

# 雄性不稔利用によるトウガラシの F<sub>1</sub> 採種 I

雄性不稔系の形態\*

広瀬 忠彦・高嶋 四郎

TADAHIKO HIROSE and SHIRO TAKASHIMA : Studies on male sterile pepper for use in producing F<sub>1</sub> hybrid seeds. I. Morphological characters of male sterile plants

**摘要** F<sub>1</sub> 採種能率向上のための材料として、トウガラシの遺伝的雄性不稔系を導入して育成した系統について、主として生殖器官についての形態学的観察を行なった。

雄性不稔個体は正常個体に比べて雌ずいのみが著しく矮小となり退化していた。他の器官にはほとんど差がみられなかった。花粉の退化は花粉母細胞の減数分裂の前頃から始まり、葯の発育もこの頃から低下する。雄性不稔の発現型には、栽培全期間にわたって完全な不稔を示すものと、7月から9月にかけての高温期には完全な不稔になるが生育初期および後期の低温期には健全な花粉を蔵するものとの2型があり、これらの個体比は雄性不稔の系統によつて異なる。

正常個体と雄性不稔個体とを1列おきに混植して自然交雑授粉させて得た果実は、正常個体の自然授粉による果実および雄性不稔個体の人工交雑授粉による果実に比較して、形状、大きさおよび1果内種子数のいずれについても大差がなかった。この結果から、混植によつて F<sub>1</sub> 種子の自然採種が可能であると思われるとともに、表現型に不稔形質があらわれる遺伝的組合せの F<sub>1</sub> でも実際栽培に利用しうるものと考えられる。

## I 緒 論

トウガラシの F<sub>1</sub> が高い生産力を示すことについては以前から知られているが、F<sub>1</sub> 採種の能率があがらないために果菜類のうちでもその利用が遅れている。筆者<sup>6,7,8)</sup>は以前からトウガラシの授粉および採種の能率向上についての研究を行なつてきた。その結果トウガラシの F<sub>1</sub> 採種が他のナス科果菜のナスおよびトマトに比較して低能率でありまた不安定である原因は、1花内の胚珠数が少ないという形態的な原因によるのみでなく、開花の機能、花粉の機能および雌ずいの機能などのいずれについても変化しやすく、しかも環境要因とくに気温の影響を受けて容易に機能低下をおこすという生理生態的原因によるところの大きいことが明らかになった。このことから、トウガラシについて人工授粉による安定した F<sub>1</sub> 採種を行なうためには、早く播種し、生育を早めて比較的低温の時期および時刻に授粉を終える様にする必要がある。

しかし F<sub>1</sub> 採種の能率をさらに高めるには、雄性不稔形質を利用して除雄作業を省略するか、また可能ならばさらに授粉作業をも省略して自然授粉によつて

F<sub>1</sub> 採種を行なうのがもつとも望ましいことである。このことはすでに他の多くの作物について考えられ、蔬菜についてもタマネギ・ダイコン・ニンジン・トウモロコシ・ライマビーン・カボチャ・メロン・キウリ・トマト・ナスなどで次々に雄性不稔系統が発見され調査されて F<sub>1</sub> 採種への実用性が検討された。トウガラシについては Martin and Crawford<sup>13)</sup> がいくつかの型の不稔系を見出して報告したが後代を保存できなかった。近年 Peterson<sup>16)</sup> は細胞質遺伝を行なう雄性不稔系を発見してその遺伝型式を明らかにした。

筆者等は海外の数箇所より雄性不稔系を導入し、これを材料としてトウガラシの F<sub>1</sub> 採種の能率向上に関する研究を種子生産学的な立場から行なっているが、まずその生殖器官についての形態学的な観察結果を報告する。

## II 材料および方法

1959年外国より導入した雄性不稔系に筆者等の保存するいくつかの品種を交雑し、それらの後代から得られた雄性不稔個体に同じ品種の戻し交雑を繰返し花粉品種の形質に近づいたものをその品種の雄性不稔系と

京都府立大学農学部蔬菜園芸学研究室

Laboratory of Olericultural Science, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, Kyoto, Japan.

\* 本研究の要旨は昭和38年園芸学会春季大会にて発表

して供試した。これらを1962年3月10日温床に播種し、5月中旬に定植して普通栽培を行なった。栽植密度は畦巾120cm 2条植株間60cmとし、雄性不稔系とそれに対応する品種を1列ごとに交互に栽植した。

組織標本は普通のパラフィン切片法によつて作製し、デラフィールドヘマトキシリンで染色した。葯の断面積は組織標本をアツペの描画装置によつて紙上に転写したのものについてキルビメーターを使用して測定し

た。果実の調査は7月下旬に開花したものについて9月23日に行なつた。

### Ⅲ 結 果

#### A. 花 の 形 態

雄性不稔個体の花の外観は図版Ⅱ—Aに示すとおりである。また花の各部の測定結果は第1表のとおりである。雄ずい以外の花の各部の大きさおよび形状につ

Table 1. Flower of normal and male sterile plant

Strain	Diameter of corolla mm	Anther		Length of style mm	Diameter of ovary mm
		Length mm	width mm		
Özisi normal	20.0	2.9	1.9	4.8	2.9
" sterile	21.8	2.1	1.2	4.8	3.1
L.S.D. 5%.....	NS	0.6	0.3	NS	NS
Early Pimento normal	21.2	2.9	2.1	4.5	3.3
" sterile	21.3	1.9	1.2	4.5	3.7
L.S.D. 5%.....	NS	0.4	0.3	NS	NS

いては正常個体と雄性不稔個体との間に大きい差は認められなかつた。図版Ⅱ—Bは花冠を除去した花の比較を示したものであるが、いずれの系統についても正常個体と雄性不稔個体との差は雄ずいの形態のみに著しく認められた。すなわち雄性不稔個体の葯は著しく退化して矮小となり、葯の色は青紫色を失つて黄褐色を呈する場合が多く、裂開しても花粉が認められなかつた。これらの葯の横断面を比較すると図版Ⅱ—CおよびDのとおりである。正常個体では葯はよく発達し葯胞も互いに連絡して半葯を形成しこの中に内容充実した多数の花粉粒を蔵している。これに対して雄性不稔個体の葯は發育不良でやせており、とくに裂開部が陥入して葯胞も連絡するに至らず、葯胞の内部は空虚となつて花粉粒は全く見られない。

#### B. 葯 の 發 育

正常個体および雄性不稔個体の葯の發育を解剖学的観察によつて比較すると図版ⅠA—GおよびH—Oに示すとおりである。正常個体では、まず胞原組織ができ(A)、さらに絨氈細胞層が形成される(B)。胞原細胞は分裂發育して花粉母細胞をつくる(C)。花粉母細胞は減数分裂して花粉四分子となり、絨氈細胞は発達し、ついで崩壊して葯胞内には若い花粉粒が認められるようになる(D, E)。花粉粒は次第に発達して(F)、開花直前には広い葯室内に充実した花粉粒が多数認められる(G)。これに対して雄性不稔個体では、初期の發育は正常個体の場合と同じであるが(H, I)、花粉母細胞形成の頃から葯胞内組織の退化が始まり(J)、これに伴つて絨氈細胞層が異

常に発達肥大して崩壊途上の花粉母細胞層をさらに押しつぶしているように観察される(K, L)ついで絨氈細胞層も退化消失して葯胞が形成されてくるが花粉粒は全く認められず(M, N)、開花直前には空虚な葯胞の中に崩壊した組織の残骸が認められるのみとなる(O)。場合によつて多少の退化花粉を存することもあつたが、これらの花粉粒はきわめて小さく内容空虚で生殖能力は全く失われているものと思われた。

ついで正常個体の葯と雄性不稔個体の葯との量的な

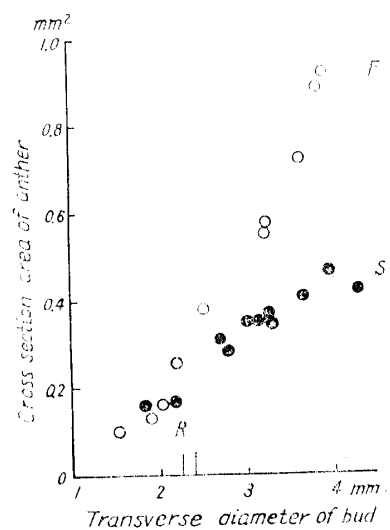


Fig. 1. A relative growth of anther to bud in comparison between normal and male sterile flower. (Early Pimento). F: Fertile flower, S: Sterile flower and R: Reduction division stage of PMC.

發育の比較を葯の断面積と葯の直径との相対成長として示すと第1図のとおりである。開花時の雄性不稔個体の葯の断面積は正常個体に比べてわずかに1/2にも達しないが、この両者の發育の差は花粉母細胞減数分裂の直前から始まっていることが認められ、解剖学的観察と一致した結果が見られた。

C. 雄性不稔発現の型式

雄性不稔系の各個体について栽培期間中数回にわたって花粉陰性を観察した結果、雄性不稔個体のうちでも生育初期および生育後期には健全な花粉をもつものがみられた。これらの場合の健全花粉の率はかなり高く40%から80%以上にも及んだが、個体間のみならず同一個体の個々の花の間についても稔度の差が大きかった。しかしこれらの個体も7月中旬から9月下旬にいたる期間はすべて完全な雄性不稔となつた。これら以外の個体では時期のいかんにかかわらず常に完全な雄性不稔を示した。以上の結果から雄性不稔個体を2つに分けて、常に雄性不稔を示すものを S<sub>1</sub> 型とし、時期によつて稔花粉をもつものを S<sub>2</sub> 型とした。以上の結果を模式的に示すと第2図のとおりである。

つぎに雄性不稔の3系統について不稔の発現型を調

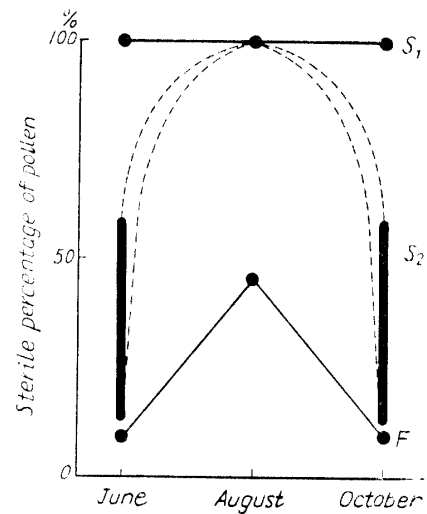


Fig. 2. Seasonal variations of male sterility expression. F : Fertile, and S<sub>1</sub> and S<sub>2</sub> : Male sterile plants.

査した結果は第2表に示すとおりである。タカノツメ系では S<sub>1</sub> 型と S<sub>2</sub> 型が大体同数ずつあらわれたが、大獅子系では大部分が S<sub>2</sub> 型を示し、ピメント系では全個体が S<sub>1</sub> 型であつて、各系統の比率の間には有意な差異が認められた。

Table 2. Sterility expression among several male sterile strains

Sterile strain	Number of individuals observed	Ratio of S <sub>1</sub> type %	Ratio of S <sub>2</sub> type %
Takanotume strain	27	55.6	44.4
Özisi strain	33	18.2	81.8
Early Pimento strain	18	100.0	0.0

$\chi^2=31.7$  (P<0.001)

D. 果実の形態

雄性不稔系はいずれの系統についても正常個体と同様によく生育し、1:1の混植下でよく着果した。これらの雄性不稔系の果実を正常個体のものと比較すると図版II-Eに示すとおりである。雄性不稔個体上で自然授粉によつて着果したものも人工授粉によつて着果させたものも、正常個体の自然授粉による果実に比較して形態的にほとんど差異が認められなかつた。これらの果実を縦断して種子の着粒状態をみたのが図版II-Fである。雄性不稔系の果実も種子の着粒良く、正常なものと同様に区別することが困難であつた。

さらに各授粉区の果実おのおの20~30について1果内種子数を調査した結果は第3表に示すとおりである。タカノツメ系では正常個体自然授粉区よりも雄性不稔系に授粉した区の方が種子数多く、ピメント系では反対に正常個体自然授粉区が多い傾向にあるが、い

ずれもその差はわずかで統計的には差が認められなかつた。

Table 3. Number of seeds per fruit in normal and male sterile strains

Method of pollination	Average seed number per fruit	
	Takano-tume strain	Early Pimento strain
Normal plants-natural pollination	69.5	214.5
Sterile plants-natural pollination	70.5	193.0
Sterile plants-artificial pollination	74.5	200.8
L.S.D. 5%.....	NS	NS

IV 考 察

Jones and Emsweller<sup>11)</sup> がタマネギの雄性不稔系

を発見してこれによつて  $F_1$  採種を行なつて以来、 $F_1$  利用育種の材料として雄性不稔形質の探索が多くの蔬菜について行なわれる様になり、多くの種類について雄性不稔系が発見されて来た。

雄性不稔形質にはいくつかの型があり、Jasmin<sup>10)</sup> はナスで健全花粉を蔵していて葯が裂開しない型の雄性不稔を報告し、Larson and Sherman<sup>12)</sup> はトマトについて同様な機能的雄性不稔を見出している。またトマト<sup>2)</sup> では雄ずいを欠除した型の雄性不稔系も発見されている。トウガラシではまだこのような機能的雄性不稔系は発見されていない。雄性不稔系の花の形態についてみると、ニンジン<sup>21)</sup> およびライマビーン<sup>1)</sup> などでは正常個体に比較して花器の各部分が矮小になると報告されているのに対し、メロン<sup>3)</sup>・トマト<sup>17)</sup>・ナス<sup>10)</sup> では雄ずい以外の形質は正常なものに比較して差がみられなかつたといふ本報と同様の結果を報告している。

花粉の退化に関する解剖学的観察も多くの種類について行なわれたが、退化のはじまる時期は種類によつて異なつている。建部<sup>20)</sup> は雄性不稔タマネギについて花粉母細胞の分裂は正常に行なわれ花粉四分子から小孢子になる頃に絨氈細胞の異常発育がおこつて花粉の退化が始まるといふ、中村<sup>14)</sup> もタマネギについて同様な結果を見ている。細川等<sup>9)</sup> もテンサイの雄性不稔が花粉四分子形成以後に始まると述べ、絨氈細胞の異常発育の程度によつて雄性不稔度に相違を来たすと報告している。メロン<sup>3)</sup> の雄性不稔系についても、花粉母細胞の減数分裂は正常に行なわれ四分子形成以後から退化が始まるという報告がある。これらに対して徳増<sup>22)</sup> はダイコンについて観察し、雄性不稔の葯では絨氈細胞層が形成されず花粉母細胞は減数分裂の前から急に退化をはじめることを見出してタマネギなどとは不稔化の機構を異にするものと述べた。中村<sup>15)</sup> もキュウリの雄性不稔系で、花粉母細胞の減数分裂が終るまでに退化が始まることと絨氈細胞層の異常肥大が見られないことを報告し、Singh and Rhodes<sup>19)</sup> もカボチャの雄性不稔個体では花粉母細胞が減数分裂に入ることなく退化を始めるといふ。トウガラシではカボチャと同様に花粉母細胞の減数分裂以前に退化が始まるようである。絨氈細胞の肥大も認められるがこれによつて花粉の退化崩壊がいつそう促進されるかどうかは明らかでない。葯の発育も花粉母細胞の減数分裂の前頃から低下し花粉退化の時期と一致している。

トウガラシの雄性不稔系が生育初期にかなり稔花粉をもつことは Peterson<sup>16)</sup> も認めているが、本観察では生育初期のみでなく生育後期にも稔花粉をもつものが見られ、一方これに対して全生育期間を通じて全

く稔花粉を生じない個体もあり、不稔発現に2型式がみられた。先に筆者<sup>8)</sup> が報告したように、トウガラシでは正常個体であつてもその花粉稔度は気温の影響を敏感に受けて変化しやすく、夏期の高温期には40~50%の不稔率を示すことは第2図にも示したとおりである。雄性不稔系の不稔発現の変化も気温の影響を受けているものと思われ、トウガラシの雄性不稔遺伝子の働きは高温下で安定し低温下では不安定になるものではないかと推察される。発現型によつて  $S_1$  型と  $S_2$  型とに分けたが、これは普通の栽培期間だけの観察による区別であつて本質的な差異があるものかどうかは疑わしい。いずれにしても将来雄性不稔利用によつて  $F_1$  採種を行なう場合は、授粉期の気温に留意することが必要にならう。

雄性不稔個体と正常個体とを列ごとに交互に混植した場合、両者の着果状態、果実の形態および1果内種子数には大差がみられなかつた。この場合雄性不稔個体に着果をもたらした花粉は正常個体由来することはいふまでもない。混植による自動的な  $F_1$  採種はすでにタマネギ<sup>4)</sup> で試みられている。しかしトマト<sup>5,18)</sup> では雄性不稔系を用いても自然授粉では成績が悪く人工授粉によらないと能率的な採種ができないとされている。また果菜類では雄性不稔系が発見されても、利用部が繁殖器官であるため  $F_1$  の表現型が不稔にならない遺伝的組合せのほかは実用にならないと考えられ、雄性不稔の利用が著しく制限されていた。しかし本調査の結果はトウガラシでは適切な混植によつて除雄作業および授粉作業を省略した自動的な  $F_1$  採種が可能であることを示しているのみでなく、 $F_1$  がたとひ雄性不稔形質をあらわす遺伝的組合せの場合であつても混植によつて実際栽培に使用できる可能性を示している。どのような混植の比率と様式がもつとも能率的であるかを見出すことが次の問題である。

## 文 献

- 1) Allard, R. W. (1953) : A gene in lima beans pleiotropically affecting male-sterility and seedling abnormality. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 61 : 467—471.
- 2) Bishop, C. J. (1954) : A stamenless male sterile tomato. Amer. Jour. Bot. 41 : 540—542.
- 3) Bohn, G. W. and T. W. Whitaker, (1949) : A gene for male sterility in the muskmelon (*Cucumis melo* L.). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 53 : 309—314.
- 4) Franklin, D. F. (1958) : Effect on hybrid onion seed production of using different ratios

- of male-sterile and pollen rows. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 71 : 435—439.
- 5) Hafen L. and E. C. Stevenson. (1956) : Natural cross pollination in tomato using several male-sterile mutants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 68 : 433—436.
- 6) 広瀬忠彦 (1957) : トウガラシの授粉に関する研究 I. 開花および花粉の発芽力. 西京大学学術報告. 農学 9 号 : 5—12.
- 7) 広瀬忠彦 (1959) : トウガラシの授粉に関する研究 II. 雌ずいの受精力および蕾授粉. 京府大学学術報告農学 11 号 : 31—37.
- 8) 広瀬忠彦 (1962) : トウガラシの授粉に関する研究 III. 不稔花粉の発現. 京府大学学術報告農学 14 号 : 45—50.
- 9) 細川定治・武田竹雄・大谷義雄・池端瑞子 (1954) : 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. 育種 4 : 196—202.
- 10) Jasmin, J. J. (1954) : Male sterility in *Solanum melongena* L., Preliminary report on a functional type of male sterility in egg-plants. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 63 : 443.
- 11) Jones, H. A. and S. L. Emsweller, (1937) : A male sterile onion. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 34 : 582—585.
- 12) Larson, R. E. and P. Sherman. (1948) : The description and inheritance of a functionally sterile flower mutant in tomato and its probable value in hybrid tomato seed production. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 52 : 355—364.
- 13) Martin, J. A. and J. H. Crawford. (1951) : Several types of sterility in *Capsicum frutescens*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 57 : 335—338.
- 14) 中村直彦 (1954) : 玉葱の雄性不稔に関する研究 I. 雄性不稔個体の葯の細胞学的研究. 兵庫農大報農学 1 : 118—122.
- 15) ———・前川 進 (1960) : 瓜科蔬菜の栄養雑種 (第 3 報) 胡瓜の雄性不稔個体について. 兵庫農大報農学 4 : 175—178.
- 16) Peterson, P. A. (1958) : Cytoplasmically inherited male sterility in *Capsicum*. Amer. Nat. 92 : 111—119.
- 17) Rick, C. M. (1945) : Field identification of genetically male sterile tomato plants for use in producing F<sub>1</sub> hybrid seed. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 46 : 277—283.
- 18) ——— (1947) : The effect of planting design upon the amount of seed produced by male-sterile tomato plants as a result of natural cross-pollination. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 50 : 273—284.
- 19) Singh, S. P. and A. M. Rhodes. (1961) : A morphological and cytological study of male sterility in *Cucurbita maxima*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78 : 375—378.
- 20) 建部民雄 (1952) : タマネギの雄性不稔個体に於ける花粉退化の細胞学的研究. 園学雑. 21 : 73—75.
- 21) Thompson, D. J. (1961) : Studies on the inheritance of male-sterility in the carrot, *Daucus carota* L var. *sativa*. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78 : 332—338.
- 22) 徳増 智 (1957) : 雄性不稔大根の花粉退化に関する組織学的研究. 育種, 6 : 249—254.

### Summary

The stamens of male sterile pepper were remarkably small and functionless. Degeneration of pollen and deterioration of anther has been originated at the stage before meiosis of pollen mother cells. Two types of male sterile expression were found. One of them (S<sub>1</sub> type) was perfectly male sterile in all season, however, another type (S<sub>2</sub> type) produced

normal pollen grains in cool season. There were no difference in size, shape and seed setting of fruits among normal and male sterile plants which was pollinated artificially or naturally in mixed planting condition. From this result it seems that the F<sub>1</sub> hybrid seeds of pepper can be produced by mixed planting of normal and male sterile plants.

### Explanation of Plates

Plate I. Photomicrographs showing the development of anther in normal and male sterile peppers. ( $\times 130$ )

A-G. Transverse sections showing microsporogenesis and pollen formation in normal plant.

A. Transverse section (t.s.) of young anther showing archesporium. B. t.s. of anther showing developing archesporial cells and tapetum cells. C. t.s. of anther showing pollen mother cells. D-F. t.s. of anthers showing the development of pollen grains and the degeneration of tapetum cells. G. t.s. of anther showing mature pollen grains in loculus.

H-O. Transverse sections showing degeneration of sporogenous tissue in anthers of male sterile plant. H-I. t.s. of young anther showing archesporium and tapetum. J. t.s. of anther showing degenerated pollen mother cells. K-L. t.s. of anther showing degenerated sporogenous tissue and abnormally expanded tapetum cells. M-O. t.s. of anther showing complete degeneration of sporogenous tissues and the tapetums.

Plate II.

A. Flowers of normal and male sterile plants. F: normal (fertile) flowers S: male sterile flowers.

B. Side view of flowers with corolla removed. F: normal S: male sterile 1: Early Pimento strain, 2: Ōzisi strain (anther dehiscent), 3: Ōzisi strain (non-dehiscent), 4: Takanotsume strain.

C. Transverse section of anthers in normal Early Pimento flower. ( $\times 30$ )

D. Transverse section of anthers in male sterile Early Pimento strain. ( $\times 30$ )

E. Comparison of fruit-shape and size between normal and male sterile plants in Takanotsume (top) and Early Pimento (bottom) strains. 1: Artificially pollinated in male sterile flowers. 2: Naturally pollinated in male sterile flowers under mixed-planting condition. 3: Naturally pollinated in normal flowers.

F. Longitudinal sections of fruits of normal and male sterile plants in Takanotsume (top) and Early Pimento (bottom) strains. 1, 2 and 3 are the same as E.

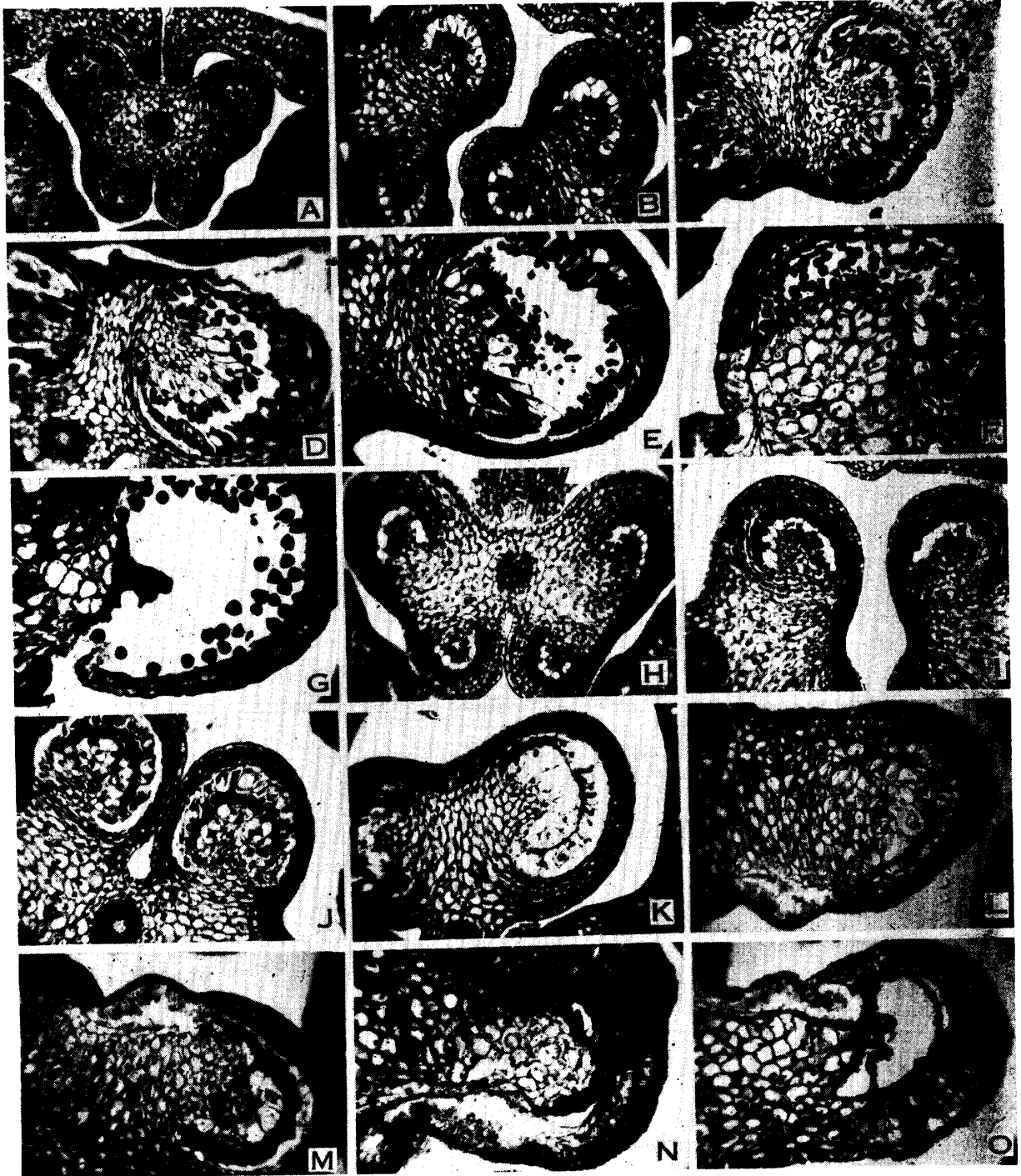


Plate II

