

琉球大学学術リポジトリ

イネ出穂期の遺伝に関する一実験(農学科)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 佐藤, 茂俊, 新城, 長有, Sato, Shigetoshi, Shinjo, Choyu メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3987

イネ出穂期の遺伝に関する一実験

佐藤茂俊*・新城長有*

Shigetoshi SATO and Choyu SHINJO : An experiment
of genetic study on heading time in rice, *Oryza sativa*
L.

Summary

Inheritance of duration from sowing to heading in rice, *Oryza sativa* L. and linkage relations between the trait, and fertility-restoring gene, Rf_1 and five kinds of interchange breakpoints involving the seventh chromosome were studied in three-way crosses, $B_{19}(Boro)rf_1-T65 \times \{RT\text{-line} \times B_{12}(Boro)Rf_1-T65\}$, where two lines, $B_{19}(Boro)rf_1-T65$ and $B_{12}(Boro)Rf_1-T65$ were isogenic lines of Taichung 65 (japonica cultiva having basic vegetative genes). Out of RT-lines used, T 3-7 was thermo-sensitive, and the others were photoperiod-sensitive.

In each cross, dominant eariness gene(s) were segregated, which linked with the Rf_1 gene and respective interchange breakpoints (Tables 3, 4 and 5). A result suggested that each RT-line had eariness gene(s) locating on the seventh chromosome, for the gene, Rf_1 is carried by the chromosome.¹⁵⁾ Three RT-lines, RT 7-8a, RT 7-8b and RT 7-9 were produced from the same cultiva, Okute-asahi. Therefore, it was concluded that the variety carried dominant eariness gene(s) on the seventh chromosome.

Crossed populations were cultivated in the second crop season (August to November) in an experimental field of the University of the Ryukyus (26°16' N). Natural daylength in the duration of panicle initiation of segregants was estimated to be shorter than 12 hours and 40 minutes, which lies on the range of optimum daylength for panicle initiation of a line carrying the strongest photoperiod-sensitive allele, Lm^u on the Lm locus which is considered to be one of loci controlling heading time of Japanese cultiva.²³⁾ Accordingly, the eariness gene(s) observed in the present study under optimum natural daylength were estimated as basic vegetative gene(s). The estimation was indirectly supported by the segregation mode, with eariness dominant to lateness, for photoperiod-sensitive genes are generally dominant to insensitive,^{1, 2, 4, 5, 6, 10, 16, 17, 18, 22)} and short basic-vegetative phase is controlled by dominant genes.^{2, 20)}

* 琉球大学農学部農学科

結 言

作物の開花特性あるいは出穂性は品種の地域適応性を支配する農業形質であり、それ自体が育種上重要な形質の1つとなっている。それ故にその遺伝研究も多い。

イネにおける出穂期の遺伝は HOSHINO⁷⁾ によって初めて研究された。その後多くの研究者が本形質の遺伝子分析を行ない、日本の栽培イネにおける感光性遺伝子の体系はかなり解明されてきた。^{4, 5, 6, 16, 17, 18)} しかし、研究者がそれぞれに報告した遺伝子相互の対応関係が明らかにされたとは称しにくい。また CHANG *et al.*²⁾ が指摘しているごとく、感光性遺伝子の他に多数の基本栄養生長性遺伝子が介在していると思われる。したがって、出穂期遺伝子を同定しつつ、より多くの遺伝子を明らかにする必要がある。本研究では相互転座および標識遺伝子系統を用いて、出穂期の連鎖分析を行った。

材料および方法

本実験に供した材料は Table 1 に示すごとくである。B₁₉(Boro)rf₁-T65 および B₁₂(Boro)Rf₁-T65 の 2 系統はインドの boro 型イネ品種 Chinsurah Boro II を 1 回母本とし、台中65号を反復父本とする19および12回の連続戻し交雑によりそれぞれ育成した雄性不稔系統および稔性回復系統であり、⁹⁾ いずれも台中65号の同質遺伝子系統と見做し得る。B₁₂(Boro)Rf₁-T65 を除く供試系統はいずれも劣性の稔性回復遺伝子 rf₁ を持っていた。

Table 1. Lines used in the present study

Line	Restoring gene	Interchanged chromosomes	Origin
Taichung 65	rf ₁ rf ₁	Normal	Japonica cultiva from Taiwan
B ₁₉ (Boro)rf ₁ -T65	rf ₁ rf ₁	Normal	Chinsurah Boro II × Taichung 65 ²⁰
B ₁₂ (Boro)Rf ₁ -T65	Rf ₁ Rf ₁	Normal	Chinsurah Boro II × Taichung 65 ¹³
T 3-7	rf ₁ rf ₁	3, 7	A-58:208
RT 6-7	rf ₁ rf ₁	6, 7	Atomic bombed rice ¹⁾
RT 7-8a	rf ₁ rf ₁	7, 8	Okute-asahi-AC-13
RT 7-8b	rf ₁ rf ₁	7, 8	Okute-asahi-X-204
RT 7-9	rf ₁ rf ₁	7, 9	Okute-asahi-A -7

Note. 1 : Original variety was unknown.

5種の相互転座ホモ系統(以下RT-lineと略称する)の内、T3-7は感温性品種、黒色稲-II(A-58)に由来している¹⁴⁾。RT6-7は感光性系統であり、長崎における原爆被曝イネに由来するものであるが、原品種名は不明である⁸⁾。残るRT7-8a, RT7-8b およびRT7-9の3系統はいずれも感光性品種、晩生旭に由来する²⁾。

まず供試系統の播種日から出穂日までの生育日数(到穂日数)を1980年2期作に調査した。供試個体数は各系統ともに13個体であり、播種日および移植日はそれぞれ8月8日および8月20日であった。また栽植密度を15×20cmとした。施肥量は窒素・リン酸・カリいずれもアール当たり1.2kgであり、元肥と追肥を4:3の比で施した。

次に5種のRT-lineを用いて、B₁₉(Boro)rf₁-T65 × { RT-line × B₁₂(Boro)Rf₁-T65 } の三系交雑を行ない、出穂期の遺伝ならびに転座点およびRf₁と出穂期との遺伝的関係を調べた。試験期間は

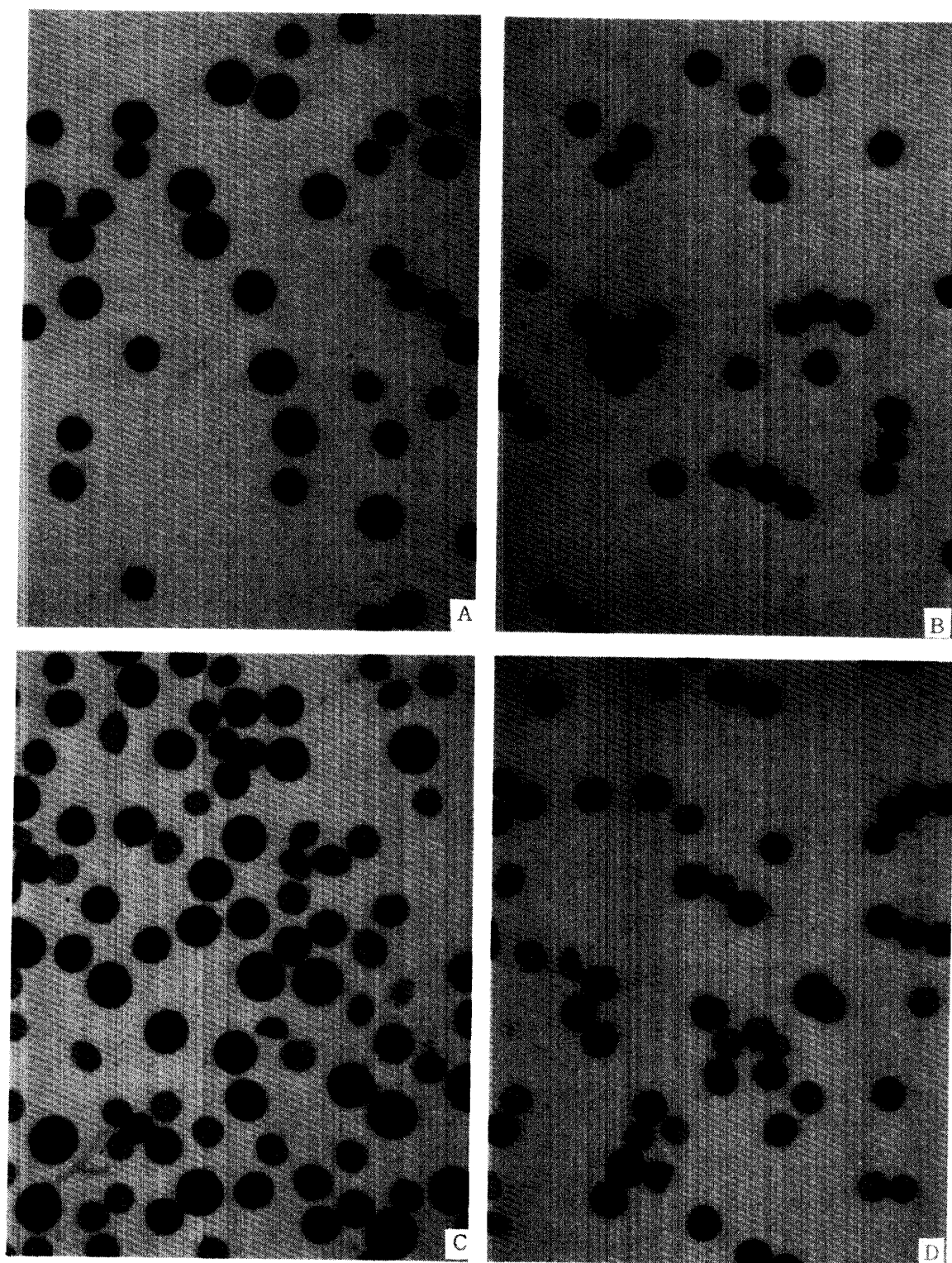


Fig. 1 Segregation of pollen grains in four types of segregants; A) normal chromosome plant with Rf_1rf_1 , B) normal chromosome plant with rf_1rf_1 , C) interchange heterozygote with Rf_1rf_1 and D) interchange heterozygote with rf_1rf_1 .

1977年2期作であり、播種日および移植日はそれぞれ8月6日および8月18日であった。移植にあたっては、10×20cmの並木植とし、うね巾を30cmとする栽植法をとった。施肥量は窒素・リン酸・カリいづれもアール当り1kgであり、施肥法は前実験と同様である。また両実験ともに琉球大学農学部研究圃場(北緯26度16分)で行った。

出穂初めの日を各個体の出穂日とした。また、三系交雑個体はすべてChinsurah Boro II由来の雄性不稔細胞質を持つ。したがって、三系交雑集団では Rf_1 遺伝子と転座染色体が分離する。各三系交雑個体の Rf_1 遺伝子-染色体型をヨード・ヨードカリ液で染色した花粉の分離に基づいて同定した。すなわち、先にSHINJO¹⁹⁾が報告しているごとく、 rf_1 遺伝子を持つ雄性不稔花粉は Rf_1 遺伝子を持つ正常花粉より小型であり、しかも同染色液による染色度も低い。また相互転座ヘテロに起因する染色体部分の重複-欠失による不稔花粉の大きさは雄性不稔花粉とほぼ同じであるが、原形質を欠く。

三系交雑集団で観察された4種の Rf_1 遺伝子-染色体型、すなわち Rf_1rf_1 -正常染色体ホモ個体、 rf_1rf_1 -正常染色体ホモ個体、 Rf_1rf_1 -転座ヘテロ個体および rf_1rf_1 -転座ヘテロ個体の花粉を示したのがFig.1である。

実験結果

まず供試系統の到穂日数を調査した(Table 2)。これらの系統は到穂日数の比較から3群に大別できる。すなわち、感温性系統T3-7からなる早生群、感光性系統RT6-7, RT7-8a, RT7-8b, およびRT7-9からなる中生群、ならびに基本栄養生長性系統に属する台中65号, $B_{19}(Boro)rf_1$ -T65 および $B_{12}(Boro)Rf_1$ -T65 の晩生群である。晩生群の系統間では到穂日数に差異は認められなかったが、中生群の4系統は微細な差により、さらに3群に分かれた。またRT7-8a, RT7-8b およびRT7-9の3系統はいずれも晩生旭をX線処理した後代より見い出されたものであるが、それらの系統間でわずかながら到穂日数に差が認められた。

Table 2. Heading time of lines used

Line	Days from sow. to head.		
	\bar{x}	\pm	S.E.
Taichung 65	83.7	\pm 0.3985	a ¹⁾
$B_{19}(Boro)rf_1$ -T65	84.0	\pm 0.3722	a
$B_{12}(Boro)Rf_1$ -T65	83.9	\pm 0.3841	a
T 3-7	42.7	\pm 0.2825	b
RT 6-7	59.2	\pm 0.3947	c
RT 7-8a	61.1	\pm 0.2107	d
RT 7-8b	59.9	\pm 0.2070	c
RT 7-9	63.6	\pm 0.5131	e

Note. 1: Means with the same letter were insignificant with each other, but significantly different from those with other letters at 1% level.

各三系交雑集団における到穂日数の分離をTable 3に示した。各集団について正規性検定を行った結果、T3-7を用いた交雑組合せでは1%水準で有意となり、それ以外のRT-lineを用いた組合せではすべて0.1%水準で有意であった。またRT6-7, RT7-8bおよびRT7-9を含む組合せは明らかな2頂曲線分布を示した。到穂日数に対して稔性回復遺伝子は副次効果を示さないこと(Table 2)相互転座による位置効果が認められないことから、³⁾到穂日数の分離は出穂期遺伝子の分離によるものであり、出穂期遺伝子として微働遺伝子の他に主動的早生遺伝子がすべての交雑組合せにおける到穂日数の分離に関与しているものと思われる。三系交雑に用いた $B_{19}(Boro)rf_1$ -T65 および $B_{12}(Boro)Rf_1$ -T65 の2系統は台中65号の同質遺伝子系統である。

したがって、到穂日数の遺伝について考えると、各交雑組合せは一種の戻し交雑集団と見做し得る。戻し交雑集団で主動的早生遺伝子が分離したことから、本早生遺伝子は優生遺伝子であると考えられる。

Table 3. Segregations of heading time in three-way crosses,
 $B_{19}(Boro)rf_1-T65 \times \{RT\text{-line} \times B_{12}(Boro)Rf_1-T65\}$

RT-line in crosscomb.	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value (d. f.)	
	58	61	64	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	90	93			96
T 3-7	11	21	27	33	33	24	30	44	38	45	36	31	27	24	17	3	1	445	37.41 (16) **
	(7.4)	(9.9)	(18.6)	(31.5)	(28.2)	(34.8)	(39.7)	(42.7)	(43.3)	(40.5)	(37.3)	(31.6)	(25.3)	(19.0)	(18.2)	(9.8)	(7.2)		
	$\bar{x} = 75.46 \quad s = 8.1990$																		
RT-line in crosscomb.	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value (d. f.)	
	66	69	72	74	76	78	80	82	84	86	89	92	95						
RT 6-7	35	45	68	63	44	46	39	40	50	24	11	0	1	466	54.86 (11) ***				
	(19.3)	(30.8)	(56.6)	(52.1)	(59.3)	(60.9)	(56.1)	(46.4)	(34.4)	(23.0)	(18.2)	(9.0)							
	$\bar{x} = 76.49 \quad s = 6.0468$																		
RT 7-8a	28	18	18	103	60	33	49	29	46	38	26	7	4	459	156.22 (12) ***				
	(12.4)	(21.1)	(41.4)	(41.0)	(50.5)	(56.4)	(57.0)	(52.3)	(43.4)	(32.7)	(30.2)	(13.7)	(7.0)						
	$\bar{x} = 78.24 \quad s = 6.3422$																		
RT-line in crosscomb.	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value (d. f.)	
	65	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	91	94					
RT 7-8b	10	31	76	40	34	32	33	41	59	35	30	29	8	2	460	161.17 (13) ***			
	(20.1)	(16.4)	(25.1)	(34.8)	(44.4)	(51.5)	(54.8)	(53.3)	(47.4)	(38.6)	(28.6)	(19.5)	(16.1)	(9.4)					
	$\bar{x} = 76.38 \quad s = 6.6585$																		
RT 7-9	12	30	81	52	30	28	44	26	49	48	37	12	449	169.64 (11) ***					
	(22.2)	(18.2)	(27.3)	(37.4)	(46.7)	(53.0)	(54.8)	(51.5)	(44.4)	(34.5)	(33.4)	(25.7)							
	$\bar{x} = 77.71 \quad s = 6.5017$																		

Note. Numbers in parentheses are expected numbers based on respective means and standard deviations when segregants are normally distributed. **, ***: Significant at 1% and 0.1% level, respectively.

Table 4. Combined segregations between fertility-restoring gene, Rf_1 and heading time in three-way crosses, $B_{19}(Boro)rf_1-T65 \times \{RT\text{-line} \times B_{12}(Boro)Rf_1-T65\}$

RT-line in crosscomb.	Genotype of restoring gene	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value for homogeneity(d. f.)	
		58	61	64	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	90	93			96
T 3-7	$rf_1 rf_1$	8	15	23	27	26	20	22	27	14	7	10	4	5	3	3	0	1	215	143.34 (14) ***
	$Rf_1 rf_1$	3	6	4	6	7	4	8	17	24	38	26	27	22	21	14	3	0	230	
		$\bar{x} = 77.17$																		
RT-line in crosscomb.	Genotype of restoring gene	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value for homogeneity(d. f.)	
		66	69	72	74	76	78	80	82	84	86	89	92	95						
RT 6-7	$rf_1 rf_1$	31	40	62	44	31	15	5	4	5	3	0	0	0	240	221.46 (10) ***				
	$Rf_1 rf_1$	4	5	6	19	13	31	34	36	45	21	11	0	1	228					
		$\bar{x} = 77.12$																		
RT 7-8a	$rf_1 rf_1$	25	16	16	81	40	10	23	6	10	6	4	0	0	237	150.42 (11) ***				
	$Rf_1 rf_1$	3	2	2	22	20	23	26	23	36	32	22	7	4	222					
		$\bar{x} = 77.11$																		
RT-line in crosscomb.	Genotype of restoring gene	Days from sowing to heading																No. of plants	x^2 -value for homogeneity(d. f.)	
		65	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	91	94					
RT 7-8b	$rf_1 rf_1$	10	29	68	37	28	24	19	8	9	2	2	7	2	1	246	234.77 (12) ***			
	$Rf_1 rf_1$	0	2	8	3	6	8	14	33	50	33	28	22	6	1	214				
		$\bar{x} = 77.07$																		
RT 7-9	$rf_1 rf_1$	7	23	69	40	14	8	12	1	8	6	7	2	197	165.17 (11) ***					
	$Rf_1 rf_1$	5	7	12	12	16	20	32	25	41	42	30	10	252						

Note. ***: Significant at 0.1% level.

次に Rf_1 遺伝子と到穂日数との同時分離を調べた (Table 4)。 Rf_1 遺伝子について、ヘテロ個体群と劣性ホモ個体群に分け、両群間での到穂日数の比較をした結果、全交雑組合せともに均一性のカイ平方値は 0.1% 水準で有意となった。したがって、 Rf_1 遺伝子と連鎖する早生遺伝子の存在が考えられる。全体の到穂日数の分離が明らかな 2 頂曲線分布を示した RT6-7, RT7-8b および RT7-9 を含む 3 交雑組合せをみると、ほとんどの早生個体は Rf_1 遺伝子について劣性ホモであり、ほとんどの晩生個体はヘテロであった。したがって、これらの組合せで見い出された Rf_1 遺伝子と連鎖する早生遺伝子は先に考えられた主動的早生遺伝子にそれぞれ対応するものと思われる。また明らかな 2 頂曲線分布を示さなかった残り 2 組合せにおいても、上述 3 組合せと同様に早生個体の多くは Rf_1 遺伝子について劣性ホモであり、晩生個体の多くはヘテロであったことから、これらの組合せにおける Rf_1 遺伝子と連鎖関係にある早生遺伝子も先にあげた主動遺伝子であると考えられる。RT7-8a, RT7-8b および RT7-9 はいずれも晩生旭より作出された相互転座系統である。それら 3 系統の到穂日数間にいずれも有意な差は認められたが (Table 2), ほぼ同じ遺伝子型であると考えられる。それらの系統を含む交雑組合せにおいて、 Rf_1 遺伝子と早生遺伝子との連鎖関係がいずれも認められたことから、少なくとも晩生旭は Rf_1 遺伝子と連鎖する早生遺伝子を保持していると結論してもよさそうである。

Rf_1 遺伝子は第 7 染色体に座乗している¹⁵⁾。したがって、それぞれの組合せにおいて見い出された早生遺伝子もまた同染色体に座乗していることが推定された。

Table 5. Combined segregations between interchange breakpoints and heading time in three-way crosses, $B_{19}(Boro)rf_1-T65 \times \{RT\text{-line} \times B_{12}(Boro)Rf_1-T65\}$

RT-line in crosscomb.	Chromosome type	Days from sowing to heading															No. of plants	χ^2 -value for homogeneity(d.f.)		
		58	61	64	67	69	71	73	75	77	79	81	83	85	87	90			93	96
T 3-7	Normal	1	2	3	2	0	1	7	18	26	41	32	26	25	23	15	$\frac{3}{19}$	1	226	251.16 (14) ***
	Interchange hetero.	10	19	24	31	33	23	23	26	12	4	4	5	2	1	2	$\frac{0}{2}$	0	219	
RT 6-7	Normal				0	0	2	7	13	35	38	40	50	24	11	$\frac{0}{12}$	1	221	359.05 (10) ***	
	Interchange hetero.				35	45	66	56	31	11	1	0	0	0	0	$\frac{0}{0}$	0	245		
RT 7-8a	Normal				9	7	7	36	20	20	30	22	38	28	21	$\frac{5}{8}$	3	246	70.000 (11) ***	
	Interchange hetero.				19	11	11	67	40	13	19	7	8	10	5	$\frac{2}{3}$	1	213		
RT 7-8b	Normal				0	0	11	3	5	7	14	33	50	32	28	22	$\frac{5}{6}$	1	211	233.00 (12) ***
	Interchange hetero.				10	31	65	37	29	25	19	8	9	3	2	7	$\frac{3}{4}$	1	249	
RT 7-9	Normal				2	5	18	11	8	22	23	21	44	41	30	9			234	158.49 (11) ***
	Interchange hetero.				10	25	63	41	22	6	21	5	5	7	7	3			215	

Note. *** : Significant at 0.1% level.

転座染色体と到穂日数との同時分離は Table 5 に示すごとくであり、すべての組合せにおいて転座ヘテロ個体群は早生となり、正常染色体ホモ個体群は晩生となる傾向にあった。このことは相互転座系統の持つ早生遺伝子と転座点それぞれ連鎖関係にあることを示すものである。またそれぞれの組合せにおける転座染色体と到穂日数の分離は Rf_1 遺伝子と到穂日数の分離にいずれも酷似していた。したがっ

て、転座点と連鎖する早生遺伝子はいずれもそれぞれの組合せにおいて見いだされた Rf_1 遺伝子と連鎖関係にある主動的早生遺伝子に対応するものと考えられる。晩生旭由来の3相互転座系統を用いた組合せにおいて、いずれも転座点と連鎖関係にある早生遺伝子が見いだされたことから、転座分析からも晩生旭は第7染色体に座乗する早生遺伝子を持つことが確かめられたことになる。

考 察

交雑に用いた雄性不稔系統および稔性回復系統はいずれも台中65号の同質遺伝子系統である。したがって、三系交雑集団は台中65号を反復親とする戻し交雑集団とみなし得る。また、系統の出穂性から示すと、感温性あるいは感光性系統に属する相互転座系統を1回親とし、基本栄養生長性系統である台中65号を反復親とする戻し交雑集団と換言される。出穂性についてそれぞれ異った特性をもつ系統を用いた交雑組合せにおいて、感温性および感光性系統はともに第7染色体に座乗する早生遺伝子を持つことが示唆された。特に晩生旭は第7染色体に座位する早生遺伝子を持っていると結論してよさそうである。それぞれの相互転座系統を持つ同染色体上の早生遺伝子数および遺伝子相互の遺伝的關係については、今後の研究に委ねなければならないが、日本の感温性および感光性品種の多くは、本実験で見いだされたものと同様の早生遺伝子を持っていることが予想される。

日本イネ品種の生態分化に、感光性遺伝子座、 Lm は主要なる役割をはたしていると考えられているが、同遺伝子座を占める遺伝子の内で最も感光性の高い Lm^H 遺伝子を持つ系統を自然日長下で栽培した実験から、その適日長（到穂日数が最も短くなる時の日長）は9時間30分と13時間30分の間にあり、適日長限界値は13時間30分であることを横尾ら²³⁾が報告している。本実験は琉球大学農学部研究圃場（北緯26度16分）で2期作（8月～11月）に行ったものである。分離集団の播種日から最も遅く出穂した分離個体の出穂日までの自然日長は13時間14分から10時間57分であった¹¹⁾。また出穂日から35日前はその個体の幼穂形成開始期と考えられるが、多くの分離個体が幼穂形成開始期を迎えたと思われる9月の自然日長は12時間40分より11時間55分まで推移する¹¹⁾。これは Lm^H 遺伝子を持つ系統の適日長限界値よりも短い。いわゆる日本イネ品種が幼穂形成し得る自然日長条件下での実験であったと考えられる。かかる環境のもとで見いだされた早生遺伝子であることから、本遺伝子は基本栄養生長性遺伝子であると考えられる。また出穂期の遺伝様式を概観すると、感光性遺伝子については、晩生は早生に対して優性であり、^{1, 2, 4, 5, 6, 10, 16, 17, 18, 22)}

基本栄養生長性遺伝子に関しては、早生が晩生に対して優性である。^{2, 20)} 本早生遺伝子が優性であったことは、同遺伝子が基本栄養生長性遺伝子であることを間接的に支持するものである。

これまでに所属連鎖群の明らかにされた出穂期遺伝子として、 F ²¹⁾、 K ⁴⁾、 Se ¹⁾、 Rs ¹⁰⁾、 Lm ²²⁾ および E ²⁰⁾ があげられる。これらの遺伝子の内 E 遺伝子を除く5種の遺伝子はいずれも感光性遺伝子であり、ともに第I連鎖群に所属する。また稈先着色形質とはいずれも20%前後の組換え価で連鎖していることから、同座の遺伝子である可能性は極めて高い。また E 遺伝子は第VIII連鎖群に所属する基本栄養生長性遺伝子である²⁰⁾。相互転座系統利用による連鎖研究から、第Iおよび第VIII連鎖群はそれぞれ第6および第9染色体に対応することがすでに明らかにされている^{9, 13)}。したがって、本早生遺伝子は第7染色体に座乗していることから、既報の出穂期遺伝子とはいずれも異なる新しい遺伝子であると考えられる。

摘 要

イネ出穂期の遺伝ならびに稔性回復遺伝子、 Rf_1 および第7染色体を含む5種の転座点と出穂期との連鎖研究を行った。

1. 供試相互転座系統はいずれも第7染色体に座乗する主動的な早生遺伝子を持つことが示唆された。
2. RT7-8a, RT7-8b および RT7-9 の3相互転座系統は晩生旭に由来する系統であることから、

晩生旭は第7染色体に座位する早生遺伝子を保持していると結論した。

3. 感光性の日本イネ品種が幼穂形成し得る自然日長条件での実験で、出穂期の分離が生じたこと、ならびに早生形質が優性であったことから、本早生遺伝子は基本栄養生長性遺伝子であると推定された。

4. 第7染色体に座乗する出穂期遺伝子に関する報告がないことから、本早生遺伝子は新しい出穂期遺伝子であると考えられた。

引用文献

1. CHANDRARATNA, M. F. 1953. A gene for photoperiod sensitivity in rice linked with apiculus colour. *Nature* 171: 1162.
2. CHANG, T. T., C. C. LI and B. S. VERGARA. 1969. Component analysis of duration from seeding to heading in rice by the basic vegetative phase and the photoperiod-sensitive phase. *Euphytica* 18: 79-91.
3. 張文財 1960. 相互転座による稲遺伝子の分析(予報). *育種* 10: 49-51.
4. 福家豊 1955. 本邦に於ける主要水稻品種の出穂期に差異を来さしむる遺伝因子並にこれ等因子が温度及日長時間に対する反応に及ぼす関係に就いて, *農技研報* D5: 1-71.
5. ——— 1955. 水稻に於ける日長感应性の遺伝に就いて, *農技研報* D5: 72-91.
6. ——— 1955. 水稻に於ける出穂期遺伝因子間の連鎖に就いて, *農技研報* D5: 92-103.
7. HOSHINO, Y. 1915. On the inheritance of flowering time in peas and rice. *J. Coll. Agr., Tohoku Imp. Univ., Sapporo* 6: 229-288.
8. 岩田伸夫 1970. 長崎の原爆被曝イネの後代における細胞遺伝学的研究, *九大農学芸誌* 25: 1-53.
9. ———・大村武 1971. 相互転座法によるイネの連鎖分析, II. 染色体5, 6, 8, 9, 10, 11に対応する連鎖群, *九大農学芸誌* 25: 137-153.
10. 工藤政明 1968. イネの生態群間雑種における生理生態的特性の遺伝育種学的研究, *農技研報* D19: 1-84.
11. 日本気象協会 1971. 気象観測のための常用表 p.p. 91.
12. 西村米八 1961. 水稻及び大麦における相互転座の研究, *農技研報* D9: 171-235.
13. 佐藤茂俊 1976. 相互転座分析法による稲の連鎖分析, *琉大農学報* 23: 73-104.
14. ———・木下俊郎・高橋萬右衛門 1975. 稲の交雑に関する研究, 第XLII報, 稲の標識遺伝子系統よりの相互転座系統の育成とそれを利用した連鎖分析, *北大農邦文紀要* 9: 193-199.
15. ———・新城長有 1978. 相互転座法によるイネの連鎖分析, 特に第7染色体について, *育種* 28(別1): 168-169.
16. 赤藤克己・川瀬恒男 1953. 量的遺伝の研究(第11報) A. 水稻(d)出穂期の遺伝とその遺伝因子の量的支配価に関する研究(1), E_1, E_2 及び矮性遺伝子 D_1 の量的作用について, *育種* 3: 6-12.
17. ———・———・吉野一三 1954. 量的遺伝の研究(第13報) A. 水稻(b)出穂期の遺伝因子の量的支配価に関する研究(2), E_3, E_4 及び E_5 因子の量的作用について, *育種* 4: 83-91.
18. ———・小堀乃 1956. 量的遺伝の研究(第14報) A. 水稻(d)出穂期の遺伝とその遺伝因子の量的支配価に関する研究(3), E_a 及び E_b 因子の量的作用とscaleについて, *育種* 6: 69-75.
19. SHINJYO, C. 1975. Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L. *Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus* 22: 1-57.

20. 蔡国海 1973. 水稻台中65号之早熟回交品系与早熟诱变品系所含早熟遺伝因子内部構造之比較研究
中華農学会報 84 : 23 ~ 47.
21. 山口弥輔 1929. 稻のS-M「リンケージ」群に関する知見補遺, 農学研究, 13 : 135 ~ 172.
22. YOKOO, M., F. KIKUCHI and A. NAKANE 1979. Genic analysis of heading time by
aid close linkage with blast resistance in rice. JARQ. 13 : 215 - 221.
23. _____・鳥山国土・菊池文雄 1982. 自然日長に対するイネの出穂期遺伝子 *Lm* の反応, 育雑 32
: 378 ~ 384.