

植物の自家不和合性： RNA分解とユビキチン化による自他識別

円谷 徹之，久保 健一，高山 誠司

自家不和合性は，被子植物にみられる自家受精を防ぐ機構である．多くの場合，自家不和合性は，多様性に富む多数のハプロタイプからなる一つの遺伝子座，*S*遺伝子座に制御される．*S*遺伝子座には，雌性，雄性*S*ハプロタイプ特異性決定因子がコードされており，これらの因子によって受精が起こるか否かが決定される．ナス科，バラ科などでは，雌性，雄性*S*ハプロタイプ特異性決定因子はそれぞれ単一のRNA分解酵素，*S*-RNaseと，複数のFボックスタンパク質，SLFである．自家受粉された花粉管では，自己*S*-RNaseによってRNAが分解し，花粉管伸長停止に至る．一方，他家受粉された花粉管では，複数のSLFがすべての非自己*S*-RNaseを協調して認識し，ユビキチン化を介した分解に至らしめ，花粉管伸長は停止することなく受精に至る．

1. はじめに

被子植物では，雄性配偶子である花粉が，雌性器官であるめしべ（雌蕊）の先端，柱頭に付着すると，花粉は発芽し，めしべ内に花粉管を伸長させて子房に到達し，花粉管から放出される精細胞によって卵細胞が受精して胚発生が進み，次世代の種子が形成される（図1）．多くの被子植物は，一つの花の中に，花粉を放出するおしべ（雄蕊）とめしべの両方を持つ両性花をつけるので，同一個体の花粉による受粉（自家受粉）が起きる可能性は他個体由来の花粉による受粉（他家受粉）のそれよりはるかに高い．しかし，多くの植物種は，自家不和合性（self-incompatibility）という自家受精を妨げる機構を採用していて，昆虫や風などにより運ばれてくる他個体由来の花粉による他家受精が優先的に起こる（図1）．この機構によって個体間の交雑が促進され，種内や集団内，個体内での遺伝的多様性が保

たれている¹⁾．

多くの場合，自家不和合性は，多数のハプロタイプを含む一つの遺伝子座（*S*遺伝子座）によって制御されている．*S*遺伝子座上には，*S*ハプロタイプ間で多型を示す少なくとも二つのタンパク質，雄性および雌性*S*ハプロタイプ特異性決定因子（雄性*S*決定因子および雌性*S*決定因子）

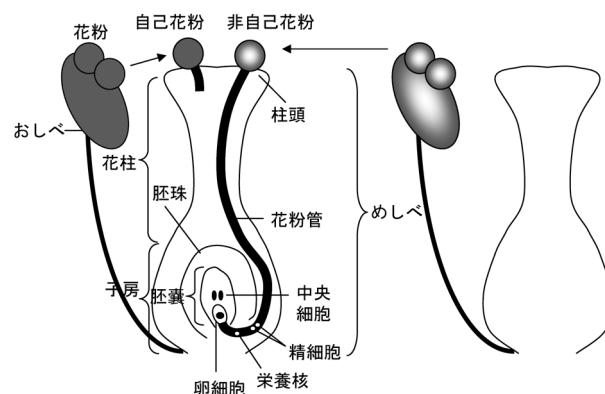


図1 被子植物の受粉，受精と，自家不和合性
花粉は，めしべの先端（柱頭）に付着すると，発芽して花粉管を伸長させる．花粉管中には一つの栄養核と二つの精細胞がある．花粉管が花柱中を通して胚嚢に到達すると，精細胞が放出され，そのうち一つは卵細胞と融合し，胚となり，もう一つは中央細胞と融合し，胚乳となる．このような被子植物特有の受精様式を重複受精と呼ぶ．自家不和合性を示す植物では，自家受粉した（自己）花粉の発芽や花粉管伸長が阻害され，他個体由来の（非自己）花粉によってのみ，正常な受精が起こる．

奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科（〒630-0192 奈良県生駒市高山町 8916-5）

Self-incompatibility in plants: RNA degradation and ubiquitination-mediated self-/non-self-discrimination

Tetsuyuki Entani, Ken-ichi Kubo and Seiji Takayama (Graduate School of Biological Sciences, Nara Institute of Science and Technology, 8916-5 Takayama, Ikoma 630-0192, Japan)

DOI: 10.14952/SEIKAGAKU.2015.870308

© 2015 公益社団法人日本生化学会

がコードされると考えられてきた (図2)。これらの因子が受粉しためしべあるいは花粉内において相互作用することにより、花粉が受け入れられるか、拒絶されるかが決定される。すなわち、花粉とめしべのSハプロタイプが同じであれば花粉はめしべに拒絶され、異なれば受け入れられる¹⁾。

これまでの研究によって、さまざまな植物種が、それぞれ独自の自家不和合性のシステムを採用してきたことが判明している。たとえば、アブラナ科植物では、雄性および雌性S決定因子は、それぞれペプチド性リガンドSP11 (SCRとも呼ばれる) と、その受容体キナーゼSRKであることが判明している¹⁻³⁾。柱頭上の細胞である乳頭上突起細胞の細胞膜に存在するSRKは、自家受粉が起こると、自己花粉由来の同じSハプロタイプのSP11を認識し、細

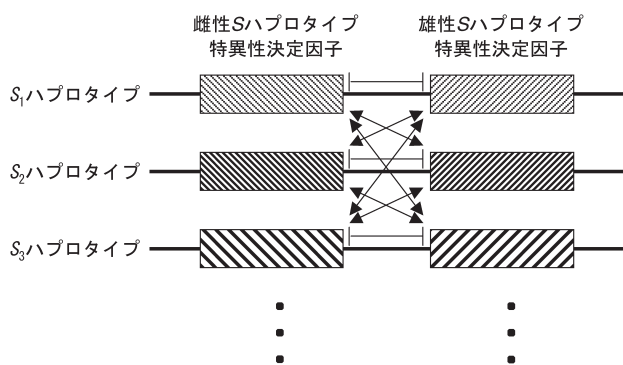


図2 予想されるS遺伝子座の構造
S遺伝子座は、多数のハプロタイプを持つことが知られている。それぞれのSハプロタイプには、複対立遺伝子間で多型を示す少なくとも二つの遺伝子、雌性および雄性Sハプロタイプ特異性決定因子をコードする遺伝子が座乗すると考えられてきた。これらはそれぞれめしべ、花粉で発現し、受粉後、これらの間で認識反応が起こって、同じSハプロタイプの花粉を拒絶し、異なるSハプロタイプの花粉を受け入れるものと予測される。

胞内リン酸化カスケードを介して、何らかの花粉を拒絶する反応を誘起していると考えられている (図3A)。また、ケシ科植物では、雄性および雌性S決定因子は、それぞれPrpSと呼ばれる受容体タンパク質とPrsSと呼ばれるペプチド性リガンドである。この場合は、自家受粉が起こると、柱頭から分泌されるPrsSが自己花粉表面の同じSハプロタイプのPrpSと結合し、カルシウムイオンの花粉細胞内への流入を引き起こし、アクチンの脱重合やアポトーシス様の細胞死が誘導されて、花粉管伸長停止に至る (図3B)⁴⁾。さらに、近年、雌雄同体動物のホヤにおける自家不和合性の制御因子について、報告がなされている。詳しくは、他の総説をご覧いただきたい³⁾。

2. 雌性S決定因子S-RNase

ナス科、バラ科、オオバコ科、アカネ科植物は、科を超えて同じ自家不和合性システムを共有している^{1,2,5)}。古くからこれらの植物の雌性S決定因子は、RNA分解活性を持つ分泌型糖タンパク質 (S-RNase) であることがわかってきた^{1,2,6)}。このことから、このタイプの自家不和合性は、S-RNase型自家不和合性 (S-RNase-based self-incompatibility) と呼ばれる。

S-RNaseは、約200アミノ酸からなる塩基性タンパク質であり、T2型RNaseスーパーファミリーに属するRNA分解酵素である。このファミリーの酵素には、RNase活性に必須な二つのヒスチジン残基があり、その周辺のアミノ酸配列がよく保存されている⁷⁾。S-RNaseには、これら活性中心とされる領域に加え、さらに三つの保存領域がある。これらの保存領域は、RNase活性や、高次構造の保持に必須な部位であろうとされている。加えて、ナス科植物のS-RNaseでは二つの、バラ科植物のS-RNaseでは一つの超可

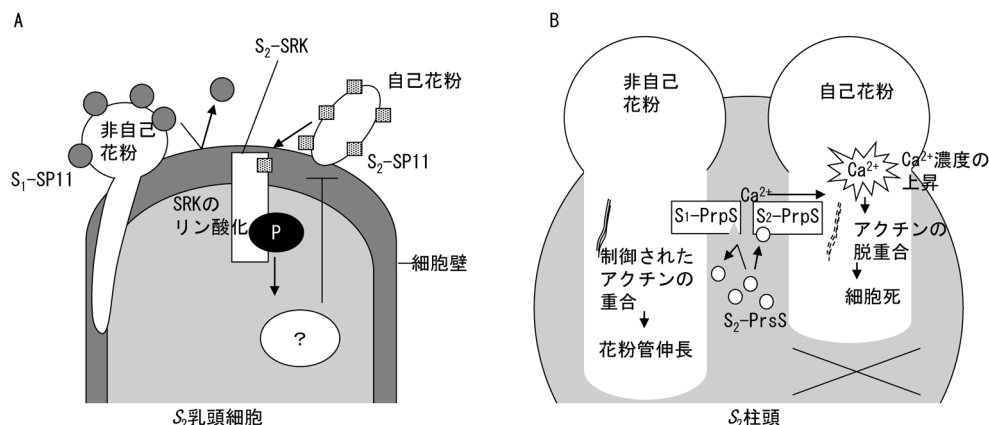


図3 アブラナ科、ケシ科植物の自家不和合性システム

(A)アブラナ科の自家不和合性。他家受粉時には柱頭表層細胞 (乳頭細胞) から水が供給され、乳頭細胞壁が緩んで花粉管が細胞壁の間を伸長していく。一方、自家受粉が起こると、花粉由来のリガンドSP11が、乳頭細胞で発現する受容体型キナーゼであるSRKの細胞外領域と結合する。この結合がトリガーとなって、SRKの細胞内キナーゼドメインの自己リン酸化が起こり、何らかの花粉を拒絶する反応が起こって、花粉の吸水、発芽、花粉管の乳頭細胞への侵入が阻害されると考えられる。(B)ケシ科の自家不和合性。自家受粉が起こると、柱頭から分泌されるリガンドPrsSが、自己花粉の受容体PrpSと結合し、花粉内へのカルシウムイオンの流入が起こり、アクチンの脱重合が起こって、最終的には細胞死に至る。

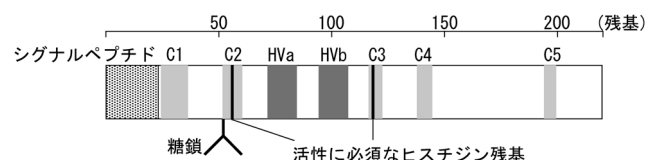


図4 ナス科植物のS-RNaseの一次構造

ナス科植物のS-RNaseのN末端側にはシグナルペプチドがあり、成熟型タンパク質中には二つの超可変領域 (HVa, HVb) と五つの保存領域 (C1~C5) がある。二つの活性に必要なヒスチジン残基がそれぞれC2, C3領域にある。糖鎖結合部位が1か所ないし数か所あるが、この図では保存された1か所のみを示した。

変領域があって、Sハプロタイプ特異性を決定づけると考えられている⁸⁾。S-RNase前駆体には、N末端側に、細胞外へ分泌されるためのシグナルペプチドがあり、成熟型S-RNase内には、1~5か所のN結合型糖鎖が結合する部位がある (図4)^{9, 10)}。

S-RNaseはめしべで特異的に発現し¹¹⁾、自己、非自己に関わらず花柱内を伸長中の花粉管に取り込まれることが、免疫電子顕微鏡観察によって明らかになっている¹²⁾。さらに、³²Pを取り込ませた花粉を受粉後、めしべ内の花粉管由来RNAをオートラジオグラフィーによって特異的に検出する方法で、自己花粉管内のRNAは分解されるが、非自己花粉管内ではRNA分解が起こらないことが観察されている¹³⁾。加えて、RNA分解活性に必要なヒスチジン残基を置換したS-RNase遺伝子を導入した植物の解析から、S-RNaseのRNA分解活性が、自己花粉の拒絶に必須であることが判明している¹⁴⁾。これらのことから、何らかの自他識別反応が、S-RNaseによる自己花粉管内のRNA分解のみを誘起していることが考えられたが、雄性S決定因子の正体が不明であった時点では、どのような自他識別反応が起こっているのかは、見当がつかなかった。

3. 雄性S決定因子SLF

我々は、バラ科の自家不和合性を示す植物、ウメ (*Prunus mume*) を用いて、雄性S決定因子をコードする遺伝子を、S-RNase遺伝子の周辺のゲノム領域から探索した。その結果、S-RNase遺伝子の下流0.5~1キロベース離れた位置に、花粉で発現するFボックスタンパク質をコードする遺伝子が見つかった。これを、S-locus F-box (SLF, SFBとも呼ばれる) と名づけた。SLFは、S-RNaseと同様に多型性を示した¹⁵⁾。時を前後して、オオバコ科植物のキンギョソウ野生種 (*Antirrhinum hispanicum*) や、バラ科植物アーモンド (*Prunus dulcis*)、セイヨウミザクラ (*Prunus avium*)、スミミザクラ (*Prunus cerasus*) からSLFが見いだされている¹⁶⁻¹⁸⁾。

Fボックスタンパク質は、SCF (SKP1-CUL1-F-box-RBX1) ユビキチンリガーゼ複合体の1構成因子として知られ、特異的基質タンパク質を認識する役割を担っている。Fボックスタンパク質に認識された基質タンパク質は、

SCFユビキチンリガーゼ複合体によってポリユビキチン化され、26Sプロテアソームによって分解される。Fボックスタンパク質のN末端には、Fボックスモチーフという、SKP1と相互作用するための配列が認められる¹⁹⁾。SLFにも同様のモチーフが存在するが、C末端側には既知の配列と相同な領域は見当たらない。

SLFが真に雄性S決定因子であるかを調べるためには、遺伝子導入実験が必要であるが、ウメは遺伝子導入が困難であることから、ウメを用いたSLFの機能証明はあきらめざるをえなかった。そこで、遺伝子導入可能なナス科の自家不和合性植物、ペチュニア (*Petunia hybrida*) を用いて、SLFの機能を調べることにした。

4. 協調的非自己認識システム

我々がペチュニアを用いたSLFの解析を始めたころ、他のグループからペチュニアの野生種の *Petunia inflata* でSLFの機能証明を行った報告がなされた²⁰⁾。この報告では、*PiSLF₂* (現在では *S₂-SLF1* と改名されている) と名づけられた遺伝子の産物が、雄性S決定因子として機能することが証明されたが、その複対立遺伝子産物間のアミノ酸レベルでの相同性 (86~100%) は、S-RNaseのそれ (45~80%) と比較してはるかに高く^{21, 22)}、しかも、異なるSハプロタイプなのにSLFが同一のアミノ酸配列を示す例も見つかり²¹⁾、これが果たして本当に雄性S決定因子として機能するのかについては、疑問視せざるをえなかった²¹⁾。そこで、この点に留意して、我々も独自にSLFの同定と機能解析を行った。

まず、保存性配列に対するプライマーを用いた網羅的な逆転写PCR (RT-PCR) によって、SLF様cDNAのクローニングを行った。驚いたことに、それぞれのSハプロタイプから、*S₂-SLF1* のオルソログと思われるcDNAを含む多数のSLF様cDNAがクローニングされた²¹⁾。その後、我々は、次世代シーケンサーによる発現配列タグ (EST) 解析により、それぞれのSハプロタイプのS遺伝子座領域には、16から20のSLFがコードされることを明らかにした²²⁾。他のグループからも、同様の結果が報告されている²³⁾。これらの遺伝子群はいずれも、花粉および花粉管で発現し、Sハプロタイプに連鎖していた。これらの遺伝子産物間の相同性は、50%以上と高い多型性を示し、S-RNaseのそれ (40%以上) と同等であった^{21, 22)}。

先に記したように、Fボックスタンパク質は、SCFユビキチンリガーゼ複合体の1構成因子として、特異的基質タンパク質をポリユビキチン化し、26Sプロテアソームによって分解せしめることが知られている¹⁹⁾。このことから、受粉した非自己花粉管内では、非自己S-RNaseがFボックスタンパク質であるSLFによって認識され、ユビキチン化を受けて分解されることによってRNAの分解が回避されると予測された。さらに、一つのSハプロタイプには多数のSLFが含まれることから、我々は、それぞれの

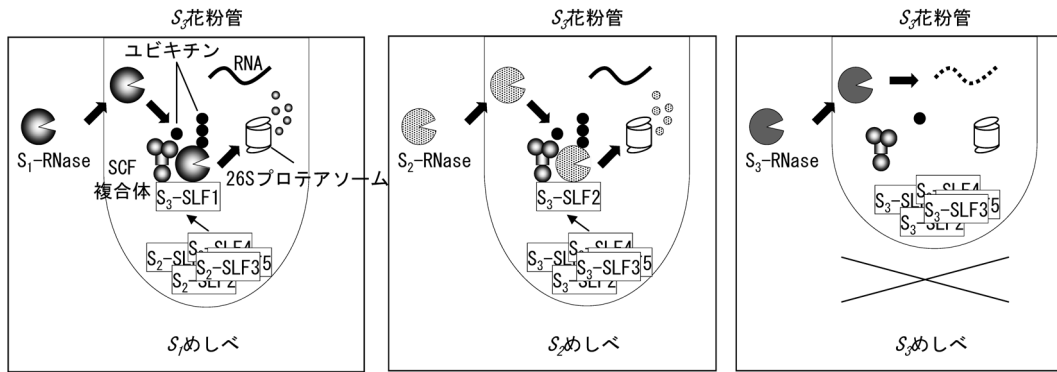


図5 協調的非自己認識モデル

花粉管中には、多数のSLFタンパク質が発現しており、それぞれがある特定の非自己S-RNaseを認識してユビキチン化していると考えられる。たとえば、 S_3 花粉管中の S_3 -SLF1は S_1 -RNaseを認識してユビキチン化し(左)、 S_3 -SLF2は S_2 -RNaseを認識してユビキチン化する(中)。このようにして、 S_3 花粉管中のすべてのSLFタンパク質は、協調してすべての非自己S-RNaseをユビキチン化していると考えられる。ユビキチン化されたS-RNaseは26Sプロテアソームで分解される。しかし、 S_3 花粉管中のどのSLFも、自己 S_3 -RNaseを認識、ユビキチン化できない。よって S_3 -RNaseは S_3 花粉管中のRNAを分解し、花粉管伸長停止に至らしめる(右)。

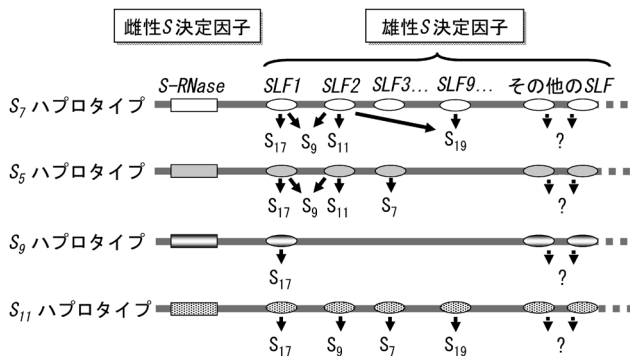


図6 形質転換体の解析から判明したSLFとS-RNaseの間の認識特異性

各SハプロタイプのS遺伝子座領域には、一つのS-RNaseと多数のSLFが座乗している。一つ一つのSLFは一つないし数個の非自己S-RNaseのサブセットを認識、不活性化(矢印で認識する組み合わせを示した)。未解析のその他のSLFは、他のS-RNaseの複対立遺伝子の産物を認識すると予測される。Science誌(www.sciencemag.org/)より許諾を得て加筆して転載(Kubo, K.-i., Entani, T., Takara, A., Wang, N., Fields, A.M., Hua, Z., Toyoda, M., Kawashima, S., Ando, T., Isogai, A., Kao, T.-h., & Takayama, S. (2010) Collaborative non-self recognition system in S-RNase-based self-incompatibility. Science, 330, 796-799)。

SLFが分担して非自己S-RNaseのサブセットを認識して分解し、全体としては複数のSLFが協調してすべての非自己S-RNaseを認識して分解するが、自己S-RNaseだけは認識できないというという仮説を考え、「協調的非自己認識システム(collaborative non-self recognition system)」と名づけた(図5)²¹⁾。この仮説を検証するために、遺伝子導入実験を行った。

それぞれのSLF様cDNAをさまざまなS遺伝子型のペチュニア個体に導入したところ、いくつかのSLFタンパク質は、一つないし数個の非自己S-RNaseのサブセットを認識、不活性化することを示す表現型が観察された(図6)。また、花粉で発現させたSLFタンパク質を用いて、花柱の

S-RNaseとの結合を検討した結果、SLFは、ある特定の非自己S-RNaseのサブセットと結合するが、すべての非自己S-RNaseを認識するわけではなく、さらに自己S-RNaseとは結合しないことが判明した。これらの結果は、「協調的非自己認識システム」を裏づけるものである²¹⁾。

5. ユビキチン化を介したS-RNaseの分解

次に、花粉よりSLFを含むSCF複合体(SCF^{SLF})を精製し、非自己S-RNaseをユビキチン化する活性を有するかを検証した。

FLAGタグ融合 S_7 -SLF2(FLAG: S_7 -SLF2)を花粉で過剰発現させるための導入遺伝子を持つペチュニアの花粉から、抗FLAG抗体を用いてFLAG: S_7 -SLF2を免疫沈降したところ、SCF複合体を構成する他の因子群SKP1, CUL1, RBX1に相当するタンパク質(それぞれPhSSK1, PhCUL1-P, PhRBX1)が共免疫沈降した²⁴⁾。同様の結果は、ペチュニア(*P. inflata*)のSLF1の解析からも得られている²⁵⁾。PhSSK1は、ペチュニアの交雑和合性に必須の因子として報告されている²⁶⁾。また、自家不和合性を示すトマト野生種(*Solanum pennellii*)において、PhCUL1-Pのオルソログと目されるSpCUL1は、同様に交雑和合性に必須であることが証明されている²⁷⁾。PhSSK1ノックダウン株とSpCUL1変異体は、非自己S-RNaseを発現するめしべとの交配において稔性の低下を示したが、機能的S-RNaseを持たないめしべとの交配では稔性低下を示さなかったことから^{26, 27)}、PhSSK1とPhCUL1-P/SpCUL1は非自己S-RNaseのユビキチン化にのみ機能することが示唆される。

共免疫沈降によりSCF^{S7-SLF2}を精製することができたので、これを用いてS-RNaseのユビキチン化アッセイを試みた。その結果、SCF^{S7-SLF2}は、非自己 S_9 、 S_{11} -RNaseをポリユビキチン化するが、非自己 S_5 -RNaseと自己 S_7 -RNaseに対するポリユビキチン化能を示さなかった(図7)。さら

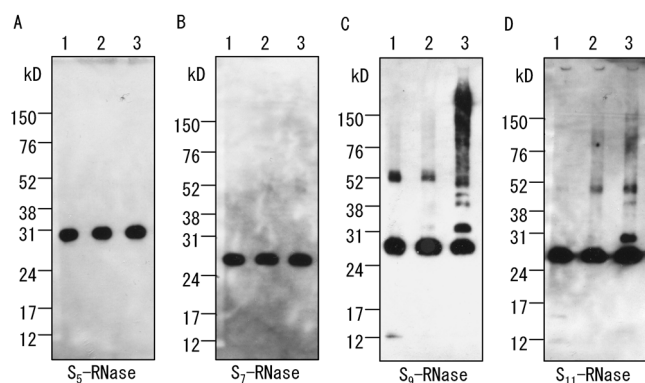


図7 SCF^{SLF}によるS-RNaseのユビキチン化

SCF^{S7-SLF2}の、S-RNaseに対するユビキチン化活性を検討した。免疫沈降により花粉から精製したSCF^{S7-SLF2}、S-RNase、ヒトE1, E2, ユビキチンを混和し、一晚28°Cで反応させ、イムノブロット法で抗S-RNaseを用いてS-RNaseを検出した。1: 未反応のS-RNase, 2: SCF^{S7-SLF2}を含まない反応 (ネガティブコントロール), 3: SCF^{S7-SLF2}を含む反応。SCF^{S7-SLF2}は、非自己S₉-RNase (C), S₁₁-RNase (D)をポリユビキチン化するが、非自己S₅-RNase (A)と自己S₇-RNase (B)はユビキチン化しない。Plant Journal誌 (onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-313X) より許諾を得て転載 (Entani, T., Kubo, K.-i., Isogai, S., Fukao, Y., Shirakawa, M., Isogai, A., & Takayama, S. (2014) Ubiquitin-proteasome-mediated degradation of S-RNase in a solanaceous cross-compatibility reaction. Plant J., 78, 1014–1021)。

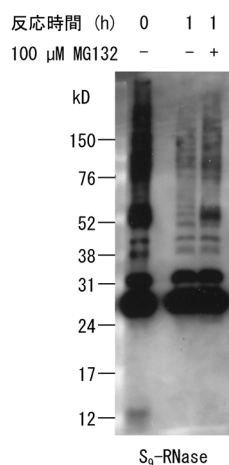


図8 ポリユビキチン化されたS-RNaseのプロテアソーム依存的な分解

図7に示した方法でポリユビキチン化したS₉-RNase (レーン左)を花粉抽出物と混和して28°Cで反応させると消失する (レーン中)が、この消失はプロテアソームインヒビター (MG132)を加えることによって遅延した (レーン右)。このことは、ポリユビキチン化したS₉-RNaseが26Sプロテアソーム依存的に分解されることを示す。Plant Journal誌 (onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-313X) より許諾を得て転載 (Entani, T., Kubo, K.-i., Isogai, S., Fukao, Y., Shirakawa, M., Isogai, A., & Takayama, S. (2014) Ubiquitin-proteasome-mediated degradation of S-RNase in a solanaceous cross-compatibility reaction. Plant J., 78, 1014–1021)。

に、この方法でポリユビキチン化されたS₉-RNaseは、花粉管抽出物の存在化で分解したが、その分解速度は、プロテアソーム阻害剤 (MG132)を加えることによって減衰

した (図8)。このことは、ポリユビキチン化S-RNaseは、花粉中の26Sプロテアソームにより分解されることを示す²⁴⁾。以上のことをまとめると、SCF^{SLF}は、26Sプロテアソームにより認識、分解せしめるために、ある特定の非自己S-RNaseのサブセットをポリユビキチン化していることが判明した。

最近、和合受粉時の花粉管内でのS-RNaseのポリユビキチン化を検出した報告がなされた²⁸⁾。さらに、実際の和合受粉時の花粉管内でのS-RNaseの量は、不和合受粉時のそれよりも少ないことが明らかとなっている²⁹⁾。これらの報告は、我々の研究結果を裏づけるものである。

6. おわりに

先に示したように、アブラナ科、ケシ科植物の自家不和合性における自他識別は、雄性と雌性のS決定因子間の、1対1の自己認識反応である。一方、我々が明らかにしたように、ナス科のペチュニアにおいては、多数のS-RNaseと多数のSLFの間で協調的非自己認識が行われていた。おそらく、多数の非自己S-RNaseすべてに対応できるように、SLFのコピー数と多様性を増やす方向で進化してきたのだろう。この自他識別システムは、多数の分子を使って非自己の分子を認識するという点で、脊椎動物の獲得免疫に似ているのかもしれない。

我々のこれまでの研究によって、ユビキチン-プロテアソーム系によるS-RNaseの分解によって、S-RNase型自家不和合性の自他識別反応が制御されていることが明らかになった。RNA分解酵素とユビキチン-プロテアソーム系が自他識別に直接関わる例は、他にはこれまでに報告がなく、植物は非常にユニークな自他識別機構を獲得、進化させてきたことになる。

その他に自家不和合性に関わる因子として、自家不和合性ハナタバコ (*Nicotiana glauca*, ナス科)のHT-Bと120Kと呼ばれるめしべで発現する分泌タンパク質がある。これらは、自己花粉の拒絶に必須であることが報告されている^{30, 31)}。さらに、ハナタバコでは、非自己花粉管内においてはS-RNaseが液胞様のオルガネラ内に隔離され、120Kはそのオルガネラの膜上に局在する。一方、自己花粉管内においては液胞様のオルガネラが崩壊して、S-RNaseが細胞質中に拡散する。加えて、HT-Bは花粉管に取り込まれるが、その後自己花粉管中ではHT-Bの分解が起こることから、液胞様のオルガネラの崩壊にHT-Bの分解が関与していることが提唱された³²⁾。しかしながら、HT-B, 120KがどのようにS-RNaseとSCF^{SLF}の間の自他識別に関わっているのかは不明であり、今後、解明が待たれる。

ウメ、アーモンドなどのサクラ属植物のS遺伝子座領域とその周辺領域には、4つのSLF様遺伝子 (SLFまたはSFB, SLFL1~3)が見出されているが、最もS-RNase遺伝子に近い位置にあるSLFに変異が入ると、自家不和合性が打破される。このことから、サクラ属植物では、S-RNase

とSLFは自己認識して、SLFがS-RNaseの分解を阻害している可能性が提起されている³³⁾。このことについて解明が進めば、S-RNase型自家不和合性が獲得されてきた進化の過程についての理解が深まることが期待される。

文 献

- 1) Takayama, S. & Isogai, A. (2005) *Annu. Rev. Plant Biol.*, **56**, 467–489.
- 2) Iwano, M. & Takayama, S. (2012) *Curr. Opin. Plant Biol.*, **15**, 78–83.
- 3) Sawada, H., Morita, M., & Iwano, M. (2014) *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **450**, 1142–1148.
- 4) Wilkins, K.A., Poulter, N.S., & Franklin-Tong, V.E. (2014) *J. Exp. Bot.*, **65**, 1331–1342.
- 5) Nowak, M.D., Davis, A.P., Anthony, F., & Yoder, A.D. (2011) *PLoS ONE*, **6**, e21019.
- 6) McClure, B.A., Haring, V., Ebert, P.R., Anderson, M.A., Simpson, R.J., Sakiyama, F., & Clarke, A.E. (1989) *Nature*, **342**, 955–957.
- 7) Kawata, Y., Sakiyama, F., Hayashi, F., & Kyogoku, Y. (1990) *Eur. J. Biochem.*, **187**, 255–262.
- 8) Ioerger, T.R., Gohlke, J.R., Xu, B., & Kao, T.-h. (1991) *Sex. Plant Reprod.*, **4**, 81–87.
- 9) Ishimizu, T., Mitsukami, Y., Shinkawa, T., Natsuka, S., Hase, S., Miyagi, M., Sakiyama, F., & Norioka, S. (1999) *Eur. J. Biochem.*, **263**, 624–634.
- 10) Ida, K., Norioka, S., Yamamoto, M., Kumasaka, T., Yamashita, E., Newbigin, E., Clarke, A.E., Sakiyama, F., & Sato, M. (2001) *J. Mol. Biol.*, **314**, 103–112.
- 11) Cornish, E.C., Pettitt, J.M., Bonig, I., & Clarke, A.E. (1987) *Nature*, **326**, 99–102.
- 12) Luu, D.-T., Xike, Q., Morse, D., & Cappadocia, M. (2000) *Nature*, **407**, 649–651.
- 13) McClure, B.A., Gray, J.E., Anderson, M.A., & Clarke, A.E. (1990) *Nature*, **347**, 757–760.
- 14) Huang, S., Lee, H.-S., Karunanandaa, B., & Kao, T.-h. (1994) *Plant Cell*, **6**, 1021–1028.
- 15) Entani, T., Iwano, M., Shiba, H., Che, F.-S., Isogai, A., & Takayama, S. (2003) *Genes Cells*, **8**, 203–213.
- 16) Lai, Z., Ma, W., Han, B., Liang, L., Zhang, Y., Hong, G., & Xue, Y. (2002) *Plant Mol. Biol.*, **50**, 29–42.
- 17) Ushijima, K., Sassa, H., Dandekar, A.M., Gradziel, T.M., Tao, R., & Hirano, H. (2003) *Plant Cell*, **15**, 771–781.
- 18) Yamane, H., Ikeda, K., Ushijima, K., Sassa, H., & Tao, R. (2003) *Plant Cell Physiol.*, **44**, 764–769.
- 19) Deshaies, R.J. (1999) *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, **15**, 435–467.
- 20) Sijacic, P., Wang, X., Skirpan, A.L., Wang, Y., Dowd, P.E., McCubbin, A.G., Huang, S., & Kao, T.-h. (2004) *Nature*, **429**, 302–305.
- 21) Kubo, K.-i., Entani, T., Takara, A., Wang, N., Fields, A.M., Hua, Z., Toyoda, M., Kawashima, S., Ando, T., Isogai, A., Kao, T.-h., & Takayama, S. (2010) *Science*, **330**, 796–799.
- 22) Kubo, K.-i., Paape, T., Hatakeyama, M., Entani, T., Takara, A., Kajihara, K., Tsukahara, M., Shimizu-Inatsugi, R., Shimizu, K.K., & Takayama, S. (2014) *Nat. Plants*, **1**, 14005.
- 23) Williams, J.S., Der, J.P., dePamphilis, C.W., & Kao, T.-h. (2014) *Plant Cell*, **26**, 2873–2888.
- 24) Entani, T., Kubo, K.-i., Isogai, S., Fukao, Y., Shirakawa, M., Isogai, A., & Takayama, S. (2014) *Plant J.*, **78**, 1014–1021.
- 25) Li, S., Sun, P., Williams, J.S., & Kao, T.-h. (2014) *Plant Reprod.*, **27**, 31–45.
- 26) Zhao, L., Huang, J., Zhao, Z., Li, Q., Sims, T.L., & Xue, Y. (2010) *Plant J.*, **62**, 52–63.
- 27) Li, W. & Chetelat, R.T. (2010) *Science*, **330**, 1827–1830.
- 28) Liu, W., Fan, J., Li, J., Song, Y., Li, Q., Zhang, Y., & Xue, Y. (2014) *Front. Genet.*, **5**, 228.
- 29) Boivin, N., Morse, D., & Cappadocia, M. (2014) *J. Cell Sci.*, **127**, 4123–4127.
- 30) McClure, B., Mou, B., Canevascini, S., & Bernatzky, R. (1999) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 13548–13553.
- 31) Hancock, C.N., Kent, L., & McClure, B.A. (2005) *Plant J.*, **43**, 716–723.
- 32) Goldraij, A., Kondo, K., Lee, C.B., Hancock, C.N., Sivaguru, M., Vazquez-Santana, S., Kim, S., Phillips, T.E., Cruz-Garcia, F., & McClure, B. (2006) *Nature*, **439**, 805–810.
- 33) Tao, R. & Iezzoni, A.F. (2010) *Sci. Hortic.*, **124**, 423–433.

著者寸描

●円谷 徹之 (えんたに てつゆき)



奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科研究員。博士 (バイオサイエンス)。

■略歴 京都府立大学農学部卒業。神戸大学大学院農学研究科修士課程修了。奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科博士課程修了。

■研究テーマと抱負 植物生理学、植物生化学、自家不和合性機構の解明を目指す。

■趣味 料理。

●久保 健一 (くぼ けんいち)



奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科博士研究員。博士 (工学)。

■略歴 1972年東京都生まれ。95年東北大学工学部卒業。2000年同大学院工学研究科博士課程後期修了。同年より独立行政法人農業生物資源研究所にて博士研究員。05年より奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科にて博士研究員。11年より長浜バイオ大学大学院バイオサイエンス研究科にて博士研究員。12年より現職。

■研究テーマと抱負 S-RNase型自家不和合性における非自己認識機構の分子メカニズムと分子進化に関する研究。新しく発見された非自己認識型の自他識別ですが、それが普遍的なメカニズムであることを明らかにしたい。

■ウェブサイト <http://bsw3.naist.jp/takayama/>

■趣味 読書。最近は特に1歳の娘といっしょに絵本を読むこと。

●高山 誠司 (たかやま せいじ)



奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科教授。農学博士。

■略歴 1981年東京大学農学部卒業。86年同大学院農学研究科博士課程修了。同年味の素(株)中央研究所研究員。95年奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科助教授。2006年より現職。

■研究テーマと抱負 細胞間情報学、植物の自家不和合性。

■ウェブサイト <http://bsw3.naist.jp/takayama/>

■趣味 旅行。