

- 2) BOALCH, G. T. (1961) Studies on *Ectocarpus* in culture. 2. Growth and nutrition of bacteria-free culture., J. Mar. Biol. Ass. U. K., 41, 287 ~ 304.
- 3) 兵庫県水産試験所 (1965) 兵庫県水産試験所報告 (プリント)
- 4) OHNO, M. & ARASAKI, S. (1967) Physiological studies on the development of the green alga-*Ulva pertusa*. (1) Effect of temperature and light on the development of early stage., Rec. Oceanogr. Work. Japan., 9 (1), 129 ~ 138.
- 5) PROVASOLI, L. (1958) Effect of plant hormones on *Ulva*. Biol. Bull., 114 (3), 375 ~ 384.

## Fucales ノート (4) 卵の極性総説

中 沢 信 午\*

S. NAKAZAWA: Notes on Fucales (4) A review on the egg polarity.

形態形成は一般に極性的におこる。すなわち、生体に固定した座標系について、ある特定の方向に特定の形質が分化する。この極性がどのようなメカニズムに基礎をおくかは生命現象一般に通ずる問題である。こういう見地から Fucales の卵において、第一次仮根が分化する極性についての諸研究をとりまとめてみる。

(1) 多細胞体では、おなじ遺伝子型をもつ細胞同志の間で形質が異なる場合を一般に分化とよんでいるが、*Fucus* などでは卵がまだ単細胞のときに、細胞内で原形質の部分的に異質の分化があらわれて、その極性が、未来の多細胞体となったときまで保持されていくので、分化の起原は単細胞時代の細胞の極性にあることになる。仮根の分化する位置決定(極性軸の決定)については WHITAKER<sup>30)</sup>、猪野<sup>8, 9)</sup>、NAKAZAWA<sup>23)</sup>らの総説があり、その後いくつかの新研究も発表された。それらを総合してみると、次のようになる。

(a) 白色光または紫外線の一方照射によって光源に遠い側に仮根が分化する<sup>6, 14, 29, 30, 39, 42)</sup>。これは光によって IAA が破壊されるために、光源に遠い側で相対的に IAA 活性が高くなるからだといわれている。じじつ仮根分化位置を規定するに有効な波長域は、IAAの光分解に必要なリポフラビンの吸収スペクトルと一致する<sup>2)</sup>。

(b) 遠心力によって卵内容を層状分離すると、遠心端に仮根が生ずる。しかしこれは海水の pH が8以上のときで、pH 値がより低い条件ではかえって求心端に仮根が分化

\* 山形大学理学部生物学教室 Biology Department, Yamagata University, Yamagata, Japan.

する<sup>32, 36)</sup>。これは IAA を含む粒子が遠心端に集められて、あまりに pH が低いと、遠心端で IAA の活性があまりに高まり、かえって仮根分化に不適当になるためといわれる。

(c) 卵に弱い直流を通しながら発生させると、プラスの側に仮根ができる。これは IAA が負に荷電するから、電気泳動によってプラス極の方へ集まった結果とみられる<sup>19)</sup>。適当な電位差は卵 1 個の直径約 80  $\mu$  について  $0.025 \pm 0.002$  V であった。卵の両側でイオン濃度が異なる状態、つまりイオン濃度勾配のなかに卵をおけばどうなるかと考えて、BENTRUP ら<sup>2)</sup> は特別の装置を考案し、 $K^+$  イオン濃度勾配をつくり、そこで卵を発生させた。その結果、卵 1 個についてイオンの濃度差が 20 ~ 40 mM であるときに、濃度勾配のない場合の 35 倍の高率で高濃度の方に面して仮根が分化した。 $K^+$  イオンは細胞に入りやすいので、イオン濃度勾配におかれた卵細胞に侵入したイオンによって、卵細胞内でも外部の勾配とおなじ方向に勾配が生じ、イオン濃度の高い部域が低濃度の部域に対して電位が高くなることによると考えられる。この実験に用いた海水は人工海水で、 $K^+$  イオンは塩化カリで調節し、水素イオン濃度は  $1 \times 10^{-2}$  M トリスを用いて pH  $8.1 \pm 0.5$  とした。これは京都教育大学の三段 忠、ドイツ・エアランゲン大学の BENTRUP、ペンシルヴァニア大学の JAFFE の 3 氏が協力して行なった研究のみごとな成果である。

(d) 外力によって卵を細長くゆがめると、仮根は長軸の末端に分化する傾向をみ出す<sup>36)</sup>。これは卵の呼吸によって生じた二酸化炭素が外へ拡散する速度が長軸方向でもっともおそいから、そこで pH が下がり、IAA が活性化するためといわれる。*Sargassum* および *Coccophora* では卵の放出のときに、粘質膜によって長形にゆがめられ、やはり長軸方向に仮根が分化することが多い。これは卵の表面張力が、長軸の末端部で大きいために、レシチンのような表面活性物質がそこに集まり、透過性を高めていることに帰せられる<sup>21)</sup>。

(e) 卵を IAA の濃度勾配の中に置いて発生させると、濃度の高い方に面して仮根を分化する<sup>27, 40)</sup>。これは外囲の濃度勾配にならって卵内にも同様な勾配が生じたことによる。

(f) ディニトロフェノールの濃度勾配の中に卵をおくと、高濃度の側に仮根が生ずる。このメカニズムは知られていない<sup>39)</sup>。

(g) 卵を pH 勾配の中におくと、酸性の側に仮根を生ずる<sup>33, 34, 35, 43)</sup>。これは pH の低いことが卵内の IAA の活性を高めるためといわれる。しかし、あまりに pH が低いときは、かえって pH の高い側に仮根ができる。卵をガラス毛細管に 1 個だけ入れておくと、管の両端のうち、遠い方の入口に面して仮根が分化する。これは卵から放出した二酸化炭素が海水の pH を下げ、入口に遠いほどその拡散が妨げられるから、卵の両側で pH 勾配を生みだす結果と考えられる<sup>36)</sup>。*Sargassum* では卵周に粘質膜があって、もともとそれが卵の形をゆがめ、あるいは卵からの  $CO_2$  の拡散をさまたげるので、卵をただかにして実験しないかぎり、pH 勾配の問題はわからない<sup>20)</sup>。

(h) 受精のときに精子が卵に侵入した点に仮根ができる<sup>1, 14)</sup>。このメカニズムは

知られていない。一方、卵が単為生殖したときもなお異常なく極性がきまり、仮根が生ずる<sup>7, 28)</sup>。つまり侵入点は極性に本質的なものではないであろう。また *Sargassum confusum* では侵入点は極性と関係ない<sup>20)</sup>。

(i) 卵の両側から対称的に、同一面で振動する偏光をあてると、振動面と平行な軸の両端に相対して、光源の方向と垂直に仮根が分化する<sup>11, 12)</sup>。この現象は重要な意味をもっている。極性軸の決定ということが、前成的に卵の中に潜在していた軸を、何らかの機序で回転してその方向を定めるのであれば、1個の前成軸が回転しても2個の仮根を生ずるはずがない。またもし2個の前成軸があったとすれば、自然状態でも2個の仮根を生ずるはずである。したがって、少なくとも偏光による2個の仮根分化は、軸の回転によるのではなく、新たに軸をつくったものであろう。

(j) 卵を温度勾配におくと、高温の方に面して仮根をつくる。温度差は75 $\mu$ について0.6~0.8 $^{\circ}$ Cが最適であった<sup>18)</sup>。

(k) 卵を2個以上たがいに接近して暗条件におくと、相互に近い方に仮根をつくる。均一赤光のもとでもよい<sup>32)</sup>。これは集団効果 (group effect) とよばれる。卵の呼吸によって生じた二酸化炭素が、卵から放出されて、まわりのpHが下がる。そのpH低下は接近する側でもっとはげしいのは当然で、その部域でIAAの活性化がおこるからといわれる。海水のpHが正常(8.3)より低くて6.5になると、こんどは反対に仮根は卵の集団の外へ向けて分化する。これが逆集団効果 (negative group effect) である。集団効果はかならずしも同種の卵のあいだのみで起こるのではない。*Fucus* と *Cystophyllum* の卵でも起こるし、*Fucus* 卵と他の物体との間でもみられる。卵とガラス壁とのあいだでも見られるはずだが、実際にはペトリざらの底に付着した卵を上から観察し、ほとんど器底に面して仮根を生ずることはなく、多くは側方に生ずる。おそらくガラス器に付着している部分では、接近にともなう別のファクターが入ってきて、分化を妨げるものと想像される。JAFJE<sup>10)</sup>は反論をかかげて、卵を赤光下におくと、生じた二酸化炭素は全部光合成に用いられ、海中には出てこないことがマンメーターにより証明されるが、それにもかかわらず集団効果があるのは、別の説明を必要とする、とのべている。赤光を一方から照射しても極性軸は定まらない。したがって赤光の下では、卵の近接による明暗勾配が影響したとは考えられない。

卵から拡散するある物質が関係するとすれば、それを卵の片側だけ洗い流せば、それに応じて仮根が分化するかもしれない。この着想のもとに BENTRUP および JAFJE<sup>3)</sup>は、卵のまわりの海水が毎秒0.01~10 $\mu$ の速さで一方向へ流れる装置をつくって卵を発生させた。その結果、仮根は  $V = 20.2 \pm 7.5$  の高率で下流に面して分化した。しかし、静止海水では  $V = 0.7 \pm 1.6$  にすぎない。Vは特定方向に分化するベクトルで、卵を中心としてある方向の角度 $\varphi$ に生じた仮根の全仮根に対するパーセント $p$ から得られる式

$$V = \Sigma p \cdot \cos \varphi$$

であたえられる。もし  $V = +100$  であれば全仮根がすべて下流へ面して分化したことに

なる。上の実験では水流が毎秒  $100 \mu$  になると方向が逆転して、 $V = -35.2$  すなわち上流へ向かって仮根が分化する。またこれは pH 6.5 の場合で、pH が 7.1 ~ 8.1 になると分化方向は完全に逆になる。

以上の場合が、全部フークス類のすべてにあてはまるのではない。たとえば *Fucus furcatus* では (h) はあてはまらない。また *Sargassum* では (a) (b) は適用されないが (d) (h) はあてはまる。*Cystoseira* では (a) (b) と (h) は確かだがその他は知られていない。*Fucus evanescens* では (a) と (h) はみられるが、他はよくわからない。

(2) 卵の極性が本質的に何に基づくものかについては LEVRING<sup>15, 16)</sup>, NAKAZAWA<sup>22)</sup>, JAFFE<sup>12)</sup>らによると、少なくとも卵の内部原形質には関係なく、皮部の原形質の微細構造によるものといわれる。卵を偏光顕微鏡で観察すると皮部に複屈折がある。その複屈折は受精後に方向が変わる。それは皮部の原形質にそろった分子配向が生じたことによるといわれる<sup>16, 17)</sup>。さきのにべたように、卵に偏光をあてると、光の振動面が卵の直径と一致する方向に相対して2個の仮根が分化するのは、その部分で偏光の吸収が最少で、IAAの光分解がもっとも小さいからとみられる。とすると、卵の皮部では光受容体物質の光吸収軸が卵の切線方向に配置して存在するとしなければならない。そして卵の極性軸はおそらく、そこに基礎をおくと考えられる。この推定をもう一步進めて、極性に関係した物質の分子軸が、これと同様に定方向的な配置をもつことも想像される。そうだとすると、*Fucus furcatus* で遠心力などが容易に極性軸を規定できるのは、おそらくそうした分子配向が動かされやすくできているからであろう。しかしこの理論はまだ仮定が多すぎる。*Fucus*, *Coccolophora* などの卵は、海水中でランダムに回転させて、外からの影響をすべて卵のまわりで均一化してしまっても、仮根は正常にできる。これは卵内部に本来の極性があるからか、それとも偶然のチャンスによって卵の一部に仮根領域が分化するからか、まだわからない<sup>23)</sup>。

(3) 極性の決定にともなって、卵の内部で何がおこっているか、という問題についてもいくつかの研究がある。卵がかろうじて入る内径のガラス毛細管に多数の卵を1列に吸いこみ、その一端方向から白色光をあてる。すると卵はほとんど100%光源に遠い方にそろって仮根をつくる。その前後において、毛細管の両端の電位差を測ると、光源に遠い端の方が他端より約  $70 \mu V$  だけ低くなった。これは内部にある卵の数が多いほどはげしく、また極性決定前には両端の電位差がない。また一度極性が決定すると、あとは光を消しても、管内の液を灌流しても不変に保たれる<sup>13)</sup>。この電位差を卵の数で割ると、卵1個についての両端の電位差は  $2.7 \times 10^{-7} V$  すなわち 270 nanovolts であった。さて仮根極がこのように負に荷電しているとすると、一般に原形質膜が正電荷をもつことから考えて、仮根極では局部的に電気的な脱分極をおこしているわけである。仮根極を通る電流密度は、管の電位差の 62 picoamp を仮根極の面積  $1000 \mu^2$  で割って得た  $6 \mu \text{ amp/cm}^2$  となる。これが卵細胞内にイオンの濃度勾配をみちびく結果となるであろう。じじつ IAA は負に荷電するから仮根極の脱分極した内側の正荷電域へ集まるであろう。これはさきの実

例とよく一致する。また RNA も同様に仮根極へ集まるはずで、その状態はすでに観察されている<sup>25, 26)</sup>。

仮根突起のみえはじめた卵を高張海水にいれると、突起の部分から原形質分離がはじまる<sup>22)</sup>。*Fucus* ではさらに、卵に突起の生ずる以前から仮根極において原形質分離がおこる<sup>24, 30)</sup>。一方から紫外線を照射すると、光源に遠い側では、仮根分化以前に、そこから原形質分離する<sup>30)</sup>。したがって極性軸の決定は、この部域的な原形質分離を支配する皮部原形質の粘性、付着力、透過性などの部域的变化によるものでもあろう。

付着力については別の実験がある。*Coccolphora* の卵が受精後に長形にのびて、一端がやや細くなると、そこが仮根分化の予定域だが、このとき卵内では核分裂して2核となり、卵の中央には長軸と垂直に隔膜ができ、やがて2細胞となる。ここで隔膜のできる以前に高張海水に入れると、隔膜形成予定域に原形質分離がはじまる。おなじ卵に遠心力をかけて、アスターや核、色素体などを配置換えしてみても、原形質分離が隔膜予定位置にはじまることは不変である。原形質分離が原形質膜の細胞壁への付着力と関係するという立場で説明すると、上にのべた有極性の原形質分離像は、卵内容の配置には依存せず、原形質皮部における付着力の部域的低下にもとづいているといつてよからう<sup>22)</sup>。

卵を各種の色素で生体染色すると、仮根予定位置から色素が侵入して、ついに全域におよぶ。また硫酸ニコチンなどの有毒試薬を含む海水に卵を置くと、仮根極から原形質の死がはじまる。また蜂毒のレシチナーゼ、クロロホルムなどを含む海中では、やはり仮根極から破壊がはじまる。これはレシチンのような脂質が仮根極により多く集まっていることを示すようである<sup>22)</sup>。

### Summary

The developmental polarity, i. e. the site of the primary rhizoid formation, in Fucales eggs, is determined by (a) unilateral illumination of white light or UV, (b) centrifuging, (c) electric fields, (d) transformation, (e) IAA concentration gradients, (f) dinitrophenol concentration gradients, (g) pH gradients, (h) potassium ion gradients, (i) entrance point of the spermatozoid, (j) vibration plane of polarized light, (k) temperature gradients, (l) rheotropic response, and (m) group effects. The polarity is considered to be based on molecular orientation of photoreceptors in cortical cytoplasm. The rhizoid pole is peculiar in that (i) the electric potential of cell membrane is lower in the rhizoid pole than in the opposite pole, (ii) the cytoplasm of this region is selectively abundant in RNA, and (iii) this region selectively undergoes plasmolysis when the egg is immersed in a hypertonic solution, and (iv) it is specially permeable for vital dyes.

## 文 献

- 1) ABE, K. (1941) : Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. 4 th Ser. **16**, 441. 2) BENTRUP, F. *et al.* (1967) : *Protoplasma* **64**, 254. 3) BENTRUP, F. and JAFFE, L. (1968) : *Ibid.* **65**, 25. 4) BÜNNING, E. (1958) : *Protoplasmatologia* **8**, 9 a. 5) CHILD, C. M. (1941) : *Patterns and Problems of Development*. Chicago Univ. Press. 6) HAUPT, W. (1958) : *Publ. Biol. Sta. Espesgrend*, No. 24, 9. 7) HIROE, M. and INOH, S. (1954) : *Bot. Mag. Tokyo* **67**, 271. 8) 猪野俊平 (1944) : *生物学の進歩* **2**, 693. 9) \_\_\_\_\_ (1947) : *海藻の発生*. 北隆館. 10) JAFFE, L. (1955) : *Proc. Nat. Acad. Sci.* **41**, 267. 11) \_\_\_\_\_ (1956) : *Science* **123**, 1081. 12) \_\_\_\_\_ (1958) : *Exp. Cell Res.* **15**, 282. 13) \_\_\_\_\_ (1966) : *Proc. Nat. Acad. Sci.* **56**, 1102. 14) KNAPP, E. (1931) : *Planta* **17**, 731. 15) LEVRING, T. (1949) : *Med. Göteborgs Bot. Tradgard* **17**, 97. 16) \_\_\_\_\_ (1949) : *Physiol. Plant.* **1**, 45. 17) \_\_\_\_\_ (1952) : *Ibid.* **5**, 528. 18) LOWRANCE, E. W. (1937) : *J. Cell. Comp. Physiol.* **10**, 321. 19) LUND, E. J. (1923) : *Bot. Gaz.* **76**, 288. 20) NAKAZAWA, S. (1950) : *Sci. Rep. Tohoku Univ. 4 th Ser.* **18**, 424. 21) \_\_\_\_\_ (1956) : *Ibid.* **22**, 175. 22) \_\_\_\_\_ (1957) : *Ibid.* **23**, 119. 23) \_\_\_\_\_ (1962) : *Physiology and Biochemistry of Algae*, ed. by R. Lewin. Academic Press. 24) \_\_\_\_\_ (1963) : *Naturwissenschaften* **50**, 311. 25) \_\_\_\_\_ (1965) : *Anal. Inst. Biol. Univ. Mexico* **36**, 21. 26) \_\_\_\_\_ (1966) : *Naturwissenschaften* **53**, 138. 27) OLSON, R. A. and DUBUY, H. G. (1937) : *Amer. J. Bot.* **24**, 611. 28) OVERTON, J. R. (1913) : *Science* **37**, 841. 29) ROSENVINGE, K. L. (1889) : *Rev. Gen. Bot.* **1**, 53. 30) SUBRAHMANYAN, R. (1957) : *J. Ind. Bot. Soc.* **36**, 374. 31) WHITAKER, D. M. (1937 a) : *Biol. Bull.* **73**, 249. 32) \_\_\_\_\_ (1937 b) : *Ibid.* **73**, 297. 33) \_\_\_\_\_ (1937 c) : *J. Gen. Physiol.* **20**, 491. 34) \_\_\_\_\_ (1937 d) : *Ibid.* **21**, 57. 35) \_\_\_\_\_ (1937 e) : *Ibid.* **21**, 833. 36) \_\_\_\_\_ (1940 a) : *Growth Suppl.* 75. 37) \_\_\_\_\_ (1940 b) : *J. Cell. Comp. Physiol.* **15**, 173. 38) \_\_\_\_\_ (1940 c) : *Biol. Bull.* **78**, 111. 39) \_\_\_\_\_ (1941) : *J. Gen. Physiol.* **24**, 263. 40) \_\_\_\_\_ (1942) : *Biol. Bull.* **82**, 127. 41) and BERG, W. E. (1944) : *Ibid.* **86**, 1252. 42) WHITAKER, D. M. and LOWRANCE, E. W. (1936) : *J. Cell. Comp. Physiol.* **7**, 417. 43) \_\_\_\_\_ and \_\_\_\_\_ (1937) : *J. Gen. Physiol.* **21**, 57.