総 説

変形菌類の子実体形成

太田次郎*

Jiro OHTA*: The Fruiting of Myxomycetes (Critical Review)

1967年8月14日受付

変形菌類の栄養体である変形体は、細胞構造のない巨大な原形質のかたまりで、内部に活発な原形質流動がみられるため、古くから原形質流動をはじめ原形質の物理化学的性質を研究する材料として広く用いられている。とくに、*Physarum polycephalum* という種は、実験室内で容易に培養することができ、取り扱い上有利な性質を多くもつため、この材料を用いた研究が世界各国で、数多く発表されている。

変形体から形成される子実体は、種によって形態が異なり、変形菌類を分類する指標に使われている。1930年代の終りごろから、一部の研究者により、子実体形成の先駆的な研究が行なわれていたが、近年の形態形成や分化に関する研究の発展にともなって、変形菌類はこの方面の材料としても注目を浴びてきた。すなわち、未分化の変形体から、胞子・柄など形態の分化した子実体が形成される過程を研究することは、分化を解明する基礎的な知見がえられると考えられるからである。なお、同じ粘菌という名がつけられている細胞性粘菌が、近年形態形成の研究材料として広く用いられていることも、大きな刺激となっている。細胞性粘菌 (cellular slime mold) に対して、変形菌類 (Myxomycetes) は、真性粘菌 (true slime mold) とよばれることが多い。

このほか変形菌類は、栄養を摂取する生長期 (変形体) と形態が分化する時期とが区別されていること、多量な材料を使用できることなどが、研究材料

として有利な点である。

筆者もここ数年来、*Physarum polycephalum* の子実体形成を研究し、その一部は本誌に発表している¹⁾。本稿では、従来各研究者により行なわれた報告を概観し、筆者のその後の研究結果も含めて、研究の現状や将来の問題点を考察してみたい。なお、変形菌類の形態形成に関しては、最近 Stosch²⁾および Alexopoulos^{3,4)}が総説を発表している。また、本文中に記されているのは、とくに断わりのない限り、*Physarum polycephalum* についての結果である。

なお本文中では、次の略号が用いられている。

ATP, adenosine tri-phosphate; IAA, indole-acetic acid; NAD, nicotine-adenine dinucleotide; NADP, nicotine-adenine dinucleotide phosphate; p-CMB, p-chloromercuri-benzoic acid.

1. 光と子実体形成

一般に、実験室で変形体から子実体を形成させるには、光の照射が必要である。天然でも、変形体はふつう樹皮の下や暗い場所の落ち葉の上などをはっているが、子実体を形成するときは光のあたる明るい場所に出てくることが多い。

Gray は、多くの種について、光と子実体形成の関係を調べ、黄色の色素をもつ変形体 (*P. polycephalum* もこの中に入る) は、光照射をしないとほとんど子実体を形成しないが、色素をもたない変形体は、暗所でも明所でも子実体を形成すると報告している⁵⁾。しかし、色素のない変形体をもつ *Stemonitis* でも、完全な暗所では子実体が形成されない

* お茶の水女子大学理学部生物学教室 Department of Biology, Faculty of Science, Ochanomizu University, Tokyo, Japan.

という報告もある⁶⁾.

光の強さ

子実体形成に必要な光の強さを調べた研究は、Gray⁶⁾の初期の報告以外にみあたらない。彼によると、80-700 Luxの間では、光が強くなるにつれて、子実体が形成される時間が短くなる。また、飢餓状態においたものの方が、十分に栄養を当えたものより、短時間で子実体を形成する(表1)。間けつ照射と連続照射では、前者の方が有効で、150 Luxの光で1日8時間照射したものは、約100時間後子実体が完成するが、同じ強さの光で連続照射すると、264時間後に子実体が完成する。

光照射の時間や光の強さは、変形体の状態により相当に違いがあり、後述の Daniel and Rusch⁷⁾の方法では、2本の40 W.一白色蛍光灯を2.5 cm離れたところから2時間照射すれば、十分であると報告されている。筆者の研究室では、4,000 Lux, 3時間の照射を行なっている。

波長と色素の吸収帯の関係

Grayは、ゼラチン・フィルターなどを用い、短波長の光は子実体形成を促進し、長波長の光は遅滞あるいは阻害すること、赤色あるいは赤外部の光は連続照射しても子実体形成をおこさせないことを見出した⁶⁾。彼はその後さらに詳しい研究を行ない⁸⁾,

青(4,360 Å), 緑(5,460 Å), 黄(約5,780 Å)の3波長について、子実体形成までの時間を調べた(表2)。その結果、短波長の方が有効であること、波長による光の強さ(エネルギー)の違いを考慮してもその差は有意であることを示した。また、変形体の色素をアセトンで抽出し、可視部では青色端が最も吸収が大であることをみ、これらの結果から、変形体の黄色の色素が光の受容体であると結論した。

Daniel and Rusch⁷⁾も、フィルターを用いて、3,500-5,000 Åの光が子実体形成に有効で、色素の吸収帯(彼らによれば、吸収極大はアルカリ性で3,850 Å, 酸性で4,150 Å)と有効な波長とが一致すると述べている。

黄色の変形体をもつ *Didymium eunigripes* でも、色素の吸収帯と子実体形成に有効な波長との関連を示した報告がある^{9,10,11)}。

このように、変形体の色素が光の受容体であることを示唆するいくつかの報告があるが、光のエネルギーをそろえた精確な action spectrum は、どの種についても示されていない。

色素の本体

古く、Seifriz らは¹²⁾、*P. polycephalum* の黄色の色素が、酸性で赤味を帯び、アルカリ性で青白味を帯びることから、この色素はフラボン系のものではないかと推論した。その後、先述の Gray⁸⁾ は可視部の吸収スペクトルを発表したが、色素の本体については、明確に述べていない。

1950年代の終りごろから、多量に培養した変形体から色素を抽出し、その本体を調べる研究が行なわれるようになった。Wolf^{13,14)} は二つの黄色色素を分離し、いずれもプテリジン系のものであると特定したと報告した。同じ頃、Dresden¹⁵⁾ はペプチド型の色素であると発表した。その後、Kuraishi¹⁶⁾ らは、大量に純粋培養した変形体からアセトンで色素

表 1. 光の強さの子実体形成に対する影響 (*P. plycephalum*).

光の強さ(Lux)	80	160	230	300	700
unfed culture	3.6	3.4	3.2	—	2.8
fed culture	12	11	10	9	6-9

表中の数字は、連続照射下で子実体形成までの日数を示す。
(Gray, 1938 の data を Stosch²⁾ が計算し直したもの)。

表 2. 異なった波長の光の子実体形成に対する影響 (*P. polycephalum*).

波長(Å)	光のエネルギー (erg/cm ² /sec)	実験した culture の 数	子実体を 形成した数	子実体 形成率(%)	子実体形成までの 時間(平均値)
4360	288	61	55	90.1	51.4
5460	224	17	14	82.3	76.0
5770-5790	392	38	9	23.7	120.0

(Gray, 1953)

を抽出し、精製した結果、Wolf のいうプテリジン系でもなく、また Dresden のいうペプチド型でもないことを示したが、完全に純粋な形にし、その本体を明らかにすることには成功していない。

筆者の研究室で調べた色素の性質は、次のようである。ベンゼン・石油エーテル・クロロホルム・ヘキサンなどいわゆる脂溶性の有機溶媒には溶出せず、アセトン・メタノールなど水溶性溶媒に溶出し、水にもあるていど溶出する。メタノールで溶出した液の吸収スペクトルは、図 1 のようである。メタノール抽出液に、酢酸鉛のアルコール溶液を加えると、色素の鉛塩が沈殿する。これを脱鉛したものは、エチルエーテルに可溶な部分と不溶な部分に分れる。これらの两部分について、カロチノイド系・フラボン系・キノン系の呈色反応を行なうと、いずれもマイナスである。また、この色素は熱に対して比較的安定であり、酸性では吸収スペクトルが長波長側に、アルカリ性では短波長側にずれる。

このように、色素の本体については、不明であるが、色素が光の受容体としてはたらく可能性が高いので、将来の研究が期待される。なお、色素は変形体内では、色素粒の中に含まれているが、電子顕微

鏡で観察すると、色素粒内に層状構造はみられない。

2. 種々の物質による子実体形成の誘導

NAD および関連物質

Wisconsin 大学の Daniel と Rusch らは、独得のざん新な方法で、子実体形成* を、形態・生理の両面から追及し、一連の論文を発表した^{7,17,18,19}。彼らは、まず *P. phlycephalum* の変形体を液体中で純粋培養することに成功し^{20,21}、生長期の定まった材料を用いて研究を進めた。筆者も数年来彼らとほぼ同じ方法で、子実体形成を調べている。この方法の詳細はすでに本誌に発表してあるので¹、以下にその大要を示す。

液体中で振とう培養 3 日目の生長極大期の変形体を遠心して収獲し、ペトリシャーレの寒天板上にうつす。Rusch らは、寒天板ではなく、シャーレや三角フラスコの底にガラスビーズをしき、ビーズの上

* Rusch らは、子実体形成 (fruiting) ではなく、孢子形成 (sporulation) という語を用いている。しかし、彼らが sporulation として定義しているのは、変形体から子実体が形成される過程である。

図 1. *P. polycephalum* の変形体に含まれている黄色の色素の吸収スペクトル (メタノール抽出). (太田)

にろ紙をおいて、ろ紙上に変形体を移している。このとき、寒天にニコチン酸アミドなどの物質を含ませておく。(ガラスビーズを用いたときは、ろ紙とビーズの間をニコチン酸アミドなどの溶液でみたす)。変形体を移植後、シャーレを4日間暗所に保ち、その後光照射(白色蛍光灯を用い、4,000 Lux, 3時間ぐらい)を行なうと、照射後ふつう12-16時間で子実体形成がおこる。

この場合、ニコチン酸アミドを含まない無栄養寒天を用いると、子実体の形成はごくまれになり、たとえ形成されても光照射後子実体形成までの時間ものびる。そこで、ニコチン酸アミドのかわりに、いろいろな物質を用い、この前処理で光照射後子実体形成が誘導されるか否かを調べれば、変形体から子実体が形成される条件を解析できる。

Rusch らは、この方法で数多くの物質の子実体形成誘導効果を調べ、表3に示すような物質系が誘導効果をもつことを見出した^{17,18)}。すなわち、シキミ酸→トリプトファン→キヌレニン→ニコチン酸アミド→NAD→NADP という系列の物質が有効で、これらの合成系の antagonist である α -ピコリン酸、アセチルピリジン、3-ピリジン・スルホン酸、メチルトリプトファン、葉酸、セリン、メチオニン

表 3. *P. polycephalum*の変形体内におけるニコチン酸、NADの生合成系と、子実体形成に対する必要量。

などは阻害的にはたらく。このような結果から、Rusch らは、子実体形成には、光の関与する反応とその準備段階となる反応との二つがあり、後者には NAD あるいは NADP のようなピリジヌクレオチドの量的増加が重要であると結論した。

Rusch らの研究は、調べた物質の種類も多く、結果もきれいにまとまっている。しかし、彼らの実験では、一つの物質についての実験例が少ない(多くの場合1物質当り3例ぐらいである)、光照射後12-16時間以内に生じた子実体形成のみをとりあげ、それ以後の形成を問題にしていない。同様な方法で、筆者が追試を行なったところ、変形体の生育状態のわずかな変化などでも、子実体形成率が変動するので、3例ぐらいの実験から結論するのは、危険が多いことがわかった。また、長期間液体振とう培養を

表 4. 種々の物質の子実体形成誘導効果(子実体形成率の高い *P. polycephalum* を用いた場合)。

寒天に加えた物質	濃度 (mg/l)	子実体形成率	
		data*	%
None	—	70/221	31.7
Nicotinic acid amide	14 $\times$ 10	172/186	92.5
	14 $\times$ 10 ³	59/65	90.8
Nicotinic acid	14 $\times$ 10	65/87	74.8
Tryptophan	14 $\times$ 10	77/92	83.7
Folic acid	14 $\times$ 10	65/74	87.8
ATP	14 $\times$ 10	29/46	63.0
NAD	14 $\times$ 10	14/15	93.3
IAA	14 $\times$ 10	51/60	85.0
Ascorbic Acid (V.C)	14 $\times$ 10	22/43	51.2
Biotin	14 $\times$ 10	29/51	56.9
Thiamine (V.B ₁)	14 $\times$ 10	0/18	0
Riboflavin (V.B ₂)	14 $\times$ 10	13/74	17.5
Pyridoxine (V.B ₆)	14 $\times$ 10	0/9	0
Pantothenic acid	14 $\times$ 10	0/9	0

* 子実体を形成した culture の数/全 culture 数。(岡田・太田, 1963 に新 data を加えたもの)。

続けると、子実体形成率が低下するが、このような場合はとくに光照射後子実体が形成されるまでの時間が長くなり、この時間のずれが物質により異なることがわかった。子実体形成率が高い状態の変形体を用いた場合の結果を、表4に示す。

筆者らの結果と Rusch らの結果を比べると、葉酸が筆者らの実験では誘導効果をもつのに、Rusch らは阻害的にはたらくとしているなど二、三の食い違いはあるが、トリプトファン、ニコチン酸アミド、NAD などが高い誘導効果をもつことなど重要な点は、ほぼ一致している。

筆者らは、次にニコチン酸アミドを加えたとき、変形体内で NAD が実際に増加するか否かを調べた²²⁾。方法は、メチルエチルケトン法と一般に呼ばれているもので、ビリジンスクレオチドをトリクロル酢酸によって抽出し、抽出液を除タンパク後、メ

チルエチルケトンで蛍光を出させ、蛍光量を分光光度計により測定する。NAD 量は、アルコール脱水素酵素を加えたときの蛍光量の減少から求める。結果は、ニコチン酸アミドを加えると、NAD 量は確かに増加し、しかもその増加が極大に達するとき(4日後)が、光照射の適当な時期と一致する。(図2)

このような事実は、子実体形成にあたって、光照射以前に NAD (あるいは NADP) 量が増加していることが必要なことを示している。NAD 量の増加が、直接あるいは間接に、変形体内のいかなる反応に関係しているのかは、今後に残された問題である。

生長促進物質

1963年、Ward ら²³⁾は、変形体と胞子を比較して、前者ではみられない IAA が、後者に存在する

図2: ニコチン酸アミドを加えたときにおこる変形体内の NAD 量の変動。

縦軸: ニコチン酸アミドを加えない場合の変形体内の NAD 量を 100 としたときの値。

横軸: ニコチン酸アミドを加えて後、暗所においた日数。

実線は NAD 量、破線は「全蛍光物質量 - NAD 量」で、NADP などがこの中に入る。4 日目に NAD 量が著しく増加している。

(太田・美祢)

表 5. 生長 促進物質の子実体形成誘導 効果 (子実体形成率の低い *P. polycephalum* を用いた場合).

寒天に加えた物質		濃 度 (mg/l)	子実体形成率	
			data*	%
None		—	6/97	6.2
IAA		14×10	67/168	39.8
Gibberellin		14×10	10/112	8.9
Kinetin	非照射	14×10	12/32	37.5
	光照射	14×10	29/56	51.8
Indole carboxylic acid		14×10	1/107	0.01
Indole propionic acid		14×10	0/96	0
Indole		14×10	0/87	0
Naphthyl acetic acid		14×10	1/57	0.02
Nicotinic acid amide		14×10	65/200	32.5
		14×10 ²	170/329	51.7

* 子実体を形成した culture の数/全 culture の数.
最下段の Nicotinic acid amide は、比較のため示した. (太田)

ことを示し、子実体の形成と IAA の関係を示唆した. すでに述べたように、変形体は細胞構造がないが、子実体になると明白な膜(セルロースを成分とする)がつくられる. このことから考えて、IAA が子実体形成と関連するのは、大へん興味ある事実である.

筆者らは、前述の NAD 関連物質を調べたと同様な方法で、暗所で IAA で前処理した後、光照射を行なってみた. その結果、ニコチン酸アミドよりやや形成率が落ちるが、IAA もまた子実体形成を誘導することを見出した.

次に、このはたらきが、IAA 以外の生長促進物質ではいかなるかを調べたところ、インドール、インドールカルボン酸、インドールプロピオン酸、ナフタール酢酸などではまったく誘導効果がみられず、IAA に特異的ともいえることがわかった(表 5). ジベレリンも効果ははっきりみられず、ジベレリン

と IAA を同時に加えたときも、IAA のはたらきが高められるようなことはなかった.

興味ある結果がえられたのは、カイネチンで、カイネチンで処理するとその後光照射を行なわなくとも、明白な誘導効果をもつ. このように、光照射なしで子実体形成を誘導する物質は、現在までカイネチン以外にみつけれられていない. なお、カイネチンの場合も、光照射を同時に行なうと、光照射なしの場合よりも形成率が高まる.

IAA とニコチン酸アミドのはたらき方にも違いがみられる. 変形体の子実体形成率が高い状態のときは、明白な差はみられないが、形成率が低くなると、違いがあらわれてくる. すなわち、ニコチン酸アミドで前処理後、光照射を行なうと、照射後 1 日目に最も高いひん度で子実体が形成されるが、IAA の前処理の場合は、光照射後 3 日目に最も高いひん度で子実体が形成される(図 3). また、変形体の状態変化にともなう子実体形成率の低下は、ニコチン酸アミドで顕著であるが、IAA ではそれほどでもない. そのほか、ニコチン酸アミドで処理した場合、しばしば柄のない (sessile) 子実体があらわれるが、IAA の場合は通常柄のある子実体がつくられる.

子実体形成と一口にいても、胞子・柄の形成など複雑な一連の形態形成であるので、上述の結果は、ニコチン酸アミドあるいは NAD がはたらく反応あるいは時期と、IAA がはたらく反応あるいは時期とが異なっている可能性を示唆すると思われる. この点も、今後の研究で明らかにせねばならぬ問題である.

3. 子実体形成に伴う変形体内の物質変化

子実体形成の過程と関連して、変形体内における物質代謝や成分の変化に注目した研究は、おもに Ward らによって行なわれている.

彼は、*P. polycephalum* の胞子が細胞膜のまわりに黒色素のメラニンをもつことから、メラニンの生成と関連して子実体形成を調べた. 変形体よりアスコルビン酸酸化酵素を抽出し、その特性が従来他の生物からえられた同様なはたらきをもつ酵素と異なる点が多いことを見出した²⁴⁾. ついで、変形体と胞子について、アスコルビン酸酸化酵素とチトクローム酸化酵素の活性を比較し、表 6 のような結果をえた²⁵⁾. すなわち、アスコルビン酸酸化酵素の活

性は変形体の方が約 6 倍高く、チトクローム酸化酵素は逆に胞子の方が約 3 倍高い。このことから、彼は変形体から子実体が形成されるときに、末端酸化酵素の転換がおこること、胞子の形成にあたっては核分裂や膜形成にエネルギーが必要なため、チトクローム酸化酵素の活性が高まるのではないかと推論

した。
しかし、筆者が変形体の物質代謝を調べた結果²⁶⁾では、変形体の末端酸化酵素はチトクローム酸化酵素であるので、子実体形成にあたり Ward がいう末端酸化酵素の転換がおこるとは考えにくい。
Ward らが発表した最も興味ある事実は、クレン

図 3. 子実体形成率と光照射後の日数の関係、実線—ニコチン酸アミド、破線—IAA. (低い形成率の *P. polycephalum* を用いた場合).
縦軸：子実体形成率 (%), 横軸：光照射後の日数. ニコチン酸アミドの場合は、照射後 1 日目に、IAA の場合は 3 日目にそれぞれ最も高い子実体形成率を示す。
(太田)

表 6. *P. polycephalum* の変形体および胞子における酸化酵素の活性の比較.

酸 化 酵 素	チトクローム酸化酵素		アスコルビン酸酸化酵素	
	K*/mg of protein N	胞子/変形体	K**/mg of protein N	胞子/変形体
胞 子	0.081	2.9	0.041	1
変 形 体	0.028	1	0.252	6.1

K* = $\Delta 2.3 \log$ (reduced チトクローム C)/sec.
K** = $\Delta 2.3 \log$ (アスコルビン酸)/sec.

(Ward, 1958)

ラーゼ (cresolase) に関する問題である^{27,28}。変形体のクレソラーゼは、通常のクレソラーゼと異なり基質特異性があり、p-クレソールと、3,4-dihydroxytoluene (3:4 DHT) のみを基質とする。これらの基質を酸化する場合、ある時間のおくれ (lag, or induction period) の後、活性が高まる。しかし、p-CMB や N-ethyl maleimide (NEM), ヨード酢酸などのいわゆる-SH 毒を加えると lag がとり除かれる (図 4)。変形体に 18 時間ぐらい光照射をすると*, 形態に変化を生じ、光照射を止めてもそのまま子実体へ移行するようになる。この形態変化の時期を、Ward は “point of no return” とよんでいる。変形体のクレソラーゼの活性は point of no return の時期に変化し、この期のものでは基質をすぐ酸化し、lag がみられない。ちょうど、前記の-SH 毒を加えたと同様な状態を示す。

これらの事実から、Ward は変形体内の-SH 基をおさえることが、子実体形成に必要な条件ではないかと考えた。彼によると、変形体にあらかじめ上記の-SH 毒を加えて光照射を行なうと、-SH 毒の

* Ward らが用いているのは、オートミールを餌として飼った変形体で、純粋培養したものではない。また、彼は子実体が形成されるまで、連続して光照射を行なっている。

ない場合の約半分の時間で子実体形成がおけるといふ。

Stosch²⁹ は、Rusch らの実験結果と Ward らの実験結果とを統合するために、酵母菌などでみられる NAD- 依存の cystin-reductase や、NADP- 依存の glutathion-reductase の存在を考えているが、両者は方法も材料の状態も異なるので、現時点で簡単に結びつけるのは危険であると思う。筆者らが、Rusch らと同様な方法で-SH 毒の影響を調べた結果では、むしろ阻害的で、Ward らのいう促進はみられなかった。

つぎに、Ward ら²⁹は、変形体と胞子について、IAA をクロマトグラフィで調べたところ、胞子にのみ見出されることをみた。また、その原因として変形体では IAA- 分解酵素が活性であるが、胞子ではこの酵素の活性がみられないことも示した。前項で述べたように、筆者らも IAA の子実体誘導効果を確かめている。なお、Ward らは、変形体の色素と IAA- 分解酵素の関係も調べている。

その後、彼ら²⁹は、acrylamide gel の電気泳動法により、point of no return 前後のタンパク質の変動を調べた。その結果、 α -アミラーゼがこの時期に約 60% 減少することをみ、さらに子実体が形成されるにつれてその活性が認められなくなるこ

図 4. 変形体内のクレソラーゼ活性に対する p-CMB の影響。
A: p-CMB を加えない場合, B, C: それぞれ
0.001 M, 0.01 M の p-CMB を加えた場合。
(Ward and Havir, 1957)

を示した。また、この方法による他の炭水化物分解酵素などの変動も報告している³⁰⁾。このような形態形成に伴う酵素の変動は、近年形態形成を解析する重要な方法として注目されている。

Ward らの実験は上述のように多方面にわたり、それぞれ興味ある事実をえているが、それらの結果がどのように統一されるかは、すべて今後に残されている。

4. 環境要因と子実体形成

子実体形成に対する環境の影響の中で、光についてはすでに1で述べたので、他の環境要因の影響を述べる。

Gray は、pH と温度の影響を調べた³¹⁾(図5)。一般に、pH は酸性の方がよく、温度を一定に保つと、pH 3.0 で最も高い形成率を示し、形成までの時間は pH 4.0 のときが最も短い。pH 8.0 以上では子実体をつくらない。温度は 20–21° が最適で、温度が高くなるにつれて、pH が低くないと子実体の形成がおこらない。たとえば、21° では pH 3.0–8.0 の全範囲で形成されるが、27° では pH 6.0 以下、32.5° では pH 4.0 以下しか形成されない。pH を一定にすると、一般に温度が低いほど早く子実体がつくられる。なお、高温では柄のない (sessile) 子実体が形成されることが多い。

Stosch²⁾は多くの変形菌 についての実験を集め、pH の影響は種により異なると述べている。子実体

図5. 子実体形成に対する温度と pH の影響。
縦軸：子実体形成までの時間、横軸：pH。
光は連続照射した場合。

(Gray, 1939)

を形成させる方法によっても多少の違いはあるらしく、筆者らが純粋培養したものについて IAA の誘導効果を調べたのでは、pH 4.0 より 4.6 以上の方がよい結果がえられている。

餌を十分与えた状態と飢餓状態とでは、一般に後者の方が子実体をつくりやすい。培地が古くなった上にはえている変形体の方が、新しい培地上のより子実体をつくりやすいという報告が、*Physarum didermoides* や *Didymium squamulosum* などについて、古く発表されているが^{32, 33)}、筆者の経験では *P. polycephalum* についてはそのようなことはなく、むしろ飢餓状態の問題ではないと思われる。

子実体形成に必要な変形体の最小量は、*P. polycephalum* では、12 cm² であるという報告もあるが³⁴⁾、このような問題について体系的に調べたものはない。

このほか、環境要因はいろいろあるが、いずれについてもまとまった報告はない。なお、湿度については、子実体ではなく菌核 (sclerotium) の形成について調べられている^{35, 36)}。

5. 今後の問題

上述のように、変形菌類の子実体形成の研究はまだその緒についたばかりといえる状況で、発表された結果も研究者によりばらばらである。したがって、ほとんどの問題が今後の研究にかかっているが、現在考えられる問題を次に述べてみる。

変形体から子実体が形成されるまでには、複雑な形態変化がおこる。この変化は外部形態だけでなく、核・色素粒など内部構造にもみられる。色素粒は、子実体の形成のはじめに中央部に集まり、やがてこわれて色がなくなる。核は非常に数が多く、小さいので、内部の変化を精確に観察するのは容易ではない。子実体形成に伴う形態変化は、近年 Guttess ら¹⁹⁾ および古く Howard³⁴⁾ により記載されているが、いずれも完全なものといえない。微細な構造変化を調べるためには、電子顕微鏡を併用することが必要で、現在筆者の研究室で進行中である。

2 の生長促進物質のところで述べたように、変形体の子実体形成率が低下するにつれて、NAD と IAA のはたらき方が違ってき、NAD で誘導された子実体にはしばしば柄のないものが出てくる。Gray³¹⁾

は同様な子実体を高温のもとで観察している。このような柄のないものと、正常な柄をもったものとは、単に環境の違いにより生じるのか、遺伝的な違いがあらわれたのかも興味ある問題である。細胞性粘菌では、柄のないもの、あるいは柄しかつからないものなどいろいろな突然変異体がえられている。ふつうの変形体は、巨大なヘテロカリオンとも考えられ、連続的な培養が行なわれている間に（子実体形成率の低下はこのとき生じやすい）、あるていどの淘汰が行なわれる可能性も考えられる。このような問題を解決するために、遺伝的に均質ないわゆる clone culture をつくる必要がある。Kerr らは⁸⁷⁾, *Didymium nigripes* の mutant で clone culture をえたと報告している。*P. polycephalum* でも、clone culture と mutant がえられたならば研究の飛躍的な発展が期待できる。

子実体形成に伴う特異的な酵素の生成を見出すことも重要な問題であろう。すでに、細胞性粘菌ではこのような研究が進みつつある^{38,39)}。これらのほか、1 で述べた精確な action spectrum をとることや、色素の本体を明らかにすることなども残された問題である。

なお、Rusch らは、変形体内で多数の核が同調分裂することに注目し、細胞質を共通にもつ核の間でみられる同調分裂のしくみや、核と細胞質の関係などを研究し、最近多くの報告を発表している^{40,41,42,43)}。

6. むすび

変形菌の変形体は、動物的といえる諸特性をもっている。代謝系²⁶⁾や、運動のもとになる収縮性タンパク質の性質などは、筋肉とよく類似している^{44,45)}。しかし、これから形成される子実体は、セルロースの膜をもった柄・胞子など典型的に植物的なものである。この二つの型の転換が一つの生活史の中でおこることは、この材料のもつ興味深い性質で、そのしくみをとくカギは、子実体形成の過程にひそんでいる。上述のように、この研究はまだ始まったばかりともいえるので、多くの方々が興味をもち、積極的に参加されることを期待している。

なお、本稿中に引用した筆者の研究室での実験結果は、薄井紀子・岡田順子・中島秀子・美祢弘子・勝島佐和子・寺内洋子・中野美穂・大上静子・松本

洋子・大沢多加子・竹中征子の諸嬢の助力によるものであることを付記する。

文 献

- 1) 岡田順子・太田次郎, 植雑. **76**: 342 (1963).
- 2) Stosch, H. A. V., Handbuch d. Pflanzenphysiologie **15**: 641 (1965).
- 3) Alexopoulos, C. J., Bot. Rev. **29**: 1 (1963).
- 4) ———, Morphogenesis in the Myxomycetes. Fungi Vol. II, 211 (Ainsworth and Sussman, Ed., Acad. Press, N. Y., 1966).
- 5) Gray, W. D., Amer. J. Bot. **25**: 511 (1938).
- 6) McManus, M. A., Amer. J. Bot. **48**: 582 (1961).
- 7) Daniel, J. W. and Rusch, H. P., J. Bacteriol. **83**: 234 (1962).
- 8) Gray, W. D., Mycologia **45**: 817 (1953).
- 9) Lieth, H., Ber. Dtsch. Bot. Ges. **57**: 323 (1954).
- 10) ———, Arch. Microbiol. **24**: 91 (1956).
- 11) ———, and Meyer, F. G., Naturwiss. **44**: 449 (1957).
- 12) Seifriz, W. and Zetzman, M., Protoplasma **23**: 175 (1935).
- 13) Wolf, F. T., J. Tennessee Acad. Sci. **33**: 149 (1958).
- 14) ———, Photoperiodism and related phenomena in plants and animals, 321 (AAAS. Washington, D. C., 1959).
- 15) Dresden, C. F., Doct. Dissesst. Univ. of Wisconsin, **20**: 869 (1959).
- 16) Kuraishi, S., Garver, J. C. and Strong, F. M., Plant Physiol. (suppl) **36**: 44 (1961).
- 17) Daniel, J. W. and Rusch, H. P., J. Bacteriol. **83**: 1244 (1962).
- 18) Rusch, H. P. and Daniel, J. W., Biological organization, cellular and subcellular, 263 (Waddington, C. H., Ed., Pergamon Press, London, 1959).
- 19) Guttes, E., Guttes, S. and Rusch, H. P., Develop. Biol. **3**: 588 (1961).
- 20) Daniel, J. W. and Rusch, H. P. J. Gen. Microbiol. **25**: 47 (1961).
- 21) ———, and Baldwin, H. H., Methods in Cell Physiology, Vol. 1, 9 (Prescott, D. M., Ed., Acad. Press, N. Y., 1964).
- 22) 太田次郎, 日本植物学会 関東支部 大会 講演 (1965・3月),
- 23) Still, C. C. and Ward, J. M. Bacteriol. Proc. **68** (abstract) (1963).
- 24) Ward, J. M., Plant Physiol. **30**: 58 (1955).

- 25) ———, *Science*, **127**: 596 (1958).
- 26) Ohta, J., *J. Biochem.* **39**: 489 (1954).
- 27) Ward, J. M. and Havir, E. A., *Biochim. Biophys. Acta.* **25**: 440 (1957).
- 28) ———, 4th Intern. Congress Biochem. Symp. VI. Biochemistry of Morphogenesis, 33 (Nickerson, Ed., Pergamon Press, London, 1959).
- 29) Zeldin, M. H. and Ward, J. M., *Bacteriol. Proc.* 86 (abstract) (1963).
- 30) ———, and ———, *Nature* **198**: 389 (1963).
- 31) Gray, W. D., *Amer. J. Bot.* **26**: 709 (1939).
- 32) Klebs, G., *Jb. wiss. Bot.* **35**: 80 (1900).
- 33) Constantineanu, J. C., *Ann. Mycol.* **4**: 495 (1906).
- 34) Howard, F. L., *Amer. J. Bot.* **18**: 116 (1931).
- 35) 太田次郎, *科学の実験* **15**: 63 (1964).
- 36) Jump, J. A., *Amer. J. Bot.* **41**: 561 (1954).
- 37) Kerr, N. S., *Exptl. Cell Res.* **45**: 646 (1967).
- 38) Sussman, M., *Biochem. Biophys. Res. Communications* **18**: 763 (1965).
- 39) ———, *Proc. Natl. Acad. Sci.* **55**: 813 (1966).
- 40) Nygaard, O. F., Guttus, S. and Rusch, H. P., *Biochim. Biophys. Acta.* **38**: 298 (1960).
- 41) Mittermayer, C., Braun, R. and Rusch, H. P., *Biochim. Biophys. Acta.* **91**: 399 (1964).
- 42) Guttus, E. and Guttus, S., *Methods in Cell Physiology*, Vol. 1: 43 (Prescott, D. M., Ed., Acad. Press, N. Y., 1964.)
- 43) Cummins, J. E. and Rusch, H. P., *Exptl. Cell Res.* **31**: 577 (1966).
- 44) Nakajima, H., *Protoplasma* **52**: 413 (1960).
- 45) 秦野節司, *生化学* **38**: 707 (1966).