

## 細胞質雄性不稔—稔性回復系の遺伝子を用いた京都府在来ダイコン ‘佐波賀’の起源の解明

山岸 博\*・山下陽子

京都産業大学工学部 603-8555 京都市北区上賀茂本山

### Origin of Local Radish Variety, ‘Sabaka’, in Kyoto Prefecture Inferred by Analyses of Genes for Cytoplasmic Male-sterility and Fertility Restoration

Hiroshi Yamagishi\* and Yoko Yamashita

Faculty of Engineering, Kyoto Sangyo University, Kamigamo, Kita, Kyoto 603-8555

#### Abstract

To clarify the origin of local radish variety ‘Sabaka’ in Kyoto prefecture, the presence and variations of mitochondrial male-sterile gene (*orf138*) and the fertility restorer gene, *orf687*, were investigated. Five plants of ‘Sabaka’ and 97 Japanese wild radish plants collected in Maizuru City, Kyoto prefecture, were used. After isolating total DNA from a young leaf of each plant, PCR and PCR-RFLP analyses were conducted for *orf138* and *orf687* gene with DNA as the template. All five plants of ‘Sabaka’ possessed a unique *orf138* sequence (Type E) that has not been observed at all in cultivated radishes, and ‘Yuan hong’ type RFLP for *orf687*. In wild radishes, 25 plants had *orf138* and three of them were classified into Type E. Whereas, 14 wild radish plants possessed ‘Yuan hong’ type *orf687* similarly to ‘Sabaka’, among which two plants were Type E for *orf138*. These findings indicate that ‘Sabaka’ originated from the domestication of Japanese wild radish having both male-sterile cytoplasm with *orf138* and the fertility restorer gene, *orf687*.

**Key words** : domestication, Japanese wild radish, mitochondrial *orf138*, *orf687*, PCR-RFLP

**キーワード** : ハマダイコン, ミトコンドリアの *orf138*, *orf687*, PCR-RFLP, 栽培化

#### 緒言

ダイコン (*Raphanus sativus* L.) は古い時代に栽培化され、世界的に多様な用途に利用されている。我が国における栽培の歴史も古く、全国各地に独得の在来品種が発達してきた。芦澤 (1982) は、我が国のダイコンは中国ダイコンとの関係が深く、華南型ダイコンを中心に、一部に華北型ダイコン、野生種が関与して多彩な品種分化をとげたとしている。しかしながら、このような我が国のダイコンに特有な多様性は、産地の大型化と規格の統一化および嗜好の変化によって年々失われてきた。この過程で、各地の在来品種の実用的な栽培は、それぞれの品種の正確な来歴が不明なまま急速に消滅した。こうした全国的な品種の単純化の傾向に対して、1990年代以降地域おこしが盛んになるにつれて、地方品種が見直されるようになり、在来品種の栽培の復活や遺伝資源としての維持・保存が行われるようになってきた (芦澤, 2002)。その中で注目されるのは、積極的に野生のハマダイコンからの選抜・育種を行うことに

よって、地域特産のダイコン品種を育成する動きがあること (伴ら, 2007) である。

我が国の海岸部にはハマダイコンと総称される野生ダイコンが広く自生しているが、このハマダイコンと栽培ダイコンとの関係については最近まで論争が行われてきた。まず Makino (1909) が、我が国の野生ダイコンを‘ハマダイコン’と命名するとともに、それが栽培ダイコンから野生化したものであると唱えた。これに対して青葉 (1989) は、‘ハマダイコン’などの野生ダイコンは、アジア大陸から古い時代に渡来した野生ダイコンの後代と考えてもよいとしている。著者らは *Raphanus* 属植物におけるオグラ型細胞質雄性不稔遺伝子の分布および同遺伝子内の塩基配列変異の解析から、ハマダイコンが野生種 *R. raphanistrum* に由来するものであることを明確にした (Yamagishi・Terachi, 2001)。さらに、栽培ダイコンのごく一部にオグラ型細胞質を持つ品種が存在することを見出し、それらがハマダイコンの栽培化によって成立したものである可能性を示した。‘佐波賀’はオグラ型細胞質を持つ、数少ない栽培ダイコンの1つである。

‘佐波賀’は京都府舞鶴地方一帯で1800年代半ばから栽培されている在来品種であり、著しく晩生であるため2, 3

2008年3月17日 受付. 2008年6月25日 受理.

\* Corresponding author. E-mail: hiyamagi@cc.kyoto-su.ac.jp

月期に収穫される。この特性から、昭和30年前後には、舞鶴地方の一大特産物として京阪市場にも出荷されていた(高嶋, 2003)。しかし、その後、産地間競争などにより衰退し、今日ではわずかに保存栽培が行われているに過ぎないとされる(林, 1988)。著者らは‘佐波賀’の持つオグラ型雄性不稔遺伝子(ミトコンドリアの *orf138*)の塩基配列を決定したところ、‘佐波賀’の *orf138* は他の栽培ダイコンには全く認められないタイプのものであり、また、ハマダイコンでも、調査した中ではわずか1個体だけが持つ特殊なタイプ(Eタイプと呼ぶ)であることが判明した(Yamagishi・Terachi, 2001)。このことは、‘佐波賀’の細胞質は現存する我が国の栽培ダイコンに由来するものではないことを示すと同時に、ハマダイコンにおいても特異なものであることを示している。そこで、本報告では京都府舞鶴市のハマダイコンを収集して、‘佐波賀’と同一のEタイプの *orf138* を持つものが存在するかどうかを調べた。その一方で、オグラ型雄性不稔細胞質に対する稔性回復遺伝子として単離されている *orf687* (Koizukaら, 2003)についても、‘佐波賀’および舞鶴市のハマダイコンを調査し、両者に共通の稔性回復遺伝子があるかどうかを検討した。その上で、それらの結果に基づき、‘佐波賀’の起源を明らかにしようとした。

## 材料および方法

### 1. 植物材料

2007年6月に舞鶴市の大浦半島一帯の海岸部において、ハマダイコンの種子を採集した。採集地は同市内の三浜地区(5集団)、竜宮浜(1集団)、野原地区(1集団)、田井地区(1集団)および瀬崎地区(1集団)で、集団当たりの採集個体数は2~22個体であった。また、これら9集団全体での採集個体数は合計97個体であった。ハマダイコンの個体からの採種にあたっては、各集団の分布地域全体をカバーするように個体を選んだうえで、各個体単位で枝ごとさやを収穫した。その際個体内の開花中の花を観察し、花粉の有無を調査したが、すべての採種個体で花粉の存在が確認され、雄性不稔性を示す個体はなかった。一方、生物資源研のジーンバンクより導入した‘佐波賀’(アクセッション番号: 00047941)を5個体、本実験に供試した。また、対照として、オグラ型の細胞質を持ち雄性不稔性を示す‘MS源助’およびオグラ型雄性不稔の維持系統である‘打木源助’を用いた。

ハマダイコンおよび‘佐波賀’の種子を温室内で播種して育苗した後、幼苗の本葉からDNAを単離した。また、‘佐波賀’については、その後さらに生育させて開花を促し、各個体における花粉形成の有無を調査した。

### 2. DNAの単離とPCR-RFLP

調査個体の本葉を、液体窒素中で粉碎した後、東洋紡のMagエクストラクターを用いて、プロトコールに従ってDNAを単離した。得られたDNAを鋳型として、雄性不稔の

原因遺伝子であるミトコンドリアの *orf138* ならびに核の稔性回復遺伝子である *orf687* のPCRを行った。*orf138* 領域においては、この遺伝子の両端に設計したプライマーの組合せ(138-5'-KMと138-3'-KM)および遺伝子内部に設計したプライマーの組合せ(138-98-TG(2)と138-240-R(1))による2通りのPCRを行った。また、*orf687* のPCRにおいては、同遺伝子内に設計した pprF1と pprR2のプライマーの組合せを用いた。これらのプライマーの塩基配列を第1表に示した。

‘佐波賀’の持つEタイプの *orf138* は、同遺伝子内の7番目の塩基と99番目の塩基における塩基置換の組合せによって、他のすべてのタイプと識別できることが明らかになっている(Yamagishi・Terachi, 2001)。このことを利用して、上記138-5'-KMと138-3'-KMのプライマーペアによるPCR産物を制限酵素 *HinfI* で処理し、138-98-TG(2)と138-240-R(1)のプライマーペアによるPCR産物を制限酵素 *RsaI* で処理した。この2つの制限酵素処理によるRFLPを調査することによって、Eタイプの *orf138* の有無を明らかにした。

一方、オグラ型雄性不稔に対する核の稔性回復遺伝子として単離された、中国の栽培ダイコン‘園紅’が持つ *orf687* の有無についてもPCR-RFLPによって検出した。稔性回復機能を持つ‘園紅’の *orf687* は、稔性回復機能を持たない対立遺伝子と比較して、同遺伝子内の353番目と354番目の塩基が異なっており(‘園紅’の *orf687* ではAとT、対立遺伝子ではCとC)、それによって生じる、ORF687タンパク質の118番目のアミノ酸におけるアミノ酸置換(‘園紅’ではアスパラギンであるのに対して対立遺伝子ではスレオニン)が稔性回復機能の有無を決定している(今井ら, 2002)。この塩基置換を検出するために、pprF1と pprR2のプライマーペアによるPCRを行い、PCR産物を *SspI* で処理して、RFLPを調べることによって、上記のアミノ酸置換サイトについて‘園紅’と同じ塩基配列を持つ *orf687* の有無を調べた。

## 結 果

### 1. ‘佐波賀’の *orf138* および *orf687*

調査した‘佐波賀’の5個体は、いずれもミトコンドリアの *orf138* 遺伝子領域に設計したプライマーペアによって、DNA断片の増幅を示した。このことから、‘佐波賀’はオグラ型細胞質雄性不稔の原因遺伝子である *orf138* を持

第1表 *orf138* および *orf687* 領域の増幅に用いたプライマーとその塩基配列

プライマー名	塩基配列 (5'→3')
138-5'-KM	GTCGTTATCGACCTCGCAAGG
138-3'-KM	TCTCGGTCCATTTCCACCTTC
138-98-TG(2)	AAGTTTCTTTCTTTTAGCTTTTG
138-240-R(1)	TCGTCACCTCATCGTTAGGTAC
pprF1	CCGGATCTTGATTTCTCTC
pprR2	GCCTACATGTCGTTCAAC

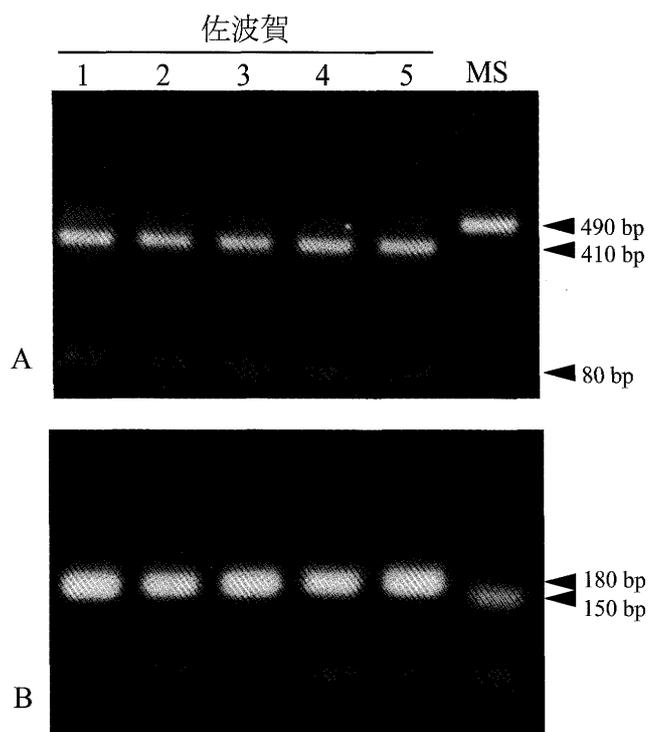
つことが確認された。そこでさらに、これら5個体の *orf138* 増幅産物について RFLP を検出した。まず 138-5'-KM と 138-3'-KM による PCR 産物について *HinfI* 処理を行った結果、対照とした 'MS 源助' では PCR 産物 (約 490 bp) の切断が起こらなかったのに対して、'佐波賀' の5個体ではいずれも、約 410 bp と 80 bp への切断が認められた (第1図 A)。その一方で、138-98-TG(2) と 138-240-R(1) を用いた PCR 産物 (約 180 bp) について *RsaI* 処理を行ったところ、'MS 源助' では、約 150 bp と 30 bp への切断が起こったものの、'佐波賀' では5個体すべてで切断が起こらなかった (第1図 B)。これら2か所の塩基置換による RFLP を組み合わせることによって、'MS 源助' は A タイプの *orf138* を持つのに対して、'佐波賀' の5個体はいずれも E タイプの *orf138* (Yamagishi・Terachi, 2001) を持つことが明らかになった。このように、'佐波賀' の細胞質が特定のタイプの *orf138* で固定していたことは、'佐波賀' と同様に *orf138* を持つ宮城県の在来品種 '小瀬菜' の場合と異なっていた。すなわち、'小瀬菜' においては、品種内でオグラ型と正常型の両細胞質への分化が観察された (山岸, 2003)。

一方、調査した '佐波賀' の5個体を温室で栽培し開花させたところ、5個体とも正常に葯を発達させ花粉を生産した (第2図)。このことから、5個体はいずれも *orf138* に対する稔性回復遺伝子を有することが明らかになった。さらに、以前の交配によって '佐波賀' と、稔性回復遺伝子を持たない '打木源助' との間で得られた F<sub>2</sub> について花粉稔性を調査したところ、可稔個体と不稔個体が 3:1 に分離することが観察された。このことから、'佐波賀' が持つ E タイプの *orf138* は実際に雄性不稔を誘起することが明らかになった。また、'佐波賀' の持つ稔性回復遺伝子は単一の優性遺伝子であると判断された。そこで、'佐波賀' の5個体について、現在までに単離されている、中国ダイコン '園紅' が持つ *orf687* (Koizuka ら, 2003) の有無を調査した。

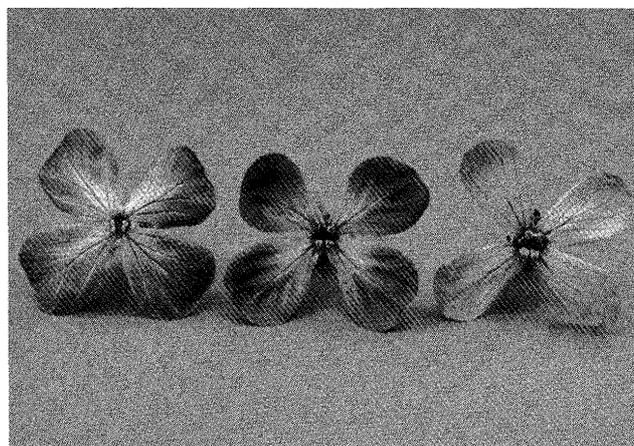
*orf687* に特異的なプライマーペアで PCR を行ったところ、'佐波賀' の5個体と、対照とした 'MS 源助' のすべてで、約 260 bp の DNA の増幅が確認された (第3図 A)。この PCR 産物を *SspI* で処理した結果、稔性回復遺伝子を持たず雄性不稔となる 'MS 源助' では切断が認められなかったのに対して、'佐波賀' の5個体ではいずれも PCR 産物の切断 (約 190 bp と 70 bp) が確認された (第3図 B)。さらに5個体のうち4番目の個体がヘテロである一方で、他の4個体はいずれも稔性回復機能をもつ *orf687* の塩基配列をホモに持つことが明確になった。このことから、'佐波賀' には Koizuka ら (2003) が単離した '園紅' の持つ稔性回復遺伝子と同一の機能を持つ遺伝子が存在することが明らかになった。

## 2. 舞鶴市のハマダイコンにおける *orf138* および *orf687*

舞鶴市大浦半島一帯で収集したハマダイコン9集団、97個体について '佐波賀' と同様に、*orf138* の有無とそのタイプを2つの PCR-RFLP によって調査した。その結果、



第1図 '佐波賀' および 'MS 源助' における *orf138* の RFLP  
A: 138-5'-KM と 138-3'-KM のプライマーペアによる PCR の後、*HinfI* 処理  
B: 138-98-TG(2) と 138-240-R(1) のプライマーペアによる PCR の後、*RsaI* 処理  
MS: 'MS 源助'



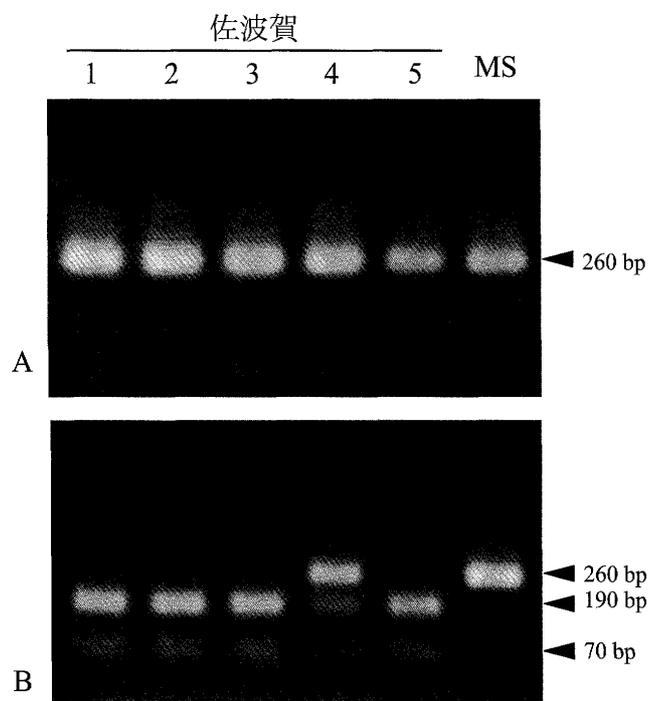
第2図 '佐波賀' (中央) と 'MS 源助' (左) および '打木源助' (右)  
'佐波賀' は 'MS 源助' と同様に *orf138* を持つが、稔性回復遺伝子 (*orf687*) の作用によって、正常型細胞質の '打木源助' と同じように可稔性を示す

*orf138* を持つ個体は 25 個体で、収集した個体の 25.8% にあたった (第2表)。この値は、著者らが全国的なハマダイコンの調査によって得たオグラ型細胞質の個体の割合が 43% であること (Yamagishi・Terachi, 1996) と比較して低いものであった。*orf138* を持つ個体は、9 集団中 5 集団に見られたが (第2表)、これらの集団は同時に正常型細胞質の個体も含み、全個体がオグラ型で固定している集団は観察さ

れなかった。PCR-RFLPの結果、25個体のうち三浜地区(集団番号2)の1個体と野原地区(集団番号7)の2個体の計3個体がEタイプと判定された(第2表)。このEタイプの頻度(12%)は、全国で収集されたハマダイコンについて得られた頻度(107個体中1個体(Yamagishi・Terachi, 2001))に比べて著しく高かった。

次に核内の稔性回復遺伝子 *orf687* についてPCR-RFLPを行った。その結果、調査した97個体のうち、PCRによって *orf687* の増幅が見られた個体が94個体存在した。さらにそのうち、‘園紅’および‘佐波賀’と同様にPCR産物が *SspI* で切断されるものが、正常型細胞質の6個体、オグラ型細胞質の8個体に観察された(第3表)。これらの計14個体を含む集団は5集団あったが、興味深いことにこれら

の集団は、*orf138* を持つ個体を含む5集団と一致した。このうち特に野原地区の集団(集団番号7)においては、8個体中7個体が‘園紅’型の *orf687* を有することが認められた(第3表)。さらに7個体のうち2個体はEタイプの *orf138* を持つことが確かめられ、ハマダイコンの中に、‘佐波賀’と同様にEタイプの *orf138* と‘園紅’型の *orf687* とを合わせ持つ個体が、実際に存在することが明らかになった。その一方で、この集団における残りの1個体は、*orf138* を持ち、かつ開花後の観察の結果、可稔であったことから、‘園紅’型の *orf687* とは異なる稔性回復遺伝子を持つものと推定された。他方、田井地区の集団(集団番号8)では、*orf138* を持つ14個体のうち、‘園紅’型の *orf687* を有する個体は2個体のみで(第3表)、その他の多くの個体が *orf687* とは異なる稔性回復遺伝子を持つと考えられた。このように、‘園紅’型の *orf687* の割合は、集団によって大きく異なっていた。なお、‘園紅’型の *orf687* を持つ合計14個体のハマダイコンのうち、RFLPパターンからホモ遺伝子型であると推定されたものが6個体、ヘテロ遺伝子型であると推定されたものが8個体存在した。



第3図 ‘佐波賀’および‘MS源助’における *orf687* の増幅  
(A) および *SspI* によるRFLP (B)  
MS: ‘MS源助’  
プライマー: pprF1 および pprR2

第2表 舞鶴市のハマダイコンにおけるEタイプの *orf138* の分布

集団番号	地区名	調査個体数	<i>orf138</i> を持つ個体	Eタイプの個体
1	三浜	10	2	0
2	三浜	22	1	1
3	三浜	2	0	0
4	三浜	5	3	0
5	三浜	15	0	0
6	竜宮浜	7	0	0
7	野原	8	5	2
8	田井	22	14	0
9	瀬崎	6	0	0
合計		97	25	3

第3表 舞鶴市のハマダイコンにおける‘園紅’型 *orf687* の分布

集団番号	地区名	調査個体数	‘園紅’型の <i>orf687</i> を持つ個体		
			正常型細胞質	オグラ型細胞質	合計
1	三浜	10	0	1	1
2	三浜	22	2	0	2
3	三浜	2	0	0	0
4	三浜	5	1	1	2
5	三浜	15	0	0	0
6	竜宮浜	7	0	0	0
7	野原	8	3	4	7
8	田井	22	0	2	2
9	瀬崎	6	0	0	0
合計		97	6	8	14

## 考 察

‘佐波賀’は野菜の少ない冬期に雪の中から掘り出して利用するという、端境期用の特殊なダイコンとされる(高嶋, 2003). また, 根部の形態は紡錘形で, 今日我が国に広く流通しているダイコンの品種とは大きく異なる. このような収穫適期や形態の特殊性だけでなく, ‘佐波賀’には独得の遺伝的特性が発見された. すなわち, 同品種は我が国の栽培品種にはごくわずかしかな存在しないオグラ型の雄性不稔細胞質を持ち, しかもこの雄性不稔の原因遺伝子である *orf138* の塩基配列のタイプが, 他の栽培品種に全く観察されない E タイプであるという特徴を持つ (Yamagishi・Terachi, 2001). 栽培ダイコンとは対照的に, ハマダイコンにおいては *orf138* 自体は広く観察される. しかしながら, そのようなハマダイコンにおいても, E タイプの *orf138* を持つ個体の頻度は著しく低いことが認められている (Yamagishi・Terachi, 2001). その一方で, ‘佐波賀’は *orf138* に対する稔性回復遺伝子として ‘園紅’ 型の *orf687* を有することが今回の解析によって明らかになった. オグラ型細胞質に対する稔性回復遺伝子は, 我が国の栽培ダイコンにおいては少数の品種に存在するのみであるのに対して, ハマダイコンにおいては個体の細胞質のタイプに関係なく広く分布している (Yamagishi, 1998). それにもかかわらず, ‘園紅’ 型の *orf687* はハマダイコンでは低い割合で分布しているに過ぎないことが明らかにされている (Yasumoto ら, 2008). 本実験で用いた ‘佐波賀’ の 5 個体はいずれも E タイプの *orf138* と ‘園紅’ 型の *orf687* を合わせ持っており, 我が国の栽培ダイコンの中で極めて特異な遺伝的特性を示す.

本研究で供試した舞鶴市大浦半島一帯のハマダイコンの集団では, 9 集団中 2 つの集団で E タイプの *orf138* を持つ個体が見出された. 2 つのうち, とりわけ野原地区の集団では収集した 8 個体のうち 5 個体がオグラ型で, その中の 2 個体が E タイプの *orf138* を有しており, 調査個体は少ないものの, 特に E タイプの割合が高いものと考えられた. この地区の集団については, 今後さらに個体数を増やして, *orf138* 内の分化を詳しく調査する必要がある. このように, E タイプの *orf138* が大浦半島のハマダイコンで認められたことは, ‘佐波賀’ がこの地域のハマダイコンの持つ細胞質を受けついで成立した品種であることを示している.

しかし, 前述のとおり, Makino (1909) は, ハマダイコンが栽培ダイコンのエスケープであると唱えており, この説に従えば, 大浦半島で発見された E タイプの *orf138* を持つハマダイコンは, ‘佐波賀’ の栽培の歴史の中で, 何らかの形で ‘佐波賀’ もしくはその後代が野生化し, ハマダイコンとして定着したものと考えられる. しかしながら, ‘佐波賀’ と同一の E タイプの *orf138* を持つ栽培ダイコンは, 他に全く見出されておらず (Yamagishi・Terachi, 2001), このタイプの細胞質の起源を栽培ダイコンに求めることはで

きない. その一方でハマダイコンでは, *orf138* の多様な塩基配列変異が観察されており, その中で兵庫県の集団において, ごくわずかながら E タイプの個体が発見されている (Yamagishi・Terachi, 2001). これらのことから, 今回発見された E タイプの *orf138* を持つハマダイコンは, 栽培ダイコンに由来するものではなく, ハマダイコンにおいて生じた様々なタイプの *orf138* の 1 つとして成立したと考えるのが最も妥当であると判断される.

さらに注目すべきことは, 今回調査したハマダイコンの中に, 実際に ‘佐波賀’ と同様に E タイプの *orf138* と ‘園紅’ 型の *orf687* をともに有する個体が発見されたことである. 我が国の栽培ダイコンにおいては, オグラ型雄性不稔に対する稔性回復遺伝子を持つものは極めて少なく (Yamagishi, 1998), また, ハマダイコンにおいても ‘園紅’ 型の *orf687* を持つ個体の頻度は低い (Yasumoto ら, 2008). このように我が国の栽培・野生ダイコンにおいては特異な 2 つの遺伝子をともに持つ個体が, ‘佐波賀’ と同様にハマダイコンに存在したことは, ‘佐波賀’ の成立過程について重要な示唆を与える. すなわち, ‘佐波賀’ は明治時代以前に, これら 2 つの遺伝子を持つハマダイコンが栽培化されて成立したものと判断される.

近年, 全国各地で地域の特産品を開発し地域振興を図るために, ダイコンを始めとする野菜の在来品種を見直し, 栽培を復活させる気運が高まっている. その中には, 単に従来の在来品種の作付面積をふやすというだけでなく, 在来品種を用いて F<sub>1</sub> 品種を開発することにより品質を向上させようとする動きがある (大井, 2002). また, 伴ら (2007) はより積極的にハマダイコンの栽培化と育種を進めて, 新たに ‘出雲おろち大根’ という名称で地域特産ダイコンとしての普及を図っている. そのようなハマダイコンの栽培化は, 古くから日本の各地で行われてきたものと考えられ, その 1 つの証拠を ‘佐波賀’ の起源が示している. 本実験の結果から, 我が国の栽培ダイコンは, ユーラシア大陸で栽培化されて日本に伝播したものだけでなく, 日本において野生ダイコンから独自に栽培化されたものを含むと結論することができる. 今後, 全国各地に残された在来品種について, さらに詳しくハマダイコンとの遺伝的関係を明らかにする必要がある.

## 摘 要

京都府舞鶴地方の在来ダイコンである ‘佐波賀’ の起源を推定することを目的として, ‘佐波賀’ および舞鶴市に自生するハマダイコンについて, オグラ型細胞質雄性不稔性の原因遺伝子である *orf138* と, これに対する稔性回復遺伝子の *orf687* のタイプを, PCR-RFLP によって解析した. ‘佐波賀’ の *orf138* は, 他の栽培ダイコンには見出されていない E タイプで固定しており, また調査したすべての個体が, 稔性回復遺伝子として, すでに単離された ‘園紅’ 型の *orf687* を有していた. 舞鶴市で収集したハマダイコンの 9 集

団 97 個体について, *orf138* と *orf687* を解析したところ, *orf138* を持つ個体が 25 個体認められ, そのうちの 3 個体が E タイプであった. その一方で, ‘園紅’ 型の *orf687* を持つ個体が, 正常型細胞質のものに 6 個体, オグラ型細胞質のものに 8 個体観察され, 後者のうち 2 個体は E タイプの *orf138* を有していた. これらのことから, 舞鶴地方に自生するハマダイコンの中で, E タイプの *orf138* と ‘園紅’ 型の *orf687* を合わせ持つ個体が栽培化されて, ‘佐波賀’ が成立したと結論づけられた.

### 引用文献

- 青葉 高. 1989. わが国の野生ダイコンの変異と系譜. 農耕の技術. 12: 94–114.
- 芦澤正和. 1982. ダイコン. p. 739–763. 西 貞夫監修. 野菜園芸ハンドブック. 養賢堂. 東京.
- 芦澤正和. 2002. 地方野菜の復権. p. 11–16. タキイ種苗(株)出版部編. 都道府県別地方野菜大全. 農文協. 東京.
- 伴 琢也・本谷宏志・小林伸雄. 2007. ハマダイコンの栽培化と利用について—育種経過と根部内成分—. 園学研. 6 (別1): 404.
- 林 義雄. 1988. 寒さに強い佐波賀大根. p. 45–48. 林 義雄・岩城由子著. 京の野菜・味と育ち. ナカニシヤ出版. 京都.
- 今井りつ子・肥塚信也・藤本英也・早川孝彦・木村雄輔・河野淳子・酒井隆子・今井 順. 2002. コセナCMSに対する稔性回復遺伝子 *rflk1* の同定. (3) *rflk1* 対立遺伝子と稔性回復遺伝子の関係. 育学研. 4 (別2): 184.
- Koizuka, N., R. Imai, H. Fujimoto, T. Hayakawa, Y. Kimura, J. Kohno-Murase, T. Sakai, S. Kawasaki and J. Imamura. 2003. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Kosena radish. *Plant J.* 34: 407–415.
- Makino, T. 1909. Observation on the flora of Japan. *Bot. Mag.* 23: 59–75.
- 大井美知男. 2002. F<sub>1</sub> 品種改良で甦った上野大根. p. 78–80. 大井美知男・神野幸洋編者. からい大根とあまい蕪のものがたり. 長野日報社. 諏訪市.
- 高嶋四郎. 2003. ダイコン. p. 16–27. 高嶋四郎編著. 歳時記京の伝統野菜と旬野菜. トンボ出版. 大阪市.
- Yamagishi, H. 1998. Distribution and allelism of restorer genes for Ogura cytoplasmic male-sterility in wild and cultivated radishes. *Genes Genet. Syst.* 73: 79–83.
- 山岸 博. 2003. ミトコンドリアの遺伝子が示す ‘小瀬菜’ ダイコンの起源. 農及園. 78: 1056–1059.
- Yamagishi, H. and T. Terachi. 1996. Molecular and biological studies on male sterile cytoplasm in Cruciferae. III. Distribution of Ogura-type cytoplasm among Japanese wild radishes and Asian radish cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 93: 325–332.
- Yamagishi, H. and T. Terachi. 2001. Intra- and inter-specific variations in the mitochondrial gene *orf138* of Ogura-type male-sterile cytoplasm from *Raphanus sativus* and *Raphanus raphanistrum*. *Theor. Appl. Genet.* 103: 725–732.
- Yasumoto, K., Y. Matsumoto, T. Terachi and H. Yamagishi. 2008. Restricted distribution of *orf687* as the pollen fertility restorer gene for the Ogura male sterility in Japanese wild radish. *Breed. Sci.* 58: 177–182.