

藝苔屬之染色體分析

黃倉海¹⁾ 朱建鏞²⁾

關鍵字：演化、核型分析、帶型分析、染色體、異源多倍體、多價體

摘要：本文主要探討藝苔屬物種演化上之起源，核型、帶型分析及染色體配對行為在親緣上之關係。藝苔屬物種的染色體基數由 7 至 12 條不等，其中大多數物種染色體基數為 8、9 或 10。在減數分裂的中期前(premetaphase)的染色體長度、染色質著色位置及濃密程度比中期(metaphase)更容易作為判斷染色體資訊之依據。藝苔屬有 3 個基本物種，分別為 A 染色體組的藝苔(*B. campestris*;AA,n=10)、B 染色體組的黑芥(*B. nigra*;BB,n=8)及 C 染色體組的甘藍(*B. oleracea*;CC,n=9)。然而在自然界的雜交有異源多倍體的產生，若種間的親緣性高，染色體有正常的配對，在減數分裂後期(anaphase)染色體亦會正常分離；但親緣性低者，染色體配對會產生多價體及細胞分裂時染色體有延遲現象的產生。A 與 C 染色體組在結構上較為相近，而 B 染色體組與 A 染色體組或 C 染色體組的關係較遠。*B. tournefortii* 與其他物種親緣距離較大，則被認定為 D 基因組。

前 言

藝苔屬(*Brassica*)是具有經濟價值的植物類群之一，除蔬菜、藥用植物以及香料植物外，尚有許多油料植物，在世界上佔有極重要之地位(趙等人, 1995)。許多重要蔬菜作物如甘藍、青花菜、花椰菜、芥藍、球莖甘藍皆屬於 *Brassica oleracea* 的物種(Slocum *et al.*, 1990; Olin-Fatih and Heneen, 1992; Hu *et al.*, 1998)。藝苔屬植物有二倍體、異源四倍體、非整倍體等，在演化上亦具有重要的角色(Prakash, 1974)。在過去 60 年之間，許多學者如 Morinaga、Karpechenko、U、Mizushima 等針對藝苔屬形態學、細胞遺傳學及雜交育種等研究工作貢獻良多，也建立物種間基因相關性的訊息(Prakash and Hinata, 1980)。探討種質

1) 國立中興大學園藝系博士班研究生。

2) 國立中興大學園藝系教授。

資源及親緣關係，建立科學的分類系統是植物研究的重要方針，至今細胞遺傳學的研究，也提供一些蕓苔屬基因組結構的訊息(Slocum *et al.*, 1990; 趙 等人, 1995)。因此本文探討蕓苔屬相關物種演化上之起源，核型、帶型分析及染色體配對行為在親緣上之關係，以供從事育種者之參考。

一、蕓苔屬物種之染色體數

蕓苔屬物種(species)繁多，不同物種之染色體基數由 7 至 12 條不等，其中大多數染色體基數為 8、9 或 10，另外還有許多種間雜交者，例如芥菜、*B. napus*、*B. carinata* 等(Lagercrantz and Lydiate, 1996)。黑芥(*Brassica nigra* Koch)的染色體數為 8 條。芥藍(*B. alboglabra* Bailey)、野芥(*B. kaber* L. C. Wheeler)、羽衣甘藍(*B. oleracea acephala* DC)、花椰菜(*B. oleracea L. botrytis* L.)、甘藍(*B. oleracea L. capitata* L.)、*B. oleracea L. fimbriata* Mill.、*B. oleracea L. fruticosa* Metz.、孢子甘藍(*B. oleracea L. gemmifera* Zenker)、球莖甘藍(*B. oleracea L. gongyloides* L.)、青花菜(*B. oleracea L. italica* Plenck)、野生種甘藍(*B. oleracea sylvestris* L.)等物種的染色體基數為 9 條。夏季型蕓菁油菜(*B. campestris L. annua* Reichb.)、冬季型蕓菁油菜(*B. campestris L. autumnalis* DC)、*B. campestris L. sarson* Prain、*B. campestris toria* Prain、中國芥菜(*B. chinensis* Jusl.)、捲葉芥菜(*B. japonica* Sieb.)、*B. parachinensis* Bailey、結球白菜(*B. pekinensis* Rupr.)、西班牙芥菜(*B. perviridis* Bailey)、蕓菁(*B. rapa* L.)、*B. rapa lorifolia* Bailey 的染色體基數為 10 條。白芥菜(*B. hirta* Moench)的染色體基數為 12 條。*B. carinata* A. Br.的染色體基數為 17 條。*B. cernua* Forbes and Hemsl.、芥菜(*B. juncea* Coss.)、*B. juncea* Coss. *crispifolia* Bailey、*B. juncea* Coss. *multisepta* Bailey 的染色體基數為 18 條。夏季型油菜(*B. napus annua* Koch.)、冬季型油菜(*B. napus biennis* Reichenb.)、*B. napus napella*、油菜甘藍(*B. napus pabularia* Reichenb.)、瑞典蕓菁(*B. napobrassica* Mill.)及 *B. napobrassica* Mill. *Solidifolia* Bailey 的染色體基數為 19 條。

二、蕓苔屬物種有絲分裂之細胞週期

細胞週期可分為四個階段：第一階段(G1)是介於有絲分裂及 DNA 合成期之間；第二階段(S)為 DNA 合成期；第三階段(G2)是介於 DNA 複製完成至細胞開始分裂的期間；第四階段(M)則為有絲分裂。DNA 複製及細胞核分裂是細胞週期中重要的兩個過程(Singh, 2002)。以芥菜(*B. juncea*)細胞週期為 12 小時為例，其中 G1 期佔 2.7 小時、S 期佔 5.5 小時、G2 期佔 3.5 小時，而有絲分裂期佔 0.284 小時。在有絲分裂時期中，前期佔 0.09 小時、中期佔 0.119 小時、後期佔 0.049 小時、末期佔 0.026 小時，以中期的時間最長，其次為前期(Srivastava and Lavania, 1978)。

三、蕓苔屬物種之核型分析(Karyotype)

蕓苔屬物種由於中期前(premetaphase)的染色體長度較中期(metaphase)大 2-3 倍，可以表現出明顯差異，且染色質著色位置及濃密程度上之差異亦可作為判斷之依據，因此中期前的階段更有益於獲取染色體之資訊(Cheng *et al.*, 1995)。但由於蕓苔屬的染色體很小(小於 3.6 μ m)，因此染色體形態上的區別較為困難，尤其是中位中節(median)或近位中節

(submedian)的染色體。在核型分析中，有些物種衛星體具有明顯之變化，真核生物細胞中具有 1 對或數對衛星染色體，衛星體與染色體相連的部分，包含轉錄子 RNA 的基因序列，並與核仁相連成為核仁組成中心區(nucleolar organizer region)，核仁組成中心區是細胞生存所必須之結構(趙等人, 1995)。

甘藍(*B. oleracea*)有 18 條染色體，由 4 對中位中節(median)、4 對近中位中節(submedian)及 1 對末端中節(subterminal)染色體所組成。第 6 對近中位中節染色體具次級隘痕(secondary constriction)，與核仁組成中心區有關(Olin-Fatih and Henech, 1992)。Chiang 等人(1979)以 *B. oleracea* ssp. *capitata* 'Badger Shipper' 未成熟的子房為材料，其核型分析的結果較根尖容易辨別及區分。

以萵苔(*B. campestris*)、甘藍(*B. oleracea*)及 *B. napus* 三物種核型分析為例，在前期之後(late prophase)染色體所形成的構型比中期更適宜作分析。三物種染色體在中節區域具明顯染色，另在染色體的端粒末端(telomeric end)亦有染色現象的產生。*B. napus* 的染色體長度較萵苔及甘藍短且染色程度較為濃密，而萵苔染色體中節區域染色情形則較甘藍明顯。萵苔(*B. campestris*)具有 20 條染色體，由 3 對中位中節、4 對近中位中節、2 對末端中節及 1 對近端中節(terminal)染色體所組成，第 2 對中位中節染色體在短臂末端有球形突起(Knob)，這些突起大多為異染色質(heterochromatic)區域。第 4 對近中位中節染色體上有次級隘痕，明顯與核仁組成中心區有關(Olin-Fatih and Henech, 1992)。又以 trypsin-Giemsa 的方式，將小白菜(*B. campestris* var. *pekinensis*) 'CR strong' 染色體進行核型分析，依據染色體大小、形狀及染色部位，可將其分為 10 種不同型態，其中包含 12 對中位中節、6 對近中位中節及 2 對末端中節染色體，在 2 對末端中節染色體上可見次級隘痕之現象(Nishibayasahi, 1992)。萵苔(*B. campestris*)SV88-39339 及 K-151 兩品系的核型分析中，2 品系染色體長度分別為 2.2-5.2 及 2.1-4.2 μm ，中節區域及衛星體的染色較深，而染色體末端則染色較淺，2 品系的核型大致相似，分別由 4 對中位中節、4 對近中位中節、2 對近末端中節所組成。兩品系最大差異出現於衛星體，在 SV88-39339 品系上，衛星染色體明顯有大小之分的衛星體，但 K-151 品系只出現大衛星體(Cheng *et al.*, 1995)。萵苔染色體中節區域與 Olin-Fatih and Henech(1992)分析結果皆認為是 C-banding 的位置，但核型分析模式上兩者結果則不一致。丁等人(1996)分析萵苔(*B. campestris*)不同品種之核型，'Menyuan' 屬於春季生態型，而 'Guanzhong' 則為冬季生態型之品種，不同品種的染色體數皆為 20 條，染色體主要由 6 對中位中節、3 對中位近中節及 1 對近末端中節所組成，顯示冬季與春季生態型之不同品種皆具有相同的遺傳背景。比較結球白菜(*B. campestris* ssp. *Chinensis* var. *communis* Tsen et Lee)2 倍體($2n=2x=20$) 'Aijiaohuang'、'Duanbaigeng' 及其同源 4 倍體($2n=4x=40$) 'Nannong Aijiaohuang'、'Duanbaigeng' 染色體核型上之差異。2 個 4 倍體品種染色體總長度分別比 2 倍體品種增加 10.1%及 8.1%，2 倍體 'Aijiaohuang' 由 7 對中位中節、2 對近中位中節及 1 對近端中節染色體組成，4 倍體 'Nannong Aijiaohuang' 則是由 12 對中位中節、6 對近中位中節及 2 對近端中節染

色體組成。2 倍體 'Aijiaohuang' 第 10 對染色體為中位中節，然而同源 4 倍體 'Nannong Aijiaohuang' 第 10 對染色體則為近中位中節，2 個不同倍數性染色體僅第 4 對與第 10 對染色體長度有明顯差異。另一 2 倍體 'Duanbaigeng' 是由 5 對中位中節、2 對近中位中節及 3 對近端中節染色體組成，然而 4 倍體則由 10 對中位中節、4 對近中位中節、2 對末端中節及 4 對近端中節染色體所組成。'Duanbaigeng' 2 倍體與同源 4 倍體在第 2 對及第 7 對染色體長度有顯著不同，尤其 2 倍體植株第 7 對染色體為末端中節，但在 4 倍體此對染色體則為近末端中節(Liu and Wang, 1995)。紅油菜(*B. campestris* var. *purpurea*)具 20 條染色體($2n=2x=20$)，染色體形狀變化較小，除第 1 對為近中位中節染色體外，其餘皆為中位中節，第 7 對染色體具有衛星體，核型屬於對稱型(趙等人, 1995)。

B. napus 為蕓苔與甘藍兩者雜交的異源 4 倍體，具有 38 條染色體，主要由 7 對中位中節、6 對近中位中節、5 對末端中節及 1 對近端中節染色體所組成。第 14 對末端中節染色體具有次級隘痕，其與核仁組成中心區有關，在部分染色體有端粒著色或球形突起結構的產生。*B. napus* 染色體著色區域與球形突起之情形類似蕓苔與甘藍兩親本(Olin-Fatih and Henech, 1992)。劉等人(2005)研究針對甘藍型油菜(*B. napus*) 'Zhongshuang 4' ($2n=4x=38$) 進行試驗，其核型結果則由 1 對正中位中節，11 對中位中節及 7 對近中位中節所組成。另芥菜(*B. juncea*) 'Wangjiangliangting' ($2n=4x$)具 36 條染色體，染色體由 12 對中位中節、4 對近中位中節及 2 對末端中節所組成。芥菜與甘藍型油菜品種之間，染色體數目及核型對稱性方面較為穩定(劉等人, 2005)。

芥藍(*B. alboglabra*; $2n=2x=18$)染色體長度介於 2.8-4.5 μm 之間，其中節周圍區域有明顯濃密的著色產生，且染色體大小差異較大，主要由 3 對中位中節、4 對近中位中節、2 對末端中節所組成，其中第 9 對染色體的短臂具有衛星體，且 2 衛星體著色程度不同(Cheng *et al.*, 1995)。但在 Wang 等人(1989)研究中，僅將芥藍染色體分為中位中節及近中位中節兩者。趙等人(1995)亦認為芥藍染色體大小相差懸殊，但其核型組成具 4 對近中位中節，其餘為中位中節染色體，衛星體則位於第 7 對染色體上。藉由蕓苔與芥藍單染體品系(monosomic addition line)核型上之差異，可知芥藍單染體品系外來染色體是來自於蕓苔第 4 條染色體(Cheng *et al.*, 1995)。黑芥(*B. nigra*)為 16 條染色體之物種，染色體平均長度為 2.21 μm ，有 4 對染色體為中位中節，另 4 對染色體為近中位中節，其中有 2 對近中位中節染色體具有衛星體(周及藍, 1995)(表 1)。

四、蕓苔屬物種之帶型分析(Banding pattern)

結球白菜(*B. campestris* ssp. *Chinensis* var. *communis* Tsen et Lee)以 C-banding 的方式分析 2 倍體及其同源 4 倍體品種，2 倍體 'Aijiaohuang' 及 'Duanbaigeng' 帶紋分別為 26 及 28 條，但同源 4 倍體 'Nannong Aijiaohuang' 及 'Duanbaigeng' 帶紋分別為 76 及 108 條，同源 4 倍體染色體帶紋數量較 2 倍體多(Liu and Wang, 1995)。

芥藍(*B. alboglabra*; $2n=2x=18$)染色體組 C-banding 分析結果共有 30 條帶紋，主要位於中節的部位，其帶型占 16.8%，而末端帶型有 8 條，中段區域有 2 條帶型。第 2 對染色體

是染色體組中帶型最豐富的染色體，第 7 對染色體上的衛星體則有帶紋的產生(趙等人,1995)。

以 C-banding 方式分析黑芥(*B. nigra*)的染色體，在所有 8 對染色體中總共可產生 39 條帶紋，其中 29 條帶紋是著色較深者，其餘 10 條帶紋著色較淺，染色體中節、端粒及中段皆有出現帶紋，每條染色體的中節區域帶紋穩定且明顯。除中節外，第 2、3、5 及 8 對染色體端粒有帶紋產生，另第 1 及第 5 對染色體中段則有帶紋產生，2 條染色體上的衛星體並沒有帶紋出現。由於帶型數量少及核型為對稱型，因此黑芥是屬於較為原始的一種(周及藍,1995)。

不結球白菜 (*B. campestris ssp. chinensis*) ‘Aijiao Huang’、‘Luyexiangbian’、‘Chixin 29’、‘Xishuibai’、日本水菜(*B. japonica*) ‘Hakuksenkikyō’、結球白菜(*B. campestris ssp. pekinensis*) ‘Hangzhouhuangyacai’、蕪菁(*B. campestris ssp. rapifera*) ‘Qisihai’ 等七個品種之染色體皆為 20 條，利用 G-banding 進行帶型分析。所有材料在有絲分裂不同時期染色體帶紋數目不同，以中期前(premetaphase)之帶紋較為豐富且穩定。所有品種的染色體中節處有明顯帶紋產生，且帶紋在染色體長臂上的分佈較多。結球白菜 ‘Hangzhouhuangyacai’ 具 50 條帶紋最多，不結球白菜 ‘Luyexiangbian’ 及 ‘Chixin 29’ 帶紋為 43 條，其餘品種帶紋則在 47 至 49 條之間。由中節位置、染色體長度及衛星體著色的情形，顯示結球白菜和不結球白菜關係較為密切，兩者與蕪菁及日本水菜關係較遠(曹等人,1994)。紅油菜(*B. campestris var. purpurea*)染色體組 C-banding 後的帶紋共有 38 條，每條染色體均具穩定且染色較深的帶紋，帶紋主要位於中節的部位，其著絲點帶型佔 42.6%，末端帶型佔 17.6%。第 1 及第 6 對染色體除中節著色外，長臂端粒上亦有帶紋產生，第 2 及第 3 對染色體長臂與短臂端粒上的帶紋較深，而第 4 對染色體長、短臂端粒上的帶紋較不穩定(趙等人, 1995)。

B. oleracea var. capitata ‘Hongqiae’ 與芥藍(*B. oleracea alboglabra*) ‘Jianye zhaohua jielan’ 以 N-banding 方式進行帶紋分析，2 物種在中節周圍(pericentromeric)、端粒(telomeric)、中段(intercalay)及衛星體等區域皆有帶紋產生，中節區域帶紋情形最明顯且穩定顯現，端粒會出現帶紋較淺與較深的區域，2 者第 1 及第 5 對染色體短臂上端粒的帶紋較深，而 ‘Hongqiae’ 第 6 對染色體短臂端粒上的帶紋較淺(Wang and Luo, 1987)。2 物種衛星體亦有帶紋形成，利用 N-banding 方法所分析之結果與 C-banding 的方式類似(Wang *et al.*, 1989)。

五、莢苔屬物種瓣藥比與花粉發育之關係

以大白菜、芥菜、白花芥藍為材料，觀察花蕾與花粉發育之關係，由於不同物種花蕾長度因栽培氣候或品種間的變化，導致差異過大，不適合做為判斷花粉發育之依據。然而花瓣與花藥之比值變化較為固定，故利用瓣藥比可作為判斷花粉粒的發育時期。當瓣藥比小於 1/2 時，三物種花粉粒的發育以單核早期及中期為主，比例約 60% 以上。瓣藥比大於 1/2 且小於 1 時，三物種花粉粒的發育以單核靠邊期為主。若花蕾瓣藥比大於 1 而小於 3/2，

表 1. 芸苔屬物種之核型分析

Table 1. Karyotype of the *Brassica* species.

Species	Karyotype	Reference
<i>B. oleracea</i> var. <i>acephala</i> 'Hammenhog Extra Krnsladiga'	$2n=2x=18=4m+4sm+1st$	Olin-Fatih and Henech, 1992
<i>B. campestris</i> var. <i>oleifera</i> Svalof03242 品系	$2n=2x=20=3m+4sm+1st+1t$	Olin-Fatih and Henech, 1992
<i>B. napus</i> var. <i>oleifera</i> 'Weibulls Olga'	$2n=4x=38=7m+6sm+5st+1t$	Olin-Fatih and Henech, 1992
<i>B. campestris</i> var. <i>pekinensis</i> 'CR Strong'	$2n=4x=40=12m+6sm+2st$	Nishibayasahi, 1992
<i>B. campestris</i> Sv88-39339 品系	$2n=2x=20=4m+4sm+2st$	Cheng <i>et al.</i> , 1995
<i>B. campestris</i> K-151 品系	$2n=2x=20=4m+4sm+2st$	Cheng <i>et al.</i> , 1995
<i>B. campestris</i> 'Menyuan'	$2n=2x=20=6m+3sm+1st$	丁等人., 1996
<i>B. campestris</i> 'Guanzhong'	$2n=2x=20=6m+3sm+1st$	丁等人., 1996
<i>B. campestris</i> ssp. <i>chinesis</i> var. <i>communis</i> 'Ajaohuang'	$2n=2x=20=7m+2sm+1t$	Liu and Wang, 1995
<i>B. campestris</i> ssp. <i>chinesis</i> var. <i>communis</i> 'Duanbaigeng'	$2n=2x=20=5m+2sm+3t$	Liu and Wang, 1995
<i>B. campestris</i> ssp. <i>chinesis</i> var. <i>communis</i> 'Nannong Ajaohuang'	$2n=4x=40=12m+6sm+2t$	Liu and Wang, 1995

續表 1. 蕓苔屬物種之核型分析
Table 1. Karyotype of the *Brassica* species.

Species	Karyotype	Reference
<i>B. campestris</i> ssp. <i>chinesis</i> var. <i>communis</i> 'Duanbaigeng'	$2n=4x=40=10m + 4sm + 2st + 4t$	Liu and Wang, 1995
<i>B. campestris</i> var. <i>purpurea</i>	$2n=2x=20=9m + 1sm$	趙等人, 1995
<i>B. alboglabra</i>	$2n=2x=18=5m + 4sm$	趙等人, 1995
<i>B. juncea</i> 'Wangjiangliangting'	$2n=4x=36=12m + 4sm + 2st$	劉等人, 2005
<i>B. napus</i> 'Zhongshuang 4'	$2n=4x=38=1M + 11m + 7sm$	劉等人, 2005
<i>B. alboglabra</i> (accession No.4003)	$2n=2x=18=3m + 4sm + 2st$	Cheng <i>et al.</i> , 1995
<i>B. nigra</i>	$2n=2x=16=4m + 4sm$	周及藍, 1995

則花藥中的花粉粒以二核期為主。以花蕾的瓣藥比在 1 左右，三物種單核期與雙核期的花粉粒佔花粉總數的 85%(趙與陳, 2002)。

六、蕓苔屬物種減數分裂之行為

由蕓苔(*B. campestris*)花藥培養所產生單倍體植株，染色體配對會產生單價體(univalent)、二價體及三價體等構型，其中 914-9A-26 單倍體植株最多可產生 1 個三價體及 2 個二價體，其它以 10 個單價體的發生率最高。在單倍體的 10 條染色體中，依據形狀大小可區分為 3 條較長的染色體、2 條中等大小的染色體及 5 條形狀最小的染色體，形狀相似的 3 條染色體有形成三價體的可能性，2 條中等長度或 2 條長度最短的染色體則可能形成二價體(Armstrong and Keller,1981)。但在 Ramaunjam(1941)的研究中，蕓苔最多僅有 1 個二價體配對完成。

黑芥(*B. nigra*; $2n=2x=16$)的單倍體植株，有 67%的花粉母細胞表現單價體，另有 1 個或 2 個二價體的形成，二價體主要由單價體之染色體互相連接，因此形成直線狀的構型。學者認為染色體基數為 8 的物種，可能因演化關係有 2 條同源性較高的染色體發生重複，因此推測蕓苔屬物種染色體基數應為 6(Prakash,1973)。Armstrong 及 Keller(1981、1982)也針對甘藍(*B. oleracea* L.)及蕓苔(*B. campestris*)單倍體植株染色體配對之行為，認為 2 倍體物種可能為次級多倍體(secondary polyploidy)，其主要來自於 $X=6$ 的共同祖先。

青花菜(*B. oleracea* L. var. *italica*) 'Bravo' 及 'Green Mountain' ($2n=2x=18$)單倍體植株除單價體的發生率較高之外，尚有二價體及三價體的配對，平均每個細胞有 2 個二價體，產生 1 個二價體及 1 個三價體的機率是 0.14%，學者認為有 1 條染色體為四染體(tetrasomic)或六染體(hexasomic)形成的可能性(Armstrong and Keller, 1982)。羽衣甘藍(*B. oleracea* L. var. *acephala* D.C.)單倍體植株最多有 3 個二價體的形成，二價體配對數量較蕓苔多(Thompson,1950)。*B. tournefortii*($2n=2x=20$)單倍體植株大多以未配對的單價體呈現，另有 1 個至 3 個二價體的產生，染色體配對極限為 1 個三價體加上 2 個二價體。在第二次分裂時細胞分裂不規則，容易有不稔性的產生，因此相對於其他物種，*B. tournefortii* 在自然界中並未與其他物種形成雜交種。*B. tournefortii* 與其他物種性狀及親緣距離較大，學者將其認定為 D 基因組(Prakash,1974)。

甘藍型油菜(*B. napus*)為異源四倍體，花粉母細胞經減數分裂時，染色體在細胞內會呈現二組排列，且 2 組染色體在分裂時間上具有差異性，在分裂後期，有 9 個二價體與 10 個二價體分開排列，顯示染色體行為與 2 個染色體組有關，即 A、C 兩染色體組在甘藍型油菜的細胞內各自保持獨立。在減數分裂前期 I，有一染色體組分裂速度較另一組快，但至減數分裂後期 I 及 II 染色體組分裂行為則較為一致，表示蕓苔(*B. campestris*)與甘藍(*B. oleracea*)結合後，A、C 染色體組並未因為分裂速度上的差異而引起染色體之異常(李及劉,1994)。

七、蕓苔屬物種之親緣關係

蕓苔屬有 3 個基本物種，分別為蕓苔(*B. campestris*; AA, $n=10$)、黑芥(*B. nigra*; BB, $n=8$)

及甘藍(*B. oleracea*;CC,n=9)。在自然界中有許多異源多倍體的產生，*B. napus*(AACCC;n=19)為萵苣與甘藍雜交而成；芥菜(*B. juncea*;AABB,n=18)則由黑芥與萵苣雜交而成；*B. carinata*(BBCC;n=17)則來自於黑芥與甘藍，這些異源多倍體減數分裂的表現類似2倍體，減數分裂時容易配對成二價體(bivalent)，且雜交後代的花粉亦具有稔性(Singh,2002)。具18條($2n=2x=18$)染色體之物種遍佈於地中海及大西洋東部海岸區域，依據限制片段長度多型性(restriction fragment length polymorphism;RFLP)之分析，可將所有物種區分為四群，*B. cretica*及*B. hilarionis*為地中海東岸群，*B. bourgeauii*、*B. montana*及*B. oleracea*為大西洋至地中海西岸群，*B. incana*、*B. rupestris*及*B. villosa*為義大利群，*B. insularis*及*B. macrocarpa*則為地中海中心群(Lanner *et al.*, 1997)。

萵苣屬染色體基數為9的不同物種，以雜交方式檢測遺傳親緣之相關性，*B. alboglabra*、*B. bourgeauii*、*B. cretica ssp. cretica*、*B. montana*、*B. oleracea*等物種之間雜交均可正常受精並產生後代。但*B. incana*、*B. insularis*、*B. rupestris*與其他物種雜交，其結果率低於50%，其中*B. incana*與*B. insularis*兩者雜交則可正常受精。種間雜交之後代亦可依據結實率高低分為四群，第一群為可自交授粉者，第二群是種內雜交(intraspecies hybrid)可結實者，第三群為種間雜交結實率較高者，第四群為種間雜交結實率較低者。種內或種間雜交結實率高是由於染色體有正常配對，減數分裂後期(anaphase)染色體亦會正常分離；但結實率低者，染色體配對會產生四價體(quadrivalent)及細胞分裂時染色體有延遲現象(lagging chromosome)的產生(Shahryar *et al.*, 1992)。以*B. adpressa*($2n=2x=14$)與*B. nigra*($2n=2x=16$)進行雜交，可產生 $2n=15$ 的後代，觀察其花粉母細胞最多可產生6個二價體或5個二價體及1個三價體(trivalent)，平均每個細胞有3個二價體。另*B. adpressa*與*B. oleracea*($2n=2x=18$)雜交，可產生 $2n=16$ 的後代，兩者配對最多可產生6個二價體，平均每個細胞可產生2.6個二價體，其子代花粉活力低於1%，顯示兩者具高度不稔性(Quiros *et al.*, 1988)。

萵苣(*B. campestris* L.; $2n=20$)、黑芥(*B. nigra* Koch; $2n=16$)和甘藍(*B. oleracea* L.; $2n=18$)具有共同的基本染色體數，但A、B和C染色體組彼此間起源進化程度及同源性上相差甚遠。在黑芥(*B. nigra*;BB)、甘藍型油菜(*B. napus*;AACCC)、芥菜(*B. juncea*;AABB)及埃塞俄比亞芥(*B. carinata*;BBCC)四個物種的種間雜交種中，芥菜×黑芥、埃塞俄比亞芥×黑芥、芥菜×埃塞俄比亞芥、芥菜×甘藍型油菜、甘藍型油菜×埃塞俄比亞芥的雜交後代，花粉母細胞染色體分別表現9.77 I (univalent)+8.03 II (bivalent)+0.03 III (trivalent)、8.82 I +8.02 II +0.052 III、2.56 I +14.98 II +0.39 III +0.33 IV、14.17 I +11.15 II +0.133 III +0.027 IV或15.42 I +10.14 II +0.085 III +0.014 IV的構型，以芥菜與埃塞俄比亞芥的雜交種中有較多的同源染色體配對，顯示A與C染色體組結構上較為相近，而A與C染色體組之間的同源性大於A與B或B與C染色體組的同源性，且B染色體組對A與B、A與C或B與C相互雜交之間的部分同源染色體配對關係並沒有影響(楊等人, 1994)。在Attia及Robbelen(1986)的研究中，*B. napu* (AC)染色體的配對平均有7.3個二價體的形成，同時染

色體交叉(chiasmata)的頻率比 *B. carinata*(BC)及 *B. juncea*(AB)高，因此學者認為黑芥(B 基因組)與蕓苔(A 基因組)或甘藍(C 基因組)的關係較遠，也許在同源染色體配對時，B 基因組存在部分的抑制基因。蕓苔(*B. camerstris*)不同亞種與 *B. tournefortii* 進行雜交，其後代完全表現不稔性，當 *B. camerstris ssp. narinosa* 或 *B. camerstris ssp. rapifera* 為母本與 *B. tournefortii* 雜交時，後代鮮少有染色體配對，花粉母細胞亦有不規則之分裂，導致不稔性的提高。若 *B. camerstris ssp. oleifera* var. Yellow Sarson 與 *B. tournefortii* 雜交則二價體的配對較多，並可得到較多的種子，因此 *B. camerstris ssp. oleifera* 亞種與 *B. tournefortii* 的親和性較 *B. camerstris ssp. narinosa* 或 *B. camerstris ssp. rapifera* 高(Prakash and narain,1971)。

以芥菜(*B. juncea*;2n=36)為母本與 *B. barrelieri*(2n=20)雜交，經子房培養可獲得 2n=28 的子代，但其雜交種染色體配對行為僅有 0 至 3 個二價體，且細胞分裂後期會出現 3 條染色體橋(bridge)，顯示兩物種染色體組間可能有遺傳物質交換的產生，但細胞分裂時容易出現染色體分離不平均，而產生染色體延遲或斷裂的現象，因此 *B. barrelieri* 與芥菜染色體組的同源性較小(盧, 1998)。

結 論

許多學者利用染色體核型差異，探討各物種的演化關係。但蕓苔屬各類群染色體長度變化較大，而且有許多影響染色體長度的因素，即使同一種但不同品種的染色體形態、衛星體位置或大小都有不同的變化。藉由帶型的分析可以判別同源染色體，也有可以瞭解染色體結構的變化。由研究結果得知，蕓苔屬內各類群的親緣關係非常密切，目前已知 A、B、C 染色體組之間同源性的關係。

參 考 文 獻

- 丁秀琦、梁順祥、許永財、謝琴芬。1996。北方小油菜染色體核型研究。中國油料 18(1):57-59。
- 李再云、劉厚利。1994。甘藍型油菜減數分裂中的染色體行為觀察。華中醫學大學學報 13(4):418-421。
- 周宏治、藍輕遠。1995。黑芥(*Brassica nigra*)核型和 Giemsa C 帶帶型的研究。四川大學學報(自然科學版) 32(1):89-94。
- 曹家樹、曹壽椿、宋遠淳。1994。蕓苔屬蔬菜(n=10)染色體 G 帶的研究。園藝學報 21(3):257-263。

- 楊光輕、Robbelen. G、傅廷棟。1994。B 染色體組對蕓苔屬部分同源染色體組 A、B、C 之間染色體配對關係的影響。華中醫學大學學報 13(2):111-117。
- 趙建洲、陳玉萍。2002。三種蕓苔屬蔬菜花器型態與花粉發育時期相關的細胞形態學觀察。長江蔬菜 107-108。
- 趙龍、趙亞萍、羅鵬。1995。蕓苔屬兩种植物的染色體研究。西北植物學報 15(2):142-148。
- 劉勇、林剛、何光源、李學寶。2005。兩種油菜種的染色體核型分析。華中科技大學學報 (自然科學版) 33(3):119-121。
- 盧長明。1998。Brassica juncea × B. barbellieri F1 雜交種的獲得及其親本染色體的同源性研究。作物學報 24(5):544-550。
- Armstrong, K. C. and W. A. Keller. 1981. Chromosome pairing in haploids of *Brassica campestris*. Theor. Appl. Genet. 59:49-52.
- Armstrong, K. C. and W. A. Keller. 1982. Chromosome pairing in haploids of *Brassica oleracea*. Can. J. Genet. Cytol. 24:735-739.
- Attia, T. and G. Robbelen. 1986. Cytogenetic relationship within cultivated *Brassica* analyzed in amphihaploids from the three diploid ancestors. Can. J. Genet. Cytol. 28:323-329.
- Cheng, B. F., W. K. Heneen, and B. Y. Chen. 1995. Mitotic karyotypes of *Brassica campestris* and *Brassica alboglabra* and identification of the *B. alboglabra* chromosome in an addition line. Genome 38:313-319.
- Cheung, W. Y., L. Friesen, G. F. W. Rakow, G. Seguin-Swartz, and B. S. Landry. 1997. A RFLP-based linkage map of mustard (*Brassica juncea* Czern. And Coss.). Theor. Appl. Genet. 94:841-851.
- Chiang, B. Y., W. F. Grant, and M. S. Chiang. 1979. The somatic karyotype of cabbage (*Brassica oleracea* ssp. *capitata*). Euphytica 28:41-45.
- Chyi, Y. S., M. E. Hoenecke, and J. L. Sernyk. 1992. A genetic linkage map of restriction fragment length polymorphism loci for *Brassica rapa* (syn. *campestris*). Genome 35:746-757.
- Hu, J., J. Sadowski, T. C. Osborn, B. S. Landry, and C. F. Quiros. 1998. Linkage group alignment from four independent *Brassica oleracea* RFLP maps. Genome 41:226-235.
- Liu, H. and H. Wang. 1995. Comparison of Karyotype and C-banding pattern between two autotetraploids and two diploids Chinese cabbage varieties. Acta Horti. 402:87-94.
- Kianian, S. F. and C. F. Quiros. 1992. Trait inheritance, fertility, and genomic relationships of some n=9 *Brassica* species. Genet. Resou. and Crop Evolu. 39:165-175.
- Kole, C., P. Kole, R. Vogelzang, and T. C. Osborn. 1997. Genetic linkage map of a *Brassica rapa* recombinant inbred population. J. of Heredity 88(6):553-557.
- Lagercrantz, U. and D. J. Lydiate. 1996. Comparative genome mapping in Brassica. Genetics

- 144:1903-1910.
- Lanner, C., T. Bryngelsson, and M. Gustafsson. 1997. Relationships of wild *Brassica* species with chromosome number $2n=18$, based on RFLP studies. *Genome* 40:302-308.
- Nishibayasahi, S. 1992. Banding in mitotic chromosomes of *Brassica campestris* var. *pekinesis* with a trypsin-Girmsa method. *Genome* 35:899-901.
- Olin-Fatih, M. 1996. The morphology, cytology, and C-banded karyotypes of *Brassica campestris*, *B. oleracea*, and *B. napus* plants regenerated from protoplasts. *Theor. Appl. Genet.* 93:414-420.
- Olin-Fatih, M. and W. K. Heneen, 1992. C-banded karyotype of *Brassica campestris*, *B. oleracea*, and *B. napus*. *Genome* 35:583-589.
- Parkin, I. A. P., A. G. Sharpe, D. J. Keith, and D. J. Lydiate. 1995. Identification of the A and C genomes of amphidiploid *Brassica napus* (oilseed rape). *Genome* 38:1122-1131.
- Prakash, S. 1973. Haploidy in *Brassica nigra* Kock. *Euphytica* 22:613-614.
- Prakash, S. and K. Hinata. 1980. Taxonomy, cytogenetics and origin of crop *Brassica*, a review. *Opera Bot.* 55:1-57.
- Prakash, S. and A. Narain. 1971. Genomic status of *Brassica tournefortii* Gouan. *Theor. Appl. Genet.* 41:203-204.
- Prakash, S. 1974. Haploid meiosis and origin of *Brassica tournefortii* Gouan. *Euphytica* 23:591-595.
- Quiros, C. F., O. Ochoa, and D. S. Douches. 1988. Exploring the role $X=7$ species in Brassica evolution: hybridization with *B. nigra* and *B. oleracea*. *J. of Heredity* 79(5):351-358.
- Ramanujam, S. 1941. A haploid plant in toria (*Brassica campestris* L.) *Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B.* 14:25-34.
- Singh, R. J. 2002. *Plant cytogenetics* 2nd ed. 463pp. CRC press. Florida, USA.
- Slocum, M. K., S. S. Figdore, W. C. Kennard, J. Y. Suzuki, and T. C. Osborn. 1990. Linkage arrangement of restriction fragment length polymorphism loci in *Brassica oleracea*. *Theor. Appl. Genet.* 80:57-64.
- Song, K. M., J. Y. Suzuki, M. K. Slocum, P. H. Williams, and T. C. Osborn. 1991. A linkage map of *Brassica rapa* (syn. *Campestris*) based on restriction fragment length polymorphism loci. *Theor. Appl. Genet.* 82:296-304.
- Srivastava, H. K. and U. C. Lavania. 1978. Duration of the mitotic cycle and its component phases in *Brassica juncea*. *J. of Heredity* 69:355-357.
- Thompson, K. F. 1950. Production of haploid plants of marrow-stem kale. *Nature* 178:748.
- Wang, X. H., P. Luo, and J. J. Shu. 1989. Giemsa N-banding pattern in cabbage and Chinese kale. *Euphytica* 41:17-21.

Chromosome Analysis of *Brassica*

Chang-Hai Huang ¹⁾ Chien-Young Chu ²⁾

Key word : Evolution, Karyotype analysis, Banding analysis, Chromosome, Allopolyploid, Polyvalent

Summary

The aims of this review were to discuss species origin of *Brassica* in evolution, karyotype analysis, banding analysis and meiosis behavior of chromosome. The genomic number in *Brassica* ranges from $X=7$ to 12. Most of species evidence that the basic number is $x=8, 9$ or 10. Characteristic feature of chromosome exhibited that greater size, differential condensation and staining of the chromatin at premetaphase. The premetaphase stage was more informative than the metaphase stage for differentiating the *Brassica* chromosome. The *Brassica* consists of three basic species, including *B. campestris* with A genome, *B. nigra* with A genome and *B. oleracea* with C genome. However, allopolyploid species are derived from the interspecies hybridization of three basic species. Meiotic behavior of the chromosome was normal pairing at diakinesis and disjunction at anaphase if high fertility hybrid. On the contrary, meiosis of low fertility was produced polyvalent and an abundance of lagging chromosome at anaphase. Chromosome structure of A genome was close to C genome. B genome was more distantly related to A or C genome. *B. tournefortii* was assumed that D genome because it was more distantly related to other species.

1) Graduate student, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

