

海洋発光生物のサイエンス

柄谷 肇*

1. はじめに

海は発光生物の母といわれるほどに動物門及び植物門にまたがって多種多様な発光生物を擁している。夜間に私たちが裸眼で観察できる光の原因生物は、主に夜光虫などの鞭毛藻類、甲殻類ウミホタルそして軟体動物頭足綱に分類されるホタルイカである。瀬戸内海など夏の磯において、夜間ウミホタルの無数の輝きを水面に見ることができる。ホタルイカの発光は春先の富山県滑川市の風物詩となっている。カリブ海諸国のいくつかの湾には発光性鞭毛藻類の永続的な繁殖地がある。Phosphorescent bays と名づけられている場所もあり、幻想的な光の芸術と接することができる。これらの光の原因生物の他、ヒトの目にほとんど映ることのない発光生物が茫洋たる大海においてプランクトンあるいはネクトンとして生息する。本稿において、海洋発光生物の多様性とその分布及び生物発光の化学について概説する。特に、後半では原核単細胞発光微生物に焦点を定めながら、生態、生理及び遺伝子・タンパク質の観点から発光生物の不思議にせまる。

2. 1 海洋発光生物の分類と主な種類

これまでによく知られている海洋発光生物の主な生物名を分類して Table 1 に示す。

Table 1 に示した生物名はそれぞれの分類門に含まれる種類の一部かあるいは総称（発光微生物、ウミホタルなど）を示している。発光は生物自身が作り出す反応基質と発光酵素との反応によって生産される化学発光として考えることができる。生物の種類を問わず、反応基質と発光酵素はそれぞれルシフェリン及びルシフェラーゼと総称される。したがって、ルシフェリンとルシフェラーゼは、たとえば、ウミホタルルシフェリン、微生物ルシフェラーゼのように、生物名を特定することによって区別する。

発光魚類は主たる発光性脊椎動物であり、Table 1 に示した種類以外にも内因性のルシフェラーゼ発光系を有する多くの発光魚類が知られている。発光魚類の一部には感染した発光微生物を特殊な発光器官において培養し、二次発光として光を放射する種類が存在する。日本の沿岸でも水揚げされるヒラギがその好例である（文献1）。

分類	主な生物名
細菌	発光細菌（発光微生物）
原生動物	ヤコウチュー、ウズオビムシ
腔腸動物	オワンクラゲ、オキクラゲ、ウミシイタケ
有櫛動物	オビクラゲ、ウリクラゲ、アミガサクラゲ
触手動物	ヒラハコケムシ
環形動物	シリス、ウロコムシ、オヨギゴカイ
節足動物	ウミホタル、発光コペポード、オキアミ、アキアミ
軟体動物	ホタルイカ、発光イカ、コウモリダコ、シマダコ、カモメガイ
棘皮動物	クモヒトデ、ウミシダ、ヒカリクモヒトデ
原索動物	ヒカリボヤ、ギボシムシ、サルパ
脊椎動物	魚類（ハダカイワシ、チョウチンアンコウ、リュウグウノツカイ、発光ザメ）

Table 1 海洋発光生物の分類と主な生物名

* 京都工芸繊維大学

海綿動物も発光プランクトンなどによる二次発光を発することが報告されている。

2. 2 分布と光の色

海洋発光生物の分布は海洋に広く遍在している。ホタルイカのように産卵期に深海から表層に垂直移動する行動家もいる。光合成機能を有する発光性の鞭毛藻類はサーカディアンリズムを示し、昼間は光合成のために表層に浮上し、夜間は栄養を取り込むために深層へと移動する(文献2)。深海魚に関しては、これまでに行われた調査から、調査個体数の内少なくとも80-90%は発光性であると考えられている。また、ソコダラのなかには海底数千mに横たわり、二次発光によって光を発するものもいる。

海洋発光生物の種類は多様性に富むが、光の波長分布を調べてみると、一部の例外を除いて光の極大値はおおよそ460-490 nmに生じ、且つ広い幅の波長分布を示す(文献3)。深海には魚類だけではなく発光ダコ(*Stauroteuthis syrtensis*)が発見されている。吸盤の細胞の一部が発光細胞へと変化しており、発光極大は海水の最大光透過波長である475 nmに一致することから、通信手段としての発光の利用が考えられている(文献4)。軟体動物のなかでも前記の発光するタコは希少であり、深海ならではの存在かもしれない。深海魚のドラゴンフィッシュ(*Malacosteus niger*)は青色発光だけでなく目の付近に発光器があり珍しい赤色発光(極大発光波長, 705 nm)を放射する(文献5)。*Malacosteus niger*は光受容体としてクロロフィル誘導体(吸収極大波長, 667 nm)を持っており、赤色発光機能が通信に利用されていることが示唆されている。一般に、海洋においてネクトン性の発光生物を自然の状態では撮影することは困難な作業である。しかし最近になって、ヒイラギに関しては佐々木(文献6)及び樫村(文献7)が撮影に成功しており、発光生物の生態研究にとつ

て有益な知見を与えた。

陸にはホタル、発光キノコなどの発光生物が存在する。しかしながら、陸と海洋における生息環境の違いからも予想されるように、陸性と海洋性の発光生物間に隔絶がある。このことと関連してルシフェラーゼをコードする遺伝子シーケンスにおける相同性は小さく、ルシフェラーゼは独立的に発生し、進化してきたと考えられている(文献8)。しかしながら、海洋の発光生物間において、ルシフェリンについては共通項もみうけられる。たとえば発光魚キンモドキは自身のルシフェラーゼがウミホタルルシフェリンを利用して光を産している。オワンクラゲはルシフェリンを餌として取り入れていることが飼育実験において検証されている。たとえばセレンテラジンを与えた非発光性ミズクラゲを餌としてあたえるとオワンクラゲは発光を再開する(文献9)。このことは食物連鎖を通してルシフェリンが受け継がれていることを示唆する。一つの生物種あるいは近縁の生物種間においては、ルシフェラーゼ遺伝子のクローニング、タンパク質分子の高次構造などの研究に基づいて進化の過程をも包括して発光生物間の関連性を解き明かす研究が行われている。

2. 3 発光反応

生物発光はルシフェラーゼを触媒とする酵素反応であり、且つ酸素によるルシフェリンの酸化反応を含む。多くの生物発光反応においてジオキセタン構造を有するルシフェラーゼ中間体が生じる。次にこれが解裂することによって、電子励起状態の発光種が生成し、この緩和過程において余剰のエネルギーが生物発光となる。

[Luciferase]



P*の寿命は短く、蛍光寿命と同程度であると考

えられる。微生物ルシフェラーゼ反応は例外で、過酸化構造を経るがジオキセタンノン中間体は形成されない。反応生成物 P は必ずしも安定であるとは限らない。発光微生物の場合、P はさらに分解してルシフェラーゼと遊離の酸化型フラビンモノヌクレオチド (FMN) を与える。このような場合、生物発光スペクトルと反応生成物の蛍光スペクトルは一致しない。

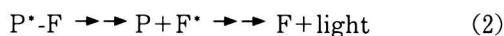
酸化反応において酸素に代えて過酸化水素を用いる場合もある。例としてヒカリゴカイ (ツバサゴカイ) をあげることができる。微生物ルシフェラーゼ反応においても過酸化水素感受性が実験的に認められている (文献10)。その他の活性酸素種が果たしてルシフェラーゼに利用されるのかについては、ルシフェラーゼ機能と活性酸素毒除去エンジンの観点からも興味深い課題である。これについてはまた、発光基質ルシフェリンの観点から考察することも可能である。たとえばセレンテラジンが強い抗酸化剤として作用することも酸素毒性消去エンジンとしての機能を示唆している (文献11)。

ルシフェラーゼと複合体を形成する LH₂ の生成には生物間において違いがみられる。発光微生物の場合、LH₂ は還元型フラビンモノヌクレオチド (FMNH₂) であり、呼吸鎖電子フロー系の還元力を費やして酸化型 FMN より FMNH₂ が生成される。pH の低下が LH₂ の生成を促すルシフェラーゼ反応も存在する。サーカディアンリズムを示す発光性鞭毛藻類 *Gonyaulax polyedra* の細胞内には約400個の発光性オルガネラ (シンチロン) が存在する。その中で LH₂ は安定な状態で他のタンパク質と結合しており、水素イオン濃度が上昇するとルシフェラーゼ反応に供せられる LH₂ の遊離が促進され、結果的に青色フラッシュ光 (~100 ms) を発する。シンチロンはサーカディアンリズムに従って破壊され、そして再生産される (文献12)。

金属イオンがトリガーとなる生物発光は、セ

ンテラジンをルシフェリンとするオワンクラゲの発光反応にみることができる。部分的にジオキセタン構造を有する発光基質-オワンクラゲルシフェラーゼ中間体はカルシウムイオンの関与によってタンパク質の構造変化と脱炭酸が起こり、励起発光種の生成が促進される (文献13)。

ルシフェラーゼ反応に、さらに内因性の蛍光タンパク質 (F) を利用して光の波長分布を変化させる発光生物が存在する (式(2))。この場合、蛍光タンパク質の蛍光が支配的な発光成分となることも、またルシフェラーゼ反応からの光と合成された光として放射されることもある。



すなわち、電子励起状態の反応生成物 P (高エネルギー中間体の場合もある) の存在下において、蛍光タンパク質が増感される。全反応の生物発光量子収率 (ϕ_{BL}) は次式で表される。

$$\phi_{BL} = \phi_r \times \phi_{es} \times \phi_{sens} \times \phi_{F,fl} \quad (3)$$

式(3)において、 ϕ_r と ϕ_{es} は P の生成収率と励起状態の P (P*) の生成収率、 ϕ_{sens} は増感効率として $\phi_{F,fl}$ は F* の蛍光量子収率である。増感蛍光が観察される代表的な発光生物は緑色蛍光タンパク質 (GFP) を産生する上述のオワンクラゲである (文献13)。オワンクラゲルシフェラーゼ反応で生じる光の極大波長は約470 nm であるが、この反応に GFP が関与すると励起エネルギー移動に基づいて極大波長は約510 nm へとシフトする。この発光色の原因となるオワンクラゲ GFP をコードする遺伝子はクローニングされ、蛍光バイオイメージングのためのリポータ遺伝子として各界で盛んに利用されている (文献14)。

一部の種類の発光微生物もまた蛍光タンパク質がルシフェラーゼ反応に関与して発光の波長分布

を変化させる。発光微生物の蛍光タンパク質はルシフェラーゼ反応に関与し、発光の波長分布だけでなく、そのキネティックスをも変化させる。発光微生物は単細胞生物でありながら、発光変調の機序機作は細胞の呼吸活性、細胞密度、細胞周期などと絡みあい大変複雑である。発光微生物の発光変調については後述する。

生物エネルギー論の観点から生物発光反応を考えることは重要である。式(1)の発光種生成過程は一般に発熱過程である。最終的な発熱過程において、たとえば波長500 nmの光が放射された場合、この光量子1 molのエネルギーはおよそ240 kJであり、生理的条件下で1 molのATPからADPへの加水分解で放出されるエネルギーの約5倍に相

当する。外部から惹起光を照射されることもなく、励起状態生成のためのエネルギーはいかにしてルシフェラーゼ反応に供給されるのか。ひとつの解は呼吸鎖の還元力である。発光微生物の場合、細胞内可溶性タンパク質の約5%はルシフェラーゼである(文献15)。したがってルシフェラーゼの合成と発光反応に要するエネルギーは細胞代謝に要するエネルギーの相当部分を占めることが予想される。このことは、発光変調とともに、生物発光が単なる余剰エネルギーの消費エンジンではないことを示唆している。

2. 4 プランクトンとしての発光微生物

これより話題を海洋発光微生物に絞りながら、

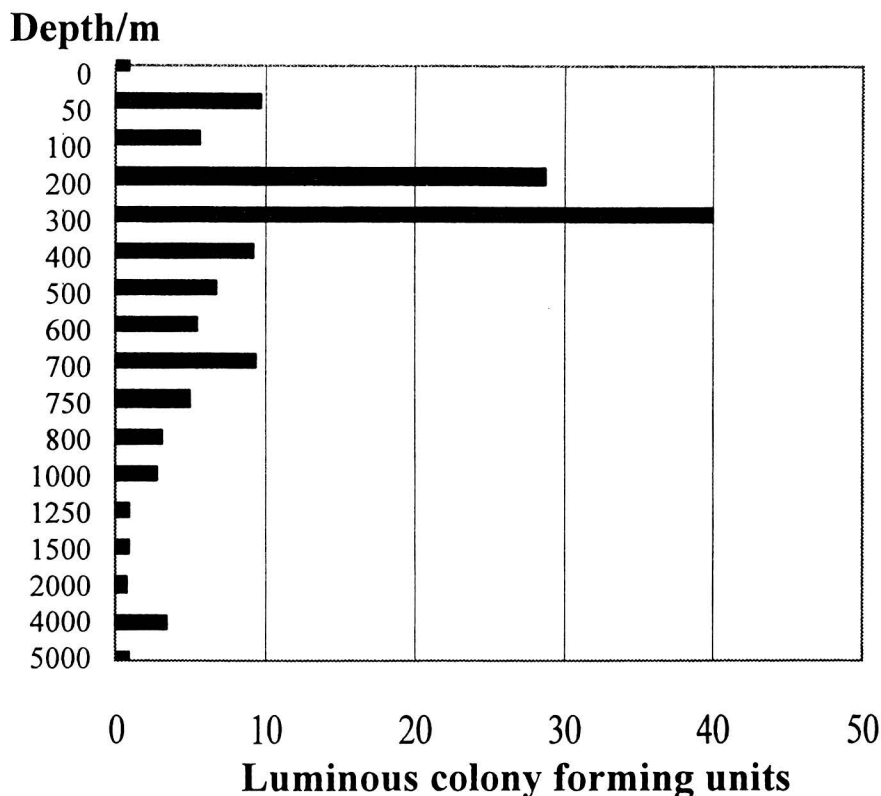


Fig. 1 西部太平洋における発光微生物の垂直分布。サンプリングサイト（北端と南端を示す）(S2, 24°34' N; 143°40' E; S12, 24°59' S; 162°00' E).

海洋における分布と多彩な発光の特徴を述べる。Fig.1は西部太平洋（北緯24度～南緯24度、東経143度～東経162度）において著者らが行った発光微生物の垂直サンプリングの結果を示す（KH-00-1白鳳丸研究航海）。Fig.1の数値は海水100 mLから分離したプランクトン性発光微生物の個数であり、11サンプリングステーションで得られた数値の平均値である。外洋では、深度を変数とする個数に差は生じるがすべてのサイトにおいて似通った分布パターンを描くことができる。いくつかのステーションでは、表層から海底に到るまで、採水したすべての海水から発光微生物を分離した。1995年の研究航海（白鳳丸 KH-95-2研究航海）では琉球海溝深度7450 mの深層水から発光微生物 *Photobacterium phosphoreum* を採集した。これまでの調査からは、太陽光線がほとんど届かない200 mよりも深い海水に発光微生物は比較的多く生息していることがわかった。さらに、水深が増すにつれて一般微生物に対する発光微生物の割合が増大することも見出している。また、発光の色（生物発光スペクトル）と深度の関係には次の傾向がみられた。すなわち、表層水あるいは比較的浅い海から採集した発光微生物は490 nm 付近に発光極大を示すことが多く、一方、深海より採集したものの極大波長は約475 nm へと青方偏移している。青方偏移を示すことは主たる発光微生物が *Photobacterium phosphoreum* であることを示唆する。大西洋プエルトリコ沖で行われた調査においても、100 m までの浅い海域において490 nm 付近の発光を照射する *Vibrio* 属の発光微生物が多く採集されている（文献16）。さらに、沿岸では発光微生物の分布に季節変動がみられ、水温だけでなく、塩分濃度、溶存有機物濃度の変化が季節変動の原因であると考えられている。このような季節変動は深海では小さいものと予想される。

2. 1で述べたように、発光微生物はプランクトンとして存在するだけでなく、ある種の魚類や

イカなどに宿主特異的な相利共生菌としても存在する（文献17）。宿主は発光微生物を培養する特殊な発光器官を有している。発光微生物は単位体積当たりの密度が高いとき、オートインディケーターとよぶ化学物質の作用によってルシフェラーゼの合成が促進される（文献18）。宿主の発光器官内ではこの条件を満たす高細胞密度環境が維持されている。共生発光器官内の微生物は日毎にまわりの海水中に放出され、残った共生発光微生物が再び発光器官内で増殖を行う。共生発光における宿主特異的な関係は、発光がまさに相利を可能とする手段であることを示唆するが、魚類やイカが環境中の多くの微生物のなかからなぜ特定の発光微生物を選択し、特異的な共生を実現するのか、そのメカニズムはよくわかっていない。この課題に対しては、ダンゴイカと *V. fischeri* の共生系（文献19）あるいは、ヒイラギと *P. leiognathi* の共生系（文献20）が感染実験モデルとして確立されており、今後の進展が期待される。

宿主より放出された発光微生物は一時的に海水の発光微生物密度を高めることとなり、宿主の幼生へ水平伝搬される。しかし、放出された発光微生物が数時間にわたって光を発し続けるのかについては観察例がない。大海において、プランクトンとして浮遊するミクロンサイズの発光微生物が発光体でありえるのか、今後の研究課題としたい。

2. 5 微生物発光の変調

深海性の発光微生物で容易に認められるように、発光微生物はルシフェラーゼ反応からの光（ λ_{max} ~ 490 nm）とは異なる色の光を放射することがある。蛍光性ルマジンタンパク質（LumP）（ M_r ~ 22 kDa）を合成する *Photobacterium* 属はその代表例であり、LumPが *in vivo* エミッター（ λ_{max} ~ 475 nm）となる（文献21）。

20 °C 以下の低温海水を好む黄色発光微生物 *V. fischeri* strain Y1もまた顕著な発光変調を引き起

こす。著者らは *V. fischeri* Y1 は多様な蛍光タンパク質を産生することを見出しており (文献22)、蛍光タンパク質の分子機能の観点からだけでなく、発光生理の観点からも *V. fischeri* Y1 は変幻自在の発光微生物であるといえる。黄色発光の原因となる蛍光タンパク質は黄色蛍光タンパク質と称し、フラビン類を補欠分子族とする分子量約22 kDa のフラボタンパク質である。YFP は *luxF* 遺伝子にコードされているが、*lux* レギュロンとの関連性は不明である (文献23)。YFP は一つではなく二種類の活性型が存在し、いずれもルシフェラーゼ反応において変調活性を示す (文献22)。二種類の活性型 YFP の蛍光寿命は6.7 ns 及び6.9 ns であり、蛍光極大波長は536 nm 及び537 nm である。互い

に類似した蛍光特性を有しているが、DEAE カラムにより完全に分離することができる。*V. fischeri* Y1 はまた、約460 nm に蛍光極大をもつ青色蛍光タンパク質 (Y1-BFP) を産生する (文献24)。蛍光寿命は比較的長く2°C において約12.5 ns である。Y1-BFP の蛍光の波長分布は LumP と類似するが、発光変調に及ぼす効果については不明な点が多い。増殖過程における *V. fischeri* Y1 の生物発光の測定から、初期対数増殖期において、最大発光バンドは青色光から青緑色光の波長領域に存在していること、且つこの発光バンドは時間の経過とともに、赤方偏移することがわかった (Fig. 2)。

18°C の海水培地における *V. fischeri* Y1 の発光のカーブフィッティング法に基づくスペクトル解

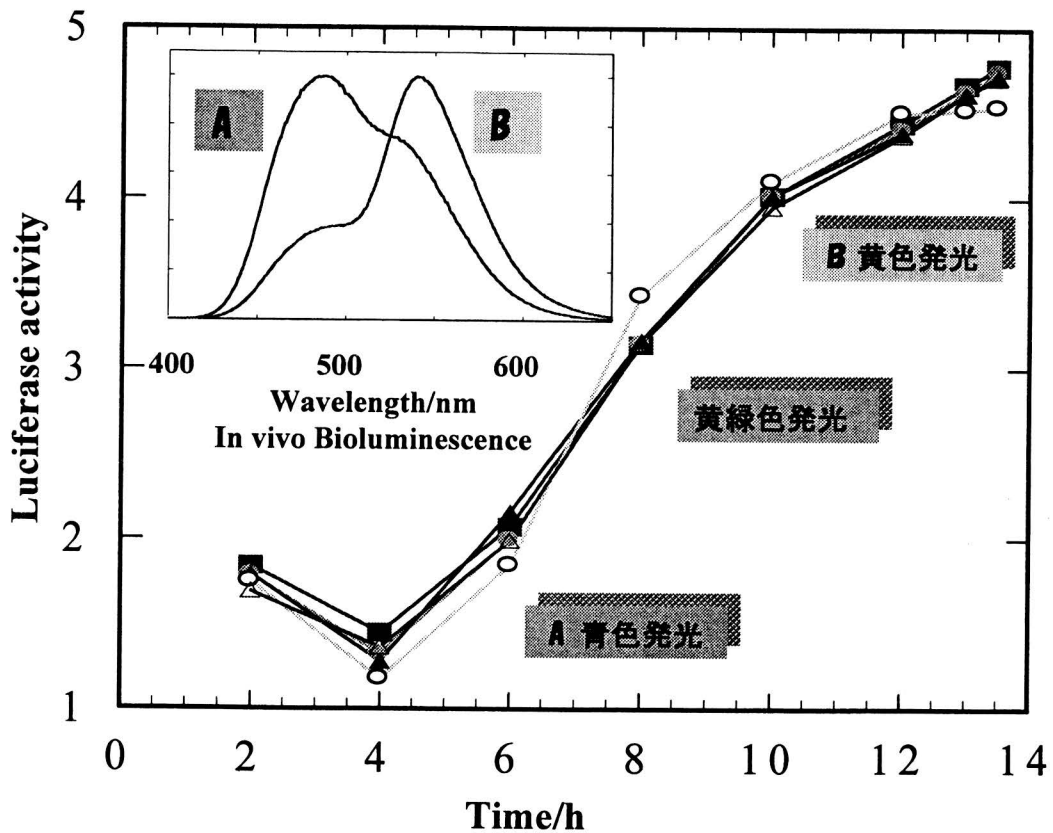


Fig. 2 発光微生物 *Vibrio fischeri* strain Y1 増殖過程 (培地温度18°C) における発光変調。挿入図; 対数前期 (A) と後期 (B) における生物発光スペクトル。

析の結果、生物発光スペクトルが3成分よりなることが明らかとなった。また、3成分はそれぞれルシフェラーゼ反応において増感された励起一重項状態の Y1-BFP と YFP からの蛍光、及びルシフェラーゼ反応からの発光の波長分布に対応することがわかった (Fig. 3)。このことから、初期対数増殖期では Y1-BFP もまた発光変調に効果を及ぼすことが考えられる。

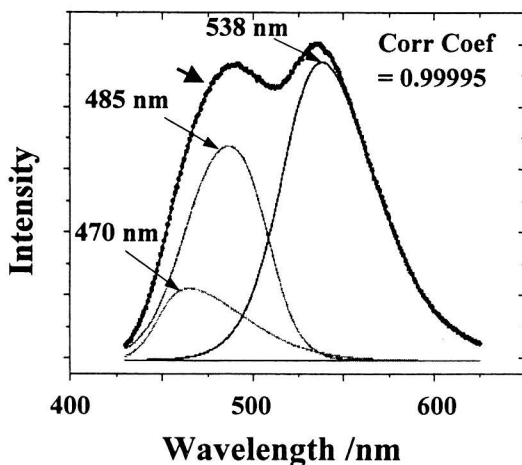


Fig. 3 対数増殖期中期 (培地温度18°C) における *V. fischeri* Y1生物発光の波長分布 (黒矢印) と非線形カーブフィッティングによる3成分スペクトル解析で得られた各光成分の波長分布とピーク波長。

V. harveyi より単離したルシフェラーゼと Y1-BFP との交差反応では、*V. harveyi* ルシフェラーゼ反応より放射される発光の青方偏移が起こることを見出し、Y1-BFP もまた、発光変調の原因タンパク質となり得ることを実証した(文献24)。現在、著者らは Y1-BFP の詳しい分子機能と構造決定を目指して、Y1-BFP 遺伝子のクローニングを進めている。

V. fischeri Y1とは異なり、*P. phosphoreum* の増殖の全過程において、発光の波長分布に時間依存性は認められなかった。

2. 6 可逆的な発光変調

発光微生物は体内で呼吸鎖の還元力を用いて式(1)における LH_2 すなわち $FMNH_2$ を生産する。さらに発光反応では酸素より水を生じることから、呼吸系タンパク質群と同様に、微生物ルシフェラーゼは酸素ターミネータとしての機能を有しているといえる。最近の研究において、フラビン還元酵素から微生物ルシフェラーゼへのチャンネルを介した電子供給機構が提案されている (文献25)。呼吸と発光との電子リンクに関してはまだ不明な点が多いが、呼吸活性を変化させながら *V. fischeri* Y1 の発光を調べると興味深い結果が得られた (文献26)。この測定には著者らが開発した装置を用いた (Fig.4)。装置は目的ガス供給系、発光と酸素濃度の測定を同時に行える培養器、及び測定制御解析系より構成される。

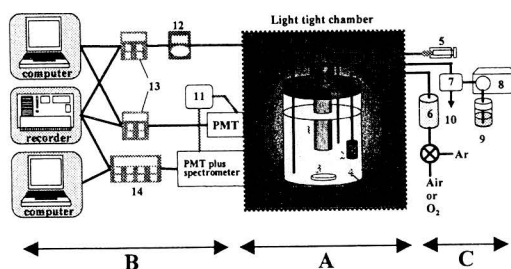


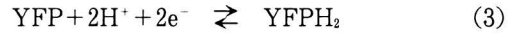
Fig. 4 発光変調測定システム. A, 培養器; B, 酸素濃度・発光 (強度及びスペクトル) 測定系; C, 目的ガス供給系。

Fig.5は培養器への通気の on-off を繰り返しながら発光スペクトルを時間の変数として調べた結果を示す。通気を開始して直後に発光ピークが生じる。この現象は細胞膜を介した酸素の受動拡散により細胞質内酸素濃度の上昇によりルシフェラーゼ反応速度が増大したことで説明できる。重要な結果は、培地の酸素濃度が増大すると、黄色発光

バンドが際立つことである。

発光の波長分布における変化は可逆的であり、通気を停止すると通気前の波長分布を回復する。一方、460 nm 近傍の青色発光の強度は酸素濃度の変化とは無関係ではぼ一定のレベルにあった。測定時間内における細胞数の変化は僅少であったことから、黄色発光バンドにおける変化は呼吸活性の変化と連動していることが考えられる。これま

での実験結果からは、黄色発光バンドの変化は YFP の酸化状態 (式(3)) に依存していることが考えられた。



酸素の供給が十分で呼吸鎖の電子フローが稼働しているとき YFP は変調活性を有する酸化型と

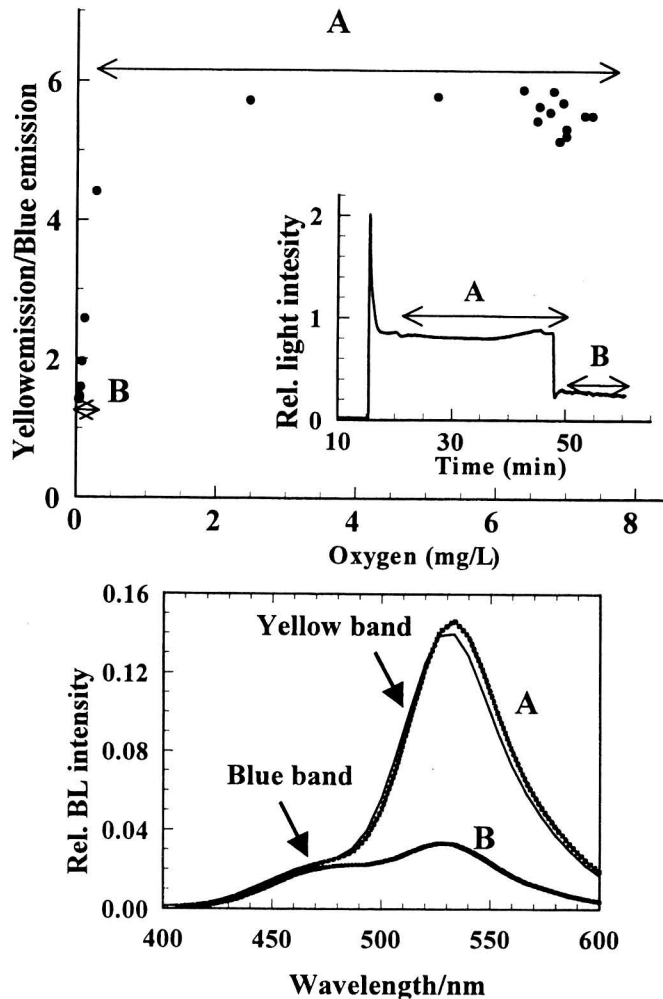


Fig. 5 *V. fischeri* Y1生物発光における酸素濃度の効果 (培地温度18℃). 通気の on-off を行い発光と酸素濃度を測定。上図, 酸素濃度と青色発光強度に対する黄色発光強度比の関係。挿入図, 生物発光タイムコース; 酸素飽和時 (A) 及び酸素制限時 (B)。下図, 酸素飽和時 (A) 及び酸素制限時 (B) の生物発光スペクトル。発光タイムコース15 min と60 min における細胞密度 (/mL) ; 15 min, 2.2×10^9 ; 60 min, 2.3×10^9 。

して存在するが、酸素が制限されると呼吸系タンパク質群は電子伝達タンパク質（チトクロム *c*）も含めて還元型となる。呼吸系の還元的な雰囲気において YFP も還元され、変調活性を失うことが予想される。酸素を制限した状態で培地の pH を低下させると（pH6付近）、黄色発光はさらに弱められる。このような条件下において酸素を供給すると、黄色発光強度の増大がより明瞭に認められた。呼吸活性が高いとき、プロトンポンプは水素イオンを細胞外に放出するが、培地 pH の低下によってプロトンポンプ機能が低下し、結果的に黄色発光強度は低く抑えられていることが考えられる。したがって、酸素濃度増による呼吸の再活性化は、生理的 pH 条件の場合よりも、より顕著に黄色発光に対して増大効果を及ぼしたものと考えている。

著者らは、発光変調が細胞の周期性とも関連することを見出している。これまでの結果を要約すると、*V. fischeri* Y1 単一細胞の質量が大きくなるにつれて発光の波長分布における青色発光強度に比して黄色発光強度が増大する。質量の増大は細胞内タンパク質と DNA 濃度の増大に起因するが、これらが倍化する過程において、黄色発光が強められるものと予想される。細胞周期と発光変調との関係は、呼吸とリンクした可逆的発光変調とともに、生物発光の意義の詳しい説明において重要な事象であると考えている。

2. 7 刺激と微生物発光

生物は外部からの刺激に対する応答を何らかの形態で示す。発光生物も例外ではなく、たとえば網にかかったホタルイカは強い青い光を発する。上述の鞭毛藻類の発光も pH の変化だけでなく、機械的な刺激に対して光を産する。ある種のクシクラゲは継続して外部光を照射すると発光機能を失うことが知られている。数 μm の単細胞発光微生物も例外ではなく、外部からの刺激に応答する

ものと考えられる。現在著者らは蛍光タンパク質を産する発光微生物を用いて、単一細胞の蛍光タンパク質産生能及び生物発光能と外部刺激との関係を蛍光顕微鏡を駆使して追跡している。この研究については、近い将来に成果を発表できるものと期待している。

発光微生物は寒天培地上において、単一細胞から倍数分裂を繰り返して発光コロニーを形成する。このコロニーは大集団であるが、外部刺激に対する応答は単一細胞の応答の平均値であると考え、試みとして微生物ルシフェラーゼ反応に必須の長鎖脂肪酸アルデヒドの蒸気圧を変化させながら生物発光測定を行った。測定では時間の変数としてコロニーの発光イメージを蛍光顕微鏡で観察した。この実験から、アルデヒド蒸気圧を増大させた直後に発光強度の増加がみられ、その後発光は徐々に減衰して弱くなることがわかった（文献27）。蛍光顕微鏡による発光コロニーの観察は、発光微生物の発光機能と化学刺激との関係の研究において有用であると考えている。

3. おわりに

海洋発光生物を発光微生物に焦点を絞りながら解説した。*lux* レギュロンの発現と係わるクオラムセンシングは微生物発光において本質である。このことは細胞密度（個数）の増大によって達成される化学的コミュニケーションが発光生産において重要な役割を担うことを意味する（文献28）。細胞密度、呼吸、及び細胞周期との連動性が予想される黄色発光微生物 *V. fischeri* Y1 の発光変調は、発光微生物の発光の意義、さらには μm サイズの微生物が広大無辺の海で発光エンジンを有することの意義を解き明かす上において科学的に重要な自象であると考えている。

謝辞

本稿執筆の機会を与えて頂きました奈良教育大学名誉教授松村竹子先生（現、㈲ミネルバライトラボ代表取締役）に感謝いたします。

本稿のデータの一部は科研費研究基盤C（155101730）によって得られた。感謝いたします。

文献

- 1) 羽根田弥太, 発光生物, 恒星社厚生閣 (1985)
- 2) Hastings, J. W., *Bioluminescence in Bacteria and Dinoflagellates*, Academic Press, (1986).
- 3) Haddock, S. H., Case, J. F., *Marine Biology*, 133, 571-582 (1999).
- 4) Johnson, S., Balsler, E. J., Wilder, E. A., *Nature*, 398, 113-114 (1998).
- 5) Douglas, R. H., Partridge, J. C., Dulai, K., Hunt, D., Mullineaux, C. W., Tauber, A. Y. and Hynninen, P. H., *Nature*, 393, 423-424 (1998).
- 6) 佐々木紅良, 月刊海洋, 35, 613-617 (2003).
- 7) 樫村昇, 月刊海洋, 35, 618-622 (2003).
- 8) Hastings, J. W., *J. Mol. Biol.*, 19, 309-321 (1983).
- 9) Haddock, S. H. D, Rivers, T. J., Robinson, B. H., *Marine Biology*, 133, 571-582 (2001).
- 10) Watanabe, H., Nagoshi, T., Inaba, H., *Biochem. Biophys. Acta*, 1141, 297-302 (1993).
- 11) Rees, J-F, De Wergifosse, B., Noiset, O., Dubuisson, M., Janssens, B., Thompson, E. M., *J. Exp. Biol.*, 201, 1211-1221 (1998).
- 12) Johnson, C. H., Inoue, S., Flint, A., Hastings, J. W., *J. Cell. Biol.*, 100, 1435-1446 (1985).
- 13) Shimomura, O., Johnson, F. H., *Nature*, 256, 236-238 (1975).
- 14) Chalfie, M., Tu, Y., Euskirchen, G., Ward, W. W., Prasher, D. C., *Science*, 263, 802-805 (1994).
- 15) Hastings, J. W., Potrikus, C. J., Guputa, S. C., Kurfurst, M., Makemson, J. C., *Adv. Microbial. Physiol.*, 26, 235-291 (1985).
- 16) Ruby, E. G., Greenberg, E. P., Hastings, J. W., *Appl. Environ. Microbiol.*, 39, 302-306 (1980).
- 17) 和田実, 月刊海洋 / 号外 No. 23, 207-213, (2000).
- 18) Neelson, K. H., Platt, T., Hastings, J. W., *J. Bacteriol.* 104, 313-322 (1970).
- 19) Ruby, E. G., *Annu. Rev. Microbiol.*, 50, 591-624 (1996).
- 20) Wada, M., Azuma, N., Mizuno, N., Kurokawa, H., *Mar. Biol.*, 135, 683-687 (1999).
- 21) Lee, J., *Photochem. Photobiol.*, 36, 689-697 (1982).
- 22) Karatani, H., Hastings, J. W., *J. Photochem. Photobiol., B: Biol.*, 18, 227-232 (1993).
- 23) Baldwin, T. O., Treat, M. L., Daubner, S. C., *Biochemistry*, 29, 5509-5515 (1990)
- 24) Karatani, H., Wilson, T., Hastings, J. W., *Photochem. Photobiol.*, 55, 293-299 (1991).
- 25) Low, J. C., Tu, S.-C., *Photochem. Photobiol.*, 77, 446-452 (2003).
- 26) Karatani, H., Yoshizawa, S., Hirayama, S., *Photochem. Photobiol.*, 79, 120-125 (2004).
- 27) 松村武子, 福田武司, 柄谷肇, 海洋化学研究, 16, 30-34 (2003).
- 28) Neelson, K. H., Hastings, J. W., Chp. 24 *In "The Prokaryotes"* Springer-Verlag, Berlin (1991).