植物細胞 (*Nitella*, *Chara*) の興奮 ——最近の展望——

大阪大学理学部 岸 本 卯 一 郎^{*}
生 物 学 教 室

淡水産緑藻の一つである *Nitella* の節間細胞は機械的、化学的、温度変化、強い紫外線、電流などの刺激によって all-or-none 則に従う action potential を発生する。この action potential は細胞の全長に互って伝導し、また隣りの節間細胞にも伝播しうる。神経線維において知られている殆んどすべての現象 (local response, 閾値, 不応期, 適応, hyperpolarizing response etc.) がこの細胞においても認められる。この意味で *Nitella* は緑色の axon ともよばれ、その物理的性質を研究する人——とくに外国においては物理学者——の数がふえつつある。ただし action potential のこの細胞における生理的意義はまだよく判っていない。

Nitella の節間細胞は円筒型で通常直径0.5mm、長さ2~8cmのものが多い。*Chara* の節間細胞で直径3mm、長さ30cmにおよぶものも知られている。この細胞の外側は5~10 μ の厚みをもつ cell wall でおおわれており、細胞内の高い圧を支えている。細胞の全

1 図. *Nitella* の節間細胞の縦断面

容積の85%以上は Vacuole でしめられ、そこに含まれる細胞液の浸透濃度の95%以上が80mM K⁺, 28m

M Na⁺, 136mM Cl⁻ などの無機イオンでしめられている。^{1) 2)} 外液である淡水には 0.1mM K⁺, 0.2mM Na⁺, 0.5mM Ca⁺⁺, 1.2mM Cl⁻ などが含まれているが、これらの値は細胞内のそれぞれのイオン濃度に比してはるかに小さい。

Vacuole 内は外液に対して-150~-200mV の電位——Vacuolar potential——をもっている。この値は通常 K⁺ の平衡電位に近い。³⁾ 刺激によって発生する action potential はしばしば overshoot を示すことがある。action potential の全経過は5~15秒のものが多く、その peak 時に原形質流動の急激な可逆的停止を伴う。⁴⁾ axon の例にみられるような、膜の Na⁺ に対する透過係数の増加によつては *Nitella* の action potential の overshoot を説明することは不可能である。むしろ anion, たとえば vacuole に多量に含まれている Cl⁻ に対する透過係数が増加すると考えるのが合理的である。^{5) 6)} 何となれば平衡電位が細胞内で正であるのは Cl⁻ に対してだけだからである。Mullins ははじめ *Chara* について、のち *Nitella* において Cl⁻ efflux と K⁺ efflux とが静止時に比して興奮時に 150~500 pmoles/cm²/impulse あるいはそれ以上増加することを isotope を用いて実証した。すなわち axon の興奮時における Na⁺ の内向の流れに対応するのが *Nitella* では Cl⁻ の外向の流れということになる。^{7) 8)}

海水の1.5倍希釈に相当の半塩水に生育する *Nitella* の近縁種の *Lamprothamnium* は action potential を発生しないが、外液の Cl⁻ 濃度を淡水でいどに減少させ浸透濃度を mannitol で2/3海水に保つと徐々に興奮性をもつようになる。^{9) 10)} 逆に *Nitella* の外液の Cl⁻ 濃度を高めると興奮性を失うようになる。最近 Mullins は action potential の発生に伴う Cl⁻ efflux の一過性の増加の時間経過を *Nitella* の cell wall に密着させた Ag | AgCl 電極の電位変化によって測定した⁸⁾。その大いさは isotope 法によってえられた値にほぼ一致するが、その時間経過は action potential より多少おくらしている。これは cell wall 相を通つての Cl⁻ の拡散に時間を要するためと考えられている。

Excitation of *Nitella* and *Chara*

^{*} Uichiro Kishimoto: Department of Biology, Faculty of Science, Osaka University

2 図. vacuolar potential を種々の level に固定したときの膜電流の時間経過。上向の電流は外向電流に、下向の電流は内向電流に対応している。各曲線に付記した数値は resting potential よりの変化高で単位は mV である。APW (1) は人工の池水 (0.5mM K, 0.2mM Na, 0.5mM Ca, 1mM Cl を含んでいる) での実験 (上図)。外液中の Cl 濃度を 10mM NaCl の添加によって 10 倍に増加すると、一過性の内向電流の大きさが減少する (中図)。もとの人工の池水にもどすと徐々にではあるがもとの特性に回復する (下図)。

Vacuolar potential を種々の値に clamp したときの電流経過は axon のそれと似ている。^{11) 12) 13)} すなわち 70~80mV 程度の depolarization に対しては、(1) initial jump, (2) 一過性の内向電流, (3) 徐々に増加して定常値に達する外向電流が認められる (2 図)。しかし 80

~90mV 以上の depolarization に対しては (3) の外向電流の途中で (2) の一過性内向電流が現れている。イカの giant axon ではこの両者の時間的分離が比較的よいために定量的な解析が可能であったが、¹⁴⁾ *Nitella* においてはこれ以上の解析は困難である。hyperpolarization に対しては単調な ohm's law に従う内向の電流のみがみられる。

外液の Cl⁻ 濃度を 10mM に増加すると一過性内向電流の大きさは約 1/2 に減少する。この意味で *Nitella* の興奮に対する前記の Cl⁻ 説を支持している。しかし action potential の大きさの減少は必ずしも著しくはない。action potential の peak においては Cl⁻ efflux も K⁺ efflux もともに増加しており、その potential の値は Cl⁻, K⁺ のそれぞれの平衡電位の中間の値におちつく。外液の変化に対応していずれの efflux が先に最大値に達するかによって action potential は大きくも小さくもなる。この点の定量的な検討がまだ十分されていない。ただし voltage clamp の記録より求めた電圧——電流曲線 (3 図) において一過性の内向電流の net の値 (3 図の挿入図参照) が零になる電位はいつもちょうど action potential の peak の電位と等しい。

¹⁵⁾ ¹⁶⁾ いっぽう Hope, と Findlay は *Nitella*, *Chara* の action potential が外液中の Cl⁻ よりむしろ Ca⁺⁺ によって変化をうけ、Ca⁺⁺ 濃度を増すと一過性の内向電流が増加すると発表した。この Ca⁺⁺ 説はたしかに *Nitella* の興奮時における原形質流

動の可逆的停止の現象を説明するのに都合がよい。しかし外液の Ca⁺⁺ 濃度を 10mM に増加したとき voltage clamp 中の一過性内向電流は決して増加せず、(4 図) 電圧——電流曲線が depolarization 側に移動するだけである (5 図)^{12c)}。このとき initial jump が

著しく減少し、全体の膜抵抗が増大、従って閾値が増大している。

外液中の Ca^{++} 濃度を種々に変化させたとき action potential の peak の値が殆んど変わらないで、むしろ vacuolar potential が大きく変化すること、また彼等自身 Cl^- efflux の増加を実測することはできたが、 Ca^{++} influx の増加を検出することができなかったため

3 図. 2 図における一過性の内向電流の最大値 (I_{peak}) と、最後の定常電流の大きさ ($I_{\text{steady state}}$) を resting level より vacuolar potential の変化量に対して plot した図。外液中の Cl^- 濃度が大きいときには I_{peak} が減少し、また I_{peak} が零となる脱分極の大きさ、すなわち action potential の高さも減少する。

にこの Ca^{++} 説を一応撤回した。しかし外液中から、とくに cell wall から Ca^{++} を徹底的に除去すると *Nitella* は興奮性を失うことからみて Ca^{++} の興奮における重要性は無視できない。とにかく、少なくとも Cl^- と K^+ とが *Nitella* の action potential の経過の間に一過性に細胞外に失われることは1965年8月にオーストラリアの Canberra で行なわれた Conference on the Physiology of Giant Algal Cells に集った *Nitella* の研究者の一致した意見である。

Nitella の細胞内外の電位差が細胞液と外液中の K^+ 濃度の比によってきまり、また action potential の大きさが厳密にはないにしても一応内外の Cl^- 濃度の比によってきまるものなら、vacuole 内の細胞液を人工的に変化させても同じことが期待できる筈である。

イカの Giant axon で現在盛んに用いられている細胞内灌流実験は *Nitella* においても可能である。ただし *Nitella* の細胞内は外液に対して圧が高いため、一端を開くことにもとづく急激な細胞液の流出、膜を通る急激な水の移動を防ぐ工夫をしなければ細胞はやがて死んでしまう。方法の詳細はここにはふれないが、細胞を水中におかず空气中で灌流を行なえばよい。灌流を終り細胞液が完全に交換されたのち *Nitella* の両端を絹糸で閉じ適当な溶液中におくと、人工細胞液が適当であればその細胞は5ヶ月以上生存をつづける。イカの giant axon の場合とは異なり、この人工細胞液中に少量の Ca^{++} の存在 (10mM くらい) がこの細胞の長時間生存の必要条件である。

このような細胞液置換実験によってえられた結果は前記の期待と反した。すなわち細胞液中の K を Na , Rb , Li でおきかえても、また Cl を NO_3 , SO_4 , gluta-

4 図. 人工の池水に 10mM CaSO_4 を加えて Ca^{++} 濃度を 20 倍に増加したときの voltage clamp 実験 (図中の High Ca APW)。

5 図. 4 図より求めた電流と電圧の関係。外液中のCa濃度を増しても一過性の内向電流は増加しない。この場合 I_{peak} が零となる脱分極の大きさ (action potential の高さ) が増しているのは, vacuolar potential が外液中の Ca 濃度の増加によって多少より負になることにもとづいているのであろう。

mate とおきかえてもなら vacuolar potential, action potential に著しい変化がみられない。Blinks はすでに1935年に海産の巨大緑藻である *Halicystis* について、細胞液を種々の人工液または海水とおきかえても vacuolar potential が変化しないことを報告している。ここで *Nitella* の膜電位差、と興奮性の主な場である plasmalemma の内側の原形質のイオン濃度が細胞液置換実験によってどの程度変化しているかがすぐに問題となる。つきに plasmalemma の内側に存在する葉緑体層と流動原形質のイオン分析を行なった。

まずイオン組成決定における細胞液の混入による誤差を防ぐために等張の mannitol (300mM) で vacuole を予め灌流して細胞液を洗い去る。このような予備的灌流を 25μl/min ていどの低速度で行なうと、流動原形質は殆んど失われずに灌流後もしばらくは殆んど正常に近い速度の原形質流動が認められる。このような細胞について葉緑体+流動原形質のイオン濃度を決定することができる。つきに等張 mannitol による灌流を 25μl/sec ていどの速い速度で行なうと、流動原形質は殆んど完全に灌流液と共に流れ去るために

原形質流動は認められなくなるが、葉緑体はまったく正常な状態のままのこる。この試料について葉緑体層のイオン濃度を決定することができる。灌流直前に細胞を脱イオン水で十分に洗っておくと、cell wall 中のイオンの混入にもとづく誤差を除くことができる。これらの2種の実験値から流動原形質のイオン濃度を計算することもできるが、さらに直接には軽い遠心操作によって遠心端に集められた流動原形質についてイオン濃度を決定することが可能である。*Nitella flexilis* について以上の方法で決定した K, Na, Cl の濃度分布が6図に示されている。これによると細胞液中

6 図. *Nitella flexilis* の節間細胞における K, Na, Cl の濃度分布。流動している原形質中にはKが多量に含まれており、Cl とくに Na の濃度は低い。

には Na, Cl が多量に含まれているにもかかわらず、流動原形質にはそれに比して少なく、とくに Na^+ は無視できるほど少ない。これに反して流動原形質中の K^+ の濃度は細胞液中のそれよりも大きい。このように原形質中に Na^+ が少なく K^+ が多いという結果は、多くの動物細胞において知られていることであって生

体細胞一般に共通の性質である。いっぽう葉緑体層 (葉緑体そのものとみなしてよい) の K, Na, Cl の濃度は細胞液中のそれとほぼ等しい。いいかえると葉緑体は細胞液とほぼ同程度のイオンを含み, Cl とくに Na の少ない流動原形質にとりかこまれている。²³⁾ *Nitella* におけるイオン輸送, vacuolar potential²⁴⁾ が光によって影響されることが知られているが, その機構を論じるにあたって上記のようなイオン分布の存在することを十分考慮されねばならない。それぞれのイオンに対する平衡電位を計算し, 実測の電位分布と比

較すると, electrochemical に K^+ はほぼ平衡状態にあるが, Na^+ は細胞内に入り, Cl^- はさらにつよく細胞外に出てゆくべき傾向にある。²⁾ ¹⁰⁾

つぎに *Nitella* の細胞液を例えばそれと等張の $NaNO_3$ (10mMの Caを加えた) と置換し, 任意の時間この人工細胞液の 100 倍希釈液中に保存する。そのち再び等張の mannitol で vacuole を濯流してから原形質中のイオン分析を行なうと, どのていど原形質内のイオンが細胞液中のイオンと交換するかを知ることができる。その結果は 1 表に示されているように原

Table 1. Concentrations of K, Na and Cl of the cytoplasm of *Nitella* internode having various artificial cell saps.

Artificial cell sap	Period of incubation (hours)	Rate of cyclosis (μ /sec)	K (mM)	Na (mM)	Cl (mM)	
150 mM $NaNO_3$ + 10 mM $Ca(NO_3)_2$	2-4		11.7 $\pm$ 1.9(11)	41.3 $\pm$ 4.4(11)	64.0 $\pm$ 5.7(11)	Oct., '64
	4.3	6	19	140		Oct., '63
	6.5	33	30	172	86	Oct., '63
	2.7	30	25		144	July, '63
	18.7	47	36		162	July, '63
150 mM NaCl + 10 mM $CaCl_2$	3.0	42	34	160		Oct., '63
	3.5	29	31	125		Oct., '63
	4.0	25	45	126		Oct., '63
	5.0	22	18	150		Oct., '63

形質中の K^+ と vacuole 内の Na^+ とは比較的速やかに数時間の half-time で交換するが, 原形質内の Cl^- と vacuole 内の NO_3^- との交換は極めて遅いことが判った。従って例えば等張の $NaNO_3$ で細胞液を置換しても数時間の間は vacuolar potential, action potential に著しい変化が起こらないという前記の結果は, plasmalemma の内側の K^+ と Cl^- の濃度が余り変化していないということで説明できる。また, イオンの種類に関係なく人工細胞液のイオン強度が天然の細胞液のそれに近いときには, tonoplast 内外の電位差はせいぜい 10mv ていどにすぎない。従って vacuolar potential はほぼ plasmalemma 内外の K^+ の濃度比によってきまるということも近似的にはなりたち¹⁷⁾, action potential が plasmalemma の Cl^- に対する透過係数の一時的増大とそれにつづく K^+ に対する透過係数の増大によって起こるとする Cl^- 説も否定されたことにはならない。

上にのべたように細胞液のイオン強度が天然細胞液のそれと近いときは tonoplast 内外の電位差は原形質側が負で 10mv ていどにすぎず, また tonoplast の電気抵抗も plasmalemma のその 1/5 以下にすぎない。²⁵⁾ しかし細胞液全体の浸透濃度を mannitol で 300mM になるように調節してそのイオン濃度 (KCl) を減少させると, tonoplast における電位差は原形質側がさらに著しく負になる。このような細胞についての外液の KCl 濃度を 10 倍ずつ増加すると vacuolar potential はほぼ 50mv ずつ減少する (7 図左)。この関係を外液の KCl 濃度が一定で細胞液の KCl 濃度が変化するような形に plot し直すと (7 図右), vacuolar potential はやはり細胞液のある濃度範囲で 10 倍変化に対して約 50mv ずつ変化する。このことは tonoplast における電位差も細胞液の KCl 濃度のあるはんい内では K-electrode に近い性質をもっていることを示している。Tonoplast における電位差を実測して,

7 図. 左図: 細胞液中の KCl 濃度一定 (1, 10, 50, 200mM) のとき, 外液の KCl 濃度を変えた場合の vacuolar potential の変化。右図: 外液の KCl 濃度一定で, 細胞液中の KCl 濃度を変えたときの vacuolar potential の変化 (左図を plot し直したもの)。また, 細胞液中の KCl 濃度が減少すると tonoplast 内外の電位差が大きくなる (右図中の点線)。

細胞液の KCl 濃度に対して plot すると (7 図右, 点線), 細胞液中の KCl 濃度が 100mM 以上になるとこの電位は殆んど零となり, 1mM では約 -80mv に増加する。また外液および細胞液中の KCl 濃度を種々に変え, それぞれの場合について vacuole と外液間の over-all の抵抗 (外液, cell wall, plasmalemma, 流動原形質, tonoplast, 細胞液の抵抗の代数和), を測定すると 8 図に示されているような結果がえられた。¹⁰⁾

8 図. 細胞液中の KCl 濃度が一定 (1, 10, 50, 100mM) で外液の KCl 濃度を変えたときの全膜抵抗の変化。(各抵抗値に関しては細胞液のイオン濃度変化に伴う cable theory 的な補正はしてない)。

すなわち外液が 1mM, 細胞液 100mM のときとその逆のときとではこの抵抗は同程度 ($25 \sim 30 \text{ k}\Omega \cdot \text{cm}^2$) であり, また外液が 1mM, 細胞液が 10mM のときとその逆のときとでは $60 \sim 65 \text{ k}\Omega \cdot \text{cm}^2$ の範囲にある。つまり tonoplast の抵抗も plasmalemma の抵抗と同じ程度にそれと接する細胞液中のイオン濃度が小さくなると増大することが判る。細胞液と外液の KCl 濃度がともに 1mM のときには over-all の抵抗は $300 \text{ k}\Omega \cdot \text{cm}^2$ 以上に増大する。(淡水中における天然の細胞ではこの抵抗値は $30 \sim 60 \text{ k}\Omega \cdot \text{cm}^2$)。8 図における各抵抗値に関して cable theory にもとづく補正を行っていないが定性的な以上の議論には差しつかえない。細胞液を 1mM KCl + 10mM CaCl_2 + 280mM mannitol におきかえた細胞で 5 時間以上も $40 \sim 50 \mu\text{sec}$ の速度の原形質流動が認められるが, これは tonoplast の抵抗の増大, tonoplast における電位差の増大によって electrochemical にも流動原形質から vacuole へのイオンの流出が防がれているためであろう。このような低イオン濃度の細胞液をもつ細胞では vacuolar potential は零に近いが殆んど正常の細胞と変わらない大きさの action potential を発生することを付記する。これも plasmalemma における一過性の Cl^- 透過係数の増加ということで一応説明可能である。

Nitella の action potential は単峰性ではなく, 通常全経過が 1 秒前後の速い spike とそれにつづく経過の遅い電位変化との 2 つの成分よりなりたっている

(9図)ことは古くから知られている。^{28), 1)} Findlay らは刺激に伴う plasmalemma における電位と conductance の変化, また tonoplast における電位と conductance の変化をそれぞれ同時記録した (10図左, 10図右)。それぞれの conductances の最大が電位変化の最大の時点にほぼ一致しているかそれに近いところ

9図. *Nitella flexilis* の示す action potential は通常経過の速い第1の peak と、これにつづく経過の遅い第2の peak との2つの成分よりなっている。

10図. plasmalemma と tonoplast の膜 conductances と膜電位差の興奮時における変化の時間経過。(Findlay と Hope^{28), 30)} の実験。

で起こることから, action potential の第1の peak は plasmalemma の興奮に, 第2の peak は tonoplast の興奮にそれぞれ対応していると主張した。流動原形質中の Cl 濃度が細胞液中の Cl 濃度に比べて低いから (6図), tonoplast においても興奮時に Cl に対する透過係数が一過性に増加すると考えれば tonoplast における電位差はこの膜における Cl⁻ の平衡電位差に近づくことになる。実際に10図右に示されているように静止時に原形質側が -10mv ていどであった tonoplast potential (tonoplast における K⁺ の平衡電位にほぼ等しい) が興奮時に -50mv 近くに (tonoplast における Cl⁻ の平衡電位より多少小さい) まで hyperpolarize している。³¹⁾ また Coster は Ag|AgCl 電極

を 5μ ていどの直径の microcapillary にいれ (KNO₃ で充てある), まず先端を流動原形質中において定常状態に達するまで待ち, ついで内部の Ag|AgCl 電極を capillary よりおし出して流動原形質に接せしめてそのときに測られる電位変化より流動原形質内の Cl⁻ の activity を計算し, 約 10mM という値をえた。ついで刺激を加え action potential が発生したとき流動原形質中に Cl⁻ の activity が増加することを観察した。従って結局 Cl⁻ は刺激に伴ってまず plasmalemma を通って外液中に出てゆき, ついで vacuole から tonoplast を通って流動原形質中に流れこんでくることが想像される。現在では Cl⁻ と K⁺ の動きのみが注目されているが, これだけで興奮に伴う原形質流動

の停止といった mechano-chemical 系の変化を説明するに十分であるとは考えられない。

action potential 発生の際の Ca^{++} の動きは今まで¹⁸⁾のところ実験的には検出されていない。 H^+ の動いている可能性は十分考えられるが実験的な直接証明に乏しい。

以上のべた結果をしいて等価回路でまとめると11図ようになる。すなわちまず plasmalemma において Cl^- に対する conductance, $(g_{\text{Cl}})_p$, が一過性に増加, ついで K^+ に対する conductance, $(g_{\text{K}})_p$, が徐々に

11図. *Nitella*, *Chara* の膜電位差の電氣的等価回路。

増加することによって最初の速い spike を形成する。つぎに tonoplast において Cl^- に対する conductance, $(g_{\text{Cl}})_t$, が一過性に増加し, ついで K^+ に対する conductance, $(g_{\text{K}})_t$, が増加して第2のおおい peak を形成する。これは Hodgkin-Huxley がイカの giant axon について与えた類似のイオン説のもとづく *Nitella* の興奮モデルである。しかし果して anion のみの外向の流れと cation のみの外向の流れが時間的に秒の order へだてて独立に流れうるかどうかにはいささか疑念がこる。この等価回路には series に cell wall における電位差をつけ加えてある。これは cell wall 自身が cation 交換性の相であって外液に対してあるていど DONNAN 電位をもっていることと, plasmalemma の電位を計算するにあたって plasmalemma 内部のイオン濃度と外面に存在する cell wall 相のイオン濃度を用いなければならないという理由からである。

Fensom と Dainty³³⁾によれば *Nitella* において electroosmosis は電流と同じ方向に起こる。このときの

electroosmotic coefficient は一定で電流の方向には無関係である。外液が 0.1mM KCl のときにはこの係数は 140 moles/Faraday, 1mM ていどのイオン強度をもっている池の水が外液のときにはこれより低く, 75 moles/Faraday である。Teorell, 小島らによれば荷電をもつ膜の pore 内の液体に作用する力はその移動速度に比例する粘性力, 膜の両側の静水圧の差に比例する hydrostatic force と膜の両側の電位差に比例する electroosmotic force との和に等しい。静止時には hydrostatic force と electroosmotic force とが釣りあって溶液の net の動きはないと考えてみよう。もし刺激によって *Nitella* の膜 (plasmalemma) が脱分極させられると, electroosmotic な細胞内への溶液の influx は減少するために hydrostatic な細胞外への溶液の efflux の増加することが予想できる。実際に直径 0.5mm, 長さ 6cm の *Nitella* の細胞は action potential を発生したときに 0.1μ ていど或いはそれ以上長さが減少する。この細胞の cell wall の力学的性質として, 内部に加圧して長さが増加したとき直径もそれと同程度或はそれより多少大きく増加することが知られている。従って長さの短縮を *Nitella* の体積の減少すなわち細胞外への溶液の流出に対応すると考えると, 一回の action potential の発生によって 6×10^{-11} l ていどの水 (イオンを含む) が細胞より失われたことになる。いいかえると 約 3400 p moles $\text{H}_2\text{O}/\text{cm}^2/\text{impulse}$ の水の流出となる。Mullins⁸⁾の測定では *Nitella* の興奮時に 150 p moles/ $\text{cm}^2/\text{impulse}$ ていどの Cl^- 或は K^+ の effluxes の増加が認められているから, 結局 K^+ , Cl^- のそれぞれに対して水が10分子ていど共に動いていることになる。これは K^+ , Cl^- に対する水和数の order より少し大きいていどである。あるいは水の efflux の増加にともなって K^+ , Cl^- その他のイオンが electroneutrality の条件をやぶることなく細胞外に出てゆくのかも知れない。もしそうなら結局 net の電流は刺激のとき以外は action potential の全経過にわたって零ということになる。いいかえると net の電流が零になるように起こっている電位変化が action potential ということになる。イカの axon においてもこのような可能性を示す実験が発表されている。伝導性の action potential を発生しているときにはたしかに local circuit を形成してつきつぎに興奮部に一過性の内向の電流が流れているが, 非伝導性の action potential 或は space constant 以下の短い細胞における action potential を考えたとき, 膜

内の capacity discharge の可能性はあるにしても外部回路で測りうる一過性の内向電流が存在するかどうかに大いに疑わしい。

静止時に *Nitella* の plasmalemma の構造内が (pore と考えてよい) 希薄な塩溶液で充されているためにその膜抵抗が大きいと仮定すると、外向の電流刺激によって electroosmotic に水が細胞外に流れ、そのとき同時に細胞内に高濃度に存在するイオンを膜の pore 内にもちこむことになる。刺激が十分強ければ膜の pore 内は濃い塩溶液で充されるため膜抵抗は十分に減少し、もし膜電位を細胞内が負になるように clamp すれば ohm の法則より期待されるような内向の電流を発生することになる。膜の pore 内の溶液の運動方程式を適当な仮定をおいてとけば、水の efflux 増大に伴う細胞内の圧の減少のためやがて再び水は外液より細胞内に入るようになり、膜の pore は再び希薄な塩溶液で充されるために上記の内向電流は一過性

で終る。また脱分極のていどを増すとこの一過性の内向電流は早期に現れるようになるがその大きさは減少すること、細胞内の電位が正になると一過性の外向電流に変わることもとの静止電位より hyperpolarization の値に clamp するときにはこのような一過性の電流変化が現れないことなど、一般の voltage clamp 実験で知られている多くのことが少なくとも定性的に導きだせる。

Nitella を 50~100mM の KCl 中におくとその vacuolar potential が殆んど零となって興奮性がなくなる。このとき一定の内向電流を流すと、その大きさがある閾値以下である限りその電流量に比例した hyperpolarization が起こるにすぎないが、この閾値をこすと突然にさらに大きい hyperpolarization の値に vacuolar potential が移る。(12図左) このいわゆる hyperpolarizing response は次のように説明できる。すなわちはじめ *Nitella* の plasmalemma は濃いイ

12図. 左図: 50~100mM KCl 溶液中における *Nitella* の示す Hyperpolarizing response. 右図: その電流と電圧の関係。20mV ていどの hyperpolarization を起こさせる内向電流によって vacuolar potential は急激に -120mV 以上の過分極電位に移る。このとき膜抵抗は約5倍以上に増加する。左図はペンレコーダーで記録されているため垂直線が円弧状となっている。

オンで充たされているために膜抵抗が低い、内向の電流がある閾値以上になると electroosmosis によって膜がより低濃度のイオンで充たされるために膜抵抗が数倍に急激に増加し(12図右)、この抵抗と内向電流の積に等しい電位にまで hyperpolarize すると考えられる。この hyperpolarizing response は細胞を濃い KCl, NaCl, RbCl, LiCl などの溶液においたときには観察されるが、CaCl₂ とか、Al Cl₃ のような 2 価、3 価の cation を用いたときには観察されない⁴¹⁾。

このような electrohydraulic model は定性的には多くの現象に説明を与えるが、定量的にはまだ不満足な点が多い。たとえば静止電位とか action potential の peak の値を定量的に予測することがまだ不可能に

近い。また、一過性の内向電流が外向電流に変わるのは上の理論では細胞内の電位が外液と同じ値に clamp されたときであるが、実験では必ずしもそのようにはなっていない。淡水中の *Nitella* の plasmalemma が静止時に希薄な塩濃度で充されていると考えたが、細胞内の濃いイオンの膜内への拡散がどのような力によって防がれているのかといった多くの問題が未解決のままである。膜を構成している分子の変形とか、膜の近くに存在する非常に大きな linear ではない電位勾配、2 価の cation とくに Ca²⁺ の役割、あるいは物質代謝と関係している多くの有機イオンの役割といった多くの因子を考慮することが生体膜の興奮性のみならず、ここにはふれなかったイオン輸送の機構を論ず

るにも絶体が必要であることが痛感される。

文 献

- 1) 岸本卯一郎: 生体の科学, 12巻 1号 19頁 (1961)
- 2) U. Kishimoto and M. Tazawa: *Plant & Cell Physiol.*, **6**, 507-518 (1965)
- 3) W. J. V. Osterhout: in *Electrochemistry in Biology and Medicine* (T. Shedlovsky, editor) John Wiley & Sons, New York, Chapter 11, (1955)
- 4) S. E. Hill: *Biol. Bull.*, **81**, 296 (1941)
U. Kishimoto and H. Akabori: *J. Gen. Physiol.*, **42**, 1167 (1959)
- 5) U. Kishimoto: *Ann. Rep. Sci. Works, Fac. Sci. Osaka University*, **7**, 115 (1959)
- 6) C. T. Gaffey and L. J. Mullins: *J. Physiol.*, **144**, 505 (1958)
- 7) L. J. Mullins: *Nature*, **196**, 986 (1962)
- 8) L. J. Mullins: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra) August 23-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 9) U. Kishimoto and M. Tazawa: *Plant & Cell Physiol.*, **6**, 529-536 (1965)
- 10) U. Kishimoto and M. Tazawa: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra), August 23-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 11) G. P. Findlay: *Nature*, **191**, 812 (1961)
G. P. Findlay: *Australian J. Biol. Sci.*, **15**, 69 (1962)
- 12) U. Kishimoto: *Biol. Bull.*, **121**, 370, (1961)
U. Kishimoto: *Jap. J. Physiol.*, **14**, 515 (1964)
U. Kishimoto: A Conference on Physical and Mathematical Approaches to the Study of Electrical Behavior of Excitable Membranes (Woods Hole), July 9-11 (1965). Papers to be published in *J. Cell. and Comp. Physiol.*
- 13) K. Oda: 27th Ann. Meeting Bot. Soc. Japan (1962)
K. Oda: 28th Ann. Meeting Bot. Soc. Japan (1963)
- 14) A. L. Hodgkin and A. F. Huxley: *J. Physiol.*, **117**, 500 (1952)
- 15) A. B. Hope: *Nature*, **191**, 811 (1961)
- 16) G. P. Findlay and A. B. Hope: *Australian J. Biol. Sci.*, **17**, 62 (1964)
- 17) U. Kishimoto, R. Nagai and M. Tazawa: *Plant & Cell Physiol.*, **6**, 519-528 (1965)
- 18) A. B. Hope and G. P. Findlay: *Plant & Cell Physiol.*, **5**, 377 (1964)
- 19) A Conference on Newer Properties of Perfused Squid Axons (Miami), January 8-11 (1965). Published in *J. Gen. Physiol.*, **48**, No. 5, Part 2 (1965)
- 20) M. Tazawa: *Plant & Cell Physiol.*, **5**, 33 (1964)
- 21) M. Tazawa and U. Kishimoto: *Plant & Cell Physiol.*, **5**, 45 (1964)
- 22) L. R. Blinks: *J. Gen. Physiol.*, **18**, 409 (1935)
- 23) E. A. C. MacRobbie: *J. Gen. Physiol.*, **47**, 859 (1964)
- E. A. C. MacRobbie: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra), August 23-27 (1965) Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- E. A. C. MacRobbie: *Biochim. Biophys. Acta*, **94**, 64, (1965)
- 24) R. Nagai and M. Tazawa: *Plant & Cell Physiol.*, **3**, 323 (1962)
- Y. Nishizaki: *Plant & Cell Physiol.*, **4**, 353 (1963)
- 25) N. A. Walker: *Nature*, **180**, 94 (1957); *Nature*, **181**, 1288 (1958)
- 26) M. Tazawa: 29th Ann. Meeting Bot. Soc. Japan (1965)
- 27) N. Kamiya, K. Kuroda and M. Tazawa: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra) August 22-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 28) S. E. Hill and W. J. V. Osterhout: *J. Gen. Physiol.*, **18**, 377 (1935)
- 29) G. P. Findlay and A. B. Hope: *Australian J. Biol. Sci.*, **17**, 62 (1964)
- 30) G. P. Findlay: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra) August 22-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 31) H. G. L. Coster: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra) August 22-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 32) J. Dainty and A. B. Hope: *Australian J. Biol. Sci.*, **14**, 541 (1961)
- 33) D. S. Fensom and J. Dainty: *Canadian J. Bot.*, **41**, 685 (1963)
- 34) P. H. Barry: Conference on the Physiology of Giant Algal Cells (Canberra) August 23-27 (1965). Papers to be published in *Australian J. Biol. Sci.*
- 35) T. Teorell: *J. Gen. Physiol.*, **42**, 831, 847 (1959)
T. Teorell: *Acta Societatis Medicorum Upsalien-sis*, **65**, 231 (1960)
T. Teorell: *Z. physik. Chem., Neue Folge, Bd. 15*, Bonhoeffer-Gedenkd., 385 (1958)
- 36) Y. Kobatake: *J. Chem. Physics*, **18**, 146 (1958)
Y. Kobatake and H. Fujita: *J. Chem. Physics*, **40**, 2212, 2219 (1964)
Y. Kobatake and Y. Toyoshima: in preparation
- 37) U. Kishimoto and T. Okawa: unpublished
- 38) N. Kamiya, M. Tazawa and T. Takata: *Protoplasma*, **57**, (Höfler-Festschrift) 502 (1963)
- 39) W. J. Adelman, Jr.: A Conference on Physical and Mathematical Approaches to the Study of Electrical Behavior of Excitable Membranes (Woods Hole), July 9-11 (1965). Papers to be published in *J. Cell. and Comp. Physiol.*
W. J. Adelman, Jr.: 23th International Congress of Physiological Sciences (Tokyo), September 1-9 (1965)
- 40) L. R. Blinks: *J. Gen. Physiol.*, **20**, 229 (1937)
- 41) U. Kishimoto: in preparation