水稻の分けつ性に関する研究

第7報 個体内各茎の葉齢と幼穂発育過程との関係*

後 藤 雄 佐・槌 山 隆・星 川 清 親

(東北大学農学部)

平成2年3月22日受理

要 旨：水稻の主茎と各分けつについて、葉齢と幼穂発育過程との関係を調べた。水稻品種ササニシキを2期に分けて播種し (I, II 区), 1ポット (1/5000 a) 当り3個体で育て供試した。個体内全茎の齢を同一視点から解析するために、齢のスケールとして、止葉抽出完了時を起点としてさかのぼって数えた葉齢 (補葉齢: cA) を用いた。また幼穂発育ステージ (PS) は、止葉原基分化期から穎花原基分化後期までを12段階に分級する方式を用いた。

主茎および分けつ位ごとの平均値でみると、PS と cA とは直線的な関係にあった。この関係は個々の茎においても認められた。また、個体内での PS と cA との変動は、幼穂分化開始から日数がたつほど大きくなった。PS 3以上の茎について、PS (y 軸) と cA (x 軸) との関係式を求めると、 $y = 15.95 - 3.74x$ となった。形態上幼穂分化開始と判断できる PS 3 (苞原基増加期) となる時の補葉齢を、この式から求めると cA 3.5 であった。また、個々の茎の観察から、PS 2 (第1苞原基分化期) から PS 3 に移行するのは cA 3.6 から cA 3.3 までであることが明かとなった。すなわち、15枚の葉を持つ主茎から、4または5枚の葉を持つ分けつまでを対象にしても、幼穂分化開始 (PS 3) の時期は止葉から数えて4枚目の葉がほぼ半分ほど抽出した頃であった。

また、主茎に着目して、幼穂発育ステージを推量できる外見上の齢として、葉齢指数と補葉齢との関係を考察した。

キーワード：生殖生長、生長解析、補葉齢、幼穂発育ステージ、幼穂分化、葉齢、葉齢指数。

Tillering Behavior in *Oryza sativa* L. VII. Relation between tiller age and panicle formation in the individual tillers: Yusuke GOTO, Takashi TUCHIYAMA and Kiyochika HOSHIKAWA (*Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai 981, Japan*)

Abstract: The relation between tiller age 'Yourei' and panicle growth stage (PS) in each tiller was investigated. Yourei is a scale of plant age expressed by leaf number. The first decimal place indicates the ratio of the length of the emerged part of the expanding leaf blade to its expected final length. Plants (cv. Sasanishiki, 3 plants/pot) were sampled at the panicle formation stage and observed under a dissecting microscope. For analysis we used the complementary age-scale Ho-Yourei (cA) which counted backwards from the flag leaf that just expanded ($cA = LN - A$, where LN is the total number of leaf on the tiller and A is Yourei). Panicle formation stage (from the differentiating stage of the flag leaf primordia to the late differentiating stage of flower primordia) was divided into 12 stages (PS 1~PS 12).

Variances of PS or cA in individual plants increased with time. The relationship between PS (y-axis) and cA (x-axis) is represented by the equation $y = 15.95 - 3.74x$. In each tiller ($LN = 4$ to 15), when half of the fourth leaf-blade (counted from the flag leaf) expanded (cA 3.3~3.6), the tiller began to initiate its panicle (PS 3: the increasing stage of bract primordia).

Key words: Growth analysis, Panicle formation, Panicle growth stage, Panicle initiation, Reproductive stage, Tiller age.

第1報³⁾において、イネ個体の齢 (age) を表す葉齢の概念を広げ、個々の分けつの齢を葉齢で表し、個体内での主茎と各分けつとの、また各分けつ間での生長 (葉齢の進む速さ) に差のあることを確認した。さらにその生長の差を、具体的な数値 (相対葉齢差) で示した。これにより、一般には、個体内での主茎と各分けつとの生長様式は、同伸葉理

論⁹⁾とは異なることが明かとなった。

続いて、相対葉齢差が茎数増加パターンにおよぼす影響⁴⁾を検討し、いわゆる「分けつ期」(分けつ急増期)の茎数増加曲線の性質を調べた⁵⁾。さらに、これらの結果をもとに、茎数増加期における、分けつ性に与える温度の影響の解析⁶⁾と分けつ性の品種間差異を規定する要因の解析⁷⁾を行い、いくつかの新知見を見い出した。

続いて行った茎数増加期終期の解析⁸⁾では、個体

* 大要は、第188回講演会 (1989年10月) において発表。

内各茎の生殖生長への移行の時期が、考察上重要であった。幼穂分化が始まるのは、止葉 (bL 1) から数えて4番目の葉 (bL 4) が抽出している間であることが知られているが^{1,12,17)}、その分化開始の厳密な時期は明確でなく、また、主茎と葉数に差がある分げつでも幼穂の分化開始時期が同じであるかどうかとの疑問が生じた。

幼穂發育過程の主茎と各分げつ間の相互関係については、ある時点における個体内の変異としてとらえた報告¹⁴⁾があるが、個体内での主茎と各分げつとの葉齡差を踏まえた上での幼穂發育過程については明かでない。

葉数に幅のある多数の茎を扱う中で、幼穂分化と関連する齡の表示については、止葉抽出完了時からさかのぼって齡を示す方法が有効と考えられる。さらに、第1~6報^{3~8)}の解析においては、生長を表すスケールとして葉齡を用いたため、葉齡を基準としたスケールが望ましい。そこで本報では、止葉抽出完了時を起点として、さかのぼって数えた葉齡 (補葉齡と呼ぶ：後に詳説) を用い、主茎と各分げつの幼穂發育過程を調べた。また、新しく用いた「補葉齡」と、従来幼穂發育ステージを推定するのに用いられてきた「葉齡指数」との関係性を、主に主茎について考察した。

材料と方法

水稻品種ササニシキを、1988年4月23日 (I 区) と5月24日 (II 区) に、1/5000 a ワグネルポット (土耕) に播種 (催芽籾: 5粒/ポット) した。I 区は初めガラス室で育て、5月7日 (葉齡3.5) に1ポット3個体に間引きし、露地に出した。II区は初めから露地で育て、6月13日 (葉齡3.1) に1ポット3個体に間引きした。施肥は週1回、ポット当り液肥 (硫酸アンモニウム 189 g, 磷酸2ナトリウム 12水塩 50 g, 塩化カリウム 24 g を水に溶いて1 Lとしたもの) 5 mL (成分で窒素 200 mg, 磷酸 75 mg, カリ 50 mmg) を約 200 mL の水で薄めて与えた。

1回のサンプルは3ポット9個体とし、これを65%アルコールで固定し、6個体について幼穂發育ステージを調査した。また、両区とも、特定の4ポット12個体について生育調査を行った。

分げつは、主茎第1葉 (不完全葉: L 1と表記) 葉腋から発生した1次分げつを1号分げつとし T 1で表し、以後順に T 2, T 3……と表した。高次の

第1表 幼穂の状態と幼穂發育ステージ (PS)。

幼穂の状態	P S
止葉原基分化期	1
第1苞原基分化期	2
苞原基増加期	3
1次枝梗原基分化初期	4
同 中期	5
同 後期	6
2次枝梗原基分化前期	7
同 後期	8
穎花原基分化開始期	9
同 初期	10
同 中期	11
同 後期	12

分げつについては、T の後に主茎からの節位を順に並べて $T\alpha_1-\alpha_2\cdots\alpha_N$ のように記した。たとえば2号分げつ (T 2) の第3葉 (L 2-3) 節位から出現した2次分げつは T 2-3で、その T 2-3の第1葉 (L 2-3-1) 節からの3次分げつは T 2-3-1と表した。

幼穂發育ステージを調査した各期の6個体は、採取した9個体の中で、1次分げつの出現状態がそろっているものを用いた。すなわち、I 区では T 1, T 3が出現せず、T 2および T 4から T 8までの6本の1次分げつを持つ個体であり、II 区では T 1, T 2は出現せず、T 3以上の1次分げつが出現した個体 (T 7か T 8まで出現) を用いた。

幼穂發育ステージ (PS と表記) の分級は、秋元ら¹⁾の方法を用い、その各期の呼び方は松島^{13,14)}にならった (ただし、始原体という用語は原基と改めた: 第1表)。また、ここでは幼穂發育ステージを単なる算用数字 (自然数) で表し、これを平均値等を計算できる「数値」として扱った。これは、前年度の予備試験及び松島^{13,14)}により、葉齡または葉齡指数と幼穂發育ステージとの関係において、各ステージ間の差が均等と仮定できると考えたからである。また、PS 1か PS 2かの判断は難しいが、原基の隆起時の角度およびフード状に発達した前葉原基の状態^{10,11)} さらに生育調査個体における各分げつの葉数を参考として判断した。

幼穂調査は主に解剖顕微鏡下で行い、本実験では、幼穂全体から發育ステージを判断する PS 12 (穎花原基分化後期) までを扱った。

齡 (age) を表す方法は、1本1本の茎の葉齡を基準にしたが、整理するに当たり、止葉の抽出が終

第1図 補葉齢と幼穂发育ステージとの関係 (I区, 播種後85日目).

◇: 主茎 (平均値), ○: 1次分けつ (分けつ位毎の平均値), □: 2次分けつ (同), △: 3次分けつ (同).

直線は, 近似式 $y = 15.45 - 3.60x$ を示す.

わった時点を経準点として逆進する方法をとった.

すなわち, 主茎および各分けつの, 止葉抽出完了時を0として, さかのぼって数えた「葉齢」を考え, これを「補葉齢 (cA と表記)」と呼んだ. これは各茎の総葉数 (LN) から, その時点での葉齢 (A) を引いた値である ($cA = LN - A$). 例えば, cA 1.0 とは, 上から2番目の葉が抽出完了し, 止葉の抽出が始まった時を示し, cA 3.5 とは, 上から4番目の葉が半分ほど抽出した時をさす.

結 果

最終の主茎葉数は, I区が14.9枚 (個体ごとでは14~15枚), II区が13.8枚 (同13~15枚) であった.

I区の播種後85日目における, 主茎および各分けつの補葉齢 cA と幼穂发育ステージ PS との関係を図1に示した. この図には, 調査した6個体中5個体以上に出現した (出現率5/6以上) 節位の分けつについて, 補葉齢と幼穂发育ステージのそれぞれの平均値の交点を示した.

この図から, 補葉齢と幼穂发育ステージとの間には, 直線的な関係が認められた.

幼穂发育ステージが個体内で最も進んでいたのは T6, 続いて T7, T8 で, 主茎はその次であった. 図中最も遅れていたのは, 3次分けつの T2-2-1 であったが, この分けつは葉齢2.5の若い分けつであった.

図示した茎の中で, T5-2 (cA 3.18, PS 3.8) だけが出現率5/6で, 他は6/6であった. これらの値を同じ重み付けとして, 補葉齢と幼穂发育ステー

第2図 個々の茎の補葉齢と幼穂发育ステージとの関係 (I区, 播種後85日目).

a) 主茎 (●: 平均値は ○).

b) T2 (●: 平均値は ○), T4 (▲: 同 △), T5 (■: 同 □).

c) T6 (●: 平均値は ○), T7 (▲: 同 △), T8 (■: 同 □).

a~c 図の破線は, 第1図に示した近似直線 $y = 15.45 - 3.60x$ を示す.

ジとの関係を示す近似式は,

$$y = 15.45 - 3.60x \quad \cdots \cdots (1)$$

(決定係数 $r^2 = 0.975$)

であった.

第1図に平均値として出したサンプルについて, 個々の分けつごとの補葉齢と幼穂发育ステージとの関係を, 各分けつ位ごとに第2図に示した.

ここでは主茎を a 図に, 各1次分けつを b 図と c 図とに示した. 図中の破線は近似直線 (1) である. 主茎では, 近似直線 (1) からやや外れた個体もみられたが, 個々の1次分けつはほぼ近似直線 (1) 上に並んだ.

第3図に, II区の播種後69日目 (白抜き) と同78日目 (黒塗), 同88日目 (白抜き黒点) の各茎 (出現率5/6以上) の補葉齢と幼穂发育ステージとの関係を示した. 補葉齢3.8以下ではサンプル時期や, 主茎, 分けつ次位にかかわらず, 補葉齢と幼穂发育ステージとの間には, 直線的関係が認められた.

播種後69日目では, 補葉齢は cA 4.10~3.45 の

第3図 主茎および分げつの補葉齢と幼穂发育ステージとの関係の推移.
II区, 播種後 69 日目 (◇) と 78 日目 (◆), 88 日目 (◇).
◇: 主茎 (平均値), ○: 1 次分げつ (分げつ位毎の平均値),
□: 2 次分げつ (同), △: 3 次分げつ (同).
分げつ位に続く [] 内は各分げつの葉齢の平均値.

第4図 主茎および分げつの補葉齢と幼穂发育ステージとの関係.
○: I区 (播種後 74, 85, 91, 100, 104 日目, 91, 100, 104 日目は,
主茎および T 2, T 5, T 8 の分げつについてのみ調査した).
●: II区 (播種後 69, 78, 88 日目).
直線は, PS 3.0 以上から求めた近似式
 $y = 15.95 - 3.74x$ (決定係数 $r^2 = 0.970$).

範囲にあり, その幅は 0.65 であった. また, 幼穂发育ステージは PS 1.3~2.9 の範囲で, その幅は 1.6 であった. それが, 播種後 88 日目には, 補葉齢は cA 3.63~1.07 の範囲にあり, 幅は 2.56, 幼穂发育ステージは PS 2.5~11.8 の範囲で, 幅が

9.3 と広がっていた.

ここで, 各期において生育 (幼穂发育ステージ) の遅れていた分げつについて, 個々にその状態を調べた. 播種後 78 日目では, 2 次分げつの T 3-4 (出現率が 2/6 であるが, 説明のために特に図に

示した)が cA 3.60, PS 2.0 と, 他より極端に遅れていたが, これは葉齢が 0.9 の出現したばかりの分げつであった. この T 3-4 は, 播種後 88 日目には出現率は 6/6 で, cA 2.22, PS 7.5 となり, 他茎同様の補葉齢と幼穂发育ステージとの直線的関係を維持しながら生長していた. 播種後 88 日目では, 3 次分げつの T 4-1-1 (出現率 6/6) と T 3-2-1 (出現率 6/6) との生育が遅れていたが, 葉齢はそれぞれ 1.0 と 1.8 で, やはり, 出現して間もない, 若い分げつであった.

主茎と出現率 5/6 以上の分げつとについて, 補葉齢と幼穂发育ステージとの関係を, 第 4 図に, I 区 (白抜き) と II 区 (黒丸) とを合わせて示した. I 区は播種後 74, 85, 91, 100, 104 日目に行った 5 回のサンプルの結果であるが, 播種後 91 日目以降はサンプルの都合で主茎および T 2, T 5, T 8 についてのみ調査した. また II 区は播種後 69, 78, 88 日目の値である.

この図から, 主茎と各分げつ位ともに, 播種期やサンプル時期にかかわらず, 補葉齢と幼穂发育ステージとの関係は 1 本の直線で近似できることが考えられた. そこで, この図のすべての値を同じ重み付けとして, PS 3.0 以上の 70 の値から

$$y = 15.95 - 3.74x \quad \cdots \cdots (2) \\ (r^2 = 0.970)$$

の近似式を得た.

幼穂分化の始まる時期を正確に知るために, PS 2 から PS 5 までの各 PS における補葉齢ごとの茎数を調べ, 0.1 刻みの補葉齢を級として, その頻度を第 5 図に示した.

ここで, 外見上確実に幼穂分化と判断できるのは, 苞原基増加期 (PS 3) 以降であるので, 一応, PS 3 を幼穂分化開始期とすると, 第 5 図の PS 2 と PS 3 とにかかる補葉齢から, cA 3.6 から cA 3.3 まだが, 幼穂分化期への移行期と考えられた. なお, ここには, 15 枚の葉を持つ主茎から, 4~5 枚の葉を持つ分げつ位までの, 個体内の全ての茎が含まれている.

考 察

1. 補葉齢と幼穂发育ステージとの関係

解剖顕微鏡下での止葉原基と第 1 苞原基との区別は難しい. 本実験では, 川原の示した基準^{10,11)} によって決断することが多かったが, 生育調査用の個体の葉数からは, 必ずしも完全な判断基準ではない

第 5 図 各幼穂发育ステージにおける補葉齢の頻度.
第 4 図に示したサンプルの, 各茎により作成.

とも考えられた. しかし, 現時点では, 形態から PS 1 と PS 2 とを区分する基準は, 他にはない.

栄養生長から生殖生長に移行した時をいつと判断するかでは, 本来, 第 1 苞原基分化期 (PS 2) とするのが良さそうであるが, 前述のような判断の難しさから, 形態上完全に判断できる苞原基増加期 (PS 3) も考慮に入れる必要がある.

近似式 (2) より, PS 2 と PS 3 となる補葉齢を求めると, それぞれ cA 3.7 と cA 3.5 であった. すなわち, 止葉から数えて 4 枚目の葉 (bL 4) が 30~50% 抽出した時である. これは, 今までに報告 (おもに主茎について) されてきた^{1,10,17)} 幼穂分化開始の時期とほぼ一致する.

以上の結論は, 分げつ位ごとの平均値をよりどころとしているが, 個々の茎でみた場合にも, PS 2 から PS 3 に移行するのは, cA 3.6 から cA 3.3 の間で (第 5 図), 特に近似式 (2) から導かれた cA 3.5 を境に, PS 2 での出現頻度は下がり, PS 3 での頻度は上がった. このように, 個々の分げつごとにみても, ややばらつきはあるものの, 幼穂发育ステージと補葉齢との関係は近似式 (2) で示されていると考えられる.

生長点における葉原基の分化と, 外観的に認められる葉の抽出開始とは同調性が認められてい

る^{18,19)}。従って、第1苞原基の分化が、栄養生長期の葉原基の分化の延長上に、止葉の分化に引続き連続的に起こるものならば、bL 4が抽出を開始する頃に第1苞原基が分化することになる。今回の結果は、この同調性が第1苞原基分化期にまでおおむね連続していたことを示している。ここで、この同調性は環境条件の変動にかかわらず保たれ¹⁸⁾、また、分げつにおいても主茎に準ずるとされてる¹⁹⁾。このことから、4枚以上の葉を持つ個体内各茎の幼穂分化開始期を表すのに、補葉齢が適切な齢のスケールと考えられた。なお、葉数が3枚以下の分げつは、分げつ芽の段階ですでに幼穂が分化しており²⁾、このような分げつの生長については、補葉齢との関係も含めて今後明らかにしたいと考えている。

幼穂分化期に入る時期において、個体内での分げつ位ごとの幼穂发育ステージは、比較的揃っていて、ばらつきが少ないことから、1個体内の全茎が短期間のうちに生殖生長に移行することが伺えた。その後、個体内でのばらつきが広がるのは、主茎や各分げつ間での生長（葉齢の進み方）の速さの差や、新しく出現した分げつが遅い生育段階にあることなどによると考えられる。

PS 3以降 PS 12まで、補葉齢と幼穂发育ステージとが直線的関係にあったことは、各ステージ間の差が均等であるとの仮定が容認できること、すなわち幼穂发育ステージの分級が、葉齢のスケールに適合することを示している。さらに、補葉齢と幼穂发育ステージとの関係が、主茎から葉数の少ない分げつまで、同一直線で近似でき、それが分げつ位ごとの平均値ばかりでなく、個々の茎について成り立っていた（第2図）ことにより、生長解析に葉齢（補葉齢）を用いれば、正確な幼穂发育ステージを推察できることが明かとなった。

2. 主茎での葉齢指数との関係

松島ら¹³⁾により幼穂发育ステージと葉齢指数とは密接な関係があるとされたが、山川ら¹⁷⁾は第1苞原基分化期（PS 2）と葉齢指数との関係を調べ、松島ら¹³⁾の示した葉齢指数値よりも、早生種（主茎葉数が少ない場合）においては小さく、晩生種（主茎葉数が多い場合）においては大きくなることを報告した。松島ら¹⁵⁾もその傾向を認め、主茎葉数によって葉齢指数を補正する方法¹⁶⁾を考案したが、極端に主茎葉数が少ない場合には、その方法を用いても適切な補正ができず、補正により、逆に値が大きくなった^{15,16)}。

第6図 主茎葉齢と葉齢指数との関係。

.....: 葉齢指数を補正しない場合,

————: 葉齢指数を補正した場合,

A: cA 3.5 を示す葉齢指数 (○) を結ぶ曲線,

B: cA 3.5 を示す補正葉齢指数 (●) を結ぶ曲線。

ここで、主茎葉数 12, 14, 16, 18 の場合の、主茎葉齢と葉齢指数との関係を第6図に示した。図中の破線は、補正していない葉齢指数 (I) と主茎葉齢 (A) との関係、

$$I = (A/N) \times 100$$

Nは主茎葉数

で、実線は、補正葉齢指数 (cI) を補正式¹⁶⁾

$$cI = I + (100 - I) \times (16 - N) / 10$$

により求めた場合の関係である。

図中、各主茎葉数ごとに cA 3.5 のところに黒丸で印をした。cA 3.5 は、本実験の結果では PS 3 となる時である。主茎葉数が 16 の場合、cA 3.5 の葉齢指数は 78 で、松島ら¹³⁾が PS 3 の時の葉齢指数として示した 80~83 よりはずかしく小さな値であった。

この主茎葉数 16 を基準として考えると、葉齢指数を補正しない場合 cA 3.5 の点の葉齢指数（図中 A の曲線：I と N との関係は、 $I = -350/N + 100$ ）は、主茎葉数が少なくなるほど小さくなり、主茎葉数が多くなるほど大きくなる。一方、葉齢指数を補正した場合（図中 B の曲線：cA 3.5 の cI と N との関係は、 $cI = 210/N + 65$ ）には、主茎葉数が少なくなるほど補正葉齢指数は大きくなり、主茎葉数が多くなるほど小さくなる。

従って、今まで幼穂发育ステージを葉齢指数で表した場合にみられた、主茎葉数による幼穂分化期を示す葉齢指数の変動は、以上のような主茎葉齢と葉齢指数との関係に起因したものと考えられる。

PS 2 となる葉齢指数が、主茎葉数により変動することを表した山川ら¹⁷⁾の図からも、主茎葉数や

品種、播種期にかかわらず、PS 2 となる時期が補葉齡と密接な関係（cA 3.0～3.5 の範囲）にあることが読み取れる。

以上のことから、幼穂發育ステージを推定する齡の表現方法としては、葉齡指数よりも補葉齡の方が有効と考えられる。また、このような方法で幼穂發育ステージを推定できる葉齡は、水稻の分けつ増加期を、その終期まで解析できる齡のスケールとして、利用価値の高いものと考えられる。

引用文献

1. 秋元真次郎・戸荻義次 1939. 水稻に於ける移植期の早晩に依る穂の形成の品種間差. 日作紀 11: 168—184.
2. 後藤雄佐・星川清親 1988. 青刈り水稻の再生に関する研究. 第2報 青刈り後新たに出現した分けつについて. 日作紀 57: 59—64.
3. ———・——— 1988. 水稻の分けつ性に関する研究. 第1報 主茎と分けつの生長の相互関係. 日作紀 57: 496—504.
4. ———・——— 1988. ———. 第2報 相対葉齡差と茎数の増加. 日作紀 57: 685—691.
5. ———・——— 1989. ———. 第3報 茎数増加曲線と相対分けつ増加率. 日作紀 58: 60—67.
6. ———・——— 1989. ———. 第4報 分けつ性に及ぼす温度の影響. 日作紀 58: 68—73.
7. ———・——— 1989. ———. 第5報 茎数増加における品種間差異の解析. 日作紀 58: 520—529.
8. ———・——— 1989. ———. 第6報 茎数増加期終期における分けつ性. 日作紀 58: 576—584.
9. 片山 佃 1951. 稲麦の分蘖研究. 養賢堂, 東京.
10. 川原治之助・太田敏郎・長南信雄 1959. 解剖実態顕微鏡による水稻幼穂分化過程. 日作紀 28: 197—200.
11. ———・———・——— 1968. 稲の形態形成に関する研究. 第2報 水稻地上部における維管束の分化と器官・組織の形成との関連について. 茨城大学農学部学術報告 16: 7—41.
12. 松島省三・真中多喜夫・小松展之・ト部太郎 1955. 水稻収量予察の作物学的研究（予報）. XX. 全分けつを対象とした幼穂發育経過の追跡（1, 2）. 日作紀 23: 274—275.
13. ———・——— 1956. 水稻幼穂の發育経過とその診断. 全茎を対象とした幼穂の發育経過とその基準及び各發育段階の特徴. 農業技術協会, 東京.
14. ——— 1957. 水稻収量の成立と予察に関する作物学的研究. 農業技術研究所報告 A 5: 1—271.
15. ———・真中多喜夫 1959. 水稻収量の成立原理とその応用に関する作物学的研究. LIII. 品種の早晩と栽培時期の早晩による幼穂發育経過の差異と發育段階の認定法（2）. 日作紀 28: 201—204.
16. ——— 1959. 稲作の理論と技術. 収量成立の理論と応用. 養賢堂, 東京.
17. 山川 寛・西山 寿 1956. 暖地における水稻の栽培時期に関する研究. II. 栽培時期の移動が幼穂分化期に及ぼす影響. 佐賀大学農学部彙報 4: 199—217.
18. 山崎耕宇 1960. 生育条件を異にした場合の作物の形態発生に関する基礎的研究. II. 水稻・小麦における分けつ芽の発生について. 日作紀 28: 262—265.
19. ——— 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究. 1. 葉の發育経過に関する一般的観察. 日作紀 31: 371—378.