緒　　言

植物の遺伝的矮性は自然突然変異あるいは人為突然変異として比較的高頻度に見出される。PELTON（1964）によれば，被子植物における単一遺伝子による矮性は17科112種にも及ぶという。

イネにおいても，従来多くの矮性が遺伝研究に供されてきた（高橋および木下1974）。これらの矮性遺伝子の中には，短葉，直立型の草姿，幼苗の生育が旺盛であるというがごとき，実用上望ましい多面作用を有する場合もある（AQUINO and JENNINGS 1966）。

近年，禾穀類において，半矮性種の育成に利用された，イネ「低脚烏尖」，コムギ「農林10号」やオオムギ「渦」の矮性遺伝子はその好例ともいえる（高橋ら1950，ALLAN *et al.* 1968，HU 1973）。また，新たに誘発された矮性突然変異体を利用した例もあり（蓬原ら1967），矮性の形質発現については，さらに多面作用や内的・外的環境要因に対する反応等，広範な遺伝，育種学的研究が必要とされる。

すなわち，禾穀類の育種では，地上部重の増大に対する耐倒伏性の強化，増肥に対する子実の効率的生産に係わる耐肥性の向上，さらには光合成器官の形態および理想的空間配置の実現を目標とする総合的草型に関する遺伝学的な解明が重要とされるからである（TSUNODA 1959，TANAKA *et al.* 1966）。

イネでは，これらに関する基礎的研究として，岡および森島による「遺伝的草型」と農業形質との関連（OKA and MORISHIMA 1968，MORISHIMA and OKA 1968，'74）や，節間伸長と生態的特性との関係についての解析（KAWAI and NARAHARI 1971，武田および高橋1973），さらには，主働遺伝子が関与する矮性系統の節間型による群別（高橋および武田1969，上島1974）等がある。

このように，節間の伸長様式，あるいは節間型についての報告は少なくないが，多種の矮性遺伝子を用いて，形態的諸形質に及ぼす作用を明らかにした例はきわめて少ない。加うるに，従来の遺伝子作用の研究においては，遺伝的背景の相異なる系統が用いられる場合も多く，そこでは表現形質を直ちにある遺伝子の作用に帰することは困難であり（高橋ら1961，1975），同質遺伝子系統等による解析との比較検討が重要な課題として残されていた。

一方，矮性全般にみられる形態異常の発現機作に関しては，古くより細胞組織学的な研究がある。特定組織・器官の大きさは基本的に細胞の分裂および伸長活性，あるいは両者の複合により決定される。したがって，ここでは細胞数や細胞長と組織，器官の伸長性との関係が調べられる（中山1954，HANSEN 1957，CHOWDHRY *et al.* 1966 a，b，細井および高橋1972）。

また，かかる細胞レベルにおける形質発現の特異性は植物体内の物質代謝の異常に起因するものと考えられ，特に伸長生長と植物生長調節物質との関連が検討されている（BRIAN *et al.* 1955，PHINNEY 1956）。トウモロコシやイネではジベレリンの生合成が遺伝的に阻害されるために矮性化する例が報告されている（PHINNEY 1961，SUGE and MURAKAMI 1968，MURAKAMI 1972）。

このように矮性の研究は形質遺伝学，発育遺伝学，生理遺伝学等様々な手法を以て進められ，いわゆる正常型の発育過程，さらには形態形成の遺伝経路を解明しようとする試みがなされている。

高橋および木下（1974）は50種にも及ぶイネ矮性遺伝子をとりまとめて報告した。これらの中には，種々の矮性型が含まれており，かかる研究を推し進めるうえでも好適な材料と考えられる。本研究では上述のごとき観点から，新たに育成された同質遺伝子系統を主材料として形態的ならびに生理的特性に及ぼす矮性遺伝子の作用を明らかにしようとしたものである。

本論に入るに先だち，本研究の端緒を与えられ，終始懇篤なる指導を賜わった北海道大学名誉教授高橋萬右衞門先生ならびに北海道大学農学部教授木下俊郎先生に謹んで深甚の謝意を表する。また，本稿校閲の労をとられた同学部教授後藤寛治先生に心から感謝申し上げる。

本報告のとりまとめに際しては，北海道立上川農業試験場長長内俊一博士をはじめ，水稲育種科ならびに場員各位に特段の配慮と援助をいただいた。また，北海道大学農学部育種学教室および同学部付属農場育種部の方々には実験遂行のうえで多大な協力をいただいた。ここに銘記して深く感謝の意を表する。

本研究に供試した材料は，主に北海道大学農学部育種学教室で育成，保存中の標識遺伝子型系統であるが，さらに材料および試料を提供していただいた関係各機関，各位に厚く御礼申し上げる。

Ⅰ．矮性の遺伝子分析および同質遺伝子系統の育成

1．新たに見出された矮性の遺伝子分析

イネではNAGAO and TAKAHASHI（1963）によって半数性染色体数に相当する12の連鎖群が確立されて以来，連鎖地図は急速にその充実度を増し，各連鎖群に対応する染色体も同定されつつある（岩田および大村1971 a, b，佐藤ら1973，IWATA and OMURA 1975，'76）。

矮性は単純劣性遺伝子に支配される場合が多く，質的形質としてとり扱いうることおよび自然あるいは人為突然変異の出現頻度が比較的高いという特徴等から標識遺伝子として連鎖分析にも有用である。

本研究では矮性主働遺伝子によって各種の形質に表現される効果を調べ，形態形成における矮性遺伝子の作用を明らかにしようとするものであるが，この場合，まず矮性の遺伝様式や，関与遺伝子と標識遺伝子との連鎖関係について知見を得ることも重要である。

高橋および木下（1974）はそれまでに報告された矮性遺伝子について，連鎖関係や形態的特徴を併記した一覧表を作製し，新たにd_1からd_{50}に至る一連の遺伝子記号を与えた。しかしながら，これらのうち一部の矮性遺伝子間には交雑による遺伝子同定が行われていないものもある。本節ではかかる矮性遺伝子の同定や新たに見出された矮性突然変異の遺伝様式および連鎖分析の結果をとりまとめた。

材料および方法

供試材料はTable 1に示される矮性58種および正常型12種の計70系統・品種である。なお，新たに導入された矮性17種については形態的特徴を併記した。これらのうち「農林8号」に由来する突然変異体では，M-7およびM-13が^{32}P処理によって作出された以外，いずれもガンマー線処理後代に見出された矮性であり，農業技術研究所放射線育種場から導入された。

また，M-43，44およびM-48の3種の矮性は品種「はやゆき」の種子にガンマー線を照射することによってM_3世代に生じた突然変異体である。「豊雪－A」からは^{137}Csを線源とするガンマー線処理によって「豊雪矮性」が作出されたが，これと形態的に類似する矮性，M－1186が「秋晴」のエチレンイミン処理後代に見出された（蓬原1974）。

以上はいずれも放射線処理等による人為突然変異体であるが，「上川矮性」，N－56は「上育187号」から生じた自然突然変異体である。

その他の矮性系統には，標識遺伝子を保有する検定系統ならびに遺伝様式が明らかにされ，高橋および木下（1974，'77）により遺伝子記号の与えられた矮性系統が含まれている。正常型を含むこれらの系統のうちF1およびLT系統は九州大学農学部育種学教室から導入され，その他は北海道大学農学部育種学教室に保存中の標識遺伝子型系統である。

これらの系統を用いた交雑F_1およびF_2集団が遺伝子分析に供試された。なお，F_1植物の一部は岩手県水沢市の実験圃場で採種され，F_2集団の一部については弘前大学付属金木農場（青森県金木町）の実験圃場において栽培された。

遺伝子間の独立・連鎖関係を調べるにあたっては特記しない限り，IMMERの乗積比法によって組換価を算出した。

Table 1. List of strains used in the experiments

a) Dwarf types

Stock[1] No.	Name of dwarf (source)	Description
M−7	Norin-8-irradiated	slender and sinuous culm
M−13	do	similar to M−7
M−43, 44	Hayayuki-irradiated	short grain, similar to 'cleistogamous'
M−48	do	open tiller and sinuous culm
M−51	Norin-8-irradiated	short and round grain
M−52	do	tillering type
M−59	do	tillering type with narrow and short leaf
M−218	do	similar to 'daikoku'
M−273	do	tillering type
M−290	do	brachytic type with thick culm
M−341	do	slender culm with short and narrow leaf
M−1061	do	tillering type
M−1089	do	short and round grain
M−1186	Akibare dwarf, AD-1	similar to 'Hosetsu dwarf'
N−56	Kamikawa dwarf	twisted seedling and sinuous neck
N−71	Hosetsu dwarf	about 15 cm panicle height, nearly normal grain

b) Testers

Strain No.	Name of dwarf	Marker gene[2]	Strain No.	Name of dwarf	Marker genes[2]
F1−18[3]	Sekitori-gawari	d_1	N−58	Norin-28 dwarf	d_8
H−80	Daikoku type	d_1, *bl*$_1$, *la*	N−60	Shinatoh dwarf	d_9
H−86	do	d_1, *Ur*	H−147	Kamikawa-bunwai	d_{10}, *Dn*
H−135	do	d_1, C^B *or* C^{Bp}, *g*, *gh*$_1$	N−57	do	d_{10}
H−140	do	d_1, C^B *or* C^{Bp}, *bl*$_1$, *fs*, *ri*	F1−25	Shinkane-aikoku dwarf	d_{11}, *C*, *A*, *lop*$_2$
N−49	do	d_1, *Pl*	F1−151	do	d_{11}, *lg*
A−26	Ebisu type	d_2, C^{Bp}	N−62	Yukara dwarf	d_{12}
H−9	do	d_2, C^{Bp}, *bc*$_1$	M−15	Short grained	d_{13}
H−79	do	d_2, C^{Bp}, *lg*, *la*, *bc*$_1$	M−17	Small grained	d_{14}
H−82	do	d_2, C^B *or* C^{Bp}, *g*, *bc*$_1$	N−70	Toyohikari-bunwai	d_{15}
S−31	do	d_2, d_{12}, *la*, *lg*, *bc*$_1$	F1−163	Kikei-banshinriki	d_{16}, *C*, *A*, *lax*
H−52	Tillering type	d_3, d_4, d_5, C^B, *A*, *Pl*, *la*	I−71	Slender dwarf	d_{17}
H−15	Lop-leaved type	d_6, C^{Bp}, *wx*, *bl*$_1$	H−500	Hosetsu dwarf	d_{18}, *Pl*, *la*
H−84	do	d_6, *wx*, *fs*, *bc*$_1$	J−14−a	Aomorimochi-14 dwarf	d_{21}
H−87	do	d_6, C^B *or* C^{Bp}, *wx*, *gw*, *fs*	F1−26	Kotake-tamanishiki	d_{25}, *C*, *A*, *lop*$_2$
H−97	do	d_6, C^{Bp}, *A*, *Pl*, *I-Pl*, *gl*	F1−86	Bunketsu-to	d_{27}, *wx*
H−126	do	d_6, C^{Bp}, *A*, *Pl*, *Hg*	F1−3	Waisei-shirasasa	d_{30}, *C*, *A*, *lg*
H−127	do	d_6, C^{Bp}, *A*, *Pl*, *Hg*	F1−22	do	d_{30}, *lop*$_2$
H−146	do	d_6, d_7, C^B *or* C^{Bp}, *gw*, *bc*$_1$	F1−132	Bonsai-to	d_{33}, *lg*, *dp*$_2$, *lop*$_2$
N−45	do	d_6, C^{Bp}, *A*, *Pl*	N−77	Tanginbozu	d_{35}
N−7	Cleistogamous	d_7			

c) Normal types (Continue)

Strain No.	Name	Maker gene
A-5	Akamuro	C^{Br} *A, Pr, Rc, Rd*
A-136[4]	Shiokari	
A-137[4]	Hosetsu-A	
A-138[4]	Hayayuki	
F1-106	Multiple marker	dp_2, *lg*, lop_2
H-21	do	*Rc, sh*, bl_1
H-69	do	C^B, *fs, nl*
H-103	do	C^{Bp}, *A, nl, gl*
H-143	do	*Rc, gw*, gh_1
H-153	do	*Dn, fs*, bc_1
LT-59[3]	do	bc_1, *ch*
F1-137	do	*lg*, lop_2, *tri*

1) Norin-8-irradiated dwarf strains were sent from Dr. T. Kawai. M-43, 44, 48, N-56 and N-71 were introduced from Kamikawa Agr. Exp. Stn., Hokkaido and M-1186 was sent from Dr. Y. Futsuhara.
2) The gene symbols of dwarfs were cited from the paper by Takahashi and Kinoshita (1974).
3) F1-strains and LT-59 are the stock of Fac. Agr., Kyushu Univ.
4) Cultivars in Hokkaido.

実験結果および考察

1) 矮性遺伝子の同定

新たに導入された矮性および関与遺伝子の明らかな矮性を含む58種の矮性のうち，形態的特徴が互いに類似する矮性を主とする75交雑組合せのF_1植物およびF_2集団を用いて遺伝子の同定を行った。F_1の草型が矮性型となった組合せはTable 2に示される15交雑組合せであった。

まず「農林８号」由来の小粒型矮性，M-218はd_1が関与する大黒型となった。同様に短粒を特徴とする「はやゆき」由来の２種の矮性とN-7との交雑F_1は「閉穎大黒」型の特徴を示し，F_2集団では矮性に関する分離は認められず，稃先色（M系統保有）および出穂性の分離が認められたから，いずれもd_7と同一の遺伝子に支配される矮性である。

「農林28号矮性」にはd_8が関与する。これとは起源を異にするものの類似した形態的特徴を示す突然変異体に，d_{14}が関与するM－17（Takahashi *et al.* 1968）およびd_{11}による「信金-愛国型矮性」（続ら1971）がある。これらの３種の矮性間の交雑F_1は矮性型となり，同一遺伝子の支配によるものと考えられ，さらにF_2での遺伝子分離を調査した。その結果，標識遺伝子，*lg*や出穂性については分離が認められたものの，正常型は析出しなかった。したがって，これら３種の遺伝子はそれぞれ独立に生じた同一遺伝子の突然変異体であることが明らかになった。

また，M-15，51およびM-1089はいずれも「農林８号」に由来する突然変異体であり，短粒をその主な特徴とするが，これらもF_1の形態から同一遺伝子によるものと考えられた。

一方，多分蘖矮性に関与する遺伝子にはこれまでd_3，d_4，d_5，d_{10}，d_{15}，d_{16}，d_{17}およびd_{27}が知

Table 2. The dwarf genes identified by cross experiments

Gene pair	Cross combination	Plant type of F_1 s
$(d)\times d_1$[2]	M-218 × N-49	daikoku
$(d)\times(d)$	M-43 × M-44	cleistogamous[3]
$(d)\times d_7$	M-44 × N-7	do [3]
$(d)\times d_8$	F1-151 × N-58	norin-28 dwarf[3]
$(d)\times d_8$	M-17 × N-58	do [3]
$(d)\times d_{13}$	M-51 × M-15	short grained dwarf
$(d)\times d_{13}$	M-1089 × M-15	do
$(d)\times d_{15}$	F1-163 × N-70	tillering dwarf[3]
$(d)\times d_{15}$	M-273 × N-70	do
$(d)\times d_{17}$	M-52 × I-71	do
$(d)\times d_{18}$	M-1186 × N-71	hosetsu dwarf[3]
$d_{25}\times d_{18}$	F1-26 × N-71	kotake-tamanishiki[3]
$d_{25}\times d_{18}$	F1-26 × H-500	do [3]
$d_{24}\times(d)$	M-7 × M-13	sinuous culm
$(d)\times d_{27}$	M-1061 × F1-86	tillering dwarf

1) Parenthesis means the gene which has not been analysed, formerly.
2) The gene symbols were cited from the paper by Takahashi and Kinoshita (1974).
3) The normal segregants were not observed in F_2 population.

られている（高橋および木下1974）が，新たに生じた3種の分矮型系統M−273, M−52およびM−1061の関与遺伝子はそれぞれ「豊光分矮」遺伝子，d_{15}，'Slender dwarf' 遺伝子，d_{17} および「分蘖稲」遺伝子，d_{27} に対応することが判った。F_1 植物が多蘖性を示したFl-163 (d_{16}) × N-70 (d_{15}) の交雑組合せについては，さらにF_2集団を用いて分離様式を確めた結果，標識遺伝子，*lax*の分離は認められたものの正常型が析出しなかったことから同一遺伝子の支配による分矮型であることが明らかとなった。

d_{24} が関与して節間が湾曲し，散開型となるM−7は同一品種に由来する突然変異系統M-13との間で遺伝子が同定された。

また，「豊雪矮性」は単一遺伝子に支配される矮性としては最も短稈な部類に属するが，粒形質は正常に近い。「豊雪矮性」およびこれより育成された検定系統，H-500と「小丈玉錦」との交雑ではいずれの場合もF_1植物は「小丈玉錦」型を示し，F_2では「小丈玉錦」型と「豊雪矮性」型が3：1の比に生じたことから，両矮性型の関与遺伝子は対立関係にあることが示唆された。

本実験では4交雑組合せを除き，起源を異にする矮性間での交雑に基づいて関与遺伝子の異同を論じたが，遺伝的背景を同質化することによってはそれらの遺伝子作用の相違が検出される可能性もある。すなわち軽微な遺伝子作用が考慮される場合においては，必ずしも真性の同一突然変異であるとは限らない。一方，遺伝子同定実験から関与遺伝子間で非対立関係が明らかな組合せについてはTable 3に一括して示した。また，一連の遺伝子記号が与えられていた矮性遺伝子のうち，記号の改定を必要とするものをあげると以下のごとくである。

$$d_8 = d_{11} = d_{11}$$
$$d_{15} = d_{16}$$
$$d_{18} = d_{25}$$

盛永ら（1943）および続ら（1971）は異なる品種・系統から独立に得られた矮性の関与遺伝子について同定実験を行い，大黒型11種，矮性白笹型3種，長茎大黒型2種，短稈白笹型2種等の存在を確めている。

Table 3. Non-allelic relationships of dwarf genes analysed by cross experiments

Gene pair	Cross combination	Gene pair	Cross combination
d_1 - d_6	Fl-18 ×H-146	d_6 - d_{35}	N-77 ×H-97
d_1 - d_7	do	d_7 - d_{25}	N-7 ×Fl-26
d_1 - d_8	Fl-18 ×N-58	d_7 - d_{35}	N-7 ×N-77
d_1 - d_{12}	Fl-18 ×N-62	d_8 - d_{28}	Fl-137 ×H-126
d_1 - d_{18}	H-135 ×N-71	d_{11} -(d_{42})	M-341 ×Fl-25
d_1 - d_{20}	M-48 ×H-80	d_9 - d_{20}	M-48 ×N-60
d_1 - d_{25}	Fl-26 ×H-135	d_9 - d_{25}	Fl-26 ×N-60
d_1 - d_{30}	H-135 ×Fl-22	d_{10} - d_{15}	N-70 ×H-147
d_1 - d_{35}	N-77 ×H-140	d_{10} - d_{17}	I-71 ×H-147
d_2 - d_{12}	N-62 ×H-79	d_{10} - d_{27}	Fl-86 ×N-57
d_2 - d_{13}	M-15 ×H-79	d_{12} - d_{20}	M-48 ×N-62
d_2 - d_{18}	H-79 ×N-71	d_{12} - d_{21}	J-14-a ×N-62
d_2 - d_{19}	N-56 ×A-26	d_{12} - d_{23}	Fl-17 ×N-62
d_2 - d_{20}	M-48 ×H-79	d_{12} - d_{24}	M-7 ×N-62
d_2 - d_{23}	Fl-17 ×H-82	d_{12} - d_{25}	Fl-26 ×N-62
d_2 - d_{25}	Fl-26 ×H-79	d_{12} - d_{33}	Fl-132 ×N-62
d_2 - d_{30}	Fl-3 ×H-79	d_{12} -(d_{42})	M-341 ×S-31
d_2 - d_{33}	Fl-132 ×A-26	d_{15} - d_{10}	N-70 ×H-147
d_2 -(d_{42})	M-341 ×S-31	d_{15} - d_{17}	I-71 ×N-70
$d_3d_4d_5$ - d_{15}	N-70 ×H-52	d_{15} - d_{25}	N-70 ×Fl-26
$d_3d_4d_5$ - d_{17}	I-71 ×H-52	d_{15} - d_{35}	N-70 ×N-77
d_6 - d_{13}	M-15 ×H-84	d_{17} - d_{27}	I-71 ×Fl-86
d_6 - d_{14}	M-17 ×H-84	d_{18} - d_{19}	N-56 ×N-71
d_6 - d_{18}	H-15 ×N-71	d_{18} - d_{27}	Fl-86 ×N-71
d_6 - d_{19}	N-56 ×N-45	d_{18} - d_{28}	Fl-137 ×N-71
d_6 - d_{20}	M-48 ×H-126	d_{18} - d_{35}	N-77 ×N-71
d_6 - d_{24}	M-7 ×H-87	d_{19} - d_{20}	M-48 ×N-56
d_6 - d_{25}	Fl-26 ×H-127	d_{19} - d_{25}	N-56 ×Fl-26
d_6 - d_{30}	Fl-22 ×H-126	d_{25} - d_{35}	N-77 ×Fl-26
d_6 - d_{33}	Fl-132 ×H-126	d_{25} -(d_{42})	M-341 ×Fl-26

本実験でも示されたごとく，新たに生じた突然変異が高率で現存する矮性遺伝子と同定され，これらの遺伝子座間では突然変異体の出現する相対頻度が異なる傾向がうかがわれる。このことから，矮性形質に係わる遺伝子座の間では突然変異率に差を生じている可能性もある。また，多分蘖型矮

性に関しては d_3，d_4 および d_5 の重複遺伝子による1種を除き，他の4種はそれぞれ異なる単一の劣性遺伝子に支配されている。これらの分矮型はいずれも類似した表現型を示し，イネの分蘖性に関する遺伝子作用を調べるうえでも興味ある材料といえる。

2）7種の新型矮性の遺伝様式

前述のごとく，17種の矮性のうち10種については既存の矮性遺伝子と同一の突然変異体であることが明らかとなった。ここでは新たな突然変異によると考えられる7種の矮性について交雑 F_2 集団における遺伝様式を調べた（Table 4）。

いずれの交雑組合せでも正常型および矮性型の出現頻度は単純劣性遺伝子が関与する場合の分離比，3：1に適合するものとみなされた。ただ，M-341を用いた交雑組合せでは矮性型の分離個体がやや過少となった。これは4交雑組合せのうち，2組合せにおいて矮性型の出現頻度が20%程度となったためであり，F_2 集団中の矮性型では草丈の変異が大きく，正常型との区別が困難な矮性型を生じたことに起因する。しかし，均一性検定においては交雑組合せ間に有意な差を生ずることはなかった。

これらの7種の矮性にはTable 4に示される遺伝子記号を与えることにする。

3）矮性遺伝子と標識遺伝子との連鎖関係

矮性遺伝子の中には従来から標識遺伝子として連鎖分析に利用されているものが少なくない。これらの矮性遺伝子を含む24種の矮性遺伝子に関する連鎖分析を行った。

新たに連鎖関係が明らかにされた矮性遺伝子としては d_{20} があげられ，第XII連鎖群の「長稈毛」遺伝子，*Hg* と連鎖関係にあった（Table 5）。「上川分矮」遺伝子，d_{10} は第XI連鎖群の「たれ葉」遺伝子，lop_2 と32.1%の連鎖関係が明らかにされていたが（高橋および木下1974），「鎌不要」遺伝子，$bc_{1'}$ との間にも弱い連鎖関係が認められた。M-341に関与する遺伝子は第II連鎖群に所属し，「無葉舌」遺伝子，*lg* と29.8%（相反），「信金-愛国矮性」遺伝子，d_{11} との間に27.7%（相反）の組換

Table 4. F_2 segregation modes in crosses between the seven dwarfs and testers

Dwarf name and genotype	No. of crosses		Normal	Dwarf	Total	Goodness of fit for 3:1 ratio		
						χ^2	d.f	P
Hosetsu dwarf	9	O.	3623	1241	4864	0.69	1	0.3 −0.5
d_{18}		C.	(3648)	(1216)		H.T.=6.75[1]	8	0.5 −0.7
Kamikawa dwarf	2	O.	462	155	617	0.00	1	0.9 <
d_{19}		C.	(462.75)	(154.25)		H.T.=4.38	1	0.02−0.05
Hayayuki dwarf	5	O.	651	213	864	0.06	1	0.8 −0.9
d_{20}		C.	(648)	(216)		H.T.=6.84	4	0.1 −0.2
M-7 dwarf	1	O.	205	67	272	0.02	1	0.8 −0.9
d_{24}		C.	(204)	(68)				
(Liguleless dwarf)	4	O.	901	265	1166	3.21	1	0.05−0.1
(d_{42})		C.	(874.5)	(291.5)		H.T.=5.23	3	0.1 −0.2
Thick culm dwarf	1	O.	93	30	123	0.02	1	0.8 −0.9
d_{51}		C.	(92.25)	(30.75)				
Tillering type dwarf	1	O.	161	58	219	0.26	1	0.5 −0.7
d_{52}		C.	(164.25)	(54.75)				

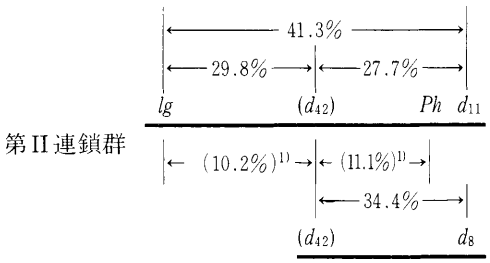
1) Homogeneity test (H. T. = χ^2).

Table 5. Linkage relationships between the genes for dwarfness and the marker genes

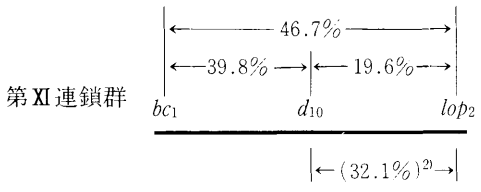
Gene pair	No. of cross	Linkage phase	F_2 segregation AB	Ab	aB	ab	Total	R.C.V. %	Goodness of fit for linkage χ^2	d.f	P
d_{10} − *lop*$_2$	1	R	162	71	81	3	317	19.6	0.76	3	0.8 − 0.9
	R.C.V. = 19.6%		(161.5	76.2	76.2	3.0	316.9)				
d_{10} − *bc*$_1$	2	R	277	112	118	23	530	39.8	0.85	3	0.8 − 0.9
	R.C.V. = 39.8%		(286.0	111.5	111.5	21.0	530.0)				
d_{20} − *Hg*	1	C	212	25	21	50	308	16.6	0.69	3	0.8 −0.9
	R.C.V. = 16.6%		(207.6	23.4	23.4	53.6	308.0)				
d_8 − (d_{42})	1	R	280	85	82	8	455	34.4	14.12	3	0.001−0.01
	R.C.V. = 34.4%		(241.0	100.3	100.3	13.5	455.1)				
d_{11} − (d_{42})	1	R	76	34	36	3	149	27.7	0.01	3	0.9 <
	R.C.V. = 27.7%		(77.4	34.4	34.4	2.9	149.1)				
d_{11} − *lg*	1	C	298	87	84	46	515	41.3	0.09	3	0.9 <
	R.C.V. = 41.3%		(301.9	84.4	84.4	44.4	515.1)				
(d_{42}) − *lg*	1	R	165	72	57	0	294	29.8[1)]	4.94	2	0.05−0.10
	R.C.V. = 29.8%		(153.5	67.0	73.5		294.0)				

1) Estimated by the maximum likelihood method.

価で連鎖関係にあることが確められた。なお，HSIEHら（1965）は放射線による誘発突然変異体を原系統とする 'liguleless dwarf' について遺伝子分析を行い，この矮性の関与遺伝子，d_{42} は *lg* と10.2%，「フェノール反応性」遺伝子，*Ph* との間



1) は HSIEH and YEN (1965) による。



2) は高橋および木下（1974）による。

に11.1%の組換価で連鎖関係にあることを報告した。本実験に用いた系統，M-341の形態は前記HSIEHらの記載とも極めて良く一致することから，おそらく同一遺伝子によると考えられるので，ここではM-341の関与遺伝子には括弧を付して示すことにする。また（d_{42}）と「農林28号矮性」，d_8 との間に34.4%なる弱い連鎖関係が認められたことは，$d_8 = d_{11}$ とする遺伝子同定実験の結果とも一致する。

以上の結果を要約すると左図のごとくなる。

一方，既に報告されている連鎖関係が本実験でも確められた（Table 6）。すなわち「畸形晩神力」型遺伝子，d_{16} は「粗粒性」遺伝子，*lax* との間に19.5%の組換価で連鎖関係にあった。これは岩田ら（1971*a*）による組換価，15.3%に対応する。また，HIRATA (1966) によって明らかにされた「糯性」遺伝子，*wx* と6.7%の組換価を有する「青森糯14号矮性」遺伝子，d_{21} は8.3%で *wx* と連鎖関係にあり，「分蘖矮稲」遺伝子，d_{27} は「もつれ性」遺伝子，*la* と28.1%の組換価を示し，大村ら（1972）も18.3%なる組換価を得た。以上の連鎖

Table 6. Recombination values between the genes for dwarfness and the marker genes

Dwarf gene	Linkage group I		II				III				IV				VI		VII			VIII		IX	X		XI					XII			?
	wx	*C*	d_2	Pl_1	*lg*	d_{11}	*lax*	*A*	*Rd*	d_{15}	d_6	*g*	*Rc*	d_7	d_1	gh_1	*Ur*	fs_1	*Dn*	d_{27}	*la*	nl_1	*tri*	bl_1	bc_1	lop_2	d_8	ch_2	d_{10}	*gl*	*Hg*	d_{20}	d_{35}
d_{10}					48														40						40	20		54					
d_{12}			42		59				46			55	53								42				48								
d_{16}				44			20	43			49							49				39											
d_{18}	50	52	57	45	49			59			45	58	50		47	44	57	60		41	51	50	48	53	45	51				50			49
d_{19}	51	44	44	48	47			50	55		40	47	42					48	48		45				49						48	57	
d_{20}		54	59	50				53			47								59		60			60	51						17		
d_{21}	8				51																53												
d_{23}	50		47		40							47													55								
d_{24}									54				58																				
d_{25}		45	57	53	50					53	50	49		45	50				41		48				51	49	46		51		48		50
d_{27}	54														46						28			50									
d_{30}			45	42	44						32	48									48			56	54	45		50					
(d_{42})			51		30	28					41																34						

分析の結果からも明らかなように，矮性形質に係わる遺伝的機能単位は各連鎖群上に分布しており，これらが形態形成にいかなる仕方で関与しているかは今後の重要な課題である。

2．矮性同質遺伝子系統の育成

矮性形質は問題とされている遺伝子自体の作用に加えて，その他の遺伝的要因による作用が相互に関連し合って発現されるものと考えられる。これらの形質には主働遺伝子の支配を強くうけるために，比較的安定した形質や，逆に遺伝的背景の影響によって変動し易い形質がある。したがって，矮性遺伝子の多面作用を複数の遺伝子間で比較するような場合，ある共通の遺伝的背景を有する系統の育成が必要となる。この同質遺伝子系統の育成法としては，1）突然変異の利用，2）ヘテロ型個体反復自殖法および 3）戻し交雑法があげられる（高橋 1975）。

突然変異法を用いた矮性遺伝子の作用の解析は明峰（1925）等のごとく，自然突然変異体とその原品種とを比較した例や，誘発突然変異体を利用した例（FUTSUHARA 1968, KAWAI *et al.* 1961, '71 等）にみられ，その報告は多い。

また，反復自殖法による同質遺伝子系統対を用いた遺伝子作用の解析はイネ矮性に関する限りほとんどみあたらない。一方，戻し交雑法による矮性同質遺伝子系統では「台中65号」を反復親とした d_1（大黒型矮性）および d_2（夷型矮性）について報告されているにすぎず（菊地ら1975，森島 1975），むしろ，実際育種の面で用いられる場合が多い。

同質遺伝子系統の育成にあたってはいずれの方法によるかが重要である。なぜなら，それぞれの方法によって育成された材料の遺伝的性格は異なり，それに伴って得られる情報の性格も互いに異なるからである（高橋1975）。本実験では，遺伝子の形質発現を一般化し，遺伝子作用の比較を行うことを目的としている。したがって，ここでは供試材料の構成および実験目的を勘案して戻し交雑法による同質遺伝子系統の育成を図った。

材料および方法

供試材料はTable 7に示されるごとく21種の矮性遺伝子を保有する23系統，および反復親として用いた品種「しおかり」の計24系統・品種である。

Table 7. Donor parents used in breeding dwarf isogenic lines [1)]

Stock No.	Gene symbol[2)]	Name of dwarf[2)]
H-86	d_1	Daikoku
F1-18	d_1	Sekitori-gawari
D-25	d_1	Murasaki-daikoku
H-85	d_2	Ebisu
H-2	d_3, d_4, d_5	Tillering (Bunketsu-waito)
H-127	d_6	Lop-leaved dwarf
N-7	d_7	Cleistogamous dwarf
N-58	d_8	Norin 28 dwarf
H-147	d_{10}	Tillering (Kamikawa-bunwai)
N-62	d_{12}	Yukara dwarf
M-15	d_{13}	Short grained dwarf
N-70	d_{15}	Tillering (Toyohikari-bunwai)
I-71	d_{17}	Slender dwarf
F1-26	$d_{18}{}^k$	Kotake-tamanishiki
N-71	$d_{18}{}^h$	Hosetsu dwarf
N-56	d_{19}	Kamikawa dwarf
F1-86	d_{27}	Tillering (Bunketsu-to)
F1-3	d_{30}	Waisei-shirasasa
N-77	d_{35}	Tanginbozu
M-341	(d_{42})	(Liguleless dwarf)
I-120	d_{47}	Taichung Native 1 dwarf
M-290	d_{51}	Thick culm dwarf
———	d_{53}	Hiroba dwarf

1) A cultivar, 'Shiokari' was used exclusively as a recurrent parent.
2) Gene symbol and name of dwarf were cited from the paper by Takahashi and Kinoshita (1974) except for d_{51} and d_{53}.

1) 育成方法

1972年夏，各矮性と「しおかり」との間で交雑を行った。各交雑組合せにおけるF_2集団中の矮性個体について出穂性等の選抜を加え，その後は連続戻し交雑法により世代を進めた。すなわち1遺伝子につき，4～7のB_nF_1個体からなる2～3集団を養成し，これらを「しおかり」に戻し交雑するとともに，自殖種子を採種して次代（B_nF_2）における矮性型の分離様式からB_nF_1のヘテロ型個体を判別した。さらに，B_nF_2と同時に播種，養成された$B_{n+1}F_1$集団のうち，前述のヘテロ型個体に由来する集団を次の戻し交雑の花粉親に供した。なお，3重複遺伝子が関与する「分蘖矮稲」は，毎代B_nF_2に展開して集団中の矮性型を「しおかり」に戻し交雑する方法によった。

1977年には各B_nF_2集団中に分離した矮性型について系統別集団採種を行った。

2) 育成系統の遺伝的同質性に関する予備観察

起源を異にする3種の大黒型矮性について，同質遺伝子系統の育成過程で得られた各世代の矮性型を用いて，戻し交雑回数および遺伝子導入親を異にすることによる出穂性および草丈の変化を知るために予備的な調査を行った。それぞれの1回親に由来する系統について，各世代2～4系統（系統内6個体）を養成した。平均値および分散は個体の測定値を用いて算出した。

3) 同質遺伝子系統の栽培法

21種の矮性同質遺伝子系統および反復親「しおかり」を供試した。植物の養成には水耕法が用いられ，30日苗を3.5ℓポットに2個体宛移植し，2反復で試験を行った。移植後，水耕液は1週間おきにとり替え，pH4.0に調整した。水耕液は出穂と同時に水に切り替え，遅発分蘖の発生を抑えた。なお，水耕液中のN，PおよびKの濃度はそれぞれ40，10および40ppmとし，他は通常の処方に準じた。

実験結果および考察

1) 育成系統の遺伝的同質性に関する予備観察

3種の大黒型矮性の連続戻し交雑による同質遺伝子系統の育成過程で得られた各矮性系統の草丈（穂長＋稈長）および主稈出穂日と戻し交雑回数との関係はFig. 1のごとくである。

草丈に関してはH-86が戻し交雑回数の増加に伴って徐々に短稈化する傾向を示したのに対して，Fl-18およびD-25ではB_4世代以降に変動の小さくなることが認められた。

出穂日については，H-86，D-25ではB_2からB_5およびB_7に至る過程での変動は小さかった。一方，Fl-18のB_2世代における平均出穂日は他の2系統に由来するものに比べて極めて遅く，個体間の出穂性分離も著しかった。しかし，B_4世代に至るとおおむね「しおかり」程度か，それよりやや早くなり，B_6世代との出穂早晩の差は認められなかった。

このように本実験におけるF_2個体選抜・連続戻し交雑法による同質遺伝子系統の育成では，概して4回の戻し交雑を重ねることによって，系統の草丈や出穂日が収束する傾向にあった。

なお，本実験ではさらにd_1遺伝子を保有するものの起源を異にする矮性6系統，同様にd_8;4系統，d_{18}^k;3系統，d_{10}，d_{15}およびd_{18}^hに関してそれぞれ2系統ずつを供試した。これらの戻し交雑回数は3～8回であった。それぞれの矮性遺伝子を保有する系統間で形質の測定値を比較した結果，統計上有意差の認められる場合が多かった形質としては，葉身長や葉鞘長があげられ，特殊な形質，例えばd_8矮性における粒厚や到穂日数等を除き，一般に有意差を生ずる形質は少なかった。したがって，1回親から矮性遺伝子とともに組み入れられた染色体部分には形態的形質に関する限り強い作用を有する遺伝子は含まれていなかったものとみることができる。ただ，戻し交雑回数の少ない系統では1回親の染色体部分を多分に含むはずであり（HANSON 1959），これらの組換えによっては超越形質を発現する遺伝子型を生ずる可能性が考えられるので，さらに戻し交雑を進める必要はある。

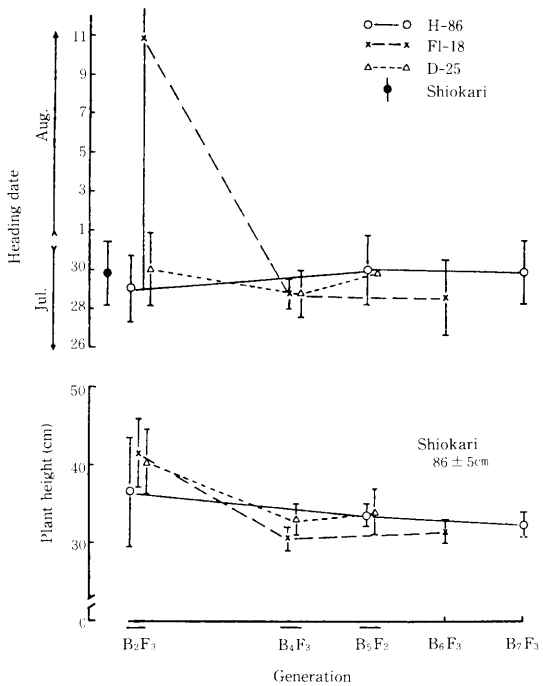


Fig. 1. Changes in plant height and heading date by successive backcrosses. 'Shiokari' was used as the recurrent parent and three kinds of 'Daikoku' dwarf types as the donor parents. Vertical lines show standard deviation.

2）同質遺伝子系統の到穂日数と主稈葉数

Table 8に21種の同質遺伝子系統における主稈到穂日数および主稈葉数を示した。到穂日数では72.8～82.8日の変動巾がみられ，「しおかり」を除く系統間平均値は77.3日となり「しおかり」の平均値と一致した。出穂の早い系統としては矮性遺伝子，d_2，d_6，d_{12}および（d_{42}）を保有する系統があげられ，逆にd_8，d_{17}およびd_{18}^hではいずれも5日程度の出穂の遅れが認められた。

主稈葉数はd_6でやや少なかった他は，いずれも「しおかり」並かそれより増加する傾向にあった。特に（d_{42}）およびd_3，d_4，d_5による矮性型では12葉となり明らかな増加傾向がみられた。また，（d_{42}）では出葉間隔が短かく，d_{18}^hで長かったことも注目された。

各矮性同質遺伝子系統の戻し交雑回数は4～8回と系統により異なる。到穂日数や主稈葉数と戻し交雑回数との間には特記すべき関連性は認められなかったが，これらの表現型は主として矮性遺伝子とその近傍に連鎖する遺伝子群の作用と考えるのが妥当であろう。また，ここに取りあげられた形質は栽培条件によって変動し易い形質のひとつ

Table 8. Two agronomic characters of dwarf isogenic lines and the recurrent parent, 'Shiokari'

Strain No.	Genotype	Generation	Donor parent	Days to heading mean ± S.D.	Leaf no. of main culm mean ± S.D.
1−8	d_1	B_8F_3	H−86	79.8 ± 1.8	11.5 ± 0.5
2−7	d_2	B_7F_3	H−85	73.5 ± 1.1**	11.0 ± 0.0
3, 4, 5−4	d_3, d_4, d_5	B_4F_3	H− 2	79.7 ± 1.2	12.0 ± 0.7*
6−6	d_6	B_6F_3	H−127	74.5 ± 0.9*	10.5 ± 0.5
7−8	d_7	B_8F_3	N− 7	75.8 ± 0.8	11.0 ± 0.0
8−6	d_8	B_6F_3	N−58	82.8 ± 1.3**	11.8 ± 0.4*
10−7	d_{10}	B_7F_3	H−147	78.8 ± 1.3	11.0 ± 0.0
12−5	d_{12}	B_5F_3	N−62	72.8 ± 0.4**	11.3 ± 0.4
13−5	d_{13}	B_5F_3	M−15	78.3 ± 0.4	11.0 ± 0.0
15−8	d_{15}	B_8F_3	N−70	78.0 ± 0.0	11.0 ± 0.0
17−5	d_{17}	B_5F_3	I−71	81.8 ± 1.5**	11.5 ± 0.5
18K−8	$d_{18}{}^k$	B_8F_3	F1−26	75.0 ± 2.0	11.8 ± 0.4*
18H−8	$d_{18}{}^h$	B_8F_3	N−71	82.5 ± 0.9**	11.0 ± 0.0
19−6	d_{19}	B_6F_3	N−56	76.5 ± 1.5	11.8 ± 0.4*
27−6	d_{27}	B_6F_3	F1−86	78.8 ± 0.4	11.3 ± 0.4
30−5	d_{30}	B_5F_3	F1−3	75.0 ± 2.5	11.3 ± 0.4
35−7	d_{35}	B_7F_3	N−77	77.3 ± 3.6	11.3 ± 0.4
42−4	(d_{42})	B_4F_3	M−341	72.8 ± 0.4**	12.0 ± 0.0***
47−4	d_{47}	B_4F_3	I−120	77.8 ± 1.8	11.8 ± 0.4*
51−4	d_{51}	B_4F_3	M−290	75.8 ± 1.5	11.0 ± 0.7
53−4	d_{53}	B_4F_3	———[1]	76.3 ± 1.3	11.8 ± 0.4*
Shiokari	+	———	recurrent parent	77.3 ± 1.7	10.9 ± 0.3
			Mean ± S.D.[2]	77.3 ± 3.0	11.4 ± 0.4

1) Hiroba dwarf.
2) Mean value of dwarf isogenic lines.

であり，今後さらに種々の環境条件に対する矮性遺伝子の反応等を精査する必要がある。

II. 矮性遺伝子の形質発現

矮性主働遺伝子の形質発現においては，特定の形質群が相伴って変異する場合が多く，ある表現型が一つの遺伝的単位を構成する，いわゆる多面作用を示す。従来，個々の矮性遺伝子について諸形質に及ぼす作用を明らかにした報告は多くない。かかる研究は形態形成に関する遺伝経路の解明に資するのみならず，育種における目標草型の想定や選抜の効率化に少なからぬ知見を与えるものと考えられる。また，現存する矮性遺伝子の実用性の検討という点においても積極的な意義を有する。

一般に，矮性遺伝子が各種器官に及ぼす作用力は遺伝子によって異なるものであり，多種の矮性遺伝子の作用を比較しようとするとき，諸形質の量的な変異を明らかにする必要がある。しかるに矮性遺伝子の形質発現は遺伝的背景によって変動する場合がある。このことはオオムギ，渦遺伝子の形質発現における遺伝的背景に対する反応特性（高橋ら1961）や，イネ矮性遺伝子による特定節間長比型の微働遺伝子による変更（武田1974）にみられ，さらには関与遺伝子（群）の不明な誘発突然変異体における種々の「節間型」および「草型」（KAWAI *et al.* 1961, MORISHIMA and OKA 1968, KAWAI *et al.* 1971, 上島 1974）等の存在からもうかがわれる。

したがって矮性遺伝子の諸形質に及ぼす作用を明らかにしようとする場合には，微働遺伝子の作用や連鎖関係にある遺伝子(群)，またそれらと遺伝的背景との相互作用等を充分考慮する必要がある。しかし，従来の解析においては遺伝的背景を異にする系統・品種が用いられる場合が少なくなく，また誘発突然変異系統の解析では，それらの遺伝的な性状が不明確のままに供試される例が多かったことを指摘しうる。

本章では，矮性遺伝子の形態に関する作用を調べるにあたり，まず個体間の遺伝子型変異が最も大きいと考えられる交雑F_2集団を用いて矮性型に共通する変異を明らかにすることにより，遺伝子の安定した発現作用を検出しようとした。また一方では，矮性主働遺伝子以外の遺伝的背景を同じくするいわゆる同質遺伝子系統を用いて矮性遺伝子の作用を検討した。さらに両実験から得られた結果を比較対照させつつ，各種矮性遺伝子の形質発現における特性を明らかにし，それらの類似性について考察を加えた。

材料および方法

1. 雑種集団による遺伝子作用の解析

供試材料としては関与遺伝子が明らかな22種の矮性と品種「しおかり」との交雑F_2集団を用いた(Table 9)。材料の養成は早生系統間交雑組合せについては北海道大学農学部付属農場内の実験圃場において，また早生系統と晩生系統との交雑組合せについては弘前大学農学部付属金木農場内の実験圃場で行い，肥培管理は慣行法によった。各交雑F_2集団は 63～301 個体からなり，集団中に３：１の比に分離した正常型と矮性型のそれぞれを成熟期に採取して，穂数を除く13形質について各個体，主稈の測定調査を行った。

なお，組合せによっては出穂の遅い個体を分離する場合があり，これらの個体は調査対象から除外した。また，一部の矮性系統には標識遺伝子を併有する系統もあったが，いずれの組合せにおいても矮性遺伝子との連鎖関係は認められず，形質比較の上では問題を生じなかったものと考えられる。

2. 同質遺伝子系統による遺伝子作用の解析とその群別

21種の矮性について北海道における早生品種

Table 9. F_2 materials used in the experiments

Cross combination	Dwarf gene involved	No. of segregants observed	
		Normal	Dwarf
S[1] ×H-86	d_1	146	48
S ×H-85	d_2	112	32
S ×H-127	d_6	166	43
S ×N-7	d_7	84	55
S ×N-58	d_8	110	37
S ×N-60	d_9	81	33
S ×H-147	d_{10}	125	75
S ×N-62	d_{12}	74	21
S ×M-15	d_{13}	126	59
S ×N-70	d_{15}	117	49
S ×F1-26	d_{18}^{k}	222	79
S ×N-71	d_{18}^{h}	91	30
S ×N-56	d_{19}	78	21
S ×M-48	d_{20}	152	52
S ×J-14-a	d_{21}	89	18
S ×M-7	d_{24}	170	46
S ×F1-86	d_{27}	49	14
S ×F1-3	d_{30}	156	57
S ×N-77	d_{35}	143	47
S ×M-341[2]	(d_{42})	128	35
S ×M-290[2]	d_{51}	93	30
S ×M-59[2]	d_{52}	161	58

1) A cultivar, 'Shiokari'.
2) Including F_2 populations derived from reciprocal crosses.

「しおかり」を反復親とする同質遺伝子系統を育成，供試した。材料の育成および養成法はⅠ．2．に述べた方法による。調査は，穂数を除く26形質については成熟期の主稈およびその穂を用いて行った。また幼苗形質の調査に供試した材料は北海道における一般栽培法により養成された。すなわちビニールハウス内の畑苗代に4月中旬，2反復で播種され，30日苗の第2葉鞘長および同葉身長について各系統10個体宛を調査した。床土の窒素施肥量は成分量で31.5g／m²とした。なお，主要な矮性同質遺伝子系統を巻末に示す（Plate 1 ～15）。

統計処理に際しては北海道大学大型計算機センターを利用した。またクラスター分析については同センター，プログラムライブラリーを用いて行った。

実 験 結 果

1．雑種集団による遺伝子作用の解析

単純劣性遺伝子が関与する22種の矮性系統と品種「しおかり」との交雑F_2集団を用いて集団中に分離した正常型および矮性型個体を対象に13形質の測定調査を行った。矮性型と正常型の平均値の間に統計的な有意差が認められた形質について正常型の平均値に対する各矮性型の指数（%）を求めTable 10に示した。

矮性遺伝子はいわゆる主効果とされる稈の伸長に抑制作用をもたらし，節間伸長の様相には種々の変異が含まれていた。また，上位の2葉身長では矮性遺伝子の作用がほとんど認められない場合や，両葉身間に正常型とは異なる伸長関係が示される事例もみられた。同様に，穂形質においても変異は多岐にわたり，穂長は短縮化の傾向にあったが，一部には正常型のそれと有意差が認められないものもあった。

一方，穎花巾は全般に減少する傾向を示し，穎花長では極度な短縮作用を有する矮性遺伝子があった。分蘖数ではいわゆる多分蘖矮性型で著しい増加作用が認められたものの，その他の矮性では大きな変異はみられなかった。また伸長節間数でも他の形質にみられるごとき顕著な変異は認められなかった。ここで稈長，穂長，粒形質等についてさらに詳細な検討を加えた。なお，各矮性の呼称は便宜上遺伝子記号によった。

1）稈長ならびに節間長に及ぼす作用

各矮性の稈長は正常型に対しておおむね15～90%となり変異巾は大きく，節間長ではd_6遺伝子が第1節間長に，またd_7およびd_8では第3節間長に対する作用がみられなかった他はいずれも有意な変

Table 10. Characteristics of dwarf types shown in percentages of those of normal types in F_2 segregating populations

Character[1]	Dwarf gene																					
	d_1	d_2	d_6	d_7	d_8	d_9	d_{10}	d_{12}	d_{13}	d_{15}	d_{18}^k	d_{18}^h	d_{19}	d_{20}	d_{21}	d_{24}	d_{27}	d_{30}	d_{35}	d_{42}	d_{51}	d_{52}
PH	49[2]	75	69	87	77	80	60	75	69	57	58	20	73	61	65	76	58	79	75	73	69	52
NP	53	69	127	78	70		356			324		85			58		524			168		300
CL	32	56	42	88	50	77	51	66	65	46	54	16	63	50	61	75	60	77	73	74	51	47
PL	60		81	71		79	79		69	71	77	35	72	61	69	79	64	69	81	76	80	60
LB 1	72			86		74	68	82	71	72	63	27	71	59	62	80	57	80	76	48	80	47
LB 2	69	87		86		66	80	84	71	86	63	28	67	65	73	75	61	81	68	62	85	42
In 1	55	86		85	57	82	51	86	63	47	64	34	54	40	64	78	67	70	73	72	39	55
In 2	3	11	8	92	1	81	53	69	61	42	54	5	66	56	67	85	61	78	80	72	70	40
In 3	38	72	9			55	43	38	66	44	42	1	67	55	59	65	38	79	70	73	52	32
NS	66					63	51		67	39	48	16	58	38	31	67	29		62	48		30
LS	67	88	104	80	58		91		86	97			93	108		96	96	82		98	97	
WS	97	97		108	98	97	90			91	102	97	96	94	92		92	93	98			89
EI	63	71	63		73		82	88	110		88	60										
No. S.C.[3]	13	10	8	10	8	10	13	8	11	12	11	12	11	11	11	10	12	10	10	11	9	11

1) PH; Plant height, NP; Number of Panicle, CL; Culm length, PL; Panicle length, NS; Number of spikelet, LB1, LB2; Length of flag and 2nd leaf blades, In1, 2, 3; Length of 1st, 2nd and 3rd internodes, LS; Length of spikelet, WS; Width of spikelet, EI; Number of elongated internodes.
2) Values calculated by $(\bar{D}/\bar{N}) \times 100(\%)$. Blank means non-significant difference at the 1% level.
3) Total number of characters observed significant difference.

Table 11. Relative length of internode in dwarf types as compared with normal types in F_2 populations

Internode	Dwarf gene																					
	d_1	d_2	d_6	d_7	d_8	d_9	d_{10}	d_{12}	d_{13}	d_{15}	d_{18}^k	d_{18}^h	d_{19}	d_{20}	d_{21}	d_{24}	d_{27}	d_{30}	d_{35}	d_{42}	d_{51}	d_{52}
In−1(%)	172[1]	157	238	97[ns]	116	106	100[ns]	131	97[ns]	102[ns]	120	205	86	80	105[ns]	103[ns]	115	89	100[ns]	98[ns]	76	121
In−2	4	14	18	106	0	106	104	104[ns]	93	90	100[ns]	31	108[ns]	112	111	113	102[ns]	98[ns]	111	97[ns]	138	79
In−3	118[ns]	130	21	100[ns]	196	72	85	57	101[ns]	96[ns]	77	9	106[ns]	110	96[ns]	86	62	103[ns]	96[ns]	96[ns]	105[ns]	66
R[2]	14	44	32	60[ns]	154[ns]	14	131	4	171	147	27	2	120[ns]	122[ns]	48	58	80[ns]	155[ns]	63	125[ns]	96[ns]	130[ns]

1) Values estimated by the formula,

$$\text{In-No.}(\%) = \frac{\text{Internode length of the dwarf type}}{\text{Culm length of the dwarf type}} \times 100 \Big/ \frac{\text{Internode length of the normal type}}{\text{Culm length of the normal type}}$$

2) Residual internodes and nodes.
3) ns' means non-significant at the level of 1%, and others are significant.

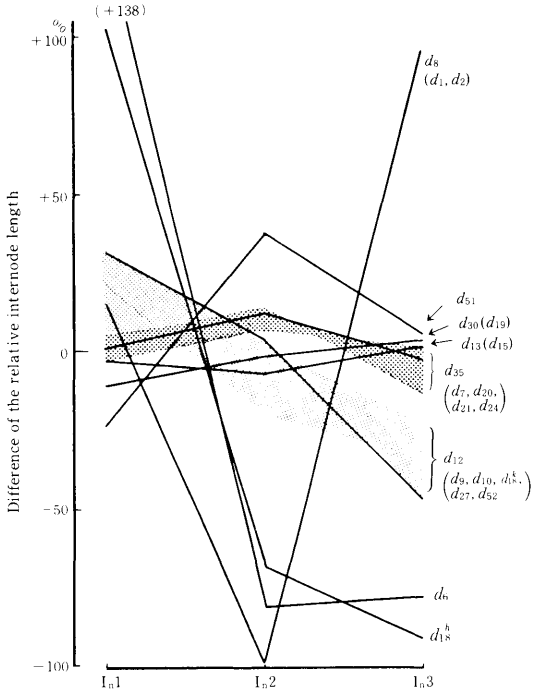


Fig. 2. Varietal differences of the relative internode distribution patterns of dwarf types as compared with normal types in F_2 populations.

異を示した。

節間長比では基本的にd_m, d_6およびd_nの3型（高橋および武田1969）が認められたが，それぞれの節間型中にも種々の伸長パターンを示す矮性があった。そこで各矮性型の節間長比を正常型の節間長比に対する比率で表わし，節間伸長型を比較検討した（Table 11）。Fig. 2では正常型の示す各節間長が等率で短縮されるd_n節間長比型の場合，3節間で零を結ぶ直線で表わされる。したがって，各矮性の節間伸長パターンは各節間が示す零からの偏りの程度によって特徴づけられることになる。なお，類似した節間伸長型を示す矮性はそれらをまとめて括弧内に表示した。

d_m型にはd_1, d_2およびd_8が属するが，各節間の伸長様式は3者で異っていた。すなわち，d_1では第1節間，d_8では第3節間，またd_2では第1および第3節間の相対的伸長が著しかった。なお，d_1およびd_2では個体によって主稈の第2節間が伸長する場合もあった。

d_6型節間長比に類似する矮性としてd_{18}^hがあったが，第3節間の伸長性に関してd_6との間に相違が認められ，d_6では第2節間長に比べて第3節間長がむしろ伸長するのに対して，d_{18}^hでは逆に短縮することからd_6とは異なる節間型と考えられた。

一方，d_n型でも多様な節間伸長のパターンが観察された。いわゆる真性のd_n型として（d_{42}）があげられた他に3節間の相対的伸長程度によって4型に分類することが可能であった。すなわち第2節間伸長型，同抑制型，第1節間抑制型および第3節間抑制型である。これらのうち第3節間抑制型では，第1節間の相対的な伸長程度の大きいd_{12}, d_{18}^k, d_{27}およびd_{52}があり，第3節間のみが短縮するd_9およびd_{10}とは異なった。なお，d_{13}では伸長節間数が有意に増加する特徴を示した。

2） 穂ならびにその他の形質に及ぼす作用

Fig. 3には正常型に対する指数を用いて穂長と稈長との関係を示した。全般に矮性では稈長に比較して穂長の短縮割合は小さく，特にd_2, d_8およびd_{12}では正常型との間に有意な差は認められ

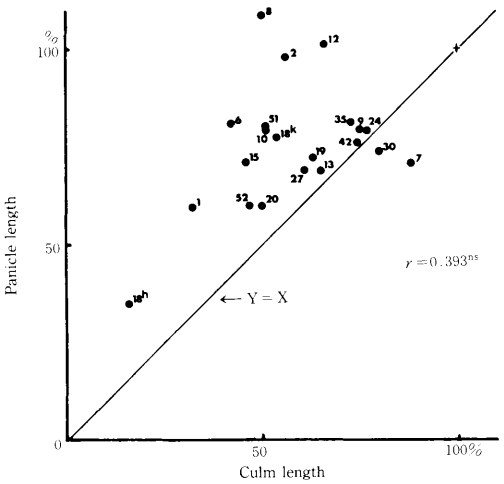


Fig. 3. Relationships between culm and panicle length of dwarf types as compared with normal types in F_2 populations. The figures on the graph showing the number of the gene symbols.

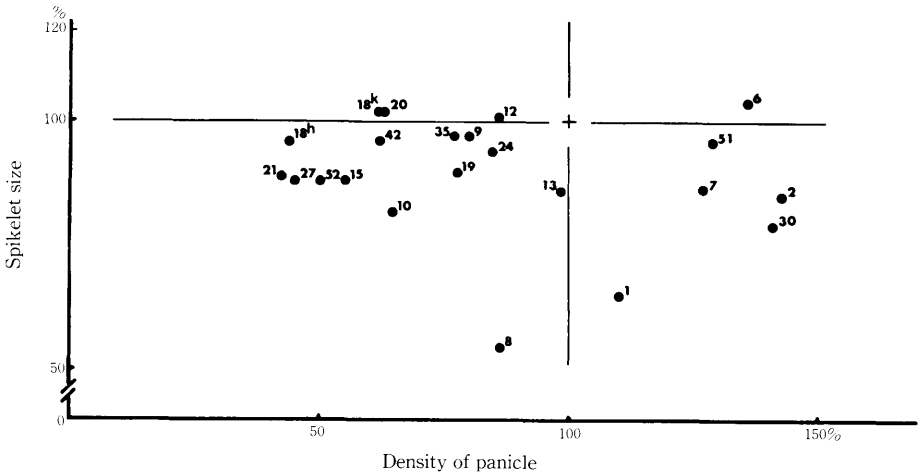


Fig. 4 Relationships between density of panicle and spikelet size of dwarf types as compared with normal types in F_2 populations.

なかった。一方，稈長の短縮度を超えて短穂化する矮性として d_7 および d_{30} があげられ，d_1，d_2，d_6，d_8，d_{12} および d_{18}^h 等では稈長に対する穂長の割合が著しく高くなった。

1穂着粒数では d_2，d_6，d_7，d_8，d_{12}，d_{30} および d_{51} で正常型との間に有意差を生じなかった。これらのうち d_{12} を除きいずれも着粒密度が高く，d_1 でも正常型に近い値となった。穎花の大きさ（穎花長×穎花巾）は d_9，d_{12}，d_{18}^k および d_{20} で正常型との間に有意差が認められず，d_6 では有意に増大しており特異的であった。一方，d_1 および d_8 は極小粒となり，d_2，d_7，d_{13}，d_{19} および d_{30} でも正常型の80～90%にとどまった。また多蘖矮性型でも小粒化が認められ，特に d_{10} ではその傾向が大きかった（Fig. 4）。

穂数では d_1，d_2，d_{21} で減少し，多分蘖矮性型 d_{10}，d_{15}，d_{27} では極度に高い値を示す一方，d_6，(d_{42})，d_{52} でも増加の傾向が認められた。第1葉身（止葉）および第2葉[illegible]　両者が同程度の短縮度を示す場合が多かったが，d_{10}，d_{15}，d_{21}，(d_{42}) では第1と第2葉身間の短縮程度が異なり，第2葉身長の伸長が大きく，d_2，d_{35} では第1葉身の伸長程度が大きかった。

3）各器官の発育的相関々係と矮性遺伝子の作用

交雑 F_2 集団に生じた矮性型と正常型の間で形質間相関々係を調べた。Table 12 および13には稈長，穎花長と他の主要形質との相関々係を例示した。正常型と矮性型とが示す形質間相関は相異なる場合があり，交雑組合せを異にする正常型間にも同様の傾向が認められた。

一般に分化・発育過程における組織・器官の中には，内外環境要因に対して定向的に反応するために互いに密接な発育的相関々係を生ずる場面が少なくなく，それらから基本的には多面作用における遺伝子型による支配がうかがわれる。すなわち形質間あるいは形質群間における相関々係の強さによって示されるごとき相互関係は形質発現の遺伝的支配についての間接的表現であるとも考えられる。

そこで15種の交雑 F_2 集団中の正常型から任意に150個体を抽出して10形質間の相関係数を算出し（Table 14），その絶対値を用いてクラスター分析を行った。形質（群）間の相互関係についての樹状図を作製し，矮性遺伝子の多面作用との関連を検討した（Fig. 5）。d_1 および多分蘖矮性型に係わる遺伝子，d_{10}，d_{15}，d_{27} は全ての形質(群)に，また（d_{42}）は穎花巾を除く形質（群）に影響を及

Table 12. Comparisons of correlations between culm length and nine characters of dwarf and normal types in F_2 populations

Dwarf gene	Culm length (CL)									Dwarf gene	Culm length (CL)								
	PN	PL	LB1	In1	In2	In3	NS	LS	WS		PN	PL	LB1	In1	In2	In3	NS	LS	WS
d_1		*		**	**	**	*	*		d_{18}^h				**	**				
D_1	**	**	**	**	**	**	**		**	D_{18}		**		**	*	**	**		
d_2					**	**	**			d_{19}		**		**	**	**	**		
D_2		*			**	**	**		*	D_{19}						**	*		
d_6		**	*	**			**		**	d_{20}		*		**	**	**			
D_6	*			**	**	**	*			D_{20}		**		**	**	**	**		
d_7		**	**	**	**	**	**			d_{21}		**	*	**	**	**	**	**	**
D_7		**		**	**	**	**			D_{21}	*	**	*	**	*	**	**	**	*
d_8	*			*		**	**			d_{24}		**		**	**	**	*		
D_8		**		**	**	**	**			D_{24}	**	**	*	**	**	**	**		
d_9		*		**	**		*			d_{27}				*	**	*	**		
D_9		**	**	**	**	**	**		**	D_{27}		**	**	**	**	**	**		
d_{10}		**		**	**	**		**		d_{30}		**		**	**	**	*		
D_{10}		**		**	**	**				D_{30}	*		**	**	**	**	**		
d_{12}				*	**	**				d_{35}		**	**	**	**	**	**	*	*
D_{12}		**		**	**	**	**		*	D_{35}	**	**	*	**	**	**	**		*
d_{13}		**	*	**	**	**	**		**	d_{42}	*	**		**	**	**	**		
D_{13}		**	**	**	**	**	**		*	D_{42}		**	**	**	**	**	**	**	
d_{15}	*			**	**	**				d_{51}	**	**	**		**	**	**		
D_{15}	*	*		**	**	**	**	**	*	D_{51}	*	**	**	**	**	**	**	*	
d_{18}^k		**	**	**	**	**	**			d_{52}	*	**	**	**	**	**	**	**	**
D_{18}	**	**	*	**	**	**	**			D_{52}	*	**	**	**	**	**	**	*	**

*, **: Significant at the level of 5 and 1%, respectively, and blank means non-significant.

Table 13. Comparisons of correlations between length of spikelet and eight characters of dwarf and normal types in F_2 populations

Dwarf gene	Length of spikelet (LS)								Dwarf gene	Length of spikelet (LS)							
	PN	PL	LB1	In1	In2	In3	NS	WS		PN	PL	LB1	In1	In2	In3	NS	WS
d_1		**	**				*	**	d_{18}^h								**
D_1			**					**	D_{18}	**							**
d_2			*		*			*	d_{19}							*	
D_2	*	**		*	**		**	**	D_{19}			*					**
d_6						*			d_{20}	*	*						*
D_6				*	**				D_{20}							*	**
d_7								**	d_{21}		**		**	**	**	**	**
D_7			*	*					D_{21}						**	*	**
d_8			*					*	d_{24}				**	*	*	**	**
D_8							**	*	D_{24}		**	*	**	**			
d_9		*						**	d_{27}								
D_9		**		**				**	D_{27}								
d_{10}		**		*	*		*	**	d_{30}								**
D_{10}							**	**	D_{30}			**	**	**	*		**
d_{12}									d_{35}					**			*
D_{12}							*	**	D_{35}		**	**					**
d_{13}		**		**	**			*	d_{42}								
D_{13}			*						D_{42}		**	**		*	*		**
d_{15}								**	d_{51}								
D_{15}		*	**			**	**	**	D_{51}			*					
d_{18}^k								**	d_{52}		**	**	**	**	**		**
D_{18}		*	*					*	D_{52}		*				*		

* **: Significant at the level of 5 and 1%, respectively, and blank means non-significant.

Table 14. Phenotypic correlation coefficients among ten characters of normal types in F_2 derived from fifteen crosses between dwarf strains and a cultivar 'Shiokari'

Character	PL	PN	LB1	In1	In2	In3	NS	SL	SW
1. Culm length	33	34	16	38	49	69	30	10	1
2. Panicle length		7	50	36	25	16	46	35	15
3. Panicle number			19	22	49	24	31	−36	− 3
4. Leaf blade-1				44	35	− 5	39	22	19
5. Internode-1					70	− 5	19	18	19
6. Internode-2						23	25	− 8	16
7. Internode-3							27	− 1	−17
8. Number of spikelet								−14	6
9. Spikelet length									27
10. Spikelet width									

n = 150, Values are shown in %.

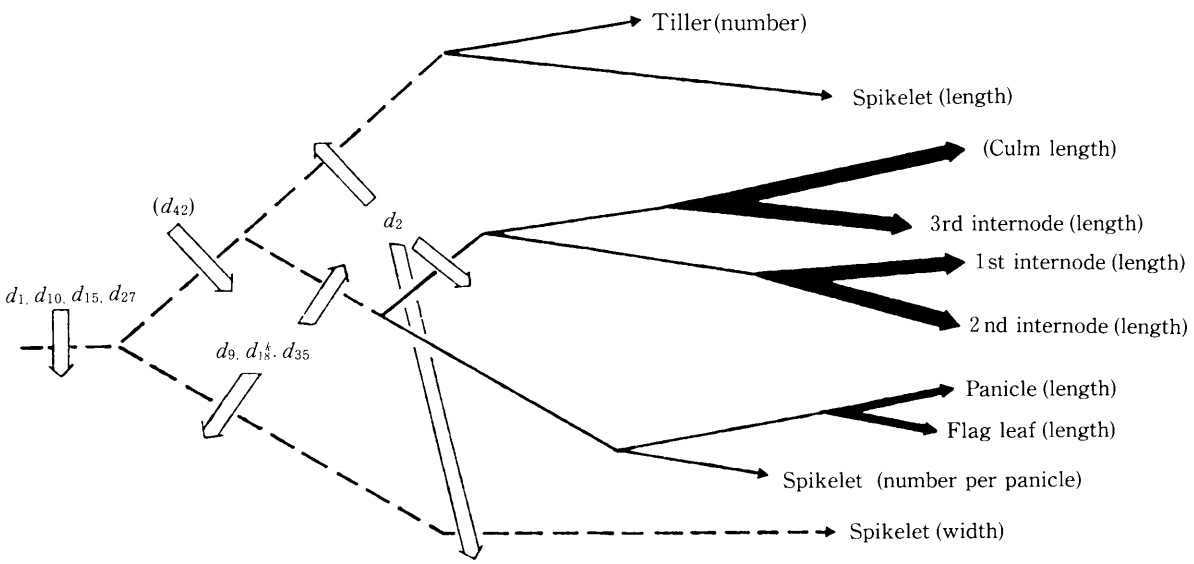


Fig. 5. Effects of nine dwarf genes on the relations among ten characters obtained by clustering procedure used absolute correlation coefficients in normal types (Table 14).

━━: r= 0.75−1.00, ━━: 0.50−0.75, ——: 0.25−0.50, – – : 0.00−0.25.

ぼすが，d_2では穂長，止葉長および1穂穎花数からなる一群の形質に対する作用が認められなかった。また，d_9，d_{18}^kおよびd_{35}でも分蘖と穎花長を含む形質群に対して影響を及ぼさなかった。これら9種の遺伝子では特定の形質群に対して多面的に作用したが，他の遺伝子については必ずしも形質群を単位とした作用様式が認められなかった。

2. 同質遺伝子系統による遺伝子作用の解析とその群別

これまでに交雑F_2集団を用いて矮性遺伝子の作用について述べたが，ここでは同質遺伝子系統を利用して遺伝子作用の詳細を明らかにするとともにそれらの類似性を検討した。すなわち，21種の矮性同質遺伝子系統および反復親である品種「しおかり」を加えた22系統・品種を供試して27形質に関する測定調査を行った。

Table 15. Culm and leaf characters of dwarf isogenic lines shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'

Strain No.	Character[1]												
	CL	In1	In2	In3	In4	LS1	LS2	LS3	LS4	LB1	LB2	LB3	LB4
1-8	37	44	29	32	28	60	50	51	56	64	59	58	61
2-7	62	69	49	72	22	85	71	63	67	94	72	74	78
3,4,5-4	36	43	28	28	106	58	54	56	72	39	43	52	59
6-6	44	88	2	12	28	100	92	81	97	99	86	87	62
7-8	85	87	89	72	33	88	84	85	96	84	78	86	85
8-6	47	58	2	101	39	90	79	84	85	101	88	99	97
10-7	53	70	47	18	28	83	76	76	85	88	73	78	94
12-5	52	68	45	22	39	95	84	85	92	82	78	96	82
13-5	51	50	45	54	67	60	59	65	85	65	64	72	85
15-8	45	54	43	25	50	75	67	65	76	64	57	70	76
17-5	62	73	55	37	83	77	70	73	100	71	60	85	94
18K-8	60	67	47	63	56	72	67	64	71	55	53	63	71
18H-8	14	27	5	3	6	29	18	13	9	24	17	17	17
19-6	82	79	80	76	172	79	70	66	98	82	78	92	90
27-6	57	69	57	26	56	79	71	71	90	79	68	76	76
30-5	74	59	73	88	211	85	88	97	117	81	86	102	85
35-7	59	56	65	58	61	81	69	48	56	77	53	51	55
42 -4	65	73	65	48	44	77	68	65	85	59	57	66	73
47-4	57	66	52	44	44	83	79	76	86	71	65	69	78
51-4	56	49	71	43	28	77	81	79	97	101	89	87	84
53-4	62	69	57	47	44	83	76	75	96	78	65	71	76
Shiokari	63.2 (cm)	28.8 (cm)	20.9 (cm)	11.2 (cm)	1.80 (cm)	24.0 (cm)	22.1 (cm)	19.8 (cm)	13.9 (cm)	30.4 (cm)	41.5 (cm)	33.2 (cm)	25.5 (cm)
F-value	37.3	22.7	27.5	15.0	3.01	55.2	77.6	26.7	15.8	8.6	32.9	28.5	12.4
LSD(5%)	5.3	2.3	2.9	2.3	1.5	1.4	1.2	2.0	2.2	5.8	3.7	3.5	3.7
LSD(1%)	7.0	3.8	3.9	3.0	2.0	1.9	1.6	2.6	2.9	7.7	4.9	4.6	5.0
Heritability[2] (%)	97.3	95.6	96.4	93.3	66.8	96.6	98.7	96.3	93.7	88.3	97.0	96.5	91.9

1) CL; Culm length, In1-In3; Length of internode, In4; Length of 4th and residual internodes and nodes, LS1-LS4; Length of leaf sheath, LB1-LB4; Length of leaf blade.
2) Heritability was estimated by $h^2(\%) = (\sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_e^2)) \times 100$.

矮性における稈，葉形質の反復親に対する指数（%）を求めてTable 15に示した。各形質について分散分析を行ったところ，いずれも1%水準で有意な系統間差が認められた。また，分散成分から推定された系統平均値の遺伝率は第4節間長，一次枝梗数および一次枝梗着生段数でやや低い値となったが，その他の形質では高い値を示し，最小有意差も比較的小さく，ここに用いられた形質はいずれも遺伝子作用の解析に耐え得るものと考えられた。

1）節間構成に及ぼす作用とその群別

Fig. 6には「しおかり」とその同質遺伝子系統における穂長，稈長および各節間長の変異を示した。なお，第4以下の節間では稈長に対する実質的な寄与が小さいため，ここでも第3節間までを議論の対象とした。同質遺伝子系統における稈長では交雑F_2集団で得られた結果と一致する矮性が多かった（Fig. 7）が，d_{19}で長稈化し，d_{12}，d_{13}，d_{35}および（d_{42}）で短稈化の傾向が認められ，また節間伸長のパターンでも，d_n型における第3節間の伸長性およびd_m節間長比型を示す矮性での第2節間の伸長性に関して異なる場合が認められた（Fig. 8）。すなわち，d_m型に属するd_1およびd_2では主稈の第2節間が伸長する個体もあり，系統平均値では「しおかり」対比でそれぞれ29%および49%となりd_2で第2節間伸長個体が多くなる傾向にあった。一方，同様な特徴を有するd_6，d_8およびd_{18}^hでは第2節間の非伸長性は安定しており，この点d_1やd_2とは異なるようであった。

第2節間伸長型，d_{51}では第3節間の伸長がやや抑制されていたが，交雑F_2集団の解析から得られた結果とはよく類似するものであった。しかし第2節間伸長抑制型としてあげられたd_{15}は第3節間伸長抑制型を，これとは逆に第3節間伸長抑制型のd_{18}^kは第2節間伸長抑制型を，また（d_{42}）は第3節間伸長抑制型の節間伸長型を示した。なお，上位3節間長の間の関係はFig. 9およびFig. 10に示される。

交雑F_2集団による解析をも考慮して，矮性をその節間伸長様式によって9型に群別することを試みた（Table 16）。いわゆるd_n型はさらに4亜型に群別することが可能であった。すなわち第2節間伸長型では7種の矮性遺伝子が属し，このうちd_{19}は上位3節間についてd_n型の伸長パターンに最も近似したが，第4以下の節間伸長も認められた。第2節間伸長抑制型ではd_{13}およびd_{18}^kがあり，第3節間抑制型には13種が属し，このうちd_{52}を含む8種は多分藁矮性型であった。また，第1節間伸長抑制型としてd_{30}があげられ，これは第1節間の伸長抑制と同時に第3節間の伸長を伴い，伸長節間数が有意に増加した。

d_6遺伝子の第2および第3節間の伸長抑制は極めて安定しており，d_{18}^hでも類似した作用が認められたが，前述のごとく第2および第3節間の相対的な伸長性において微少な相違が検出された。一方，d_m型に関する矮性遺伝子ではいずれも第2節間の非伸長性をもたらしたが，第1および第

Table 16. Trial classification of dwarfs based on the relative internode distribution patterns

	Type of the internode distribution pattern		Internode			Dwarf gene
			In1	In2	In3	
dn[1)]	In2	elongating	±	+	±	d_7, d_{19}, d_{20}, d_{21}, d_{24}, d_{35}, d_{51}
	In2	shortening	±	−	±	d_{13}, d_{18}^k
	In1	shortening	−	±	+	d_{30}
	In3	shortening	+ ～ ±	±	−	d_3, d_4, d_5, d_9, d_{10}, d_{12}, d_{15}, d_{17}, d_{27}, d_{42}, d_{47}, d_{52}, d_{53}
d_6[1)]	In2	depressing	+	−	−	d_6
	In2	shortening	+	−	−	d_{18}^h
dm[1)]	In1, In3	elongating	+	−	+	d_2
	In1	elongating	+	−	±	d_1
	In3	elongating	±	−	+	d_8

1) Classification by Takahashi and Takeda (1969).

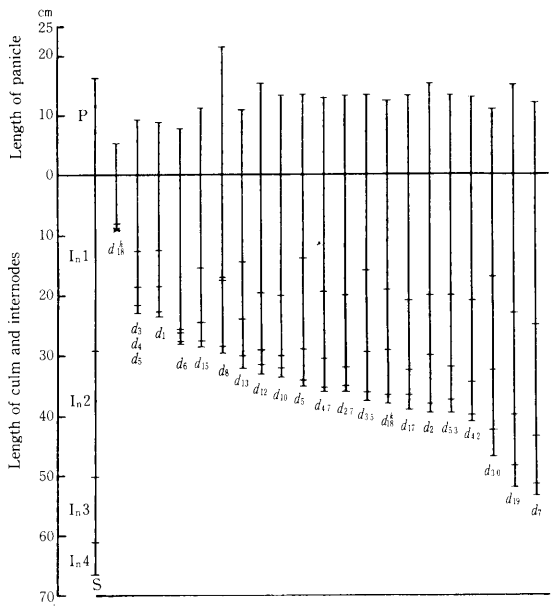


Fig. 6. Variations of panicle, culm and internode length of 'Shiokari' (S) and its dwarf isogenic lines. Order of internodes were affixed from the top. The In4 includes residual internodes and nodes.

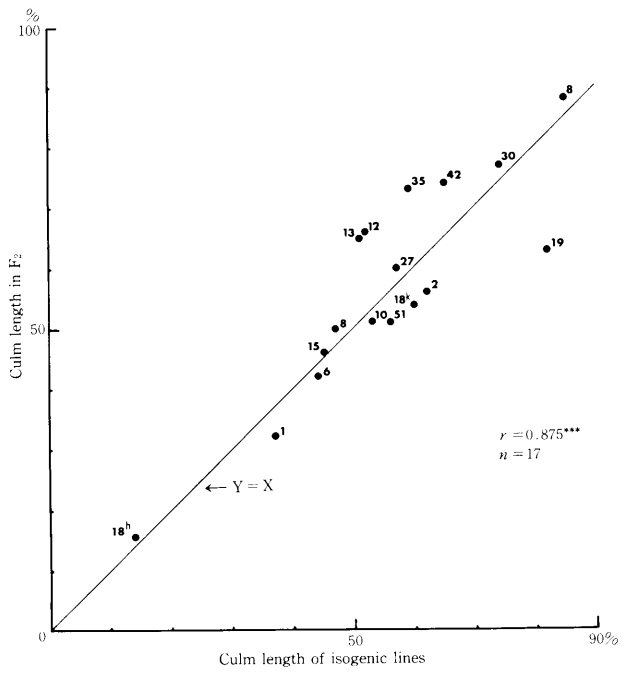


Fig. 7. Relationships of the relative culm length of dwarf isogenic lines and dwarf types in F_2 populations.

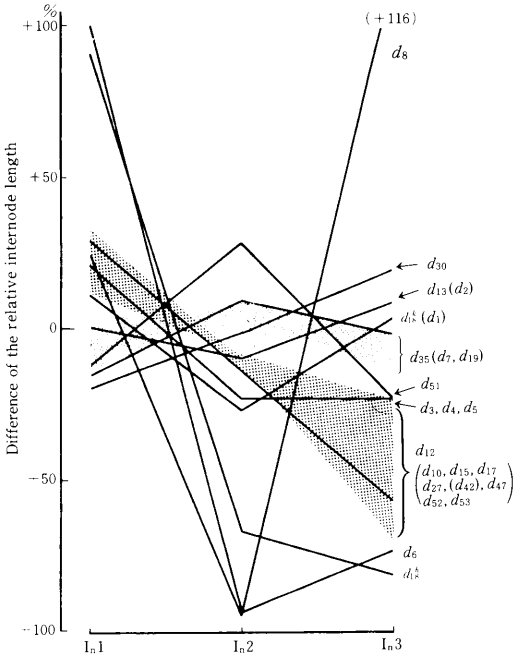


Fig. 8. Effects of dwarf genes on the relative internode distribution patterns shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'.

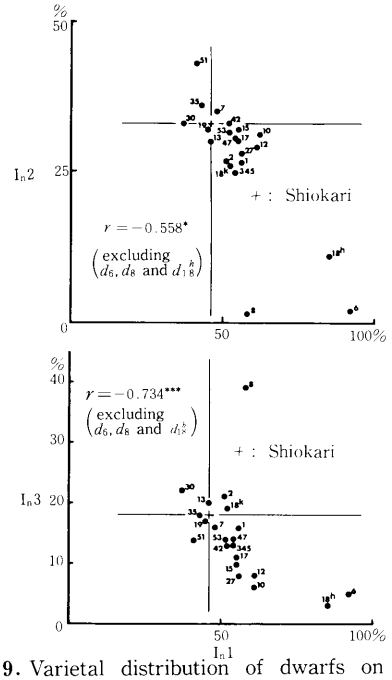


Fig. 9. Varietal distribution of dwarfs on the basis of the relative internode length, as percentages of culm length, among upper three internodes.

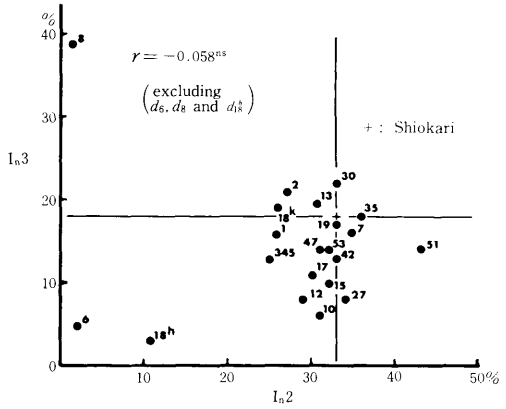


Fig. 10 Varietal distribution of dwarfs on the basis of the relative internode length, as percentages of culm length, between In2 and In3.

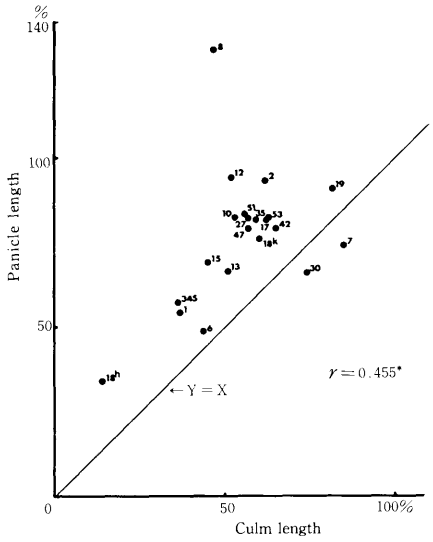


Fig. 11. Relationships between culm and panicle length of dwarf isogenic lines shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'.

3節間の伸長に対しそれぞれ異なる作用を示すことが明らかとなった。

2）粒形質に及ぼす作用とその群別

Table. 17には穂，粒形質および幼苗形質に関する矮性の特性を示した。稈長および穂長の関係を反復親に対する指数で示すと Fig. 11 のごとくなり，前記 F_2 集団による解析とよく一致し，苞葉を伴う異常穂軸の形成のため長穂となった d_8 および d_6 における短穂化が注目されるにとどまった。ここで穂長，着粒数および玄米長の3形質と矮性遺伝子との関係をみると，d_2，d_{19} および d_{51} では3形質ともに安定して大きな値を示し，多分蘖矮性では穂長の短縮は中庸であったが，着粒数の減少および軽度の短粒化を伴い，特に d_3，d_4，d_5 によると，二次枝梗数の著しい減少が認められ着粒数も激減した。d_1，d_7 および d_{30} では比較的短穂であったが，着粒密度の増加により着粒数は他の矮性に比べて高い値を示し，玄米長の減少もみられた。Fig. 12には一次および二次枝梗数の関係を示した。両形質間には高い相関々係が認められたが，着粒数の多い d_{19} では二次枝梗数が一次枝梗数に比べて相対的に少なく，逆に d_1，d_7，d_{30} や d_{51} では二次枝梗数が増加した。また d_{18}^h で

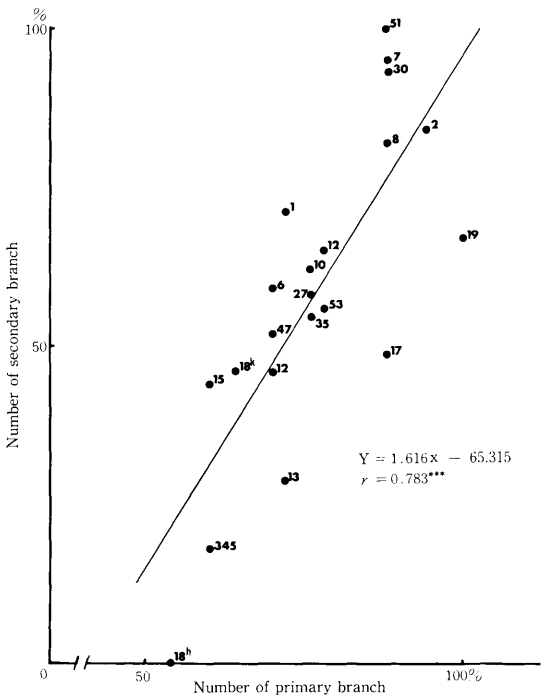


Fig. 12. Relationships between number of primary and secondary branch on panicle of dwarf isogenic lines shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'.

Table 17. Panicle, grain and seedling characters of dwarf isogenic lines shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'

Strain No.	Character[1]													
	PL	NP	NS	PN	PB	SB	WB1	LA	LG	WG	TG	100W	SN	BN
1-8	54	115	67	66	72	71	119	7	59	100	97	52	62	55
2-7	93	85	84	96	94	84	123	125	96	101	100	88	68	112
3, 4, 5-4	57	346	29	76	60	18	65	125	95	91	91	76	107	122
6-6	48	178	50	60	70	59	109	165	102	99	97	98	92	90
7-8	74	120	85	90	88	95	119	55	78	110	106	86	111	113
8-6	131	103	77	90	88	82	117	0	68	96	99	56	85	122
10-7	82	340	64	86	76	62	97	90	92	91	93	78	131	118
12-5	94	133	70	80	78	65	99	120	104	100	94	94	115	121
13-5	66	157	42	96	72	29	97	40	82	102	98	79	116	120
15-8	69	260	44	76	60	44	87	125	99	92	93	82	104	100
17-5	82	321	63	96	88	49	95	95	98	94	95	83	134	109
18K-8	76	133	52	66	64	46	109	105	100	102	104	107	87	92
18H-8	34	85	22	70	54	0	89	105	98	95	97	91	42	58
19-6	91	109	88	120	100	67	109	100	101	99	98	99	96	118
27-6	82	290	60	90	76	58	95	100	94	93	93	84	114	103
30-5	66	112	86	106	88	93	105	15	82	95	103	83	102	117
35-7	82	93	59	90	76	54	103	105	100	98	101	99	74	88
42-4	79	155	48	86	70	46	65	80	103	104	102	99	108	108
47-4	79	112	58	66	70	52	111	115	99	105	98	99	102	95
51-4	83	85	96	90	88	100	121	50	101	98	94	93	120	123
53-4	82	108	62	90	78	56	111	55	102	102	98	100	88	83
Shiokari	16.4 (cm)	18.3	94.5	5.0	8.3	15.3	1.24 (cm)	2.0 (cm)	4.49 (mm)	2.93 (mm)	2.15 (mm)	1.95 (g)	2.99 (cm)	2.33 (cm)
F-value	14.2	42.6	17.3	2.9	4.4	12.9	18.4	8.3	87.2	15.8	10.1	9.8	100.9	29.9
LSD (5%)	2.5	7.0	13.3	1.2	1.4	3.1	0.13	0.8	0.16	0.10	0.07	0.07	0.2	0.2
LSD (1%)	3.3	9.3	17.7	1.6	1.9	4.1	0.17	1.1	0.21	0.13	0.10	0.10	0.2	0.3
Heritability (%)	90.9	97.7	94.2	65.9	77.2	92.3	94.8	87.9	98.9	93.5	90.1	89.8	99.0	96.7

1) PL; Panicle length, NP; Number of panicle, NS; Number of spikelet per panicle,
PN; Number of point from which differentiate primary branches,
PB, SB; Number of primary and secondary branches, respectively,
WB1; Width of flag leaf, LA; Length of awn,
LG, WG, TG; Length, width and thickness of hulled grain, respectively,
100W; Weight of 100 hulled grains,
SN, BN; Length of (n-1) th leaf sheath and blade, respectively.

2) Heritability was estimated by $h^2(\%) = (\sigma_g^2/(\sigma_g^2 + \sigma_e^2)) \times 100$.

は二次枝梗の分化がほとんどみられず，d_{13} および d_{17} でも減少した。

玄米形質では Fig. 13 に示すごとく，玄米巾の変異は玄米長に比べて著しく小さかった。玄米長では d_6，d_{12} および（d_{42}）で長粒化し，d_7，d_{13}，d_{18}^k，（d_{42}）および d_{47} では玄米巾の増大が認められた。一方，短粒化の著しい矮性として d_1 および d_8 があり，d_7，d_{13} および d_{30} でも80%前後の値となり，多分蘖矮性型ではいずれも長さ，巾ともに減少した。なお d_1 および d_{12} は玄米巾に対する作用を有さず，玄米長のみを増減させた。これらをさらに粒形指数（長／巾）および粒大指数（長

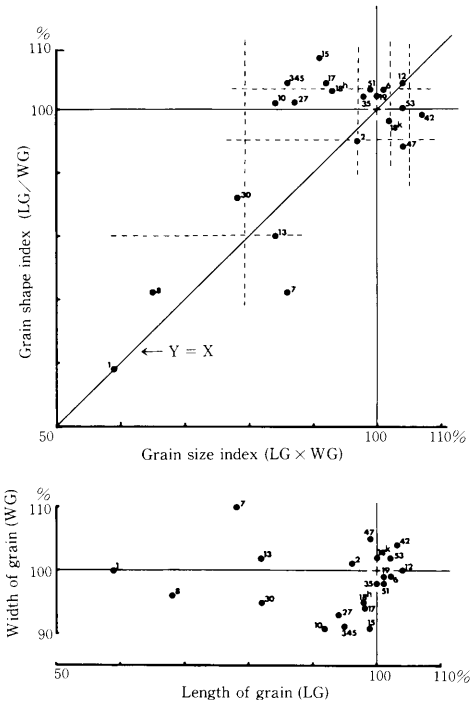


Fig. 13. Varietal distribution of dwarf isogenic lines concerning with grain characters shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'.

×巾）でみると，「しおかり」に比較して d_{18}^{h} および多分蘖矮性においてやや細粒型となり，d_{15} では大粒型となった。一方，d_7，d_{18}^{k}，d_{30} では粒厚が有意に増加し，粒重では d_{18}^{k} が著しい増加作用を示した。これらの結果に基づき粒形質の群別を試みるとTable. 18のごとくとなる。短粒型には11種の矮性遺伝子が属し変異が最も大きかった。d_{47} が玄米巾を増大させる一方，d_{12} が玄米長の増大作用を有し大粒化の傾向を示したことは育種における半矮性遺伝子利用の点でも注目される。

また，反復親である「しおかり」では外穎に2cm程度の芒を生じたが矮性遺伝子は芒性にも影響を与え，短粒化の著しい d_8 では芒の発現は全く認められず，d_1，d_{13}，d_{30} でも芒長の抑制効果が表われ，着芒穎花率も減少した。

3）葉身，葉鞘長に及ぼす作用

各矮性の幼苗期における第2葉身長（BN）および第2葉鞘長（SN）を調べた結果，両形質間には正の相関々係が認められたが（$r=0.78^{***}$），種々の変異が含まれていた。すなわち両形質に対してともに伸長を抑制する d_1，d_{18}^{k}，d_{18}^{h}，d_{35}，d_{53} があり，d_7，d_{12}，d_{13}，d_{30}，d_{51} および多分

Table 18. Trial classification of dwarfs based on the grain types

Character		Index		Dwarf gene
Length	Width	Shape	Size	
long	wide	medium	large	(d_{42})
	medium	medium	medium	d_6
		slightly slender	slightly large	d_{12}
medium	wide	slightly round	slightly large	d_{47}
	medium	medium	slightly large	d_{18}^{k}, d_{53}
		do	medium	+, d_{19}, d_{35}, d_{51}
	narrow	slightly slender	small	d_{15}, d_{17}, d_{18}^{h}
short	wide	round	small	d_7, d_{13}
	medium	round	extremely small	d_1
		slightly round	small	d_2
	narrow	medium	small	d_3, d_4, d_5, d_{10}, d_{27}
		slightly round	extremely small	d_{30}
		round	do	d_8

+; The recurrent parent, 'Shiokari'.

蘖矮性型の全てでは両形質の伸長が促進された。また，d_2やd_8のごとく第2葉鞘が短縮する反面，葉身が伸長する例も認められた。第2葉鞘長および葉身長と上位4葉鞘長，同葉身長との間にはいずれも正の相関々係が認められたが，稈長および各節間長との間には何らの関係もみられなかった。

3．考　　察

高橋ら（1961）はオオムギの主要な生産形質に関する渦性遺伝子，*uz*の作用が遺伝的背景の相違により極めて多様な反応を示すことを一連の同質遺伝子系統対による実験から明らかにした。さらに条性遺伝子，*V*，*v*の作用について，ヘテロ型個体の反復自殖法および戻し交雑法により育成された2種の同質遺伝子系統を比較して，戻し交雑法では反復親の違いによって異なる結論が導かれる場合のあることを指摘し，ヘテロ型個体反復自殖法により多数の系統対を作成し，平均の遺伝的背景下で遺伝的効果を比較することの有利性を論じている(高橋1975)。しかし，ヘテロ型個体反復自殖法では，多数の遺伝子間で作用の比較を行うような場合，実験遂行上，困難を伴うことや，得られた系統対の遺伝子型の一回性にも問題が残される。一方，誘発突然変異法による同質遺伝子系統の育成には，目的とする突然変異を得るためには相当の実験規模を要するであろうし，また異なる遺伝子座において突然変異を併発する可能性も高い。したがって予め突然変異系統の遺伝的性状が明らかにされなければならず，戻し交雑法の併用を必要とする場合が多い。

本実験では矮性主働遺伝子の諸形質に及ぼす作用を明らかにするために，品種「しおかり」を共通親とする各矮性の交雑F_2集団，および「しおかり」を反復親として，連続戻し交雑法により育成された同質遺伝子系統群を用いて，正常型と矮性型の間で形質比較を行い，それぞれの結果を併せて検討する方法をとった。両実験から得られた稈長についての関係はすでにFig.7に示した。多くの矮性では大きな変動はみられず，これらではF_2分離集団による遺伝子作用の解析も有効であるものと考えられた。しかしながら，一部の矮性では両者間に有意な差を生ずる場合があった。

例えば，d_{19}では同質遺伝子系統における値がF_2集団から得られた値に比べて大きく，d_{12}，d_{13}，d_{35}，（d_{42}）等では逆に小さくなった。これらのF_2集団における稈長の分散を正常型のそれと比較したところ，d_{12}およびd_{13}では両型で同程度の値を示したのに対して，d_{19}およびd_{35}では矮性型が有意に大きく，（d_{42}）では逆に小さくなった。かかる変異は遺伝子導入源となった矮性系統が保有する遺伝子（群）の効果，共通親あるいは反復親の遺伝子（群）の効果，それらと各矮性遺伝子の相互作用等に起因すると考えられる。

本章では，矮性遺伝子の効果が顕著に表われる節間構成，粒の形態等について検討を加えた。先に，高橋および武田（1969）は主働遺伝子が関与する矮性を含む品種・系統を，節間長比を指標として5種の節間型に群別した。

本実験によると，いわゆるd_n節間長比型を発現するとされる矮性遺伝子でも種々の伸長パターンを示し，d_n型はここでいう第3節間伸長抑制型に対応するものと考えられた。一方，d_6，d_m型についても，それぞれの型内で節間型の特異性を明らかにすることができた。

上島（1974）は出穂早晩性の異なる矮性系統の分類を試み，第1～5節間と残りの節間からなる節間構成を，上部，中部および下部節間の伸長性に基づき，5型に群別した。北海道品種にみられるごとき早生種においては，概して第4節間以下の稈長に占める割合が極めて小さく，「しおかり」においても5％程度の寄与率を示すに過ぎなかった。また，この遺伝的背景の効果は矮性同質遺伝子系統にも及ぶとみられ，d_{19}，d_{30}を除き，第3，4節間の伸長は著しく抑制された。

出穂の早晩性は伸長節間数や下位節間の伸長と密接に関連している（KAWAI *et al.* 1971，武田および高橋1973)。したがって，ここに得られた結果と上島（1974）による群別の対比は困難であるがd_6型にみる限りでは上位3節間の伸長様式は類似していた。さらに，他の矮性についても各節間の対応関係を明らかにすることが必要である。この

ことは矮性遺伝子の作用時期と各器官の分化・発育との関連を解明するうえで重要と考えられるからである。

一方，矮性遺伝子の作用は玄米の形態にも顕著に表われ，玄米長，巾の減少のみならず，増大させる場合もあった。IR－8保有の矮性遺伝子，d_{47}では増巾作用が認められ，d_{18}^{k}でもやや増巾し玄米厚の著しい増加は特異的であった。また，d_{12}では玄米長のみが増大した。このように，遺伝的背景を選択することによっては育種的に利用可能な半矮性遺伝子が，粒の長巾や大小に種々の作用を及ぼしていることは玄米形態が主要形質のひとつに数えられるイネ育種において特に重要な意味を有すると考えられる。本実験で反復親に用いられた「しおかり」は小円粒型の品種特性をもつが，これと異なる遺伝的背景においても，上述のごとき形質発現がみられるか否かを明らかにすると同時に，不利な方向への作用を抑制するがごとき遺伝的背景を探索する必要もある。

以上のごとく，矮性に関する主働遺伝子では非対立遺伝子間のみならず，対立遺伝子間においても著しい作用の相違が認められ，遺伝子の機能的分化が多岐にわたることが示された。また，これら矮性遺伝子の多面作用にみられる多様な変異は形態形成の遺伝的機構が複雑な系を内蔵することを示すものであり，さらに分化・発育に関する内的・外的な制御要因とその機構の解析をすすめることの重要性が指摘される。