

## イネの連鎖研究：標識遺伝子と連鎖がみられた若干のalbino遺伝子について

岩田，伸夫  
九州大学農学部育種学教室

大村，武  
九州大学農学部育種学教室

<https://doi.org/10.15017/23263>

---

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 33 (1), pp.11-18, 1978-09. 九州大学農学部  
バージョン：  
権利関係：



# イネの連鎖研究

標識遺伝子と連鎖がみられた若干の  
albino 遺伝子について

岩田 伸夫・大村 武

九州大学農学部育種学教室

(1978年6月7日受理)

Linkage Studies in Rice (*Oryza sativa* L.)

Some Albino Genes and Their Linkage  
Relation with Marker Genes

NOBUO IWATA and TAKESHI OMURA

Plant Breeding Laboratory, Faculty of Agriculture,  
Kyushu University 46-01, Fukuoka 812

## 緒言

幼苗致死性のクロロフィル欠失突然変異については、イネにおいても古くから報告がある(原, 1946 a, b; 高橋, 1950)。特に最近では、放射線あるいは化学物質によつて多数のクロロフィル欠失突然変異体が作出されている。しかし、それらの変異体の関与遺伝子について遺伝的解析を加えた例はほとんどない。著者らは、現在、各種起原による幼苗致死性のクロロフィル欠失突然変異体を数百系統保存しており、これらの致死性突然変異をイネの連鎖研究に利用する目的で分析を進めている。

今回、8つの albino 遺伝子について標識遺伝子との間に連鎖関係が見出され、致死性突然変異の連鎖研究における有用性が確認されたので報告する。

## 材料および方法

### 材料

多数の albino 分離系統を供試したが、標識遺伝子との間に連鎖関係が認められたのは8系統である(Table 1)。これらの albino はすべて $\gamma$ 線照射によつて誘発されたもので、Al 9, 12, 15, 18, 48, 50 の6系統は水稻農林8号に由来し、農林省農業技術研究所放射線育種場から分譲をうけたもの、Al 63, 69 は台中65号に由来し、九大で誘発されたものである。

Table 1. List of albino strains used and their gene symbols for albino character.

Strain number at Kyushu U.	Original number at I.R.B. <sup>1)</sup>	Gene symbol	Original variety
Al 9	67-16-29	$al_{K-1}$	Norin 8
Al 12	67-66-34	$al_{K-2}$	"
Al 15	67-16-49	$al_{K-3}$	"
Al 18	67-16-96	$al_{K-4}$	"
Al 48	68-M <sub>1</sub> 61	$al_{K-5}$	"
Al 50	68-M <sub>1</sub> 104	$al_{K-6}$	"
Al 69		$al_{K-7}$	Taichung 65
Al 63		$al_{K-8}$	"

<sup>1)</sup> Institute of Radiation Breeding, National Institute of Agricultural Sciences.

これらの系統に分離する変異体の中には僅かにクロロフィルを産生するものもあり、必ずしも完全な albino とは言えないが、幼苗致死であるので、ここでは便宜上すべて albino として取扱つた。

これらの albino は、後述するように、いずれも単劣性遺伝をすると考えられるので、それらに対し仮に  $al_{K-1}$ ,  $al_{K-2}$ …… $al_{K-8}$  なる遺伝子記号を与えた(Table 1)。albino 遺伝子については高橋(1950)その他によつて報告されており、今後も各所で多数記載されることが予想されるが、それらとの混乱を避けるため、著者らが記載する albino 遺伝子はすべて九州大学の頭文字Kをとり  $al_{K-1}$ , 2, 3…として表すこと

Table 2. List of marker genes used and their linkage groups.

Linkage group	Gene symbol	Character
I	<i>wx</i>	waxy
II	<i>lg</i>	liguleless
III	<i>lax</i>	lax panicle
IX	<i>nl<sub>1</sub></i>	neck leaf 1
IX	<i>ri</i>	verticillate arrangement of rachis
Unknown	<i>d<sub>18</sub></i>	"Kotake-tamanishiki" dwarf

とした。

分析に用いた標識遺伝子および所属連鎖群は Table 2 に示した (岩田・大村, 1971; Nagao and Takahashi, 1963; 新橋ら, 1976)。

#### 方法

albino ヘテロ個体と標識系統との交配から F<sub>2</sub> あるいは F<sub>3</sub> を育成し, albino 遺伝子と標識遺伝子の連鎖関係を調べた。組換え価の算出はすべて最尤法 (Allard, 1956; Mather, 1954) によった。

この場合, 分離する albino は幼苗致死であるから, 標識遺伝子として幼苗で識別可能な形質を使用した場合でないと, F<sub>2</sub> で分離することが期待される 4 つの表現型を区別することはできない。標識遺伝子として幼苗で識別不可能な形質を用いた場合には, F<sub>2</sub> で生残った個体から F<sub>3</sub> 系統を育成し, albino を分離する F<sub>3</sub> 系統と albino を分離しない F<sub>3</sub> 系統の頻度から連鎖関係を知ることになる。したがって, 組換え価算出の式あるいは標準誤差算出の基礎となる F<sub>2</sub> 個体当り情報量は, 標識遺伝子の幼苗での識別の可否, F<sub>3</sub> 系統を育成する F<sub>2</sub> 個体の表現型の種類などによって異ってくる。

albino 遺伝子を *a*, 標識遺伝子を *b* とすると albino ヘテロ個体 *AaBB* と標識系統 *AAbb* との交配から生ずる F<sub>1</sub> は *AABb* と *AaBb* の 2 種類で, *AaBb* が albino ヘテロ F<sub>1</sub> である。albino ヘテロ F<sub>1</sub> の配偶子比は *a* と *b* の組換え価を *p* とすると

<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>	Total
$p/2$	$(1-p)/2$	$(1-p)/2$	$p/2$	1

であり, したがって, F<sub>2</sub> で分離する 4 つの表現型とそれに含まれる 9 つの遺伝子型の期待頻度およびその観察値は Table 3 のとおりである。これらのうち表現型 *ab* および *ab* は幼苗致死である。

したがって, 組換え価の算出にはつぎの 5 つの場合を考えた。

Table 3. Expected frequencies of phenotypes and observed number corresponding with them in F<sub>2</sub> derived from albino heterozygous F<sub>1</sub> (*AaBb*) between albino strains (*AaBB*) and marker strains (*AAbb*).

Phenotype	Genotype	Expected frequency	Observed number
<i>AB</i>	<i>AABB</i>	$p^2/4$	a
	<i>AaBB</i>	$2p(1-p)/4$	b
	<i>AABb</i>	$2p(1-p)/4$	c
	<i>AaBb</i>	$2(1-2p+2p^2)/4$	d
<i>Ab</i>	<i>AAbb</i>	$(1-p)^2/4$	e
	<i>Aabb</i>	$2p(1-p)/4$	f
<i>aB</i>	<i>aaBB</i>	$(1-p)^2/4$	g
	<i>aaBb</i>	$2p(1-p)/4$	h
<i>ab</i>	<i>aabb</i>	$p^2/4$	i
Total		1	n

*a*; albino gene, *b*; marker gene, *p*; recombination value between *a* and *b*.

(1) 幼苗で識別可能な標識遺伝子を用いた場合で, F<sub>2</sub> で *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* の 4 表現型が区別される (F<sub>2</sub>, 4 classes)。

(2) 幼苗で識別不可能な標識遺伝子を用いた場合で, *AB*, *Ab* だけが生残り区別される (F<sub>2</sub>, 2 classes)。

(3) モチ遺伝子などの胚乳形質を標識遺伝子として用いた場合で, 生残った F<sub>2</sub> 個体に着生する F<sub>3</sub> 種子の胚乳形質の分離から F<sub>2</sub> の 3 遺伝子型 *A<sub>-</sub>BB*, *A<sub>-</sub>Bb*, *A<sub>-</sub>bb* が区別される (F<sub>3</sub> lines from *A<sub>-</sub>F<sub>2</sub>*)。

(4) *AB* 型 F<sub>2</sub> からの F<sub>3</sub> を albino 分離系統と非分離系統に分けて F<sub>2</sub> の *AB* 型を *AaB<sub>-</sub>* と *AAB<sub>-</sub>* に区別する (F<sub>3</sub> lines from *B<sub>-</sub>F<sub>2</sub>*)。

(5) *Ab* 型 F<sub>2</sub> からの F<sub>3</sub> を albino 分離系統と非分離系統に分けて *Ab* 型 F<sub>2</sub> を *Aabb* と *AAbb* に区別する (F<sub>3</sub> lines from *bb F<sub>2</sub>*)。

それぞれの場合の組換え価 (*p*) を算出する式と F<sub>2</sub> 個体当りの情報量 (*i<sub>p</sub>*) は Table 4 のとおりである。なお, *p* の標準誤差 (SE<sub>*p*</sub>) を求める式は

$$SE_p = \sqrt{1/I_p}$$

である。ただし, *I<sub>p</sub>* は全情報量で *i<sub>p</sub>* × N (観察個体数) で求められる。

## 結 果

albino 分離系統における albino ヘテロ個体の自殖次代およびヘテロ個体と正常 (緑葉) 個体との F<sub>2</sub> における albino の分離は Table 5 に示すとおりで

**Table 4. Summary of maximum likelihood equations for determining recombination value ( $p$ ) from the five cases of  $F_2$  or  $F_3$  data described above and formulas for calculating the amount of information contributed per  $F_2$  individual ( $i_p$ ).**

Case	Estimation equation of $p$	Amount of information per individual ( $i_p$ )
(1)	$(a+b+c+d)\frac{2p}{2+p^2} - (e+f+g+h)\frac{2p}{1-p^2} + i\frac{2}{p} = 0$	$\frac{2(1+2p^2)}{(2+p^2)(1-p^2)}$
(2)	$(a+b+c+d)\frac{1}{2+p^2} - (e+f)\frac{1}{1-p^2} = 0$	$\frac{4p^2}{(2+p^2)(1-p^2)}$
(3)	$(a+b)\frac{2(1-p)}{p(2-p)} - (c+d)\frac{1-2p}{1-p+p^2} - (e+f)\frac{2p}{1-p^2} = 0$	$\frac{4(1-p)^2}{3p(2-p)} + \frac{2(1-2p)^2}{3(1-p+p^2)} + \frac{4p^2}{3(1-p^2)}$
(4)	$(a+c)\frac{2(1-p)}{p(2-p)} - (b+d)\frac{1-2p}{1-p+p^2} - (a+b+c+d)\frac{2p}{2+p^2} = 0$	$\frac{2(2-2p-p^2)^2}{p(2-p)(1-p+p^2)(2+p^2)^2}$
(5)	$-e\frac{1}{1-p} + f\frac{1}{p} - (e+f)\frac{1}{1+p} = 0$	$\frac{2}{p(1+p)(1-p^2)}$

**Table 5. Segregation mode for albino in selfed progeny of albino strains and in  $F_2$  between albino strains and normals.**

Strain	Progeny	Observed number			$\chi^2$ for 3:1
		+	$al$	Total	
Al 9	Selfed $F_2$	272	83	355	0.497
		543	146	689	5.339*
Al 12	Selfed $F_2$	265	75	340	1.569
		377	139	516	1.034
Al 15	Selfed $F_2$	43	18	61	0.661
		374	147	521	2.872
Al 18	Selfed $F_2$	494	172	666	0.242
		193	55	248	1.054
Al 48	Selfed $F_2$	235	78	313	0.001
Al 50	Selfed $F_2$	461	148	609	0.158
		232	74	306	0.109
Al 69	Selfed $F_2$	64	18	82	0.406
		210	58	268	1.612
Al 63	Selfed $F_2$	44	20	64	1.333
		377	114	491	0.832

\* Significant at 5% level.

ある。Al 9 においては  $F_2$  で単劣性の分離比から有意にはずれてはいるが、自殖では理論比によく適合していた。その他の系統でも理論比によく一致していた。したがって、本実験に用いた albino はいずれも単劣性であると考えられる。

albino 遺伝子と標識遺伝子との間に連鎖関係が認められた組合せについて組換え価を算出した結果を Table 6, 7, 8 に示した。

まず、Table 6 は  $al_{K-1}$  と  $wx$  との連鎖関係についてである。 $F_1$  に着生した  $F_2$  種子についてモチ、ウルチ性を検定したのちに  $F_2$  を育成して4つの表現型を区別した結果 (1) からは12.0%、また別の  $F_2$  の生残った個体に着生した  $F_3$  種子のモチ、ウルチ性を検定した結果 (3) からは5.4%の組換え価が算出された。したがって、両者の加重平均は7.1%となった。

つぎに、Table 7 は  $al_{K-2}$ ,  $al_{K-3}$ ,  $al_{K-4}$ ,  $al_{K-5}$ ,

Table 6. Weighted mean of recombination values between albino-1 and waxy calculated from F<sub>2</sub> and F<sub>3</sub>.

Items	Segregation mode				Total	Recombination value (%)
	++	+ <i>al</i>	<i>wx</i> +	<i>wx al</i>		
F <sub>2</sub>	369	144	174	2	689	12.0±3.7
F <sub>3</sub> from F <sub>2</sub> plants ( <i>al</i> <sub>K-1</sub> <sup>+</sup> )	<i>wx</i> non-seg.	<i>wx</i> seg.	All <i>wx</i>		Total	
	6	108	61		175	5.4±2.2
Weighted mean						7.1±1.9

Table 7. Recombination values between albino and marker genes calculated from F<sub>3</sub>.

Cross combination	Phenotype of F <sub>2</sub> plants	Segregation mode in F <sub>3</sub> lines			Recombination value (%)	Weighted mean of R. V. (%)
		Albino seg.	Albino non-seg.	Total		
<i>al</i> <sub>K-2</sub> × <i>nl</i> <sub>1</sub>	<i>nl</i> <i>nl</i> <sup>+</sup>	2 214	103 3	105 217	0.9±0.7 1.4±0.8	1.1±0.5
<i>al</i> <sub>K-3</sub> × <i>nl</i> <sub>1</sub>	<i>nl</i> <i>nl</i> <sup>+</sup>	69 163	47 48	116 211	42.3±4.6 27.3±4.5	34.6±3.2
<i>al</i> <sub>K-4</sub> × <i>lax</i>	<i>lax</i> <i>lax</i> <sup>+</sup>	43 248	124 31	167 279	14.8±2.2 11.9±2.2	13.3±1.6
<i>al</i> <sub>K-5</sub> × <i>lg</i>	<i>lg</i> <i>lg</i> <sup>+</sup>	13 52	13 19	26 71	33.3±8.7 34.2±9.8	33.7±6.5
<i>al</i> <sub>K-6</sub> × <i>nl</i> <sub>1</sub>	<i>nl</i> <i>nl</i> <sup>+</sup>	38 100	36 40	74 140	34.5±5.3 37.7±7.9	35.5±4.4
<i>al</i> <sub>K-6</sub> × <i>ri</i>	<i>ri</i> <i>ri</i> <sup>+</sup>	17 114	69 22	86 136	11.0±2.6 18.1±4.1	13.1±2.2
<i>al</i> <sub>K-8</sub> × <i>d</i> <sub>18</sub>	<i>d</i> <sub>18</sub> <i>d</i> <sub>18</sub> <sup>+</sup>	16 228	60 29	76 257	9.1±2.4 12.1±2.3	10.8±1.7

*al*<sub>K-6</sub>, *al*<sub>K-8</sub> について, F<sub>2</sub> で生残った2つの表現型, AB型およびAb型を示す個体から生育したF<sub>3</sub>系統におけるalbino分離系統とalbino非分離系統の数すなわち(4)および(5)から組換え価を算出したものである。

*al*<sub>K-2</sub>, *al*<sub>K-3</sub>, *al*<sub>K-6</sub> の3遺伝子はいずれも第IX連鎖群の*nl*<sub>1</sub>とそれぞれ1.1%, 34.6%, 35.5%の組換え価で連鎖している。*al*<sub>K-6</sub>については,*nl*<sub>1</sub>と同一連鎖群に所属する*ri*とも13.1%の組換え価で連鎖関係がみられた。*nl*<sub>1</sub>-*ri*の組換え価は35.7%であるが(岩田・大村, 1971), *al*<sub>K-6</sub>と*nl*<sub>1</sub>, *ri*との配列順序は本実験の結果からは明らかでない。なお,*nl*<sub>1</sub>との組換え価がそれぞれ34.6%, 35.6%と近似した価を示した*al*<sub>K-3</sub>, *al*<sub>K-6</sub>の2遺伝子については, 遺伝子の同定は行なっていないがここでは仮に別個の遺伝子とし

て取扱った。さらに*al*<sub>K-4</sub>は第III連鎖群の*lax*と13.3%, *al*<sub>K-5</sub>は第II連鎖群の*lg*と33.7%, *al*<sub>K-8</sub>は所属連鎖群不明の*d*<sub>18</sub>と10.8%の組換え価で連鎖することが判明した。

Table 8は,*al*<sub>K-7</sub>と*lg*との連鎖関係についてである。F<sub>2</sub>で4つの表現型を識別した結果, すなわち(1)からは26.5%, また生残った2つの表現型, AB型およびAb型を示す個体から生育したF<sub>3</sub>系統, すなわち(4)および(5)からはそれぞれ36.4%, 33.1%の組換え価がえられた。したがって,*al*<sub>K-7</sub>と*lg*の間の組換え価はこれらの加重平均から31.1%である。この場合も,*lg*と33.7%の組換え価を示した*al*<sub>K-5</sub>との同定は行なっていない。

**Table 8. Weighted mean of recombination values between albino-7 and liguleless (*lg*) calculated from  $F_2$  and  $F_3$ .**

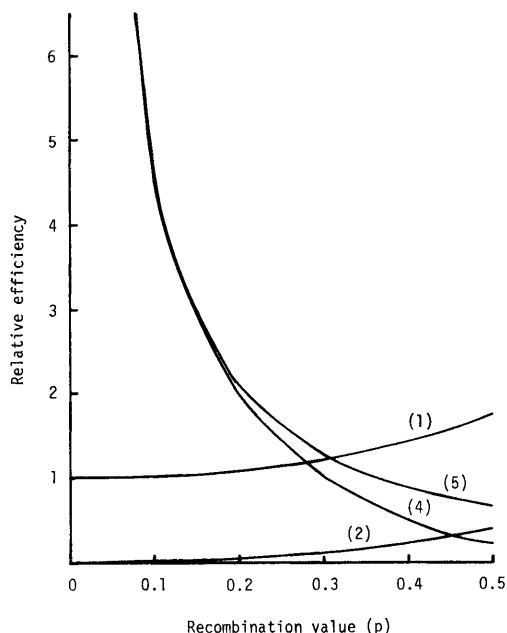
Items	Segregation mode				Total	Recombination value (%)
	++	+ <i>al</i>	<i>lg</i> +	<i>lg al</i>		
$F_2$	136	53	74	5	268	26.5 ± 5.6
$F_3$ from $F_2$ plants	Albino seg.		Albino non-seg.		Total	
( <i>lg</i> )	24		21		45	36.4 ± 6.9
( <i>lg</i> <sup>+</sup> )	76		27		103	33.1 ± 7.9
<b>Weighted mean</b>						<b>31.1 ± 3.8</b>

考 察

幼苗致死形質を連鎖分析に用いることは、致死形質の発現が幼苗で判別できる点では、穂形質など形質発現が生育の後期におよぶものを用いた場合に比べて有利である。しかし、幼苗が致死する以前にもう一方の形質が発現しない場合には、 $F_2$  で4つの表現型を区別することができないので、連鎖関係の有無あるいは組換え価の算出は、直接生残つた2つの表現型の出現率から極めて効率の低い推定を行なう(2)によるか、あるいは少々繁雑ではあるが  $F_2$  で生残つた個体から  $F_3$  系統を育成して行なう(4)および(5)によることになる。

本実験の結果についてみると、胚乳形質である *wx* と *al<sub>x-1</sub>* の組合せ、あるいは、幼苗で識別可能な *lg* と *al<sub>x-7</sub>* の組合せでは、従来の方法によつて  $F_2$  で4つの表現型を分けることが可能である。しかし、*nl<sub>1</sub>*, *ri*, *lax* など出穂期以後に発現する形質との組合せ、あるいは、*d<sub>18</sub>* のように矮性形質ではあるが albino 個体が致死する時点では判別が不完全な形質との組合せについては、Table 7 に示したように、 $F_2$  で生残つた2つの表現型、*AB* 型と *Ab* 型からそれぞれ  $F_3$  系統を育成し albino 分離系統と非分離系統との分離をみる(4)および(5)によつて組換え価を算出した。

そこで、先に述べた組換え価算出の5つの場合について、それぞれ組換え価 *p* を算出する効率について比較するため、Table 4 に示した *i<sub>p</sub>* と個体数 *n* からなる  $F_2$  集団から出発した場合の理論上の個体数 *N* とから全情報量  $I_p (=i_p \times N)$  を算出し、相対的効率 (relative efficiency) として Fig. 1 に示した。なお、*N* は(1)の場合は *n*, (2) および (3) の場合は  $3n/4$ , (4) の場合は  $(2+p^2)n/4$ , (5) の場合は  $(1-p^2)n/4$  で与えられる。Fig. 1 には (3) の場合は略したが (5)



**Fig. 1. Relative efficiency of the different types of  $F_2$  and  $F_3$  data for the estimation of recombination values between albino and marker gene.**

(1);  $F_2$ , 4 classes, (2);  $F_2$ , 2 classes, (4);  $F_3$  lines from *B*- $F_2$ , (5);  $F_3$  lines from *bb*  $F_2$ .

の曲線とはほぼ一致する。この図から明らかなように、相対的効率は(2)の場合は他の4つの場合に比べて極めて低く問題にならない。それに反し、 $F_2$  で生残つた表現型 *AB* あるいは *Ab* の全個体からそれぞれ  $F_3$  系統を育成する(4)あるいは(5)の場合には、効率はかなり高くなる。たとえば組換え価 (*p*) を 0.4 とすると、(4) および (5) の場合の効率はいずれも(1)に比べてかなり低いが、両者を合せた(4)+(5)

Table 9. Segregation mode of marker genes in survived  $F_2$  plants, from which the  $F_3$  lines shown in Table 7 are derived.

Cross combination	Segregation mode			$\chi^2$ for 3:1
	AB	Ab	Total	
$al_{K-2} \times nl_1$	232	107	339	7.789**
$al_{K-3} \times nl_1$	235	123	358	16.719***
$al_{K-4} \times lax$	329	181	510	29.932***
$al_{K-5} \times lg$	78	35	113	2.150
$al_{K-6} \times nl_1$	143	78	221	12.490***
$al_{K-6} \times ri$	270	119	389	6.486*
$al_{K-8} \times d_{18}$	272	106	378	1.866

\*, \*\*, \*\*\* Significant at 5, 1 and 0.1 % level, respectively.

では(1)と同程度の効率で  $p$  を推定することができる。  $p$  が 0.3 以下の場合には、  $p$  が小さくなるにしたがつて  $F_3$  系統を育成して albino 分離系統と非分離系統との分離をみた方が(1)の場合に比べて圧倒的に効率が高くなる。したがって、  $F_2$  で AB, Ab, aB, ab の4つの表現型が区別できる組合せについても、生残った AB 型あるいは Ab 型から  $F_3$  系統を育成し、幼苗期に albino の分離を調べれば、その効率は  $F_2$  だけを調査した(1)の場合に比べてはるかに高くなる。

(4) および (5) によつて組換え価を算出した Table 7 の組合せについて、その  $F_2$  の分離を Table 9 に示した。同表によると、  $al_{K-5} \times lg$  と  $al_{K-8} \times d_{18}$  の2組合せを除いた5組合せは、いずれも AB:Ab の比が 3:1 の分離比から有意にはずれ、  $F_2$  data から一応連鎖関係の存在が予想されたが、  $al_{K-5} \times lg$  と  $al_{K-8} \times d_{18}$  の2組合せは、  $F_2$  では明確な連鎖の存在が予想されなかつたにもかかわらず、  $F_3$  での結果から初めて連鎖関係が明らかになつた。このように、  $F_2$  data から連鎖の存在が不明確な組合せでも  $F_3$  では連鎖関係が明らかになる場合もある。しかし、逆に、  $F_2$  data からは連鎖が予想されたにもかかわらず、  $F_3$  では連鎖関係の認められない場合も少なくなかつた。このことは、Fig. 1 に示した(2)の場合の効率の低さを考慮すれば当然のことであろう。したがって、幼苗致死遺伝子を用いた連鎖分析では、  $F_2$  で連鎖が認められた場合は勿論、できうるならば、  $F_3$  からは連鎖が認められない組合せについても、すべて  $F_3$  系統で調査することが望ましい。

以上、幼苗致死形質を連鎖分析に用いる場合、  $F_3$  での調査によつて組換え価算出の効率が高まるので、致死形質の維持をヘテロ個体によつて行なうことや、  $F_3$  を育成するといった繁雑さはあるが、充分実用性があ

ると考えられる。したがって、今後はイネにおいても本手法によつて albino を始め、 xantha, necrosis などの各種の幼苗致死形質について、広範囲に連鎖分析を行なつていきたい。

## 摘 要

1. イネの albino 系統を用いて連鎖分析を行ない、新たに記載する8つの単劣性 albino 遺伝子について標識遺伝子との間に連鎖関係を見出した。

2. 標識遺伝子(所属連鎖群)と組換え価(%)は次の通りである。  $al_{K-1-wx}$  (I) 7.1,  $al_{K-2-nl_1}$  (IX) 1.1,  $al_{K-3-nl_1}$  (IX) 34.6,  $al_{K-4-lax}$  (III) 13.3,  $al_{K-5-lg}$  (II) 33.7,  $al_{K-6-nl_1}$  (IX) 35.5,  $al_{K-6-ri}$  (IX) 13.1,  $al_{K-7-lg}$  (II) 31.1,  $al_{K-8-d_{18}}$  (不明) 10.8. なお、組換え価の算出はすべて最尤法によつた。

3. albino は幼苗致死であるので、幼苗で識別困難な形質を標識遺伝子として用いた場合には、組換え価の算出は生残った  $F_2$  個体の分離から直接行なうか、あるいはそれらの  $F_2$  個体から  $F_3$  系統を育成して、albino 分離系統と albino 非分離系統との分離から行なう。

4. そこで、標識遺伝子の幼苗での識別の可否、あるいは  $F_3$  系統を育成する場合の  $F_2$  個体の表現型などによつて5つの場合を想定して、それぞれ組換え価の算出に伴う  $F_2$  個体当りの情報量を算出し、同一  $F_2$  集団から出発した場合の組換え価の算出効率について比較検討した (Table 4)。

5. その結果、幼苗で識別困難な形質を標識遺伝子として用いた場合でも、全生存個体から  $F_3$  系統を育成して幼苗期の観察を行なうならば、組換え価が 40 % 程度の場合には幼苗で識別可能な標識遺伝子を用いて  $F_2$  で4つの表現型に分ける場合と同程度の効率が期待され、組換え価が 30 % 以下の場合にはさらに飛躍的

に効率が高まることが判つた (Fig. 1).

6. 以上, イネの連鎖研究における致死突然変異の有用性が確認された.

## 文 献

- Allard, R. W. 1956 Formulas and tables to facilitate the calculation of recombination values in heredity. *Hilgardia*, 24: 235-278
- 原 史六 1946 a 水稻葉緑素の遺伝研究. 第II報 各種の致死黄子の出現と遺伝. 遺伝学雑誌, 2: 1-9
- 原 史六 1946 b 水稻葉緑素の遺伝研究. 第III報 各種の白子性の出現と遺伝. 遺伝学雑誌, 2: 15-21
- 岩田伸夫・大村 武 1971 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. 育種, 21: 1-10

Mather, K. 1954 *The measurement of linkage in heredity*. Methuen & Co. Ltd. London

Nagao, S. and M. Takahashi 1963 Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice (Genetical studies on rice plant, XXVII). *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, 53: 72-130

新橋 登・木下俊郎・高橋萬右衛門・長谷川三郎 1976 「豊雪矮性」及び「小丈玉錦」の遺伝的関係並びに形質比較. 稲の交雑に関する研究 第LXVI報. 北大農邦文紀要, 10: 69-74

高橋萬右衛門 1950 稲に見出された数種の突然変異の性状とその遺伝について. 稲の交雑に関する研究 第X報. 育種研究, 4: 33-42

## Summary

Eight albino mutants which behaved as single recessive were investigated on the linkage relation with several marker genes. Since the albinos are lethal at seedling stage, when the marker characters used were difficult or impossible to distinguish from the normal type at the stage, it is the only way to calculate the recombination value from the progeny test of them.

Here we suppose that *a* and *b* are albino and marker genes respectively, two kinds of  $F_1$  genotypes, *AABb* and *AaBb*, are produced from crosses between heterozygotes for albino gene (*AaBB*) and marker strains (*AAbb*). In a heterozygous  $F_1$  for the albino gene (*AaBb*), the frequencies of four gametes, *AB*, *Ab*, *aB* and *ab*, will be  $p/2$ ,  $(1-p)/2$ ,  $(1-p)/2$  and  $p/2$ , respectively, where *p* is recombination value between *a* and *b*. Therefore, nine genotypes composing the four  $F_2$  phenotypes and their expected and observed frequencies are as shown in Table 3.

Now we think following five cases for estimating *p*.

(1)  $F_2$ , 4 classes: When the marker gene used is possible to distinguish from the normal at the seedling stage,  $F_2$  phenotypes are classified into four classes, *AB*, *Ab*, *aB* and *ab*.

(2)  $F_2$ , 2 classes: When the marker gene used is impossible to distinguish from the normal at the seedling stage,  $F_2$  phenotypes are classified into only two classes of survivals, *AB* and *Ab*.

(3)  $F_3$  lines from *A*.  $F_2$ : When the gene for endosperm character such as *wx* is used as marker, three genotypes of  $F_2$ , *A BB*, *A-Bb* and *A bb* are possible to classify according to the segregation of *wx* in  $F_3$  grains setting on the survived  $F_2$  plants.

(4)  $F_3$  lines from *B*.  $F_2$ :  $F_2$  individuals of *AB* phenotype are classified into two genotypes for albino, *AAB-* and *AaB-*, by the progeny test at the seedling stage.

(5)  $F_3$  lines from *bb*.  $F_2$ :  $F_2$  individuals of *Ab* phenotype are classified into two genotypes for albino, *AAbb* and *Aabb*, by the progeny test at the seedling stage.

On the five cases, estimation equations for determining *p* and formulas for calculating the amount of information per  $F_2$  individual ( $i_p$ ) are shown in Table 4. The standard error of *p* ( $SE_p$ ) is given by the formula,  $SE_p = \sqrt{1/I_p}$ , where  $I_p$  is total amount of information ( $i_p \times N$ ).

Using the above formulas, the recombination values (%) between the albino genes and marker genes (linkage group) were calculated as follows:  $al_{K-1-wx}$  (I) 7.1,  $al_{K-2-nl_1}$  (IX) 1.1,  $al_{K-3-nl_1}$  (IX) 34.6,  $al_{K-4-lax}$  (III) 13.3,  $al_{K-5-lg}$  (II) 33.7,  $al_{K-6-nl_1}$  (IX) 35.5,  $al_{K-6-rt}$  (IX) 13.1,  $al_{K-7-lg}$  (II) 31.1,  $al_{K-8-d_{18}}$  (unknown) 10.8.

To compare the efficiency for estimation of  $p$  in the five cases, the relative efficiencies calculated from  $I_p$  ( $i_p \times N$ ) are shown in Fig. 1. In these cases, numbers of individuals ( $N$ ) are calculated from the number of original  $F_2$  ( $n$ ) at  $n$ ,  $3n/4$ ,  $3n/4$ ,  $(2+p^2)n/4$  and  $(1-p^2)n/4$  in the cases of (1), (2), (3), (4) and (5), respectively. A curve of the case (3) was omitted in the Figure because it was similar to that of the case (5). It is evident that the efficiency is extremely lower in the case (2) than in the other four cases, and that the efficiencies in the cases (4) and (5) were alike to that in the case (1) when  $p$  was about 0.3 and became still higher than in the case (1) with the decrease of  $p$ . Therefore, it is well expected that there were some crosses found the linkage relation between the marker genes and the albino genes in the  $F_3$  from survived  $F_2$ , nevertheless the significant linkage relations were not recognized in the survived  $F_2$  (Table 7 and 9).

As mentioned above, it is found that the lethal characters such as the albino are useful for linkage works in rice, notwithstanding there are some complications to maintain albino genes with heterozygous condition and to breed  $F_3$  lines from the survived  $F_2$  plants.