



---

---

*Encyclopedia of Science and Technology*

*McGraw-Hill·Kodansha*

---

世界科学大事典

---

---

講談社

---

---

# 7

*Encyclopedia of Science and Technology*

## 世界科学大事典

---

発行	昭和52年3月20日 第1刷発行 昭和54年11月27日 第3刷発行
編集	講談社出版研究所
発行者	野間省一
発行所	株式会社講談社
所在地	東京都文京区音羽2-12-21 電話東京(03)945-1111(大代表)
郵便番号	112
振替	東京8-3930
製版・印刷	凸版印刷株式会社
製本	株式会社堅省堂
用紙	三菱製紙株式会社
表紙	東洋クロス株式会社

---

N. D. C. 403 476p. 31×22cm  
©KODANSHA 1977 Printed in Japan  
落丁本、乱丁本はおとりかえいたします。  
3540-439576-2253 (0)

---

---

---

# 世界科学大事典

---

7

サイヒー・シャ

---

# サ イ ビ

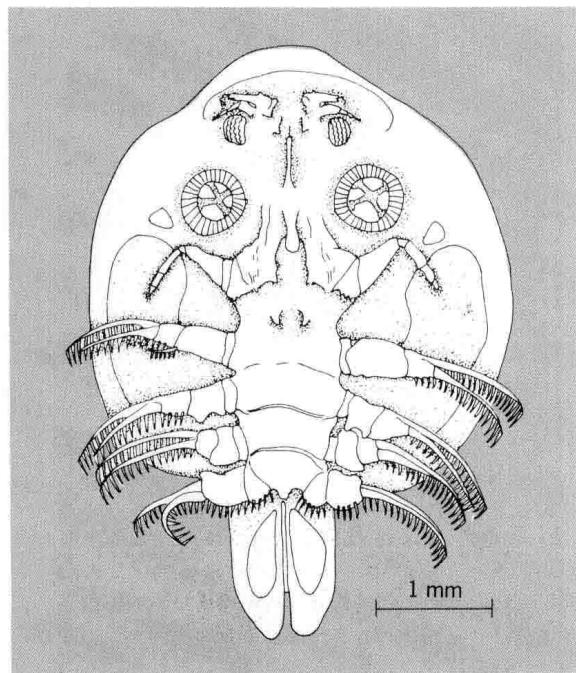
鰓尾亜綱～散乱層

## 鰓尾亜綱 さいびあこう

**[Branchiura]** チョウの名で知られる甲殻綱中の1亜綱。淡水魚や海産魚のひれの基部や鰓室壁に外部寄生する。チョウ属 *Argulus*(図参照)が最も普通である。これは変化の少ない小さなグループで、100種くらいしかいないが、世界中に分布し、外見も極めてよく似ている。盤状の頭部と胸部(頭胸甲)は強く扁平し、体節のない小さな腹部と後端が2叉(き)状になった尾部に終る。大きな種類では25 mmくらいになる。

**分類** 鰓尾類はしばしばかいあし類の中に含められるが、その場合これを鰓尾亜綱とし、他を真かいあし綱としたり、あるいはカラヌス目、キクロプス目、ハルパクチス目と対応するチョウ目に置くこともある。しかし、鰓尾類の形態、発生、生態にはかいあし類と異なるいくつかの基本的な特性が示されている。したがってこのような基礎的な特性に基づけば、鰓尾類をかいあし類の中に含めることは、正しくない。→かいあし目

鰓尾類をかいあし類から区別する形態的特徴は、複眼の存在、遊泳脚の分節の完全な相違、胸部の生殖開口の位置、精包をもたないこと、および第2、第3、第4脚を交尾に用いること、などである。幼生期が胚体時代に退行していたり、あるいは未熟成体であるメタナウプリウス期が自由遊泳のナウプリウス期の次にくるような幼生期を欠いていることなどは特記に値する。行動上の違いは産卵においてみられ、鰓尾類は卵を寒天質のさやに入れて水底の石や他の固いものに付着させる。



鰓尾亜綱の1種、チョウ *Argulus japonicus*, (O. L. Meehan, 1940)

**形態** 付属肢(ぞく)はすべて頭胸甲にあり、2対の触角、1対の小あごと2対の大あごからなる口器、および4対の遊泳肢からなる。いずれも体の中央線付近に發し、側部に広がる。非常に薄い頭胸甲と下面に密着した付属肢によって、魚類の皮膚にぺったりと付着できる。体が流線型のため、水の摩擦抵抗を小さくしている。

このほか、粘液で包まれた魚体につかまっているための適応形態としては、体の下面にある多数のとげとうまく発達した鉤(く), それに体の一部が変化した吸盤などがある。鰓尾類は寄生生活向きにこのような高度の発達をみているにもかかわらず、宿主を離れても泳ぐことができる。この遊泳能力は少なくとも交尾と産卵行動に関連があると思われる。

**生殖** 成熟した雄は宿主の体にとどまっている雌を探し求める。交尾には第2～第4対の遊泳肢を用いるが、これらのあしはくぎ状の突起をそなえ、またそれに合うソケットが種によって独特の配列を示している。産卵時の雌は宿主から離れ、寒天質様のさやに卵を入れて、石のような固い地物に産みつける。胚は卵内で直接発生をとげ、ふ化時には成体とそっくりであるが、付属肢はすべてそろってはいない。性成熟はふ化後1か月くらいで起り、成長が止まるまでには少なくとも7回の脱皮を行うものと思われる。

**栄養** 鰓尾類は宿主の体液、特に血液を吸収している。口は可動吻(くわ)のはしにあり、宿主の皮膚に押しあてて、小あごが吸血に必要な傷をつける。チョウは天然の魚類を減少させることは少ないが、養魚ふ化池のような限られた水面の中では、寄生することで死亡率を高める。対策としては魚を移す前に汚染水を十分に浄化するが、いったん付着したら1つ1つ人手によってつまみ取るほか駆除する方法はない。海のフグやマンボウにつくウミチョウ *A. scutiformis* は大形で3 cmくらいになる。→甲殻綱

[ABRAHAM FLEMINGER 奥谷喬司]

## 鰓尾目 さいびもく ⇔ チョウ目

### 細胞(圧力と温度の効果) さいぼう(あつりょく とおんどのこうか)

**[Cell, pressure-temperature effects in]** あらゆる生物活性は、生体系の代謝を構成するすべての化学反応によって決る。化学反応と代謝反応は反応分子の性質や反応の性状によって、多かれ少なかれ、一般に温度と圧力の影響を受ける。

**物理化学的観点** 均一系での分子の行動を支配する基礎的な物理化学的法則は、今日ではよく知られ、理解されている。しかし細胞内の反応は他に類をみない機構や複雑さをもっていて、そのうえ、これらの反応は直接的にしろ、間接的にしろ、究極的には酵素やその他のタンパク分子や高度な重合体の核酸といった巨大で複雑な有機分子の反応に依存しているのである。酵素は触媒として働く。タンパク分子や核酸は、細胞の構造や機能を完

## 2 サイボウ(アツリヨクトオンドノコウカ)

全に保持するのに必要である。その結果、一般に代謝反応と生物学的反応は、非生物的な分野では普通みられない至適温度というような特殊な性質をもってくるし、また単純な反応に当たるような基礎的法則に、しばしば一致しなくなる。とはいっても、これらの法則が、試験管内の化学反応と同様に、生きた細胞の個々の代謝反応にも当たる信ずるにたる理由はある。さらに、しばしば逸脱しているように見えるが、生物学的反応にみられる温度および圧力に対する量的関係は、限られた範囲内では単純な反応を支配する法則に非常によく一致する。→代謝

**温度の二元的作用** 原則として熱は化学反応を促進する。同じことがある程度までは生物学的反応にもいえる。しかし持続的に温度を上げていくと、すべての生物学的反応は通常至適温度という最高点に達する。この点で、温度につれて反応が増大することがなくなり、その点を越えてさらに温度が上がりつづけると、反応が減退する結果になる。事実、正常の至適温度を非常に短い時間でもわずかにこえて上昇すると、その反応がすみやかに熱的破壊を受けることもある。また、一時的にそのような温度にさらされても、冷却すると完全な活性の回復が起ることもある。しかしこういうことの起る温度の範囲は、通常の化学反応が温度の上昇によって活性化されつづける範囲に比べると極めて小さい。比較的狭い温度範囲での至適点の存在は、生物と温度との関係における普遍的で特殊な性質である。反応系の温度と活性との量的関係は、温度活性曲線として知られている。

**至適温度についての基礎的な因子** 生物学的温度活性曲線で、最高点、すなわち至適点が現れる基本的な原因是、熱が反応を促進する反面、反応に関与する成分を部分的に破壊するためである。熱の破壊的影響は至適点以下では通常は意味をもたないが、至適点以上の高い温度になるとすみやかに現れてくる。例えば、酵素-基質反応では、酵素の触媒活性は酵素を構成するタンパク分子の繊細な構造に依存する。タンパク質が正常な状態にある限り、熱は触媒作用を促進する。しかし少しでも温度が高くなり過ぎると、これらの分子のいくらかは、複雑な構造と機能を失う。至適温度では、タンパク分子のはば半数が変性しているが、変性していない残りの半数の分子と平衡状態にあると考えられる。ある与えられた瞬間ににおけるおのおのの状態で分子の数がどのような割合

にあるかは、一種の統計的な確率であり、それはその系の熱力学的な特色、もっと専門的にいえばエンタルピー $\Delta H$ とエントロピー $\Delta S$ という定数に支配される。また $\Delta H$ と $\Delta S$ は共に反応の自由エネルギー $\Delta F$ を構成する。酵素やその他の大部分のタンパク質に関していえば、これらの定数の値は熱力学的に決定されるものであるから、その平衡定数 $K$ 、つまり変性分子の正常分子に対する割合はその酵素が触媒となる反応よりもはるかに温度の影響を受けやすい。したがって、至適点以上の温度の上昇は触媒作用を促進しつづけるが、正常分子よりも変性分子の割合を増加させるのにより効果的である。その結果全反応は活性触媒が十分量でなくなるためにすみやかに低下する。

可逆的変性も、通常は不可逆的変性をいくぶんかは伴い、その結果、酵素やタンパク質は簡単には復元しない変性物へと分解する。可逆的変性の程度も、不可逆的変性の程度も、共に温度の上昇にしたがって増加する。他の因子、例えばpH、塩類、代謝産物、薬物などは、有意な量の変性を起すために要する実際の温度に影響する。簡単な例をあげれば、卵のアルブミンは沸騰する湯の中ですみやかに凝固変性する。また適当な濃度のアルコールを加えると、室温でも同様にすみやかに凝固する。この場合、熱は最も重要な因子であり、アルコールは変性を触媒する。その結果、アルコール存在下では、より少ない熱で変性が起るようになる。この現象は、酵素の特異的な反応にも当たる。すなわち、酵素は、その触媒する反応が必要とする温度を有意に下げる。

**生物学的至適温度** 至適温度という現象は、あらゆる種類の生物学的反応、例えば、増殖速度、全増殖量、呼吸速度、消化、酵素反応、寿命や心理的反応などにみられる。さらに、ある1つの細胞あるいは多細胞の有機体の中で、1つの反応の至適温度が他の反応のそれと大きく異なることがあり得る。例えば大腸菌において、分裂の至適温度は約38°Cであるが、この菌の酵素の1つであるギ酸脱水素酵素(ギ酸を二酸化炭素と水に分解する)は至適温度が80°Cという高さである。この温度では細胞はすぐ死ぬが、酵素は最高度に働きつづける。この例はいくぶん極端であり、普通、異なる細胞の至適温度は、その細胞の中で働くいろいろな酵素の至適温度と同様に、大きく変わることはない。さらにその生活する環境の温度とある程度の相関関係をもっている。したがって、49°Cやそれ以上の高い温度で発育する高温性の細菌から分離された酵素は、そのような高温では発育しない生物の酵素よりもかなり高い至適温度をもっている。明らかに酵素の温度安定性は遺伝的な支配下にあり、その事情は時々温度変異株が発生することにも反映されている。そしてその温度変異株における遺伝的変化は、成長や特定の酵素活性や特定の栄養素を満たすのに必要な至適温度に達すると生ずる。→突然変異

環境因子により、一時的なまたは非遺伝的な修飾を受けたり、突然変異により、もっと持続的な変化を生じたりして、ある反応過程の至適温度が近縁の生物間でも大きく異なっている場合がある。その好例として細菌と真菌の増殖速度と温度の関係をあげることができる(Fig. 1)。多種類の細菌と真菌を比較してみると、それぞれの至適温度は最も低温のものから最も高温のものに至るまでの間に、ほとんど切れ目なく分布していることがわかる。

ある一定の反応は、それが発育であれ他の何であれ、その反応の温度活性曲線に関して種や特定の条件下におけるいろいろな因子に影響される。例えばFig. 2は、スルファニルアミドという薬物(その量的な効果は温度に関係する)が、互に異なる至適温度をもつ2種の細菌の発光反応に与える作用を示している。その影響は温度よりはむしろおのおのの温度活性曲線に、明らかに深い関係をもっている。→細菌発光

至適温度は、下等動物や植物と同様に、恒温動物(鳥類と哺乳類)におけるいろいろな生理学的反応や複雑

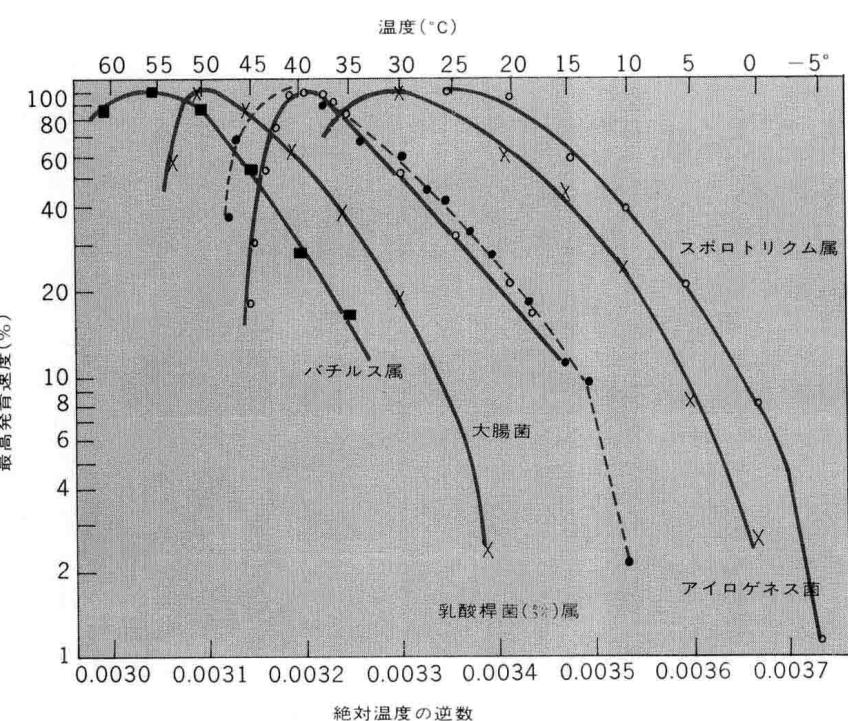


Fig. 1 数種の微生物の発育速度に及ぼす温度の影響 最大速度はそれぞれの種属に対して100として表されている。(Data from various sources, in R. E. Williams and C. C. Spicer, eds., Microbial Ecology, Symposium of the Society of General Microbiology, 1957)

な現象にも存在する。恒温動物は比較的恒常な正常体温を保持する巧妙な生理学的機構をもつ。生物体内のそれぞれの代謝、あるいは反応はいろいろ異なるために、体温は必ずしもそれぞれの反応に対する至適温度にはなっていないが、明らかにその種族が生存しつづけるのに最適であり、それゆえ最高の折衷温度である。

この範囲に属するいろいろな動物間で、体温はその生物の型やある場合には活動の状態によって変る。例えばコウモリは飛んでいる間は恒温であるが、休止すると体温は下がる。リスやクマのような冬眠する哺乳動物の体温は、冬眠中では周囲の温度より高くはなく、かなり低い温度に下がっている。典型的な恒温動物でも、正常温度は体のどの部分でも同じではないし(普通末端部ほど低い)、どんなときでも同じというわけではない(普通睡眠中は低い)。ヒトでは正常体温は $37^{\circ}\text{C}$ と考えられている。鳴く鳥は $45^{\circ}\text{C}$ の体温をもっている。奇妙なことに最も高い体温をもつのは変温動物の魚*Barbus thermalis*であり、この魚はセイロンの温泉に生息し、 $50^{\circ}\text{C}$ の体温をもっている。 $\rightarrow$ 環境；冬眠

**生物学的温度範囲** 生物活性は、われわれの知識では温度範囲の狭い部分でのみ存在する。絶対零度( $-273^{\circ}\text{C}$ ,  $-459.4^{\circ}\text{F}$ )と太陽表面の温度(約 $6,000^{\circ}\text{C}$ ,  $10,800^{\circ}\text{F}$ )を2つの極限(ただしもっと高温も知られている)とすれば、生物が活動し得るのは冰点下数度から水の沸点の数度上まで、すなわち約 $110^{\circ}\text{C}$ ( $-5\text{~}105^{\circ}\text{C}$ )の範囲に限られる。

活動せずに生存するだけなら、非常に低い温度までこの範囲は広がる。絶対零度に近い非常な寒冷では、数種類の細胞や下等動物はしばらくの間、ときには非常に長い間代謝反応やその他あらゆる生命現象を実質的に完全に停止した状態で生存する。例えば、細菌、酵母、真菌胞子、コケの胞子、花粉粒、植物の種、数種の下等動物などである。しかし、ある種のカビは冰点下の肉貯蔵室の中で発育するし、1年中ほとんど冰点下である北極の地に微生物が見いだされる。動物の中でも極地のタラは、真水の冰点よりわずかに低い温度の海水中で活動している。

生物学的温度範囲の上限としては、下等な藻類が $85^{\circ}\text{C}$ の温泉中に生存しているのが発見されているし、深い石油井戸の熱塩水から得られた細菌は、水の沸点より高い温度、高圧下で実験室で培養されている。動物の中でも前述の魚*B. thermalis*は異常に高い温度に慣れている。

寒冷型、温帯型の温度活性曲線は遺伝的に異なった温度範囲に位置づけられている。極地タラの親類である熱帯に住むタラは、極地のタラの正常な生息地のような低温におかれると寒冷麻酔をうけてまったく不活性になる。

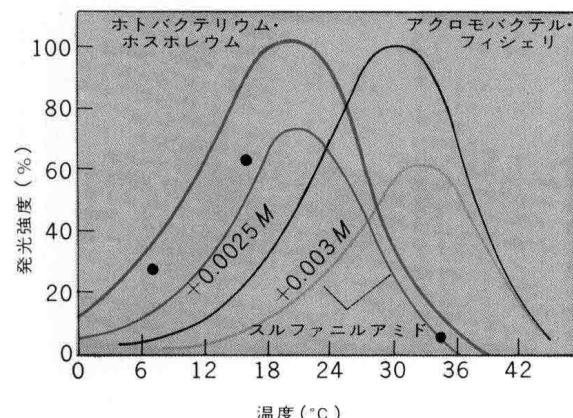


Fig. 2 2種の発光細菌の細胞浮遊液における、スルファニルアミドがあるときとないときの、発光強度と温度との関係。3つの黒印(●)は、温度-活性曲線を記録するために、細胞浮遊液を一度 $0^{\circ}$ から $38^{\circ}\text{C}$ まで熱し、その後図中の温度まで冷却して発光強度を測定したものである。(Data of F. H. Johnson, D. E. Brown, and D. Marsland, in F. H. Johnson, H. Eyring, and M. J. Polissar, The Kinetic Basis of Molecular Biology, Wiley, 1954)

**圧力の生物学的範囲** 自然界では、大部分の生物は決して大きな圧力の変化を受けない。しかし自然界に住む生物の生息地の圧力分布範囲は大きい。地球の表面では海面から最も高い山の頂上まで圧力は $6.45 \text{ cm}^2$ 当り $3\text{~}5 \text{ kgw}$ しか変化しない。海面で $1.1 \text{ kgw/cm}^2$ 、エベレストの頂上で約 $0.35 \text{ kgw/cm}^2$ である。このような気圧の変化の与える生理学的影響が見いだされるが、それらは気圧の変化のみより、むしろ大気中の気体の濃度の変化による影響である。地表から海洋の最も深いフィリピン海溝の $10,668 \text{ m}$ にまで達すると、水圧は $1.1 \text{ kgw/cm}^2$ から約 $1,050 \text{ kgw/cm}^2$ に増加する。そしてそのような深い所にも生物は生息する。そこは常に冷たく( $3^{\circ}\text{C}$ 以下)、暗く(発光動物の光は除く)、高圧である。地球全域の半分以上を占める、自然の生物の生息地は、海面下 $0.8\text{~}1.6 \text{ km}$ の深さにあり、その圧力は $315\text{~}455 \text{ kgw/cm}^2$ である。この圧力は純粋に静水力学的で、あらゆる方向に同じで、気体の入った「うきぶくろ」をもつ魚のような数例を除いて、生物の体内に気体空間は存在しない。水の充満している細胞や組織は、ほんのわずかしか圧縮できないが、気体空間の容積は気体の法則に従って圧力の増加とともに小さくなる。容積が小さくなると気体の濃度は増し、圧力の影響は濃度にも及ぶ。これからみても、空気を呼吸する哺乳動物であるクジラが、 $1.6 \text{ km}$ の深さまでぐることができるということは驚くべきことで、この生物学的適応は、いまだに完全には解明されていない。 $\rightarrow$ うきぶくろ

海洋の高圧環境下の温度は常に冷たい。もう1つの高圧環境は深い石油井戸の塩水であるが、そこは常に熱い。これらの塩水中に見いだされる生物は、ある種の細菌だけである。

**圧力の生物学的作用** 自然界で生物細胞の受ける最高圧力は、われわれが知っている限り、およそ $1,000 \text{ atm}$ あるいは $1,050 \text{ kgw/cm}^2$ である。実験室では、もっと高い圧力 $3,500 \text{ kgw/cm}^2$ の生物試料に与える影響が観察されている。水はごくわずかしか圧縮されないので、これらの圧力を受けても溶液中の物質の濃度に考慮すべき変化は起らない。それゆえ圧力効果は、増加した圧力が化学反応速度や平衡状態に影響を与えるためである。一般にその結果は破壊的である。室温で、酵素やウイルスはその活性を失い、細菌は死に、卵アルブミンは凝固し、

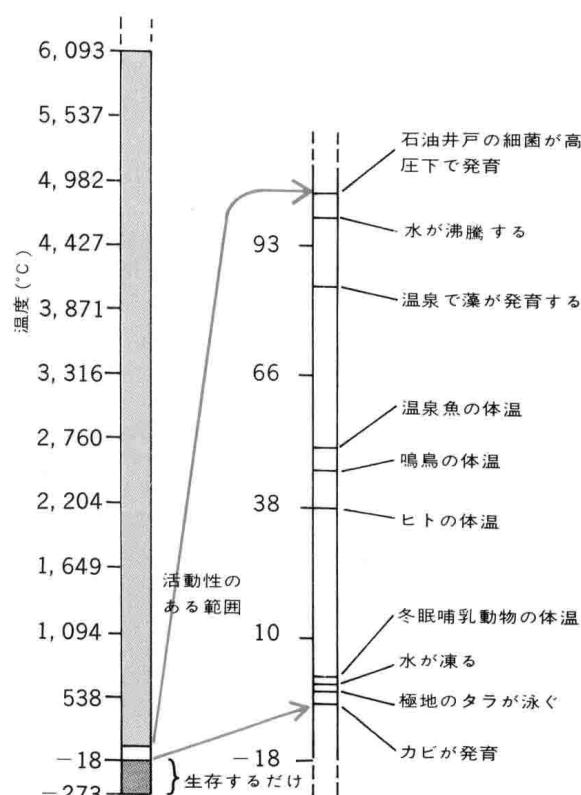


Fig. 3 いくつかの典型的な現象についての生物学的温度範囲

#### 4 サイボウ(アツリヨクトオンドノコウカ)

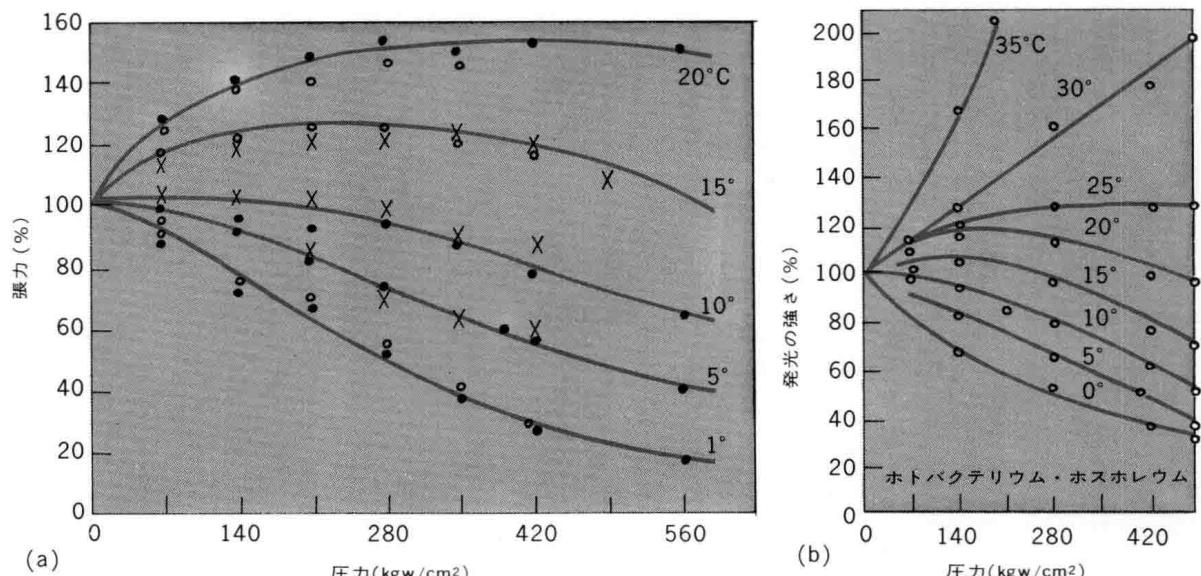


Fig. 4 温度における圧力の影響 (a) カメの心房筋の張力に与える影響 (data of D. E. Brown, in F. H. Johnson, H. Eyring, and M. J. Polissar, The Kinetic Basis of Molecular Biology, Wiley, 1954). (b) 発光細菌の発光の強さに与える影響 (data of D. E. Brown, F. H. Johnson, D. Marsland, in F. H. Johnson, H. Eyring, and M. J. Polissar, The Kinetic Basis of Molecular Biology, Wiley, 1954).

タンパク質は変性する。これらの変性は本質的に非可逆的である。

高压ではあるが、もう少しゆるやかな圧力(約1,000 atm ぐらい)は地球上の生物細胞に非可逆的な破壊を与えるが、圧縮が続いている間だけ変化が起り、圧力が取去られると、もとの状態に多かれ少なかれすみやかに回復するような変化もある。このような低い範囲での圧力の阻害的影響は、酵素作用、細胞分裂、細胞呼吸、発酵腐敗、成長などの阻害にみられる。

さらに、圧力の増加は、変化を起す1つの要因にすぎず、それが生物学に与える影響は結局はその系の正常な温度活性曲線と関係づけられるものである。したがって、通常の温度では可逆的阻害を起す圧力が、反応の至適点以上の温度では逆の作用を与えることもある。例えば筋肉の伸展や細菌の発光である(Fig. 4a, b)。これらの結果は次のことにに基づいて理解される。すなわち増加した圧力は、酵素やその他重要な成分の活性を阻害するが、同時に高度に酵素の温度による変性を阻止する。したがって酵素の温度による変性はより高温の場合を除いて重要でなくなる。

それゆえ圧力は温度同様、生物学的反応に2重の影響を与える。そして圧力と温度という2つの因子はその作用において密接な関係をもち、種々の反応は、至適温度とともに至適圧力をもつことになる。この2つの至適点の位置は遺伝的に決定され、同時にこれらは細胞の化学的環境内の諸因子によって可逆的な修飾を受ける。例えばエチルアルコールのような一種の催眠薬はその著しい例である(Fig. 5)。特定の種類の発光性細菌を発光させる場合、正常至適温度で圧力を増加すると、光の放射強度には少しあ影響を与えない。この温度では、酵素に対する圧力の阻害的影響は、酵素の温度変性を回復するという圧力の作用ではなく相殺されるからである。正常圧力で薄い濃度のアルコールを加えると、平衡状態が崩れて変性の状態が生じ、発光は低下する。圧力を増すと、変性-未変性の平衡は、未変性状態にもどり、アルコールによる阻害は打消される。アルコールの濃度がもっと高くなると、阻害を打消すためには大きな圧力が必要となるが、そのような圧力は酵素活性の著しい阻害をもたらすので、結局一部しか阻害の打消しは起らない。全般的な結果として、高濃度のアルコールの存在によって、発光の強さは弱くなり、至適圧力は高まることになる(Fig. 5)。

アルコールは、また卵アルブミンの凝固反応にみられるように非可逆的な変性を触媒し、その速度は温度や薬物濃度の上昇とともに増加する。酵素やその他のタンパ

クの非可逆的変性は可逆的変性と同様に、アルコールが存在してもしなくても、圧力が増加すると低下する。

似たような圧力の作用がアルコールで昏睡(けい)状態になっている水中動物にもみられる。オタマジャクシやサンショウウオは、室温で2.5~3%のアルコール中ですべての自然な活性を失う。圧力を140~210 kgw/cm<sup>2</sup>に上げると、ただちに活性を回復する。同様に2.5%のアルコール中の神経細胞は興奮性が低下しているが、圧力を数百kgw/cm<sup>2</sup>に上げると回復する。分子のレベルでは、これら各種の現象も基本的には同じように説明できる。

**定量的理論** 生物学上の温度と圧力の関係における定量的理論の基礎的な問題をいくつか簡単に説明する。

絶対反応速度論はすべての素反応速度の量的な基礎を与える。その理論によれば、比反応速度定数  $k'$  は  $\kappa (kT/h)K^{\ddagger}$  に等しい。ただし  $\kappa$  は透過係数であり、  $k$  はボルツマン定数で  $R/N$  に等しい。  $T$  は絶対温度、  $h$  はプランクの定数、  $K^{\ddagger}$  は反応の原系と活性化状態との間の準平衡定数である。  $K^{\ddagger}$  は熱力学でいうところの平衡定数と同様に考えられる。したがって  $K^{\ddagger}$  は次式のように定義される。

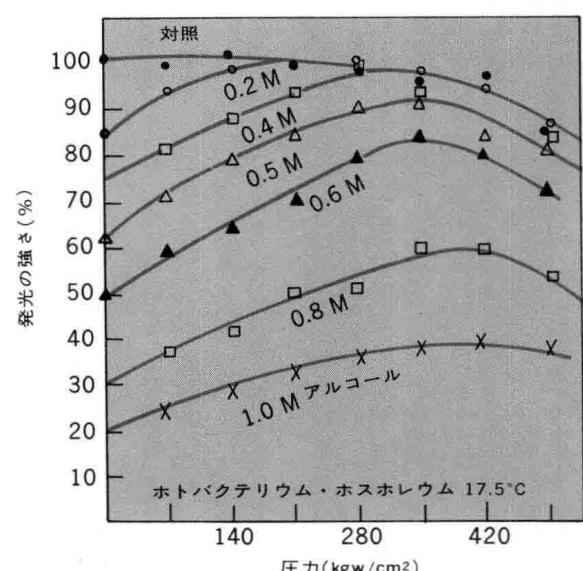


Fig. 5 種々の濃度のエチルアルコールを含む発光細菌細胞浮遊液の発光に与える圧力の影響 中程度の阻害は圧力によって回復する。より高濃度のアルコール中では阻害は部分的にしか回復せず、最高の発光度に要する圧力はより大きくなる。(Data of F. H. Johnson et al., in F. H. Johnson, H. Eyring, and M. J. Polissar, The Kinetic Basis of Molecular Biology, Wiley, 1954)

$$e^{-\Delta G^\ddagger / RT} = e^{-\Delta H^\ddagger / RT} e^{\Delta S^\ddagger / R} \\ = e^{-\Delta E^\ddagger / RT} e^{-\rho \Delta V^\ddagger / RT} e^{\Delta S^\ddagger / R}$$

( $\ddagger$ )についている定数は、〈活性化〉の過程に対応するものである。 $\Delta G^\ddagger$ あるいは $\Delta G$ は、反応に対する温度の影響を特徴づけるものである。酵素反応に関しての $\Delta H^\ddagger$ と $\Delta S^\ddagger$ の値は、タンパク質の変性に伴うそれらの値より通常は小さいが、両者に対する $\Delta G^\ddagger$ の値は互にほぼ等しい値を示す。圧力の影響は、それぞれ $\Delta V^\ddagger$ と $\Delta V$ の値に依存する。最も普通の化学反応については、小さいけれども( $ml/mol$ )、巨大分子の関与する生物反応ではこれらの値はしばしば大きい( $100 ml/mol$ )。圧力は、単純な化学反応に対してよりも、生物学的な過程に対して、より大きな影響を与える。

生物反応について考慮されなければならない重要なものとして、次の事実があげられる。すなわち酵素が関与しているので、比反応速度定数は実際には非常に複雑になっている。それはミハエリス-メンテン(Michaelis-Menten)の理論における3つの定数を含むだけでなく、触媒作用に重要な影響を与え、ある比率 $r$ で結合する酵素 $E$ と他の物質 $X$ との間の可逆反応の平衡定数 $K_a$ とともに、酵素の可逆的熱変性に対する平衡定数 $K_d$ を含むからである。したがって酵素反応の比反応速度定数 $k'$ は少なくとも実際に次のような内容である。

$$k' / [1 + K_1 + K_a(X)r + \dots]$$

分母は、反応の条件によって変化する。

不思議なことは、一連の同時的・連続的反応を伴う複雑な生理学的な過程が、しばしば温度や圧力や他の因子に対して単純な化学反応のようにふるまうことである。これを単純に説明すれば、そのような条件のもとでは、全過程がただ1つの反応によって制限されるということである。適切に推論を展開していくれば、いろいろな理論上の諸定数の数値は実験データから得られる。そのようにして求められた値は、それらの過程を完全に理解するための基礎となるし、ときには相当正確に、その過程に対する温度や圧力の量的影響を理解するための基礎となるものである。→細胞(生物学)

[FRANK H. JOHNSON]

### 細胞(生物学) さいぼう(せいぶつがく)

[Cell (biology)] 生物は植物であれ、動物であれ、細胞と呼ばれる顕微鏡的大きさの構造単位から成立っている。単純な生物では1個の遊離細胞からできているが、より複雑な動物や植物は数百から数十億の細胞から成立っている。典型的な細胞は2つの主要な部分から構成されている。その1つは核で、ここには染色体という形で遺伝物質が含まれている。他の1つは核周辺に存在している種々の小器官を含む細胞質である(図参照)。→細胞質

**細胞説** 1665年フック(Robert Hooke)はコルクや他の植物材料を用いて観察した小室を記載し、この小室に対して初めて、細胞という語を用いた。彼の観察結果は、「Micrographia誌」に発表された。この本は細胞の顕微鏡的観察図が記載してある最初の英國における出版物である。その後の数十年間、いろいろな型の細胞、特に血球、精細胞、種々の原生動物が観察された。しかし顕微鏡の光学系の改良が非常に遅かったために、19世紀初期まで、細胞は最も観察に都合のよい材料のみで観察されたにすぎなかった。

1838~39年に、2人のドイツ人、シュライデン(T. Schleiden)とシュワン(M. Schwann)は後日、細胞説として参考されるようになった概念を発表した。2人は、細胞が生物に共通の基本構成要素であることを強調した。しかし彼らの細胞についての知識は、実際は極めて乏しいものであった。例えば細胞の起源についての彼らの推測は、小さな新しい細胞が古い細胞の中に形成されると

いうものであり、完全に誤っていた。核の存在については、これより2、3年早く知られていたが、細胞分裂あるいは染色体については当時何も知られていなかった。それゆえ、細胞説は、その後多くの変更をくりかえた。学説というものは、多くの場合たくさんの観察結果の一般化であるから、多くの例外があるのは当然で、また、個別的に明確な記述をすることは困難である。ベーカー(John R. Baker)は、細胞学説に関する注意深い総説の中で、次のように細胞の性質を要約した。

1. たいていの生物は細胞と呼ばれる、多数の顕微鏡的大きさの構造物から構成されているか、あるいは成立している。

2. 細胞は構造体の単位であって、基本的には同じ性質をもつとはっきり定義できる特徴をもっている。

3. 細胞は常にそれよりも以前に存在した細胞から生ずる。すなわち細胞は細胞から生ずる。

4. 細胞は生物体の生きている部分である。すなわち、新しい物質の合成がなされる部分である。生物が多くの非細胞性物質を含んでいる場合ですら、この物質は通常、細胞によって分泌されたものかあるいは、いくつかの基本的な特徴を失った変形細胞からできたものである。

5. 細胞はある程度まで独立した個体であるとみなすことができる。すなわち、細胞個々の行動は全体としての生物体の中で、それぞれいくぶん独立したものである。

6. 多細胞生物の各細胞はある点で、単純な原生生物(単細胞生物)1個体の全体に相当する。

7. 多細胞植物や動物はおそらく原生生物個体が分裂後粘着して構成されたものであろう。

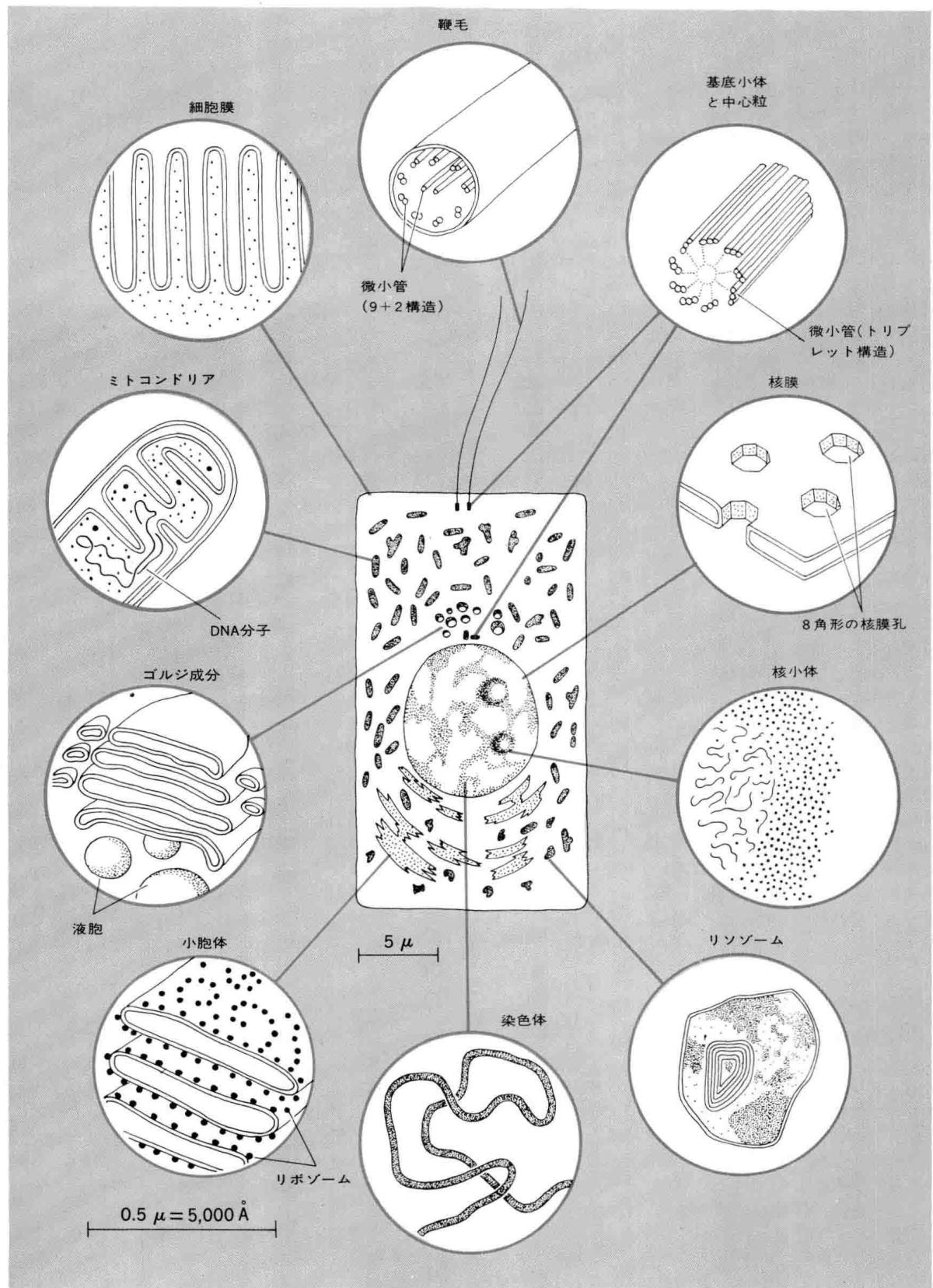
**構造** 細胞の特色は普遍的な構造的特徴である。ほとんどすべての細胞は外界との限界膜、核(染色体を含む)、ミトコンドリア、リボソームと細胞質内膜系を有する。これに加えて、リソゾーム、中心体、纖毛、微小管、植物細胞の細胞壁や葉緑体のような構成要素が広く分布している。

〔膜〕 外部細胞膜は厚さが100Å以下の非常に微細な構造である。この膜の存在はもともと、種々の溶液中におかれた細胞の行動から推論されたものである。細胞はある分子種についてのみ透過性をもっているということが知られてから、細胞表面は脂肪性物質を必須( $\ddagger$ )な成分として含む薄い膜によっておおわれているにちがいないと考えられた。電子顕微鏡によって、細胞膜の明りょうな像が3層構造として観察された。細胞内の他の膜も細胞膜と同様な構造を示す。そこでこの3層構造をもった膜に対して、単位膜という名称が適用された。細胞の機能のうちで、細胞膜の重要性は極めて大きい。それは、細胞の内と外の物質の出入りを調節し、神経伝達、収縮そして細胞間の相互作用において重要な役割を果している。→細胞膜

〔小胞体〕 電子顕微鏡が導入されて初めて、それ以前にはその存在がほとんど推測されていなかった細胞内膜系の存在が知られた。それらは小胞体(エルガストプラスム)とゴルジ体の一部である。小胞体はしばしば扁平で、多層状に積重ねられた索状の一連の密閉した囊(小胞)である。囊間には、膜とその間隙(縫隙)によって複雑な模様が形成されている。囊の外側、すなわち、細胞質と接触している表面には普通リボソームが付着している。リボソームは直径約250Åの粒子でタンパク質が多く含まれるが、一方リボ核酸(RNA)の含有量も高く、このことがこの名称の由来になっている。リボソームは細胞内のタンパク合成部位であることが知られている。しかし小胞体とリボソームとの関係については、まだ明確ではない。ある場合には、小胞の表面で合成されたタンパク質は小胞の内側に転送され、そこに蓄積される。→小胞体；リボソーム

〔ゴルジ成分〕 ゴルジ体もまた小胞体の囊にいくぶん似た薄い扁平の囊をもっている。しかしゴルジ体の囊は小

## 6 サイボウ(セイブツガク)



動物細胞とその細胞内小器官の図解 図の中心に光学顕微鏡で観察される完全な細胞の形態を示す。その周囲に、電子顕微鏡によって明らかにされた詳細な図が示してある。

胞体のものより小さく、そしてよりきつく包まれ、それらの表面上にはリボソームは存在しない。このほかに、細胞のこの部分は一様に種々の大きさの小滴あるいは果粒を含んでいる。ゴルジ体の正確な機能は大いに論争されている。現在、のちに細胞から分泌される産物はゴルジ体において、ある種の処理あるいは包装を受けるということが知られている。このようにして、(粗面)小胞体で合成されたある種のタンパク質はゴルジ体に輸送され、そこで分泌果粒を形成するということが示されている。→ゴルジ体

【ミトコンドリア】 ミトコンドリアは細胞の機能のうちで、呼吸という大きな役割を担っている。ミトコンドリ

アは細胞質中に微小な桿(?)状あるいは球形の構造としてみられ、その数はしばしば、細胞当たり数千の数に達する。それらは2つの単位膜(内外2枚のミトコンドリア膜)に囲まれている。このうち内側の膜は指あるいはひだ状の突起を内方へ向って形成している。ミトコンドリア内の液体の特殊な組成はミトコンドリアの膜の選択的透過性によって維持されている。種々の呼吸酵素は膜構造の欠くことのできない構成要素である。→透過性；ミトコンドリア

【核】 核膜は細胞に存在するもう1つの種類の膜成分である。間隙をはぐて接近して存在している2つの膜が核を完全に取囲んでいることが実際に電子顕微鏡によっ

て示されているが、それ以前には核膜は薄い1枚の膜として考えられていた。核膜には数多くの8角形の穴があり、これによって核内部と細胞質とが連絡している。この核膜孔は直径約700Åである。もしこの孔が完全に開孔しているとすれば最も大きい分子ですら通過することが可能であろう。したがって、生きている細胞では核膜孔は部分的にとじられていると考えられている。

核内には1つ以上の染色体があり、纖維状構造をもって、遺伝を調節している。核分裂、ないし有糸分裂の過程におけるこの染色体の著しい動きは、初期の研究者たちの注意を喚起した。20世紀になってまもなく、遺伝子は染色体上に直線的に配列しているということが確認された。さらに生化学的な研究によって、遺伝子はデオキシリボ核酸(DNA)分子であることが示された。染色体は完全に伸された場合、非常に細長いものである。確かに、この染色体はタンパク質と結合したひも状のDNA分子よりもなるらしいという証拠がある。このような場合、それらはせいぜい幅は数百Åであるが、長さでは数mmあるいは数cmでさえある。しかしこのような大きさのものでも、細胞分裂の時期に固くらせん状に巻いた場合を除いて、光学顕微鏡では観察することはできない。

核は染色体のほかに、1個あるいはそれ以上の核小体(仁)を含んでおり、これは静止期の細胞において顕著な球状体としてみられる。おのおのの核小体は核小体オルガナイザーとして知られている特定部位で染色体に付着している。このオルガナイザーすなわち一定の長さのDNAは、リボゾームRNAを合成する遺伝子を含んでいる。このオルガナイザーで合成されたリボゾームRNAは短時間核小体に貯蔵され、そして最終的には細胞質のリボゾームに現れる。→核；染色体；有糸分裂

〔細胞壁と葉緑体〕 広くゆきわたってはいるが、あまり普遍的とはいえない細胞構成要素として、植物細胞の特徴である細胞壁と葉緑体がある。植物細胞の大部分は細胞膜の外側に1層あるいはそれ以上の固い壁を分泌する。これらの壁はセルロースとその他の壁を強固にする物質(リグニン、脂質、タンパク質など)を含んでいる。そして幹の木質部分のように極めて厚くなる場合がある。これらは植物組織の強固さと弾性の原因となるとともに、植物の特徴であるしっかりした形をもたらす原因ともなっている。

葉緑体は緑色の色素、クロロフィルを含み、緑色植物独特の特徴でもある。各葉緑体は核と同じぐらいの大きさで、細胞当たり1個もっているものから多数もっているものまで種々さまざまである。葉緑体は外側を単位膜によって囲まれており、内側には、コインの積重ねのような配列をもった多くの膜を含んでいる。それらは光エネルギーを吸収し、それを使って光合成過程における化学反応を行う。生物が利用することのできるほとんどすべてのエネルギーは、究極的には植物細胞によってとらえられた日光からきている。→光合成；細胞壁；色素体；植物細胞

〔リソゾーム〕 多くの細胞はリソゾームとして知られている不定形な膜で囲まれた小囊を含んでいる。これらは数多くの加水分解酵素を含んでいる。その中の1つである酸性ホスファターゼはこの細胞内小器官(organelle)の特徴である。リソゾームは細胞における消化の役割を行っていることが明らかとなっている。→リソゾーム

〔微小管〕 広範に見いだされるいくつかの細胞質構成要素の1つに、微小管として知られる細い桿状体あるいは細い管がある。これらは直径約250Åで、いろいろの長さのものがあり、細胞質中に遊離の形で、あるいは束状で存在する。これらは細胞質において細胞の形を保持するために働いている。有糸分裂の紡錘体は微小管を含み、それは規律正しい染色体の移動に関与していると考えられる。

微小管は纖毛(あるいは鞭毛)において最初に観察された。この毛状の突起は、細胞の運動器官として、ある

いは細胞表面にある物質を移動させるために用いられる。すべての生物の纖毛は2対の微小管9組によって構成される円の中心に2本の微小管があるという極めて恒常的な構造をもっている(9+2構造)。これらは細胞表面直下に配置している基底小体から出ている。基底小体は9組の3連(トリプレット)微小管によって円形の周辺小管が構成されていることと中心微小管を欠失していることを除けば、纖毛に類似している。基底小体は、構造的には中心粒すなわち静止期細胞において1対として存在する短い桿状体と同じである。種々の微小管は電子顕微鏡下では類似してみえるが、化学的には違っていることが知られている。→纖毛と鞭毛；中心粒

**機能** 細胞は塩濃度、酸度、温度、そしてまた存在する有機化合物の分子の型などが違うさまざまな環境のもとに存在している。細胞の機能を行うために、細胞は外部環境から著しく違っている細胞内環境を維持し、同様に有害な条件からも細胞内環境を保護できなければならない。さらに、細胞のいろいろな構成要素はそれ自身固有の化学的要求性をもっている。例えば、ミトコンドリア内のイオンおよび分子の組成は、核や小胞体内の組成とは異なっている。細胞内環境の調節は膜性成分の主要な機能である。外側にある細胞膜とその他の膜構造について記述した。これらの膜はそれらの化学的構造のみに基づくある程度の選択性を有している。膜を通過する多くの化合物の移動は化学反応とエネルギーの消費を伴う。→透過性

すべての細胞の特徴は細胞に固有な機能を行うために化学結合のエネルギーを用いることのできる能力にある。これは、おびただしい数の酵素の配列によってなされる。エネルギーの根源は、もちろん太陽である。緑色植物の葉緑体は、この光のエネルギーを化学結合エネルギーに変換させるための主役として働く。デンプン、糖、その他の炭水化物は植物細胞によって合成される。これらの化合物は、植物細胞自身のためやそれを食べる動物のためのエネルギー貯蔵として役立っている。細胞は主としてその貯蔵炭水化物の酵素的分解によってエネルギーを獲得している。これは無酸素状態で、すなわち嫌気(けんき)的解糖作用によって行われるが、もし酸素がこの分解の最終段階で用いられるならばより効率よく行うことができる。この最終的な酸化過程はミトコンドリアで行われる。炭水化物の分解は究極的にアデノシン三リン酸(ATP)として知られる高エネルギー化合物を細胞に与える。この化合物は例えば筋収縮のようなエネルギーを要する種々の反応において細胞によって用いられる。→アデノシン三リン酸(ATP)；細胞の代謝；炭水化物代謝

細胞のもう1つの特徴的な活動は、巨大有機分子の合成である。これらの巨大分子の中で、RNA、DNA、タンパク質は特に重要である。適当な条件下でDNA分子は伝達RNA(m-RNA)分子を合成する。m-RNAはDNA分子の部分的な複製物である。各遺伝子はその特有なm-RNA分子を产生し、それは順次、特有なタンパク質を指定する。このm-RNAは細胞質に移行し、そこで、1つあるいはそれ以上のリボゾームに付着するようになり、タンパク質分子合成のための錆型となる。細胞によって合成されるタンパク質の多くのものは、種々の化学反応を触媒する酵素である。→デオキシリボ核酸(DNA)；リボ核酸(RNA)

おのおのの核分裂では、遺伝子が規則正しく伝達されることによって、娘核は同一の染色体セットを受けとる。このことは、分子レベルで考えると染色体におけるDNA分子の正確な複製と娘DNA分子が娘核へ正確に分離されることを意味している。このように、DNAは細胞機能のうえで2つの重要な役割を果している。遺伝物質として、その規則正しい自己複製は、次世代の細胞が同一遺伝子組成を受けることができるることを保証し、そして、m-RNAを产生することによって、いろいろの種類の酵素を支配し、そして細胞において行われるいろ

## 8 サイボウカガク

いろいろ型の化学反応を支配する。これらの役割の解明は生物学的な研究の大きな功績である。

長年、DNAは核に厳密に局在するものであると考えられていたが、現在ではミトコンドリアや葉緑体にも少量のDNAが含まれていることが知られている。すなわち、これらの細胞内小器官はそれら自身の遺伝物質をもっていることを示している。この遺伝物質は核内のDNAからはある程度独立している。→細胞質遺伝

**細胞型** 細胞は多くの共通の特徴をもっているが、細胞型については非常に大きな多様性が存在する。たいていの細胞は直径が数μである。しかし、例えば鳥の卵の卵黄のようなものはcm単位に達する。卵黄は栄養物を貯蔵している非常に膨張した単一細胞である。神経細胞の主要部分は平均的な大きさである。しかし細胞質突起は30あるいは60cmほど外へのびている。筋線維は融合した数多くの細胞によって構成されており、多核で、長くのびた円筒状を呈する。多くの動物の精子は、細胞質の細い鞘(鞘)によって囲まれた凝縮した核をもち、推進力のための鞭毛をもっている。精子に似た单一の鞭毛をもった細胞は多い。しかしそのほかに同調して脈打つ数千の鞭毛でおおわれた細胞もある。このような多様性が存在するために初期の顕微鏡学者たちは各細胞に基本的同一性が存在していることを認識することができなかつた。

**最も単純な生物** 細菌や藍藻(藍藻)植物の細胞は、高等生物の細胞に比べて、極めて簡単な構造だが、やはり「細胞様」と呼ばれている。細菌細胞の全体はめったにミトコンドリア1個の大きさ以上にはならない。細菌細胞には核膜はなく、1つの長いDNA分子からなる1本の染色体がある。細胞分裂の際にDNAは複製され、娘DNA分子は正確に娘細胞に分離される。しかし、高等生物の細胞にみられるような組織だった有糸分裂はない。多くの細菌は好気的に呼吸し、通常の呼吸酵素を有しているが、高等生物にあるようなミトコンドリアをもっていない。細菌は動物や植物のリボソームに非常によく似たりぼぞームをもっている。そして、種々の組成の膜や壁によって囲まれている。→細菌遺伝学；細菌細胞学；細菌の代謝

JOSEPH G. GALL

### 細胞化学 さいぼうかがく

**[Cytochemistry]** 細胞と細胞の構成要素に関する化学で、主として、細胞の化学的構成成分と細胞内における酵素の存在位置に関する科学である。細胞化学的な研究は顕微鏡を使う視覚的な方法と生化学的な分析法の2種類の方法に分けることができる。

**視覚的な具象化法** この研究手段は細胞内の化学成分の存在位置を明確にするために種々の顕微鏡的手法あるいは染色法を適用するものである。このような目的のための組織の調製と染色の技術は組織化学の分野で用いられる技術と密接な関係がある。細胞化学において、それらの技術は、特に、研究者が電子顕微鏡の利点である高い解像力を利用したい場合には、できるだけ正確に位置を確認できるような方法を選択しなければならない。→組織化学

**[核酸、多糖類、脂質]** これらの非酵素性成分は組織化学的研究において用いられる普通の方法によって細胞内での存在位置を光学顕微鏡レベルの解像力で確認することができる。核酸はアクリジンオレンジ(染料)で染色することによって細胞内の存在位置を確認できる。デオキシリボ核酸(DNA)やリボ核酸(RNA)とアクリジンオレンジの結合によって形成される複合体はけい光顕微鏡で観察した場合、それぞれ緑色とオレンジ色のけい光を発する。この両核酸が同じ細胞構造中に存在する場合には、デオキシリボヌクレオーゼあるいはリボヌクレオーゼのいずれかを用いて選択的に消化させ除去することによって、両核酸の存在を証明することができる。このように酵素による選択的除去によって、消化されなかった

一方の核酸はアクリジンオレンジと複合体を形成するので、相互に妨害されることなしにけい光を発するのである。→核酸；けい光顕微鏡

**[タンパク質]** タンパク質は細胞内での正確な位置を確認することはより困難である。しかし、免疫化学的手段を用いることによって、かなりの成功例がみられてきた。免疫化学的な方法は、まずある種の動物細胞から分離された純粋タンパク質を他の種の動物に注射する。その結果、注射されたタンパク質に対して抗体の産生が誘発される。産生されたこの抗体を分離し、これにけい光染料を付加し抗体をラベルする。このラベルされた抗体をもとの細胞の塗抹(塗抹)標本あるいは組織切片に塗布すると、目的とするタンパク質とその抗体は反応し不溶性の複合体を形成する。この抗原-抗体複合体はけい光顕微鏡によってその位置を確認することができる。すべての酵素はタンパク質であることから、この方法はまた酵素の位置確認のためにも利用することができる。このけい光抗体法の変形として、抗体に植物ペルオキシダーゼのような「外来」酵素を付着させることによって抗体をラベルし、上述のように抗原-抗体複合体を形成させる。そしてこのタンパク質-抗体複合体の位置はペルオキシダーゼ活性の染色によって示すことができる。→抗原抗体反応

**[酵素]** 酵素の組織化学的位置確認のために用いられる多くの方法によても、細胞内での酵素の位置を正確に知ることができる。特に、加水分解酵素はインドキシル、ナフトールASと金属塩法を用いることによって光学顕微鏡で正確な位置を確認できる。またコハク酸とNADH(還元型ニコチンアデニジヌクレオチド)が関与する酸化反応系に作用するような酸化酵素はテトラゾリウム塩染色法によって細胞内存在位置を明らかにすることができる。

**[電子顕微鏡]** 電子顕微鏡による解析レベルで酵素の存在位置を識別する方法は1960年代の後半期にかなりの進歩があった。グルタルアルデヒドあるいはホルムアルデヒドによって前固定した組織試料は相当な割合に酵素活性が残っている。この前固定した組織から切取った薄い切片あるいは凍結切片を染色基質溶液で処理してから、四酸化オスミウムOsO<sub>4</sub>で後固定して包埋したのち、電子顕微鏡で観察するための超薄切片を作る。最も広く用いられる染色方法は酵素活性の存在する部位で金属塩の沈殿、普通は鉛の沈殿を形成させる方法である。そのような金属塩の沈殿物は電子顕微鏡においてすばらしいコントラストを与えることから、最初の染色に用いる染料には、後固定の段階で四酸化オスミウムと反応して高いコントラストをもつオスミウム含有複合体を形成するような染料を用いる方法が導入された。種々のホスファターゼ、エステラーゼ、アリルスルファターゼとある種の酸化酵素はこれらの方法によって存在位置を識別できる。

一般的に、着色色素あるいはけい光色素を用いる細胞化学的位置確認の方法は電子顕微鏡を用いる方法には利用することはできない。すなわち、このような化合物は光のビームに影響を与えるのと同じように電子のビームには影響を与えないために、これらの化合物は電子顕微鏡によって観察することはできないのである。一方、電子は重金属イオンによって分散されるから、重金属イオンは細胞の微細構造内の物質の位置同定のためのラベルあるいは標識として用いることができる。例えば、核酸の場合は他の非核酸成分がインジウムと反応するのを防ぐために組織試料を初期処理したのち、電子顕微鏡で観察するために重金属インジウム塩と反応させることによって染色する。抗体は鉄を含んだタンパク質であるフェリチンを用いてラベルする。そしてこのラベルした抗体はタンパク質の存在位置を示すための免疫化学的方法に用いられる。この方法はフェリチンの鉄成分が電子顕微鏡写真で黒くあらわれるという事実に基づいている。ペルオキシダーゼでラベルした抗体で処理した組

織標本もまたこの目的のために用いられる。すなわち、タンパク質-抗体複合体のペルオキシダーゼ成分について染色したのち、標本を四酸化オスミウムで固定することによって、着色色素の電子不透過性のオスミウム複合体が形成される。→電子顕微鏡

これらの方は電子顕微鏡による多糖類の位置確認のためにも用いることができる。またある細胞構成成分は消化酵素で処理することによってそれらを特異的に除去し、電子顕微鏡でその位置を識別することができる。すなわち、酵素処理の結果としてあらわれる色あせた部位あるいは欠けている場所の出現は、酵素消化前に細胞内にその物質が存在した場所を示すことになる。消化酵素は、普通電子顕微鏡による観察のための固定とその後の処理を行なう以前に組織の断片について処理しなければならない。しかし、適当に包埋された組織の超薄切片に直接、酵素を作用させることによってもまたよい結果を得ることができる。

細胞に細胞構成成分の放射活性前駆体を取りませ、その細胞内の部位をオートラジオグラフィー法によって同定することができる。この方法は光学顕微鏡と電子顕微鏡による両方の観察に用いることができる。後者については、超薄切片を特別の微細な写真感光乳剤で被覆し、切片からの放射能が乳剤を感光させるまで暗黒中に保存する。現像すると、放射活性物質を取込んだ成分が構成する微細構造の上に小さな銀粒子として重なって検出されるので観察することができる。→オートラジオグラフィー

**生化学的方法** この研究手段は組織試料の細胞の外膜を機械的に破壊したのち、遠心分離することによっていくつかの分画中に種々の細胞構成成分を分離するという技術を利用する。

〔細胞分画〕 細胞内構造体を損傷することなしに普通にはショ糖を含む水溶液中で磨碎し(homogenization)、試料を静かに分散することによって行われる。細胞の主な構造体すなわち、核、ミトコンドリア、リソゾーム、小胞体の断片(ミクロソーム)などは遠心機によって分離することができる。遠心処理によって分離された細胞の可溶性成分を含む上澄み液を残して、前述の順序で、遠心管の底に微小な構造体を沈殿させることができる。この方法で得られた各分画には他の型の細胞内小器官が微量に混入するが、これをさらに完全に防止することは困難である。→細胞のオルガニゼーション

このために、より精密な遠心分離法が工夫されてきた。これらの方法では一般的に濃度を減少させたショ糖溶液を連続的に重層することによって遠心管の底部から表面へ密度が減少するように勾配(こうひき)を作り、そして遠心管内のこのショ糖密度勾配溶液の最上面に組織磨碎液の試料を置く。それから、遠心分離機によって、いろいろな細胞構造体はそれら自身の密度に相当する密度領域に達するまで遠心管内を下方へ向って沈降する。その後、この遠心分離された各層は遠心管の底に小さな穴をあけて、順次におののの層を流出させることによって分離することができる。さらに遠心管内の各層を乱すことなしに遠心管ごと薄い層に切る独特の技術もまた開発された。

このような遠心分離機による細胞分画法の限界は少量の組織試料しか取扱われないということである。しかしながら、大規模に密度勾配遠心分離法によって細胞内小器官を分離するために大きな許容量をもつゾーン遠心分離機が開発されたことによってこの問題の大部分が解決された。→遠心分離(生物学)

〔長所〕 遠心分離技術の長所はあとに続いて行われる化学的な分析や酵素化学的な分析が定量的に行われるこである。これらの方法は比較的均一な細胞集団からなる組織に最もよく利用することができる。他の型の組織においては、いろいろな細胞種由来の類似した細胞内小器官が共に混在するようになりおののの分画における均一性がなくなるために、細胞種による機能の差を知る

ことが困難になる。このような細胞内小器官の混合によって、もとの組織の種々の異なる部分における細胞の内部に存在していたいろいろな生化学的な状態に関するどのような知識を得ることができなくなってしまう。それで細胞分画法に見られるこのような技術的な限界と視覚的具象法の定量的な限界を克服するため、細胞内の物質および酵素の局在性を研究する2つの方法、すなわち顕微鏡で観察する組織化学的方法と細胞分画法の両者を用いて試み、それらの結果を比較することによって細胞化学的研究が行われるのである。

[STANLEY J. HOLT]

#### 細胞核 さいぼうかく □核

#### 細胞学 さいぼうがく

〔Cytology〕 細胞学という名称は細胞の構造、ふるまい、成長、複製、そして細胞構成成分の機能と化学を取扱う生物学の1分野に対して用いられる。それゆえ、細胞学は生きている物質、すなわち原形質の性質を探求する科学の1分野であるといふことができる。

細胞とそれらの構成要素の重要な研究や、細胞学の基礎は1835年ころになされた観察、すなわち動物や植物の大部分が個々の独立した構造単位である細胞から作られていることを指摘した観察知見に基づいている。この生命の単位である細胞はあまりにも小さすぎて肉眼で識別することはできなかったので、光学顕微鏡を利用する研究対象となった。光学顕微鏡による初期の研究の大部分は、形態と構造の記載にのみ限定されていた。さらに、20世紀初期の細胞学は、染色体と細胞分裂に伴う染色体の行動の研究に向けられた。特に細胞分裂に伴う染色体の行動が遺伝の様式と関係があり得るとして注目された。そして、この種の知見が徐々に蓄積され、より多くの人々の関心が染色体のふるまいに向けられた。このころになって細胞学者は環境条件に対する細胞の反応様式や生命維持のための細胞の必要条件を実験し、検討はじめた。この種の研究は細胞生理学と呼ばれるようになった。やがて、研究者の関心は細胞の化学的組成と生命的維持や特殊な機能を行うために必要とされる酵素反応に集中してきた。このようにして、細胞化学と呼ばれる細胞学の1分野が発達してきた。さらに、1945年以来、細胞学者は生命維持のためには細胞にある原形質の構造的な構成要素の重要性に気づくようになった。そして、このような注意が細胞内容物の超顕微鏡的な有機体に関心を集中させることになった。電子顕微鏡の導入とそれを細胞の研究に利用するための方法の開発は数多くの細胞の小器官とその表面構造や、さらにこの有機体に含まれる巨大分子ですらも明確に観察するために非常な貢献をもたらした(細胞の微細構造)。今日では、医学の分野においても、以前には絶対見ることができなかつた細胞内に起った事象をよりくわしく観察することができるようになったので、細胞内に起る異常をよりよく知ることができるようになった(細胞病理学)。→細胞化学；電子顕微鏡；分子病理学

このように、現在の細胞学あるいは細胞生物学は多くの研究領域に大きな影響を与えており、これは、よりよい装置や技術が細胞研究のために利用できたためばかりでなく、生命の理解は、生命ある系の最小単位である細胞に関する知識の量によって決定されるという理由から、生物学者の間で多くの関心を喚起している。→原形質；細胞(生物学)；細胞のオルガニゼーション；細胞膜；分子生物学 [KEITH R. PORTER]

#### 細胞含有物 さいぼうがんゆうぶつ

〔Cell inclusions, nonliving〕 細胞内には、生命現象と直接関係のない小果粒あるいは含有物が存在する。これらの含有物の大半は、代謝エネルギーを用いて細胞

がつくりあげた貯蔵物質の形をとっている。そのため、力源物質(ergastic substances)と呼ばれる。この物質は副形質(deutoplasm)、異形質(paraplasma)、後形質(meta-plasm)とも呼ばれるが、これらの語はあまり使われていない。デンプンや卵黄のようによく知られている物質は、それほどよく知られていないグリコーゲン(動物性デンプン)、油滴、分泌果粒、メラニン、種々の液胞とともに、細胞含有物の中に入れられている。

**デンプン** 細胞に含まれている重要な炭水化物であるデンプンは、さまざまな大きさの粒の形で存在するが、肉眼でみえるほどの大きさにはならない。デンプン粒の平均直径は約50μで、その構造は日ごとの生長リズムを反映して、普通同心円状の層になっている。デンプンの分子は、D-グルコースを基本単位とする長い枝分れした鎖である。葉緑体や白色体の中で、D-グルコースはデンプン粒へ重合される。これらの色素体は、構造も化学組成もミトコンドリアと似たところが多い。デンプンは主に植物の肥大した根や茎に貯蔵され、急速な生長や植物細胞に特有なセルロースの膜の堆積の際に、植物にグルコースを供給するために加水分解される。またデンプンは、動物細胞の主なエネルギー源ともなっている。  
→細胞壁；色素体；デンプン；ミトコンドリア

**グリコーゲン** 動物では、植物のデンプンに相当するものをグリコーゲンと呼ぶ。これもD-グルコースの枝分れした鎖であり、細胞質の基質内に小さな果粒(60～200μ)として存在する。この果粒は、小さな単位がルーズに組合わさったもので、その単位は直径約30Åの微細線維となる。グリコーゲンの貯蔵と移動は、インシュリンやグルカゴンのようなホルモンによって影響される。これらのホルモンは、細胞(特に肝細胞)の炭水化物代謝の変化に影響する。また、酵素(fosfotriesteraseとfosfotriolase)とグリコーゲンの空間的配置を決める構造要素も変化させる。グリコーゲンは、さまざまな細胞の中で常に量が変化しているので、デンプンよりも不安定なエネルギー貯蔵物と思われる。  
→細胞質；代謝；炭水化物

**卵黄粒** この細胞含有物は、卵細胞中に最も顕著に蓄積しており、あとで胚発生に用いられるために貯蔵されている。これは、ときにはミトコンドリアの内部に形成されるが、一般には生体の他の場所でつくられ、循環系から卵母細胞に選択的に取込まれる。この卵黄のタンパク質あるいは脂質タンパク質は、集って一様な性質の果粒(巨大分子)になり、それから結晶格子を形成するように配列し、卵黄果粒となる。  
→脂質；タンパク質

**分泌果粒** 細胞外へ分泌するために細胞内で合成、貯蔵されている物質を分泌果粒という。生物が機能を営むために特殊な分泌を必要とするとき、分泌果粒が細胞から放出される。ある種の分泌果粒はほとんど加水分解酵素よりも、この場合は酵素原果粒(zymogen granule)と呼ばれる。この果粒は脾臓(まぐら)のような消化腺の細胞に多く含まれており、小腸内へ分泌される。他の普通にみられる型は、ムコタンパク質が凝集した粘液原果粒(mucigen granule)である。この果粒は、動物の上皮表面を滑らかにし、保護するのに必要なムチンを供給するために、細胞外へ分泌される。この種の力源物質は、ゴルジ体の中で組立てられて果粒になる。一方、濃縮された酵素からなる分泌果粒は、小胞体で合成されたタンパク質が、特別な小胞内で集められて生じる。  
→酵素；ゴルジ体；小胞体

**脂肪あるいは脂質** 多くの植物および動物細胞は、脂肪や脂質を小球や小滴の形で含有している。これらも、絶食している間や成長しているときに、貯蔵物質として役立つ。いくつかの動物細胞、例えば貯蔵組織の細胞では、貯蔵のために特別に分化している。これらの細胞では、脂質含有物の体積が細胞質よりはるかに大きく、細胞質は脂質のまわりに薄い層となっている。これらの含有物は、主に中性脂肪である。絶食している間、この貯蔵脂肪は消費されるが、その仕組は完全にはわかっていない。

ない。脂肪細胞内の直径150Åの小さい果粒は、脂質を大きな脂肪の粒に付着させたり、大きい粒から離したりするのに関係している。他の細胞で、もっと小さな球状で脂肪が生じる場合は、ミトコンドリアとごく接近していることもまれではない。おそらく、ミトコンドリアが代謝のために脂肪酸を得ているのであろう。  
→細胞(生物学)

**メラニン果粒** この果粒およびこれと関連のある含有物は、動物細胞に色を与える、色彩の変化を起させる。これらは、毛髪や表皮および皮膚の他の層の細胞で、黄色から茶色および黒色の小果粒として存在する。ある種の動物、特に魚類、両生類、爬虫(はぢう)類では、色素細胞あるいは色素胞は、神経やホルモンの作用によって大きさを変化させることができ、それによって生体の色を急に変えることができる。事実、そのような変化の際、色素は凝集した状態から拡散した状態へ移行するだけで、細胞の形は変化しない。メラニン果粒はメラニンの重合体であり、フェノールの酵素的な酸化によってつくられる。この物質は化学的に不活性である。果粒は細胞質の小さな液胞内でつくられ、一度形成されると、彩色以外の目的に利用されたり、破壊されたりはしないらしい。

**結晶体** 植物細胞には、各種の過剰な無機物が含有物として多くみられるが、動物細胞ではまれである。その大部分は、カルシウム塩、特にシウ酸カルシウムの結晶である。細胞の微細構造を調べていくうちに、いくつかの種類の動物細胞でタンパク質の結晶が見つかったが、その意味はまだわからっていない。

**液胞** 植物細胞も動物細胞も、一般に液胞と呼ばれる非細胞質性の含有物をもっている。植物細胞では著しく大きく、細胞の全容積の大半を占めている。液胞ははっきりした膜で包まれている。植物の大きな液胞の内容物はかなり変化に富んでいるが、そのほとんどは無機塩、糖、無機酸の薄い溶液である。液胞は、原形質の予備として代謝物をその中に蓄えたり、代謝によってできる老廃物を集めておいたりする場所となるらしい。植物の大きな液胞は、緩衝液の容器として細胞のある種の環境調節を行っており、動物組織の循環する体液に相当する機能の多くを引受けている。若い分裂中の細胞では、液胞は普通小さいが、細胞が成熟するにつれて、しばしば1つに融合したり、数個のより大きな液胞に融合したりする。小さな液胞の起源についてはまだわかっていない。

動物細胞では、液胞はさまざまな性質と起源をもっている。多くのものは細胞の飲細胞活動によって現れ、それによってまわりの環境の一部を液胞として取込む。水や他の代謝物は、必要なときに細胞の生活活動によって取込まれる。液胞にたまつた老廃物は、同じ液胞から排出される。

原生動物も、本質的にこれと同じ活動を行っている。ある場合には、細胞表面の特殊な形態的特徴によって、液胞が生じる。その液胞は細胞の食物を含んでおり、その中で消化が行われる。  
→原形質の化学組成；原生動物

[KEITH R. PORTER]

### 細胞系統 さいぼうけいとう

[Cell lineage] 発生学の1分野で、おのおのの割球(受精卵の分裂によってできた細胞)が最終的にどのような組織や器官に分化するかを追跡する。割球の系統関係が容易に追跡できるのは、卵割が規則正しく進行するある種の無脊椎(むせき)動物(主に、扁形(へんけい)動物の多岐腸類、環形動物、軟体動物およびホヤ類)に限られる。おのおのの細胞は、大きさ、形、位置、構造および出現する時期の違いによって識別できる。

**卵割配置** 多岐腸類、紐形(ひも)動物の吻腔(くわう)類、環形動物および頭足類以外の軟体動物の卵割は基本的に同じで、らせん型である。各割球はこれらの動物すべてに共通な、標準命名法に従って名づけられる。最初の4

割球をA, B, C, Dと呼ぶ。これらは次の第3分裂によって、上方の小割球の4つ組(1a, 1b, 1c, 1d)と下方の大割球(1A, 1B, 1C, 1D)とに分れる(図a)。その後、大割球からは、普通全部で4ないし5組の細胞質の4つ組が、さらに分れてくる。第2の4つ組を2a, 2b, 2c, 2dと呼び、第2の4つ組を出したあとの大割球を2A, 2B, 2C, 2Dとする。第3の4つ組は3a, 3b, 3c, 3dとし、以下同様に他の4つ組も命名していく。小割球を生ずる分裂はいずれも、分裂面が卵軸に対して傾いているので、動物極側からみると、第1の4つ組の細胞はそれぞれの姉妹細胞(1A, 1B, 1C, 1D)に対し時計方向にねじれている(図a)。第2の4つ組は反時計方向にねじれ、第3の4つ組は、第1の4つ組と同じく時計方向にねじれている。以下ねじれの方向を交互に変えながら分裂をくりかえす。この点がらせん型分裂の特徴である。4つ組のねじれの方向は、貝殻が反時計方向に巻いている左まわりの巻貝以外は皆同じである。左まわりの巻貝では、最初の4つ組は右ではなく左へねじれ、第2の4つ組は右へねじれるというように進んでいく。右まわりの巻貝では、小割球は、普通のねじれ方をする。

小割球がさらに分裂したときには、その由来がわかるように命名する。すなわち、1aの娘細胞は1a<sup>1</sup>および1a<sup>2</sup>と呼ぶ。指数1は、動物極にいちばん近い細胞を表す。1a<sup>1</sup>の娘細胞は1a<sup>11</sup>と1a<sup>12</sup>という具合に順次命名する(図b)。この命名法はどこまでも統けていくことができる。

ホヤ類の卵割配置は軟体動物-環形動物様式とはまったく異なっている。ホヤ類の卵割は、らせん型ではなく左右相称型分裂で、まったく異なった割球の命名法が用いられている。

**割球の運命** 環形動物および軟体動物では、第1, 第2および第3の小割球の4つ組は、外胚葉および外中胚葉を作るが、3A, 3B, 3C, 3Dの大割球は完全に内胚葉性である。4d小割球は、中内胚葉母細胞と呼ばれ、1次中胚葉のすべて、および腸の末端部は、この細胞に由来する。多岐腸類でも、割球の運命はほとんど同じで、割球配置および割球運命が共に類似していることは、これらの動物が共通の祖先に由来する証拠と考えられている。

ホヤ類では、軟体動物や環形動物とは異なるしかたで、割球の発生能が分離していく。

軟体動物、環形動物およびホヤ類では、割球の発生運命が早くから決定されているので、実験発生学的魅力的な材料となっている。決定の本質を明らかにするために、多くの研究が近年行われている。→発生学(無脊椎動物); 予定地図(胚の); 卵; 卵割

[ANTHONY C. CLEMENT]

## 細胞質 さいばうしつ

**Cytoplasm** 動植物の細胞の核以外の部分。細胞質は核を取り囲み、核の表面から原形質膜までの間を占めている。原形質膜は、原形質体の限界膜である。

最も光学的に条件のよい状態で観察すると、生きている細胞の細胞質は、数種の果粒あるいは含有物が透明な無構造の基質、すなわち透明質に懸濁しているのがみえる(図参照)。含有物は、大きさ、形、屈折率、染色性によって分けられている。また、その名前はこれらの特徴や、発見者の名に由来したりする。こうして、ミトコンドリアはその糸のような形から名づけられ、葉緑体は緑色を示す名であるし、ゴルジ体は最初にこれを記載した人の名前をとり、中心粒は細胞の中心にあるのでそう呼ばれた。これらの構造物は、それぞれ呼吸、光合成、分泌、生殖のような生命現象を受持っている。生細胞内では、それらは特定の場所を占めたり、細胞質中を次々と移動したりしており、さまざまの機能を行なう上で能力をさらに高めている。これらの生命現象をつかさどる構造物のほかに、細胞質には多くの貯蔵物質が含まれている。その中には、植物細胞のデンプン粒、多くの細胞でみられる脂質やタンパク質の粒子、動物細胞のグリコ-

ゲンなどが含まれる。これらについては、それぞれ別の項目で論じてある。→ゴルジ体; 細胞含有物; 色素体; 中心粒; ミトコンドリア

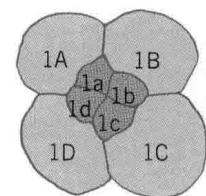
**基質** 透明質、あるいは基質は、光学的に透明または無構造な細胞質の部分で、非常に興味がもたれ、想像をかりたてられるところである。ある時期には、細胞生物学者たちはここには生命現象の基礎となるなんらかの機構が存在するはずであると考えていた。基質が透明にみえるのは、無構造のためではなく、普通の光学顕微鏡による方法ではみえないようなあまりに小さ過ぎる構造からなるからといふだけのことである。

その名前が示すように、基質は構造物が懸濁している細胞質の連続相である。ゼラチンのような固さでねばねばしており、卵白に似ている。多くの細胞では、2つの地域、すなわちより固いゲル化した皮層部分で外質と呼ばれるものと、よりやわらかい中央の部分すなわち内質とに分けられる。皮層あるいは外質は、細胞膜あるいは原形質膜で外側を囲まれている。→細胞のオルガニゼーション

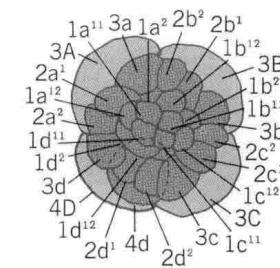
基質は、生きている細胞内ではまったく無構造にみえるが、細胞を光学顕微鏡で使われている普通の方法で固定し、染色すると、かなり違ったようすを示すようになる。そしてしばしば、酸性色素(好酸性)に一様に親和性を示す。このことは、塩基性基をもつタンパク質が多いことを意味する。さらに、塩基性色素で染る塊や糸状のものがあり、好塩基性と呼ばれる。後者の2つの成分は、分泌物を合成する細胞に共通しているので、この型の基質を長い間エルガストプラズム(ergastoplasm)と呼んでいた。

染色、固定すると、光学顕微鏡でやっとみえるぐらいの他の構造要素は、細胞の基礎的な骨格を示すものと考えられ、まとめてアルキプラズム(archiplasm)と呼ばれていた。この構造形態とその基本となる概念は想像上のものであるが、それは多くの場合、固定に用いた化学薬品によって引き起された凝固パターンを示しているからである。

## 細胞系統

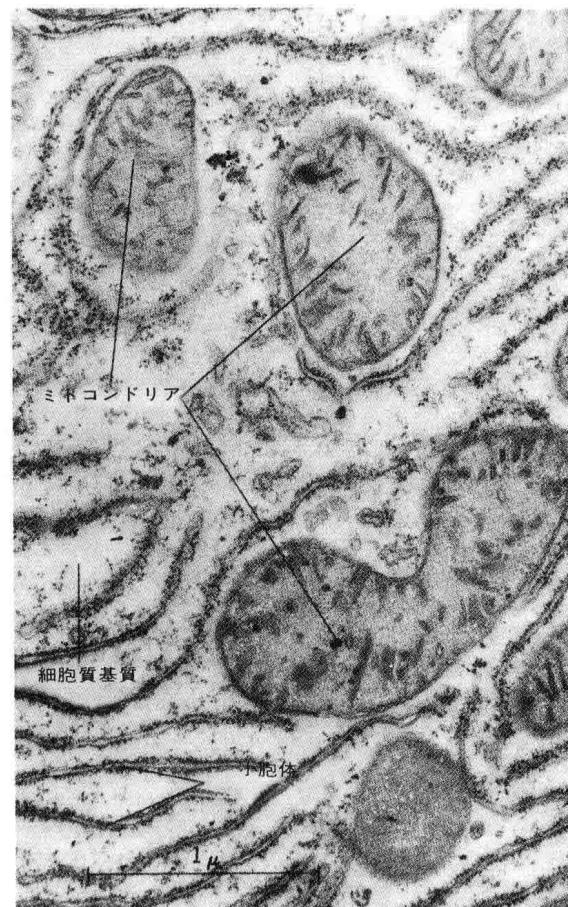


(a)



(b)

動物極よりみたアワブネ(腹足類)卵の細胞系統(Conklin, 1897) (a)8細胞期。最初の小割球4つ組(1a~1d)および大割球(1A~1D)を示す。(b)25細胞期。



細胞質の電子顕微鏡写真(ラットの肝臓)

電子顕微鏡は、基質と原形質膜に関する新しい知見をふやした。しかし、この方法による細胞の研究はまだ初期の段階であるから、それによってつくられた多くの概念はまだ決定的なものではなく、日々変更されている状態である。こうした理由で、現在確かにわかっている細胞質の微細構造のようすはごくわずかなものである。

**原形質膜** 細胞質のいちばん外側の限界膜である原形質膜は、細胞の最も重要な部分の1つである。というのは、それは細胞とそれを取巻く環境との間の代謝物の通過を調節しているからである。かなりひどくこわされない限り、すみやかに修復される。この膜は、基本的には脂質タンパク質の2分子層であるといよい証拠があり、高解像力の写真がそれを裏づけている。電子顕微鏡写真では、おのおの厚さ約30 Åの2本の濃い線と、その間のやや色の薄い20~30 Åの厚さの部分からなる。したがって、全体の厚さは約80 Åであるが、細胞の種類によって厚さや濃さが異なる。

**小胞体** 最も顕著な成分であり、この小胞体のために、基質には膜が多いという第一印象が与えられる。しかし、注意深く調べてみると、それらは球状の小囊であったり、小管状であったり、中身がつまつた薄片状の小囊であったりする。さらに詳しく調べると、これらは互につながって網状の連続構造となり、基本的には細かく分れた囊胞系である。これらは細胞の内質部分(endoplasmic region)にあるため、小胞体(endoplasmic reticulum)と名づけられた。この細胞質に新しくみつけられた系は細胞の核を取り囲む膜と連続しており、その基本的形態は核の膜と同じである。小胞体は、真核生物の細胞に特有な核膜が外側へ成長したものであると思われる。

細胞質のこの網状構造は、現在ほとんどすべての細胞で見つかっている。しかし、それぞれの細胞によって多少形態が異なっている。ある形態は、ある特殊な機能をもつ細胞に特有なものである。タンパク質を分泌している細胞では、この系は平行になった大きい層状の単位からなる。ステロイド代謝に関係する細胞などでは、基本的な単位は小管状であり、それらが結びついて3次元的な格子を形成している。他の細胞では、この系の一部は連結していない小胞に見える。

この系のいくつかの機能はまだ完全にはわかっていないが、細胞の合成活動の産物がこの系の内腔(空洞)に入れられ、細胞内のどこかへ運ばれ、そこで分泌のためにまとめられることは明らかである。→小胞体

**リボ核タンパク質(RNP)果粒** 基質の中には、リボゾームと呼ばれる小さな密度の高い果粒がみられる。この果粒は、直径約0.025 μ(25 mμ)である。リボ核酸とタンパク質からなり、ある細胞では、細胞内のリボ核酸の50%ぐらいがリボゾームに含まれているようである。この果粒は動植物の細胞に一般的にみられる。特に、新しく原形質が盛んにつくられるような成長しつつある細胞では多くみられる。そしてそのような細胞内では、細胞質の基質全体にばらばらに分布している。

成熟した細胞でも、分泌のためにタンパク質をつくっている細胞ではリボゾームが多くみられるが、この場合は小胞体の膜にくっついている。これが前に述べたエルガストプラズムである。

この果粒とタンパク質合成との関連は、現在はっきりとわかっている。しかし、合成の機構についてはまだ不明の部分もある。リボゾームが膜についていても、細胞質の基質内に散在していても、ポリゾームと呼ばれるリボゾームの1群は、核のDNAの転写によってつくられた伝達RNAでつながっている。この結びつきは、ポリペプチド鎖を形成するためにアミノ酸を配列させ、結合を生じさせる。このポリペプチド鎖はその後、機能をもつ構造になるように折りたたまれて、タンパク質がつくられる。こうして、遺伝情報は細胞質に伝達され、それによって細胞質の特徴が決められる。→リボゾーム

**ミクロゾーム** 光学顕微鏡で観察したときには、細胞質にみられる最も小さい果粒を初期にはミクロゾームと呼

んだ。しかし、1940年ごろから、遠心分画法で、ある種の細胞から分離されたRNAに富む特殊な小粒子に、この名前が使われるようになった。さらにその後、この分画の電子顕微鏡写真によって、ミクロゾームはRNP粒子のついた小胞体の小さい断片からなることが明らかになった。この分画は、エネルギー源(アデノシン三リン酸、ATP)と一緒に試験管に入れると、アミノ酸を取込んでポリペプチドを合成する。

**細胞質基質** 細胞質の基質(ground substance)から小胞体とRNP粒子とを除いた部分を、細胞質基質(cytoplasmic matrix)と呼ぶ。細胞質の連続相で、水、無機イオン、核酸、炭水化物、タンパク質に富んでいる。タンパク質の多くは線維状の配列を形成する能力があり、光学顕微鏡では非染色性の紡錘糸やさまざまの線維として認められる。

高解像力で観察すると、これらの線維は、細い60 Åの微線維が平行に並んだものようである。しばしば、この線維と結びついたり、離れたりして、直径約240 Åの小管があり、その長さは数μmになる。それらは断面でみると中空の筒で、このことから微小管(microtubule)と呼ばれるようになった。これらは、纖毛や鞭毛(毛)の<9+2構造>をつくりあげている細い単位と相同なものである。屈曲に対し相当な抵抗性をもち、非対称な形態の細胞に分布することから、微小管は一種の細胞骨格であると考えられる。また、細胞質流動のための溝になっているので、ある研究者たちは流動の原動力に関する機構に役立つと考えている。→纖毛と鞭毛

微小管も細胞質の微線維も、その会合は一時的で、用がすめばすぐに解離し(分裂装置のように)、次に必要になったとき、その場所に、必要な組合せで再び現れる。→細胞(生物学)

[KEITH R. PORTER]

### 細胞質遺伝 さいぼうしついでん

[**Cytoplasmic inheritance**] 染色体以外に存在している遺伝の単位によって、遺伝的な違いがコントロールされている現象をいう。これは、染色体外遺伝としても知られている。→遺伝学

**非メンデル型** 細胞質によって遺伝がコントロールされていることを示すには、その遺伝の型式が染色体型ではないこと、つまり、メンデルの法則に従わないことを示す必要がある。

[**母性遺伝**] ある遺伝形質の違いは、母系によってのみ伝えられる。その例として、顕花植物の斑(点)入り突然変異株のあるものでは葉緑体の欠損が片方の親によってのみ伝えられ、ショウジョウバエでは二酸化炭素感受性が雌親によってのみ伝えられる現象がある。このような場合、卵細胞中には細胞質内にも遺伝因子が存在するが、一方、前者の例では花粉、後者の例では精子が、受精に際して、まず核を与えるだけの役割しかもないという結論になる。しかし、母性遺伝が哺乳(哺乳類)で本当に起っているという例は、今のところ明らかにされていないわけではない。→受精；母性効果；メンデリズム

細胞質遺伝の多くの例は微生物でみられる。最もよく知られている例は、アカパンカビの呼吸欠陥突然変異株pokyや、酵母の呼吸突然変異株petiteである。これらの突然変異株はシトクロムa, bやその他のミトコンドリアの酵素を合成することができない。アカパンカビでは、雌性の親株として前被子器(protoperitheciun)を雄性の親株としての分生胞子と一緒にまくことによって、他家受精を行うことができるが、有性の子孫に伝えられるミトコンドリアの形質は前被子器をとった方の親株のものである。したがって、もし雌親がpokyであり、分生胞子が正常のものであれば、交雑によって生ずる有性の子孫はすべてpokyである。正常のアカパンカビの分生胞子は自家的に栄養生殖を行った結果から、機能的なミトコンドリアを合成するための遺伝情報を細胞質内に含んでいることが明らかにされているが、この情報は受精に際し

伝えられないか、または、接合体の中で発現されないと結論されなければならない。

〔ミトコンドリア〕 単細胞性の酵母では、雄株と雌株の区別をつけるのが不可能であり、受精に際して、相対立する接合型をもった2つの半数体細胞の融合が起り、その結果2倍体の接合体ができる。この接合体は出芽によって2倍体細胞のクローンをつくることができる。そして、そのクローンを構成するどの細胞も減数分裂を経て、4個の半数体の胞子をつくることができる。ミトコンドリアの突然変異株petiteの細胞を正常の細胞と交雑すると、2倍体細胞のクローンはすべて正常であり、このクローンの有性の子孫も正常である。つまり、突然変異株の形質が遺伝しないという非メンデル的な状況が存在する。この場合、接合体の中で両方の親株の細胞質にあるミトコンドリア遺伝因子の混合が起り、正常の方のミトコンドリア遺伝因子だけが選択的に複製されて、すべての娘細胞に伝えられると一般には考えられている。現在では、ある抗生物質に対して耐性という形質のミトコンドリア遺伝因子をもつ株を得ることができる。そこで、いろいろな抗生物質耐性の株の間で交雫を行うと、接合体から2倍体細胞のクローンができる間に、細胞の中でミトコンドリアの遺伝的組換えの過程が起っていることを示すことができる。このように、ある抗生物質に対して耐性の株と、別の抗生物質に対して耐性の株との間で交雫を行うと、接合体からクローンができる間に、両方の抗生物質に対して耐性または感受性という2種類の組換え型2倍体細胞が出現する。→組換え(遺伝的)；ミトコンドリア

〔葉緑体〕 単細胞性の藻類であるクラミドモナスでは、葉緑体のある形質は細胞質遺伝をすることが知られている。この場合、メンデル型の遺伝との違いは減数分裂後の分離と組換えにみられる。つまり、これらの遺伝因子は個々の有性の子孫から生長した半数体細胞のクローンの中で分離したり、組換えが起るのである。このほか、無性のユーチューバーにおいても、葉緑体合成をコントロールする遺伝因子が細胞質内に存在しているのではないかと長い間考えられている。このことは、主に葉緑体の合成を阻害すると、葉緑体はなくなってしまうが、一度なくしてしまった細胞は、けっして葉緑体を再生することができない。→ユーチューバー

〔副基体〕 同様に、トリパノゾーマの副基体と呼ばれ、膜に局在している細胞器官の遺伝的自律性は、副基体をもたない突然変異体が副基体を再び合成できないということから推察されている。

**遺伝因子** 細胞質中に遺伝因子があることを明らかにしたという主張は、少なくとも、ミトコンドリア、葉緑体、副基体の場合には、これらの細胞器官のいずれにも遺伝物質、つまりデオキシリボ核酸(DNA)が存在するという知見によって支持されている。ところが、これらの膜で仕切られた細胞器官のもつ自律性は、完全な遺伝的意味での青写真をそれぞれ自らの複製用に用意しているということによるのであろうか。細胞器官には多くの高分子成分、特に種々のタンパク質があることから考へると、少なくとも、ミトコンドリアの場合では、そのすべての成分に対する遺伝情報をもつには、ミトコンドリアDNAでは小さすぎることは確かである。したがって、他の遺伝情報、おそらく染色体起源の遺伝情報が必要であると考えたい。これらのことから、細胞器官の合成は細胞質内の遺伝因子と核の遺伝因子との極めて密接な協調関係のうえでなり立っており、細胞器官の自律性は制限をうけているものだ、という印象をうけるのである。

葉緑体やミトコンドリアは、細胞破碎液を遠心分離することによってきれいな形で分離することができる。これらの細胞器官の自己増殖能について詳細な研究が行われている。例えば、ミトコンドリアでは放射性同位元素で分子を標識することにより、外から与えられた

アミノ酸がタンパク質に、DNA、リボ核酸(RNA)の前駆体がそれぞれDNA、RNAに取込まれることがわかつている。これらの知見は、DNA-RNA機構に基づくミトコンドリアに固有なタンパク質合成系があることを示している。同様な系が葉緑体にもあることが示されている。どちらの場合でも、細胞器官のDNAやRNAについて物理的性質を調べてみると、細胞の一般的なタンパク質合成系のものとは異なっている。

もう1つの重要な違いは、細菌のタンパク質合成を阻害する抗生物質が、葉緑体やミトコンドリアのタンパク質合成を特異的に阻害することである。このことは、ミトコンドリアや葉緑体のタンパク質合成系が細菌のものと似ていることを示している。以上の事実から、これらの細胞器官は、かつて細胞と共生していた細菌であり、進化の過程で全体の細胞の系の中に組込まれ、細菌の系の遺伝形質のいくつかを維持しながら、細胞の核の支配に従うようになったものであるという仮説が立てられている。

ある抗生物質に対して耐性のミトコンドリアをもつ酵母の遺伝因子についても、今までの話はあてはまる。また、petiteの酵母が機能し得るミトコンドリアを合成することができないのは、実際にミトコンドリアDNAを失ってしまったからであるらしい。ミトコンドリアDNAが、ミトコンドリアのどのような遺伝情報をもつてゐるのかということに関しては、今までのところ解決されていない。しかし、この分野の研究者たちは、ミトコンドリアDNAは、少なくともミトコンドリアのタンパク質合成系の成分の一部を合成するための遺伝情報をもつてゐる、という仮説を支持する傾向がある。

高度に分化した細胞の細胞質中の自己増殖単位については、多くの例が記載されているが、そのうち、ゾウリムシのカッパ粒子はよく知られており、よい例である。一般には、これらの自己増殖単位は感染性をもち、普通、核タンパク質からなっているようである。これらの因子は、細胞の代謝に影響を及ぼし、特徴的な効果を引き起すが、細胞内の諸過程で基本的な役割を果すとか、細胞がこれらの因子なしではすまされないというものではない。これらの因子は細胞内共生体として分類してもさしつかえないだろう。これらの因子と小さな細菌やウイルスなどを、あるいは細胞器官とを区別するのは困難なことである。

細胞質遺伝が理解され始めているのは、細胞器官の場合だけであるが、これは細胞器官にDNAが存在し、複製するからこそである。細胞質内の遺伝単位による非メンデル型遺伝の他の場合については、実証するのはむずかしいことである。→デオキシリボ核酸(DNA)；リボ核酸(RNA)

[DAVID WILKIE]

### 細胞質分裂 さいぼうしつぶんれつ

〔Cytokinesis〕 核分裂に続く細胞の分割する現象をいう。その結果、それぞれの核は細胞質の各部分に含まれ、細胞膜によって互いの核と分けられる。核分裂に引続いて細胞質分裂が起らないと、多核体ができる。多核体は、細胞質が連続しており、1つ以上の核を含み、親の細胞より大きくなる。多核の生物や組織はかなり普通であるが、細胞質分裂は細胞増殖の正常な最終段階であると考えられる。多核体は、变形菌でみられるような形の不定な原形質のかたまりから、細菌でときどきみられる核のくさりをもったかなり伸びた細胞まで、その形態に変化がある。→減数分裂；細胞分裂

生物というかたまりを細胞という状態に分割することは、2つの機能的意味をもつ。1つは、拡散という問題をさけるために、相対的に大きな表面積をもつ小さな単位に生活物質を細分する。2つめは、分化の共通計画と最も矛盾しないことである。分化というのは、多細胞生物で、違った細胞が特定の働きに適していることである。→細胞の分化、老化、死