

園学雑. (J. Japan. Soc. Hort. Sci.) 67(6) : 917-926. 1998.

リンゴ主要数品種の自家不和合遺伝子型の解析*

小森貞男**・副島淳一・伊藤祐司***・別所英男****・阿部和幸・古藤田信博

果樹試験場リンゴ支場 020-0123 盛岡市下厨川

Analyses of the Self-incompatibility Genotypes in Some Apple Cultivars

Sadao Komori**, Junichi Soejima, Yuji Ito***, Hideo Bessho****, Kazuyuki Abe and Nobuhiro Kotoda

Apple Research Center, National Institute of Fruit Tree Science, Morioka, Iwate 020-01

Summary

The self-incompatibility genotypes of apple cultivars were determined using cross-incompatible and -compatible parents and their progenies.

The existence of 6 alleles and 7 genotypes was confirmed: the genotypes of 9 cultivars were established as follows:

(S_{Ja}, S_{Jb}) = 'Golden Delicious'

(S_{Ja}, S_{Jd}) = 'Toukou'

(S_{Jc}, S_{Jd}) = 'Jonathan', 'Hlmekami'

(S_{Jc}, S_{Je}) = 'Delicious'

(S_{Jc}, S_{Jf}) = 'Fuji'

(S_{Jd}, S_{Jf}) = 'Senshu', 'Iwakami'

(S_{Je}, S_{Jf}) = 'Ralls Janet',

(S_{Ja}, S_{Je}) or (S_{Jb}, S_{Je}) = 'Redgold', 'Kinsei'

It seems that 'Indo' has a S_{Jd}-allele.

Key Words: apple, genotype, incompatibility, S-allele.

緒言

近年日本で育成されたリンゴ品種の多くは '国光', 'デリシャス', 'ゴールドン・デリシャス', '紅玉', '印度' 等, 少数の品種の後代で占められており, 特に最近は上記品種の後代品種である 'ふじ' ('国光'×'デリシャス'), 'つがる' ('ゴールドン・デリシャス'×'紅玉') (原田ら, 1991), '東光' ('ゴールドン・デリシャス'×'印度') の後代が増加している. 今後, 主要品種となるリンゴでもこの傾向が続いた場合, 現在は栽培上問題となっていない交雑不和合現象が顕在化する可能性が考えられる. そこで本報告では, 現在, 交雑不和合の知られている組合せ, および 'ふじ', 'はつあき', '千秋', '東光', '紅玉', 'デリシャス', '国光', 'ゴールドン・デリシャス' と, それらの交雑実生を用いて主要栽培品種の S 遺伝子型解析を

試みた.

材料および方法

1992~1997年に第1表~第8表に示した合計92交雑を用いてS遺伝子型の解析を試みた. 本試験に用いた品種の来歴は以下のとおりである. すなわち 'Holly' と 'Melrose' はオハイオ農業試験場, 'Jonadel' はアイオワ農業試験場, '太陽5号', '東光' は青森県りんご試験場, '千秋' は秋田県果樹試験場, '輝' は三上文雄, 'ひめかみ', 'いわかみ', 'ふじ', 'はつあき', 東北10号, リ-24, リ-34, リ-51, リ-93は果樹試験場リンゴ支場育成の品種・系統で, 'はつあき' と 'ふじ' の交雑実生は同支場の第4次新品種育種試験に供試中の個体である. '金星', 'レッドゴールド', 'ひめかみ', 'いわかみ', '千秋' 等の系統図を第1図に示した.

交雑には除雄を行わず1花そう1花としたバルーンステージの15花を供試した. 一方, 自家結実性把握用に1花そう1花とし, 除雄・受粉をせずバルーンステージの花に袋かけのみを行った対照区を1品種・系統当たり10花設けた. 交雑に用いた花粉は, 全交雑終了の約2週間後までにしよ糖17%, 寒天1%の花粉発芽用培地に

1997年2月28日 受付. 1998年4月3日 受理.
本報告の一部は第24回国際園芸学会議(1994年)で発表した.
果樹試験業績番号:1095

*リンゴの交雑不和合性に関する研究(第4報)

**現在:国際農林水産業研究センター沖縄支所

***現在:農業生物資源研究所放射線育種場

****現在:山梨県果樹試験場

置床し、12時間後に発芽率の調査を行った。結実率の調査は、受粉後3週間目を実施した。

結実した果実は原則として成熟期に収穫し、各組合せごとに1果数当たりの種子数を調査した。

なお、結実率15~30%が和合と不和合の境界と推定されたため、15%未満を不和合とし、15%以上30%未満を和合と不和合の混合領域とし、単年度または片面交雑のみの結果では判断を保留した。30%以上の場合は和合とした。また1果当たり種子数についても、1.5~3.0個までが和合と不和合の境界と推定されたため、1.5個未満を不和合、1.5~3.0個を混合領域とし、単年度または片面交雑のみの結果では判断を保留した。3.0個より多い場合は和合とした。また結実率、1果当たり種子数の値で和合と不和合の判定が異なった場合は、単年度または片面のみでの判断はせず、2年以上または両面交

雑の結果を待って判断することとした。結実率または1果当たり種子数のいずれかが混合領域の値で、もう一方が和合または不和合の場合にも、単年度または片面のみの結果では判断せず、2年以上または両面交雑の結果を待って判断することとした。

結果および考察

自家結実性把握用の対照区の結果は‘国光’の結実率が10%、1果当たり種子数が0個、それ以外の品種・系統の自家結実率は0%で、交雑試験の結果に影響はないと判断された。

‘ふじ’×‘ひめかみ’と‘千秋’×‘ひめかみ’は和合性を示したが、‘ひめかみ’×‘紅玉’は2年間安定して結実率が低く、種子も得られなかった。一方、‘紅玉’×‘ひめかみ’は2年平均で結実率が15.9%、1果当たり種子数が2.59個でともに和合と不和合の混合領域の値であった(第1表)。したがって‘ひめかみ’と‘紅玉’は不和合組合せと推定した。‘ひめかみ’は‘ふじ’×‘紅玉’の交雑実生から得られた品種であるから、この交雑不和合性はニホンナシで認められている偏父性不親和現象と考えられ(寺見ら, 1946)、『ふじ’と‘紅玉’がS遺伝子を1つ共有していることを示している。既に‘ゴールデン・デリシャス’と‘紅玉’がS遺伝子を共有しないことを明らかにしている(小森ら, 1993, 1999)、ここで‘ゴールデン・デリシャス’のS遺伝子型を(S_{Ja}, S_{Jb})、‘紅玉’を(S_{Jc}, S_{Jd})、‘ふじ’と‘紅玉’の共有S遺伝子をS_{Jc}と設定し、これを踏まえて遺伝解析を行なうこととした。

1. ‘金星’と‘レッドゴールド’の交雑不和合性を用いたS遺伝子型解析

‘金星’と‘レッドゴールド’は交雑不和合性とされ(石山ら, 1995)、本実験でも、3年間にわたって結実率がいずれも10%以下であることが確認された(第2表)。「金星’と‘レッドゴールド’は、ともに‘ゴールデン・デリシャス’が母親であるから(第1図)、S遺伝子のS_{Ja}またはS_{Jb}を受け継いでいることになる。ここで‘金星’および‘レッドゴールド’のS遺伝子型を(S_{Ja}, S_{Jx})ま

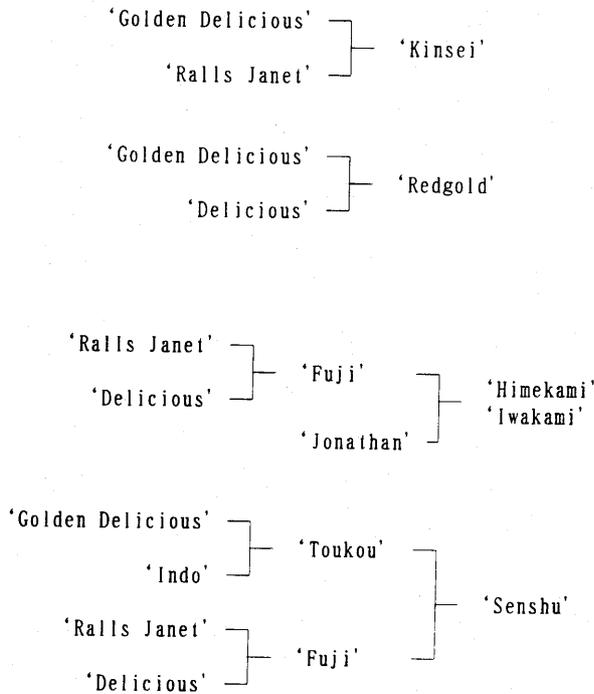


Fig. 1. Pedigree of ‘Redgold’, ‘Kinsei’, ‘Iwakami’ and ‘Senshu’.

Table 1. Patroclinal incompatibility test in ‘Himekami’.

Cross combination (Parent combination)	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
‘Himekami’ (F × J) × ‘Jonathan’	’94	14	7.1	0	
‘Himekami’ × ‘Jonathan’	’97	47	0		
‘Jonathan’ × ‘Himekami’	’94	15	6.7	1	3.00
‘Jonathan’ × ‘Himekami’	’97	24	25.0	6	2.17
‘Fuji’ × ‘Himekami’	’95	38	60.5	17	6.88
‘Senshu’ × ‘Himekami’	’95	40	85.0	22	7.14

Pollen germination : ‘Jonathan’ (1994) = 12.8 %, ‘Jonathan’ (1997) = 26.9 %, ‘Himekami’ (1994) = 69.2 %, ‘Himekami’ (1997) = 71.2 %, ‘Himekami’ (1997) = no data.
 Fruit set of selfed ‘Himekami’, ‘Jonathan’, ‘Fuji’ and ‘Senshu’ was 0 %.
 F: ‘Fuji’, J: ‘Jonathan’

たは (S_{Jb}, S_{Jx}) とすると, '国光' と 'デリシャス' は S_{Jx} 遺伝子を共有することになる. しかし両品種は交雑和合なので (山田ら, 1971), その S 遺伝子型は同一ではない. '国光' の 'デリシャス' との非共有 S 遺伝子を S_{Jy}, 'デリシャス' の '国光' との非共有 S 遺伝子を S_{Jz} とすると, '国光' は (S_{Jx}, S_{Jy}), 'デリシャス' は (S_{Jx}, S_{Jz}) で表せる.

'ふじ' は '国光' × 'デリシャス' の実生のため, その S 遺伝子型は (S_{Jx}, S_{Jz}) または (S_{Jy}, S_{Jz}) となるが, 'デリシャス' と 'ふじ' は交雑和合なので (定盛ら, 1963; 山田ら, 1971), その S 遺伝子型は (S_{Jy}, S_{Jz}) となる. ここまでの結果をまとめると以下ようになる.

'金星', 'レッドゴールド'	S _{Ja} , S _{Jx} または S _{Jb} , S _{Jx}
'国光'	S _{Jx} , S _{Jy}
'デリシャス'	S _{Jx} , S _{Jz}
'ふじ'	S _{Jy} , S _{Jz}

1) S_{Jx}=S_{Ja} と仮定した場合

'金星' および 'レッドゴールド' が (S_{Ja}, S_{Jx}) の場合は, 両品種の S 遺伝子型は (S_{Ja}, S_{Ja}) となる. これは通常の交雑では可能性が低い. また '金星' および 'レッドゴールド' が (S_{Jb}, S_{Jx}) の場合は, 両品種の S 遺伝子型は (S_{Ja}, S_{Jb}) となる. しかし, '金星' および 'レッドゴールド' と (S_{Ja}, S_{Jb}) 型の 'ゴールデン・デリシャス' とは交雑和合であるため (山田ら, 1971; 石山ら, 1995), S 遺伝子の S_{Jx}≠S_{Ja} と推定される.

2) S_{Jx}=S_{Jb} と仮定した場合

'金星' および 'レッドゴールド' が (S_{Ja}, S_{Jx}) の場合, その S 遺伝子型は (S_{Ja}, S_{Jb}) となり, (S_{Jb}, S_{Jx}) の場合は, (S_{Jb}, S_{Jb}) となるため, 1) と同様の理由で可能性は低く, S_{Jx}=S_{Jb} ではないと推定される.

3) 'ふじ' の S_{Jc} 因子

結果および考察の冒頭で述べたように, 'ふじ' は S_{Jc} 因子をもつと設定したので, S_{Jy}=S_{Jc} または S_{Jz}=S_{Jc} であり S_{Jx}≠S_{Jc} である. この関係をまとめると以下ようになる.

'金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', 'ふじ'	S _{Jy} =S _{Jc} の場合	S _{Jz} =S _{Jc} の場合
	S _{Ja} , S _{Jx} または S _{Jb} , S _{Jx}	S _{Ja} , S _{Jx} または S _{Jb} , S _{Jx}
	S _{Jc} , S _{Jx}	S _{Jx} , S _{Jy}
	S _{Jx} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Jx}
	S _{Jc} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Jy}

S_{Jx}≠S_{Ja}, S_{Jb}, S_{Jc}

4) S_{Jx}=S_{Jd} と仮定した場合

'金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', および 'ふじ' の関係は以下ようになる.

'金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', 'ふじ'	S _{Jy} =S _{Jc} の場合	S _{Jz} =S _{Jc} の場合
	S _{Ja} , S _{Jd} または S _{Jb} , S _{Jd}	S _{Ja} , S _{Jd} または S _{Jb} , S _{Jd}
	S _{Jc} , S _{Jd}	S _{Jd} , S _{Jy}
	S _{Jd} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Jd}
	S _{Jc} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Jy}

S_{Jy}=S_{Jc} の場合, '国光' の S 遺伝子型が (S_{Jc}, S_{Jd}) となり '紅玉' と同型となるが, '国光' と '紅玉' は正逆両面で交雑和合である (山田ら, 1971). また S_{Jz}=S_{Jc} の場合, 'デリシャス' の S 遺伝子型が (S_{Jc}, S_{Jd}) となり '紅玉' と同型となるが, 'デリシャス' と '紅玉' は正逆両面とも交雑和合なので (山田ら, 1971), S_{Jx}=S_{Jd} は成り立たない. したがって S_{Jx} は S_{Ja}~S_{Jd} の既知の S 遺伝子ではない. ここで新しく S_{Jx}=S_{Je} と規定すると '金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', 'ふじ' の関係は以下ようになる.

'金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', 'ふじ'	S _{Jy} =S _{Jc} の場合	S _{Jz} =S _{Jc} の場合
	S _{Ja} , S _{Je} または S _{Jb} , S _{Je}	S _{Ja} , S _{Je} または S _{Jb} , S _{Je}
	S _{Jc} , S _{Je}	S _{Je} , S _{Jy}
	S _{Je} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Je}
	S _{Jc} , S _{Jz}	S _{Jc} , S _{Jy}

5) '紅玉' と 'デリシャス' の共有因子

'紅玉' と 'デリシャス' はその交雑実生が偏父性不親和を示したことから (第3表), S 遺伝子を1つ共有している. このことから S_{Jy}=S_{Jc} の場合, S_{Jz}=S_{Jc} または

Table 2. Fruit set following reciprocal crosses in 'Redgold' and 'Kinsei'.

Cross combination	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested
'Kinsei' × 'Redgold'	'93	20	0	
'Kinsei' × 'Redgold'	'94	15	0	
'Redgold' × 'Kinsei'	'93	20	0	
'Redgold' × 'Kinsei'	'95	10	10	0

Pollen germination : 'Redgold' (1993) = 67.0 %, 'Redgold' (1994) = 85.7 %, 'Kinsei' (1993) = 74.0 %, 'Kinsei' (1994) = 70.0 %.
Fruit set of selfed 'Kinsei' and 'Redgold' was 0 % both in 1993 and 1994.

Table 3. Patroclinal incompatibility test in 'Jonathan' and 'Starking Delicious' progenies.

Cross combination (Parent combination)	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
'SD' × 'Holly' (J × SD)	'94	15	0		
'SD' × 'Holly'	'95	10	0		
'SD' × 'Jonadel' (J × SD)	'94	13	0		
'SD' × 'Melrose' (J × SD)	'94	15	0		
'SD' × 'Melrose'	'95	7	0		
'Jonathan' × U-45 (SD × J)	'94	15	0		
'Jonathan' × U-45	'95	10	0		
'Holly' × 'SD'	'95	8	0		
'Jonadel' × 'SD'	'95	9	0		
U-45 × 'Jonathan'	'95	8	0		
'Fuji' × 'Holly'	'94	13	53.9	6	5.83
'Fuji' × 'Jonadel'	'94	17	70.6	9	6.00
'Fuji' × 'Melrose'	'94	18	55.6	8	8.38
'Fuji' × U-45	'94	26	50.0	10	7.00
'SD' × U-45	'94	12	41.7	4	7.50
'Holly' × 'Toukou'	'97	24	50.0	7	9.71
'Jonadel' × 'Toukou'	'97	24	91.7	12	6.67
'Melrose' × 'Toukou'	'97	24	62.5	12	6.08
U-45 × 'Toukou'	'97	24	66.7	3	6.67

Pollen germination: 'Holly' (1994) = 34.8 %, 'Holly' (1995) = 73.7 %, 'Jonadel' (1994) = 31.5 %, 'Melrose' (1994) = 42.9 %, 'Melrose' (1995) = 74.4 %, U-45 (1994) = 36.4 %, U-45 (1995) = 63.6 %, 'SD' (1995) = 32.8 %, 'Jonathan' (1995) = 61.0 %, 'Toukou' (1995) = no data.
 Fruit set of selfed 'SD', 'Jonathan', 'Holly', 'Jonadel', 'Melrose', U-45, and 'Fuji' was 0 %.
 J: 'Jonathan', SD: 'Starking Delicious'

$S_{Jz} = S_{Jd}$ である。

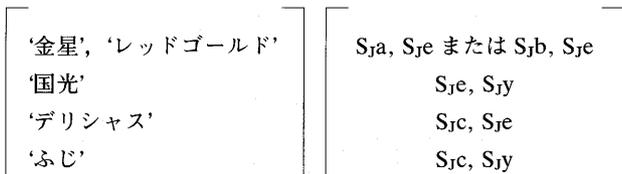
$S_{Jz} = S_{Jc}$ とすると、'ふじ'のS遺伝子型は (S_{Jc}, S_{Jc}) となり、通常の交雑では可能性が低く、またこの場合 '国光' と 'デリシャス' が同一遺伝子型となるが、前述のように '国光' と 'デリシャス' は正逆交雑で和合性を示すので $S_{Jz} \neq S_{Jc}$ と推定される。

$S_{Jz} = S_{Jd}$ とすると、'ふじ'のS遺伝子型は (S_{Jc}, S_{Jd}) となり '紅玉' と同じになるが、'ふじ' と '紅玉' は正逆交雑で和合性である (山田ら, 1971)。したがって $S_{Jz} \neq S_{Jd}$ である。

ゆえに $S_{Jy} = S_{Jc}$ は成り立たず、 $S_{Jz} = S_{Jc}$ と推定される。

ここまでの '金星', 'レッドゴールド', '国光', 'デリシャス', 'ふじ' の関係を示すと以下ようになる。

$S_{Jz} = S_{Jc}$ の場合



この時点で 'デリシャス' が (S_{Jc}, S_{Je}) と決定した。

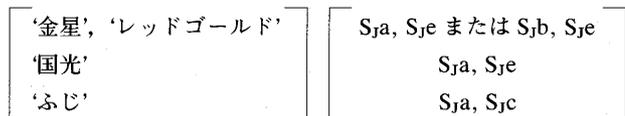
6) $S_{Jy} = S_{Jc}, S_{Jd}$ または S_{Je} の場合

$S_{Jy} = S_{Jc}$ とすると、'ふじ'のS遺伝子型が (S_{Jc}, S_{Jc}) となり、また '国光' と 'デリシャス' が同一遺伝子型となるが、前述のように '国光' と 'デリシャス' は正逆交雑で

和合性を示す。 $S_{Jy} = S_{Jd}$ とすると、'ふじ'のS遺伝子型は (S_{Jc}, S_{Jd}) となるが、前述のとおり 'ふじ' と '紅玉' (S_{Jc}, S_{Jd}) は正逆両面とも交雑和合である。 $S_{Jy} = S_{Je}$ とすると、'国光'のS遺伝子型が (S_{Je}, S_{Je}) となり、また 'ふじ' と 'デリシャス' が同一遺伝子型となるが、前述のように 'ふじ' と 'デリシャス' は正逆交雑でともに和合性を示す。以上のことから、 $S_{Jy} \neq S_{Jc}, S_{Jd}, S_{Je}$ となり、 $S_{Jy} = S_{Ja}, S_{Jy} = S_{Jb}, S_{Jy} = S_{Jf}$ (未知のS遺伝子) の3とおりのみ可能である。この関係は '国光' と '紅玉' の交雑実生である8品種・系統がいずれも偏父性不親和を示さず (第4表), S遺伝子を共有していない可能性が高いことと矛盾しない。

7) $S_{Jy} = S_{Ja}$ と仮定した場合

'金星', 'レッドゴールド', '国光' および 'ふじ' の関係は以下ようになる。



'金星' と 'レッドゴールド' のS遺伝子型が (S_{Ja}, S_{Je}) の場合、'国光' は '金星', 'レッドゴールド' と同一S遺伝子型となる。しかし '国光' と '金星' および '国光' と 'レッドゴールド' の正逆交雑はともに親和性が高い (山田ら, 1971; 石山ら, 1995)。したがって $S_{Jy} = S_{Ja}$ の場合、唯一の可能なS遺伝子型の関係は以下ようになる。

Table 4. Patroclinal incompatibility test in 'Ralls Janet' and 'Jonathan' progenies.

Cross combination (Parent combination)	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
'Jonathan' × I-172 (RJ × J)	'94	15	60.0	6	6.38
'Jonathan' × I-259 (RJ × J)	'94	15	40.0	6	5.00
'Jonathan' × I-661 (RJ × J)	'94	15	60.0	6	6.17
'Jonathan' × I-687 (RJ × J)	'94	14	64.3	8	6.38
'Jonathan' × 'Shinkou' (RJ × J)	'94	15	53.3	7	4.57
'Jonathan' × Touhoku 5 (RJ × J)	'94	15	40.0	—	—
'Jonathan' × Touhoku 6 (RJ × J)	'94	16	62.5	5	7.60
'RJ' × 'Fukutami' (J × RJ)	'94	14	100	13	5.15
'RJ' × I-172	'94	15	73.3	5	6.20
'RJ' × I-259	'94	16	62.5	10	8.30
'RJ' × I-661	'94	14	50.0	—	—
'RJ' × I-687	'94	13	46.2	6	—
'RJ' × 'Shinkou'	'94	15	86.7	11	7.91
'RJ' × Touhoku 5	'94	13	38.5	4	7.00
'RJ' × Touhoku 6	'94	13	46.2	6	7.50
'SD' × I-172	'94	15	53.3	7	7.57
'SD' × I-259	'95	10	60.0	6	5.50
'SD' × I-661	'97	24	79.2	7	5.71
'SD' × I-687	'94	15	73.3	3	8.33
'SD' × 'Shinkou'	'94	17	58.8	8	7.13
'SD' × Touhoku 5	'94	14	50.0	5	6.60
'SD' × Touhoku 6	'95	10	100	10	6.80
'SD' × 'Fukutami'	'94	14	71.4	9	5.78

Pollen germination : I-172 (1994) = 58.5 %, I-259 (1994) = 63.9 %, I-259 (1995) = 48.3 %, I-661 (1994) = 66.7 %, I-661 (1997) = 83.3 %, I-687 (1994) = 53.6 %, 'Shinkou' (1994) = 53.9 %, Touhoku 5 (1994) = 40.0 %, Touhoku 6 (1994) = 75.4 %, Touhoku 6 (1995) = 33.3 %, 'Fukutami' (1994) = 67.6 %.

Fruit set of selfed 'Jonathan' and 'SD' was 0 %.

Fruit set was 10.0 %, and seed number per fruit was 0 in selfed 'RJ'.

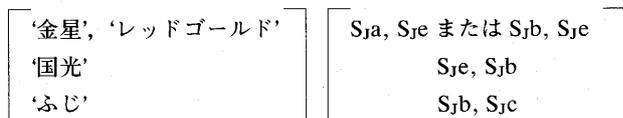
RJ : 'Ralls Janet', J : 'Jonathan', SD : 'Starking Delicious'

— : No data

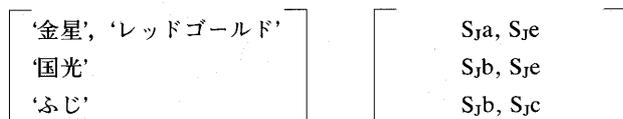


8) S_{jj}=S_{jb} と仮定した場合

'金星', 'レッドゴールド', '国光' および 'ふじ' の関係は以下のようになる。



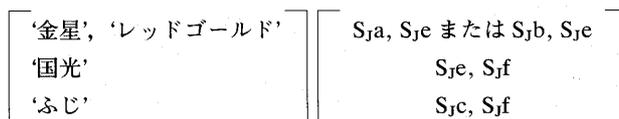
'金星' と 'レッドゴールド' の S 遺伝子型が (S_{jb}, S_{je}) の場合, '国光' は '金星', 'レッドゴールド' と同一 S 遺伝子型となる。前述のとおり '国光' と '金星', '国光' と 'レッドゴールド' は交雑和合なので, S_{jj}=S_{jb} の場合の唯一可能な S 遺伝子型の関係は以下のようになる。



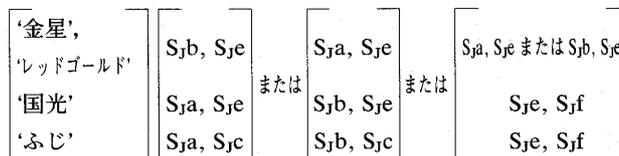
9) S_{jj}=S_{jf} と仮定した場合

S_{jj} はここまでの解析で現れた S_{ja}~S_{je} とは異なる新

しい S 遺伝子であり, '金星', 'レッドゴールド', '国光', 'ふじ' の関係は以下のようになる。



7), 8), 9) から得られた知見より '金星', 'レッドゴールド', '国光', 'ふじ' の関係は以下の 4 とおりが可能である。



2. '千秋' と 'いわかみ' の交雑不和合性の解析

1) 'ふじ' と '千秋', 'いわかみ' の S 遺伝子型の関係

本試験では '千秋' と 'いわかみ' の正逆交雑は 2 年間ほとんど結実しなかったが (第 5 表), 同様の結果は小松 (私信) も確認しており, これら 2 品種の S 遺伝子型は同一と推定された。'千秋' と 'いわかみ' はともに 'ふじ' の実生であり (第 1 図), しかも 'いわかみ' が 'ふじ' と

Table 5. Fruit set and number of seeds per fruit following reciprocal crosses between 'Senshu' and 'Iwakami'.

Cross combination	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
'Senshu' × 'Iwakami'	'93	20	0		
'Senshu' × 'Iwakami'	'94	15	13.3	2	1.00
'Iwakami' × 'Senshu'	'93	19	0		
'Iwakami' × 'Senshu'	'94	13	0		

Pollen germination: 'Iwakami' (1993) = 80.2 %, 'Iwakami' (1994) = 76.6 %, 'Senshu' (1993) = 100 %, 'Senshu' (1994) = 41.9 %.
Fruit set of selfed 'Senshu' and 'Iwakami' was 0 % both 1993 and 1994.

偏父性不親和を示さない (吉田ら, 1985) ことから, 第2図に示したように'ふじ'のS遺伝子型に対応して'いわかみ'のS遺伝子型が決まってくる. すなわち'千秋'と'いわかみ'を加えたS遺伝子型の関係を示すと以下のようなになる.

'金星', 'レッドゴールド'	S _{7b} , S _{7e}	S _{7a} , S _{7e}	S _{7a} , S _{7e} または S _{7b} , S _{7e}
'国光'	S _{7a} , S _{7e} または S _{7b} , S _{7e}	または S _{7b} , S _{7e} または S _{7e} , S _{7f}	
'ふじ'	S _{7a} , S _{7c}	S _{7b} , S _{7c}	S _{7c} , S _{7f}
'千秋' 'いわかみ'	S _{7a} , S _{7d}	S _{7b} , S _{7d}	S _{7d} , S _{7f}

2) '東光'のS遺伝子型の解析

'ふじ' = (S_{7a}, S_{7c}) の場合, 上述のように'千秋'と'いわかみ'の遺伝子型は (S_{7a}, S_{7d}) となる. '千秋'は'東光'×'ふじ'であるから, '千秋'のS_{7d}因子は'東光'に由来することになる. さらに'東光'は'ゴールデン・デリシャス'×'印度'であり, 'ゴールデン・デリシャス'のS遺伝子型は (S_{7a}, S_{7b}) なので'東光'のS遺伝子型は (S_{7a}, S_{7d}) か (S_{7b}, S_{7d}) のいずれかである. ところが'東光'と'千秋'は交雑和合であるから (丹野ら, 1980), '東光'のS遺伝子型は (S_{7b}, S_{7d}) で, S_{7d}因子は'印度'に由来することになる. 同様に'ふじ'のS遺伝子型が (S_{7b}, S_{7c}) の場合'千秋'は (S_{7b}, S_{7d}) であるから'東光'のS遺伝子型は (S_{7a}, S_{7d}) となる. また'ふじ'が (S_{7c}, S_{7f}) の場合'千秋'は (S_{7d}, S_{7f}) であるから'東光'のS遺伝子型は (S_{7a}, S_{7d}) または (S_{7b}, S_{7d}) の2とおりの可能性がある. いずれにしても'東光'のS_{7d}因子は'印度'に由来することになる.

3. 'ふじ'のS遺伝子型の決定

1) 'ふじ'が (S_{7a}, S_{7c}) または (S_{7b}, S_{7c}) であると仮定した場合

この場合'ふじ'に'ゴールデン・デリシャス'と'紅玉'の実生群を交雑すると, 第3図のように和合:不和合が3:1に分離するはずである. 実際の交雑結果は, 調査した8組合せのすべてが和合性を示した (第6表). このことは'ふじ'が (S_{7a}, S_{7c}) または (S_{7b}, S_{7c}) であることと矛盾しており, 'ふじ'のS遺伝子型が (S_{7c}, S_{7f}) であることを示唆している. さらに'はつあき'の交雑親

		♀ Presumed genotype of 'Fuji'		
		(S _{7a} , S _{7c})	(S _{7b} , S _{7c})	(S _{7c} , S _{7f})
♂	'Jonathan'	S _{7a} , S _{7d}	S _{7b} , S _{7d}	S _{7c} , S _{7d}
	(S _{7c} , S _{7d})	S _{7c} , S _{7d}	S _{7c} , S _{7d}	S _{7d} , S _{7f}

Fig. 2. Presumed genotypes of 'Iwakami'.

和性や, 'はつあき'と'ふじ'の交雑実生を用いた解析から, 'ふじ'のS遺伝子型について検討を加える.

2) 'はつあき'の交雑親和性

'はつあき'は'紅玉'×'ゴールデン・デリシャス'であるからS遺伝子型は (S_{7a}, S_{7c}), (S_{7a}, S_{7d}), (S_{7b}, S_{7c}), (S_{7b}, S_{7d}) の4通りの可能性がある. 'ふじ', '千秋', '東光'に'はつあき'を受粉した場合, 交雑親和性は各品種の推定されるS遺伝子型に対応して第4図に示したように異なってくる. 実際の交雑の結果では'はつあき'は'ふじ', '千秋', '東光'のいずれとも和合性を示した (第7表). したがって第4図の□の部分のみが交雑結果と一致していると考えられる.

3) 'はつあき'と'ふじ'の交雑実生群の和合:不和合の分離比

'はつあき'と'ふじ'の交雑実生群に'ゴールデン・デリシャス'および'はつあき'を受粉し, その和合:不和合の分離個体数を集計した結果を第8表に示した. 'はつあき'×'ふじ'の交雑実生群に'ゴールデン・デリシャス'および'はつあき'を受粉した場合は全個体が和合性を示したが, 'ふじ'×'はつあき'の交雑実生群に'ゴールデン・デリシャス'を受粉した場合は, 和合:不和合の個体数が4:1, 'はつあき'を受粉した場合は6:4であった. ('ふじ'×'はつあき')×'ゴールデン・デリシャス'の分離個体数が4:1であったため, この値を1:0, 3:1, 1:1のいずれとも判断できなかった. そこで('はつあき'×'ふじ')×'ゴールデン・デリシャス'と('はつあき'×'ふじ')×'はつあき'の分離比を1:0, ('ふじ'×'はつあき')×'はつあき'を1:1と仮定して, 'はつあき'と'ふじ'の実生群に'ゴールデン・デリシャス'と'はつあき'を交雑した場合の和合:不和合の理論上の分離

		Presumed genotype of 'Fuji'		
		(S ₁ a, S ₁ c)	(S ₁ b, S ₁ c)	(S ₁ c, S ₁ f)
Genotype of 'Jonathan' and 'Golden Delicious' progenies	(S ₁ a, S ₁ c)	-	+	+
	(S ₁ a, S ₁ d)	+	+	+
	(S ₁ b, S ₁ c)	+	-	+
	(S ₁ b, S ₁ d)	+	+	+
		3 : 1 ² 3 : 1 1 : 0		
		Compatible : Incompatible		

Fig. 3. Theoretical cross compatibility in 'Fuji' crossed with 'Jonathan' and 'Golden Delicious' progenies.

+: compatible, -: incompatible

² Presumed segregation ratio

Table 6. Fruit set and number of seeds per fruit in 'Fuji' crossed with 'Jonathan' and 'Golden Delicious' progenies.

Cross combination (Parent combination)	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
'Fuji' × 'Hatsuaki' (J × GD)	'94	11	63.6	7	6.29
'Fuji' × Ri-24 (J × GD)	'94	15	60.0	9	7.78
'Fuji' × Ri-34 (J × GD)	'94	15	66.7	7	6.57
'Fuji' × Ri-51 (J × GD)	'94	14	71.4	10	7.90
'Fuji' × Ri-93 (J × GD)	'94	13	30.8	4	9.00
'Fuji' × Touhoku 10 (J × GD)	'94	15	80.0	12	8.08
'Fuji' × 'Kagayaki' (GD × J)	'94	15	66.7	10	7.30
'Fuji' × 'Taiyou 5' (GD × J)	'94	16	100	16	9.50

Pollen germination : 'Hatsuaki' = 63.2 %, Ri-24 = 100 %, Ri-34 = 60.9 %, Ri-51 = 46.4 %, Ri-93 = 37.1 %, Touhoku 10 = 62.9 %, 'Kagayaki' = 68.3 %, 'Taiyou 5' = 57.5 %.

Fruit set of selfed 'Fuji' was 0 %.

J : 'Jonathan', GD : 'Golden Delicious'

Table 7. Fruit set and number of seeds per fruit in 'Fuji', 'Senshu' and 'Toukou' crossed with 'Hatsuaki'.

Cross combination	Year	No. of flowers pollinated	Fruit set (%)	No. of fruit harvested	No. of seeds per fruit
'Fuji' × 'Hatsuaki'	'94	11	63.6	7	6.29
'Senshu' × 'Hatsuaki'	'94	14	64.3	10	5.70
'Toukou' × 'Hatsuaki'	'94	13	76.9	3	11.67

Pollen germination : 'Hatsuaki' = 63.2 %.

Fruit set of selfed 'Fuji', 'Senshu' and 'Toukou' was 0 %.

	Presumed genotype of each cultivar									
	'Fuji' (S ₁ a, S ₁ c)	'Senshu' (S ₁ a, S ₁ d)	'Toukou' (S ₁ b, S ₁ d)	'Fuji' (S ₁ b, S ₁ c)	'Senshu' (S ₁ d, S ₁ b)	'Toukou' (S ₁ a, S ₁ d)	'Fuji' (S ₁ c, S ₁ f)	'Senshu' (S ₁ d, S ₁ f)	'Toukou' (S ₁ a, S ₁ d)	'Toukou' (S ₁ b, S ₁ d)
(S ₁ a, S ₁ c)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
(S ₁ a, S ₁ d)	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+
(S ₁ b, S ₁ c)	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
(S ₁ b, S ₁ d)	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-

Fig. 4. Theoretical cross compatibility of 'Hatsuaki'.

+: compatible, -: incompatible

□: The data in this mark corresponds with Table 7.

比 (第9表) と比較した。和合：不和合の理論上の分離比は 'はつあき' と 'ふじ' の S 遺伝子型に対応して異なってくるが、比較の結果、実際の実験比に適合しているのは、第9表の 1:0 の部分のみと考えられた。この場合、('ふじ' × 'はつあき') × 'ゴールデン・デリシャス' の不和合性を示した1個体が、理論値とのズレを生じさせているが、その原因は柱頭に付着した花粉量の不足やコンタミネーション等が考えられるが、詳細は不明である。

第4図と第9表を照合すると、3の2)、3)を同時に満たしている 'ふじ' の S 遺伝子型は (S_{Jc}, S_{Jf}) の場合のみである。

以上 1), 2), 3) の知見から 'ふじ' の S 遺伝子型は (S_{Jc}, S_{Jf}) と推定される。また、'はつあき' の S 遺伝子型は (S_{Ja}, S_{Jc}) または (S_{Jb}, S_{Jc}) のいずれかと考えられる (第4図; 第9表)。

'金星'、'レッドゴールド'、'国光'、'ふじ'、'いわかみ'、'千秋'、'東光' の関係は以下ようになる。

'金星'	または	S _{Ja} , S _{Je}	S _{Jb} , S _{Je}
'レッドゴールド'		S _{Je} , S _{Jf}	S _{Je} , S _{Jf}
'国光'		S _{Jc} , S _{Jf}	S _{Jc} , S _{Jf}
'ふじ'		S _{Jd} , S _{Jf}	S _{Jd} , S _{Jf}
'千秋' 'いわかみ'		S _{Ja} , S _{Jd} または S _{Jb} , S _{Jd}	S _{Ja} , S _{Jd} または S _{Jb} , S _{Jd}
'東光'			

この時点で、'国光' は (S_{Je}, S_{Jf})、'千秋' および 'いわかみ' は (S_{Jd}, S_{Jf}) と決定した。しかし '東光' の S 遺伝子型は '金星' と 'レッドゴールド' の 2 とおりの S 遺伝子型に対応してそれぞれ 2 とおりの可能性がある。

4. '東光' の S 遺伝子型の決定

ここで 'ゴールデン・デリシャス' から '東光' に伝わった S 遺伝子を S_{Ja} と規定すると '東光' の S 遺伝子型は (S_{Ja}, S_{Jd}) となる。ここまでの解析で S_{Ja} または S_{Jb} を有しているのは '金星'、'レッドゴールド'、'はつあき' の 3 品種であるから、今後この 3 品種の S 遺伝子型は 'ゴールデン・デリシャス' および '東光' との関係から決定される。

5. 結論

本実験で S 遺伝子型の明らかになった品種は以下のとおりである。

- (S_{Ja}, S_{Jb}) = 'ゴールデン・デリシャス'
- (S_{Ja}, S_{Jd}) = '東光'
- (S_{Jc}, S_{Jd}) = '紅玉', 'ひめかみ'
- (S_{Jc}, S_{Je}) = 'デリシャス'
- (S_{Jc}, S_{Jf}) = 'ふじ'
- (S_{Jd}, S_{Jf}) = '千秋', 'いわかみ'
- (S_{Je}, S_{Jf}) = '国光'

このように、現段階で 6 つの S 遺伝子と 7 つの S 遺伝子型の存在が明らかになった。

リンゴの S 遺伝子型の解析は Kobel ら (1939) が 11 個の S 対立遺伝子と 22 品種 (2 倍体品種 10, 3 倍体品種 12) の S 遺伝子型を設定したのに始まる。Kobel はヨーロッパの品種を中心に解析を行っており、S 遺伝子型が決定された品種のうち果樹試験場リンゴ支場で保有する品種は 'Transparent de Croncels', 'Ontario', 'Adams Pearmain', 'Reinette du Canada', 'Ribston Pippin', 'Gravenstein' の 6 品種で、いずれも日本での栽培はほとんどなく、現在の日本の品種の交配親としてもほとんど使われていない。したがってこれら品種の交雑実生も存在せず、現状では著者らが S 遺伝子型を設定した品種との交雑不和合性から S 遺伝子型の異同を考察するのは不可能である。また Manganaris・Alston (1987) は GOT-1 アイソザイムの a, b, c, d, e, n の 6 つ複対立遺伝子と S 遺伝子の連鎖を用いて 25 品種 13 系統の S 遺伝子型を決定している。彼らの決定した品種のうち、今回著者らが解析した品種と重なるものは

Table 8. Segregation of compatible and incompatible individuals in the progenies of 'Hatsuaki' and 'Fuji' crossed with 'Golden Delicious' or 'Hatsuaki'.

Cross combination	Compatible : Incompatible
(H × F) × GD	10 : 0
(H × F) × H	10 : 0
(F × H) × GD	4 : 1
(F × H) × H	6 : 4

H: 'Hatsuaki', F: 'Fuji', GD: 'Golden Delicious'

Table 9. Theoretical segregation ratio of compatible and incompatible individuals in 'Hatsuaki' and 'Fuji' progenies crossed with 'Golden Delicious' or 'Hatsuaki'.

Presumed genotype of 'Hatsuaki'	Cross Combination	Presumed genotype of 'Fuji'		
		(S _{Ja} , S _{Jc})	(S _{Jb} , S _{Jc})	(S _{Jc} , S _{Jf})
(S _{Ja} , S _{Jc})	(H × F) × GD	1 : 1 ²	1 : 0	1 : 0
	(H × F) × H	1 : 0	1 : 0	1 : 0
	(F × H) × GD	1 : 1	1 : 0	1 : 0
	(F × H) × H	1 : 1	1 : 1	1 : 1
(S _{Ja} , S _{Jd})	(H × F) × GD	1 : 0	3 : 1	1 : 0
	(H × F) × H	1 : 0	1 : 0	1 : 0
	(F × H) × GD	1 : 0	3 : 1	1 : 0
	(F × H) × H	1 : 1	1 : 0	1 : 0
(S _{Jb} , S _{Jc})	(H × F) × GD	1 : 1		1 : 0
	(H × F) × H	1 : 0		1 : 0
	(F × H) × GD	1 : 1		1 : 0
	(F × H) × H	1 : 1		1 : 0
(S _{Jb} , S _{Jd})	(H × F) × GD	3 : 1	1 : 0	1 : 0
	(H × F) × H	1 : 0	1 : 0	1 : 0
	(F × H) × GD	3 : 1	1 : 0	1 : 0
	(F × H) × H	1 : 0	1 : 1	1 : 0

H: 'Hatsuaki', F: 'Fuji', GD: 'Golden Delicious'

² Compatible : Incompatible

1:0: The ratio in this mark corresponds with the data in Table 8.

‘ゴールデン・デリシャス’ (a, e) と ‘紅玉’ (b, c) である。さらに Batlle ら (1995) は Kobel ら (1939) が S 遺伝子型を決定した 10 の 2 倍体品種と ‘Cox’s Orange Pippin’ および ‘Idared’ の *GOT-1* アイソザイム型を解析し, Manganaris・Alston (1987) と Kobel ら (1939) の結果の対応関係を探っている。その結果, 主要な品種では ‘Cox’s Orange Pippin’ (S₅, S₉), ‘Idared’ (S₃, S₇), ‘Fiesta’ (S₃, S₅) 等を決定している。また Janssens ら (1995) は S 遺伝子に特異的な PCR を用いて, Kobel ら (1939) と Manganaris・Alston (1987) の解析結果をふまえて S 遺伝子型の解析を行っている。彼らの同定した品種のうち著者と重なるものは ‘ゴールデン・デリシャス’ (S₂, S₃) と ‘紅玉’ (S₇, S₉) である。しかしながら, 著者らの ‘ゴールデン・デリシャス’ (S_{1a}, S_{1b}) のいずれかが S₂ に該当するか現状では不明である。同様に ‘紅玉’ (S_{1c}, S_{1d}) の詳細も不明である。なお著者らの用いている S_{1a}~S_{1f} の記号は園芸学会の大会発表要旨等 (小森ら, 1993, 1996, 1997 a, 1997 b; Komori ら, 1994, 1996) では Sa~Sf になっているが, Manganaris・Alston (1987) の記号との混同を避けるため間に J を加えた。したがって, 著者らの Sa~Sf と S_{1a}~S_{1f} の記号は正確に対応している。

上記の一連の研究とは別に, 日本においては吉田ら (1963), 間瀬ら (1994), 佐々ら (1994), がリンゴの S 遺伝子型の解析を試みている。吉田ら (1963) は, S₁ は S₄ に, S₃ は S₅ に相互転化しやすいと仮定して, ‘国光’ が (S₁, S₂) または (S₄, S₂), ‘紅玉’ (S₂, S₃), ‘デリシャス’ (S₄, S₅), ‘ふじ’ が (S₂, S₅) または (S₂, S₃), ‘恵’ (S₁, S₃) としている。‘国光’ および ‘ふじ’ で 2 つの遺伝子型を設定しているため, 著者らの解析結果との対応関係を解明するにはさらに調査が必要と考えられる。また間瀬ら (1994) および佐々ら (1994) はリンゴ花柱の S 糖タンパク質の 2 次元電気泳動によって品種の S 遺伝子型を同定している。間瀬ら (1994) および佐々ら (1994) の解析結果と著者らの解析結果で材料として同じ品種を用いているものは ‘ふじ’ (S^c, S^f), ‘スターキング・デリシャス’ (S^c, S^g) [以上間瀬ら (1994)], ‘ゴールデン・デリシャス’ (S^a, S^b), ‘紅玉’ (S^c, S^e), ‘国光’ (S^a, S^f), ‘東光’ (S^a, S^e) [以上佐々ら (1994)] である。このうち ‘ゴールデン・デリシャス’ と ‘ふじ’ は著者らの結果と全く一致している。また, 著者らの結果では ‘紅玉’ = (S_{1c}, S_{1d}), ‘東光’ = (S_{1a}, S_{1d}), ‘デリシャス’ = (S_{1c}, S_{1e}) であるから, S_{1a} = S^a, S_{1b} = S^b, S_{1c} = S^c, S_{1d} = S^e, S_{1e} = S^g, S_{1f} = S^f と推定されるが, そうすると ‘国光’ では S_{1e} と S^a の不一致が生じる。今後さらに多数の品種で比較検討する必要がある。

以上のように, 近年急速に生化学的マーカーおよび遺伝子マーカーを用いた S 遺伝子の識別・同定が進んで

いるが, 実際の不適合現象との対応が今後ますます重要になると考えられる。

摘 要

‘金星’ と ‘レッドゴールド’ および ‘千秋’ と ‘いわかみ’ の不適合性を手がかりとして, ‘デリシャス’, ‘ふじ’, ‘ゴールデン・デリシャス’, ‘はつあき’, ‘紅玉’, ‘国光’, ‘千秋’, ‘東光’ とそれらの交雑実生を用いて主要栽培品種の S 遺伝子型解析を試みた。その結果 6 つの S 複対立遺伝子と 7 つの S 遺伝子型の存在が示唆され, 9 品種の S 遺伝子型を以下のように決定した。

(S_{1a}, S_{1b}) = ‘ゴールデン・デリシャス’

(S_{1a}, S_{1d}) = ‘東光’

(S_{1c}, S_{1d}) = ‘紅玉’, ‘ひめかみ’

(S_{1c}, S_{1e}) = ‘デリシャス’

(S_{1c}, S_{1f}) = ‘ふじ’

(S_{1d}, S_{1f}) = ‘千秋’, ‘いわかみ’

(S_{1e}, S_{1f}) = ‘国光’

また ‘東光’ の S_{1d} 因子は ‘印度’ に由来していることが明らかになった。さらに ‘金星’ と ‘レッドゴールド’ の S 遺伝子型は (S_{1a}, S_{1e}) または (S_{1b}, S_{1e}) のいずれかであり, ‘はつあき’ の S 遺伝子型は (S_{1a}, S_{1c}) または (S_{1b}, S_{1c}) と考えられる。

引用文献

- Batlle, I., F. H. Alston and K. M. Evans. 1995. The use of the isozymic marker gene *Got-1* in the recognition of incompatibility S alleles in apple. *Theor. Appl. Genet.* 90 : 303-306.
- 原田竹雄・石川隆三・新関 稔・齋藤健一. 1991. PCR 法を用いた DNA フィンガープリントによるリンゴ栽培品種の花粉親の判定. *育雑.* 41 (別 2) : 122-123.
- 石山正行・北山 弘・佐藤 耕・石沢 清・中村喜治・鈴木長蔵・山田三智穂. 1995. リンゴの交雑和合性. *青森りんご試報.* 28 : 1-21.
- Janssens, G. A., I. J. Goderis, W. F. Broekaert and W. Broothaerts. 1995. A molecular method for S-allele identification in apple based on allele-specific PCR. *Theor. Appl. Genet.* 91 : 691-698.
- Kobel, F., P. Steinegger and J. Anliker. 1939. Weitere Untersuchungen über die Befruchtungsverhältnisse der Apfel und Birnsorten. *Ladow. Jb. Schweiz.* : 160-191.
- 小森貞男・別所英男・副島淳一・伊藤祐司. 1993. ‘はつあき’ ‘いわかみ’ の戻し交雑実生群を用いたリンゴの交雑不適合遺伝子の解明. *園学雑.* 62 (別 2) : 160-161.
- Komori, S., J. Soejima, Y. Ito and H. Bessho. 1994. Analysis of S-allele genotypes in some apple cultivars. XXIVth I. H. S. Abstr : 35.
- 小森貞男・副島淳一・伊藤祐司・別所英男・小松宏光・工藤和典. 1996. リンゴ S 遺伝子型基準品種の選抜. *園学雑.* 65 (別 1) : 124-125.
- Komori, S., J. Soejima, Y. Ito and H. Bessho. 1996. Analysis of S-allele genotypes of Japanese apple cultivars. *HortScience* 31 : 618.
- 小森貞男・副島淳一・阿部和幸・古藤田信博・伊藤祐司・別所英男. 1997 a. ‘印度’ 等の S 遺伝子型の解析. *園学雑.*

- 66 (別1) : 190-191.
- 小森貞男・副島淳一・阿部和幸・工藤和典・京谷英寿. 1997
b. リンゴ S 遺伝子型ホモ個体の選抜. 園学雑. 66 (別
2) : 100-101.
- 小森貞男・副島淳一・伊藤祐司・別所英男・阿部和幸・古藤
田信博. 1999. 戻し交雑実生群を用いたリンゴ数品種の
S 遺伝子型の解析. 園学雑. (印刷中)
- Manganaris, A. G. and F. H. Alston. 1987. Inheritance and
linkage relationships of glutamate oxaloacetate trans-
aminase isozymes in apple. *Theor. Appl. Genet.* 74 :
154-161.
- 間瀬誠子・佐々英徳・平野 久・池橋 宏. 1994. S 糖タン
パク質の分析によるリンゴ品種の自家不和合遺伝子の同
定. 育学雑. 44 (別1) : 305.
- 定盛昌助・吉田義雄・村上兵衛・石塚昭吾. 1963. リンゴ新
品種「ふじ」について. 園試報 C. 1 : 1-6.
- 佐々英徳・碓田輝顕・木庭卓人・池橋 宏. 1994. S 糖タン
パク質の分析によるリンゴ品種の自家不和合性遺伝子型
の同定 II : 東光, つがる, 陽光, 国光の S 遺伝子型. 育
学雑. 44 (別2) : 265.
- 丹野貞男・田口辰雄・丹波 仁・鈴木 宏・今喜代治. 1980.
リンゴの新品種「千秋」について. 秋田果樹試報. 12 :
1-12.
- 寺見廣雄・鳥潟博高・島津裕吉. 1946. 日本梨各品種間の不
稔性因子の分析. 園芸学研究集録 3 : 267-271.
- 山田三智穂・鈴木長蔵・石山正行・佐藤 正・中村喜治・石
沢清. 1971. リンゴ品種相互ならびに自家授粉による結
実率について. 東北農業研究 12 : 282-285.
- 吉田義雄・土屋七郎・定盛昌助. 1963. リンゴの品種および
交配実生間における交配不親和について. 園学雑. 32
(2) : 96-102.
- 吉田義雄・羽生田忠敬・土屋七郎・真田哲朗・増田哲男・別
所英男・定盛昌助. 1985. リンゴ新品種「いわかみ」につ
いて. 果樹試報 C. 12 : 11-20.