

琉球大学学術リポジトリ

相互転座分析法による稲の連鎖分析(農学科)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 佐藤, 茂俊, Sato, Shigetoshi メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/4290

相互転座分析法による稲の連鎖分析*

佐 藤 茂 俊**

Shigetoshi SATO: Linkage analysis of rice plant,
by the use of reciprocal translocation lines.

緒 論

イネはトウモロコシ及びコムギなどと共に、重要な作物の1つであり、その遺伝育種学的研究の歴史は古い。それにもかかわらず、1940年頃までは連鎖研究の知見にはあまり見るべきものはなかった。盛永及び永松²⁰⁾は*P1*遺伝子(葉身紫)と*Ig*遺伝子(無葉舌性)との連鎖関係を報告し注目された。その後長尾²¹⁾は花青素着色形質に関する遺伝子体系を確立し、それを骨子として4連鎖群を作製し、この分野も活気を帯びるようになった。更に1963年に至り、長尾及び高橋²²⁾は日本型イネについて半数体染色体数に相当する12の連鎖群を発表し、一つの転機をもたらした。その後新たな標識遺伝子や、いもち病抵抗性遺伝子などの座位を加えて、各群の充実が高橋及び木下³⁴⁾らにより図られ今日に至っている。

次に各連鎖群と染色体との対応関係を明らかにすることが重要な研究課題となるが、このためには細胞遺伝学的研究方法をとらなければならない。各種の作物で用いられている方法に零染色体植物・三染色体植物及び相互転座植物を利用する方法等はあるが、稲においては零染色体植物の利用は望み薄である。三染色体植物を利用する方法は連鎖群と染色体との対応関係を調べるには効果的であるが、遺伝子の座位の検討には未だ不向きである。これらに対して、相互転座植物を用いた場合には、連鎖群と染色体との対応関係を明らかにすることが可能であることに加えて、転座点と遺伝子の位置関係から、その成績は染色体地図作製にも利用できるという利点がある。

比較的最近に、三染色体植物はその外部形態的特徴により、半数体染色体数に相当する12種の系統が揃えられるに至った。^{6,14,36)}また、余剰染色体と標識遺伝子の関係に基づき連鎖分析も進められている。^{11,12,13,32,36)}一方相互転座については、これまでにX線処理後代よりいくつかの系統が作成されている。^{3,16,24,26,27,28)}特に西村²⁴⁾は半数染色体の各々について識別可能な29の相互転座系統を作成して分析を行ない、2乃至3連鎖群について細胞学的な基礎が与えられた。この研究はその後岩田⁹⁾に引きつがれ、彼もまた盛永らが原爆被曝稲より見出した不稔系統の後代から新たな相互転座を導き、それらをも用いた連鎖分析から、10連鎖群がそれぞれ異なる染色体に対応することが報告された。^{9,10)}残る2連鎖群に染色体的基礎を与えることと共に、将来染色体地図を完成させるために、各群についてさらに多くの遺伝子と転座点との位置関係を明らかにすることが一つの課題として残されていた。そこで既往の研究者が使用した相互転座系統をも用いることにより研究基盤の統一と能率の向上を心掛ながら、著者は一連の研究を行なった。これから報告する転座分析の成績は西村²⁴⁾、岩田⁹⁾及び佐藤²⁹⁾の育成系統のそれぞれを用いての実験結果である。従って、ここに用いた系統の多くは西村²⁴⁾及び岩田及び大村^{9,10)}の材料と基礎を一にすることから、成績の全ては既往の結果と直ちに対応あるいは補填し得る利点を持つものである。

* 本研究は北海道大学農学部作物育種学教室で行なわれた。

** 琉球大学農学部育種学教室

なお、転座分析は将来質的形質のみならず、耐病性や出穂期、あるいは草丈など育種上重要な諸形質の遺伝子分析にも応用されるはずであり、それには充分な根拠が与えられている。

本論に入るに先だち、終始御指導を賜った北海道大学農学部作物育種学教授高橋萬右衛門先生に謹しんで深謝の意を捧げる。また本研究の遂行にあたって、同学部作物育種学教室の木下俊郎先生には御教示、御助言を仰いだ。さらに同学部教授の細川定治先生、後藤寛治先生、喜多富美治先生には、御激励ならびに本報告の御校閲を賜った。ここにこれらの諸先生に深謝の意を表する。

また北海道農業試験場作物第1部長島山国土博士、九州大学農学部の大村武先生・岩田伸夫先生からは心よく研究材料の御譲渡ならびに御教示を賜った。これらの先生に敬意と謝意を表する。

さらに実験を行なうにあたり、圃場の整備、管理等の多岐にわたり、北海道大学農学部付属農場育種部の方々に御協力をいただいた。ここに記して謝意を表する。

材料及び方法

本実験に供された相互転座系統（以下RT或はT系統と略す）はその起源及び最初の育成者と共に、Table 1 に示してある。またそれらの系統に配された標識遺伝子型系統は全て北海道大学農学部作物育種学教室にて、長年に亘り長尾、高橋及び木下により作製され、現在は生物系統保存の一環として保持されているものである。それらの系統名とそれらが有する標識遺伝子を Table 2 に、またその遺伝子による形質発現を Table 3 にそれぞれ示した。

Table 1. List of reciprocal translocation lines used

RT-line	Interchanged chromosomes	Origin
RT 1-2	1, 2	from NISHIMURA (Okute-asahi-X-15)
1-3a	1, 3	do (Norin 8-1-15,0)
1-3b	1, 3	do (Norin 8-1581)
1-8	1, 8	do (Norin 8-1288)
1-10	1, 10	do (Norin 8-1533)
1-11	1, 11	do (Norin 8-13)
2-3	2, 3	from IWATA (Atomic bombed rice)*
2-5	2, 5	do (do*)
3-4a	3, 4	from NISHIMURA (Okute-asahi-X-61)
3-4b	3, 4	do (Norin 8-4-15,0)
3-5	3, 5	from IWATA (Atomic bombed rice)*
3-6	3, 6	from NISHIMURA (Okute-asahi-X ₂ -7)
3-8a	3, 8	do (Okute-asahi-A ₂ -2)
3-8b	3, 8	do (Okute-asahi-A ₂ -4)

Note. *: Original variety was unknown.

Table 1. (Continued)

RT-line	Interchanged chromosomes	Origin	
RT 3-11a	3, 11	from NISHIMURA	(Okute-asahi-X ₂ -4)
3-11b	3, 11	do	(Norin 8-44)
3-11c	3, 11	do	(Norin 8-1267)
3-12	3, 12	do	(Norin 8-1509)
4-5	4, 5	do	(Norin 8-1403)
5-6	5, 6	do	(Okute-asahi-X-120)
5-9	5, 9	do	(Okute-asahi-X-69)
6-7	6, 7	from IWATA	(Atomic bombed rice)*
6-8	6, 8	do	(do*)
6-10	6, 10	from NISHIMURA	(Norin 8-1470)
6-11	6, 11	do	(Okute-asahi-X-204)
7-8a	7, 8	do	(Okute-asahi-AC-13)
7-8b	7, 8	do	(Okute-asahi-X-205)
7-9	7, 9	do	(Okute-asahi-A ₁ -7)
7-11	7, 11	from IWATA	(Atomic bombed rice)*
8-10a	8, 10	from NISHIMURA	(Norin 8-1244)
8-10b	8, 10	from IWATA	(Atomic bombed rice)*
8-12a	8, 12	from NISHIMURA	(Okute-asahi-X-84)
8-12b	8, 12	do	(Norin 8-13)
9-10a	9, 10	do	(Tosan 19-B-7-1)
10-11a	10, 11	do	(Okute-asahi-X-141)
10-12b	10, 12	from IWATA	(Atomic bombed rice)*
T 1-4b	1, 4	from SATO <i>et al.</i>	(A-5 : 293)
4-5b	4, 5	do	(A-5 : 80)
4-5c	4, 5	do	(A-58 : 279)
5-10a	5, 10	do	(A-58 : 204)
9-10b	9, 10	do	(A-5 : 178)
11-12a	11, 12	do	(A-58 : 197)

Table 2. Linkage testers used in the experiment

Linkage tester	Marker gene
A- 5	C^{Br} , Pr , A , Rd , Rc , $I-Bf^+$
A- 58	C^B , Pr , A , Pn , wx , Rd , rc
A-107	C^{Bp} , Pr , A , Rd , Rc
H- 9	C^{Bp} , d_2 , bc
H- 21	Rc , Sh , bl_1
H- 52	d_3 , d_4 , d_5 , la , C^B , A , Pl
H- 68	ri , bl_1
H- 69	C^B , A^+ , nl , fs
H- 79	C^{Bp} , d_2 , lg , la , bc
H- 85	C^+ , d_2 , Ur
H- 87	C^B or C^{Bp} , wx , d_6 , $I-Bf^+$, gw , fs
H-100	C^{Bp} , Pl , A , d_6 , gl , $I-Pl$
H-103	C^{Bp} , A , nl , gl
H-120	C^B , Pl^W , A , Hla , Hlb
H-125	d_3 , d_4 , d_5 , Hg , C^{Bp} , A
H-126	C^{Bp} , Pl , A , d_6 , Hg
H-135	C^B or C^{Bp} , A^+ , g , d_1 , gh
H-136	C^B or C^{Bp} , A^+ , g , d_1 , gh
H-137	C^+ , A^+ , Dn , fs , nl
H-138	C^B , A^d , wx , d_6 , g
H-140	C^B or C^{Bp} , A^+ , d_1 , fs , ri , bl_1
H-143	C^+ , Rc , rd , gw , gh
H-153	C^+ , A^+ , $I-Bf^+$, Dn , fs , bc
H-211	C^{Bp} , A , d_{19} , bc
H-337	C^+ , A , Cl
N- 58	d_8

Table 3. Marker genes and their character expression

Linkage group	Marker gene	Character expression
I	<i>C</i>	Chromogen for anthocyanin color
	<i>wx</i>	waxy endosperm
	<i>Cl</i>	Clustered spikelet
II	<i>d₂</i>	"ebisu" dwarf
	<i>lg</i>	liguleless
	<i>Pl</i>	Purple leaf
	<i>Pr</i>	Purple hull
III	<i>A</i>	Anthocyanin activator
	<i>Rd</i>	Red pericarp
	<i>Pn</i>	Purple node
IV	<i>d₆</i>	"lop-leaved" dwarf
	<i>g</i>	long empty glumes
	<i>Rc</i>	Brown pericarp
V	<i>I-Bf</i>	Inhibitor for brown furrows in glume
VI	<i>gw</i>	green-and-white striped leaves
	<i>d₁</i>	"daikoku" dwarf
	<i>gh</i>	gold hull and internode
VII	<i>Dn</i>	Dense (barnyard-grass-like) panicle
	<i>fs</i>	fine stripes in leaf margin
	<i>Ur</i>	Undulate rachis
VIII	<i>la</i>	"lazy" growth habit
IX	<i>nl</i>	neck leaf
	<i>ri</i>	verticillate rachis
X	<i>bl₁</i>	brown discoloration of leaves and glumes
XI	<i>bc</i>	brittle culm
	<i>d₈</i>	"norin-28" dwarf
XII	<i>gl</i>	glabrous
	<i>Hg</i>	Hairy glume

転座分析法による連鎖分析には花粉或は種子稔性の調査をまず必要とする。然るに供試材料の多くは感光性品種と感温性品種との交雑組合せなので、それらの F_2 は出穂が遅延し、それは低温障害による稔性の低下につながる恐れを生む。従ってそれらを守る必要があったので、材料の多くは山形市内表に設けられた実験圃場にて栽培された。栽植法は $5 \times 10\text{cm}$ の3条植で、うね巾は 30cm である。その他については当地における一般栽培法に従った。また感温性品種間交雑による F_2 は北海道大学農学部付属農場に設けられたビニールハウス内の水田に $5 \times 10\text{cm}$ の栽植密度で栽培された。

正常稔性及び部分不稔性の判定は種子稔性で行なわれた。即ち、 F_1 が45~30%の種子稔性を示したことから、50%以下の稔性を示した個体を一応部分不稔性のものとした。

標識遺伝子と転座点との連鎖関係の有無の判定は、それらが独立である場合の理論比、優性・正常稔性：優性・部分不稔性：劣性・正常稔性：劣性・部分不稔性 = 3 : 3 : 1 : 1 に対するカイ平方検定によって行なわれる場合が多い。また受精競争のために形質の分離が単遺伝子分離比 (3 : 1) から歪む場合^{17, 19, 23)}に相当するような組合せでは、形質の分離によるカイ平方値が大きくなるために、3 : 3 : 1 : 1 に対する全体のカイ平方値が有意となり、見掛上、連鎖している如き結果になることがある。

本実験で取り扱った組合せの中にも、かかる異常分離を示す形質がいくつかあった。また稔性の分離についても有意となる場合も含まれていた。故に連鎖の推定に当っては、それらによる影響を除くために、全体のカイ平方値から稔性 (正常稔 : 部分不稔 = 1 : 1) 及び形質の分離に対するカイ平方値を減じたところの所謂連鎖のカイ平方値 (d.f. = 1) で以てなされた。

転座点と遺伝子との組換え価の算出は JOACHIM¹⁵⁾ の Product method によった。また2遺伝子間の組換え価は IMMER⁷⁾ の方法に従って算出された。

組換え価の均一性検定は FISHER⁵⁾ の Scoring method により行なわれた。

検鏡に供された材料はカルノア液 (エチルアルコール : 酢酸 = 3 : 1) で固定された後に、70% エチルアルコールに移され、 0°C で保存された。その後材料は随時酢酸カーミンで染色された後に押しつぶし法により一時プレパラートとし、検鏡に供された。

実 験 結 果

前述の転座分析法に基づいて、 F_2 分離から転座点と標識遺伝子との連鎖関係の有無を調べた結果を、Table 4 にまとめた。表中の+及び(+)の記号は連鎖のカイ平方値がそれぞれ1%及び5%水準で有意であると認められたものであり、5%水準でも連鎖関係の認められなかった場合は-で示してある。以下、連鎖群ごとに、それぞれの対応する染色体について検討を加える。

a. 第 I 連鎖群

この群の標識遺伝子として用いられた遺伝子はC (花青素色原素) 及びwx (糯稈性) である。

両遺伝子を含む交雑組合せの内、連鎖関係の示唆されたものはTable 5の如くである。即ち、wx 及びCとRT 6-11の間にはそれぞれ組換え価5.6%及び2.4%という強い連鎖関係が認められた。このことは、wx 及びCは第6あるいは第11染色体に座乗することを意味する。CとRT 6-7とは30.8%の組換え価を以て連鎖していたこと。また後述される如く、wx 及びCとは独立の関係にあるlg (無葉舌) とRT 6-11が3.9%の組換え価で連鎖しており、然もlgの所属する第II連鎖群は第11染色体に対応することから、第I連鎖群は第6染色体に対応すると推定される。第6染色体以外で転座の起きている系統を用いての連鎖分析において、一応CとRT 9-10a が連鎖している可能性が1例示されたが、他の35組合せではいずれも独立であった (Table 4)。

正常な染色体構成の系統の間の交雑によるC-wxの組換え価と、転座点(RT 6-11)が両遺伝子間にヘテロ状態で在る場合の、同遺伝子間の組換え価とを比較したのがTable 6である。

Table 4. Linkage relationships marker genes and interchange points

Linkage group Marker gene	Interchanged line											
	I <i>wx C</i>	II <i>d₂ Pl Ig Pr</i>	III <i>A Rd Pn</i>	IV <i>d₆ g Rc</i>	V <i>I-Bf</i>	VI <i>gw d₁ gh</i>	VII <i>Dn fs Ur</i>	VIII <i>la nl ri</i>	IX <i>bl₁ bc ds</i>	X <i>bl₁ bc ds</i>	XI <i>bc ds</i>	XII <i>Hg gl</i>
RT1-2	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
RT1-3a	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
RT1-3b	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T 1-4b	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-
RT1-8	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	+	-	-
RT1-10	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-
RT1-11	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
RT2-3	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
RT2-5	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-
RT3-4a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RT3-4b	-	-	+	+	-	-	-	-	-	(+)	-	-
RT3-5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
RT3-6	-	-	+	-	(+)	-	-	-	-	(+)	-	-
RT3-8a	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RT3-8b	-	-	-	(+)	-	(+)	-	-	-	+	-	-
RT3-11a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RT3-11b	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
RT3-11c	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
RT3-12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RT4-5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T 4-5b	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Note. -, (+), + Non-significant, significant at 5% and significant at 1% level, respectively.

Table 5. Linkage relations between marker genes belonging to the first linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode			Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit		
			AF	AS	aF			aS	X ²	P
wx	RT3-6	1	207 (211.5)	213 (211.5)	71 (70.5)	73 (70.5)	564	49.3 ± 45.58	0.20	≥.99
do	RT5-6	1	142 (146.3)	154 (146.3)	43 (48.8)	51 (48.8)	390	≥ 50.0	1.03	.8-.7
do	RT6-7	1	169 (164.3)	156 (164.3)	53 (54.8)	60 (54.8)	438	≥ 50.0	1.11	.8-.7
do	RT6-8	1	132 (121.5)	112 (121.5)	34 (40.5)	46 (40.5)	324	≥ 50.0	3.44	.5-.3
do	RT6-10	3	401 (407.3)	440 (423.7)	138 (146.7)	129 (130.3)	1108	37.8 ± 5.31	1.25	.8-.7
do	RT6-11	2	353 (383.7)	670 (657.3)	323 (310.3)	42 (36.7)	1388	5.6 ± 0.87	3.99	.3-.2
C	RT3-6	1	211 (208.4)	223 (214.6)	67 (73.6)	63 (67.4)	564	39.5 ± 9.11	1.24	.8-.7
do	RT5-6	2	300 (321.3)	319 (329.0)	126 (112.2)	122 (104.5)	867	40.6 ± 7.87	6.34	.1-.05
do	RT6-7	1	146 (156.2)	160 (172.3)	76 (62.8)	56 (46.7)	438	30.8 ± 5.34	6.17	.2-.1
do	RT6-8	3	376 (390.2)	401 (412.3)	158 (144.8)	135 (122.7)	1070	35.6 ± 4.59	3.26	.5-.3
do	RT6-10	2	411 (405.4)	453 (425.6)	128 (148.6)	116 (128.4)	1108	36.5 ± 4.80	5.89	.2-.1
do	RT6-11	3	586 (565.0)	1073 (1054.2)	477 (514.5)	23 (25.3)	2159	2.4 ± 0.46	4.06	.3-.2

Note. A : Dominant. a : Recessive. F : Fertile. S : Semi-sterile.

() : Calculated number from the respective recombination value.

Table 6. Combined segregations of C and wx in F₂s from two types of crosses ; "between normal lines" and "between normal and interchanged lines"

Type of cross	Phase	F ₂ segregation				Total	R.C.V.(%)	Goodness of fit		
		C ⁻ , wx ⁺ -	C ⁻ , wx wx	C ⁺ C ⁺ , wx ⁺ -	C ⁺ C ⁺ , wx wx			X ²	d.f.	P
Normal	Rep.	704 (671.8)	278 (304.7)	302 (304.7)	18 (20.8)	1302	25.3 ± 1.73	4.28	3	.3 - .2
		404 (395.2)	204 (194.3)	176 (196.5)	2					
Interchanged	Rep.					786	10.5 ± 2.37	2.42	2	.3 - .2
Homogeneity		X ² = 7.53				d.f. = 1	P < 0.01			

Note. Interchanged point (RT6-11) is existent between C and wx.

転座点を介した場合には正常な染色体構成の場合より有意に組換え価が減少していた。組換え価が減少する原因の1つとして、Alternate disjunction が Adjacent - I disjunction より優性であるため、介在部において交叉の起きた配偶子が死ぬことによることが考えられる。このような可能性を検討するために、付随染色体（第1染色体）で転座の起きている系統より転座ヘテロ個体を育成し、その4分子期の花粉についての調査を試みた（Table 7）。供試系統は RT1-2 及び RT1-8 であり、それらはいずれも第1染色体の長腕で転座が起きている。転座ヘテロ個体において1あるいは2個の仁を持つ2つの4分子期細胞と融合した仁を持つ2つの4分子期細胞からなる4分子が全体の11.0%及び5.5%であった。これは Adjacent - II disjunction の起る割合を示すものである。また花粉稔性は40.5%及び43.0%であったことから、Alternate 及び Adjacent - I disjunction はほぼ1:1の割合で起きているものと思われた。

Table 7. Tetrad analysis of interchange heterozygotes of RT1-2 and RT1-8

Anther number	No. of tetrads		Anther number	No. of tetrads	
	A type*	B type**		A type*	B type**
1	28	3	1	82	5
2	37	5	2	93	4
3	28	5	3	86	5
4	97	11	4	139	9
5	38	7	5	46	3
6	49	5	Total	446	26
7	38	3	B/(A+B) = 0.055		
Total	315	39	Pollen fertility 43.0%		
B/(A+B) = 0.110					
Pollen fertility 40.5%					

Note. * : Four tetrad cells having one nucleolus.

** : Two tetrad cells containing two nucleoli and two cells consisted of diffused nucleolus.

b. 第II連鎖群

標識遺伝子として、 d_2 (夷型矮性)、 Pl (葉身紫)、 lg 及び Pr (穎全面紫) を用いて転座分析を行なった。その結果は Table 8 に示される如く、 d_2 と RT3-11b と、また Pl と RT3-11a、RT3-11c 及び RT10-11a との間にはそれぞれ 25.1%、7.0%、20.0% 及び 4.5% の組換え価で明らかな連鎖関係が認められた。更に lg は RT6-11 と強い連鎖関係にあることが見い出されたことから、第II連鎖群は第11染色体に対応すると推定された。また Pr と T11-12a との間にも明らかな連鎖が見い出された。

Table 8. Linkage relations between marker genes belonging to the second linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>d₂</i>	RT1-11	1	186 (148.9)	135 (148.9)	36 (49.6)	40 (49.6)	≥ 50.0	16.16	.01 - .001	
do	RT3-11a	1	189 (173.4)	170 (176.9)	59 (60.1)	49 (56.6)	41.4 ± 11.13	2.72	.5 - .3	
do	RT3-11b	1	150 (165.8)	220 (195.7)	64 (75.2)	48 (45.3)	25.1 ± 3.85	6.35	.1 - .05	
do	RT6-11	1	135 (144.0)	150 (147.8)	52 (50.5)	52 (46.7)	40.1 ± 10.97	1.23	.8 - .7	
<i>Pl</i>	RT1-11	1	223 (179.6)	153 (179.6)	53 (59.9)	50 (59.9)	≥ 50.0	16.84	< .001	
do	RT3-11a	1	44 (46.1)	73 (76.2)	40 (35.4)	6 (5.3)	7.0 ± 2.84	0.92	.9 - .8	
do	RT3-11b	1	94 (108.8)	104 (108.8)	42 (36.3)	50 (36.3)	≥ 50.0	8.34	.05 - .02	
do	RT3-11c	1	269 (265.3)	335 (337.7)	137 (136.7)	63 (64.3)	20.0 ± 2.41	0.10	> .99	
do	RT6-11	1	81 (88.4)	76 (88.6)	41 (29.6)	38 (29.4)	46.6 ± 42.80	9.32	.05 - .02	
do	RT7-11	1	106 (128.2)	154 (144.8)	55 (53.8)	49 (37.2)	28.7 ± 5.26	8.20	.05 - .02	
do	RT10-11a	1	40 (47.2)	84 (83.3)	45 (39.8)	5 (3.7)	4.5 ± 2.20	2.09*	.5 - .3	
<i>lg</i>	RT3-11a	1	182 (170.7)	169 (179.6)	66 (62.8)	50 (53.8)	36.2 ± 7.14	1.82	.7 - .5	
do	RT3-11b	1	152 (178.4)	196 (183.1)	62 (62.6)	72 (57.9)	40.1 ± 9.86	8.26	.05 - .02	
do	RT6-11	1	111 (104.5)	196 (187.2)	76 (90.0)	6 (7.3)	3.9 ± 1.40	3.21	.5 - .3	
<i>Pr</i>	T 11-12a	1	120 (138.6)	196 (205.6)	111 (90.9)	32 (23.9)	11.8 ± 2.24	10.17	.02 - .01	

Note. * : Degree of freedom was 2.

c. 第Ⅲ連鎖群

A (花青素アクチベーター), *Rd* (果皮赤色) 及び *Pn* (茎葉節紫) なる第Ⅲ連鎖群の標識遺伝子を用いて連鎖の検定を行なった結果を Table 9 に示す。

すなわち *A* は RT1-3a, RT1-3b, RT3-4b, RT3-6, RT3-8a, RT3-11b, RT3-11c 及び RT3-12 とそれぞれ 17.4%, 20.3%, 17.4%, 21.5%, 5.2%, 31.6%, 22.4% 及び 17.0% の組換え価を以て連鎖している結果となった。またこれらの組換え価に基づく期待値は観察値にいずれもよく適合していたので, *A* は第3染色体に座乗していると推定される。更に *Rd* と RT3-4a, RT3-11b 及び RT3-12 との間, また *Pn* と RT3-4b との間にも明らかな連鎖関係が認められ, それぞれ 25.3%, 26.2%, 19.6% 及び 3.0% の組換え価が算出された。

なお, *Pn* を用いた交雑組合せはいずれも *A* の分離を伴うものであったので, *Pn* と転座点との組換え価の推定は *A* と転座点との組換え価 (*A*-RT3-4b は 17.4%, *A*-RT3-11b は 31.6%) に基づいて算出された。

d. 第Ⅳ連鎖群

標識遺伝子として, 夷糯型矮性遺伝子 *d₆*, 長護穎遺伝子 *g* 及び果皮褐色遺伝子 *Rc* が用いられた実験結果は Table 10 の如くである。*d₆* と RT6-10, RT8-10a 及び RT9-10a との間には明らかな連鎖関係が認められたが, RT6-10 との間で算出された組換え価 (21.9%) に基づく期待値と観察値の適合度は低かった。*g* は RT1-10 及び RT6-10 とそれぞれ 26.4% 及び 21.8% の組換え価を以て連鎖していることが見出されたが, 算出された組換え価による期待値の観察値に対する適合度は良くなかった。また *g* と RT8-10a, *Rc* と RT1-10, T5-10a, RT8-10a, RT9-10a 及び RT9-10b との間にもそれぞれ明らかな連鎖関係が認められたことから, 第Ⅳ連鎖群は第10染色体に対応すると結論された。

e. 第Ⅴ連鎖群

本連鎖群に所属する遺伝子は *I-Bf* (穎縦筋褐色抑制) 並びに *Ps* (柱頭紫色) の2つのみである。その内の *I-Bf* を取り上げて実験を行なった結果は Table 11 に示される如く, T1-4b との間には連鎖関係が推定された。従って *I-Bf* は第1及び第4染色体のいずれかに座乗していることになったが, それら両染色体を含まない RT3-6 との間においても連鎖の傾向が示唆された。更に RT8-12a 及び RT8-12b との間でも連鎖関係にあることが認められた。以上の結果の中には当然見かけの連鎖関係も含まれていることになるが, 第1, 第3, 第4, 第6, 第8 及び第12染色体のいずれか1本に *I-Bf* が座乗していることになろう。それぞれにおける連鎖のカイ平方値について概観すると, T1-4b 及び RT3-6 との値はそれぞれ 5% 及び 2% 水準で有意となっていたのに対し, RT8-12b とでは 0.1% 水準, さらに RT8-12a とでは 5% 水準で再び連鎖関係が見出されたことから, *I-Bf* は第8あるいは第12染色体に座乗している可能性が高い。

f. 第Ⅵ連鎖群

gw 遺伝子 (北光縞) による縞はアルビノに近い表現型を示して生育に悪い影響があり, 縞個体が死滅する場合が多い。F₂ で縞個体の著しい過少を現わした RT1-2 × H-143 の組合せにおいては WINGE の方法でこれを補正した後に組換え価を算出した。

Table 12 に示される如く, *gw* と RT1-2 とは連鎖関係にあった。また *gh* (穎黄金色) と RT2-5, *d₁* (大黒型矮性) と RT2-3 及び RT2-5 との間にもそれぞれ明らかな連鎖が認められた。故に第Ⅵ連鎖群は第2染色体に対応すると推論された。

Table 9. Linkage relations between marker genes belonging to the third linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			X ²	P
A	RT1-3a	1	332 (365.3)	499 (485.9)	209 (202.2)	95 (81.6)	1135	17.4 ± 1.82	5.82	.2 - .1
do	RT1-3b	1	81 (78.4)	104 (99.3)	35 (40.1)	17 (19.2)	237	20.3 ± 4.50	1.21	.8 - .7
do	RT2-3	1	100 (100.1)	127 (112.1)	31 (41.4)	25 (34.4)	283	29.4 ± 6.19	5.23	.2 - .1
do	RT3-4a	1	112 (110.9)	114 (118.6)	45 (42.1)	35 (34.4)	306	34.1 ± 7.78	0.40	.95 - .9
do	RT3-4b	2	213 (240.8)	352 (320.2)	122 (133.2)	61 (53.8)	748	17.4 ± 2.24	8.27	.05 - .02
do	RT3-6	1	249 (255.5)	312 (317.5)	134 (126.5)	69 (64.5)	764	21.5 ± 2.64	1.02	.8 - .7
do	RT3-8a	2	136 (156.8)	295 (271.4)	123 (128.7)	17 (14.1)	571	5.2 ± 1.31	5.66	.2 - .1
do	RT3-11a	1	84 (93.5)	79 (96.3)	49 (33.0)	41 (30.2)	253	39.5 ± 13.04	15.69	< .001
do	RT3-11b	2	213 (243.8)	269 (266.9)	106 (96.7)	93 (73.6)	681	31.6 ± 4.47	9.92	.02 - .01
do	RT3-11c	1	239 (233.5)	283 (286.3)	113 (113.0)	58 (60.2)	693	22.4 ± 2.86	0.25	.98 - .95
do	RT3-12	1	130 (142.6)	209 (191.1)	72 (79.9)	34 (31.4)	445	17.0 ± 2.86	4.99	.2 - .1
Rd	RT3-4a	2	326 (347.3)	426 (408.7)	153 (156.7)	103 (95.3)	1008	25.3 ± 2.69	2.75	.5 - .3
do	RT3-11a	1	99 (109.3)	105 (109.7)	43 (36.7)	45 (36.3)	292	46.5 ± 36.90	4.34	.3 - .2
do	RT3-11b	1	69 (77.7)	85 (90.3)	42 (34.3)	28 (21.7)	224	26.2 ± 5.95	4.84	.2 - .1
do	RT3-12	1	81 (102.3)	142 (131.0)	54 (53.2)	34 (24.5)	311	19.6 ± 3.88	9.03	.05 - .02
P _n *	RT3-4b	1	90 (96.1)	164 (161.8)	33 (29.2)	5 (4.9)	292	3.0 ± 1.38	0.95	.9 - .8
do*	RT3-11b	1	110 (115.9)	155 (147.9)	42 (44.7)	25 (23.6)	332	16.0 ± 3.47	0.89	.9 - .8

Note. * : A character expression is caused by the combination with C and A genes.

Table 10. Linkage relations between marker genes belonging to the fourth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode			Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit		
			AF	AS	aF			aS	χ^2	P
<i>d₆</i>	RT6-10	1	252 (227.1)	290 (280.6)	91 (111.4)	44 (57.9)	677	21.9 ± 2.85	10.09	.02 - .01
do	RT8-10a	1	230 (220.1)	294 (298.1)	123 (125.4)	44 (47.4)	691	16.4 ± 2.24	0.79	.9 - .8
do	RT9-10a	1	101 (101.5)	135 (125.0)	42 (49.5)	24 (26.0)	302	22.1 ± 4.27	2.09	.7 - .5
do	RT10-11a	1	168 (168.5)	163 (172.0)	65 (58.5)	58 (55.0)	454	41.1 ± 11.49	1.36	.8 - .7
<i>g</i>	RT1-10	1	158 (161.4)	222 (187.3)	48 (71.1)	37 (45.2)	465	26.4 ± 4.10	15.46	.01 - .001
do	RT6-10	1	250 (227.0)	289 (280.8)	93 (111.5)	45 (57.7)	677	21.8 ± 2.85	8.46	.05 - .02
do	RT8-10a	1	227 (214.1)	301 (304.2)	126 (131.4)	37 (41.3)	691	13.9 ± 2.01	1.48	.7 - .5
do	RT10-11a	1	166 (167.6)	163 (172.9)	67 (59.4)	58 (54.1)	454	39.1 ± 9.36	1.84	.7 - .5
<i>R_c</i>	RT1-10	1	124 (150.0)	293 (278.3)	144 (135.5)	10 (7.2)	571	2.6 ± 1.00	6.87	.1 - .05
do	T 5-10a	1	247 (257.5)	301 (293.0)	108 (109.5)	78 (74.0)	734	28.0 ± 3.57	0.88	.9 - .8
do	RT6-10	1	160 (163.2)	162 (163.2)	52 (54.4)	61 (54.4)	435	≥ 50.0	0.98	.9 - .8
do	RT8-10a	1	143 (153.2)	301 (303.6)	164 (152.3)	1 (152.3)	609	0.3 ± 0.57	1.76*	.8 - .7
do	RT9-10a	1	106 (121.4)	179 (168.1)	71 (71.6)	30 (24.9)	386	15.2 ± 2.82	3.71	.3 - .2
do	T 9-10b	1	172 (181.1)	240 (234.4)	96 (95.9)	46 (42.6)	554	19.0 ± 2.79	0.86	.9 - .8
do	RT10-12b	1	103 (112.1)	106 (115.9)	50 (39.9)	45 (36.1)	304	38.8 ± 11.0	6.33	.1 - .05

Note. *: Degree of freedom was 2.

Table 11. Linkage relations between a marker gene belonging to the fifth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R. C. V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>I-Bf</i>	T 1-4a	1	136 (146.7)	180 (164.5)	54 (60.8)	45 (43.0)	415	29.3 ± 5.07	3.09	.5 - .3
do	RT3-6	1	128 (119.7)	147 (141.3)	46 (54.3)	27 (32.7)	348	25.1 ± 4.53	3.07	.5 - .3
do	RT8-12a	1	116 (106.4)	127 (124.6)	41 (47.6)	24 (29.4)	308	25.7 ± 4.97	2.82	.5 - .3
do	RT8-12b	1	127 (126.3)	161 (161.7)	66 (65.7)	30 (30.3)	384	19.6 ± 3.49	0.01	> .99

Table 12. Linkage relations between marker genes belonging to the sixth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>gw</i>	RT1-2	1*	243.0 (231.9)	256.0 (267.1)	104.4 (100.8)	62.0 (65.6)	665.4	27.0 ± 3.58	1.32	.8 - .7
do	RT2-5	1	209 (208.1)	207 (208.1)	61 (69.4)	78 (69.4)	555	≥ 50.0	2.09	.7 - .5
<i>d₁</i>	RT2-3	1	148 (144.9)	188 (183.6)	69 (74.1)	33 (35.4)	438	20.3 ± 3.31	0.68	.9 - .8
do	RT2-5	1	148 (163.5)	190 (188.3)	76 (71.0)	55 (46.2)	469	27.0 ± 4.27	3.50	.5 - .3
<i>gh</i>	RT1-2	1*	222.0 (221.9)	223.0 (223.2)	74.9 (74.8)	73.5 (73.5)	593.4	45.3 ± 17.77	0.00	> .99
do	RT2-3	1	153 (156.9)	171 (171.6)	64 (62.1)	50 (47.4)	438	31.7 ± 5.62	0.30	.98 - .95
do	RT2-5	1	163 (167.0)	194 (193.0)	74 (73.0)	49 (47.0)	480	26.7 ± 4.16	0.20	.98 - .95

Note. * : The recombination value was calculated using survival percentage (30.66%) of *gw gw* plants.

g. 第VII連鎖群

本連鎖群の標識遺伝子として *Ur* (枝梗湾曲), *fs* (赤毛縞) 及び *Dn* (密穂性) が供試された。その結果は Table13 に示してある。すなわち *Ur* と RT6-7 及び RT6-8 との間にはいずれも明らかな連鎖関係が認められ、また *fs* は RT3-6, RT5-6, RT6-7, RT6-8 及び RT6-10 とそれぞれ強く連鎖していた。しかし *Dn* については、第6染色体を含む3つの相互転座系統 (RT3-6, RT5-6 及び RT6-10) との間には明らかな連鎖関係は見い出されず (Table 4), RT1-2, RT1-8 及び RT1-11 と連鎖していることが認められた。従って *Ur* 及び *fs* は第6染色体に、また *Dn* は第1染色体に座乗することになる。このように第VII連鎖群に所属する遺伝子は2群に分かれて、それぞれ2種の染色体に対応している結果となった。

前述の如く、第6染色体は第I連鎖群に対応することになったので、*fs* 及び *Ur* は第I連鎖群に所属することになる。そこでここに、*C*, *Cl* (小穂叢生) 及び *fs* を同時分離する交雑組合せを用いて、これら3遺伝子間の連鎖研究を行なった。その結果が Table14 であり、*fs* は *Cl* 及び *C* との間には期待通りにいずれも連鎖関係にあることが認められた。

h. 第VIII連鎖群

第VIII連鎖群に属するもつれ性遺伝子 *la* を用いて分析を行なった。その結果は Table15 に示される如く、第9染色体で転座の起きている RT5-9, RT7-9, RT9-10a 及び T9-10b の4系統との間には、いずれも明らかな連鎖関係が見い出された。従って *la* は、第9染色体に座乗しているものと推定された。

i. 第IX連鎖群

本群の標識遺伝子として *nl* (穂かむり) 及び *ri* (輪枝性) を用いて実験を行なった。Table16 に示される如く、*nl* と RT1-3a 及び RT1-10 とはいずれも明らかな連鎖関係にあるという結果になった。従ってこの限りでは *nl* は一応第1染色体の遺伝子であると推定するのが自然であるが、これと矛盾する結果、すなわち T11-12a との間にも連鎖が認められるという事実も得られた。同遺伝子の座乗する染色体を決定するには更に交雑実験を重ねなければならないが、*nl*—RT1-3a, *nl*—RT1-10 及び *nl*—T11-12a の連鎖のカイ平方値はそれぞれ1%, 1%及び5%水準で有意であったことから、*nl* は第1染色体に座乗している可能性が高いように思われる。

ri と RT3-4b 及び RT3-6 との間にはそれぞれ28.4%及び28.7%の組換え価を以って連鎖していることが認められた。従って *ri* は第3染色体に対応する遺伝子となる。前述の如く、第3染色体は第III連鎖群に対応することになったことから、本遺伝子は第III連鎖群に所属するとの新たな可能性が生じたわけである。これらの遺伝子の所属連鎖群とその対応染色体については更に検討が加えられなければならない。

j. 第X連鎖群

本群の標識遺伝子として 芻枯性遺伝子 *bl₁* を用いて実験を行なったところ、RT1-8, RT3-8b, RT6-8, RT7-8a 及び RT8-10b とそれぞれ強い連鎖関係にあることが認められ (Table17), ここに第X連鎖群は第8染色体に対応すると結論された。

k. 第XI連鎖群

標識遺伝子として 鎌不要性遺伝子 *bc* 及び 農林28号型矮性遺伝子 *d₈* を用いて行なった本群の連鎖関係の結果は Table18 に示す如くである。

すなわち、*bc* は RT2-5, RT3-5, T4-5b, T4-5c 及び RT5-6 とそれぞれ17.5%, 14.8%, 21.0%, 1.5%及び8.1%の組換え価を以って連鎖していることが認められた。故に *bc* は第5染色体に座乗していると決定された。また *d₈* は RT3-11c と6.6%の組換え価を以って強く連鎖している結果となったので、*d₈* は第3あるいは第11染色体に対応する遺伝子であると推論された。

Table 13. Linkage relations between marker genes belonging to the seventh linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>Ur</i>	RT5-6	1	99 (94.5)	91 (103.5)	39 (37.5)	27 (28.5)	264	31.5 ± 7.15	0.55	.95 - .9
do	RT6-7	1	123 (129.7)	176 (183.1)	89 (78.8)	29 (25.4)	417	14.2 ± 2.62	2.45	.5 - .4
do	RT6-8	1	126 (126.5)	183 (174.2)	67 (74.0)	25 (26.3)	401	15.5 ± 2.83	1.17	.8 - .7
<i>fs</i>	RT3-6	2	202 (206.4)	255 (254.1)	102 (100.6)	55 (52.9)	614	22.1 ± 3.00	0.20	.98 - .95
do	RT5-6	1	76 (88.4)	155 (138.2)	56 (62.7)	15 (12.9)	302	9.4 ± 2.43	4.85	.2 - .1
do	RT6-7	1	125 (128.9)	195 (199.6)	97 (90.1)	21 (19.4)	438	9.8 ± 2.07	0.88	.9 - .8
do	RT6-8	1	101 (106.5)	213 (213.0)	112 (106.5)	0	426	0.0	0.57*	.8 - .7
do	RT6-10	1	61 (62.8)	100 (90.2)	32 (39.2)	11 (11.8)	204	13.4 ± 3.64	2.49	.5 - .3
do	RT6-11	1	203 (200.6)	203 (200.6)	62 (66.9)	67 (66.9)	535	≥ 50.0	0.41	.95 - .9
<i>Dn</i>	RT1-2	1	153 (151.9)	181 (184.1)	74 (72.1)	40 (39.9)	448	23.2 ± 3.66	0.11	> .99
do	RT1-3a	1	151 (177.3)	199 (180.4)	57 (61.2)	70 (58.1)	477	41.9 ± 12.21	8.54	.05 - .02
do	RT1-3b	1	76 (88.0)	110 (100.3)	35 (37.5)	30 (25.2)	251	27.9 ± 6.11	3.66	.5 - .3
do	RT1-8	1	163 (174.7)	197 (196.5)	77 (72.8)	58 (51.0)	495	29.0 ± 4.58	2.00	.7 - .5
do	RT1-10	2	328 (323.7)	352 (339.3)	108 (118.3)	96 (102.7)	884	36.7 ± 5.48	1.87	.7 - .5
do	RT1-11	1	153 (162.8)	190 (200.2)	92 (72.2)	49 (41.8)	484	22.2 ± 3.40	7.78	.1 - .05

Note. * : Degree of freedom was 2.

Table 14. Linkage relations among three genes, *C*, *Cl* and *fs*

Gene pair	Phase	Segregation mode			Total	χ^2 for linkage	d.f.	P	R.C.V. (%)	Goodness of fit*			
		AB	Ab	aB						ab	χ^2	d.f.	P
<i>fs</i> - <i>Cl</i>	Coup.	617 (622.2)	6 (6.6)	2 (205.2)	209 (205.2)	834	815.44	1	<.001	0.8 ± 0.2	0.39	2	.9 - .8
<i>fs</i> - <i>C</i>	Rep.	454 (446.5)	169 (179.0)	183 (179.0)	28 (29.5)	834	16.32	1	<.001	37.6 ± 2.0	0.85	3	.9 - .8
<i>C</i> - <i>Cl</i>	Rep.	453 (448.9)	184 (176.6)	166 (176.6)	31 (31.9)	834	13.47	1	<.001	39.1 ± 2.0	1.01	3	.9 - .8

Note. * : Goodness of fit for the theoretical number in parenthesis calculated from the respective recombination values.

Table 15. Linkage relations between a marker gene belonging to the eighth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>la</i>	RT5-9	1	208 (191.4)	240 (248.1)	99 (101.6)	39 (44.9)	586	18.9 ± 2.70	2.47	.5 - .3
<i>do</i>	RT7-9	1	146 (137.4)	181 (190.3)	84 (81.1)	26 (28.2)	437	15.2 ± 2.65	1.27	.8 - .7
<i>do</i>	RT9-10a	1	151 (169.2)	241 (238.0)	110 (102.3)	41 (33.5)	543	14.4 ± 2.28	4.28	.3 - .2
<i>do</i>	T 9-10b	1	123 (119.4)	206 (200.9)	87 (94.1)	11 (12.6)	427	6.3 ± 1.67	0.98	.9 - .8

Table 16. Linkage relations between marker genes belonging to the ninth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>nI</i>	RT1-2	1	139 (133.2)	151 (139.8)	39 (48.8)	35 (42.2)	364	36.6 ± 8.48	4.34	.3 - .2
do	RT1-3a	1	141 (144.2)	179 (170.0)	60 (65.3)	39 (39.5)	419	25.2 ± 4.15	0.98	.9 - .8
do	RT1-3b	1	76 (90.0)	106 (99.8)	37 (36.5)	34 (26.7)	253	30.3 ± 6.84	4.56	.3 - .2
do	RT1-8	1	135 (132.7)	120 (132.7)	49 (44.2)	50 (44.2)	354	≥ 50.0	2.52	.5 - .3
do	RT1-10	1	295 (311.6)	346 (351.4)	141 (130.4)	102 (90.6)	884	28.8 ± 3.39	3.26	.5 - .3
do	RT1-11	1	178 (177.8)	181 (185.2)	67 (64.2)	58 (56.8)	484	37.7 ± 8.02	0.24	.98 - .95
do	T 11-12a	1	212 (220.6)	244 (244.4)	93 (89.4)	71 (65.6)	620	30.4 ± 4.41	0.92	.9 - .8
<i>ri</i>	RT1-3a	1	156 (154.4)	174 (161.3)	47 (56.1)	44 (49.2)	421	37.2 ± 8.24	3.04	.5 - .3
do	RT1-3b	1	178 (180.0)	192 (180.0)	47 (60.0)	63 (60.0)	480	≥ 50.0	3.79	.3 - .2
do	RT3-4b	1	193 (189.2)	220 (214.3)	74 (79.8)	51 (54.7)	538	28.4 ± 3.84	0.89	.9 - .8
do	RT3-6	1	147 (152.9)	164 (172.6)	73 (64.1)	50 (44.4)	434	28.7 ± 4.89	2.60	.7 - .5
do	RT3-8b	1	173 (183.5)	204 (186.3)	55 (63.0)	61 (60.2)	493	42.4 ± 12.94	3.30	.5 - .3
do	RT3-12	1	210 (202.1)	219 (202.1)	48 (67.3)	62 (67.3)	539	≥ 50.0	7.72	.1 - .05

Table 17. Linkage relations between a marker gene belonging to the tenth linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>bI</i> ₁	RT1-8	1	186 (182.7)	288 (283.1)	121 (127.8)	26 (27.4)	621	9.8 ± 1.75	0.58	.9 - .8
do	RT3-8a	1	162 (150.0)	167 (156.0)	42 (54.0)	37 (48.0)	408	37.9 ± 8.83	6.92	.1 - .05
do	RT3-8b	1	202 (246.4)	463 (435.4)	218 (208.1)	26 (19.1)	909	4.4 ± 0.96	12.08	.01 - .001
do	RT6-8	1	99 (107.2)	177 (168.8)	75 (76.8)	17 (15.2)	368	9.1 ± 2.17	1.28	.8 - .7
do	RT7-8a	1	81 (97.6)	156 (158.9)	90 (73.4)	15 (12.2)	342	7.7 ± 2.06	7.33	.05 - .02
do	RT8-10b	1	83 (93.1)	140 (140.2)	69 (62.4)	19 (15.3)	311	11.1 ± 2.63	2.66	.5 - .3
do	RT8-12b	1	193 (178.8)	191 (178.8)	43 (59.6)	50 (59.6)	477	≥ 50.0	8.13	.05 - .02

Table 18. Linkage relations between marker genes belonging to the eleventh linkage group and interchange points

Marker gene	Interchanged point	No. of crosses	Segregation mode				Total	R.C.V. (%)	Goodness of fit	
			AF.	AS	aF	aS			χ^2	P
<i>bc</i>	RT2-5	1	130 (127.6)	178 (169.4)	62 (70.4)	26 (28.6)	396	17.5 ± 3.10	1.72	.7 - .5
<i>do</i>	RT3-5	1	140 (152.8)	222 (213.2)	91 (91.2)	35 (30.8)	488	14.8 ± 2.49	2.01	.7 - .5
<i>do</i>	T 4-5b	1	144 (146.2)	195 (183.1)	65 (73.3)	35 (36.4)	439	21.0 ± 3.41	1.81	.7 - .5
<i>do</i>	T 4-5c	1	99 (104.1)	214 (211.3)	112 (104.1)	4 (3.2)	429	1.5 ± 0.70	2.03	.7 - .5
<i>do</i>	RT5-6	1	148 (137.0)	223 (220.8)	93 (101.5)	13 (17.8)	477	8.1 ± 1.80	2.88	.5 - .3
<i>do</i>	RT5-9	1	431 (405.4)	400 (405.4)	125 (135.1)	125 (135.1)	1081	≥ 50.0	3.21	.5 - .3
<i>d_s</i>	RT3-11c	1	182 (169.1)	294 (282.4)	111 (131.9)	15 (18.6)	602	6.6 ± 1.43	5.43	.2 - .1

1. 第Ⅻ連鎖群

本連鎖群の標識遺伝子として *Hg* (穎長毛) 及び *gl* (無毛茸) を用いて、それぞれ 6 及び 18 種の転座点との間で連鎖分析を行なったが、いずれにおいても明らかな連鎖関係は見い出されなかった (Table 4)。従って本群に対応する染色体は不明であるといわざるを得ない。

考 察

最近、高橋及び木下³⁵⁾ は約 80 の遺伝子座で構成される 12 の連鎖地図を提示した。そこに構成された連鎖群に対応する染色体の種類を明らかにすることが、本転座分析のまず第 1 の目的である。そして前述の如く、第 V 及び第Ⅻの 2 連鎖群を除く他群に対応する染色体の種類が明らかとなった (Table 19 参照)。

Table 19. Relation between linkage groups and the kinds of chromosomes

Linkage group	Marker gene	Chromosome number
I	<i>wx, C, Cl, fs, Ur</i>	6
II	<i>d₂, Pl, lg, Pr, d₈</i>	11
III	<i>A, Rd, Pn, ri</i>	3
IV	<i>d₆, g, Rc</i>	10
V	<i>I-Bf</i>	8 or 12
VI	<i>gw, d₁, gh</i>	2
VII	<i>Dn, nl</i>	1
VIII	<i>la</i>	9
IX		
X	<i>bl₁</i>	8
XI	<i>bc</i>	5
XII	<i>Hg, gl</i>	?

またそれに加えて、第 VII 及び第 XI 連鎖群に所属すると看なされていた遺伝子の中には、従来の見解とは別に、それが対応する染色体を互いに異にすると思われる場合も見い出された。故にそれらの遺伝子の中には他の連鎖群に移されるべきものがあるようである。すなわち、第 VII 連鎖群の遺伝子である *fs* 及び *Ur* を用いた実験では、いずれも第 6 染色体と対応関係があり、第 6 染色体との対応関係が既に認められている第 I 連鎖群に所属する *C* 及び *Cl* と *fs* との間で連鎖関係を調査した結果でも、*C—fs* 及び *Cl—fs* の間にはいずれも明らかな連鎖が認められたのである。従って、少なくとも *fs* は第 I 連鎖群の遺伝子と考えてみる必要がある。また第 XI 連鎖群所属の *d₈* は第 3 あるいは第 11 染色体の遺伝子となって行動した。別に行なわれた矮性遺伝子の同定実験からも *d₈* と *d₁₁* (信金愛国型矮性) は同一遺伝子であるとの報告もあり³⁰⁾、*d₈* は第 II 連鎖群に所属し、第 11 染色体に座乗すると考えられる。第 IX 連鎖群については、所属遺伝子のうち *nl* は第 1 染色体に座乗するために第 VII 連鎖群に移り、*ri* は第 3 染色体の遺伝子のため、第 III 連鎖群に加わることになる。従って、ここに 1 連鎖群を欠くことになれば、新たに連鎖群の探索を行なうことが必要となる。

転座分析法による連鎖群と染色体との対応関係については、西村²⁴⁾ 及び岩田・大村^{9,10)} も報告している。従ってそれらとこの結果とを比較するならば、第 3 及び第 4 染色体を除いて、全く一致しているこ

とが指摘される。岩田・大村⁹⁾は第Ⅲ連鎖群の遺伝子である eg (過剰穎), lax (粗粒性) 及び d_{16} (多けつ型矮性) がそれぞれ第4染色体と対応し, また西村²⁴⁾も eg が第4染色体の遺伝子であると報告している。岩田・大村⁹⁾の用いた相互転座系統はRT3-4a, RT3-4b及びRT4-5であり, 西村²⁴⁾のそれはRT1-4及びRT3-4aである。著者の結果では, RT3-4aは Rd と, またRT3-4bは A 及び Pn とそれぞれ連鎖関係にあった。また他の転座系統を用いた場合, 例えばRT1-3a, RT1-3b, RT3-6, RT3-8a, RT3-11b, RT3-11c及びRT3-12においても連鎖関係が明らかであった。従って著者は第Ⅲ連鎖群は第4染色体ではなく, 第3染色体に対応すると結論を下さざるを得なかった。なお, 岩田・大村⁹⁾が分析に用いた eg , lax 及び d_{16} と第Ⅲ連鎖群の他の標識遺伝子との関係については, 彼等による成績の他に, 森ら¹⁸⁾も lax - A 間には約34%, d_{16} - A 間には約27%の組換え価を得ている。従って lax 及び d_{16} が第Ⅲ連鎖群に所属すること自体には問題はさそうである。

三染色体法による連鎖分析¹²⁾では $I-Bf$ は第Ⅶ連鎖群所属の遺伝子であった。著者の転座分析の結果では, 同遺伝子はT1-4bと連鎖しているという関係を示唆する結果は得られたものの, むしろ第8あるいは第12染色体の遺伝子であるとした方がよかった。また nl の座乗する染色体が第1染色体であることについても, 三染色体法による分析結果では, 同染色体とは独立であり¹¹⁾, むしろ第2染色体の遺伝子とした方がよいという結果が得られている¹³⁾。 ri の座乗する染色体については, 岩田及び大村⁹⁾の転座分析法による結果は著者のものと一致していたが, 三染色体法による彼ら¹³⁾の結果では, 同遺伝子は第2染色体のものとなり, 両分析法による研究結果は一致していない。この相違についてはさらに交雑実験を重ねていずれが正しいかを明らかにする必要がある。

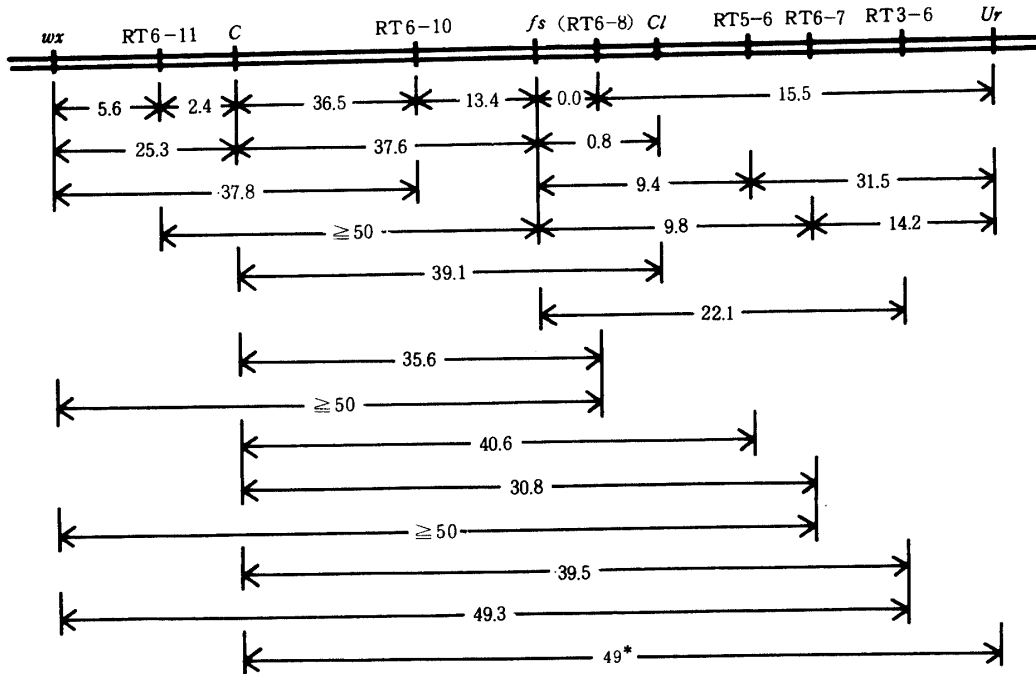
転座点を介した場合の2標識遺伝子間の組換え価が正常染色体構成下におけるよりも小さくなった原因としては, i) 大麦等で見られる如く, Alternate disjunctionがAdjacent-I disjunctionに対し優性であるために, 介在部で交叉の起きた配偶子は死ぬ傾向にあること, ii) 以下に詳述される如く, 転座染色体の対合時における諸影響との2つが考えられる。実際に付随染色体の長腕で転座の起きているRT1-2及びRT1-8(未発表)の転座ヘテロ個体を用いて4分子期の花粉における仁形成についての分析を行なったところ, Adjacent-II disjunctionはあまり起らず, Adjacent-I disjunction及びAlternate disjunctionがほぼ等頻度で起きているという結果を得た(Table 7)。従って染色体の分離行動により, 組換え価の減少が起きたとは考えられず, 転座染色体の対合によるものと考えられる。トウモロコシにおいても転座点を介することにより, 組換え価の減少することが報告されており²⁾, その原因として, 転座点付近での非相同染色体部分の対合によるものと考えられている^{1, 2)}。イネにおいても同様なことがおきているものと考えられる。その他に1本の染色体の対合する染色体が転座点を介して替ることにより, 転座点付近での染色体の対合がゆるくなることと, 染色体が屈曲させられるために起きる物理的影響も考えられる。

さて, 本研究の最終的目標として, 以上の知見, すなわち著者の得た転座点と標識遺伝子の連鎖関係に関する成績に長尾・高橋²²⁾及び高橋³³⁾による標識遺伝子間の組換え価を併せて, 6つの群についてFig. 1~6の如きの連鎖地図を試作することができた。これらの図について解説を加えると以下の如くである。

a. 第I連鎖群

本連鎖群には fs 及び Ur が新たに加わった。長尾及び高橋²²⁾による既知の連鎖関係をあわせて考慮すると, wx - C - fs - Cl - Ur の位置関係が考えられた。転座点RT3-6の位置はまず wx - C - fs -RT3-6なる配列順序が推定され, RT5-6については wx - C - fs -RT5-6- Ur なる配列が考えられた。RT6-7の位置は C - fs -RT6-7- Ur なる関係, RT6-10には wx - C -RT6-10- fs なる連鎖関係, RT6-11については wx -RT6-11- C なる連鎖順位がそれぞれ支持された。

以上の結果をまとめてFig.1の如き第I連鎖群の連鎖地図を試作したのである。

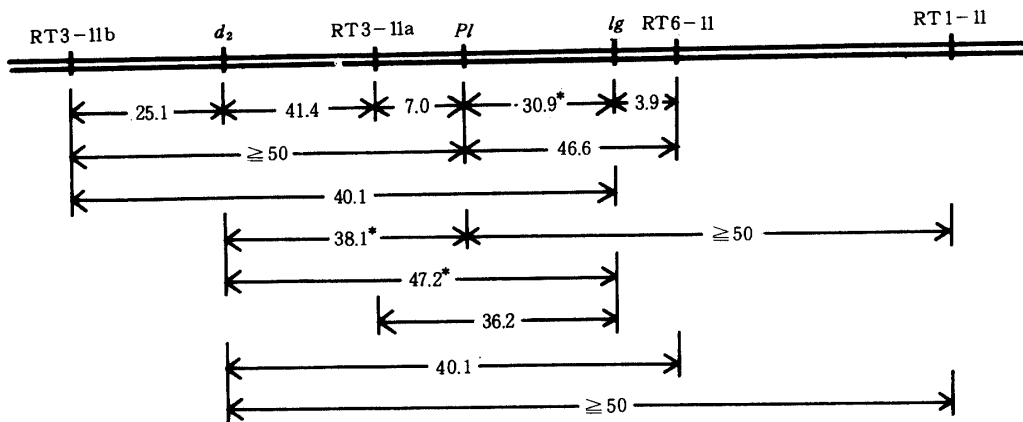


(*: By NAGAO and TAKAHASHI, 1963.)

Fig. 1 Linkage map of the first group.

b. 第II連鎖群

RT1-11についての d_2 — Pl —RT1-11なる座位関係とRT3-11aについての d_2 —RT3-11a— Pl — lg なる座位関係とを組み合わせ、さらにRT3-11bについてのRT3-11b— d_2 — Pl なる関係及びRT6-11についての Pl — lg —RT6-11なる配列などを総合して、第II連鎖群の連鎖地図はFig.2の如くなる。



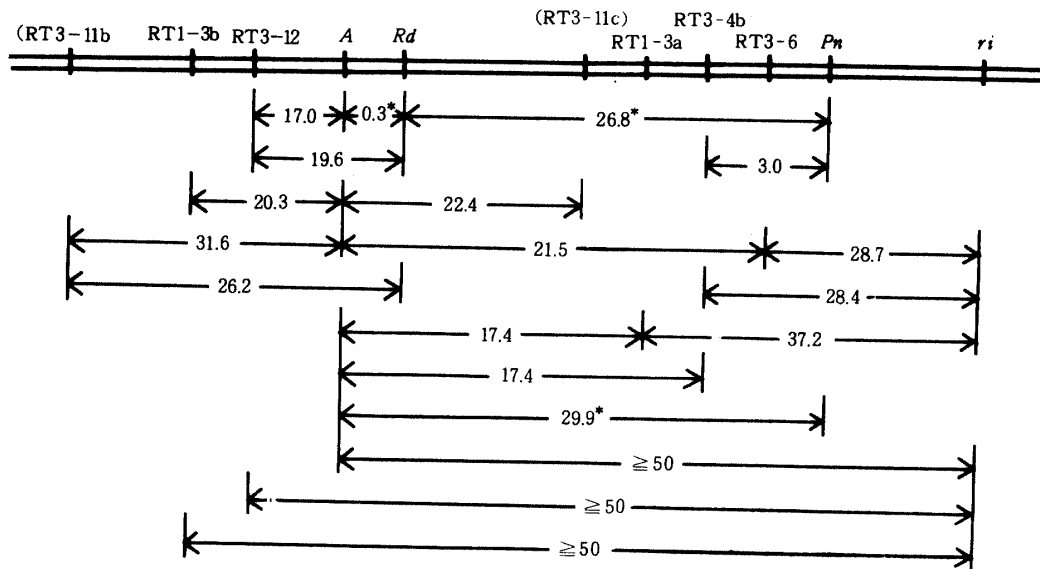
(*: By NAGAO and TAKAHASHI, 1963.)

Fig. 2 Linkage map of the second group.

c. 第三連鎖群

本群には岩田及び大村⁹⁾の結果とは異なり，第3染色体が対応していた。また *ri* が新たに本群に加わるようになった。RT1-3a の位置関係については $A - RT1-3a - ri$ と推定され，RT1-3b については $RT1-3b - A - ri$ なる座位関係となった。RT3-4b についての $A - RT3-4b - Pn - ri$ ，RT3-6 及び RT3-11b についての $RT3-11b - A - Rd - RT3-6 - Pn - ri$ 並びに RT3-12 に関する $RT3-12 - A - Rd$ なる配列がそれぞれ推定された。

以上の結果をまとめて第三連鎖群に所属する遺伝子と転座点との関係を示したのが Fig. 3 である。

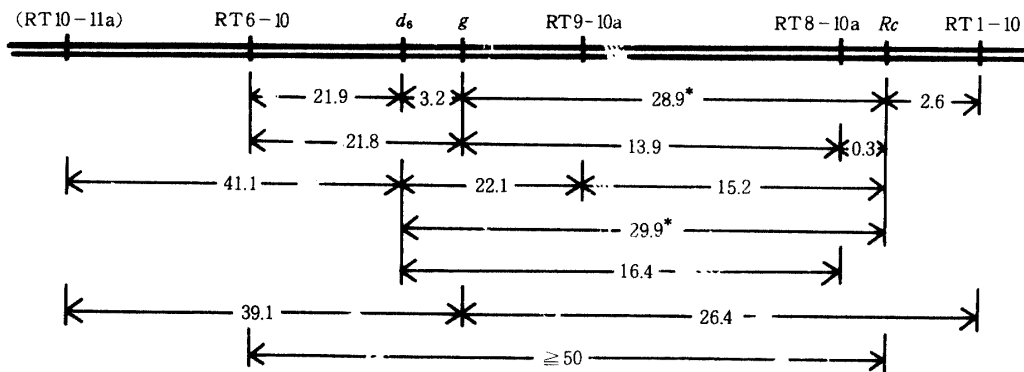


(* : By NAGAO and TAKAHASHI, 1963.)

Fig. 3 Linkage map of the third group.

d. 第四連鎖群

RT1-10, RT6-10, RT8-10 及び RT9-10a についての $g - Rc - RT1-10$, $RT6-10 - d_6 - g - Rc$, $d_6 - g - RT8-10a - Rc$, 及び $d_6 - RT9-10a - Rc$ なる 4 種類の座位関係を取りまとめると Fig. 4 が画かれる。



(* : By NAGAO and TAKAHASHI, 1963.)

Fig. 4 Linkage map of the fourth group.

e. 第VI連鎖群

RT1-2—*gw*—*gh*, RT2-3—*d₁*—*gh*, *gw*—*d₁*—*gh*—RT2-5 なる3種の位置関係に基づき, 第VI連鎖群の連鎖地図を示したのがFig.5である。

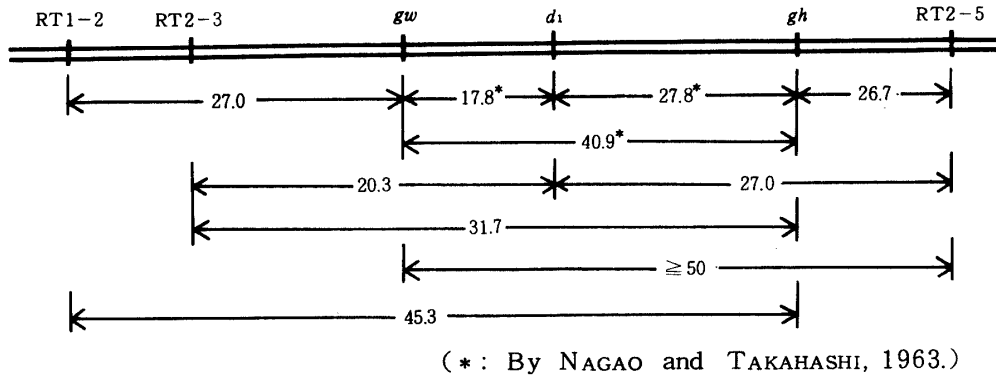


Fig. 5 Linkage map of the sixth group.

f. 第VII連鎖群

本連鎖群の2標識遺伝子*fs*及び*Ur*が前述の如く, 第I連鎖群の遺伝子に移され, *Dn*のみが残った。一方*nl*が新たに本群に加わった。連鎖研究から, RT1-2, RT1-3a, RT1-3b, RT1-10及びRT1-11はいずれも*Dn*及び*nl*の間にあると推定された。従って, 第VII連鎖群の地図を試作するとFig.6の如くなる。

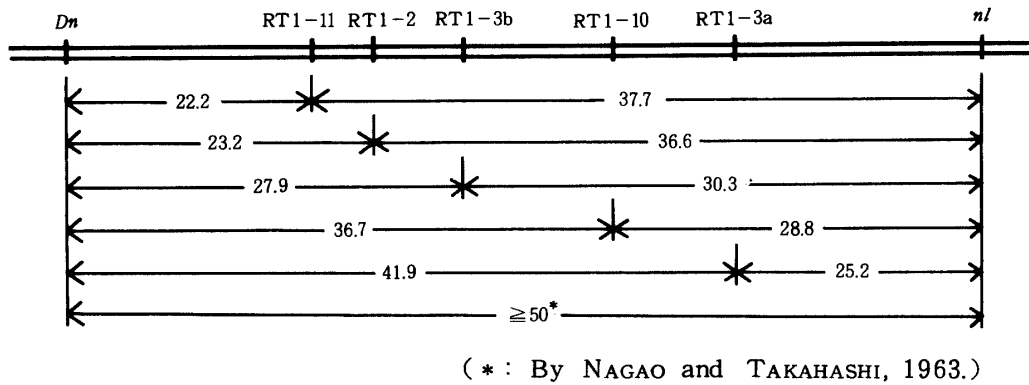


Fig. 6 Linkage map of the seventh group.

摘 要

長尾・高橋²²⁾の連鎖群に細胞学的基礎を与えるために, 相互転座系統を用いて遺伝子と転座点との連鎖関係を調べた。その結果を摘録すると以下の如くである。

1) 第I連鎖群: 本連鎖群には新たに第VII連鎖群の*fs*及び*Ur*が加わり, 第6染色体と関連のあった遺伝子と転座点の配列順列は *wx*—RT6-11—*C*—RT6-10—*fs*—(RT6-8)—*C1*—RT5-6—

RT6-7—RT3-6—*Ur*となった。

2) 第II連鎖群：第11染色体と対応関係にあり、遺伝子と転座点とはRT3-11b— d_2 —RT3-11a—*Pl*—*lg*—RT6-11—RT1-11なる配列となった。

3) 第III連鎖群：*A*, *Rd*及び*Pn*の他に新たに第IX連鎖群の*ri*がそれぞれ第3染色体に座乗し、それらは(RT3-11b)—RT1-3b—RT3-12—*A*—*Rd*—RT3-11c—RT1-3a—RT3-4b—RT3-6—*Pn*—*ri*なる配列であった。

4) 第IV連鎖群：第10染色体に相当し、遺伝子と転座点とは(RT10-11)—RT6-10— d_6 —*g*—RT9-10a—RT8-10—*Rc*—RT1-10なる座位関係にあった。

5) 第V連鎖群：本連鎖群の遺伝子である*I-Bf*は第1, 第3, 第4, 第6, 第8及び第12染色体の内、いずれか1本に対応していた。特に第8あるいは第12染色体の遺伝子である可能性が高かった。

6) 第VI連鎖群：第2染色体に対応し、RT1-2—RT2-3—*gw*— d_1 —*gh*—RT2-5なる転座点と遺伝子との位置関係が推定された。

7) 第VII連鎖群：*Dn*は第1染色体に座乗していた。上述の如く、*fs*及び*Ur*が第I連鎖群に移行し、その代りに第IX連鎖群の*nl*が本染色体上にあった。*Dn*及び*nl*と転座点との配列は、*Dn*—RT1-11—RT1-2—RT1-3b—RT1-10—RT1-3a—*nl*と推定される。

8) 第VIII連鎖群：*la*は第9染色体にあることが認められた。

9) 第IX連鎖群：前述の如く、本群の遺伝子*ri*は第III連鎖群に、また*nl*は第VII連鎖群にそれぞれ移すべきものと推定された。

10) 第X連鎖群：*bl₁*は第8染色体にあった。

11) 第XI連鎖群：*b_c*は第5染色体に座乗していたが、 d_8 は第11染色体(第II連鎖群)の遺伝子となった。

12) 第XII連鎖群：*Hg*及び*gl*を用いてそれぞれ6及び17種の転座点との関係を調査したが、未だ明らかな連鎖関係は認められなかった。

13) なお転座点を介した場合、2遺伝子間の組換え価は正常な染色体構成における両遺伝子間の組換え価より減少することが認められた。

引用文献

1. BURNHAM, C. R. (1932): The association of non-homologous parts in a chromosomal interchange in maize. Proc. VI Int. Congr. Genetic. Vol. 2: 19~20.
2. ———(1934): Chromosomal interchanges in maize. Reduction of crossing over and the association of non-homologous parts. Amer. Nat. Vol. 68: 81~82.
3. 張文財(1955): X線処理による稲の相互転座, 育雑 5巻: 27~31.
4. ———(1960): 相互転座法による稲遺伝子の分析(予報), 育雑 10巻: 49~51.
5. FISHER, R. A. (1946): A system of scoring linkage data with special reference to the pied factor in mice. Amer. Nat. Vol. 80: 568~578.
6. HU, C. H. (1968): Studies on the development of twelve types of trisomics in rice with reference to genetic study and breeding programme. J. Agr. Ass. China, New Ser. Vol. 63: 53~71.
7. IMMER, F. R. (1930): Formulae and table for calculating linkage intensities. Genetics Vol. 15: 81~98.
8. 岩田伸夫(1970): 長崎の原爆被曝イネの後代における細胞遺伝学的研究, 九大農学芸雑 25巻

- : 1 ~ 53.
9. 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 卷: 1 ~ 10.
 10. ———・——— (1971 b): 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 25 卷: 137 ~ 153.
 11. ———・——— (1972): 三染色体植物利用によるイネの連鎖分析 II, 育雑 22 卷 別 1: 49 ~ 50.
 12. ———・——— (1975): Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). III. Relation between trisomics and genetic linkage groups. Japan. J. Breed., Vol. 25: 363 ~ 368.
 13. ———・——— (1976): 三染色体植物利用によるイネの連鎖分析 III, 育雑 26 卷 別 1: 112 ~ 113.
 14. IWATA, N., T. OMURA and M. NAKAGAHRA (1970): Studies on the trisomics in rice plants (*Oryza sativa* L.). I. Morphological classification of trisomics. Japan. J. Breed., Vol. 20: 230 ~ 236.
 15. JOACHIM, G. S. (1947): The product method of calculating linkage from F_2 data involving semisterility; and its application to a barley translocation. Genetics Vol. 32: 580 ~ 591.
 16. KATAYAMA, T. (1963): X-ray induced chromosome aberrations in rice plant. Japan. J. Genet., Vol. 38: 21 ~ 31.
 17. 森宏一 (1973): 遠縁稲間交雑における比較遺伝学的研究, 博士論文: PP177.
 18. 森宏一・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1973): 稲の交雑に関する研究, 第 LV 報, 九州大学が保有せる形態的突然変異形質の関与遺伝子の示す連鎖関係, 北大農邦文紀要 8 卷: 377 ~ 385.
 19. 森宏一・高橋萬右衛門 (1972): 稲の交雑に関する研究, 第 XLVII 報, 胚乳における糯稈性分離のひずみ度の検出にあたっての X^2 検定法の適用について, 北大農邦文紀要 8 卷: 98 ~ 101.
 20. 盛永俊太郎・永松土巳 (1942): 稲に於ける連鎖研究, 遺雑 18 卷: 197 ~ 200.
 21. NAGAO, S. (1951): Genic analysis and linkage relationship of characters in rice. Advances Genet., Vol. 4: 181 ~ 212.
 22. NAGAO, S. and M. E. TAKAHASHI (1963): Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., Vol. 53: 72 ~ 130.
 23. 中川原捷洋・大村武・岩田伸夫 (1968): 日本稲と外国稲の雑種後代における形質の分離, III. $wx \cdot dp_1$ 及び ws について, 育雑 18 卷 別 2: 71 ~ 72.
 24. 西村米八 (1961): 水稻及び大麦における相互転座の研究, 農技報 D-9: 171 ~ 235.
 25. ——— (1963): 人為転座利用による遺伝子分析, 育種学最近の進歩 4 卷: 26 ~ 33.
 26. 西村米八・倉上秀雄 (1952): X 線処理による水稻の突然変異, 育雑 2 卷: 65 ~ 71.
 27. OKA, H. I., T. T. CHANG and M. S. HONG (1953): Reciprocal translocation in rice. Japan. J. Genet., Vol. 28: 87 ~ 91.
 28. PARTHASARATHY, N. (1938): Cytological studies in *Oryzae* and *Phalarideas*. I. Cytogenetics of some X-ray derivatives in rice (*Oryza sativa* L.). J. Genet., Vol. 37: 1 ~ 40.
 29. 佐藤茂俊・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1975): 稲の交雑に関する研究, 第 XLII 報, 稲の標識遺伝子型系統よりの相互転座系統の育成とそれを利用した連鎖分析, 北大農邦文紀要, 9 卷: 193 ~ 200.

30. 新橋登・木下俊郎・高橋萬右衛門 (1975) : イネ矮性突然変異の遺伝子同定 育種・作物北海道談話会 15巻 : 6.
31. 新城長有 (1974) : イネにおける稔性回復遺伝子 *Rf* の三染色体的分析, 育種 24巻 別1 : 126 ~ 127.
32. SHINJYO, C. (1975) : Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L. Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus No. 22 : 1 ~ 57.
33. TAKAHASHI, M. E. (1964) : Linkage groups and gene schemes of some striking morphological characters in Japanese rice. Rice Genet. Cytogenet., Elsevier Amsterdam : 215 ~ 236.
34. 高橋萬右衛門・木下俊郎 (1968) : 稲の交雑に関する研究, 第XXXI報, 稲の連鎖地図の現況, 北大農付属農場報告 16巻 : 33 ~ 41.
35. ————— (1974) : 稲連鎖地図の現況, 育種 24巻 別1 : 124 ~ 125.
36. 渡辺好郎・古賀義昭 (1975) : 栽培イネとその野性近縁種の細胞遺伝学的研究, 第II報, 栽培イネ (*Oryza sativa* L.) のトリソミック植物に関する遺伝学的ならびに細胞遺伝学的研究, 農技報 D-26 : 91 ~ 138.

Summary

NAGAO and TAKAHASHI²²⁾ first constructed twelve linkage groups corresponding to the chromosome number of a haploid plant in Japanese rice, with 37 kinds of gene loci containing anthocyanin coloration, morphological and physiological characters. Following linkage studies have been carried out based on their construction, and the results obtained were summarized by TAKAHASHI and KINOSHITA.^{33, 34)} One of important phases of linkage studies left is the relations between the twelve linkage groups and corresponding chromosomes. The linkages between established interchanged points of reciprocal translocations and marker genes have been useful. NISHIMURA²⁴⁾ produced 29 kinds of translocation lines (RT-line) from which each of twelve chromosomes can be analyzed, and IWATA⁸⁾ and SATO *et. al.*²⁹⁾ added some from semisteriles caused by the irradiation of atomic bomb and gamma-ray, respectively. Using these stocks (Table 1), the present author attempted to make clear relationships between linkage groups and corresponding chromosomes.

The results obtained are summarized as follows.

i) The first linkage group: This group corresponded to the sixth chromosome. The two genes, *fs* and *Ur* which belonged to the seventh linkage group formerly, were assigned to this group according to the linkage relationships to the interchanged points containing this chromosome. The arrangement was estimated as wx —RT6-11—*C*—RT6-10—*fs*—(RT6-8)—*Cl*—RT5-6—RT6-7—RT3-6—*Ur* (Fig. 1).

ii) The second linkage group: This group corresponded to the eleventh chromosome and in the order of RT3-11b—*d*₂—RT3-11a—*P1*—*lg*—RT6-11—RT1-11 (Fig. 2).

iii) The third linkage group: Three genes, *A*, *Rd* and *Pn* of this group had relations to the third chromosome. Besides them, *ri* of the ninth linkage group indicated linkage relationships with RT3-4b and RT3-6. The order of (RT3-11b)—RT1-3b—RT3-12—*A*—*Rd*—(RT3-11c)—RT1-3a—RT3-4b—RT3-6—*Pn*—*ri* was estimated (Fig. 3).

iv) The fourth linkage group: It was estimated that three genes, *d₆*, *g* and *Rc* of this group belonged to the tenth chromosome, and the order of genes and interchanged points was (RT10-11)—RT6-10—*d₆*—*g*—RT9-10a—RT8-10—*Rc*—RT1-10 (Fig. 4).

v) The fifth linkage group: *I-Bf* had relations with 4 kinds of interchanged points, T1-4b, RT3-6, RT8-12a and RT8-12b. Therefore, it might be carried on one of the six chromosomes. From the significance of chi-square values for linkage, it was considered that the gene placed on one of two chromosomes; the eighth and the twelfth.

vi) The sixth linkage group: This group had a relation with the second chromosome and the order of RT1-2—RT2-3—*gw*—*dl*—*gh*—RT2-5 was estimated (Fig. 5).

vii) The seventh linkage group: As mentioned above, *fs* and *Ur* shifted to the first linkage group. Only the gene, *Dn* belonged to the first chromosome. Furthermore, the gene, *nl* to have belonged to the ninth group, joined to this group in the order of *Dn*—RT1-11—RT1-2—RT1-3b—RT1-10—RT-3a—*nl* (Fig. 6).

viii) The eighth linkage group: The gene, *la* belonged to the ninth chromosome.

ix) The ninth linkage group: As mentioned above, *ri* and *nl* moved to the third (the third group) and the first chromosome (the seventh group), respectively. Marker genes of this group have not yet been found out. A new linkage group must be established.

x) The tenth linkage group: The gene, *bl₁* had a linkage relation with interchanged points involving the eighth chromosome.

xi) The eleventh linkage group: The gene, *bc* was carried on the fifth chromosome. The gene, *d₈* replaced on the eleventh chromosome which corresponded to the second group.

xii) The twelfth linkage group: Two genes, *gl* and *Hg* did not indicate any linkage relationships with interchanged points examined.

xiii) The discrepancy between the present author's results and those of IWATA and OMURA⁹⁾ on the third linkage group must be reexamined.

xiv) In the case where a interchanged point (RT6-11) was existent between *C* and *wx*, a recombination value between them was greatly reduced than that in normal plant (Table 6).