光はカビの生活を変える

——胞子形成を制御する青色光と近紫外光による可逆的光反応を中心にして 熊谷 忠*

カビが分生子柄を形成し、そこに胞子がつくことは日常よく見られる現象である。その形成にあたっては、さまざまな波長の光が促進や阻害に関係し、菌のほうもその反応の仕方によっていくつかのグループに分けられる。本文では特に青色光と近紫外光による可逆的光反応を中心に、その光受容体の存在についても言及する。

今から 60 年ほど前、米国農務省ベルツビル研究所の W. W. Garner と H. A. Allerd は、植物の花芽形成が光周性、すなわち一日のうちの明期と暗期の長さによって調節されることを見いだした⁽¹⁾。1952 年、同研究所の H. A. Borthwick らは、レタス種子の発芽は赤色光によって促進され、赤色光照射直後に与えた近赤外光によって抑制されること、またこの 2 つの光の効果は繰り返しが可能で、相互に可逆的に作用し、最終的な生理効果は最後に受けた光の質によって決まることを明らかにした。このことから、彼らは赤色光と近赤外光の可逆的光反応による制御系を発見した⁽²⁾。以後、多くの研究が行なわれ、植物の一生は自らの生活を支えるエネルギー獲得のための光合成とは別に、フィトクローム^{注1}を光受容体とする光反応によって調節されることが明らかとなり、今日ではその光反応機構は分子レベルで解析されるに至っている。フィトクロームによる低エネルギー光反応の特徴は、緑化植物の発生や分化の様式を切り換える“引き金”として作用することであり、このような光環境要因によって発生や分化の過程が調節される現象は光形態形成と呼ばれる。

一方、フィトクロームを介して調節される光形態形成とは異なって、青色光によって調節される現象が渦鞭毛藻類、緑藻、珪藻などの光走性、ボークリア藻類、シダ類での光屈性、胞子発芽、細胞分裂や成長、あるいは高等植物類でのクロロフ

ィル合成、炭素代謝の調節、孔辺細胞の開閉、葉緑体形成や葉緑体の運動の調節など様々な場面で知られている（古くは 1880 年、C. Darwin のカナリヤソウ子葉鞘の光屈性の発見にまで遡ることができる）。1960 年以降、これらの光生理現象の作用スペクトル^{注2}が活発に研究され、多くの例が後述の菌類の光形態形成の場合と同様に、450 nm 付近と 360~380 nm 付近に作用ピークを示している（図 5 を参照）。

非緑化の下等植物においても光が重要な役割を果たすことは、細菌類での光合成、光回復酵素、紫膜、光走性などでよく知られている。また、菌類においても表 1 のように、子実体（きのこ）形成、有性、無性の胞子形成、胞子形成帯の概日性リズム^{注3}の青色光による攪乱、菌糸の生長、光屈性、色素合成など種々の発育、分化過程が主として 530 nm より短波長側の低エネルギーの光によって調節される。表 1 には作用スペクトルが測定されている現象のみを挙げたが、酵母 *Saccharomyces* での呼吸適応、酵母 *Rhodotorula* でのカロチノイド合成も光調節を受けるという報告もある。

フィトクロームによる光調節が緑化植物界にみられるのに対し、青色光による光調節は菌類から高等植物に至るまで広範囲にわたる現象であり（ショウジョウバエの羽化リズムにおいてもみられるという），“青色光効果”と呼ばれる。高等植物および微生物における“青色光効果”の光調節機構、光受容体をめぐる国際会議が 1979、1983

*Tadashi KUMAGAI, 東北大学農学研究所

表1 青色光により調節される現象

現 象	糸 状 菌 名	文 献
光 屈 性	<i>Phycomyces blakesleeana</i> (Z) <i>Pilobolus kleini</i> (Z)	G. M. Curry & H. E. Gruen (1954) R. M. Page & G. M. Curry (1966)
胞子のう柄の光生長	<i>Phycomyces blakesleeana</i> (Z)	M. Delbrück & W. Shropshire, Jr. (1960)
胞子形成帯の概日性リズム	<i>Neurospora crassa</i> (A)	M. L. Sargent & W. R. Briggs (1967)
光 逃 避 反 応	<i>Physarium nudum</i> (M)	J. Biatczk (1979)
分生胞子形成誘起	<i>Trichoderma viride</i> (D)	T. Kumagai & Y. Oda (1969)
近紫外光による分生子柄形成誘起の抑制	<i>Alternaria tomato</i> (D) <i>Helminthosporium oryzae</i> (D)	T. Kumagai (1983) T. Kumagai (1983)
分生子柄からの胞子形成阻害	<i>Alternaria tomato</i> (D) <i>Alternaria solani</i> (D) <i>Stemphyllium solani</i> (D)	M. Aragaki (1962) Y. Honda & T. Nemoto (1984) C. M. Leach (1968)
コレニウム形成	<i>Penicillium claviforme</i> (D)	A. G. Faraj-Salman (1971)
子のう殻形成誘起	<i>Nectria haematococca</i> (A) <i>Gelasinospora reticulispora</i> (A)	R. Curtis (1972) Y. Inoue & M. Furuya (1975)
子実体原基形成誘起	<i>Coprinus congregatus</i> (B) <i>Favolus arcularius</i> (B)	R. Durand & M. Furuya (1985) Y. Kitamoto <i>et al.</i> (1972)
子 実 体 形 成	<i>Favolus arcularius</i> (B) <i>Shizophyllum commune</i> (B)	Y. Kitamoto & A. Suzuki (1974) J. H. Perkins & S. A. Gordon (1969)
カロチノイド合成	<i>Fusarium aqueductum</i> (D) <i>Mycobacterium marinum</i> (P) <i>Neurospora crassa</i> (A) <i>Verticillium agaricinum</i> (D)	W. Rau (1967) C. D. Howes & P. P. Batra (1970) M. Zalokar (1955) L. R. G. Valadon <i>et al.</i> (1976)
チトクロームの光還元	<i>Neurospora crassa</i> (A)	V. Muñoz & W. L. Butler (1975)
硝酸還元酵素	<i>Neurospora crassa</i> (A)	E. Klemm & H. Ninnemann (1979)

P：原核菌類，M：変形菌類，Z：接合菌類，A：子のう菌類，D：不完全菌類，B：担子菌類

年の2回，西独マールブルグで開催されており，Proceeding も Springer-Verlag 社から出版されている^(3,4)。なお，“光生物学（柴田和雄ら編，学会出版センター，1979年）”，“植物生理学8巻，環境情報（古谷雅樹編，朝倉書店，1981年）”も参照されたい。

菌類の胞子形成と光

菌類の胞子形成に及ぼす光の影響についての研究は，古くは19世紀の後半から行なわれている。多くの研究者達の関心は，地球上に生物が誕生して以来，絶えず取り巻いていた光環境に対する生物の進化，適応の機構，あるいは光反応の機構自身を解き明かすといった博物学的欲求や，植物病原菌の生活環を制御することによって菌の生活を知り，ひいては病害防除の可能性を追求するということにあった。

1950年，米国ウェストヴァージニア農事試験場の H. L. Barnett と V. G. Lilly⁽⁵⁾ は *Choanephora cucurbitarum* の胞子形成過程には2つの光反応系が含まれることを明らかにした。この菌は連続暗黒下または強光を用いた連続明条件下で

は胞子を形成しないが，明期の後ひき続いて暗黒に置く条件，あるいは弱光を用いた連続明条件下では胞子を形成する。このことから，彼らは胞子形成を誘起するのに光を必要とする反応系Aと，その後，暗黒で進行する反応系Bがこの菌の胞子形成過程に含まれており，反応系Aは弱光でも進行するが，反応系Bの進行は強光によって阻害され，したがって，弱光を用いた連続明条件下では胞子が形成されると考えた。この明期と暗期が存在するという認識は，高等生物の光周性と関係している可能性を暗示している。

1950年代までの研究では，光照射装置などの不足の問題もあって，光質についての解析はそれほど詳細には検討されなかった。60年代に入って，オレゴン州立大学の C. M. Leach を中心とするグループが精力的に光質についての研究を展開し，とりわけ近紫外，紫外域の光の重要性を指摘した⁽⁶⁾。青色域より短波長側の光の影響について，作用スペクトルが測定されている現象例を表2に示したが，多くは胞子形成に関係したものである。

これらの研究を通して，胞子形成過程における

表 2 近紫外光, 紫外光により調節される現象

現 象	糸 状 菌 名	文 献
子う殻形成誘起	<i>Ascochyta pisi</i> (A) <i>Pleospora herbarum</i> (A)	C. M. Leach & E. J. Trione (1965) C. M. Leach & E. J. Trione (1966)
子う殻形成誘起と阻害	<i>Gerasinospora reticulispota</i> (A)	Y. Inoue & M. Watanabe (1984)
孢子形成誘起	<i>Pleospora herbarum</i> (A)	C. M. Leach & E. J. Trione (1966)
分生孢子形成誘起	<i>Alternaria dauci</i> (D) <i>Alternaria solani</i> (D) <i>Alternaria tomato</i> (D) <i>Botrytis cinerea</i> (D) <i>Helminthosporium oryzae</i> (D) <i>Stemphyllium solani</i> (D)	C. M. Leach & E. J. Trione (1966) Y. Honda & T. Yunoki (1981) T. Kumagai (1983) Y. Honda & T. Yunoki (1978) S. Yamamura <i>et al.</i> (1977) T. Sproston (1971)
果積子実体形成阻害	<i>Dictyostelium discoideum</i> (Ac)	M. Häder (1983)

Ac : 細胞性粘菌を意味する。

光誘導相, 光阻害相の有無から, 多くの菌は次の3つのグループに分けられた(ここで対象としている菌は不完全菌類であるが, 有性孢子を形成する菌にもこの考え方は準用できると考えられる)。

グループ I : 連続暗黒下では分生子柄^{注4}も孢子も形成されず, 菌糸のみの生長を行なう。栄養菌糸が光に出合うと分生子柄の形成が誘導され(光誘導相), ひき続いて暗黒に置くと孢子が形成される。この暗期反応の進行は光照射によって阻害される(光阻害相)。 *C. cucurbitarum*, *Alternaria tomato*, *A. solani*, *Botrytis cinerea*, *Helminthosporium oryzae* などが知られている。

グループ II : 分生子柄の形成誘導には特に光を必要としないが, その後の暗黒下での孢子形成に至る過程はグループ I と同じように光阻害を受ける。つまり, 連続暗黒下で孢子が形成さ

れる。報告例は少ないが, *H. oryzae* のある株で認められている。

グループ III : 分生子柄の形成誘導には光を必要とするが, その後の孢子形成過程は光阻害を受けない。つまり, 連続明条件下でも孢子が形成される。 *Trichoderma viride*, *H. catenarium*, *Fusarium viride*, *Cercospora herpartrichoides* などが知られている。

いずれのグループに属するにせよ, 孢子形成は530 nm より短波長側の青色域と近紫外域, あるいは近紫外域のみの光によって調節される。

次に, 筆者らはグループ I, II に属するいくつかの不完全菌の孢子形成過程には, 青色光と近紫外光による可逆的光反応系(マイコクロム系と呼ぶ)が関与し, 分化の方向性を決定する上で重要な役割を果たすことを見だしてきたので紹介する。

用 語 解 説

本文中, 注の付してある語について説明を加えた。

注1 フィトクローム : 光照射に対応して吸収スペクトルを可逆的に変える性質をもつ色素蛋白質。赤色光吸収型フィトクローム (P_R) $\frac{660nm}{730nm}$ 近赤外光吸収型フィトクローム (P_{FR}) の形で反応が行なわれるが, P_{FR} が生理的な活性を示すと考えられている。

注2 作用スペクトル : 光生物学の常套手段で, 一定量の反応を起こすのに必要な光子数の逆数を波長に対してプロットしたものと定義されている。つまり, いろいろな波長の光の相対的エネ

ルギー効率を示す。

注3 概日性リズム : 環境の周期的な変化を取り除いた恒常状態のもとで, 約1日の周期で変動する生命現象をいう。たとえば, *Neurospora crassa* の *timex* と呼ばれる変異株の菌糸は, 暗黒下では約24時間毎にバンド状に孢子形成帯を作りながら生長する。

注4 分生子柄 : 孢子形成の前段階に作られる器官であり, その柄の先端に孢子が形成される。

注5 半 値 幅 : 放射波長範囲のうち最大放射エネルギーの半分を放射する波長幅。

胞子形成過程における青色光と 近紫外光による可逆的反応

不完全菌 *H. oryzae* や *A. tomato* などでは、暗黒下では胞子を形成せず菌糸のみの生長を行なう。暗黒培養で得られる栄養菌糸のみからなるコロニーにブラックライトランプ (BLB: 放射波長域が 320~420 nm で、最大放射波長が 360 nm の光)、あるいは健康線ランプと UV-DIA フィルターを用いて得られる放射波長域が 320~400 nm、最大放射波長が 340 nm の光 (NUV) を照射後、ひき続いて暗黒に移すと、再び菌糸は生長するが、暗期開始後約 16 時間目には光照射した時のコロニーの先端部に輪状に胞子の形成帯が認められる。つまり、これらの菌の胞子形成過程には、BLB、NUV に含まれる近紫外域の光によって誘起される光反応 (光誘導相) と、それにひき続いて起こる暗期反応が含まれていることになる。ところが、NUV の連続照射下では絶えず胞子を形成しながら菌糸は生長するのに反し、BLB の連続照射下では胞子の形成は認められない。面白いことに、たとえば 1 週間の BLB 連続照射下では胞子は形成されないが、絶えず分生子柄を形成しながら菌糸は生長する。つまり、BLB 照射下では、形成誘導された分生子柄は成長はするが分化をせず、分生子柄の状態で停止している。したがって、その後暗黒に移せば、コロニーの発達に伴う菌糸齢の差があるにもかかわらず、一斉に光照射されていた部分の菌糸から胞子が形成される。どうして BLB と NUV の長時間にわたる連続照射下ではこのような差が起こるのであろうか。

1) 分生子柄の成熟過程における光調節

H. oryzae, *A. tomato* の栄養菌糸からなるコロニーに数時間近紫外光を照射した後、ひき続いて暗黒に置く代わりに放射波長域が 400~550 nm で、最大放射波長が 430 nm の青色光照射下に約 24 時間置くと、その後たとえ暗黒に移しても、もはや胞子の形成は認められなくなる。つまり、近紫外光照射によって誘起される光誘導相に続く暗期反応の進行は青色光照射によって阻害される

わけで、前述の Barnett と Lilly の提起した 2 つの反応系は光質によって置き換えることができる。暗黒とは有効に作用する光がない条件を意味することになる。

青色光照射による胞子形成阻害作用を起こすためには長時間の照射が必要なのであろうか。近紫外光照射によって胞子形成を誘起したあとの暗期開始後、一定時間を置いて 1 時間青色光を照射し、また暗黒に戻す (青色光を照射するまでの時間を様々な長さに変える)。このようにして、暗期過程の光中断効果を調べると、菌によって多少の差異はあるが、*A. tomato* の場合、暗期開始後約 6~8 時間目に青色光による阻害相が認められる。ここに至って、BLB の照射下で起こる現象は、胞子形成に阻害的に作用する青色光と、青色光による阻害作用を打ち消す働きをする近紫外域の光がそれぞれ相反する向きに作用するために、分生子柄の段階でとどまっているのではないかと推定された。事実、暗期開始後 6 時間目に 1 時間青色光を照射し、直後に近紫外光を 1 時間照射した後、暗黒に移すと青色光による阻害作用は打ち消され、再び胞子が形成されるようになる。近紫外光による回復効果は青色光照射直後に与えた場合最大であり、2 つの光照射の間に挿入された暗期が長くなるにつれて小さくなる。この 2 つの光の効果は相互に可逆的で繰り返しが可能であり、最終的な生理効果は最後に受けた光の質によって決定される。青色光の場合には胞子形成が阻害されるし、近紫外光の場合には胞子が形成される。この現象は、光質は異なるが前述のフィトクロームによる赤・近赤外光の可逆的反応とよく似ていることから、青色光と近紫外光照射に対応して光変換を行なう 2 種の光受容体 [青色光吸収型 (P_B) $\xrightleftharpoons[\text{近紫外光}]{\text{青色光}}$ 近紫外光吸収型 (P_{NUV})], すなわち、マイコクロームの存在が推定された。このうち、青色光照射によって量が減り、近紫外光照射によって量が増える P_B が胞子形成に活性であるという仮説が出された。その後、同様の現象は *B. cinerea*, *A. cichorii* で見いだされている。また、光誘導相に続く暗期反応が光中断されることによって胞子形成が抑制される現象は、短日植

図 1 灰色カビ病菌 *Botrytis cinerea* の分生子柄の成熟過程と各発育段階に与えた青色光の効果

数字は分生子柄形成誘導のために与えた近紫外光にひき続く暗期開始後の時間を示す。Bは青色光1時間照射，Dは暗黒を示す (Y. Suzuki *et al.* ⁽⁷⁾)。

物の花芽形成における暗期反応の赤色光による光中断効果とよく似ている点で注目されよう。

さて、暗期反応中にみられる青色光照射による光阻害相は形態的にどの発育段階に相当するのであろうか。 *H. oryzae*, *A. tomato* の場合、分生子柄の成熟過程は形態的に単調で、明確に観察するのが困難である。 *B. cinerea* の場合には、図 1 に示されるように、形態的に 6 段階に分けられる。栄養菌糸が近紫外光を受けると 3 次元方向の分枝が誘起され、暗期開始後 3 時間目には initial conidiophore (未成熟な分生子柄) が形成される。この initial conidiophore は青色光に非感受性であり、青色光照射後暗黒に移すと、青色光を受けない場合と同様に孢子形成が進行する。暗期開始後 5~7.5 時間目に観察される II から V の発育段階にある分生子柄が青色光を受けると、最終的には先端が尖った細長い気中菌糸に移行し、孢子は形成されなくなる。この青色光効果は青色光照射直後に与えた近紫外光によって打ち消され、正常の孢子形成が進行する。暗期開始後 8 時間以上経た分生子柄はもはや青色光に対する感受性を失い、青色光の影響を受けない。このように、近紫外光照射による分生子柄形成誘導後の暗期過程でみられる青色光による阻害作用、それを打ち消す近紫外光の作用は、同一の発育段階にある分生子柄で起こることがわかる。なお、ここまでの経緯

については筆者の総説⁽⁸⁾を参照されたい。

2) 分生子柄形成誘導を調節する光の作用

分生子柄からの孢子形成における光調節は前述した通りであるが、実験系の複雑さもあって光反応機構についてはそれほど深く検討されていなかった。ところで、青・近紫外光可逆的反応は孢子形成の第一段階である栄養菌糸からの分生子柄形成誘導には関与しないのであろうか。

ここで、筆者の使用している

実験装置のしくみを簡単に紹介する。キセノンランプ (500 W) を光源とし、回折格子を通過してくる 360 nm より短波長側の近紫外域の単色光は、アルミ蒸着のミラーを使ってコロニーに垂直に照射される。また、キセノンランプ (500 W) を光源とし、干渉フィルターを通して得られる 334 nm より長波長側の単色光 (青色域の影響を見るため) は、アルミ蒸着のミラーを使って、垂直よりやや斜め方向からコロニー上に導かれる。この光束はコロニー全域にわたって均等のエネルギーを分配するようには照射されないが、それぞれの部位でのエネルギー差はほとんど無視してよい範囲にある。ただし、孢子形成の光誘導は偏光の影響を受けるという報告もあるので、いつも決まった範囲にある菌糸を観察の対象にしている。このようにして、2つの単色光の混合光を得ることができる。単色光の波長範囲は半値幅⁵⁾がおおよそ 12 nm より狭い (半値幅が小さいということは、より単色に近い光を意味する)。また、光強度*の調節はニュートラルフィルターを用いている。一般的な光形態形成についての実験書が刊行されているので参照されたい⁽⁹⁾。

上記の光照射装置を使った実験の結果、種々の

* 一定時間、単位面積当りの光エネルギーの強さで、通常 (真空) 熱電錐を用いて測定され、単位としては $W \cdot m^{-2}$ で表わされる。

光強度の近紫外光と青色光の交互照射,あるいは混合光照射による胞子形成誘導効果は次のようであった。

表3から, *A.tomato* の場合, 315 nm の近紫外光照射によって分生子柄の形成が誘導されるが, この誘導効果は近紫外光照射直後に与えられた 415 nm の青色光によって打ち消されること, この2つの光の効果は相互に可逆的で繰り返しが可能であることがわかる。同様の現象は *H.oryzae*, *A.cichorii* でも認められている。いずれの場合においても, 光照射回数を繰り返して行なっている間に escape が起こる。また, 分生子柄形成を誘導するための近紫外光照射前後, 各々約 30 分の暗期を挿入して与えた青色光(青色光-暗期 30 分-近紫外光, または近紫外光-暗期 30 分-青色光)は, 暗期を置かずに与えた場合と同様に, 近紫外光による分生子柄形成誘導効果を打ち消す。この暗期の長さは青色光, あるいは近紫外光による効果の持続と

表 3 分生子柄形成誘導に及ぼす青色光と近紫外光の影響

光 の 処 理	胞 子 形 成 (%)		
	<i>A.tomato</i> ^a	<i>H.oryzae</i> ^b	<i>A.cichorii</i> ^c
Dark control (暗黒対照)	0	9	0
B (青色光)	0	0	0
NUV (近紫外光)	100	100	100
NUV, B	16± 8	9± 5	22± 2
NUV, B, NUV	78±10	59±11	70± 4
NUV, B, NUV, B	33± 4	13± 8	28± 6
NUV, B, NUV, B, NUV	93±14	70±13	81± 5
NUV, B, NUV, B, NUV, B	41± 8	39±13	37± 4
NUV, B, NUV, B, NUV, B, NUV	110±12		
NUV, B, NUV, B, NUV, B, NUV, B	68± 9		

a : 490mW・m⁻² の 315 nm の NUV を 2 分間, 7 W・m⁻² の 415 nm の B を 1 分間照射
b : 13mW・m⁻² の 305 nm の NUV を 30 秒間, 9.4 W・m⁻² の 459 nm の B を 1 分間照射
c : 800 mW・m⁻² の 313 nm の NUV を 2 分間, 600mW・m⁻² の 455 nm の B を 2 分間照射
これらの菌では, 1 個の分生子柄に 1 個の胞子が形成されるので, 最終的に形成される胞子数を数えることによって, 分生子柄形成の誘導効果を知ることができる (T. Kumagai⁽¹⁰⁾)。

関係するものと考えられる (暗期が 30 分より長くなると青色光による抑制効果は低下してくる)。
図2は, 315 nm の近紫外光と 415 nm の青色光を同時照射した場合の, 最終的に形成される胞子数増加の時間的変化を示す。*A.tomato* のコロニーに 490 mW・m⁻² の光強度の近紫外光を照射後暗黒に移すと, 15 秒以内の誘導期間の後, 照射時間が増すにつれて形成誘導される胞子数は増加する。この 315 nm の光と 7 W・m⁻² の 415 nm の青色光との混合光を用いて胞子形成を誘起すると, 約 30 秒の誘導期間の後, 照射時間が長くなるにつれて胞子数は増加するが, 315 nm の光の単独照射の場合に比べて形成される胞子数は少ない。
次に, 315 nm の光の単独照射において光強度を 120 mW・m⁻² に低下すると, 光強度が高い場合に比べて, 誘導期間が長くなり (約 30 秒), 形成誘導される胞子数も減少する。これに 7 W・m⁻² の 415 nm の光を同時照射すると誘導期間の延び, 胞子数の減少は増長される。このように, 胞子形成を誘導するのに必要な誘導期間の長さ, 最終的に形成される胞子数は近紫外光の光強度, 同時に青色光が照射されるか否かに左右される。また, 光照射時間を 5 分間に設定し, 種々の光強

図 2 近紫外光と青色光との同時照射による *A. tomato* の胞子形成誘導効果
○は 490mW・m⁻² (左図), 120mW・m⁻² (右図) の 315 nm の光の単独照射, ●はそれぞれの光強度の 315 nm の光と 7 W・m⁻² の 415 nm の光との同時照射による 胞子形成誘導効果を示す (T. Kumagai⁽¹⁰⁾)。

図 3 種々の光強度の近紫外光と青色光との同時照射による *A. tomato* の孢子形成誘導効果

図中のマークは 315 nm の光の光強度を示す。○: 450, ▽: 370, □: 250, △: 120, ×: 50 mW·m⁻² (T. Kumagai⁽¹¹⁾).

度の 315 nm と 415 nm の混合光を照射した場合の孢子の形成誘導を図 3 に示す。たとえば、370 mW·m⁻² の 315 nm の光照射の場合、同時に照射される 415 nm の光の光強度を高めていくと、形成誘導される孢子数は急速に低下し、一定以上の 415 nm の光の光強度のところで定常状態になる。この定常状態の値は 315 nm の光の光強度を低めると低くなる。このように、一定の光照射時間内に誘起される孢子数は、近紫外光と青色光の双方の影響を受けることがわかる。

光化学反応が起こるためには光を吸収する色素(光受容体)の存在が必須であり、前にも触れたように、近紫外光受容体として P_{NUV} 、青色光受容体として P_{B} が存在するはずである。孢子形成誘導における青・近紫外光可逆の反応を説明するのに、 $P_{\text{B}} \xrightleftharpoons[\text{近紫外光}]{\text{青色光}} P_{\text{NUV}}$ の光変換を行なう光受容体の存在を考えることは魅力的ではあるが、この考え方は前述の結果(暗期を挿入した近紫外光と青色光の影響)、および次の光受容体の項を考えると困難のようであり、現在は次のように考えている。近紫外光を吸収することによって P_{NUV} は励起され、 P^*_{NUV} が生ずる。 P^*_{NUV} は、続く暗期反応中で緩和され、 P_{NUV} に戻るか壊れるかであろう。近紫外光-暗期-青色光の反応における暗期の長さから、緩和過程で生成される中間体そのものが孢子形成に活性であると考えよりは、むしろ

緩和過程のある段階で中間体と何かが反応して孢子形成誘導に有効な安定物質 $X_{\text{act.}}$ が生成されたと考えたほうがよい。

近紫外光の照射量を増加すると形成される孢子量も増大することから、 P^*_{NUV} の量 $[P^*_{\text{NUV}}]$ に比例して $X_{\text{act.}}$ の量 $[X_{\text{act.}}]$ も増えることになる。光生理現象の反応量 R は $R = k\phi N_0 S$ によって決まる⁽¹⁸⁾ (ϕ は量子収率、すなわち光子を吸収した光受容体のうち実際に生理反応に与する光受容体の割合、 N_0 は入射光量、 S は入射光量が光受容体に吸収される相対確率である)。したがって、 $[X_{\text{act.}}] \propto [P^*_{\text{NUV}}] = k_N \phi_N N_{0N} S_N$ (N は NUV の頭文字をとったもので近紫外光照射によって起こる反応を表わす) の関係が得られる。一方、青色光による孢子形成抑制作用も同じように、青色光照射によって励起された P^*_B の緩和過程のある段階で中間体と何かが反応して孢子形成に抑制的に作用する物質 $Y_{\text{act.}}$ が生成される。

この $Y_{\text{act.}}$ の量 $[Y_{\text{act.}}]$ も $[Y_{\text{act.}}] \propto [P^*_B] = k_B \phi_B N_{0B} S_B$ (B は Blue の頭文字をとったもので青色光によって起こる反応を表わす) の関係にある。近紫外光、あるいは青色光照射によって起こる光反応が進行中、 ϕ_N 、 ϕ_B も S_N 、 S_B も変化しないものと考えられるので、それぞれの光反応量は入射光量に依存することになり、最終的な生理効果は $[X_{\text{act.}}](\propto N_{0N}) - [Y_{\text{act.}}](\propto N_{0B})$ によって決定されることになる。また、一定の光強度の割合にある混合光照射下では、光照射時間が長くなるにつれて最終的に形成される孢子数も増加するので、 $[X_{\text{act.}}]$ と $[Y_{\text{act.}}]$ の差が小さい状態でも、 $[X_{\text{act.}}] > [Y_{\text{act.}}]$ が確保されていれば、その差に応じて絶えず孢子形成は誘導され続けることになる。表 3 に示した交互照射の場合の、光照射回数が増すに従って escape が起こる現象もこのことによって説明されよう。 $X_{\text{act.}}$ 、 $Y_{\text{act.}}$ などの作用機作については今後の課題である。ただ、同時照射の場合にみられる相互に打ち消し合う効

果は、2つの光反応がかなり密接に作用することを暗示している。

光受容体の検索

光受容体の存在、光反応機構などを知るためには作用スペクトルが手掛りとなる。作用スペクトル測定の基礎となるものは光量-反応曲線である。横軸に総照射光量を対数目盛に、縦軸に各々の光量に対応して起こる反応量をプロットすると、通常シグモイドの曲線が描かれるが、ある光量の範囲内では直線関係が成立する。光量-反応曲線を得るにあたって次のことを考慮する必要がある。光反応量は総照射光量、つまり光強度 I と光照射時間 t の積 ($I \times t$) によって決まる。生物体に含まれる光受容体の量は通常微かであり、光反応量は光受容体の量によっても制限を受ける。長時間にわたる光照射、あるいは高すぎる光強度の光照射は目的とする反応以外に影響を与える可能性があり、また利用できない光エネルギーを与えることにもなる。したがって、短時間、適当な光強度の条件で実験を行なう必要がある。このようにして得られる各波長の光の光量-反応曲線から、一定の反応量を誘起するのに必要な各波長の光の相対的エネルギー効率を知ることができる。実際には、光受容体以外の物質による吸収や遮蔽、あるいは細胞構造体による散乱、反射などが関係してくるので、特に未破壊の系では複雑になることがある。

図4 胞子形成を誘導するのに有効な光の作用スペクトル
●は *A. tomato*, ○は *H. oryzae* の場合を示す (T. Kumagai⁽¹²⁾).

図4に示すように、*A. tomato*, *H. oryzae* の胞子形成を誘導するのに有効な作用スペクトルは340 nm より短波長側の光が有効であり、300 nm 付近にピークを示す。つまり、 P_{NUV} の吸収ピークは300 nm 付近にあることが想像される。この付近の波長は、地球上に到達する太陽光のうち最も短い波長域に相当する点で興味あるところである。一方、胞子形成を誘導するための近紫外光照射直後に与えた、胞子形成誘導効果を打ち消すのに有効な光の作用スペクトルは、530 nm より短波長側の光が有効であり、青色域では447 nm 付近に、近紫外域では360~380 nm 付近にピークを示す(図5)(近紫外光照射直前に与えた、胞子形成誘導効果を打ち消す光の作用スペクトルもほぼ同様であった)。したがって、 P_B の吸収スペクトルはこの作用スペクトルと似た形であることが想像される。暗黒培養で得られる栄養菌糸が300 nm の光に遭遇するといつでも胞子形成が誘導されることから、 P_{NUV} はいつでも栄養菌糸に含まれていると考えられる。さらに、胞子形成を誘導するための近紫外光照射の前と後に与えた青色光の抑制効果の作用スペクトルがよく一致することから、近紫外光照射前後に働く青色光受容体(P_B)は前後とも同様の物質であり、 P_B も栄養菌糸にいつでも存在していることが考えられる。ただ、青色光が胞子形成抑制作用を発揮するためには、近紫外光照射に対していつ与えられるかが重要な問題となる。

図5 近紫外光による胞子形成誘導効果に抑制的に作用する光の作用スペクトル
●は *A. tomato*, ○は *H. oryzae* の場合を示す (T. Kumagai⁽¹²⁾).

近紫外光受容体については、Leach らが最初に、孢子形成が近紫外光照射によって誘導される数種の菌から 310 nm に吸収ピークを示す物質 P_{310} をとり出した。この吸収ピークが孢子形成を誘導するのに有効な光の作用スペクトルのピークに近いことから、彼らは P_{310} が光受容体ではないかと考えた。しかし、 P_{310} は暗黒培養の菌糸には含まれず、近紫外光照射によって増量すること、また孢子形成を誘導するのに光を必要としない菌の菌糸にもかなりの量含まれていることなどから、光受容体である可能性は消えた。現在、 P_{310} の化学構造が決定され、mycosporine と名付けられているが、その生理作用は不明である。筆者は暗黒培養した *A.tomato*, *H.oryzae* の菌糸に、近紫外光照射によって 305 nm に吸収の変化を示す光感受性物質の存在を認めている。この物質は近紫外光を受けるとチトクローム *c*, あるいは、*A.tomato* の菌糸に含まれる自動酸化性の酸化還元物質 (400 nm 付近に吸収の変化を示す) を光還元する。この光還元反応は分子状酸素のない条件で大である。あらかじめ大量の近紫外光を照射することによって破壊した試料は光還元反応を示さない。この光感受性物質の吸収ピークが作用スペクトルのピークに近いこと、近紫外光による孢子形成誘導効果が、光照射を窒素気流中で行なった場合のほうが空気中で行なった場合より大であることなどから、この光感受性物質が P_{NUV} の候補物質ではないかと考えている。化学構造については不明である。なお、mycosporine は前述の光化学反応を示さない。

青色光受容体 (cryptochrome と呼ばれる⁽⁴⁾) については、ここ 30 年間にわたって、共に 450 nm 付近に作用スペクトルのピークを示すフラビンかカロチノイドかをめぐって論争が続いている。その主たる論点は、図 4 からわかるように、作用スペクトルの 360~380 nm 付近のピークの解釈にある (フラビンは 360~380 nm 付近に吸収ピ

ークを示す。カロチノイドはある特殊な状態でのみその付近にピークを示す)。この点に関して、次のような様々な試みがなされている^(8,4,14,15)。

① カロチノイド欠損株、フラビン要求株と各々の野生株との光感受性の比較やとり込ませたフラビン類似物質の影響

② 色素合成阻害剤や光励起された色素分子の消去剤の影響

③ 450 nm 付近の光照射によって生理現象を誘起する代わりに、595 nm の光による誘導効果*

④ 青色光を吸収したフラビンによる膜結合性のチトクローム *b* の光還元反応、など
それぞれ難点があって確かな証拠は得られていないが、ある種のフラビン分子が青色光受容体として機能していると考え研究者が多い。

一方、紫外線による DNA 損傷を修復する光回復酵素の光受容体がフラビン分子である FAD や 8-hydroxy-5-deazaflavin であるという報告が最近提出されている⁽¹⁷⁾。この場合、通常の光形態形成に比べてより高い光強度の光照射を必要とするが、フラビンによる光反応機構を考える上で興味ある現象である。ただし、孢子形成の場合、近紫外光による光反応が核酸を介して起こるという証拠はない。

*

カロチノイドはビタミン A の類縁物質であり、フラビンを含まない生き物は存在しない。また、蛋白質、核酸をはじめ細胞を構成する物質もそれ自身が適当な波長の光エネルギーを吸収する。したがって、光情報を認知する光受容体、光受容器官に大きな差があるとはいえ、基本的にはすべての生き物は光に感受性を持っているはずである。しかし、一方通行のみの反応の進行は生き物を死に至らしめるであろう。必ず、その反応を調節する機構を備えているはずである。本稿でとり上げられている生理現象も、反対方向に作用しあう 2 種の波長の光によって調節されている。典型的な例が緑色植物類でのフィトクロームによる赤・近赤外光可逆的反応であり、いくつかの菌類

* 基底状態にあるフラビン分子は 595 nm の光を吸収することによってある三重項状態に遷移できる。この 595 nm の光の効果を誘起するためには、450 nm の場合に比べ約 10^9 倍の光エネルギーを必要とする。カロチノイドは 595 nm の光を利用できない。

の胞子形成でみられる青色光と近紫外光による可逆的反応である。これに関連して、紫外線によるDNA損傷を修復する青色光の効果、近紫外光による過度の皮膚の日焼けを400nm付近の光が防止する効果などが注目されよう。

生理レベルでの光の重要性が指摘される一方で、分子レベルでの解析が遅れている。原因は様様であるが、今後とも、光反応と密接に関連する遺伝情報、蛋白合成レベルでの解析が、光受容体の化学構造の解析と併行して行なわれる必要がある。

文 献

1) W.W.Garner & H.A.Allerd : *J. Agr. Res.*, 18, 553 (1920).
2) H.A.Borthwick, S.B.Hendrix, M.W.Parker, E.H.Toole & V.K.Toole : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 38, 62 (1952).
3) H. Senger(ed.) : "The Blue Light Syndrome", Springer-Verlag, 1980.

4) H. Senger(ed.) : "Blue Light Effects in Biological Systems", Springer-Verlag, 1984.
5) H. L. Barnett & V. G. Lilly : *Phytopathol.*, 40, 82 (1950).
6) C. M. Leach : "Methods in Microbiology", ed. by C. Booth, Vol.4, Academic Press, 1971, p.609.
7) Y. Suzuki, T. Kumagai & Y. Oda : *J. Gen. Microbiol.*, 98, 199 (1977).
8) T. Kumagai : *Photochem. Photobiol.*, 27, 371 (1978).
9) 井上康則 : "実験生物学講座, 16 巻 植物生理学II", 勝見允行, 増田芳雄 編, 丸善, 1983, p.139.
10) T. Kumagai : "Blue Light Effects in Biological Systems", ed. by H. Senger, Springer-Verlag, 1984, p.29.
11) T. Kumagai : *Photochem. Photobiol.*, 35, 123 (1982).
12) T. Kumagai : *Physiol. Plant.*, 59, 590 (1983).
13) W. Shropshire, Jr. : "Phytochrome", ed. by K. Mitrakos and W. Shropshire, Jr., Academic Press, 1972, p.161.
14) W. Schmidt : "Structure and Bonding", ed. by J. D. Dunitz, P. Hemmerich, C. K. Jorgensen and D. Reinen, Vol.41, Springer-Verlag, 1980, p.1.
15) B. A. Horwitz & J. Gressel : *Plant Physiol.*, 71, 200 (1983).
16) M. Delbrück, A. Katzir & D. Presti : *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 37, 1969 (1976).
17) 山本和生 : 生物物理, 25, 26 (1985).

プロフィール

生田 宏一 (Koichi Ikuta) 昭和34年1月19日生<略歴>昭和58年東京大学医学部医学科卒業/同年大阪大学医学系大学院入学/59年京都大学医学系大学院に転入学, 現在にいたる<研究テーマと抱負>①T細胞(Tリンパ球)抗原受容体遺伝子の構造と機能, ②真核細胞の増殖シグナルとその伝達(特にリンパ球), ③細胞分化の決定機構<趣味>テニス, ジョギング, スケート, 絵画観賞

石橋 信義 (Nobuyoshi Ishibashi) 昭和9年2月25日生<略歴>昭和33年東京大学農学部農学科卒業/同年農林省農事試験場勤務/44年佐賀大学農学部助教授/53年同教授, 現在にいたる。この間, 54~55年英米国留学<研究テーマと抱負>昆虫寄生線虫による生物的防除手法の開発, 土壌の生物的緩衝能と線虫害の関係<趣味>庭いじりと雑魚釣り

加藤 邦彦 (Kunihiko Katoh) 昭和18年11月10日生<略歴>昭和41年名古屋大学農学部農芸化学科卒業/43年同大学院農学研究科修士課程修了/同年農

林省農業技術研究所土壤微生物研究室勤務/58年農林水産省農業環境技術研究所土壤微生物利用研究室勤務, 現在にいたる<研究テーマと抱負>土壌, 植物根圏における細菌の同定, 分類と作物生産への利用<趣味>家庭菜園

柏木 孝夫 (Takao Kashiwagi) 昭和21年12月6日生<略歴>昭和45年東京工業大学工学部生産機械工学科卒業/50年同大学院博士課程修了/同年同大学助手/54~56年米国防務省標準基準局(NBS) expert/59年東京工業大学助教授(工学部生産機械工学科)/60年より(社)日本冷凍協会常務理事, 現在にいたる<研究テーマと抱負>専門は応用熱工学, レーザ流体計測。最近は吸収式ヒートポンプの基礎研究として, マランゴン効果(表面張力の不均一に基づく界面かく乱)を利用した蒸気吸収促進を主テーマとしており, 機械工学と化学工学の学際領域に興味を持っている<趣味>ゴルフ

熊谷 忠 (Tadashi Kumagai) 昭

和17年6月29日生<略歴>1965年東北大学農学部農芸化学科卒業/1970年東北大学大学院農学研究科博士課程修了(農博)後, 同大学農学研究科助手, 現在にいたる。この間, 1982~83年スウェーデン・ルンド大学植物生理学研究所客員研究員<研究テーマと抱負>光生物学<趣味>スキー, テニス

斎尾 恭子 (Kyoko Saio) 昭和10年1月24日生<略歴>昭和32年千葉大学園芸学部農芸化学科卒業/同年農林省食糧研究所(現食品総合研究所)入所, 現在にいたる(現職食品理化学部長)。この間, 39~40年フィリピン国際稲研究所, 49~50年フランス給費留学生としてINRAに留学<研究テーマと抱負>大豆蛋白質の食品への利用化学(豆腐から植物性蛋白食品まで), 食品の微細構造(光顕から電顕まで)<趣味>絵を見ること, 描くこと(水彩画から油絵へ, 最近では日本画に転向), 多読・乱読(年間150冊以上のペース, このため勉強ができない), 詩作を少し