Yoshihiko SAMATA¹⁾: Genetic studies on *Cosmos bipinnatus* V. Morphological development of flower-heads by the action of flower-type genes. (I) In single type, mal-formed types, and sub-petaled type. (With English summary, p. p. 39~40). Jap. J. Breeding Vol. 12, No. 1, 1962

コスモスの育種学的研究

V. 花型遺伝子の形態的発現 (1) 一重型, 舌状花奇形型,

副花弁型の発現について²⁾

佐 俣 淑 彦

(東京大学農学部)

I. 緒 言

遺伝子分析の結果(SAMATA 1958, 1959) から, コスモスの花型発現には, (1) 舌状花の発現に 2 種類の遺伝子が関係し, そのうち *S-s* 遺伝子は舌状花の正常な発現の有無を決定する major gene であり, *M^S* 遺伝子群は *ss* 遺伝子型に働いて, その集積程度の相異により, 舌状花奇形型の種々の段階を表現する minor gene であること。(2) 管状花の発現にも 2 種類の遺伝子が関係し, そのうち *D-d* 遺伝子は管状花の伸長の有無を決定する major gene であり, *M^D* 遺伝子群は *D* と共に働いて八重の表現度を決定する minor gene であることが推論され, 定議づけられた。

この実験においては, 花型遺伝子の構成を異にする各種花型が, 如何なる経過を辿って形態発生をして行くか各花型間の差異は花芽の形態的発達のいつ頃から互に明瞭となつて来るか, 等についての観察が行なわれた。このことによつて, 仮定された各遺伝子の機能発現の時期も形態的变化を通しておよそ推定し得るのではなからうかと考えた。この実験においては主に舌状花の発現に関する遺伝子の差による花型のみを取扱つた。

Table 1. Experimental materials

Phenotypes	Supposed genotypes
Single type (S)	<i>SSdd</i>
Subpetaled type (<i>M_s</i>)	<i>Ssdd</i>
Non-petaled type (<i>N_p</i>)	<i>ssdd</i>
Vestigial-petaled type (<i>V_t</i>)	<i>ssdd, M^S</i>
Tubular-petaled type (<i>M_t</i>)	<i>ssdd, M^S, M^S</i>

1) 1961 年 1 月 4 日受領

2) Contribution from Plant Breeding Laboratory, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, No. 38

II. 実験材料及び方法

実験に用いた材料は遺伝子型の明らかな次の諸系統を用いた (第 1 表)。

材料は圃場で開花させ, 花型の特徴から遺伝子型の推定に誤りない事を確かめた後, 茎の基部から頂端に至る各葉腋の花蕾を出来るだけ多数採集して固定検鏡した。

コスモスでは開花は頂端の蕾から次第に茎の下方に及ぶ。そのため花蕾は頂端の開花中のものから最下方の分化後間のない蕾までの種々の発育段階のものを一度に集めることが出来る。花芽の発育段階の時間的経過を知るのにはこの材料では不適當であつたため, 別に長日で花芽形成を抑制しておいた材料を急に短日条件に移して, 5 日毎に花芽を採集して発育段階を調査した標準の材料を作つておいて, これと蕾の大きさ, 発育程度を比較することにより, 材料の花芽分化後のおよその時間的経過を推定するための尺度として用いた。

固定は F. A. A. 中に長期間貯蔵し, 検鏡に際しては, 蕾の直径が 2 mm 以上のものについては, 解剖顕微鏡下で先ず蕾の外側を包む総苞を除去し, 頭状花の部分を探出して, 尖端をとがらせた針の先で舌状花及び管状花を分離し, 光学顕微鏡の 28 倍又は 70 倍の倍率で観察し, 撮影した。2 mm 以下の小さな蕾については, 切片を作り, デラフィールド・ヘマトキシリンで染色して観察撮影した。花型間の比較は同程度の発達段階の花芽の間で写真によつて行なつたが, 常に摘つた時期の花芽が得られるとは限らなかつた。観察は各花型について 2 個体又はそれ以上について行なつた。

III. 実験結果

(A) 一重型の頭状花の発達の一般的経過
最初に基本的花型である一重型 (S 型) を用いて, 舌状花並びに管状花の発達の一般的経過を観察した。第 1 図

Fig. 1.

(a) Longitudinal section of a vegetative apex. Wart-like protuberance is a leaf primordium.
 (b) Longitudinal section of floral apex after one week's short day treatment. Leaf-like structures are involucre.
 (c) Longitudinal section of a capitulate primordium (involucre removed). Wart-like protuberances are floret primordia.
 (d) Longitudinal section of a capitulate primordium (involucre removed). The formation of cup-like structures of florets is observable.
 (e) Longitudinal section of a capitulate primordium. Stamen and pistil primordia are visible in the center of some florets.

aは花芽分化前の生長点を示す。頂端はやや円みをもった隆起状をなし基部に葉の原基にあたる瘤状の隆起体をつけている。コスモスは短日に対して非常に敏感であるため、短日処理後1週間では次の第1図bに示すように明らかに花芽の分化を開始し、生長点は半球状の盛り上りを生じ、又上部は総苞を以つておおわれるようになる。此の時期には未だ管状花又は舌状花の原基の形成は見られない。

次に小花形成

期に入る。小花形成は円錐体基部から頂端に向つて順次疣状の円い突起として出現する(第1図c)。この突起は次第に大きさを増し半球体を形成する。次いで半球体の中央部即ち最尖端の生長が鈍り周囲の部分は益々生長して行く結果、隆起体は凸形から凹形に変形し、一種の盃状体として現われるようになる(第1図d)。管状花では続いてこの盃状体縁辺部に等間隔に5つの生長点を生じ、この部分が生長を促進する結果、5つの分離した裂片を生じこれは次第に増大して内方に向つて彎曲し、中央の凹所を上方から蔽い包むに至る(第1図e)。図に於ては各小花は中央から切半されており、中央に雄雌蕊の原基を見る。この5裂片は開花に際して管状花の5つの花弁の尖端(花冠片)となる。

舌状花に於ては、盃状体形成迄は管状花と同様に進行して行くが、花冠片の分化に際して明瞭に管状花との間に区別を生ずる。舌状花に於ては盃状体から引き続き5花冠片の形成を見ず、頭状花の内側方面に面した2花冠片は初めから形成されず、外方の3花冠片のみが伸長をつづける(第2図、第3図a)。

Fig. 2.

Cup-like primordium of a ray

5花冠片はその基部に発達する共通の生長帯の分裂と共に次第に上方におし上げられて裂片の下方は次第に筒状をなすに至る(第3図b)。

これより先、盃状体

Fig. 3. (a) Very early stage of a ray and (b) a disk in S type

- (c) Longitudinal section of a disk primordium enlarged. The globose protuberance in the center is the pistil primordium and those on both sides of it are the stamen primordia. The white zone encircling the lower part of the floret is the growing zone.
 (d) A considerably developed ray with three teeth

から5花冠片が完全に分化する頃には、雄蕊の基礎は5個の隆起体として花冠片の基部にそれと交互の位置に発達する(第1図e)。又雄蕊の原基形成にややおくれ小花軸の先端の凹みの両側に2箇の疣状の隆起を生じ、これは後に合体して雌蕊の花柱及び柱頭を形成するに至り下方の部分は周囲の組織と共に子房を形成するに至る。

第3図cは更に進んだ段階の管状花1つの拡大したもので、中央の突起は雌蕊その両側の突起は雄蕊の原基に当る。下方の少々白ずんだ帯状の部分は生長帯に当る。

花冠と雄蕊は下方の共通の生長帯の平均の成長により筒状に共々持ち上げられるが、雌蕊の子房の部分は下方に取り残される結果となる。その頃舌状花に於ては、外側の3花冠片は下方の生長帯の活動により益々生長を増進するが、内面2花冠片の分化は起らず、下方に生長帯も発達しないため、舌状花は原則的には3鋸歯を有する平弁状の発達を示すに至る(第3図d)。コスモスの舌状花卉は原則的には3鋸歯を有する事は BAILEY(1906)の「野生のコスモスの舌状花は外縁に3つの明瞭な鋸歯を有する」という記述に明かであるが、近時鋸歯の切れ込みの顕著でない花型、所謂「丸弁型」のものが好まれる結果、最近ではこの切れ込みの明らかなでないもの、或は3つ以上の多数の切れ込みをもつもの等も存在しており、鋸歯の数や深さ等も或程度遺伝的の特性である事も観察された。

一重型における分化初期から、開花直前迄の舌管両状花の発達段階を示せば次の写真のようである(第4図)。

Fig. 4. Photographic illustration of the successive stages of floret development in S type; the upper row showing rays and the lower row disks

(B) 一重型と無弁型の比較 遺伝子型では、一重型は $SSdd$ 、無弁型は一般に $ssdd$ で両者の差は舌状花発達に関するS遺伝子の有無により異なると考えられている。管状花に関する遺伝子については、両者共に dd

で差がない。管状花の発達については形態的にも何等の差の見られない事は第4,5図の写真に示す通りである。之に反して舌状花の発達に於ては両者の間に写真に見るような著しい差が見られる。

Fig. 5. Photographic illustrations of the successive stages of floret development in Np type; the upper row showing rays and the lower row disks

無弁型(Np型)に於ては舌状花の発達は盃状体からの分化の極く初期に於て、一重型の舌状花よりもむしろ管状花の形態に酷似している。即ち花冠は5片の平等に発達した花冠片を有し、内部に生殖器管の始原体を包蔵する。一重型の舌状花が左右相称的の発達を示して行くのに対して、無弁型の舌状花は管状花同様に放射相称的の発達をするものと言える。然し無弁型に於ても舌状花と管状花を比較すれば、最初から僅かに差異を示しており、舌状花は管状花に比べて少々幅の広い扁平な発達を示している(第5図)。一重型では発達が進むにつれて舌状花、管状花の差は益々著しくなっていくが無弁型に於ては両者の形態的の差は余り進まず開花に際しても両者の間を辛う

Fig. 6. Photograph of a ray (left) and a disk (right) of Np type at the time of flowering

じて区別しうる程度に止る(第6図)。舌状花は最後迄5花冠片を殆んど平等に伸長し、下方の生長帯も平等の発達を示す結果、放射相称的発達状態を失わない。又注目すべき事は無弁型に於ては、雌雄蕊は管状花同様に発達し(第6図の黒色の部分は葯)開花に際しても殆んど退化しないで完全な葯及び健全な花粉を生産する。無弁型の舌状花は極く僅く僅か花色の発現の傾向を示すこともありこのような際は葯も多少退化の様相を示すことがある。

(C) 舌状花奇形型相互の比較 舌状花奇形型即ち舌状花筒状型(Mt) 舌状花痕跡型(Vt) 無弁花(Np)の三花型は一般に無弁型同様 *ssdd* の遺伝子型を有するが、 M^S 遺伝子の集積の程度の差により花型の差を生じているものと仮定された。また M^S 遺伝子は舌状花の伸長促進作用を持つと仮定して $Np < Vt < Mt$ の順で M^S 遺伝子の集積度を増すものと仮定した。これ等3種の花

型に於て管状花の発現に関しては何れも遺伝子型 *dd* で形態的発達に於ても一重型又は無弁型の管状花発達と何等の差を見ない。三花型に於ける舌状花発達の様相を第7図aに示した。写真に見るように花芽発達の極く初期の段階では三花型の間で殆んど差を見ない。何れの花型も無弁型同様に5花冠片を発達させた放射相称的の発達形態を示している。舌状花の発達が進むにつれて、無弁型に於ては5花冠片がそのまま平等に発達して行くのに対して、舌状花筒状型、舌状花痕跡型に於ては外方の3花冠片及び生長帯の発達が内面2花冠片及び生長帯の発達を凌駕して、両者の間に次第に明瞭な差異が見られるようになる。開花に際しても無弁型では、前述した如く、舌状花、管状花の区別は極く僅かであるが、筒状型、痕跡型の舌状花は明らかに管状花の発達を凌駕して、8枚の舌状花弁はその個体特有の花色を表現する。

痕跡型に於ては花弁の伸長は比較的微弱で、舌状花弁長1cm内外に止まり、全体は必ず筒状をなし内面2花冠片の先は内側に2つの小裂片として着生する。

筒状型に於ては、舌状花全体の伸長度は更に著しく、舌状花弁長2cm以上に達し、時に開花迄全体が筒状のまま発達して内面2花冠片の生長のおくれを見ない場合もあるが、多くの場合は伸長に伴って花筒上部は裂開し、外側の3花冠片は匙状に大きく発達して、内面2花冠片の先端は内面下方に2枚の裂片状に附着して外方に展開するに至る(第7図b)。

次に三花型間の舌状花の生殖器官の発達状況を見ると三花型共に発達の初期に於ては雌雄蕊共に管状花の場合同様に、正常な発達を示す。頭状花の直径約7mm程度(およその減数分裂期)に達し、舌状花が急速に伸長を始める頃になると、舌状花の発達良好な筒状型に於ては葯の急速な退化が起り、痕跡型に於てもかなりの退化を見るのが普通であるが無弁型では殆んど退化せず健全な花粉を生産する事が多い。雌蕊の発達は三型共に退化を見ず、舌状花にも管状花同様雌蕊を着生する(第8図)。

(D) 一重型・副花弁型無弁型群の比較 副花弁型(M_s 型)は遺伝的には無弁型×一重型の F_1 に現われる intermediate type であり、遺伝子型は *Ssdd* を持つと仮定された。開花時の舌状花弁は一般に基部に2枚の副花弁様の裂片を有し、筒状型の展開よきものと酷似している。両者の根本的相異点は、副花弁型に於ては舌状花は決して基部が筒状をなさず、副花弁は舌状花弁の基部から直接分かれて

Fig. 7. (a) Comparative illustrations of the development of rays in Mt (bottom row), Vt (middle row), and Np (top row) (b) Comparative illustrations of rays in Mt (left), Vt (center), and Np (right) at the time of flowering

Fig. 8. Comparative illustrations in the development of anthers in the malformed types. The upper row shows anthers in the early stages of development. No differences among types are observable. The lower row shows anthers at the flowering time; Np type (left) completely developed, Vt type (center) somewhat degenerated, and Mt type (right) strongly degenerated

出ているのに対して、筒状型に於ては裂片の基部は多かれ少なかれ必ず筒状を呈する。これは major gene の差に基因する根本的の差異である事は次の发育の段階の観察から見て明らかである。

副花弁型の舌状花の発達は初期の段階では一重型のそれに全く同様に進行する。盃状体形成後、一重型同様に内面2花冠片は一時、発達を抑制されて外側の3花冠片のみが下方の生長帯と共に伸長して行く。初期の全体の発達様相は明らかに一重型のそれに酷似している（第9

Fig. 9. Comparative illustrations of the development of rays in S (bottom row), Ms (middle row), and Np (top row). The whole pattern of development in Ms resembles that of S except for two appendicular structures appearing at the base

図)。この時期に於ては S 遺伝子は s 遺伝子に対して完全優性、又は形態的には左右相称的の舌状花の発達は放射相称的の発達に対して完全優性を示しているとも言える。然しながら発達が進んで頭状花直径 5 mm 内外に

達すると、初め生育を完全に抑圧されていた内面2花冠片の尖端はやや伸長の兆候を見せて2つの疣状の突起として現われる。即ちこの頃から S の s に対する完全支配の力は漸くくずれて来るものといえる。引続いて外側の3花冠片は一重型の場合と全く同様に、下方の生長帯と共に顕著に生育し、全体として平弁状の発達を示して行くが抑制をとかれた2花冠片も徐々に发育して頭状花直径 7 mm の

頃には明らかに2枚の副花弁として現われる。この2副花弁は、筒状型の場合と異なり、下方に生長帯の分化を見ないため独立した2裂片として伸長し、従つて花弁の基部が筒状に発達している事は決してない。

筒状型では最初は放射的発達をして、後期に内面2花冠片の生長のおくれが副花弁生成の結果となつたのに対して、副花弁型では最初は左右相称的発達を示し、後期に内面2花冠片が伸長を始めて副花弁の生成となつたもので、この点から、副花弁型、舌状花筒状型が開花時には極めて類似している場合はあつても、遺伝子の種類及び発現の形式において本質的に異なるものである事がわかる。

尚無弁型×一重型の F₁ の花型は S 遺伝子が s 遺伝子に対して完全優性の場合には、花型発現から開花に至る迄、全く一重型と同様の发育経過を辿る場合もある。

副花弁型の舌状花には雄蕊の発達は見られないが、雌蕊の発達は稀に見る場合がある。

IV. 考 察

以上の観察結果を総合して、各花型の形態発生の特徴を考察して見よう。

花芽が盃状体の時期を経過して小花の形成期に入ると一重型、副花弁型、舌状花奇形型群の間の差異は形態的に既に明瞭になつて来る。

S 遺伝子 homo の一重型では外側の花冠片及びその基部の部分のみ分裂し、左右相称的の花弁形成に入り、そのまま開花迄花弁を増大して行く。一方舌状花奇形型群では盃状体からの分化初期には、三花型共に5花冠片を平等に発達させ、所謂放射相称型の花冠形成に入る。両者の中間雑種副花弁型では最初、一重型同様の分化を示し、後期に内面2花冠片の伸長が起つて一重型との区別を生ずる。

この現象は、S 遺伝子は舌状花が盃状体から分化する

極く初期から機能を発現し、舌状花を強く伸長させると同時に、内面2花冠片の発達を抑制して、舌状花独特の平弁状の花弁を分化させる能力を有するのに対して、*s* 遺伝子は舌状花の伸長能力極めて微弱で5花冠片を平等に分化させる、放射相称的発達の機能を有するものと考え、*S* 遺伝子は *s* 遺伝子に対して不完全優性を示すために、初期の分化の状態では *S* は *s* の機能を完全に支配する結果、*SS* 遺伝子型と *Ss* 遺伝子型とは同様の発達を示すが、多くの場合 *S* の *s* に対する支配力は全く完全に強力でないため、*Ss* 型では花芽発達の後期に至り、*s* の影響が次第に現われて、これが内面2花冠片をおくればせながら伸長させるようになって副花弁型の花型が表現されるようになるものと解釈づけられ説明がつく。

この考えからすれば *S* 又は *s* 遺伝子は舌状小花分化の極く初期から機能を発現し、*S* 遺伝子は小花の左右相称的、*s* 遺伝子は放射相称的の分化に関係し、同時に前者は花弁を発達させる力極めて旺盛で、後者はその力を殆んど欠いているものと解釈づけられる。

次に舌状花奇形型群即ち *ss* 遺伝子型に於ては、*S* 遺伝子を欠くため、勿論舌状花の旺盛な発達は起らないが *S* 遺伝子に代るものとして、発現力は遙かに微弱の *M^s* 遺伝子の作用によつてその後の舌状花弁の発達伸長が促される。

M^s 遺伝子は花芽分化初期に於て *ss* 遺伝子型の放射相称的発達の分化が運命づけられた後に引き続いて起り開花迄の長期間に亘り徐々に発現して行くものと解せられる。

M^s 遺伝子の作用は花弁伸長に対して促進的に働くものと仮定すれば、*M^s* 遺伝子の集積度の高い舌状花筒状型ではその後徐々に花弁伸長して開花時には、*S_s* 型即ち副花弁型に近い程度に迄発達する。然し *S* 遺伝子欠除による初期の放射相称的分化の影響は、必ず舌状花弁基部が筒状をなしている点に残される。*M^s* 遺伝子の作用も持たない無弁型ではその後の舌状花弁の伸長は殆んど起らず、舌状花弁は開花時に於ても管状花弁と殆んど差を見ない程度の放射相称的発達に止まる。

M^s 遺伝子の集積程度が筒状型と無弁型の中間と考えられる痕跡型では、花弁の発達も両者の中間程度に止まる。

このように *M^s* 遺伝子の機能発現は、*s* 遺伝子の機能発現につづいて開花に至る迄の長期間に亘り polygenic に作用するものと考えられ、従つてその形質発現力は微弱で、環境の圧力、特に発現期間の高温条件によつて著しくその形質発現力を抑制される結果、筒状型、痕跡型は遺伝的に *M^s* 遺伝子の集積度低い無弁型の方向に花型

を転換して行く結果となるものと解される(第Ⅲ報参照)。

形態的の観察からも花芽分化の初期から高温室に生育させた筒状型は頭状花の発達段階が無弁型の場合と同様に進んで行く事が観察される。

第Ⅳ報によれば、高温の花型転換作用は、花芽の發育の進んだ開花前15日~10日頃を境にしてその後の処理では余り効果のない事がわかつたが、この時期の花芽の形態的発達の様相を見ると、既に舌状花奇形型(*Mt*, *Vt*, *Np* 型)の間で明瞭な形態的の差異が分れており、その後の高温処理による遺伝子の機能の抑制は花型転換をもたらす迄には至らないのであらうと解せられる。

高温の効果は一重型と無弁型群の間の転換は起し得なかつたが、元来 *S-s* 遺伝子間の機能の差は、舌状花の分化に関係しており、又 *S* 遺伝子の発現力は強大で *homo* の一重型の場合は勿論、*hetero* の副花弁型に於ても充分の形質発現力を持つため、温度の圧力によつてその発現力を、ある threshold 以下に下げて花型転換を引起す事は不可能であるのに対して、形質発現力微弱の *M^s* 遺伝子のみが関係する舌状花奇形型三型では、温度の圧力で容易に *M^s* 遺伝子の形質発現の効果はある threshold を割る結果、他の花型へと転換して行くものであらうと解せられる。

V. 摘 要

この実験においては、舌状花発現の遺伝子について遺伝子型を異にする花型が形態発生的に如何なる時期から明かな差異を示すようになるかを観察し、それによつて各遺伝子の働きによる形質発現の時期を形態的の変化を通しておよそ推定しようと試みた。

材料は一重型(*S*型)、舌状花奇形型(*Np*型、*Vt*型、*Mt*型)、副花弁型(*Ms*型)を用いた。一株から發育段階の異なる蕾を多数採集固定して、同程度の發育段階の蕾について各花型間で形態発生の様子を比較した。

一重型の頭状花の形態的発生は次のように進行する。短日処理約一週間で生長点は膨大を始め生長円錐体を形成する。つづいて円錐体基部から疣状の小花の原基を生じ漸次に頂点に及ぶ。小花の周縁は伸長を促進して盃状体を形成し、その後の発生に於て舌状花と管状花の間の区別が始まる。管状花では盃状体の縁辺部に5つの生長点を生じ、放射相称的の伸長により筒状小花を形成するが、舌状花では、盃状体の外面の3花冠片のみが下方の生長帯と共に伸長し、内面2花冠片は伸長を抑圧されて左右相称的の発達を示す。

舌状花奇形型群(*ss* 遺伝子型)では管状花の発達では一重型と何等の差を示さないが、舌状花は初期生育に於ては管状花の発達に類似し、5花冠片を平等に伸長する

放射相称的の発達の傾向を示す。花芽の発達が進んで開花近くなつて、内面2花冠片は次第に伸長を抑圧されて外面3花冠片の発達との間に差異を生ずるようになり、その差異の程度により、舌状花筒状型、舌状花痕跡型、無弁型の区別を生ずるようになる。

無弁型と一重型の F_1 の副花弁型では、管状花の発達は一重型同様に進むが、舌状花の発達初期には一重型と同様の形態を示しているが、やや後期に及んで内面2花冠片の伸長抑制が破れて、開花時には2枚の副花弁を有する特有の副花弁型花型を形成するに至る。

以上の実験結果から $S-s$ 遺伝子の機能発現は盃状体形成の直後から起り、舌状花弁を左右相称的に発達させるか又は放射相称的に発達させるかの分化を決定する major gene であり、 M^S 遺伝子の機能はその後に発現されて ss 遺伝子型に於て舌状花弁の分化伸長に影響する minor gene 的の働きを持つものであると推論された。

引用文献

- ANDREW, P. S. and WATSON, D. R., 1952 : Stages in anatomical development of the flower head of *Chrysanthemum morifolium* BAILEY Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. : 59, 516.
 CHAN, A. P., 1950 : The development of crown and terminal flower buds of *Chrysanthemum morifolium*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. : 55, 461-466.

Summary

The present paper deals with the differences in morphogenesis between various flower-types of *Cosmos* with special reference to the expression of rays.

Materials used in this experiment were single type (S type), malformed types (Mt, Vt, Np types) and sub-petaled type (Ms type).

Buds at successively higher levels of development could be gathered from the lower part to the top of the stems from each individual plant, and the differences in floral development were clarified by comparing the buds of the different flower-types at the same stage of development in materials dissected under magnification of moderate degrees.

The development of S-type flower-head follows the next sequence. The change from vegetative to reproductive activity in the apical meristem becomes evident after a short day treatment for one week. An individual capitulate primordium is a broad and globose protuberance from the bottom to the top of which appear the floret primordia like so many warts. The individual floret primordia become larger from the bottom to the top of the capitulate primordium. Then the growth of the top part of each floret primordium begins to fall behind, and as the result a special cup-like structure appears. After a time, the structural difference between ray and disk

ESAU, 1953 : Plant anatomy. Wiley, New York.
 早田文蔵, 1935 : 植物分類学第二巻被子植物篇, 総論 内田老鶴圃.

JONES, H. A., 1927 : Pollination and life history studies of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). Hilgardia 2 (13) 425-479.

KOCH, M. F., 1930 : Studies in the anatomy and morphology of the Compositae flower. I The corolla. Amer. Jour. Bot. : 17, 938-952.

KOCH, M. F., 1930 : Studies in the anatomy and morphology of the Compositae flowers. II The corollas of the Heliantheae and Mutisieae. Amer. Jour. Bot. 17 : 995-1010

NEEDHAM, J., 1950 : Biochemistry and morphogenesis. Cambridge Univ. Press.

SAMATA, Y., 1958 : Genetic studies on *Cosmos bipinnatus* I On the classification and inheritance of flower types. Jap. J. Breeding 8 (2) 131-136.

SAMATA, Y., 1959 a : Genetic studies on *Cosmos bipinnatus* II Further studies on the inheritance of flower types. Jap. J. Breeding 8 (4) 261-268.

SAMATA, Y., 1959 b : Genetic studies on *Cosmos bipinnatus* III Environmental modification on flower types in relation to temperature. Jap. J. Breeding 9 (2, 3) 179-186.

WARDLAW, C. W., 1952 : Morphogenesis in plants. Methuen and Co. Ltd., London.

florets becomes noticeable.

In the development of disk florets, 5 growing points appear at the same interval along the margin of the cup-like primordium. With further growth, the five-parted petals with united base develop sympetalous actinomorphic structure of florets.

In the development of rays, on the other hand, only the three growing points along the outside margin early on division and the other two along the inside are inhibited from making further divisions. Consequently, zygomorphic structure of florets with three petals united at the base follows.

In the malformed types of flower-heads (ss genotype), the developmental pattern of disk florets follows the same pattern as that of S type. But the ontogeny of the rays of these types is quite different from that of S type. The developmental process at the earlier stages of the rays of these types resembles more those of disks of single or malformed types, that is, it follows the actinomorphic pattern of development. But later, as the floral development advances, the growth rates between the outside and inside region of florets become increasingly distinct, and at the flowering stage the differences among three flower-types, Mt, Vt, Np, become distinct according to the degree in the developmental diffe-

rences between these two parts of rays. Attention should be paid to the fact that all the three types are common in having a tubular base of petals, though Mt type which has the most developed rays among the three is sometimes mixed with Ms type with non-tubular base and which has a different genotype from Mt.

The Ms type usually has *Ssdd* genotype and is the intermediate type between S and Np type. In the early stage of development of both rays and disks of this type, the whole developmental pattern goes on just like that of S type. But in later development of rays, two growing points towards the center of the flower-head begin to show the sign of activity with one or two small appendages appearing at the inside base of florets. But in this case no further division takes place in the growing zone in the lower part of florets, so important in the formation of tubular structure at the base in case of Mt type. As the result, two appendicular structures or sub-petals develop directly from the base of the floret, without forming any basal tubular structure in case of Ms type.

From these observations it is evident that the expression of flower-type genes *S-s* or *M^S* follows the following sequence and pattern.

The action of S gene takes place just after the formation of the cup-like primordium. This gene is a major gene which determines the future development of ray, that is, whether it follows actinomorphic or zygomorphic pattern of development.

It seems that the action of *M^S* genes takes place after the fundamental morphological nature of rays has been decided by S gene or genes. They are minor genes and can influence only the genotype without S, that is *ss* genotype, and modify the growth rate of malformed rays according to the degrees of accumulation.

The expression of *M^S* genes may last considerably long, but the expressive ability of these genes is rather weak as compared with that of S gene, and it may easily be affected by external conditions, especially by temperature. Consequently, the tendency of transformation of flower-type towards one with less developed rays is clearly observable among *ss* genotypes under high temperature treatment (30 °C) within the limited period of floral development. This transformation of flower-types by temperature fails to occur when the temperature treatment is given to the flower-buds which have already reached the stage 10~15 days before flowering.