酒米品種群の成り立ちとその遺伝的背景

誌名	日本醸造協会誌 = Journal of the Brewing Society of Japan
ISSN	09147314
著者名	吉田,晋弥
発行元	日本醸造協会
巻/号	107巻10号
掲載ページ	p. 710-718
発行年月	2012年10月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

酒米品種群の成り立ちとその遺伝的背景

酒米の醸造適性については酒米研究会による膨大なデータの蓄積があり，これまで気候条件との関係のほかクラスター分析による品種間の類似性などが報告されている。しかし，その遺伝的な背景についてはまったくの手付かずであった。現在，SSR マーカーの DNA 多型データを収集し，集団構造解析という新たな手法で遺伝的背景に基づいた集団の分類を行った上で酒米品種群でのコアコレクションの選定が進められている。今後，ゲノムワイド関連分析により DNA マーカーと形質との相関関係の解析を進ることで，これまで蓄積されてきた酒米の醸造適性に関する遺伝子の解析を大きく進めることができ，酒米育種での選抜効率を飛躍的に高めることが期待される。

吉　田　晋　弥

1. はじめに

酒造り専用の米として使用されるいわゆる酒造好適米（農産物規格規定でいう「酒造用玄米」，以下「酒米」という。）としての酒米は西日本で栽培されていた大粒で心白形質を有する在来品種を一つの遺伝的なルーツとしている。しかし，これまで全国各地で育成された品種はそれぞれの地域に適応しながら様々な遺伝子を受け継いできたと考えられる。

現在，我が国で栽培されている酒米は，清酒の原料，特に麹米として適した遺伝的特性を有する専用品種として育成されてきた。麹米として用いられる原料米は，搗精歩留りなどの精米特性や，製麹工程における麹菌の繁殖，すなわち破精込み（はぜこみ）が良好であることなどが求められる。そのため，酒米品種の特徴としては，玄米の形状は大粒で粒張りがよく，米粒の中心部に心白という構造を有することが前提とされている。玄米中の成分については，酒質に影響するタンパク質含有率が低いことが重要とされてきたが，清酒の呈味については，玄米タンパク質の組成が重要であるとの報告もある[1]。また，原料米として最も重要なデンプンについては，その構成成分であるアミロペクチンの鎖長分布が麹菌による消化性，延いては醸造特性に影響することが報告されている[2]。このように玄米の含有成分と醸造特性の関係が明らかになる中で，その特徴を制御する遺伝子に着目した育種も開始されている。その例としては米の種子貯蔵タンパク質であるグルテリンが減少した突然変異体由来の品種を母本とした「みずほのか」という酒米品種の育成が挙げられる[3]。しかし，酒づくりは原料米の精米に始まり，洗米，蒸し，製麹と多段階で繊細な工程を経ることから，原料米の特性と最終的な製品の酒質との関係には未だ不明な点が多い。

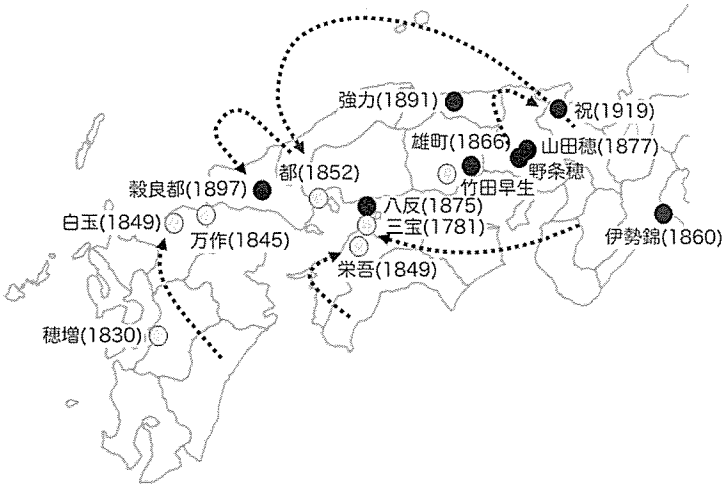
吟醸酒などの特定名称酒に用いられる酒米としては「山田錦」の評価は現在でも非常に高く，その比率は下がってきてはいるものの，平成 21 酒造年度の全国新酒品評会においても金賞を受賞した清酒の 8 割以上が「山田錦」を用いている。それ故に，酒米育種の効率化を図るためには，「山田錦」の持つ醸造適性を科学的に解明し，その遺伝的背景を明らかにすることが酒米研究における長年の課題とされてきた。筆者は，これまで DNA マーカーを用いた酒米品種群における遺伝的な多様性の評価と玄米形質等に関する遺伝解析を行ってきたので，現在の酒米品種集団の祖先となる在来品種の由来とともに，育成された酒米品種の遺伝的背景，並びに醸造適性に関する遺伝解析の展望について紹介する。

2. 酒米品種の祖先となった在来品種

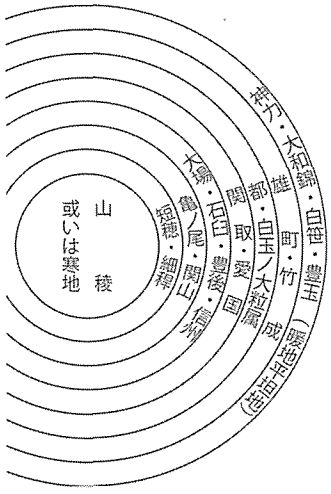
酒米品種育成の祖先となった大粒で心白形質を有す

The Origin of Sake-Brewing Rice Varieties and These Genetic Backgrounds
Shinya YOSHIDA (*Hyogo prefectural research institute of Agriculture, forestry and fishery*)

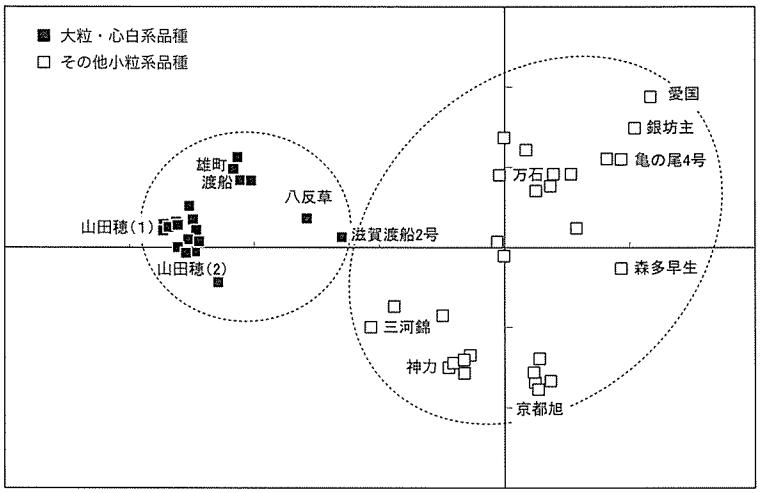
る在来品種は，三重県を含む関西以西の西日本で広く栽培されていたことが，幕末期から明治初期にかけて記録として残っている（第1図）[4,5]。我が国における水稲の交配育種を最初に手がけ，稲の分類にも大きな功績を残した加藤茂苞（しげもと）は明治期における我が国の水稲品種分布を調査した結果，大粒で心白形質を有する品種群を「白玉属」として分類している（第2図）[4]。また，嵐は1895-1898年（明治28-31年）の農務省農事試験場各支場－熊本，徳島，広島，大阪（機内）－における品種試験から，早晩性，草型および粒大について分類し，93品種中47品種が，当時としては中生種で穂重型大粒種であることを示している[6]。このように，明治中期までは西日本では大粒系の品種の栽培が中心であり，加藤茂苞も「白玉属」として分類している品種群に関する説明で，「大粒，米質ハ極メテ佳良米ノ中心に白玉を有ス…（中略）…關西地方ノ理想米トモ稱スヘク又醸酒用ニ賞揚セラル…」と記載している様に，酒米としての需要が大きかった関西（大阪）では市場においても大粒米が重視されていたようである[4]。それ故に，当時はあくまでも食用米としての流通が主であった大粒・心白種の品種も，その後，食用米品種の改良が進む中で，酒米専用品種として栽培が特化していったと考えられる。池上らは（独）農業生物資源研究所の農業生物資源ジーンバンク，京都大学育種学研究室および九州大学附属遺伝子資源開発研究センターなどに保存されているこれらの品種群の系統を収集し，栽培および玄米の特性比較している[7]。その結果，「山田錦」の千粒重が28.8gで，心白の発現率が60%以上であるのと比較して，これらの在来品種群では千粒重が23.0g～26.6g程度と小粒で，心白の発現率も40～50%と低く，これらの特性も，その後の酒米育種により，さらに改良されたことを示している。一方，大粒・心白種の在来品種群以外にも秋田県や山形県では「亀の尾」が，香川県や熊本県では「神力」なども酒米として出荷されていたとされる[8]。それ故に，大粒・心白種の在来品種と他の在来品種との遺伝的な近縁関係については，興味の持たれるところである。筆者が調査してきたマイクロサテライト（SSR）マーカーによる多型情報を基にした主座標分析の結果を第3図に示す。この分布図から明らかなように，大粒・心白種の在来品種は食用米の祖先品種となったその他在来品種とは大きく分布が異なることが判る。さらに，その分布も狭い範囲にあることから，単一あるいは限られた祖先系統を基に，西日本の各地に分布を広げる中で，それぞれの地域に適応した系統が派生し，個別の品種として定着したと考えられる。



第1図　西日本における主要大粒品種の来歴と分布[4,5,6]
括弧内の数字は命名等の記載が確認される年次を示す。
黒丸は復刻等により現在，栽培されている品種



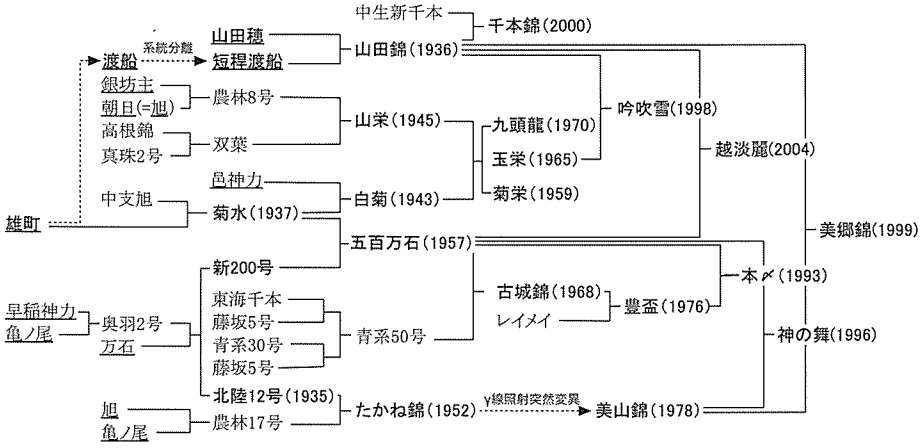
第2図　明治期における我が国の代表的稲在来品種とその地域的分布
農事試験場特別報告　第25號米ノ品種及其分布調査(加藤，1908)より改写。



第3図　我が国水稲在来品種のSSR多型に基づく主座標分布

3.「山田錦」の育成

我が国における水稲の交配育種は1904年に当時の農商務省農事試験場畿内支場において開始された。そうした中で，食用米品種における栽培面での特性の改良が進むのに対して，明治末期にはすでに醸造用として特化していたと想定される大粒・心白種の在来品種も，栽培技術の近代化に対応した品種に育成が必要となり，交配による新たな酒米品種の育成が開始された。第4図に主要な酒米品種の育成系譜を示した。そうした中で育成され，現在でも最も評価の高い酒米品種が「山田錦」である。この品種は兵庫県立農事試験場にて，大正12年（1923年）に「山田穂」と「短稈渡船」を交配し，昭和7年にF9世代の「山渡50-7」として選抜された系統をさらに4カ年を掛けて遺伝的な固定をはかった後，昭和11年（1936年）に「山田錦」として兵庫県の奨励品種（原種）に編入された[9]。当時の試験場成績（業務功程）には「山渡50-7は短稈多げつにして収量多く品質も概して良く栽培容易にして有望と認めたり」とあり，当時の大粒・心白種の在来品種群と比較して，多肥栽培でも倒伏しにくく多収な品種として改良されたことがうかがえる。ところ



第4図　交配により育成された酒米品種(ゴシック文字で表記)の育成系譜例，括弧内の数字は育成年次(命名された年次)を示す．
下線を伏した品種は在来または純系淘汰品種を示す。

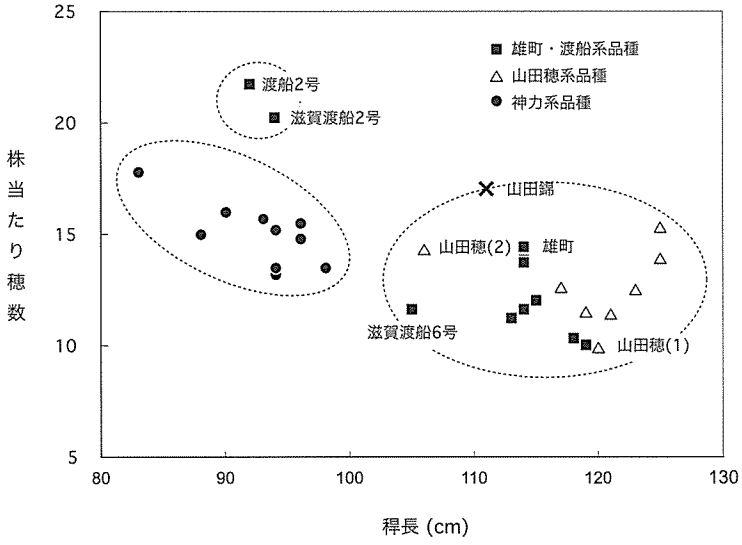
で，「山田錦」の父親となった「短稈渡船」呼ばれる品種は同名で保存されている系統はないが，池上らは草型の特性あるいは育成年次から，当時滋賀県立農事試験場にて純系選抜された「滋賀渡船2号」ではないかと推定している[7]。この系統は「滋賀渡船2号」として，京都大学育種学研究室に，また「渡船2号」としては（独）農業生物資源研究所ジーンバンクに保存されている。雄町・渡船系の在来品種とともに明治後期において短稈・多げつ品種として西日本に広く普及していた神力系の品種との草型の比較を第5図に示す。多くの大粒・心白種の品種が長稈で穂数が少ないのに対して，「滋賀渡船2号」および「渡船2号」は神力系の品種と比較して，稈長では同程度，穂数ではさらに多い特徴を示しており，「山田錦」における草型の改良に貢献したと考えられる。

4. 東日本における酒米品種の育成

東北地方における酒米品種の育成は山形県庄内の民間育種家として知られる工藤吉郎兵衛の酒米三部作（「酒の華」「京の華」「国の華」）が最初とされる。前2種の「酒の華」と「京の華」は前述の山形県に由来する在来品種「亀の尾」に西日本の大粒・心白種の在来品種である「白玉」や「新山田穂」を交配して育成した品種であり，それぞれ，大正14年（1923年），昭和6年（1936年）に育成され，特に「京の華」は粒大および心白の発現で，大粒・心白種の在来品種と同等あるいはそれ以上の特性を有している。戦前は山形県や福島県を中心に良質酒米品種として普及していたとされる。一方，北陸地方での交配による酒米の育成品種は新潟県農事試験場において，昭和9年（1934年）に育成された北陸12号が最初である。この品種も「亀の尾」を父親として育成された「奥羽2号」と在来品種の「万石」を交配して得られた品種で，酒米品種としてはやや小粒で心白の発現も少ない。さらに，昭和13年（1938年）に，この姉妹系統として選抜された「新200号」を父親として，愛知県で育成された酒米品種「菊水」が交配され，戦時中の試験中断をはさみ，昭和32年（1957年）に「五百万石」が育成されている。この品種は「菊水」を通して「雄町」の遺伝子を受け継いでいることから，大粒で心白の発現も良好であり，早生系の良質な酒米品種として，1962年以来，現在でも東北から九州に至るまで広い地域で安定した作付けが続いている。

5. 酒米品種群の遺伝的背景の分類

昭和期前半において「山田錦」と「五百万石」という二大品種が育成されたが，その後も各県の農業試験場を中心に酒米の品種育成が進められ，特に1980年代の吟醸酒ブーム以来，たくさんの品種が育成されている。これら酒米として育成された稲品種群の遺伝的



第5図　大粒・心白系品種と「神力」系品種との草型の比較(1996，兵庫)

背景の違いを明らかにすることは，酒米品種としての適性や栽培地域への適応性に関する遺伝子の機能を明らかにする手がかりとなる。

5.1 集団構造解析による酒米品種群の分類

我が国の稲在来品種とともに交配による酒米育成品種およびその育成系譜上の祖先となった食用米品種など188品種について，85種のSSRマーカーによるDNA多型のデータを収集し，集団構造解析という手法を用いて，各品種ゲノムの遺伝子構成を推定した（第1表）[10]。これまで，品種や系統間の分類はDNA多型の類似度に基づいて遺伝距離を算出し，各種のアルゴリズムに基づいたクラスタリングにより行うのが一般的だったが，集団構造解析はハーディー・ワインベルク平衡やゲノム上に連鎖した遺伝子間の連鎖不平衡など，解析集団がその由来によって生じたと考えられる遺伝的変異の偏りを数理モデルに当てはめ，シミュレーションによる集団の分類を行う手法である[11]。ここでは各品種のDNA多型について，その所属する集団が共有する遺伝子型を持つ仮想的な品種を想定し，その仮想品種の持つ遺伝子型の80%以上を共有する品種をその集団の主要構成品種とし，80%以下の場合は，交雑により遺伝的な混合が生じた品種（混合品種）としている。その結果，調査品種は12の集団に分類できたが，その内集団1から3の集団が酒米品種の主要集団と想定される。なお，第1表では酒米品種を含む8集団のみを示した。

5.2 酒米主要集団とその集団に含まれる酒米品種

まず，酒米品種の主要集団3集団について概観する。集団1には「山田穂」，「都」，「白玉」などを含む加藤が白玉属として分類した在来品種[4]が主要構成品種として含まれているが，在来品種の中には他の集団の品種との自然交配により派生したと思われる混合品種も

第1表 集団構造解析による酒米品種と食用米品種の分類

分類	酒米品種		食用米品種	
	主要構成品種	混合品種	主要構成品種	混合品種
集団1	（在来品種） 山田穂，八反1号，穀良都	（在来品種） 野条穂，祝 （育成品種） 山田錦，美郷錦，千本錦，夢山水など		
集団2	（在来品種） 雄町，渡船など	（在来品種） 滋賀渡船2号，渡船2号 （育成品種） 愛山，菊水，白菊など		
集団3	（育成品種） 豊盃，一本〆など	（育成品種） 五百万石，ひだほまれ，玉栄，華吹雪など		（育成品種） 藤阪5号，レイメイなど
集団4		（育成品種） 八反錦1号，蔵の華，さがの華など	（育成品種） ヒノヒカリ	（育成品種） 日本晴，農林22号など
集団5		（育成品種） おくほまれ，九頭龍，兵系酒18号など		（育成品種） 農林8号，農林41号など
集団6		（育成品種） 酒の華，北陸12号，美山錦など	（在来品種） 亀の尾4号，万石など	（育成品種）
集団7		（育成品種） ひたち錦，ひだみのりなど		（育成品種） アケボノ，オオセトなど
集団8		（育成品種） 幸玉	（育成品種） 農林1号	（育成品種） コシヒカリなど

注）表中には代表的な品種を示した。

存在する。集団1に含まれる育成品種は，この集団に属する在来品種や「山田錦」を直接の交配親として育成された品種である。集団2は「雄町」あるいは「渡船」という名を持つ品種群で構成された集団である。前述の第3図のDNA多型の主座標分析では集団1と2に属する在来品種は非常に近い関係であることを示しているが，集団構造解析ではやや遺伝的背景を異にする系統群として分類された。実際に，後述する心白形質に関わる遺伝子座に連鎖する幾つかのDNAマーカーについて，集団1と2で異なっており，玄米形質関連の遺伝子についてもこの2集団で異なっていることが示唆される。また，集団構造解析の結果から，この集団2の「短稈渡船」と異名同種と考えられる「渡船2号」と「滋賀渡船2号」は集団10，すなわち「神力」系の品種が持つ遺伝的な背景を共有すると推定され，自然交雑による雑種から派生した可能性が示唆される（第6図）。なお，森脇（2003）[12]は「渡船」が「雄町」から選抜された歴史的な考察を行っているが，「渡船」と呼ばれる品種がかなり遺伝的な多様性を持つ品種群であることが判明した。この集団に含まれる育成品種としては「雄町」をその祖先品種として持つ「愛山」や「菊水」などが含まれる。集団3は全て育成品種のみで構成され，東北や北陸地方の酒米品種の多くがこの集団に分類されている。代表品種としては「豊盃」や「一本〆」が含まれ，育成系譜から推定される遺伝的背景としては，酒米としての「五百万石」と耐冷性の品種としての「レイメイ」あるいは「藤阪5号」の遺伝的背景を共通して持つ品種がこの集団に分類されている。

5.3 その他の酒米品種

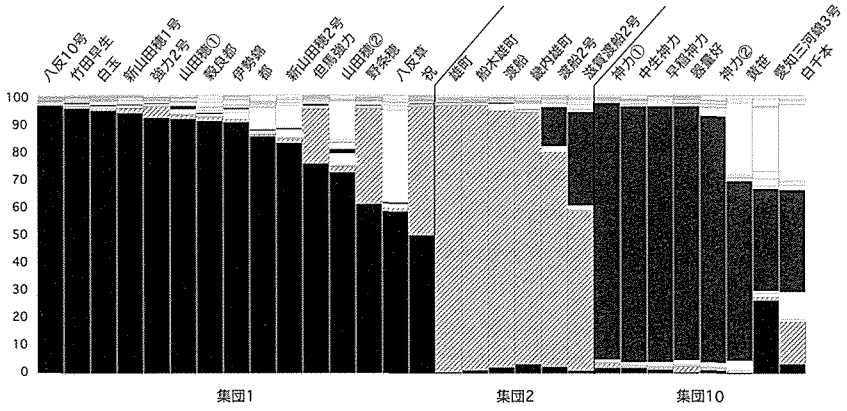
集団4から8に掛けて酒米の育成品種が分布しているが，それぞれの地域で栽培されてきた食用米品種が祖先品種となっている例が多く，集団6では「亀の尾」を代表品種とする集団であるが，酒米品種としては，「酒の華」，「たかね錦」，「美山錦」などが含まれる。

6. 今後の酒米における遺伝解析の展望

前項ではDNA多型に基づく酒米品種のDNA多型情報に基づく分類を紹介したが，今後の酒米育種に向けては近年のゲノム研究成果を活用した研究の発展が期待される。

6.1 コアコレクションの選定

集団構造解析により酒米品種をその遺伝的背景による詳細な分類ができたので，現在，筆者らはこの結果を基に酒米品種群におけるコアコレクションの選定を進めている。コアコレクションとは，栽培作物種などの集団における遺伝的な多様性をできるだけ網羅できる代表的な品種（系統）のリストである[13,14]。稲についてはすでに，いくつかのコレクションが選定されているが，酒造好適米としての酒米品種群については，これまで報告はない。選定方法としては，上述の集団



第6図 集団構造解析結果に基づいた酒米在来品種群と「神力」近縁在来品種群に由来する遺伝子型の構成比率

塗り分けされた縦棒は各品種の遺伝子型を，縦軸はその構成割合(%)を示す。遺伝子型は■:「山田穂」近縁品種群，▨:「雄町」近縁品種群，▩:「神力」近縁品種群からの由来を示す。

構造解析により分類された集団から代表的品種を選抜するとともに，さらに詳細にDNA多型を網羅できる品種を追加する方法で検討している。こうしたコアコレクションを選定し，遺伝子型に基づいた効率的な実用形質等の評価を行うことで，これまで解析が難しかった形質に関する遺伝子探索の道が開かれるものと期待している。

6.2 酒米ゲノムの解析

水稲においては，1998年から品種「日本晴」においてゲノム配列の解読が開始され，2004年にほぼ完全な解読が完了した[15]。その配列情報を基に，稲では約32,000個の遺伝子がゲノム上に存在していることが判ったが，実際の形質と遺伝子の関係を明らかにすることは，ポストゲノム研究における重要な課題の一つである。しかし，酒米に関しては心白形質を含め，醸造工程に関係する玄米の特性を制御する遺伝子はほとんど明確になっていないのが現状である。近年，次世代シークエンサーの普及に伴い，ゲノム解析の速度は飛躍的にスピードアップしている。東京農業大学生物資源ゲノム解析センターではこの次世代シークエンサーを用いて，「雄町」ゲノム解読を完了した[16]。このゲノム情報を基にすでに明らかとなっている「日本晴」ゲノムとの比較から，132,462ヶ所の一塩基多型(SNPs)，16,448ヶ所の挿入変異および19,318ヶ所の欠失変異を検出し，すでに，データベースとしてホームページ上（NGRC_Rice_Omachi, http://www.nodai-genome.org/oryza_sativa_en.html）で公開している（第7図）。同センターでは検出感度の高いSNPsマーカーを選定してタイピングアレイを作成し，筆者らの集団構造解析に基づくコアコレクションのゲノムタイピングにより，酒米品種集団に特有のハプロタイプの検出と，酒米に特徴的な形質に関与する候補遺伝子の検索を行う計画を進めている。

6.3 醸造適性形質の遺伝子解析

心白形質も含めて，酒米特有の形質発現を制御する遺伝子機能を解析するには，玄米に関する形質の遺伝的な特殊性を考慮する必要がある。すなわち，胚乳形質については，雑種個体の後代種子における胚乳は植物特有の遺伝様式が見られること，また，その種子（玄米）は着生している母体とシンク・ソースの関係があり，遺伝的な評価が非常に難しいことが挙げられる。その解決策としては，雑種後代から自殖を数世代に渡って繰り返した組換え近交系（RILs），あるいは花粉などを培養した倍化植物による倍化半数体集団

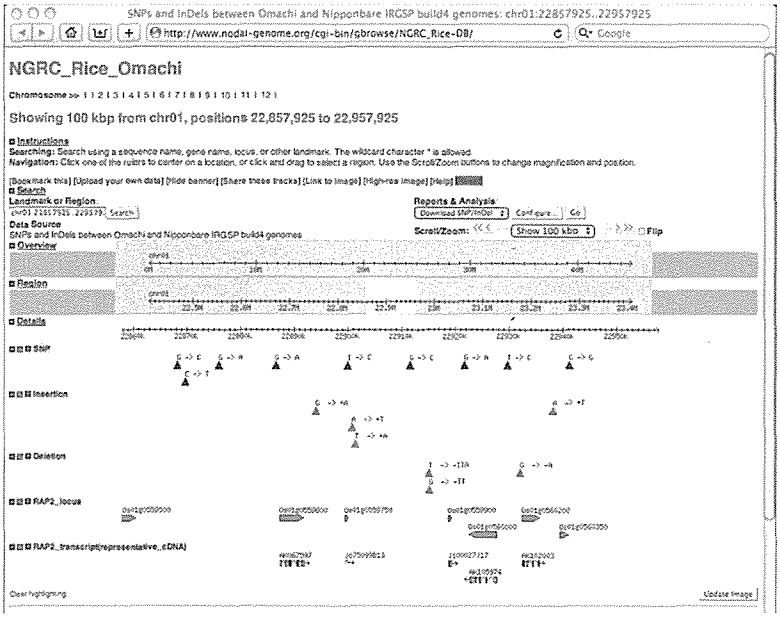


図7図 東京農業大学生物資源ゲノム解析センター ホームページの「雄町」ゲノム遺伝子情報データベースの表示画面

(DHLs) など遺伝的に固定した雑種集団を用いて遺伝解析を行う手法が取られてきた。筆者らはこれまで「レイホウ」と「山田錦」のF_1の葯培養から得たDHLsを用いて粒大や心白形質についての遺伝解析を行い，第12染色体上に量的形質遺伝子座（QTL）があることを報告している[17]。さらに，この集団に対して追加的なDNAマーカーの解析を行った結果，さらに効果が大きいQTLとともに複数の比較的効果の小さいQTLの存在をみいだしている（未発表）。このように心白形質についても幾つかの遺伝子が明らかとなっているが，まだ未知の遺伝子が存在することや，遺伝的背景が異なれば，その効果に違いがあることも想定される。しかし，新たに実験集団を作成してQTL解析を繰り返すことは多大な時間と労力を必要とする。近年，ゲノムワイド関連解析（GWAS）という手法を用いることにより，実験集団を作成しなくても目的とする遺伝子の位置を推定する手法が植物においても普及しつつある[18]。この方法はもともと，人の遺伝子病や家畜の改良などに対する遺伝解析の手法として開発されたものである。GWASも基本的にはQTL解析と同様DNAマーカーと形質との相関関係を解析する手法ではあるが，純粋な分離集団を対象としないため，検定の多重性や集団の構造化を回避しなければ遺伝子の検出が正確に実施できない問題があるが，上述の集団構造解析の結果を考慮することで，これらの問題を解決することが可能となる[19,20]。今後，SNPsマーカーを用いたゲノムタイピングにより飛躍的に検出精度を高めることが期待される。一方，酒米品種の醸造適性については全国統一分析法により実施されてきたが，これまで蓄積されてきた酒米品種に関するデータをこのGWASに適用できれば，醸造適性に関する遺伝子の解析を大きく進めることが期待できる。

7. おわりに

近年，各地で育成された酒米品種は，個々の醸造適性については優れた特性を有するものが少なくない。しかし，実際には醸造上の経験に基づく評価が蓄積されている品種あるいは産地銘柄が優先されているのが実情である。それ故に，新たな品種を育成し，普及するには酒造メーカーと産地との一体的な取り組みが不可欠となる。今後，DNA解析技術の普及により，解析コストの低減化が進めば，多項目の特性や多数の遺伝子の相互作用を総合的に評価する手法として，マイクロアレイ等によるゲノムワイドタイピングを行うことで，選抜効率を飛躍的に高めることが期待でき，将来，地域の特徴を生かした酒米育種に大きく貢献できるものと確信している。

最後に，昨年3月11日に起こった東北地方太平洋沖地震から一年以上が経過しました。被災地域は多彩な酒蔵が立地する地域でもあり，甚大な被害を被られた米生産農家や酒造メーカーの方々のために，一日も早い復興と，被災前にもました発展を祈念して止まないことを，ここに申し添えておきたい。

謝辞

本稿をまとめるに当たり，広島県穀物改良協会の土屋隆生事務局長並びに兵庫県立農林水産技術総合センター酒米試験地の池上勝主任研究員に貴重なご意見等を賜りましたことを感謝致します。また，情報の紹介を快く許可してくださった東京農業大学の若狭暁教授に感謝致します。

〈兵庫県立農林水産技術総合センター〉

引用文献

1) 岩野君夫，中沢伸重，伊藤俊彦，高橋仁，上原康樹，松永隆司：醸協，**97**（7），552-528（2002）
2) M. Okuda, K. Hashizume, I. Aramaki, M. Numata, M. Joyo, N. Goto-Ymamoto, S. Mikami: *J. Appl. Glycosci.* **56**, 185-192（2009）
3) 飯田修一，春原嘉弘，出田 収　松下 景，前田英郎，根本 博，石井卓朗，吉田泰二，中川宣興，坂井 真，古川幸子，水間智哉，清川良文，若井芳則：近畿中国四国農業研究センター研究報告 8, 45-62（2009）
4) 加藤茂苞：農事試験場特別研究報告25号（1908）
5) 池　隆肆：稲の銘，オリエンタル印刷株式会社（1974）
6) 嵐　喜一：近世稲作技術史（1975）
7) 池上　勝，三好昭宏，吉田晋弥：近畿作育研究 **48**, 41-45（2003）
8) 田中終太郎：酒の科学　羽田書店（1947）
9) 池上　勝，三好昭宏，世故晴海，渋谷幾夫，西田清和：兵庫農技総セ研報（農業）**53**, 37-50

(2005)
10) S. YOSHIDA, M. YAMASAKI, M. IKEGAMI, T. ISHII, O. KAMIJIMA: *Breeding Sci.* (submitted)
11) J. K. PRICHARD, M. STEPHENS, P. DONNELLY: *Genetics* **155** (2), 945-959 (2000)
12) 森脇　勉：農業技術 **58** (12), 37-40 (2003)
13) Y. KOJIMA, K. EBANA, S. FUKUOKA, T. NAGAMINE M. KAWASE: *Breed. Sci.* **55** (4), 431-440 (2005)
14) K. EBANA, Y. KOJIMA, S. FUKUOKA, T. NAGAMINE, M. KAWASE: *Breed. Sci.* **58** (3), 281-291 (2008)
15) INTERNATIONAL RICE GENOME SEQUENCING PROJECT. *Nature* **436**, 793-800 (2005)
16) Y. ARAI-KICHISE, Y. SHIWA, H. NAGASAKI, K. EBANA, H. YOSHIKAWA, M. YANO, K. WAKASA: *Plant Cell Physiol.* **52** (2), 274-282 (2011)
17) S. YOSHIDA, M. IKEGAMI, J. KUZE, K. SAWADA, Z. HASHIMOTO, T. ISHII, C. NAKAMURA, O, KAMIJIMA: *Breed. Sci.* **52** (4), 309-317 (2002)
18) T. H. MEUWISSEN, B. J. HAYES, M. E. GODDARD: *Genetics*, **157** (4), 1819-1829 (2001)
19) J. K. PRICHARD, P. DONNEY: *Theol. Popul. Biol.* **60** (3) : 227-237 (2001).
20) J. YU, G. PRESSOIR, W. H. BRIGGS, I. V. BI, M. YAMASAKI, J. F. DOEBLEY, M. D. MCMULLEN, B. S. GANT, D. M. NIELSEN, J. B. HOLLAND, S. KRESOVICH, E. S. BUCKLER: *Nature Genetics* **38**: 203-208 (2006).