

総 説

真核性藻類における細胞分裂の微細構造*

堀 輝 三

筑波大学生物科学系 (300-31 茨城県新治郡桜村天王台 1-1-1)

HORI, T. 1979. Ultrastructure of cell division in the eucaryotic algae exclusive of green algae. Jap. J. Phycol. 27: 217-229.

Recent ultrastructural studies on cell division have shown that there are a wide range of variations in organization and behaviour of mitotic and cytokinetic apparatus. For example, animal cells generally, and some green plant cells have centrioles involved in the spindle apparatus, while many other plant cells do not. In certain groups of organisms the spindle body may be enclosed during division by the nuclear envelope, but this membrane breaks down before division in others. These features of the mitotic and cytokinetic structure appear characteristic of certain groups of algae and may have phylogenetic significance. This article briefly reviews types of spindle structure displayed by eucaryotic algae sofar investigated, exclusive of green algae.

Terumitsu Hori, Institute of Biological Sciences, The University of Tsukuba, Sakuramura, Ibaraki-ken, 300-31 Japan.

細胞の起源が単一であったにせよ、多起源であったにせよ、成立した細胞が単一代で消滅してしまうような時期がしばらく続いたのか、あるいは進化の圧力が作用して次世代の細胞をつくる機構をすぐに獲得したのかは不明である。しかし、いずれにしても細胞(あるいは原始生物)が結局は細胞増殖の機構を早晚獲得したことは自明である。細胞分裂は遺伝性を支配する物質の等量分配という過程(即ち核分裂)と、その遺伝物質の高度な構成体である核をとりまく細胞質の分裂の二つの過程が組み合わさった現象である。この二つの機能の獲得によって今日の多細胞生物の基礎ができあがったと考えられる。従って、核(物質)分裂の機構、細胞質の分裂の機構というのは細胞のもつ構造と機能の中でも最も原始的なものの一つであろうと推察される。しかもこれら二つの機構の基本は、獲得した時より現在に至るまで、非常に保守的であったと考えられている(PICKETT-HEAPS 1975 a, 1976)。しかし、詳細な点においてはこの二つの過程にはそれぞれ

変異がみられ、その変異が現存の生物の分類学的なグループの特徴にもなっているように見える。例えば菌類の各グループは信頼できる分類学的指標になる紡錘体構造を示す。この小論では、今日までの研究で明らかになった真核性藻類にみられる細胞分裂の様式をレビューし、その多様性を明らかにする。但し、紙面の制約により、緑色藻類(プラシノ藻、緑藻)については別の機会に譲ることとした。

1. 紅藻類 (Rhodophyceae)

細胞分裂が詳細に調べられているのは、*Membranoptera platyphylla* (MCDONALD 1972) 唯一種であるが、*Polysiphonia harveyi* (SCOTT *et al.* 1977), *Porphyridium* spp. (BRONCHART & DEMOULIN 1977, 左貝 1978, SCHORNSTEIN & SCOTT 1978) などでも補助的な知見が得られている。ここでは *M. platyphylla* の細胞分裂に関する知見を中心にして述べる。

* This work was partly supported by Grant-in-Aid for Scientific Research (#248015) from the Ministry of Education, Japan.

前期には両極に対した部分の核包膜にへこみが生じ、その中に中心子ではなく、polar ring (PR) が1個現れる (Fig. 1 a) (MCDONALD 1972, SCOTT *et al.* 1977)。またこの近辺に核外微小管 (microtubule, 以下 MT と記す) が増えはじめ、核膜孔が各極に集中しはじめる。PR は長径 190 nm, 短径 160 nm, 深さ約 70 nm のほぼシリンダー構造である。核外 MT はこの構造体に収斂しているように見える。中期以降のこの構造体の行方は不明である (SCOTT *et al.* 1977)。

中期紡錘体は核内に形成され、その極には複数の核包膜の不連続 [核膜孔とは異なる核膜不連続で、極膜開放 (polar fenestrae, polar openings) と呼ぶ] がみられる。そこを通過して紡錘体 MT が細胞質にまで伸びているのがみられる。核包膜は完全なままである (Fig. 1 b)。染色体の分離開始とともに、核自体と連続紡錘糸 (極と極とを結ぶ MT のこと) が伸長する。一方動原体系 (染色体上にある動原体と極とを結ぶ MT のこと) は短縮する (Fig. 1 c)。終期の終り頃には伸長した核包膜の中央近辺に緊縮が起こり始める。緊縮がさらに進行すると核包膜は切れ、ここに2個の娘核が形成される。この切断点近辺には液胞が現れており娘核の間に割り込むように侵入して、2核を互いに引き離す役割を演ずるようである (Fig. 1 d)。

終期完了後すぐに細胞膜と細胞壁の同時的突出による分割溝が求心的に進入し始めて細胞質分裂が開始される (Fig. 1 e) (GANTT & CONTI 1965, MCDONALD 1972, 左貝 1978)。細胞質分裂域にはこれに関わると思われる MT 系は見い出されていない。

現在までに調べられた紅藻植物の細胞分裂に関わる共通した特徴は、1. 極膜開放の存在、2. 分裂中、核包膜は完全である、3. したがって核内紡錘体である、4. 極構造体は PR か (MCDONALD 1972, SCOTT *et al.* 1977)、ミクロボディ-様顆粒を近接させる何らかの不定構造体である (BRONCHART & DEMOULIN 1977, SCHORNSTEIN & SCOTT 1978)。よって、鞭毛基部 (flagellar base または basal body, 以下 BB と記す) に転換する中心子 (centriole) はこの植物には存在しない。

紅藻は、生活史の中では完全に鞭毛期を欠きながら、全てのメンバーが恐らく常に棲水性の生活をするので鞭毛期をもたなかったのか、あるいは後世になって失ったのか、進化史上非常に興味あるグループである。しかし、紅藻が中心子をもたないものの正常な紡錘体と MT 系とをもっていることから、現在の他の藻類群が派生してきたと考えられるおおむねの進化系

列において [中心子/鞭毛系] が進化する以前に既に紅藻類は枝分れしていたのであろうと考えられている (PICKETT-HEAPS 1974, 1976)。

2. ハプト藻類 (Prymnesiophyceae)

ハプトネマと呼ばれる鞭毛様の付属物を有するこの類の細胞分裂の微細構造については、*Prymnesium parvum* について報告があるだけである (MANTON 1964)。この類は CHRISTENSEN (1962) が次に述べる黄金色藻類から分離独立させたグループである。核分裂開始の徴候は、細胞小器官 (葉緑体, ミトコンドリア) の分裂完了と BB 近くから伸び出る MT 繊維の増大である (Fig. 2 a)。紡錘体は複製して分れた2組の BB を結ぶ線に平行に配置するが、BB 自体が極に位置を占めるわけではない。極構造体としてははっきりした器官は認められないものの、両極の近傍には BB と1個のゴルジ体が存在する (Fig. 2 b)。紡錘体形成には上記の MT が参加するようである。中期は明白な中期核板の形成によって認識することができる (Fig. 2 b)。さらに核包膜の完全な崩壊、染色体間を通り抜ける多数の紡錘体糸の存在によっても知ることができる。これらの MT は、紡錘体の二カ所の終末点に存在する実体ははっきりしない極に向かって収斂している。

この生物の中間期の細胞構成の特徴は、核包膜の外膜が伸びていわゆる葉緑体-ER (chloroplast-ER, cER) となって葉緑体全体を囲むことである (Fig. 2 a)。核分裂における核包膜の崩壊時に、この cER がどのような挙動をとるかが興味の一つであるが、他の藻 (3, 4 を参照) と同じように、cER 自体には目につくような変化が起こらない。後期の特徴は細胞の伸長である。染色体群も両極に分れ、紡錘体 MT が長く伸びている。動原体は確認されていない。紡錘体表面はその輪郭づけをするかのように長いミトコンドリア、長い核包膜断片、ER 等によって取り囲まれている (Fig. 2 c)。形成された二つの娘核を包む新核包膜の再構築は極側から始まる。これには分裂以前の核包膜の断片もかなり使われるようである。もう一方の側はずっと後まで開放されたままになっている。しかし、最終的にはその開放部も新生核包膜の環状緊縮状閉鎖によって娘核間に残っていた紡錘糸 (束) をちぎり切る (Fig. 2 d)。動原体の分化は認められていない。

細胞質の分裂は細胞膜の陥入による分割溝形成で遂行される (Fig. 2 d)。cER と核包膜の連続性の再生は、細胞が中期に戻った時に両者の合着によって起こるら

しいが、詳しくはこの藻についてはわかっていない。

3. 黄金色藻類 (Chrysophyceae)

この類では *Ochromonas danica* (SLANKIS & GIBBS 1972) で詳しく調べられている。この生物の中間期細胞構成は前述の *Prymnesium* と同様核外膜と cER が連続している。核分裂に先立って2個の片葉よりなる1個の葉緑体が分裂を完了し、2本の不等鞭毛をそれぞれ複製する (Fig. 3a)。中間期細胞に1個存在するゴルジー体が分裂して2個になり核分裂前期に入る。この時点で核包膜は破れるが、2個の娘葉緑体の cER は無傷のままである。従って中・後期を通じて、各娘葉緑体は破損のない cER サックの中に包みこまれたままになっている。2組の BB はリゾプラスト (rhizoplast, BB から細胞内部へ伸びる、斑様をもった平たいあるいは太った繊維束構造) とゴルジー体を伴って広がりつつある細胞の表層を互いに離れて行く。同時に各 BB の近傍からは核の背腹両側を包むように新たに合成された MT が多数出現する (Fig. 3a)。BB に面した側の複数の場所で核包膜の部分的な破れが現れる。核包膜が漸次分解し、核外にあった MT が核域内へ入って行き、紡錘体を形成する。2個のリゾプラストが紡錘体極に位置し、その外側にそれぞれゴルジー体を伴う (Fig. 3b)。中期で既にリゾプラストは複製した長鞭毛とも連絡をもっている。紡錘糸のあるものは極と極を直接結んでいるが、他は極と染色体とを結んでいる。しかし動原体の分化は見られない。核包膜は完全に崩壊してしまう (Fig. 3b)。後期の間にそれぞれの染色体組は両極に移動する。2組の分離しつつある染色体の間では中間紡錘体糸 (interzonal MT) の顕著な伸長が起る (Fig. 3c)。したがって極間の距離は中期の約2倍にも達するという。後期の後半になると、各染色体組は葉緑体を包む ER 包膜の一部に接するように移動する (Fig. 3c)。これは娘核が cER を新核包膜の一部として利用し、新合成膜を合わせて完全な核包膜を再構築する (Fig. 3d) ための挙動と思われる。終期には2個の娘核は以前よりは互いに接近した位置に戻っている。

細胞質の分裂は、2組の鞭毛セット間を細胞膜が縦方向に環状緊縮するやり方で行う (Fig. 3e)。前述のものも含めて、この藻の場合にも細胞質分裂の分裂溝近辺には何らの MT 系も出現しない。

Prymnesium と *Ochromonas* との有糸分裂はよく似ている。1個の極ゴルジー体を有し、葉緑体は全て核分裂の前に分裂を完了し、核包膜も前期の終わりに

は崩壊する。また両者ともに BB は極自体には位置しない、等の共通性がある。ところが *Ochromonas* では紡錘体 MT はリゾプラストに収斂するが *Prymnesium* はこのリゾプラストを有さず、紡錘体は細胞質側に位置する不明瞭な極の中で終える。紡錘体形成の先駆体としてリゾプラストを利用する藻はプラシノ藻 (Prasinophyceae) で知られている。

4. クリプト藻類 (Cryptophyceae)

Chroomonas salina (OAKLEY 1978, OAKLEY & DODGE 1973, 1976), *Cryptomonas* sp. (OAKLEY 1978, OAKLEY & BISALPUTRA 1977) で調べられているが、互いによく似ている。

単細胞性中間期細胞では、細胞後端に核があり、前端部から鞭毛が出ている。この鞭毛の BB から核の方へ多数の MT が伸びている (Fig. 4a)。細胞が分裂期に入った証拠は、先ず BB の複製とこれから伸びる MT の増加である。この間、鞭毛はちぎれず機能を保有し続ける。次いで核が細胞前方へ移動し、細胞は短くかつ丸くなる。2組の BB 装置は互いに離れ (Fig. 4b)、核包膜も破れ始める。そしてその破れを通じて、BB から伸びていた MT が BB から離れて核質の中へ入り込み紡錘体を形成する。中期には長方形の核板が形成される (Fig. 4c)。ここで特に注目しなければならない点は、中期以降も含めて如何なる時期にも染色体の個性が連続切片法によっても確認されなかったことである。既に光顕によるこの群の生物の染色体数の報告がなされているが、この事と上記の観察との違いをどう解釈したらよいか今後検討を要する問題である。

形態的に分化していない動原体を有すると思われる大きなクロマチン塊には多数のトンネルがあいており、極と極とを結ぶ1~4本の MT がそこを通っている (Fig. 4c)。紡錘体は紡錘形というよりむしろ長方形であるところに特徴がある。BB は決して極の位置を占めないが、クロマチン塊の外側が紡錘体の縁にある (Fig. 4c)。2個のクロマチン集塊が極の方へ移動しても、染色体一極間の距離は実質的には変わらないという。従って紡錘体全体が伸びていることになる [中期に 3.2 μm あった紡錘体の長さが後期には 4.0~4.5 μm に伸びている]。終期にはクロマチンは分裂の間中葉緑体の周囲に残ったままになっていた cER に近づき (Fig. 4d)、これが娘核包膜の一部となり、その反対側、つまりもう一方の娘核に面している側に新膜が形成される。

娘核包膜が完成すると同時に、cER と核包膜の連続性も再構築される。この間に細胞表層被覆物である periplast が細胞後方から溝状陥入を開始し、徐々に細胞全体にわたって広がり、環状に緊縮して細胞質の分裂を遂行する (Fig. 4 e)。この開始は中期にでも起こることがある。細胞質分裂域にはこれに関与すると思われるいかなる MT 系も存在しない。しかし娘核形成直後、両者の中間域には多数の MT が束状になって残っており、動物細胞の mid-body に似る。

クリプト藻の分裂機構がいかなる意味において興味を持たれるかという点、この藻の系統学的な位置が不安定で、紅藻類、渦鞭毛藻と類縁が強いといわれることがあったり、あるいは全ての藻類の祖先であるとも考えられる (LEE 1972) ことがあるため、どの生物群とより多くの共通性を有するかが興味をもたれるわけである。ところが明らかになった分裂機構は紅藻類とも渦鞭毛藻とも共通するところは少なかった。また他の藻類のどれよりも特に原始的であると考えられる性質も見い出されない。

5. 渦鞭毛藻類 (Dinophyceae)

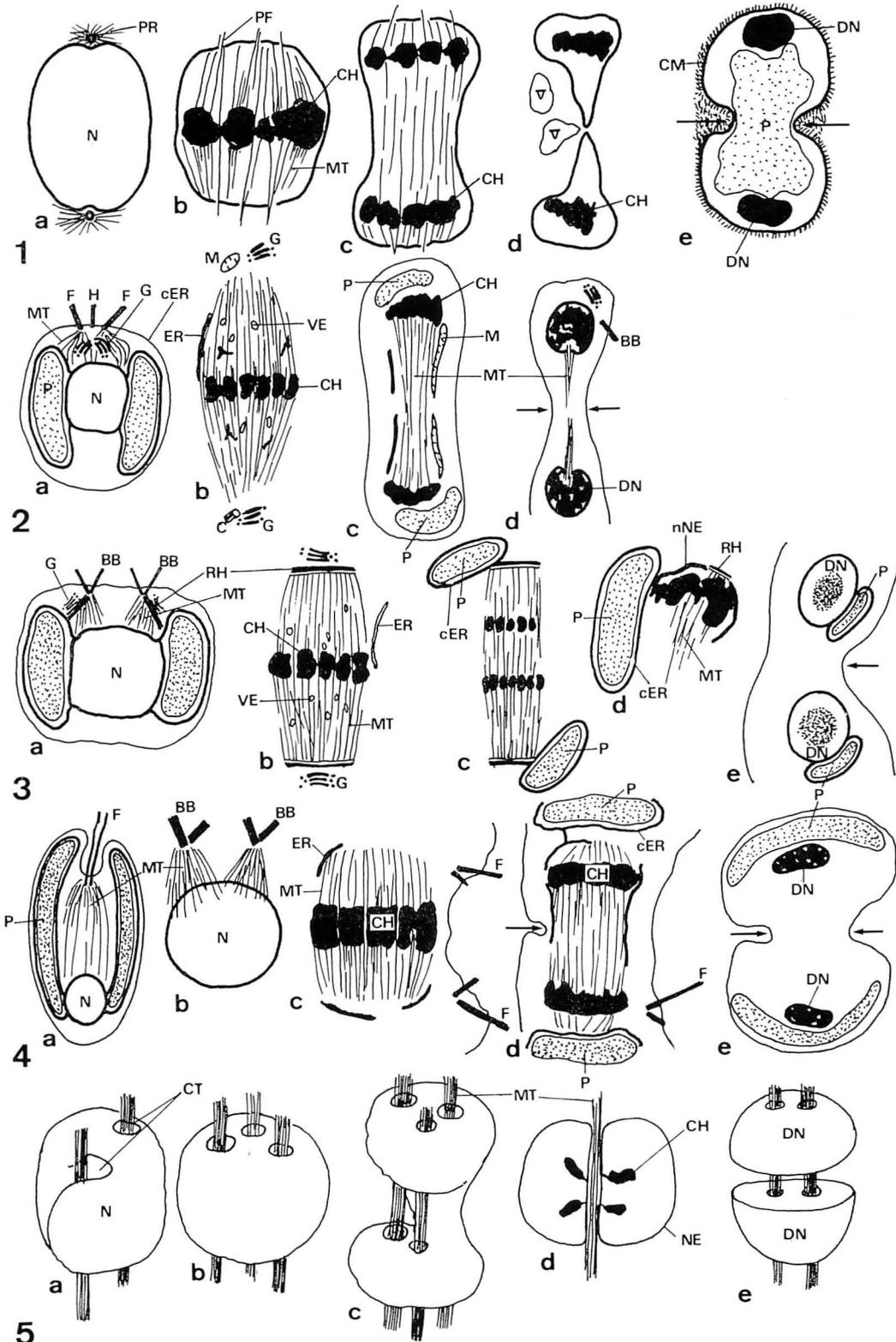
この生物では、われわれが“有糸分裂”と定義している染色体の行動に関する一般概念からは大きくはずれた分裂が行われている (DODGE 1971, KUBAI &

RIS 1969, LEADBEATER & DODGE 1967, OAKLEY & DODGE 1974, RIS & KUBAI 1974, SIEBERT & WEST 1974, SOYER 1971, TIPPIT & PICKETT-HEAPS 1976)。

核分裂時に細胞質性の MT 束が核の外に現われ、それが核の中心部に向かってめり込んでゆき、最終的には核を完全に突き抜ける何個 (8~15) かの互いに平行に走る細胞質トンネルにわかれる (Fig. 5 a, b)。自由生活する渦鞭毛藻の *Cryptocodinium cohnii* (= *Gyrodinium cohnii*) で、これら MT を含んだ細胞質トンネル形成過程の程が詳しく連続切片で調べられている (KUBAI & RIS 1969)。このトンネルは娘核が形成されるまで存続する。そしてこのトンネル内の MT には長さの変化はみられず、核包膜の破損も起らない。MT 束のいずれの端にも中心子はみられず、MT 束相互が一点に収斂することもない (Fig. 5 c)。染色体は細胞質トンネルに面した核包膜の部分にだけ付着する (Fig. 5 d)。核包膜の中にある動原体が MT と染色体の連結の伸だちをする (OAKLEY & DODGE 1974)。中期核板を形成する染色体の行動は起こらないので、古典的な意味の中期は存在しないと考えられる。従って分裂中期を同定することは難しい。トンネルに対して垂直の方向に核包膜の緊縮が起こり、何個かのトンネルがこの緊縮部に開放することが起こる (Fig. 5 c)。この時

Figs. 1-10. A diagrammatic summary of mitosis and cytokinesis in various eucaryotic algal groups. Fig. 1. Rhodophyceae. a: prophase; b: metaphase; c: late anaphase; d: late telophase (deduced from MCDONALD, 1972); e: cytokinesis (deduced from GANTT & CONTI, 1965). Fig. 2. Prymnesiophyceae. a: interphase and early prophase; b: metaphase; c: anaphase; d: telophase and cytokinesis (deduced from MANTON, 1964). Fig. 3. Chrysophyceae. a: prophase; b: metaphase; c: mid-anaphase; d: late anaphase; e: telophase and cytokinesis (deduced from SLANKIS & GIBBS, 1972). Fig. 4. Cryptophyceae. a: interphase cell; b: prophase; c: metaphase; d: anaphase-telophase; e: telophase and cytokinesis (deduced from OAKLEY & DODGE, 1973, 1976; OAKLEY & BISALPUTRA, 1977; OAKLEY, 1978). Fig. 5. Dinophyceae. a, b: early division nucleus; c: mid-division nucleus; d: diagrammatic figure of longitudinal section through one lobe of the late division nucleus; e: formation of daughter nuclei (deduced from KUBAI and RIS, 1969).

Note: BB, flagellar base, basal body; C, centriole; cER, chloroplast-ER; CH, chromosome; CM, cell membrane; CP, centriolar plaque; CT, cytoplasmic channel; CW, cell wall; DN, daughter nucleus; ER, endoplasmic reticulum; F, flagellum; G, golgi-body; H, haptonema; HS, half spindle; IS, interzonal spindle; M, mitochondrion; MT, microtubule; N, nucleus; NE, nuclear envelope; nNE, newly synthesized nuclear envelope; NO, nucleolus; oEN, mother nuclear envelope; P, chloroplast; PF, polar fenestrae, polar opening; PPC, persistent polar complex; PR, polar ring; RH, rhizoplast; V, vacuole; VE, vesicle. Arrows in the figures indicate the direction of cleavage furrow.



期には染色体はそれぞれの極の方へ分布している。細いブリッジで連なった2個の娘核に分かれた分裂後半でも、それぞれトンネルは保持されている。MT束も両娘核部の相対するトンネルの中を突き抜けている。やがて完全な2個の娘核が形成され (Fig. 5 e), トンネルもまもなく消失する。細胞質の分裂は theca と細胞膜の同時陥入によって遂行される (KUBAI & RIS 1969)。

寄生性の *Syndinium* sp. に関する研究結果は (RIS & KUBAI 1974), さらに興味ある知見を提供した。この生物では中心子と動原体, そして両方をつなぐMTが常に存在する。中心子対は長・短2個からなり, それぞれはさらに小さい前駆中心子を付属している。双中心子は核包膜が盃状に陥入してできたポケットの中にあり, 核外MTの収斂点として働く。4個の中心子にはこの生物の4本の染色体がそれぞれ対合するという。核分裂が始まると, 中心子対間にMTが伸長する。それによって, 2組の双中心子は核表面を, 核膜ポケットをラッセル状に広げながら離れて行き, だんだん核の中へ沈み込んでゆき, 遂に膜の融合を起こして1本の細胞質トンネルを形成する。この途中でも中心子と動原体とを結ぶMTの長さは変化がなく, 中心子対の分離が染色体の分離を同調的に行うわけである。従ってこの染色体系は染色体を極に結びつける役を負っているだけである。分裂後半の経過は, *C. cohnii* の場合とほぼ同じである。この生物においては染色体移動の原動力は中心子間に発達するMTの伸長と解される。要するに機械的に異なる2種類のMTの存在が認識できるわけである。*Syndinium* sp. の染色体の化学組成は, 他の渦鞭毛藻のそれとは異なる。典型的な渦鞭毛藻の染色体はタンパク質を含まない巨大なDNA螺旋である。これに対し, *Syndinium* の染色体は塩基性タンパクを含む。従ってその形態も, 他の渦鞭毛藻のものとは大いに異なる。

渦鞭毛藻の核分裂機構は〔核包膜伸長+MT〕と考えられる。これは原核状態から真核状態への移行の初期に行われた機構であると推察される (KUBAI 1975, PICKETT-HEAPS 1975 b)。何故なら, 現存の原核生物においては, 遺伝物質の分配機構の主体は膜の伸長であり (KUBAI & RIS 1969), 紡錘装置を含む全ての種類のMTが存在しない。一方, 高等な真核生物ではMTが染色体移動の主役である。このように渦鞭毛藻類の有糸分裂は原核・真核両生物の性質を兼ね備えているわけである。さらに, この生物の中間期核は真の核包膜に包まれていながら (真核性) その中の染色体は原核生物的なタンパクを含まない裸のDNA織

維だけからなっている (原核性)。このように渦鞭毛藻の核は種々の点で, 原核・真核両生物の性質を備えていることから, “mesocaryotic” (中核性) といわれ (DODGE 1966) 他の藻類群からは非常に孤立したグループと考えられている。

6. 珪藻類 (Bacillariophyceae)

中心目珪藻 *Lithodesmium* (MANTON *et al.* 1969 a, b, 1970 a, b), *Melosira varians* (TIPPIT *et al.* 1975), 羽状目珪藻 *Fragilaria* (TIPPIT *et al.* 1978), *Diatoma vulgare* (PICKETT-HEAPS *et al.* 1975), *Surirella ovalis* (TIPPIT & PICKETT-HEAPS 1977), *Pinnularia* (PICKETT-HEAPS *et al.* 1978 a, b) で詳細に研究されている。細胞においては種ごとの変異がみられるが, そのことと, それぞれの種の珪藻群内における分類との一致はみられない。ここでは *M. varians* (TIPPIT *et al.* 1975) に関する研究を中心に, 珪藻類の細胞分裂を要約してみることにする。電顕的な観察の中には, 1896年に既に LAUTERBORN が光顕的に観察して発表したことと一致する点が多く含まれている。分裂過程の説明に先立って, 珪藻の核分裂で特有に見られる構造を簡単に説明しておく必要がある。1. 中間期核の近くには, 特異な構造体があり, それはMTと連絡している。他の珪藻で centrosome, polar body, spindle precursor 等々と呼ばれているものと相同のものであろう。*M. varians*, *D. vulgare* ではこの構造体は前回の核分裂の紡錘体極に位置しており, 中間期の間にその位置は変わらないようである。この構造は PPC (persistent polar complex) と呼ばれ, 細胞極の間に形態の大幅な変化を示す。例えば前期には極で輪郭のはっきりした盤状体になる。2. 紡錘体極間を走る特異なMTセットを中軸紡錘体 (central spindle, CS) と呼ぶ。中期にはこのCSは2個の極の歯状構造である半紡錘体 (half-spindle, HS) からなり, 赤道面で互いに会合する。5~10%のMTは極と極を直接結んでいるものと思われ, 他の大部分は赤道面を少し越えたところまで伸びているMT, 残りのMTの一方の端は極に接し, 他端はCSの横の方へ放射している。HSのMTが真中辺で互いに交差し重なり合う部分を“重なり領域” (overlapping region) という。

中間期の間 PPC は小さい球状器官で円錐体形の核の先端に位置する。PPCから核に接するようにMTが伸びている。前期になるとPPCが2個の盤状構造に分裂する。それらは互いに傾いていて, 長さをまし

ながら成長する。同時にその間に MT が発達し、その長さ、数ともに増大する (Fig. 6 a, b)。構成 MT は相互に平行であり、増殖を続けてやがて CS に成長して行く。CS の長さが増すにつれて盤状体も互いに分離する。この時は未だ CS は核包膜の陥窪部の中で成長を続ける完全な核外でのできごとである (Fig. 6 a)。やがて陥入部の内部で核の中へ入っていくための更に深い陥入が起こり、結局核包膜は崩壊して CS は核の中へ入る (Fig. 6 b)。前期、CS が核内のクロマチンへ沈み込んでいく頃にはその両端の盤状 PPC_s 間の距離は核の径よりもさらに広がっており、じきにクロマチンが CS をとり囲む (中期) (Fig. 6 c)。後期の前半は観察できなかったが、後半になると HS は互いに離れ、クロマチンは極近くに移動する。後期の紡錘体は将来の分割溝に対して必ず垂直に配位している。後期後半でも動原体、染色体の個性性は識別できない。しかしクロマチン塊に侵入する多数の極からの MT が見られる。そしてこれらは後期に明らかに短縮する。終期の前半までにはクロマチンは PPC の周りにまで移動する (Fig. 6 d)。もちろん CS の重なり領域の MT は僅少になっている。細胞質分割の前に両 PPC_s は CS から離れる。核包膜が再構築されるにつれて、PPC は娘核の外側にとどまり、細胞質分割完了後に中間期の形態に戻る。

細胞質分割は細胞質に向かって 1 個の幅広い細胞膜の U 字形陥入という形で後期に始まる (Fig. 6 d)。その後、この U 字形の底部から内部に向かってより細い分割溝が細胞中心に向かって環状に発達し、CS を切断して細胞質の分割を完了する (Fig. 6 e)。

珪藻の紡錘体形成様式は非常に広範囲の生物にみられるそれに似ている。前期紡錘体が核外に形成される典型的な一例であるが、他に菌類、原生動物、藻類、いくつかの哺乳類細胞などでも知られている (KUBAI 1975)。これらに共通することは、核の外側で 2 個の分離しつつある MT 合成中心体の間に成長した MT が核内へ侵入することである。核分裂時に核包膜がほぼ完全に崩壊するいわゆる開放型紡錘体においても、また紡錘体極に極膜開放をもつか、あるいは核包膜が部分的な破損を生ずる半閉鎖型紡錘体においても、MT 形成中心 (microtubule organizing centre, MTOC) (PICKETT-HEAPS 1969) は本質的には核の外にあると考えられるので、紡錘体の形成は核の外で始まるといえる。そして後ほど形成中の紡錘体が核域へ進入していくことになる。ところが渦鞭毛藻のように同じ核外紡錘体でありながら核膜の崩壊が起こらず、従っ

て MT は決して核質中には入らない場合もある。

7. ミドリムシ類 (Euglenophyceae)

Euglena gracilis (LEEDALE 1968), *E. gracilis* var. *gracilis* (PICKETT-HEAPS & WEIK 1977), *E. gracilis* strain Z. (GILLOT & TRIEMER 1978), *Phacus longicaudus* (PICKETT-HEAPS & WEIK 1977), *Astasia longa* (CHALY & LAFONTAINE 1977) 等を材料にした研究が 1977~1978 年にかけて集中的に発表された。これらの内容を比較してみると、相異点はいくつか見られる。それらを詳しく述べるスペースがないのでここでは省略するが、必要に応じて読者は後にあげた文献に当たって頂きたい。ここでは *E. gracilis* var. *gracilis* (PICKETT-HEAPS & WEIK 1977) と *E. gracilis* strain Z (GILLOT & TRIEMER 1978) の研究を中心に述べる。

核分裂前期に先立って、鞭毛が切れる場合 (PICKETT-HEAPS & WEIK 1977) とそうでない場合 (GILLOT & TRIEMER 1978) との違いはあっても、BB の複製完了が分裂の前提条件である。核はこの BB の方へ移動し、reservoir に近接並列して伸長する (Fig. 7 a)。BB と連絡していた大多数の MT が消えて核内に MT が多数増殖してくる (Fig. 7 b)。それと共に巨大な仁が伸長し始め、それに MT が連絡するようになる。但し仁には動原体らしきものは見られない。極域に極膜開放らしきものを見ることはなかった。中期の核はほぼ丸形であるが (Fig. 7 b)、これ以降大きく形態変化を起こす。中期の認定は難しい。それは染色体の輪郭がはなはだ不鮮明になるからである。しかし赤道面上に配列するようである。仁は大きく伸びて、極から極まで達する (Fig. 7 c)。染色体上には層状構造の動原体が見られ、それに MT が連絡している。核は半月形あるいは楕円形であるが、極の核包膜陥入が特異的に見られる。しかし紡錘糸の終末点には具体的な極構造体は存在しない (Fig. 7 c)。核膜は完全である。染色体の移動につれて核と仁は亜鈴型に変化する。核と BB の近接は認められるが、BB が極の位置を占めることはなく、分離中の二つの染色体群の横に位置する。BB から核の極面に向かって繊維性の物質 (あるいはリゾプラスト, *Phacus*) が伸びていることは確認されている。染色体が極に近づいた時点で核は典型的な亜鈴型を呈し、娘核の間の中間紡錘体 (interzonal spindle, IS) に MT が多数残る (Fig. 7 d)。最終的には各娘核は IS との連絡部でちぎり切れる。これはハプト藻でみられた方式とほぼ同じである。

細胞質の分裂は核に密接している各 reservoir の間を細胞表層が分割溝状に細胞前方から進入する。この領域に MT の存在は知られていない。

分類学上特異な位置を占めるユーグレナ類の起源・進化について、最近活発な論議が行われている (GIBBS 1978, STEWART & MATTOX 1975)。細胞学的にも以前から典型的な分裂とは違った特異な有糸分裂が行われるものと考えられていた。例えば、核内に MT は存在はするけれどもそれは極の方向を示す骨格的な役割だけであって、染色体 MT はなく、染色体は自律的に移動するといわれていた (LEEDALE 1968)。ところが最近の報告によれば、基本的にはユーグレナの有糸分裂も他の多くの藻類のものと同じであるといえる。即ち正常な紡錘体の形成、閉鎖型分裂、動原体の存在等が認められる。

8. ラフィド藻類 (Raphidophyceae = Chloromonadophyceae)

Vacuolaria virescens で調べられている (HEYWOOD 1978)。この藻は裸の単細胞といわれ2本の鞭毛を有する。有糸分裂開始直前の細胞では、BB から核を覆うように MT が放射状に配列している (Fig. 8 a)。前期核には極膜開放が生じ、そこを通過して MT が核質へ入り込む。中期には典型的な核板が形成される (Fig. 8 b)。動原体は一応分化しているようであるが (HEYWOOD & GODWARD 1972)、確実ではない。核包膜は破れないが、赤道面あるいは極近くで細胞質側に向かって核包膜の折りたたみ突出が特徴的にみられる (Fig. 8 b)。後期には他の時期に比べると染色体が相当不鮮明になる。この時期の最も顕著な特徴は、核内の極とそれに面した染色体群の表層との間に多数の小胞が出現することである。これらは後に融合して新娘核の核包膜形成に参加する。後期が進むにつれて染色体は離れていくが、依然として親核包膜に包まれている。やがてこの核包膜も極と IS 域のところで崩

壊し始める (Fig. 8 c)。最終的には、娘核の核包膜は染色体群の極に面した側と赤道板に面した側が新生膜によって、染色体の両横側は親核包膜の一部を再使用する形で完成する (Fig. 8 c)。この生物では核分裂を通して各極に存在する構造体は中心体あるいはその機能相同体ではなく、1個のゴルジ体と収縮胞である (Fig. 8 c)。

細胞質の分裂は、2個の娘核の間に分割溝が割って入る形で進行する。有糸分裂完了後4時間くらいまでに起こるとされているが (HEYWOOD 1968)、その詳細については未発表である。

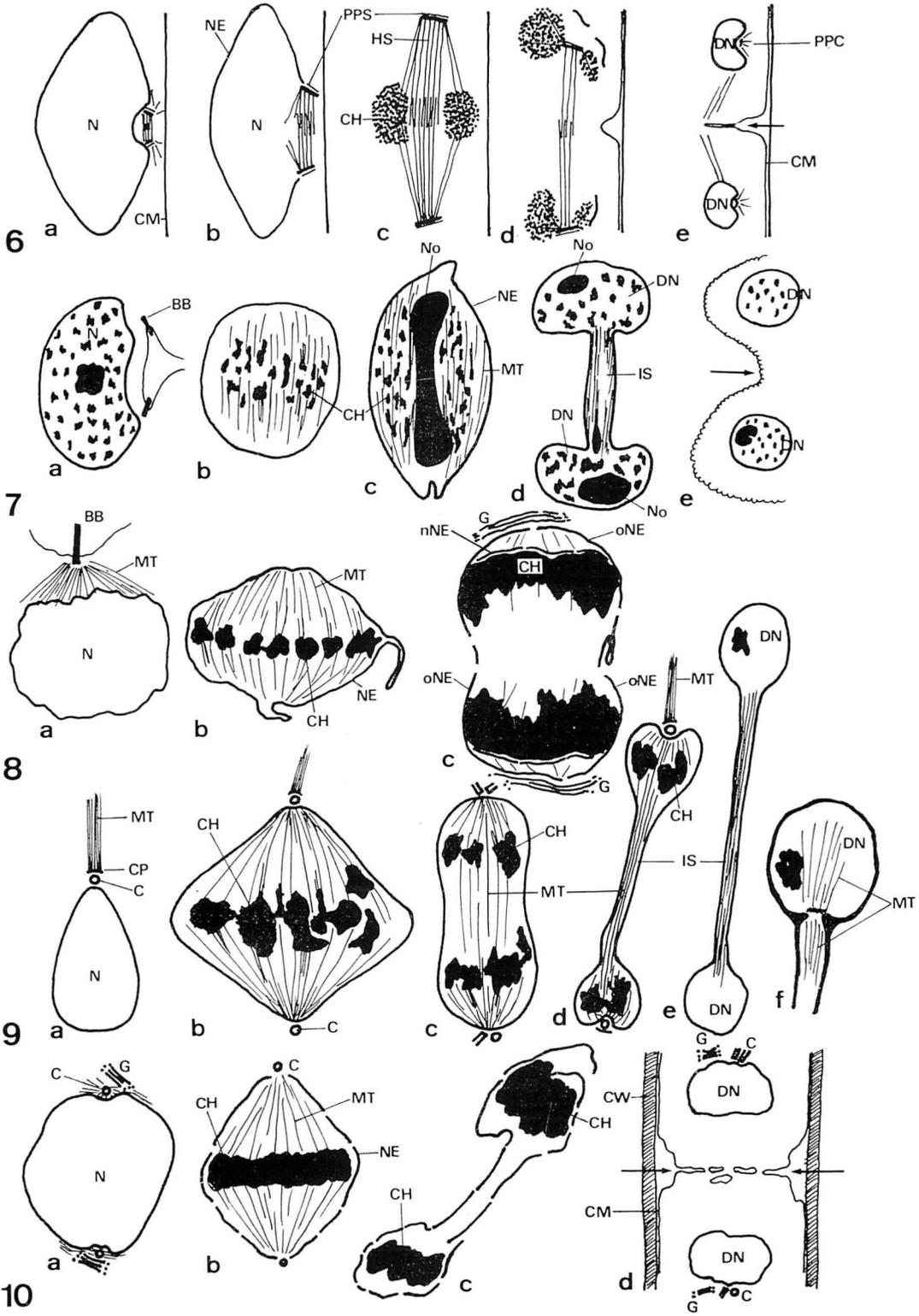
9. 黄緑藻類 (Xanthophyceae)

この類の有糸分裂は嚢状多核藻 *Vaucheria litorea* で注意深く研究されている (OTT & BROWN 1972)。中間期核の特徴は、核の一方の端に1組の中心子が常に存在し、その外側を取りまいて電子密度の高いプレート (centriolar plaque, CP) があり、そこから細胞質に向かって10~20本の MT が伸びている (Fig. 9 a)。但しこの特徴が全ての *Vaucheria* 種に共通しているかどうかは不明である。何故なら、現在までに発表された *Vaucheria* の EM 写真の中に、他の著者によってこの点が指摘されたさがないからである。さらに *V. litorea* の特徴として、他の *Vaucheria* や黄緑藻に一般的に知られる cER がこの藻では見られない。

前期は同定が最も難しいステージである。双中心子の1個が他極へ移動する。この後に紡錘体の形成、仁の断片化が起こる。中期には分裂軸に垂直な赤道面軸の径がやや大きい紡錘形となった核 (Fig. 9 b) の中に連続糸、染色体糸を備えた染色体がみられるが、動原体はないとされている。各極には1個の中心子があり、細胞質 MT はまだ CP と連絡を保っている (Fig. 9 b)。連続糸が伸長して核が伸長する。後期が進むにつれて完全な核包膜が赤道面で少々収縮し始め

Fig. 6. Bacillariophyceae. a: prophase; b: prometaphase; c: metaphase; d: telophase; e: cytokinesis (deduced from TIPPIT *et al.*, 1975). Fig. 7. Euglenophyceae. a: prophase; b: metaphase; c: anaphase; d: telophase; e: cytokinesis (deduced from PICKETT-HEAPS & WEIK, 1977; GILLOTT & TRIEMER, 1978). Fig. 8. Raphidophyceae. a: preprophase; b: metaphase; c: telophase (deduced from HEYWOOD, 1978). Fig. 9. Xanthophyceae. a: interphase; b: metaphase; c: early anaphase; d: late anaphase; e: early telophase; f: telophase (deduced from OTT & BROWN, 1972). Fig. 10. Phaeophyceae. a: prophase; b: metaphase; c: telophase; d: cytokinesis (deduced from MARKEY & WILCE, 1975).

For abbreviations, see p. 220.



る (Fig. 9 c)。染色体の確認は比較的難しいようである。染色物質の分離は染色体系の短縮よりもむしろ連続系の伸長のように見える。中心子の複製がこの時期までに完了して各極には2個の中心子がみられる (Fig. 9 c)。さらに極域の分離が進むと、娘核の間は極端に細長い管状の IS (長さ $5 \mu\text{m}$, 幅 $0.2 \mu\text{m}$) となる (Fig. 9 d, e)。このような形態変化を起こす力は、核膜の柔軟な伸長力と、それを促す連続系の伸長によるものらしい。従って連続系によって押し離された染色物質を含む娘核の極域部だけが、その力に抗するかのようにならねばならず、娘核は切片面でハート形に変形する (Fig. 9 d)。後期の終了とともに染色体系は消失し、核内膜が陥入して IS を切り放す (Fig. 9 f)。

この藻の紡錘体は完全閉鎖型であり、それを構成する MT の合成中心は、中心子を極にもちながらもそれは機能せず、それに対面した核内に存在する無構造物質のようである。中心子の周囲の CP から伸びる MT と核内の MT との連絡もみられないので、この細胞質 MT の役割は不明である。以上の核分裂は栄養期細胞においてのものであり、細胞質分裂は伴わない。

閉鎖型紡錘体 (closed spindle) といわれるものの中には、分裂中いかなる程度においても核包膜の開放がみられない完全閉鎖型タイプと、核内で紡錘体をつくるため核外性の MT が、あるいはある程度まで形成された未熟紡錘体が核内へ移動するための特別な極域膜開放が形成されるタイプと二つ含まれている。クロロフィル a, b を含む藻類 (ミドリムシ類を除く) 以外でこの完全閉鎖型タイプが見いだされたのが恐らく *V. litorea* が最初の例であろうとされていた (OTT & BROWN 1972)。しかし渦鞭毛藻で、あるいはその後ミドリムシ類でも報告された。しかし、*Vaucheria* が後二者と大きく異なる点は、この藻が常に中心子を極に保有していることと、栄養期は非鞭毛世代であるということである。極に中心子を常存させながら、紡錘体形成には何ら直接的な関与を示さない。また後期以降の異常とも思える長い IS の形成は、嚢状多核緑藻や一部の菌類と共通する性質であり、栄養期藻体が多核であるという共通点とともに興味ある核の挙動である。

10. 褐藻類 (Phaeophyceae)

この類については8属10種について細胞分裂に関わる何らかの情報が得られているが、*Pylaiella littoralis* (MARKEY & WILCE 1975) の細胞分裂の微

細構造が詳細に調べられているので、この種に関する知見を中心にして褐藻類の細胞分裂を概観してみることにする。

P. littoralis の配偶子複子嚢の中期核の周囲には一組の中心子が存在するが、アミジグサ目の4種について調べた結果では1個の中心子が存在するのみで、複製して2個になった後も一方の極にのみ存在するとされている (NEUSHUL & DAHL 1972)。 *Ascophyllum* (RAWLENCE 1973), *Fucus vesiculosus* (BRAWLEY *et al.* 1977) でも各極に1組ずつ報告されている。*Chorda* の孢子嚢で細胞質分裂が起こる前の多核状態の時期には1組ずつの中心子がみられる (TOTH 1974)。従って褐藻細胞における核分裂は中心子を付帯し、各極に1組ずつ配置されていると見るのが妥当であろう。中心子は極に当る近辺の核膜の陥没ポケットの中に入り込んでいることが多い。中心子から放射状に伸びる MT が見られるが、核の中へは入らない (Fig. 10 a)。また前期には2組の双中心子間を結ぶ MT が見られる。従ってこれらは一種の星状糸とみることができる。MT は中心子の周囲にある電子密度の高い物質から伸びているようで、中心子自身から伸び出ているのではない。中期頃から種による大きな相違が目立ってくる。*P. littoralis* では、核は紡錘形になり、赤道面に染色体が並ぶ。極膜開放が明瞭に見られる。紡錘形の形態を保ちながらも核包膜は各所で破損が生じている (Fig. 10 b)。核外 MT はもはや存在せず核内紡錘体が形成される。動原体はみられていない。

アミジグサ目 (NEUSHUL & DAHL 1972), *F. serratus* (BERKALOFF & ROUSSEAU 1979) でも極膜開放が現れる。一方 *F. vesiculosus* では核分裂中核包膜は崩壊するという (BRAWLEY *et al.* 1977)。ところが同じ *F. vesiculosus* を観察した BOUCK (1970) の写真は、極膜開放以外は核包膜は分裂中はほぼ完全であることを示しており、*F. serratus* でも同じ観察がなされている (BERKALOFF & ROUSSEAU 1969)。問題は残るが、BRAWLEY *et al.* (1977) の観察ステージは *F. vesiculosus* の栄養細胞であり、BOUCK (1977), BERKALOFF & ROUSSEAU (1979) のそれは同じ種であるが精子母細胞であるため、この違いが出たのかもしれない (BRAWLEY *et al.* 1977)。後期になるにつれて、クロマチンは極へ移動するが、この時期の経過は早くその観察は難しい。クロマチンがそれぞれの娘核部に達しても両者は本質的には核包膜で包まれた様相をとる (Fig. 10 c)。しかし随所で核包膜切

断が見られる。娘核間のIS内にはMTは存在しない。ISをはさむように液胞系が発達してくる。ISの最終的な切り放し様式は不明である。

細胞質分裂の始まりに当って、娘核は多数の液胞と小胞群によってわけられている。この液胞域にミトコンドリア、ERを含んだ細胞質が進入し、細胞膜が分割のために溝状に細胞の両側から環状求心的に進入を開始する (Fig. 10 d)。進入度は等しくなく、多くの場合一方の分割溝が他方よりも深く入り込む傾向がある。時には片側からしか入らない場合もあるという。新しい隔膜の一部は、部分的には小胞の融合によっても補充されるように見える。分割溝進入が起こっている所に少数のMTが時にみられるが、ほんの僅かである。結局、*Pylaiella* の細胞質の分割は細胞膜の形成によって分割を完了し、その後、新細胞壁の形成が始まる。新壁の形成は求心的ではないが、さりとて明確な遠心性でもなく、壁物質のほぼ一様な沈着で肥厚するようである。

このように褐藻類の細胞分裂における核包膜の挙動と細胞質の機構は一様ではない。*P. littoralis* において求心的に形成される分割膜が、*Ascophyllum* においては小胞や液胞が、部分的に形成された分割膜と融合して遠心的な拡張を示すという (RAWLENE 1973)。求心的な膜溝形成による細胞質分裂は最も原始的な機構であり、高等陸上植物に似た小胞付加による遠心的な成長は進んだ様式であると一般に考えられている (PICKETT-HEAPS 1972)。従って、この様式の違いは上記2藻類の褐藻内における分類学上の位置の違いと対応しているように見受けられるが、*Ascophyllum* と同じ目 (order) に属する *F. vesiculosus* は求心的な小胞融合による分割が優占的ではあるが (BRAWLEY *et al.* 1977)、ある程度まで両方のタイプの機構を使用する。*Chorda* もまた求心的であるといわれている (TOTH 1974)。今後もっと多くの種類について詳細な比較研究が必要である。

ここで取り上げた分類群の記述順位には特に意図したものはない。稿を終えるにあたって、本小論の草稿に対して批判と助言を下された原慶明博士 (筑波大学生物科学系) に感謝の意を表す。

引用文献

BERKALOFF, C. and ROUSSEAU, B. 1979. Ultrastructure of male gametogenesis in *Fucus serratus* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* **15**: 163-

173.

BOUCK, G. B. 1970. In "Phylogenetic aspects of nuclear cytology in the algae". (by LEEDALE, G. F.), In: *Phylogenesis and morphogenesis in the algae*. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **175** (J. F. FREDERICK and R. M. KLEIN, eds.), pp. 429-453.

BRAWLEY, S. H., QUATRANO, R. S. and WETHERBEE, R. 1977. Fine-structural studies of the gametes and embryo of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae). III. Cytokinesis and the multicellular embryo. *J. Cell Sci.* **24**: 275-294.

BRONCHART, R. and DEMOULIN, V. 1977. Unusual mitosis in the red alga *Porphyridium purpureum*. *Nature* **268**: 80-81.

CHALY, N., LORD, A. and LAFONTAINE, J. G. 1977. A light- and electron-microscope study of nuclear structure throughout the cell cycle in the euglenoid *Astasia longa* (JAHN). *J. Cell Sci.* **27**: 23-45.

CHRISTENSEN, T. 1962. Alger. In "Botanik", (eds. T. W. BÖCHER, M. LANGE and T. SØRENSEN), Munksgaard, Copenhagen. 178pp.

DODGE, J. D. 1966. The Dinophyceae. In "The chromosomes of the algae". (ed. M. B. E. GODWARD), pp. 96-115, Edward Arnold Ltd., London.

DODGE, J. D. 1971. A dinoflagellate with both a mesocaryotic and a eucaryotic nucleus. I. Fine structure of the nuclei. *Protoplasma* **73**: 145-157.

FULLER, M. S. 1976. Mitosis in fungi. *Int. Rev. Cytol.* **45**: 113-155.

GANTT, E. and CONTI, S. F. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* **26**: 365-381.

GIBBS, S. P. 1978. The chloroplasts of *Euglena* may have evolved from symbiotic green algae. *Can. J. Bot.* **56**: 2883-2889.

GILLOTT, M. A. and TRIEMER, R. E. 1978. The ultrastructure of cell division in *Euglena gracilis*. *J. Cell Sci.* **31**: 25-35.

HEYWOOD, P. 1968. Studies on the Chloromonads. Ph. D. Thesis, Univ. of London.

HEYWOOD, P. 1978. Ultrastructure of mitosis in the chloromonadophycean algae *Vacuolaria virescens*. *J. Cell Sci.* **31**: 37-51.

HEYWOOD, P. and GODWARD, M. B. E. 1972.

- Centromeric organization in the chloromonadophycean alga *Vacuolaria virescens*. *Chromosoma* **39**: 333-339.
- KUBAI, D. F. 1975. The evolution of the mitotic spindle. *Int. Rev. Cytol.* **43**: 167-227.
- KUBAI, D. F. and RIS, H. 1969. Division in the dinoflagellate *Gyrodinium cohnii* (SCHILLER). A new type of nuclear reproduction. *J. Cell Biol.* **40**: 508-528.
- LEADBEATER, B. and DODGE, J. D. 1967. An electron microscope study of nuclear and cell division in a dinoflagellate. *Arch. Mikrobiol.* **57**: 239-254.
- LEE, R. E. 1972. Origin of plastids and the phylogeny of the algae. *Nature* **237**: 44-46.
- LEEDALE, G. F. 1968. The nucleus in *Euglena*. In *The Biology of Euglena*, Vol. 1, (ed. D. E. BUETOW). Academic Press, New York, pp. 185-243.
- MANTON, I. 1964. Observations with the electron microscope on the division cycle in the flagellate *Prymnesium parvum* CARTER. *J. Roy. Micro. Soc.* **83**: 317-325.
- MANTON, I., KOWALLIK, K. and VON STOSCH, H. A. 1969 a. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*). I. Preliminary survey of mitosis in spermatogonia. *J. Microscopy.* **89**: 295-320.
- MANTON, I., KOWALLIK, K. and VON STOSCH, H. A. 1969 b. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*). II. The early meiotic stages in male gametogenesis. *J. Cell Sci.* **5**: 271-298.
- MANTON, I., KOWALLIK, K. and VON STOSCH, H. A. 1970 a. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*). III. The later stages of meiosis I in male gametogenesis. *J. Cell Sci.* **6**: 131-157.
- MANTON, I., KOWALLIK, K. and VON STOSCH, H. A. 1970 b. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*). IV. The second meiotic division and conclusion. *J. Cell Sci.* **7**: 407-443.
- MARKEY, D. R. and WILCE, R. T. 1975. The ultrastructure of reproduction in the brown alga *Pylaiella littoralis*. I. Mitosis and cytokinesis in the plurilocular gametangia. *Protoplasma* **85**: 219-241.
- MCDONALD, K. L. 1972. The ultrastructure of mitosis in the marine red alga *Membranoptera platyphylla*. *J. Phycol.* **8**: 156-166.
- NEUSHUL, M. and DAHL, A. L. 1972. Ultrastructural studies of brown algal nuclei. *Amer. J. Bot.* **59**: 401-410.
- OAKLEY, B. R. 1978. Mitotic spindle formation in *Cryptomonas* and *Chroomonas* (Cryptophyceae). *Protoplasma* **95**: 333-346.
- OAKLEY, B. R. and BISALPUTRA, T. 1977. Mitosis and cell division in *Cryptomonas* (Cryptophyceae). *Can. J. Bot.* **55**: 2789-2800.
- OAKLEY, B. R. and DODGE, J. D. 1973. Mitosis in the Cryptophyceae. *Nature* **244**: 521-522.
- OAKLEY, B. R. and DODGE, J. D. 1974. Kinetochores associated with the nuclear envelope in the mitosis of a dinoflagellate. *J. Cell Biol.* **63**: 322-325.
- OAKLEY, B. R. and DODGE, J. D. 1976. The ultrastructure of mitosis in *Chroomonas salina* (Cryptophyceae). *Protoplasma* **88**: 241-254.
- OTT, D. W. and BROWN, Jr. R. M. 1972. Light and electron microscopical observations on mitosis in *Vaucheria litorea* HOFMAN ex AGARDH. *Br. phycol. J.* **7**: 361-374.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1969. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells. *Cytobios* **1**: 257-280.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1972. Variation in mitosis and cytokinesis in plant cells: its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems. *Cytobios* **5**: 59-77.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1974. The evolution of mitosis and the eucaryotic condition. *Bio-Systems* **6**: 37-48.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1975 a. Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1975 b. Aspects of spindle

- evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **253**: 352-361.
- PICKETT-HEAPS, J. D. 1976. Cell division in eucaryotic algae. *BioScience* **26**: 445-450.
- PICKETT-HEAPS, J. D. and WEIK, K. L. 1977. Cell division in *Euglena* and *Phacus*. I. Mitosis. In *Mechanisms and control of cell division* (ed. T. L. ROST and E. M. GIFFORD, Jr.), Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania, pp. 308-336.
- PICKETT-HEAPS, J. D., McDONALD, K. L. and TIPPIT, D. H. 1975. Cell division in the pennate diatom *Diatoma vulgare*. *Protoplasma* **86**: 205-242.
- PICKETT-HEAPS, J. D., TIPPIT, D. H. and ANDREOZZI, J. 1978 a. Cell division in the pennate diatom *Pinnularia*. I. Early stages of mitosis. *J. Biol. Cellulaire (Paris)* **33**: 71-78.
- PICKETT-HEAPS, J. D., TIPPIT, D. H. and ANDREOZZI, J. 1978 b. Cell division in the pennate diatom *Pinnularia*. II. Late stages of mitosis. *J. Biol. Cellulaire* **33**: 79-84.
- RAWLENCE, D. J. 1973. Some aspects of the ultrastructure of *Ascophyllum nodosum* (L.) LE JOLIS (Phaeophyceae, Fucales) including observations on cell plate formation. *Phycologia* **12**: 17-28.
- RIS, H. and KUBAI, D. F. 1974. An unusual mitotic mechanism in the parasitic protozoan *Syndinium* sp. *J. Cell Biol.* **60**: 702-720.
- RYTER, A. 1968. Association of the nucleus and the membrane of bacteria: a morphological study. *Bact. Rev.* **32**: 39-54.
- 左貝アイコ 1978. チノリモの細胞分裂の電子顕微鏡的研究. 日本植物学会第43回大会講演要旨 p. 139.
- SCHORNSTEIN, K. and SCOTT, J. 1978. Ultrastructure of cell division in *Porphyridium*. *J. Phycol.* **14** (Suppl.): 30.
- SCOTT, J., SCHORNSTEIN, K. and THOMAS, J. 1977. Ultrastructure of cell division in *Polysiphonia*. *J. Phycol.* **13** (Suppl.): 61.
- SIEBERT, A. E. and WEST, J. A. 1974. The fine structure of the parasitic dinoflagellate *Haplozoon axiothellae*. *Protoplasma* **81**: 17-35.
- SLANKIS, T. and GIBBS, S. P. 1972. The fine structure of mitosis and cell division in the chrysophycean alga *Ochromonas danica*. *J. Phycol.* **8**: 243-256.
- SOMMER, J. R. and BLUM, J. J. 1965. Cell division in *Astasia longa*. *Exptl. Cell Reser.* **39**: 504-527.
- SOYER, M.-O. 1971. Structure du noyau des *Blastodinium* (Dinoflagellés parasites). Division et condensation chromatique. *Chromosoma* **33**: 70-114.
- STEWART, K. D. and MATTOX, K. R. 1975. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Bot. Rev.* **41**: 104-135.
- TIPPIT, D. H. and PICKETT-HEAPS, J. D. 1976. Apparent amitosis in the binucleate dinoflagellate *Peridinium balticum*. *J. Cell Sci.* **21**: 273-289.
- TIPPIT, D. H. and PICKETT-HEAPS, J. D. 1977. Mitosis in the pennate diatom *Surirella ovalis*. *J. Cell Biol.* **73**: 705-727.
- TIPPIT, D. H., McDONALD, K. L. and PICKETT-HEAPS, J. D. 1975. Cell division in the centric diatom *Melosira varians*. *Cytobiologie* **12**: 52-73.
- TIPPIT, D. H., SCHULZ, D. and PICKETT-HEAPS, J. D. 1978. Analysis of the distribution of spindle microtubules in the diatom *Fragilaria*. *J. Cell Biol.* **79**: 737-763.
- TOTH, R. 1974. Sporangial structure and zoosporogenesis in *Chorda tomentosa* (Laminariales). *J. Phycol.* **10**: 170-185.