

水稻における出穂期遺伝子を利用した早生化改良育種の検討

石橋正文*・宮原克典・山口 修

極早生品種「夢つくし」や中生品種「ヒノヒカリ」といった福岡県の主要品種について、出穂期遺伝子 *Hd16* と *Hd18* の遺伝子型と出穂期の関係を調査した。その結果、*Hd16* と *Hd18* の遺伝子型がともに早生型であれば極早生、*Hd16* が早生型で *Hd18* が晩生型であれば早生、ともに晩生型であれば中生に区分された。次に、出穂期遺伝子を利用したマーカー選抜の可能性について検討するために、準同質遺伝子系統および戻し交配系統を材料に用いて、*Hd16* と *Hd18* の遺伝子型が出穂期に与える影響を調査した。その結果、*Hd16* の早生型単独では10日程度、*Hd18* の早生型単独では 2～ 5日程度、*Hd16* の早生型と *Hd18* の早生型の組合せでは12～15日出穂期を早進化できた。このことにより、「実りつくし」などの高温登熟耐性のある中生品種の熟期を「夢つくし」並みの熟期に改変することが可能であることが示された。

[キーワード: *Hd16*, *Hd18*, 育種, 水稻, 出穂期遺伝子]

Examination of Breeding Method for Modification to Early Heading Using Heading Genes in Rice. ISHIBASHI Masafumi, Katsunori MIYAHARA and Osamu YAMAGUCHI (Fukuoka Agriculture and Forestry Research Center, Chikushino, Fukuoka 818-8549, Japan) *Bull. Fukuoka Agric. For. Res. Cent.* 6:15-20 (2020)

It was shown that heading stages of major rice varieties cultivated in Fukuoka were closely related to two heading genes, *Hd16* and *Hd18*. If both *Hd16* and *Hd18* genotypes were early-type, the variety was classified as an extremely early variety, and if both were late-type, the variety was classified as a medium variety. In order to examine the possibility of marker assisted selection breeding methods using heading genes in extremely early-ripening rice variety breeding, we produced BC₂F₂ populations that included early-type *Hd16* and/or *Hd18*. As a result, it was found that for those including *Hd16* early-type alone heading stage development was accelerated by about 10 days, for *Hd18* early-type alone it was 2 to 5 days, and for *Hd16* early-type and *Hd18* early-type combined it was 12 to 15 days. In these populations, some lines that included both *Hd16* and *Hd18* early-types had accelerated heading stages equivalent to the extremely early variety ‘Yumetsukushi’. These results showed that modification of heading genes *Hd16* and *Hd18* might accelerate the ripening stage of medium varieties with high-temperature ripening tolerance to that of extremely early varieties.

[Key words: breeding, *Hd16*, *Hd18*, Heading gene, rice]

緒 言

出穂期は、水稻において品種の早晩性を決定する重要な形質の一つである。品種の早晩性は、共同乾燥施設の計画的な荷受けや経営体の収穫作業の分散等、生産現場にとっても注目されるべき特性となっている。福岡県においても、「コシヒカリ」、「夢つくし」に始まる極早生品種から、早生品種の「元気つくし」、中生品種の「ヒノヒカリ」や「実りつくし」といった熟期が異なる複数の品種を用いて、作期の分散や熟期ごとのブランド戦略に活用している。一方、近年、水稻の出穂期に関する遺伝情報の蓄積により、DNAマーカーを用いて出穂期を改変する育種が可能となっている(竹内ら 2008, 竹内 2013, 竹内ら 2013, 井手ら 2018)。水稻の出穂期に関連する遺伝子(出穂期遺伝子)は、現在、20を超える遺伝子が単離、同定されている。このうち、国内の栽培品種では、8つの出穂期遺伝子において変異が報告されている(Hori *et al.* 2016)。

筆者らは、先に、「コシヒカリ」と「ヒノヒカリ」間において変異が報告されている出穂期遺伝子 *Hd16* (Hori *et al.* 2013) と *Hd18* (Shibaya *et al.* 2016) に着目し、水稻育成中期世代系統における遺伝子型と出穂期の関連

性について報告し(石橋ら 2019)、極早生系統と中生系統を高い確率で選抜できる可能性があることを示した。このことは、例えば、高温登熟性とといった優れた特性を持つ早生品種の「元気つくし」や中生品種の「実りつくし」を交配親にした交雑集団から効率よく高温登熟性を持った極早生系統を選抜できる有効な手法の一つとなりうるものと考えられる。

本研究では、効率的な早生化育種技術を確立するため、福岡県の主要品種の出穂期と出穂期遺伝子の遺伝子型の関連性を明らかにするとともに、中生育成系統の準同質遺伝子系統や主要品種・系統の遺伝的背景を持つ戻し交配集団を用いて、出穂期遺伝子 *Hd16* と *Hd18* を利用した熟期の早進化育種技術について検討したので報告する。

材料および方法

1 県内主要品種の出穂期と出穂期遺伝子型の関係

供試品種には「コシヒカリ」、「夢つくし」(今林ら 1995)、「元気つくし」(和田ら 2010)および「ヒノヒカリ」(八木ら 1990)を用い、2016年 6月 9日に上記供試品種を22株 1区制で場内圃場水田(福岡県筑紫野市)に移植した。施肥、水管理およびその他の管理は慣行栽培に準じて実施した。出穂期は作物調査基準(2013)

に準じて調査し、達観で有効茎数の50%が出穂した日を出穂期とした。

2 準同質遺伝子系統を用いた出穂期遺伝子型の違いによる出穂期の変動

供試材料には、中生の育成系統「ちくし89号」を反復親とし、極早生品種「コシヒカリ環 1号」(安部ら2017)由来の*Hd16*, *Hd18*領域を持つ準同質遺伝子系統「NIL1」, 「NIL2-1」, 「NIL2-2」および「NIL2-3」を用いた(第3表 脚注参照)。「NIL1」は、交配親間に検出されるSNP(一塩基多型)を調査し、BC₃までSNPが「ちくし89号」型に置換している割合が高い個体を選抜し、最終的にNGS解析(次世代シーケンサー解析)でDNAの領域の98%が「ちくし89号」型となっていることを確認した。「NIL2-1」, 「NIL2-2」, 「NIL2-3」は、BC₂までSNPの置換率が72%以上高いものを選抜して交配を進め、BC₃で早生化した系統を選抜し、固定化した。上記供試系統を、2016~2017年に場内圃場水田(福岡県筑紫野市)に移植した。2016年は6月22日に22株1区制で移植した。施肥は大豆後作のため無施肥とし、水管理およびその他の管理は慣行栽培に準じて実施した。2017年は6月21日に100株2区制で移植し、管理は慣行栽培に準じて実施した。出穂期の調査は試験1に準じた。

3 戻し交配集団を用いた出穂期遺伝子型の違いによる出穂期の変動

供試材料には、戻し交配系統F₂集団を用いた。F₂集団の反復親には「元気つくし」, 「実りつくし」(和田ら2016), 育成系統である「ちくし92号」, 「ちくし89号」を用いた。「元気つくし」, 「実りつくし」, 「ちくし92号」には早生型の*Hd16*と*Hd18*の供与親として「夢つくし」を用い, 「ちくし89号」には本研究で作出した「NIL2-1」を早生型の*Hd16*の供与親として, 「NIL2-2」を早生型の*Hd18*の供与親として用いた。各集団とも2017年4月に交配を行い, 育成を開始した。「元気つくし」

を反復親とするF₂集団(集団A)は2017年12月までに2回戻し交配し, BC₂F₁種子34粒を得た。これを2018年1月に播種し, *Hd18*のヘテロ個体を選抜し, 自殖種子269粒を得た。「実りつくし」を反復親とするF₂集団(集団B)は, 2017年8月までに1回戻し交配し, BC₁F₁種子76粒を得た。これを2018年1月に播種し, *Hd16*と*Hd18*の2遺伝子がヘテロの個体を選抜し, 自殖種子154粒を得た。「ちくし92号」を反復親とするF₂集団(集団C)は, 2017年12月までに2回戻し交配し, BC₂F₁種子57粒を得た。これを2018年1月に播種し, *Hd16*のヘテロ個体を選抜し, 自殖種子195粒を得た。「ちくし89号」を反復親とするF₂集団(集団D)は, 「NIL2-1」と「NIL2-2」を2017年7月に交配して得られた種子を2018年1月に播種し, 自殖種子307粒を得た。

これら4つのF₂集団を, 2018年5月に播種し, 6月29日に各96株ずつ場内圃場水田に移植し, 遺伝子型および出穂日を調査した。出穂期遺伝子と出穂期の関係性の検討には, *Hd16*と*Hd18*の遺伝子型がそれぞれ早生型ホモもしくは晩生型ホモとなっている個体を用いた。施肥は基肥を5kg/10a(窒素量換算)とし追肥は行わなかった。その他の管理は慣行栽培に準じて実施した。出穂期はF₂集団においては, より正確に判定するために, 個体ごとに最初の穂の先端(芒は含まない)が止葉の葉鞘から現れた日(出穂始期)を出穂期として調査した。なお, 熟期の指標として「夢つくし」, 「元気つくし」, 「ヒノヒカリ」を用いて22株2区制とし, 全体の50%の穂が出穂した日を出穂期として調査した。

4 出穂期遺伝子*Hd16*, *Hd18*の遺伝子型の判定方法

玄米または葉より抽出したDNAを用い, SNPを判別できるように設計したプライマー(第1表)で増幅し, 3%アガロースゲルを用いた電気泳動画像で早生型, 晩生型を判定した。プライマーは各遺伝子のSNPを判別できるように1遺伝子につき4つのプライマーを適用する方法

第1表 出穂期遺伝子(*Hd16*, *Hd18*)に対するプライマー¹⁾

No.	プライマー名	プライマーの塩基配列 (5' to 3')
1	Hd16_GtoA_SNP01	GAAGCATCATCTGGTCAGCA
2	Hd16_GtoA_SNP02	TTACAGGGGAACAATTAGATACG
3	Hd16_GtoA_SNP03	AGTGGGCATGGACGCTAGT
4	Hd16_GtoA_SNP04	GGACAGAAGCAACACAGCAA
5	Hd18_57388CTPP_01F	CCAGATCCATGCTCCTGTCC
6	Hd18_57388CTPP_01R	GTCATCACCGGCATCCTCA
7	Hd18_57388CTPP_02F	GCCGAGCGGTTTCGC
8	Hd18_57388CTPP_02R	ACATCAACTTCGGCGTCTCC

- 1) プライマーは各遺伝子のSNPを判別できるように1遺伝子につき4つのプライマーを適用する方法(Saihas *et al.* 2016)を採用した。
*Hd16*用プライマー, No. 1, 2, 3, 4は野々上氏(現 次世代作物研 未発表)
*Hd18*用プライマー, No. 5, 6, 7, 8はShibaya *et al.* (2016)を参照した

(Saihas *et al.* 2016) を採用した。Hd16用プライマーはNo. 1, No. 2, No. 3, No. 4の 4つを用いた(野々上(現次世代作物研) 未発表)。Hd18用プライマーはNo. 5, No. 6, No. 7, No. 8の 4つを用いた(Shibaya *et al.* 2016)。増幅条件は、94℃ 2分, (94℃30秒, 62℃30秒, 72℃ 1分) ×35サイクル, 75℃ 5分とした。泳動条件は200 v 60分とし、泳動終了後エチジウムブロマイドで30分染色した。泳動画像により、Hd16は 180bp付近にバンドを持つものを「コシヒカリ」など早い熟期の品種が示す早生型(早生型)、300bp付近にバンドを持つ「ヒノヒカリ」などの遅い熟期の品種が示す晩生型(晩生型)とした。Hd18は 150bp付近にバンドを持つものを早生型、260bp付近にバンドを持つものを晩生型とした。

結 果

1 県内で作付けされている主要品種の出穂期遺伝子の遺伝子型

福岡県の主要品種の出穂期遺伝子と出穂期について第2表に示す。

極早生の「夢つくし」の出穂期遺伝子Hd16とHd18の遺伝子型は、ともに極早生の「コシヒカリ」と同じ早生型

であった。早生の「元気つくし」はHd16が早生型、Hd18は晩生型であった。中生の「ヒノヒカリ」は、Hd16、Hd18ともに晩生型であった。出穂期は「夢つくし」が 8月5日で「コシヒカリ」の 8月 4日より 1日遅かった。「元気つくし」は 8月10日で、「コシヒカリ」より 6日遅く、「ヒノヒカリ」は 8月20日で、「コシヒカリ」より16日遅かった。

2 準同質遺伝子系統および戻し交配系統を材料とした各遺伝子が出穂期に与える影響

準同質遺伝子系統の出穂期遺伝子と出穂期について第3表に示す。

「ちくし89号」の遺伝子型は、Hd16、Hd18ともに晩生型であった。準同質遺伝子系統の遺伝子型は、「NIL1」では、Hd16とHd18の遺伝子型が「ちくし89号」と同じ晩生型であった。「NIL2-1」では、Hd16が早生型、Hd18が晩生型、「NIL2-2」では、Hd16が晩生型、Hd18が早生型、「NIL2-3」では、Hd16、Hd18が両方とも早生型であった。

2016年の作付けでは、「ちくし89号」の出穂期は 8月27日であった。各準同質遺伝子系統の出穂期は「NIL1」が 8月27日で「ちくし89号」と同じであった。「NIL2-1」

第2表 品種ごとの出穂期遺伝子 Hd16, Hd18の遺伝子型と出穂期

品種	遺伝子型 ¹⁾		出穂期 ²⁾	「コシヒカリ」との出穂期の差(日)
	Hd16	Hd18		
コシヒカリ	早	早	8/4	—
夢つくし	早	早	8/5	1
元気つくし	早	晩	8/10	6
ヒノヒカリ	晩	晩	8/20	16

1) 出穂性遺伝子型は早生型を早、晩生型を晩とする(以下図表同じ)

2) 場内圃場(福岡県筑紫野市)、2016年6月9日移植

第3表 出穂期遺伝子 Hd16, Hd18の遺伝子型が出穂期に及ぼす影響¹⁾

	系統 ²⁾	遺伝子型		出穂期	「ちくし89号」との出穂期の差(日)
		Hd16	Hd18		
2016年	ちくし89号	晩	晩	8/27	—
	NIL 1	晩	晩	8/27	0
	NIL 2-1	早	晩	8/18	-9
	NIL 2-2	晩	早	8/25	-2
	NIL 2-3	早	早	8/14	-13
2017年	ちくし89号	晩	晩	8/25	—
	NIL 1	晩	晩	8/25	0
	NIL 2-1	早	晩	8/13	-12
	NIL 2-2	晩	早	8/20	-5
	NIL 2-3	早	早	8/10	-15

1) 場内圃場(福岡県筑紫野市)、2016年は6月22日、2017年は6月21日移植

2) NIL1の交配組合せは、4*ちくし89号/つやおとめ//4*ちくし89号/コシヒカリ環1号
 NIL2-1の交配組合せは、4*ちくし89号/つやおとめ//4*ちくし89号/コシヒカリ環1号
 NIL2-2の交配組合せは、4*ちくし89号/コシヒカリ環1号//4*ちくし89号/つやおとめ
 NIL2-3の交配組合せは、4*ちくし89号/コシヒカリ環1号

が 8 月 18 日で 9 日早く, 「NIL2-2」が 8 月 25 日で 2 日早く, 「NIL2-3」が 8 月 14 日で 13 日早かった。2017 年の作付けにおいても *Hd16* と *Hd18* が早生型となった準同質遺伝子系統において, 出穂期が早くなっていることを確認した (第 1 図)。出穂期は「ちくし 89 号」の 8 月 25 日に対して, 「NIL2-1」が 8 月 13 日で 12 日, 「NIL2-2」が 8 月 20 日で 5 日, 「NIL2-3」が 8 月 10 日で 15 日早かった。

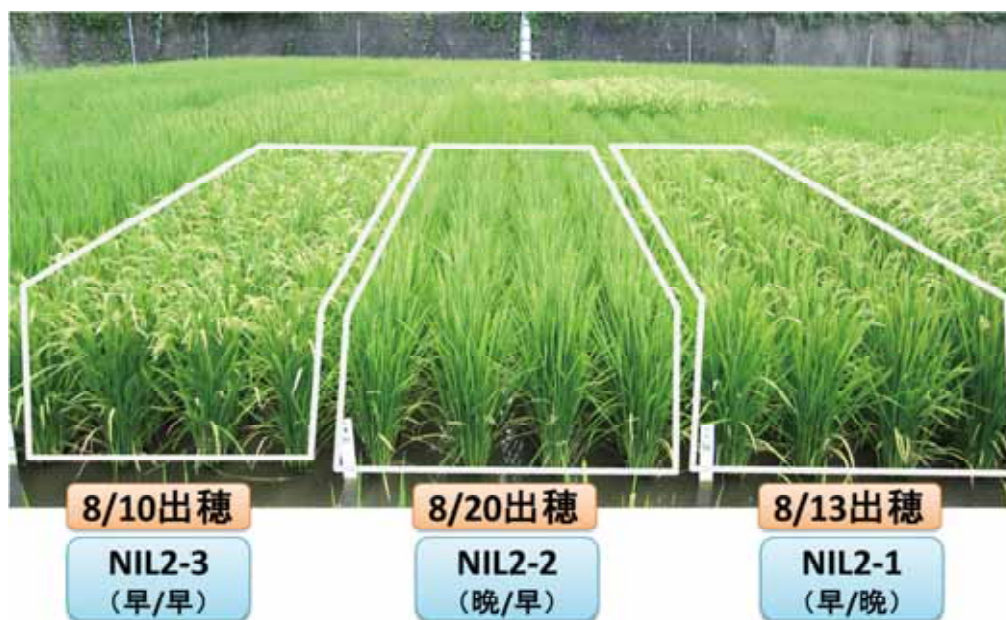
次に, 戻し交配系統の F_2 分離集団の出穂期遺伝子型 (*Hd16/Hd18*) (早生型を早, 晩生型を晩とする) と出穂期を第 4 表に示す。

集団 A の出穂期は, 遺伝子型が (早/早) 型の個体で 8 月 18 $\pm$ 1.3 日となり, 遺伝子型が反復親の「元気づくし」と同じ (早/晩) 型の個体は 8 月 20 $\pm$ 1.7 日であった。集団 B では, (早/早) 型で 8 月 18 $\pm$ 2.4 日, (早/晩) 型は 8 月 23 $\pm$ 1.7 日, (晩/早) 型は 8 月 28 $\pm$ 2.4 日, 反復親の「実りつくし」と同じ (晩/晩) 型は 9 月 2 $\pm$ 1.5 日であった。集団 C では, (早/早) 型で 8 月 16 $\pm$ 0.5 日, 反復親の「ちくし 92 号」と同じ (晩/早) 型は 8 月 26 $\pm$ 1.1 日であった。集団 D では, (早/早) 型で 8 月 16 $\pm$ 1.2 日, (早/晩) 型は 8 月 18 $\pm$ 1.1 日, (晩/早) 型は 8 月 25 $\pm$ 1.1 日, 反復親の「ちくし 89 号」と同じ (晩/晩) 型は 8 月 28 $\pm$ 0.8 日であった。指標品種の出穂期は「夢つくし」が 8 月 16 日, 「元気づくし」が 8 月 19 日, 「ヒノヒカリ」が 8 月 28 日であった。

考 察

奥本ら (1991) は, 我が国の水稻品種は, その出穂特性によって大きく 3 つの地域グループに大別され, 地域に応じた品種改良がなされる中で, その結果として, 各地域に応じた出穂期遺伝子が選抜されたことを示唆している。さらに, それぞれの地域グループ内で出穂期の早晩を決定する出穂期遺伝子は比較的少ないことを推察している。本研究において, 福岡県の主要品種で出穂期遺伝子 *Hd16* と *Hd18* の遺伝子型を調べたところ, *Hd16* と *Hd18* の遺伝子型が, 両方とも早生型だと極早生品種, 両方とも晩生型だと中生品種, 一方が早生型でもう片方が晩生型だと早生品種となっており, 少数の出穂期遺伝子によって早晩性が決定づけられていることが明らかになった。このことは, 奥本らの研究結果とも一致しており, 出穂期に関して福岡県に適した品種を育成するには *Hd16* と *Hd18* の変異を利用することが効率的ではないかと考えられた。

本試験で供試した準同質遺伝子系統や F_2 集団では, 出穂期遺伝子の *Hd16* か *Hd18*, もしくはその両方が晩生型から早生型に変わることによって, 出穂期が早くなることが示された。その効果は, *Hd16* で 9 ~ 12 日, *Hd18* で 2 ~ 5 日, *Hd16* + *Hd18* で 12 ~ 15 日だった。*Hd16* と *Hd18* はどちらも出穂期を早くしたが, その効果は *Hd16* が *Hd18* より強く, また, その効果は独立的・相加的であった。これは *Hd16* と



第 1 図 早生型の *Hd16*、*Hd18* の導入による出穂期の変動 1), 2), 3), 4)

- 1) 2017 年 8 月 22 日撮影 (福岡県筑紫野市)
- 2) 場内圃場 2017 年 6 月 21 日移植
- 3) 早生型の *Hd16*, *Hd18* 導入系統の背景親は「ちくし 89 号」, 出穂期: 8 月 25 日
- 4) 図中の (早/早), (晩/早), (早/晩) は (*Hd16/Hd18*) の遺伝子型を示す

第4表 戻し交配系統の出穂期遺伝子の型と出穂期の関係¹⁾

F ₂ 集団	反復親（遺伝子型） および指標品種	遺伝子型（ <i>Hd16</i> / <i>Hd18</i> ）別の出穂期 ^{2), 3), 4)}			
		早/早	早/晩	晩/早	晩/晩
集団A	元気つくし（早/晩）	8月18日 (±1.3日)	8月20日 (±1.7日)	-	-
集団B	実りつくし（晩/晩）	8月18日 (±2.4日)	8月23日 (±1.7日)	8月28日 (±2.4日)	9月2日 (±1.5日)
集団C	ちくし92号（晩/早）	8月16日 (±0.5日)	-	8月26日 (±1.1日)	-
集団D	ちくし89号（晩/晩）	8月16日 (±1.2日)	8月18日 (±1.1日)	8月25日 (±1.1日)	8月28日 (±0.8日)
指標品種					
夢つくし		8月16日			
元気つくし			8月19日		
ヒノヒカリ					8月28日

- 1) 場内圃場(福岡県筑野市)、2018年6月29日移植
- 2) 出穂性遺伝子型は早生型を早、晩生型を晩とする
- 3) 出穂期下の（ ）内は、出穂期の標準偏差
- 4) 指標品種は全体の50%の穂が出穂した日を出穂期とした

*Hd18*がそれぞれ別の経路で下流の遺伝子の発現を制御しているためと考えられる(Hori *et al.* 2016)。またこれは、「夢つくし」と「ヒノヒカリ」の出穂期の差が12～16日であったという結果とも矛盾しなかった。これらのことから、出穂期遺伝子の*Hd16*や*Hd18*が晩生型である早生または中生の品種や系統においては、*Hd16*と*Hd18*を双方とも早生型にすることで、「夢つくし」とほぼ同じ時期に出穂する極早生に改変することが可能であることが示された。

一方で、水稻には酒米、飼料米といった多様な品種がある。これらの品種を含めると、出穂期遺伝子の組合せはもっと複雑になると考えられる。今回、マーカー選抜については、世代促進を用いて年に2～3世代進める戻し交配を用いた育成において、中生品種を早生化する目的で有効に活用できた。また、水稻育成中期世代の*Hd16*と*Hd18*を指標としたマーカー選抜育種による熟期選抜スクリーニングについては、既報のとおり極早生と中生の選抜については有用であると考えられる(石橋ら2019)。このように、「夢つくし」と「ヒノヒカリ」のように出穂期遺伝子*Hd16*と*Hd18*の変異と出穂期の関連性が明らかな品種同士を交配親に用いる場合では有効であるが、他の出穂期遺伝子の関与が明らかでない場合、特に他地域で育成された交配親を適用する場合には、関与する出穂期遺伝子が異なることが推察されることから、十分留意する必要がある。例えば、*Hd16*の下流の遺伝子で機能欠損型の変異がある系統同士の交配では、*Hd16*の変異は意味がなくなる。このことから、交配親同士の出穂期遺伝子の変異と出穂期の差の関連性がまだ明らかでない場合は、出穂期遺伝子の組合せが出穂期におよぼす影響をさらに検討する必要があると考えられる。

本研究では、主要品種や育成系統において、その出穂期を極早生水稲品種「夢つくし」と同等にまで早生化することができた。このことは、出穂期遺伝子を利用した早生改良育種が福岡県においても有効であることを示している。具体的には、「実りつくし」などの高温登熟耐性のある中生の品種を「夢つくし」並みの極早生にす

る可能性が示された。ただし、出穂期を改変した場合、登熟期間の積算気温や植物体の生育状況も変化する。8月下旬の出穂期が8月上旬へと移動した場合、平均気温は1.2℃高くなる(大宰府アメダスデータ 1981～2010年平均値)(気象庁 2019)。さらに、中生品種の出穂期を早生化することは、栄養生長期間が短縮することを意味する。これは、出穂期が早進化することにより、養分を蓄える期間が減った植物体が、より厳しい高温条件にさらされることになることを意味している。福岡県では高温登熟耐性検定施設において、厳しい条件での高温登熟耐性を評価しているが、栄養生長期間の短縮が、高温登熟耐性にどの程度影響を及ぼすのかを確認することは、今後の課題である。また、出穂期遺伝子の組み合わせが、収量性等の農業形質におよぼす影響について解析していく必要があるものと考えられる。

謝 辞

本研究の出穂期遺伝子の遺伝子型判定にあたっては農研機構次世代作物開発研究センター稲育種ユニットの皆様にご助言いただいた。また、材料の一部は、農林水産省「ゲノム情報を活用した農産物の次世代生産基盤技術の開発プロジェクト」(RBS1002)を活用して育成された。

引用文献

- 安部 匡・倉俣正人・井倉将人・荒尾知人・牧野知之・春原嘉弘・黒木 慎・石川 覚(2017) カドミウム極低吸収品種「コシヒカリ環 1号」の育成. 育種学研究19:109-115.
- Hori K, E Ogiso-Tanaka, K Matsubara, U Yamanouchi, K Ebana, M Yano (2013) *Hd16*, a gene for casein kinase I, is involved in the control of rice flowering time by modulating the day-length response. The Plant Journal 76:36-46.

- Hori K, K Matsubara, M Yano (2016) Genetic control of flowering time in rice: integration of Mendelian genetics and genomics. *Theor. Appl. Genet.* 129:2241-2252.
- 井手康人・堀 清純・伊藤 晃・杉浦和彦・濱頭 葵・山内歌子・水林達美・安藤 露・正村純彦・加藤 満・池田彰弘(2018)「あいちのかおりSBL」の早生化準同質遺伝子系統の開発とその農業形質. 愛知県農総試研報50:67-70.
- 今林惣一郎・浜地勇次・古野久美・西山 壽・松江勇次・吉野 稔・吉田智彦(1995)水稻新品種「夢つくし」の育成. 福岡農総試研報14:1-10.
- 石橋正文・宮原克典・山口 修(2019)福岡県における水稻育成中期世代系統の出穂期遺伝子*Hd16*, *Hd18*の遺伝子型と出穂期の関連性. 日作九支報85:5-8.
- 気象庁(2019)過去の気象データ検索. 気象庁, 東京, <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>.
- 日本作物学会九州支部会(編)(2013)作物調査基準. 福岡, p. 7.
- 奥本 裕・谷坂隆俊・山縣弘忠(1991)我が国西南暖地水稻品種の出穂期を支配する遺伝子. 育雑41:135-152.
- Saihas Suhda, Dewi Kartikawati Paramita, Jajah Fachiroh (2016) Tetra Primer ARMS PCR Optimization to Detect Single Nucleotide Polymorphisms of the CYP2E1 Gene. *Asian Pac J Cancer Prev.* 17:3065-3069.
- Shibaya T, K Hori, E Ogiso-Tanaka, U Yamanouchi, K Shu, N Kitazawa, A Shomura, T Ando, K Ebana, J Wu, T Yamazaki M Yano(2016)*Hd18*, Encoding Histone Acetylase Related to Arabidopsis FLOWERING LOCUS D, is Involved in the Control of Flowering time in Rice. *Plant Cell Physiol.* 57:1828-1838.
- 竹内善信・加藤 浩・根本 博・太田久稔・佐藤宏之・平山正賢・平林秀介・出田 収・青木法明・坂井 真・蛭谷武志・田口文緒・山本敏央・矢野昌裕・井辺時雄・安藤郁男(2008)コシヒカリと同質の遺伝的背景を持つ極早生の水稻品種「コシヒカリ関東HD1号」の育成. 作物研報9:1-25.
- 竹内善信(2013)DNAマーカー選抜技術を利用した出穂性に関するコシヒカリの同質遺伝子系統群の開発. 作物研報14:1-12.
- 竹内善信・安藤郁男・根本 博・加藤 浩・平林秀介・太田久稔・石井卓郎・前田英郎・竹本陽子・井辺時雄・佐藤宏之・平山正賢・出田 収(2013)ミルキークイーンの出穂性を改変した水稻品種「ミルキーサマー」の育成. 作物研報14:77-95.
- 和田卓也・坪根正雄・井上 敬・尾形武文・浜地勇次・松江勇次・大里久美・安長知子・川村富輝・石塚明子(2010)高温登熟性に優れる水稻新品種「元気つくし」の育成およびその特性. 福岡農総試研報29: 1-9.
- 和田卓也・井上 敬・坪根正雄・尾形武文・宮原克典・浜地勇次・古庄雅彦・宮崎真行・山口 修・石橋正文・佐藤大和・松江勇次(2016) 中生の晩熟期で高温耐性, 多収良食味水稻新品種「実りつくし」の育成. 福岡農林試研報 2:1-7.
- 八木忠之・西山 壽・小八重雅裕・轟 篤・日高秀光・黒木雄幸・吉田浩一・愛甲一郎・本部裕朗(1990)水稻新品種“ヒノヒカリ”について. 宮崎総農試研報 25:1-30.