

ハクサイはどのようにして結球性を獲得したか？

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構
花き研究所 開花生理研究室

西島隆明

なぜ結球性の研究か？

ハクサイ、キャベツ、レタスなど、結球する野菜は、葉菜類のなかでも生産量、消費量が多く、重要な品目となっている。これらの野菜がなくなったら、鍋物やサラダはさぞ寂しいものになってしまうだろう。どうして結球野菜がそれほど好まれるのか？ それは、結球することにより、葉が遮光されて軟らかくなり、渋味や苦味が減って美味しくなるからだ。例えば、キャベツは、結球しないケールと同じ種 (*Brassica oleracea* L.) だが、この両者を食べ比べてみると、味の違いには歴然としたものがある。

このように、結球は、葉菜類の品質向上に深く関係する現象であり、蔬菜園芸学の重要な研究テーマである。かつては、その仕組みについて、日本の研究者を中心に研究が行われていたが、その後、研究がほとんど行われなくなってしまい、その生理的な仕組みについて十分に説明されているとはいえない。

結球の仕組みの研究の歴史

ハクサイの属する種 (*Brassica rapa* L.) の不結球性、結球性の様々な品種の結球現象を観察した結果から、結球の形態的要因は、第1に、葉が著しく立ち上がることで、第2に、葉形比 (葉長/葉幅) が小さく、葉柄のない幅広の葉

となることであると考えられている (加藤1964)。

幅の広い葉が著しく立ち上がれば、葉がお互いに重なるようになり、自然に結球態勢になることが理解できる。

では、結球野菜に見られるあの極端な葉の立ち上がりはどのような仕組みで起こるのであるのか？ この問いに対しては、光の影響に焦点を当てた研究が行われてきた。例えば、キャベツの葉球 (結球している部分) に、外葉 (葉球の外側の葉) を除去して光が当たるようにすると、葉が外側に倒れ、結球が解除される (堀田1947)。しかし、除去した外葉の代わりに紙で葉球を覆って遮光すると結球が解除されなかった。また、ハクサイの幼植物を暗黒下に置くと葉が立ち上がって葉球に似た姿となる (伊東1950)。逆に、暗黒下で立ち上がった白菜の葉の背軸側 (裏側) に光を当てると葉が再び倒れた (加藤1966)。これらの実験結果から、外側の葉によって内側の葉の背軸側への光が遮断され、葉が立ち上がることが結球の原因であると考えられてきた。結球がある程度進み、外葉が球葉を包み込む状態になった段階では、確かに球葉がかなり遮光されており、この説は正しいと思われる。

しかし、ハクサイの結球過程を観察していると、結球に際して最初に葉が立ち上がる時には、この説が当てはまらないように見える。特

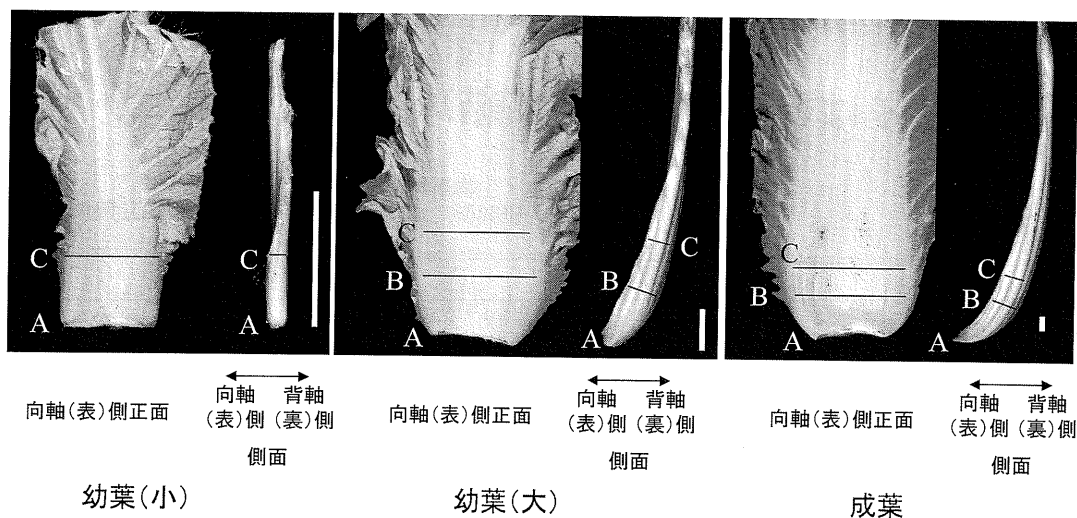


図-1 葉の成長に伴うハクサイの中肋の形の変化(品種:野崎白菜2号)

A: 基部端(中肋が主茎についている部分), B: 基部屈曲点(中肋の幅が最大になる位置であり, ここを中心とした位置で中肋が折れ曲がる), C: 葉脈分岐点(太い葉脈が中肋から分岐し始める位置)。

に, 早生の品種では, 成長が進んである程度の葉数を越えると, それまでは展開後横に寝てしまっていた葉が, 展開しても立ち上がったままとなる。このとき, 外側の葉は比較的横に寝た状態になっており, 立ち上がった葉を遮光しているようには見えない。実際に, 結球のごく初期に, 立ち上がった葉の外側に到達する光を測定してみると, 葉が立ち上がったことにより, 結球前よりもむしろ多くの光が到達して明るくなっていた。

光以外に, 葉を立ち上がらせる要因があるのではないだろうか?

そこで, 結球初期の葉の立ち上がりには, 光以外の要因が関与すると考え, ハクサイの葉の成長過程を詳しく観察してみた。その結果が図-1である。幼葉の中肋(葉の中央の白く厚い部分)は, 葉にくっついていいる部分の「基部端」から, 葉脈が中肋から分岐し始める「葉脈分岐点」まで幅がほぼ一定である。それに対し, 成葉では, 基部端から葉の先端側に向けて, いったん中肋が幅広くなり, 最も幅が広くなる位置

を越えると再び幅が狭くなる。通常, 中肋の幅が最大となる位置を中心とした部位で中肋が大きく内側に折れ曲がるので, この位置を「基部屈曲点」と呼ぶことにした。結球したハクサイを観察すると, このように, 中肋基部が内側へ折れ曲がっていることが, 葉を立ち上がらせる原因であることが直観的に理解できる。

葉の成長に伴うこのような中肋の形の変化を, 紙工作で表現すると, 図-2のようになる。中肋の基部端から, 葉脈分岐点まで幅がほぼ一定である幼葉の中肋は, 長方形で表すことができる(図-2上段左, 長方形ABCD)。ただし, 実際の幼葉の中肋は, この長方形が図-2下段左側に示すように横に湾曲した状態に近い。ここで, 実際の葉の成長と同様, 成長すると基部屈曲点となるEFの部分の幅が, 基部端BC及び葉脈分岐点ADよりも大きく拡大した場合を考えてみる。このような形の変化は, 型紙(図-2上段中央)から白い部分を切除し, 組み立てる作業に相当する。この作業により, 長方形ABCDは, 正面から見ると六角形に見える図形(図-2上段右, 図形AEBBCFD)に変化する。このとき, こ

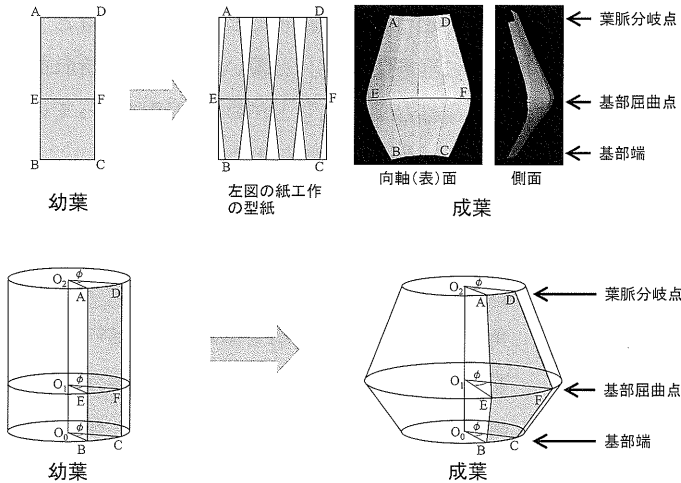


図-2 葉の成長に伴う中肋の形態変化のモデル化

上段：紙工作モデル。中央の型紙の灰色の部分を取り抜いて組み立てると、成葉の中肋にそっくりな形になる。下段：上段の紙工作モデルを幾何学的に一般化したもの。灰色の部分が中肋に相当する。

の図形を横から見ると、線分EFで大きく内側に折れ曲がっており、結球したハクサイの葉の中肋ときわめて近い形をしている。

紙工作から幾何学モデルへ

このように、成長に伴う中肋の形の変化を紙工作で真似てみると、中肋の内側への折れ曲がり、成長に伴って基部屈曲点の幅が基部端および葉脈分岐点よりも広くなることによって自動的に起こることが予想される。そこで、このことを検証するため、この紙工作を幾何学的に一般化した。それが、図-2の下段に示したモデルである。

このモデルでは、幼葉の中肋の形を示す長方形ABCDは、円柱の側面を、軸において角度 ϕ で交わる平面で切り取った図形として表される。一方、成葉の形を表す図形AEBCFDは、この円柱において、 O_1 を中心とする底面に平行な円の直径を2つの底面の直径よりも大きく増加させた図形、つまり、2つの円錐台を逆向きに重ねた図形の錐面を、中心軸において角度 ϕ で交わる

2つの平面で切り取った図形として表される(図-2下段右)。このモデルは、円錐台を2つ重ねた形なので、二重円錐台モデルと呼ぶことにした。

図-2下段右側の図形における変数をより詳しく示したのが第3図である。ここから数式が登場するが、モデルの計算に必要なのは最後の式1だけである。それより前の式は、式1を導く過程を示したもので、面倒ならば飛ばして読んでもらっても差し支えない。さて、このモデルにおい

て、中肋の基部屈曲角度 θ_b は、次の式で表される。

$$\theta_b = \theta_1 + \theta_2 = \arcsin \left(\frac{a_1}{d_1} \right) + \arcsin \left(\frac{a_2}{d_2} \right)$$

弧BC、弧EF、弧ADの長さをそれぞれ l_0 、 l_1 、 l_2 とすると、

$$a_1 = r_1 \left(\frac{l_1 - l_0}{l_1} \right) = \frac{l_1 - l_0}{\phi}$$

$$a_2 = r_1 \left(\frac{l_1 - l_2}{l_1} \right) = \frac{l_1 - l_2}{\phi}$$

なぜなら、 $a_1 : r_1 = l_1 - l_0 : l_1$ 、 $a_2 : r_2 = l_1 - l_2 : l_1$ であり、さらに、 $l_1 = r_1 \phi$ 、 $l_2 = r_2 \phi$ だからである。(式2)と(式3)を(式1)に代入すると、

$$\begin{aligned} \theta_b &= \arcsin \frac{r_1}{d_1} \left(\frac{l_1 - l_0}{l_1} \right) + \arcsin \frac{r_1}{d_2} \left(\frac{l_1 - l_2}{l_1} \right) \\ &= \arcsin \frac{l_1 - l_0}{d_1 \phi} + \arcsin \frac{l_1 - l_2}{d_2 \phi} \quad (\text{式1}) \end{aligned}$$

もし、このモデルが正しく、図-2の紙工作のような形の変化が自動的に中肋基部の折れ曲がりを導くならば、実際のハクサイの中肋の基部屈曲

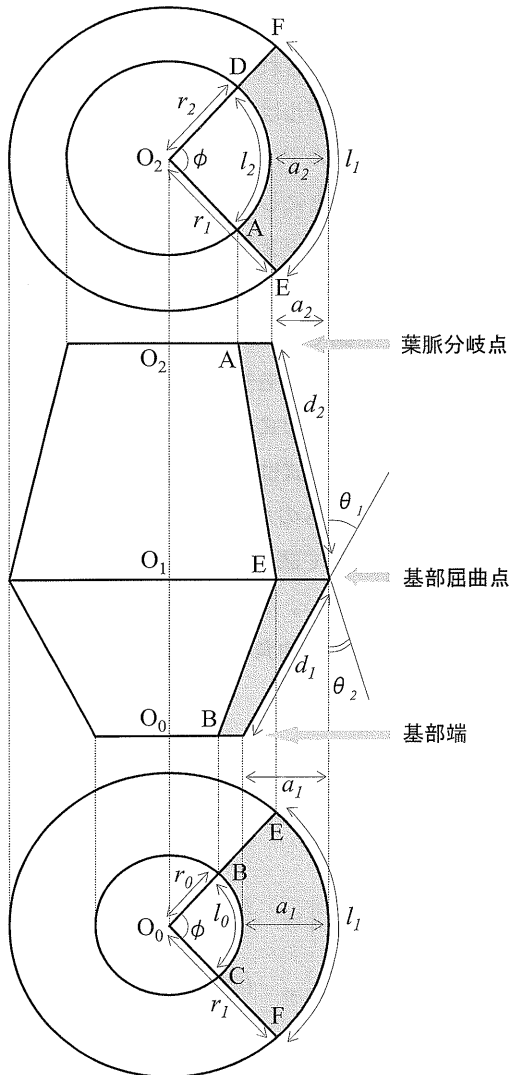


図-3 二重円錐台モデルの詳細

逆向きに重ねた2つの円錐台からなる図形を示す。中央の図は横から、上の図は上から、下の図は下からこの図形を見た図である。灰色で表した部分が中肋に相当する。

角度と、この式で計算した理論的な基部屈曲角度との間に何らかの関係があるはずである。

モデルが実際の中肋基部の折れ曲がりの説明できるか？

まず、成長に伴う中肋各部の実際の角度と寸法を測定し、二重円錐台モデルが正しいもので

あるかどうかを検証するとともに、先ほど「直観的に理解できる」と書いた、中肋の折れ曲がり極端な葉の立ち上がりの原因になっていることも、併せて検証しようとした。

角度の測定に当たっては、図-4に示すように、1) 基部着生角度 θ_s 、2) 基部屈曲角度 θ_b 、3) 頂部屈曲角度 θ_a と定義し、分度器で角度を実測した。中肋全体の立ち上がりの程度を表現する値として、中肋の中央部における傾斜角度(中肋立ち上がり角度 θ 、 $\theta = \theta_s + \theta_b$)を用いた。

また、(式1)の右辺を構成する変数については、図-5に示すように、 d_1 、 d_2 はものさしで直接測定した。 ϕ 、 r_n 、 l_n ($n=0, 1, 2$ 。0は基部端、1は基部屈曲点、2は葉脈分岐点を表す。)については、中肋を基部端、基部屈曲点、葉脈分岐点において包丁で横切りにした横断面について、図中の w_n 、 h_n 、 t_n をものさしで測定し、この値から、H、I、ならびにJとKの中点Mの3つの点を通る円を仮定することにより計算した(この計算方法は省略する。ご興味のある方はNishijima and Fukino, 2005aを参照してほしい)。なお、 ϕ は、中肋の基部屈曲点における計算値をモデルに用いた。

葉の成長に伴う中肋各部の角度の変化を図-6に示す。この結果を見ると、結球前の苗では、幼葉から成葉に葉が成長し、相対的に葉位が下がることによって基部着生角度 θ_s が小さくなくても、基部屈曲角度 θ_b が大きくなりえないため、結果として中肋立ち上がり角度 θ が小さな値となる。これは、中肋が成葉になっても比較的真っ直ぐであるため、葉が成長し、新しい葉が分化すると、それまで主茎に上向きについていた葉が横向きになるに従い、葉が寝た状態になってしまうことを意味する。しかし、結球初期に入

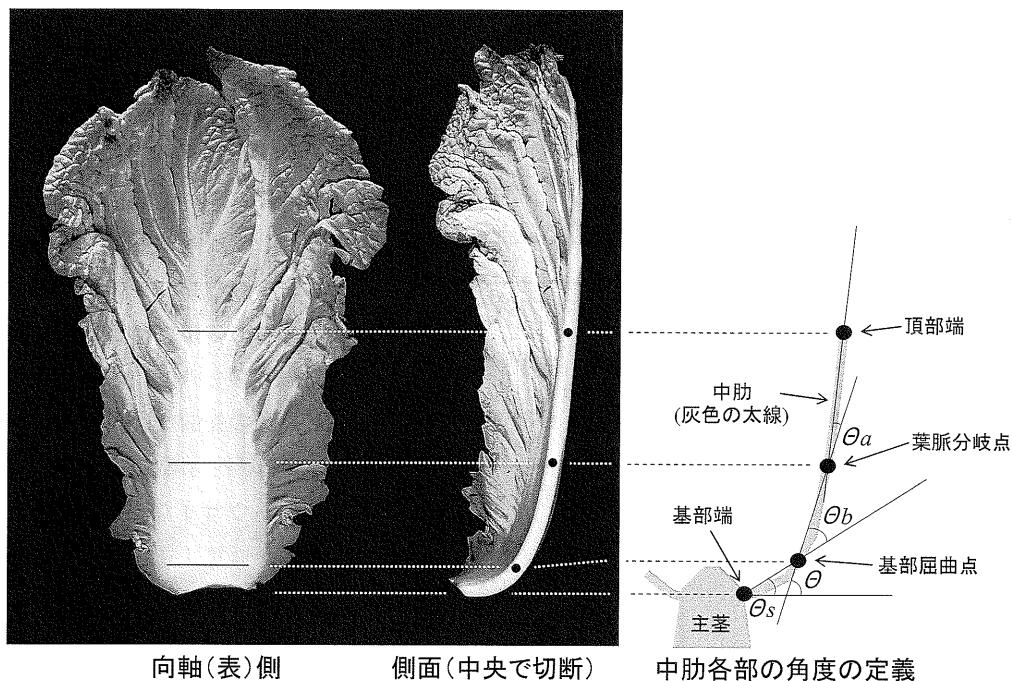


図-4 中肋各部の角度の測定方法

θ_s : 基部着生角度, θ_b : 基部屈曲角度, θ_a : 頂部屈曲角度。 θ : 中肋立ち上がり角度 ($\theta = \theta_s + \theta_b$)。角度は、向軸側(内側)に曲がる場合を+の値、背軸側(外側)に曲がる場合を-の値で表した。

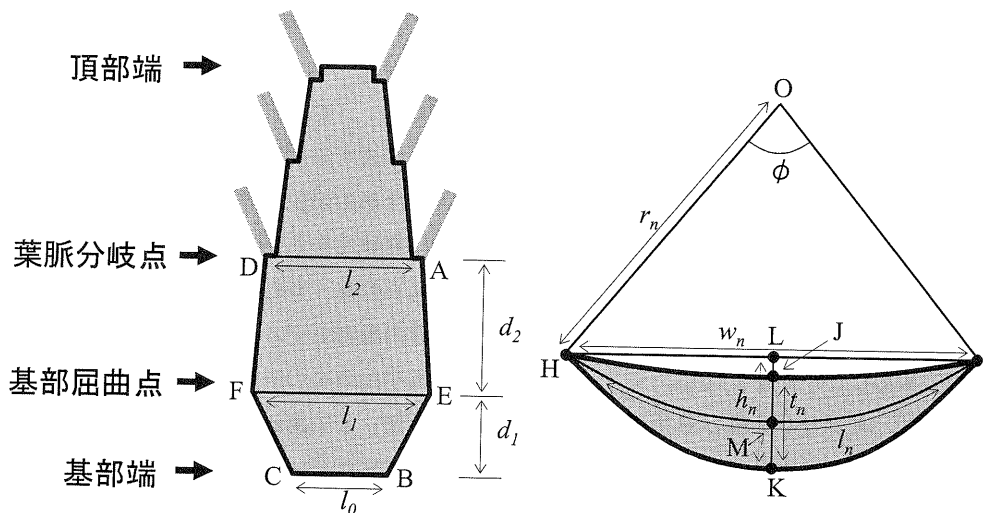


図-5 中肋の各変数の測定方法

左図は中肋を正面から見た図を、右図の灰色の部分、中肋の横断面を示す。 l_n : 中肋横断面長。 w_n : 中肋横断面の幅, L : 中肋横断面における両端H, Iを結ぶ線分の中点。 h_n : 中肋背軸面中央からLに下ろした垂線KLの長さ。 t_n : 中肋横断面中央の厚さ。 O : H, I, 並びに及び線分JKの中点Mを通る円の中心。 各変数の下付き文字 n は中肋上の位置 (1 : 基部端, 2 : 基部屈曲点, 3 : 葉脈分岐点) を表す。

ると、幼葉が成葉になるに従い、結球前に比較して θ_b が著しく増加するようになり、 θ が大

きい値となったため、葉が立ち上がった。これは、結球初期になると、新しい葉の分化によっ

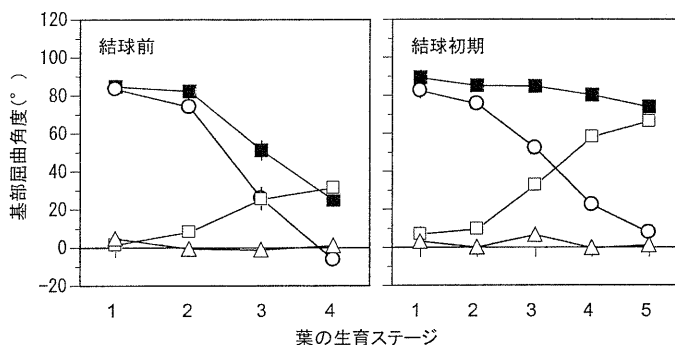


図-6 葉の成長に伴う中肋各部の角度の変化 (品種: 野崎白菜2号)
 ■: 中肋立ち上がり角度 θ , ○: 基部着生角度 θ_s , □: 基部屈曲角度 θ_b , △: 頂部屈曲角度 θ_a データは、平均値 $\pm$ SE (n=12)。

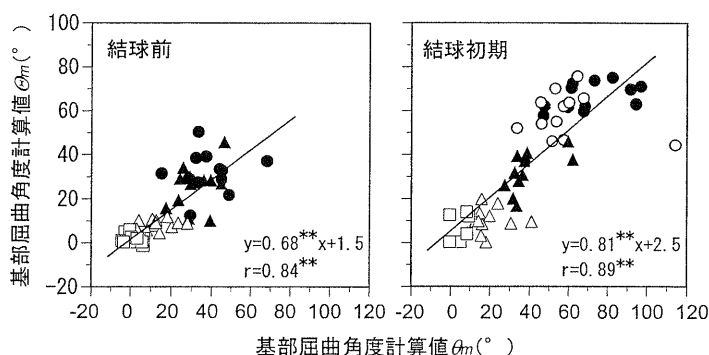


図-7 中肋の屈曲角度の計算値 θ_b と実測値 θ_b との関係 (品種: 野崎白菜2号)

□: 幼葉 (小), △: 幼葉 (中), ▲: 幼葉 (大), ○: 成葉 (外側に位置する下位の球葉), ●: 成葉 (外葉)。*: 1%水準で有意。

て主茎に葉が横向きに付くようになるのは結球前と同じだが、中肋の基部が内側に折れ曲がることによって葉が立ち上がった状態に保たれることを意味する。これらの結果から、中肋基部の内側への折れ曲がり、葉の立ち上がりの主要な原因であることが実証された。

さて、次に、モデルが実際の中肋基部の折れ曲がりを説明するかどうかを検証するため、中肋の基部屈曲角度の実測値と、式1による計算値との間の相関関係を調べた。その結果、図-7に示すとおり、計算値と実測値の間には高い相関が認められた。このことから、二重円錐台モデルは、中肋基部の折れ曲がりに関して、少なくともひとつの主要な要因を説明していると

考えられた。

結球性はどのように分化したか?

ハクサイの属する種である *B. rapa* には、ハクサイの他にも食卓を賑わす様々な葉根菜類が含まれる。これらを、結球性と葉の立ち上がり方の視点から分類すると、結球性のもの (結球性品種。結球し、葉の先端だけが外側に反り返る半結球性品種も含む。ハクサイ、サントウサイなど)、結球しないが葉が極端に立ち上がるもの (立性非結球品種。チンゲンサイ、パクチョイなど)、極端な葉の立ち上がりが認められないもの (開張性品種。タアサイ、コマツナなど) の3つの範疇に分けられる。これらに二重円錐台モデルを適用すれば、中肋または葉柄 (チンゲンサイ、タアサイなどは、ハクサイの

中肋に相当する部分が葉柄になっている) のどのような形の変化が中肋基部の折れ曲がり、ひいては結球性をもたらしたのかが明らかになると考えられる。そこで、様々なグループの品種に二重円錐台モデルを適用し、中肋または葉柄の基部屈曲角度の計算値と実測値の相関を調べたのが図-8である。なかには計算値と実測値が大きくずれているものもあるが、全体的に見ると、計算値と実測値の間に高い相関が認められた。そこで、二重円錐台モデルは、*B. rapa* における基部屈曲角度の変異を説明できると考えられた。

では、各品種における葉柄または中肋の形のような特徴が、葉の立ち上がりに関係する

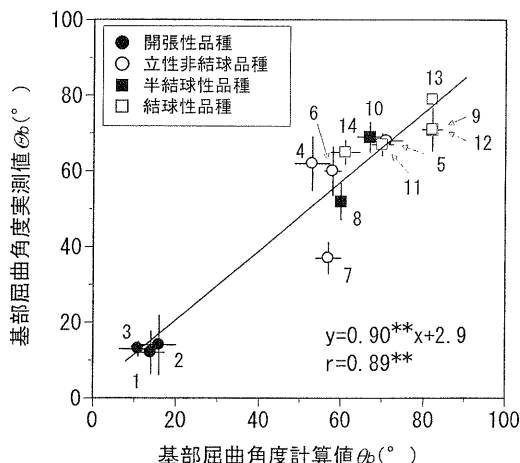


図-8 様々な品種における中肋または葉柄の基部屈曲角度の計算値 θ_b と実測値 ϕ_b の関係

●：開張性品種，○：立性非結球品種，■：半結球品種，□：結球性品種

図中の記号につけられた数字は品種を表す。1：ちみ雪菜，2：中八葉タア菜種，3：晩生小松菜，4：パクチョイ，5：三月慢，6：広島菜，7：四月しろな，8：大型山東菜，9：EXキング山東菜，10：花芯，11：野崎白菜2号，12：はるさかり，13：大福，14：大福85。**：1%水準で有意。

のだろうか？ この問いに対する答えは、図-9に示す通り、基部屈曲角度と、式1の右辺の変数との関係を調べれば得られる。この結果によれば、この変数のうち、 $(l_1-l_2)/d_2$ と基部屈曲角度の実測値との間には有意な相関が認められなかった。また、 ϕ と基部屈曲角度の実測値との間には、データの分布からは負の相関が存在するように見えたが、有意な相関関係は認められなかった。これに対して、 $(l_1-l_0)/d_1$ と基部屈曲角度の実測値との間には有意な正の相関が認められた。つまり、 $(l_1-l_0)/d_1$ の値が大きいものほど、基部屈曲角度が大きいことになる。この変数は、中肋または葉柄の基部端から基部屈曲点までの幅の広がりやがどれだけ急であるかを表している。この値が大きければこの広がりが急であり、小さければ広がりが緩やかである。ここで、ハクサイ、チンゲンサイなど、葉柄または中肋が折れ曲がり、葉が著しく立ち上がる

グループの葉の特徴を思い出してほしい。これらのグループは、葉柄または中肋がどれも幅広くて立派である。このような幅広の葉柄または中肋は、中肋または葉柄の基部端から基部屈曲点までの幅の広がりが著しいこと、つまり、 $(l_1-l_0)/d_1$ の値が大きいことを反映していると思われる。

このような結果に基づき、*B. rapa*がどのように結球性を獲得したかに関してひとつの仮説を提唱したのが図-10である。 $(l_1-l_0)/d_1$ の値、つまり、中肋または葉柄の基部端から基部屈曲点までの幅の広がりが急になることにより、中肋または葉柄の基部が内側に折れ曲がり、葉が

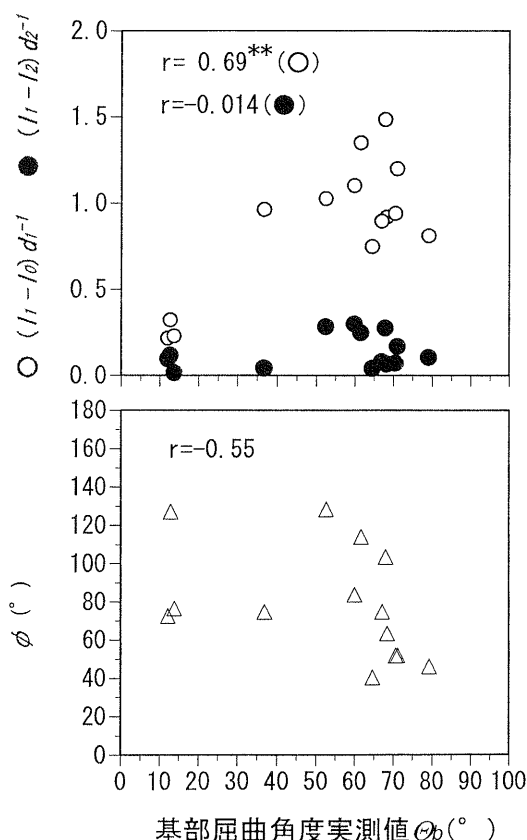


図-9 中肋または葉柄の基部屈曲角度の実測値 ϕ_b とその決定に関与する変数との関係

○： $(l_1-l_0)/d_1$ ，●： $(l_1-l_2)/d_2$ ，△： ϕ **：1%水準で有意。

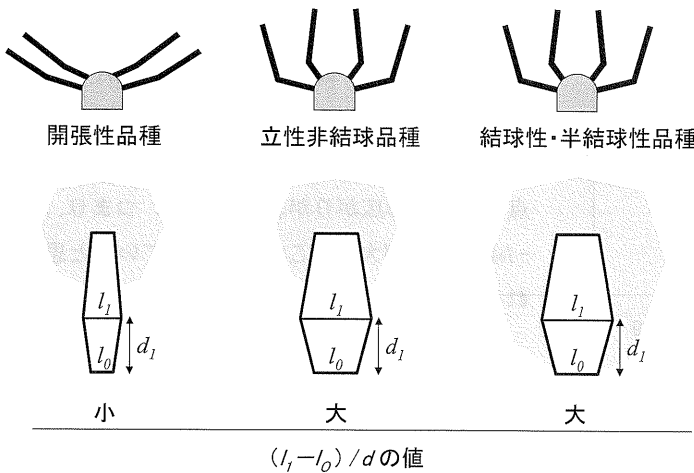


図-10 二重円錐台モデルから導かれる *Brassica rapa* の結球性の分化機構

著しく立ち上がるようになる。それに、葉柄のない幅広の葉が組み合わさることにより、葉が著しく重ね合わさるようになり、結球性が獲得されたというのが、二重円錐台モデルから導かれる結球性の分化のシナリオである。

さいごに

二重円錐台モデルには、今後改良すべきいくつかの欠点があることをここに記しておく。第1に、基部屈曲角度の計算値がひどくばらつくことである。ここでは、この欠点を補うため、図-7では、葉位の連続した3枚の葉の計算値を平均した値を、図-8では、各品種ごとに、12個体からの葉位が同等の葉の平均値をプロットした。このように、多くのデータを平均しなければ、計算値と実測値との間にきれいな相関関係が認められない。このことは、個々の葉では、二重円錐台モデルによって説明できる要因以外の要因も、中肋または葉柄の折れ曲がりに関与していることを示している。これはおそらく、同じ個体内の他の葉との関係で受光態勢をよくするために葉の立ち上がり角度が変化することによるのであろう。しかし、多くのデー

タを平均して副次的な要因の影響が打ち消されたときに、二重円錐台モデルの示すメカニズムがあらわに現れてくることは、このメカニズムが、ハクサイの葉の立ち上がりを本質的なところで導いていることを示す証とは考えられないであろうか？

第2に、式1の $(l_1-l_0)/(d_1\phi)$ ならびに $(l_1-l_2)/(d_2\phi)$ の値が1以上になると、計算ができなくなることである。基部屈曲角度の大

き成葉のデータの一部(図-7)、また、葉の立ち上がりの大きい品種のデータの一部(図-8)で、 $(l_1-l_0)/(d_1\phi)$ の値が1を越えてしまった。この場合、モデルの性質上、 $\arcsin[(l_1-l_0)/(d_1\phi)]$ を $\pi/2$ 、つまり 90° として計算したが、あまりスマートなやり方とは言えない。

第3に、キャベツ、レタスなど、他の結球野菜にこのモデルが当てはまるかどうか未解明である。キャベツ、レタスの中肋は、ハクサイと形が異なるので、中肋に対してモデルを当てはめることはできないだろう。しかし、キャベツ、レタスは、葉全体の形が、円錐台を逆に重ねた形、つまり、ハクサイの中肋基部と本質的に同じ形をしており、1枚の葉全体に対してモデルをあてはめることが可能であるかもしれない。いずれにせよ、これは今後の課題である。

第4に、中肋の成長の過程の細胞分裂、細胞肥大など、組織レベルでの、中肋の横方向の成長と折れ曲がりとの関係が未解明である。中肋の折れ曲がりに対してより深い形態的理解を得、さらに生理的研究につなげるには、今後、この点に関する説明が不可欠である。

本研究は、元々、カブなどの非結球性の *B. rapa* における有用形質をハクサイに交雑育種で導入する際、育種を効率化できないかという動機で始めた。このような場合、交雑後代に結球性を持つ個体が現れる率がきわめて低く、戻し交雑を何回も行わねばならない。幼苗のうちに、中肋の形に基づいて結球する素質を持つ個体を選び出せれば、育種が効率化する。しかし、このような限定的な目的だけのために結球性の研究を行うのは勿体ない気がする。冒頭で書いたように、結球性には、葉菜類の品質をガラッと変えてしまう魔法のような力がある。植物の形態形成に関する昨今の遺伝子レベルでの研究の発展を見ていると、新たな結球野菜を作り出すという、壮大だが、どこか荒唐無稽に見える目標を設定することもあながち不可能ではないように思われる。現時点では想像もつかないような結球野菜を味わえる日を迎えるために、本研究がわずかでも貢献できれば、これほど嬉しいことはない。

謝辞 本研究の遂行にあたってご協力いただいた野菜・茶業研究所の吹野伸子氏、竹内絹枝氏、山川利美氏に感謝いたします。この記事の図表は、全て *Scientia Horticulturae* (Elsevier社) に掲載された著者らの原著論文 (Nishijima and Fukino, 2005a, b) における図表を和訳、編集し

たものである

引用文献

- 堀田 良 (1949) 蔬菜の結球現象に対する一考察. 農及園24: 697-698.
- 伊東秀夫・加藤徹 (1950) 白菜の結球現象の研究 (第1報) 光と結球現象の関係についての実験. 農及園25: 682.
- 加藤 徹 (1964) ハクサイの結球現象に関する研究 (II) 葉形からみたる結球現象. 高知大研報. 13. 自然科学II. 6: 195-204.
- 加藤 徹 (1966) ハクサイの結球現象に関する研究 (V) 葉の屈曲に及ぼす環境要因の影響. 高知大研報. 15. 自然科学II. 16: 195-204.
- Nishijima, T., Fukino, N. (2005a) Geometrical analysis of development of erect leaves as a factor in head formation of *Brassica rapa* L.: (I) Geometrical change of growing leaves in head cultivars. *Scientia Hortic.* 104(4): 407-419.
- Nishijima, T., Fukino, N. (2005b) Geometrical analysis of development of erect leaves as a factor in head formation of *Brassica rapa* L.: (II) Comparative analysis of headed and non-headed cultivars. *Scientia Hortic.* 104(4): 421-431

— 防除指導手帳 —

企画・編集/JA全農肥料農薬部
B6判(ポケット判) 350頁 3,500円(税込)

主要作物(稲、麦、豆類、芋類、野菜、果樹)の病気・害虫・雑草をカラー写真で掲載し、病徴と診断。害虫の形態・生態と被害、雑草の形態及び防除のポイントと適用薬剤を解説。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
Tel.03-3833-1821 Fax.03-3833-1665