

酵母の性

大嶋泰治*

森羅万象，陰陽の別があり，生物に雌雄の別があることは申し上げるまでもなく，浮き世の哀歓いづれもここに源を発するように思えてしかたがない。微生物の世界もまたこの例に漏れず，細菌に至るまで性行動はお盛んである。しかしよく見ると，高等生物に通ずる細胞構造をもつ真核微生物と，細菌などの原核微生物ではその挙動と道具立てに画然とした差がある。醸造酵母，パン酵母として古来より人類に縁の深いサッカロミセス酵母は，単細胞とは言え真核細胞の端くれに属し，その性生活においては，今をときめく大腸菌など足もとに及ばないだけの格式と節度をもっている。このサッカロミセス酵母は実用的にも大切であるが，培養しやすく，減数分裂の結果生ずる四分子が全て回収できる特徴を持っているため，基礎遺伝学，また細胞生理学の研究材料として広く用いられている。以下簡単にその性についてまとめてみよう。

一般にかび，細菌，放線菌などの微生物では，栄養細胞が単相核をもつに対し，サッカロミセス酵母はいくらかの他酵母と共に高等生物の場合と同じく二倍体が安定な微生物である。しかし，培養条件により減数分裂を起こし単相の有性胞子を形成する。その胞子の発芽後，単相細胞が安定に栄養増殖を続ける株と，単相細胞の栄養増殖開始間もなく隣り合った二細胞間の接合により二倍体に戻り栄養増殖を続ける株の別がある。前者をヘテロタリズム株と称し，後者をホモタリズム株と言う。遺伝の研究に用いられるのは一般にヘテロタリズム株であり，その単相株には二種類の性（雌雄の区別が定かでないため“性”の語を避け“接合型”と称されるがここでは性で統一する） a と α の区別を生ずる。これら接合型株では，単独または同性

間の混合培養では単相世代の栄養増殖を続ける。しかし異性間での混合培養を行なえば細胞間で接合を行ない，核融合を経て両者の和からなる核相をもつ倍数体を生ずる。この接合には十分な栄養が供給され，盛んな増殖が可能な条件を好む理性派と，逆に安定した環境では消極的であるが，物資欠乏し，明日の運命はと落城前夜の城中に見られる本能的経過をたどるものもある。酒類の醸造に働く酵母は前者であるが，単相世代が安定な醤油，味噌酵母は後者の型に属する。

接合に際しての誘いかけはいずれか一方から出される。すなわち醸造酵母でわかったところによると， α 細胞は常に周囲に魅力をふり撒いているらしい。最近その魅惑物質の構造が日本と西独でほぼ同時に決定され， $\text{NH}_2\text{-His-Try-Leu-Gln-Leu-Lys-Pro-Gly-Gln-Pro-Met-Tyr-COOH}$ の構造をもつオリゴペプチドであることがわかった。この物質に接すると a 細胞はあたりの雰囲気を感じながらDNA分裂をその初期において止め，細胞を接合態勢にもって行く。更に応答物質を出し α 細胞の膨脹と伸長を促す。このオリゴペプチドの性因子に加えて低分子，耐熱性の性ホルモンとしてn-カプリル酸その他も関係するとの報告もあるが詳らかではない。同様な現象が見かけは酵母であるが，きのこの類の赤色のロドスポリヂイウムでも見出され，性的接合の初期に一方の性をもつ細胞からホルモン様物質の分泌があり，その誘発により反対の性をもつ細胞の伸長が始まり，接合糸の接近を招くことが報告されている。そこに働く物質もやはりオリゴペプチドであるらしい。このようにして互いの存在を認識し合い，態勢が整えられるといよいよ接合過程に入って行く。まず始めに見られることは両細胞混合集団での性的凝集である。このとき a ， α 両細胞が1:1にとどまらず，次々に結

* 大嶋泰治 (Yasuji OSHIMA), 大阪大学, 工学部, 醸酵工学科, 教授, 工学博士, 微生物学

合し肉眼でも見られる大きな細胞塊となり、液体培地中で容易に沈降する。この凝集現象は細胞表面にある性特異的糖蛋白質の相補反応である。この糖蛋白質については、また別の酵母ハンゼヌラ属の株を用いて比較的詳しく研究され、性により明らかに異なる物質であるが、いずれもマンナン蛋白質とされている。次に a 型と α 型細胞が 1 対 1 で融合を始め、核融合に至る。こうして形成された接合子より細胞分裂により正常二倍体細胞が生じ、接合の全過程が終了する。ここまでのことは、他人の研究成果の受け売りであるが、このサッカロミセス酵母には他にもう一つ特筆すべき現象がある。それは真核生物でありながら容易に a と α 両性間で性の変換が起こることである。もっともこれは酵母だけでなくホモタリズムな微生物株全てについて言えることかも知れない。この現象は四倍体、六倍体など高次核相をもつ醸造酵母の出現理由とも関連があると考えられ、10年程前から遺伝学的な研究を続けてきた。この程その変換過程に働く基本的な遺伝的背景が解りかけ、育種への応用も考えられるようになったので次に簡単に要約してみよう。

サッカロミセス酵母の細胞は、 a または α の性により上述のごとく生理的に多くの違いが認められる。しかしこれらは 17本の染色体のうち第 3 番染色体上の唯一対の対立遺伝子 a と α により決定される。この性遺伝子座の変換一つで全ての性的反応が一挙に変わるから、この遺伝子座は直接に性行動を支配する多くの遺伝子の on, off をつかさどる制御遺伝子と考えられている。この a と α の間の変換には 3 個の遺伝子に関係する。そのうちの一つ、 HO は染色体上の位置は不明であるが、非活性型対立遺伝子 ho の存在からその存在が認知できた。その働きは性変換に必須であり、 HO 型株はホモタリズムとなり ho 型株はヘテロタリズムとなる。これに対し第 3 番染色体上での a/α の遺伝子座の左右約 90 センチモルガンの位置（これは遺伝解析でやっと連鎖の認められる距離である）にそれぞれ $HM a/hm a$ と $HM \alpha/hm \alpha$ の対立遺伝子座があり、 HO 型遺伝子の存在のもと $HM a$ または $hm a$ いずれかの存在で α より a への変換が可能となり、逆に a より α への変換には $hm \alpha$

と $HM \alpha$ のいずれかの働きが必要である。従って $HO HM \alpha HM a$ または $HO hm \alpha hm a$ 遺伝子型株では a より α また α より a 両方向への変換が可能である。しかし $HO HM \alpha hm a$ 株では α より a への変換、逆に $HO hm \alpha HM a$ は a より α への変換のみに働く。自然界から分離された 3 種類のホモタリズム株はこのようにして説明できた。ここで過去の経過から $HM \alpha$ の対立遺伝子を hma , $HM a$ のそれを hma のシンボルで記述しているが、その作用上から $HM \alpha/HM a$ の記号を用いるべきかも知れない。その場合、第 3 番染色体の左右端に同じ作用の対立遺伝子座が存在するわけであるから、それぞれ $HM I \alpha/HM I a$ また $HM II a/HM II \alpha$ の記号を用いるべきであろう。

この遺伝子系が変換に必須の HO と、変換の方向を決定する遺伝子よりなっている理由はよく解らないが、単相株より完全ホモタリズムの二倍体を与えるためには、2 個の特異遺伝子は必要充分条件であると理解される。これらの遺伝子の働きにより、例えば a 型株の培養において細胞増殖しながら性変換により α 型細胞を混在するようになる。そこで a の α の接合により二倍体細胞が生ずるわけである。そして接合型遺伝子座に a/α のヘテロ状態が成立すれば直ちに交換遺伝子の働きは停止する。この理由はわからないが、二倍体細胞を作り、安定に保持する上において好都合なことである。更に交換遺伝子が働くに必要な条件は接合能をもつ細胞であることであるが、単相細胞である必要はない。二倍体でも第 3 番染色体に異常分離を起こさせ、ホモ、二倍体 a/a または α/α を作ることができれば交換遺伝子の作用が回復し $a/a/\alpha/\alpha$ 型の四倍体または a/α 型の二倍体を分離する。このようにして今まで世代の交番は一般に単相細胞と二倍体細胞の間でのみ可能であったが、今回の進展により二倍体四倍体間でも可能となった。同じ方法で三倍体より六倍体の育成も可能であろう。このようにして遺伝子型のよくわかった株を作り、その生理を研究することにより醸造酵母における高次倍数体の意義も理解できるようになるであろう。古来より手近にありながら育種の手がつけられなかった酵母の育種も可能になってきた。遺伝子により遺伝子を変換する機構もまた面白い。