



Title	放射線誘起のてん菜細胞質雄性不稔性にみられる花粉退化の特異性
Author(s)	三上, 哲夫; MIKAMI, Tetsuo; 木下, 俊郎 他
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 11(2), 129-137
Issue Date	1978-09-29
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11910
Type	departmental bulletin paper
File Information	11(2)_p129-137.pdf



放射線誘起のてん菜細胞質雄性不稔性に みられる花粉退化の特異性¹⁾

三上 哲夫・木下 俊郎・高橋 萬右衛門

(北海道大学農学部作物育種学教室)

(昭和52年9月30日受理)

Cytological Observations on Microspore Degeneration in Cytoplasmic Male Sterility Induced by Gamma-irradiation in Sugar Beets

Tetsuo MIKAMI, Toshiro KINOSHITA
and Man-emon TAKAHASHI

(Plant Breeding Institute, Faculty of Agriculture,
Hokkaido University, Sapporo, Japan)

緒 言

てん菜の正常細胞質型系統 H-19 或いは H-2002 からガンマー線処理によって誘起された細胞質突然変異体は何れも自然起源の S 型とは異なる雄性不稔細胞質を有しており、それらは S_{i-1} , S_{i-2} , S_{i-3} 及び S_{i-4} の 4 型に類別され得る事が一連の交雑試験を通じて明かになった^{12),13)}。

本実験ではこれらの細胞質を保有する完全不稔個体を用いて、減数分裂時の染色体行動や小孢子及び葯壁組織の発育過程を観察し、花粉退化の細胞学的機構に比較検討を加えた。その結果、供試個体の多くは S 型不稔に於けるとほぼ同様の小孢子退化経緯を示したものの、保持する不稔細胞質型によっては小孢子的退化時期やタベート組織の異常形態並びに葯壁の澱粉反応性に関して、相違が認められる場合も見出された。

実験材料及び方法

供試材料は自然起源の雄性不稔検定系統 H-19 MS 並びに放射線誘起の細胞質突然変異系統 7-60, 7-114, 7-130 及び 7-165 の計 5 系統から夫々任意に選ばれた完全不稔型個体である。開花時の葯は何れも萎縮して白色を呈し、葯中には発育を停止した花粉、或いはそれらの残渣のみが観察された。各系統の遺伝的諸特性に就いては前報¹²⁾に記載してある。

標本作成に当っては各個体より開花約 1 週間前の花蕾を採取し、CARNOY 液で 1 時間前固定後 KARPECHENKO 液で 24 時間固定した。12 μ m のパラフィン切片を作り、DELAFIELD の haematoxylin と eosine で二重染色を行った。尚、タベート細胞の形態異常の観察には異常を示す葯胞を 1 個体に就き約 50 個調査した。一方葯壁の澱粉反応性に関してはキシロールで切片のパラフィンを溶除し、エタノールで洗滌後直ちにヨードヨードカリ液で染色して反応を調べた。

以上の試験に供した完全不稔型の一部は減数分裂の観察にも用いられたが、その場合には試料を全て少量の塩化第 2 鉄を添加した CARNOY 液で固定し酢酸カーミンで染色後、押し潰し法により一時プレパラートを作成して検鏡した。

葯の発育時期の表示は中嶋・細川¹⁵⁾の報告に従った。即ち花粉四分子期を起点として小孢子的の大きさ、核の位置、花粉外壁の発達程度、並びに液胞の変化等を基に小孢子前期、中期、後期に区分し、更に形態的に花粉粒が完成した時を以って花粉期とした。各時期の特徴を略述するなら以下の如くなる。

1. **花粉四分子期**：4 個の娘細胞が互いに近接し、これらをカロス壁が包む。核は中央部に位置する。
2. **小孢子前期**：四分子の各々が分れて独立した小孢子となる。核は中央部にあり、液胞は未だ観察されない。花粉外壁の発達も不十分である。

1) 北海道大学農学部作物育種学教室業績

3. 小孢子中期: 小孢子の大きさが増し外壁の発達
が次第に顕著になる。稔性蒴では通例タペト細胞が消
失し始める。

4. 小孢子後期: 花粉外壁が更に肥厚し発芽孔も認
められる。液胞が肥大し細胞質の大部分を占め核は偏在
する。

5. 花粉期: 花粉外壁、発芽孔は共に完成し花粉内
容物の集積が顕著となる。これに伴い液胞は観察されな
くなる。

実験結果

1. 減数分裂

先に *S* 型細胞質を有する完全不稔個体に就いて調査
した結果⁸⁾に拠れば、減数分裂の anaphase I で例えば

9+8+1 等の不規則的な染色体配分が極めて低頻度乍ら
観察された。併しかかる異常は *S* 細胞質に起因する完
全不稔の主要原因ではなかった。

ここに用いた4種の雌性不稔系統 γ -60, γ -114, γ -130
及び γ -165 は何れもガンマー線誘起による突然変異体の
後代であり、既報¹²⁾の如く系統育成に当っては4乃至6
世代に亘って種子着粒率の高い個体が意識的に選抜され
てきた。故に少くも相互転座等の著しい種子不稔を生ぜ
しめる様な染色体異常は淘汰されたとみてよい。

事実、減数分裂の調査 (Table 1) に於いて、*S* 細胞質
型系統を含め全系統で染色体の接合様式に不規則性は認
められなかった。即ち供試個体の花粉母細胞の大部分に
就いて diakinesis 及び metaphase I では9個の2価
染色体 (Fig. 1 a, b) が、また anaphase I では系統 γ -

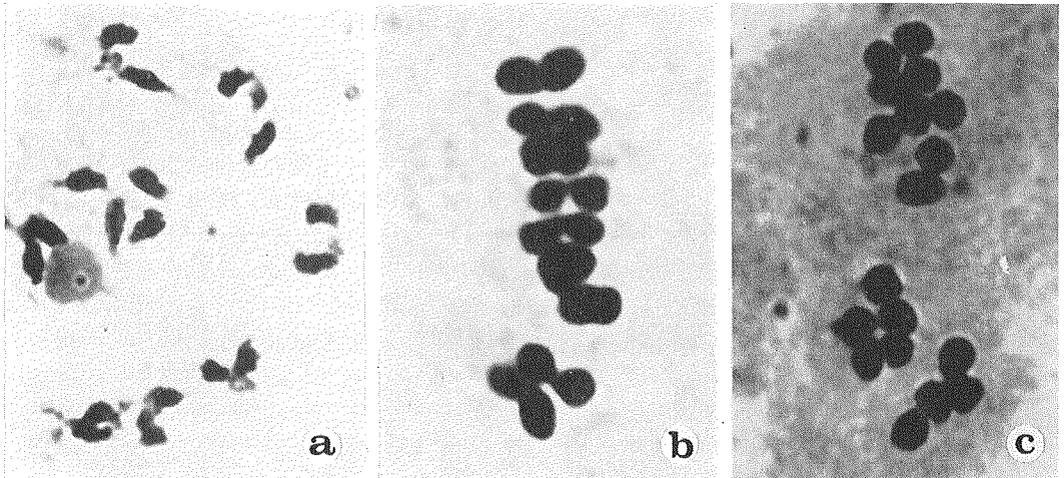


Fig. 1. a, b: Chromosome association (9 II) in diakinesis and metaphase I of complete sterile plants ($\times 1000$, $\times 1500$).
c: Regular chromosome distribution (9+9) in anaphase I observed in complete sterile plants ($\times 1500$).

Table 1. Meiotic behaviours in complete sterile plants from the male sterile lines (γ -lines) induced by gamma irradiation and the *S* cytoplasm strain (H-19 MS)

Line	Type of cytoplasm	Chromosome configuration at diakinesis or metaphase I			Chromosome distribution at anaphase I		
		9 II	Others	No. of cells	9+9	Others	No. of cells
H-19 MS	<i>S</i>	43	0	43	51	0	51
γ -60	<i>S</i> _{<i>i</i>-2}	13	0	13	27	0	27
γ -114	<i>S</i> _{<i>i</i>-4}	38	0	38	25	0	25
γ -130	<i>S</i> _{<i>i</i>-3}	20	0	20	27	2(9+8+1)	29
γ -165	<i>S</i> _{<i>i</i>-3}	16	0	16	14	0	14

130を除けば全て9+9なる染色体分配 (Fig. 1c) が観察され、不稔細胞質型の如何に拘らず、減数分裂時の染色体行動の異常は極く稀であった。

2. 小孢子形成過程

S細胞質型の雌性不稔性に就いては、これまでに ARTSCHWAGER¹⁾を始め少なからぬ研究者^{4), 8), 14), 19), 21)}により詳しい細胞組織学的調査がなされてきた。本実験に於いても誘起型不稔の小孢子退化機構との比較対照に資する為に H-19 MS を再び用いて観察を行ったが、供試個体の如何を問わず花粉四分子期から小孢子中・後期にかけてタペート細胞の plasmodium 化とその肥大

が認められた。

これらは多核で種々の大きさの液胞を含み、その形状や肥大発達の様相に注目すれば先に細川ら⁴⁾が試みた如き類型化も可能である (Table 2)。即ちここに風船状 (I型) 肥大と称するのは1乃至数個のタペート細胞のみが特に葯腔の中心に向って風船玉様に膨大し、所謂 pseudopodiumlike incursions を形成するもの (Fig. 2a) であり、他方より多数の隣接したタペート細胞が互いに癒合し、あたかも丘陵の様に肥厚する型 (Fig. 2b) を丘状 (II型) と呼ぶ事にする。通例、同一の花枝中、時には花蕾中に両肥大型が共存する如くであったが、両者の

Table 2. Abnormalities of microsporogenesis found in complete sterile plants from different sources

a) Abnormality of tapetum

Line	Type of ¹⁾ abnormality			Initiate stage of abnormality Microspore				Observed plants
	I	II	III	Tetrad	Early	Middle	Late	
H-19 MS (S) ²⁾	493 ³⁾ (65.6)	258 (34.4)	0	1	5	9		15
γ-60 (S _{i-2})	618 (73.2)	226 (26.8)	0		9	8	1	18
γ-114 (S _{i-4})	592 (58.4)	138 (13.6)	283 (27.9)	3	6	12		21
γ-130 (S _{i-3})	626 (60.4)	411 (39.6)	0	2	11	7		20
γ-165 (S _{i-3})	403 (81.9)	89 (18.1)	0	1	6	3		10

b) Abnormality of microspores

Line	Abortive stage Microspore			Pollen	Observed plants
	Early	Middle	Late		
H-19 MS		4	9	2	15
γ-60		4	10	4	18
γ-114	2	5	10	4	21
γ-130	1	6	9	4	20
γ-165	1	0	8	1	10

- 1) I: Balloon type of tapetal hypertrophy, II: Hill type of tapetal hypertrophy, III: Highly vacuolated tapetal cells without conspicuous swelling.
- 2) Type of sterile cytoplasm.
- 3) Number of anther loculi. The percentage is given in parenthesis.

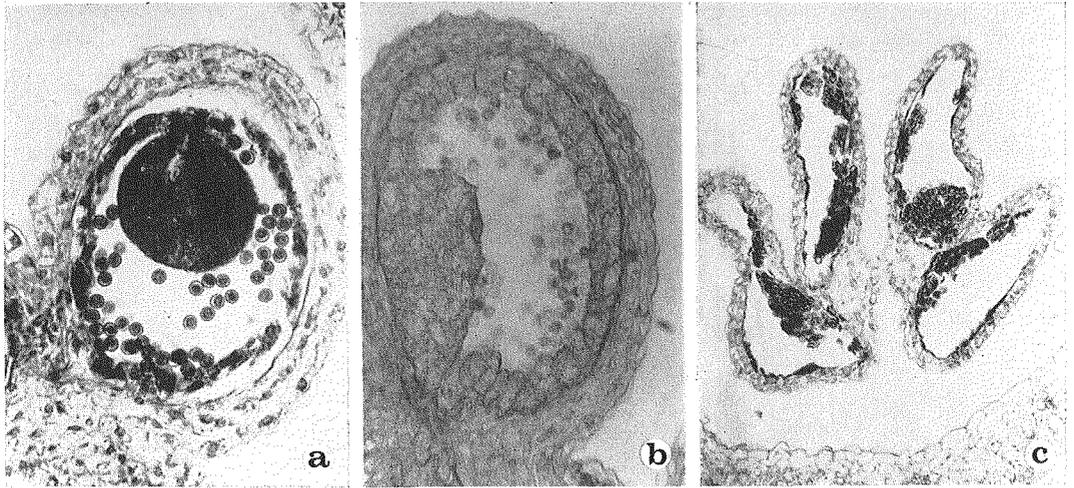


Fig. 2. Abnormalities of tapetum and microspores in complete sterile plants with *S* cytoplasm.

- a: Balloon type hypertrophy (×550).
- b: Hill type hypertrophy (×550).
- c: Degeneration of tapetal plasmodium and microspores (×250).

生起頻度は個体によって相違し、中には何れか一方の型よりみられない場合もある。また一つの蒴胞内に2型が混在する例は見出されなかった。

小孢子はタペート細胞の異常発達開始後に発育を停止しタペート崩壊と共に破壊されて蒴腔内は空虚となるか、僅かに退化花粉の残渣が確認されるのみとなる (Fig. 2c)。尚、タペート異常の発現時期は光学顕微鏡による観察の範囲内では小孢子退化に先行する如くで、タペート異常が花粉不稔の直接的な原因である事を示唆しているようにもみえるが、その因果関係は必ずしも明かではない。タペート肥大と小孢子退化の生起時期に関しては

Table 2 に示す如く個体間での変異が小さくなく、前者に就いては四分子期より小孢子中期迄、後者では小孢子中期より花粉期に至る迄の変異幅がみられた。

一方、放射線誘起の完全不稔型に就いても *S* 細胞質型の不稔の場合に似て四分子期乃至小孢子の各期にタペート組織の plasmodium 化を呈する個体が多数を占めた。これらの不稔個体では *S* 型不稔に於けると同様の小孢子退化機構が働いていると看做される。唯、*S_{i-4}* 細胞質を保有する完全不稔型中には以上の様な退化経過をたどる型に加えて、これとは明かに区別されるところの、タペート組織の発育経緯を示す個体が含まれていた

Table 3. Range of variation found in the microsporogenesis in complete sterile plants with *S_{i-4}* cytoplasm

a) Abnormality of tapetum

Plant No.	Type of ¹⁾ abnormality			Developmental stage ²⁾ Microspore				
	I	II	III	Tetrad	Early	Middle	Late	Pollen
7-114: 1	0 ³⁾	0	54			←---	×	
: 2	0	0	55			←-----		×
: 4	0	0	48			←---	×	
: 8	0	0	56	←---	×			
: 15	1	5	38		←---	×		
: 18	8	0	32		←-----		×	

b) Reaction of starch by IKI in endothecium and middle layer

Plant No.	P.M.C.	Tetrad	Developmental stage Microspore			Pollen
			Early	Middle	Late	
7-114: 1	+ ⁴⁾	+	+	-	- ⁵⁾	
: 2	+	+	-	-	-	-
: 4	+	+	+	+	+	
: 8	+	+	-			
: 15	+	+	+	+		
: 18	+	+	+	+	+	

1) and 3) are as indicated in Table 2.

2) ←→: Tapetal abnormality, ×: Stage of microspore degeneration.

4) -: No reaction, +: Small, #: Large.

5) Microspores are broken down at this stage.

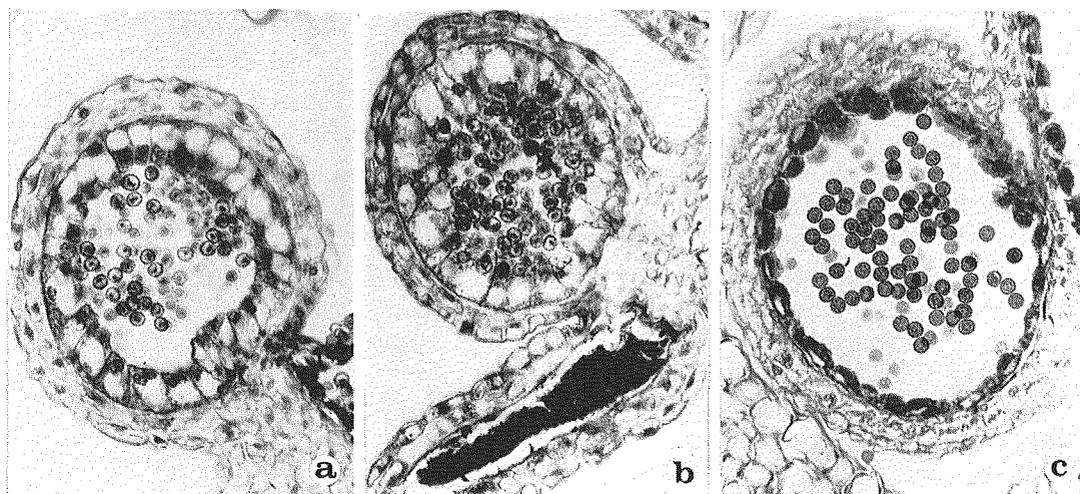


Fig. 3. Abnormalities of tapetum and microspores in complete sterile plants with S_{i-4} cytoplasm.

a: Vacuolated tapetal cells without swelling ($\times 550$).

b: Degeneration of microspores and highly vacuolated tapetum ($\times 550$).

c: Degeneration of tapetum with slight vacuolation ($\times 550$).

(Table 3)。即ち 7-114:2, :4, :8 及び :18 に於いてはタペートの肥大は生ずるものの、その多くは典型的な pseudopodiumlike incursions を形成せずに各タペート細胞が高度に液胞化したまま残存し (Fig. 3a) 小孢子退化と共に崩壊 (Fig. 3b) して葯腔はこれらの残渣をとどめるのみとなる。7-114:1 や :15 ではタペート細胞が顕著な周縁肥大や極端な液胞化を起す事もなく (Fig. 3c) 小孢子中期或いは後期に至って急速に崩壊し、葯壁の内側に細い帯状の層として残る。小孢子は同時期には既に發育を停止して退化を始めている。

これに似た現象はメンデル性雌性不稔^{1),9)} や S 細胞質型の部分不稔^{1),4)} 等でも見出されているが、今回は S_{i-4} 細胞質に起因する完全不稔型の場合に限って観察され (Table 2)、細胞質の異型性との関連に於いて注目された。

尚、何れの系統にも風船状及び丘状肥大の両者が認められ、各系統共前者の割合が多い点では S 型不稔の場合 (H-19 MS) とかわりなかった。これら 2 型の異常発生機構が如何に異なるかに就いては更に詳細な検討を必要とするが、7-165 では他系統に較べて風船状肥大の生

起頻度が高く、他方 γ -130 に於いては相対的にこれが低い傾向にある (Table 2)。

また調査対象とした個体は全て完全不稔型であり表現型的には斉一であったにも拘らず、小孢子退化の時期やタペート異常の発現時期に関しては、たとえ同一系統内でも個体間変異が小さくない。特に γ -114 や γ -130 ではその変異が可成り大きい様であった。

3. 葯組織の澱粉反応

完全不稔型の葯に於いては、正常稔性を示す葯とは異なって内被や中間層に澱粉が異常に集積し開花に至っても尚残存する事が知られている⁵⁾。

今回の調査でもタペートの plasmodium 型肥大を生ずる完全不稔個体に就いては細胞質型に関係なく同様の傾向が認められた。然るに S_{i-4} 細胞質型系統 γ -114 では、III 型のタペート異常を示す完全不稔個体に於いて小孢子退化以前に澱粉反応が消失する場合も見出され (Table 3), plasmodium 型異常を呈する他型の不稔とは明かに様相を異にしていた。

論 議

高等植物の細胞質雄性不稔に於いては、ニンジン²⁵⁾ や シントウガラシ¹⁸⁾ 等の報告例を除けば減数分裂時の染色体行動に不規則性のみられる場合は少く、寧ろ花粉退化が減数分裂乃至四分子期以降にタペート組織の異常発育と関連して起る事例が多い¹¹⁾。併しカンランやダイコン類¹⁶⁾ 或いはイネ²³⁾ ではタペートの形態的異常が認められず、小孢子的発達とタペート組織の崩壊過程との時間的不均衡 (timing unbalance) や花粉核の発育異常が花粉不稔の主因と考えられている。またペチュニア^{3), 6)} やモロコシ^{2), 24)} の如くカロス壁の早期消失がその原因として推定せられているものもある。その他 JOPPA ら⁷⁾ はチモフェービ細胞質を有する六倍性コムギで花糸の維管束構造の異常を観察し、てん菜に於いてもこれと類似の現象がタペート異常と共に報告されており²¹⁾、雄性不稔生起の細胞組織学的機構は必ずしも一様ではない。

本研究に供した完全不稔型個体に就いては、誘起型不稔をも含め減数分裂での染色体の接合及び配分の様式に目立った不規則性は見出されなかった (Table 1, Fig. 1)。従って、これらの細胞質雄性不稔性は全て減数分裂期以後に生ずる小孢子異常に起因するとみてよい。

既報^{12), 13)} の如く、ここに供試した各雄性不稔系統に於いては花粉稔性回復に夫々異型の細胞質とそれに特異的に対応する核遺伝子の組が相互作用を現わしている。故に調査対象とした各完全不稔個体は表現型的には斉一

であっても遺伝子型は同一でない。小孢子的退化経緯を調べたところ、異型細胞質間で相違の認められる場合があった。

即ち γ -60 (S_{i-2}), γ -130 (S_{i-3}) 及び γ -165 (S_{i-3}) の 3 系統ではタペート細胞の plasmodium 化とその異常肥大が供試個体の如何を問わず観察され、小孢子退化の機構は S 細胞質型不稔に於けると概ね同様と看做された。然るに S_{i-4} 細胞質を保有する系統 γ -114 中にはタペート細胞が風船状乃至丘状には膨れ上がらず、やや肥大して液胞化したまま残存し顕著な plasmodium を形成する事なしに崩壊する場合 (Fig. 3) も見出された。

先に ARTSCHWAGER¹⁾ は S 細胞質を有する部分不稔型個体に於いて個々のタペート細胞が高度に液胞化して殆んど葯腔をふさぎ、小孢子が中央部に圧迫される例を観察した。後に細川ら (1954) も同様の現象を確認して放射状肥大として記載し、加えて S 細胞質型の四倍体不稔¹⁰⁾ でも似た退化経過が報告された。今回 γ -114 中に見出された III 型の異常過程の多くはこれと類似している。尚、*Beta maritima* L. の遺伝子雄性不稔⁹⁾ に関してもタペートの空胞化がみられているが、その場合は肥大の程度が他に較べて軽微である。

本実験にみる限り γ -114 以外の系統ではかかる異常型 (III 型) を呈する葯は認められなかった。唯、Table 2 に示した如く同系統内にも I 及び II 型が混在しており、この様な系統内変異が如何なる原因に因り生じたかが問題点として残る。併し、同一環境下の試験で III 型が S_{i-4} 細胞質型の完全不稔個体にのみ検出された事は、この細胞質型との特異的な関連性を示唆するものとも推論し得る。

一方、細川ら⁵⁾ は葯組織中の炭水化物の消長を調査して、正常型個体の葯に於いては一般に小孢子期に内被や中間層の澱粉反応が消失し始め、かわって還元糖の反応が顕著になるのに反し、不稔性を示す葯では澱粉が開花期迄残存し還元糖の集積も緩慢であるとの成績を得た。イネの低温処理に因る不稔でも同様の結果²²⁾ が述べられているが、これは雄性不稔の原因の 1 つが花粉発育のエネルギー源或いは花粉内容の組成成分となる還元糖の、花粉への供給阻害にある事を示している。かかる傾向は今回もタペートの所謂風船状乃至丘状肥大を生ずる完全不稔型に共通して確認されたところである。併し系統 γ -114 中の、これと異なる小孢子退化経過を示す葯では花粉の壞疽以前に葯壁の澱粉反応が消失する場合もみられた (Table 3)。

また風船状及び丘状肥大の生起頻度は個体間或いは系

統間で可成り相違していた (Table 2)。上記の不稔イネに就いての電子顕微鏡的観察に拠れば、両者の肥大過程は種々の中間型を介して連続的であると云う¹⁷⁾。従ってその発生機作や遺伝的規制の有無に就いては更に詳しい調査が必要であろう。

LASER and LERSTEN¹¹⁾ は被子植物でこれ迄に報告されている細胞質雌性不稔の細胞学的研究を互いに比較考察する為に、花粉不稔発現の時期を小孢子母細胞期から3核花粉期に至る8期に区分し、これを基に発現時期が種・属間で異なり、場合によっては同一種内でも屢々相違する事を指摘した。また、トマトでは雌性不稔に関与する6種の核遺伝子が夫々相異なる発育時期に小孢子崩壊を生ぜしめる事実が知られている²⁰⁾。本実験に扱った個体数は充分多いとは云い難いが、得られた結果による限り γ -114 と γ -130 の2系統でタペート異常及び小孢子崩壊の生起時期の変異幅が特に広い様であった (Table 2)。併し、たとえ同一系統内でも個体間変異が小さくない。タペート細胞の形態異常や葯組織の澱粉消長にみられた変異性の問題と併せ、これらの諸傾向が細胞質の異型性に起因するか否かを明かにするには制御環境下で isoplasmic 系統を供試して観察を重ねる事も考慮する必要がある。

摘 要

放射線誘起の不稔細胞質 S_{i-2} , S_{i-3} 及び S_{i-4} を夫々保有する完全不稔型個体を用いて、自然起源の S 細胞質型不稔との比較の下に小孢子退化の細胞学的機構を検討を加えた。

供試個体の何れに於いても減数分裂での染色体の接合様式に不規則性はみられず、diakinesis 及び metaphase I では9個の2価染色体が、anaphase I では9+9なる染色体配分がほぼ例外なく観察された。故に染色体異常に基づく花粉不稔生起の可能性は否定された。

花粉四分子期以降の小孢子形成過程をみると、人為作出の完全不稔に就いても S 型不稔の場合に似てタペート細胞の plasmodium 化とその肥大を示す個体 (I 及び II 型) が多数を占めた。併し S_{i-4} 細胞質を有する不稔系統 γ -114 中には所謂 pseudopodiumlike incursions 型の異常肥大を起さずに、タペート組織が液胞化したまま残存するところの III 型の異常も約28%の葯胞で観察された。かかる型に於いてはタペート細胞は小孢子破壊とはほぼ同時に崩壊するか、小孢子的退化に先立って消失する。加えて同異常型では正常型個体に於ける如く葯壁の澱粉反応が小孢子的壊疽以前にみられなくなる場合

も見出された。以上の結果は S_{i-4} 型の不稔に限られた現象であり、細胞質の異型性とも何らかの関連をもつものとして注目されよう。

plasmodium 化したタペート組織はその形状や肥大発達の様相より風船状と丘状の2型に大別された。何れの系統にも両種の肥大型が観察されたものの、 S_{i-3} 細胞質型を有する γ -165 では他系統に較べ前者の生起頻度が高い傾向を示した。また調査対象とした個体は全て完全不稔型であったにも拘らず、小孢子退化やタペート異常の発現時期に関しては同一系統内で個体間に変異がみられた。特に γ -114 (S_{i-4}) や γ -130 (S_{i-3}) に於いてその変異幅が広い様である。

タペート組織の異常形態に認められた、これらの変異性が細胞質型の相違に起因するか否かに就いては、今後更に制御環境下で詳細な調査を重ねる予定である。

謝 辞

本研究は昭和52年度科学研究費補助金 (総合研究 A 課題番号 236002) による成果の一部である。ここに記して深く謝意を表する。

引用文献

- ARTSCHWAGER, E.: Pollen degeneration in male-sterile sugar beets, with special reference to the tapetal plasmodium, *J. Agri. Res.*, **75**: 191-197. 1947
- ERICHSSEN, A. W. and ROSS, J. G.: Irregularities at microsporogenesis in colchicine-induced male sterile mutants in *Sorghum vulgare* PERS, *Crop Sci.*, **3**: 481-483. 1963
- FRANKEL, R., IZHAR, S. and NITSAN, J.: Timing of callase activity and cytoplasmic male sterility in *Petunia*, *Biochem. Genetics*, **3**: 451-455. 1969
- 細川定治・武田竹雄・大谷義雄・池畑瑞子: 甜菜雌性不稔の細胞組織学的研究, 第1報, 花粉退化とタペート細胞の異常肥大について, *育雑*, **4**: 196-202. 1954
- 細川定治・津田周弥・武田竹雄: てん菜の雄性不稔現象に関する組織化学的研究 (葯組織の水素イオン濃度, 炭水化物及びアミノ酸の消長について), *育雑*, **13**: 117-124. 1963
- IZHAR, S. and FRANKEL, R.: Mechanism of male sterility in *Petunia*: The relationship between pH, callase activity in the anthers, and the breakdown of the microsporogenesis, *Theor. Appl. Genetics*, **41**: 104-108. 1971

7. JOPPA, H. A., McNEAL, F. H. and WELSH, J. R.: Pollen and anther development in cytoplasmic male sterile wheat (*Triticum aestivum* L.), *Crop Sci.*, **6**: 296-297. 1966
8. KINOSHITA, T.: Genetical studies on the male sterility of sugar beets (*Beta vulgaris* L.) and its related species, *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **56**: 435-541. 1971
9. KINOSHITA, T. and TAKAHASHI, M.: Genic male sterility found in *Beta maritima* L., *Japan J. Breed.*, **22**: 11-19. 1972
10. KINOSHITA, T., TAKAHASHI, M. and CHILDERS, W. R.: Cytoplasmic male sterility in autotetraploid beets XV. Studies in polyploid varieties of sugar beets, *Japan J. Breed.*, **22**: 159-167. 1972
11. LASER, K. D. and LERSTEN, N. R.: Anatomy and cytology of microsporogenesis in cytoplasmic male sterile angiosperms, *Bot. Rev.*, **38**: 425-454. 1972
12. 三上哲夫・木下俊郎・高橋萬右衛門: 放射線誘起のてん菜雄性不稔細胞質にみられた遺伝的変異性, 北大農邦文紀, **10**: 1-12. 1976 a
13. 三上哲夫・木下俊郎・高橋萬右衛門: 花粉稔性回復遺伝子との相互作用の型に基づくてん菜雄性不稔細胞質の異型性の検定, 北大農邦文紀, **10**: 85-95. 1976 b
14. NAGAO, S. and KINOSHITA, T.: Causal genes and character expression of male sterility in beets, *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.*, **52**: 51-69. 1962
15. 中嶋 博・細川定治: てん菜の花粉発育時期の区分とその特徴, てん菜研究会報, **18**: 167-176. 1977
16. 西 貞夫・平岡達也: そ菜の一代雑種に関する研究 (I) 雄性不ねん性の利用に関する研究 (第1報) 2, 3 そ菜における雄性不ねん性の組織学的研究, 農技研報告 E, **6**: 1-41. 1958
17. NISHIYAMA, I.: Male sterility caused by cooling treatment at the young microspore stage in rice plants XII Classification of tapetal hypertrophy on the basis of ultrastructure, *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, **45**: 254-262. 1976
18. NOVÁK, F. and BETLACH, J.: Meiotic irregularities in pollen sterile sweet pepper, *Cytologia*, **35**: 335-343. 1970
19. 太田朋子・松村清二: ビートの雄性不稔性に関する細胞・組織学的観察, 生研時報, **11**: 78-82. 1960
20. RICK, C. M.: Genetics and development of nine male-sterile tomato mutants, *Hilgardia*, **18**: 599-633. 1948
21. ROHRBACH, U.: Beiträge zum Problem der Pollensterilität bei *Beta vulgaris* L. I. Untersuchungen über die Ontogenese des Phänotyps, *Z. Pflanzenzücht.*, **53**: 105-124. 1965
22. SATAKE, T.: Determination of the most sensitive stage to sterilettype cool injury in rice plants, *Res. Bull. Hokkaido Natl. Agr. Exp. Stn.*, **113**: 1-35. 1976
23. SHINJYO, C.: Genetical studies of cytoplasmic male sterility and fertility restoration in rice, *Oryza sativa* L., *Sci. Bull. Coll. Agr. Univ. Ryukyus*, **22**: 1-57. 1975
24. WARMKE, H. E. and OVERMAN, M. A.: Cytoplasmic male sterility in sorghum I. Callose behavior in fertile and sterile anthers, *J. Hered.*, **63**: 103-108. 1972
25. ZENKTELER, M.: Microsporogenesis and tapetal development in normal and male-sterile carrots (*Daucus carota*), *Am. J. Bot.*, **49**: 341-348. 1962

Summary

Meiotic behaviours and the abnormalities of microsporogenesis with special reference to the tapetum were investigated in the complete sterile plants from four kinds of γ -line which are progenies of the male sterile mutants induced by gamma irradiations from H-2002, and these sterile plants were compared with those of H-19 MS with S cytoplasm in spontaneous origin. According to the genetical relationships between the pollen fertility restoration and the male sterile cytoplasm, each γ -line is possessing the different type of male sterile cytoplasm such as S_{i-2} , S_{i-3} and S_{i-4} .

In the meiosis, there was no chromosomal abnormalities showing the association of nine bivalents and the regular distribution of chromosomes irrespective of the source of cytoplasm.

After the liberation of quartets, conspicuous deformity of tapetal cells occurred in the complete sterile plants throughout all kinds of γ -line and H-19 MS. The hypertrophy of anther tapetum were classified into balloon (type-I) and hill (type-II) types based on the form of the tapetal plasmodium. Generally the two types existed in the different loculi from a same plant. In addition to this, a modified type of the tapetum named as type-III was newly found in several plants from

γ -114. The tapetal cells surrounding anther cavity enlarged radially without the formation of tapetal plasmodium in this type. The feature rather resembled to those of the Mendelian male sterility which one of the authors found in a wild beet, *Beta maritima* L.

The frequencies of type I, II and III loculi differed significantly among the γ -lines and H-19 MS. The relative ratio of type I was highest in γ -165 while type II dominated in γ -130. It is also noted that type III alone observed in the several plants from γ -114. It implies that the different

mechanism on pollen sterility has something to do with the cytoplasmic types which are responsible for the expression of complete sterile plants.

The starch reaction in the middle layer and the endothecium of the anther also correlated with the type of tapetal abnormality. In the type III, the starch disappeared before the breakdown of young pollens indicating a reaction similar to those of normal plants. Further studies are needed to clear the cause of the variation on tapetal abnormality by using the refined isoplasmic lines under a controlled environment.