ネギの細胞質雄性不稔の遺伝様式¹

馬上 武彦・上原 武

新潟大学農学部 950-21 新潟市五十嵐2の町

Inheritance of Cytoplasmic Male Sterility in *Allium fistulosum* L. (Welsh onion)

Takehiko MOUE and Takeshi UEHARA

Faculty of Agriculture, Niigata University, Nino-chō
Igarashi, Niigata 950-21

Summary

The mode of inheritance of male sterility, discovered in *Allium fistulosum* by Nishimura *et al.* (1972), was investigated by three successive backcrossings and crosses between the second backcrossed plants and 7 varieties. The segregation ratio of sterility and fertility in the pollens and seeds was tested to determine the genes involved in male sterility.

The materials used were male sterile plants MS, hybrids F₁, families backcrossed to 'Kaga' (B₁, B₂ and B₃) and 7 other varieties ('Kaga', 'Chojū', 'Koshizu', 'Towada', 'Kujō', 'Kinchō' and 'Ishikura ēsu'). The male sterile plants were usually used as the female. The male sterile plants obtained by the backcross were used in the cross with the pollinator (recurrent parent 'Kaga') or the 7 other varieties. Pollen and seed fertility was determined by shape and color when stained with acetocarmine, and by the presence of mature seeds.

All plants obtained by the three successive backcrossings had sterile pollen and seeds, indicating that the male sterility of plant MS is controlled by cytoplasmic factors. In these experiments, segregation ratios of 1:3, 0:1, 1:1 and 1:0 for the sterility and the fertility of the pollens and seeds were observed in the progenies of the cross between the male sterile plants (B₂) and 7 varieties and in the selfed progenies.

From these results, it is apparent that male sterility is controlled by the interaction between the cytoplasm and nuclear genes and that the recurrent parent 'Kaga' is a maintainer. From the segregation ratios obtained in these experiments, the genotypes of the male sterile plants and the maintainer are assumed to be Sms₁ms₁ms₂ms₂ and Nms₁ms₁ms₂ms₂. Male sterility may be used for the breeding of hybrid varieties of *Allium fistulosum*.

緒 言

細胞質雄性不稔は Jones(2, 3) のタマネギ以来, 多くの作物で発見されており, 細胞学的及び遺伝学的な研究がなされている. これらの研究報告を作物別に分類してみると, タマネギ(2, 3, 7), ニンジン(6, 8, 12), ナタネ(9, 10, 13), イネ(11)及びテンサイ(4, 5)などが挙げられる. しかしながら, ネギの細胞質雄性不稔の研究報告は見当たらない.

本研究に用いられた雄性不稔個体は, 西村・柴野(7)によって発見された雄性不稔4個体のうちの1個体であ

る. この雄性不稔の組織学的な研究については, すでに報告(7)されているが, 細胞質が関与しているかどうか, また細胞質が関与する場合の雄性不稔維持系統の有無など, 遺伝的に検討されていない.

本研究は, この雄性不稔個体が細胞質雄性不稔(Aライン)かどうかを明らかにし, さらにその遺伝様式の解明と雄性不稔維持系統(Bライン)を探索する目的で, 3回の連続戻し交雑と花粉親7品種との交雑を行った. また, 花粉稔性及び種子稔性の調査から不稔と可稔の分離比を推定し, 雄性不稔個体, 雄性不稔維持系統及び花粉親の遺伝子型を推定した.

¹ 1984年7月2日 受理

材料及び方法

材料は西村・柴野(7)により発見され、形態的な特徴から品種‘岩槻’ではないかと推察された雄性不稔個体(MS), 戻し交雑の花粉親として検定交配により発見された雄性不稔維持系統の‘加賀’と‘加賀’の自殖後代 S_1 と S_2 , 雑種 F_1 (MS×‘加賀’), 戻し交雑により得た個体 B_1 , B_2 及び B_3 を用いた。細胞質雄性不稔, 雄性不稔維持系統及び花粉親の遺伝子型の推定には, 戻し交雑で得られた B_2 個体を母親に, ‘長寿’1, ‘越津’, ‘十和田’, ‘九条’, ‘長寿’2, ‘金長’及び‘石倉エース’の品種を花粉親として供試した。さらに花粉親個体は自殖を行った。

花粉の稔性調査には, 開花した個体から未開花の小花を5個採取し, 各小花から葯を取り出して針でスライドグラス上に花粉を押し出して混合した。これを酢酸カーミンで染色し, 花粉粒全体が赤く染まったものを可稔花粉(第1図), 全く染まらないもの, あるいは部分的にしか染まらないものを不稔花粉とした(第1図2)。花粉粒の観察は, 1個体につき約500粒を検鏡した。花粉稔性は, 全花粉粒に対する可稔花粉粒の割合で表した。その際, 種子が完全に不稔となる花粉稔性率 0~5% を雄

Fig. 1. Pollens were stained by acetocarmine in *Allium fistulosum* (Welsh onion).

1. Reddish pollens indicating fertile pollens.
2. Abortive pollens indicating sterile pollens.

Fig. 2. Plants in which the head bags were slipped over the flower to investigate the seed fertility after the sampling of the pollens in *Allium fistulosum* (Welsh onion).

性不稔, 5.1~100%を雄性可稔とした。なお, 花粉稔性を不稔性(0~5%)と同様に5%を基準にして95~100%を高稔性, 中間の5.1~94.9%を中稔性とした。

花粉稔性調査後の個体は, 個体ごとに袋掛けをし自殖させた(第2図)。その際, 袋をたたいて受粉を促した。受粉後約2か月して種子稔性を調べた。わずかでも充実した種子をつけた個体は種子可稔とした。

母本の雄性不稔個体と花粉親との交配は, 鉢植えをしてある兩個体の花序を一つの袋に入れて, 開花中に袋をたたいて行い受粉を促した。雄性不稔個体に着生した種子は雑種とし, 花粉親に着生した種子は, 自殖後代として用いた。研究に用いたすべての個体は, 24cm 径の素焼き鉢に植えて栽培した。

結 果

1. 細胞質雄性不稔と雄性不稔維持系統

MS×‘加賀’の組合せでは, 花粉稔性及び種子稔性のいずれでも不稔であったので, 次回から花粉親に用いた可稔個体への戻し交雑を試みた(第1表)。第1回目の戻し交雑(B_1)で得られた個体の花粉稔性は, 組合せによって多少の違いが認められ, F_1 個体番号2と4では, 計62個体中5個体が花粉稔性10~52%を示したが, 個体番号6と8では, すべてが雄性不稔個体であった。また, 種子稔性は82個体すべてが0%を示した。第2回目の戻し交雑で得られた個体(B_2)は, いずれの組合せでも花粉稔性及び種子稔性が認められず, 28個体すべてが雄性不稔個体であった。第3回目の戻し交雑で得られた25個体(B_3)もすべてが雄性不稔個体であった。戻し交雑の花粉親として用いられた反復親の‘加賀’ S_2 の自殖後代は62個体中4~9個体に花粉稔性及び種子稔性のない個体が観察されたが, 53~59個体のほとんどが稔性個体であった。以上のように, 3回の連続戻し交雑で得ら

Table 1. Pollen and seed fertilities of F_1 , backcross families (B_1 , B_2 and B_3) and selfed progeny.

Generation of backcross	Cross or self	Plant number	No. of plants observed	Pollen fertility		Seed fertility		Segregation ratio	
				MS	MF	S	F	S	F
F_1	$MS^* \times Kaga$		7	7	0	7	0	1	: 0
B_1	$(MS \times Kaga) \times Kaga$	2	31	29	2	31	0	1	: 0
	$(MS \times Kaga) \times Kaga$	4	31	28	3	31	0	1	: 0
	$(MS \times Kaga) \times Kaga$	6	3	3	0	3	0	1	: 0
	$(MS \times Kaga) \times Kaga$	8	17	17	0	17	0	1	: 0
	Total		82	77	5	82	0	1	: 0
B_2	$(2)^y \times Kaga S_1^*$		4	4	0	4	0	1	: 0
	$(2) \times Kaga$		8	8	0	8	0	1	: 0
	$(2) \times Kaga S_1$		13	13	0	13	0	1	: 0
	$(6) \times Kaga$		3	3	0	3	0	1	: 0
	total		28	28	0	28	0	1	: 0
B_3	$[(MS \times Kaga) \times Kaga S_1] \times Kaga S_2$		25	25	0	25	0	1	: 0
	$Kaga S_2^w$		62	4	58	9	53	— ^v	: —

MS: male sterility. MF: male fertility. S: sterility. F: fertility.

^{*} Male sterility discovered by Nishimura *et al.*^y Figures in parentheses indicate plant number in B_1 .^{x,w} 'Kaga' S_1 and 'Kaga' S_2 indicate progenies obtained by self-pollination of 'Kaga' and 'Kaga' S_1 , respectively.^v No data available.

Table 2. Results in cross- and self-pollination.

Cross or self	No. of plants observed	Pollen fertility %					Pollen fertility		Seed fertility		Segregation ratio		X ² values		Probability	
		0 ~5.0	5.1 ~30.9	31.0 ~60.9	61.0 ~94.9	95.0 ~100	MS	MF	S	F	S	F	Pollen	Seed	Pollen	Seed
MS ² × Chōju 1	27	7	0	2	13	5	7	20	8	19	1 : 3	0.01	0.31	>0.9	0.50 ~0.75	
Chōju 1	56	0	0	3	48	5	0	56	0	56	0 : 1					
MS × Koshizu	58	11	0	2	31	14	11	47	12	46	1 : 3	1.13	0.58	0.25 ~0.50	0.25 ~0.50	
Koshizu	13	0	3	1	7	2	0	13	0	13	0 : 1					
MS × Towada	58	31	0	6	17	4	31	27	31	27	1 : 1	0.28	0.28	0.50 ~0.75	0.50 ~0.75	
Towada	— ^y	—	—	—	—	—	—	—	—	—	— : —					
MS × Kujō	53	1	0	8	32	12	1	52	1	52	0 : 1					
Kujō	26	1	0	0	24	1	1	25	1	25	0 : 1					
MS × Chōju 2	79	77	2	0	0	0	77	2	79	0	1 : 0					
Chōju 2	53	0	0	3	48	2	0	53	0	53	0 : 1					
MS × Kinchō	94	94	0	0	0	0	94	0	94	0	1 : 1					
Kinchō	48	0	0	4	40	4	0	48	0	48	0 : 1					
MS × Ishikura-ēsu	89	89	0	0	0	0	89	0	89	0	1 : 0					
Ishikura-ēsu	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	— : —					

MS: male sterility. MF: male fertility. S: sterility. F: fertility.

^{*} MS is backcross family B_2 from Table 1.^y No data available.

れた個体がすべて雄性不稔を示したことから、雄性不稔個体 MS は細胞質雄性不稔であること、また戻し交雑の花粉親として使用された '加賀' は雄性不稔維持系統であることが明らかにされた。

2. 細胞質雄性不稔個体、雄性不稔維性系統及び花粉親の遺伝子型

雄性不稔個体が細胞質雄性不稔であることと、'加賀' 及び '加賀' の自殖後代が雄性不稔維持系統であること

が確認されたので、これらの遺伝子型を決定するために、 B_2 世代の細胞質雄性不稔個体を母体に用い、種々の品種を花粉親として交配した。その結果は第2表に示すとおりである。

MS×‘長寿’1の雑種では、花粉稔性は0～5%の不稔が7個体、5.1～100%の可稔が20個体に分離し、種子稔性は不稔が8個体、可稔が19個体であった。さらに、花粉稔性において0～5%の不稔性7個体、5.1～94.9%の中稔性15個体、95～100%の高稔性5個体で、不稔性：中稔性：高稔性＝1：2：1の分離比に対する χ^2 値は0.96、確率0.5～0.75となった。‘長寿’1の自殖後代では、花粉稔性が50～100%であり、種子稔性についてもすべて可稔であった。MS×‘越津’の雑種でも、MS×‘長寿’1の雑種と同様の結果を示した。

MS×‘十和田’の雑種では、花粉稔性は不稔が31個体、可稔が27個体に分離し、種子稔性も全く同じであった。

MS×‘九条’の雑種では、不稔の1個体を除けば可稔が52個体でほとんどが可稔個体であった。さらに、花粉稔性では5.1～94.9%の中稔性が40個体、95～100%の高稔性が12個体で3：1の分離比に対して χ^2 0.10、確率0.5～0.75となった。‘九条’の自殖後代では、ほとんどが可稔であった。

MS×‘長寿’2、MS×‘金長’及びMS×‘石倉エース’の雑種では、MS×‘長寿’2の雑種で花粉稔性が5.1～30.9%に2個体観察されたが、他の雑種には可稔個体は観察されなかった。種子稔性は、3組合せすべてで不稔個体であった。このことから、花粉親の3品種は雄性不稔維持系統の可能性の高いことが明らかにされた。‘長寿’2および‘金長’の自殖後代ではすべて可稔であった。

考 察

細胞質雄性不稔の育成には、種属間交雑による場合(1, 14)、種内交雑による場合(9, 10, 11, 12)、人為突然変異による場合(4, 5)などが考えられるが、本研究の細胞質雄性不稔は、自然突然変異(7)によるものであると考えられる。

これらの細胞質雄性不稔の確認は、同一組合せでの逆交雑により、雄性不稔の出現に顕著な差がみられるかどうかにより判定する(3, 4, 9, 10)。また、連続戻し交雑により得られた個体がすべて雄性不稔である場合にも、ほぼ細胞質雄性不稔に間違いないとされている(1, 9, 10, 14)。本研究のネギの雄性不稔個体も3回の連続戻し交雑により個体がすべて不稔であることから、細胞質雄性不稔であることが明らかである。この際、花粉親として用いられた反復親の‘加賀’は、雄性不稔維持系統とみなされよう。

MS×‘長寿’1及びMS×‘越津’の雑種では、検定の結果、分離比が不稔：可稔＝1：3の仮説に、MS×‘十和田’の雑種では1：1に、MS×‘九条’の雑種では0：1に、MS×‘長寿’2、MS×‘金長’及びMS×‘石倉エース’の雑種では1：0に適合した。以上の結果から、雄性不稔、雄性不稔維持系統及び花粉親の遺伝子型は第3表のように推定される。

細胞質雄性不稔は細胞質と核内遺伝子の相互作用による現象であるとされているが、その場合、核内遺伝子は1遺伝子(3, 11, 12, 13)または2遺伝子(4, 5)が関与しているか、あるいはそれ以上の遺伝子が関係しているものと考えられる。本研究のネギは、次のような理由から核内の2遺伝子が働いていると推察された。

MS×‘長寿’1とMS×‘越津’の交配において、もし

Table 3. Parental genotypes of the cross between male sterile and normal lines (from Table 2).

Cross	Generation	Parental genotypes	Expected ratio	
			S	F
MS [*] ×Chōju 1 MS×Koshizu	F ₁	Sms ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂ ×NMS ₁ ms ₁ MS ₂ ms ₂	1	3
MS×Towada	F ₁	Sms ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂ ×NMS ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂	1	1
MS×Kujō	F ₁	Sms ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂ ×NMS ₁ MS ₁ _____ [‡] or N_____ [*] MS ₂ MS ₂	0	1
MS×Kaga MS×Chōju 2 MS×Kincho MS×Ishikura-csu	F ₁	Sms ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂ ×Nms ₁ ms ₁ ms ₂ ms ₂	1	0

^{*} MS is backcross family B_2 from Table 1.

[‡] Anything out of MS₂MS₂, MS₂ms₂ or ms₂ms₂ is fitted.

^{*} Anything out of MS₁MS₁, MS₁ms₁ or ms₁ms₁ is fitted.

S : sterility. F : fertility.

Table 4. Genotypes of F_1 and expected ratio presumed in monohybrid and dihybrid for the cross between cytoplasmic male sterility and normal lines.

Character	Parental genotypes	Female gametes	Male gametes	Genotypes of F_1	Expected ratio ² in pollen fertility			Expected ratio in seed or pollen fertility	
					S	SS	F	S	F
Monohybrid	$Sms_1ms_1 \times NMS_1MS_1$	Sms_1	MS_1	SMS_1ms_1				0	1
	$Sms_1ms_1 \times NMS_1ms_1$	Sms_1	MS_1ms_1	SMS_1ms_1				1	1
	$Sms_1ms_1 \times Nms_1ms_1$	Sms_1	ms_1	Sms_1ms_1				1	0
Dihybrid	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times NMS_1ms_1MS_2ms_2$	Sms_1ms_2	MS_1MS_2 MS_1ms_2 ms_1MS_2 ms_1ms_2	$SMS_1ms_1MS_2ms_2$ $SMS_1ms_1ms_2ms_2$ $Sms_1ms_1MS_2ms_2$ $Sms_1ms_1ms_2ms_2$	1	2	1	1	3
	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times NMS_1ms_1ms_2ms_2$	Sms_1ms_2	MS_1ms_2 ms_1ms_2	$SMS_1ms_1ms_2ms_2$ $Sms_1ms_1ms_2ms_2$	1	1	0	1	1
	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times NMS_1MS_1MS_2ms_2$	Sms_1ms_2	MS_1MS_2 MS_1ms_2	$SMS_1ms_1MS_2ms_2$ $SMS_1ms_1ms_2ms_2$	0	0	1	0	1
	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times NMS_1MS_1MS_2ms_2$	Sms_1ms_2	MS_1MS_2 MS_1ms_2	$SMS_1ms_1MS_2ms_2$ $SMS_1ms_1ms_2ms_2$	0	1	1	0	1
	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times NMS_1MS_1ms_2ms_2$	Sms_1ms_2	MS_1ms_2	$SMS_1ms_1ms_2ms_2$	0	1	0	0	1
	$Sms_1ms_1ms_2ms_2 \times Nms_1ms_1ms_2ms_2$	Sms_1ms_2	ms_1ms_2	$Sms_1ms_1ms_2ms_2$	1	0	0	1	0

² Fertility when F_1 plants have two dominant genes and semisterility when have one dominant gene.

S : sterility SS : semisterility F : fertility

1 遺伝子によるものとすれば第4表の上段の単性雑種にみられるような分離比を示すので、本研究の1:3には当てはまらない。この組合せを2遺伝子によるものとすると1:3の仮説に当てはまり、花粉親の遺伝子型は $NMS_1MS_2ms_2$ と推測される(第3, 4表)。

さらに、花粉親をN細胞質を持つと推定したのは、もし核内遺伝子だけに支配される $MS_1ms_1MS_2ms_2$ とするならば、劣性ホモの個体 $ms_1ms_1ms_2ms_2$ は1/16で出現するはずである。しかし、‘長寿’1と‘越津’の自殖後代では、不稔個体が出現せずすべてが可稔個体であること、なおN細胞質が関与しないとすると、‘長寿’2、‘金長’及び‘石倉エース’の個体は、 $ms_1ms_1ms_2ms_2$ となり、可稔個体となり得ないことからN細胞質の関与が理解されよう。

このように雄性不稔個体には、細胞質と核内の2遺伝子が関与することが明らかにされた。その考えを基にして、花粉稔性を不稔性、中稔性及び高稔性に細かく分けた場合、 $MS \times$ ‘長寿’1と $MS \times$ ‘越津’では1:2:1の仮説(第4表)に適合するが、 $MS \times$ ‘十和田’と $MS \times$ ‘九条’では仮説に適合しない。この不適合は、次の理由から理解できる。‘長寿’2、‘金長’及び‘石倉エース’の遺伝子型は劣性ホモであると考えられるので、花粉稔性は一様性を示すはずである。それにもかかわらず、31~100%の変異幅が観察されるので、 $MS \times$ ‘十和田’及び $MS \times$ ‘九条’のヘテロ個体でも環境などの影響を受けて不適合が生ずると推察される。

花粉親に使われた‘長寿’2、‘金長’及び‘石倉エース’は、その F_1 雑種がすべて雄性不稔であることから、 $Nms_1ms_1ms_2ms_2$ と推測され、‘加賀’と同様に雄性不稔維持系統になる可能性が高い。実際、‘金長’の戻し交雑 B_1 世代で、すべての個体が雄性不稔を示したこと(未発表)から推定し得る。

さらに、花粉親として用いられた‘長寿’1と‘長寿’2は、同じ品種でありながら遺伝子型が異なる。ネギは自殖と他殖の両方が可能であり、自然受粉による種子生産のため、‘長寿’1のようなヘテロ個体 $NMS_1ms_1MS_2ms_2$ から、‘長寿’2のような劣性ホモ個体 $Nms_1ms_1ms_2ms_2$ の出現が可能であると考えれば不自然さはないように思われる。

イネやナタネなどの種子生産が目的である作物では、稔性回復遺伝子(1, 9, 10, 11)を必要とするが、ネギの場合にはタマネギ(2, 3)と同様に F_1 個体の栄養器官である莖葉部分を利用するので、 F_1 個体で稔性回復遺伝子を必要とせず、複雑な育種操作はしなくともすむ。また、ネギの交配は、花が小さいため除雄が難しく、さらに一花の交配から得られる種子は6粒以下であることを考えると、ネギの一代雑種育成には細胞質雄性不稔の利用価値が高い。

なお、本研究において雄性不稔維持系統が多く出現していることから、これらの雄性不稔維持系統を戻し交雑する核置換によって、いろいろな形質を持った細胞質雄性不稔系統を育成し、組合せ能力の高い一代雑種親系統

の得られる可能性が期待できよう。

摘 要

西村・柴野によって発見された雄性不稔個体 MS の遺伝様式について検討するため、3 回の連続戻し交雑と花粉親 7 品種との交雑を行った。さらに、雄性不稔に関与する遺伝子を推定するため、花粉稔性と種子稔性を調べ、両者の分離比を検定した。

その結果、3 回の連続戻し交雑により得られた個体が花粉稔性と種子稔性においてすべて不稔を示したことから、雄性不稔個体 MS は細胞質雄性不稔であること、戻し交雑の花粉親として用いられた「加賀」は雄性不稔維持系統であることが明らかにされた。この細胞質雄性不稔 (B_2) と花粉親 7 品種との交雑結果から、花粉稔性と種子稔性の不稔：可稔の分離比は 1:3, 0:1, 1:1 及び 1:0 が得られた。このことから、細胞質雄性不稔は細胞質と核内遺伝子の相互作用によって支配され、細胞質雄性不稔と雄性不稔維持系統の遺伝子型は、それぞれ 2 因子によって支配される $Sms_1ms_1ms_2ms_2$ 及び $Nms_1ms_1ms_2ms_2$ と推測された。この細胞質性不稔性は、ネギの一代雑種育成に利用できよう。

謝 辞 本稿を草するに当たって、御校閲を頂いた新潟大学農学部教授 萩屋薫博士、並びにこの研究に協力された米嶋大樹氏に感謝の意を表する。

引用文献

- 日向康吉・今野 昇. 1979. *Brassica campestris* の核を持ち *Diplotaxis muralis* の細胞質を持つ雄性不稔系統の研究. 1. 育成経過と本系統の二、三の特徴. 育種. 29: 305—311.
- JONES, H. A. and S. L. EMSWELLER. 1937. A male-sterile onion. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34: 582—585.
- JONES, H. A. and A. E. CLARKE. 1943. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 43: 189—194.
- KINOSHITA, T. and M. TAKAHASHI. 1969. Induction of cytoplasmic male sterility by gamma ray irradiation in sugar beets. Japan. J. Breed. 19: 445—457.
- KINOSHITA, T. 1976. Genetical studies on cytoplasmic male sterility induced by gamma ray irradiation in sugar beets. Japan. J. Breed. 26: 256—265.
- KVASNIKOV, B. V. and N. I. ZHIDKOVA. 1970. The method of producing forms of carrots with cytoplasmic male sterility. La stérilité mâle chez les plantes horticoles. EUCARPIA section horticole VERSAILLES. p. 19—25.
- 西村米八・柴野美枝子. 1972. ネギの雄性不稔について. 第 1 報. 細胞組織学的研究. 園学要旨. 昭47春: 180—181.
- PETERSON, C. E. 1979. Utilizing cytoplasmic male-sterility in development of hybrid onions and carrots. La stérilité mâle chez les plantes horticoles. EUCARPIA section horticole VERSAILLES p. 7—18.
- 志賀敏夫・馬場 知. 1973. ナタネの細胞質雄性不稔とその利用. 育種. 23: 187—197.
- 志賀敏夫. 1976. ナタネの細胞質雄性不稔によるヘテロシス育種に関する研究. 農業技術研究所報告 D. 27: 1—101.
- SHINJO, C. 1969. Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility. Japan. J. Genet. 44: 149—156.
- THOMPSON, D. J. 1961. Studies on the inheritance of male-sterility in the carrot, *Daucus carota* L. var. *sativa*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78: 332—338.
- THOMPSON, K. F. 1972. Cytoplasmic male-sterility in oil-seed rape. Heredity 29: 253—257.
- 常脇恒一郎. 1969. 一代雑種コムギの育成に関する研究. 育種学最近の進歩. 10: 3—21.