

両性生殖性系統と単為発生性連鎖マーカーを利用した ニラ四倍体 F₁ 集団における休眠性および抽だい期の変動

齋藤容徳¹⁾・大島一則²⁾・松本紀子³⁾・癸生川真也・中澤佳子・天谷正行⁴⁾

摘要：両性生殖性ニラ系統と単為発生性に連鎖した DNA マーカーを利用することで、これまでは不可能であった規模の大きい F₁ 集団を作成することに成功した。特に、ニラの休眠性に関しては晩生が優性であることと複数の遺伝子が関与することが明らかとなった。また、開花期についても同様に複数の遺伝子が関与していることが明らかとなった。両性生殖性で、開花期や草姿等の農業形質に優れる 5 つの中間母本系統を育成した。

キーワード：ニラ，交雑育種，単為生殖，単為発生，中間母本，抽だい

Novel breeding system of Chinese chive (*Allium ramosum*, syn. *A. tuberosum* 2n=4x=32) using the amphimixis strain: Parthenogenesis-linked marker revealed a quantitative variation of dormancy and flowering time in the F₁ cross population

Yoshinori Saito, Kazunori Osima, Noriko Matumoto, Shinya Kebukawa,
Yoshiko Nakazawa,, and Masayuki Amagai

Summary: A chinese chive (*Allium ramosum*)F₁ cross population was prepared by means of the amphimixis strains and parthenogenesis-linked markers against apomixis. The dormancy and flowering pattern were investigated in these F₁ populations, and the results revealed that a late type of dormancy seemed to be dominant and controlled by the quantitative trait locus (QTL). In the same way, the flowering pattern varied significantly and continuously over a month; this pattern also seemed to be controlled by the QTL. On the basis of the results of this study, five amphimictic strains were selected as parental lines with three degrees of dormancy and two types of flowering times..

Key words: Chinese chive , Cross breeding, Apomixis, Parthenogenesis, Parental line, flowering

I 緒言

栃木県では、1985 年からニラ (*Allium ramosum*, syn. *A. tuberosum* $2n=4x=32$) の品種育成に取り組んでおり、これまでに「きぬみどり」(木村, 1995)、ネギとニラの種間雑種「なかみどり」(天谷ら, 1995)を開発した。しかし、ニラは一般的に条件的単為生殖性を有しているため (Kojima and Nagato, 1992)、交雑率が低く遺伝的変異導入の障壁となっている。ニラの単為生殖は複相胞子生殖 (Diprospery) と呼ばれており、非減数性卵細胞を生じる複相大胞子形成 (Apomeiosis) に続き、偽受精 (Pseudogamy) を経て単為発生 (Parthenogenesis) が起こることで、胚珠親と同じ遺伝子型のクローン種子が形成される。

中澤ら (2005) は、 F_1 交雑個体の早期選抜を目的として、花粉親に特異的な RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) マーカーを利用した。この結果、栃木農試で 1997～2006 年に単為生殖性品種・系統同士を交配した 48 組合せから得られた実生 6,445 個体において、交雑個体と判定されたのは全体の 7.5% であった。定植前に交雑個体選抜が可能となったことで定植個体数は従来の約 1/10 に減ったが、育種に必要な集団の規模を確保するためには、依然として交雑率の高い胚珠親の育成が望まれる結果であった。そこで交雑を確認した F_1 個体に着目し、受粉前に胚珠の分裂を観察したところ非単為発生個体

「97-12-102」, 「00-3-81」が見つかり、その後の検定交配により 100% の交雑率が確認されたことから、これらは両性生殖性 (Amphimixis) であることが判明した。さらに、単為発生性に関する遺伝解析の結果、ニラの単為発生性は優性の 1 因子によって支配されていることが明

らかとなった (中澤ら, 2006)。さらに天谷ら (2010) は非単為発生系統「97-12-102」×単為生殖品種「テンダーポール」の交配から作成した F_1 集団を利用し、バルクセグレーション法 (Michelmore ら, 1991) により単為発生性に連鎖する DNA マーカー (PLM: Parthenogenesis Linked Marker) を開発した。

本論文では、両性生殖性個体と単為発生性連鎖マーカーを利用し、ニラの交雑育種に取り組み、重要な選抜形質である開花期と休眠性の変動について調査を行うとともに、優れた農業形質を持つ両性生殖性中間母本の育成に成功したので報告する。

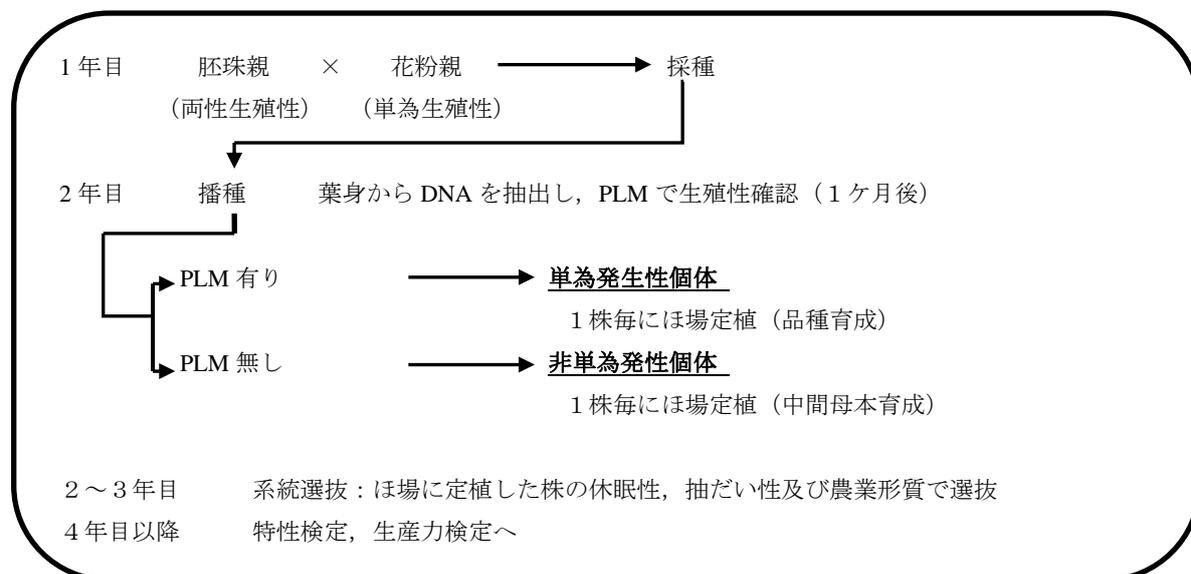
II 材料および試験方法

試験 1 両性生殖性個体を胚珠親とした交雑集団の作成

第 1 図に示す方法により 2004～2007 年に両性生殖性個体 (「97-12-102」および「00-3-81」) を胚珠親とし、花粉親に単為生殖性個体を用いて 17 組合せの交配を実施した (第 1 表)。得られた種子はそれぞれ翌年の 3 月に播種し、実生の葉身から CTAB 法 (Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide) により DNA 抽出を行い、単為発生性連鎖マーカー検定を行った。2004 年は PLM1 のみを使用し、その他の年次では PLM1 および PLM3 を使用して生殖性の検定を行った。

試験 2 交雑集団の休眠性および抽だい性の特性調査

試験 1 の結果、2004 年交配の交雑集団で PLM1 が有る 360 個体と、2005～2007 年交配の交雑集団で PLM1 と PLM3 がともに有る 787 個体およびともに無い 384 個体を露



第 1 図 ニラの両性生殖性個体を胚珠親とした育種システム

地ほ場に定植し、同年 12 月に休眠性を調査した。休眠性は、極端に生育の悪い個体は除き、株の枯上がり等で判断し、「スーパーグリーンベルト」との比較で、「浅い」、「並」、「深い」の 3 段階で区別した。

また、交雑集団の抽だい性は、定植翌年の 6~9 月に調査した。調査は極端に生育の悪い個体を除き、個体毎に出蕾の有無を 7~10 日毎に行い、出蕾開始時期から出蕾終了時期の期間で分類し、その種類数を出蕾パターン数として算出した。

試験 3 両性生殖性ニラ中間母本の育成

2005 年の交配で得られた、単為発生性連鎖マーカー (PLM1 および PLM3) がともに無い 142 個体を、2006 年 8 月 25 日に露地ほ場に定植した。休眠性を 2006 年 12 月に試験 2 と同様の方法で調査し、2007 年 9 月に、株当たりの茎数、葉幅(葉の中間の位置)、葉鞘長および草姿(開帳性~立性)を測定し、抽だい性を試験 2 と同様の方法で調査した。形質の優れた 5 個体を選抜し、胚珠透明化法で生殖性の確認を行った。開花当日の小花から柱頭を除去し、未受粉で 4 ないし 5 日経過後の胚珠を観察材料とし、小島 (Kojima and Nagato, 1992) の方法に従い透明化処理を行い、ノマルスキー型微分干渉顕微鏡 (BX61,

オリンパス社) で卵細胞分裂の有無を観察した。各系統とも 50 個の卵細胞について調査した。

試験 4 両性生殖性中間母本と単為生殖品種「ワンダーグリーンベルト」との交雑集団の休眠性および抽だい性の特性

試験 3 で選抜した 5 系統 (「05-2-196」, 「05-2-223」, 「05-2-273」, 「05-4-172」, 「05-4-185」) を胚珠親とし、2008 年 7~9 月に単為発生性連鎖マーカー (PLM1 および PLM3) がともに有る単為生殖品種「ワンダーグリーンベルト」を花粉親とした交配を実施した。2009 年 3 月に、得られた種子を播種したところ 607 個体が発芽した。これらについて単為発生性連鎖マーカーによる検定を実施し、単為発生性連鎖マーカーがともに有る個体および単為発生性連鎖マーカーがともに無い個体を、2009 年 7 月 31 日に露地ほ場に定植した。また、PLM1 および PLM3 がともに無い個体の一部については中澤ら (2005) の方法により花粉親に特異的な RAPD マーカーを用いて、交雑の確認を行った (データ未掲載)。2009 年 12 月に交雑集団の休眠性を調査し、2010 年 7~9 月に交雑集団の抽だい性を調査した。調査方法は試験 2 と同様とした。

第 1 表 ニラ両性生殖性個体を胚珠親に用いた F₁ 集団における単為発生性連鎖マーカーによる選抜結果

交配組み合わせ				供試 個体	PLM1 と PLM3 が ともに有る個体 ¹⁾	PLM1 と PLM3 が ともに無い個体
2004 年交配						
04-1	97-12-102	×	スーパーグリーンベルト	104	60	44
-2	97-12-102	×	ワンダーグリーンベルト	80	67	13
-3	97-12-102	×	漢中冬ニラ西安	116	69 (32)²⁾	47
-4	00-3-81	×	スーパーグリーンベルト	71	36	35
-5	00-3-81	×	ワンダーグリーンベルト	128	86	42
-6	00-3-81	×	漢中冬ニラ西安	265	203 (79)²⁾	62
2005 年交配						
05-1	97-12-102	×	中国ニラ	236	95	8
-2	97-12-102	×	ワンダーグリーンベルト	262	82	81
-3	00-3-81	×	中国ニラ	28	6	9
-4	00-3-81	×	ワンダーグリーンベルト	190	58	44
2006 年交配						
06-1	97-12-102	×	タフホーイ	193	86	33
-2	97-12-102	×	SK78	150	43	80
-3	97-12-102	×	ニコニコ太郎	200	106	58
2007 年交配						
07-1	97-12-102	×	04-4-43	116	93	18
-2	97-12-102	×	パワーグリーンベルト	161	77	13
-3	97-12-102	×	杭州ニラ	141	113	23
-4	00-3-81	×	漢中冬ニラ a	50	28	17
小計				2491	1308	627

注 1. 2004 年の 6 組み合わせは PLM1 で検定し、2005~2007 年の 11 組み合わせは PLM1, 3 で検定した。

2. ほ場の都合でカッコ内の数量を定植し、供試材料とした。

第2表 ニラの胚珠親および花粉親が交雑集団の休眠性および抽だい性に及ぼす影響

胚珠親		花粉親		交雑集団の休眠性 ¹⁾			交雑集団の抽だい性 ²⁾			
系統名	休眠性	品種・系統名	休眠性	個体数	浅い (%)	並 (%)	深い (%)	個体数	出蕾パターン数	出蕾開始期
2004年交配										
04-1	97-12-102	並 × スーパーグリーンベルト	並	60	0	18	82	54	16	6/下
-2	97-12-102	並 × ワンダーグリーンベルト	浅い	67	15	33	52	62	25	6/下
-3	97-12-102	並 × 漢中冬ニラ西安	深い	32	0	34	66	30	10	7/中
-4	00-3-81	深い × スーパーグリーンベルト	並	36	0	8	92	32	13	7/中
-5	00-3-81	深い × ワンダーグリーンベルト	浅い	86	5	33	63	79	22	7/上
-6	00-3-81	深い × 漢中冬ニラ西安	深い	79	0	0	100	77	13	7/中
2005年交配										
05-1	97-12-102	並 × 中国ニラ	浅い	103	0	19	81	96	17	7/中
-2	97-12-102	並 × ワンダーグリーンベルト	浅い	163	3	46	51	141	17	7/中
-3	00-3-81	深い × 中国ニラ	浅い	15	0	0	100	13	6	7/下
-4	00-3-81	深い × ワンダーグリーンベルト	浅い	102	0	21	79	72	10	7/中
2006年交配										
-1	97-12-102	並 × タフホーイ	浅い	119	0	29	71	107	14	7/上
-2	97-12-102	並 × SK78	浅い	123	0	38	62	113	11	7/中
-3	97-12-102	並 × ニッコ太郎	並	164	1	23	76	156	9	7/中
2007年交配										
-1	97-12-102	並 × 04-4-43	浅い	107	7	50	44	100	14	6/中
-2	97-12-102	並 × パワフルグリーンベルト	深い	88	3	17	80	87	17	6/中
-3	97-12-102	並 × 杭州ニラ	浅い	131	2	49	49	93	11	6/中
-4	00-3-81	深い × 漢中冬ニラ a	深い	46	0	0	100	45	6	7/上

注1. 交雑集団の休眠性は、定植年の12月に、株の枯上がり等で判断し、スーパーグリーンベルトを対照として、対照より浅い、対照並、対照より深いで判断した。

注2. 交雑集団の抽だい性は定植翌年の6~9月に、7~10日毎に個体毎に出蕾の有無を確認し、出蕾開始時期および出蕾終了時期で分類し、出蕾パターン数とした。

Ⅲ 結果

試験1 両性生殖性個体を胚珠親とした交雑集団の作成

17組合せの交配から、計2,491個の種子が得られた。これらから得られた実生苗についてDNAマーカーによる生殖性の調査を行った結果、PLM1とPLM3(2004年についてはPLM1のみ)をとともに持ち、単為発生性と推定された個体が1308個体(52.5%)、PLMがともに無く非単為発生性と推定された個体が627個体(25.2%)が得られた(第1表)。

試験2 交雑集団の休眠性および抽だい性の特性

胚珠親に休眠性が並の「97-12-102」と、花粉親に休眠性が浅い「ワンダーグリーンベルト」他6品種・系統を交雑した集団では、花粉親が「ワンダーグリーンベルト」、「04-4-43」、「杭州ニラ」および「サンダーグリーンベルト」の交雑集団では休眠性が浅い個体が出現した。特に「ワンダーグリーンベルト」との組合せでは15%の休眠性の浅い個体が出現した。休眠性の浅い個体が出現しなかった3組合せでは、休眠性の深い個体の割合が並の個体の割合よりも多い傾向が認められた。また、花粉親に休眠性

の深い「パワフルグリーンベルト」を用いた交雑集団からも休眠性の浅い個体が出現した(第2表)。

胚珠親に休眠性が深い「00-3-81」を用いた6組合せの交雑集団では、花粉親に休眠性が浅い「ワンダーグリーンベルト」を用いた場合のみ休眠性の浅い個体が出現したが、他の組合せでは休眠性の程度に関係なく出現しなかった。特に、休眠性の浅い「中国ニラ」と、休眠性の深い「漢中冬ニラ西安」および「漢中冬ニラa」を交雑した集団では、全ての個体の休眠性が深いと判定された(第2表)。

交雑集団内での抽だい性の変異幅が大きく、出蕾開始時期から出蕾終了時期の期間で分類した出蕾パターン数は、交雑集団(「97-12-102」×「ワンダーグリーンベルト」)が一番多く、25パターンが確認された。2004年交配で、胚珠親に「97-12-102」および「00-3-81」に「ワンダーグリーンベルト」を交配すると、出蕾パターン数はそれぞれ25パターンおよび22パターンであったが、「漢中冬ニラ西安」で交配した抽だいパターン数は、それぞれ10パターンおよび13パターンと少なかった。また、胚珠親に「00-3-81」より「97-12-102」を用いたほうがその交雑集団の出蕾開始期は早まった(第2表)。

第3表 選抜したニラ両性生殖性中間母本系統の特性

中間母本 系統番号	葉長 ¹⁾ (cm)	莖数 ²⁾ (本/株)	葉幅 ³⁾ (mm)	草姿 ⁴⁾	抽だい時期	休眠性 ⁵⁾	推定生殖性 ⁵⁾
05-2-196	53	28	11	やや開帳性	7/下~8/下	浅	両性生殖性
05-2-223	63	40	10	立性	7/下~8/下	並	両性生殖性
05-2-273	48	13	9	立性	8/上~8/下	深い	両性生殖性
05-4-172	58	20	8	立性	8/上~8/下	深い	両性生殖性
05-4-185	56	14	10	立性	7/下~8/下	深い	両性生殖性

注1.葉長, 莖数, 葉幅葉鞘長, 草姿は, 2007年9月4日調査.

2.草姿は, 開帳性~立性.

3.休眠性は, 2006年12月25日に調査し, スーパーグリーンベルトとの比較で, 株の枯上がり等で判断した.

4.推定生殖性は, 胚珠透明化法観察と検定交配により推定した.

第4表 「各両性生殖性中間母本系統」×「ワンダーグリーンベルト」F₁集団におけるニラの休眠性の分離

中間母本 系統番号	浅い (%)	並 (%)	深い (%)	調査個体数
05-2-196	9	58	33	107
05-2-223	0	25	75	15
05-2-273	0	4	96	255
05-4-172	0	19	81	42
05-4-185	8	41	51	61
平均	1	15	85	480

注.休眠性は, 定植年の12月に, 株の枯上がり等で判断し, スーパーグリーンベルトを対照として, 対照より浅い, 対照並, 対照より深いで判断した.

殖性であることが強く示唆された.

試験4 両性生殖性中間母本と「ワンダーグリーンベルト」との交雑集団における休眠性および抽だいの特性

両性生殖性中間母本と「ワンダーグリーンベルト」との交雑集団の休眠性は, 胚珠親により異なる傾向を示した. 最も休眠性の浅い個体の出現頻度が高かったのは, 共に休眠性の浅い同士の組合せとなった「05-2-196」×「ワンダーグリーンベルト」であったが, その次に高かったのは休眠性がやや深い「05-4-185」×「ワンダーグリーンベルト」の組合せであった. その他の3組合せからは休眠性の浅い個体は出現しなかったが, 休眠性が並の「05-2-223」を用いた集団では, 休眠性がやや深い「05-4-172」と「05-2-273」を用いた集団に比べて並の個体の出現頻度が若干高い傾向が認められた(第4表).

また, 交雑集団の抽だいの性も胚珠親に用いた中間母本系統毎に異なっており, 出蕾開始時期の変動幅は約1ヶ月にも渡っていた. 「05-4-185」×「ワンダーグリーンベルト」の交雑集団が最も早く7月第2週より出蕾が確認されたが, 「05-4-172」×「ワンダーグリーンベルト」の交雑集団ではこれより1ヶ月後の8月第2週から出蕾が確認された. 開花期間についても中間母本系統毎に異なっており, 抽だい開始時期が早い系統ほど, 開花している期間も長い傾向が認められた. 交雑集団の出蕾パターンは, 「05-2-273」×「ワンダーグリーンベルト」が一番多く35通りで, 「05-2-223」×「ワンダーグリーンベルト」が一番少なく7通りであった(第5表).

試験3 両性生殖性ニラ中間母本の育成

2005年に交配した4集団において, 単為発生性連鎖マーカーPLM1とPLM3がともに無い142個体の中から, 農業形質, 休眠性および抽だいの性が優れる5系統

(「05-2-196」, 「05-2-223」, 「05-2-273」, 「05-4-172」, 「05-4-185」)を選抜した(第3表). 「05-2-196」は休眠性が「スーパーグリーンベルト」より浅く, 「05-2-223」は休眠性が「スーパーグリーンベルト」並で草姿が立性であり莖数が多く, 「05-2-273」および「05-4-172」は草姿が立性で抽だい期間が短く, 「05-4-185」は立性で葉幅が広いという特徴を持っている. これらについて胚珠観察による生殖性の確認を行った結果, 「05-4-172」は卵細胞が不明瞭で確認できなかったが, 他の4系統は卵細胞の分裂が確認されなかったため, 両性生殖性であると推察された. また, 試験4のワンダーグリーンベルトとの交雑集団において, PLM1とPLM3による交雑検定以外にもワンダーグリーンベルト特異的なRAPDマーカーを利用した確認を行った結果, 検定した全ての個体で交雑が確認されたことから, 選抜した中間母本5系統は両性生

IV 考察

野菜品種の約 82%は F₁ 品種であり(伊東, 2009), ニラと同じネギ属のタマネギ(勝又, 2003)およびネギ(馬上・上原, 1985)では, 細胞質雄性不稔の特性を利用した F₁ 育種が行われ, 生産性と品質の向上が図られている。しかし, ニラは条件の単為生殖性植物であるため交雑率が低く, 現在のところ交雑育種はほとんど行われていない。本研究ではニラ育種手法発展のための第 1 歩として, これまでに開発した単為発生性連鎖マーカーを実際の育種に利用し, 多様な農業形質を持つ優良な両性生殖性中間母本を育成することができた。

今回育成した両性生殖性中間母本の最も有用な特徴は, 全てが交雑率が高いことである。これまでの単為生殖性胚珠親を用いた交雑率は, 1997~2006 年の試験結果では 7.5%であったことから, 今回育成した両性生殖性胚珠親を用いることで大幅な交雑率の向上が可能である(中澤ら, 2006)。本研究において供試した 2,491 粒の F₁ 種子を従来の単為生殖性品種同士の交雑で得るには, 33,000 粒以上もの種子が必要であることから, 両性生殖性は交雑育種において最も効果的な形質である。また, 選抜した 5 系統の中間母本系統に対し, 「ワンダーグリーンベルト」を共通花粉親として交雑した結果, F₁ 集団の農業形質が様々に変動することが確かめられ, これまで単為生殖性によりマスクされていた遺伝的に未固定な遺伝資源としての能力が本研究により初めて明らかとなった。

両性生殖性中間母本の利用に加えて, 単為発生性連鎖マーカーである PLM を用いることでも交雑育種が効率的に実施できた。PLM は花ニラ品種「テンダーポール」の単為発生因子に由来するものであるが, 多くの単為生殖性(単為発生性でもある)品種・系統にも保存されていることが明らかにされている(天谷ら, 2010)。本研究でも, 2005 年の交配に使用した「中国ニラ」と「サンダーグリーンベルト」の集団において, 単為発生因子を持たない両性生殖性個体の選抜が PLM の有無と一致していることが確かめられ, 本マーカーの幅広い応用性が確認された。ニラは通常, 開花するまで 2 年間を要することから, 胚珠観察や検定交配をすぐに行うことは不可能であったが, マーカー選抜を行うことで播種後 3 ヶ月の幼苗での検定が可能となった。

ニラの需要は鍋料理の食材として 11 月頃より増加するが, 休眠期により出荷量が減少するため休眠性の浅い品種が望まれている。2004~2007 年に実施した「97-12-102」および「00-3-81」を用いた交雑集団や, 中間母本系統を用いた交雑集団の休眠性調査から, ニラの

休眠性は晩生が優性であると推察された。しかし, 休眠性が浅いもの同士を交配した「05-2-196」×「ワンダーグリーンベルト」の F₁ において, 休眠性が深い個体の出現頻度は低下するものの, 休眠性が浅い個体の出現頻度が有意に高くはならなかった。この結果は, 休眠性が単純な主動遺伝子に支配されておらず, 複数の遺伝子が関与することを示しており, 同時に休眠性という形質の評価方法について, 今回用いた 3 段階評価は適切ではなく, 連続的な変動性を考慮し, 評価段階数をより多くするなどの工夫が必要であろう。また, 休眠性が深い「05-4-185」×「ワンダーグリーンベルト」の F₁ 集団からも休眠性の浅い個体が出現したが, 同様の結果が 2004 年交配系統の休眠性が深い「00-3-81」×「ワンダーグリーンベルト」からも得られている。さらに, 休眠性が並の「97-12-102」×「ワンダーグリーンベルト」では休眠性の浅い個体の出現頻度が最も高い結果が得られた。「ワンダーグリーンベルト」には休眠性の浅い個体の出現頻度を高める因子が存在しているのかもしれない。休眠性の評価を詳細に行い QTL 解析を行えば, ニラの休眠性に関する知見が得られるであろう。あるいは, 単為発生性に関するマーカー開発に使用したバルクセグレガント法(Michelmore ら, 1991)を用いることで, 休眠性の浅い形質に連鎖する DNA マーカーを開発することは可能と考えられる。

また, 交雑集団では出蕾パターンや時期が連続的に変異しており, 抽だいの早晚性についても偏りは見られないため, 抽だい性についても休眠性と同様に単一の主動遺伝子支配ではなく, 複数の遺伝子が関与していることが推察された。開花時期の異なる品種の開発は, 夏期に抽だいた花茎を除く調整作業を軽減するためにも要望されているが, 両性生殖性母本を利用することで幅広い開花期の変動を導入することが十分可能であることが今回の研究結果から示唆された。

アポミクシス育種は, すでにケンタッキーブルーグラス, ギニアグラス, ブッフエルグラスなどの牧草で行われているが(中島, 1991), 園芸作物であるニラにおいても, 本研究で明らかにした両性生殖性系統と単為発生性連鎖マーカーを利用することで, 交雑育種により休眠性や抽だい性の大幅な改良および耐病虫性の導入などが可能となり, 既存のニラ品種にない優れた農業形質をもつ新品種が開発が期待される。

謝辞

栃木県農業試験場福田正孝氏, 堀井数己氏, 田中祐氏

には本試験の遂行にあたり栽培管理等に多大な協力をいただいた。ここに記して厚く深謝の意を表する。

引用文献

- 天谷正行・大橋一夫・木村 栄・小栗尚子・小島昭夫.
1995. ネギとニラの種間雑种植物の育成. 栃
木農試研報 43: 87-94.
- 天谷正行・中澤佳子・松本紀子・飯村一成. 2010. パ
ルクセグレガント法によるニラ4倍体 (*Allium*
ramosum, syn. *A. tuberosum* $2n=4x=32$) の単為発
生性連鎖マーカーの開発. 育学研. 12: 73-80.
- 伊東 正. 2009. 蔬菜の新品種 (第17巻). p.1. 誠
文堂新光社. 東京.
- 勝又廣太郎. 2003. タマネギの雄性不稔とF1育種.
p. 171-182. 山口彦之監修. 細胞質雄性不稔と
育種技術. シーエムシー出版. 東京.
- 木村 栄. 1995. きぬみどり. 野菜園芸技術.
22(7): 39
- Michelmore, R. W., I. Paran, and R. V. Kesseli .
1991. Identification of markers linked to
disease resistance genes by bulked segregant
analysis: a rapid method to detect markers in
specific genomic regions using segregating
populations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 88:
9828-9832.
- Kojima, A., and Y. Nagato. 1992. Pseudogamous
embryogenesis and the degree of
parthenogenesis in *Allium tuberosum*. Sex.
Plant Reprod. 5: 72-78.
- 中澤佳子・生井潔・酒井美幸・田崎公久・小林俊一・
小玉弘恵・土屋久子・木村 栄・室井栄一・石原
良行・大島一則・天谷正行. 2005. RAPD マーカ
ーを用いたニラ交雑個体の選抜技術の確立. 栃
木農試研報. 55: 27-32.
- 中澤佳子・生井 潔・小島昭夫・小林俊一・田崎公久・
天谷正行. 2006. 4倍体ニラにおける単為発生
性の遺伝様式. 育学研. 8: 89-98.
- 中島皐介. 1991. 栄養繁殖およびアポミクシスによ
る繁殖と育種. P. 123-131. 中島他共著. 新版
植物育種学. 文永堂. 東京.
- 馬上武彦・上原 武. 1985. ネギの細胞質雄性不稔
の遺伝様式. 園学雑. 53(4): 432-437.