

## インド型イネに関する収量性関連遺伝子の同定と改良

誌名	育種学研究 = Breeding research
ISSN	13447629
著者	藤田, 大輔
巻/号	20巻2号
掲載ページ	p. 180-184
発行年月	2018年12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



## 特集記事

# インド型イネに関する収量性関連遺伝子の同定と改良

藤田大輔

佐賀大学農学部, 佐賀県佐賀市本庄町 1, 〒 840-8502

## Improvement and identification of genes for yield related traits in Indica-type rice

Daisuke Fujita

Faculty of Agriculture, Saga University, Honjomachi, Saga 840-8502, Japan

### キーワード

インド型イネ, 収量性, 1 穂粒数, QTL 解析, 高精度連鎖解析, DNA マーカー選抜育種

### はじめに

イネ (*Oryza sativa* L.) は, 世界人口の約半数が主食としている作物である。米の全世界生産量約 6 億トンのうち, 90%以上がアジアにおいて生産・消費されており, 多くのアジア諸国において基幹作物となっている。しかしながら, 発展途上国における急激な人口増加と, 経済発展による耕地面積の減少により, 2035 年までに, イネの生産量を約 26%増加する必要がある (Seck *et al.* 2012)。世界的なイネの生産量を増加するために, 1960 年代のイネの緑の革命以降, 短稈品種が広まり, その後, ハイブリッドライスや, 超多収品種開発により, イネの収量性の改良の試みが行われてきた。イネの収量性を改良するために, 1990 年代前半, 国際稲研究所 (International Rice Research Institute: IRRI) において New Plant Type (NPT) 品種の作出が始められた (Peng *et al.* 1999)。その後, 中国でスーパーハイブリッドライスの育成やアジア各国での多収品種の開発が進められている。

これまで, 分子生物学の手法・解析の進歩により, 多収性イネ品種が保有する収量構成要素 (粒数・粒重・穂数・登熟歩合) に関する遺伝子座が特定されており, 粒数や粒重に関わる遺伝子座が単離されている。イネの粒数に関する遺伝子として, *GN1A*, *DEP1*, *AP01*, *WFP*, *TAW1* (Ashikari *et al.* 2005, Huang *et al.* 2009, Ikeda-Kawakatsu *et al.* 2009, Miura *et al.* 2010, Yoshida *et al.* 2013) などが, 粒重に関しては, *GW2*, *GS3*, *qSW5/GW5*, *GS5*, *TGW6*, *GW6a*, *GW8* (Song *et al.* 2007, 2015, Fan *et al.* 2006, Shomura *et al.* 2008, Weng *et al.* 2008, Li *et al.* 2011, Ishimaru *et al.* 2013, Wang *et al.* 2012) などの遺伝

子が単離されている。これらの多くの研究は, 日本型イネの収量性の改良について検証されているが, インド型イネの収量性の改良に関わる遺伝子座は, あまり報告されていない。

1984 年から, 日本政府による国際稲研究所への拠出金をもとに, 日本-IRRI 共同研究プロジェクトが実施されてきた。1つのプロジェクトの期間は, 約 5 年間であり, 国際農林水産業研究センターから, 育種学や作物学, 生理学, 土壌学を専門とする研究者がプロジェクトに従事してきた。1980 年代後半までの第 1 期プロジェクトの育種課題において, 白葉枯れ病抵抗性遺伝子の準同質遺伝子系統が作出されている。1990 年代前半までの第 2 期プロジェクトにおいて, ツングロ病抵抗性遺伝子を保有する系統の作出, 1990 年代後半の第 3 期プロジェクトにおいて, いもち病抵抗性遺伝子を保有する準同質遺伝子系統の作出とインド型品種の収量性を改良した系統の作出, 2000 年代初めの第 4 期プロジェクトにおいて, それらの固定系統の選抜と評価を継続して行ってきた。2005 年から固定系統の遺伝子型解析や表現型の詳細な解析が始まった。1980 年代からの継続した共同研究プロジェクトにより, 日本人研究者が整備してきた実験設備や圃場, 指導してきた現地スタッフが継続して働いており, 材料育成や基礎研究を取り組む環境が整っていた。

本稿では, これらの過去の研究プロジェクトの研究基盤や作出した材料を礎にして, 日本-IRRI 共同研究プロジェクトで実施されてきたインド型イネの農業特性の改良に関わる遺伝子座の同定と育種の利用について紹介する。

### 1. NPT 品種由来の戻し交雑系統群の作出と解析

イネの収量性を改良するために, 1990 年代前半, 国際稲研究所において NPT 品種の作出が進められた。NPT 育

種では、大穂や広い葉身、少分げつ性などの特性を保有する熱帯日本型イネと半矮性のインド型イネを交雑し、穂重型の草型を持つ系統が選抜・固定された。育成した NPT 品種は、両親の特性（大穂や広い葉身、少分げつ性、半矮性）を保有していたが、登熟歩合が低く期待したほどの収量が得られず、病害虫に対して感受性であった。1990 年代、日本-IRRI 共同研究プロジェクト（第 3 期）において、いもち病抵抗性や害虫抵抗性があるインド型改良品種 IR 64 の収量性を改良するために、NPT 品種と交雑した。この IR 64 と NPT 9 品種（IR 65600-87-2-2-3（以降 YP1 とする）、IR 65598-112-2（YP3）、IR 65564-2-2-3（YP4）、IR 69093-41-2-3-2（YP5）、IR 69125-25-3-1-1（YP6）、IR 66215-44-2-3（YP8）、IR 68522-10-2-2（YP9）、IR 71195-AC1（YP10）、IR 66750-6-2-1（YP11））を交雑し、育成された F<sub>1</sub> に IR 64 を 3 回連続戻し交雑した後自殖を重ね、固定系統を作出した。これらの NPT 品種の育成親として、インドネシア原産の熱帯日本型品種と短程のインド型品種が交雑されている。YP1 には熱帯日本型品種として Ketan Lumbu, YP3 には Genjah Wangkal, YP4 には Bali Ontjer, YP5 と YP6 には Ketan Lumbu と Gundil Kuning, YP8 には Gaok, YP9 には Daringan, YP10 には Pring, YP11 には Sri Kuning が用いられている。戻し交雑の各世代において、NPT 品種の特徴を持つ個体（葉身幅や穂長、籾重など）が選抜され、BC<sub>3</sub>F<sub>1</sub> 以降に、自殖を 7 回以上繰り返して収量関連特性に特徴のある染色体断片置換系統が選抜・固定された。計 313 系統が育成され、各供与親由来の系統は、YP1 由来の 36 系統、YP3 由来の 23 系統、YP4 由来の 45 系統、YP5 由来の 56 系統、YP6 由来の 29 系統、YP8 由来の 29 系統、YP9 由来の 16 系統、YP10 由来の 39 系統、YP11 由来の 40 系統から構成されている。これらの 9 つの系統群に関して、2005 年雨季、2006 年乾季、2006 年雨季、2007 年乾季において、農業形質（出穂性と稈長、穂長、葉身長、葉身幅、穂数、1 穂籾数、100 粒重）を調査した

ところ、各系統群において特徴的な形質が分離する傾向がみられた。特に、出穂性、稈長、1 穂籾数、籾重、葉身幅、葉身長に関しては、9 つの系統群ごとに、異なる変異がみられた（Fujita *et al.* 2009）。

育成された 9 つの NPT 品種由来の戻し交雑自殖系統 313 系統に関して、457 個の SSR マーカーを用いて遺伝子型の解析を行った。それらの多型のある SSR マーカーから全染色体を網羅するように配置した約 150 個の SSR マーカーを用いて、各系統の遺伝子型を調査した。その結果、染色体 4 長腕部分、染色体 5 動原体付近において、9 つの系統群のうち、いくつかで共通して染色体断片が導入されている傾向がみられた。染色体 4 長腕部分は、YP4, YP5, YP8, YP9, YP11 において、染色体 5 動原体の領域は、YP1, YP3, YP5, YP9, YP10 で共通して NPT 品種由来の遺伝子型を検出した。また、NPT 品種由来の染色体断片の置換が確認された領域は、各系統群内での分離比がおおよそ 1:1 に適合していた。このことから、NPT 品種が異なる各系統群は、戻し交雑自殖集団と同等の遺伝的特性を持っており、集団規模の小さい戻し交雑自殖集団として遺伝解析を行った。

313 系統の農業形質と NPT 品種由来の置換断片との関係性を調べるために、分散分析を行った。その結果、農業形質（出穂性、稈長、穂長、葉身長、葉身幅、穂数、1 穂籾数、100 粒重）に関する 54 個の QTL を検出した。その内訳は、出穂性に関する 7 つの QTL、稈長に関する 8 つの QTL、穂長に関する 6 つの QTL、葉身長に関する 4 つの QTL、葉身幅に関する 8 つの QTL、穂数に関する 3 つの QTL、1 穂籾数に関する 11 つの QTL、100 粒重に関する 7 つの QTL であった。特に、複数の NPT 品種由来の戻し交雑集団において、染色体 4 長腕に多数の農業形質に関する QTL を検出した。この QTL は、特に、葉身幅と葉身長、1 穂籾数との関連性が高く、穂数、稈長、穂長、100 粒重と関連性がみられる場合もあり、農業形質に大きな影響をもたらす QTL と推測された。さらに、

表 1. IR 64 との交雑に用いた NPT 品種、戻し交雑自殖系統数、検出した QTL および育成した準同質遺伝子系統

NPT 品種	略称	NPT 品種の親 (アンダーラインは熱帯日本型品種)	戻し交雑 自殖 系統数	検出した QTL	育成した準同質遺伝子系統
IR 65600-87-2-2-3	YP1	Shen Nung 89-366, <u>Ketan Lumbu</u>	36	<i>qDTH8.1-yp1</i> <i>qGW5.1-yp1</i>	IR 64-NIL7 IR 64-NIL14
IR 65598-112-2	YP3	Shen Nung 89-366, <u>Genjah Wangkal</u>	23	<i>qDTH6.1-yp3</i> <i>qTSN12.1-yp3</i>	IR 64-NIL8 IR 64-NIL1
IR 65564-2-2-3	YP4	NO 11, <u>Bali Ontjer</u>	45	<i>qTSN4.1-yp4</i> <i>qTSN12.2-yp4</i>	IR 64-NIL2 IR 64-NIL12
IR 69093-41-2-3-2	YP5	Shen Nung 89-366, <u>Ketan Lumbu, Gundil Kuning</u>	56	<i>qTSN4.2-yp5</i> <i>qGW5.2-yp5</i> <i>qLLnpt-1</i>	IR 64-NIL3 IR 64-NIL15
IR 69125-25-3-1-1	YP6	Shen Nung 89-366, <u>Ketan Lumbu, Gundil Kuning</u>	29	<i>qDTH11.1-yp6</i>	IR 64-NIL9
IR 66215-44-2-3	YP8	<u>Gaok</u> , Chir 87-3-1, Moroberekan, Palawan	29	<i>qDTH2.1-yp8</i> <i>qTSN4.3-yp8</i> <i>qFLL2.1-yp8</i> <i>qFLL4.1-yp8</i> <i>qFLW4.1-yp8</i> <i>qFSN4.1-yp8</i>	IR 64-NIL19 IR 64-NIL4
IR 68522-10-2-2	YP9	Moroberekan, Shen Nung 89-366, <u>Daringan</u>	16	<i>qTSN4.4-yp9</i> <i>qLWnpt-4b</i>	IR 64-NIL5
IR 71195-AC1	YP10	Shen Nung 89-366, <u>Pring</u> , Akihikari, Cnax 1419-37-2-3-4, Mee Nteri	39	<i>qGW5.3-yp10</i> <i>qDTH6.3-yp10</i>	IR 64-NIL16 IR 64-NIL20
IR 66750-6-2-1	YP11	Shen Nung 89-366, <u>Sri Kuning</u>	40	<i>qTSN4.5-yp11</i> <i>qLWnpt-4a</i>	IR 64-NIL6

NPT 品種は、大きな穂と葉身の特性を持っており、染色体 4 長腕の QTL がこれらの特性を支配している可能性が示唆された。

## 2. NPT 品種由来の農業形質に関する QTL 解析と NIL 作出

戻し交雑自殖系統において、到穂日数、1 穂粒数、粒重に関して特徴的だった系統に IR 64 を交雑し、得られた F<sub>1</sub> を自殖した F<sub>2</sub> 集団 (BC<sub>4</sub>F<sub>2</sub> 相当) を QTL 解析に用いた。早生に関する QTL として染色体 8 に *qDTH8.1-yp1* を、晩生に関する QTL として染色体 6 に *qDTH6.1-yp3* を、染色体 11 に *qDTH11.1-yp6* を、染色体 2 に *qDTH2.1-yp8* を検出した。また、染色体 6 に早生に関する *qDTH6.3-yp10* を検出した。

また、染色体 4 の 1 穂粒数に関する QTL を保有する戻し交雑自殖系統由来の 5 つの分離集団 (YP4, YP5, YP8, YP9, YP11 由来) を用いて、QTL 解析を行ったところ、同じ領域に葉身幅と 1 穂粒数に関する QTL を検出した。各分離集団から検出した QTL をそれぞれ *qTSN4.1-yp4*, *qTSN4.2-yp5*, *qTSN4.3-yp8*, *qTSN4.4-yp9*, *qTSN4.5-yp11* と名付けた。YP9 由来の分離集団から *qTSN4.4-yp9* の置換マッピングを行い、この 1 穂粒数と葉身幅に関する QTL の領域を 398 kbp に特定した (Fujita *et al.* 2012)。同様に、戻し交雑自殖系統由来の分離集団 (YP3 と YP4 由来) から、1 穂粒数に関する QTL を染色体 12 に検出した。これらの QTL は、*qTSN12.1-yp3*, *qTSN12.2-yp4* と名付けた (Sasaki *et al.* 2017)。高精度連鎖解析により、QTL の領域を 92 kbp に特定した。

また、戻し交雑自殖系統由来の分離集団 (YP1, YP5, YP10 由来) から、染色体 5 に粒重に関する QTL を検出した。これらの QTL は、*qGW5.1-yp1*, *qGW5.2-yp5*, *qGW5.3-yp10* と名付け、*qSW5* とほぼ同じ領域に検出された。さらに、葉身幅と葉身長に関する QTL も同様に検出した。葉身長に関する 3 つの QTL は、それぞれ染色体 2 に *qFLL2.1-yp8*, 染色体 4 に *qFLL4.1-yp8*, 染色体 1 に *qLLnpt-1* を検出した (Farooq *et al.* 2010, Tagle *et al.* 2016)。葉身幅に関する 4 つの QTL は、それぞれ染色体 2 に *qLWnpt-2*, 染色体 4 に *qFLW4.1-yp8*, *qLWnpt-4a*, *qLWnpt-4a* を検出した。

各戻し交雑自殖系統群のうち、YP6 以外の系統群においては、NPT 品種由来の粒重、もしくは 1 穂粒数に関する QTL を保有する系統がみられる。穂数型である IR 64 の収量性を改良する上で、これらの 2 つの粒重と 1 穂粒数に関する QTL は重要であることが示唆される。

これらの農業形質に関する QTL を保有する準同質遺伝子系統 (near isogenic line: NIL) を育成した。IR 64 を遺伝的背景とし、NPT 品種由来の農業形質に関する QTL を保有する NIL を 20 系統作出し、NIL の農業形質に関して評価を行った。

出穂性の QTL に関しては、*qDTH8.1-yp1* を保有する IR 64-NIL7, *qDTH6.1-yp3* を保有する IR 64-NIL8, *qDTH11.1-yp6* を保有する IR 64-NIL9, *qDTH2.1-yp8* を保有する IR 64-NIL19, *qDTH6.3-yp10* を保有する IR 64-NIL20 を作出した。早生に関する QTL を保有する IR 64-NIL7 では、IR 64 よりも稈長と穂長が短くなり、晩生の QTL を保有する IR 64-NIL8 と IR 64-NIL9 では、稈長や葉身幅が増加する傾向がみられた (Fujita *et al.* 2011)。

また、染色体 4 の 1 穂粒数に関する QTL に関して、*qTSN4.1-yp4* を保有する IR 64-NIL2, *qTSN4.2-yp5* を保有する IR 64-NIL3, *qTSN4.3-yp8* を保有する IR 64-NIL4, *qTSN4.4-yp9* を保有する IR 64-NIL5, *qTSN4.5-yp11* を保有する IR 64-NIL6 を作出し、穂の構造に関して解析を行った。これらの NIL では、2 次枝梗数が IR 64 よりも増加し、粒数が増加する傾向があった (Fujita *et al.* 2012)。さらに、これらの 5 系統に関して農業形質を調査したところ、稈長、穂長、葉身幅が増加する傾向がみられた (Tagle *et al.* 2016)。染色体 12 の 1 穂粒数に関する QTL に関して、*qTSN12.1-yp3* を保有する IR 64-NIL1 と *qTSN12.2-yp4* を保有する IR 64-NIL12 を作出した。*qTSN12.2-yp4* を保有する IR 64-NIL12 を用いた収量試験では、雨季と乾季の両シーズンにおいて、収量が増加する傾向がみられた。また、粒数の増加は、1 次枝梗数と 2 次枝梗数の増加に起因することが明らかとなった。さらに、*qTSN4* と同様に、稈長、葉身長、葉身幅が増加する傾向がみられた。さらに、染色体 5 の粒重の QTL に関して、*qGW5.1-yp1* を保有する IR 64-NIL14, *qGW5.2-yp5* を保有する IR 64-NIL15, *qGW5.3-yp10* を保有する IR 64-NIL16 を作出した。これらの NIL に関して粒形を調査したところ、*qSW5* と同様に粒幅と粒厚が増加する傾向がみられた。

## 3. 1 穂粒数増加に関わる遺伝子 SPIKE の特定

染色体 4 長腕に座乗する 1 穂粒数や葉身幅の増加に関する遺伝子を特定するために、高精度連鎖解析を行った。7996 個体の分離集団から、RM5503 と RM6909 を用いて組換え個体を選抜した。選抜した組換え個体の後代から、遺伝子型がホモに固定した個体を選抜し、葉身幅と 1 穂粒数の評価を行った。これらの遺伝子型データと表現型のデータから、この遺伝子の候補領域を 18 kbp に特定した。特定した領域には、3 つの遺伝子が予測されており、そのうちの 1 つが、*NALI* (*NARROW LEAF 1*) であった。これらの遺伝子の発現解析を行ったところ、幼穂において、*NALI* のみが発現していたことから、候補遺伝子と考えられた。アグロバクテリウム法により、この候補遺伝子の cDNA を IR 64 へ導入した遺伝子組換え植物を作出し、農業形質を評価したところ、1 穂粒数と葉身幅の増加を確認した (Fujita *et al.* 2013)。さらに、T0 の植物体において、導入した遺伝子のコピー数が増加するにつれて、粒数増加や葉身幅が増加する傾向がみられた。ま

た、RNA 干渉によりこの遺伝子の発現を抑制したところ、1 穂粒数と葉身幅の減少が確認され、*NAL1* が 1 穂粒数と葉身幅増加に関わる遺伝子座であることが推定された。その表現型の特長から原因遺伝子を *SPIKE* と命名した。また、*NAL1* の突然変異体の Fn188 を九州大学農学研究院植物育種学研究室から分譲していただき、これらの 1 穂粒数や葉身幅を調査したところ、RNA 干渉により作出された植物体と同様の形態形質を示した。*NAL1* について、IR 64 と IR 64-NIL5 のアミノ酸配列を比較したところ、計 3 か所において、アミノ酸置換がみられた。最近の研究において、*NAL1* の 233 番目のアミノ酸がアルギニンからヒスチジンに置換が、葉身幅に関する原因変異であることがわかった (Taguchi-Shiobara *et al.* 2015)。

熱帯日本型品種起源で NPT 品種由来の *SPIKE* による 1 穂粒数と収量の関係性を明らかにするために、*SPIKE* の準同質遺伝子系統を育成し、計 4 シーズンにわたって、フィリピン・国際稲研究所において、収量試験を行った。雨季・乾季の各 2 シーズンにおいて、IR 64 よりも収量の増加がみられた。収量が増加する要因に関して明らかにするために、*SPIKE* が導入された NIL を用いて収量構成要素を調査した。IR 64 と比較して、1 穂粒数や登熟歩合が増加する傾向がみられたが、一方で 1 株あたりの穂数や 1000 粒重は減少していた。すべてのシーズンにおいて、*SPIKE* により安定して葉身幅が増加し、登熟歩合・1 穂粒数が増加し、収量が増加する傾向がみられた。しかしながら、施肥条件（窒素量など）や栽培条件（栽植密度）によって、*SPIKE* による収量の増加は影響を受ける傾向があり、最適栽培環境を特定する必要がある。*SPIKE* の領域に粒数増加のみられた QTL を保有する NIL を用いて、アミノ酸配列を比較したところ、YP4、YP8、YP9 由来の NIL では、*NAL1* が Type IV' の対立遺伝子に、YP5、YP11 は、1 つのアミノ酸置換がみられ、異なる対立遺伝子であることがわかった。

#### 4. *SPIKE* の導入によるインド型イネ品種の収量性の改良

インド型イネ IR 64 は、1980 年代に育成された品種であり、近年育成された品種の遺伝的背景において、*SPIKE* の効果がみられるかは不明瞭であった。そのため、2000 年代初めに国際稲研究所で育成され、フィリピンで品種登録されたインド型改良品種である IRRI 146 を用いて、*SPIKE* の効果の検証を行った。*NAL1* の領域に関して Type IV' の対立遺伝子を保有する YP4 と IRRI 146 を交雑し、3 回連続戻し交雑を行い、マーカー選抜により目的の遺伝子が入った個体を選抜した。また、選抜した個体に関して、遺伝的背景に関して SSR マーカーを用いて調査し、遺伝的背景が IRRI 146 に近似した個体を選抜し、*SPIKE* の領域の染色体断片が YP4 に置換した系統を作出した。この *SPIKE* が導入された系統は、IRRI 146 よりも 1 m<sup>2</sup> あ

たりの粒重が重く、1 穂粒数や葉身幅が増加する傾向がみられた。近年育成された品種においても *SPIKE* は、収量増加の効果をもたらすことを確認した。

さらに、熱帯アジア地域のインド型イネの収量関連形質を改良した育種素材の開発を目指し、熱帯アジア地域で広く栽培されているインド型イネ 5 品種 (Type I の対立遺伝子を保有する Swarna と BR11, PSB Rc18, TDK1, Ciherang) を対象に、DNA マーカー選抜育種により *SPIKE* を導入した。Swarna と BR11 は、インドとバングラデシュの栽培品種であり、PSB Rc18, TDK1, Ciherang は、それぞれフィリピン、ラオス、インドネシアの栽培品種である。Type IV' の対立遺伝子を保有する YP9 とインド型イネ品種を交雑した F<sub>1</sub> に、インド型イネ品種を 3 回連続戻し交雑し、各世代においてマーカー選抜を行い、熱帯日本型イネ品種由来の *SPIKE* を保有する固定系統を作出した。染色体全域を網羅するように配置された SSR マーカーを用いて、遺伝的背景を調査し、反復親と遺伝的に類似した個体を選抜し、*SPIKE* を保有する 5 つの系統を作出した。これらの作出系統の評価を行った結果、*SPIKE* により葉身幅と 1 穂粒数が有意に増加した。これらの 5 品種は、異なる草型や粒数を保有する系統であり、1 穂粒数が 100 粒から 250 粒までの幅がみられる。しかしながら、これらすべての系統において、*SPIKE* の効果である葉身幅の増加と 1 穂粒数増加がみられた。

#### 5. おわりに

SNP データベース (<http://snp-seek.irri.org/>) を用いて、*SPIKE* の品種間の対立遺伝子の変異を調査したところ、温帯日本型・熱帯日本型イネとインド型イネの対立遺伝子間でアミノ酸配列の差異がみられた。インド型イネでは、*SPIKE* と異なる対立遺伝子を保有することから、温帯日本型・熱帯日本型イネが保有する *SPIKE* をインド型イネへ導入することにより、インド型品種の収量性を改善できる可能性がある。しかしながら、収量は、様々な環境要因や他の収量関連形質の遺伝子座により相互作用を受けるため、一概に *SPIKE* により収量が増加するかどうか不明である。特に、多肥条件や異なる環境下で栽培した場合、*SPIKE* による増収の効果が表れ難くなる場合があり、今後、*SPIKE* により収量が増加する環境や栽培条件に関して、詳細に研究を進める必要がある。

#### 謝辞

本研究は、長期間にわたる多くの方々のご協力とご支援をもとに行われており、日本-IRRI 共同研究プロジェクト関係者とすべての共同研究者の皆様へ感謝の意を表します。研究材料の育成に関わられた井邊時雄博士、加藤浩博士、福田善通博士、小林伸哉博士、石丸努博士、高井俊之博士、小出陽平博士、佐々木和浩博士に感謝の

意を表します。また、国際稲研究所の Inez Hortense Slamet-Loedin 博士, Kurniawan Rudi Trijatmiko 博士, Nikolaos Tsakirpaloglou 博士に感謝の意を表します。研究材料を提供していただいた九州大学の吉村淳教授, 安井秀准教授に深く感謝致します。

## 引用文献

- Ashikari, M., H. Sakakibara, S. Lin, T. Yamamoto, T. Takashi, A. Nishimura, E.R. Angeles, Q. Qian, H. Kitano and M. Matsuoka (2005) *Science* 309: 741–745.
- Fan, C., Y. Xing, H. Mao, T. Lu, B. Han, C. Xu, X. Li and Q. Zhang (2006) *Theor. Appl. Genet.* 112: 1164–1171.
- Farooq, M., A.G. Tagle, R.E. Santos, L.A. Ebron, D. Fujita and N. Kobayashi (2010) *J. Integr. Plant Biol.* 52: 578–584.
- Fujita, D., R.E. Santos, L.A. Ebron, M.J. Telebanco-Yanoria, H. Kato, S. Kobayashi, Y. Uga, E. Araki, T. Takai, H. Tsunematsu *et al.* (2009) *Field Crops Res.* 114: 244–254.
- Fujita, D., R.E. Santos, L.A. Ebron, Y. Fukuta and N. Kobayashi (2011) *Plant Breed.* 130: 526–532.
- Fujita, D., A.G. Tagle, L.A. Ebron, Y. Fukuta and N. Kobayashi (2012) *Breed. Sci.* 62: 18–26.
- Fujita, D., K.R. Trijatmiko, A.G. Tagle, M.V. Sapaasap, Y. Koide, K. Sasaki, N. Tsakirpaloglou, R.B. Gannaban, T. Nishimura, S. Yanagihara *et al.* (2013) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 20431–20436.
- Huang, X., Q. Qian, Z. Liu, H. Sun, S. He, D. Luo, G. Xia, C. Chu, J. Li and X. Fu (2009) *Nat. Genet.* 41: 494–497.
- Ikeda-Kawakatsu, K., N. Yasuno, T. Oikawa, S. Iida, Y. Nagato, M. Maekawa and J. Kyozuka (2009) *Plant Physiol.* 150: 736–747.
- Ishimaru, K., N. Hirotsu, Y. Madoka, N. Murakami, N. Hara, H. Onodera, T. Kashiwagi, K. Ujiie, B. Shimizu, A. Onishi *et al.* (2013) *Nat. Genet.* 45: 707–711.
- Li, Y., C. Fan, Y. Xing, Y. Jiang, L. Luo, L. Sun, D. Shao, C. Xu, X. Li, J. Xiao *et al.* (2011) *Nat. Genet.* 43: 1266–1269.
- Miura, K., M. Ikeda, A. Matsubara, X. Song, M. Ito, K. Asano, M. Matsuoka, H. Kitano and M. Ashikari (2010) *Nat. Genet.* 42: 545–549.
- Peng, S., K.G. Cassman, S.S. Virmani, J. Sheehy and G.S. Khush (1999) *Crop Sci.* 39: 1552–1559.
- Sasaki, K., D. Fujita, Y. Koide, P.D. Lumanglas, R.B. Gannaban, A.G. Tagle, M. Obara, Y. Fukuta, N. Kobayashi and T. Ishimaru (2017) *J. Exp. Bot.* 68: 2693–2702.
- Seck, P.A., A. Diagne, S. Mohanty and M.C.S. Wopereis (2012) *Food Security* 4: 7–24.
- Shomura, A., T. Izawa, K. Ebana, T. Ebitani, H. Kanegae, S. Konishi, and M. Yano (2008) *Nat. Genet.* 40: 1023–1028.
- Song, X., W. Huang, M. Shi, M.Z. Zhu and H.X. Lin (2007) *Nat. Genet.* 39: 623–630.
- Song, X., T. Kuroha, M. Ayano, T. Furuta, K. Nagai, N. Komeda, S. Segami, K. Miura, D. Ogawa, T. Kamura *et al.* (2015) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112: 76–81.
- Tagle, A.G., D. Fujita, L.A. Ebron, M.J. Telebanco-Yanoria, K. Sasaki, T. Ishimaru, Y. Fukuta and N. Kobayashi (2016) *Crop J.* 4: 12–20.
- Taguchi-Shiobara, F., T. Ota, K. Ebana, T. Ookawa, M. Yamasaki, T. Tanabata, U. Yamanouchi, J. Wu, N. Ono, Y. Nonoue *et al.* (2015) *Genetics* 201: 795–808.
- Wang, S., K. Wu, Q. Yuan, X. Liu, Z. Liu, X. Lin, R. Zeng, H. Zhu, G. Dong, Q. Qian *et al.* (2012) *Nat. Genet.* 44: 950–954.
- Weng, J., S. Gu, X. Wan, H. Gao, T. Guo, N. Su, C. Lei, X. Zhang, Z. Cheng, X. Guo *et al.* (2008) *Cell Res.* 18: 1199–1209.
- Yoshida, A., M. Sasao, N. Yasuno, K. Takagi, Y. Daimon, R. Chen, R. Yamazaki, H. Tokunaga, Y. Kitaguchi, Y. Sato *et al.* (2013) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 767–772.