

## 稻七個轉座系統的檢定與懶散株基因 (*la*) 位置的釐訂<sup>(1,2)</sup>

陳正次 賴惠珍 黃宜輝 鍾美珠 吳信淦

中央研究院 植物研究所

### 摘 要

本文以粗絲期染色體技術檢定稻半不稔性系統是否有相互轉座，且以兩標記基因系統（無葉舌 *lg*，懶散株 *la*）各別與已檢定的諸相互轉座系統雜交，從  $F_2$  的分離資料釐訂標記基因在稻染色體上的位置。

稻品種嘉農 242 號粗絲期的核型係從 25 個染色體散開態勢良好的細胞（圖 1）丈量而得。十二對染色體中最長的為  $54\mu$ ，最短的為  $20\mu$ 。相對長度最長的為總長的 14.01%，最短的為 5.20%。第 X 對為核仁染色體，第 IV、VIII 及 XII 各對的短臂主為異染色質，且 VIII 的短臂（ $5.5\mu$ ）似為十二對染色體中之最短者（表 1）。其核型模式見圖 2。

七個半不稔性系統自交後代個體中，半不稔性與稔性個體的分離比為 1:1，前者的平均稔實率為 35.79%，後者的為 94.13%（表 2）。

七個半不稔性系統經檢定後，六個為相互轉座系統。其中三個系統的轉座發生於染色體 III 與 IX 之間，一個為 II 與 VIII 之間，一個為 I 與 III 之間，另一個為 IX 與 XII 之間。有關的數據見表 3。各轉座系統均有一代表性細胞列於圖 3 至圖 8，更多的十字形圖列於圖 9 至 18。

兩標記性狀與各轉座系統半不稔性的分離資料分別列於表四及表五。根據 Joachim 及 Elandt-Johnson 方法計算顯示懶散株基因 (*la*) 位於稻第 III 染色體的短臂上，距轉座點約 16 單位。

### 一、緒 言

以粗絲期染色體技術檢定作物染色體轉座最成功的首推玉蜀黍 (Anderson 1938, 1939, 1941; Burnham 1948, 1950)。Barton (1950) 在番茄也同樣地判定第二對與第十二對染色體間的轉座。Haung *et al.* (1963) 曾報導蜀黍兩個轉座系統間有三對染色體發生轉座，其中一對是共同的。水稻由於粗絲期染色體的製作比較困難，故多以觀察花粉母細胞減數第一分裂的肥厚期、中期有無四價染色體並配合轉座系統間雜交，順序地命名各轉座系統內發生轉座的染色體 (Oka *et al.* 1953, 張 1956, 謝等 1959, 謝 1961, Nishimura 1961, Iwata 1970)。由於各系統轉座染色體的命名是依其檢定的順序而定，故命名的順序與稻染色體的大小順序未必一致，更無法確知轉座點的位置以及轉座片段的長度等。以致於後來使用此等轉座系統作連鎖羣分析的結果仍不能找出稻連鎖羣與稻染色體間的確切關係 (Iwata and Omura 1971a, 1971b, Sato 1976)。直到 1960 年代，若干以粗絲期染色體技術研究稻細胞遺傳的文章先後發表，此包括 Shastry *et al.* (1960, 1961a, b), Wu and Li (1964)、吳

(1) 本文為中央研究院植物研究所研究報告，編號 254。由行政院國家科學委員會支助 [NSC-67B-0201-03(18)] 及 [NSC-69B-0201-03(21)]。

(2) 部分內容為第二作者於國立臺灣大學農藝學研究所碩士論文研究的一部分。

(1967)、陳(1968、1969)及Khan (1975)，說明了稻粗絲期染色體製作上的瓶頸已經突破，且在今後稻細胞遺傳的研究上將扮演一重要角色。除了 Sato (個人通訊) 於最近研究稻轉座系統粗絲期染色體的核型並企圖重建稻染色體與連鎖羣的關係外，尚未有人從事這方面的研究。本文報導本研究室在過去幾年以粗絲期染色體技術檢定稻的若干個半不稔性系統確為相互轉座系統，並使用此等轉座系統釐訂懶散株基因 (*la*) 在稻染色體的位置。

## 二、材料與方法

研究所用材料為嘉農 242 號及其七個半不稔性系統，代號為 72-1, 72-2, 72-4, 72-6, 72-7, 72-8 和 72-10。此等半不稔性系統係於 1972 年，採自本所吳旭初博士以  $\gamma$  線 (20Kr) 處理嘉農 242 號後的自交後代族羣，該族羣原來是用以選拔矮型稻株的。各半不稔性系統至少經過三次自交，每次均選拔半不稔者保存之。1978 年一期作時將各系統栽於水泥栽培槽，於孕穗期上午 10 點起至下午 2 點止，採取大小適中的幼穗 (劍葉環位於次葉環下約 1cm 時)。置入 Farmer 氏固定液 (95% 酒精：冰醋酸 = 3:1，加 0.5 氯化鐵) 內室溫固定 12 小時後放入冰箱保存。粗絲期染色體製片、染色等方法見吳 (1967)，所用顯微鏡為 Wild M-20 型的反差顯微鏡，先檢查各系統花粉母細胞減數第一分裂肥厚期，是否具有環狀、鏈狀或 8 字型的四價染色體，有四價體的再進而製作粗絲期染色體。覓取 12 對染色體均伸展良好的細胞，用曝光指數 (ASA) 為 64 的底片照相。在放大倍率一致 ( $\times 2083$ ) 的像片上以棉線順染色體的彎曲與之重疊，然後丈量棉線長度，以測得其長度、中節及轉座點位置，求 25 個細胞讀數的平均值。

稻標記基因位置的釐訂乃將二個標記基因系統，無葉舌 (*lg*) 及懶散株 (*la*) (此兩標記基因系統由國立中興大學蔡國海博士致贈，均以臺中 65 號為其遺傳背景，蔡 1973。) 於 1979 年一期作分別與每一已檢定的轉座系統 (RT-8 除外) 同結合個體雜交，得  $F_1$  個體，同年二期作將各  $F_1$  自交得  $F_2$  種子，1980 年一期作從其各  $F_2$  世代植株使用 Joachim (1947) 的乘積法及 Elandt-Johnson (1971) 方法判斷某一標記基因與每一轉座系統的半不稔性間否連鎖。

## 三、結 果

### (一) 嘉農 242 號的核型

嘉農 242 號粗絲期染色體的數據，係丈量 25 個染色體伸展良好的細胞 (圖 1) 而得。先在相片上量得一細胞每一對染色體的長度，累加得 12 對染色體的總長度，單位為公分 (cm)，由此計算每一對染色體的平均相對長度 (表 1 第二列)。將以 cm 為單位的染色體長度除以放大倍率 ( $\times 2083$ )，得到以  $\mu$  為單位的長度，由此計算得各染色體的平均長度，第 I 對為  $54 \mu$ ，第 XII 對為  $20 \mu$  (表 1，第三列)。短臂的數據 (表 1，第四列) 也是以相似方法獲得，但取樣數較少，因一細胞中並非 12 對染色體的中節皆能辨認。減數分裂中，雖同屬粗絲期，染色體的長度尚視其遲早而異，就 12 對染色體的總長度而言，短者  $313.97 \mu$ ，長者  $443.09 \mu$ ，平均為  $382.26 \mu$ 。足證染色體依分裂時序而短縮。

根據表 1 的數據作出嘉農 242 號的核型模式如圖 2。核型中最易辨認的是第 VIII 對染色體，具有最短的短臂，且短臂主為異染色質片段；又第 X 對為核仁染色體，其短臂末端與核仁相連。相鄰兩對染色體的長度有七組的差異顯著，故確可以長度區別之。另二組 (即 IX-X, X-XI) 的長度則相互重疊，不易區別，如 IX 的最短為  $23.91 (24.39-0.48) \mu$ ，X 的最長為  $24.01$

表 1. 嘉農 242 號粗絲體染色體核型的數據

Table 1. Measurements of Chia-nung 242 pachytene chromosomes

染色體 Chromosome	相對長度 Length relative to the total length of 12 chromosomes (%)	全長 Length in $\mu$	短臂佔全長 Short arm length relative to its whole chromo- some length (%)	長短臂比率 Ratio of the long arm over the short arm
I	14.01±0.27	54.24±1.58	42.43±1.14	1.36
II	12.53±0.22	48.34±1.08	46.19±0.61	1.16
III	11.00±0.22	41.82±1.02	34.58±0.99	1.89
IV	9.02±0.15	33.99±0.59	32.75±1.01	2.05
V	8.34±0.12	31.93±0.57	45.42±0.89	1.20
VI	7.89±0.12	30.10±0.46	44.81±0.84	1.23
VII	7.38±0.10	28.23±0.46	41.94±0.88	1.38
VIII	6.89±0.08	26.40±0.46	20.77±1.40	3.81
IX	6.34±0.11	24.39±0.48	45.48±0.49	1.20
X	6.14±0.11	23.48±0.53	35.90±1.13	1.79
XI	5.72±0.11	22.66±0.48	35.91±1.56	1.78
XII	5.20±0.12	19.86±0.40	28.17±0.75	2.55

(23.48±0.53) $\mu$ 。但 IX-X 與 X-XI 之間可藉 X 為與核仁相連及 IX 有較長短臂而區別之，VII 的短臂較短且主為異染色質片段（圖 1，8，16-18）。長短臂之比見表 1 第四列。核仁常一大一小，且兩者相連。此外，常有若干額外的小核仁散佈於細胞核內，數目不一（圖 1，3 及 5）。

### (二) 半不稔性系統的分離

屬於相互轉座的半不稔性系統，自交後代應有半不稔性及稔性兩種個體，且約各佔 50%。稻的七個半不稔性系統，經過三次自交後，確有半不稔性的分離現象，雖供試個體較少，但半不稔性及稔性的個體，由卡方顯著性測驗得知，除 72-8 顯著外，其餘均符合 1 與 1 之比（表 2）。故可初步認定此七個半不稔性系統為相互轉座系統，各系統半不稔性個體的平

表 2. 半不稔性系統自交後代的分離

Table 2. Segregation of the semi-sterile lines after selfing

系統 Line	半不稔性 Semi-sterile segregant		稔性 Fertile segregant		$\chi^2$ (1:1)
	個數 No.	稔實率 Fertility (%)	個數 No.	稔實率 Fertility (%)	
72-1	11	33.73±1.87(27.36-46.62)	7	96.38±3.34(74.67-100)	0.500
72-2	10	43.56±0.68(40.83-48.25)	8	100.00	0.056
72-4	7	33.49±1.13(29.70-38.93)	11	81.94±2.61(73.15-100)	0.500
72-6	11	37.99±2.26(17.61-47.01)	7	97.00±2.78(78.98-100)	0.500
72-7	11	28.22±4.73(13.58-53.83)	6	92.35±4.73(69.86-100)	1.389
72-8	14	34.22±1.76(18.08-45.27)	4	91.25±6.70(67.98-100)	4.500*
72-10	11	39.24±1.09(32.62-45.74)	7	100.00	0.500

 $\bar{X}=35.79$  $\bar{X}=94.13$

均稔實率在 28.22-43.56% 之間，七個系統平均為 35.79%，各系統稔性個體的平均稔實率在 81.94-100% 之間，七個系統平均為 94.13%。

### (三) 轉座系統的轉座點位置及其長度

從七個系統自交代半不稔性的分離行為以及肥厚期、中期均有環狀或鏈狀四價體，進一步認定此等系統為轉座系統。粗絲期染色體分析顯示此七個系統均確為相互轉座，即每一系統有兩對染色體因片段相互交換而形成一十字形圖。染色體的片段的互換各發生於染色體 I-III、II-VIII 及 III-IX、IX-XII 間。發生於 III-IX 間的有三個系統，即 72-1、72-7 及 72-8，發生於 I-III、II-VIII 及 IX-XII 間的各為系統 72-6、72-4 及 72-10。另一系統 (72-2) 的檢定則頗有困難。檢定一轉座系統有何兩對染色體發生互換，基於 5 至 20 個染色體伸展良好的細胞，該等細胞如圖 3 至 8 所示。互換發生於短臂與短臂之間，也有短臂與長臂之間。每一轉座點的決定至少依據 21 個伸展良好的十字形圖 (表 3 第六列)；此乃先計算每一轉座片段佔其染色體全長的百分率，再根據各染色體的平均長度換算成長度 ( $\mu$ )。轉座系統的有關數據列於表 3，圖 9 至 18 為顯微鏡下所攝十字形圖的相片。

三個 III-IX 間轉座系統中，72-7 為 III 的短臂與 IX 長臂間互換 (圖 12 及 13)，與 72-1 及 72-8 均為 III 的短臂與 IX 的短臂間互換易於區別。後兩者的十字形圖極為相似，難以區分 (比較圖 9 與 14 或 15)。在百分之五可信賴界限，此兩系統 III 短臂上及 IX 短臂上轉座片段佔染色體全長的平均百分率均相互重疊，例如 72-1，III 短臂上轉座片段為全長的 13.22-17.78%，而 72-8，III 短臂上轉座片段佔全長的 12.77-16.79%，可能有相同的轉座點。

已檢定的轉座系統的命名列如表 3 第一列。

表 3. 各轉座系統轉座片段位置及其長度

Table 3. Position and length of the interchanged segments of the six reciprocal translocations

系 統 Line	第 一 片 段 1st segment		第 二 片 段 2nd segment		十字形圖觀察數 Number of the cross configuration observed
	染色體及臂 Chromosome and arm	長 度 Length ( $\mu$ )	染色體及臂 Chromosome and arm	長 度 Length ( $\mu$ )	
RT-1 (72-1)	III, short	6.48	IX, short	9.60	21
RT-4 (72-4)	II, short	13.15	VIII, long	6.53	40
RT-6 (72-6)	I, short	13.35	III, long	7.54	34
RT-7 (72-7)	III, short	7.87	IX, long	8.50	47
RT-8 (72-8)	III, short	6.19	IX, short	8.74	28
RT-10 (72-10)	IX, short	4.18	XII, long	7.87	42

### (四) 懶散株基因 (*la*) 位置的釐訂

已檢定的諸轉座系統中，RT-8 未獲得轉座同結合個體，故與 *lg* 及 *la* 兩標記基因系統雜交的為 RT-1、RT-4、RT-6、RT-7 及 RT-10 五個轉座系統的同結合個體。

各雜交  $F_2$  世代的分離資料列如表 4 及表 5。已知稻的懶散株由 *lala* 控制，無葉舌由 *lglg* 控制 (高橋, 1977)。今設半不稔性為顯性 ( $A_-$ )，全稔性為隱性 ( $aa$ )，標記基因的突變性狀為  $bb$ ，其正常性狀為  $B_-$ ，則此等雜交組合  $F_2$  個體可歸為下列四羣：

(a)  $A_-B_-$  半不稔正常性狀

- (b) aaB- 全稔正常性狀
- (c) A-bb 半不稔突變性狀
- (d) aabb 全稔突變性狀

根據 Joachim (1947) 的方法，先用  $\chi^2$  計算(a)、(b)、(c)及(d)四羣的觀察值是否與 3:3:1:1 的自由分離有顯著偏離，顯著偏離時為有連鎖。其次求 (b)、(c) 乘積與 (a)、(d) 乘積之比值，根據此比值查表得兩連鎖基因座間的互換值及標準機差。就 *lg* 基因而言，其與各轉座系統的半不稔性間  $\chi^2$  均不顯著；bc 與 ad 的比值除 RT-6 的外，均接近 1 或大於 1，故無任何連鎖可言（表 5）。*la* 基因則不然，RT-1 及 RT-4 的  $\chi^2$  均極顯著，RT-7 的在顯著的邊緣 ( $\chi^2=7.71, 0.05 < p < 0.07$ )；又 RT-1 及 RT-7 的 bc/ad 值均小於 0.3 (表 4)，故 *la* 與 RT-1 及 RT-7 的半稔性間可能連鎖。RT-4 的  $\chi^2$  雖極顯著，但 bc/ad 值大於 1.85，其原因顯然由於(b)羣的個體數較 (a) 羣為多所致，如假設此 RT-4 半不稔性基因座與 *la* 基因座連鎖，重組的 (b) 羣個體數遠超過非重組 (a) 羣的個體數，殊不合理。

要確定 RT-7 的半不稔性與 *la* 為連鎖，上述的證據 ( $\chi^2$  在顯著邊緣尚嫌不足，因其所估算的  $\chi^2$  為整體的。如依 Elandt-Johnson (1971) 的方法將整體的  $\chi^2$  解析成甲基因自由分離的  $\chi^2$ 、乙基因自由分離的  $\chi^2$  以及甲、乙兩基因座連鎖的  $\chi^2$ ，則 RT-7 的  $\chi^2$  (7.71) 實為半不稔性基因自由分離的  $\chi^2$  (0.2013)，*la* 基因自由分離的  $\chi^2$  (0.1132) 及此兩基因連鎖的  $\chi^2$  (7.3962) 之和。自由度各為 1 時，前兩者不顯著，後者顯著。換言之，RT-7 的半不稔性基因確與 *la* 基因連鎖。

Elandt-Johnson (1971) 曾列示顯隱性分離各為 3:1 的兩對基因間連鎖的計算方法，今轉座系統半不稔性與全稔性的分離為 1:1，標記基因的顯隱性分離為 3:1， $\chi^2$  的計算公式依其所示原理，自行導出如下。上述連鎖的計算即依據此等公式。

$$\chi^2_{\text{半不稔性}} = \frac{[(a+3c)-(b+3d)]^2}{3n}$$

$$\chi^2_{\text{標記基因}} = \frac{[(a+b)-3(c+d)]^2}{3n}$$

$$\chi^2_{\text{兩基因連鎖}} = \frac{[(a+d)-(b+c)]^2}{n}$$

*a*、*b*、*c* 及 *d* 為表 4 及表 5 所列的觀察值，*n* 為 F<sub>2</sub> 世代的個體數，自由度各為 1。

表 4. 各轉座系統半不稔性與懶散株間的分離

Table 4. Segregation between the lazy type and the semisterility of the identified translocations

系 統 Line	各羣個數 Segregating groups				總數 Total	$\chi^2$	p 值 p value	bc/ad	互換值 Crossover value, %
	a	b	c	d					
	A-La	aaLa	A-la	aala					
RT-1	95	72	15	45	227	19.21	<0.003	0.25	15.3±3.7
RT-4	34	68	12	13	127	14.09	<0.003	1.85	—
RT-6	76	76	23	32	207	1.83	0.6 < p < 0.7	0.72	—
RT-7	50	31	8	17	106	7.71	.05 < p < .07	0.29	16.9±5.9
RT-10	76	84	28	30	218	0.76	.90 < p < .95	1.03	—

表 5. 各轉座系統半不稔性與無葉舌間的分離

Table 5. Segregation between the liguleless and the semisterility of the identified translocations

系 統 Line	各 羣 個 數 Segregating groups				總 數 Total	$\chi^2$	p 值 p value	bc/ad	互 換 值 Crossover value, %
	a A-Lg	b aaLg	c A-lg	d aalg					
RT-1	100	100	40	29	269	1.86	.60 < p < .70	1.38	—
RT-4	25	31	11	10	77	0.88	.80 < p < .90	1.36	—
RT-6	94	68	24	29	215	4.67	.10 < p < .20	0.60	—
RT-7	4	4	0	3	11	3.30	.10 < p < .20	0.00	—
RT-10	81	75	25	24	205	0.39	.90 < p < .95	0.96	—

由上計算可知 RT-1 及 RT-7 的半不稔性基因與 *la* 連鎖，且其與轉座點的距離各為  $15.28 \pm 3.73$  及  $16.93 \pm 5.85$  單位。

據本文表 3 RT-1 為 III<sub>s</sub>-IX<sub>s</sub> 轉座，即第 III 對染色體短臂與第 IX 對染色體短臂間發生轉座，RT-4 為 II<sub>s</sub>-VIII<sub>L</sub> 間轉座，RT-6 為 I<sub>s</sub>-III<sub>L</sub> 間轉座，RT-7 為 III<sub>s</sub>-IX<sub>L</sub> 間轉座及 RT-10 為 IX<sub>s</sub>-XII<sub>L</sub> 間轉座。今 *la* 基因與 RT-1 及 RT-7 的半不稔性連鎖，暗示 *la* 基因位於染色體 III 或 IX 上。但 *la* 不與 RT-10 或 RT-6 連鎖則顯示 *la* 不在染色體 IX 的短臂或 III 的長臂上。因此推論 *la* 基因位於染色體 III 短臂的轉座片段上，且與轉座點相距約 16 單位。

#### 四、討 論

蜀黍 (潘等 1967)，水稻 (吳 1967、陳 1968、1969)，玉蜀黍 (Burnham 1948)，番茄 (Barton 1950) 等各物種粗絲期染色體的研究常是以描繪器繪出染色體再量其長度，頗為費時，且易因描繪技術不週而誤差較大，本試驗是先將合適的細胞照相，放大成 2,083 倍的相片，再在相片上丈量染色體的長度因此對粗絲期染色體的形態，可以確實的記錄與保存。

表示轉座點的傳統方法為轉座點離中節的長度佔染色體全長的百分率表示，且標以長、短臂 (Anderson and Randolph 1945, Burnham 1948)。本文採轉座點至染色體末端的長度 (也即轉座片段的長度) 佔染色體全長的百分率表示。此無標新立異之意，乃因水稻轉座系統十字形圖的中節不如轉座片段之易於定位，利用轉座片段，則每一十字形圖皆可作為觀察丈量的對象。從轉座片段的百分率平均值換算成以  $\mu$  為單位的平均長度，輕而易舉。

粗絲期染色體的長度隨粗絲期的早、晚而變，早長遲短。嘉農 242 號 12 對染色體的總長度，25 個細胞中最長為  $443.09\mu$ ，最短為  $313.97\mu$ ，平均為  $386.26 \pm 6.24\mu$ 。又 25 個細胞的數據已有足夠的代表性，因從 6 個轉座系統 64 個細胞計算所得 12 對染色體總長度的平均為  $368.68 \pm 12.15\mu$ ，將 25 個與 64 個細胞合併計算時，則為  $372.09 \pm 9.27\mu$ 。此三個平均值差異顯著性測驗不顯著，故視為同一族羣。

七個轉座系統異結合個體自交後代半不稔性個體的平均稔實率有近乎 50% 的，如 72-2，其餘在 28.22 至 43.56% 之間，七系統平均為 35.79% (表 2)。據 Tanaka and Ishii (1975) 研究四倍體小麥染色體轉座和雜種不稔性關係，認為種子稔實率均小於有效花粉率。故可推論轉座異結合體的有效花粉百分率的平均必高於 35.79%；據謝等 (1959) 觀察 55 個轉座系統的有效花粉率在 30-80% 之間，平均為 50.36%。Burnham (1962) 稱轉座異結合體中四價

染色體相間與相鄰的分離比為1:1時，有效配子百分率為50%，故稻轉座異結合系統四價染色體相間、相鄰分離比的平均可能在1:1之際。Endrizzi (1974) 證明棉花轉座異結合個體中，四價體以相間或相鄰分離的機率相等。

Clarke and Anderson (1936) 研究玉蜀黍六個較座系統（其稔實率在53%至81%之間）肥厚期的四價體形態無環狀的，而祇有鏈狀或十個二價體。又 Clarke and Anderson (1936) 與 Oka *et al.* (1953) 的認為半不稔性個體未形成四價體的原因是因轉座片段太短以致無法配對所致，但此不致影響有效配子百分率。Huang *et al.* (1963) 研究蜀黍轉座系統，也發現系統間雖然有效花粉率相似，但其四價體呈環狀和鏈狀的頻度，差異很大（即有的環狀頻度高，鏈狀頻度低，有的則反之），故認為四價體的形態與有效花粉率無關。本試驗材料中半不稔性系統72-2的稔實率接近50%，但檢定時少數十字形圖交叉點的位置有所改變，一如玉蜀黍的轉座系統 T<sub>2</sub>-6a (Burnham 1962)。又與半不稔性系統72-1同穗行的兩個半不稔性系統的稔實率有低於5%的，將此等個體自交其後代個體的稔實率有自1%至90%等18種變異。此原因為何，尚需進一步研究。

轉座異結合體染色體的配對情形，六個系統的十字形圖除若干轉座點附近極短的片段配對鬆弛外（圖13及18），其餘長、短臂及中節等均配對完全，半不稔性系統72-1（圖3及圖9）是配對最完美者。此與玉蜀黍（Anderson 1939）、番茄（Barton 1954）等的情形相似。轉座點附近所見染色體片段配對的鬆弛很可能是原先配對的部份因屆粗絲期末而較早散開（比較圖16與18及圖12與13）。

已檢定的六個轉座系統中發生轉座的染色體包括 I、II、III、VIII、IX及XII等六對，以III及IX發生轉座的頻度最高各有四次，其中在III及IX的短臂上各有三次，長臂上各有一次，但每次的轉座點位置都不盡相同。雖然這兩對染色體轉座頻度偏高，由於檢定的系統數過少，很難找出染色體長度與轉座頻度間的關係。Burnham and Hagberg (1956) 研究大麥連鎖羣及其根端細胞分裂中期的四價體後，認為染色體斷裂頻度高低於染色體間有所不同，但與染色體長短無關聯。

本試驗已檢定之六個轉座系統中，染色體相互轉座之轉座點位置及其長度是否即表示該等染色體的斷點位置及正確的轉座片段長度。據 Moses 氏(1977)藉電子顯微鏡之特別技術研究老鼠轉座系統染色體之聯會複合體 (synaptonemal complex) 由於 X 性別染色體的聯會複合體形態上（染色特別深）異於第七對染色體的（染色淺），而輕易的找到 X 與第七對染色體聯會複合體的斷裂接合點，精確的丈量出轉座片段的長度，並與在光學顯微鏡下所得的相符，證實粗絲期轉座十字形圖的交叉點就是轉座點的位置。

稻有12對染色體，即 I……XII。以 I 為準與其他11對發生轉座時有11個組合，如此類推，合計66個組合。兩對染色體間，長臂之間，短臂之間，長、短臂之間及短、長臂之間共有四種可能，故總共有 264 (66×4) 個可能的轉座系統。實際上，兩臂間的轉座不可能祇發生一次，故可能的轉座系統尚不止 264 種。另一方面，如祇考慮 I-II、II-III……及 XI-XII 間發生轉座，共11組合再乘以 4，為44種。又如祇考慮每一對染色體的長、短臂各發生一次轉座，則共為24種，今祇檢定了 6 種，尚嫌不足，需要從同一品種（嘉農 242 號）獲得更多轉座系統檢定之。

Nishimura (1961) 利用34個水稻半不稔性系統間的相互雜交判斷染色體 I-II，III-IV……和 VIII-XII 等發生相互轉座。嚴格地說此等所謂染色體 I、II……，無形態上的意義，因 Nishimura 氏未曾從形態判別染色體的大小順序。

Kurata and Omura (1978)用酵素及火焰乾燥法製作栽培稻 (*Oryza sativa*) 根端細胞分裂中期的染色體，無論從大小及形態均較過去任一學者所用方法易於區別稻體細胞的12對染色體。三年後同一研究室 (Kurata *et al.* 1981) 又用該技術分析其稈稻的十二型初級三染體系統，除了最大的三條染色體外，其餘八條染色體各被檢定出現於某一型初級三染體系統，而第八條染色體則同時出現於三型初級三染體系統。若將本文的栽培稻花粉母細胞的粗絲期核型與彼等稻體細胞的分裂中期核型比較，則可發現有若干相似之處：(1)各對染色體的相對長度非常接近 (比較本文表1及 Kurata and Omura 1978 的表1)，(2)第IV對染色體的短臂全為異染色質，(3)核仁與第X對染色體相連。

根據過去的記載，*la* 基因位於第VIII連鎖羣 (高橋, 1977)。Sato (1976) 用 Nishimura 氏的轉座系統分析，獲知 *la* 基因位於染色體IX。但 Nishimura 氏對稻染色體的命名係根據遺傳分析而非染色體形態，故該染色體IX可能即為本文的染色體III，也即稻連鎖羣VIII可能與染色體III相當。

### 參 考 文 獻

- 吳信淦 1967 粗絲期染色體製備法 科學農業 15: 40-44.  
 陳正次 1968 栽培稻粗絲期染色體製備及其轉座之研究 屏東農專學報 9: 180-190.  
 陳正次 1969 栽培稻粗絲期核型之研究 屏東農專農藝學報 2: 1-11.  
 張文財 1956 以相互轉座法分析稻遺傳因子之初步報告 中華農學會報 新 16: 46-47.  
 潘岳雄、吳信淦 1967 栽培蜀黍三染體系統之檢定 中華農學會報 新 58: 818-832.  
 蔡國海 1973 水稻臺中65號之早熟回交品系與早熟誘變品系所含早熟遺傳因子內部構造之比較研究 中華農學會報 新 84: 23-47.  
 謝順景、張天定、楊行昌 1959 水稻染色體相互轉座系統之分離，水稻經 X 線處理後所發生之突然變異(第三報) 農業研究 8: 1-10.  
 謝順景 1961 水稻染色體相互轉座之分析 中央研究院 植物學彙刊 2: 111-117  
 高橋萬右衛門 1977 イネの連鎖地圖 遺傳 30: 19-26.  
 Anderson, E. G. 1938. Translocations in maize involving chromosome 9. Genetics 23: 307-313.  
 Anderson, E. G. 1939. Translocations in maize involving chromosome 8. Genetics 24: 385-390.  
 Anderson, E. G. 1941. Translocations in maize involving the short arm of chromosome 1. Genetics 26: 452-459.  
 Anderson, E. G. and L. P. Randolph. 1945. Location of the centromeres on the linkage maps of maize. Genetics 30: 518-526.  
 Barton, D. W. 1950. Pachytene morphology of the tomato chromosome complement. Amer. J. Bot. 37: 639-643.  
 Barton, D. W. 1954. Comparative effects of X-ray and ultraviolet radiation on the differentiated chromosomes of the tomato. Cytologia 19: 157-175.  
 Burnham, C. R. 1948. Cytogenetic studies of a translocation between chromosome 1 and 7 in maize. Genetics 33: 5-21.  
 Burnham, C. R. 1950. Chromosome segregation in translocation involving chromosome 6 in maize. Genetics 35: 446-481.  
 Burnham, C. R. and A. Hagberg. 1956. Cytogenetic notes on chromosomal interchanges in barley. Hereditas 42: 467-482.  
 Burnham, C. R. 1962. Discussions in Cytogenetics. Burgess Pub. Co.  
 Clarke, A. E. and E. G. Anderson. 1936. A chromosomal interchange in maize without ring formation. Amer. J. Bot. 22: 711-716.  
 Elandt-Johnson, R. C. 1971. Probability Models and Statistical Methods in Genetics. John Wiley & Sons, Inc. New York, London. pp, 421-438.



- Endrizzi, J. E. 1974. Alternate 1 and alternate 2 disjunctions in heterozygous reciprocal translocations. *Genetics* **77**: 55-60.
- Huang, C. C., J. G. Ross and H. D. Haensel. 1963. Reciprocal translocations in *Sorghum vulgare*. *Can. J. Genet. Cytol.* **5**: 227-232.
- Iwata, N. 1970. Cytogenetical studies on the progenies of rice plants exposed to atomic radiation in Nagasaki. *Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.* **25**: 1-53.
- Iwata, N. and T. Omura. 1971a. Linkage analysis by reciprocal translocation method in rice plants (*Oryza sativa* L.). I. Linkage groups corresponding to the chromosome 1, 2, 3, and 4. *Jpn. J. Breed.* **21**: 19-28.
- Iwata, N. and T. Omura. 1971b. Linkage analysis by reciprocal translocation method in rice plants (*Oryza sativa* L.). II. Linkage groups corresponding to the chromosome 5, 6, 8, 9, 10 and 11. *Sci. Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.* **25**: 137-153.
- Joachim, G. S. 1947. The product method of calculating linkage from  $F_2$  data involving semisterility and its application to a barley translocation. *Genetics* **32**: 580-591.
- Khan, S. H. 1975. A technique for staining rice chromosomes. *Cytologia* **40**: 595-598.
- Kurata, N. and T. Omura. 1978. Karyotype analysis in rice. I. A new method for identifying all chromosome pairs. *Jpn. J. Genet.* **53**: 251-255.
- Kurata, N., N. Iwata and T. Omura. 1981. Karyotype analysis in rice. II. Identification of extra chromosomes in trisomic plants and banding structure on some chromosomes. *Jpn. J. Genet.* **56**: 41-50.
- Moses, M. J. 1977. Mouse chromosome translocations: Visualization and analysis by electron microscopy of the synaptonemal complex. *Science* **196**: 892-894.
- Nishimura, Y. 1961. Studies on the reciprocal translocation in rice and barley. *Bull. Natl. Inst. Agr. Japan* **9** (D): 171-235.
- Oka, H., T. T. Chang and M. S. Hong. 1953. Reciprocal translocation in rice—a preliminary note. *Jap. J. Genet.* **28**: 87-91.
- Sato, S. 1976. Linkage analysis of rice plant, by the use of reciprocal translocation lines. *Bull. Col. Agr. Univ. Ryukyus.* **23**: 73-104.
- Shastri, S. V. S., D. R. Rangarao and R. M. Misra. 1960. Pachytene analysis in *Oryza*. I. Chromosome morphology in *Oryza sativa*. *Ind. J. Genet. Pt. Breed.* **20**: 15-21.
- Shastri, S. V. S. and R. M. Misra. 1961a. Pachytene analysis in Japonica-Indica rice hybrids. *Current Sci.* **30**: 70-71.
- Shastri, S. V. S., S. D. Sharma and D. R. Rangarao. 1961b. Pachytene analysis in *Oryza*. III. Meiosis in an inter-sectional hybrid, *O. sativa* × *O. officinalis*. *Nucleus* **4**: 67-80.
- Tanaka, M. and H. Ishii. 1975. Hybrid sterility and chromosomal interchanges found in the *timopheevi* group of tetraploid wheat. *Jap. J. Genet.* **50**: 141-149.
- Wu, H. K. and S. Y. Li. 1964. Chromosome morphology of *Oryza sativa* and *Oryza australiensis* and their pairing in the  $F_1$  hybrid at earlier meiosis. *Bot. Bull. Acad. Sini.* **5**: 162-169.

IDENTIFICATION OF RICE RECIPROCAL  
TRANSLOCATION AND THE LOCATION  
OF LAZY GENE<sup>(1, 2)</sup>

JEN-TZU CHEN, HUI-CHEN LAI, YI-HWEI HWANG,  
MEI-CHU CHUNG and HSIN-KAN WU

*Institute of Botany, Academia Sinica  
Nankang, Taipei, Taiwan 115, Republic of China*

Pachytene chromosome technique was applied to identify any possible translocation from the seven semi-sterile progenies obtained from the  $\gamma$ -ray irradiated (20 Kr) seeds of rice variety Chia-nung 242 which was given by Dr. S.C. Woo of the same Institute. To locate genes each marker gene line was crossed to the identified reciprocal translocations. Calculation of linkage was based on the data of  $F_2$  segregations.

The karyotype of Chia-nung 242 was figured out by measuring chromosomes of 25 well spread cells; figure 1 shows one of them. The length of the longest chromosome is  $54 \mu$ , of the shortest  $20 \mu$ . The relative length of the longest and the shortest is 14.01% and 5.20% respectively of the total chromosome length. Chromosome X was designated as the nucleolar chromosome. The short arms of chromosome IV, VIII and XII are mainly heterochromatic. Chromosome VIII is likely to have the shortest short arm in the complement (Table 1). A model karyotype was prepared and shown in figure 2.

By selfing, each of the seven semi-sterile lines gives fertile and semi-sterile progenies in approximately 1 to 1 ratio. The mean fertility of the semi-steriles is 35.79% while that of the fertiles is 94.13% (Table 2).

Six lines out of the seven were identified as reciprocal translocations. Three of them involve chromosome III and IX; one involves chromosomes II and VIII; one involves I and III and the other one IX and XII. Their detailed figures were tabulated in table 3. From figure 3 to 8, each shows the representative and well spread cell of the reciprocal translocation lines. More isolated cross configurations of the translocated tetrads are shown in figure 9 to 18.

- 
- (1) Paper No. 254 of Scientific Journal Series, Institute of Botany, Academia Sinica. This work was partially supported by grants from the National Science Council, ROC, NSC-67B-0201-03(18) and NSC-69B-0201-03(21).
- (2) Portion of the work was submitted by one of the junior authors H. C. Lai in partial fulfillment of requirement for M. S. degree to the Graduate Institute of Agronomy, National Taiwan University.

The data of  $F_2$  segregations obtained from the crosses of two marker gene lines, *lg* (liguleless) and *la* (lazy) to each identified reciprocal translocations were presented in tables 4 and 5 respectively. Calculations of linkage between marker gene and the semi-sterility of each translocation after the two methods of Joachim (1947) and Elandt-Johnson (1971) revealed that the *la* gene which has been put in the linkage group VIII by Takahashi (1977) would be actually on the short arm of rice chromosome III with a distance of about 16 map units to the breaking point.

### 圖 片 說 明

#### Explanation of figures

除圖 2 的比例尺為  $10\mu$  外，其餘圖 3 至 8 與圖 1 相同，圖 10 至 18 與圖 9 相同，均為  $5\mu$ 。粗箭頭所指為轉座點位置，細箭頭所指為染色體中節。

All bars represent  $5\mu$  except that in figure 2 where the bar reads  $10\mu$ . Figure 3 to 8 had same magnification as figure 1 did. Similarly, figure 10 to 18 shares the same magnification with figure 9.

圖 1. 嘉農 242 號粗絲期的 12 對染色體，每對染色體的伸展良好，一目了然。星號處為額外小核仁。  
Fig. 1. Showing twelve pairs of well spread pachytene chromosomes of variety Chia-nung 242. Asterisk denotes the supernumerary nucleolus.

圖 2. 嘉農 242 號的核型模式。  
Fig. 2. A model karyotype of Chia-nung 242.

圖 3 至圖 8. 六個轉座系統的粗絲期細胞，各具一個相互轉座的十字形四價染色體。

Fig. 3 to fig. 8. Six reciprocal translocation lines at pachytene stage, each has an identified cross configured tetrad.

圖 3. 相互轉座系統 RT-1，轉座發生於第 III 染色體短臂與第 IX 染色體短臂之間，星號示額外小核仁。  
Fig. 3. Reciprocal translocation line RT-1, interchange occurred between the short arms of chromosome III and IX. Asterisk denotes the supernumerary nucleolus.

圖 4. 相互轉座系統 RT-4，轉座發生於第 II 染色體短臂與第 VIII 染色體長臂之間。  
Fig. 4. Reciprocal translocation line RT-4, interchange occurred between the short arm of chromosome II and the long arm of chromosome VIII.

圖 5. 相互轉座系統 RT-6，轉座發生於第 I 染色體短臂與第 III 染色體長臂之間，星號示額外核仁。  
Fig. 5. Reciprocal translocation line RT-6, interchange occurred between the short arm of chromosome I and the long arm of chromosome III. Asterisk denotes the supernumerary nucleolus.

圖 6. 相互轉座系統 RT-7，轉座發生於第 III 染色體短臂與第 IX 染色體長臂之間。  
Fig. 6. Reciprocal translocation line RT-7, interchange occurred between the short arm of chromosome III and the long arm of chromosome IX.

圖 7. 相互轉座系統 RT-8，轉座發生於第 III 染色體短臂與第 IX 染色體短臂之間。  
Fig. 7. Reciprocal translocation line RT-8, interchange occurred between the short arm of chromosome III and the short arm of chromosome IX.

- 圖 8. 相互轉座系統 RT-10, 轉座發生於第IX染色體短臂與第XII染色體長臂間。  
Fig. 8. Reciprocal translocation line RT-10, interchange occurred between the short arm of chromosome IX and the long arm of chromosome XII.

圖 9 至 18. 從各轉座系統粗絲期細胞單獨析出的十字形四價染色體。

- Fig. 9 to fig. 18. Showing the single isolated cross configurations from the six identified reciprocal translocation lines.

- 圖 9. 轉座系統 RT-1 的十字形圖。  
Fig. 9. Cross configuration from line RT-1.

- 圖 10. 轉座系統 RT-4 的十字形圖。  
Fig. 10. Cross configuration from line RT-4.

- 圖 11. 轉座系統 RT-6 的十字形圖。  
Fig. 11. Cross configuration from line RT-6.

- 圖 12 及 13. 轉座系統 RT-7 的十字形圖, 圖 13 的為晚粗絲期, 染色體已明顯短縮以及十字形中心已張開。  
Fig. 12 & 13. Cross configurations from line RT-7, note the rather condensed chromosomes and the loop formed at cross configuration center in fig. 13 due to late pachytene stage.

- 圖 14 及 15. 轉座系統的 RT-8 十字形圖。  
Fig. 14 & 15. Cross configurations from line RT-8.

- 圖 16 至 18. 轉座系統 RT-10 的十字形圖, 染色體 XII 短臂為異染色質。  
Fig. 16 to 18. Cross configurations from line RT-10, note the heterochromatic short arm of chromosome XII.













