

(総説)

## 自家不和合性研究の最近の動向 —分子遺伝学的研究を中心にして— (II)

渡辺 正夫・日向 康吉

東北大学農学部植物育種学研究室  
〒981 仙台市青葉区堤通雨宮町1-1  
(1994年10月29日 受理)

Trends in the Research of Self-incompatibility (II)

Masao WATANABE and Kokichi HINATA

Laboratory of Plant Breeding,  
Faculty of Agriculture, Tohoku University  
1-1 Tsutsumidori-Amamiyamachi, Aoba-ku, Sendai 981, Japan

### IV. 胞子体型自家不和合性

#### i) アブラナ科植物の自家不和合性

アブラナ科植物の自家不和合性は胞子体的に機能する1遺伝子座S複対立遺伝子系によって説明されている<sup>(1)</sup>。胞子体型であるということから、2つのS遺伝子間には優劣性の関係が生じる。S遺伝子間では共優性の関係が一般的であるが、花粉側において優劣性を示すことが多い<sup>(2)</sup>。集団を交配実験によって調べると、S対立遺伝子は100以上になると考えられる<sup>(3)</sup>。このS遺伝子と対応した柱頭側のS遺伝子特異物質の存在が、免疫学的手法を用いて最初に確かめられた<sup>(4, 5)</sup>。柱頭タンパク質の等電点電気泳動分析から、このS遺伝子特異タンパク質は、それぞれS遺伝子に対応して異なった等電点を有する糖タンパク質で<sup>(6)</sup>、Sヘテロ個体における発現量はSホモ個体の約半分<sup>(7)</sup>、このS糖タンパク質は例外なくS遺伝子と行動をとる<sup>(7-9)</sup>。S糖タンパク質は開花数日前に発現が始まり、その発現の時期は自家不和合性の発現時期と一致していた<sup>(6)</sup>。こうした状況証拠から、S糖タンパク質がS遺伝子の産物であり、自家不和合性の認識反応に関連した第一候補であると考えられるようになった。このようにして、自家不和合

性とS糖タンパク質(SLG)との関係について様々な研究がなされるようになった。

最近の分子遺伝学研究から、自家不和合性に関連した遺伝子として4種類の相同性のある遺伝子が単離されている。そのそれぞれをSLG, SRK, SRA, SRBと呼ぶことにする<sup>(10)</sup>。そこで、これらの遺伝子やタンパク質それぞれについて説明をすることにする。

(1) SLG (S-glycoprotein, S-locus glycoprotein)

*Brassica campestris* の3つのS遺伝子系統からSLGタンパク質が単離されている。リジルエンドペプチダーゼなどを用いて切断して各断片のアミノ酸配列を決定し、それを再構成してSLG<sup>8</sup> (B.c)のアミノ酸の98%を決定した<sup>(11, 12)</sup>。3つのS遺伝子系統間のアミノ酸配列を比較すると、非常に類似しており、これらが同じ遺伝子座の対立遺伝子であると考えられた。また、これらの糖タンパク質の糖鎖はアスパラギン結合型で、AタイプとBタイプの2種類があり、AタイプとBタイプの比率はSLG間で非常に類似していた<sup>(13)</sup>。また糖鎖の構造は、SLG間で違いが見られないので、100を越すSLGの特異性は糖鎖ではなくタンパク質部分にあると考えるのが自然であろう<sup>(11, 12)</sup>。

現在までに、自家不和合性系統の *B. oleracea* において7つの *SLG*<sup>(14-19)</sup> が、*B. campestris* において3つの *SLG*<sup>(20, 21)</sup> が、*B. napus* において2つの *SLG*<sup>(22, 23)</sup> の cDNA あるいはゲノム DNA がクローニングされている。これら、13の *SLG* を分類すると2つのグループに分けられる。第1のグループは花粉側において優性である *SLG* で、*SLG*<sup>8</sup>(*B.c.*), *SLG*<sup>9</sup>(*B.c.*), *SLG*<sup>12</sup>(*B.c.*), *SLG*<sup>6</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>13</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>14</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>22</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>29</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>910</sup>(*B.n.*), *SLG*<sup>14</sup>(*B.n.*) が含まれ、もう1つのグループは、花粉側で劣性である *SLG* で、*SLG*<sup>2</sup>(*B.o.*), *SLG*<sup>5</sup>(*B.o.*) が含まれる。それぞれのグループ内での相同性は、78-90%と高いのに対して、グループ間の相同性は65%になる。カルボキシル末端側に11個の完全に保存されたシステイン残基があり、*SLG* の立体構造に関して重要な役割を果たしていると考えられる<sup>(12, 15)</sup>。*SLG* 間でアミノ酸配列の変異の大きい部分は、180-200, 250-280番目あたりの残基であった<sup>(20)</sup>。これらの部分は比較的親水性が高く、*SLG* の特異性に関連した部分なのかもしれない<sup>(12, 15)</sup>。

データベース検索から、*SLG* が2種類の動物タンパク質と低い値ではあるが相同性が見られた。1つは表皮成長因子の一群のタンパク質であり<sup>(11)</sup>、もう1つは von Willebrand 因子の前駆体やコラーゲン VI を含んだ動物糖タンパク質の一群である。後者とは、アミノ酸配列や糖修飾を受ける位置が共通しているだけでなく、システイン残基が集中しているドメインも相同性が高かった<sup>(24)</sup>。さらに最近、ニンジンの培養細胞から分泌されているタンパク質の cDNA が単離され、そのアミノ酸配列が *SLG* と高い相同性があった。アミノ酸レベルで相同性が高いだけでなく、分子量が 50-60kDa であること、タンパク質のアミノ末端に寄った方に糖鎖の付加される位置があること、カルボキシル末端側にシステイン残基が集中していることにおいても相同性が高かった<sup>(25)</sup>。以上のことから、*SLG* 様遺伝子は他科の植物にも存在し、アブラナ科植物では、自家不和合性に関与するようになったと考えられる。

*SLG* の cDNA をプローブにして *Brassica* のゲノムをサザン分析すると *S* 対立遺伝子間で多数のバンドが多型として観察され<sup>(3, 14, 26)</sup>、そのうちの幾つかのバンドがクローニングされている<sup>(26, 27)</sup>。こうした数多く検出されるバンドから、*SLG* の cDNA の 3' 下流域の非翻訳領域をプローブにすることで、

*SLG* のゲノムクローンが単離されている<sup>(26, 27)</sup>。*B. oleracea* と *B. campestris* のいずれの *SLG* のゲノムクローンにおいてもイントロンはない<sup>(26, 28)</sup>。*SLG* の 189番目のセリン残基がリン酸化されている可能性があり、このリン酸化が不和合性反応において重要な役割を果たしていると言われている<sup>(28)</sup>。*B. oleracea* を材料にして、*SLG*<sup>6</sup> の cDNA をプローブとして、ハイブリするクローンの RFLP 地図上の位置が決定され、3つの遺伝子座の連鎖群が形成されていることが示されている。こうした *S*-multigene family がすべて発現して自家不和合性に関係しているのか、あるいは単に祖先型の遺伝子座から tandem に重複を重ねて増えたものなのかを明らかにするためには、さらに詳細な分子レベルでの分析が必要になるのであろう<sup>(29)</sup>。

最近、ゲノム DNA を鋳型にして *SLG* を増幅させ、その増幅産物を制限酵素で切断することによって生じた多型性によって、*S* 遺伝子型を決定する方法が確立された。この方法によって決定された遺伝子型は、花粉管の侵入・不侵入によって決定された *S* 遺伝子型と完全に一致していた。このことによって、より簡便に *S* 遺伝子型を同定することが可能となった<sup>(30)</sup>。さらにこの手法を既存の多数の *S* 遺伝子ホモ系統や市販品種に応用した場合にも、そのバンドパターンは *S* 遺伝子型と一致していた<sup>(31, 32)</sup>。

*SLG* の転写産物と翻訳産物は、未熟な蕾の柱頭には検出されず、成熟した柱頭表面の乳頭細胞にのみ発現が観察される<sup>(26, 33, 34)</sup>。*SLG* に対する抗体を用いて電子顕微鏡観察を行った結果、*SLG* は、小胞体で形成され、ゴルジ体でプロセッシングを受け、ベシクルとなって分泌され<sup>(35, 36)</sup>、成熟した乳頭細胞の細胞壁に蓄積されるようである<sup>(35, 37)</sup>。

花粉側で劣性の *S* 対立遺伝子である *SLG*<sup>2</sup> の転写産物には2種類あり、1つは分泌型であって、もう1つは膜結合型のものであった。*SLG* 遺伝子に由来する膜結合型の *SLG* は花粉側で劣性な *S* 遺伝子にのみ検出され、優性な *S* 遺伝子には検出されなかった<sup>(38)</sup>。このことから、花粉側での *S* 遺伝子の優劣性と *SLG* の構造とは関連があるのかもしれない。

自家和合性の *B. oleracea* と *B. napus* から *SLG* の cDNA が単離された<sup>(39, 40)</sup>。*B. oleracea* から単離された *SLG*<sup>8</sup> の発現は、自家不和合性系統の *SLG* の発現パターンと同一であった。さらに、抗体を用いた F<sub>2</sub> の分析から *SLG*<sup>8</sup> の分離は、自家和合性の表現型の分離と完全に一致していた。この *SLG*<sup>8</sup>

のアミノ酸配列は、花粉側で劣性の *SLG* と高い相同性を示した<sup>(39)</sup>。自家和合性 *B. napus* からの *SLG* の単離は、2つの研究室で行われた。まず第1の実験では、単離された *SLG*<sup>A10</sup> は優性の *SLG* と高い相同性を示した。ただ、この系統の *SRK* は機能を失っていた(後述)<sup>(40)</sup>。もう1つの実験では、優性グループと劣性グループの2つの *SLG* (*SLG*<sup>WS1</sup>, *SLG*<sup>WS2</sup>) が単離されている。*SLG*<sup>WS1</sup> の発現量の方が *SLG*<sup>WS2</sup> の発現量よりも多かった<sup>(41)</sup>。以上のことから、*S* 遺伝子座における突然変異から生じた自家和合性の場合、*SLG* の変異というよりは *SRK* (後述) の変異の方が多いのかもしれない。それに対して、*SLG* の発現量が直接自家和合性と関連しているという報告もある<sup>(42)</sup>。この *SLG* の発現量を減少させる遺伝子は、*S* 遺伝子座とは連鎖していない、劣性の遺伝子であり、*scf1* 遺伝子と名付けられている。この *scf1* 突然変異は、分泌型の糖タンパク質である *SLG*, *SRA*, *SRB* の発現量を減少させ、膜結合型の *SRK* の発現量には影響を与えなかった。このことから、この *scf1* 遺伝子は、分泌型の糖タンパク質遺伝子に対する *trans* の転写因子ではないかと考えられている<sup>(43)</sup>。

自家不和合性において、*SLG* がどのように機能しているかということについて、現状では深い考察はできないが、1つの可能性として、その存在部位が細胞壁であることから、花粉側からの認識物質と結合し、それを細胞膜上の *SRK* に伝達するようなことが想像される。

## (2) *SRK* (S-receptor kinase)

トウモロコシからセリン/スレオニン型のレセプタープロテインキナーゼ遺伝子がクローニングされ、その細胞外ドメイン(レセプタードメイン)のアミノ酸配列と *Brassica* の *SLG* との間に高い相同性があることが示された<sup>(44)</sup>。この膜結合型のプロテインキナーゼの機能は明らかになっていないが、一般的にプロテインキナーゼは細胞内の情報伝達に関して重要な役割を果たしている<sup>(45-47)</sup>。この報告は、アブラナ科の *SLG* の機能を示唆した最初のものであった。この報告後すぐに、*B. oleracea* *S*<sup>6</sup> 系統から *SRK*<sup>6</sup> がクローニングされた。その構造は *SLG*<sup>6</sup> と 89% 相同性のある細胞外ドメインに続いて、疎水性の高い膜貫通領域につながり、プロテインキナーゼの触媒ドメインと結合したものであった。*SRK* の遺伝子は7つのエクソンからできており、細胞外ドメインの終わりである第1イントロンの中と第7エクソンの終わりに合計2つの終止コドンがあり、alternative なスプライシング

が行われている可能性がある<sup>(48)</sup>。最近、大腸菌内で発現させた融合タンパク質において、この *SRK* にキナーゼ活性があることが示され、セリンとスレオニン残基が自己リン酸化されることが確かめられている<sup>(49, 50)</sup>。

*SLG* と *SRK* はいずれも *S* 遺伝子座上にあり、パルスフィールド電気泳動実験から、*SLG* と *SRK* の物理的距離は 220kb から 350kb であることが示された。*B. oleracea* の2つの *S* 遺伝子系統を分析したところ、*S* 遺伝子座全体にわたって高い多様性が見られた<sup>(51)</sup>。つまり、*S* 遺伝子座上には2つの遺伝子があることとなり、*SLG* と *SRK* は組換わることがなく、それぞれの *S* 対立遺伝子型に特異的なものとなる。こうしたことから、この自家不和合性に関連した *S* 対立遺伝子 (*S*-allele) を *S* ハプロタイプ (*S*-haplotype) と呼ぶ方がいいのではないかという提唱がなされている<sup>(51, 52)</sup>。ハプロタイプという概念は、ヒトにおける組織適合性複合領域 (Major Histocompatibility Complex: MHC) においてよく使われている。この遺伝子はヒトにおいて自己認識に働き、自家不和合性とその多様性に関してよく対比されている。

自家不和合性の *B. campestris* の *S*<sup>9</sup> 系統から *SLG*<sup>9</sup> と *SRK*<sup>9</sup> の遺伝子が単離された。*SRK*<sup>9</sup> の細胞外ドメインと *SLG*<sup>9</sup> の相同性は、98.4% と非常に高い値を示していることから、*SLG* と *SRK* のレセプタードメイン間において、何らかの相互作用をもたらすような機構があるのかもしれない。*SRK*<sup>9</sup> の細胞内のキナーゼドメインは、セリン/スレオニン型キナーゼであった。*B. oleracea* と同様に、*SLG* と *SRK* の行動は、*S* 遺伝子の分離と完全に一致していた<sup>(21)</sup>。

*B. campestris* から *S* 遺伝子を導入して作出した自家不和合性の *B. napus* から PCR 法を用いて *SRK*<sup>910</sup>, *SRK*<sup>A14</sup> が単離されている<sup>(49, 53)</sup>。これらの *SRK* の *S* ドメインをデータベースで相同性検索を行うと、immunoglobulin superfamily と部分的ではあるが相同性がみられた<sup>(53)</sup>。immunoglobulin superfamily には IgG をはじめとする抗体分子、MHC 関連遺伝子、各種成長因子に対するレセプターなどが含まれ、ヒトにおける自己認識、情報伝達に関して重要な役割を果たしている。この点で自家不和合性に関連がみられることが何らかの意味のあることなのかは、現在のところ不明である。一方、自家和合性の *B. napus* から単離した *SRK* は *S* ドメインの 3'

末端に近いところに1塩基の欠失が生じていた。この欠失によりフレームシフトが起き、その結果としてSRKの翻訳産物が短くなり、自家和合性になったと考えられる。このことから、機能し得るSRKが柱頭に発現することが、自家不和合性の発現には重要な役割を果たしているのかもしれない<sup>(40)</sup>。

自家和合性の*B. oleracea*を材料にして、その和合性がS遺伝子座上の突然変異であることが明らかになっている。SLGの発現は自家不和合性のものと同程度であるが、SRKの発現は全く見られない。さらにSRKについて詳細に検討したところ、SRKの第1,2エクソンが欠失した構造をしていた。同様な自家和合性系統が*B. campestris*においても見いだされている。以上のことから、自家不和合性反応にはSRKを介した情報伝達のカスケードが重要な役割をしていると考えられる<sup>(54)</sup>。

*B. oleracea*のS<sup>29</sup>系統のゲノムライブラリーをSRKのキナーゼドメインをプローブにしてスクリーニングしたところ、175の陽性クローンが検出され、そのうちの6個について解析が行われている。そのうちの1つはpseudo geneであって、残りは機能するキナーゼ遺伝子をコードしていた。この5個のキナーゼ遺伝子のうち、3個はSLG<sup>29</sup>とクロスハイブリするので、このキナーゼ遺伝子の上流にSLGと相同性のあるレセプタードメインがあるものと考えられる。このことは、*Brassica*のゲノム中にSLGと相同なものが多数存在し、S-multigene family (S多重遺伝子族)を形成しているという従来からの報告<sup>(127)</sup>に続き、レセプター型のプロテインキナーゼにおいても多重遺伝子族を構成している可能性を示唆している<sup>(55)</sup>。

*B. oleracea*の柱頭cDNAライブラリーから、I型のセリン/スレオニン型のプロテインフォスファターゼ遺伝子(BoPP1)が単離されている<sup>(56)</sup>。自家不和合性とプロテインフォスファターゼの関係を明らかにするために、プロテインフォスファターゼの阻害剤を用いた実験が2つの研究室で行われている。1つは、阻害剤であるokadaic acidを開花したばかりの花の花柄から吸収させると、自家不和合性が完全に打破されたというものである。そのとき、S遺伝子型によって、打破される阻害剤の濃度は異なっていた。不和合組み合わせでも和合組み合わせでも、高濃度で処理を行うと、花粉管は子房に到達する前に伸長を停止してしまった<sup>(57)</sup>。それに対して、もう1つの実験は先のと異なる結果を示した。4つの異なるS遺伝子

型の個体の開花した花に対して、阻害剤としてokadaic acidとmicrocystinを処理したところ、自家不和合性反応に対しては何の影響も与えなかった。しかし、開花直前の花に対して同様の処理を行うと、自家受粉した花粉管の侵入が観察された<sup>(58)</sup>。

こうした一連の実験結果から、SRKが自家不和合性の自己花粉と非自己花粉の柱頭表面での認識に関連し、その反応に引き続いて起きる花粉管の侵入・不侵入に関連していることが考えられる。SLGとSRKのレセプタードメインが非常に高度に保存されていることから、SLGとSRKが認識物質として活性型になるときに機能的に相互作用をしているか相互に補完しているのではないかと考えられる。さらに、柱頭にSRKとBoPP1がともに存在することから、自己花粉の伸長の停止は柱頭中でのSRKの活性化とそれに引き続いて起こる何らかのタンパク質のリン酸化によって起こり、プロテインフォスファターゼがそうしたタンパク質を脱リン酸化することによって非自己花粉管の侵入が起きることが考えられる。

最近、このようなレセプター型のプロテインキナーゼ遺伝子がアラビドプシスやトウモロコシからも数多く単離されている<sup>(59-65)</sup>。高等植物の細胞間の情報伝達において、こうしたレセプター型のプロテインキナーゼはそれぞれが異なった、また重要な機能を果たしているものと考えられる。

(3) SRA (S-related glycoprotein A: NS-glycoprotein, S-locus related protein 1) とSRB (S-related glycoprotein B: S-locus related protein 2)

*B. campestris*の柱頭タンパク質を分析しているうちに、アミノ酸配列がSLGと類似しているが、それと等電点が異なる別の糖タンパク質が同じ柱頭に存在していることが分かった。このタンパク質の分子量は約50kDaであり、SLGと同じ糖鎖を持っていた。この糖タンパク質はS遺伝子が違っても同じ等電点6.92であり、NS糖タンパク質と名付けた(ここではSRA<sup>1</sup>(B.c.)とした)<sup>(66)</sup>。このタンパク質のアミノ酸配列は次に述べる*B. oleracea*のSRA(B.o.)と88%の相同性があり、同種類のものと思われる<sup>(67)</sup>。

*B. oleracea*においては、S<sup>22</sup>ホモ個体から1つのcDNAクローンが単離され、SLR1と名付けられた(ここではSRA(B.o-S<sup>22</sup>)とする)<sup>(16)</sup>。このクローンの塩基配列はSLG<sup>22</sup>(B.o)の配列とよく似ていたが、サザン分析の結果SLGや不和合性のS遺伝子

とは独立に遺伝した<sup>(6,8)</sup>。SRA は SLG と同じように柱頭の乳頭細胞壁に集積し、SLG 同様成熟柱頭に特異的に発現する。SRA はアブラナ科の多くの種に分布し、分子量に種間差異があるが、種内変異はなかった<sup>(6,9)</sup>。B. oleracea の S<sup>2,9</sup>、S<sup>6,3</sup> 系統でも同様な遺伝子が単離され、SRA はハプロイドゲノムあたり 1 コピーであった<sup>(17, 70)</sup>。

種内における SRA の変異を調べるために、B. campestris の S ホモ個体多数系統の柱頭を IEF 電気泳動し、SRA<sup>1</sup> (B.c) に対する抗体を用いて検出した。SRA は等電点の高い方から低い方に等間隔に順次薄くなる梯子状のバンドとして観察される。最も強く検出されるバンドの等電点の違いから少なくとも 4 つのパターンに分類された。このうち 2 つのパターンのものの交配実験を行うと、これらは対立遺伝子によって支配され、その座位は SLG と独立であった(これらを SLR1 と記すとこの遺伝子が対立遺伝子を示すのか異なった遺伝子座の遺伝子を示しているのか混乱を招きやすいので、等電点に従って 4 つの対立遺伝子を SRA<sup>1</sup>、SRA<sup>2</sup>、SRA<sup>3</sup>、SRA<sup>4</sup> と表すことにする)。SDS-PAGE でみると、この 4 つの SRA の分子量は同じであった。SRA と SLG について分離する系統を用いて、不和合性花粉管行動に関する遺伝実験を行った結果、認識反応は SLG 遺伝子によって説明され、SRA 遺伝子は自家不和合性に直接的には関係していなかった<sup>(71)</sup>。SRA<sup>1</sup> (B.c) と SRA<sup>3</sup> (B.c) の cDNA はクローニングされており、90% 以上の高い相同性があった<sup>(6,7, 72)</sup>。

SRA とハイブリするゲノム DNA クローンが自家不和合性の Arabidopsis thaliana, B. napus などにも存在している<sup>(16)</sup>。そのうち、A. thaliana に存在する SRA 様遺伝子が単離されている。この遺伝子は AtS1 と呼ばれ、蕾で特異的に発現していた<sup>(73)</sup>。

さらに、S 遺伝子に関連するもう一つのクローン、SRB (原著では SLR2) が B. oleracea の劣性対立遺伝子 S<sup>2</sup>、S<sup>5</sup> を持つ系統から単離され、塩基配列がわかった。SRB 遺伝子は SRA 遺伝子と緊密に連鎖しており、SLG とは独立であった。異なった S 遺伝子系統から単離された SRB (B.o-S<sup>2</sup>) と SRB (B.o-S<sup>6</sup>) の塩基配列の相同性は 98% であった。ノーザンブロット分析を行うと劣性の S 対立遺伝子を持った S<sup>5</sup> や S<sup>1,5</sup> 植物体における SRB の発現量は、優性の S 対立遺伝子を持った S<sup>6</sup> や S<sup>1,4</sup> の約 3.5 倍であった。SLG と SRA に対する SRB の塩基配列の相同性や RFLP のパターンから判断すると、SRB は

SRA よりも SLG に近いのかも知れない<sup>(74)</sup> 別の研究グループにおいても、同様のクローンが S<sup>5</sup> 系統から単離されているが、先の報告とは塩基レベルで完全に一致していなかった<sup>(75)</sup>。これらの遺伝子が対立遺伝子になっているかどうかは現在のところ不明であり、SRA よりも多様性に富んでいるのかどうかといった点は、今後の検討課題である。ただ、この SRB は劣性の SLG と高い相同性があり、進化的観点からそれらの関係に興味を持たれている。

SLG, SRK に対する高い相同性にも関わらず、SRA も SRB もそれらの機能は明らかになっていないが、こうした遺伝子は、受粉反応において何らかの基本的な過程に関連している可能性が考えられている。

#### (4) SLG, SRK, SRA, SRB 遺伝子間のアミノ酸配列の比較

SLG, SRK, SRA, SRB のアミノ酸塩基配列を並べて比較すると、相同性の程度から 4 グループに分けられる。第 1 グループは、先に述べた優性の SLG のグループに SRK<sup>3</sup> (B.c), SRK<sup>6</sup> (B.o), SRK<sup>9,10</sup> (B.n), SRK<sup>A1,4</sup> (B.o) を加えたものからなり、SLG (D) (優性 SLG グループ) とした。第 2 グループは、前出の劣性 SLG グループに SLG<sup>S</sup> (B.o), SRK<sup>2</sup> (B.o) からなり、SLG (R) (劣性 SLG グループ) とした。第 3 グループと第 4 グループには、それぞれ、SRA と SRB (B.o) が分類された。

C 末端側に位置する全部で 12 箇所のシステイン残基のうち 11 箇所が、これらの 4 グループの間で完全に保存されている。さらに、これら 11 箇所のシステイン残基付近のアミノ酸も比較的保存されていた。他に、17 ~ 198 残基に位置する 11 箇所の比較的保存されている部位が存在していた。また、200 ~ 275 残基に位置するアミノ酸は、4 グループの間でかなり変異に富んでいた。こうした保存領域は、こうしたタンパク質がそれぞれのグループに分化する過程において、これらタンパク質グループの機能、あるいは立体構造を維持するために必要なのであろう。

SLG と SRK は連鎖している<sup>(18, 21, 48)</sup>。SRA と SRB も連鎖している<sup>(74)</sup> が、SLG, SRK とは独立である<sup>(16, 71)</sup>。

SRA は、変異が少ないことに加えて、その他の遺伝子と相同性が低いために、S 遺伝子群の祖先と考えられる。また、SRK と似た塩基配列を持ち、プロテインキナーゼと推測されている遺伝子が、トウモロコシやアラビドプシスにおいて知られていることから、SRK 様遺伝子が高等植物の中で広く原型として存在

しているとも考えられる。さらに、遊離型の *SLG* は、膜結合型の *SRK* から生じたものであるという主張もある<sup>(3,8)</sup>。しかしながら、細胞代謝系や自家不和合性認識反応におけるこれらの遺伝子産物の機能に関する情報がまだ十分ではない。

現段階で、こうした点に関して整理してみると、*SLG*, *SRK* のレセプタードメイン、*SRA* および *SRB* を比較すると、最初に *SRA* が他と分化し、ついで、*SRB* が分化し、最後に *SLG*, *SRK* の対立遺伝子の分化が起きたように思われる。*SLG*, *SRK* の対立遺伝子の分化は種分化以前に起こったと考えられる。*SLG*, *SRK* の突然変異率が他の遺伝子と同様であると仮定すると、*SLG*, *SRK* が分化したのは、5千万年ぐらいだろうと推定された。*SRA* の対立遺伝子の分化は、*SLG*, *SRK* から比べるとごく最近起こったようである。以上のことを整理すると、現状での考え方としては自家不和合性の成立には *S* 遺伝子座上における *SLG*, *SRK* を含む *S* ハプロタイプの形成、*SLG*, *SRK* の対立遺伝子の分化が前提となるのであろう<sup>(7,6)</sup>。このような系統発生的な検討が今後、さらに行われることが期待される。

#### (5) 花粉と葯における *S* 遺伝子産物

自家不和合性認識反応は、花粉と柱頭の *S* 遺伝子が一致したときに起こる。従って、*S* 遺伝子に由来する物質が花粉に存在することが予想される。この花粉側の物質は、*SLG* か *SRK* の産物のどちらかか、または、*S* 遺伝子座に存在していて、*SLG* や *SRK* と密接に連鎖している別の遺伝子の産物であるか、2つの考え方がある。胞子体型の自家不和合性の場合、この物質は、花粉母細胞が減数分裂する以前に産生されるか、あるいは、それより後に胞子体である葯壁で産生され、花粉に運ばれるものと考えられる。このような可能性は、いくつかの論文で議論され<sup>(7,7,7,8)</sup>、*S* 特異物質の探索が研究の1つの中心課題となっている。

いくつかの組み合わせのプライマーを用いた PCR 法によって、若い葯に *SLG* と相同性のある mRNA が存在することが示唆されている。そして、これらの PCR 産物をプローブに用いてノーザンブロット分析を行うことで、根や葉と同様に生殖器官にも、様々な分子量の転写産物が検出されている<sup>(7,9)</sup>。完全にスプライシングされた *SRK*<sup>6</sup> (*B.o*) とスプライシングされていない *SRK*<sup>6</sup> の転写産物が、葯において、二核期の花粉で最も強く発現していた<sup>(4,8)</sup>。

葯で *SLG* が発現している可能性は、形質転換実験や葯 mRNA を用いたノーザンブロット分析によ

て確認されている。まず第一に、*SLG*<sup>13</sup> (*B.o*) のプロモーターに *GUS* ( $\beta$ -glucuronidase) 遺伝子を連結し、アラビドプシスに導入すると、一核期の葯のタペート細胞に *GUS* 活性が見られた<sup>(8,0)</sup>。さらに、同様な遺伝子を、*B. oleracea* に導入したところ、二核期及び三核期の葯のタペート細胞と花粉において *GUS* 活性が見られた<sup>(8,1)</sup>。これらのことから、*SLG* が葯で転写されている可能性が示唆される。また、劣性 *S* 対立遺伝子系統を用いて、*SLG* をプローブに用いて、*SLG* の転写産物が柱頭だけでなく葯においても発現することが確認されている。この *SLG* の転写量は、柱頭と葯で相違が見られた<sup>(3,8)</sup>。

葯中には、柱頭の *SLG*<sup>8</sup> (*B.c*) に対する抗体で検出される物質も存在する。この物質は、SAP (= SA-protein : S-glycoprotein-like anther protein) と名付けられた。SAP は、IEF-immunoblot において pI 5.0 の位置に1つの明瞭なバンドとして検出され、2次元電気泳動 (IEF/SDS) において同じ pI 値に3つのスポット (29kDa ~ 83kDa) が得られた。SAP は、花粉よりも葯壁に多く見られ、柱頭における *SLG* の発現より早い一核期及び二核期の葯の小胞子で発現していた。糖鎖がないことから、このタンパク質の作用は、柱頭のタンパク質と異なっていると考えられる。これらのことから、*SLG* 様タンパク質が葯側でも発現していることが推測できる。しかし、*S* 遺伝子型の対立遺伝子間で pI 値に相違が見られないことから、これらの物質と *S* 対立遺伝子の相互関係は明らかになっていない<sup>(8,2)</sup>。

柱頭抽出物 (*SLGs*) と花粉表面タンパク質 (胞子体由来だと考えられる) を混ぜて等電点電気泳動を行うと、*SLG* のバンドの等電点とは異なる位置に新しいバンドが検出された。このことは、*SLG* と相互作用する花粉表面タンパク質が存在することを示唆している。この相互作用によって、*SLG* の等電点はアルカリ側に shift し、また、SDS 存在下で加熱処理を行うことで、その両者は解離する。この花粉側の物質は、*pep 7* と名付けられ、7 kDa の糖鎖のないペプチドであることが分かった<sup>(8,3)</sup>。1つの可能性として、*pep 7* は柱頭表面での *SLG*/*SRK* 複合体形成に対するリガンドであると考えられる。

*S* 遺伝子座が少なくとも 200kb 以上あることから<sup>(8,1)</sup>、*SLG* と *SRK* からの chromosome walking により、*S* 遺伝子座全体の解析がなされている。その解析から、*S* 遺伝子座上には少なくとももう一つの別の遺伝子が存在し、花粉・葯側で特異的に

発現しているということが示唆されている<sup>(84)</sup>。これが、花粉側のS遺伝子産物であり、SLG/SRKに対するリガンドになり得るのかといった点については今後の検討課題であろう。

近年、薬に特異的に発現する遺伝子も多数クローニングされた<sup>(85-88)</sup>。

#### (6) 形質転換実験

SLG<sup>6</sup> (B.o) とSRAにCaMVの35Sプロモーターを連結したものをタバコに形質転換し、その培養細胞での発現が観察されている。その結果、培養細胞の細胞内や細胞壁、さらに培養液中にもこうしたタンパク質が検出された。さらに、このタンパク質は*B. oleracea*の柱頭にあるタンパク質と糖修飾の受け方や等電点に関して同一であった<sup>(89)</sup>。

SLG<sup>13</sup> (B.o) の3.65kbプロモーターにジフテリア毒素のA鎖(DT-A)の構造遺伝子を連結したキメラ遺伝子をアラビドプシスと*B. napus*に形質導入が試みられている。形質転換アラビドプシスでは、柱頭表面の乳頭細胞の生長が阻害され、生物学的に機能しないものになっていた。薬の生長は毒素の発現によって阻害され、薬の裂開、花粉の形態、花粉の発芽において異常であった。こうした柱頭と薬での異常のために、この形質転換体は自家受粉したとき完全に不稔であったが、形質転換体に正常な花粉を交配したり、形質転換体の花粉を正常な柱頭に交配を行うと受精した<sup>(90)</sup>。一方、形質転換体*B. napus*の場合、部分的に花粉が不稔になったり、乳頭細胞の生長異常が見られる以外は花の形態は正常であった。しかしながら、乳頭細胞の生長が抑制された個体では、形質転換アラビドプシスの時とは異なり、自家受粉を行っても非形質転換体の花粉を交配しても花粉の発芽や侵入が抑制された。さらに、そうした柱頭では、SRAの発現も抑制されていた<sup>(91)</sup>。

先のSLG<sup>13</sup> (B.o) の3.65kbプロモーターにGUS遺伝子を連結した遺伝子をアラビドプシスに形質転換を行った実験では、GUSの発現が柱頭と薬で大きく異なっていることが示された。柱頭での発現は遺伝子供与体である*B. oleracea*のSLGの発現のパターンと一致していた。しかし、薬では柱頭での発現時期よりも早く発現が始まり、2n細胞であるタペート細胞で発現が見られた<sup>(89)</sup>。同じ遺伝子を*B. oleracea*に形質転換したところ、先のアラビドプシスの時とは異なった発現のパターンを示した。柱頭での発現に加えて、花柱や子房においても発現が見られ、薬においては、タペート細胞に加えて花粉においても

発現が観察された<sup>(81)</sup>。

いろいろな長さにしたSLG<sup>13</sup> (B.o) のプロモーターにGUSを連結したものをタバコに導入してその発現を見た実験から、このプロモーター領域には、花柱特異的な領域と花粉特異的に発現させる領域があることがわかった。-339から-143の領域は柱頭と花柱特異的な領域であって、-415から-291と-117から-8の領域は花粉で特異的な発現を制御する領域であった。これらの領域の幾つか(Box IからBox II)は他のSLG (SLG<sup>13</sup>, SLG<sup>2</sup>, SLG<sup>8</sup>) やSRA (SRA-S<sup>22</sup>) 遺伝子のプロモーター領域とも塩基配列で高い相同性が見られた<sup>(92)</sup>。

SRA-S<sup>63</sup> の1.5kbのプロモーター領域にGUSを連結したものをタバコに導入した形質転換体において、GUSの発現はSLGのプロモーターに連結されたGUSの発現と一致していた<sup>(93)</sup>。この結果は、先にも述べたようにSLGとSRAのプロモーター領域で共通に保存された領域があるという実験結果と一致しているように思える。

SLG遺伝子を導入した時、自家不和合性の表現型に変化が起こるかということが、機能を考える上で重要である。SLG<sup>8</sup> (B.c) を自家不和合性の*B. oleracea*に導入したところ、完全に自家和合性になってしまった。非形質転換体と相互に交配し、その花粉管の侵入を調べたところ、花粉側でその表現型が変化している個体と柱頭側で変化している個体があった<sup>(94)</sup>。自家和合性の*B. napus*に自家不和合性の*B. campestris*や*B. oleracea*から単離したSLGの遺伝子を導入した結果、導入された個体でのSLGの等電点や分子量は遺伝子供与体のものと同じであった。しかしながら、その発現量はかなり低く、*B. napus*は自家和合性のままであった<sup>(95)</sup>。一方、SRK<sup>6</sup>をS<sup>2</sup>ホモ系統に導入したが、SRKの発現は柱頭と薬において検出されるものの自家不和合性の表現型は変化しなかった。こうしたことから、同一S遺伝子系統に由来するSLGとSRKをとともに形質転換することによってその自家不和合性の表現型を完全に変えることができるのかもしれない<sup>(48)</sup>。

#### ii) ヒルガオ科植物の自家不和合性

サツマイモ (*Ipomoea batatas*) も孢子体型の自家不和合性を示すが、6倍体であることから遺伝学的な解析が困難である。この野生種の*I. trifida*は2倍体であることから、遺伝学的な解析がなされている。中米の野生集団の224個体から、49の異なったSホモ系統が単離され、その優劣性が決定されている。決

定された優劣性関係は、アブラナ科における優劣性関係よりも、単純なようである<sup>(96)</sup>。

この *I. trifida* においても、分子遺伝学的手法によって各種の解析がなされ、柱頭・葯特異的に発現している遺伝子、*SLG*、*SRK* 様遺伝子、*S-RNase* 様遺伝子などが単離、解析されている。しかしながら、*S* 遺伝子の分離と一致したものは未だ、単離されておらず、こうした点からも、それぞれの科によって自家不和合性の認識機構は異なったものなのであろう<sup>(97)</sup>。

## V. 終わりに

アラビドプシスはアブラナ科の自家和合性種であり、染色体数が少ないことから、最近多くの分子生物学的研究に用いられている。そのアラビドプシスの突然変異体の中に、一見して自家不和合性のような突然変異体 (*pop 1*) が最近見いだされた。この *pop 1* の花粉を柱頭に受粉させると、柱頭の乳頭細胞にカロース ( $\beta$ -1, 3-glucan) が形成され、花粉はほとんど発芽しない。ただ、人工発芽培地中では発芽が見られ、花粉に発芽能がないわけではない。さらに、受粉を行った場合でも、湿度を高くすると花粉は吸水・発芽し、受精に至る。このように、この突然変異体とアブラナ科の自家不和合性反応とはきわめて類似している<sup>(98)</sup>。この *pop 1* をさらに解析することで、自家不和合性の認識反応後の花粉の発芽、花粉管の侵入に関連した遺伝子が単離されることが期待される。

高等植物において認識反応が問題となるのは、ここで述べた自家不和合性の他に種間交雑不和合性や宿主・病原菌の認識の場合であろう。*Brassica* の自家不和合性と宿主病原菌相互作用を比較してみると、両者ともに細胞表面の糖タンパク質が関係していること、タンパク質の生合成が関与していることなど、類似した現象が多い。自家不和合性の特徴は、水分代謝が関与しているらしいこと、クロスプロテクション反応がないこと、さらに事故や病気ではなくて生物のプログラムされた生長の一過程として存在していることである<sup>(99)</sup>。最近、トマトから *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* に対する抵抗性の遺伝子 (*Pto*) が chromosome walking によって単離された。この単離された cDNA クロウンを感受性のトマトに遺伝子導入したところ、抵抗性になった。cDNA クロウンから推定されるアミノ酸から、この遺伝子はレセプターを持たない膜結合型のプロテインキナーゼをコードしていた。抵抗性遺伝子である *Pto* は抵抗性反応

における情報伝達に關与していると考えられる<sup>(100)</sup>。これらのことから考えると、自家不和合性にも宿主病原菌相互作用にも、その情報伝達機構には、プロテインキナーゼを介したタンパク質のリン酸化によるカスケードが重要な役割を果たしていると考えられ、今後この両者で明らかになったことがいずれの研究にも影響を与えるように思われる。

ここまで議論してきたように自家不和合性認識機構は、科によって異なり、多様である。また一方で、植物と病原菌との相互作用にもいろいろな種類があると思われる。例えば、アラビドプシスから *P. syringae* pv. *tomato* に対する抵抗性の遺伝子 (*RPS2*) が単離され、その構造は前項で述べたような、protein kinase をコードしたものではなく、leucine-rich repeat を含んだ膜結合型のタンパク質であり、細胞質内には NTP と結合し得る domain を有していた<sup>(101, 102)</sup>。さらに、タバコモザイクウイルス (TMV) に対する抵抗性遺伝子である *N* 遺伝子も単離され、この遺伝子は、膜結合型のタンパク質ではないが、先の *RPS2* と高い相同性を示した<sup>(103)</sup>。このことから、植物と病原菌の認識機構にも多種多様な形が存在することが推測される。こうした点からも、自家不和合性の認識機構は、それぞれの科によって異なった機構が分化していて当然なのかもしれない。

植物における情報伝達の一つに植物ホルモンに対する反応がある。そのひとつであるエチレンに関しては、その生合成経路が明らかになっており、また、エチレンに対する突然変異体が数多く単離されている。このエチレンのシグナルを植物の内部に伝達する遺伝子は、酵母における浸透圧調節機構で働いているヒスチジンキナーゼと高い相同性があり、この遺伝子 (*ETR 1*) によってエチレンのシグナルが内部に伝達されていると言われている<sup>(104)</sup>。また、その情報伝達の下流に動物の *Raf* 遺伝子と高い相同性を持つ protein kinase (*ctr 1*) 遺伝子も単離されている<sup>(105)</sup>。こうしたことから、エチレンのシグナル伝達には、MAP キナーゼカスケードが関与していることが示唆されている<sup>(106)</sup>。以上のことを自家不和合性の認識機構に当てはめるならば、*SRK* の下流にこうした MAP キナーゼカスケードが介在しているのかもしれない。

自家不和合性の機構は、孢子体型と配偶体型で大きく異なった認識機構を持っているようである。さらに、同じ型内でも必ずしも同じ情報伝達機構ではない。ナス科の場合、形質転換実験から *S-RNase* が花柱側の



認識物質であることが確かめられた<sup>(107, 108)</sup>。しかし、アブラナ科の場合、柱頭側の *SLG*, *SRK* を単独で形質転換しても不和合性の表現型に変化は見られない(前述)。こうしたことから、アブラナ科の自家不和合性の方が、幾つかの遺伝子が関連した複雑な型なのかもしれない。さらに、いずれの自家不和合性においても、花粉側の認識物質は明らかになっていない。花粉側の認識物質や認識反応の結果として起こる花粉管の不侵入や伸長停止反応の解明といったことが今後の大きな研究課題である。

## VI. 謝 辞

本総説を書く機会を与えて下さった京都文教短期大学渡辺光太郎先生にこの場を借りて深謝する。また、この総説中の図表作製に関してお手伝いいただいた当研究室大学院生鈴木剛・松下真紀の両氏に深謝する。

本研究は主として、文部省科学研究費補助金によるものである。

## 引用文献

- (1) Bateman, A. J. : Self-incompatibility systems in angiosperms. III. Cruciferae. *Heredity* 9, 52-68 (1955).
- (2) 畠山勝徳・渡辺正夫・日向康吉 : *Brassica campestris* の S ホモ遺伝子系統の優劣性に関する研究. 育種 43 (別 2), 307 (1993).
- (3) Nou, I. S., M. Watanabe, A. Isogai and K. Hinata : Comparison of S-alleles and S-glycoproteins between two wild populations of *Brassica campestris* in Turkey and Japan. *Sex. Plant Reprod.* 6, 79-86 (1993).
- (4) Nasrallah, M. E. and D. H. Wallace : Immunogenetics of self-incompatibility in *Brassica oleracea*. *Heredity* 22, 519-527 (1967).
- (5) Hinata, K., T. Nishio and J. Kimura : Comparative studies on S-glycoproteins purified from different S-genotypes in self-incompatible *Brassica* species. II. Immunological specificities. *Genetics* 100, 649-657 (1982).
- (6) Nishio, T. and K. Hinata : Analysis of S-specific proteins in stigmas of *Brassica oleracea* L. by isoelectric focusing. *Heredity* 38, 391-396 (1977).
- (7) Hinata, K. and T. Nishio : S-allele specificity of stigma proteins in *Brassica oleracea* and *Brassica campestris*. *Heredity* 41, 93-100 (1978).
- (8) Nou, I. S., M. Watanabe, A. Isogai, H. Shiozawa, A. Suzuki and K. Hinata : Variation of S-alleles and S-glycoproteins in a naturalized population of self-incompatible *Brassica campestris* L. *Jpn. J. Genet.* 66, 227-239 (1991).
- (9) Nou, I. S., M. Watanabe, K. Isuzugawa, A. Isogai and K. Hinata : Isolation of S-alleles from a wild population of *Brassica campestris* L. at Balcesme, Turkey and their characterization by S-glycoproteins. *Sex. Plant Reprod.* 6, 71-78 (1993).
- (10) Hinata, K., M. Watanabe, K. Toriyama and A. Isogai : A review of recent studies on homomorphic self-incompatibility. *Inter. Rev. Cytol.* 143, 257-296 (1993).
- (11) Takayama, S., A. Isogai, C. Tsukamoto, Y. Ueda, K. Hinata, K. Okazaki and A. Suzuki : Sequences of S-glycoproteins, products of the *Brassica campestris* self-incompatibility locus. *Nature* 326, 102-104 (1987).
- (12) Isogai, A., S. Takayama, C. Tsukamoto, Y. Ueda, H. Shiozawa, K. Hinata, K. Okazaki and A. Suzuki : S-locus-specific glycoproteins associated with self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Plant Cell Physiol.* 28, 1279-1291 (1987).
- (13) Takayama, S., A. Isogai, C. Tsukamoto, H. Shiozawa, Y. Ueda, K. Hinata, K. Okazaki, K. Koseki and A. Suzuki : Structure of N-glycosidic saccharide chains in S-glycoproteins, products of S-genes associated with self-incompatibility in *Brassica campestris*. *Agric. Biol. Chem.* 53, 713-722 (1989).
- (14) Nasrallah, J. B., T-h. Kao, M. L. Gold-

- berg and M. E. Nasrallah : A cDNA clone encoding an *S*-locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea*. *Nature* **318**, 263 - 267 (1985).
- (15) Nasrallah, J. B., T-h. Kao, C. H. Chen, M. L. Goldberg and M. E. Nasrallah : Amino-acid sequence of glycoproteins encoded by three alleles of the *S*-locus of *Brassica oleracea*. *Nature* **326**, 617 - 619 (1987).
- (16) Lalonde, B. A., M. E. Nasrallah, K. G. Dwyer, C. H. Chen, B. Barlow and J. B. Nasrallah : A highly conserved *Brassica* gene with homology to the *S*-locus-specific glycoprotein structural gene. *Plant Cell* **1**, 249 - 258 (1989).
- (17) Trick, M. and R. B. Flavell : A homologous *S*-genotype of *Brassica oleracea* expresses two *S*-like genes. *Mol. Gen. Genet.* **218**, 112 - 117 (1989).
- (18) Chen, C. H. and J. B. Nasrallah : A new class of *S* sequences defined by a pollen recessive self-incompatibility allele of *Brassica oleracea*. *Mol. Gen. Genet.* **222**, 241 - 248 (1990).
- (19) Scutt, C. P. and R. R. D. Croy : An *S*<sup>5</sup> self-incompatibility allele-specific cDNA sequence from *Brassica oleracea* shows high homology to the *SLR2* gene. *Mol. Gen. Genet.* **232**, 240 - 246 (1992).
- (20) Yamakawa, S., H. Shiba, M. Watanabe, H. Shiozawa, S. Takayama, K. Hinata, A. Isogai and A. Suzuki : The sequence of *S*-glycoproteins involved in self-incompatibility of *Brassica campestris* and their distribution among Brassicaceae. *Biosci. Biotech. Biochem.* **58**, 921 - 925 (1994).
- (21) Watanabe, M., T. Takasaki, K. Toriyama, S. Yamakawa, A. Isogai and K. Hinata : A high degree of homology exists between the protein encoded by *SLG* and the *S* receptor domain encoded by *SRK* in self-incompatible *Brassica campestris* L. *Plant Cell Physiol.* **35**, 1221-1229 (1994).
- (22) Goring, D. R., P. Banks, W. D. Beversdorf and S. J. Rothstein : Use of the polymerase chain reaction to isolate an *S*-locus glycoprotein cDNA introgressed from *Brassica campestris* into *B. napus* spp. *oleifera*. *Mol. Gen. Genet.* **234**, 185 - 192 (1992).
- (23) Goring, D. R., P. Banks, L. Fallis, C. L. Baszczyński, W. D. Beversdorf and S. J. Rothstein : Identification of an *S*-locus glycoprotein allele introgressed from *B. napus* ssp. *rapifera* to *B. napus* ssp. *oleifera*. *Plant J.* **2**, 983 - 989 (1992).
- (24) Dickinson, H. G. and M. J. P. Crabbe : Self-incompatibility in *Brassica* : the nature and role of female glycoproteins. In "Mechanism of Fertilization ; Plants to Humans." (B. Dale ed.). pp. 219 - 237. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York (1990).
- (25) van Engelen, F. A., M. V. Hartog, T. L. Thomas, A. Sturm, A. van Kammen and S. C. de Vries : The carrot secreted glycoprotein gene *EPI* is expressed in the epidermis and has sequence homology to *Brassica S*-locus glycoproteins. *Plant J.* **4**, 855 - 862 (1993).
- (26) Nasrallah, J. B., S. M. Yu and M. E. Nasrallah : Self-incompatibility genes of *Brassica oleracea* : expression, isolation and structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **85**, 5551 - 5555 (1988).
- (27) Dwyer, K. G., A. Chao, B. Cheng, C. H. Chen and J. B. Nasrallah : The *Brassica* self-incompatibility multigene family. *Genome* **31**, 969 - 972 (1989).
- (28) Dwyer, K. G., M. A. Balent, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : DNA sequences of self-incompatibility genes from *Brassica campestris* and *Brassica oleracea* : polymorphism predating speciation. *Plant Mol. Biol.* **16** : 481 - 486 (1991).
- (29) Kianian, S. F. and C. F. Quiros : Genetic analysis of major multigene families in *Brassica oleracea* and related species.

- Genome* 35, 516 - 527 (1992).
- (30) Brace, J., D. Ockendon and G. J. King : Development of a method for the identification of *S*-alleles in *Brassica oleracea* based on digestion of PCR-amplified DNA with restriction endonucleases. *Sex. Plant Reprod.* 6, 133 - 138 (1993).
- (31) Brace, J., G. J. King and D. J. Ockendon : A molecular approach to the identification of *S*-alleles in *Brassica oleracea*. *Sex. Plant Reprod.* 7, 203 - 208 (1994).
- (32) Nishio, T., K. Sakamoto and J. Yamaguchi : PCR-RFLP of *S* locus for identification of breeding lines in cruciferous vegetables. *Plant Cell Reports.* 13, 546 - 550 (1994).
- (33) Mariac, C., M. Rougier, T. Gaude, and C. Dumas : Effects of fixatives on the antigenicity of *Brassica S*-locus specific glycoproteins and rapid immunolocalization by the tissue print technique. *Protoplasma* 166, 223 - 227 (1992).
- (34) Cappadocia, M., P. Heizmann and C. Dumas : Tissue printing and its applications in self-incompatibility studies. *Plant Mol. Biol.* 23, 1079 - 1085 (1993).
- (35) Kishi-Nishizawa, N., A. Isogai, M. Watanabe, K. Hinata, S. Yamakawa, S. Shojima and A. Suzuki, A. : Ultrastructure of papillar cells in *Brassica campestris* revealed by liquid helium rapid-freezing and substitution-fixation method. *Plant Cell Physiol.* 31, 1207 - 1219 (1990).
- (36) Kandasamy, M. K., M. V. Parthasarathy and M. E. Nasrallah : High pressure freezing and freeze substitution improve immunolabeling of *S*-locus specific glycoproteins in the stigma papillae of *Brassica*. *Protoplasma* 162, 187 - 191 (1991).
- (37) Kandasamy, M. K., D. J. Paolillo, C. D. Faraday, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : The *S*-locus specific glycoproteins of *Brassica* accumulate in the cell wall of developing stigma papillae. *Dev. Biol.* 134, 462 - 472 (1989).
- (38) Tantikanjana, T., M. E. Nasrallah, J. C. Stein, C-H. Chen and J. B. Nasrallah : An alternative transcript of the *S*-locus glycoprotein gene in a class II pollen-recessive self-incompatibility haplotype of *Brassica oleracea* encodes a membrane-anchored protein. *Plant Cell* 5, 657 - 666 (1993).
- (39) Gaude, T., A. Friry, P. Heizmann, C. Mariac, M. Rougier, I. Fobis and C. Dumas : Expression of a self-incompatibility gene in a self-compatible line of *Brassica oleracea*. *Plant Cell* 5, 75 - 86 (1993).
- (40) Goring, D. R., T. L. Glavin, U. Schafer and S. J. Rothstein : An *S* receptor kinase gene in self-compatible *Brassica napus* has 1-bp deletion. *Plant Cell* 5, 531 - 539 (1993).
- (41) Robert, L. S., S. Allard, T. M. Franklin and M. Trick : Sequence and expression of endogenous *S*-locus glycoprotein genes in self-compatible *Brassica napus*. *Mol. Gen. Genet.* 242, 209 - 216 (1994).
- (42) Nasrallah, J. B. and M. E. Nasrallah : The molecular genetics of self-incompatibility in *Brassica*. *Annu. Rev. Genet.* 23, 121 - 139 (1989).
- (43) Nasrallah M. E., M. K. Kandasamy and J. B. Nasrallah : A genetically defined *trans*-acting locus regulates *S*-locus function in *Brassica*. *Plant J.* 2, 497 - 506 (1992).
- (44) Walker, J. C., and R. Zhang : Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the *S*-locus glycoproteins of *Brassica*. *Nature* 345, 743 - 746 (1990).
- (45) Pawson, T. : Signal transduction in the control of cell growth and development. *Trend. Genet.* 7, 343 - 345 (1991).
- (46) Trewavas, A. and S. Gilroy : Signal transduction in plant cells. *Trend. Genet.* 7, 356 - 361 (1991).

- (47) Gilroy, S. and T. Trewavas : A decade of plant signals. *BioEssays* 16, 677-682 (1994).
- (48) Stein, J. C., B. Howlett, D. C. Boyes, M. E. Nasrallah and J. B. Nasrallah : Molecular cloning of a putative receptor protein kinase gene encoded at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 8816-8820 (1991).
- (49) Goring, D. R. and S. J. Rothstein : The *S*-locus receptor kinase gene in a self-incompatible *Brassica napus* line encodes a functional serine/threonine kinase. *Plant Cell* 4, 1273-1281 (1992).
- (50) Stein, J. C. and J. B. Nasrallah : A plant receptor-like gene, the *S*-locus receptor kinase of *Brassica oleracea* L., encodes a functional serine/threonine kinase. *Plant Physiol.* 101, 1103-1106 (1993).
- (51) Boyes, D. C. and J. B. Nasrallah : Physical linkage of the *SLG* and *SRK* genes at the self-incompatibility locus of *Brassica oleracea*. *Mol. Gen. Genet.* 236, 369-373 (1993).
- (52) Nasrallah, J. B. and M. E. Nasrallah : Pollen-stigma signaling in the sporophytic self-incompatibility response. *Plant Cell* 5, 1325-1335 (1993).
- (53) Glavin, T. L., D. R. Goring, U. Schafer and S. J. Rothstein : Features of the extracellular domain of the *S*-locus receptor kinase from *Brassica*. *Mol. Gen. Genet.* 244, 630-637 (1994).
- (54) Nasrallah, J. B., S. J. Rundle and M. E. Nasrallah : Genetic evidence for the requirement of the *Brassica S*-locus receptor kinase gene in the self-incompatibility response. *Plant J.* 5, 373-384 (1994).
- (55) Kumar, V. and M. Trick : Sequence complexity of the *S* receptor kinase gene family in *Brassica*. *Mol. Gen. Genet.* 241, 440-446 (1993).
- (56) Rundle, S. J. and J. B. Nasrallah : Molecular characterization of type 1 serine/threonine thosphatases from *Brassica oleracea*. *Plant Mol. Biol.* 20, 367-375 (1992).
- (57) Scutt, C.P., A. P. Fordham-Skelton and R. R. D. Croy : Okadaic acid causes breakdown of self-incompatibility in *Brassica oleracea* : evidence for the involvement of protein phosphatases in the incompatible response. *Sex. Plant Reprod.* 6, 282-285 (1993).
- (58) Rundle, S. J., M. E. Nasrallah and J. B. Nasrallah : Effects of inhibitors of protein serine/threonine phosphatases on pollination in *Brassica*. *Plant Physiol.* 103, 1165-1171 (1993).
- (59) Chang, C., G. E. Schaller, S. E. Patterson, S. F. Kwok, E. M. Meyerowitz and A. M. Bleecker : The *TMK1* gene from *Arabidopsis* codes for a protein with structural and biochemical characteristics of a receptor protein kinase. *Plant Cell* 4, 1263-1271 (1992).
- (60) Kohorn, B. D., S. Lane and T. A. Smith : An *Arabidopsis* serine/threonine kinase homologue with an epidermal growth factor repeat selected in yeast for its specificity from a thylakoid membrane protein. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 10989-10992 (1992).
- (61) Tobias, C. M., B. Howlett and J. B. Nasrallah : An *Arabidopsis thaliana* gene with sequence similarity to the *S*-locus receptor kinase of *Brassica oleracea*. Sequence and expression. *Plant Physiol.* 99, 284-290 (1992).
- (62) Valon, C., J. Smalle, H. M. Goodman and J. Giraudat : Characterization of an *Arabidopsis thaliana* gene (*TMKL1*) encoding a putative transmembrane protein with an unusual kinase-like domain. *Plant Mol. Biol.* 23, 415-421 (1993).
- (63) Walker, J. C. : Receptor-like protein kinase genes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 3, 451-456 (1992).

- (64) Zhang, R. and J. C. Walker : Structure and expression of the *S* locus-related genes of maize. *Plant Mol. Biol.* **21**, 1171 - 1174 (1993).
- (65) Pruitt, R. E., M. Hulskamp, S. D. Koczak, S. E. Ploense and K. Schneiz : Molecular genetics of cell interactions in *Arabidopsis*. *Development Suppl.*, 77 - 84 (1993).
- (66) Isogai, A., S. Takayama, H. Shiozawa, C. Tsukamoto, T. Kanbara, K. Hinata, K. Okazaki and A. Suzuki : Existence of a common glycoprotein homologous to S-glycoproteins in two self- incompatible homozygotes of *Brassica campestris*. *Plant Cell Physiol.* **29**, 1331 - 1336 (1988).
- (67) Isogai, A., S. Yamakawa, H. Shiozawa, S. Takayama, H. Tanaka, T. Kono, M. Watanabe, K. Hinata and A. Suzuki : The cDNA sequence of NS<sup>1</sup> - glycoprotein of *Brassica campestris* and its homology to S-locus-related glycoproteins of *B. oleracea*. *Plant Mol. Biol.* **17**, 269 - 271 (1991).
- (68) Nasrallah, J. B. : Molecular genetics of self- incompatibility in *Brassica*. In " Plant Reproduction : From Floral Induction to Pollination." (E. Lord and G. Bemier. eds.). pp. 156 - 164. The American Society of Plant Physiologists Symposium Series, Vol. 1 (1989).
- (69) Umbach, A.L., B. A. Lalonde, M. K. Kandasamy, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : Immunodetection of protein glycoforms encoded by two independent genes of the self-incompatibility multigene family of *Brassica*. *Plant Physiol.* **93**, 739 - 747 (1990).
- (70) Trick, M. : Genomic sequence of a *Brassica S*- locus-related gene. *Plant Mol. Biol.* **15**, 203 - 205 (1990).
- (71) Watanabe, M., I. S. Nou, S. Takayama, S. Yamakawa, A. Isogai, A. Suzuki, T. Takeuchi and K. Hinata : Variations in and inheritance of NS-glycoprotein in self-incompatible *Brassica campestris* L. *Plant Cell Physiol.* **33**, 343 - 351 (1992).
- (72) Yamakawa, S., M. Watanabe, A. Isogai, S. Takayama, S. Satoh, K. Hinata and A. Suzuki : The cDNA sequence of NS<sup>8</sup> - glycoprotein from *Brassica campestris* and its homology to related proteins. *Plant Cell Physiol.* **34**, 173 - 175 (1993).
- (73) Dwyer, K. G., B. A. Lalonde, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : Structure and expression of *AtS1*, an *Arabidopsis thaliana* gene homologous to the *S*- locus related genes of *Brassica*. *Mol. Gen. Genet.* **231**, 442 - 448 (1992).
- (74) Boyes, D. C., C. H. Chen, T. Tantikanjana, J. J. Esch and J. B. Nasrallah : Isolation of a second *S*-locus-related cDNA from *Brassica oleracea* : genetic relationships between the *S* locus and two related loci. *Genetics* **127**, 221 - 228 (1991).
- (75) Scutt, C. P., P. J. Gates, J. A. Gatehouse, D. Boulter and R. R. D. Croy : A cDNA encoding an *S*- locus specific glycoprotein from *Brassica oleracea* plants containing the S<sup>5</sup> self- incompatibility allele. *Mol. Gen. Genet.* **220**, 409 - 413 (1990).
- (76) 日向康吉・渡辺正夫・颯田葉子・磯貝彰 : 被子植物の自家不和合性の進化。蛋白質 核酸 酵素 **39**, 2638 - 2647 (1994).
- (77) Nettancourt, D. de : "Incompatibility in Angiosperms". Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York (1977).
- (78) Detchepare, S., P. Heizmann and C. Dumas : Changes in protein patterns and protein synthesis during anther development in *Brassica oleracea*. *J. Plant Physiol.* **135**, 129 - 137 (1989).
- (79) Guilluy, C. M., M. Trick, P. Heizmann and C. Dumas : PCR detection of transcripts homologous to the self-incompatibility gene in anthers of *Brassica*. *Theor. Appl. Genet.* **82**, 466 - 472 (1991).
- (80) Toriyama, K., M. K. Thorsness, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : A *Brassica S*-locus gene promoter directs

- sporophytic expression in the anther tapetum of transgenic *Arabidopsis*. *Dev. Biol.* **143**, 427 - 431 (1991).
- (81) Sato, T., M. K. Thorsness, M. K. Kandasamy, T. Nishio, M. Hirai, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : Activity of an *S* locus gene promoter in pistils and anthers of transgenic *Brassica*. *Plant Cell* **3**, 867 - 876 (1991).
- (82) Watanabe, M., H. Shiozawa, A. Isogai, A. Suzuki, T. Takeuchi and K. Hinata : Existence of *S*-glycoprotein-like proteins in anthers of self-incompatible *Brassica* species. *Plant Cell Physiol.* **32**, 1039 - 1047 (1991).
- (83) Doughty, J., F. Hedderson, A. McCubbin and H. Dickinson : Interaction between a coating-borne peptide of the *Brassica* pollen grain and stigmatic *S* (self-incompatibility)-locus specific glycoproteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **90**, 467 - 471 (1993).
- (84) Nasrallah, J. B. and M. E. Nasrallah : Cell-cell signaling in the pollen-stigma interactions of *Brassica*. *XXIV Intern. Hort. Cong. Abstract*, 6 (1994).
- (85) McCormick, S.: Molecular analysis of male gametogenesis in plants. *Trend. Genet.* **7**, 298 - 303 (1991).
- (86) Mascarenhas, J. P.: Pollen gene expression : molecular evidence. *Inter. Rev. Cytol.* **140**, 3 - 18 (1992).
- (87) Theerakulpisut, P., H. Xu, M. B. Singh, J. M. Pettitt and R. B. Knox : Isolation and developmental expression of *Bcp 1*, an anther-specific cDNA clone in *Brassica campestris*. *Plant Cell* **3**, 1073 - 1084 (1991).
- (88) Tsuchiya, T., K. Toriyama, M. E. Nasrallah and S. Ejiri : Isolation of genes abundantly expressed in rice anthers at the microspore stage. *Plant Mol. Biol.* **20**, 1189 - 1193 (1992).
- (89) Perl-Trever, R. P., Howlett, B. and M. E. Nasrallah : Self-incompatibility related glycoproteins of *Brassica* are produced and secreted by transgenic tobacco cell cultures. *Plant Sci.* **92**, 99 - 110 (1993).
- (90) Thorsness, M. K., M. K. Kandasamy, M. E. Nasrallah and J. B. Nasrallah : Genetic ablation of floral cells in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **5**, 253 - 261 (1993).
- (91) Kandasamy, M. K., M. K. Thorsness, S. J. Rundle, M. L. Goldberg, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : Ablation of papillar cell function in *Brassica* flowers results in the loss of stigma receptivity to pollination. *Plant Cell* **5**, 263 - 275 (1993).
- (92) Dzelzkalns, V. A., M. K. Thorsness, K. G. Dwyer, J. S. Baxter, M. A. Balent, M. E. Nasrallah and J. B. Nasrallah : Distinct *cis*-acting elements direct pistil-specific and pollen-specific activity of the *Brassica S* locus glycoprotein gene promoter. *Plant Cell* **5**, 855 - 863 (1993).
- (93) Hackett, R. M., M. J. Lawrence and F. C. H. Franklin : A *Brassica S*-locus related gene promoter directs expression in both pollen and pistil of tobacco. *Plant J.* **2**, 613 - 617 (1992).
- (94) Toriyama, K., J. C. Stein, M. E. Nasrallah and J. B. Nasrallah : Transformation of *Brassica oleracea* with an *S*-locus gene from *B. campestris* changes the self-incompatibility phenotype. *Theor. Appl. Genet.* **81**, 769 - 776 (1991).
- (95) Nishio, T., K. Toriyama, T. Sato, M. K. Kandasamy, D. J. Paolillo, J. B. Nasrallah and M. E. Nasrallah : Expression of *S*-locus glycoprotein genes from *Brassica oleracea* and *B. campestris* in transgenic plants of self-compatible *B. napus* cv. *Westar*. *Sex. Plant Reprod.* **5** : 101 - 109 (1992).
- (96) Kowiyama, Y., H. Takahashi, K. Kuroda, T. Tani, K. Hara and I. Shiotani : Number, frequency and dominance relationships of *S*-alleles in diploid *Ipomoea trifida*. *Heredity* **73**, 275 - 283 (1994).
- (97) 神山康夫 : ヒルガオ科とナス科の自家不和合性

- 育種学最近の進歩. 36, 18 - 18 (1994).
- (98) Preuss, D., B. Lemieux, G. Yen and R. W. Davis : A conditional sterile mutation eliminates surface components from *Arabidopsis* pollen and disrupts cell signaling during fertilization. *Genes Dev.* 7, 974 - 985 (1993).
- (99) Hodgkin, T., G. D. Lyon and H. G. Dickinson : Recognition in flowering plants : A comparison of the *Brassica* self-incompatibility system and plant pathogen interactions. *New Phytol.* 110, 557 - 569 (1988).
- (100) Martin, G. B., S. H. Brommonschenkel, J. Chunwongse, A. Frary, M. W. Ganai, R. Spivey, T. Wu, E. D. Earle and S. D. Tanksley : Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato. *Science* 262, 1432 - 1436 (1993).
- (101) Bent, A. F., B. N. Kunkel, D. Dahlbeck, K. L. Brown, R. Schmidt, J. Giraudat, J. Leung and B. J. Staskawicz : *RPS2* of *Arabidopsis thaliana* : A leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *Science* 265, 1856 - 1860 (1994).
- (102) Mindrinos, M., F. Katagiri, G. -L. Yu and F. M. Ausubel : The *A. thaliana* disease resistance gene *RPS2* encodes a protein containing a nucleotide-binding site and leucine-rich repeats. *Cell* 78, 1089 - 1099 (1994).
- (103) Whitham, S., S. P. Dinesh-Kumar, D. Choi, R. Hehl, C. Corr and B. Baker : The product of the tobacco mosaic virus resistance gene *N* : similarity to *toll* and the interleukin-1 receptor. *Cell* 78, 1101 - 1115 (1994).
- (104) Chang, C., S. F. Kwok, A. B. Bleeker and E. M. Meyerowitz : *Arabidopsis* ethylene-response gene *ETR1* : Similarity of product to two-component regulators. *Science* 262, 539 - 545 (1994).
- (105) Kieber, J. J., M. Rotherberg, G. Roman, K. A. Feldmann and J. R. Ecker : *CTR1*, negative regulator of the ethylene response pathway in *Arabidopsis*, encodes a membrane of the *raf* family of protein kinases. *Cell* 72, 427 - 441 (1993).
- (106) Hughes, D.A. : Histidine kinases hog the limelight. *Nature* 369, 187 - 188 (1993).
- (107) Lee, H. -S., S. Huang and T. -h. Kao : S-proteins control rejection of incompatible pollen in *Petunia inflata*. *Nature* 367, 560 - 563 (1994).
- (108) Murfett, J., T. L. Atherton, B. Mou, C. S. Gasser and B. A. McClure : S-RNase expressed in transgenic *Nicotiana* causes S-allele-specific pollen rejection. *Nature* 367, 563 - 566 (1994).

## 追記

本研究の進歩はめざましく、前半の原稿を書いた後にも多くの論文が発表されたので、項目別に以下に論文だけを紹介しておく。

## 配偶体型自家不和合性

- (1) Bernatzky, R. and D. D. Miller : Self-incompatibility is codominant in intraspecific hybrids of self-compatible and self-incompatible *Lycopersicon peruvianum* and *L. hirsutum* based on protein and DNA marker analysis. *Sex. Plant Reprod.* 7, 297 - 302 (1994).
- (2) Clarke, K. R. and T. L. Sims : The S-ribonuclease gene of *Petunia hybrida* is expressed in nonstylar tissue, including immature anthers. *Plant Physiol.* 106, 25 - 36 (1994).
- (3) Despres, C., M. Saba-El-Leil, S. R. Rivers, D. Morse and M. Cappadocia : Molecular cloning of two *Solanum chacoense* S-alleles and a hypothesis concerning their evolution. *Sex. Plant Reprod.* 7, 179 - 176 (1994).
- (4) Devey, F., C. H. Fearon, M. D. Hayward and M. J. Lawrence : Self-incompatibility in regrass. XI. Number and frequency of alleles in a cultivar of *Lolium perenne* L. *Heredity* 73, 262 - 264.

- (5) Fearon, C. H., M. A. Cornish, M. D. Hayward and M. J. Lawrence : Self-incompatibility in regrass. X. Number and frequency of alleles in a natural population of *Lolium perenne* L. *Heredity* **73**, 254 - 261 (1994).
- (6) Huang, S., H. -S. Lee, B. Karunanandaa, T. -h. Kao : Ribonuclease activity of *Petunia inflata* S proteins is essential for rejection of self-pollen. *Plant Cell* **6**, 1021 - 1028 (1994).
- (7) Kowiyama, Y., C. Kunz, I. Lewis, E. Newbigin, A. E. Clarke and M. A. Anderson : Self-compatibility in a *Lycopersicon peruvianum* variant (LA 2157) is associated with a lack of style S-RNase activity. *Theor. Appl. Genet.* **88**, 589 - 564 (1994).
- (8) Lane, M. D. and M. J. Lawrence : The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in *Papaver rhoeas*. VII. The number of S-alleles in the species. *Heredity* **71**, 596 - 602 (1994).
- (9) Lawrence, M. J., M. D. Lane, S. O'Donnell and V. E. Franklin-Tong : The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in *Papaver rhoeas*. V. Cross-classification of the S-alleles of samples from three natural populations. *Heredity* **71**, 581 - 590 (1994).
- (10) Li, Y. Q., C. Faleri, R. D. Thompson, A. Tiezzi, R. Eijlander and M. Cresti : Cytochemical immunolocalization of the abundant pistil protein *Sk 2* in potato (*Solanum tuberosum*). *Sex. Plant Reprod.* **7**, 164 - 168 (1994).
- (11) Mu, J. -H., H. -S. Lee and T. -h. Kao : Characterization of a pollen-expressed receptor like kinase gene of *Petunia inflata* and the activity of its encoded kinase. *Plant Cell* **6**, 709 - 721 (1994).
- (12) Mu, J.-H., J. P. Stains and T. -h. Kao : Characterization of a pollen-expressed gene encoding a putative pectin esterase of *Petunia inflata*. *Plant Mol. Biol.* **25**, 539 - 544 (1994).
- (13) O'Donnell, S., M. D. Lane and M. J. Lawrence : The population genetics of the self-incompatibility polymorphism in *Papaver rhoeas*. VI. Estimation of the overlap between the allelic complements of a pair of populations. *Heredity* **71**, 591 - 595 (1994).
- (14) Royo, J., Y. Kowiyama and A. E. Clarke : Cloning and nucleotide sequence of two S-RNases from *Lycopersicon peruvianum* (L.) Mill. *Plant Physiol.* **105**, 751 - 752 (1994).
- (15) Royo, J., C. Kunz, Y. Kowiyama, M. A. Anderson, A. E. Clarke and E. Newbigin : Loss of a histidine residue at the active site of S-locus ribonuclease is associated with self-compatibility in *Lycopersicon peruvianum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **91**, 6511 - 6514 (1994).
- (16) Saba-El-Liel, M. K., S. Rivard, D. Morse and M. Cappadocia : The  $S^{11}$  and  $S^{13}$  self-incompatibility alleles in *Solanum chacoense* Bitt. are remarkably similar. *Plant Mol. Biol.* **24**, 571 - 583 (1994).
- (17) Vekemans, X. and M. Slatkin : Gene and allelic genealogies at a gametophytic self-incompatibility locus. *Genetics* **137**, 1157 - 1165 (1994).
- (18) Wehling, P., B. Hackauf and G. Wricke : Identification of S-locus linked PCR fragment in rye (*Secale cereale* L.) by denaturing gradient gel electrophoresis. *Plant J.* **5**, 891 - 893 (1994).
- (19) Wemmer, T., H. Kaufman, H. -H. Kirch, K. Schneider, F. Lottspeich and R. D. Thompson : The most abundant soluble basic protein of the stylar transmitting tract in potato (*Solanum tuberosum* L.) is an endochitinase. *Planta* **194**, 264 - 273.

## 抄 録

- (1) Charlesworth, D.: Plant self-incompatibility : The key to specificity. *Current. Biol.* **4**, 545 - 546 (1994).



- 
- (2) Green, P. J.: The ribonucleases of higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **45**, 421 - 455 (1994).
- (3) Kao, T. -h. and S. Huang : Gametophytic self- incompatibility : a mechanism for self/non-self discrimination during sexual reproduction. *Plant Physiol.* **105**, 461 - 466.
- (4) Sims, T. L.: Genetic regulation of self-incompatibility. *Crit. Rev. Plant Sci.* **12**, 129 - 167.
- (5) 渡辺正夫・日向康吉：アブラナ科の自家不和合性. 育種学最近の進歩 **36**, 11 - 14 (1994).
- (6) 佐々英徳・池橋宏：バラ科果樹における自家不和合性の分子機構. 育種学最近の進歩 **36**, 19 - 22 (1994).
- (7) 神山康夫：植物が自己花粉を認識するメカニズム-自家不和合性の分子生物学. 化学と生物. **32**, 567 - 576 (1994).
- (8) Williams, E. G., A. E. Clarke and R.B. Knox (eds.) : Genetic control of self-incompatibility and reproductive development in flowering plants. Kluwer Academic Publishers pp.540 (1994).
-

