

## 農学博士木下俊郎君の「高等植物における細胞質と核の相互作用の解析および作物育種への応用」に対する授賞審査要旨

動植物の雜種第一代 ( $F_1$ ) が当代に限って両親をしのぐ特性を示すことを雜種強勢 (ヘテロシス) という。これを育種に役立てるには、何よりも  $F_1$  用種子を高い効率と精度で得るために、生殖方法を人為的に制御する必要があり、それに直結するもっとも基本的な研究課題は、雄性不稔現象としての花粉の機能喪失の遺伝学的な解明とその適用法の開発である。

木下俊郎君は、この現象が主として細胞中の細胞質と核の相互作用によることに着目し、世界の北方農業の確立に重要な役割を占める糖料作物テンサイと、同じく世界の主要穀類であるイネおよびコムギを対象に、この相互作用の実体につき、分子レベルから細胞、組織および個体を経て集団に至る各段階を個別的且つ総合的に解析し、あわせてその知見を現実の作物育種に応用することに成功した。以下に主な研究成果を述べる。

### 一、テンサイの雄性不稔の遺伝解析と三倍体品種育成への応用

木下君は先ず二倍体の雄性不稔系統とその四倍体雄性不稔系統を作出し、それらを用いて二種の核遺伝子 (稔性回復遺伝子) と細胞質 (可稔性・不稔性の両細胞質) の相互作用により、花粉稔性の転換が起こる遺伝機構を明らかにした。次いで各倍数体のうち三倍体がもっとも成育旺盛であることから、三倍体レベルでのヘテロンシス利用に意を用

い、それを作出するには四倍体を雄性不穏化（すなわち母方）にした方が一倍体を雄性不穏化（母方）するよりも、全てにおいて有用であることを明らかにした。これらの育種上の指針は世界各国の採るところとなり、多くの優良品種が育成されている。

### 1) テンサイの細胞質雄性不穏変異体の誘発

一九六九年に木下君は、世界に先駆け、ガンマ線照射により雄性不穏突然変異の誘発に成功し、この雄性不穏変異体が細胞質突然変異に基づくという新たな知見を公にした。さらに同君は、化学的変異源を用いても、同様な変異を誘発できることと、雄性不穏細胞質から正常細胞質への復帰突然変異の作出にも成功した。現在世界各国で、この手法により各種の作物種で雄性不穏の新遺伝資源がつくられている。

### 2) テンサイにおける雄性不穏遺伝要因の分子遺伝学的解明と育種的利用

木下君は、同君が誘発した雄性不穏細胞質のほかに、広く海外から導入した野生種由来の雄性不穏細胞質をもあわせて、これらの各種細胞質型の系統につき、それらが保有する核ゲノム内の全ての遺伝子が共通であるといふの、いわゆる“同質遺伝子系統”を先ず作成した。次いでそれらを対象に、分子レベルの解析をすすめ、ミトコンドリアDNAにおける制限酵素切断パターンと小環状DNA種の相違に基づき、雄性不穏系統の細胞質を $S$ 、 $S_1$ 、 $S_2$ および $S_4$ の四種に分類した。更にミトコンドリアDNAの遺伝子クローニングと塩基配列の解析から $cox II$ や $atp A$ 遺伝子の隣接域などには構造変異があり、それらの転写レベルへの影響をも確認して、それが雄性不穏と深く係わることを結論した。

ついで同君はこの知見を再び個体レベルへ戻し、種々の花粉親系統との交配実験に基づいて、 $S_3$ と $S_4$ の両細胞質と相互作用を有する核遺伝子は、 $S$ や $S_2$ 細胞質に作用するものとは別種の核遺伝子系によることを現場において検証した。

元来、单一の雄性不稔細胞質を用いた一代雜種品種は、細胞質内に罹病要因をもつ病虫害に侵された場合、防除の手段がなかった。しかし木下君がテンサイで見出した四種の異型雄性不稔細胞質を適宜に交替または同時併用するならば、かかる遺伝的脆弱性は解消される。

#### 四、イネの細胞質雄性不稔性に関する遺伝育種学的研究

近年、ハイブリッドライス即ち一代雜種稻品種の育成が世界に広く注目されている。木下君は多数の遺伝子マークを併せ持つ雄性不稔系統を育成したが、そのうち特に A-58 CMS は細胞融合法により優良品種へ雄性不稔細胞質を付与する際に大きく役立つ特異的な育種素材として評価されている。同君はさういふ新たに一種の雄性不稔細胞質をインド型品種中に見出し、それらを農林九号へ導入して既知の雄性不稔細胞質を有する系統と併せて計三種の同質遺伝子 CMS 系統を作成した。ついでそれらからミトコンドリト DNA を抽出して、制限酵素切断分析並びに *cox II* 遺伝子などをプローブとするハイブリダイゼーション実験を行い、これら三種の同質遺伝子系統のミトコンドリア DNA の遺伝構成が互いに異なることを明らかにした。これらはテンサイと同様に多型細胞質利用に役立つ成果である。

一方、同君は各種の同質遺伝子系統を用い、それ自体の核 DNA における RFLP マーカーから直接に、有用遺伝

子、たとえば高収性品種育成に役立つ半矮性遺伝子 (*sd*) や、ハイブリッチャーライスの花粉提供親に必須の稔性回復遺伝子 (*Rf1*) などの染色体上の位置を明らかにした。まだ、この密な連鎖関係を用いて、核 DNA 中の RFLP から *Rf1* の存否を直ちに判定する途を開き、これにより花粉親の選抜効率は画期的に高まった。

#### 五、コムギにおける核—細胞質相互作用に基づく形質変換の誘起と育種への応用

木下君は、細胞質と核の相互作用によるコムギの各種の生育特性の遺伝的変換の意義の重要性を指摘した。即ち春播コムギの核と近縁野生種の *Aegilops ovata* の細胞質との相互作用により、春播性が秋播性へ変換することとを発見し、あわせて春化処理程度や耐寒性の強化、栄養生長期間の増大などを起こすことを明らかにした。そして田畠は、この知見を実際のコムギの生態育種へ応用し、新しい生態型で多収のコムギ系統を育成した。

以上を要するに木下君は、細胞質と核の相互作用の場面として、広く細胞質雄性不稔から生育特性の変換に至るやまやかな問題の解明について、独創的な研究成果を得て、それを現実の作物育種へ適用するという先導的な役割を果たしたということができる。因にこれらの業績に対しても、昭和五二年度には日本育種学会賞が、また、平成二年度には北海道科学技術賞が授与されている。

#### 主なる関係論文

- (1) テンサイの雄性不稔の遺伝解析と三倍体品種育成への応用  
1. Kinoshita, T. and S. Nagao : Use of male sterility in triploid sugar beets. Japan. J. Genet. 44, Suppl.

- 1, 351 - 361 (1969)
2. Kinoshita, T. and M. Takahashi : Studies in polyploid varieties of sugar beets. XIV. Use of cytoplasmic male sterility in the production of triploid hybrids and their performance in trials. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 56, 171 - 186 (1969)
3. 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)
4. Kinoshita, T., M. Takahashi and W. R. Childers : Cytoplasmic male sterility in autotetraploid beets. XV. Studies in polyploid varieties of sugar beets. Japan. J. Breed. 22, 159 - 167 (1972)
- (1) 小さな黒い種子の花粉管の発育
5. Kinoshita, T. and M. Takahashi : Induction of cytoplasmic male sterility by gamma ray irradiation in sugar beets. Japan. J. Breed. 19, 445 - 457 (1969)
6. Kinoshita, T. : Genetical studies on cytoplasmic male sterility induced by gamma ray irradiation in sugar beets. Japan. J. Breed. 26, 256 - 265 (1976)
7. Kinoshita, T. : Genetic relationship between pollen fertility restoring genes and cytoplasmic factors in the male sterile mutants of sugar beets. Japan. J. Breed. 27, 19 - 27 (1977)
8. Kinoshita, T., M. Takahashi and T. Mikami : Cytoplasmic mutation of male sterility induced by chemical mutagens in sugar beets. Proc. Japan Acad. 58, Ser. B, 319 - 322 (1982)
9. Kinoshita, T. : Induction of cytoplasmic mutation on male sterility in *Beta vulgaris* L. Proc. XV International Grassland Congress, Kyoto, 271 - 273 (1985)
- (11) 小さな黒い種子の花粉管の発育

10. Mikami, T., Y. Kishima, M. Sugiura and T. Kinoshita : Organelle genome diversity in sugar beet with normal and different sources of male sterile cytoplasms. Theor. Appl. Genet. 71, 166 - 171 (1985)
  11. Kinoshita, T. : Cytoplasmic engineering on the male sterility of sugar beet. The Nucleus 33, 44 - 57 (1990)
  12. Kinoshita, T. and T. Mikami : Classification of male sterile cytoplasmic types in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 64, 219 - 228 (1990)
  13. Senda, M., T. Harada, T. Mikami, M. Sugiura and T. Kinoshita : Genomic organization and sequence analysis of the cytochrome oxidase subunit II gene from normal and male-sterile mitochondria in sugar beet. Curr. Genet. 19, 175 - 181 (1991)
  14. Kinoshita, T., K. Mori and M. Takahashi : Inheritance studies on cytoplasmic male sterility induced by nuclear substitution—Genetical studies on rice plant LXX—. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 60, 23 - 41 (1980)
  15. Kinoshita, T. and M. Takahashi : The one hundredth report of genetical studies on rice plant—Linkage studies and future prospects—. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 65, 1 - 61 (1991)
  16. Kinoshita, T. and K. Mori : A new source of cytoplasmic male sterility found in *boro* varieties in Indica rice. Rice Genet. Newslett. 9 , 110 - 112 (1992)
  17. Yu, Z., T. Kinoshita, S. Sato and S. D. Tanksley : Association of morphological and RFLP markers in rice (*Oryza sativa* L.) . Genome, 35 (1992) (in press)

(H) ハサキヒエニシテ—黒穀類品目付田ノ種アヘン穀物の結果ハ極度ぐの旨

18. Kinoshita, T., Ohtsuka, I. and H. Kihara : Alteration of growth habit and variation of heading time induced by the alien cytoplasm in common wheat. Wheat Inf. Serv. 50, 65 - 70 (1979)
19. Kinoshita, T. and H. Kihara : Nucleo-cytoplasmic heterosis in common wheat having *Aegilops ovata* cytoplasm. Proc. 6th International Wheat Genetics Symposium, Kyoto, Japan 1983, 507 - 512 (1983)
20. Kinoshita, T. : Utilization of nucleo-cytoplasmic hybrids with *Aegilops ovata* cytoplasm in wheat breeding. Proc. 7th International Wheat Genetics Symposium, Cambridge, Vol. 2, 1133 - 1138 (1988)
21. Kinoshita, T., I. Takamure and T. Inukai : Agronomic evaluation of nucleo-cytoplasmic hybrids with *Aegilops ovata* cytoplasm in wheat breeding. Asian Jour. Plant. Sci. 1, 31 - 39 (1990)

#### 総観

1. 木ト後退 作物の農芸学総論 (2) その生物学 (1) (2) (3) (4) (5) (6) (7) (8) (9) (10) (11) (12) (13) (14) (15) (16) (17) (18) (19) (20) (21) (22) (23) (24) (25) (26) (27) (28) (29) (30) (31) (32) (33) (34) (35) (36) (37) (38) (39) (40) (41) (42) (43) (44) (45) (46) (47) (48) (49) (50) (51) (52) (53) (54) (55) (56) (57) (58) (59) (60) (61) (62) (63) (64) (65) (66) (67) (68) (69) (70) (71) (72) (73) (74) (75) (76) (77) (78) (79) (80) (81) (82) (83) (84) (85) (86) (87) (88) (89) (90) (91) (92) (93) (94) (95) (96) (97) (98) (99) (100) (101) (102) (103) (104) (105) (106) (107) (108) (109) (110) (111) (112) (113) (114) (115) (116) (117) (118) (119) (120) (121) (122) (123) (124) (125) (126) (127) (128) (129) (130) (131) (132) (133) (134) (135) (136) (137) (138) (139) (140) (141) (142) (143) (144) (145) (146) (147) (148) (149) (150) (151) (152) (153) (154) (155) (156) (157) (158) (159) (160) (161) (162) (163) (164) (165) (166) (167) (168) (169) (170) (171) (172) (173) (174) (175) (176) (177) (178) (179) (180) (181) (182) (183) (184) (185) (186) (187) (188) (189) (190) (191) (192) (193) (194) (195) (196) (197) (198) (199) (200) (201) (202) (203) (204) (205) (206) (207) (208) (209) (210) (211) (212) (213) (214) (215) (216) (217) (218) (219) (220) (221) (222) (223) (224) (225) (226) (227) (228) (229) (230) (231) (232) (233) (234) (235) (236) (237) (238) (239) (240) (241) (242) (243) (244) (245) (246) (247) (248) (249) (250) (251) (252) (253) (254) (255) (256) (257) (258) (259) (260) (261) (262) (263) (264) (265) (266) (267) (268) (269) (270) (271) (272) (273) (274) (275) (276) (277) (278) (279) (280) (281) (282) (283) (284) (285) (286) (287) (288) (289) (290) (291) (292) (293) (294) (295) (296) (297) (298) (299) (300) (301) (302) (303) (304) (305) (306) (307) (308) (309) (310) (311) (312) (313) (314) (315) (316) (317) (318) (319) (320) (321) (322) (323) (324) (325) (326) (327) (328) (329) (330) (331) (332) (333) (334) (335) (336) (337) (338) (339) (340) (341) (342) (343) (344) (345) (346) (347) (348) (349) (350) (351) (352) (353) (354) (355) (356) (357) (358) (359) (360) (361) (362) (363) (364) (365) (366) (367) (368) (369) (370) (371) (372) (373) (374) (375) (376) (377) (378) (379) (380) (381) (382) (383) (384) (385) (386) (387) (388) (389) (390) (391) (392) (393) (394) (395) (396) (397) (398) (399) (400) (401) (402) (403) (404) (405) (406) (407) (408) (409) (410) (411) (412) (413) (414) (415) (416) (417) (418) (419) (420) (421) (422) (423) (424) (425) (426) (427) (428) (429) (430) (431) (432) (433) (434) (435) (436) (437) (438) (439) (440) (441) (442) (443) (444) (445) (446) (447) (448) (449) (450) (451) (452) (453) (454) (455) (456) (457) (458) (459) (460) (461) (462) (463) (464) (465) (466) (467) (468) (469) (470) (471) (472) (473) (474) (475) (476) (477) (478) (479) (480) (481) (482) (483) (484) (485) (486) (487) (488) (489) (490) (491) (492) (493) (494) (495) (496) (497) (498) (499) (500) (501) (502) (503) (504) (505) (506) (507) (508) (509) (510) (511) (512) (513) (514) (515) (516) (517) (518) (519) (520) (521) (522) (523) (524) (525) (526) (527) (528) (529) (530) (531) (532) (533) (534) (535) (536) (537) (538) (539) (540) (541) (542) (543) (544) (545) (546) (547) (548) (549) (550) (551) (552) (553) (554) (555) (556) (557) (558) (559) (5510) (5511) (5512) (5513) (5514) (5515) (5516) (5517) (5518) (5519) (5520) (5521) (5522) (5523) (5524) (5525) (5526) (5527) (5528) (5529) (55210) (55211) (55212) (55213) (55214) (55215) (55216) (55217) (55218) (55219) (55220) (55221) (55222) (55223) (55224) (55225) (55226) (55227) (55228) (55229) (552210) (552211) (552212) (552213) (552214) (552215) (552216) (552217) (552218) (552219) (552220) (552221) (552222) (552223) (552224) (552225) (552226) (552227) (552228) (552229) (5522210) (5522211) (5522212) (5522213) (5522214) (5522215) (5522216) (5522217) (5522218) (5522219) (5522220) (5522221) (5522222) (5522223) (5522224) (5522225) (5522226) (5522227) (5522228) (5522229) (55222210) (55222211) (55222212) (55222213) (55222214) (55222215) (55222216) (55222217) (55222218) (55222219) (55222220) (55222221) (55222222) (55222223) (55222224) (55222225) (55222226) (55222227) (55222228) (55222229) (552222210) (552222211) (552222212) (552222213) (552222214) (552222215) (552222216) (552222217) (552222218) (552222219) (552222220) (552222221) (552222222) (552222223) (552222224) (552222225) (552222226) (552222227) (552222228) (552222229) (5522222210) (5522222211) (5522222212) (5522222213) (5522222214) (5522222215) (5522222216) (5522222217) (5522222218) (5522222219) (5522222220) (5522222221) (5522222222) (5522222223) (5522222224) (5522222225) (5522222226) (5522222227) (5522222228) (5522222229) (55222222210) (55222222211) (55222222212) (55222222213) (55222222214) (55222222215) (55222222216) (55222222217) (55222222218) (55222222219) (55222222220) (55222222221) (55222222222) (55222222223) (55222222224) (55222222225) (55222222226) (55222222227) (55222222228) (55222222229) (552222222210) (552222222211) (552222222212) (552222222213) (552222222214) (552222222215) (552222222216) (552222222217) (552222222218) (552222222219) (552222222220) (552222222221) (552222222222) (552222222223) (552222222224) (552222222225) (552222222226) (552222222227) (552222222228) (552222222229) (5522222222210) (5522222222211) (5522222222212) (5522222222213) (5522222222214) (5522222222215) (5522222222216) (5522222222217) (5522222222218) (5522222222219) (5522222222220) (5522222222221) (5522222222222) (5522222222223) (5522222222224) (5522222222225) (5522222222226) (5522222222227) (5522222222228) (5522222222229) (55222222222210) (55222222222211) (55222222222212) (55222222222213) (55222222222214) (55222222222215) (55222222222216) (55222222222217) (55222222222218) (55222222222219) (55222222222220) (55222222222221) (55222222222222) (55222222222223) (55222222222224) (55222222222225) (55222222222226) (55222222222227) (55222222222228) (55222222222229) (552222222222210) (552222222222211) (552222222222212) (552222222222213) (552222222222214) (552222222222215) (552222222222216) (552222222222217) (552222222222218) (552222222222219) (552222222222220) (552222222222221) (552222222222222) (552222222222223) (552222222222224) (552222222222225) (552222222222226) (552222222222227) (552222222222228) (552222222222229) (5522222222222210) (5522222222222211) (5522222222222212) (5522222222222213) (5522222222222214) (5522222222222215) (5522222222222216) (5522222222222217) (5522222222222218) (5522222222222219) (5522222222222220) (5522222222222221) (5522222222222222) (5522222222222223) (5522222222222224) (5522222222222225) (5522222222222226) (5522222222222227) (5522222222222228) (5522222222222229) (55222222222222210) (55222222222222211) (55222222222222212) (55222222222222213) (55222222222222214) (55222222222222215) (55222222222222216) (55222222222222217) (55222222222222218) (55222222222222219) (55222222222222220) (55222222222222221) (55222222222222222) (55222222222222223) (55222222222222224) (55222222222222225) (55222222222222226) (55222222222222227) (55222222222222228) (55222222222222229) (552222222222222210) (552222222222222211) (552222222222222212) (552222222222222213) (552222222222222214) (552222222222222215) (552222222222222216) (552222222222222217) (552222222222222218) (552222222222222219) (552222222222222220) (552222222222222221) (552222222222222222) (552222222222222223) (552222222222222224) (552222222222222225) (552222222222222226) (552222222222222227) (552222222222222228) (552222222222222229) (5522222222222222210) (5522222222222222211) (5522222222222222212) (5522222222222222213) (5522222222222222214) (5522222222222222215) (5522222222222222216) (5522222222222222217) (5522222222222222218) (5522222222222222219) (5522222222222222220) (5522222222222222221) (5522222222222222222) (5522222222222222223) (5522222222222222224) (5522222222222222225) (5522222222222222226) (5522222222222222227) (5522222222222222228) (5522222222222222229) (55222222222222222210) (55222222222222222211) (55222222222222222212) (55222222222222222213) (55222222222222222214) (55222222222222222215) (55222222222222222216) (55222222222222222217) (55222222222222222218) (55222222222222222219) (55222222222222222220) (55222222222222222221) (55222222222222222222) (55222222222222222223) (55222222222222222224) (55222222222222222225) (55222222222222222226) (55222222222222222227) (55222222222222222228) (55222222222222222229) (552222222222222222210) (552222222222222222211) (552222222222222222212) (552222222222222222213) (552222222222222222214) (552222222222222222215) (552222222222222222216) (552222222222222222217) (552222222222222222218) (552222222222222222219) (552222222222222222220) (552222222222222222221) (552222222222222222222) (552222222222222222223) (552222222222222222224) (552222222222222222225) (552222222222222222226) (552222222222222222227) (552222222222222222228) (552222222222222222229) (5522222222222222222210) (5522222222222222222211) (5522222222222222222212) (5522222222222222222213) (5522222222222222222214) (5522222222222222222215) (5522222222222222222216) (5522222222222222222217) (5522222222222222222218) (5522222222222222222219) (5522222222222222222220) (5522222222222222222221) (5522222222222222222222) (5522222222222222222223) (5522222222222222222224) (5522222222222222222225) (5522222222222222222226) (5522222222222222222227) (5522222222222222222228) (5522222222222222222229) (55222222222222222222210) (55222222222222222222211) (55222222222222222222212) (55222222222222222222213) (55222222222222222222214) (55222222222222222222215) (55222222222222222222216) (55222222222222222222217) (55222222222222222222218) (55222222222222222222219) (55222222222222222222220) (55222222222222222222221) (55222222222222222222222) (55222222222222222222223) (55222222222222222222224) (55222222222222222222225) (55222222222222222222226) (55222222222222222222227) (55222222222222222222228) (55222222222222222222229) (552222222222222222222210) (552222222222222222222211) (552222222222222222222212) (552222222222222222222213) (552222222222222222222214) (552222222222222222222215) (552222222222222222222216) (552222222222222222222217) (552222222222222222222218) (552222222222222222222219) (552222222222222222222220) (552222222222222222222221) (552222222222222222222222) (552222222222222222222223) (552222222222222222222224) (552222222222222222222225) (552222222222222222222226) (552222222222222222222227) (552222222222222222222228) (552222222222222222222229) (5522222222222222222222210) (5522222222222222222222211) (5522222222222222222222212) (5522222222222222222222213) (5522222222222222222222214) (5522222222222222222222215) (5522222222222222222222216) (5522222222222222222222217) (5522222222222222222222218) (5522222222222222222222219) (5522222222222222222222220) (5522222222222222222222221) (5522222222222222222222222) (5522222222222222222222223) (5522222222222222222222224) (5522222222222222222222225) (5522222222222222222222226) (5522222222222222222222227) (5522222222222222222222228) (5522222222222222222222229) (55222222222222222222222210) (55222222222222222222222211) (55222222222222222222222212) (55222222222222222222222213) (55222222222222222222222214) (55222222222222222222222215) (55222222222222222222222216) (55222222222222222222222217) (55222222222222222222222218) (55222222222222222222222219) (55222222222222222222222220) (55222222222222222222222221) (55222222222222222222222222) (55222222222222222222222223) (55222222222222222222222224) (55222222222222222222222225) (55222222222222222222222226) (55222222222222222222222227) (55222222222222222222222228) (55222222222222222222222229) (552222222222222222222222210) (552222222222222222222222211) (552222222222222222222222212) (552222222222222222222222213) (552222222222222222222222214) (552222222222222222222222215) (552222222222222222222222216) (552222222222222222222222217) (552222222222222222222222218) (552222222222222222222222219) (552222222222222222222222220) (552222222222222222222222221) (552222222222222222222222222) (552222222222222222222222223) (552222222222222222222222224) (552222222222222222222222225) (552222222222222222222222226) (552222222222222222222222227) (552222222222222222222222228) (552222222222222222222222229) (5522222222222222222222222210) (5522222222222222222222222211) (5522222222222222222222222212) (5522222222222222222222222213) (5522222222222222222222222214) (5522222222222222222222222215) (5522222222222222222222222216) (5522222222222222222222222217) (5522222222222222222222222218) (5522222222222222222222222219) (5522222222222222222222222220) (5522222222222222222222222221) (5522222222222222222222222222) (5522222222222222222222222223) (5522222222222222222222222224) (5522222222222222222222222225) (5522222222222222222222222226) (5522222222222222222222222227) (5522222222222222222222222228) (5522222222222222222222222229) (55222222222222222222222222210) (55222222222222222222222222211) (55222222222222222222222222212) (55222222222222222222222222213) (55222222222222222222222222214) (55222222222222222