

分割法による大麦の短日反応性の遺伝分析

安 田 昭 三

大麦の出穂期には、春播性程度、春化後高温 24 時間照明下の早晩性（狭義の早晩性）、および光週反応すなわち春化後高温短日下の早晩性（短日反応性）の、少なくとも 3 つの内的要因が関与している。これら 3 要因のうち、戸外出穂期ともつとも深い関係をもつものは光週反応であつて、戸外出穂期の早晩は主としてこの要因の強弱によつてきまる（高橋、安田、1956, 57, 58）。光週反応の品種間差異は、短日ごとに日長時間を 12 時間前後に規制した場合にとくに明瞭に現われ、また戸外出穂期との間に高い正の相関を示す。したがつて、春化後高温 12 時間照明下の出穂期の早晩性は戸外出穂期の早晩を分析するうえに非常に有効であり、この要因に関与する遺伝子を分析することは早生品種育成上すこぶる重要であると思われる。ここでは早生および晩生品種を両親とした大麦 1 雑種を用いて、春化後高温 12 時間照明下の早晩性に関与する遺伝子の分析を行つた結果の概要を報告する。

出穂期や収量のような量的形質の分析には、赤藤らのように雑種の後代まで分析して関与遺伝子に量的支配価を与える方法や、Mather による両親、 F_1 , F_2 や F_3 また戻し雑種を用いて分散や共分散を比較する統計遺伝学的方法がある。また、Powers (1950) の示した分割法 (partitioning method) は、両親と F_1 および雑種初期世代の分離集団 (F_2 と戻し雑種) とを用いて、その平均値や分散から関与遺伝子を仮定し、その作用価を推定する方法である。この方法は短期間に分析ができて、しかも個々の関与遺伝子の働き方を推定できる利点がある。ここでは Powers の用いた partitioning method を応用した。

この研究は、高橋教授の直接の御指導の下に行つたものである。謹んで謝意を表する。また、林二郎、守屋勇両氏の御協力にも深く感謝する。

材 料 と 方 法

実験に用いた交雑の一方の親黒麦 148 号は早生品種、また片親岩手メノシュアリー C は晩生品種で、ともに春播性品種である。あらかじめ試験を行つた両親品種の特性を第 1 表に示した。

第 1 表 両 親 品 種 の 特 性

親 品 種	戸外秋播 [*]	高温 24h. 照明	高温 12h. 照明	短日による ^{**}
	出穂期	出穂迄日数	出穂迄日数	遅延率(%)
黒 麦 148 号	4 月 27 日	25.4	46.0	81.1
岩手メノシュアリー C	5 月 14 日	27.2	116.7	329.0

* 8 年間の平均 ** $\frac{\text{高温 12h. 照明} - \text{高温 24h. 照明}}{\text{高温 24h. 照明}} \times 100$

第 1 表で明らかなように、当倉敷地方で普通に秋播（11 月中旬播種）した場合の戸外出穂期は、黒麦 148 号が岩手メノシュアリー C より平均 17 日早い。この両品種を春化後高温 24 時間

照明下で生育させると出穂期にほとんど差異がないが、12時間照明下では早晚の差が著しく、岩手メンシュアリーCの出穂まで日数は黒麦148号の2倍以上になり、短日による遅延率は4倍に達する。このように両親は短日に対する出穂反応すなわち光週反応性について非常に異なっている。

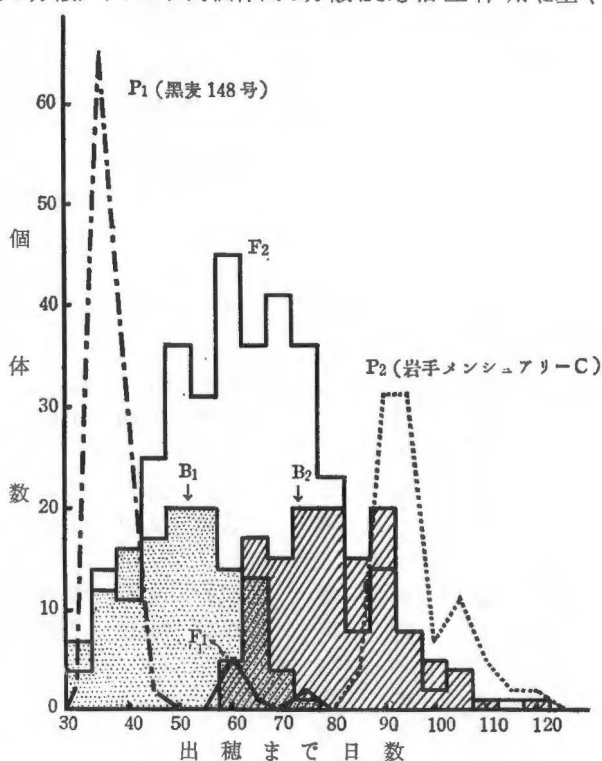
実験は、1955年10月から翌年1月にかけて行つた。両親と F_1 、 F_2 および2つの戻し雑種 B_1 ($F_1 \times$ 黒麦148号)、 B_2 ($F_1 \times$ 岩手メンシュアリーC)の各集団を、4個の木箱 ($70 \times 70 \times 15$ cm) に移植して4回反復とし、温度の低下を防ぐためにガラス室に入れ、全個体の出穂が完了するまで12時間照明を行つた。この場合、両親はともに春播性品種ではあるが、各々の持つ春播性遺伝子が異なるために雑種世代では秋播性個体を分離するので、あらかじめ各集団の催芽種子を $3 \pm 1^\circ \text{C}$ で63日間低温処理を行つて秋播性を完全に除いた。照明は、午前8時30分から夕方まで自然浴光させ、その後は100 W 普通電球2個で補助照明を行い、午後8時30分に黒ビニール製の遮蔽幕で覆つて以後は完全暗黒とした。なお、12月以降は夜間温度の低下を防ぐため暗幕内に500 W 電熱線を取付けた。調査は、止葉展開日と葉数とについて行つたが、短日条件下では出穂が不完全な個体を生じやすいので、この止葉展開日をもつて出穂期にかえた。本文中では、便宜上止葉展開日および止葉展開まで日数をそれぞれ出穂期および出穂まで日数と呼ぶこととする。なお、実験中虫害その他の障害でやむなく除外しなければならなかつた個体を除いて、計算に用いた最終の供試個体数は第2表に示したとおりである。計算はすべて個体単位で行つたが、各遺伝子型の分散の推定には、ブロック平均値間の分散、ブロック内個体間の分散および相互作用に基づく分散のすべてを含んだ全分散 (grand total variance) を用いた。この場合、 F_1 の分散は不幸にして個体数が僅少なのですべての計算から除外したが、その平均値は各遺伝子型の作用価を仮定する場合にだけ参考として比較に用いた。最後の観察数と理論数との適合度の検定には χ^2 検定法を用い、個体数が10個体以下の階級では、これらの階級をまとめて1つの階級として検定した。

実験結果

集団の出穂状況

各集団の出穂状況を第1図に示した。

第1図をみると、各分離集団の出穂期の変異はいずれも連続的で、とくに変異の切れ目は認められない。しかも、両親は F_2 の変異の両端にあり、 F_1 はほぼ両親の中間で F_2 のモードとだいたい一致している。また、



第1図 春化後高温12時間照明下で生育させた黒麦148号と岩手メンシュアリーCとの交雑の両親および各雑種における出穂状況

B₁ (F₁ × 黒麦 148 号) と B₂ (F₁ × 岩手メンシュアリー C) の変異も F₂ の変異の両端にそれぞれ接して、超越型は認められない。したがって、この交雑では短日反応性の遺伝が比較的少数のしかも割合単純な作用をする遺伝子を仮定して説明されるように思われる。

分離集団の分散の分割と両親間の差異

個体単位で計算した各集団の出穂まで日数の平均値と分散とを第 2 表に示した。また、非分離集団、すなわち両親および F₁ の平均値と分散との間にほぼ直線的な関係が認められたので、Powers (1942) の示した方法で両親の平均値と分散との間の回帰係数を求め、各分離集団における環境分散の大きさを推定して、全分散 (total variance) との差から遺伝分散を得て第 2 表に掲げた。

第 2 表 各集団の平均値と分割した分散および供試個体数

集 団	平均値	分 散		個体数
		環 境	遺 伝	
P ₁ : 黒 麦 1 4 8 号	36.62	8.001	—	102
B ₁ : F ₁ × 黒 麦 1 4 8 号	49.80	23.855	94.600	124
F ₁	64.38	45.982	—	8
F ₂	63.78	35.881	228.185	340
B ₂ : F ₁ × 岩手メンシュアリー C	80.46	50.231	95.712	131
P ₂ : 岩 手 メ ン シ ュ ア リ ー C	96.24	59.598	—	93

第 3 表 百分率で表わした各集団

集 団	出 穂 迄									
	32	37	42	47	52	57	62	67		
P ₁ : 黒 麦 148 号										
観 察 値	2.9	63.7	31.4	2.0						
推 定 値	5.60	49.60	41.60	3.20						
B ₁ : F ₁ × 黒 麦 148 号										
観 察 値	5.7	9.7	12.9	13.7	16.1	16.1	11.3	10.5		
推 定 値	1.40	12.53	12.65	11.95	20.00	16.00	10.25	8.45		
F ₂										
観 察 値	1.2	4.1	3.2	7.4	10.6	9.1	13.2	10.6		
推 定 値	0.35	3.16	3.73	5.78	10.44	10.06	10.83	12.79		
B ₂ : F ₁ × 岩手メンシュアリー C										
観 察 値							3.8	13.0		
推 定 値							10.50	9.63		
P ₂ : 岩手メンシュアリー C										
観 察 値										
推 定 値										

まず、第2表の平均値をみると、両親の間では黒麦148号が岩手モンシェアリーCより59.62日早い。いま、両親の平均(66.43日)とF₁およびF₂の平均値(64.38日と63.78日)とを比較すると、F₁およびF₂の平均値は両親の平均よりそれぞれ2.05日および2.65日早い。もし、関与遺伝子に表現型の優性も遺伝子間の相互作用もなく、すべての遺伝子が相加的に働くものであれば、この3者は一致するはずであるから、上に示した差異は優性あるいは相互作用が僅かに存在することによるものと思われる。ここに、B₁(F₁×黒麦148号)の平均値(49.80日)はF₁と黒麦148号との平均(50.50日)と、また、E₂(F₁×岩手モンシェアリーC)の平均値(80.46日)はF₁と岩手モンシェアリーCとの平均(80.32日)と、いずれもよく一致している。これは関与遺伝子間に相互作用が存在しないことを暗示するものである。それゆえ、上述の両親の平均とF₁やF₂の平均値との僅かな差異は、優性に基因するものと考えられる。また、両親し交雑集団の分割された遺伝分散を較べると、B₁(F₁×黒麦148号)の遺伝分散はE₂(F₁×岩手モンシェアリーC)のそれよりいくらか小さいが、これも上述の優性に基因するものと解される。したがって、優性遺伝子は黒麦148号に含まれるものと思われる。

以上の結果から、この交雑では僅かな優性が存在し、遺伝子間の相互作用はなく、関与遺伝子は、すべて相加的に働くものと推定されたので、以下この仮定の下に分析を進めた。

関与遺伝子数の推定

関与遺伝子数は、戻し雑種の端の階級に属する個体頻度の、それと同じ階級に属する親の個体頻度に対する百分率を求めてほしい推定できる(Powers, 1950)。これは親とF₂を用いても同様に推定できる(Powers, 1955)ので、ここでは片親黒麦148号とF₂とを用いた。第3表には、

の頻度分布と理論的頻度分布

日 数 (階 級 の 上 限)											合計
72	77	82	87	92	97	102	107	112	117	122	
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
											100.0
											100.00
3.2	0.8										100.0
4.97	1.80										100.00
12.1	10.6	6.8	2.4	4.1	2.4	0.6	1.2	0.0	0.3	0.3	100.0
11.10	8.52	7.61	6.10	3.99	2.41	1.62	0.93	0.41	0.14	0.03	100.00
11.4	15.3	15.3	11.4	15.3	6.1	3.8	3.0	0.8	0.0	0.8	100.0
10.15	12.15	14.45	13.15	10.15	7.75	6.02	3.72	1.65	0.55	0.13	100.00
			4.3	33.3	33.3	7.5	11.8	5.4	2.2	2.2	100.0
			12.90	17.30	23.40	22.20	14.90	6.60	2.20	0.50	100.00

各集団の個体頻度を百分率で求めて示してある。

第3表によると、出穂まで日数が32日までの階級における黒麦148号の個体頻度は2.9%， F_2 の個体頻度は1.2%である。親に対する F_2 の百分率($F_2/P_1 \times 100$)を求めると、 $1.2/2.9 \times 100 = 41.38$ (%) が得られる。つぎに、37日までの階級では、黒麦148号の個体頻度が66.6% (2.9%+63.7%)， F_2 では5.3% (1.2%+4.1%) が得られ、この比は7.96%となる。同様にして黒麦148号の出穂が終了するまでの各階級について計算を行いその値を第4表に示した。

第4表の各計算値をみると、(1)が特別大きく、(2)と(3)がほぼ等しくて小さい。そして、(4)はまたいくぶん大きな値である。これらの値は、 F_2 集団中で親と同じ行動をとる個体の割合を示したものであるが、(1)の場合は黒麦148号の頻度に片寄りがみられるため、特別大きな値が得られたものと考えられる。残り3つの計算値のうち、(2)と(3)はおおよそ6.25%に近い値である。 F_2 集団中親と同じ行動をとる個体の割合が6.25%であるということは、2対の遺伝子が関与していることを暗示している。そして、(4)がこれより大きいのは、 F_2 のこの階級(47日まで)では親と同じ遺伝子型のものはかりでなく、別の遺伝子型を含む個体がこれに加わってきていることを示すものと思われる。したがって、この交雑では2対の遺伝子(AとB)が関与し、黒麦148号の遺伝子型をAABB、岩手メンシェアリーCの遺伝子型をaabbと仮定することが妥当のように考えられる。

第4表 遺伝子数推定のための親と F_2 の個体頻度の比(%)

番号	出穂迄日数 (階級の上限)	$F_2 / P \times 100$
(1)	32	41.38
(2)	37	7.96
(3)	42	8.67
(4)	47	15.90

関与遺伝子の作用価の推定と理論頻度

つぎに、平均値について関与遺伝子の作用価をきめ、この交雑に含まれる各遺伝子型に対応する表現型の平均値を推定し、標準偏差を求めて各遺伝子型の理論的頻度分布を算出することに

第5表 各遺伝子型の理論的な

遺 伝 子 型	平均値	全体(grand total)			出						
		分	散	標準偏差	32	37	42	47	52	57	62
AABB	36.62	8.4759	2.9113		5.0	49.6	41.6	3.2	%	%	%
AaBB	48.53	20.0237	4.4747			0.5	6.7	29.5	41.2	19.1	3.0
AABb	51.53	22.9204	4.7875				2.3	16.1	36.2	33.7	11.2
AaBb	63.43	34.4615	5.8703						2.6	11.2	28.8
AAbb, aaBB	66.43	37.3553	6.1119						0.9	5.3	17.4
Aabb	78.34	48.9090	6.9934								1.0
aaBb	81.34	51.7998	7.1972								0.4
aabb	96.24	66.2346	8.1384								
B_1 : ($F_1 \times$ 黒麦148号)	50.03				1.40	12.53	12.65	11.95	20.00	18.00	10.25
F_2	64.93				0.35	9.16	3.73	5.78	10.44	10.03	10.83
B_2 : ($F_1 \times$ メンシェアリーC)	79.84										10.50

なる。

まず、上述のように両親は2対の遺伝子について異なっていると仮定すると、単一の遺伝子の平均値における作用価は $(96.24 \text{ 日} - 36.62 \text{ 日}) \div 4 = 14.905 \text{ 日}$ となる。しかし、前に述べたようにわずかに表現型の優性が認められるので、優性度の仮定が必要である。ここでは、 F_1 は個体数が少ないので F_1 の平均値は用いず、 F_2 の平均値と両親の平均との差を基準にし、両者の差を表現型の優性度とみなして3日と仮定した。すなわち、黒麦148号の持つ2優性遺伝子のうち、A遺伝子について優性を仮定し、 Aa は aa より出穂が $14.905 \text{ 日} + 3 \text{ 日} = 17.905 \text{ 日}$ 早くなるものとした。以上の作用価を用いて各遺伝子型の平均値を求め、第5表の第2項に示した。

各遺伝子型の標準偏差は、はじめに述べたように、全分散 (grand total variance) を用い、つぎのようにして算出した。すなわち、非分離集団の平均値と分散が直線的な関係にあるので、まず、回帰直線 $Y = mX + b$ からそれぞれ m および b を求めた (Powers, 1942)。ここに、 Y は分散の大きさ、 X は平均値である。いま、両親、黒麦148号と岩手メンシュアリーC、の平均値と分散をそれぞれ x_1, y_1 および x_2, y_2 とすると、

$$m = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1} = \frac{66.2538 - 8.4833}{96.24 - 36.62} = 0.9690$$

となる。したがって、

$$b = [(y_1 - mx_1) + (y_2 - mx_2)] \div 2 = -27.0008$$

が得られる。この m および b を用いて両親の分散の推定値を計算して第6表に示した。

第6表 両親集団の全分散 (grand total variance) の観察値と推定値

集 団	平 均 値		全 分 散 (grand total var.)		
	記号	観察値	記号	観察値	推定値
黒 麦 148 号	x_1	36.62	y_1	8.4833	8.4759
岩手メンシュアリーC	x_2	96.24	y_2	66.2538	66.2346

平均値と標準偏差および頻度分布

総 迄 日 数 (階 級 の 上 限)													集団に含まれる割合		
67	72	77	82	87	92	97	102	107	112	117	122		B_1	B_2	F_2
%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
													25.0		6.25
													25.0		12.50
1.5													25.0		12.50
32.3	19.9	8.1	1.1										25.0	25.0	25.00
30.0	28.3	13.9	3.6	0.6											12.50
4.3	19.1	24.1	27.3	19.2	8.4	2.2	0.4							25.0	12.50
1.9	7.6	17.5	26.2	24.6	14.9	5.4	1.5							25.0	12.50
		0.9	3.2	8.8	17.3	23.4	22.2	14.9	8.6	2.2	0.5			25.0	6.25
8.45	4.97	1.80													
12.79	11.10	8.52	7.61	6.10	3.99	2.41	1.62	0.93	0.41	0.14	0.03				
9.63	10.15	12.15	14.45	13.15	10.15	7.75	6.02	3.72	1.85	0.55	0.13				

第 6 表をみると、全分散の観察値と推定値とはよく一致している。これは、ここで得られた m と b を用いてつぎに計算する各遺伝子型の分散が、信頼度の高いものであることを示す。第 5 表の第 3, 第 4 項には、こうして得られた分散と標準偏差が示してある。第 5 表第 5 項以後の頻度分布は、平均値と標準偏差とを用いて、Sheppard の表から計算した。また、第 5 表の最後の項には、それぞれの分離集団に含まれる各遺伝子型の割合を示し、これによつて F_2 および両戻し雑種集団の理論的な平均値と頻度分布とを計算した。

信 頼 性 の 検 定

各集団の観察頻度と、以上の計算手続を経て得られた理論頻度とは第 3 表と一緒に示してある。観察頻度と理論頻度との適合度の検定は、各集団の総個体数が 100 に等しくない場合は百分率をそのまま用いると、その χ^2 が過大あるいは過小評価される (Snedecor, 1946) ので、すべて実数に戻して検定を行つた。なお、odds が 19:1 以上のときは観察頻度と理論頻度との差異は偶然によるものとした。第 7 表にはこれらの結果を示した。

第 7 表 各集団の観察頻度と理論頻度との適合度

集 団	自由度	χ^2	P
P_1 : 黒 麦 148 号	1	5.4232	0.02—0.01
B_1 : $F_1 \times$ 黒 麦 148 号	6	1.6014	0.99—0.95
F_2	11	15.3165	0.20—0.10
B_2 : $F_1 \times$ 岩手メンシュアリー C	6	7.5727	0.50—0.20
P_2 : 岩 手 メ ン シ ュ ア リ ー C	2	2.4392	0.50—0.20

第 7 表をみると、どの分離集団でも観察頻度と理論頻度との適合度が高く、両者はきわめてよく一致していることが認められる。また、両親の集団では、岩手メンシュアリー C はよく適合するが、黒麦 148 号の場合は適合度が低い。これは第 1 図をみても明らかのように、黒麦 148 号は岩手メンシュアリー C にくらべて出穂変異の幅が狭く、しかもその頻度分布が尖曲線 (kurtosis curve) の傾向を示すからであろう。黒麦 148 号の出穂がこのような変異を示した理由はいまのところ明らかではない。いずれにしても、黒麦 148 号の集団を除いて他の集団ではごく高い適合度が認められるので、上に述べた仮説は十分満足されるものであると考えられる。

最後に、分離集団の平均値について観察値 (第 2 表) と理論値 (第 5 表) とを比較すると、 B_1 ($F_1 \times$ 黒麦 148 号) および B_2 ($F_1 \times$ 岩手メンシュアリー C) の両集団ではきわめてよく一致している。しかし、 F_2 集団では、両者の差異は僅か 1.15 日ではあるが、両戻し交雑集団のそれよりずっと大きい。これは、第 7 表に示したように、 F_2 集団では両戻し交雑集団にくらべて頻度分布の適合度がやや低く、観察頻度と理論頻度との間にわずかなずれが存在する結果、平均値に多少とも差異が生じたものと考えられる。この原因は F_1 が少なすぎるので明瞭ではないが、この交雑では 2 対の遺伝子のほかに、なお若干の微小遺伝子が関与していることを暗示するものであろう。

考

察

大麦の光週反応ことに春化後高温 12 時間照明下の出穂期の早晚性がすこぶる遺伝性の高い形

質であることは既に報告した(高橋, 安田 1956, 57, 58)。そして、これらの報告の中には、この実験を行つたときに同じ交雑の F_3 100 系統を両親、 F_2 や両親し雑種と一緒に生育させて、Mather の統計遺伝学的方法で分析した結果も含まれている。その結果によると、短日反応に関与する有効遺伝子の数は、そのままの尺度を用いて算出した遺伝的分散(DとH)から K_1 , K_2 を求めて推定した場合には2つくらい、尺度を対数に変換した場合にはおよそ4つくらい存在することが推測された。したがって、Powers の分割法を用いて計算した関与遺伝子数は、尺度変換しない場合の有効遺伝子の数とほぼ一致するようである。もちろん、有効遺伝子の数はここで得られたような関与遺伝子そのものの数のみを示すものではないが、関与遺伝子が作用力の比較的強い場合にはだいたい一致するものと考えられる。ところで、上述の統計遺伝学的方法で計算したとき尺度の対数変換を行つたのは、そのままの尺度を用いると非相加的遺伝分散(H)が負の値をとつたからである。この場合、対数尺度を用いるとHはごく小さくなり誤差の範囲内に含まれてほとんど存在しなかった。ここで、Hが負の値を示したのは、遺伝子間の相互作用あるいはそれぞれ反対の方向に働く遺伝子の存在を暗示するものである(Powers, 1955)。しかし、ここで得た分割法による結果では、2つの遺伝子間の相互作用はなく、両遺伝子とも同じ方向に働き、しかも一方の遺伝子に認められた優性はごく僅か(3日)であるから、これは上の対数尺度を用いた場合の結果と一致しているようである。このように統計遺伝学的方法と分割法の両方法による分析結果は、おおむね類似したが、尺度の違いによる多少の食違いについては、いまのところくわしいことは不明である。

大麦の光週反応に関与する遺伝子の分析を行つた例は、いまのところ見当たらない。岡と村岡(1957)はたばこを材料として、ブライトエローとキサンチとの交雑から、分割法によって短日性因子の分析を行つている。この場合、葉数を対象として3対の因子が仮定され、そのうち1対は完全優性であるとした。ここで報告する大麦の例は、岡らの例より単純な結果であるようである。しかし、現在供試中の他の材料では、両親よりも早くあるいは遅く出穂する超越型を生ずる交雑もある。したがって、Powers (1955) がトマトの果実重について超越型を生じた交雑を分割した例のように、もつと複雑な作用を持つ別の遺伝子の存在が予想される。また、ここで用いた分割法の計算では微小遺伝子を考慮に入れていないが、Powers も指摘しているように、その働き方が推定されればさらに詳細な分析が可能であろう。これらのことについては、今後の研究に俟ちたい。

摘 要

1) 普通に秋播した大麦の戸外の出穂期に関与するもつとも主要な要因である光週反応について、Powers の分割法(partitioning method)を用いて遺伝子分析を行つた。すなわち、早生および晩生品種を両親とした大麦の1交雑を用い、両親と F_2 および2つの戻し交雑の各集団をあらかじめ低温処理して完全春化した後、ガラス室内で12時間照明下で生育させてその出穂期を分析した。

2) 春化後高温12時間照明下の出穂期の早晩に関与する遺伝子は2対と推定され、早晩両親の遺伝子型をそれぞれ AABB, aabb と仮定した。両親間の差異は59.625日であつた。

3) 両遺伝子間に働きあひは認められない。そして、両遺伝子ともその作用価は14.905日と推定された。ただし、一方の遺伝子は僅かな優性(3日)を示し、ヘテロの場合は17.905日出穂が早まつた。

4) この交雑では、2対の遺伝子のほかなお若干の微小遺伝子の関与が推定された。

- Leonard, W. H., Mann, H. and Powers, L. R. 1957. Partitioning method of genetic analysis applied to plant-height inheritance in barley. Colorado Agr. Mech. Col. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. No. 60.
- 岡克, 村岡洋三. 1957. タバコ品種における短日性の遺伝 I. キサンチとブライトエローの交雑について. 育種雑. 7: 12—16.
- Pearson, K. 1914. Tables for statisticians and biometricians. London.
- Powers, L. R. 1942. The nature of the series of environmental variances and the estimation of the genetic variances and geometric means in crosses involving species of *Lycopersicon*. Genetics. 27: 561—575.
- Powers, L. R. 1955. Components of variances method and partitioning method of genetic analysis applied to weight per fruit of tomato hybrid and parental populations. U. S. Dept. Agr. Tech. Bull. No. 1131.
- Powers, L. R., Locke, L. and Garret, J. 1950. Partitioning method of genetic analysis applied to quantitative characters of tomato crosses. U. S. Dept. Agr. Tech. Bull. No. 998.
- Snedecor, G. W. 1948. Statistical methods applied to experiments in agriculture and biology. Iowa Sta. Coll. Press (Ames).
- 高橋隆平, 安田昭三. 1954, 55, 56, 57. 大麦品種の生態分布に関する研究. 農林省応用研究費による業績 (謄写刷).
- 高橋隆平, 安田昭三. 1958. 大麦における出穂期の遺伝機構と選抜の問題. 酒井, 高橋, 明峯編. 植物の集団育種法研究: 44—64. 養賢堂, 東京.
- Takahashi, R. and Yasuda, S. 1956. Genetic studies of spring and winter habit of growth in barley. Ber. Ohara Inst. landw. Biol. 10: 245—308.
- Takahashi, R. and Yasuda, S. 1956. Genetic studies of time of heading in barley. Proc. International Gen. Symposia 1956. 498—501.