特 集 記 事

イネ量的形質に関する分子遺伝学的研究およびその育種的展開

矢野昌裕

独立行政法人農業生物資源研究所, つくば市, 〒 305-8602

Genetic and molecular dissection of quantitative traits and its application in rice breeding

Masahiro Yano

National Institute of Agrobiological Sciences, Kannondai 2-1-2, Tsukuba, Ibaraki 305-8602, Japan

キーワード

Oryza sativa, 量的形質遺伝子座, DNA マーカー, マップベーススクローニング, 出穂期, マーカー選抜育種

1. はじめに

1980 年代の終わりにトマトやトウモロコシにおいて DNA マーカーとその連鎖地図が作成されて以来, 作物の遺伝解析は飛躍的に進展した. イネにおいても, ゲノム解析研究の進展に伴い, 数多くの DNA マーカーが開発され, それらが遺伝解析に広く利用されている (Sasaki 2003, IRGSP 2005). このなかでも, 量的形質遺伝子座 (QTL) のマッピングは, 表現形質の遺伝学の飛躍的発展に貢献してきた (Yano and Sasaki 1997, Yano 2001, Yamamoto and Yano 2008). 本稿では, 著者が, これまでに多くの方々と共同で取り組んできた出穂期をはじめとする種々の量的形質に関与する QTL の検出やそれらの遺伝子単離, QTL 解析のための実験系統群の整備および得られた情報や選抜マーカーの育種への活用について紹介し (山本・矢野 2007), これからの研究展開を考えてみたい.

2. モデル形質としての出穂期の解析

イネの開花時期 (出穂期) は地域適応性に大きく影響する育種上重要な農業形質のひとつである. 栽培品種やイネ野生種における出穂期の変異は極めて大きく, この変異を利用して低緯度から高緯度地域までの多様な環境や作付け体系 (二期作など) に適応する品種がこれまで生み出されてきた. イネの出穂期は他の植物の開花期と同様に, 日長に依存して出穂期が変化する感光性 (日長反応性) と, 栄養生長量や温度などの日長以外の要因によって決定されている. これらの遺伝的要因と栽培環境が複雑に絡みあって, 品種間に大きな出穂期の変異が生じている. しかしながら, 形質発現の複雑性も一つの原因となって, その大きな変異を作り出す遺伝的調節機構

については, 十分理解されているとは言えなかった.

著者らは品種間交配から得られた雑種後代と DNA マーカーを用いて, 出穂期の違いを決定している複数の遺伝子の染色体上の位置を明らかにしてきた [量的形質遺伝子座 (QTL) 解析]. まず「日本晴」と「Kasalath」の組み合わせについて, 様々な雑種集団を作成し, 出穂期を決めている遺伝子座の検出を試みた. その結果, 少なくとも 15 種類の遺伝子座 (*Hd1* ~ *Hd3a*, *Hd3b* ~ *Hd14*) が出穂期の変異に関与し, それらの染色体上での位置が明らかとなった (Yano *et al.* 2001). その後, 極早生品種である「はやまさり」と「Kasalath」の F₂ 集団の QTL 解析によって 3 種類の遺伝子座 (野々上ら 2000), 極晩生品種の「NonaBokra」と中生品種「コシヒカリ」の F₂ 集団ならびに戻し交雑後代系統の QTL 解析によって 6 種類の遺伝子座を検出した (Uga *et al.* 2007). これらの遺伝子座は「日本晴」と「Kasalath」で見出された遺伝子座と同じ染色体領域に見出された. 最近では, 日本の栽培品種である「日本晴」と「コシヒカリ」の雑種後代を用いて出穂期に関する QTL 解析を行い, これまでに見出されていない新たな QTL を検出している (松原ら 2006).

一連の出穂期の QTL 解析によって, イネの出穂期の変異に関与する QTL の染色体上でおよそその位置は明らかになったが, 遺伝子のマッピングだけでは, イネの出穂期の変異が生じる遺伝的機構について深く理解することはできない. 著者らは, QTL のマッピングに引き続き, 検出した QTL が感光性に関与しているのかどうかを明らかにするために, マーカー選抜によって日本晴やコシヒカリの遺伝的背景をもつ出穂期関連 QTL の準同質遺伝子系統 (NIL) を作出した. さらに作出した NIL を異なる日長条件下で栽培することによって, 少なくとも 6 種類の遺伝子座が感光性に関わることを明らかにした (Yamamoto *et al.* 2000, Lin *et al.* 2000, Lin *et al.* 2003).

ゲノム研究の進展に伴い, 様々なツールや情報が利用可能となり, イネにおけるマップベーススクローニングが

実行可能となった。著者らは、作出した NIL を利用し、出穂期関連 QTL の単離・同定に取り組んだ。第 6 染色体の感光性に関与する QTL, *Hdl* はシロイヌナズナの開花関連遺伝子 *CO* と類似する転写調節因子をコードし、短日条件下で出穂を促進、長日条件下で出穂を遅延させる機能をもつことが明らかとなった (Yano *et al.* 2000)。さらに *Hdl* 遺伝子は従来の遺伝研究において見出されていた感光性遺伝子 *Se1* と同じであることも明らかとなった。第 3 染色体上の感光性に関わる遺伝子 *Hd6* はタンパク質のリン酸化に関わる酵素タンパク *CK2a* をコードすることが判明し、長日条件下において出穂を著しく遅延させる作用をもつことが明らかとなった (Takahashi *et al.* 2001)。第 6 染色体上の感光性に関わる遺伝子 *Hd3a* は、シロイヌナズナの長日条件下での開花促進因子である *FT* 遺伝子と相同性が高いことが判明し、イネでは *Hd3a* が短日条件下で出穂を促進する役割を担っていることが明らかとなった (Kojima *et al.* 2002)。一方、日本型品種「台中 65 号」とアフリカの栽培種 *Oryza glaberrima* の交雑後代を用いた研究によって、第 10 染色体に座乗する出穂期関連遺伝子 *Ehd1* が単離・同定された (Doi *et al.* 2004)。*Ehd1* 遺伝子は B 型二成分系レスポンスレギュレーターと呼ばれる転写調節因子をコードし、出穂を特に短日条件下で促進させる役割を担っていることが証明された。さらに最近では、長日条件下における出穂を遅延させる役割を担っている第 7 染色体の *Lhd4* 遺伝子が CCT モチーフをもつタンパクを (北澤ら 2004)、第 8 染色体の *Hd5* 遺伝子が CCAAT ボックス結合転写調節因子をそれぞれコードすることが次々に明らかとなった (山内ら 2004)。興味あることに、最近単離された *Lhd4*, *Hd5* および *Ehd1* と同じ構造をもつ遺伝子がシロイヌナズナで開花時期決定に関与している報告はなく、特に *Lhd4* や *Ehd1* 遺伝子については、シロイヌナズナで類似する遺伝子を探索しても、相当する遺伝子は現在のところ見出されていない。これらの結果は、イネの開花制御にはシロイヌナズナでは利用されていない調節機構が働いていることを示しており、イネの開花の遺伝的調節機構の解明が、植物一般の開花制御のより深い理解につながることを意味している (Izawa *et al.* 2003)。

出穂期は量的形質解析のモデル形質として極めて有効であったと考えられる。すなわち出穂期は、量的形質の中でも形質調査が容易で、また日長や温度が決まれば、安定して発現するので、個体レベルでも再現性の高いデータを得ることができる。このことが短期間で多くの遺伝子座の単離、さらにはそれらの遺伝子が構成する遺伝子ネットワークの構築につながったといえる。また熱帯原産のイネがその栽培地域を拡大する際に、遺伝子の様々な変異 (機能の完全欠損も含む) が自然にあるいは人為的に選抜され、その結果、極めて幅広い自然変異が遺伝子内に存在していたことも、モデル形質として有効であったと考えられる。

3. 他の形質への波及

出穂期の解析において、その実効性が証明できた QTL の解析戦略は、他の形質解析にも波及した。具体的には、脱粒性、粒形、穂発芽抵抗性、耐冷性、紫外線耐性ならびにシンクサイズ等の形質について、関与する QTL を染色体上に位置づけ、それらの QTL の単離を進めている。これらの研究の大部分は、まだその端緒についたばかりではあるものの、これまでに得られた解析結果だけでも、塩基配列上の自然変異が栽培化や環境適応において大きく貢献してきたことが明らかとなってきた。その一例として脱粒性遺伝子の単離が挙げられる (Konishi *et al.* 2006)。日本型品種とインド型品種の脱粒性の違いの大部分は、第 1 染色体上の遺伝子座 *qSH1* によって決定されている。*qSH1* の単離によって、日本晴の *qSH1* アリルでは発現制御部位に生じた一塩基置換によって離層における *qSH1* の転写が抑制され、脱粒性が喪失されることが明らかとなった (Konishi *et al.* 2006)。*qSH1* はその発現プロファイルから、離層だけではなく、他の形態形成においても機能していることが推定される。このことは、*qSH1* 上に生じた多様な変異の中から、離層特異的な機能欠損だけを引き起こすユニークなアリルのみが、栽培化の過程で意識的に選抜されたことを示唆している。このように、品種間に内在する遺伝子変異は、微妙な調節メカニズムの変化や機能の差を引き起こすユニークな変異を多く含んでおり、自然変異の研究は長い栽培化の歴史や環境に対する適応において、最適化されたアリルを見出す絶好の機会を提供してくれると考えられる。

4. 自然変異を解析するためのリソース

自然変異の解析において最も重要なリソースは、多種多様な遺伝資源である。上述の量的形質の解析において利用された品種・系統は、従来から農業生物資源研究所のジーンバンク事業や農業試験場で育成・保存されてきたものである。これらの品種は、栽培化や環境適応のため、あるいは明確な育種目標にむけた選抜の結果として、様々な遺伝子変異を包含している。これらの変異が、自然変異の効率的解析のためには必要不可欠なリソースとなる。現在、農業生物資源研究所のジーンバンク事業において保存されているイネの品種・系統は約 4 万アクセスンである。これらのすべての品種・系統について、遺伝解析を行うことは困難であるため、その変異をできるだけ維持しながら、形質評価や塩基配列の変異解析が実行可能なレベルまで、その品種を絞り込む作業が行われた。すなわち保存されている世界のイネ品種から、原産国と DNA マーカーの遺伝子型に基づいて 69 アクセスンを選び出し、イネの形質変異を解析するコアセットが整理された (Kojima *et al.* 2005)。また、日本の在来品種を中心に、日本型品種のコレクションも整理されつ

つある（小島ら 2004）．このような、現存する品種系統の整理とその保存は、目にみえにくいものの、自然変異の理解にむけた欠くべからざる基盤研究と言える．

出穂期をはじめとする量的形質の遺伝解析を進める上で、解析ツールである DNA マーカーとともに、最も重要でありかつ研究の成否を決定するものが実験系統群である．品種間変異が観察できても、その品種を比較しているだけでは遺伝解析はできない．解析を進めるためには、高い精度を要求する遺伝実験に耐えうる実験系統群の作出が不可欠である．私たちはこれまで量的形質の解析のために、組み換え固定系統群や倍化半数体系統群などの実験系統群を作出してきた（表 1）．また新たな実験系統群の作出に向けて、現在コシヒカリを遺伝的背景とし、多様なインド型品種を供与親とした染色体断片置換系統群（CSSL）の作出を進めている（Ebitani *et al.* 2005, Takai *et al.* 2007）．作出している CSSL は、日本の栽培品種（主にコシヒカリ）の遺伝的背景において、遠縁な遺伝子供与品種の染色体の一部を置き換えた系統群であり、様々な自然変異の解析に有効活用できると期待している．作出した実験系統群の種子ならびにマーカーの遺伝子型データは農業生物資源研究所のイネゲノムリソースセンター（<http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/>）から公開分譲されている（表 1）．

実験系統群は、量的形質の解析が成功した場合にその価値がクローズアップされるが、その作出には、多くの年月が必要なことから、研究者個人では時間あるいは労力の面から、長期的な展望をもって取り組みにくい仕事である．今後、量的形質の解析をより実効あるものにしていくためには、実験系統作出にむけた長期的戦略と組織的な対応は不可欠であろう．

5. 信頼できる形質評価法

研究を開始した当初は、マーカー検出に手間がかかることから、QTL 解析そのものがとりつきにくい研究であっ

たことが思い出される．しかしながら、この 20 年間の研究成果や解析技術の進歩により、いまやマーカー解析は、より大規模に、短期間に実行できるものとなっている．一方、その当時から重要性がまったく変わらない、というよりさらに重要性を増しているのが、前述の実験系統群とともに、形質評価法である．個体や環境のノイズを拾わず、多数の系統について表現形質の評価ができるかどうかは研究の進展に最も重要な要因となっている．組み換え固定系統群などの実験系統群を用いた、QTL 解析は解析対象の形質に関する遺伝子座の検出に役に立つばかりでなく、適用している形質評価方法に内在する潜在的評価誤差を明らかにもしてくれる．したがって、QTL 解析結果を指標とすることによって、形質評価あるいは選抜方法そのものの再評価も可能である．これまでに用いてきた評価法をもう一度見直し、さらに工夫を加える努力は、当たり前のこととはいえ、今後、最も重視すべき項目であろう．

6. 育種に利用可能な遺伝子の発掘とその利用

前述のように、近縁野生種を含めた多様な遺伝資源が育種における新たな有用遺伝子の供給源であることは言うまでもない．しかしながら、保存されている品種・系統そのものは、様々な形質に違いがあり、その違いが間接的に別の形質発現に影響し、信頼性のある形質評価を妨げる場合も多い．例えば出穂期の違いは、生育特性、収量あるいは品質など多くの農業形質にも影響することから、出穂期が異なる品種を単純に比較して、それらの形質の善し悪しを正しく判断することは困難である．前述の CSSL は、出穂期の変異を最小限に抑えたうえで、置換断片に含まれる遺伝子作用を評価できるため、遺伝子作用の違いをより正確に評価できる実験系統群である（Ebitani *et al.* 2005）．一方、遺伝子発現は環境条件によっても大きく左右されることから、作出された CSSL を異なる環境で評価することで、新たな遺伝子の発掘や環境

表 1. イネの遺伝解析に利用可能な実験系統群

交配組み合わせ ^a	集団 ^b	繰り返し親	系統数	マーカー数 ^c	文献
日本晴 (J) / Kasalath (I)	BILs	日本晴	98	245	Lin <i>et al.</i> (1998)
日本晴 (J) / Kasalath (I)	CSSLs	日本晴	54	204	RGRG (2007)
コシヒカリ (J) / Kasalath (I)	BILs	コシヒカリ	182	162	Ma <i>et al.</i> (2002)
コシヒカリ (J) / Kasalath (I)	CSSLs	コシヒカリ	39	130	Ebitani <i>et al.</i> (2005)
ササニシキ (J) / ハバタキ (I)	BILs	ササニシキ	85	236	Nagata <i>et al.</i> (2002)
ササニシキ (J) / ハバタキ (I)	CSSLs	ササニシキ	39	166	RGRG (2007)
コシヒカリ (J) / アキヒカリ (J)	DHLs		210	169	Takeuchi <i>et al.</i> (2001)
コシヒカリ (J) / Nona Bokra (I)	CSSLs	コシヒカリ	44	145	Takai <i>et al.</i> (2007)
日本晴 (J) / コシヒカリ (J)	BILs	日本晴	79	111	RGRG (2007)
コシヒカリ (J) / 日本晴 (J)	BILs	コシヒカリ	127	111	RGRG (2007)

^a () 内の J および I はそれぞれ日本型とインド型を示す．

^b BILs; 戻し交雑固定系統群, CSSLs; 染色体断片置換系統群, DHLs; 倍化半数体系統群．

^c 遺伝子型の決定に用いた DNA マーカー数

との交互作用も明らかにできる。このように、実験系統群を、異なる環境あるいは異なる形質評価方法によって体系的に評価することによって、これまで埋もれ隠れていた有用遺伝子を見出すことができる(図1)。

作出したCSSLの形質評価によって、有用な変異をもつ系統を見出すことができれば、その系統をもとに有用形質に関与する遺伝子の詳細マッピングやマップベースクローニングに直ちに発展し、さらに1~2回の戻し交雑とマーカー選抜によって、NILを作出することができる(図1)。CSSLの遺伝背景がコシヒカリのような優良な品種であれば、NILが新たな品種候補になる可能性もある。さらには様々な形質変異を備えたNILをもとに、NIL間の交雑による有用形質の集積(ピラミディング)が可能となる(図1)。有用自然変異の発掘は、その形質の遺伝的な制御機構の理解に役立つばかりでなく、ただちに育種素材の開発へとつながり、最終的には新たな価値をもった新品種の開発に発展すると期待される(Takeuchi *et al.* 2006, 山本・矢野 2007)。

7. 今後の展開

これまでの一連の研究によって、量的形質の遺伝解析は、比較的少数の作用の大きな遺伝子群によって決定されている形質には極めて有効であることが明らかとなっ

た。しかしながら、関与する要因が複雑で、多数の遺伝子群が関与する形質、例えば収量、食味、直播適性、耐乾燥性などの解析では、個別の要因の効果が小さいことにより、あるいは複雑な要因がお互いにノイズになり、出穂期で成功した単純な解析は適用できない場合も多い。また、育種戦略においては、同質遺伝子系統の作出と遺伝子ピラミディングといった単純なスキームの適用が困難にもなる。このような形質の解析には、新たな発想や工夫が必要である。筆者らは、この問題を解決する一助として、従来から育種法の一つとして確立している循環選抜育種法を改変したゲノムシャッフリングによる新たな育種法とマッピング手法の開発を手がけている。

従来の形質評価では、形態的な違いが主に対象となってきた。近年の種々の物質の定量法の進歩により、代謝産物や植物ホルモンの効率的かつ網羅的な定量が可能になっている(メタボロームおよびホルモノーム)。今後は、これらの新手法も活用し、品種あるいは実験系統の包括的な形質調査とデータベース化(フェノーム解析)、さらにはそれらの情報と農業形質との関連を明らかにする研究が重要になると考えられる。

量的形質の遺伝学は著しく進展したが、育種上の重要さからみると、まだ多くの形質の遺伝が理解されていない。収量性(シンク能およびソース能)、直播適性(低温発芽苗立ち性、耐倒伏性)、高温登熟性、乾燥ストレス耐

図1. 染色体断片置換系統群を利用した有用遺伝子の発掘と育種素材の開発

性、紋枯病抵抗性および食味・品質などがこの代表である。これまでに確立してきた手法やツールでは、これらの形質を容易に理解できないかもしれない。しかしながら、イネゲノムの塩基配列情報、マイクロアレーによる遺伝子発現プロファイルシステム、多くの遺伝子破壊系統や過剰発現系統、遺伝資源コアコレクションや遺伝解析用の実験系統群などの豊富な研究資源の充実に背景に、より難解な量の形質の研究に正面から挑戦できる時代になったといえる。

謝 辞

本研究は、日本で最初にイネのマーカーの連鎖地図を作成したグループ、1991年から開始されたイネゲノム研究プログラムおよび1998年からの全ゲノム塩基配列解読プロジェクトに携わった多くの方々の直接あるいは間接的な支援のもとに成り立っている。また様々な共同研究に関わる過程で、思いもつかなかったアイデアを提供していただいた方々など、多くの方々のご協力を得ることで達成されたものである。特に、地道な材料作成と形質評価に携わっていただいた農林水産先端技術研究所および農業生物資源研究所の方々には、単調な実験の連続にもかかわらず丁寧な作業をしていただき、今日の研究基盤形成に貢献していただいた。これらのすべての方々に、深く感謝したい。

引用文献

- Doi, K., T. Izawa, T. Fuse, U. Yamanouchi, T. Kubo, Z. Shimatani, M. Yano and A. Yoshimura (2004) *Ehd1*, a B-type response regulator in rice, confers short-day promotion of flowering and controls *FT*-like gene expression independently of *Hd1*. *Genes Dev.* 18: 926–936.
- Ebitani, T., Y. Takeuchi, Y. Nonoue, T. Yamamoto, K. Takeuchi and M. Yano (2005) Construction and evaluation of chromosome segment substitution lines carrying overlapping chromosome segments of *indica* rice cultivar ‘Kasalath’ in a genetic background of *japonica* elite cultivar ‘Koshihikari’. *Breed. Sci.* 55: 65–73.
- International Rice Genome Sequencing Project (2005) The map-based sequence of the rice genome. *Nature* 436: 793–800.
- Izawa, T., Y. Takahashi and M. Yano (2003) Comparative biology comes to bloom: genomic and genetic comparison of flowering pathways in rice and *Arabidopsis*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 113–120.
- 北澤則之・前原有美子・益田 悠・野々上慈徳・井澤 毅・門奈理佐・美濃部侑三・矢野昌裕 (2004) イネ出穂抑制遺伝子 *Lhd4* のマップベースクローニング. 育種学研究 6(別 1): 65.
- Kojima, S., Y. Takahashi, Y. Kobayashi, L. Monna, T. Sasaki, T. Araki and M. Yano (2002) *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day condition. *Plant Cell Physiol.* 43: 1096–1105.
- 小島洋一朗・福岡修一・江花薫子・入江憲治・河瀬真琴 (2004) SSRに基づく日本のイネ・コアコレクションの作成. 育種学研究 6(別 1): 168.
- Kojima, Y., K. Ebana, S. Fukuoka, T. Nagamine and M. Kawase (2005) Development of an RFLP-based rice diversity research set of germplasm. *Breed. Sci.* 55: 431–440.
- Konishi, S., T. Izawa, S.Y. Lin, K. Ebana, Y. Fukuta, T. Sasaki and M. Yano (2006) An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312: 1392–1396.
- Lin, H.X., T. Yamamoto, T. Sasaki and M. Yano (2000) Characterization and detection of epistatic interactions of three QTLs, *Hd1*, *Hd2* and *Hd3*, controlling heading date in rice using nearly isogenic lines. *Theor. Appl. Genet.* 101: 1021–1028.
- Lin, H.X., Z.W. Liang, T. Sasaki and M. Yano (2003) Fine mapping and characterization of quantitative trait loci *Hd4* and *Hd5* controlling heading date in rice. *Breed. Sci.* 53: 51–59.
- Lin, S.Y., T. Sasaki and M. Yano (1998) Mapping quantitative trait loci controlling seed dormancy and heading date in rice, *Oryza sativa* L., using backcross inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 96: 997–1003.
- Ma, J.F., R. Shen, Z. Zhao, M. Wissuwa, Y. Takeuchi, T. Ebitani and M. Yano (2002) Response of rice to Al stress and identification of quantitative trait loci for Al tolerance. *Plant Cell Physiol.* 43: 652–659.
- 松原一樹・河野いづみ・野々上慈徳・小野 望・正村純彦・水林達実・堀 清純・山本伸一・矢野昌裕 (2006) イネ日本型品種日本晴とコシヒカリの BILs 育成と出穂期の遺伝解析. 育種学研究 8(別 2): 117.
- Nagata, K., Y. Fukuta, H. Shimizu, T. Yagi and T. Terao (2002) Quantitative trait loci for sink size and ripening traits in rice (*Oryza sativa* L.). *Breed. Sci.* 52: 259–273.
- 野々上慈徳・平山裕治・林 少揚・矢野昌裕 (2000) 日本型イネ品種の出穂期に関する比較 QTL 解析. 育種学研究 2(別 1): 13.
- RGRC (Rice Genome Resource Center) (2007) URL: <http://www.rgrc.dna.affrc.go.jp/stock.html>
- Sasaki, T. (2003) Rice genome analysis: understanding the genetic secrets of the rice plant. *Breed. Sci.* 53: 281–289.
- Takahashi, Y., A. Shomura, T. Sasaki and M. Yano (2001) *Hd6*, a rice quantitative trait locus involved in photoperiod sensitivity, encodes the alpha subunit of protein kinase CK2. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 7922–7927.
- Takai, T., Y. Nonoue, S. Yamamoto, U. Yamanouchi, K. Matsubara, Z.W. Liang, H.X. Lin, N. Ono, Y. Uga and M. Yano (2007) Development of chromosome segment substitution lines derived from backcross between *indica* donor rice cultivar ‘Nona Bokra’ and *japonica* recipient cultivar ‘Koshihikari’. *Breed. Sci.* 57: 257–261.
- Takeuchi, Y., H. Hayasaka, B. Chiba, I. Tanaka, T. Shimano, M. Yamagishi, K. Nagano, T. Sasaki and M. Yano (2001) Mapping quantitative trait loci controlling cool-temperature tolerance at booting stage in temperate *japonica* rice. *Breed. Sci.* 51: 191–197.
- Takeuchi, Y., T. Ebitani, T. Yamamoto, H. Sato, H. Ohta, H. Hirabayashi, H. Kato, I. Ando, H. Nemoto, T. Imbe *et al.* (2006) Development of isogenic lines of rice cultivar Koshihikari with early and late heading by marker-assisted selection. *Breed. Sci.* 56: 405–413.
- Uga, Y., Y. Nonoue, Z.W. Liang, H.X. Lin, S. Yamamoto, U. Yamanouchi and M. Yano (2007) Accumulation of additive effects generates a strong photoperiod sensitivity in an extremely

- late heading cultivar Nona Bokra. Theor. Appl. Genet. 114: 1457–1466.
- 山内歌子・野々上慈徳・芦荊基行・林 鴻宣・佐々木卓治・矢野昌裕 (2004) 育種学研究 6 (別 1) : 66.
- Yamamoto, T., H.X. Lin, T. Sasaki and M. Yano (2000) Identification of heading date quantitative trait locus *Hd6* and characterization of its epistatic interactions with *Hd2* in rice using advanced backcross progeny. Genetics 154: 885–891.
- 山本敏央・矢野昌裕 (2007) 遺伝子情報にもとづくイネのゲノム育種への展開. 科学 77: 607–613.
- Yamamoto, T. and M. Yano (2008) Detection and molecular cloning of genes underlying quantitative phenotypic variations in rice. In “Rice Biology in the Genomics Era” Hirano, H.-Y., A. Hirai, Y. Sano and T. Sasaki (eds.), Springer, Heidelberg (in press)
- Yano, M. (2001) Genetic and molecular dissection of naturally occurring variation. Curr. Opin. Plant Biol. 4: 130–135.
- Yano, M. and T. Sasaki (1997) Genetic and molecular dissection of quantitative traits in rice. Plant. Mol. Biol. 35: 145–153.
- Yano, M., Y. Katayose, M. Ashikari, U. Yamanouchi, L. Monna, T. Fuse, T. Baba, K. Yamamoto, Y. Umehara, Y. Nagamura and T. Sasaki (2000) *Hd1*, a major photoperiod sensitivity quantitative trait locus in rice, is closely related to the Arabidopsis flowering time gene *CONSTANS*. Plant Cell 12: 2473–2483.
- Yano, M., S. Kojima, Y. Takahashi, H.X. Lin and T. Sasaki (2001) Genetic control of flowering time in rice, a short-day plant. Plant Physiol. 127: 1425–1429.