

III. 矮性遺伝子座の構造と機能

1. d_{18} 遺伝子座の複対立性と遺伝的特性

イネにおいて単純劣性突然変異に起因する矮性は多く知られている(中山1939, 高橋および木下1974)。これらの関与遺伝子の異同については第I章において述べた。

本節では「豊雪矮性」および「小丈玉錦」に関与する遺伝子が複対立関係にあることを明らかにするとともに、これら対立遺伝子の形質発現に関与して草丈をさらに矮小化する2対の変更遺伝子の作用について論述した。また両対立遺伝子によってもたらされる草丈の変異がいかなる遺伝機構によるものかを、交雑後代の選抜実験により検討した。

材料および方法

供試材料はTable 19に示す5系統である。4月下旬温室内に播種し5月下旬に移植した。「豊雪矮性」を除く親系統およびF₁植物はビニールハウス内水田に30×15cmの栽植密度による1本植えと

Table 19. Strains used in the experiments

Strain No.	Type of dwarf	Marker gene
A-136	'Shiokari'	+
N-71	'Hosetsu dwarf'	d_{18}^h
H-500	do	d_{18}^h, Pl, la
F1-26	'Kotake-tamanishiki'	$d_{18}^h, C^{Pp}, A, lop_2$
F1-103	do	$d_{18}^h, dp_2, lg, lop_2$

され、「豊雪矮性」はガラス室内に15×15cmで栽培された。1区平均12個体で2反復とし、施肥量は窒素成分量0.5kg/aを全量基肥として与え、その他の肥培管理は慣行法によった。成熟期に周縁の栽植個体を除き、主稈の草丈(稈長+穂長)、穂長、各節間長、1穂穎花数、内穎長および穎花巾を測

定した。内穎長および穎花巾は5穎花の平均値を以て個体の値とした。一方、分離世代すなわちB₁F₁, F₂およびF₃集団は移植前に2型に分類し、「豊雪矮性」型はガラス室内に、また「小丈玉錦」型はビニールハウス内に15×15cmの栽植密度により栽培された。なお、系統対の草丈比較試験に用いたF₄, F₅集団および親系統はガラス室内水田に15×15cmの栽植密度で栽培された。この際の施肥量は窒素成分量で0.5kg/aとした。

実験結果

1) 「豊雪矮性」, 「小丈玉錦」ならびにそれらの交雑F₁の形質比較

単純劣性遺伝子による2種の矮性すなわち「豊雪矮性」型のN-71, 「小丈玉錦」型の2系統, F1-26, F1-103 およびそれらの交雑F₁を用いて9種の形質に関する調査を行い, F1-26および, F1-103の測定値に対する指数を求めてTable 20に示した。

N-71はF1-26およびF1-103に比べて、粒形質を除く他の形質が著しく矮小となった。節間長については、F1-26およびF1-103における節間伸長の様相とは大きく異なり、第3および第4節間の伸長がほとんど認められず、第1節間長比が92%となった。

粒形質に関してはN-71とF1-26およびF1-103との間に有意な差が認められる場合が多かった。なお、F1-103は「内穎発育不全遺伝子」、 dp_2 により畸型穎花を生ずる。N-71のF1-26に対する指数とF1-103に対するそれとは近似していることから、一般に「豊雪矮性」の茎葉器官は「小丈玉錦」型に比して著しい矮小化を示すといえよう。一方、両矮性型間の交雑に由来するF₁植物はいずれも粒形質に関してF1-26およびF1-103との間に有意差を生じたものの、草丈をはじめその他の形質はすべて「小丈玉錦」型の親系統に類似して

Table 20. Relative size of characteristics in 'Hosetsu dwarf' (N-71) and two kinds of (F₁s) as shown in percent of those of F1-26(a) and F1-103(b)

Strain and F ₁	PH	PL	In1	In2	In3	In4	NS	LG	WG
N-71	25.77***	36.28***	49.68***	8.11***	0.00***	0.00***	13.68***	102.83**	101.69
a. N-71 × F1-26	93.86	107.64*	102.65	101.35	88.76	15.63*	111.92	106.67***	113.87***
Reciprocal	99.40	104.17	106.75	108.95	95.41	46.88	105.55	105.00**	110.07***
N-71	26.62***	33.78***	42.27***	7.51***	0.00***	0.00***	12.67***	118.81***	103.79**
b. N-71 × F1-103	97.39	97.52	97.22	97.05	78.44	94.44	88.90	123.88***	114.67***
Reciprocal	96.06	100.75	93.75	92.36	84.04	73.46	92.01	124.52***	117.77***

PH; Plant height (culm + panicle), NS; Number of spikelet per panicle,
 PL; Panicle length, LG; Length of grain,
 In1-4; Length of internode, WG; Width of grain,
 *, **, ***; Significant at the level of 5, 1 and 0.1%, respectively.

Table 21. Segregations of two dwarf types in B₁F₁ populations

Cross combination	'Kotake-tamanishiki'		'Hosetsu dwarf'		Total	Goodness of fit	
	Phenotype	type	type			χ ²	P
	Genotype	d ₁₈ ^k	d ₁₈ ^h				
(F1-26 × N-71) × N-71	Obs. (Cal.)	22 (19)	16 (19)	38 (38)	0.947	0.3-0.5	
(N-71 × F1-26) × N-71	Obs. (Cal.)	11 (12)	13 (12)	24 (24)	0.167	0.5-0.7	
(F1-103 × N-71) × N-71	Obs. (Cal.)	12 (11.5)	11 (11.5)	23 (23)	0.043	0.8-0.9	
(N-71 × F1-103) × N-71	Obs. (Cal.)	9 (9)	9 (9)	18 (18)		1	
Combined data	Obs. (Cal.)	54 (51.5)	49 (51.5)	103 (103)	0.243	0.9 <	

Homogeneity :χ²=0.914, d. f =3, 0.8 < P < 0.9.

いた。また正逆交雑組合せのF₁植物の間にも有意な差は見出されなかった。

したがって「豊雪矮性」および「小丈玉錦」に関与する遺伝子はともに同一座における突然変異であり、後者が前者に対して完全優性を示すものと推定された。そこで次の後代検定を行った。

2) 交雑後代における矮性型の分離様式

B₁F₁世代、すなわち両矮性型の間で交雑F₁をN-71に戻し交雑した集団では、正常型の分離はみられず、「豊雪矮性」型（以下、H型と呼称する）と「小丈玉錦」型（以下、K型）を1：1の比に生じた（Table 21）。なお両矮性型は、幼苗時において

第2葉鞘長や葉身長をもとに容易に識別しうが、この分類に従うならばF₂集団におけるK型とH型の分離比は3：1となった。これらの分離様式と1)の結果からK型とH型に関与する遺伝子d₁₈およびd₂₅は対立関係にあり、しかもd₁₈ < d₂₅なる優劣関係が明らかとなった。ここに両矮性型の関与遺伝子をそれぞれd₁₈^kおよびd₁₈^hに改めた。

一方、本実験に供試したF₂集団において、幼苗時に分類されたK型集団には、生育の進行に伴ってK型に比べて茎葉が繊細、かつ淡色で草丈も矮小となるものの、H型とは明らかに姿型を異にする「中間矮性」型（以下、K_m型）が出現、識別されるに至った。Table 22はかかる3種の矮性型

Table 22. F₂ segregations in the crosses between 'Hosetsu dwarf' and 'Kotake-tamanishiki' type

Cross combination	Phenotype	K-type	Km-type	H-type	Total	Ratio	Goodness of fit	
	Genotype	$d_{18}^k, (AB, Ab, aB)$	$d_{18}^k, (ab)$	$d_{18}^h, (AB, Ab, aB, ab)$			χ^2	P
N-71 × F1-26	Obs.	292	26	113	431	45:3:16	2.322	0.3-0.5
Reciprocal	Obs.	309	28	104	441	do	2.956	0.2-0.3
N-71 × F1-103	Obs.	155	20	56	231	do	8.161	0.01-0.02
Reciprocal	Obs.	207	20	75	302	do	2.550	0.2-0.3
Combined data		963	94	348	1405	do	12.681	0.001-0.01
Homogeneity : $\chi^2=3.308$, d. f =3, 0.3 < P < 0.5								
	Genotype ¹⁾	$d_{18}^k, (Ab)$	$d_{18}^k, (ab)$	$d_{18}^h, (Ab, ab)$				
F1-26 × H-500:1	Obs.	89	30	39	158	9:3:4	0.011	0.9 <
F1-26 × H-500:2	Obs.	95	38	43	176	do	0.942	0.5-0.7
Combined data		184	68	82	334	do	0.568	0.7-0.8
Homogeneity : $\chi^2=0.385$, d. f =1, 0.5 < P < 0.7								

1) In the cross F1-26 × H-500, only A locus is segregating as a modifier.

についての分離様式をまとめたものである。なおK型におけると同様に、H型集団においてもやや矮小な個体(以下、Hm型)が低率ながら出現したが、姿型からする明確な識別ができなかったため、ここでは2型を括めてH型とした。

N-71×F1-26およびN-71×F1-103の交雑組合せF₂では正逆交雑のいずれでもK型、Km型、およびH型(Hm型を含む)の3型を45:3:16の比に、またF1-26×H-500のF₂では上記3型を9:3:4の比に生じた。いまd₁₈遺伝子座の作用を変更する2対の重複遺伝子が存在し(a, bと仮称)各親系統の遺伝子型がN-71:aaBB, F1-26, F1-103:AAbbおよびH-500:aabbであるとすれば、上記の観察結果をよく説明しうる。

そこでこれらの遺伝子仮定を検証するためにF1-26×H-500:1のF₂で分離したK型、Km型およびH型(Hm型を含む)からそれぞれ36, 8および3の計47個体を任意に抽出して次代F₃系統における矮性型の分離様式を調べた。その結果(Table 23), K型に由来するF₃系統からはK型、Km型およびH型(Hm型を含む)をそれぞれ1:0:0, 3

:1:0, 3:0:1および9:3:4の比に生ずる様な4型の出現をみた。また、Km型由来の系統では上記3矮性型が0:1:0および0:3:1の分離比を示す2型が出現し、H型系統はすべて同型に固定していた。ここで観察された分離型による系統比は理論値によく適合するものであった。

したがって、Km型およびHm型はd₁₈遺伝子座を構成するd₁₈^kおよびd₁₈^hのそれぞれに対して、2対の劣性遺伝子が関与することによって生ずるものと考えられた。

3) 矮性型の草丈に関する選抜実験

K型とH型との間の3交雑組合せのF₂における草丈の変異をFig. 14に示した。なおN-71とF1-26およびN-71とF1-103との交雑では正逆交雑間に差が認められなかったため、それらを併せて頻度分布図を作製した。

いずれの交雑組合せでも草丈は基本的にK型およびH型による2項分布を示し、Km型が両者間に介在していた。また、両矮性型の草丈分布中は、K型の方がH型より大きくなる傾向があった。さ

Table 23. Plant height of F₃ lines derived from Fl-26 × H-500 : 1

Phenotype in F ₂ ¹⁾	Plant height (cm)														Mean ±S. D.	Type of seg. (K:Km:H) ¹⁾	Obs. No. of lines	Cal. No. of lines (1:2:2:4)
	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70				
K-type							1	7	7	16	17	10	14	4	57.17 ± 8.65	1:0:0	5	4
			1	1	3	8	7	20	33	25	25	9	15		50.26 ±10.39	3:1:0	7	8
		1	9	11	5	1	8	12	11	18	10	6	3	4	38.51 ±15.79	3:0:1	8	8
		4	23	31	16	17	24	20	38	39	19	20	10	4	2	36.98 ±15.71	9:3:4	16
$\chi^2=0.375, 0.9 < P$																		
Km-type			1	4	10	2	1	1							27.76 ± 5.65	0:1:0	2	(1:2) 2.7
		1	8	7	15	17	7	4	1						24.25 ± 7.64	0:3:1	6	5.3
$\chi^2=0.250, 0.5 < P < 0.7$																		
H-type	1	6	12	8											17.50 ± 4.16	0:0:1	3	—

- 1) K : 'Kotake-tamanishiki' type,
 Km : 'Intermediate dwarf' type,
 H : 'Hosetsu dwarf' type including modified,
 'Hosetsu dwarf' type (Hm).

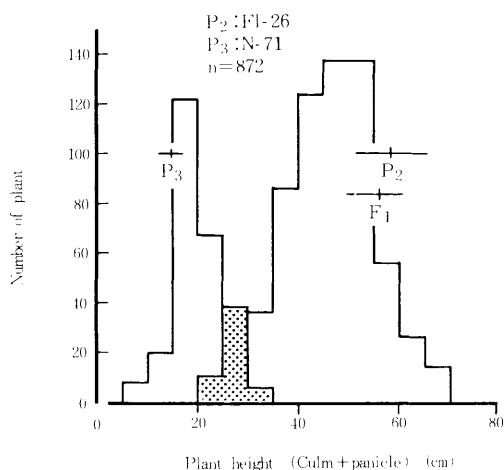
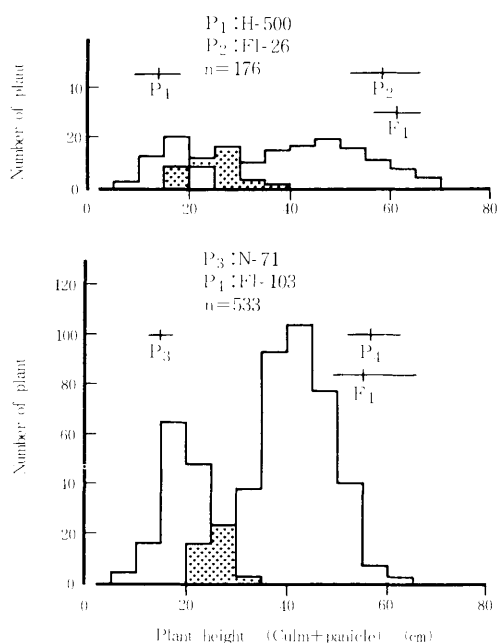


Fig. 14. Frequency distributions of plant height in F₂ populations. Dotted means 'Intermediate dwarf' (Km) type.

らに両矮性型を品種「しおかり」に戻し交雑して B_3F_2 世代に分離した K型とH型との間で交雑を行い、この F_2 集団から幼苗時に両矮性型についてそれぞれ56および53個体を任意に抽出、養成して成熟期における草丈の変異を調査した (Fig. 15)。

この集団ではKmおよびHm型の分離は認められず不連続分布となったにもかかわらず、両矮性型の分布巾の大小関係は上記 F_2 集団の場合に類似した。なお、K型の56個体について、 d_{18} 座に関する遺伝子型と草丈の関連を調べた結果、同型および異型接合型個体間に草丈平均値の差はほとんど認められなかった。

これらのことから2種の対立遺伝子間では遺伝および環境要因に対する反応規格が異なることにより草丈の変異巾に差異を生ずるものと考えられた。

そこで $F_1-26 \times N-71$ の交雑 F_2 および F_3 集団に分離した異型接合型個体 (d_{18}^h/d_{18}^k) について草丈の高低両方向への選抜を試みた。 F_2 では草丈の高い群として10個体、低い群として6個体を選抜し、次代系統を養成した。これらについて、岡 (1955) の方法により遺伝率を推定したところ $h^2=0.375$ であった。さらに F_3 系統中より高群9個体、低群12個体を選抜、供試した結果、 $h^2=0.533$ となり遺伝率の漸増傾向が認められた。また分散分析の

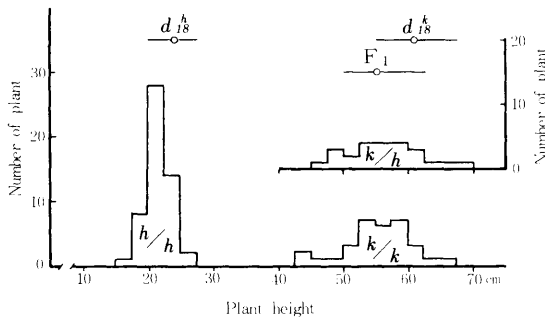


Fig. 15. Frequency distributions of plant height of F_2 plants derived from the cross between d_{18}^h and d_{18}^k types which are near-isogenic lines (B_3) of 'Shiokari'. The genotypes of each population are as follows:
 k : $k:d_{18}^k$, d_{18}^k , $k/h:d_{18}^k$, d_{18}^h , $h/h:d_{18}^h/d_{18}^h$. Horizontal lines show the means and ranges of the plant height of parents and their F_1 s.

結果からも F_3 および F_4 における系統間差は K型、H型いずれについても有意となり、両型の草丈に関する選抜が有効であることが示された。つぎに種々の遺伝的背景下で両対立遺伝子がいかなる反応を示すかについて検討した。

F_4 において、 d_{18} 座の遺伝子型に関して異型接合型で、かつ変更遺伝子については $AA--$ あるいは $--BB$ なる遺伝子型を有する個体群 (d_{18}^k/d_{18}^h , $AA--$; d_{18}^k/d_{18}^h , $--BB$) と劣性の同型接合型個体群 (d_{18}^k/d_{18}^h , $aabb$) から11および12個体を任意に選び、 F_5 世代の各系統内に分離した K型と H型および Km型と Hm型とを系統対として養成し、それぞれの系統対で草丈の比較を行った。K, H, KmおよびHmの4矮性型内で分散分析を行ったところ、いずれの矮性型においても系統間差に高い有意性が認められた (Table 24)。

K型とH型の系統対間における両矮性型の草丈

Table 24. Analysis of variance for plant height of four dwarf types derived from F_5 pair lines

1) K-type

Source	d. f.	S. S.	M. S.	F
Line	10	5258.753	525.875	19.364***
Error	124	3367.573	27.158	

2) H-type

Line	10	491.521	49.152	19.450***
Error	108	272.945	2.527	

3) Km-type

Line	11	8779.026	798.093	36.002***
Error	156	3458.254	22.168	

4) Hm-type

Line	11	796.080	72.371	18.96***
Error	113	437.408	3.871	

*** : Significant at the level of 0.1%.

矮性遺伝子については、現在までに50種にも及ぶ遺伝子が分析されてはいるものの（高橋および木下1974）、 d_{18} 座を除いて複対立遺伝子の分化に関する報告はない。これは一つに矮性対立遺伝子間における相対的な作用力の差および安定性に関係するものと考えられる。すなわち、仮に対立遺伝子の分化が生じていたにしても両者の作用力の差が小さく、内・外的環境の影響によって被覆される場合、複対立関係の検出は困難となる。

両矮性の同質遺伝子系統を用いて2, 3の形態的特性を比較した結果によれば（Fig. 18）、いずれ

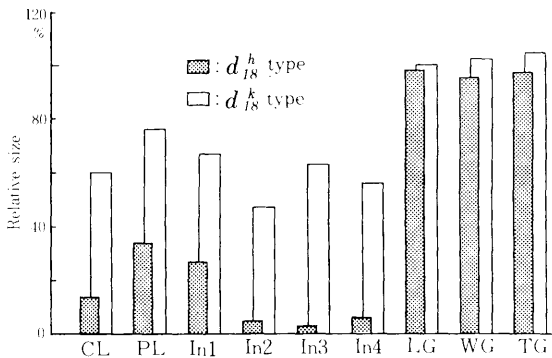


Fig. 18. Relative size of 'Hosetsu dwarf', d_{18}^h type and 'Kotake-tamanishiki', d_{18}^k type shown in percentages of those of the recurrent parent, 'Shiokari'. CL: Culm length, PL: Panicle length, In1-4: Length of internode, LG, WG and TG: Length, width and thickness of grain.

の遺伝子も莖葉器官の短縮をもたらし、特に d_{18}^h ではその作用が著しく、程長は反復親である「しおかり」の14%にすぎなかった。また、 d_{18}^k では各節間長ともに正常型のおおむね50~60%となり、 d_{18}^h および d_{18}^k による量的な作用力には大きな差異が認められた。またいわゆる節間長比にも異なる作用をもたらし、 d_{18}^k による矮性では d_n 節間長比型を示したのに対して、 d_{18}^h では第2節間以下の伸長抑制が顕著であり、 d_6 節間長比型に類似していた。しかし、 d_6 遺伝子による矮性型では第2節間以下の節間長を除く他の諸形質が正常型に近似することから、 d_6 遺伝子の作用は第2節間以下の節間伸長の直接的な抑制にあると考えられる。一方、 d_{18}^h

が関与する矮性では粒形質を除き矮化程度が著しく、節間長比型の発現においては d_{18} 遺伝子による場合とは異なる遺伝経路をとる可能性が示唆される。

d_{18}^h および d_{18}^k 型の草丈の変異では、「しおかり」への戻し交雑 $B_3 F_2$ 集団よりの両矮性型間で行った交雑に由来する F_2 集団において、K型の変動係数はH型よりも大きかった。遺伝的背景の同質化がそれ程進んでいないことを考慮しなければならないが、その変異の多くの部分が、ある環境に対する両対立遺伝子の反応の相違を反映しているものと考えられる。また本実験に供試した交雑組合せのいずれにおいても、 d_{18}^h と d_{18}^k 型の間で草丈の変異巾が異なり、 d_{18}^k 型で大きかった。

さらに F_2 および F_3 における選抜実験から草丈に関する選抜効果が認められ、 F_3 の系統群では出穂早晚性および d_{18} 座の遺伝子型と草丈との間には何らの相関々係も認められなかったにもかかわらず d_{18}^h および d_{18}^k 型における系統間差は有意であり、かつ系統内変動係数の平均値はそれぞれ8.95および6.92となりここでも d_{18}^k で大きくなった。この傾向は変更遺伝子を含む d_{18}^k (Km型) および d_{18}^h (Hm型) 型の間でも同様であった。

2対の変更遺伝子は主働遺伝子 d_{18}^k および d_{18}^h の形質発現に関与して、さらに短程化する作用を有していた。すなわち、 F_3 における草丈の系統間平均値から算出された短縮率は d_{18}^k に対して30%、 d_{18}^h に対しては17%となった。このように d_{18}^k および d_{18}^h では遺伝的背景との相互作用により同一方向へ変異する傾向を示したが、その変異の量には大きな相違が認められた。

本実験で供試した d_{18} による矮性は極短程でありこれのある遺伝子系を用いてさらに短程化しようとする場合、より長程のものに比較して短縮の効率が低下し、一方、長程化の方向ではその関係が逆転することが一般的な現象から推察される。前者については、本実験で明らかにされた変更遺伝子の作用力の相違に関する事例にも示された。しかしながら、Fig. 16および Fig. 17に示されるごとく、 d_{18}^k を長程化する方向に作用する遺伝的背景を d_{18}^h に作用させた場合、 d_{18}^k にみられる程の長程化は

認められず、両矮性間の草丈の差はむしろ拡大する傾向にあった。このことは両対立遺伝子間では草丈に関する遺伝的規制、すなわち反応規格に差を有することをうかがわせる。

高橋ら(1961)はオオムギの渦、並遺伝子の同質遺伝子系統群を作り、渦遺伝子が収量形質に及ぼす効果を調べ、両遺伝子間では最適とする遺伝的背景が異なることを明らかにした。かかる関係はオオムギ播性遺伝子、*sh*, *Sh*₂および*Sh*₃(安田1969)や、イネ早生遺伝子、*E*座における対立遺伝子の変更遺伝子に対する反応性の差異等(TSAI and OKA 1968, '70, TSAI 1976)でも報告されている。

本実験から、*d*₁₈座の対立遺伝子間における草丈の遺伝的変異性の相違は、変更遺伝子を含む遺伝的背景や環境に対する反応性の差異に基づくものと考えられた。

育種において有用遺伝子の枯渴をきたすような場合、その遺伝子源を突然変異や遺伝的に異質な集団に求める必要が生じてくる。この遺伝子導入に付随して、必然的に遺伝的背景の大きな変化がもたらされるものと考えられる。したがってかかる遺伝的背景の変化に適合する矮性遺伝子を選択するためにも、比較的実用性の高いと考えられる矮性遺伝子については、遺伝的背景との相互作用の仕方を詳細に調べておく必要がある。

2. *d*₁₈遺伝子座の生理的特性

遺伝的矮性の形質発現は形態形成における代謝系の異常に起因するものと考えられる。このことは植物の矮性遺伝子と植物生長調節物質、特にジベレリン反応やジベレリン生成能との関連からも示唆されている(PHINNEY 1956, KATSUMI *et al.* 1964, OGAWA 1965, PHINNEY および 勝見 1967, GOTOH 1970, RADLEY 1970, GALE *et al.* 1975 a, b, '76)。

イネの矮性形質とジベレリンの関連については従来多くの報告がある(鎌田および岸本1960, 永松ら1964, MURAKAMI 1968, SUGE *et al.* 1968, MURAKAMI 1972, 上島1972)。「短銀坊主」および「小丈玉錦」はジベレリン生合成の異なる反応段階に遺伝的阻害を有することにより矮性を発現するも

のとされた(SUGE *et al.* 1968, MURAKAMI 1972)。一方、前節でその詳細を述べたごとく「豊雪矮性」および「小丈玉錦」にはそれぞれ劣性遺伝子、*d*₁₈^hならびに*d*₁₈^kが関与し、*d*₁₈^h < *d*₁₈^k < +なる複対立関係にある。これらの矮性では外部からのGA₃処理によって影響をうけて著しい伸長反応を示す。

本節では、*d*₁₈^h遺伝子の作用を*d*₁₈^kとの比較において、外生および内生ジベレリンに関する検討を加え、矮性遺伝子の形質発現とジベレリン代謝の関係を明らかにしようとした。また、複対立遺伝子のジベレリン代謝における作用機作から両遺伝子のモルフについて考察を加えた。

材料および方法

Table 26に示す30種の矮性および31種の正常型稲を用いてジベレリン酸(GA₃)に対する反応を調べた。

生物検定は以下の方法によった。すなわち籾を塩水選して殺菌後、蒸留水中に28℃で2日間浸漬、催芽させ、鞘葉が1mm程度に伸長したときGA₃を含む水溶液0.5mlを注入した内径26、高さ60mmの管瓶に5個体宛置床した。管瓶はビニール薄膜で密封して28℃、3000 luxの条件下に保った。3日後に0.5mlの蒸留水を加え、さらに2日後に第2葉鞘長を測定した。なお、対照区としては0.5mlの蒸留水のみを注入した管瓶を用いた。

GA₃処理に対して著しい反応性を示した「豊雪矮性」については、原品種「豊雪-A」とともに種々のGA₃濃度に対する反応を調べた。さらに正常型品種「しおかり」に4回の戻し交雑を行って育成された3種の同質遺伝子系統を用いて、GA₄*、GA₇*およびGA₁₂-aldehyde*に対する反応を検討した。

つぎに矮性の内生ジベレリン様物質の含量を生物検定法によって定量した。材料は4系統・品種、1交雑組合せのF₁植物、すなわち「豊雪矮性」、「小丈玉錦」、「短銀坊主」の各矮性同質遺伝子系統、反復親「しおかり」および「小丈玉錦」と「豊雪矮性」との間の交雑によるF₁植物である。

ジベレリン様物質の抽出はSUGE(1972)の方法

* 東京大学農学部教授高橋信孝博士より譲渡していただいた。

Table 26. List of strains used in the GA₃ treatments

a) Dwarf types			b) Normal types	
Stock No.	Name	Genotype	Stock No.	Name
A-12	Tillering (bunketsu-waito)	<i>d</i> ₃ <i>d</i> ₄ <i>d</i> ₅	A- 1	Akage
A-23	Daikoku	<i>d</i> ₁	A- 2	Akaine
A-26	Ebisu	<i>d</i> ₂	A- 5	Akamuro
A-28	Ebisu-mochi	<i>d</i> ₆	A- 29	Eiko
M- 5	Norin-8-irradiated dwarf	*	A- 35	Hashiribozu
M- 6	do	*	A- 50	Ishikarishiroke
M- 7	do	<i>d</i> ₂₄	A- 67	Kyowa
M- 8	do	*	A- 83	Norin-20
M- 9	do	*	A-125	Shin-ei
M-13	do	<i>d</i> ₂₄	A-126	Toyohikari
M-15	do	<i>d</i> ₁₃	A-127	Tomoemasari
M-17	do	<i>d</i> ₁₄	A-128	Yukimochi
M-43	Hayayuki-irradiated dwarf	<i>d</i> ₇	A-129	Sakaemochi
M-44	do	<i>d</i> ₇	A-130	Shirayuki
M-48	do	<i>d</i> ₂₀	A-134	Yukara
N- 2	Ohgimochi	<i>d</i> ₂ <i>d</i> ₆	A-137	Hosetsu-A
N- 5	Daikoku-ebisumochi	<i>d</i> ₁ <i>d</i> ₆	A-138	Hayayuki
N- 7	Cleistogamous	<i>d</i> ₇	D- 46	Ginbozu
N-45	Multiple marker	<i>d</i> ₆	Ho-15	Sekitori
N-46	do	<i>d</i> ₆	Ho-21	Omachi
N-49	Matsusaka-waisei	<i>d</i> ₁	Ho-30	Shinriki
N-56	Kamikawa dwarf	<i>d</i> ₁₉	I- 64	Norin-8
N-57	Kamikawa-bunwai	<i>d</i> ₁₀	M- 33	A-5-irradiated
N-60	Shinatoh-waisei	<i>d</i> ₉	M- 34	do
N-61	Jokei-6549-waisei	<i>d</i> ₂₂	M- 35	do
N-62	Yukara dwarf	<i>d</i> ₁₂	N- 9	Hokkai-87
N-70	Toyohikari-bunwai	<i>d</i> ₁₅	N- 21	Minamimochi
N-71	Hosetsu dwarf	<i>d</i> ₁₈	N- 27	Tomoenishiki
N-75	Daikoku-4	*	N- 54	Megurosakaemochi
N-77	Tanginbozu	<i>d</i> ₃₅	40566	Tamanishiki
				Norin-28

*: Unknown genotype.

に準じた。すなわち最高分蘗期の植物体から葉身および根を除いた生重 100 g を試料として、70% アセトン中で磨砕し、室温で10時間放置したのち濾過し、残渣を再度抽出、濾過した。この含水アセトン抽出液から減圧濃縮して得られた水相を燐

酸で pH 2.0 に調整して酢酸エチルで3回抽出した。酢酸エチル相について、pH 7.0 の 1 M 燐酸緩衝液で3回抽出後、燐酸緩衝液相を燐酸で pH 2.0 に調整し、さらに酢酸エチルで5回抽出した。得られた酢酸エチル相に無水硫酸ソーダを加えて脱

水し、減圧下で乾燥させたのち、これを少量のアセトンに溶解させ、ヘーパークロマトグラフィー法で展開した。濾紙は東洋No.50を用い、イソプロパノール/28%アンモニア水/水 (10:1:1 v/v/v) の混液で上昇法により30cm展開させた。濾紙は乾燥後10等分され、それぞれ50%アセトンで溶出し乾燥させたのち0.5mlの蒸留水を加えて酸性酢酸エチル分画の検液とした。

生物検定に用いた系統は内生ジベレリン様物質の抽出に用いられた3種の矮性同質遺伝子系統ならびに「しおかり」であり、それらの催芽種子を用い、第2葉鞘長の伸長程度から抽出物中のジベレリン様物質含量を推定した。なお、ここでは矮性同質遺伝子系統 (near-isogenic lines) を多用したが、これらと原系統を区別するために関与遺伝子の記号を以って示すことにする。すなわち「豊雪矮性」, d_{18} ; 「小丈玉錦」, d_{18} および「短銀坊主」, d_{35} である。

実験結果

1) 矮性ならびに正常型のGA₃に対する反応

矮性系統30および正常型系統31種についてGA₃処理による第2葉鞘の伸長反応を調べた。反応度は対照区の第2葉鞘長に対する指数 (%) で表わした。両型における反応度の分布はTable 27に示すごとくである。正常型系統では反応度100から300%の間におおむね正規分布した。

矮性系統では「豊雪矮性」および「短銀坊主」の2種がそれぞれ697, 518%なる極めて高い反応度を示し、ともに他の矮性との間に有意差が認められた。その他の矮性では正常型に比べて反応度がむしろ低い系統が多く、正常型とは異なる非対称の分布を示した。「豊雪矮性」および「短銀坊主」を除いた28種の矮性と正常型における反応度の平均値は正常型で高く、その差は5%水準で有意であった。

矮性遺伝子型と反応度との関係では、前述のごとく d_{18} および d_{35} による矮性で高く、逆に低いものとしては d_{15} および d_3 , d_1 , d_5 による多分蘖矮性や、「農林28号矮性」(d_8), 「ユウカラ矮性」(d_{12}) 等があげられた。一方, d_1 , d_5 , d_7 による矮性では系

Table 27. Frequency distribution of the gibberellin response values calculated from elongation of the second leaf sheath caused by GA₃ treatment (0.5 μg/0.5ml)

Range of the response value (%) ¹⁾	Dwarf	Normal	Total
100-149	11	4	15
150-199	9	10	19
200-249	6	13	19
250-299	2	4	6
500-700	2 ²⁾	0	2
Mean of the response value ± S.D.	171.2 ³⁾ ±49.2	202.8 ±43.1	

- 1) The response values were given by (Treatment/Control) × 100
- 2) 'Hosetsu dwarf' and 'Tanginbozu'
- 3) Excluding 'Hosetsu dwarf' and 'Tanginbozu'.

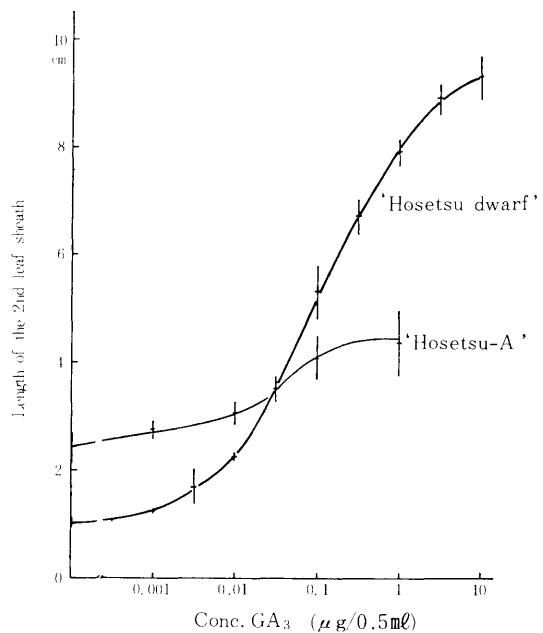


Fig. 19. Elongation of the second leaf sheath caused by treatment of gibberellic acid in 'Hosetsu dwarf' (N-71) and the original variety 'Hosetsu-A', (A-137).

統により反応度が大きく異なる傾向が認められ、これらの場合、GA₃に対する反応は矮性遺伝子以外の遺伝的要因に支配されている可能性が考えられた(上島1972)。

「豊雪矮性」について原品種である「豊雪-A」とともにGA₃濃度に対する第2葉鞘の伸長反応試験を行い、Fig. 19にはその反応曲線を示した。

「豊雪矮性」では極く低濃度のGA₃によって伸長反応が開始され、濃度の増大に伴い反応度は急激に高まった。また、0.03 μg/0.5 mlの処理によって原品種の第2葉鞘長と等しいまでに回復することが判った。この傾向は「短銀坊主」および、「小丈玉錦」においても同様であった。

2) 「豊雪矮性」, 「小丈玉錦」ならびに「短銀坊主」におけるGA₄, GA₇およびGA₁₂-aldehydeに対する反応

すでに述べたごとく、「豊雪矮性」は「小丈玉錦」および「短銀坊主」と同様にGA₃に対して顕著な

反応を示す。ここではさらに3種のジベレリン、すなわちGA₄, GA₇, GA₁₂-aldehydeに対する反応を調べた。GA₄およびGA₇のいずれに対しても伸長反応は $d_{18}^h > d_{35}^h > d_{18}^k$ + となり矮性間の反応

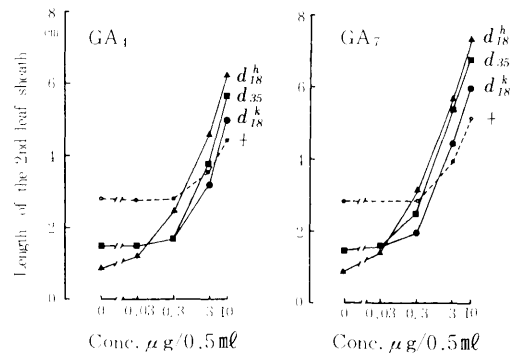


Fig. 20. Elongation of the second leaf sheath caused by treatments of GA₄ and GA₇ in the three near-isogenic lines (B₄) of dwarfs. d_{18}^h : 'Hosetsu dwarf', d_{35}^h : 'Kotake-tamanishiki', d_{18}^k : 'Tanginbozu', +: 'Shiokari'.

Table 28. Comparisons of the second leaf sheath length between GA-treated and untreated dwarf plants (t₁) and between GA-treated dwarf plants and untreated original strains (t₂)

Strain	Treatment			Length of the 2nd leaf sheath mean (cm) ± S. D.	
				t ₁	t ₂
Hosetsu dwarf	water control			1.05 ± 0.08	
do	GA ₁₂ ¹⁾	1	μg/0.5ml	1.06 ± 0.17	ns ***
do	do	10	do	1.25 ± 0.41	ns ***
do	do	20	do	1.14 ± 0.30	ns ***
do	GA ₃	0.03	do	2.41 ± 0.17	*** ns
Hosetsu-A	water control			2.59 ± 0.10	***
Kotake-tamanishiki	water control			1.58 ± 0.08	***
do	GA ₁₂	1	μg/0.5ml	1.51 ± 0.07	ns ***
do	do	10	do	1.56 ± 0.11	ns ***
do	do	20	do	1.49 ± 0.12	ns ***
do	GA ₃	0.03	do	2.26 ± 0.10	*** ns
Tamanishiki	water control			2.33 ± 0.16	***
Tanginbozu	water control			1.41 ± 0.13	***
do	GA ₁₂	1	μg/0.5ml	1.48 ± 0.13	ns ***
do	do	10	do	1.70 ± 0.13	** ***
do	do	20	do	2.00 ± 0.28	** *
do	GA ₃	0.03	do	2.16 ± 0.20	*** ns
Ginbozu	water control			2.35 ± 0.15	***

1) GA₁₂-aldehyde.

性には相違が認められた。また正常型「しおかり」では低濃度における反応は全くみられなかった (Fig. 20)。

GA₁₂-aldehyde に対しては「短銀坊主」で10および20μg/0.5ml区に反応がみられたが「小丈玉錦」ではいずれの区でも伸長反応は認められなかった。一方、「豊雪矮性」の処理区の平均値には弱い反応性が示されたが、統計的に有意とはならなかった (Table 28)。

3) d_{18}^h, d_{18}^k ならびに d_{35} による矮性と内生ジベレリン様物質の活性

3種の遺伝子が関与する矮性と正常型品種「しおかり」を用いて酸性酢酸エチル分画に含まれるジベレリン様物質の活性を調べた。

「しおかり」、 $d_{18}^h, d_{18}^k, d_{35}$ による各矮性および、「豊雪矮性」と「小丈玉錦」との交雑F₁植物から得られた抽出物を d_{35} 矮性の苗により生物検定したところ、 d_{35} 矮性自身からの抽出物を除き、いずれも正常型の「しおかり」に認められるごとくジベレリン様活性が検出され、GA₃相当量では0.12~0.14μgとなった (Fig. 21)。なお、 d_{18}^k 矮性とF₁で

は正常型よりやや多量のジベレリン様物質が存在するようで、これは主にRf0.1から0.2にかけての活性によるものであり、「しおかり」を検定系統とした場合にも同様であった。

つぎに「しおかり」を検定系統に用いた結果、 d_{35} 矮性を除くいずれの系統からもおおむね0.1μg GA₃相当量の活性が認められ (Fig. 22)、 d_{35} 矮性

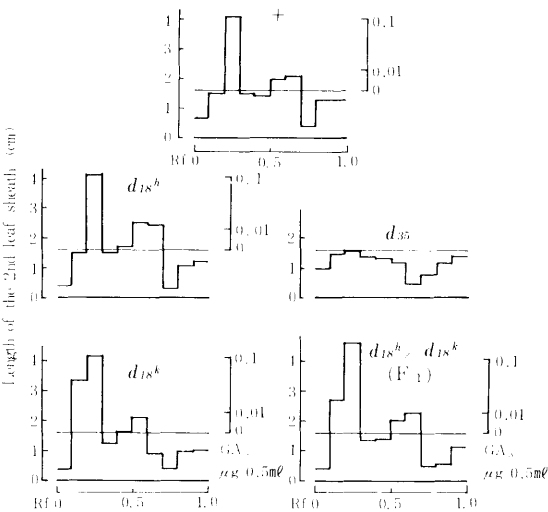


Fig. 21. Histograms showing gibberellin-like activity of acidic ethyl acetate fractions from four strains and F₁ plants. For the bioassay, seedlings of d_{35} (Tanginbozu) were used.

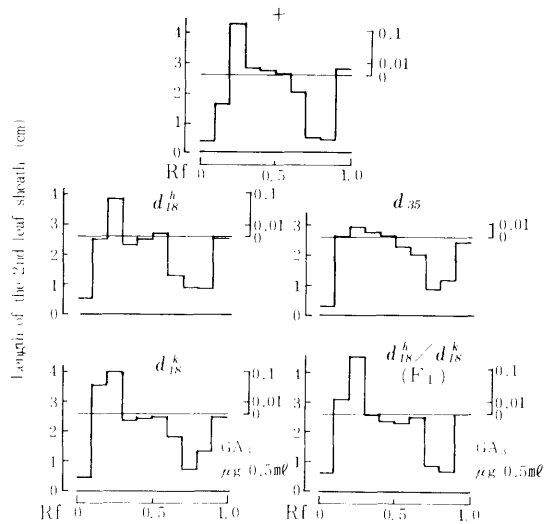


Fig. 22. Histograms showing gibberellin-like activity of acidic ethyl acetate fractions from four strains and F₁ plants. For the bioassay, seedlings of + (Shiokari) were used.

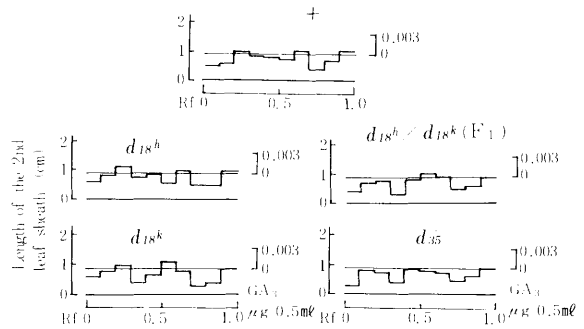


Fig. 23. Histograms showing gibberellin-like activity of acidic ethyl acetate fractions from four strains and F₁ plants. For the bioassay, seedlings of d_{18}^k (Hosetsu dwarf) were used. Confidence limit of water control is ± 0.09 cm at the 5% level.

からの抽出物に対しても極く弱い活性がみられた。一方、 d_{18}^h 矮性を検定系統とすると全般に活性が著しく低下し、 d_{35} 矮性よりの抽出物には活性が全く検出されなかった (Fig. 23)。Fig. 24には d_{18}^h 矮性を検定系統とした生物検定の結果を示した。この場合、いずれの系統からの抽出物にも強い活性は認められず、「しおかり」からの抽出物においても $0.01 \mu\text{g GA}_3$ 相当量の低い活性であった。

これらの生物検定の結果をまとめると Table 29のごとくとなる。それぞれの系統からの抽出物が各

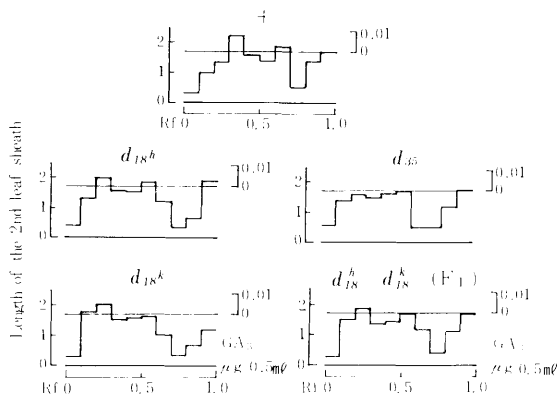


Fig. 24. Histograms showing gibberellin-like activity of acidic ethyl acetate fractions from four strains and F_1 plants. For the bioassay, seedlings of d_{18}^h (Kotake-tamanishiki) were used.

検定系統に示す活性は検定系統間で相違が認められ、とくに d_{18}^h および d_{18}^k を検定系統とした場合にも両者間に反応の差異を生じた。

4) 考 察

矮性稲の「短銀坊主」や「小丈玉錦」は外部からの GA_3 に対して著しい伸長反応を示す。「豊雪矮性」でも同様な反応が認められ、さらに GA_4 や GA_7 に対しても「短銀坊主」および「小丈玉錦」とともに敏感な反応を示した。しかし、 GA_{12} -aldehydeの処理実験では「短銀坊主」で明らかな伸長反応がみられたのに対して「豊雪矮性」では反応が認め難く、「小丈玉錦」におけると同様であった。

Table 29. Comparative activities of gibberellin-like substances evaluated from each combined bioassays

		Strains and F_1 for extractions					
Strain		Shiokari	N-71	F1-26	N-77	N-71 × F1-26 (F_1)	
		Genotype	$d_{18}^+ d_{35}^+$	$d_{18}^h d_{35}^+$	$d_{18}^k d_{35}^+$	$d_{18}^+ d_{35}^+$	
Strains for bioassays	Shiokari	$d_{18}^+ d_{35}^+$	++	++	++	±	++
	N-71	$d_{18}^h d_{35}^+$	±	±	±	-	±
	F1-26	$d_{18}^k d_{35}^+$	+	+	+	-	+
	N-77	$d_{18}^+ d_{35}^+$	+++	+++	+++	-	+++

- : inactive,
 ± : active only slightly,
 + : low activity,
 ++ : middle activity,
 +++ : high activity.

MURAKAMI (1968, '72) は「短銀坊主」および「小丈玉錦」を用いて、ジベレリン生合成主経路上のメバロン酸およびカウレン誘導体に対する反応を調べた。「短銀坊主」は(-)-KaureneやSteviol等4種の前駆物質に反応したが、「小丈玉錦」や正常型「農林29号」では反応が認められなかった。

一方、10種のジベレリンについて作用の比較を行い、「短銀坊主」と d_{18}^h による「矮稲-C」とでは GA_5 , GA_9 および GA_{20} に対する反応が互いに異なり、後者において低いことを明らかにし、この3種のジベレリンがいずれもジベレラン環3位に水酸基を欠くことを指摘した。さらに、「矮稲-C」の有するジベレリンが主に GA_{19} であること、および GA_1 に対して高い伸長反応を示すことから、本矮性では GA_{19} から GA_1 に至る過程に遺伝的な阻害を生じているものと考えた。

また、最近に KUROGUCHIら(1978)は日本型稲品種「日本晴」および印度型稲「T-136」の有する内生ジベレリンをGC-MS法により同定した結果、主要なジベレリンがともに GA_{19} であり、その他に GA_1 , GA_3 および GA_4 様のジベレリンが存在することを確認した。

KATSUMIら(1964)は矮性トウモロコシの $d-5$ や $an-1$ ではカウレン誘導体をジベレリンに転換しうるものと考え、またカボチャの無細胞系においてはメバロン酸から GA_{12} -aldehydeへの転換が明らかにされている(GRAEBEら1972)。

一方、FAULLら(1974)はイネの「短銀坊主」で外部から与えたカウレン酸が GA_1 に転換されることをみているから、正常型イネでは、おそらく GA_{19} やその前駆物質を必要に応じて有効なジベレリンに転換する機構を内蔵するものであろう。かかる機構の存在を仮定するならば、ジベレリン生合成経路の比較的前段階に遺伝的な異常を有する d_{35} 矮性では、その阻害を受けている生合成反応以降の代謝産物を与えることによって伸長反応が引き起こされるものと考えられる。

したがって、 d_{35} 矮性では正常型稲や生合成経路の後の段階に異常を生じていると考えられる「小丈玉錦」や「豊雪矮性」から得られる抽出物に対しては高い反応性を示すことになる。本実験においても、 d_{35} 矮性を検定系統に用いると d_{35} 矮性自身を除く他の系統からの抽出物に対して高い反応が認められた。

また、 d_{18}^k および d_{18}^h 矮性を検定系統とした場合には正常型品種から得られた抽出物に対する反応はともに低く、両検定系統の伸長反応には僅かながらも相違があり、 d_{18}^h 矮性で高かった。いま「しおかり」の抽出物中に活性の高いジベレリンが存在するとすれば、両矮性の GA_3 、 GA_1 および GA_7 に対する反応性からみて、 d_{18}^h 矮性では d_{18}^k 矮性と同等もしくはそれより高い反応を示すものと考えられるから、「しおかり」の抽出物中には両矮性を用いた生物検定により検出しうる量の高活性ジベレリンは存在しないことになる。したがって、生物検定における両矮性の伸長反応の量的差異は d_{18}^h および d_{18}^k による遺伝的阻害の強さが異なることに起因すると考えられる。

また、正常型を用いて各系統の抽出物を検定したところ、 d_{35} 矮性を除くいずれの抽出物も明らかな活性を示したが、 d_{35} 矮性に対するよりも低かった。これは外部から与えられる活性の低いジベレリン様物質が高濃度に蓄積されることによる量的

効果が、活性の高いジベレリンへの転換を促進し、その結果として伸長反応が引き起こされると考えることもできよう。

高等植物において矮性遺伝子がジベレリン生合成経路を遺伝的に阻害する例としては、矮性トウモロコシの $d-5$ があり、mevalonateから(-)-Kaureneの反応段階に異常を生じている可能性が示唆されている(PHINNEYら1967)。一方、菌類では*GIBBERELLA FUJIKUROI*においてジベレリン生産に関する2種の遺伝子が知られており、 g_1 は全てのジベレリン生産に係わり、 g_2 は GA_1 と GA_3 の生産にのみ関与することが知られている(SPECTORら1966, '68)。イネにおける矮性遺伝子、 d_{35} および d_{18}^k はその機能上、それぞれ g_1 および g_2 に比較対応させることもできる(SUGE 1978)。

既述のごとく「豊雪矮性」および「小丈玉錦」は $d_{18}^h < d_{18}^k$ なる遺伝的優劣関係にあり、両矮性では外部からのジベレリンに対する反応や内生ジベレリン活性ならびに他の系統からの抽出物に対する反応パターンに類似点が多い。これらのことから d_{18}^h は d_{18}^k 遺伝子と同様な反応段階に関与するが、両遺伝子による遺伝的阻害の強さは互いに異なり、後者でより漏出的であるものと推察された。

一方、各矮性の形態的特性や交雑実験から明らかにされた矮性遺伝子間の相互作用に関連する問題を指摘しておく必要がある。 d_{35} と d_{18} 座は遺伝的に独立関係にある。いま、これらの矮性遺伝子が草丈に及ぼす抑制作用を比較すれば $d_{35} < d_{18}^k < d_{18}^h$ となる(第II章)。また d_{18}^k d_{35} なる遺伝子型による二重矮性の草丈は著しく短小化し(Plate 17, 18)、 d_{18}^h d_{35} によれば d_{18}^h 型よりさらに矮小となる(新橋ら1975)。これらの遺伝的関係をジベレリン様物質との関連で説明するためには、 d_{35} による遺伝的阻害もまた漏出的であり、二重矮性における異なる反応段階に係わる2種の阻害がいずれも有効に作用すると考えればよい。

IV. 総 合 考 察

高等植物における遺伝的矮性は比較的高頻度に見出される突然変異であり、形態的にも多様な変異を示すことから、形態形成に関する遺伝的機構を探るうえで、有用な材料となりうる (PELTON 1964)。また、実際の育種に利用された例も多く、特に禾穀類における草型の育種では重要な素材となっている。

イネでは従来50種にも及ぶ矮性遺伝子が遺伝学的研究に用いられてきた (高橋および木下 1974)。本研究は、同質遺伝子系統を新たに作成して、矮性主働遺伝子の形質発現を解析し、さらに d_{18} 遺伝子座に所属する対立遺伝子の遺伝的、生理的機能を明らかにしようとしたものである。

矮性遺伝子の形質発現では、多分蘖矮性型に関与する5種の遺伝子型で、それぞれの器官に対して類似した作用を及ぼし、したがってそれらの総合としての草型も極めて相似していたが、その他の矮性遺伝子は作用を及ぼす器官および作用の程度において著しく異なる特性を有していた。Cook (1915) は稈長のみを短縮する矮性と諸器官の矮化を伴う矮性の2種を区別した。本研究に用いられた矮性遺伝子では、厳密に稈長のみ作用を及ぼす事例を見出すことはできなかったが、比較的それに近い遺伝子として、 d_{12} 、 d_{18} 、 d_{35} 、 d_{17} 、 d_{51} 等をあげることができた。しかし、これらの節間構成の変異は他の矮性をも含めて極めて多様であった。

MORISHIMA *et al.* (1968) および OKA *et al.* (1968) は「農林8号」に由来する突然変異系統を用いて、稈の節間伸長におけるアロメトリーおよびアイソメトリーの伸長様式を明らかにした。特に前者では、上部第1、2節間長と第3節間長における相対的な伸長性が異なる、いわゆる上部伸長型と下部伸長型で示される2種の様式が明らかにされ、これらの生長様式と収量性その他の主要な農業形質との間に密接な関係のあることが見出

された (MORISHIMA and OKA 1974)。また、これらの生長様式は遺伝的支配による生長率の変化によって生ずることを示唆した。

一方、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、系統の稈長に関する分解的研究から、顕著に異なる節間伸長パターンを見出し、節間長比を指標として、5種の節間型に群別した。これらのうち、 d_m 、 d_6 および d_m 型には種々の節間型が含まれており、9型に分類することも可能であった。例えば d_{51} による節間型は第2節間の伸長性が相対的に高く、 d_7 、 d_{35} についても同様な特徴がみられた。また、第1節間の伸長抑制と第3節間の伸長促進を伴う d_{30} による節間型もあり、これらはいずれも異なる遺伝的背景に対して安定した表現型であると考えられた。

このように主働遺伝子が関与する場合の節間の伸長様式は極めて特異的であり、生長率の変化によるものか、あるいは異質の機構が関与するのかわ不明である。本実験からも明らかに d_m 型を示す d_1 および d_2 による矮性では第2節間が伸長する場合があった。武田 (1974) はこの d_m 節間長比型の表現度について、それまでに得られた知見に基づき、遺伝的支配下にある特定物質の活性と伸長・非伸長を分かち、一種の閾値の存在を仮定して、両者のバランスが d_m 型表現度を決定するという説を提示している。

ここに用いた矮性遺伝子ではいずれも複数の形質に対して作用を及ぼしたが、実用面でも重要と考えられる形質として穎花あるいは玄米に関する形質があげられる。矮性遺伝子の作用は玄米長や巾を減少させるのみならず、増大させる場合も認められ、いわゆる半矮性遺伝子の中には実用上不利な作用を示すものもあった。玄米長および巾に対する作用に関して、矮性遺伝子を13群に分類し、それぞれの粒形、粒大の特徴を明らかにしたが、一般に作用力の小さい場合が多く、これらでは遺

伝的背景や環境の影響をうけて変動する可能性もある。

一方、矮性遺伝子の多面作用の仕方についてみると、発育上関連性の高いと考えられる形質群の構成形質全てに作用を及ぼす場合と、それらの一部にのみ作用する場合がみられた。

「豊雪矮性」および「小丈玉錦」に關与する d_{18}^h と d_{18}^k は対立関係にあり、 d_{18}^k は d_{18}^h に対して優性を示す。これらの両対立遺伝子が草丈に及ぼす作用は内的・外的環境要因によって変動した。すなわち自殖によってある程度ホモ化された遺伝的背景をもつそれぞれの系統に分離した2種の矮性型間での草丈比較から、両対立遺伝子は高低、同一方向への反応を示すものの、系統間、系統内の草丈の変異率は両者で著しく相違していることが認められた。同様のことは、2対の変更遺伝子の作用に対する両対立遺伝子の反応からも導かれ、

遺伝的背景に対する上位性の程度に異同を生じているものと考えられた。

村上によれば、 d_{18}^k 遺伝子はジベレリン合成経路の終りに近い段階に阻害的に關与するとされる (MURAKAMI 1968, '72)。ジベレリン代謝に關する生理的特性では、 d_{18}^h による矮性と d_{18}^k による矮性とではよく類似していたが、各種の系統からの抽出物に対する反応性には相違が認められ、両対立遺伝子間では、ジベレリン代謝の阻害作用において量的に異なる効果をもたらしている可能性がある。すなわち、 d_{18}^k 遺伝子の阻害作用は d_{18}^h に比べてより漏出的であり、このことが、対立遺伝子間における上位性程度の異同に關連するとも考えられる。

以上、同質遺伝子系統の育成をはじめとする一連の成果は、形態形成の遺伝学的研究に有効な素材を与えたとともに、草型育種に關する基礎的知見としても有用であろう。

V. 摘 要

1. 矮性遺伝子の同定実験から、 $d_8 = d_{11} = d_{11}$ 、 $d_{15} = d_{16}$ 、 $d_{18} = d_{25}$ なる関係を明らかにするとともに、新たな7種の矮性遺伝子を見出した。
2. 矮性遺伝子、 d_8 、 d_{10} 、 d_{11} 、 d_{20} および (d_{12}) は第II、XI、第XII連鎖群において、それぞれ、 $lg - (d_{12}) - d_{11}$ 、 $(d_{12}) - d_8$ 、 $d_{10} - bc_1$ および $d_{20} - Hg$ なる連鎖関係にあった。
3. 21種の異なる矮性遺伝子について、北海道品種「しおかり」を遺伝的背景とする同質遺伝子系統を、連続戻し交雑法により育成した。起源を異にする3種の「大黒」型矮性を用いた予備実験によれば、4回の戻し交雑により、 d_1 の効果によると考えられる変異を除き、おむね反復親に類似する特性を示すに至った。
4. 育成された21種の矮性同質遺伝子系統の中には、到穂日数および主稈葉数が反復親と有意に異なる場合があった。戻し交雑の回数が4～8回と少ないために、これが矮性遺伝子自体の作用に起因するものか否かは明らかでない。
5. 矮性同質遺伝子系統について、幼苗時の器官をはじめとする27形質を調査し、反復親との比較を行った。
6. 22種の矮性系統と「しおかり」との交雑 F_2 集団中に分離した正常型と矮性型の間でも形質比較を行い、5の結果と比較、検討した。
7. 矮性遺伝子の主効果である程長の短縮作用は、いずれの遺伝子でも認められたが、 F_2 集団を用いた解析結果と同質遺伝子系統による場合とでは作用の程度が有意に異なる遺伝子もみられた。
8. 多面作用に關する矮性遺伝子の類型化を試みるために、 F_2 集団中の正常型個体による表現型相関係数の絶対値についてクラスター分析を行い、形質(群)間の発育的な相互関係を推定した。
9. 矮性遺伝子の中には、発育的に關連の深いと考えられる形質群に対して全体的に影響を及ぼすものと、形質群内の一部形質にのみ影響する場合とがあり、各種器官の相互発育的および器官特異的に作用するがごとく、矮性遺伝子の特

- 性を示唆する結果を得た。
10. 程を構成する各節間の相対的伸長性を検討し、主要な節間長比型、 d_n , d_6 , d_m 型をさらに4, 2および3亜群に群別した。
 11. 矮性遺伝子は玄米の形や大きさにも顕著な作用を及ぼした。玄米長, 玄米巾およびそれらから算出された粒形, 粒大指数に基づき, 13群への群別を試みた。
 12. 矮性遺伝子の作用は上記以外の形質においても認められたが, 影響の及ぶ形質やその強さは遺伝子によりそれぞれ異なった。
 13. 2種の矮性型すなわち「豊雪矮性」および「小丈玉錦」に関与する対立遺伝子は $d_{18}^k < d_{18}^k < +$ なる優劣関係にあった。
 14. これらの対立遺伝子による矮性型では, 草丈に関する選抜反応が異なり, d_{18}^k が大きく, また新たに見出された2対の変異遺伝子に対する反応も $d_{18}^k < d_{18}^k$ なる関係が認められた。両対立遺伝子間では遺伝的背景に対する上位性の程度に相違があり, 反応規格に差を生ずるものと推察される。
 15. また, これらの矮性は「短銀坊主」と同様に GA_3 の処理によって著しい伸長反応を示す。
 16. GA_4 , GA_7 に対する伸長反応は両矮性型でいずれも高かった。 GA_{12} -aldehydeに対しては, 「短銀坊主」で10および $20\mu g/0.5ml$ 区に伸長反応が認められたものの, 両矮性型では有意な反応は認められなかった。
 17. 両矮性型から得られた酸性酢酸エチル分画は「しおかり」, 「短銀坊主」およびそれら自身を生物検定系統として用いた場合, いずれも類似した活性のパターンを示した。また, 「短銀坊主」を除く系統および $F_1(d_{18}^k/d_{18}^k)$ 植物から得られた抽出物に対しては d_{18}^k が d_{18}^k に比較して, やや高い反応を示した。
 18. 「豊雪矮性」および「小丈玉錦」に関与する d_{18}^k および d_{18}^k はジベレリン代謝における同様な反応段階に係わり, 両対立遺伝子間では阻害の強さに差異を生じている可能性がある。

引用文献

1. 明峰正夫(1925):稲に於ける矮性の遺伝に就て.
日本学術協会報告 1:308-314.
2. ALLAN, R. E., O. A. VOGEL and C. J. PETERSON
(1968): Inheritance and differentiation of
semidwarf culm length of wheat. *Crop Sci.*
8:701-704.
3. AQUINO, R. C. and P. R. JENNINGS (1966): Inheri-
tance and significance of dwarfism in an *Ind-*
ica rice variety. *Crop Sci.* 6:551-554.
4. BRIAN, P. W. and H. G. HEMMING(1955):The effe-
ct of gibberellic acid on shoot growth of pea
seedlings. *Physiol. Plantarum* 8:669-681.
5. CHOWDHRY, A. R. and R. E. ALLAN (1966a):Culm
length and differential development of three
foliar leaves of near-isogenic lines. *Crop
Sci.* 6:28-31.
6. ————— and ————— (1966b): Culm
length and differential development of the
coleoptile, root and subcrown internode of
near-isogenic wheat lines. *Crop Sci.* 6:49-51.
7. COOK, O. F. (1915): Brachysm, a hereditary
deformity of cotton and other plants.
J. Agric. Res. 3:387-399.
8. FAULL, K. F., B. G. COOMBE and L. G. PALEG
(1974): Biosynthesis of gibberellins in barley
and dwarf rice seedlings. *Aust. J. Pl. Physiol.*
1:199-210.
9. 蓬原雄三・鳥山国土・角田公正(1967): 放射線に
よる水稻新品種レイメイの育成. 育雑 17:85-90.
10. FUTSUHARA Y. (1968): Breeding of a new rice
variety Reimei by gamma-ray irradiation.
Gamma Field Symp. 7:87-109.
11. 蓬原雄三(1974):イネの矮性突然変異に関する発
育学的研究 I. 育雑 24別2:68-69.
12. GALE, M. D., C. N. LAW, G. A. MARSHALL and A.
J. WORLAND (1975a): The genetic control of
gibberellic acid insensitivity and coleoptile
length in a 'dwarf' wheat. *Heredity* 34:393-
399.
13. —————, ————— and A. J. WORLAND
(1975b): The chromosomal location of a major
dwarfing gene from Norin 10 in new British
semi-dwarf wheats. *Heredity* 35:417
-421.
14. ————— and G. A. MARSHALL (1976):
The chromosomal location of *Gai 1* and *Rht 1*
genes for gibberellin insensitivity and semi-
dwarfism, in a derivative of Norin 10 wheat.
Heredity 37:283-289.
15. GOTOH, N. (1970): A comparison of gibberellin-
like substances in germinating cotyledons of
tall and dwarf varieties of *Phaseolus vulgaris*
L. *Plant and Cell Physiol.* 11:355-359.
16. GRAEBE, J. E., D. H. BOWEN and J. MACMILLAN
(1972): The conversion of mevalonic acid into
gibberellin A₁₂-aldehyde in a cell-free system
from *Cucurbita pepo*. *Planta (Berl.)* 102:261-
271.
17. HANSEN, A. (1957): The expression of the gene
dwarf-1 during the development of the seed-
ling shoot in maize. *Am. J. Bot.* 44:381-390.
18. HANSON, W. D. (1959): Early generation analy-
sis of lengths of heterozygous chromosome
segments around a locus held heterozygous
with back-crossing or selfing. *Genetics* 44:
833-837.
19. HIRATA, M. (1966): Studies on the inheritance
of some quantitative characters in rice by
means of back-crossing. Ph. D. Thesis.,
Hokkaido Univ., pp.126.
20. 細井徳夫・高橋成人(1972):イネ節間の伸長機構.
3. 異状節間の伸長に及ぼす環境の作用時期と
その節間の形態変化. 育雑 22別1:159-160.
21. HSIEH, S. C. and S. T. YEN (1965): Genic analy-
sis in rice VIII. Linkage relations of an indu-
ced dwarfness gene, *d*₄₂. *Bot. Bull. Acad.
Sinica* 7:82-87.
22. HU, C. H. (1973): Evaluation of breeding semi-
dwarf rice by induced mutation and hybrid-
ization. *Euphytica* 22:562-574.
23. 岩田伸夫・大村武(1971a): 相互転座法による
イネの連鎖分析 I. 染色体1,2,3,4 に対応す

- る連鎖群. 育雑 21:19-28.
24. 岩田伸夫・大村武(1971b): 相互転座法によるイネの連鎖分析. II. 染色体5,6,8,9,10,11,に対応する連鎖群. 九大農学芸雑誌 25:137-153.
 25. IWATA, N. and T. OMURA (1976): Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). IV. On the possibility of association of three linkage groups with one chromosome. Japan. J. Genet. 51:135-137.
 26. ——— and ——— (1975): Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). III. Relation between trisomics and genetic linkage groups. Japan. J. Breed. 25:363-368.
 27. 鎌田慶子・岸本修(1960):ジベレリンが矮性型水稻の稈長に及ぼす影響について. 育雑 10:204.
 28. 上島脩志(1972): イネの矮性遺伝子の発現機構に関する考察. I. ジベレリン酸に対する反応と体内ジベレリン様物質の存在について. 神大農研報 10:177-182.
 29. ——— (1974): 矮性稲の特性と分類. II. 矮性稲の穂長, 節間長についての主成分分析とその品種分類上の意義. 育雑 24:261-268.
 30. KATSUMI, M., B. O. PHINNEY, P. R. JEFFERIES and C. A. HENRICK (1964): Growth response of the *d-5* and *an-1* mutants of maize to some kaurene derivatives. Science 144:849-850.
 31. KAWAI, T., H. SATO and I. MASIMA (1961): Short culm mutations in rice induced by P³². In Effects of Ionizing Radiations on Seeds, IAEA, Vienna, p.565-579.
 32. ——— and P. NARAHARI (1971): Pattern of reduction of internode lengths and changes of some other characters in short-culm-mutants in rice. Ind. J. Genet. Plant Breed. 31:421-441.
 33. 菊地治巳・木下俊郎・高橋萬右衛門(1975): 2, 3のイネ標識遺伝子の副次効果について. 育雑 25別2:208-209.
 34. 木下俊郎・高橋萬右衛門・森宏一・新橋登(1974): 3種の矮性稲の形質表現とその遺伝.(稲の交雑に関する研究, 第LXI報). 北大農場報告 19:64-75.
 35. KUROGOCHI, S., N. MUROFUSHI, Y. OTA and N. TAKAHASHI (1978): Gibberellins and inhibitors in the rice plant. Agric. Biol. Chem. 42:207-208.
 36. 盛永俊太郎・福島栄二(1943): 稲の形質と遺伝 I. 畸形形質と遺伝. 九大農学芸雑誌 10:301-339.
 37. MORISHIMA, H. and H. I. OKA (1968): Analysis of genetic variations in plant type of rice. III. Variations in general size and allometric pattern among mutant lines. Japan. J. Genet. 43:181-189.
 38. ——— and ——— (1974): Analysis of genetic variations in plant type of rice. VI. Intervarietal variations in growth pattern obtained from the International Rice Adaptation Experiment. Japan. J. Breed. 24:226-236.
 39. 森島啓子(1975): 稲における標識遺伝子の器官の大きさに対する多面的作用. 育雑 25別2:210-211.
 40. MURAKAMI, Y. (1968): Gibberellin-like activity of (-)-kaurene, (-)-kauren-19-ol and (-)-kauren-19-oic acid in leaf sheath elongation of 'Tan-ginbozu' dwarf of *Oryza sativa*. Bot. Mag. 81:100-102.
 41. ——— (1972): Dwarfing genes in rice and their relation to gibberellin biosynthesis. Proc. the 7th Internat. Conf. Plant Growth Subst., Springer-Verlag, Berlin, p.166-174.
 42. 永松土巳・大村武・続栄治(1964): 矮性稲に対するジベレリンの影響. 育雑 14:199
 43. NAGAO, S. and M. TAKAHASHI (1963): Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. J. Fac. Agric., Hokkaido Univ. 53:73-130.
 44. 中山包(1939): 稲の遺伝的矮性に就いて. 遺雑 15:170-178.
 45. ——— (1954): 稲の矮性の発現に関する遺伝生理学的研究. 信州大文学部紀要 4:1-31.
 46. OGAWA, Y. (1965): Changes in the content of gibberellin-like substances of seeds and seedlings in the tall and dwarf varieties of *Pharbitis nil* Choisy. Bot. Mag. 78:474-480.
 47. OKA, H. I. and H. MORISHIMA (1968): Analysis of genetic variations in plant type of rice. IV. General growth rate, oscillating growth and allometric pattern. Japan. J. Genet. 43:191-201.
 48. 岡克(1955): 選抜系統におけるたばこの葉型の遺伝について. 育雑. 5別:32.

49. 大村武・岩田伸夫(1972): イネの連鎖研究, 第8, 10, 11 連鎖群について. 育種 22 別1: 43-44.
50. PELTON, J. S. (1964): Genetic and morphogenetic studies of angiosperm single-gene dwarfs. Bot. Rev. 30: 479-512.
51. PHINNEY, B. O. (1956): Growth response of single-gene dwarf mutants in maize to gibberellic acid. Proc. Nat. Acad. Sci. 42: 185-189.
52. ————— (1961): Dwarfing genes in *Zea mays* and their relation to the gibberellins. In Plant Growth Regulation, R. E. Klein, (ed.), Iowa State Univ. Press, p. 489-501
53. —————・勝見允行(1967): ジベレリン生産の遺伝的支配. 植物の化学調節 2: 79-83.
54. RADLEY M. (1970): Comparison of endogenous gibberellins and response to applied gibberellin of some dwarf and tall wheat cultivars. Planta 92: 292-300.
55. 佐藤茂俊・木下俊郎・高橋萬右衛門(1973): 西村の相互転座系統利用による稲の連鎖分析。(稲の交雑に関する研究, 第LXV報). 北大農邦文紀要 8: 367-385.
56. 新橋登・—————・—————(1975): 「豊雪矮性」及び「短銀坊主矮性」に関与する遺伝子がジベレリン代謝に与える影響(予報). (稲の交雑に関する研究, 第LXIII報). 北大農邦文紀要 9: 201-207.
57. SPECTOR, C. and B. O. PHINNEY (1966): Gibberellin production: Genetic control in fungus *Gibberella fujikuroi*. Science 153: 1397-1398.
58. ————— and ————— (1968): Gibberellin biosynthesis: Genetic studies in *Gibberella fujikuroi*. Physiol. Plant. 21: 127-136.
59. SUGE, H. and Y. MURAKAMI (1968): Occurrence of a rice mutant deficient in gibberellin-like substances. Plant and Cell Physiol. 9: 411-414.
60. ————— (1972): Effect of *uzu* (*uz*) gene on the level of endogenous gibberellins in barley. Japan. J. Genet. 47: 423-430.
61. ————— (1978): The genetic of gibberellin production in rice. Japan. J. Genet. 53: 199-207.
62. TAKAHASHI, M., T. KINOSHITA and K. TAKEDA (1968): Character expressions and causal genes of some mutants in rice plant. (Genetical studies on rice plant. XXXIII). J. Fac. Agric., Hokkaido Univ. 55: 496-512.
63. 高橋萬右衛門・武田和義(1969): 節間長比の型による水稻品種の群別。(稲の交雑に関する研究, 第LXXVII報). 北大農邦文紀要 7: 32-43.
64. —————・木下俊郎(1974): 4種の分蘖矮稲に関する遺伝子同定。(稲の交雑に関する研究, 第LIX報). 北大農場報告 19: 41-50.
65. —————・—————(1977): 遺伝子表と染色体地図, 4. イネ. p.416-441, 植物遺伝学IV (木原均監修, 山口彦之編集). 裳華房, 東京.
66. 高橋隆平・山本二郎・丸橋渡(1950): 大麦品種の分類と地理的分布に関する研究. 第14報. 過性遺伝子の連鎖関係とその地理的分布. 農学研究 39: 57-62.
67. —————・林二郎・守屋勇・下山博(1961): 過性遺伝子の大麦の生産形質に及ぼす影響. I. 遺伝子の多面的作用と遺伝的背景. 農学研究 49: 67-87.
68. —————・—————・—————(1975): 二・六条品種間交雑による大麦育種に関する研究. I. 二条および六条遺伝子の農業形質に及ぼす影響. 育種 25: 334-342.
69. —————(1975): 自殖性植物における同質遺伝子系統の利用と育成方法に関する考察. 育種 25: 369-372.
70. 武田和義・高橋萬右衛門(1973): イネの器官生長に関する研究. II. 伸長節間数と節間長との関係(稲の交雑に関する研究, 第LIII報) 育種 23: 7-14.
71. —————(1974): 矮性稲に見られる d_m 型節間長比の形質発見と遺伝性(予報). 弘大農報. 22: 19-30.
72. TANAKA, A., K. KAWANO and J. YAMAGUCHI (1966): Photosynthesis, respiration and plant type of the tropical rice plant. IRRI. Tech. Bull., Philippines, 7: 46.
73. TSAI, K. H. and H. I. OKA (1968): Genetic studies of yielding capacity and adaptability in crop plants. 3. Further observations on the effects of an earliness gene, *E*, in the genetic background of rice variety, Taichung 65. Bot. Bull. Acad. Sinica 9: 75-78.
74. ————— and ————— (1970): Genetic studies of yielding capacity and adaptability in crop plants. 4. Effects of an earliness gene,

- m^b , in the genetic background of rice variety, Taichung 65. Bot. Bull. Acad. Sinica 11: 16—26.
75. TSAI, K.H.(1976): Studies on earliness genes in rice, with special reference to analysis of isoalleles at the *E* locus. Japan. J. Genet. 51: 115—128.
76. TSUNODA, S. (1959): A developmental analysis of yielding ability in varieties of field crops. II. The assimilation-system of plants as affected by the form, direction and arrangement of single leaves. Japan. J. Breed. 9: 237—244.
77. 続栄治・永松士巳・大村武(1971): 矮性稲の遺伝学的ならびに生理学的研究. I. 矮性稲の遺伝ならびに形態的特性. 九大農学芸雑誌 25:119—128.
78. 安田昭三(1969): 麦類の出穂生理とその遺伝. 第8報. 4種の大麥春播性遺伝子の出穂期の早晩に及ぼす影響. 農学研究 53:99—113.

Hokkaido Pref. Agric. Exp. Stn., Rep. No.38

GENETICAL STUDIES ON MORPHOGENESIS IN RICE PLANT

— With Special Reference to Dwarfness —

Noboru SHINBASHI

Summary

Dwarfness is a genetic character which is found in higher plants at a relatively high frequency. In angiosperm, dwarfness which is governed by a single gene has been discovered in 112 species belonging to 17 families (PELTON 1964). To date, a number of studies have been carried out from a stand point of phenogenetics, developmental and physiological genetics, and they are considered to be worth-while not only for the elucidation of genic pathway on morphogenesis, but also as a basis for utilizing dwarfness in practical breeding.

In rice plants, about 50 kinds of dwarf genes were used for genetical studies (TAKAHASHI and KINOSHITA 1974). Quite a few papers on the character expression of dwarf genes are related with the development of stem internodes. However, the pleiotropic actions of dwarf genes are complicated and have not been clarified thoroughly. In this study, the author attempted to investigate the genic action through the morphological and physiological traits of the various kinds of dwarf plants.

I. Gene analysis of dwarfness and production of near-isogenic lines

First, it is important to know the mode of inheritance and the location of the genes on the linkage map as a basis for the study on dwarf genes. In this chapter, the identification of the causal genes and analyses on newly found dwarfness were carried out. In addition, 21 kinds of near-isogenic lines were produced by successive backcrossings to the recurrent parent, 'Shiokari' which is a leading cultivar in Hokkaido. Agronomic characters were investigated with the near-isogenic lines.

The results obtained are summarized as follows ;

1. Through 75 kinds of cross combinations, the identification of the genes was conducted by phenotypic expression of F_1 and F_2 plants. As a result, the equivalences of the genes, in which genic symbols assigned to the dwarfness following the tabulation quoted from TAKAHASHI and KINOSHITA (1974) are as follows ; $d_8 = d_{11} = d_{14}$, $d_{15} = d_{16}$, $d_{18} = d_{25}$. In addition, an allelic relation was found between d_{18} and d_{25} and the gene symbols were revised to d_{18}^k and d_{18}^h , respectively.

2. 7 kinds of dwarf genes were newly analyzed as a single recessive gene for the dwarfness from F_2 segregations of the afore-mentioned cross combinations. Linkage relations such as d_{20} - Hg , d_{10} - bc_1 , lg - (d_{42})- d_{11} and (d_{42})- d_8 were recognized.

3. 21 kinds of dwarf strains in which a single recessive gene was responsible for each dwarf type, were crossed with 'Shiokari' and backcrossed repeatedly to make isogenic lines. In a preliminary experiment using three kinds of d_1 -type strains four times of backcrossings attained a nearly complete recovery of the characters except for the effect of d_1 , resembling those of 'Shiokari'. Thus, 21 kinds of near-isogenic lines were produced in the genetic background of 'Shiokari'.

4. Heading date and number of leaves in some of the near-isogenic lines differed significantly from those of 'Shiokari'. It is uncertain whether the difference caused by the action of dwarf genes is due to the lack of the number of backcrossings.

II. Character expression of dwarf genes

In order to elucidate the pleiotropic action of dwarf genes, comparisons of 13 kinds of agronomic characters were carried out between dwarf and normal types which were segregated in F_2 of the crosses between 22 kinds of dwarf lines and the cultivar, 'Shiokari'. Besides that, the characteristics of the near-isogenic lines were compared with those of 'Shiokari'.

The pleiotropic actions of dwarf genes were considered from the results of both experiments depending on the resemblance and discordance arising from the difference of genetic backgrounds.

The results obtained are summarized as follows ;

1. As to the shortening of culms due to the major effect by dwarf genes, all genes inserted their effects, although the data from the F_2 populations and the effects estimated by near-isogenic lines showed some discordance with the results by dwarf types segregated from F_2 population.

2. A trial classification was made on the pleiotropic effects of dwarf genes, using the data of normal types in F_2 population. Dendrogram which was produced by the cluster analysis of phenotypic correlations (absolute values) indicated that the estimation on location of nine dwarf genes partly clarified the pleiotropic effects measured by compound characters.

3. There were diverse patterns of internode elongation habits. From the data on the elongation of first, second and third internodes, major types of d_n , d_6 and d_m were clarified into 4, 2 and 3 subtypes, respectively.

4. Pleiotropic effects of dwarf genes were prominent in shape and size of brown rice. They were classified into 13 groups according to grain length, grain width, grain shape index (length/width) and grain size index (length \times width).

III. Structure and functions of dwarf locus

It was already shown in the preceding chapter that the gene for 'Hosetsu dwarf' (d_{18}^k) is allelic with the gene for 'Kotake-tamanishiki' (d_{18}^k). In addition, the both dwarf types are highly responsive to gibberellin treatment (TAKAHASHI *et al.* 1974) and it is known that 'Kotake-tamanishiki' and 'Tanginbozu' (d_{35}) produce a defective effect on the process of gibberellin metabolism (SUGE *et al.* 1968, MURAKAMI 1972).

In this chapter, the genetic relation was examined between both dwarf types in connection with the physiological traits on gibberellin metabolism to elucidate the function of the genes responsible for the both dwarf types.

The results obtained are summarized as follows ;

1. 'Hosetsu dwarf' was characterized by the miniature effect more than those of 'Kotake-tamanishiki', except for the characters of grains and F₁ plants of the cross between the both dwarf types resembled the 'Kotake-tamanishiki' type.

2. Through the data on F₂ and F₃ segregations, it was indicated that the genes for the both dwarf types produce the allelic relation in the order of $+ > d_{18}^k > d_{18}^h$.

3. In the selection experiment, the effects of d_{18}^h and d_{18}^k shifted towards the same direction under a similar genetic background although the range of variation differed remarkably between the both genes.

4. There were duplicate genes which exert their effects for d_{18}^k and result in the intermediate type between the both dwarf types. However, these modifying genes indicated their stronger action for d_{18}^k than d_{18}^h , suggesting that they exist in the discrepancy of the reaction norm between both dwarf genes.

5. Seedlings of 'Hosetsu dwarf' indicated a prominent response for gibberellin A₃ (GA₃) treatment and differed from other dwarf types and normal testers on this nature.

6. The elongation of the 2nd leaf sheath by the treatment of GA₄ or GA₇ was in the order of 'Hosetsu dwarf' > 'Tanginbozu' > 'Kotake-tamanishiki' > 'Shiokari', and 'Shiokari' was inactive in a low concentration. In the case of GA₁₂-aldehyde treatment, 'Tanginbozu dwarf' showed a positive reaction in the concentration of 10 and 20 μg/0.5ml, while no activity was found in 'Kotake-tamanishiki' and 'Hosetsu dwarf'.

7. The extracts of acidic ethyl acetate fraction obtained from 'Hosetsu dwarf' and 'Kotake-tamanishiki', indicated a similar activity for seedlings of 'Shiokari', 'Hosetsu dwarf', 'Kotake-tamanishiki' and 'Tanginbozu'.

'On the other hand, 'Kotake-tamanishiki' showed a little higher reaction than 'Hosetsu dwarf' when treated with the extracts from F₁ (d_{18}^h/d_{18}^k) and three strains except 'Tanginbozu'.

8. There is a possibility that both of d_{18}^h and d_{18}^k insert their effects at a similar step of gibberellin metabolism, although their actions differ considerably.

In this study, pleiotropic effects of dwarf genes were realized to a considerable extent using the dwarf type plants in F₂ populations and near-isogenic lines. Genic actions of multiple alleles on gibberellin metabolism contributed to the specificity by dwarf genes.

Generally, various dwarfnesses are worth-while for the elucidation of morphogenesis by their diverse variations on morphological and physiological characters. This implies that the genetic mechanism on morphogenesis is responsible for the complicated process to reach the character expression. Thus, it is important in rice genetics and breeding to elucidate the genic pathway on morphogenesis and to systematize the gene actions working for the ideal plant type related with high productivity.