

イネにおける組換え価の変異 : I. 組換え価に及ぼす温度の影響

大村, 武
九州大学農学部育種学教室

<https://doi.org/10.15017/23060>

出版情報 : 九州大学農学部学藝雑誌. 26 (1/4), pp.1-5, 1972-03. 九州大学農学部
バージョン :
権利関係 :

イネにおける組換価の変異

I. 組換価に及ぼす温度の影響

大 村 武

Linkage variation in rice

I. Effects of temperature on recombination

Takeshi Omura

イネにおける連鎖研究の歴史は古く、Parnellら(1917)が黒色粳と節間着色との間に連鎖を認めたのが最初である。わが国では Yamaguti (1921, '26) によつてモチ・ウルチ性と稈先着色との間に連鎖を認めたのに始まる。その後、研究は主として連鎖関係の発見と連鎖地図の完成に向けられてきたが、1960年に至つてようやく12の連鎖群が確立された(Nagao and Takahashi, 1960)。

著者は、九州大学農学部において盛永、福島、永松らによつてなされてきた連鎖研究を引継ぎ、詳細な連鎖地図の作成を目指して研究を続けてきたが、その過程で組換価が予想以上に変異することを認めた。しかし、このような組換価の変異に関する研究はイネでは見当らなかつたので、それがいかなる要因によつておこるかを明らかにし、さらには組換価の制御の可能性を検討するため研究を開始した。組換価の変異には多くの要因が関与すると考えられるが、温度は最も重要な環境要因の1つであるので、本研究ではまず温度の影響をとり上げた。

材料および方法

1. *Pl*-*lg* の組換

Pl (purple leaf, 紫イネ) と *lg* (liguleless, 無葉舌) は第2連鎖群に属する。これらの形質は幼苗期より容易に判別できるので、この種の研究には好個の材料である。

交配組合わせは HO. 706 (*Pl*⁺ *lg*) × HO. 652 (*Pl* *lg*⁺) である。苗箱で育苗した F₁ の40日苗を6月30日に川砂をつめた直径22 cm、深さ25 cmのポリバケツに移植した。肥料は硫酸5 g、過リン酸石灰7 g、塩化カリ3 gを基肥として施した。移植後引き続き

自然条件下で育てた材料を8月18日に20, 25, 30および33°Cの恒温に保つたガラス室内に2ポットずつ搬入した。処理は出穂期まで行ない、その後は再び自然条件下で育てた。なお、全生育期間を自然条件下で経過させた自然区を設けて参考に供した。出穂始は33°C区および30°C区では自然区とほぼ等しく9月3日前後であつたが、25°C区ではやや遅れ9月10日であつた。20°C区はさらに遅れ9月20~25日であつた。処理開始日(8月18日)は、自然区の出穂始から推定すると減数分裂期の数日前である。F₂の分離調査は30~40日苗で行ない、組換価の算出は Product method によつた。なお、20°C区は温度の低下のため稔実が悪く、十分な種子がえられなかつたので除外した。

2. *dp*₁, *C* および *ws* 間の組換

*dp*₁ (depressed paleal, 偏穎), *C* (chromogen, 色原素) および *ws* (white stripe, 白縞) は第1連鎖群に所属し、*dp*₁-*C*-*ws* の順に配列している(Nagamatsu and Omura, 1962)。

交配組合わせは F₁ 131 (*dp*₁ *C*⁺ *ws*) × HO. 838 (*dp*₁⁺ *C* *ws*⁺) である。

処理温度は25および33°Cの2段階とし、1/5000 aポットに2個体ずつ植えた。肥料は硫酸3 g、過リン酸石灰5 g、塩化カリ1.8 gを基肥として施した。処理開始期その他は1と同様である。出穂始は25°C区が9月15日、33°C区は9月7日であつた。

F₂は5月27日に播種し、7月3日に移植した。分離調査は移植直前と出穂後の2回実施した。

結 果

1. *Pl* と *lg* の組換

Table 1. Segregation of *Pl* and *lg* in the progenies from F_1 s cultured at different temperature.

Temperature (°C)	No. of F_2 lines	Segregation in F_2				Total	χ^2	Recombination value (%)
		<i>Pl</i> +	<i>Pl lg</i> ++	+ <i>lg</i>				
25	5	1253	200	195	247	1895	307.75	24.5±1.17
30	4	888	130	135	216	1369	336.77	21.5±1.28
33	6	1116	165	172	283	1736	450.15	21.3±1.12
Total		3257	495	502	746	5000	1082.68	

Heterogeneity $\chi^2=11.99$, d.f. 2, $P<0.005$.

F_2 における分離は両形質とも温度処理によつて異常は認められず、3 : 1 の分離比に適合した。4 表現型の実験については、まず、処理区内の系統間で異質性 (heterogeneity) の χ^2 検定を行なつたが、いずれの処理区においても異質性は認められなかつたので、それらをこみにした値を第 1 表に示した。

連鎖の程度は高温ほど強く、組換価は 25°C 区が 24.5% で最も大きく、30°C 区および 33°C 区はそれぞれ 21.5% と 21.3% で 25°C 区より小さかつた。なお、自然区の組換価は 20.7% であつた。 χ^2 検定の結果処理区間では異質性が認められ、*Pl-lg* 組換価は温度の相違によつて変異することが明らかになつた。

2. dp_1 , *C* および *ws* 間の組換

F_2 における dp_1-C , *C-ws* および dp_1-ws の分離と組換価を第 2, 3, 4 表に示した。組換価はいずれも 25°C 区の方が 33°C 区より大きく、前述の *Pl-lg* と同様の傾向が認められた。両区における平均値の差はかなり大きく、 dp_1-C で 4.7%, *C-ws* で 6.2%, dp_1-ws では 7.7% に及んだが、供試個体数が十分でなかつたので統計的には有意でなかつた。ま

た、25°C 区の組換価は、33°C 区のそれを基準にすると、 dp_1-C では 1.27 倍、*C-ws* では 1.43 倍となり、増加の割合は後者が若干大であつた。

これら 3 組換価の変異状況から、二重交叉の頻度、換言すれば干渉の程度が処理温度によつて異なると予想されたので、干渉の程度を推定した。干渉の程度は二重交叉の一致度 (併発率, coefficient of coincidence) によつて示され、通常、戻し交雑によつてえられる二重交叉個体から求められる。しかし、本実験では戻し交雑は行なわなかつたので、 F_2 における dp_1-C , *C-ws* および dp_1-ws 組換価の関係から求めた。いま、これら 3 組換価をそれぞれ y_1 , y_2 および y_{1+2} で表わすと、二重交叉が全くおこらない場合は $y_{1+2}=y_1+y_2$ となるが、おこれば

$$y_{1+2}=y_1+y_2-2cy_1y_2$$

となる。ただし、*c* は二重交叉の一致度である。本式によつて算出した *c* の値を第 5 表に示した。*c* の値は 25°C 区の 0.566 に対し、33°C 区では 0.420 と若干小さく、前者にくらべ後者では干渉の程度が強くと、二重交叉がおこり難いことを示している。

Table 2. Segregation of dp_1 and *C* in the progenies from F_1 s cultured at 25 and 33°C.

Temperature (°C)	No. of F_2 lines	Segregation in F_2				Total	χ^2	Recombination value (%)
		+ <i>C</i>	++	dp_1 <i>C</i>	dp_1 +			
25	2	210	34	34	56	334	86.53	22.2±2.64
33	2	184	17	31	51	283	97.76	17.5±2.53
Total		394	51	65	107	617	183.34	

Heterogeneity $\chi^2=0.95$, d. f. 1, $P 0.50\sim 0.25$.

Table 3. Segregation of *C* and *ws* in the progenies from F_1 s cultured at 25 and 33°C.

Temperature (°C)	No. of F_2 lines	Segregation in F_2				Total	χ^2	Recombination value (%)
		<i>C</i> +	<i>C ws</i>	++	+ <i>ws</i>			
25	2	218	26	34	56	334	97.73	19.5±2.46
33	2	199	16	19	49	282	112.38	13.6±2.22
Total		417	42	53	105	617	208.89	

Heterogeneity $\chi^2=1.22$, d. f. 1, $P 0.50\sim 0.25$.

Table 4. Segregation of dp_1 and ws in the progenies from F_1 s cultured at 25 and 33°C.

Temperature (°C)	No. of F_2 lines	Segregation in F_2				Total	χ^2	Recombination value (%)
		++	+ ws	dp_1 +	dp_1ws			
25	2	197	47	55	35	334	14.12	36.8±3.46
33	2	173	28	45	37	283	32.34	29.1±3.73
Total		370	75	100	72	617	43.77	

Heterogeneity $\chi^2=1.69$, d. f. 1, P 0.25~0.10.

Table 5. Recombination values of three segments and coefficient of coincidence (c).

Temperature (°C)	Recombination value			c
	dp_1-C (y_1)	$C-ws$ (y_2)	dp_1-ws (y_{1+2})	
25	0.222	0.195	0.368	0.566
33	0.175	0.136	0.291	0.420

$$y_{1+2}=y_1+y_2-2cy_1y_2.$$

考 察

本研究における温度範囲は 25~33°C と狭いので、組換え価に及ぼす温度の影響を詳細に検討することはできない。しかし、この範囲内では、いずれの遺伝子間の組換え価も 25°C の方が 30°C および 33°C に比べて大きく、イネの組換え価は温度の影響によってかなり変異することが判明した。イネの連鎖研究ではこれまで温度の影響についてはほとんど考慮が払われていなかったが、栽培地や年次などを異にする実験の結果を比較するに当たっては温度条件を考慮する必要がある。たとえば、上述の $Pl-lg$ 組換え価は Nagao and Takahashi (1963) によれば 7 組合わせの合計 2153 個体の F_2 から 30.9% と算出されている。一方、著者が 14 組合わせの合計 3945 個体から算出した値は 22.8% となり、前者にくらべかなり小さい。 d_6-g 組換え価についても Nagao らの値 14.0% に対し、著者の値は 6.6% となっている。他の組換え価についても多くの場合同様の傾向を認めることができる。このような差異を生ずる原因については供試材料や栽培法の相違も考慮しなければならないのは当然である。しかし、上述の値はいずれも多数の組合わせの合計から算出された値であることを考慮すれば、供試材料の違いにその主因を求めることは妥当ではなからう。その主因は、本報の結果と、栽培地が札幌と福岡であることから、生育時期とくに減数分裂期における気温の差異であろうと推察される。

組換え価と温度との関係は *Drosophila* で最も詳細に研究されている。Plough (1917, '21), Graubard (1932, '34) および Smith (1936) は第 2 染色体について調査し、13°C と 31°C において組換え価は最

大を示し、23°~26°C で最小になると報告している。Politzer (1940) も第 3 染色体で同様の結果をえており、Stern (1926) は第 1 染色体で 25°C の方が 30°C より組換え価が小さいと報告している。これらの結果は本報の結果と全く逆の傾向を示している。*Drosophila* 以外では、*Neurospora crassa* は 25°C (普通の培養温度) より 18°C の方が組換え価が大きくなっており (Stadler, 1956), *Drosophila* と類似している。これに反し、*Sphaerocarpus* では 18°C で培養したものが、10°C, 26°C および 33°C で培養したものにくらべ、組換え価が小さい (Abel, 1963)。植物では、Khan (1955) が *Zea mays* で 20°C より 10°C の方が組換え価が大きいと報告している。このように温度と組換え価との関係が種によって異なることは種の適応的分化との関連において興味ある問題である。

組換え価が温度の相違によって変異することは、上述のように、現象的には広く認められているが、その機作については明らかでない。組換えは対合した染色体間で行なわれるので、対合が組換えの前提条件である。ところが対合は温度の影響をうけ、異常な高温または低温では不对合現象がみられるので、その程度に応じて組換え価は減少する。しかし、イネの減数分裂の最低限界温度は 15°C 附近であり (酒井, 1937), 最高限界温度は明らかでないが、山川 (1962) の結果から類推すると 40°C 附近と思われる。したがって、25°~33°C は適温とみて差支えないので、本報における組換え価の変異を染色体の対合と関連づけることはできない。

dp_1-ws 間における干渉の程度は温度の違いによって変化し、組換え価の大きい 25°C 区の方が強かつたことは組換え価の変異の機作を解明する手がかりの 1 つであると考えられる。Dowrick (1957) は *Uvularia*

perfoliata で干渉程度の減少とキアズマ頻度の増加が相伴なつておこることを観察しており、本報の結果と類似している。干渉程度の変化が染色体の性状のなんらかの変化によつてもたらされたことは間違いないので、その変化が組換えにも影響を及ぼしたとも考えられる。これらの点に関しては今後の研究で明らかにしたい。

摘 要

1) イネの組換え価がいかなる要因によつて変異するかを明らかにするため、まず、組換え価に及ぼす温度の影響を調査した。

2) *Pl-lg* 連鎖については、 F_1 を減数分裂期の直前より出穂始まで 25, 30 および 33°C の恒温室内で生育させ、それらの F_2 における形質の分離から組換え価を算出した。*dp₁-C-ws* 連鎖の温度条件は 25 および 33°C とした。

3) *Pl-lg* 組換え価は 25°C 区が 30 および 33°C 区にくらべて大きく、その差は統計的に有意であつた。

4) *dp₁-C*, *C-ws* および *dp₁-ws* 組換え価も、*Pl-lg* と同じく、25°C 区の方が 33°C 区より大きかつた。

5) これらの結果はイネの連鎖研究においても温度の影響を考慮すべきであることを示している。

6) 温度と組換え価との関係は種によつて異なつており、とくにイネと *Drosophila* では全く逆であつた。

7) 本実験の温度範囲では組換え価の変異の原因を染色体の対合程度の違いに求めることはできない。

8) 温度の違いによつて干渉の程度も変異したことは組換え価の変異の機作を解明する重要な手がかりの1つであると考えた。

引 用 文 献

- Abel, W. O. 1963 Effect of temperature on recombination in *Sphaerocarpus*. *Genetics Today* 1: 13.
- Dowrick, G. J. 1957 The influence of temperature on meiosis. *Heredity* 11: 37-50.
- Graubard, M. A. 1932 Inversion in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 17: 81-105.
- 1934 Temperature effect on interference and crossing-over. *Ibid.* 19: 83-94.
- Khan, S. 1955 Effect of temperature on crossing-over in heterozygous T5-6c with homo-

- zygous inversion in chromosome 5 in maize. *Cytologia* 20: 150-156.
- Nagamatsu, T. and T. Omura 1962 Linkage study of the genes belonging to the first chromosome in rice. *Jap. J. Breed.* 12: 231-236.
- Nagao, S. and M. Takahashi 1960 Genetical studies on rice plant, XXIV Preliminary report of twelve linkage groups in Japanese rice. *J. Fac. Agri. Hokkaido Univ.* 51: 289-314.
- Nagao, S. and M. Takahashi 1963 Genetical studies on rice plant, XXVII Trial construction of twelve linkage groups in Japanese rice. *J. Fac. Agri. Hokkaido Univ.* 53: 72-130.
- Parnell, F. R., G. H. Ayyanger and K. Ramiah 1917 The inheritance of characters in rice. *I. Mem. Dept. Agri. India, Bot. Sec.* 9: 75-105.
- Plough, H. H. 1917 The effect of temperature on crossing over in *Drosophila*. *J. Exp. Zool.* 24: 147-209.
- 1921 Further studies on the effect of temperature on crossing over. *Ibid.* 32: 187-202.
- Politzer, O. 1940 Veränderungen der cross-over häufigkeit durch Einwirkung von Temperatur und Alter. *Zeit. ind. Abst. und Vererbungslehre* 78: 129-147.
- 酒井寛一 1937 低温による稲の小孢子形成細胞分裂の阻害. *日作紀* 9: 207-212.
- Smith, H. F. 1936 Influence of temperature on crossing over in *Drosophila*. *Nature* 138: 329-330.
- Stadler, D. R. 1965 A map of linkage group IV of *Neurospora crassa*. *Genetics* 41: 528-543.
- Stern, C. 1926 An effect of temperature and age on crossing-over in the first chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S.* 12: 530-532.
- Yamaguti, Y. 1921 Etudes d'hérédité sur la couleur des glumes chez le riz. *Bot. Mag. Tokyo* 35: 106-112.
- 1926 Kreuzungsuntersuchungen an Reispflanzen. I. Genetische Analyse der Granne, der Spelzenfarbe und der Endospermbeschaffenheit bei einigen Sorten des Reises. *Ber. Ohara Instit. f. Landw. Forsch.* 3.
- 山川 寛 1962 暖地における栽培時期の移動に伴う水稻の生態変異に関する研究 *佐大農叢* 14: 23-159.

Summary

Many linkage studies have been made since Parnell *et al.* (1917) reported a linkage

in rice. However, the study on linkage variation in rice is few. In this paper, the effect of temperature on recombination in rice was examined.

Two markers, *Pl* and *lg*, belonging to the second linkage group and three markers, *dp₁*, *C* and *ws*, belonging to the first linkage group were used. From a few days before meiosis to heading time, F₁ plants heterozygous for *Pl* and *lg* were grown under controlled room of temperatures at 25, 30 and 33°C, and those for *dp₁*, *C* and *ws* at 25 and 33°C. Recombination value was calculated from F₂ segregation.

The recombination value between *Pl* and *lg* was the highest at 25°C, and the heterogeneity among treatments was significant (Table 1). The values of *dp₁-C*, *C-ws* and *dp₁-ws* were also higher at 25°C than at 33°C (Tables 2, 3 and 4). The results disagree with those obtained in other organisms. For example, recombination value is higher at 30°C than at 25°C in *Drosophila* (Stern, 1926), and, in *Sphaerocarpus*, it is lower at 18°C than at any other temperature of 10, 26 and 33°C (Abel, 1963). It may be thought from these facts that the effect of temperature on recombination differs with different species.

In order to make clear whether temperature affected crossing-over interference or not, coefficient of coincidence was calculated following relation;

$$y_{1+2} = y_1 + y_2 - 2cy_1y_2$$

where y_1 , y_2 and y_{1+2} are recombination value of *dp₁-C*, *C-ws* and *dp₁-ws*, respectively, and c is coefficient of coincidence. The value of c was also higher at 25°C than at 33°C (Table 5). It may be a noticeable phenomenon with respect to the role of temperature in the variation of recombination.