思われる。ユウガギクは、中部地方では、山間高地部に分布が限られており、ヨメナより、高地や北方に分布している。中部地方以北で、ヨメナとユウガギクの分布が重なる地域には、7倍体の典型的なヨメナのほかに、 $2n=54$ の6倍体、 $2n=45$ の5倍体も、かなりの頻度で見い出されている。これらは、ヨメナとユウガギクとの交雑により生じたと考えられ、果実は、ヨメナよりユウガギクに似て、カントウヨメナ *K. pseudo-yomena* と呼ばれるものに相当する。

このように、日本列島に産するヨメナ属植物は、2, 6, 7, 8 と異なる倍数レベルで分化しているが、お互いの生殖的隔離は完全ではなく、主に、生態的隔離に依存して、それぞれの遺伝的固有性を保持していると思われる。

さて、ヨメナを除く偶数性倍数体では、規則的な2価染色体形成が観察され (SHIMOTOMAI

and HUIZWARA, 1942; 進藤, 1964a, 1965), 根茎による無性繁殖と種子による有性繁殖がおきている。奇数性倍数体のヨメナでは、花粉母細胞の減数分裂で、最高9個までの1価染色体が観察されている(SHIMOTOMAI and HUIZWARA, 1942; SHIMOTOMAI and INOUE, 1951; INOUE, 1958; 進藤, 1966b; SHINDO, 1967)。それにもかかわらず、ヨメナが、日本列島に広く7倍体状態でひろがり、遺伝学的、及び、細胞学的に高い安定性を示すことは、根茎による活発な無性繁殖を割り引いても、興味深い現象である。進藤(1966)は、ヨメナの自然集団の構成からみて、この安定性が、無融合種子形成で維持されている可能性はなく、有性生殖により、さまざまな染色体数をもつ子孫を生ずる可能性があるが、 $2n=63$ 、又は、それに近い染色体数で均衡のとれた遺伝的構成をもつ子孫だけが、自然状態で生き残れるためだろうと推定している。この点については、さらに発生学的、細胞遺伝学的検討が必要であろう。さらに、集団維持に関して、根茎による無性繁殖の貢献の程度も、検討に値する問題と思われる。

さて、これらの情報を、ヒョドリバナ類で行なったように地史的変遷の中に投影してみることとする。

更新世後期、気候の寒冷化に伴う海水面低下で生じた陸橋を通り、朝鮮半島経由で日本に侵入したと考えられるオオユウガギクは、さらに南下し、九州南部で、コヨメナと交雑し、現在のヨメナにつながる雑種群を生じた可能性が考えられる。この雑種群の中から、雑種強勢をおこし、両親種よりも優勢になったヨメナが、気候の温暖化に伴ない北上し(その時期には、対馬海峡が存在し、ヨメナは、朝鮮半島へは侵入できず、日本列島に固有になったと思われる)、さらに、稲作の導入と発展に伴なって、ヨメナに好的な水田に付随する生育環境が拡大されたことにより、個体数の増加と分布域の一層の拡大を成し遂げたと考えられる。コヨメナの分布域の北方への拡大は、よく似た生育地を利用する優勢なヨメナと競争関係にあるために妨げられたとみなされる。ヨメナは、オオユウガギクとは、生態的に隔離されることにより、分布を北方へひろげること成功したと思われる。ヒトの作用が加わる程度が増すにつれ、オオユウガギクの生育地は、ヨメナにおきかえられつつある。気候の温暖化に伴うヨメナ属植物の北進と、水田の開発に伴うヨメナの著しい選択的分布域の拡大は、ヨメナ属植物間の生態的な隔離障壁を破壊し、各地で、新しい雑種倍数体を生じていることが、細胞地理学的情報からも明らかである。

日本列島における遺伝系の進化の特徴

ここで紹介したヒョドリバナ属とヨメナ属の例は、日本列島への倍数体の侵入や、侵入した倍数体が既存の種との交雑の結果、新しい細胞型を生じている状況、さらには、その新しい細胞型が分布を拡大する過程で、次々に、新しい倍数体細胞型を生じている状況が、更新世後期以降の気候の変化や、ヒトによる不安定で開放的な生育地の供給などに関係づけて解釈できることを示している。

植物相や生育地の特徴と倍数体出現の原因を関係づけて説明するために、これまで提出されている仮説の中で主なものは、次の3つに整理されると思われる。

- 1) 倍数体は、祖先の2倍体に比べ、寒さや乾燥に対する抵抗性が強く、より寒冷、又は、より乾燥した条件の厳しい地域に、高頻度に出現するという仮説(TISCHLER, 1935; LÖVE and LÖVE, 1949)。
- 2) 倍数体は、祖先の2倍体よりも新しいか、攪乱された生育地へ侵入したり、定着したり

する能力に秀れており、隆起したり、氷河が退いたりして生じた裸地に、高頻度に出現するという仮説 (REESE, 1958; STEBBINS, 1972; DARLINGTON, 1973; EHRENDORFER, 1980)。

- 3) 以前に隔離され、それぞれの生育地や地域に分化し、適応していた集団が、地殻や気候の変動等で、二次的接触の機会を持つことにより交雑し、倍数体化することで、非常に適応した侵略的な遺伝子組合せを持つ倍数体を発生させる。従って、二次的接触が頻繁におこったような場所や、それが促進されるようなパッチ状の地理的、生態的分布パターンを持つ植物群に、高頻度で倍数体が出現するという仮説 (STEBBINS, 1984, 1985)。

1), 2) の仮説に対する反証は、STEBBINS (1984, 1985) を参照していただきたい。3) の二次的接触説 secondary contact hypothesis で、日本列島で倍数性が多数みつかれる理由を、最もうまく説明できると思われる。

まず第一に、日本列島が大陸の周縁に位置し、陸続きになれば、すぐれた植民・定着能力をもつ倍数体の侵入にさらされる地理的状况にあったこと。第二に、これらの侵入者と、それまで地理的に隔離されていた集団や種の二次的接触の機会が与えられたこと。第三に、特に更新世後期における気候変動の中で、東西にささぎの海や山脈のない日本列島では、植物群の大きな南北移住を許容し、その移住の過程、避寒地での混生状態が、異なる種や集団間の二次的接触の機会を与えたこと。第四に、他の地域の植物相に比べ、日本列島では種の密度が高く、必然的に個々の種の分布状態はパッチ状になり、異なる種や集団間の二次的接触を促進する状態が存在したこと。第五に、最近2000年間のヒトによる森林の破壊、植生の攪乱、農業化の進行による不安定で開放的な生育環境の供給が、先駆的特性をそなえた植物群の移入や移住を容易にさせ、これらの先駆植物と先住植物との二次的接触の機会を飛躍的に増加させたと考えられる。

交雑の結果生じた倍数体が、進化的に成功した原因として、両親種とは異なる生育地やニッチを利用できるようになったり、繁殖能力を向上させたり、新しい繁殖方法を獲得したりしたことと、ヒトによる不安定で開放的な生育地が供給され続けてきたことが考えられる。

種多様性が高く、強い競争と選択圧が存在すると考えられる日本列島では、すでに適応し、確立している安定なゲノムを維持する倍数性のような質的に小さな変化だけに、染色体数の変化が制約されている上に、交雑と、それに続く倍数体化を促進するような、地理的、生態的条件が重なり、倍数性が著しく発達した植物相が形成されたと考えられる。

コウモリソウ属 *Cacalia* ($2n=60$) や、メタカラコウ属 *Ligularia* ($2n=60$) などの高染色体数をもつ植物が、比較的安定な林床に生育していることと、ヒヨドリバナ属やニガナ属 *Ixeris* などの高染色体数をもつ植物が、開放的で攪乱される不安定な環境に生育していることは、組換え系と生育環境の相関が存在するという見解と、一見、矛盾するような印象を与える。しかし、前者では、有性生殖が行なわれている為に、高染色体数は、開放的組換え系として働くが、後者では、無融合種子形成による繁殖の為に、高染色体数が、変異を作出する要因として働かず、これらの植物は、閉鎖的組換え系を持つ先駆植物としてふるまっている。つまり、同じように、高染色体数、倍数性を示していても、遺伝系としての意味は全く異なるというケースである。

染色体数を標識にして進められる日本列島の細胞地理学的研究も、繁殖方法を含めた、より包括的な遺伝系全体の進化の中で、検討が進められる必要がある。

謝辞 素稿について、貴重な御批判と御助言を頂いた、河野昭一、岡本素治、小菅桂子、河

原孝行, 各氏と, 快く図版の転載を御許可頂いた, 進藤公夫氏に深く御礼申し上げます。

引用文献

- BABCOCK, E. B. 1947. The genus *Crepis*. Part One. The taxonomy, phylogeny, distribution, and evolution of *Crepis*. U. Cal. Pub. Bot. **21**, 1-197.
- BARKER, W. R. and P. J. M. GREENSLADE, (eds.) 1982. Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia. pp. 392. Peacock Publ. South Australia.
- CARSON, H. L. 1957. The species as a field for gene recombination. In E. MAYR. (ed.), The Species Problem. Washington, D.C.; American Association for the Advancement of Science.
- CARTER, C.R. 1978a. The cytology of *Brachycome* II. The subgenus *Metabrachycome*: A general survey. Aust. J. Bot. **26**, 697-706.
- , 1978b. Taxonomy of the *Brachycome lineariloba* complex (Asteraceae). Telopea **1**, 387-393.
- DARLINGTON, C. D. 1939. The Evolution of Genetic Systems. 1st edition. Cambridge Univ. Press.
- , 1940. Taxonomic species and genetic systems. In J. Huxley, (ed.), The New Systematics. pp. 137-160.
- , 1958. The Evolution of Genetic Systems. 2nd edition. Oliver and Boyd. London.
- , 1973. Chromosome Botany and the Origin of Cultivated Plants. 3rd edition. Allen and Unwin, London.
- DAVIS, G. L. 1948. Revision of the genus *Brachycome* Cass. Proc. Linn. Soc. N.S.W., **73**, 142-241.
- , 1964. Embryological studies in the Compositae. 4. Sporogenesis, gametogenesis and embryogeny in *Brachycome ciliatis*. Aust. J. Bot. **12**, 142-151.
- EHRENDORFER, F. 1970. Evolutionary patterns and strategies in seed plants. Taxon **19**, 185-195.
- FEDOROV, A. A. (ed.) 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Izdatel'stvo "Nauk", Leningrad.
- GOLDBRATT, P. (ed.) 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. Monographs of the Missouri Bot. Gard., **5**.
- , 1984. Index to plant chromosome numbers 1979-1981. Monographs of the Missouri Bot. Gard., **8**.
- , 1985. Index to plant chromosome numbers 1982-1983. Monographs of the Missouri Bot. Gard., **13**.
- GRANT, V. 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **23**, 337-363.
- , 1964. The architecture of the germplasm. John Wiley & Sons. Inc. New York, London, Sydney.
- , 1975. Genetics of Flowering Plants. Columbia Univ. Press, New York, London.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Am. Nat. **111**, 1169-1194.
- , 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, New York.
- HUXLEY, J. S. 1942. Evolution: The Modern Synthesis. New York, Harper.
- 藤原悠紀雄, 1941. 外国産 Aster 属植物の染色体数. 植物及動物 **9**, 75-76.
- , 1954. ヨメナ属二種の核型. 医学と生物学 **32**, 76-78.
- HUZIWARA, Y. 1956. Karyotype analysis in some genera of Compositae I. Karyotype of Japanese *Eupatorium*. Cytologia **21**, 114-123.
- , 1958. Karyotype analysis in some genera of Compositae. IV. The karyotype within genera *Gymnaster*, *Kalimeris* and *Heteropappus* Cytologia **23**, 33-45.
- INOUE, S. 1954. Cytological and genetical studies on *Kalimeris yomena* Kitamura from Kyushu. (1) Chromosome numbers and geographical distribution. Kumamoto Journ. Sci. Ser. B. **3**, 51-56.
- , 1958. Cytological and genetical studies on *Kalimeris yomena* Kitamura from Kyushu. (2) Meiosis. Kumamoto Journ. Sci. Ser. B. **3**, 92-99.
- JACKSON, R. C. 1962. Interspecific hybridization in *Haplopappus* and its bearing on chromosome evolution in the *Blepharodon* section. Am. J. Bot. **49**, 119-132.
- , 1965. A cytogenetic study of a three-paired race of *Haplopappus gracilis*. Am. J. Bot. **52**, 946-953.
- , 1971. The karyotype in systematics. Ann. Rev. Ecol. Syst. **2**, 327-368.

- JAMES, S. H. 1981. Cytoevolutionary patterns, genetic system and the phytogeography of Australia. In A. Keast (ed.), *Ecological Biogeography of Australia*. pp. 763–782. W. Junk, The Hague.
- KEAST, A. (ed.) 1981. *Ecological Biogeography of Australia*. pp. 2142. W. Junk, The Hague.
- KYHOS, D., CARTER, C. R. and S. SMITH-WHITE, 1977. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 7. Meiosis in natural hybrids and race relationships. *Chromosoma* **65**, 81–101.
- LÖVE, A. and D. LÖVE, 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugaliae Acta Biol., Ser. A, Special Vol. R. B. Goldschmidt* pp. 273–352.
- 湊 正雄 (監修) 1977. 日本の自然. 平凡社. 東京.
- MATHER, K. 1943. Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev.* **18**, 32–64.
- MOORE, R. J. (ed.) 1973. Index to chromosome numbers 1967–1971. *Int. Org. Pl. Biosyst.*, Utrecht, Netherlands.
- 那須考悌, 1979. ウルム氷期最盛期の古植生について. 総研費, 総研 A, ウルム氷期以降の生物地理. 昭和 54 年報告書 pp. 55–78.
- REESE, G. 1958. Polyploidie und Verbreitung. *Z. Bot.* **46**, 339–354.
- SALISBURY, E. J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell, London.
- SHERMAN, M. 1946. Karyotype evolution: a cytogenetic study of seven species and six interspecific hybrids of *Crepis*. *U. Cal. Pub. Botan.* **18**, 369–408.
- SHIMOTOMAI, N. and Y. HUIWARA, 1942. Zytologische Untersuchungen über *Aster*, *Gymnaster*, *Kalimeris* und *Heteropappus* aus Japan. *Cytologia* **12**, 206–218.
- and S. INOUE, 1951. Morphological and cytological studies on *Kalimeris yomena* KITAMURA, natural hybrid. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2*, **6**, 1–9.
- 進藤公夫, 1964a. 日本産ヨメナ属における種の分化の細胞学的, 形態学および地理学的研究 I, コヨメナ *Kalimeris indica*. 植雑. **77**, 350–361.
- , 1964b. 日本産ヨメナ属における種の分化の細胞学的, 形態学および地理学的研究 II. ユウガギク *Kalimeris pinnatifidum*. 植雑. **77**, 418–427.
- , 1965. 日本産ヨメナ属における種の分化の細胞学的, 形態学および地理学的研究 III. オオユウガギク *Kalimeris incisa*. 植雑. **78**, 374–382.
- , 1966a. 日本産ヨメナ属における種の分化の細胞学的, 形態学および地理学的研究 IV. オオユウガギクの地理的分布および染色体数. 植雑. **79**, 124–130.
- , 1966b. 日本産ヨメナ属における種の分化の細胞学的, 形態学および地理学的研究 V. ヨメナ *Kalimeris yomena*. 植雑. **79**, 355–363.
- SHINDO, K. 1967. Cytological, morphological and geographical studies on the differentiation of species in section *Asteromoea* of *Kalimeris* in Japan. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2*, **11**, 127–199.
- SMITH, E. B. 1966. Cytogenetics and phylogeny of *Haplopappus* section *Isopappus* (Compositae). *Can. J. Genet. Cytol.* **8**, 14–36.
- SMITH-WHITE, S. 1959. Cytological evolution in the Australian flora. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* **24**, 273–289.
- , 1982. Concluding review. Summary and redintegration. In W. R. Barker and P. J. M. Greenslade (eds.), *Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia*. pp. 370–379. Peacock Publ. South Australia.
- , CARTER, C. R. and H. M. STACE, 1970. The cytology of *Brachycome*. I. The subgenus *Eubrachycome*: A general survey. *Aust. J. Bot.* **18**, 99–125.
- STACE, H. M. 1978. Cytoevolution in the genus *Calotis* R. Br. (Compositae: Astereae). *Aust. J. Bot.* **26**, 287–307.
- , 1982. *Calotis* (Compositae), a Pleiocene arid zone genus? In W. R. BARKER and P. J. M. GREENSLADE (eds.), *Evolution of the Flora and Fauna of Arid Australia*. pp. 357–367. Peacock Publ. South Australia.
- STEBBINS, G. L. 1957. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.* **91**, 337–354.
- , 1958. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **23**, 365–378.
- , 1960. The comparative evolution of genetic systems. In Tax (ed.), *Evolution after DARWIN*. **1**, 197–226. Univ. Chicago Press, Chicago.
- , 1972. The evolution of the grass family. In V. B. Younger and C. B. McKell (eds.), *The*

- Biology and Utilization of Grasses. Academic Press, New York and London.
- _____, 1984. Polyploidy and the distribution of the arctic-alpine flora: new evidence and a new approach. *Bot. Helvetica* **94**, 1-13.
- _____, 1985. Polyploidy, hybridization and the invasion of new habitats. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **72**, 821-832.
- TISHLER, G. 1935. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert den Arten Schleswig-Holstein, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb. Syst.* **67**, 1-36.
- TOBGY, H. A. 1943. A cytological study of *Crepis fulginosa*, *C. neglecta* and their F₁ hybrid, and its bearing on the mechanism of phylogenetic reduction in chromosome number. *J. Genet.* **45**, 67-111.
- 塚田松雄. 1984. 日本列島における約2万年前の植生図. *日生態会誌* **34**, 203-208.
- TURNER, B. L. 1967. Chromosome survey of *Podolepis* (Compositae: Inuleae). *Aust. J. Bot.* **15**, 445-449.
- 渡邊邦秋, 1975a. オーストラリア大陸にブラキコーム ($2n=4$) を求めて(1). *遺伝* **29** (10), 88-95.
- _____, 1975b. オーストラリア大陸にブラキコーム ($2n=4$) を求めて(2). *遺伝* **29** (11), 51-57.
- _____, 1978. ブラキコーム・リニアリローバ; 自然集団の細胞学的構造と変態について. *種生物学研究* **2**, 83-94.
- _____, 1981. ヒョドリバナ. 田村道夫編, 日本の植物. 培風館 pp. 166-189.
- _____, 1986. ヒョドリバナ属植物の細胞地理. *種生物学研究* **10**, 65-81.
- WATANABE, K. 1986. The cytogeography of the genus *Eupatorium*.—A review—. *Pl. Sp. Biol.* **1**, 91-116.
- _____, and S. SMITH-WHITE, 1987. The cytology of *Brachyscome lineariloba* (Compositae, Asteroideae). 10. Phyletic and evolutionary relationships. *Pl. Syst. Evol.* (in press.)
- _____, and T. YAHARA, 1984. Studies on the Asian Eupatris II. Cytogeography of *Eupatorium chinense* subsp. *sachalinense* var. *oppositifolium*. *Bot. Mag. Tokyo* **97**, 87-105.
- _____, CARTER, C. R. and S. SMITH-WHITE, 1975. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 5. Chromosome relationships and phylogeny of the race A cytodesmes ($n=2$). *Chromosoma* **52**, 383-397.
- _____, _____ & _____, 1976. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 6. Asynchronous chromosome condensation and meiotic behaviour in *B. lineariloba* A($n=2$) $\times$ *B. campylocarpa* A($n=4$). *Chromosoma* **57**, 319-331.
- _____, _____ & _____, 1985. The cytology of *Brachycome lineariloba*. 9. Chromosomal heterogeneity in natural populations of cytodeme C($2n=16$). *Can. J. Genet. Cytol.* **27**, 410-420.
- _____, and FUKUHARA, T. and Y. HUIZWARA, 1982. Studies on the Asian Eupatorias. I. *Eupatorium chinense* var. *simplicifolium* from the Rokko Mountains. *Bot. Mag. Tokyo* **95**, 261-280.