



研究ノート

高等植物の受精における自己・非自己の認識

乗岡 茂 巳*

Self and non-self recognition in fertilization of higher plants.

Key Words : Self-incompatibility, ribonuclease, higher plants, pollen-pistil interaction, recognition

1. はじめに

雌と雄の間で受精して子孫を残す有性生殖は、種としての遺伝的多様性の維持や、劣性変異の発現抑制のために極めて重要である。動物は自由に動き回れるため、異なる系統の異性と巡り合うのに苦労しないが、移動できない植物、特に、雌しべと雄しべが同じ花(両性花)にある被子植物の場合は近親交配が大きな問題となる。なぜなら、自分の花粉が自分の雌しべに付着(受粉)する確率が最も高く、このままでは近親交配を繰り返してしまう。そこで植物は近親交配を避けるためのしくみを独自に発達させてきた。それは、雌しべが自己と非自己の花粉を識別し、非自己の花粉とのみ受精する性質で、自家不和合性と呼ばれている(図1)。この現象は、19世紀後半にダーウィンによって発見されたが¹⁾、そのメカニズムはおよそ1世紀の間全く不明であった。しかし、今日の分子生物学の発展によって、そのメカニズムが序々に明らかになりつつある。本稿では、自家不和合性に関する最近の研究成果について述べるとともに、農作物の育種において自家不和合性がどのように利用され、また、今後どのように活用されつつあるのかを紹介する。

2. 自家不和合性とS遺伝子

自家不和合性はS遺伝子と呼ばれる遺伝子座によっ

て支配されている。即ち、植物はS遺伝子の違いによりそれぞれ固有のS遺伝子型(S_1, S_2, \dots, S_n と表現される)をもっている。これはヒトがA, B, Oの3種類の血液型をもっているのと類似している。S遺伝子型の数は植物種によってまちまちであるが、多いもので100を越える。ヒトの血液型がAA, AO, BB, OB...と表現されるように、通常の植物も2倍体であるので2種類のS遺伝子型($S_1S_2, S_1S_3, S_2S_3, \dots$ というように表現される)をもっている。花粉は減数分裂により1倍体になるので、例えば S_1S_2 型の親からの花粉は S_1 か S_2 のどちらかのS遺伝子型をもつことなる(図2)。自己の花粉と受精できない性質を自家不和合性であると先に述べたが、S遺伝子型が同じ雌しべ・花粉間で受精できない、

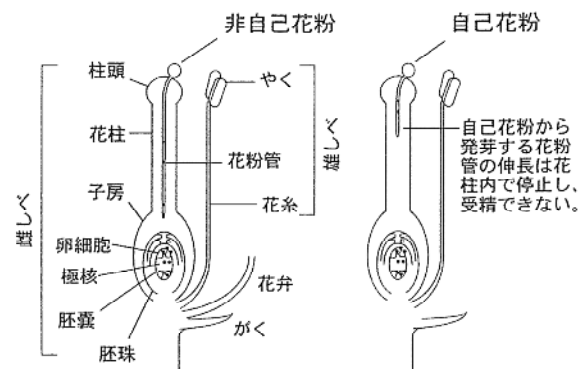


図1 植物の受精における自己認識(自家不和合性)



* Shigemi NORIOKA
 1956年2月13日生
 1984年大阪大学大学院理学研究科博士後期課程修了
 現在、大阪大学蛋白質研究所・化学構造部門、助教授、理学博士、生物化学
 TEL 06-6879-8618
 FAX 06-6879-8619
 E-Mail norioka@protein.osaka-u.ac.jp

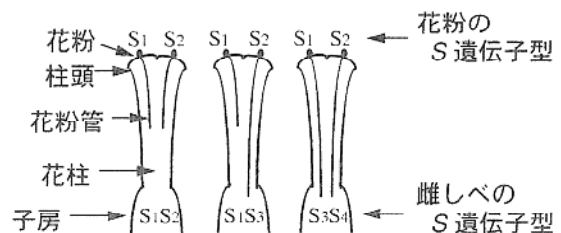


図2 自家不和合性とS遺伝子型

というのがより正確な表現である^{2,3)}。ところで、自家不和合性はS遺伝子の発現様式により孢子体型と配偶体型に大別されるが、話が複雑になるため本稿では配偶体型だけに焦点を絞って話を進めることにする(以下、配偶体型自家不和合性を単に自家不和合性と記述する。)

さて、自家不和合性は実際の植物の受精においてどのような現象として現れるのであろうか。花粉が雌しべの柱頭に受粉すると花粉は発芽して花粉管が雌しべの花柱内を子房に向かって伸びていく(図1)。花粉と雌しべのS遺伝子型が異なれば、花粉管は伸び続け子房に到達する。花粉の生殖核はこの花粉管の中を通過して子房の卵細胞と融合し受精が成立する。一方、花粉と雌しべのS遺伝子型が同じであれば、花粉管の伸長が雌しべの花柱内で停止し、子房に生殖核を送り込むことができず、受精には至らない(図1, 2)。

3. リボヌクレアーゼによる花粉管伸長阻害

1980年代になりナス科植物においてS遺伝子座にコードされ、雌しべで特異的に発現している分子量30Kのタンパク質が発見されたが、長らくその機能が不明であった。しかし、1989年崎山らはアミノ酸配列の相同性よりこのタンパク質がRNA分解酵素(リボヌクレアーゼ, RNase)であると予言し、のちに精製したタンパク質を用いて実証された⁴⁾。この発見により自家不和合性の現象が分子レベルで議論されるに至った。このRNaseはS遺伝子座にコードされていることからS-RNaseと呼ばれている。図3には筆者らが構造決定したニホンナシのS-RNaseのタンパク質構造を模式的に示している⁵⁾。

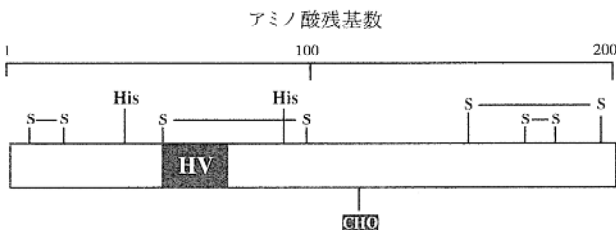


図3 ニホンナシS-RNaseの蛋白質構造。HisはRNA分解反応を触媒するヒスチジン残基、S-Sは2つのシステインの側鎖間で形成されるジスルフィド結合をそれぞれ示している。CHOはS遺伝子型の異なる7種類のニホンナシS-RNase(S₁~S₇-RNase)に共通に存在する糖鎖の位置を示している。約15残基のアミノ酸から成るHV(hypervariable)領域はS遺伝子型に対応して著しくアミノ酸配列が変化する領域で、花粉側S遺伝子産物に対する認識部位であると言われている。

S-RNaseは約200残基のアミノ酸から成る1本のポリペプチドで、2つのヒスチジン残基(His)がRNAを分解する触媒部位である。可変領域(HV領域)はS遺伝子型に対応して著しくアミノ酸配列が変化する領域で、花粉との自己・非自己を認識する部位であると考えられている。S-RNaseは花粉管の通り道である雌しべ花柱に大量に存在している。自己花粉の場合、花粉管内に侵入したS-RNaseが花粉管のRNA(mRNA, rRNA, tRNA)を分解し、蛋白質合成を阻害して花粉管の伸長が停止すると考えられている(図4)⁶⁾。しかし、S-RNaseが自己・非自己の花粉をいかに識別するのは現在でも解明されていない。というのも、世界中の多くの研究者の長年の努力にもかかわらず、S-RNaseと相互作用する花粉側認識物質が発見されないからである。

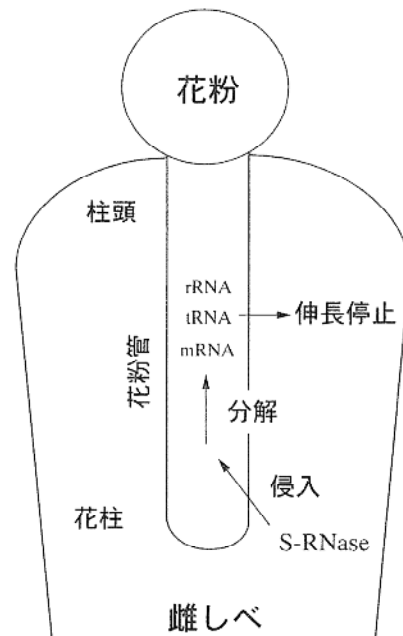


図4 S-RNaseによる花粉管伸長停止機構⁶⁾

4. S-RNaseによる自己・非自己花粉の認識機構

花粉側認識物質は果たしていかなるものであろうか。現在、最も有力な説はレセプター説とインヒビター説である⁷⁾。レセプター説は、花粉側認識物質が花粉管細胞壁に局在するS-RNaseのレセプターであるという説で、このレセプターは同じS遺伝子型のS-RNaseのみ花粉管内に取り込むことができる(図5)。その結果、同じS遺伝子型の花粉管のみ伸長が停止する。一方、インヒビター説は、花粉側

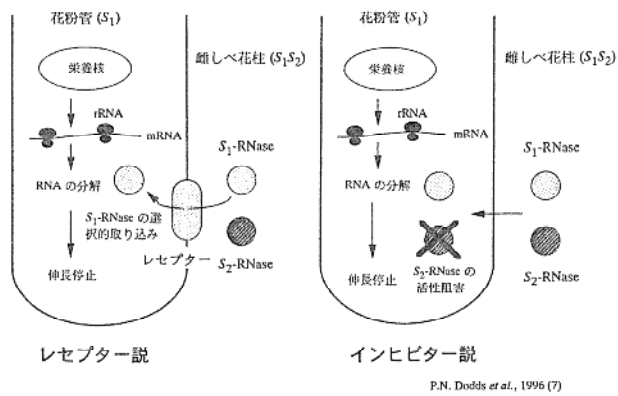


図5 S-RNaseによる自己・非自己花粉識別機構

認識物質がリボヌクレアーゼの活性を阻害するインヒビターであるという説で、S-RNaseはS遺伝子型に関係なく花粉管内に侵入してくるが、花粉管内に存在するインヒビターが異なるS遺伝子型のS-RNaseと結合し、S-RNaseのリボヌクレアーゼ活性を阻害するため、非自己花粉の花粉管は伸び続けることができる。一方、このインヒビターは同じS遺伝子型のS-RNaseの活性を阻害することができないため、自己花粉の花粉管のみ伸長が停止する(図5)。レセプター説、インヒビター説のどちらでも自家不和合性現象を説明できるが、どちらの説が正しいかについては現在も決定的な証拠は得られていない。あるいは、これらとは全く異なるメカニズムで自家不和合性を発現している可能性もある。

5. 農業界における自家不和合性の利用

自家不和合性は高等植物に広く分布し、71科250属以上がこの性質をもつと推測されているが、人によって栽培化された植物の多くは自家不和合性をもたず(自家和合性)、栽培化の過程で自家不和合性が淘汰されたものと考えられている。しかし、アブラナ科植物(キャベツ、ハクサイ、ダイコンなど)では、栽培品種も強い自家不和合性を示す。このような自家不和合性を示す農作物には一代雑種品種育種法という栽培方法がよく用いられ、収穫の増大に貢献している。これは、雑種が両親より旺盛な生育を示す現象(雑種強勢)を利用し、S遺伝子型の異なる品種を交互に植える栽培法である。この結果得られる種子は自家不和合性のためにすべて雑種で、この種子を農家が栽培するというものである。アブラナ科野菜の市販品種の大部分が一代雑種品種である。自家不和合性機構が明らかになり、自家不和合性に関係

している遺伝子のセンスやアンチセンスを導入したトランスジェニック植物が実用化されれば、自家不和合性・和合性的人為的改変が可能になるであろう。そうならば、自家和合性の農作物に対しても一代雑種品種育種法の適用が可能になると考えられる。

一方、果樹、特にニホンナシにおいては、自家不和合性のために農家の人々の多大な労力を必要としている。毎年4月の開花時期に人工受粉、即ち異なったS遺伝子型の品種の花粉を人為的に雌しべにつけていかなければならない。ニホンナシの場合は、アンチセンスの導入による和合性品種への改良が望まれている。

6. おわりに

ここ10年間の自家不和合性の研究は、専ら雌しべ側因子であるS-RNaseについて為され、S-RNaseの立体構造解析が現在進行中である。しかし、花粉側認識物質が発見されないという大きな問題を抱えている。S遺伝子型に対応する多型遺伝子の検出、S-RNaseに結合する花粉因子の検出、あるいは花粉側認識物質がS遺伝子座にコードされているという仮定のもとにS-RNase遺伝子からの遺伝子歩行が試みられてきたが、全く成果は得られていない。もっと斬新で独創的な検出法の開発が必要なのかもしれない。自家不和合性は非常に巧妙な植物の自己・非自己の認識機構である。動物とは異なり近親交配の回避が大きな問題となる植物は、リボヌクレアーゼという植物内に普遍的に存在する物質を巧みに利用して、非常に精巧な自己・非自己の認識機構を完成させ、近親交配を防いでいる。自家不和合性機構の解明は、農作物の育種法の改良という実用的な効果だけでなく、純粋な生物学として非常に重要である。なぜなら、動物が長い年月をかけて進化させてきた自己・非自己の認識反応である免疫システムと比較検討していけば、生物全体の自他認識の一般則を体系化できると考えられるからである。

参考文献

- 1) Darwin C. (1876)
Effect of cross and self fertilization in vegetable kingdom. John Murray, London
- 2) de Nettancourt, D. (1977)
Incompatibility in Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin

- 3) 崎山文夫 (1995)
雌蕊のリボヌクレアーゼと自家不和合性, 蛋白質, 核酸, 酸素, Vol.40, No.3, 293-303.
- 4) McClure, B. A., Haring, V., Ebert, P. R., Anderson, M. A., Simpson, R. J., Sakiyama, F., Clarke, A. E. (1989)
Style self-incompatibility gene products of *Nicotiana glauca* are ribonucleases. *Nature* 342, 955-957
- 5) Ishimizu, T., Shinkawa, T., Sakiyama, F., and Norioka S. (1998)
Primary structural features of rosaceous S-RNases associated with gametophytic self-incompatibility. *Plant Mol. Biol.* 37, 931-941
- 6) McClure, B. A., Gray, J. E., Anderson, M. A., Clarke, A. E. (1990)
Self-incompatibility in *Nicotiana glauca* involves degradation of pollen rRNA. *Nature* 347, 757-760
- 7) Dodds, P., Clarke, A. E., and Newbigin E. (1996)
A molecular perspective on pollination in flowering plants. *Cell* 85, 141-144

