

琉球大学学術リポジトリ

イネ雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子の分類・
同定：第1報

野生稻由来のRT61系統の雄性不稔細胞質および稔性
回復遺伝子の同定

メタデータ	言語: 出版者: 日本熱帯農業学会 公開日: 2008-03-07 キーワード (Ja): 栽培稻, 細胞質雄性不稔, 稔性回復遺伝子, 野生稻, 雄性不稔細胞質 キーワード (En): Cytoplasmic male sterility, Fertility restoring gene, Male sterile cytoplasm, Oryza sativa, Oryza rufipogon 作成者: 本村, 恵二, 東恩納, 智, 石嶺, 行男, 村山, 盛一 メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/4907

イネ雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子の分類・同定

第1報 野生稲由来の RT61 系統の雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子の同定

本村 恵二・東恩納 智・石嶺 行男・村山 盛一

琉球大学農学部 903-01 沖縄県西原町

要約 野生稲由来の RT61 系統 (総称) および栽培稲由来の BT 系統 (総称) はいずれも台中 65 号の同質遺伝子系統であり、ともに雄性不稔細胞質 (*cms*) と一対の稔性回復遺伝子 (*Rf-rf*) との相互作用によって雄性不稔性またはその稔性回復性を示し、花粉稔性は配偶体支配である。両系統の細胞質および稔性回復遺伝子の異同を調べるためにそれぞれの細胞質雄性不稔系統 (RT61A および BTA、遺伝子型 (*cms*)/*rfrf*) および稔性回復系統 (RT61C および BTC、遺伝子型 (*cms*)/*R/Rf*) と台中 65 号 (*m*)/*rfrf* を用いて交雑実験を行った。

RT61A/BTC および BTA/RT61C の F_1 はいずれも全個体が花粉半稔・種子正常稔となり、両系統に細胞質差はみられなかった。RT61C/BTC および BTC/RT61C の F_1 稔性はともに全個体が花粉完稔・種子高稔となった。したがって、ここでも細胞質差は見られず、また不稔花粉が生じてないことから、両系統のもつ稔性回復遺伝子は同座かもしくは強い連鎖であると考えられた。RT61A/BTC および BTA/RT61C の両 F_1 に台中 65 号を花粉親として交雑すると、母本となった F_1 の交雑方向に関係なく花粉半稔・種子高稔個体と花粉完全不稔・種子完全不稔個体が 1:1 に分離した。このことは、それぞれの稔性回復遺伝子が相手細胞質のもとで正常に働いて胚のうを通して正しく伝達されていることを示している。RT61C/BTC および BTC/RT61C の F_1 に台中 65 号を花粉親として交雑した三系交雑 F_1 はいずれの場合も、全個体が花粉半稔・種子高稔個体となり、不稔個体を生じなかった。これは両系統の稔性回復遺伝子が同座である場合の分離に適合していた。

以上の結果から、両系統の細胞質は同一タイプであり、また稔性回復遺伝子は同一作用を示す同座の遺伝子であると結論づけられた。

キーワード 栽培稲, 細胞質雄性不稔, 稔性回復遺伝子, 野生稲, 雄性不稔細胞質

Classification of male sterile cytoplasm and fertility restoring genes in rice 1. Identification of male sterile cytoplasm and fertility restoring gene of RT61 line for BT line Keiji MOTOMURA, Satoshi HIGASHIONNA, Yukio ISHIMINE, Seiichi MURAYAMA College of Agriculture, University of the Ryukyus, Senbaru, Nishihara, Okinawa, 903-01 Japan

Abstract RT61 line (derived from *Oryza rufipogon*) and BT line (derived from *O. sativa*) which are isogenic lines of Taichung 65 indicated similar inheritance of male sterility. In order to determine whether the cytoplasm and fertility restoring genes of these two lines are identical, the following crossing experiments were carried out.

In the cross of the male sterile line/restorer all the F_1 progenies produced fertile pollen in half of the cases while seed fertility was normal regardless of the kind of paternal (or maternal) lines. In the reciprocal crosses of restorer/restorer since all the F_1 plants produced complete fertile pollen and seeds with fertility, there was no difference in the cytoplasm and the fertility restoring genes between the two lines.

However, since it was difficult to determine whether the restoring genes were present at the same locus or were closely linked, three-way crosses were conducted.

First, F_1 s of the male sterile line/restorer were crossed with Taichung 65. In the offsprings there were plants with complete sterile pollen and sterile seeds and plants with fertile pollen in half of the cases and fertile seeds in a ratio of 1 to 1. It was therefore confirmed that the fertility restoring genes were transmitted normally in other cytoplasm.

Thereafter the F_1 s of restorer/restorer were pollinated with Taichung 65. Assuming that the fertility restoring genes of these lines were linked and present at a different locus, segregation of male sterile plants would be expected. However, the results indicated that all the F_1 progenies formed normal pollen and seeds. Therefore, the fertility restoring genes of these lines were considered to display the same function for fertility and to be at the same locus.

The above results suggested that the male sterile cytoplasm of the RT line and BT line belonged to the same type for fertility restoration, and the nuclear fertility restoring genes were present at the same locus with the same function.

Key words Cytoplasmic male sterility, Fertility restoring gene, Male sterile cytoplasm, *Oryza sativa*, *Oryza rufipogon*.

緒言

細胞質雄性不稔性は雑種強勢育種など実用面にも利用される重要な形質であるため、いろいろな作物で発見の努力が行われるとともに、その分類についてもいろいろな手法を用いて行われてきた。トウモロコシにおいては 1991 年 10 月 17 日受理

BECKETT が 30 の細胞質雄性不稔系統にいくつかの自殖系を戻し交雑して核置換し、その稔性から雄性不稔細胞質を T 型、S 型、C 型の 3 つに分類した¹⁾。また、ナタネ品種・系統は大別して雄性不稔細胞質をもつ S 群品種と正常細胞質をもつ N 群品種に大別されるが、稔性回復遺伝子の数や働きに応じて更にそれぞれいくつかの小群に分類され^{4,5)}、テンサイの細胞質雄性不稔性は花粉お

よび葯の形態異常により、4つの型に分類されている²⁾。

イネにおいて新城らは由来の異なる9つの稔性回復系統間の総当たり交雑実験、およびこれら稔性回復系統とそれぞれ対をなす9つの細胞質雄性不稔系統(核内の稔性回復遺伝子を優性でもつか、あるいは劣性でもつかによって稔性回復系統または細胞質雄性不稔系統となる)にこれら稔性回復系統を総当たり交雑した実験で雄性不稔細胞質を4タイプに、稔性回復遺伝子を3タイプにそれぞれ分類した^{8,9)}。しかしながら、イネの場合、これまでに発見された雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子のうちのごく一部しか同定されておらず、未分類・未同定のものについてもこれを急いで行う必要がある。

最近育成された RT61 系統(これには稔性回復系統 RT61C および細胞質雄性不稔系統 RT61A の2系統があるが、ここでは2つをまとめてこのように呼ぶ)は野生稻 *Oryza rufipogon* の一系統、K61 に台中 65 号を連続戻し交雑して得られた同質遺伝子系統であり、細胞質と一座の稔性回復遺伝子との相互作用により稔性が決定され、また花粉の退化は四分子離散後発現する配偶体支配の遺伝であった³⁾。これは既に報告されているインド在来種、Chinsurah Boro II の細胞質および一座の稔性回復遺伝子を台中 65 号に導入した BT 系統⁶⁾(RT61 系統同様、稔性回復系統 BTC および細胞質雄性不稔系統 BTA の2系統があり、これらをまとめて BT 系統と呼ぶ)と全く同様な遺伝を示した。したがって、これら RT61 系統および BT 系統の細胞質および稔性回復遺伝子は同一である可能性もある。これらの異同性について調べることは雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子を分類・整理して実用に供するのみならず、野生稻から栽培稻への分化を考える上でも興味ある問題である。ここに、交雑による両系統の同定実験の結果を報告する。

材料および方法

RT61C 系統は *O. rufipogon* の一系統、K61 由来の雄性不稔細胞質 (*cms*) および稔性回復遺伝子 *Rf* をホモにもっており、花粉稔性、種子稔性ともに正常な稔性回復系統である。また RT61A 系統は雄性不稔細胞質と *Rf* の対立遺伝子 *rf* (稔性回復力がない) をホモにもつ花粉稔性、種子稔性ともに完全不稔を示す細胞質雄性不稔系統である。同様に、BTC 系統は Chinsurah Boro II 由来の雄性不稔細胞質 (*cms*) および稔性回復遺伝子 *Rf* をホモにもっており、花粉稔性、種子稔性ともに正常な稔性回復系統であり、BTA 系統は雄性不稔細胞質と対立遺伝子 *rf* をホモにもつ花粉稔性、種子稔性ともに完全不稔を示す細胞質雄性不稔系統である。上で述べたように RT61 系統も BT 系統も配偶体型遺伝を示し、花粉の稔

性は花粉自身のもつ稔性回復遺伝子の優性、劣性により決定される。なお、ここでは (*cms*) や *Rf* および *rf* を系統固有の細胞質および遺伝子としてでなくを一般的呼称として用いた。

これらの4系統に正常細胞質および劣性遺伝子 *rf* をもつ台中 65 号を加え、以下に示した交雑実験を行ない、花粉および種子稔性を調査した。そして、いろいろな場合における稔性分離の予想モデルを作成し(結果で示す)、これに基づいて細胞質および稔性回復遺伝子の分類・同定を行った。

1. 細胞質雄性不稔系統 / 稔性回復系統

BTA/RT61C, RT61A/BTC

2. 稔性回復系統 / 稔性回復系統

BTC/RT61C, RT61C/BTC

3. 細胞質雄性不稔系統 / 稔性回復系統 // 台中 65 号

BTA/RT61C // 台中 65 号, RT61A/BTC // 台中 65 号

4. 性回復系統 / 稔性回復系統 // 台中 65 号

BTC/RT61C // 台中 65 号, RT61C/BTC // 台中 65 号

交雑にあたって除雄は 43°C、6 分間の温湯浸漬で行った。花粉稔性の調査は翌日開花予定の穎花を 75% アルコールで固定後、ヨード・ヨードカリ液で染色し、検鏡して正常花粉歩合を算出した。種子稔性は 1 株あたり 3 穂を取り、全粒数に対する稔実粒数の歩合を算出した。

結 果

RT61 系統および BT 系統はいずれも台中 65 号を 8 回以上戻交雑して育成されており、細胞質または稔性回復遺伝子以外は台中 65 号とほとんど類似した遺伝子構成であると考えられる。したがって、台中 65 号を含めこれら系統間の交雑で生じた不稔性は細胞質および稔性回復遺伝子の差のみによる不稔性であると考えられ、いわゆる雑種不稔などの不稔性は排除されているものと見なしてよいと考えられる。このような同質遺伝子系統のもとにおいて、細胞質雄性不稔性およびその稔性回復性が 1 対の稔性回復遺伝子 (*Rf-rf*) によって支配され、しかも配偶体型遺伝を示す場合、雄性不稔細胞質のもとにおける優性の *Rf* 遺伝子 1 個の花粉稔性回復力は全く稔性回復効果を示さない 0% 稔性から十分に稔性回復効果をもつ 50% 稔性までの間の値を示す。また種子稔性はその回復力に応じて 0~100% までいろいろな値をとる。したがって、由来の異なる同質遺伝子系統間で細胞質雄性不稔系統に稔性回復系統を交雑した F₁ は表 1 の上段のようになる。また、稔性回復系統同士の交雑 F₁ では同座遺伝子の場合には 100% の花粉稔性を示すが、独立の場合には 75%、連鎖の場合にはその強さに応じて 75~100% を示す。種子稔性はいずれの場合も正常となる

Table 1 Model for identification of male sterile cytoplasm and fertility restoring genes based on pollen and seed fertility of offsprings in the crosses among isogenic lines of Taichung 65

Cross-combination	Effect of restoration	Same locus		Different locus			
		Pollen fertility	Seed fertility	Independent		Linkage	
				Pollen fertility	Seed fertility	Pollen fertility	Seed fertility
Male sterile line/restorer	com. res ^z par. res ^y	50% 0~50	100 0~100	50 0~50	100 0~100	50 0~50	100 0~100
Restorer/restorer	com. res par. res	100 50~100	100 100	75 50~75	100 100	75~100 50~100	100 100
Male sterile line/restorer//T65 ^x	com. res	0 and 50 (1:1) ^w	0 and 100 (1:1)	0 and 50 (1:1)	0 and 100 (1:1)	0 and 50 (1:1)	0 and 100 (1:1)
Restorer/restorer//T65	com. res	50 (no segregation)	100 (no segregation)	0, 50, and 75 (1:2:1)	100 (no segregation)	0, 50, and 75 (varying rate)	100 (no segregation)

^z com. res indicates complete restoration.

^y par. res indicates partial restoration.

^x T65 indicates Taichung 65.

^w () indicates ratio of segregation.

Table 2 Pollen and seed fertility of F₁ offsprings in the crosses between male sterile line and restorer

Cross-combination	Cross number	Pollen (P) Seed (S)	Pollen and seed fertility (%)								No. of plants
			40	50	60	70	80	90	100		
BTA/RT61C ^z	①	P	3	46	3						52
		S				2	32	15	3		
	②	P	1	51	2						54
		S				2	30	16	4		
	③	P		56							56
		S					21	28	7		
RT61A/BTC	①	P	2	51	1						53
		S				3	30	12	8		
	②	P		52	2						54
		S				12	21	21			
	③	P	7	54	1	4					62
		S			3		18	19	20		

^z A and C lines are the male sterile line and restorer, respectively.

(表 1, 2 段目). しかし, 同座か連鎖かをさらにはっきり区別するためには, 稔性回復系統同士の F₁ に稔性回復遺伝子をもたない台中 65 号を交雑し稔性分離を調べる必要がある. 同座の場合はすべての三系交雑 F₁ の花粉稔性は 50% となり, 独立および連鎖の場合は 0, 50, 70% の 3 つの稔性が出現するが, その出現率は異なる. 種子稔性は同座, 独立, 連鎖にかかわらず正常稔性を示す (表 1, 4 段目). なお, 稔性回復遺伝子が胚のうを通して次世代に正しく伝達されていることを確認するために, 細胞質雄性不稔系統と稔性回復系統の F₁ に台中 65

号を交雑し, 稔性分離の調査を行っておくことも必要である. この場合の花粉稔性は同座, 独立, 連鎖を問わず, 花粉稔性は 0% と 50% が 1:1 に分離し, 種子稔性は 0% と正常稔性個体が 1:1 に分離する (表 1, 3 段目). 交雑結果を以下に検討する.

表 2 において, BTA/RT61C の花粉稔性は 40~60% (ほとんど 50%) の半稔性を示し, また種子稔性は 90% 以上の正常稔性を示しており, BT 系統の細胞質に対して RT61 系統の稔性回復遺伝子が効果的に稔性を回復していた. RT61A/BTC の F₁ も全く同様に花粉稔性 40

Table 3 Pollen and seed fertility of F₁ offsprings in the crosses between restorer and restorer

Cross-combination	Cross number	Pollen (P) Seed (S)	Pollen and seed fertility (%)								No. of plants
			40	50	60	70	80	90	100		
BTC/RT61C	①	P							2	46	48
		S				4	26	15		3	
	②	P								49	49
		S			7	2	21	11	8		
	③	P							8	53	61
		S			1	6	17	26	11		
RT61C/BTC	①	P							3	48	51
		S				3	19	28	1		
	②	P							1	56	57
		S					10	31	16		
	③	P								59	59
		S			3	8	23	12	13		

Table 4 Pollen and seed fertility of offsprings in the crosses between F₁ of male sterile line and restorer and Taichung 65

Cross-combination	Cross number	Pollen (P) Seed (S)	Pollen and seed fertility (%)										No. of plants	χ ² test for 1:1
			0	10	— 40	50	60	70	80	90	100			
BAT/RT61C// Taichung 65	①	P	75		4	66	2						147	0.061
		S	71	4				3	24	40	5			
	②	P	83		2	74	3						161	0.099
		S	76	7					46	24	9			
	③	P	87		6	72	4						169	0.148
		S	77	10				9	33	37	3			
RT61A/BTC// Taichung 65	①	P	70		7	71	3						151	0.400
		S	63	7				8	36	33	4			
	②	P	81			72	1						154	0.416
		S	67	14					29	39	5			
	③	P	89		3	90	4						186	0.344
		S	81	8				12	41	36	8			

～60%の半稔性を示し、種子稔性は60～70% 個体もわずかに出現したがほとんどが80%以上の高い稔性を示しており、RT61系統の細胞質に対してBT系統の稔性回復遺伝子が十分な回復効果をもっていた。両F₁とも正常な稔性回復効果を示し、稔性に差がないことから、RT61系統とBT系統の細胞質および稔性回復遺伝子は同一の働きをもつ同一タイプであると推定された。しかしながら、この交雑では稔性回復遺伝子について同座か独立かあるいは連鎖であるかの区別はつけられなかった。

そこで次の稔性回復系統同士の交雑結果をみると、BTC/RT61C、RT61C/BTCの両F₁は稔性に差がなく、花粉稔性は100%、種子稔性は90%以上となり全個体が高い稔性を示した(表3)。表1に示すように、両系統の稔性回復遺伝子の遺伝子座が異なれば組換えにより不

稔花粉が生じる。すなわち、両系統の稔性回復遺伝子が独立の場合25%の花粉不稔性を示し、連鎖の場合はその強さに応じて0～25%の花粉不稔性を示すものと考えられる。したがって、この2系統のもつ稔性回復遺伝子は同座であるかあるいは非常に強く連鎖しているものと推定した。しかし、正常稔性個体でもわずかの不稔花粉を生じるのが常であり、これらの少数不稔花粉がたまたま生じた不稔花粉なのか、あるいは強い連鎖に伴う低頻度の組換えに由来する不稔花粉なのかは判別できない。そこでさらに次の実験を行った。

まず細胞質雄性不稔系統(RT61A, BTA)と稔性回復系統(RT61C, BTC)のF₁に台中65号を交雑した。母本となったF₁の交雑方向に関係なくこの三系交雑F₁はいずれにおいても花粉半稔・種子高稔個体と花粉完全不稔・種子完全不稔個体が1:1の比に分離した。このこと

Table 5 Pollen and seed fertility of F₁ offsprings in the crosses between F₁ of restorer and restorer and Taichung 65

Cross-combination	Cross number	Pollen (P) Seed (S)	Pollen and seed fertility (%)							No. of plants	
			40	50	60	70	80	90	100		
BTC/RT61C// Taichung 65	①	P	12	80	9						101
		S			1	8	53	37	2		
	②	P	5	118	14						138
		S			3	15	67	47	6		
	③	P	2	131	7						140
		S			5	17	76	34	8		
	④	P	12	141	11						164
		S				17	74	67	6		
	⑤	P	3	153	9						165
		S				13	72	73	7		
RT61C/BTC// Taichung 65	①	P	9	94	3						106
		S			3	10	61	30	2		
	②	P	3	115	8						126
		S				15	62	49			
	③	P	1	138	6						145
		S			2	9	71	52	11		
	④	P	3	146	4						153
		S			11	10	60	63	9		
	⑤	P	10	151	7						168
		S			13	9	67	77	2		

より、それぞれの稔性回復遺伝子が相手雄性不稔細胞質のもとでも正常に働いて胚のうを通して正しく伝達されていることが確認でき、稔性の分離にひずみが生じないことがわかった(表4)。そこで次に、稔性回復系統同士の間交雑 F₁ に台中 65 号を交雑し稔性分離を調べてみた(表5)。もし同座でなく連鎖関係にあるならば、この交雑で不稔個体が生じることが期待される。ところが、結果は母本となった F₁ の交雑方向に関係なく、それぞれ合計 708 および 698 の全個体が 40~60% の花粉半稔(多くは 50%)、種子稔性 60% 以上(多くは 80% 以上)の高い稔性を示しており、分離が見られなかった。これは、両系統の稔性回復遺伝子が同一作用を示す同座の稔性回復遺伝子であることを示していた。

以上の結果から RT61 系統と BT 系統の細胞質は同一タイプの雄性不稔細胞質であり、また、稔性回復遺伝子も同一作用を示す同座の遺伝子であると結論づけられた。

考 察

トウモロコシでは、細胞質雄性不稔系統に自殖系を核置換した系統の稔性¹⁾、ナタネでは稔性回復遺伝子の数や働き^{4,5)}、またテンサイでは花粉および葯の形態異常²⁾などによりそれぞれ細胞質の分類が行われている。これらの方法では、細胞質の分類のみにとどまり稔性回復遺

伝子を分類するには至らない。著者らのイネの育成系統では多くの場合、細胞質雄性不稔性およびその稔性回復性が細胞質と 1 対の稔性回復遺伝子との相互作用により支配されており、また同質遺伝子系統を用いているため、不稔性に関する要因は細胞質や稔性回復遺伝子以外はほとんど排除されているものと考えられ、したがって表 1 に示したような交雑方法から、各系統間の細胞質および稔性回復遺伝子の異同、ならびに稔性回復遺伝子同士の座位関係を明らかにすることができる。すなわち、細胞質雄性不稔系統/稔性回復系統の交雑で稔性回復系統の遺伝子が雄性不稔細胞質に対して効果をもつか否か検定され、また、稔性回復系統/稔性回復系統の花粉および種子稔性から同座、独立、連鎖が推定される。同座であるならば花粉稔性は 100%、独立であるならば 75%、連鎖の時はその強さに応じて 75~100% を示す。また、種子稔性はすべて正常稔性を示す。さらに、同座であるか連鎖であるかをもっとはっきりさせるために稔性回復系統/稔性回復系統//台中 65 号の三系交雑を行う必要がある。同座か独立か連鎖かによって花粉稔性の分離は異なる。なお、稔性回復遺伝子が胚のうを通して正しく伝達されていることが細胞質雄性不稔系統/稔性回復系統//台中 65 号から確認される。これらに基づいて分析した結果、RT61 系統の細胞質は BT 系統のそれと同じタイプであり、稔性回復遺伝子も同一作用を示す

同座性の遺伝子であろうと結論づけられた。

これまで、細胞質雄性不稔系統と稔性回復系統との交雑 F_1 稔性および稔性回復系統同士の F_1 稔性により、いくつかのイネ雄性不稔細胞質および稔性回復遺伝子が分類されている。その中で BT 系統と同じ細胞質タイプをもつ系統として *O. rufipogon* 由来の 3 系統、同座性の稔性回復遺伝子をもつ系統として 7 系統が知られている^{8,9)}。

本実験で用いた RT61 系統の細胞質は BT 系統のそれと同じタイプであり、稔性回復遺伝子も同一作用を示す同座性の遺伝子であろうと結論された。しかし、これはあくまでも 2 系統間の実験から導かれたものである。例えば、3 つの稔性回復系統間の正逆交雑で 5 つの組合せは、正常な花粉および種子稔性を示すが、残り 1 つの組合せで花粉および種子稔性が完全不稔（あるいは部分不稔）となる場合も十分に予想される。したがってこの場合、これらの 3 系統はすべて異なる細胞質および稔性回復遺伝子をもつことになる。それゆえに本実験で用いた 2 系統の細胞質および稔性回復遺伝子をより確実に同定するには、さらに複数の系統とこれら 2 系統との関係を調べる必要がある。

引用文献

1. BECKETT, J. B. 1971 Classification of male-sterile cytoplasm (Zea mays L.). Crop Sci. 11: 724-727.
2. KINOSHITA, T. 1971 Genetical studies on the male sterility of sugar beets (*Beta vulgaris* L.) and its related species. Jour. Facul. Agr., Hokkaido Unive., Sapporo. 56: 435-563.
3. 本村恵二, 比嘉慎久, 村山盛一, 石嶺行男 1992 *Oryza rufipogon* K61 系統を *O. sativa* 台中 65 号で核置換した系統における雄性不稔の遺伝。熱帯農業 36: 8-13.
4. 志賀敏夫・高柳謙治・堀井裕子 1973 ナタネ細胞質雄性不稔性の回復力の品種, 系統間差異。育種学雑誌 23 (別冊 2): 128-129.
5. 志賀敏夫 1976 ナタネの細胞質雄性不稔性利用によるヘテロシス育種に関する研究。農業技術研究所報告 27: 1-101.
6. SHINJO, C. 1969 Cytoplasmic-genetic male sterility in cultivated rice, *Oryza sativa* L. II. The inheritance of male sterility. Japan. J. Genetics 44: 149-156.
7. ——— 1975 Genetical studies of Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L. Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus, 22: 1-56.
8. 新城長有・石嶺行男・本村恵二 1982 イネの細胞質雄性不稔系統と稔性回復系統との F_1 稔性による雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子の同定。育種学雑誌 32 (別冊 1): 126-127.
9. ———・————— 1982 稔性回復イネ系統の相互交雑 F_1 稔性による雄性不稔細胞質と稔性回復遺伝子の同定。育種学雑誌 32 (別冊 1): 128-129.