チューリップの自家不和合性の打破に及ぼす開花時期ならびに柱頭切除 および高温処理の影響

岡崎桂一・村上欣治

富山県農業技術センター野菜花き試験場 939-13 富山県礪波市五郎丸

Effects of Flowering Time (in Forcing Culture), Stigma Excision,
and High Temperature on Overcoming of Self-incompatibility in Tulip

Okazaki Keiichi and Kinji Murakami

Toyama Veg. Orna. Crop Res. Sta., Goromaru, Tonami, Toyama 939-13

Summary

To overcome self-incompatibility of *Tulipa gesneriana* L., the effects of manipulating the flowering time under forcing condition, pollination after the excision of the stigma (intrastylar pollination), and the immersion of stigma in hot water (40° to 50°C) were tested. Five cultivars were self-pollinated between February and April under forcing and in open cultures.

1. Four cultivars set self-seeds under forcing culture, whereas none set in the open. This result indicates that forcing early flowering reduces self-incompatibility.

2. When self-pollination was performed on the cut surface of a style from which the stigma was excised, self-incompatibility was partially overcome in that 8 to 81 seeds per ovary were set in each of five cultivars.

3. When stigmas were immersed in 50°C water for 1 to 3 min just before self-pollination, self-incompatibility was overcome slightly.

These are practical techniques of obtaining selfed progenies in a tulip breeding program.

緒 言

チューリップの育種は、交雑実生の中から優良個体を選択し増殖する単純な実生選抜育種が主流である。この育種法は、変化に富んだ多くの原種や系統を親に選ぶことができることや、開花期、花形、花色、草姿、用途など育種の対象になる形質が多いことなどから、これまでに数千もの優良品種が育成されている (萩屋, 1985)。その一方で、17世紀来からの育種によって、すでに試みられた交雑組合せは多数にのぼり、ただ漫然と交雑しても新規性のある品種を育成することは年々困難になっている。

このような状況においては、各種の育種法を取り入れる必要があるが、チューリップは自家不和合性であるため、育種を行うにあたって、以下に述べるような問題がある。第1に、自殖による遺伝分析ができず、花色等の重要形質について遺伝的に系統だった育種が

できないこと、第2に、一代雑種育種に必要な自殖系統を育成できないこと、第3に、同一の自家不和合性遺伝子 (S 遺伝子) を持つ品種間では交雑ができず、交雑組合せが限定されることである。

チューリップを自殖すると、花粉管は柱頭部分に数 mm 程度侵入し伸長を停止する (浦島・馬上, 1979)。志佐 (1955) は、68 品種のうち 16 品種で、浦島 (1977) は 49 品種のうち 5 品種で自殖種子を得ているが、自殖種子数は他殖によって得られるものより少なく、チューリップは自家不和合性が相当高いことが示されている。したがって、前述の遺伝分析や一代雑種育種を行うには自家不和合性を打破する必要があるが、その方法としては、池田・馬上 (1981) が試験管内受粉によって、数十粒の自殖種子を得ている報告があるのみで、有効な方法が確立されているとはいえない現状である。

自家不和合性打破の方法としては、つばみ受粉、高温処理 (Hopper et al., 1967; Hecht, 1964; Ma-

tsubara, 1980; Okazaki・Hinata, 1987; 建部, 1977), 二酸化炭素 (Nakanishi・Hinata 1975), 花柱切断法 (浅野・明道, 1977) などが各種の植物で試みられているので, 本実験は, チューリップの自家不和合性の打破を目的として, 促成時期と自家不和合性の強弱の関係を調査するとともに, 柱頭切除受粉および柱頭の高温処理の影響についても検討した。

材料および方法

供試品種の球根を1989年10月下旬にコンテナ (縦×横×高, 35×24×10 cm) に植え, 休眠打破のため露地で冬季の低温に遭遇させた。促成栽培では, 下限温度15℃に設定したガラス温室に搬入し自然日長下で開花させ, 交配実験を行った。露地栽培の自然開花では, 開花直前にガラス温室に搬入し交配を行った。交配は開花当日に行ったが, 後述する柱頭切除受粉の交配の一部は, 開花後数日経過して交配した。自家不和合性の程度は, 結実率, 自殖種子数によって評価した。品種は, ‘メリーウィドー’, ‘シャーリー’, ‘アルビノ’, ‘ローズビューティー’, ‘プレルジューム’, ‘ベンバンザンテン’を用いた。

1. 促成時期と自家不和合性

促成栽培では, 供試品種の球根を植えたコンテナを, 露地からガラス温室へ1月中旬から3月下旬までに順次搬入し, 2月下旬から4月上旬まで開花させた。自然開花では開花直前にガラス温室に搬入した。

2. 柱頭切除法による自家不和合性の打破

柱頭切除方法として, 二つの方法を検討した。一つは切除処理で, ユリの花柱切断法 (浅野・明道, 1977) に準じたもので柱頭部分を花柱から水平に切り取り, その切断面に受粉した。もう一つは剥離処理で, 柱頭の心皮が重ね合わさった部分の片方の心皮を剥し, 残った心皮の向軸面に受粉した (第1図)。切断面は受粉後直ちに乾燥防止のためパラフィンフィルムで覆った。また, 受粉5~6日後にはボトリチス菌による切断面の腐敗を防止するため, 殺菌剤 (スミレックス水和剤) の粉末を筆で切断面に塗布した。

3. 高温処理による自家不和合性の打破

高温処理は, 柱頭部分のみを40℃あるいは50℃の温湯に, それぞれ1, 3, 5分間浸漬した。浸漬後, およそ30分後に柱頭表面が乾いた後受粉した。

結 果

1. 促成時期と自家不和合性

2月26日, 3月20日, 3月30日に開花した‘メリーウィドー’の促成株では, 自殖による結実率は約60

Fig. 1. Schema of excision of stigma and pollination. A: Excision of stigma, B: Exfoliation of carpel in stigma.

%で, 1子房当たり14.5~37.5個, 合計で746個の自殖種子が得られた (第1表)。それに対して4月11日の自殖では結実率は8.3%で, 4月18日の自然開花では, 20花自殖したが, まったく結実しなかった。同様に, ‘プレルジューム’, ‘シャーリー’においても, それぞれ2月28日, 4月3日の交配では, 自殖種子が得られたが, 自然開花時の交配では結実しなかった。‘ローズビューティー’では, 3月9日に自殖した20花のうち, 1花のみ結実し, 1子房当たり2.3個の種子が得られたが, それ以後, 自然開花時まで3回の自殖では結実しなかった。一方, ‘アルビノ’では, 3月9日から4月2日までの促成時と自然開花時に数回自殖したが, まったく結実しなかった。品種によっては促成栽培によって自殖種子が得られるが, その種子数は他家受粉で得られる種子数より少なかった。

他家受粉では, 促成から自然開花までの全期間に渡って高い結実率が得られており, 子房や花粉などの生殖器官が正常に機能していることが示された (第1表)。

2. 柱頭切除法による自家不和合性の打破

‘ベンバンザンテン’は, 通常の自殖ではまったく結実しないが, 柱頭切除し開花当日に自殖した場合には, 交配した23花中22花が結実し, 1子房当たり43.5個の自殖種子が得られた (第2表)。また, 開花4日後の柱頭切除受粉でも, 24花のうち, 21花が結実し, 開花当日同様自殖種子が得られた。‘メリーウィドー’では, 開花当日より開花4日後に柱頭切除受粉した方

Table 1. Effect of flowering time on self-incompatibility in tulip.

Cultivars	Date of pollination	Self-pollination				Cross-pollination			
		No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seeds per ovary	No. of seeds	No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seeds per ovary	No. of seeds
Merry Widow	26 Feb.	18	11 (61.1) ^y	30.3	333	9	9 (100)	209.6	1886
	20 Mar.	20	13 (65.0)	14.5	188	10	10 (100)	225.5	2255
	30 Mar.	10	6 (60.0)	37.5	225	5	5 (100)	214.2	1071
	11 Apr.	24	2 (8.3)	3.0	6	24	24 (100)	#	#
	18 Apr. ^z	20	0 (0)	0	0	10	10 (100)	112.1	1121
Preludium	28 Feb.	10	5 (50.0)	17.2	86	10	10 (100)	251.1	2511
	20 Apr. ^z	10	0 (0)	0	0	—	—	—	—
Shirley	3 Apr.	10	4 (40.0)	18.3	73	—	—	—	—
	22 Apr. ^z	10	0 (0)	0	0	—	—	—	—
Rose Beauty	9 Mar.	20	1 (5.0)	23	23	10	10 (100)	#	#
	26 Mar.	20	0 (0)	0	0	10	10 (100)	142.6	1426
	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	5 (100)	171.4	857
	24 Apr. ^z	24	0 (0)	0	0	18	18 (100)	117.0	2106
Albino	9 Mar.	20	0 (0)	0	0	8	4 (50)	54.3	217
	26 Mar.	20	0 (0)	0	0	6	6 (100)	105.0	630
	21 Mar.	10	0 (0)	0	0	—	—	—	—
	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	5 (100)	101.0	505
	21 Apr. ^z	10	0 (0)	0	0	—	—	—	—

^z The date of natural flowering.^y () indicates (No. of ovaries developed / No. of flowers pollinated) × 100. 'Merry Widow', 'Preludium', 'Rose Beauty' and 'Albino' were cross-pollinated with the pollen of 'Ben Van Zanten', 'Albino', 'Albino' and 'Rose Beauty', respectively.

: The number of seeds was not counted as many seeds were obtained by cross-pollination.

Fig. 2. Appearance of fruit set after pollination in tulip (cv. Rose Beauty). A: Self-pollination (control), B: Self-pollination after excision of stigma, C: Cross-pollination.

が、結実率が高く、24花のうち11花が結実した。そのほか、通常の自殖で‘ローズビューティー’ (第2図) , ‘アルビノ’では結実せず、‘プレルジューム’では50%の結実率であったが、柱頭切除受粉を行うことによって54.5~100%の高い結実率を示し、1子房当たり25.0~80.8個の自殖種子が得られた。一方、柱頭切除し他家受粉したところ、ほとんど完全に結実し、得られた種子数は柱頭切除によって得られた自殖種子

数より多かった (第2表)。

柱頭心皮の剥離受粉による自殖では、‘プレルジューム’において11花交配し、8花で結実した (第3表)。この場合、促成栽培の開花時期に相当する無処理の自家受粉でも5割の結実率が得られた。‘アルビノ’、‘ローズビューティー’では、剥離受粉法は自殖種子の獲得に効果がなかった。

予備試験では、ボトリチス菌による腐敗が、柱頭の

Table 2. Effect of excision of stigma on self-incompatibility in tulip.

Cultivars	Treatment	Date of pollination	Self-pollination				Cross-pollination			
			No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seeds per ovary	No. of seeds	No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seed per ovary	No. of seeds
Ben Van Zanten	Control	14 Apr.	24	0 (0)	0	0	24	24 (100)	#	#
	Excision I ^z	14 Apr.	23	22 (95.7)	43.5	957	—	—	—	—
	Excision II	18 Apr.	24	21 (87.5)	40.5	850	—	—	—	—
Merry Widow	Control	11 Apr.	24	2 (8.3)	3.0	6	24	24 (100)	#	#
	Excision I	11 Apr.	24	3 (12.5)	8.0	24	—	—	—	—
	Excision II	15 Apr.	24	11 (45.8)	13.1	144	—	—	—	—
Rose Beauty	Control	24 Apr.	24	0 (0)	0	0	18	18 (100)	117.0	2106
	Excision I	24 Apr.	22	12 (54.5)	64.6	775	—	—	—	—
Albino	Control	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	5 (100)	101.0	505
	Excision I	2 Apr.	5	5 (100)	25.0	125	4	4 (100)	103.0	412
Preludium	Control	28 Feb.	10	5 (50.0)	17.2	86	10	10 (100)	251.1	2511
	Excision I	9 Mar.	12	12 (100.0)	80.8	969	12	9 (75.0)	101.8	916

^z Excision of stigma just before pollination. Excision I and II were self-pollinated just and 4 days after flowering, respectively.

^y () indicates (No. of ovaries developed / No. of flowers pollinated) × 100. ‘Ben Van Zanten’, ‘Merry Widow’, ‘Rose Beauty’, ‘Albino’ and ‘Preludium’ were cross-pollinated with the pollen of ‘Merry Widow’, ‘Ben Van Zanten’, ‘Albino’, ‘Rose Beauty’ and ‘Albino’, respectively.

#: The number of seeds was not counted as many seeds were obtained by cross-pollination.

Table 3. Effect of exfoliation of carpel in stigma on self-incompatibility in tulip.

Cultivars	Treatment	Date of pollination	Self-pollination				Cross-pollination			
			No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seeds per ovary	No. of seeds	No. of flowers pollinated	No. of ovaries developed	No. of seed per ovary	No. of seeds
Preludium	Control	28 Feb.	10	5 (50.0) ^y	17.2	86	10	10 (100)	251.0	2511
	Exfoliation ^z	18 Apr.	11	8 (72.7)	10.6	85	9	9 (100)	136.7	1230
Rose Beauty	Control	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	5 (100)	171.4	857
	Exfoliation	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	4	4 (100)	151.3	605
Albino	Control	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	5 (100)	101.0	505
	Exfoliation	2 Apr.	5	0 (0)	0	0	5	4 (80)	130.0	520

^z Exfoliation of carpel in stigma just before pollination.

^y () indicates (No. of ovaries developed / No. of flowers pollinated) × 100. ‘Preludium’, ‘Rose Beauty’, ‘Albino’ were cross-pollinated with the pollen of ‘Albino’, ‘Albino’ and ‘Rose Beauty’, respectively.

切断部分から子房部分に進み、採取可能な子房数を減じたが、本実験では殺菌剤を切断面に塗布することによって、腐敗を防止できた。

3. 高温処理による自家不和合性の打破

‘メリーウィドー’において、柱頭を50℃の温湯浸漬で1または3分間処理し自殖したところ、それぞれ24花交配中2花、24花交配中4花が結実し、1子房当たり20.0個と8.0個の種子が得られた(第4表)。しかし、‘ローズビューティー’と‘ベンバンザンテン’の50℃で1、3分間の温湯処理では自殖種子を得ることはできなかった。また、40℃、1～5分間の温湯処理によって、‘メリーウィドー’、‘ローズビューティー’、‘ベンバンザンテン’の3品種とも自殖種子を得ることはできなかった。50℃の5分間処理では、温湯に浸漬した柱頭部分が壊死した。

考 察

チューリップを自然開花時と促成栽培の開花時に自殖したところ、自然開花時の花は完全な自家不和合性であったが、促成栽培時では自殖によって多数の種子が得られ、促成栽培することによって、自家不和合性が弱まることが示された。この現象は品種によって異なり、‘メリーウィドー’、‘プレルジューム’、‘シャー

リー’では比較的多数の種子が得られ、‘ローズビューティー’では20花中1花のみ自殖種子を得ることができ、‘アルビノ’では促成、自然開花時とも自殖種子を得ることはできなかった。促成時の自家不和合性の程度は、‘メリーウィドー’、‘プレルジューム’、‘シャーリー’では弱く、‘ローズビューティー’ではやや強く、‘アルビノ’では強いものであった。本実験を始める前に、3月咲き促成栽培でおよそ30品種ほどの自殖を予備的に行ったところ、供試品種の40%ほどが結実し、このことが促成栽培とチューリップの自家不和合性の関係を調査するきっかけとなった。促成栽培では、相当数の品種について自殖結実率が高まるものと考えられる。

温度が自家不和合性に与える影響については、低温よりはむしろ高温によって自家不和合性が弱まるという報告が多い(Johnson, 1971; Ockendon, 1973; 建部, 1977)。本実験の交配を行ったガラス室の下限温度は、暖房により15℃に設定されており1月から4月まではほぼ一定であるが、上限温度は天窓の開閉によって制御されているため(25℃に設定)、外気温や日射量によって大きく変化し、1月から2月、3月と高くなり、4月が最も高くなると考えられる。交配実験

Table 4. Effect of high temperature treatment of stigma on self-incompatibility in tulip.

Cultivars	Treatment	Self-pollination			
		No. of flower pollinated	No. of ovaries developed	No. of seeds per ovary	No. of seeds
Merry Widow	Control	24	2 (8.3) ^z	3.0	6
	40°C, 1 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 3 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 5 min	24	0 (0)	0	0
	50°C, 1 min	24	2 (8.3)	20.0	40
	50°C, 3 min	24	4 (16.7)	8.0	32
Rose Beauty	Control	24	0 (0)	0	0
	40°C, 1 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 3 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 5 min	24	0 (0)	0	0
	50°C, 1 min	24	1 (4.2)	0	0
	50°C, 3 min	24	0 (0)	0	0
Ben Van Zanten	Control	24	0 (0)	0	0
	40°C, 1 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 3 min	24	0 (0)	0	0
	40°C, 5 min	24	0 (0)	0	0
	50°C, 1 min	24	0 (0)	0	0
	50°C, 3 min	24	0 (0)	0	0

^z () indicate (No. of ovaries developed / No. of flowers pollinated) × 100. Many seeds were obtained by cross-pollination (data not shown).

では、自家不和合性が2、3月に弱く、4月には強いのでガラス温室の温度上昇と一致しない。したがって、高温によってチューリップの自家不和合性が弱まったとは考えにくい。自家不和合性の強弱は、温度のほか、湿度(建部, 1964)、開花時期(Johnson, 1971)、品種の遺伝的背景(Johnson, 1971)などによって変化するという報告があり、今回の促成栽培の実験にはどのような要因が関与しているかが特定できないが、露地栽培のチューリップが3、4月にかけて徐々に生育し、充実した植物体を形成しているのに対して、促成栽培のものは徒長した軟弱なものとなっており、このような生理的な違いが、自家不和合性の発現に影響を及ぼした要因として考えられる。今後、自家不和合性を弱める環境条件が明らかにできれば、チューリップの自家不和合性打破の簡便な方法として、促成栽培がよりいっそう用いられると推測できる。

促成栽培では、品種によっては自家不和合性が解消できないものがあるのに対して、柱頭切除受粉は、供試した5品種すべての自家不和合性を解消し、1子房当たりの種子数を13.1~80.8個と著しく多くし、極めて効率よくチューリップの自家不和合性を打破する技術であることが明らかになった。ただし、この方法によって得られた自殖種子数は、他家受粉によって得られた種子数よりは少ないので、柱頭切除法によって自家不和合性は完全に打破されていないと考えられる。チューリップでは自家受粉した場合、花粉管の大部分は柱頭部分に数mm程度侵入し伸長を停止するが、品種によっては花粉管は柱頭部分から花柱を経て、胚珠に至るまで徐々に伸長を停止することが観察されている(浦島・馬上, 1979)。したがって、柱頭部分を切除しただけでは完全に自家不和合性を打破できないと推察される。それでも、今回の柱頭切除受粉によって得られた自殖種子量は、遺伝子分析等を行ううえで十分な種子量である。

花柱切断法による自家不和合性の打破はユリ(浅野・明道, 1977)で報告されているが、花柱が長く花柱腔をもつユリでは、比較的容易に手術を行うことができる。一方、チューリップでは、柱頭切除後花柱腔に花粉を詰め、花粉発芽を促す湿度を確保することができないほか、花柱の切断面が大きく病害等の障害を受け易い点があり、これまで花柱切断法が適用できなかった。しかし、今回、切断面をパラフィンフィルムで覆うことや腐敗防止のため殺菌剤を塗布する方法を実施したところ、これまでの問題点を解決できること

が示された。

花粉管停止部位にあたる柱頭先端部から数mmの位置より、さらに花柱方向へ入った部分に受粉すれば、自家不和合性が打破できると考え、一方の心皮を剥離後、残った心皮の向軸面に受粉を行った。剥離受粉による自殖で、自殖種子が得られたのは1品種のみであり、この場合は促成栽培の開花時期に相当する無処理の自家受粉でも5割の結実率が得られているので、剥離受粉によって自殖種子が得られるかどうかさらに検討が必要である。

柱頭の切除受粉に比べ、剥離受粉では効果が劣った理由として、剥離後に残った心皮の向軸面では自家不和合性の発現は依然と高く、自家不和合性を十分解消するにはいたらなかった可能性や心皮の向軸面では柱頭上と異なり花粉の吸水等の発芽条件が整わず、十分花粉が発芽しなかった可能性などが考えられる。

雌しべを高温処理することによって、自家不和合性が打破された報告は多数あるが、このうち *Brassica* (Okazaki・Hinata, 1987), *Raphanus* (Matsubara, 1980), *Oenothera* (Hecht, 1964), *Lilium* (Hopper et al., 1967) についての報告では、打破にもっとも効果的であった温度と処理時間は、それぞれ、40℃で15分間、50℃で25分間、50℃で5分間、50℃で6分間であったとしている。処理方法は前者2種が、雌しべあるいは植物体を恒温容器あるいはファイトトロンにいれ高温処理する方法で、後者2種は、雌しべを温湯に浸漬し処理する方法である。今回、チューリップの柱頭を50℃の温湯に1~3分間浸漬することによって、低率ではあるが一部の品種で自家不和合性を打破することができたが、最適処理温度が50℃にあることは、上記した他の報告と一致しており興味ある点である。

以上、促成栽培のほか、柱頭の切除受粉法や高温処理が、チューリップの自家不和合性打破に効果的であることを述べた。今回の試験結果では、トライアンフとシングルレートグループの品種に限られるが、結実率の高さからみて、柱頭切除法は、チューリップの自殖系統育成法として実用的な技術であると推察された。また、促成栽培することと柱頭切除法の二つを組み合わせ、最も効率よく自家不和合性を打破することのできる方法として期待でき、今後の適用が待たれる。

摘 要

チューリップの自家不和合性を打破する目的で、促成時期のちがいと自家不和合性の強弱の関係を調査し

たほか、柱頭を花柱から切り放し、その切断面に自家花粉を受粉する柱頭切除受粉法および柱頭を40°～50℃の温湯に浸漬する高温処理を検討した。

1. チューリップ5品種を2月から4月にかけて促成栽培と露地栽培を行い自殖したところ、露地栽培の自然開花時では全品種とも完全な自家不和合性であったが、促成栽培では5品種中4品種は自殖によって多数の種子が得られた。促成栽培を行うことによって、自家不和合性が弱まることが示された。

2. 柱頭切除後の受粉によって、供試した5品種すべての自家不和合性が部分的に解消され、1子房当たり8～81個の自殖種子が得られた。柱頭切除法によって、極めて効率よくチューリップの自家不和合性が打破されることが明らかになった。

3. 柱頭を温湯に浸漬する高温処理法により自殖したところ、供試した3品種のうち1品種で、50℃、1分間処理により24花交配中2花、3分間処理により24花交配中4花結実し、低率ではあるが自殖種子が得られた。

これらの方法は、チューリップの自殖系統育成法として実用的な技術であると推察された。

謝 辞 本稿を草するにあたり、新潟大学農学部教授の馬上武彦博士、富山県農業技術センター野菜花き試験場場長の梅原吉廣博士にご校閲戴いた。ここに記して感謝の意を表する。

引 用 文 献

- 浅野義人・明道 博. 1977. ユリの遠縁種間交雑に関する研究。(第1報). 花柱切断法による交配. 園学雑. 46 : 59-65.
- 萩屋 薫. 1985. より美しい花を求めて(園芸植物の歴史と育種). p.107-112. 朝日園芸百科. 朝日新聞社. 東京.
- Hopper, J. E., P. D. Ascher and S. J. Peloquin. 1967. Inactivation of self-incompatibility following temperature pretreatments of styles in *Lilium longiflorum*. Euphytica 16 : 215-220.
- Hecht, A. 1964. Partial inactivation of an incompatibility substance in the stigmas and styles of *Oenothera*. p.237-243. In : H. F. Linskens (ed). Pollen physiology and fertilization. North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.
- 池田 洋・馬上武彦. 1981. 試験管内受精によるチューリップの自家不和合性の打破. 育雑. 31 (別2) : 62-63.
- Johnson, A. G. 1971. Factors affecting the degree of self-incompatibility in inbred lines of Brussels spouts. Euphytica 20 : 561-573.
- Matsubara, S. 1980. Overcoming self-incompatibility in *Raphanus sativus* L. with high temperature. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 105 : 842-846.
- Nakanishi, T. and K. Hinata. 1975. Self-seed production by CO₂ gas treatment in self-incompatible cabbage. Euphytica 24 : 117-120.
- Ockendon, D. J. 1973. Selection for high self-incompatibility in inbred lines of Brussels sprouts. Euphytica 22 : 503-509.
- Okazaki, K. and K. Hinata. 1987. Repressing the expression of self-incompatibility in crucifers by short-term high temperature treatment. Theor. Appl. Genet. 73 : 496-500.
- 志佐 誠・万豆剛一・桜井 博・木村敬助. 1955. チューリップの育種学的研究. p.1-71. 志佐誠編著. 輸出球根に関する研究. 誠文堂新光社. 東京.
- 建部民雄. 1964. ダイコンにおける自家不和合性の生理機構について.(第1報). 空气中湿度が自家受精力に及ぼす影響. 園学雑. 33 : 62-66.
- 建部民雄. 1977. ダイコンにおける自家不和合性の生理機構について.(第4報). 自家不和合性に及ぼす高温の効果. 園学雑. 46 : 48-51.
- 浦島 修. 1977. チューリップの自殖系統の育成. 新潟大学学士論文.
- 浦島 修・馬上武彦. 1979. チューリップの自殖系統の育成. 1. 花柱内における花粉管伸長. 育雑. 29 (別1) : 186-187.