

## 園芸遺伝資源学のすすめ

誌名	園芸学研究
ISSN	13472658
著者	安藤, 敏夫
巻/号	1巻2号
掲載ページ	p. 143-148
発行年月	2002年6月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 園芸遺伝資源学のすすめ ナス科ペチュニア属を例として

安藤敏夫

千葉大学園芸学部 271-8510 松戸市松戸 648

### An introduction to a research field studying horticultural gene resources with special emphasis on the genus *Petunia* (Solanaceae)

Toshio Ando

Faculty of Horticulture, Chiba University, Matsudo, Chiba 271-8510

#### はじめに

園芸学は植物学の応用領域、つまり応用植物学の一分野と捉えることが可能であろう。そして応用植物学としての園芸学は栽培植物(栽培種・園芸品種)を、基礎植物学としての植物学は野生植物(野生種・原種)を扱う、といった取り扱い素材に関するすみわけが認められる。すべての栽培植物は野生植物から育成されたものであり、本来なら園芸学と植物学は重なった部分の大きな兄弟学問領域のはずだが、現実にはかなりの距離があるように思われる。

従って、例えば

- ① 品種のルーツを辿る研究
- ② 植物遺伝資源の評価と利用の研究
- ③ 遺伝資源を内在する科・属の系統分類学

など、栽培植物と野生植物の双方を扱う研究領域が、園芸学の領域なのか、植物学の領域なのか、議論が分かれる可能性がある。

DNAマーカーが利用可能となった今日、園芸品種の起源種を特定するだけでなく、自生地が破壊されていなければ起源種の産した場所すら特定することも可能になった。野生植物の中から有用遺伝資源を探し出すことは育種の重要課題であり、その遺伝資源を含んだ科や属の系統分類学的知見は、育種の可能性・方向性を整理・検討する上で、有用な情報を与えるから、この両学問の中間領域、つまり学際領域には大きな社会的貢献が期待できる。

多くの事例が示すように、学際領域には大きな可能性が秘められているが、同時に課題も大きいと考えられるので、ここではこの学際領域を「園芸遺伝資源学」として、筆者の経験を通じて様々な課題を整理し、そのノウハウを後続の研究者の便宜に供したい。

#### 園芸遺伝資源学を成立させるための課題

##### 野生植物の収集

園芸学から参入しても、植物学から参入しても、園芸遺伝資源学の大きな課題となるのは、野生植物の収集であろう。世界の標本館に納められた膨大な量の乾燥標本が研究基盤とはいえ、生体に依存する学問領域だけに野生植物を収集しなおす努力が必要となる。「1種1サンプル」の研究は、比較的近縁な植物群を扱う場合、野生植物の多様性を無視したものと批判を受けつつあることから、歴史に残る研究を目指すなら充分量の野生植物の確保が必要であろう。

日本固有の属を扱って園芸遺伝資源学が成立するなら問題は少ないが、ほとんどの場合は、海外での植物探索が必要となるであろうから、後述する様々な条件を検討する必要が生じる。

##### 系統分類学の知識

園芸学から園芸遺伝資源学に参入するための課題を一つあげるとするならば、それは系統分類学の知識かもしれない。内外を問わず、園芸系研究雑種の系統分類学的処理には多くの課題がある。例えば、研究に使った植物の乾燥標本を残し、その所在を記述するといった初歩的な系統分類学的手続きの欠如のために、立派な業績も追試が難しく、再現性が疑問視されても仕方がない状況は極めて遺憾である。

筆者は、投稿する雑誌を決める際に、標本の採集地データと所蔵標本館を記述したい場合には植物学系雑誌に、標本コード引用するだけでよい場合には園芸系雑誌にと、使い分けることによって、この課題に対応してきた。あくまで園芸学を志す者でありながら、論文の多くを植物学系雑誌に投稿せざるを得なかった理由はここにある。

##### 栽培

植物学から園芸遺伝資源学に参入する際の課題を一つあげるとすれば、それは栽培かもしれない。園芸学から

は容易と思われるこのことが大変難しい課題となることがある。但し、最近の園芸学系研究室や試験場には、栽培施設の狭さや、栽培を嫌がる風潮もあって、これはひとえに植物学だけの課題ではないかもしれない。筆者は2,000 m<sup>2</sup>の温室・ハウスを使っているが、それでも足りない状況である。

## 研究素材の条件

### 絶対条件

筆者の経験から、園芸遺伝資源学の研究素材を絞り込む際の条件をまとめてみた(第1表)。

「品種の発達した重要属」を絶対条件にあげたが、これまで利用されていない属を対象として、まったく新しい園芸植物の育成を目指すならば、これは絶対条件ではない。但しその場合、既存品種がない以上、品種のルーツを辿る研究はできない。筆者の探索している地域(南アメリカ温帯・亜熱帯)には *Ipheion* 属や *Lantana* 属など将来有望と思われる属もあるが、この理由で筆者は敬遠した経緯がある。園芸品種が発達した重要属を扱うならば、野生種に蓄積された変異と、園芸品種に蓄積された変異の双方を活かした育種が可能であるし、これまでの園芸学・育種学・遺伝学などの知見が利用でき、研究内容を豊かにするのに有利と思われる。

収集の対象となる野生植物が「戦争地域に分布しない」ことを絶対条件としたい。海外の植物探索には様々な危険が伴うが、戦争に限らずヒトから受ける危害は絶対避けたいものである。残念ながら現状では中近東やアフリカの一部は困難であろう。もちろん大型肉食動物や毒蛇、サソリ、毒蜘蛛、致命的風土病を媒介する昆虫などへの対策は必須である。

当然ながら与えられた「時間内に完結」する研究計画が求められる。そのためには、収集の対象とする植物の種数と、分布域の広さが自分の能力に合ったものでなければならない。かつて筆者は「デンドロビウム属遺伝資源の解析」をテーマに掲げて、敗退した経験をもつ。900種を擁し、ヒマラヤやニューギニアなど急峻な山岳地帯をセンターとするこの属は、研究費の調達力に乏しい若者には巨大すぎた。筆者が探索している地域には *Begonia* 属(900種、世界の熱帯から暖帯に分布)や *Salvia* 属(900種、世界の熱帯から温帯に分布)も豊富だが、それらには同じ問題が存在する。逆に種数が少なすぎる属も問題で、研究が単調になる可能性を否めない。現在、筆者が研究対象としている属は、およそ40種構成であり、この数字が参考となるかもしれない。

ワシントン条約や生物多様性条約、あるいは日本と現地の植物防疫法に規制されて導入できない植物は対象外であろう。

海外植物探索には、豊富な旅費が必要である。各種の「海外学術調査」には実績が評価される傾向があって、実

績の足りない初期には研究費の調達が大きな課題となる可能性が高い。筆者の場合、これまで海外植物探査に公的資金は受けられなかったが、遺伝資源の確保を国家プロジェクトとする競合国があるほどだから、善処を望みたいものである。

海外植物探索には、対象地域のすべての国に共同研究者が必要で、その国の植物遺伝資源に全責任をもつ国立機関の研究者と共同研究ができれば理想的である。ここはいわば人脈の課題であるから、準備には時間がかかる。

このような学術雑誌で、「体力」を研究の絶対条件にあげれば不謹慎と批判されるかもしれないが、それはここであえて強調しておきたい条件である。そして許されるなら、さらに「執念」も絶対条件に加えたい。

園芸遺伝資源学は属レベルを対象とするのが妥当と思われるが、属の決定には Mabblerley (1987) を参照することが大いに役立つであろう。

第1表 園芸遺伝資源学の成立条件

絶対条件	有利な条件
品種の発達した重要属	現地言語が堪能
戦争地域に分布しない	運転技術が高い
時間内に完結	現地支援者がいる
野生種が多すぎない	花が目立つ
分布が広すぎない	開花期が長い
植物の導入が可能	交配が容易
豊富な研究費	1果種子数が多い
現地共同研究者	種子寿命が長い
体力	栽培が容易
	到花日数が少ない
	花の構造が簡単過ぎない
	標本上で種の識別が可能
	ゲノムが複数
	野生種がすみわけ
	モノグラフがある

### 有利な条件

当然ではあるが、現地言語に堪能であることは、非常に有利である。英語を第一外国語とするなら、第二外国語の求められる場合が多い。筆者の探索しているのはスペイン語圏とポルトガル語圏だが、ポルトガル語圏では通約の支援を受けている。

些細な事と思われるかもしれないが、運転技術も重要な意味をもって来る。交通事故を防ぐだけでなく、走行中の植物探索は「脇見運転」以外の何ものでもないし、道路の中央に近くて左右の視界がほぼ等しく、速度を適度に調節できる運転席からの探索が有利だから、研究者本人が運転するのが理想的である。助手席は左右の視界が不均等で、目的植物を見落とす可能性が高い。日本では経験できない砂利道や砂地の高速走行が必要な場合があり、スタントマン養成学校などでの特殊走行の訓練や、ラリーの経験が有効であろう。車両の故障は日常茶飯事と考えるべきであり、応急処置ができないと効率が劣る。

共同研究者が有能な運転手とは限らず、また全行程に同行できない場合が多いので、共同研究者の他に現地支援者がいると有利である。一緒に植物を探してくれる植

物好きの現地在住の日本人が理想的である。筆者の場合は、植物好きの日系弁護士や、現地の日本人花卉生産者の支援を受けている。

研究対象とする植物群にも、いくつかの条件を提示しておきたい。「脇見運転」でも探せるほど花が目立つこと、開花期が長い開花期にも採種できること、交配が容易で、1回の交配で多数の種子が得られること、種子寿命が長いこと、栽培が容易なこと、播種後の到花日数が短いことなどは、研究をスムーズに進めるために有利なことは容易に理解されよう。筆者が探索している地域に豊富な *Alstroemeria* 属 (一部の種はエル・ニーニョの年にのみ開花)、 *Hippeastrum* 属 (開花期が短く、年により開花期が変動)、 *Salvia* 属 (1果種子数が少ない) や *Verbena* 属 (1果種子数が少ない、開花期が短い) はこれら特性にやや難がある。

園芸学からは理解しにくい点として、「花の構造が簡単すぎない」ことを有利な条件として掲げたい。花の特徴によって種を識別する機会が多いので、花の構造が簡単すぎる場合は、乾燥標本上で種を区別するのが容易でなく、種の同定に困難が予想されるためである。筆者の探索している地域に豊富な *Zephyranthes* 属 などでは、どの種も花の構造が簡単のために乾燥標本上での同定が難しい。また *Portulaca* 属 では、乾燥標本を作るときに花卉が失われやすく、ほとんどの標本に花卉がないため、種の同定が困難、という例もある。

対象属に複数のゲノムが含まれていた方が、研究成果を豊かにするのに有利と思われる。また、種がすみわけていることも研究成果を豊かにするものと思われる。

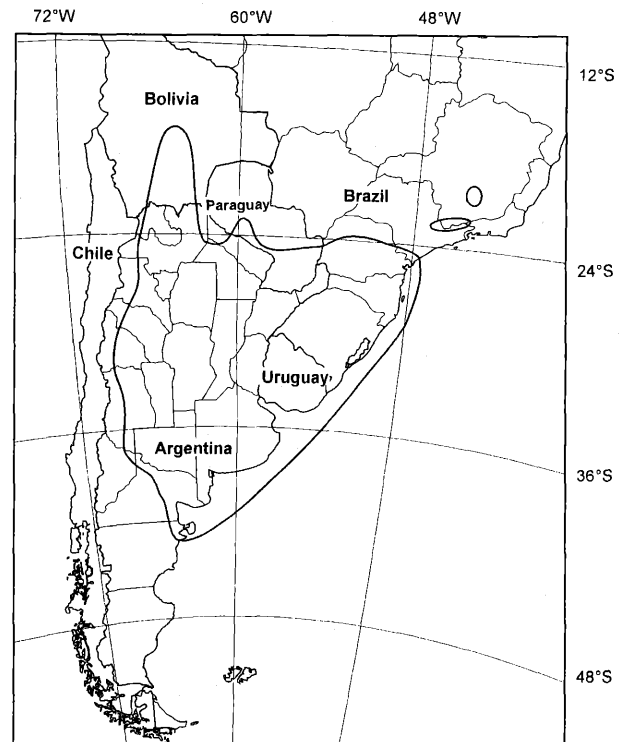
植物学では特定の属を完璧に記載した文献をモノグラフと呼ぶが、すでにモノグラフが出版されている属の方が、園芸側から参入するのに有利と思われる。一見、すべてが調べ尽くされて、参入の余地がないように思われるが、園芸学の発想と技術は、主に乾燥標本を扱う植物学とは全く異なるアプローチを可能とするため、よりレベルの高い情報を産出するには有利な条件といえよう。その属のモノグラフを書いた植物学者と共同研究が組めれば理想的であろう。

筆者が園芸遺伝資源学の対象としたのはナス科のペチュニア属だが、この属はこれら有利な条件をほぼ完璧に満たしているだけでなく、さらに、いくつか極めて有利と思われる条件を備えていた点を紹介しておきたい。ペチュニアはモデル植物の一つとして研究情報を高度に集積した属である。だが、それはほとんど園芸品種を扱った研究であって、研究成果の集大成である Sink 編 (1984) の「*Petunia*」(256ページ)には、ペチュニア属の分類が7ページしか載っておらず、しかも引用に大きな誤りがあること、さらに近年いくつかの新種が記載されている (Smith・Downs, 1964, 1966) ことなど、園芸的に重要なこの属は、野生種の研究が非常に遅れている様子がか

がえたのである。また、大航海時代の末期である 1830 年代に育種が始まったことから、貧弱な遺伝資源しか育種に使われていない可能性の高いことも有利と思われた。

ペチュニアの属するナス科は、農業上、園芸上重要な属を多く含むことから、研究の集大成がほぼ定期的に出版されており (Hawkes ら編, 1979; D'Arcy 編, 1986; Hawkes ら編, 1991; Nee ら編, 1999)、周辺情報が集積しているメリットも見逃せない。

日本人にとって、日本をフィールドとした研究が最も便利に違いない。しかし、その次に便利な地域をあげるとしたら南北アメリカ大陸ではないだろうか。特に南米は、地球の反対側とはいえ、日本人移住者が多く、その多くが園芸に携わっており、生産技術のアドバイスなど、多少とも貢献できる可能性がある。また、季節が逆だから、一季咲きの植物なら日本での繁忙期を避けて植物探査ができる。このようにして選んだペチュニア属は、最初にこの学問領域に参入した者に許される最高の素材と自負している。



第1図 ペチュニアとカリブラコアの分布域。 *C. parviflora* の北米分布域は省略 (原図)

## ペチュニア属小史

最近著されたモノグラフが存在しない場合、どの属を研究対象とするにも、これまでに記載された種の全貌を明らかにすることから始めることとなる。ここは園芸学の苦手な領域と思われるので、詳述することにした。

ペチュニア属には近年のモノグラフがなかったため、ま

ず文献調査から始めた。古書のコピーを認めない図書館が多いため、植物分類学の文献を取り寄せるのはかなり難しい作業であり、イギリスの Royal Botanic Gardens, Kew か Natural History Museum の図書館に滞在して調べるのが最も便利と思われる。1793~1990年に著されたペチュニア属の種を記載した71文献の調査から、本属には64の公表名があり、そのうち40が有効であることが分かった(Andoら, 1992)。記載文はラテン語であるからラテン語の知識も必要となる(安藤・橋本, 1993)。以下は、こうして見えてきたペチュニア属の小史である。

ペチュニア属は Jussieu (1803) によって設定された属で、タイプは *Petunia parviflora* と *P. nyctaginiflora* の2種である。もっとも、最初に本属の種を記載したのは Lamarck (1793) で、Jussieu (1803) の *P. nyctaginiflora* をタバコ属の1種(*Nicotiana axillaris*)として記載していた。この種が現在 *P. axillaris* (Lam.) Britton, Sterns et Poggenb. と表記されるのは、こうした過去を物語る。但し Lamarck (1793) は、この種の果実が2裂(タバコ属は4裂)し、花序が腋生する(タバコ属は頂生)という特徴を見逃してはいなかった。その標本を採集したのは、Bougainville 提督の率いるフランス最初の世界周航船(1766~1769)に乗ったプラントハンター = Philibert de Commerson で、ウルグアイのモンテヴィデオで採集したことが、パリ博物館所蔵の標本に書き残されている。採集年が永らく不明であったが、筆者の調査で1767年5月であることが判明した。Jussieu (1793) の引用した標本も Commerson の採集したものである。

ペチュニア属の最初で最後のモノグラフは Fries (1911) によって著され、この時点で本属分布域の概容が明らかとなった。

Wijsman・de Jong (1985) は、ペチュニア属を染色体数の違いなどから2属に分割し、Jussieu (1803) のタイプ記載順に従って、*P. parviflora* をペチュニア属のタイプとし、*P. nyctaginiflora* (= *P. axillaris*) をスティモリーネ属(*Stimoryne*)のタイプとする提案をした。これは国際植物命名規約の定める優先権に沿った正当な手続きではあったが、庭に咲くペチュニアがスティモリーネという聞き慣れない名前に代わってしまい、園芸家の反発を招きかねないことから、逆に *P. nyctaginiflora* をペチュニア属のタイプとして保存し、*P. parviflora* をカリブラコア属(*Calibrachoa*)のタイプとする代案が国際植物学会に提出されることとなった(Wijnandsら, 1986)。命名規約の原則を曲げ、こうして選定されたタイプは選定基準標本(lectotype)と呼ばれる。この提案の採択(Nicolson, 1991)を受けて Wijsman (1990) はペチュニア属の15種を、追って Stehmann・Semir (1997) は9種をカリブラコア属に移動させている。こうして園芸家の混乱は回避されたのである。

Wijsman・de Jong (1985) の提言した2属の判別形質を

現在の扱いに対応させると第2表のようになる。判別形質には染色体数、花の目の存否、蕾のたたみ方、テロメリックヘテロクロマチンの存否、という乾燥標本では判別困難な形質が含まれていることに注目したい。しかし彼らは5種(ペチュニア2種、カリブラコア3種)しか生体を観察していないことから、これら判別形質の妥当性は今後の検討に委ねられる形となった。

第2表 *Petunia* と *Calibrachoa* の判別形質 (Wijsman・de Jong, 1985)

形質	<i>Petunia</i>	<i>Calibrachoa</i>
染色体	$2n = 2x = 14$	$2n = 2x = 18$
草/木	大型草本	小型木本
葉の大きさ	長さ20mm超・幅10mm超	長さ20mm未満・幅5mm未満
葉の形態	倒皮針形	線形~狭へら形
葉先	鋭形	鈍形
葉基部	次第に狭まり 有翼の葉柄となる	無柄
がく	5深裂(pentapartite)	5浅裂(pentafid)
花	全体が白か紫 目がない	縁部のみが白か紫 白色・黄色の目がある
花冠の長さ	20mm超	18mm未満
花冠の長さ直径	20mm超	20mm未満
蕾のたたみ方	螺旋状(cochlear)	二つ折り(conduplicate)
テロメリック	なし	あり
ヘテロクロマチン		

## 南米植物探査行

こうして筆者の研究には Wijsman・de Jong (1985) の提言した判別形質を検証する意義も加わった。1988年以来、14季に渡ってペチュニアとカリブラコアの分布域(第1図)を走破し、全走行距離は132,800 km(ブラジル = 68,500 km, アルゼンチン = 30,600 km, ウルグアイ = 25,900 km, パラグアイ = 4,600 km, メキシコ = 2,300 km, ペルー = 800 km)に達したが、ボリビアはまだ調査できない。これまで延べ24人の学生を同行し、旅費は計2,000万円を超えている。合計578日の出張となるが、走行できたのは393日間だけである。国間の移動に時間が割かれるだけでなく、支援して頂いた現地の花卉生産者への生産技術のアドバイスなどにも時間が必要だった。調査できたのは合計1,725群落で、その多くから種子を採集できた。

1984~1985年に20か月間、JICAの派遣専門家としてアルゼンチンに滞在したことが、土地勘、言語、人脈に活かされた。

## ペチュニア属の新種

自生地調査によってペチュニア属に6新種・1新亜種を発見する幸運に恵まれた(Ando, 1996; Ando・Hashimoto, 1993, 1994, 1995, 1996, 1998)。これらはいずれも地理的に隔離された種(allopatric species)で、各々の地域では普通に見られるものばかりであったから、種小名・亜種小名には分布域の呼称を採用している。1亜種を除き、どれもブラジル産である。ブラジル・サンタカタリーナ州のペチュニア属は Smith・Downs (1964,

1966)によって調べ尽くされたかに思えたが、そこから4新種を発見することとなったのは、彼らがフィールドで生体を観察せず、標本中心の研究だったことと、古くから知られた広域種の *P. integrifolia* が同州には産しないことが原因と思われ、彼らはどれをも *P. integrifolia* と見誤っていた。フィールド観察に加え、栽培植物を比較できたことが、新種の発見を導いたものである。この様に、生体なら形態的違いが明らかであっても、標本上では区別しにくく、生体を見慣れたものでなければ標本上での同定が難しい、という例は多いのではないだろうか。この事は「植物は栽培するもの」という園芸学の常識と、栽培植物の自生の姿を見たいという園芸学者の強い欲求が、まだまだ新たな発見を導く可能性を示唆するものであろう。

アルゼンチンから発見した *P. axillaris* の新亜種 *subandina* も、これまでの誤解を解く形で記載されたものである。*P. axillaris* とその亜種の分布図は Wijsman (1982; 第3図) と Ando (1996; 第3図) が示しているが、両図を比較すれば一目瞭然で、Wijsman (1982) は亜種 *parodii* をこの新亜種と混同してしまった。彼の調べた欧州の4大標本館には、この新種の標本が豊富だったのに対し、*parodii* の標本は1点しかなく、これを見落としたことが誤解の一因だが、それより現地を訪れなかったことが最大の原因と思われる。筆者は欧州の4大標本館に加え、現地の13標本館を調べたが、そこには多くの *parodii* の標本があって、多数の標本の比較を通じてこの発見に到ったものである。自生地を訪れるなら、その地域の標本館 (Holmgren ら, 1990) も調べるべきであろう。

アルゼンチンの共同研究者であるブエノスアイレス大学の J. H. Hunziker 教授が、貢献度が少ないことを理由に論文への連名を固辞されたため、*subandina* は単独記載となってしまった (Ando, 1996)。しかし、同国の国民感情を考えると、これは好ましいことではない。

これまでに記載されているペチュニアの野生種は下記の通りである。これは基本的に Wijsman (1982) に従ったものだが、筆者らは花器形態と交雑親和性の違いから *P. occidentalis* を *P. integrifolia* の亜種から独立種に戻している (Ando ら, 1995; Tsukamoto ら, 1998)。さらに整理して、もう一つの未記載種を加えると、最終的にこの属は16種構成になるものと思われる。

カリブラコアには未記載種が非常に多いように思われるが、中間型が多くて記載が進んでいない。

- 01 *Petunia altiplana* T. Ando et Hashim.
- 02 *Petunia axillaris* (Lam.) Britton, Sterns et Poggenb.
  - 1 subsp. *axillaris*
  - 2 subsp. *parodii* (Steere) Cabrera
  - 3 subsp. *subandina* T. Ando

- 03 *Petunia bajeensis* T. Ando et Hashim.
- 04 *Petunia bonjardinensis* T. Ando et Hashim.
- 05 *Petunia exserta* Stehmann
- 06 *Petunia guarapuavensis* T. Ando et Hashim.
- 07 *Petunia integrifolia* (Hook.) Schinz et Thell.
  - 1 subsp. *integrifolia*
  - 2 var. *depauperata* (R.E.Fr.) L. B. Sm. et Downs
  - 3 subsp. *inflata* (R. E. Fr.) Wijsman
- 08 *Petunia interior* T. Ando et Hashim.
- 09 *Petunia littoralis* L. B. Sm. et Downs
- 10 *Petunia mantiqueirensis* T. Ando et Hashim.
- 11 *Petunia occidentalis* R. E. Fr.
- 12 *Petunia reitzii* L. B. Sm. et Downs
- 13 *Petunia riograndensis* T. Ando et Hashim.
- 14 *Petunia saxicola* L. B. Sm. et Downs
- 15 *Petunia scheideana* L. B. Sm. et Downs

## おわりに

研究の動機をもう少し記しておきたい。緯度経度を正確に計測できる GPS と、DNA シークエンサーが使えるようになった、ということも動機の一つである。どちらも永久に変わることがないデジタルデータを与える。それに乾燥標本というタイムカプセルも気に入った。200年前に採集された標本が、昨日採集されたかのようなみずみずしさをもっていることに驚いた。少なくとも300年はもつという。20世紀末から21世紀の初めに奇妙な研究をやっていた日本人の思いを遙か後生に伝えられるかもしれない、と思った。

新たな遺伝資源が認められれば、育種が活性化して、間接的ながら日本の育種に貢献できるかもしれない、とも思った。だが、ロンドンの街並みを変え、アメリカのマーケットを蚕食するほどの新系統が10余年で誕生する「ペチュニア革命」を目の当たりにするに及んで、この学問領域のもつ想像以上の迫力を知ることとなった。

これまでの花卉育種は西欧やカリフォルニアなど、穏和な環境の大陸西岸が主導権を握ってきた。日本から発信されたカスケード型ペチュニアの躍進は、熾烈な環境の大陸東岸に産する遺伝資源を使い、大陸東岸で育種するという「大陸東岸育種」の大きな可能性を示唆するものに違いない。

## 摘 要

応用植物学である園芸学と、基礎植物学である植物学との学際領域の一つである園芸遺伝資源学を成立させるための諸条件を議論した。園芸学側の課題として、材料収集の他に、系統分類学に関する知識が考えられたため、後続の研究者の便宜に供するため、筆者の扱うナス科ペチュニア属を例として諸条件を検討した。

## 引用文献

- Ando, T. 1996. Distribution of *Petunia axillaris* (Solanaceae) and its new subspecies in Argentina and Bolivia. *Acta Phytotax. Geobot.* 47: 19-30.
- Ando, T., Y. Ueda and G. Hashimoto. 1992. Historical survey and present status of systematics in the genus *Petunia* Jussieu (Solanaceae). *Tech. Bull. Fac. Hort., Chiba Univ.* 45: 17-26.
- Ando, T. and G. Hashimoto. 1993. Two new species of *Petunia* (Solanaceae) from southern Brazil. *Bot. J. Linn. Soc.* 111: 265-280.
- 安藤敏夫・橋本梧郎. 1993. *Petunia*属及び *Calibrachoa*属の種記載文の和訳. 千葉大学園芸学部学術報告 47: 273-288.
- Ando, T. and G. Hashimoto. 1994. A new Brazilian species of *Petunia* (Solanaceae) from the Serra da Mantiqueira. *Brittonia* 46: 340-343.
- Ando, T. and G. Hashimoto. 1995. *Petunia guarapuavensis* (Solanaceae): A new species from Planalto of Paraná and Santa Catarina, Brazil. *Brittonia* 47: 328-334.
- Ando, T., M. Kurata, S. Sasaki, Y. Ueda, G. Hashimoto and E. Marchesi. 1995. Comparative morphological studies on infraspecific taxa of *Petunia integrifolia* (Hook.) Schinz et Thell. (Solanaceae). *J. Jpn. Bot.* 70: 205-217.
- Ando, T. and G. Hashimoto. 1996. A new Brazilian species of *Petunia* (Solanaceae) from interior Santa Catarina and Rio Grande do Sul, Brazil. *Brittonia* 48: 217-223.
- Ando, T. and G. Hashimoto. 1998. Two new species of *Petunia* (Solanaceae) from southern Rio Grande do Sul, Brazil. *Brittonia* 50: 483-492.
- D'Arcy, W. G. (ed.). 1986. *Solanaceae, Biology and systematics*. Columbia University Press, New York.
- Fries, R. E. 1911. Die Arten der Gattung *Petunia*. *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handl.* 46(5): 1-72.
- Hawkes, J. G., R. N. Lester and A. D. Skelding (ed.). 1979. *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, New York.
- Hawkes, J. G., R. N. Lester, M. Nee and N. Estrada. (ed.). 1991. *Solanaceae III. Taxonomy Chemistry Evaluation*. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, U. K.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren and L. C. Barnett. 1990. *Index herbariorum. Part I: The herbaria of the world*. New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Jussieu, A. L. 1803. Sur le *Petunia*, genre nouveau de la famille des plantes solanees. *Ann. Mus. Nat.* 2: 214-216.
- Lamarck, J. B. P. A. M. 1793. *Nicotiana axillaris*. *Tableau Encyclopedique et Method des Trois Regnes de la Nature, Botanique.* 2: 7.
- Mabberley, D. J. 1987. *The Plant-book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nee, M., D. E. Symon, R. N. Lester and J. P. Jessop (ed.). 1999. *Solanaceae IV. Advances in biology and utilization*. Royal Botanic Gardens, Kew, Surrey, U. K.
- Nicolson, D. H. 1991. General committee report 3. *Taxon* 40: 461-462.
- Sink, K. C. (ed.). 1984. *Petunia*. Springer-Verlag, Berlin.
- Smith, L. B. and R. J. Downs. 1964. Notes on Solanaceae of southern Brazil. *Phytologia* 10: 422-453.
- Smith, L. B. and R. J. Downs. 1966. *Petunia*. P.261-291. In: P. R. Reitz (ed.), *Flora Illustrada Catarinense. Solanaceas*. Herbario "Barbosa Rodrigues," Itajai, Santa Catarina, Brazil.
- Stehmann, J. R. and J. Semir. 1997. A new species and new combinations in *Calibrachoa* (Solanaceae). *Novon* 7: 417-419.
- Tsukamoto, T., T. Ando, M. Kurata, H. Watanabe, H. Kokubun, G. Hashimoto and E. Marchesi. 1998. Resurrection of *Petunia occidentalis* R. E. Fr. (Solanaceae) inferred from a cross compatibility study. *J. Jpn. Bot.* 73: 15-21.
- Wijnands, D. O., J. J. Bos, H. J. W. Wijsman, F. Schneider, C. D. Brickell and K. Zimmer. 1986. Proposal of conserve 7436 *Petunia* with *P. nyctaginiflora* as typ. cons. (Solanaceae). *Taxon* 35: 748-749.
- Wijsman, H. J. W. 1982. On the inter-relationship of certain species of *Petunia* I. Taxonomic notes on the parental species of *Petunia hybrida*. *Acta Bot. Neerl.* 31: 477-490.
- Wijsman, H. J. W. and J. H. de Jong. 1985. On the inter-relationships of certain species of *Petunia* IV. Hybridization between *P. linearis* and *P. calycina* and nomenclatorial consequences in the *Petunia* group. *Acta Bot. Neerl.* 34: 337-349.
- Wijsman, H. J. W. 1990. On the inter-relationships of certain species of *Petunia* VI. New names for the species of *Calibrachoa* formerly included into *Petunia* (Solanaceae). *Acta Bot. Neerl.* 39: 101-102.