

みんなくりポジトリ

国立民族学博物館学術情報リポジトリ National Museum of Ethnology

品種分化をめぐる： 古典園芸植物のドメスティケーション

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2010-03-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 仁田坂, 英二 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001156

古典園芸植物のドメスティケーション

仁田坂 英二

九州大学大学院理学研究院 生物科学部門

日本原産の植物または古く日本に渡来した植物を原種として、日本で発達を遂げた鑑賞用の園芸植物群をここでは古典園芸植物としている。これらの多くは、作物のような多段階、計画的な育種ではなく、原種から希に出現する突然変異体を選抜し保存するだけで品種が成立している。古典園芸植物の変異のかなりの部分は葉緑体遺伝子の変異である斑入り葉が占めており、それ以外の変異は主にトランスポゾン（動く遺伝子）によって誘発されていると考えられる。これらの変異を得る方法として、植物種の特성에応じて、主に自生地からの採集、芽条変異、種子繁殖が用いられてきた。アサガオは古典園芸植物の中で唯一の一年生草本であり、不稔の変異体も種子で保存する必要があるため、より高度な技法が発達している。突然変異の原因となっている遺伝子を得てその構造を比較することで、これまで明らかではなかった品種成立の過程を示すことができた。

- | | |
|---------------------------------|---|
| 1 はじめに | 9.2 園芸史 |
| 2 古典園芸植物とは | 9.2.1 黎明期 |
| 3 古典園芸植物としての資質 | 9.2.2 江戸時代・文化文政期（第1次ブーム） |
| 4 古典園芸植物の突然変異 | 9.2.3 江戸時代・嘉永安政期（第2次ブーム） |
| 5 古典園芸植物のドメスティケーションの
パターン分類 | 9.2.4 明治から昭和初期（第3次ブーム） |
| 5.1 山採り型 | 9.2.5 戦後から現在まで |
| 5.2 芽条変異型 | 9.3 突然変異原としてのトランスポゾン
- <i>Tpn1</i> ファミリー |
| 5.3 実生型 | 9.4 江戸期の育種および系統保存の方法 |
| 5.4 種間雑種型 | 9.5 遺伝子構造から探る不稔アサガオの
起源 |
| 5.5 改名型 | 9.5.1 牡丹変異 |
| 6 失われた古典園芸植物 | 9.5.2 裏表を決める遺伝子 |
| 7 新しい古典園芸植物 | 10 おわりに |
| 8 逆輸入された古典園芸植物 | |
| 9 特殊な古典園芸植物・変化朝顔のドメ
スティケーション | |
| 9.1 アサガオの由来 | |

*キーワード：古典園芸植物、伝統園芸植物、突然変異、トランスポゾン、アサガオ

1 はじめに

イネやムギ類等の主要な作物では、ドメスティケーション（栽培化）の過程において、

種子（胚乳）の質や量、脱粒性や収穫時期等の栽培特性に関わる様々な形質が順を追って選抜、固定されており、野生種と栽培種を比較すると多数の突然変異形質が蓄積している（Doebley 2004）。また、一つの形質に複数の遺伝子座が関わっているような量的形質や、DNAの塩基置換を伴わないエピジェネティック変異も含まれるに違いない。しかし、花や葉を観賞（鑑賞）するための園芸植物ではそれほど複雑なドメスティケーションの過程を経ていないものも多く、原種に起こった花や葉の色や形に関する突然変異形質を1個～数個組み合わせただけで品種として成立しているものもある。そのため、ここで言うドメスティケーションとは一般に使われる意味より単純なもので、ある植物における栽培技術の確立とそれに伴う品種分化と読み替えてもらっても良い。特に本論文で取り扱う古典園芸植物とよばれる、日本に自生もしくは古くに渡来した植物に由来する園芸植物群ではその傾向が強く見られ、自生地で起こった自然突然変異体や栽培下で自然交雑が起こった個体を選抜することで多様な品種が作られている（柏岡・萩巢1997）。また、染め分けや枝変わりなど不安定な形質を示す変異体が多く見られるため、トランスポゾンが品種の成立に大きく寄与していると考えられる。

ここでは日本固有の鑑賞用園芸植物（古典園芸植物）全般について過去の文献および最近の植物科学の知見に基づいてドメスティケーションの過程を総括し、特に遺伝子構造からその品種の来歴を推測することが可能になったアサガオについては詳しく取り上げてみたい。

2 古典園芸植物とは

日本において主に江戸期に発達し、現在まで保存されているオモトや東洋蘭等の園芸植物群は広く知られていたが、これらの総称は長い間なかったようである。これらの総称としては、農耕と園芸・ガーデンライフ共編（1967）において「古典園芸植物」として使われたのが初めてであり、その後、1970年に開催された大阪万博において、オモト・春蘭・観棕竹・金稜辺蘭・蕙蘭が展示されたが、この際に「日本古典園芸植物展示物」という名称を用いたことから、この名称が固定したようである（鈴木・鈴木1971）。しかし、この当初の古典園芸植物の定義に含まれる植物は、芸術的に観賞価値が高い斑入葉の変異体で、かつ貨幣価値の高いものに限定されていたようである。このことは別名として高級園芸（植物）とも呼ばれていたことから明らかである。多くの場合、これらの植物を専門に取り扱い、品種の鑑別に長けている専門商がいた。そのため、菊や朝顔、桜、椿、ツツジ等、一般に育てられるものや庭園に植えられるものは含まなかった。そのため、本項ではこれらを狭義の古典園芸植物とした。同様の植物を示す言葉として古典植物や古典草花という表現も使われている（岩佐1984）。その後、萩巢樹徳氏がより広いジャンルを含めた「伝統園芸植物」という言葉を使い始めた（柏岡・

萩巢 1997)。これには、これまで古典園芸植物に含まれて来なかった樹木や朝顔、菊等も含まれている。ただし、近年になって育種が進み園芸植物化したエビネやウチョウランのようなものは含めていない。江戸で最初に出版された朝顔図譜である、あさかほ叢(四時庵 1817)の序文には、橘(カラタチバナ)から古典園芸植物のブームが始まり、その後、石菖蒲(セキショウ)、万年青(オモト)、さくら草と流行が繰り返され、朝顔のブームに至っていると書かれている。つまり朝顔も他の古典園芸植物の延長線上にあるという認識だったようである。

鑑賞目的で育種された日本の園芸植物はいずれも類似したドメスティケーションの過程を経て園芸化されており、これらを総括して述べる上で、金銭的価値の高低、現存品種の有無、発達時期等を問わずに、“日本原産の植物または古く日本に渡来した植物を原種として、日本で発達を遂げた鑑賞用の園芸植物群”をまとめて、(広義の)古典園芸植物と呼ぶことにした。なお、“古典”やそれに対応する classic には、古い、伝統的という意味の他に、時代を超えて認められる名品という意味も含む。ここで定義した古典園芸植物を表1にまとめている。これらの植物の発達時期を見ると、江戸時代以前もしくは、江戸時代前期に発達した植物には木本が多く、江戸時代中期～後期にかけて草本が発達した傾向が見て取れる。この理由として、草本の古典園芸植物の発達と期を同じくして、植物を陶器等の鉢に植えて鑑賞することが行われるようになり、野生種(野生型)と比べて弱い園芸品種(突然変異体)を保護することで確実に栽培できるようになったことが大きな理由であろう。また、唐室や暖室(おかむろ)とよばれる簡易保温施設も工夫され、耐寒性の弱い植物でも日本各地で栽培することが可能になった(岩崎 1818; 栗原 1833)。このように鉢植えが普及すると、移動や売り買いも可能になり、花合わせと称して、一カ所に栽培品種を集めた品評会を開き、品種の評価を決め、相撲の番付表を模したものが出版されるようになる。これらのことを通して、その後の金生樹(かねのなるき)ブームの下地ができあがった。

表1 古典園芸植物の分類および品種分化

植物名	学名	大分類	科	漢字名 ¹⁾	品種分化 ²⁾	原産地	渡来・黎明期	発達期	最多品種数 ³⁾	現存品種数
アサガオ	<i>Ipomoea nil</i> (<i>Pharbitis nil</i>)	草本双子葉	ヒルガオ	朝顔	3	中南米 (中国)	江戸後期	江戸末期		1000
イセナデシコ	<i>Dianthus isensis</i>	草本双子葉	ナデシコ	伊勢撫子	3, 4	日本/ 中国 (交雑)	江戸後期	江戸後期		30
イケイキユウカ	<i>Cymbidium faberi</i>	草本単子葉	ラン	一茎九花	2	中国	江戸後期	明治中期 ～後期		70
イロハモミジ	<i>Acer palmatum</i>	木本	カエデ	紅葉	1, 3	日本	江戸前期	明治前期	219	150

植物名	学名	大分類	科	漢字名 ¹⁾	品種分化 ²⁾	原産地	渡来・黎明期	発達期	最多品種数 ³⁾	現存品種数
イワオモダカ	<i>Pyrrosia hastata</i>	シダ類	ウラボシ	岩沢瀉	1	日本	昭和後期	平成		50
イワヒバ	<i>Selaginella tamariscina</i>	シダ類	イワヒバ	卷柏	1, 2	日本	江戸中期	明治後期～昭和初期		300
ウチヨウラン	<i>Orchis graminifolia</i>	草本単子葉	ラン	羽蝶蘭	1, 3	日本	昭和後期	昭和～平成		
ウメ	<i>Prunus mume</i>	木本	バラ	梅	3	中国	室町時代	江戸中期	280	280
エビネ	<i>Calanthe discolor</i>	草本単子葉	ラン	海老根	1, 2, 3	日本	昭和後期	昭和後期		
オオミスミソウ	<i>Hepatica nobilis var. japonica</i>	草本双子葉	キンボウゲ	雪割草	3	日本	昭和後期	平成		500
オモト	<i>Rohdea japonica</i>	草本単子葉	ユリ	万年青	2	日本	江戸中期	江戸後期		500
カキツバタ	<i>Iris laevigata</i>	草本単子葉	アヤメ	杜若	3	日本	江戸中期	江戸後期		86
ガクアジサイ	<i>Hydrangea macrophylla</i>	木本	アジサイ	紫陽花	3, 4	日本	江戸後期	平成		120
カラタチバナ	<i>Ardisia crispa</i>	草本双子葉	ヤブコウジ	百両金	3	日本	江戸中期	江戸後期	143	50
カントウカンアオイ	<i>Asarum nipponicum</i>	草本双子葉	ウマノスズクサ	細辛	1, 2	日本	江戸後期	明治～昭和		200
カントウタンポポ	<i>Taraxacum platycarpum</i>	草本双子葉	キク	蒲公英	1, 3	日本	江戸後期	明治初期～中期	150	5
カンノンチク／シュロチク	<i>Rhapis excelsa / R. humilis</i>	木本	ヤシ	観音竹／棕櫚竹	2	中国	江戸初期	昭和初期	103	20
カンラン	<i>Cymbidium kanran</i>	草本単子葉	ラン	寒蘭	1	日本	昭和初期	昭和中期		3000
キキョウ	<i>Platycodon grandiflorum</i>	草本双子葉	キキョウ	桔梗	3	日本	江戸後期			10
キク	<i>Chrysanthemum morifolium</i>	草本双子葉	キク	菊	3, 4	中国	平安初期	江戸中期		550
ギボウシ	<i>Hosta spp.</i>	草本単子葉	ユリ	擬宝珠	1, 2, 3, 4	日本	江戸後期	平成		500
キンリョウヘンラン	<i>Cymbidium floribundum</i>	草本単子葉	ラン	金稜辺蘭	2	中国	江戸	明治中期～後期	120	30
クルメツツジ	<i>Rhododendron kurume</i>	木本	ツツジ	久留米躑躅	3, 4	日本	江戸末期	明治後期	700	300
サクラ	<i>Prunus spp.</i>	木本	バラ	桜	3, 4	日本	鎌倉	江戸中期		300
サクラソウ	<i>Primula sieboldii</i>	草本双子葉	サクラソウ	桜草	2, 3	日本	江戸中期	江戸後期	576	400

植物名	学名	大分類	科	漢字名 ¹⁾	品種分化 ²⁾	原産地	渡来・黎明期	発達期	最多品種数 ³⁾	現存品種数
ザクロ	<i>Punica granatum</i>	木本	ザクロ	花石榴	3	中近東(中国)	平安	江戸		10
サザンカ	<i>Camellia sasanqua</i>	木本	ツバキ	山茶花	3	日本	元禄	文化文政	242	200
サツキ	<i>Rhododendron indicum</i>	木本	ツツジ	皐月	3, 4	日本	江戸初期	昭和後期		2000
シャクナゲ	<i>Rhododendron metternichii</i>	木本	ツツジ	斑入葉石楠花	1, 3	日本	江戸後期	昭和初期	49	18
シャクヤク	<i>Paeonia lactiflora</i>	草本双子葉	ボタン	芍薬	3	中国	江戸中期	昭和初期	700	230
ジャノヒゲ	<i>Ophiopogon japonicus</i>	草本単子葉	ユリ	蛇の髭	2, 3	日本	江戸後期	昭和後期		20
シュンラン	<i>Cymbidium goeringii</i>	草本単子葉	ラン	春蘭	1, 2	日本	明治末期	昭和初期		350
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i>	木本(裸子)	ヒノキ	杉		日本	江戸後期	明治	50	20
スルガラン	<i>Cymbidium ensifolium</i>	草本単子葉	ラン	駿河蘭(細葉蕙蘭)	2	日本/中国	江戸末期	大正末期~昭和初期		40
セキショウ	<i>Acorus gramineus</i>	草本単子葉	サトイモ	石菖	2, 3	日本	江戸後期	明治初期	51	10
セキチク	<i>Dianthus chinensis</i>	草本双子葉	ナデシコ	石竹	3	中国	平安時代	江戸後期		
セッコク	<i>Dendrobium moniliforme</i>	草本単子葉	ラン	長生蘭	1, 2	日本	江戸後期	明治中期		200
ゼラニウム	<i>Pelargonium zonale</i>	草本双子葉	フウロソウ	錦葉天竺葵	2, 3, 5	南アフリカ	大正初期	大正末期~昭和初期		50
ダイモンジソウ	<i>Saxifraga fortunei var. incislobata</i>	草本双子葉	ユキノシタ	大文字草	3	日本	昭和~平成	平成		100
タケ	<i>Phyllostachys spp.</i>	木本	イネ	竹類	2	日本~中国	江戸前期			300
チュウゴクシュンラン	<i>Cymbidium goeringii</i>	草本単子葉	ラン	中国春蘭	2	中国	江戸後期	昭和		50
ツツジ	<i>Rhododendron spp.</i>	木本	ツツジ	躑躅	1, 3, 4	日本	江戸前期	江戸中期		1000
ツバキ	<i>Camellia japonica</i>	木本	ツバキ	椿	3	日本	室町	江戸中期		2300
ツワブキ	<i>Farfugium japonicum</i>	草本双子葉	キク	石路	1, 3	日本	江戸	平成		30
トコナツ	<i>Dianthus chinensis var. semperflorens</i>	草本双子葉	ナデシコ	常夏	3	中国	江戸末期	大正末期~昭和初期	400	0

植物名	学名	大分類	科	漢字名 ¹⁾	品種分化 ²⁾	原産地	渡来・黎明期	発達期	最多品種数 ³⁾	現存品種数
ナンテン	<i>Nandina domestica</i>	木本	メギ	琴糸南天	3	日本	江戸後期	明治前期	120	50
ネジバナ	<i>Spiranthes sinensis</i>	草本単子葉	ラン	小町蘭	1	日本	昭和後期	昭和後期	100	30
ノキシノブ	<i>Lepisorus thunbergianus</i>	シダ類	ウラボシ	ノキシノブ	1	日本	江戸後期	明治後期	73	22
ハス	<i>Nelumbo nucifera</i>	草本双子葉	ハス	花蓮	3	中国		江戸後期・平成		300
ハナショウブ	<i>Iris ensata</i>	草本単子葉	アヤメ	花菖蒲	2, 3	日本	江戸中期	平成		5000
ハナモモ	<i>Amygdalus persica</i>	木本	バラ	花桃	3	中国	平安～鎌倉	江戸後期	35	20
ハラン	<i>Aspidistra elatior</i>	草本単子葉	ユリ	葉蘭	2	中国	江戸中期	昭和後期		20
ヒトツバ	<i>Pyrosia lingua</i>	シダ類	ウラボシ	ヒトツバ	1, 2	日本	江戸後期	昭和		20
フウラン	<i>Neofinetia falcata</i>	草本単子葉	ラン	富貴蘭	1, 2	日本	江戸中期	江戸末期		161
フクジュソウ	<i>Adonis ramosa</i>	草本双子葉	キンボウゲ	福寿草	1, 3	日本	江戸初期	幕末～明治	168	50
フジ	<i>Wisteria spp.</i>	木本	マメ	藤	3, 4	日本・中国	江戸後期～明治	昭和～平成		30
フユノハナワラビ	<i>Botrychium ternatum</i>	シダ類	ハナヤスリ	冬花蕨	1	日本	平成	平成		50
ホウサイラン	<i>Cymbidium sinensis</i>	草本単子葉	ラン	報歳蘭 (広葉蕙蘭・大明蘭)	2	中国・台湾・日本	明治	昭和初期		50
ボケ	<i>Chaenomeles speciosa</i>	木本	バラ	木瓜	3	中国	明治末期	平成		154
ボタン	<i>Paeonia suffruticosa</i>	木本	ボタン	牡丹	3	中国	平安	江戸前期～中期	500	250
ホトトギス	<i>Tricyrtis flava</i>	草本単子葉	ユリ	杜鵑草	1, 3	日本	江戸後期	平成		35
マツ	<i>Pinus spp.</i>	木本 (裸子)	マツ	松	1, 3	日本	江戸前期	江戸後期		150
マツバラ	<i>Psilotum nudum</i>	シダ類	マツバラ	松葉蘭	1, 2	日本	江戸中期	江戸後期	125	60
マツモトセンノウ	<i>Lychnis sieboldii</i>	草本双子葉	ナデシコ	松本仙翁	3	日本	江戸中期	広益地錦抄		10
マンリヨウ	<i>Ardisia crenata</i>	草本双子葉	ヤブコウジ	万両	3	日本	江戸後期	明治前期	80	80
ミヤマウスラ	<i>Goodyera schlechtendaliana</i>	草本単子葉	ラン	錦蘭	1, 2	日本	江戸後期	江戸末期・昭和後期	300	100
ムクゲ	<i>Hibiscus syriacus</i>	木本	アオイ	木槿	3	中国	不明	江戸後期		64

植物名	学名	大分類	科	漢字名 ¹⁾	品種分化 ²⁾	原産地	渡来・黎明期	発達期	最多品種数 ³⁾	現存品種数
ヤブコウジ	<i>Ardisia japonica</i>	草本双子葉	ヤブコウジ	紫金牛	2	日本	江戸後期	明治前期	124	50
ヤマアジサイ	<i>Hydrangea serrata</i>	木本	アジサイ	山紫陽花	1	日本	平成	平成		50
ユリ	<i>Lilium spp.</i>	草本単子葉	ユリ	百合	1, 2, 3	日本	江戸後期	明治		

主に柏岡・萩巢 (1997) および塚本 (1994) の記述によった。

1) 植物種の和名と園芸的な通称とは一致しない植物も多い。

2) 品種分化のパターンを 1 山採り型, 2 芽条変異型, 3 実生型, 4 種間交雑型, 5 改名型に分類した。

3) 現在品種数が減少しているものでは、最盛期の品種数を示した。

3 古典園芸植物としての資質

なぜ江戸時代にこのように多様な古典園芸植物が発達したのであろうか。多くの研究者が述べているように、この時期は世情が安定し、庶民の暮らしにも余裕ができてきたことがその下地にあったには違いない。徳川家の歴代将軍がいずれも花好きであり、各地の大名らもそれに倣って藩士達に植物の栽培を奨励したことがその一因である。また、海外から輸入される植物もほとんどない時代、人々の好奇心を満たすために野生種にはない、変わった色や形の突然変異体が探索され、栽培されたのであろう。一部の植物は金生樹 (かねのなるき) として、高額で取引されることから利殖目的でも栽培されるようになり、ブームに拍車をかけた。江戸時代は特にどのような植物の品種がもてはやされていたのであろうか。寛永 (1624~) のツバキ、元禄 (1688~) のツツジ、正徳・享保 (1711~) のキク、寛政 (1789~) のカラタチバナのように言い習わされているように、時代ごとに発達を遂げ、ブームとなった植物があったようだ。特に栗原 (1833) は金生樹として、オモト、マツバラシ、セッコク (長生蘭)、フクジュソウ、カラタチバナ、ナンテン (琴糸南天)、ソテツを挙げている。

日本には多種多様な植物が自生しているが、それでは、なぜ一部の植物だけが古典園芸植物として選ばれ、育種されたのであろうか。もちろん、ランの仲間など、その植物自体が希少で、本来持っている観賞価値が高いということもあったには違いないが、とりあえずは変異が起りやすいということが第一義で、観賞価値は後から付いてきたようにも思える植物も見られる。たまたま変異の起りやすい系統が自生地から採集 (山採り) され、その後栽培下で、芽条変異や実生によっても品種数を増やした。例えば、ヤブコウジ科の園芸植物では、ヤブコウジ (十両金、紫金牛)、カラタチバナ (百両金)、マンリョウ (万両) はいずれも数十品種以上の品種を生み出し、高値で取引された。しかし、ヤブコウジ科の植物と似ているため混同されがちな、センリョウ科のセンリョウ

(千両)は変異がほとんど出ないため古典園芸植物としては発達しなかった(写真1)。

4 古典園芸植物の突然変異

これから古典園芸植物のドメスティケーションを理解する上でまず、これらの植物の観賞価値を高めている変異が起こる仕組みについて理解しておく必要がある。狭義の古典園芸植物の主要な変異は斑入り葉である(写真2)。葉に斑が入るような変異の原因の多くは、葉緑体が持っている環状ゲノムに存在する遺伝子のいずれかに変異が起こり、クロロフィルの合成(蓄積)ができなくなっている。そのため、変異した葉緑体部分が白もしくは黄色く色抜けして斑入り葉となる。このような葉緑体遺伝子の変異は、核遺伝子のように野生型の対立遺伝子によって補われることもなく、一部で起こった変異も容易に見分けられるので比較的高い頻度で見つかる。様々な植物の斑入り葉の品種を集めた書籍も江戸期に出版されている(水野 1828)。また、このクロロフィルの生合成に関わる遺伝子の全てを葉緑体遺伝子もっているわけではなく、核遺伝子から輸送されて利用されているものがある。このクロロフィル合成に関わる核遺伝子の突然変異(写真2A)の起こる頻度は希であるが、変異は非常に安定で、遺伝する。このように斑入りの原因となる遺伝子は、核遺伝子によるものと、葉緑体遺伝子によるものに大別することができる。

また、葉緑体遺伝子に起因する斑入りの安定性と遺伝性を理解する上で、被子植物では胚の段階で確立した層別構造(L1~L3の3層)が互いに混じり合うことなく維持されるということを知っておく必要がある。L1層は葉や花の最も表側の表皮組織等を形成し、L2層はその内側で、茎の表皮部分、花粉や卵細胞等の生殖細胞もこのL2層から分化する。そのため、L2層にある変異しか種子では遺伝しないことになる。またその内側、ずい部や根を構成するのがL3層である。そのため、クロロフィルを合成できなくなった白色葉緑体をどの層に含むかによって斑入りのパターンが決まることになる。例えばL1層だけに白色葉緑体をもてば、覆輪と呼ばれる葉の模様になるし、L2層またはL2とL3層にもてば、中斑や中透けと呼ばれる斑入り模様になる(写真2B)。またこの中斑の植物からできる種子はL2層に由来するため、次代では白色葉緑体だけからなる、うぶ、幽霊等とよばれる真っ白な個体となり、光合成ができないため致死となってしまう。このような層別に異なった種類の葉緑体を持つ変異体を周縁キメラと呼んでいる。

これとは別に、白色葉緑体と野生型の緑色葉緑体が各層に混在している場合がある。これは区分キメラと呼ばれ、園芸的には縞や散斑というパターンを示すものが多く、白色葉緑体と緑色葉緑体の割合が細胞分裂によって変化するので、周縁キメラの斑入りよりも不安定である(写真2B, C)。遺伝性についてもある程度の頻度で遺伝する。また、



A



B



C



D

写真1 ヤブコウジ科およびセンリョウ科の古典園芸植物

A マンリョウ (万両) の1品種、宝船錦。B センリョウ (千両) 黄実千両。C カラタチバナ (百両金) 赤木小判。D ヤブコウジ (紫金牛, 十両金) 天の川。この中でセンリョウだけがセンリョウ科の植物であるが、形態が似ているため他のヤブコウジ科の植物と混同されている。センリョウは本来赤色の果実をつけるが、実の色の異なる品種と斑入葉の品種が保存されているに過ぎない。



A



B



C



D

写真2 斑入り

A 核遺伝子の変異による斑入り葉。これはアサガオの斑入 (*vi*) であるが、他の葉緑体の変異と比べて非常に安定している。B ギボウシの品種に見られるタイプの異なる斑入り。左から覆輪、中斑、散斑を示した。その下には植物の3層の細胞層 (L1~L3) のいずれの層が突然変異を起こした葉緑体で占められているかを模式的に示した。これらは代表的なものを示しただけであるが、古典園芸では斑入のパターンを数十種類に及び名称で細かく区別している。C 散斑 (縞) の変化。このギボウシ (越後獅子) は本来区分キメラの散斑 (縞斑) の品種であるが、変異を起こした葉緑体がそれぞれの細胞層の大部分を占める、もしくは失われることで、野生型はもちろん、覆輪や中斑のような周縁キメラに変化しているのがわかる。D ツワブキの品種に見られるウイルス斑。右は星斑と呼ばれ、成長するに従って斑の中央が壊死する。左は金環ツワブキと呼ばれ、成長初期のみ覆輪状に斑が入る。

ある層が白色葉緑体からなる細胞によって占められる覆輪や中斑に変化し、安定化することもしばしば起こる（写真2C）。ちなみにシダ植物等の比較的下等な植物ではこのような組織の層別構造が見られないため、被子植物に見られるような明確な斑入りはほとんど見られない。

他の斑入りの例として、ウイルス斑が挙げられる（写真2D）。これは比較的毒性の弱いウイルスがその植物に常駐しており、感染した組織が白く斑入りのようになる。通常の斑入りでは斑の境界がくっきりしているが、このウイルス斑では境界がぼやけており、ツバキやツワブキでよく見られるが、接ぎ木や接種で斑入りが感染する。

斑入り以外で狭義の古典園芸植物によく見られる変異に、植物体が小型になる、矮性変異がある。矮性化する変異の原因を大別するとジベレリンの生合成や受容に関わる変異体と、植物ホルモンの一種であるブラシノステロイドの欠損と思われる変異があり（Suzuki *et al.* 2003）、前者は俗に矮鶏（ちゃぼ）と呼ばれることがあり、後者は羅紗と呼ばれ、器官が矮化するだけでなく、肥厚している（写真3）。

古典園芸植物には他にも多種多様な変異が含まれ、花色に関しては花の色素であるアントシアニン合成に関わる変異体、花の八重性には、後述する花の雄ずいや雌ずいを作



写真3 オオバコの園芸品種

左上がおそらくプロシノステロイド欠損による変異だと考えられ、葉が肥厚し小型になる。他の古典園芸植物の品種にも多く見られ、羅紗と呼ばれる。左下は矮性変異で、矮鶏（ちゃぼ）等と呼ばれている。他にも右上のサザエ（葉が渦巻き状に捻れる）、右下の獅子（葉が切れ込みバセリ状になる）等の変異が知られている。

る転写因子である C 機能 MADS-box 遺伝子の変異体が多く含まれていると思われる (Nitasaka 2003)。

古典園芸植物に含まれるものはアサガオを除いて全てが、木本や多年生草本であるため、見つかった変異体は無性的に繁殖可能である。そのため、江戸時代より、株分け、挿し木、接ぎ木等の方法によって維持されてきているが、遺伝的には均一ではない。そのため、これらの株から種子繁殖すると、次代で様々な形質の株が分離し、一部は新しい品種として確立される。

5 古典園芸植物のドメスティケーションのパターン分類

古典園芸植物においては、主に観賞上の形質（花色、葉色、各器官の形態）についてのみ選抜されており、単一から数個の突然変異を組み合わせただけで品種として確立しているものも多く、作物と比べて単純なドメスティケーションが行われた。しかし、鉢植えで、連綿と現在まで保存されていることからわかるように、人工環境下へ順化した系統が選抜されてきているようである。例えば、江戸時代から今に伝わるサクラソウ（日本桜草）の品種は多いが、近年採集され栽培されるようになった日本各地の自然集団に由来する日本桜草の系統は、総じて前者の品種群よりも耐暑性等弱い傾向が見られる。

ここでは、栽培技術の確立とそれに伴う品種数の増加による園芸植物としての確立をドメスティケーションとした。新しい品種（突然変異）の求め方によって以下のパターンに分類し、それぞれについて詳細に述べてみたい。一つの植物種が単一のパターンでドメスティケーションが起こったわけではなく、複合したパターンも多く見られる。古典園芸植物が以下のどのパターンに相当するかは、表1に示した。

5.1 山採り型

自生地から直接変わり物（突然変異体）を採集した品種群。古典園芸植物の変異創生の最も基本的なパターンである。このタイプに分類される植物としては、種をまいて育てる実生技術の未発達な江戸時代起源の植物に多い。また、無胚乳種子を持つランの仲間は初期成長において、ラン菌と共生することが必須であり、現代の無菌培養技術が発達するまで栽培下での実生が不可能だったことも挙げられる。前述したように、古典園芸植物の主要な変異である斑入植物は葉緑体の突然変異によるキメラ体がほとんどであり、実生すると野生型に戻ることが多いことも理由に挙げられる。現在でも、春蘭や寒蘭の仲間では新品种の供給元として自然集団から採集されることもほとんどで、乱獲による自然集団の絶滅の危険性がある。

この山採り型の例として、富貴蘭（フウランの園芸品種）について述べてみたい（写真5A）。徳川11代将軍、家斉が愛好したこと等も手伝って、各地の山野から数多くの

変異体が発見され、当時の品種名のまま現在まで保存されてきている。例えば、現在でも最高の人気を誇る「富貴殿」は万延年間（1854～60）に豊後日田の山中から発見された品種であると言われている（堀内 1995）。花の香りがよく参勤交代の駕籠にも持ち込まれたと言われており、鑑賞用の錦鉢や貴金属の金網が発達した。富貴蘭は一株の寿命が非常に長い、成長が非常に遅く増殖効率も悪いため高値を維持し、専門業者が品種の鑑別や価格の維持に中心的な役割を果たした。最近では、実生（特に青葉や花物）が盛んに行われるようになり、価格が下落したが、逆に手に入りやすくなったり、実生で新しい品種が作られることで、愛好家が増加している。

別の例として、寒蘭は産地により、土佐、日向、肥前、薩摩、肥後、球磨、紀州、台湾に分けられ品種によっては現在でも高価で取引されている。現在3,000以上の多数の品種が保存されているが、ほとんどはこの山採りによるもので、名品を産する土地（坪と呼ばれる）には、高知県宿毛市西谷山などが知られていた。

5.2 芽条変異型

親株から新しい変異が分けつして出てくる芽条変異が出現する植物は、このパターンで品種を増やしてきた。前述した縞斑のような区分キメラから、覆輪、中斑などの安定な周縁キメラが出現することがある（写真2C）。山採り型から徐々にこのパターンに移行した園芸植物も多く知られている。芽条変異によって品種を増やしてきた植物として、山採りと同様に実生しても野生型もしくは白子になる周縁キメラの斑入り植物や、実生が難しいラン科やシダ類等が挙げられる。また変異が著しいため、種ができなくなり（不稔）実生が不可能なものも主にこの芽条変異によって品種を増やしている。突然変異の原因となっている遺伝子に挿入しているトランスポゾン（後述）が体細胞で離脱し、野生型に復帰したり、元とは異なる変異を誘発する枝変わり（体細胞突然変異）もこの芽条変異に含まれる（写真4B, C; 写真6A）。

この例として、ヤブコウジ（紫金牛、十両金）がある。江戸時代から品種の記録はあったが、日清戦争直後（明治28年；1895～）から新潟で大ブームを起こした。数度にわたる取引禁止条例にも関わらず価格の高騰を招くが、他の古典園芸植物と比べ繁殖力が旺盛なため価格が暴落しブームは沈静化した。同じ科のカラタチバナと異なり、園芸品種は結実しないものが多いため、主に芽条変異によって新しい品種が作られ、現在でも50品種程度残存している（写真1D）。

古典園芸植物を代表する、オモト（万年青）も芽条変異や次に述べる実生によって品種を増やしている。江戸時代中期から栽培が始まり、幕末のころにはかなり盛んに栽培されていた。その後も一定した人気を誇り現在に至っている。これは増殖効率がそれほど良くなく多数の専門業者による正しい品種鑑別や値付けによる価値の維持につとめた結果である。

5.3 実生型

種子をまいて育てる実生によって変異が頻出する植物、特に花き園芸植物に多く見られるパターンである。ウメ、ツバキなどの木本、サクラソウ、キク、ハナショウブ、ナデシコ類などの多年生草本、アサガオのような一年生草本などを含む。なお、種子繁殖と言っても明治初期以前では、ほとんどが自然受粉に頼っており、人工交配を行うようになるのは明治後期以降である（賀集 1895）。そのため、自然に結実した種子が親株の下にこぼれて生育し、親と異なった形質を持つことから品種として確立したものも多い。実生で変異が出現する理由として、木本、多年生草本の品種は変異がヘテロ接合の状態となっているものが多く、不均一なため有性生殖によって様々な形質が分離してくる。また、親となった品種が偏っていることから推測されることであるが、経験的に変異の出現率の高い株が親として重用されており、これらは変異遺伝子が特に不均一な系統や、変異原であるトランスポゾンの転移率の高い系統だと考えられる。

この例として、カラタチバナ（百両金）について述べてみたい（写真1C）。同じヤブコウジ科の植物のヤブコウジとは異なり、株分けや挿し木が困難なため、接ぎ木で品種を維持しているが、かなり変化した品種でも結実するため、盛んに実生によって品種が作られている。そのため、各品種の持つ変異も遺伝性の高い葉の形や実の色に関するものが多く、斑入り葉も実生によって遺伝する縞や散斑や、接ぎ木で感染するウィルス斑様の品種が多い。江戸時代の寛政年間から盛んに栽培されたが、明治以降は新潟に栽培の中心が移り、現在は主に山形地方で保存されている。これには、冬季の湿度が高い日本海側でしか上手く育たないという理由がある。

サクラソウ（日本桜草）の品種の起源は、江戸時代中期に遡り、荒川の河川敷に自生しているサクラソウを持ち帰り鉢栽培されていたようである。その後実生による育成法が確立し品種数を増やした。現在では約400品種が保存されており、八重咲花も育種されている（写真4B）。

実生で突然変異が起こりやすいアサガオやサクラソウ、花梅、ツツジ等の植物には、トランスポゾン（動く遺伝子）の転移活性が高いものが多く、その証拠として、咲き分け・染め分け花が挙げられる（写真4B, C）。これはアントシアニン合成に関わる遺伝子が、挿入したトランスポゾンによって不活性化され白花となるが、生育途中でトランスポゾンが離脱したシュートでは色素合成が復帰するためである。

5.4 種間雑種型

近縁種間の交雑による品種増加のパターンである。欧米起源の園芸植物では一般的に見られるが、原種に限られており、受粉の仕組みが知られていなかった古典園芸植物では比較的稀である。交雑の結果、後代における芽条変異や、実生による形質の分離が起こりやすくなるため実生型や芽条変異型も兼ねていることが多い。菊のようにそもそも雑



A



B



C



D



E



F

写真4 様々な古典園芸植物

A 富貴蘭（織姫覆輪）。株の寿命が非常に長く増殖効率が悪いいため、長い間高値を維持してきた代表的な古典園芸植物である。B 日本桜草（品種名 木枯）。増殖効率が高いため金銭的価値を伴わず、この点では富貴蘭とは対局を為す古典園芸植物である。江戸期から現在まで保存されている品種の数多く知られている。このような絞りの花をつける品種の存在がトランスポゾンが品種の多様化に大きな影響を与えたことを示している。C サツキ。これも咲き分け（染め分け）花をつけており、やはりトランスポゾンの転移が起こっていることを示している。D 斑入葉ゼラニウム（品種名 常磐）。欧米とは異なり、主に葉の斑入りを鑑賞する目的で発達した。E 雪割草。このような花弁数の多い千重咲の品種は一時は驚くほど高価であった。F ツバキ（品種名 Nuccios's cameo）。海外で改良された品種で、日本のものと比べると巨大な花を付け豪華である。



A (野生型)

B (雀斑)

C (八重咲)

D (牡丹)



E (莖)

F (南天)

G (立田)

H (細柳)

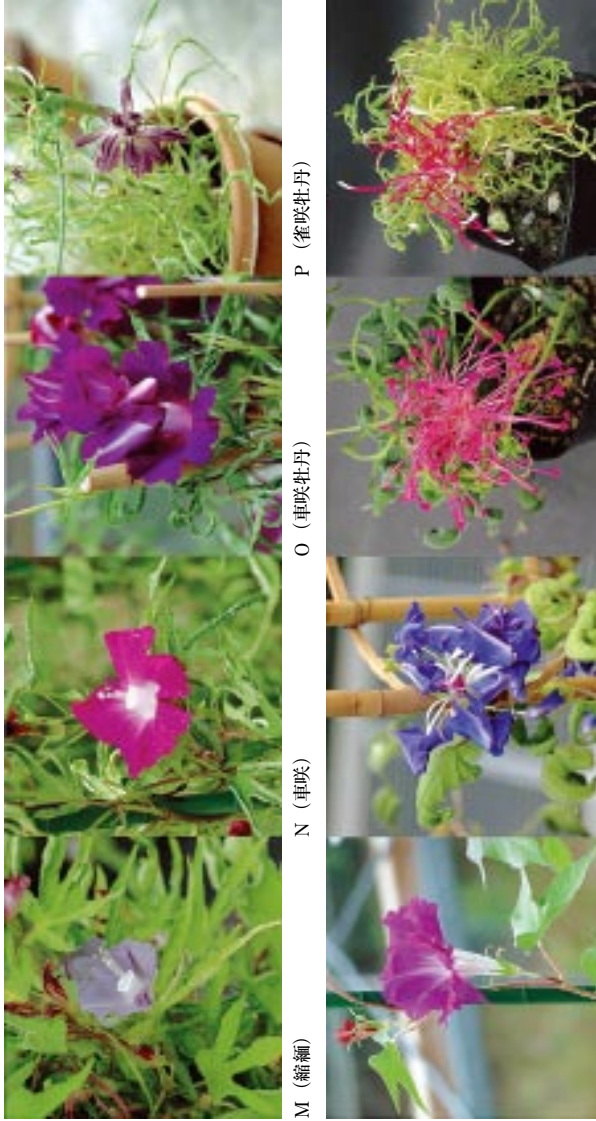


I (柳)

J (柳葉采咲牡丹)

K (糸柳葉采咲牡丹)

L (針葉采咲牡丹)



P (雀咲牡丹)

O (車咲牡丹)

N (車咲)

M (縮緬)

T (笹流星獅子咲牡丹)

S (流星獅子咲牡丹)

R (風鈴獅子咲牡丹)

Q (乱獅子)

写真5 変化朝顔の基本系統

アサガオの基本的な形態形成突然変異体（変化朝顔）とその多重変異体。カッコ内はその系統が持つ主要な形態変異の遺伝子名または複合変異名である。A～I, M, Qは単一の遺伝子の変異体であるが、他はJ, M, Qを基本変異として、これらの変異を組み合わせた多重変異体である。その組み合わせは、JはIとD, KはJとE, LはJとF, NはMとG, OはNとD, PはDとEとMである。RとSは図10を参照されたい。TはSにEが加わったものである。CとD, GからIはそれぞれ同じ遺伝子の変異体（対立遺伝子）であるが遺伝子機能がどの程度残存しているかで表現型が異なっている。A 東京古型標準型。国立遺伝学研究所の竹中要が選抜した系統で、野生型系統として用いられており、日本に渡来した当初のアサガオもこのような色形をしていたと考えられる。B 雀斑（じゃくはん、そばかす）。園芸的には時雨絞（しぐれしぼり）と呼ばれる変異で、*DFR-B* 遺伝子に *Tpnl1* トランスポゾンが挿入している（Imagaki *et al.* 1994）。江戸期に現れた黒白江南花もこれと似た花だったと思われる。



A



B



C



D

写真6 江戸期の図譜にみる変化朝顔

A 文化15年(1818年)に出版された丁丑朝顔譜(ていしゅうあさがおふ)に載っている枝変わり(体細胞変異体)。立田遺伝子に挿入しているトランスポゾンが体細胞で脱離、再配列を起こすため、様々な葉や花の表現型が現れている。B 花壇朝顔通(1815年)に載っている立田変異。C 朝顔三十六花撰(1854年)に載っている変化朝顔。これは写真5Kと同じ糸柳葉であるが、花は八重咲(写真5C)である。D 同じ図譜に載っている車咲牡丹(写真5O)。杏葉館は当時の朝顔ブームを牽引していた鍋島直孝の号である。

種起源で多様な変異を保有していたものや、ツツジ類や桜のように原種が複数存在していたもの、中国等から渡来した植物と日本在来のものが交雑してバリエーションを増したナデシコ類やボケ等も前の実生型に加えて、このタイプにも分類することができる。なぜ種間雑種で変異が起こるのかという点についてはまだ正確に理解されていない面もあるが、異種間の交雑による種の幅を超えた変異の導入（花色など）、異種間による遺伝子発現パターンの違いによる変異（八重咲など）、異種間交雑によって遺伝子のメチル化の状態が変化し、トランスポゾンの転移が活性化する等の理由が考えられる。

5.5 改名型

これは、これまで述べてきた品種分化のパターンとは少し意味合いが異なるが、幕末から明治以降、欧米から導入された外国語の品種名は当時の日本人には馴染みがなかったため日本名に改名したものが含まれる。同様の傾向は、明治以降日本に入ってきたサボテン、多肉植物にも見られる。多くの場合、単に改名するだけでなく、その後、芽条変異型、実生型に移行して品種数を増やしている。

斑入葉ゼラニウム（錦葉天竺葵、葉変葵）は、当初、横浜植木が大正初期にイギリスから品種を導入したのが始まりで、初期の品種は以下のように日本語名に改名された。谷間の雪（Happy Thought）、富士の雪（Mme. Languth）、吹雪の松（Freak of Nature）、松江錦（Mme. Charellon）、神代（Mrs. Parker）、太陽錦（Sky of Italy）。その後、三河地方や新潟で実生、芽条変異による育種が進み現在まで保存されているが、現在、栽培者の高齢化や、温暖化による夏越しの困難さから絶滅の危機に瀕している（写真4D）。

6 失われた古典園芸植物

変異が起こりやすく一時は多くの品種があっても維持の難しいものや、金銭的価値を伴わないものでは失われたものも多く見られる。例えば、ネジバナ（小町蘭）の園芸品種は近年見出され、一時は高価で取引されていたが、栽培下の維持が意外と困難でブームも衰退してしまった。

蒲公英（タンポポ）は江戸後期から明治にかけて150を超える色変わりや変化咲きの品種が作られたが、栽培家も少なく根茎での長期の維持が困難なこともあり、ほとんどの品種が絶えてしまった（藤井 2003）。松本仙翁（マツモトセンノウ）も江戸時代中期（享保年間）には多くの品種が記載されているが、ほとんど絶滅し、現在また見つかった変わり花が選抜されている状態である（藤井 2008）。

7 新しい古典園芸植物

昭和後期～平成にかけて山野草の趣味家が自生地から変異体を集めたり、栽培下で実生育種を行い園芸植物化したものがある。近代的な栽培・育種技術も用いて、育種のスピードアップが図られており、ブームの立ち上がりも早い傾向がある。また、このブームの維持には一部の熱心な山野草業者が、品種の値踏みや普及の面で大いに貢献している。従来の古典園芸植物とあえて区別する場合は「新古典園芸植物」とでも言うべきであろう。

例として、オオミスミソウ（雪割草）が挙げられる（写真4E）。もともと自然集団中にも多くの変異が含まれており、江戸時代にも記録されているが、主に日本海側に分布していることや栽培技術の未熟さ故に普及しなかった。その後、昭和末期から主産地の新潟だけでなく、関東までそのブームが波及し、八重咲花等は高価で取引された。現在では一時よりは落ち着いているが、新しい古典園芸植物として確実に根付いている。実生による育種期間の短縮にはジベレリン（発芽を促進する植物ホルモン）が活用されており、遺伝法則を利用した効率的な育種が行われている。またランの仲間でもウチョウランはもともと山野草の栽培家が変わり花を集めている程度であったが、やはり昭和末期以降、実生株の育成に組織培養技術を取り入れ多くの品種を作出しブームとなった。他にもツワブキ（主に山採り）、フユノハナワラビ（山採り）、イワオモダカ（山採り）、ギボウシ（特にイワギボウシ：山採り）などを挙げるができる。

8 逆輸入された古典園芸植物

日本原産だが、それほど育種が進んでいなかった種、もしくは日本とは違う観点から改良され、逆輸入された植物もいくつか挙げるができる。中でもユリ類はよく知られており、種間雑種も利用し多様な発達を遂げた品種群が導入されている。写真2B、Cに示したギボウシの仲間もほとんどの原種が日本に自生しており、江戸時代に生まれたカピタン、文鳥香などの品種が現在まで保存されている。しかし、栽培が易しく増殖効率が高いため、金銭的価値を伴う古典園芸植物として発達せず品種も少なかった。一方、海外では日陰の庭の植栽材料として着目され、主として大型品種が数多く育種された。伝統的な大型の品種である、寒河江は欧米でもSAGAEで流通している。

ツバキとサザンカも日本を代表する古典園芸植物であるが、両者は欧米では明確に区別されていない。カリフォルニアのヌッチオなどによって盛んに育種され、佐助などに代表される、日本の美的基準からは逸脱した豪華な巨大輪花や有香花、黄色花などが育成されている。長崎県五島で見つかった玉之浦はその珍しい覆輪模様の花が着目され、これから作出された品種（Tama Americana等）も広く流通している。これらの品種

群は欧米の手法や価値観で育種されているため、厳密に言えば同じ植物でも日本で育種された品種とは切り離して考えるべきである（写真4F）。

9 特殊な古典園芸植物・変化朝顔のドメスティケーション

古典園芸植物は前述したような様々なドメスティケーションの過程を経て品種の多様化が起こり、鑑賞・保存されてきている。これらの変異を保存するに当たって、これから述べるアサガオ以外は多年性草本もしくは木本のため、無性生殖による品種の保存が容易であり、種子で繁殖する植物のように数世代にわたって品種を純化する等の操作は必要ない。そのため、比較的単純なドメスティケーションのパターンを経ていると言える。

一方、アサガオは表1に列挙した古典園芸植物の中で唯一種子によってのみ繁殖する一年生草本であるという点で一線を画している。そのため、品種の維持にも他の古典園芸植物とは異なる技術が必要となり、特異な古典園芸植物と言えるであろう。しかし、トランスポゾン（動く遺伝子）の転移の活性化と変異の誘発、および変異の人為的選抜による品種の確立は他の古典園芸植物と類似の過程を経ており、アサガオを調べることで他の植物のドメスティケーション過程を理解するための有用な知見を得ることができる。

アサガオは大正末期、メンデルの法則の再発見以後、今井、萩原をはじめとする日本人研究者によって遺伝学的解析が行われてきたため、遺伝学的な知見が豊富である（Imai 1938）。また近年の分子生物学の発達により、花の色や模様はもちろん、形に関わる変異の原因となる遺伝子も同定・解析されてきた（星野ら 2002; Iida *et al.* 2004; Iwasaki and Nitasaka 2006）。そのため、ドメスティケーションに当たって変異を起こした遺伝子の特定が可能になり、その構造からドメスティケーションの過程を推測することができるようになってきた。

9.1 アサガオの由来

アサガオはヒルガオ（Convolvulusae）科・サツマイモ（*Ipomoea*）属に属する草本双子葉植物で、*Ipomoea* 属は全体で約500種から構成され、これらは主に中央～熱帯アメリカ（中南米）に分布する。ヒルガオ科には園芸植物や作物として利用される植物の種数は少ないが、それらのほとんどは *Ipomoea* 属に属する。花き園芸に利用されている植物として、専ら日本で育種されたアサガオ（*Ipomoea nil*）および、品種数はアサガオより遙かに少ないが主に欧米で育種されたマルバアサガオ（*I. purpurea*）以外では、ルコウソウ（*I. quamoclit*）、ヨルガオ（*I. alba*）、ソライロアサガオ（*I. tricolor*）等が挙げられるが、これらはわずかに花色変異がある程度である。作物としては、ヨウサイ（空芯菜 *I. aquatica*）と世界的に見ても非常に重要な作物であるサツマイモ（*I. batatas*）がある。

アサガオの原種は日本には自生しておらず、これまで採集された国外の系統として、「北京天壇 (1938年 木原均 採集)」、「ネパール (1952年 中尾佐助)」、「アフリカ (ギニア, 1956年 古里和夫)」や「ブラジル (サンパウロ, 1981年 杉山信太郎)」などがある。また最近に、アメリカのオースチンらのグループが中央～南アメリカから多数の野生系統を採集している。

アサガオ (*Ipomoea nil*) はこのように汎世界的に分布しており、原産地について諸説あるが、近縁種の種数や、自然分布等から見ても、他の *Ipomoea* 属植物と同様に、中南米原産だと思われる。他の地域の系統はその薬効を利用する目的で人為的に導入されたことが疑われる。この日本に渡来する以前のドメスティケーションについては今後の研究が待たれる。アサガオの地方系統および近縁種の DNA 塩基配列を用いた解析 (AFLP 法) によるとアフリカ系が最も祖先種に近いと考えられた (仁田坂 1998)。しかしアフリカ系は、メキシコやブラジル等の中南米由来の系統に形態が酷似しているため、中南米から導入された栽培系統の可能性が高い。詳細は中南米のアサガオも入れた解析を待つしかないが、アサガオが中南米地域原産だという説に矛盾しない。

9.2 園芸史

前述したように、アサガオは日本原産の植物ではないが、日本においてのみドメスティケーション (園芸化) が進み、これまで数多くの品種が作られ現在まで保存されてきている。また現在でも育種が行われており、最近のブームによってまたその品種数を増やしつつある。アサガオの品種は、花が大きく、色や花の模様を鑑賞する大輪朝顔と、花や葉の形の変化を鑑賞する変化朝顔に大別することができる。ここではアサガオの園芸史に重点を置き、どのような過程を経て現在のような多様な品種が生まれたのか述べてみたい。

9.2.1 黎明期

中南米地域起源のアサガオは、汎世界的に伝播し、今から1200年ほど前の奈良時代、中国を経由して日本に渡来したと考えられている。また、先に述べた DNA 解析の結果からも日本のアサガオは北京の系統に最も近いことが示された (仁田坂 1998)。当初は朝顔とは呼ばれておらず、主に薬 (強い下剤=峻下剤) として用いる種子を牽牛子 (けんごし)、植物体を牽牛と称していたようであり (和気 791)、次第に花を觀賞する目的でも栽培されるようになったと考えられる。その後もいくつかの文献で触れられているが、巖島神社保有の国宝「平家納経」には、野生型 (並) 葉の群青色のアサガオが初めて描かれている (写真 5 A; 平 1164)。アサガオと同様に、ブレ・コロンブス時代に新大陸の植物が旧大陸に到達した例としては、同属の作物であるサツマイモ (*Ipomoea batatas*) がある。コロンブスのはるか以前からポリネシア地域で栽培されていたこと

が知られているが、実際の伝達手段・経路については様々な議論があり、人為的な導入がもっとも有力だとされている（内林 2006）。アサガオもどのようにして新大陸から旧大陸に導入されたかは推測の域を出ないが、その薬効から人為的に散布された可能性は十分考えられる。また、アサガオにごく近縁のノアサガオ (*Ipomoea indica*) は海岸に沿って分布しており、海流による種子散布が指摘されているが、アサガオでも可能なのかもしれない。

江戸時代までの長い期間、アサガオの突然変異体は記録されていない。青一色だったアサガオにおいて、最初に記録に出てくる突然変異は白花であり、江戸時代初期（水野 1664）に記載があるため、それより以前に起こった変異であると考えられる。白花が最初に記録されているのは、その色が目立つこともあるが、青いアサガオの色素（アントシアニン）の合成には多数の酵素遺伝子が関与しているため、機能を喪失することで白花になる遺伝子（標的）の数が他の花色よりも多いためであろう。その後も18世紀中頃までは、紅紫色 (*mg*) や、瑠璃（濃色）、二葉朝顔（矮性）が記録されている程度で品種類はそれほど増えていない（狩野 1692; 伊藤 1695）。

その後、備中松山（現在の岡山県高梁市）で、黑白江南花（こくびやくこうなんか）と呼ばれた、珍しい絞り咲きのアサガオが出て、これがその珍奇さ故に江戸や京都に伝わり栽培されたようだ（阿部 1758; 伊藤 1759; 平賀 1763）。この咲き分けや絞り模様の花をつける黑白江南花の出現はその後に突然変異体を多数生み出したトランスポゾン（動く遺伝子）の転移の活性化を示している（写真 5 B）。

9.2.2 江戸時代・文化文政期（第1次ブーム）

黑白江南花のような系統のゲノム中ではトランスポゾンが盛んに転移し、色や形を支配する遺伝子に挿入し、新規変異を作り出していった。トランスポゾンの誘発する変異の多くは、遺伝子に挿入することで、その機能を喪失させる劣性突然変異であるが、アサガオは自家受粉する性質（自殖性）が強いため、容易に変異がホモ接合となり見た目の違いとして現れてくる。前述したように、この時期に前後して他の古典園芸植物の突然変異体（品種）が数多く発見されている。このように観察眼の肥えた植木屋や庶民が多くなったという時代背景もあって、現れてきた突然変異体を見逃さなかったのであろう。

文化8年（1811）ごろから急激に変異が出現したと記録にあり（秋水 1817）そうして、次々と出現してきたアサガオの突然変異体（変化朝顔）を集め、鑑賞する者が現れ、ブームとなった。最初は大坂で盛んになり、すぐに江戸にも波及して、それらのアサガオを集めた木版刷りの図譜が刊行された。このころは比較的単純なアサガオを鑑賞していたようだが、現存するほとんどの変異が出そろっている（写真 6 A, B）。また比較的濃色の黄色花など現在では見るできないアサガオも存在したようだ。

9.2.3 江戸時代・嘉永安政期（第2次ブーム）

その後、幕末に近い、嘉永安政期（1850-）には、再び第2次ブームとも言うべき隆盛をみせ、多くの図譜が出版されている。これらを見ると、文化文政期に起こった変異を組み合わせた、より複雑で珍奇なアサガオを鑑賞していたことがわかる（横山1854）。第一次ブームのアサガオと違ってこれらの鑑賞用のアサガオ（出物）は不稔のため、親木とよばれる不稔変異をヘテロ接合で持つ採種用の株から採種していた。また、この時期、葉や花の色や形を順に記述していく命名法が確立している（写真6C, D）。文化文政期の花の優劣を記した番付表にもこの走りが見られ、アサガオ以外にも花火などの名称にも見られるため原型は何に由来しているかは不明である。この命名法を用いる理由として、ヘテロ接合の状態ですら突然変異形質を維持しているため、同じ系統から様々なアサガオが分離し、植物体ごとに花銘をつける必要があったからであろう。また、興味深いことに、多数の突然変異形質が複合した個体を観察するだけでは知り得ない、個々の変異体の名称を組み合わせて書かれており、栽培を通して、それぞれの形質が独立に遺伝、分離してくることを観察し、鑑賞用の複雑な株はそれらが複合したものだということを経験的に知っていたからなのかもしれない。日本人は様々な現象に法則性を見いだそうとする習慣はなかったため、メンデルの法則には到達し得なかったが、遺伝法則の本質的な部分は経験的に掴んでいたとすれば面白い。

9.2.4 明治から昭和初期（第3次ブーム）

明治になり、日本伝統の文化だけでなく植物なども顧みられなくなるが、その後中期ごろから再び、単純なアサガオ系統が栽培されるようになる。各地に散逸していた変化朝顔が探索され、それらを再び集めて栽培するものが現れ、第3次ブームとも言うべきアサガオブームを迎え、各地でアサガオの同好会が結成された。人為交配も駆使して、昭和初期まで、次第に洗練された系統が鑑賞されるようになり、特に、変化朝顔では、獅子咲、獅子咲牡丹、車咲牡丹、采咲牡丹の4ジャンルに絞って高度な系統が育成された。また、今日では一般的な大輪朝顔（洲浜；*retracted*）の育種もすすみ、変化朝顔から転向する者も多かったという。逆に一部の系統のみ偏重し育種が進んだ結果、栽培が容易で鑑賞価値が低いとされた系統群、例えば、手長牡丹（*deformed*; *de*）や燕（*miniature*; *mi*）、桐などの突然変異を含む系統は失われてしまった。

9.2.5 戦後から現在まで

江戸時代から連続と保存されてきていた変化朝顔の系統も、第2次世界大戦の影響でその多くが失われた。しかし幸いなことに、山高桂（名古屋）、小川信太郎（伊賀上野）、中村長次郎（大阪）など極く少数の愛好家が種子を保存していた。特に、山高が戦前の種子を密封保存していたものを戦後発芽させたこと、国立遺伝学研究所（三島市）の竹

中要が種子の収集・保存活動を行ったことによって、現在でも江戸時代に生まれた基本的な変異の多くは残っている。これらの系統をもちいて、戦前レベルの変化朝顔の再現が試みられ、様々な系統が再び作出された。その後、渡辺好孝（川崎）により変化朝顔研究会が結成され、愛好家レベルでの栽培が続いていた。1999年より国立歴史民俗博物館（千葉県佐倉市）において、辻誠一郎（現・東大）や筆者によって始められた変化朝顔の展示を契機として再び栽培人口が増加しており、第4次ブームとも呼べる栽培ブームを迎えている（仁田坂ら 1999）。

9.3 突然変異原としてのトランスポゾン—*Tpn1*ファミリー

ほとんどの生物に、様々な種類の転移可能なDNA単位（トランスポゾン、動く遺伝子）がゲノムのかなりの割合を占めるくらい存在していることが近年のゲノム解析でも明らかになってきた。

アサガオで転移し、様々な突然変異を誘発しているトランスポゾンは*Tpn1*ファミリーとよばれる共通の末端配列を持つトランスポゾンに限定される（Inagaki *et al.* 1994; Kawasaki and Nitasaka 2004）。これらは近縁種にも多数存在しているが、転移は抑制されており、園芸史の項でも述べたように日本に渡来してからの長い間転移していなかったようである。しかし、黑白江南花のようなトランスポゾンの転移が活性化した系統の出現が契機となり、その子孫から多数の変異体が出現したと考えている。写真6Aに示している「美人揃」も第一次ブームの図譜からとったものであるが、トランスポゾンの転移による、枝変わり（体細胞突然変異）を示している（秋水 1817）。他にも、同じような体細胞突然変異を起こしたアサガオが載せた文献もあり（四時庵 1817）、江戸時代の人もこれらを不思議に思い、七福神、四季の友等のその変わり易い性質にちなんだ名称をつけていることがわかる。同時期に栽培法を書いた本も出版されており（秋水 1818）、これらの文献から、この時期のアサガオの突然変異体は現在保存されているものと比べて不安定なものが多かったようである。

トランスポゾンの大部分は塩基置換や再配列によって転移能を失っているが、活性があるものでも、宿主によってプロモーター配列等が高度にメチル化されることで転移が抑制されている。ところが、様々な園芸植物でも知られているように、稀に、あるトランスポゾンの転移活性が高まった系統が出現する。理由はまだ不明な点も多いが、ある種のストレスや宿主側のメチル化を維持する装置の突然変異などによってメチル化が解除されることが原因となり、トランスポゾンの転移が活性化することが知られている（Miura *et al.* 2001）。また、確立して時間が経っているため挿入変異が安定化している系統でも、交配によって遺伝的背景が入れ替わると再び転移が活性化することをしばしば経験している。そのため、栽培人口の増加と、異なる遺伝的背景を持つ系統との自然交雑の機会の増加も、その後のトランスポゾンの転移を促進したのではないかと考え

ている。

トランスポゾンが挿入している部位から離脱しても、もとの野生型の塩基配列には戻らず、挿入していた痕跡（数塩基の挿入配列＝フットプリント）を残す場合が多い。そのため、現在トランスポゾンの挿入が見られなくても、その部位に過去トランスポゾンが挿入していたことが推測できる。

これまで見つかったアサガオの *Tpn* トランスポゾンは、自分自身で転移することができない非自律性のトランスポゾンであり、ゲノム中に500–1,000コピーと多数存在する（Kawasaki and Nitasaka 2004）。また、非常に興味深いことに、これらの *Tpn* を転移させる酵素（転移酵素）をコードする自律性のトランスポゾンはゲノム中にわずか1コピー、それも自分自身は動けない形で染色体上のある位置にホモ接合の状態で存在した（横山 私信）。またこの自律性トランスポゾンはアジア産の系統には全て共通で存在するが、アフリカや中南米の系統には存在しなかった。トランスポゾンは転移を繰り返す。

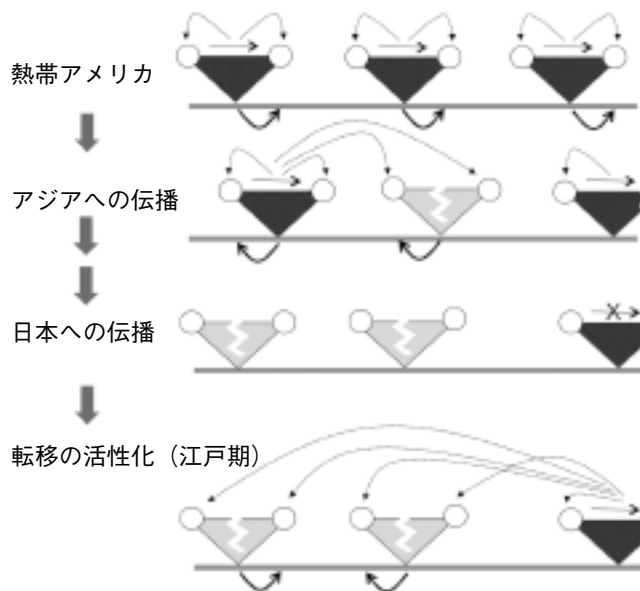


図1 アサガオにおける安定な自律性トランスポゾンの生成

当初原種のアサガオのゲノムには自分自身で転移できる自律性のトランスポゾン（黒色の三角形）が多数存在していた。このトランスポゾンから転写（水平の矢印）・翻訳される転移酵素（白丸）がトランスポゾンの末端に作用して別の染色体上の位置に転移する。このトランスポゾンが転移する際にしばしば内部の配列に欠失や塩基置換を起こし、転移酵素を作れなくなる（非自律性トランスポゾン；グレーの三角形）。しかしこのトランスポゾンも他から転移酵素を供給されると転移することができる。アジアに伝播する際に偶生じた片方の末端配列が欠失したトランスポゾン（右端）は転移酵素を他のトランスポゾンに供給することはできるが自分自身は転移できないので、転移酵素遺伝子は安定に保持された。その後、宿主によるメチル化等によってトランスポゾンの転移が不活性化されていたが、江戸時代の後期、唯一残っていたこの自律性トランスポゾンが再び活性化し、非自律性のトランスポゾンの転移が起こり多くの挿入突然変異を誘発した。

返す際に塩基置換を起こしてしまい活性を失うことが多いが、アサガオがアジアに広まる際に偶然できたこの自律性トランスポゾンには転移できないため、塩基置換を起こさず、現在でも活性を保ち続けているのである。もしこの偶然がなかったらアサガオは変異もほとんど起こることがなく、園芸植物として鑑賞されることはなかったであろう(図1)。

9.4 江戸期の育種および系統保存の方法

前にも述べたように、アサガオは古典園芸植物の中でも唯一、種子のみで繁殖する一年生草本ということで特異な存在である。また幕末のころの図譜に見られるように(写真6B, C)、不稔のアサガオが専ら鑑賞されていた。江戸時代の栽培家はどのようにしてこれらの不稔のアサガオを種子で維持していたのかであろうか。

文化文政期の図譜(四時庵 1817; 仁田坂ら 1999)を見ると、この当時、既に不稔変異(出物)をヘテロ接合で持つ種子のできる株(親木)から採種することが行われていたようである(図2)。また、トランスポゾンによる変異の本質を理解しているような記述や、遺伝性の変異と一時的な彷徨変異の違い、花と葉の形質に相関があること(多面発現)にも着目している。これらの内容は現在の知識に照らして見ると必ずしも正確ではないが、この時期すでにこのようなレベルに達していたというのは驚くべきことであり、このような知識があったからこそ突然変異体を後代まで残すことができたのであろう。

その後、第二次ブームの際の図譜は文化文政期のものとは違い、栽培・育種法は秘伝とされたためか記載されておらず優れた花の図だけしか載せていない(写真6B, C; 横山 1854)。そのため、このような複数の変異が重なった多重変異体をどのようにして作り出したのか想像するしかないが、これらのアサガオは人為交配によるものではなく、全て昆虫等による自然交雑したものから選抜したものだと考えている。なぜなら、この時期の栽培家と明治以降の栽培家に断絶があったわけではない点と、明治中～後期に初めて人為交配の方法が紹介された際、驚きを持って迎えられ、すぐに広まった点からである(賀集 1895)。この当時、多くの変ったアサガオの系統が集められ同所で多数栽培された結果、昆虫による自然交雑が加速されたであろう。そして、交雑を起こした個体は、交雑していないものとは、子葉の形や色が違い、これが次代でより複雑なアサガオが生み出すことを知っていたのではないだろうか。

また、他の植物の変異体と比べて、変化朝顔では一つの突然変異が花や葉だけでなく、子葉にも表現型をあらわす(多面発現をする)変異が多く保存されており、これは突然変異体が最初に芽生えの段階で見つかりやすかったことや、ここで述べた不稔の出物を、維持する際に、早い段階で鑑別できるものが優先的に維持されてきたためだと考えている。また、このことは当時の栽培家が子葉の段階でアサガオを鑑別していた証拠である。

9.5 遺伝子構造から探る不稔アサガオの起源

前項で述べたように、一度系統が確立すれば、不稔変異でも親木で維持することが可能で、次代で再び不稔変異が分離するため問題ないが(図2)、最初にこれらの不稔変異体が出現した際、種子ができないため維持は不可能であったはずである。この点がア

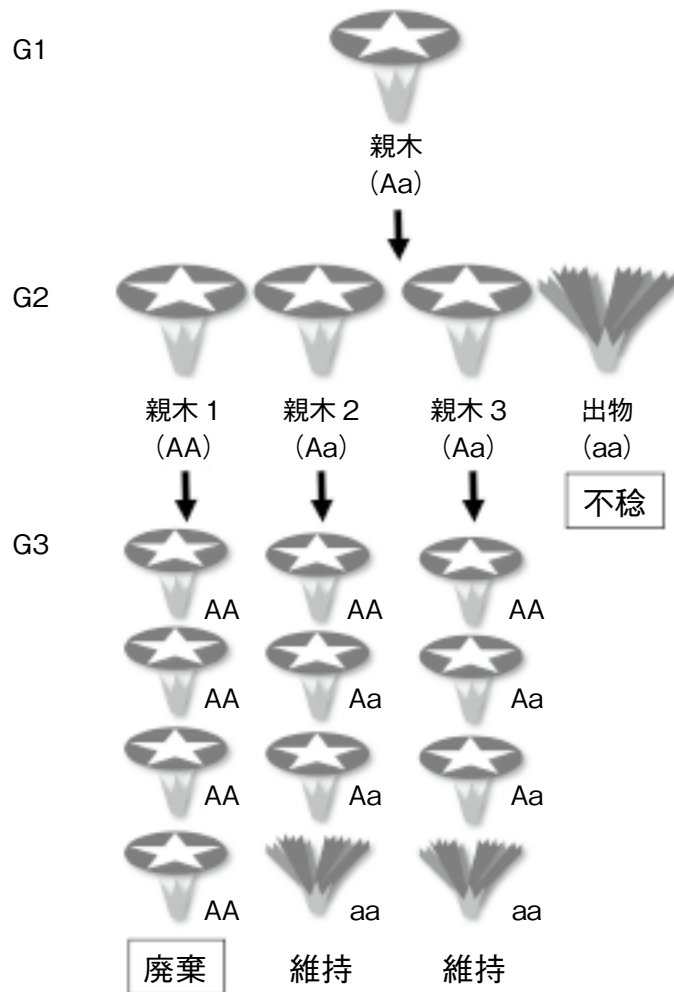


図2 変化朝顔の維持の模式図

親木と呼ばれる不稔変異(出物)をヘテロ接合で隠し持つ野生型株から採種し、それを播種すると、アサガオの高い自殖性のため、次代(G2)ではメンデルの法則で出物が分離する。この出物からは不稔のため採種できないが、兄弟株(親木)から株別に採種し、次代(G3)で再び出物が出てくる親木2と3由来の種子のみ残していく。また、親木1から採った種子は出物が出ないため廃棄する。このことを繰り返すことで江戸時代から変化朝顔が維持されてきた。これは1個の不稔変異を持つ単純な例であるが、実際には2~3個の不稔変異をヘテロ接合の状態でも維持している系統が多く、出物の出現率はもっと低くなるが、基本的な方法は同じである。

サガオの園芸化過程における最大の謎であった。しかし、最近になって、これらの不稔変異の原因となる遺伝子が筆者のグループによって次々とクローニングされ構造が解析された。その結果、文献だけでは知り得ないことが明らかになり、この疑問に答えることができるようになった。

9.5.1 牡丹変異

アサガオの多くの系統に、花を豪華にして鑑賞価値を高めるため、牡丹 (*duplicated; dp*) と呼ばれる花卉数を増加させる変異が導入されている (写真 5 D)。この変異では、雄しべと雌しべが花卉とがくに転換しているため、完全に不稔であるが、江戸時代の第一次ブームの際の文献には既に記載されている。では、この牡丹変異はどのようにして最初に保存されたのであろうか。この疑問に答えるヒントとして、花卉化の程度が弱いため種子を結ぶ八重咲 (*petaloid; pt*) 変異があった (写真 5 C)。これは本来、牡丹とは別遺伝子座の変異とされていたが、実は、牡丹と八重咲間の交配実験によって、同じ遺伝子の変異であることが明らかになった。

この牡丹や八重咲の原因となっている遺伝子は、花の生殖器官である、雄ずいや雌ずいを作る C 機能 MADS-box 遺伝子であった。変異体の遺伝子構造を解析すると、八重咲変異体には完全な長さのトランスポゾン (*Tpn109*) が挿入していた。また、牡丹変異には 3 タイプの遺伝子構造を持つ対立遺伝子 (牡丹 1 ~ 牡丹 3) があることが明らかになったが、全て牡丹遺伝子および挿入している *Tpn109* に欠失を持つものであった。興味深いことに牡丹 3 と名づけた稀な対立遺伝子には牡丹遺伝子の下流に *Tp132* という別のトランスポゾンが挿入しており、他の全ての牡丹対立遺伝子にも、この *Tpn132* が過去挿入していた痕跡 (フットプリント) が存在した。これらの対立遺伝子の構造とその表現型、稔性の違いから明らかになった牡丹変異の生成過程を図 3 に示した。まず、花卉の増えた八重咲変異体が見つかり、これは稔性があるため維持に成功した。次に挿入しているトランスポゾンが転移・再配列を起こし強い表現型を示す牡丹変異が選抜された (平本 私信)。牡丹は不稔ではあるが、ヘテロ接合で牡丹変異を持っている八重咲系統は稔性があるため、毎世代、牡丹が分離する株を選抜することで維持してきたのであろう。

9.5.2 裏表を決める遺伝子

変化朝顔では芸と称して、花や葉の形がより変わった奇態を示すものが珍重される。その中の主要なジャンルとして獅子 (*feathered; fe*) 変異を基本とした系統群がある (写真 5 Q ~ T)。現在保存されている獅子系統は不稔であり、風鈴や管弁と呼ばれる管状の花弁を持ち、葉も裏側を表にしたように抱え込んでおり、蔓も著しく屈曲する。挿入している *Tpn102* トランスポゾンを指標にしてこの獅子変異の原因遺伝子の単離に成功

したが、その原因遺伝子は器官の裏側（背軸側）の運命を決定している遺伝子であった（Iwasaki and Nitasaka 2006）。

獅子系統には、異なる表現型を示す系統が保存されており、これらは別の対立遺伝子によるものと考えられていたが、これらの獅子突然変異遺伝子の構造を解析したところ全て同じ構造をしていた。また、強い表現型を示す風鈴獅子系統（写真5 R）と野生型系統（写真5 A）を交配すると、F2世代で、乱獅子（写真5 Q）と呼ばれる弱い表現型の個体が分離してきた。この乱獅子は、第一次ブームの文献にも記載されており、稔性がある（壺天堂 1815）。つまりこの獅子系統については、前述の牡丹変異の例とは異なり、まず単純で稔性のある獅子変異（乱獅子）が保存され、その後強い表現型を示す系統を選抜していく過程で、獅子変異の表現型を強化するような変異を持つ系統が選ばれたと考えられる（図4）。また、この過程で花や葉だけでなく、生殖器官も退化が著しくなり不稔になったが、牡丹の場合と同様にして親木（ヘテロ株）を利用して維持されてきたのであろう。最近、獅子の表現型を強める変異の1つとしても働く筐 (*delicate; dl*) 突然変異の原因遺伝子の単離に成功したが、これもやはり器官の裏側の運命を決定づける遺伝子であった（写真5 E; Tabuchi 1935; 黒木 私信）。現存するアサガオの形態形成突然変異体には、他にもお互い表現型を強め合うものが多く知られているため、裏表（向背）軸形成に関わるものが多く含まれると考えている（写真5）。朝顔以外の木本の古典園芸植物にも雲籠などと呼ばれる、シュートが屈曲する変異体が知られており、同様の変異体の可能性がある。

他にも幕末から明治にかけて出現した不稔の変異体はあるが（燕・手長牡丹など）これらは親木を使って維持する方法が確立した後に出現しているため、出現当初から、他の出物系統同様に維持が可能だったと推測している。

10 おわりに

これまで見てきたように、日本人は様々な植物から、希にしか起こらない斑入りや花色、葉や花、茎の形態に関する変わり物（突然変異体）に価値を見出し鑑賞してきた。珍奇な変異（品種）を得る動機として、植物によっては高額で取引されるため、投機目的の部分も大きかったようであるが、金銭的価値を伴わない植物でも数多くの品種が残されており、これらは知的好奇心を満たすために新規の品種が探索、保存されたのではないだろうか。今回、詳細に述べることはできなかったが、古典園芸植物のいろいろな品種について、その発見に至るまでのエピソードが知られているものがあり、これらは人と植物の関わりを考える上で非常に興味深い。

多くの古典園芸植物のドメスティケーションの過程は他の作物等に比べると比較的単純であるが、アサガオに見えないような形態を示す変化朝顔では不稔変異を種子で維持

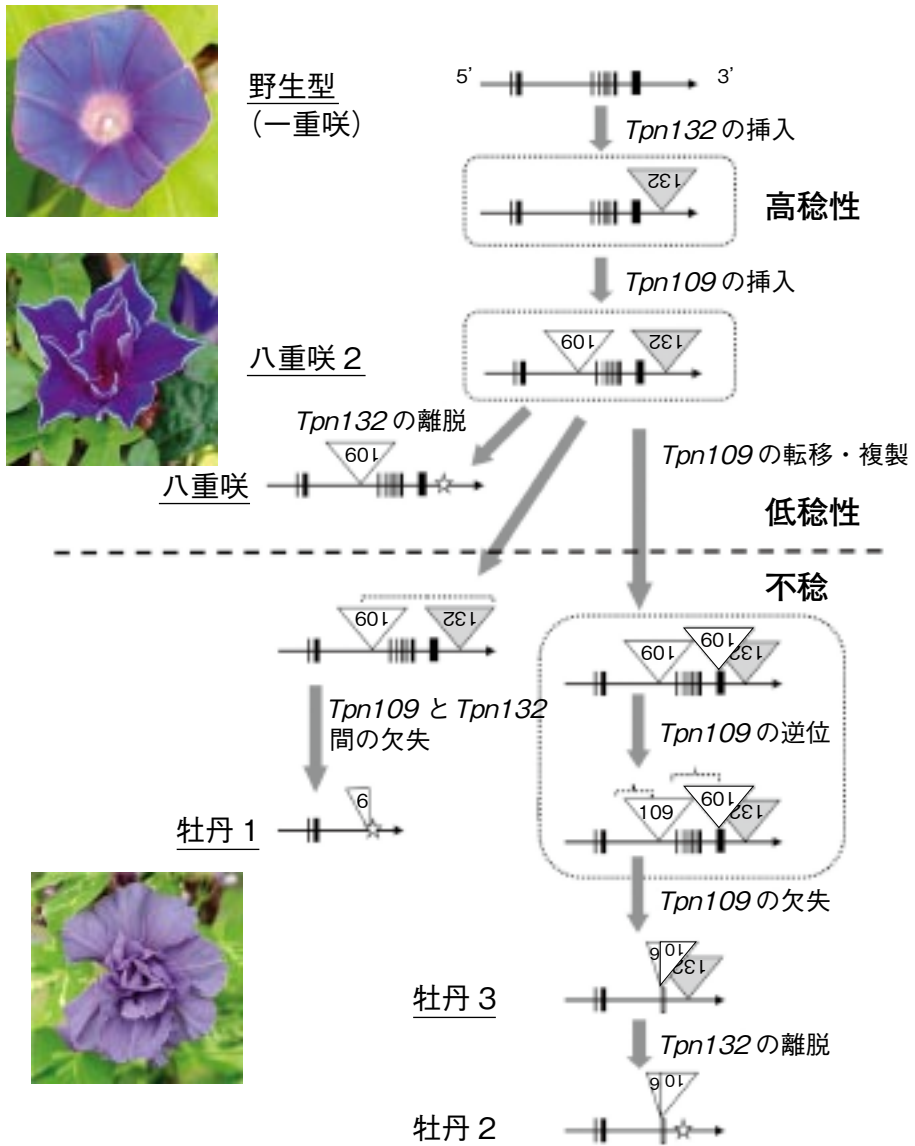


図3 稔性のある八重咲から不稔の牡丹が生成したモデル

遺伝子構造と花の表現型、稔性の関係を示している。まず、トランスポゾン *Tpn132* が既に挿入している一部の野生型牡丹遺伝子の第2イントロンに、*Tpn109* が挿入して稔性のある八重咲が出現した。次に *Tpn109* と *Tpn132* の間で再配列を起こした牡丹1が生じた。また、複雑なゲノム構造を持つ牡丹2、牡丹3も同様の過程を経て独立に選抜、維持された。破線で囲った変異遺伝子は現在では見つかっていないが、現在の遺伝子構造ができる前の中間体として、過去存在していたことが推測される。星印で示した部分は過去 *Tpn132* が挿入していたことを示す痕跡配列（フットプリント）である。

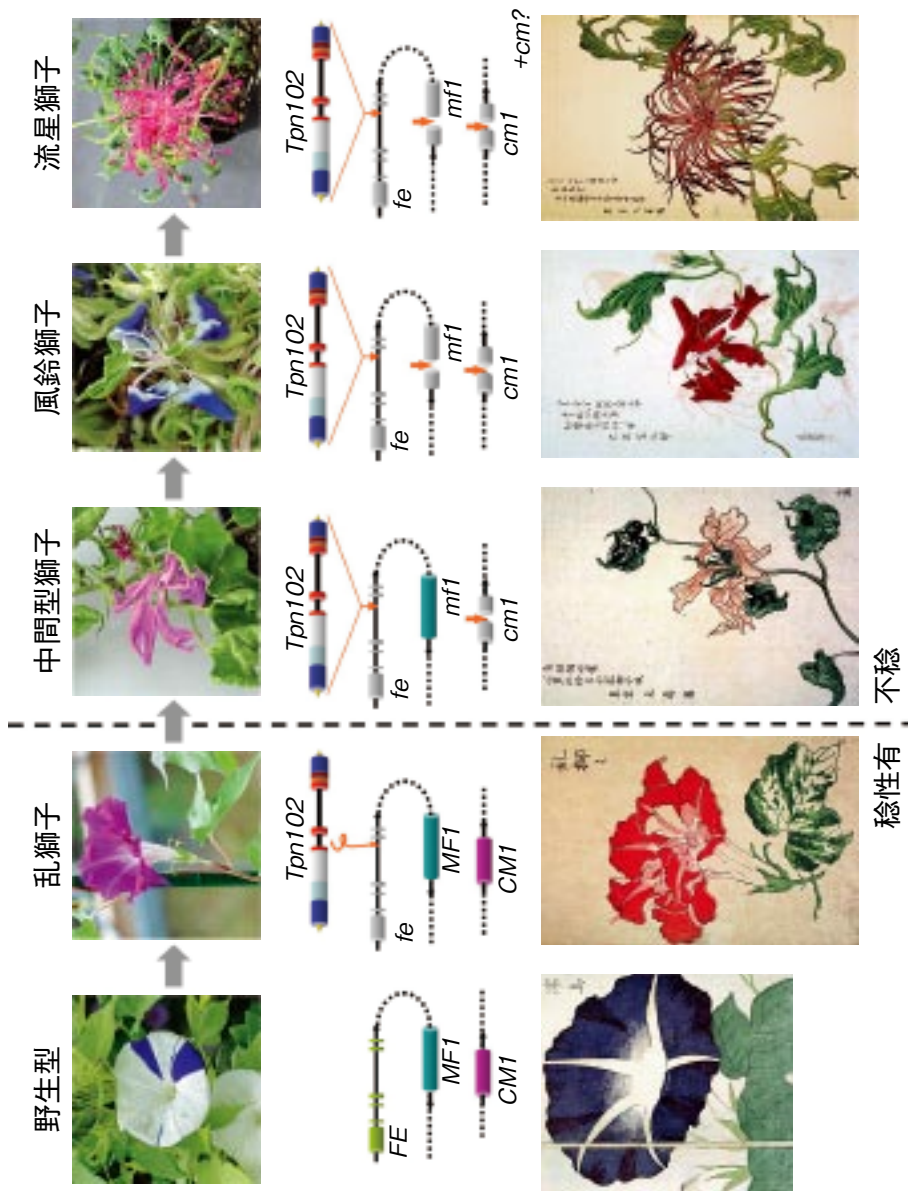


図4 獅子変異を持つ系統の表現型と保有する変異遺伝子の変遷
 現存する系統の写真と、対応する図譜や朝顔会報の図と対応させている。江戸時代後期に出現した獅子変異体(乱獅子)から鑑賞価値が高い系統を選抜することで、結果的に獅子の表現型を強める変異が蓄積し不稔の多重変異体となった。それぞれの獅子系統のタイプ名と文献の出典は以下通りである。野生型、乱獅子(花壇朝顔通 1815)、中間型(じょう久会雑誌 1902)、風鈴獅子(東京朝顔研究会報 1920)、流星獅子(東京朝顔研究会報 1929)。流星獅子には風鈴獅子に加えて、未同定の変異が含まれる。

する必要があるため、高度な系統保存技術が発達した。ここで遺伝子構造から見てきた牡丹、獅子変異の例を見ても、いずれも単一起源の稔性のある弱い変異の維持から出発して、最終的に不稔で強い表現型の系統の維持に成功している。しかし、牡丹変異の例では挿入しているトランスポゾンが再配列を起こした強い対立遺伝子を選抜しており、獅子変異の例では獅子変異自体には変更はないが、他の変異との多重変異体を選抜することによって更に強い表現型の系統を得ている。このように江戸期の栽培家が経験則で選抜育種に用いてきた手法は、現在の遺伝学や育種学から見ても非常に理にかなったもので、現在でも同じ手法が用いられている。当時の先進性と観察眼の鋭さには全く驚かされる。

謝 辞

本原稿を書く機会を与えてくださった山本紀夫先生はじめ、ドメスティケーション研究班のメンバーの先生方、未発表のデータを提供してくれた大学院生の横山講平君、平本哲也君、藤本（黒木）理恵さんに心から感謝いたします。

文 献

阿部照任・松井重康

1758 『採薬使記』備中岡山岡山県高梁市。

Doebley, J.

2004 The genetics of maize evolution. *Annual Review of Genetics* 38: 37-59.

藤井昌治

2003 「幻の伝統園芸植物 蒲公英 タンポポ」『園芸世界』23(3): 4-7。

2008 「センノウ *Lychnis* の仲間 VI」『園芸世界』28(4): 20。

平賀源内

1763 『物類品隲』江戸。

堀内一博

1995 『富貴蘭—230種の特徴と楽しみ方』東京：三心堂出版社。

星野 敦・森田裕将・飯田 滋

2002 「花を彩る遺伝子」『蛋白質核酸酵素』47: 210-216。

Iida, S., Morita, Y., Choi, J. D., Park, K. I., Hoshino, A.

2004 Genetics and epigenetics in flower pigmentation associated with transposable elements in morning glories. *Adv Biophys.* 38: 141-159.

Imai, Y.

1938 Genetic literature of the Japanese morning glory. *The Japanese journal of genetics* 14: 91-96.

- Inagaki, Y., Hisatomi, Y., Suzuki T., Kasahara, K., Iida, S.
1994 Isolation of a *Suppressor-mutator/Enhancer*-like transposable element, *Tpn1*, from Japanese morning glory bearing variegated flowers. *Plant Cell*. 6: 375-383.
- 伊藤伊兵衛
1695 『花壇地錦抄』江戸。
- 伊藤若冲
1759 『向日葵雄鶏図』京都。
- 岩佐亮二他
1984 『朝日園芸百科 古典草花』東京：朝日新聞社。
- 岩崎常正
1818 『草木育種』江戸。
- Iwasaki, M., and Nitasaka, E.
2006 The *FEATHERED* gene is required for polarity establishment in lateral organs especially flowers of the Japanese morning glory (*Ipomoea nil*). *Plant Molecular Biology* 62: 913-925.
- 狩野重賢
1692 『草木写生春秋之巻』江戸。
- 柏岡精三・萩巢樹徳
1997 『絵で見る伝統園芸植物と文化』鎌倉：アボック社。
- 賀集久太郎
1895 『朝顔培養全書』東京：平瀬種禽園。
- Kawasaki, S., Nitasaka, E.
2004 Characterization of *Tpn1* family in the Japanese morning glory: *En/Spm*-related transposable elements capturing host genes. *Plant Cell Physiol*. 45: 933-944.
- 壺天堂主人
1815 『花壇朝顔通』大坂。
- 栗原信允
1833 『金生樹譜別録』江戸。
- Miura, A., Yonebayashi, S., Watanabe, K., Toyama, T., Shimada, H., Kakutani, T.
2001 Mobilization of transposons by a mutation abolishing full DNA methylation in Arabidopsis. *Nature* 411: 212-214.
- 水野元勝
1664 『花壇綱目』江戸。
- 水野忠暁
1828 『草木錦葉集』江戸。
- 仁田坂英二
1998 アサガオホームページ <http://mg.biology.kyushu-u.ac.jp/mg-files/phylogeny/index.html>
- Nitasaka, E.
2003 Insertion of an *En/Spm*-related transposable element into a floral homeotic gene *DUPLICATED* causes a double flower phenotype in the Japanese morning glory. *the Plant journal* 36: 522-531.

仁田坂英二・岩淵令治・辻誠一郎他

1999 『伝統の朝顔』千葉県：国立歴史民俗博物館。

農耕と園芸・ガーデンライフ共編

1967 『総合種苗ガイド・古典園芸植物編』東京：誠文堂新光社。

四時庵形影

1817 『阿佐家宝叢』江戸。

秋水茶寮

1817 『丁丑朝顔譜』大坂。

1818 『牽牛花水鏡』大坂。

鈴木助三・鈴木愛國

1971 『園芸植物大観6 原色古典園芸植物』東京：集英社。

Suzuki, Y., Saso, K., Fujioka, S., Yoshida, S., Nitasaka, E., Nagata, S., Nagasawa, H., Takatsuto, S., Yamaguchi, I.

2003 A dwarf mutant strain of *Pharbitis nil*, *Uzukobito (kobito)*, has defective brassinosteroid biosynthesis. *the Plant journal* 36: 401-410.

Tabuchi, K.

1935 The mutable behaviour of *delicate* genes in the Japanese morning glory. *The Japanese journal of genetics* 11: 227-233.

平 清盛 他

1164 『平家納経分別功德品』広島県佐伯郡宮島町：厳島神社。

塚本洋太郎他

1994 『園芸植物大辞典』東京：小学館。

内林正夫

2006 「コロンブス以前からポリネシアにあったサツマイモー概観」『薬学雑誌』126: 1341-1349。

和気広世

791 『葉経太素』山城国乙訓郡京都府長岡京市。

横山茶来

1854 『朝顔三十六花撰』江戸。

