

朝顔の開花及び凋花

II 開閉習性の遺伝について(1)

島津斉徳・樫村勝司

Studies on Unfolding and Fading of Japanese Morning Glory

II On the inheritance of flowering habit (1)

NARIYASU SHIMADZU and KATSUJI KASHIMURA

I. 緒 言

近年、切花の開花期間を延長させて観賞価値を高める目的で、物理的又は化学的な各種の処理法が検討^{6),7)}されている。しかしこれとは別な観点から、筆者らは育種の面で開花期間の延長が可能であるか否かを明らかにするため、短命花の代表的植物であるアサガオの多数の品種を用いて、その開花及び凋花の習性を調べた。その結果、4時頃に満開に達して9時半頃には萎凋してしまう早凋性のものから、翌朝まで凋まないような2日咲性のものまで、開閉習性には色々な型があり、かつそれらの形質がいずれも遺伝的なものであることを報告⁸⁾した。

そのご引き続いて、それら各型の遺伝子分析を試みているが、本報では1955~1959年に調べた2組の交雑の子孫において、判明した結果について述べる。

この研究を行うにあたって、熱心に協力された曾根和夫・高野福次郎の両君に謝意を表す。

II. 材料及び方法

交雑は1955及び1956年に行い、調査はF₂の分離状況に重点をおき、一部はF₃世代も調べた。交雑に用いた品種とその調査の対象とした形質は第1及び2表の通りである。

開花・凋花の調査は第1報⁸⁾に述べた方法によつて、20~60分の間隔で花径を測定し、その結果にもとづいて各品種又は各個体の開花始・満開期・凋花始・完凋期を決定した。このように時刻をおつて花冠の開閉を詳細に測定する方法を直接法と名附けた。開花・凋花の習性は気象その他の環境の影響を受け易いので、日によつてその時刻に若干のずれが現われるのはやむを得ないこと

第1表 親品種及びF₁の主要形質

品種番号	品種名及びF ₁ 組合せ	特 性		
1	薬用白花	緑色茎, 並葉	白色花, 白色筒	白種子
2	渦性(S系)	緑色茎, 丸葉渦性, 打込	白色花, 紅色筒	黒種子
3	Scarlet O'hara	蜻蛉葉	紅色花	
11	2×1	並葉(F ₁ 型)	淡青色花	
12	3×1	並葉(F ₁ 型)	藍色花, 覆輪	

である。直接法は非常に正確なように思われるが、実際に行つてみると前述のずれのために開閉習性の全貌を見誤るおそれのあることに気付いた。特にこの欠点は、機械的原因から凋花が順調に行われない場合に著しかった。

そこで、F₂に分離してくる各型の差が調べ易く、したがつてそれを類別するのに容易な時刻をあらかじめ調査しておいて、この時刻にF₂の全個体を両親品種と比較しながら個別に観察して、各個体をそれぞれの階級に区分する方法(間接法)も試みた。それらの両調査方法を併用して、類別を誤らないように正確を期した。しかし、これらの調査は簡単な形態的形質の場合と異なるので、操作上あまり多数の個体を同時に取扱うことができず、したがつてF₂の分離を調べるにはやや供試個体数が少なく、特にlinkageの検出には不十分ならみはあるが、一応これらの資料の範囲内で判明した結果を取纏めた次第である。

直接法による調査は開花最盛期に、なるべく晴天続きの日を選んで、次の月日に行つた。

1956年(品種及びF₁) 8月21・24・25日及び9月

	3~8 日
1957 年 (品種及び F ₁)	9 月 13・15 及び 16 日
1958 年 (品種)	9 月 7 及び 9~12 日
1958 年 (F ₂)	8 月 28・29 日, 9 月 4~7 及び 12 日
1959 年 (品種)	8 月 25 及び 27~29 日
1959 年 (F ₂)	8 月 18~22 日

また間接法による調査は毎年開花期間中、かなり長期にわたって行つた。

III. 結果及び考察

1) 親品種の開閉習性

交雑に用いた各両親の開閉習性と、linkage の検出を行つた各種形質は第 1 及び 2 表の通りである。

第 2 表 親品種の開閉習性 (1956~1959 の平均)

品種番号	開花始 (時)	満開期 (時)	凋花始 (時)	完凋期 (時)
1	1.00頃	4.00~4.30	7.00頃	9.30頃
2	2.00~2.30	4.30~5.00	8.00~8.30	12.30~13.00
3	3.00~3.30	5.30頃	8.00~8.30	13.30~14.00

薬用白花は開花時刻が極めて早く、また閉花も 5 年間

に供試した全品種の中で最も早かつた。筆者らは 2・3 の実験結果 (未発表) から、恐らくこの品種の開閉習性がアサガオの原種のもつ形質に最も近いものであろうと想像している。

Scarlet O'hara は供試全品種の中で開花が最も遅く、また閉花も 2 日咲性の品種を除いて、一般のアサガオの中では極めて遅く、特異な習性をもっている。

2) 開花時刻の早晚

開花時刻が供試全品種の中で最も遅かつた Scarlet O'hara と、それが極めて早い薬用白花との交雑において、F₁ (1957) では薬用白花の開花と同じような表現でこの形質が優性を示していた (第 3 表及び第 2 図)。

つぎに、この組合せの F₂ の分離 (1958) は第 4 表に示す通り、P=0.50~0.30 となるから結果は 3:1 の理論比に適合しているとみなされる。したがつて、両品種の開花に関する形質の間には 1 対の遺伝子が関与しているものと推定される。この遺伝子を *tu-1* と仮称することにする。

なお、渦性×薬用白花の F₁ (1956) は薬用白花の開花と殆んど同時刻であつて、開薬型が優性として現われていた (第 3 表及び第 1 図)。しかし、渦性の開花時刻と薬用白花及び F₁ のそれとの間では比較的差が少な

第 3 表 開閉習性の調査 (F₁ と親品種)

a) 花径測定値 (平均)

品種番号	供試花数	調査年次	調査間隔 (分)	時 刻 (時)													
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	30	1956	20	1.2	2.7	4.8	6.1	—	—	5.9	4.5	1.2					
11	15	"	"	1.1	2.7	4.8	6.2	—	—	—	5.5	3.0	0.3				
2	26	"	"	0.7	1.2	3.4	6.4	7.0	—	—	—	6.5	5.2	3.2	0.6		
1	4	1957	30	0.5	1.2	3.4	5.3	—	—	—	4.7	3.2	0.5				
12	6	"	"	0.5	2.1	6.5	7.0	—	—	—	6.7	4.7	1.9	0.2			
3	4	"	"	0.2	0.5	0.6	2.2	7.6	7.8	—	—	—	7.7	6.8	4.9	2.6	0.9

註 (1) 花径の単位は cm。

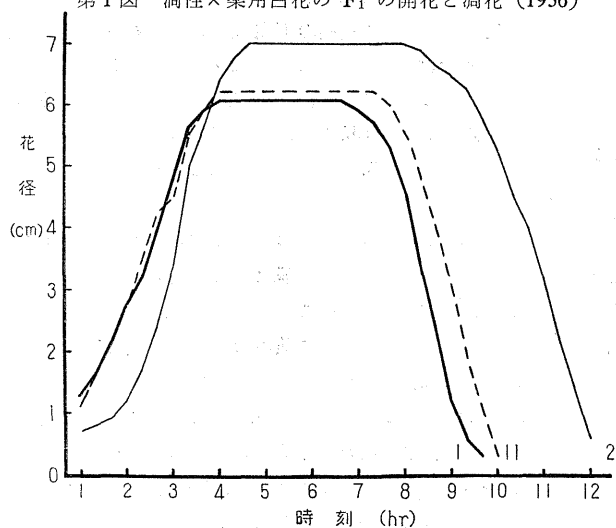
(2) 1時から 15 時までの調査のうち、毎時 20, 30 及び 40 分の測定値は省略。

b) 開閉の 4 時期 (平均)

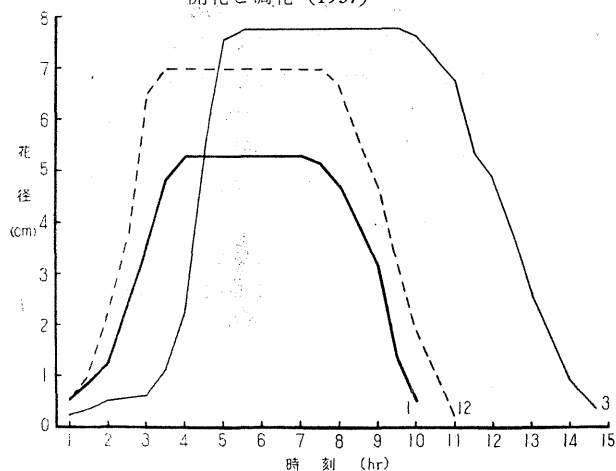
品種番号	開花始 (時)	満開期 (時)	凋花始 (時)	完凋期 (時)	品種番号	開花始 (時)	満開期 (時)	凋花始 (時)	完凋期 (時)
1	(1.00)	4.00	7.00	9.40	1	1.30	4.00	7.30	10.00
11	(1.00)	4.00	7.40	10.00	12	1.30	3.30	8.00	11.00
2	2.00	4.40	8.20	12.00	3	3.30	5.30	10.00	14.30

註 (1.00) は 1 時に調査を始めた時、既に開綻が始まつていたことを示す。

第1図 渦性×薬用白花の F₁ の開花と凋花 (1956)



第2図 Scarlet O'hara×薬用白花の F₁ の開花と凋花 (1957)



く、区別が明瞭でなかつた。したがつて、この組合せの F₂ (1958 及び 1959) の個体を正確に各階級に類別するのは困難であつた。

3) 閉花時刻の早晚

a. 閉花時刻が供試全品種の中で最も早かつた薬用白花と、それがやや遅い渦性 (S 系) との交雑において、F₁ (1956) の表現は薬用白花の閉花時刻に較べて少し遅れてはいたが、この品種の形質がまず優性として現われていた (第3表及び第1図)。

つぎに、この組合せの F₂ の分離は第5表に示す通りである。この組合せでは 1956 年の F₁ の No. 4 個体の種子を 1958 年に播種して F₂ 85 個体、また F₁ の No. 1 個体の種子を 1959 年に播種して F₂ 35 個体、合計 120 個体を供試した。そこで χ^2 の和と均一性の χ^2 を

第4表 Scarlet O'hara×薬用白花の F₂ における開花習性の分離 (1958)

形質	観察数	理論数 3:1	χ^2
開薬型	35	33.0	0.121
開ス型	9	11.0	0.364
合計	44	44.0	0.485
df=1, P=0.50~0.30			

註 開薬型は薬用白花の開花習性、開ス型は Scarlet O'hara の開花習性。

検討した結果によつて、両年の資料が同じ母集団に属するとみなし、合計して処理すると P=0.70~0.50 となるから、9:3:3:1 の理論比の仮説はすてられない。したがつて、両品種の形質の間には2対の遺伝子が関与しているものと推定される。これらの遺伝子を *tf-1* 及び *tf-2* と仮称することにする。

b. 2日咲性の品種を除いて、一般のアサガオの中では閉花時刻が極めて遅い Scarlet O'hara と、薬用白花との交雑において、F₁ (1957) の表現は薬用白花の閉花習性に近く、この品種の形質がやや不完全な優性として現われていた (第3表及び第2図)。

つぎに、この組合せの F₂ の分離 (1958) は第6表に示す通り、P=0.20~0.10 となるから、結果は9:3:3:1 の理論比にまず適合 (5% 水準) しているとみなされる。したがつて、両品種の形質の間には2対の遺伝子が関与しているものと推定される。これらの遺伝子を *tf-3* 及び *tf-4* と仮称することにする。

渦性 (S系) と Scarlet O'hara との交雑の結果についてはまだ結論をえていないが、両品種の閉花時刻の差はあまり明瞭でない。したがつて、F₂ の各階級の区別がつけ難いので、この組合せの遺伝子分析はやや困難と思われる。そこで、*tf-1*, 2 各遺伝子と *tf-3*, 4 各遺伝子との関係が明らかになるのをまたずに、一応現在までに判明した結果を報告することにした次第である。

c. 本報で取扱つている2組合せの F₂ について、その分離して現われてきた閉花型をさらに詳細に観察すると、特に閉薬型・閉中 a1 型及び閉中 a2 型において、それぞれの型の内僅かに早いまたは遅い個体が存在しているようである。しかしその時刻のずれは僅かであつ

第5表 渦性×薬用白花の F₂ における閉花習性の分離 (1958 及び 1959)

a) 調査結果

形質	完 凋 期 (時)	観 察 数			理論数 9:3:3:1
		1958	1959	計	
閉 薬 型	9.30頃	46	15	61	67.5
閉中 a 1 型	10.00~11.30頃	17	9	26	22.5
閉中 b 1 型	11.30~12.30頃	17	8	25	22.5
閉 渦 型	12.30~13.00頃	5	3	8	7.5
合 計		85	35	120	120.0

註 形質の名称は第4表に準ずる。

b) χ^2 検定

χ^2 の 種 類	χ^2 の 値	df	P
1958 年の成績	0.229	3	0.98~0.95
1959 年の成績	2.638	3	0.50~0.30
両年の χ^2 の和 (x)	2.867	6	0.90~0.80
両年の成績の計 (y)	1.481	3	0.70~0.50
均 一 性 (x-y)	1.386	3	0.80~0.70

第6表 Scarlet O'hara × 薬用白花の F₂ における閉花習性の分離 (1958)

形質	完 凋 期 (時)	観 察 数	理論数 9:3:3:1	χ^2
閉 薬 型	9.30頃	42	40.5	0.056
閉中 a 2 型	10.00頃	18	13.5	1.500
閉中 b 2 型	11.00~12.00頃	7	13.5	3.130
閉 ス 型	13.30~14.00頃	5	4.5	0.056
合 計		72	72.0	4.742

df=3, P=0.20~0.10

註 形質の名称は第4表に準ずる。

て、F₂ 全体が連続的な変異とみられるほどの差ではなかつた。

元来、これらの形質は環境の影響をうけ易いので、そ

のために若干のずれが現われるのか、或いは関与している遺伝子の中に優性の不完全なものがあるために現われるのか、または主働遺伝子のほかに、変更遺伝子が存在することによつて現われるのか、そのいずれによるかを判定するのは容易でないが、筆者らは F₁ 及び F₂ の表現の様相からみて、不完全優性によるものであろうと推測している。

若し、2対の遺伝子のうちの1対が不完全優性であるとすれば、その際の実験は 9(=3:6):3(=1:2):3:1 となる筈である。そこでいま、閉薬型の資料に関してだけ検討すると、明瞭に薬用白花と同時刻に凋花する個体3に対して、僅かに遅れる個体(F₁と同じ表現の個体と思われる)6の割合に分離することになる。これに関する観察結果の検討は第7表にみられるが、それによつて両組合せとも Tf-1 及び Tf-3 各遺伝子は不完全優性とみなしてよいと考えられる。

4) tu 及び tf 遺伝子について

今後は組織学的な・化学的な或いはさらに別な面からの研究の結果によつて、本報で取扱つた遺伝子も形態的なまたは化学的な形質に関与するものであるということが明らかにされるかもしれない。例えば花卉の組織については、既に組織が薄い品種は萎凋が早いこと、また内部の柔組織の厚さに較べて表皮が特に厚いものは萎凋が遅いことが判明している⁶⁾。したがつて本報の遺伝子も実際には、それらの形態的な形質に関与するものであるかもしれない。また、他の2・3の植物^{1),7)}で明らかにされているように、アサガオにおいても花卉の開閉と auxin 量の消長との関係が調べられて、本報の遺伝子が auxin またはその他の化学物質の生成に関与する遺伝子であるということが明らかにされるかもしれない。

しかし本報では開閉習性を時刻をおつて調査し、その結果によつて F₂ の各個体を分類して遺伝子分析を試みた。したがつて現在の段階では、開花の時刻的表現に関与する遺伝子(unfolding time)と閉花のそれに関与する遺伝子(fading time)とを別々に想定し、これらの遺伝子を仮にそれぞれ tu 及び tf と総称し、さらにこれに番号を附して区別することにした。

第7表 F₂ の閉薬型の検討

交雑組合せ (略記)	調 査 年 次	閉 薬 型		合 計	χ^2	P
		明瞭な薬用 白花型	僅かに遅 れる型			
渦×薬 ス×薬	1958 及び 1959	21	40	61	0.033	0.90~0.80
	1958	12	31	43	0.570	0.50~0.30

註 3:6 の比に分離すると仮定。

Scarlet O'hara の萎れの遅い形質に関しては、萩原氏³⁾によつて *fa* 遺伝子 (fadeless) が関与していることが報告されている。これは恐らく、筆者らの *tf-1~4* のうちのあるものと同一の遺伝子と想像される。しかし、遺伝子記号 *fa* は *fainted*^{3),4)} にも用いられているので、この報告では *tf* を仮に用いておくことにした次第である。

ここに報告した交雑以外のものも含めて、現在までに行つた各組合せの $F_1 \sim F_4$ に関する調査の結果 (未発表) によつて、筆者らはアサガオの開閉習性には少なくとも 7 対以上の遺伝子が関与しているものと推定している。しかして、開花に関与する遺伝子と閉花に関与する遺伝子とはそれぞれ別個のものであつて、それらの中で両者に共通する遺伝子は現在までの実験段階では存在しないように思われる。

5) Linkage の検出

本報で取扱つた 2 組の交雑の F_2 世代は個体数が少ないので、 F_2 分離の資料から linkage を検出するには不十分ではあるが、その調査個体の範囲内でえられた結果を取纏めると次のようである (第 8 表)。

これによると、*tu-1*・*tf-3* 及び *tf-4* とそれぞれ蜻蛉葉に関与する遺伝子のあるもの (仮に *dg'* とする、以下同様) 及び白種子白色花に関与する遺伝子のあるもの

(*ca'*) との間には linkage 関係はないものと認められた。また、*tf-1* 及び *tf-2* とそれぞれ丸葉遺伝子 (*co*)・渦性遺伝子 (*ct*)・打込に関与する遺伝子のあるもの (*cm'*) 及び白種子白色花に関与する遺伝子のあるもの (*ca'*) との間にも、linkage 関係はないものと認められた。さらにまた、*tu-1* と *tf-3* 及び *tf-4* との間にも、linkage 関係は認められなかつた。

6) F_3 世代以降

これまでに述べてきたような遺伝子の仮定が正しいものであるとすれば、当然この両組合せのそれぞれ F_3 世代以降において、閉中型の $a_1 \cdot b_1$ 及び $a_2 \cdot b_2$ の 4 固定系統が新たに分離しえられる筈である。現在までに $a_1 \cdot b_1$ 及び a_2 型について、ほぼ固定したと思われるものがえられている。

また、Scarlet O'hara × 薬用白花の組合せにおいては、前述のように開花に関与する遺伝子 (*tu-1*) と閉花に関与する遺伝子 (*tf-3* 及び *tf-4*) との間には linkage の存在は認められなかつた。したがつて、それらはいずれも別個の遺伝子であると考えられる。そこで、この組合せの後代から、開花がス型 (略記、以下同様) で極めて遅く・閉花は薬型で極めて早く、したがつて満開期間が非常に短い型 (A) と、この反対に開花が薬型で閉花はス型の、満開期間がかなり長い型 (B) との 2 種の極端な

第 8 表 F_2 分離からの linkage 検出

linkage a-b	観 察 数				合 計	χ^2	P	交雑組合せ (略記)	調 査 年 次
	+・+	+・b	a・+	a・b					
<i>tu-1-dg'</i>	28	7	6	3	44	1.253	0.80~0.70	ス×薬	1958.
<i>tu-1-ca'</i>	29	6	8	1	//	2.463	0.50~0.30	//	//
<i>tu-1-tf-3</i>	24	9	7	1	41	1.276	0.80~0.70	//	//
<i>tu-1-tf-4</i>	25	8	4	4	//	2.751	0.50~0.30	//	//
<i>tf-3-dg'</i>	48	9	12	3	72	3.556	//	//	//
<i>tf-4-dg'</i>	40	9	17	6	//	2.914	//	//	//
<i>tf-3-ca'</i>	45	8	15	4	//	2.963	//	//	//
<i>tf-4-ca'</i>	36	17	13	6	//	1.926	0.70~0.50	//	//
<i>tf-1-co</i>	66	25	21	8	120	0.444	0.95~0.90	渦×薬	1958 及び 1959
<i>tf-2-co</i>	66	25	20	9	//	0.889	0.90~0.80	//	//
<i>tf-1-ct</i>	71	21	16	12	//	4.859	0.20~0.10	//	//
<i>tf-2-ct</i>	65	27	21	7	//	1.126	0.80~0.70	//	//
<i>tf-1-cm'</i>	58	24	29	9	//	3.615	0.50~0.30	//	//
<i>tf-2-cm'</i>	59	23	27	11	//	//	//	//	//
<i>tf-1-ca'</i>	69	24	18	9	//	1.333	0.80~0.70	//	//
<i>tf-2-ca'</i>	67	26	19	8	//	1.126	//	//	//

註 (1) 薬型の F_1 型 ($Dg' dg'$ 又は $Co co$) はいずれも並葉 ($Dg' Dg'$ 又は $Co Co$) に含めて計算した。
 (2) 理論比はいずれも 9:3:3:1 と仮定した。

表現をもつた固定系統が分離しえられる筈である。現在までに B の型に属するものがほぼ固定の域に達している。

IV. 摘 要

アサガオの花の開閉時刻の早晩に関する遺伝について、1955～1959年に2組の雑種後代を調査した結果、次のことが判明した。

1. 開花時刻が供試全品種の中で最も遅かつた Scarlet O'hara と、それが極めて早い薬用白花との間には、その形質 (unfolding time) について1対の遺伝子 (仮称 *tu-1*) が関与していると推定された。
2. 閉花時刻が最も早かつた薬用白花と、それがやや遅い渦性 (S系) との間には、その形質 (fading time) について2対の遺伝子 (仮称 *tf-1* 及び *tf-2*) が関与していると推定された。
3. 閉花時刻が極めて遅い Scarlet O'hara と、薬用白花との間にも、その形質について2対の遺伝子 (仮称 *tf-3* 及び *tf-4*) が関与していると推定された。
4. *tf-1・2* 各遺伝子と *tf-3・4* 各遺伝子との関係は、まだ検定が終らないので、結論をうるに至っていない。

い。

5. *Tf-1* 及び *Tf-3* 各遺伝子は不完全優性であると推定された。

6. *tu-1* 及び *tf-1~4* 各遺伝子と linkage の関係が存在する遺伝子は見出されなかつた。

7. 現在までに、Scarlet O'hara×薬用白花の後代から、開薬型・閉ス型で満開期間のかなり長い系統がほぼ固定されている。しかし、開ス型・閉薬型で満開期間が非常に短いものはまだ固定されていない。

文 献

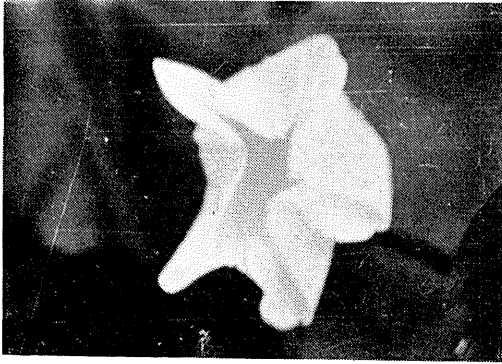
- 1) Becker, T.: *Planta* 43, 1 (1953)
- 2) 萩原: *植物誌* 44, 573 (1930)
- 3) —: 昭 27 秋 園芸学会講演要旨 31 (1952)
- 4) Hagiwara T.: *Bull. Coll. Agric. Vet. Sci. Nihon Univ.* 5, 35 (1956)
- 5) Mega K.: *Bull. Univ. Osaka Pref.* 7, 15 (1957)
- 6) 島津・樫村: 茨大農學術報告 第5号, 5 (1957)
- 7) 塚本: *農及園* 34, 709 (1959)

Summary

The present paper deals with studies on the inheritance of characters of Japanese morning glory involving the earliness and lateness in the unfolding and fading time. These studies were carried out during the period from 1955 to 1959 using two hybrid progenies. The results obtained were as follows:

- 1) Results of gene analysis showed that one pair of the gene (tentatively named "*tu-1*; unfolding time") controlled the characters involving the earliness and lateness in the unfolding time.
- 2) The analytical studies also demonstrated that four pairs of the genes (tentatively named "*tf-1~4*; fading time") controlled the characters involving the earliness and lateness in the fading time.
- 3) There were noted no such genes as showing linkage with "*tu-1*" and "*tf-1~4*".

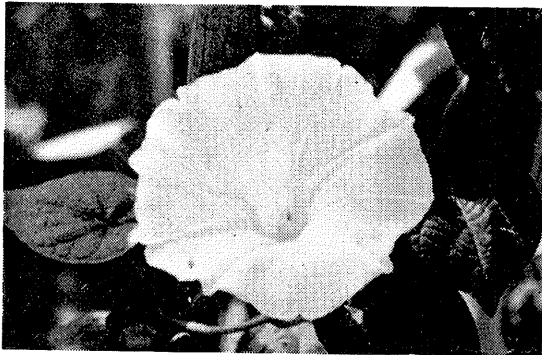
第 3 図 薬用白花 7.30 時



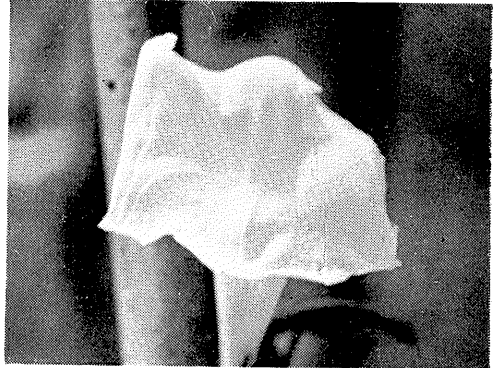
第 4 図 薬用白花 9.00 時



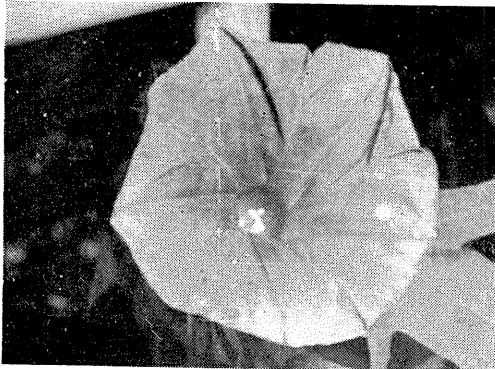
第 5 図 渦性 (S 系) 9.00 時



第 6 図 渦性 (S 系) 11.00 時



第 7 図 Scarlet O'hara 7.00 時



第 8 図 Scarlet O'hara 12.00 時

