総 説

植物細胞の電子顕微鏡的構造

新 家 浪 雄*

Namio SHINKE: Electron Microscopic Structure of Plant Protoplast

細胞構造は機能と関連して考察さるべきものである。電子顕微鏡による細胞構造の研究も、純形態学的なものほかに、機能との関連づけを主目的とする組織化学的研究、分離された細胞構成要素の同定など多方面にわたっている。微細構造と機能との関連については、最近、村上・高宮¹⁾の明快な解説があり、形態学的なものにも Buvat²⁾, Porter³⁾, Sitte⁴⁾の総説がある。ここでは、紙面と時間の都合から、

執筆者の考えに基づいて、基礎的な形態学的問題を、おもに最近の研究のなかからとりあげることにした。

植物細胞構造の概要：第1図は高等植物の分裂組織細胞の断面模型図の1例であるが、これについて、構造のあらましを説明する。

原形質は細胞壁(PW)に包まれ、細胞壁の内側

第1図 高等植物分裂組織細胞の断面模型図
(説明は本文参照)

* 京都大学理学部植物学教室
Kyoto, Japan.

Department of Botany, Faculty of Science, Kyoto University,

には原形質膜 (PL) がある。細胞質内に散在する平行した 2 本の線や不規則な円形は “endoplasmic reticulum” (ER) の断面を示す。ER は細胞壁を貫いて原形質連絡 (P) を形成する。ミトコンドリア (M), ゴルジ体 (G), 液胞 (V), 若いプラスチド (PP, proplastid) などは、それぞれ特徴的な構造を示し、どれも膜に包まれている。核は 2 重の核膜 (KH) に包まれ、核膜の一部は ER 膜と連続している。核膜には多数の小孔がある。クロモネマ (CH), 仁 (NM) は、この図では不鮮明にあらわされているが、ともにフィブリルを構造の主体とする。動物細胞の RNP 果粒 (リボゾーム, ribosome) に相当する小果粒は細胞質内に散在するか、または ER の膜に付着する。その他、脂質の粒が細胞質内に見いだされることがある。

従来の研究を総合すると、動植物とも原形質体を構成する電子顕微鏡的オーダーのおもな構成単位を、便宜的に、膜・フィブリル・果粒などに分けることができる。いいかえると、原形質体を構成する細胞器官は、これらの構成単位の複合体と見なしてよい。つぎに、これらのおのおのについて説明する。

原形質膜 (plasma membrane): 動物細胞では、原形質体の表面に厚さ数十 Å の電子顕微鏡的な膜が認められる。厳格に言えば、光学顕微鏡的な原形質膜とは同じでないが、細胞膜 (cell membrane) または原形質膜とよばれる。この膜は、KMnO₄ 固定、ときには OsO₄ 固定の細胞では高電子密度の 2 層と、低電子密度の中間層とから構成されている。これと同じような構造はミトコンドリア・ゴルジ体・ER などの膜にも認められ、細胞の基本的な膜構造と見なされ、単位膜 (unit membrane) とよばれている⁵⁾。

一般に植物細胞では、原形質膜の外側は、さらに細胞壁 (cell wall) で包まれ、この壁の内側に高電子密度の膜 (ふつう 1 層) が認められる。この膜が単位膜構造を示す場合は、高等植物^{2,6,7)}・ソウ類^{8,9)}・細菌類¹⁰⁾ などで知られている。

動物細胞では原形質膜が細管状に深く原形質内に陥入することがある (Sjöstrand¹¹⁾ の β -cyto-membrane)。高等植物の細胞では、多くの場合には原形質膜は袋状に浅く陥入するにすぎないが、まれに細管状に深く入りこむこともある (*Dactylis*)²⁾。

動物細胞では上にあげた原形質膜の陥入部から高分子物質などが原形質内にとりこまれると考えられ、pinocytosis の例としてあげられる。高等植物でも pinocytosis が行なわれるとの説¹²⁾ もあるが、さらに検討を要する。

原形質膜の陥入の著しい例は多くの細菌類で知られている。*Thiovulum* (イオウ細菌) では原形質膜が細管状に陥入し、管の外膜面に小果粒が付着する¹³⁾。多くの細菌類で知られている “mesosome” は表面膜の袋状陥入で、原形質体の内部に深く形成される^{14,15)}。*Rhodospirillum* など光合成イオウ細菌では、原形質膜が浅く袋状に陥入して、小胞をつくる。しかし、この小胞の数・分布などは、光などの培養条件でちがう¹⁰⁾。細菌類やランソウ類の細胞には、ミトコンドリアや葉緑体を欠いているが、細菌類では少なくともこれらの機能の一部は上にあげた原形質膜の陥入による小胞や mesosome で行なわれると考えられる^{10,16,17)}。

細胞質基質: 細胞質基質はいわゆる “hyaloplasm” に相当する。この部分は水を分散媒、タンパク質をおもな分散相とする複雑な多分散系と考えられる。また、細胞質が流動複屈折をすること、構造粘性を示すことなどから、分散粒子はフィブリルであろうと推測される¹⁸⁾。

電子顕微鏡的にも、高等植物の細胞質基質にフィブリル構造が認められている。たとえば、Struger¹⁹⁾ によると、OsO₄ 固定のタマネギ根端細胞では、多数のフィブリル (直径 170~200 Å) が直径約 430 Å のらせんをつくり、細胞質内に分散している。これに近いフィブリル構造はいろいろの植物細胞でも認められるが、フィブリルの大きさは研究者によって一致していない²⁾。しかし、細胞質基質の電子顕微鏡像は、固定その他の操作によりちがうことはよく知られている。Whaley ら²⁰⁾によると、根端細胞では、OsO₄ 固定の細胞質内には粗な凝集体が多数認められるが、KMnO₄ 固定では、密で均一な果粒構造が認められる。これに対して、細胞質基質は均一構造を示すともいわれている^{21~23)}。

いずれにせよ、基質構造はとくに固定・脱水・包埋などの操作によって影響を受けやすく、電子顕微鏡像にも大きい差があり、一致した結論は得られていない。

Endoplasmic reticulum (ER, 小胞体): Endoplasmic reticulum (ER) という用語は、最初培養した動物細胞の“endoplasm”に見られる網目構造に対して用いられた。その後、超薄切片によってこの構造の詳細が明らかになるにつれて、いろいろの意味に用いられている。それらのなかの代表的な Palade²⁴⁾ や Porter²⁵⁾ の考えによると、ER は細胞質内にある膜に包まれた cavity の網目で、少なくとも、断続的に、細胞の周辺から核膜まで達する系であり、この系は部分的に分化している。したがって、細胞質体は膜に包まれた部分と細胞質自体の2相に分かれている。具体的には、ER は原形質膜から陥入した細管・ゴルジ体・核膜のほか、細胞質内にある小胞 (vesicle)・細管 (tubulae)・偏平胞 (cisternae)、およびこれらが連結した網目 (reticulum) をふくめた一つの系を意味する。したがって、ER は、機能的にも構造的にも異なる形態学的要素から構成されている。しかし、しばしば ER (狭義の ER) は、細胞質内の膜に包まれた小胞・細管・偏平胞や、これらから構成された網目などを意味する。これら狭義の ER も決して同じ機能・構造をもつのではないが、現在の段階ではこれらのすべてを厳格に区別することはできない。便宜的にここでは、ER を狭義に用いる。

ER は、形態学的に膜の外表面に高電子密度の小果粒 (直径約 150 Å) をもつもの (粗面小胞体, granular ER, coarse surfaced ER, Sjöstrand の α -cytomembrane) と、もたないもの (滑面小胞体, agranular ER, smooth, surfaced ER) とに区別するが、その他にも特殊な形態のものがある。しかし、これらの区別は必ずしも厳格なものではなく、1個の小胞にも小果粒を伴う部分と伴わない部分とがあることもある。また、ER は切断・融合などによって変化すると考えられている。

高等植物の細胞にも、動物細胞と同じような ER は広く認められる²⁾。これらの ER の断面は両端の閉じた2本の平行線 (偏平胞または細管)、不規則な円 (小胞)、小円 (細管) としてあらわれる場合が多いが、たがいに連絡して、断面では網目状のものもある^{2,20)}。

ER の膜は高電子密度で、厚さは 40~80 Å^{26,27)}、多くの場合には1重に見えるが、単位膜構造を示すこともある²⁾。どの場合も、膜に包まれた内容は低

電子密度で均一またはそれにちかく、特別な構造は認められない。

植物細胞に見られる ER は滑面型のものが多く、RNP 果粒 (リボゾーム) と推測される小果粒は細胞質基質内に散在する。しかし、これらの果粒が ER の外面に付着したもの (粗面型 ER) もしばしば報告^{20,27)} されている。*Pisum* や *Vicia* の根端細胞には、断面が多重環状の ER があり、膜の外面に多数の小果粒が付着しているものが知られている²⁸⁾。この構造は動物細胞の“ergastoplasm”に似ているが、機能的にもこれに相当するかどうかは明らかでない。Falk²⁹⁾ によると、*Allium* の根端では、このような構造は後生木部に見られるが、皮層ではふつうの偏平胞状である。

一般に、KMnO₄ 固定の細胞には、リボゾーム様の小果粒は認められないが、膜自体は OsO₄ 固定のものよりよく保存される^{26,30)}。

一般に、ER は高等植物の分裂組織の若い細胞では数も少なく、単独の小胞・偏平胞・短い細管としてあらわれる^{20,21,25)}。しかし、分化した細胞では数も多く、形も多様である³¹⁾。しかし、液胞の大きくなった細胞では数は少ない³¹⁾。また、師部細胞では、ER が平行にならぶことがある³²⁾。ER はソウ類⁸⁾・菌類にも存在し^{33~35)}、細菌頭¹³⁾やランソウ類にも、これに類似した膜構造は認められる。アルデヒド固定の後、OsO₄ 固定をした細胞では、細胞質の周辺部に、直径 230~270 Å で、約 70 Å の膜に包まれた細管 (microtubule) が平行にならぶのが見出されている³⁷⁾。同様の構造は核分裂中の紡錘体内にも見られるが、これらの機能については明らかでない。

核膜 (nuclear envelope): 後に説明するように、核膜は、染色体または核質と細胞質との界面にならんだ偏平胞によって構成される。動物細胞では、核質は2枚の膜で包まれ、この膜に多数の小さい孔がある。高等植物の細胞も同様である。断面像では、この2枚の膜は同心円的に平行して並ぶが、完全な環でなく、ところどころ不連続で、この部分では2枚が閉じて偏平胞状となる。したがって、閉じた部分では、核質と細胞質は連続している。これが核膜の小孔 (pore) である。

高等植物細胞の核膜の表面像では、小孔は円形

で、直径は種でちがう。*Zea*の根端細胞では、直径 $200 \sim 400 \text{ \AA}$ ²⁰⁾で、動物細胞のものと大差はない。2枚の膜にかこまれた部分(偏平胞の基質)は一般に低電子密度で均一である。

核膜を構成する2重膜の外膜(細胞質側表面)にリボゾーム様の小果粒が付着することがある。ソウ類や、菌類の核膜も高等植物のものと同じく2重膜である。増殖中の酵母³⁸⁾で、外膜より内膜が厚い場合が知られている。

細菌類やランソウ類では、細胞質内にある低電子密度で均一構造の部分が高等植物の核質に相当すると考えられているが、細胞質との間には膜は認められない。

液胞(vacuole): 植物細胞の液胞は液胞膜(tonoplast)に包まれている。液胞膜はふつう1層の高電子密度の層としてあらわれるが、3層からできた単位膜構造を示すこともある^{2,7)}。*Solanum*の根端細胞では、単位膜はおおの 25 $\text{\AA}$ の厚さ(計 75 $\text{\AA}$)の対称的のものと、細胞質側と中間層がおおの 25 $\text{\AA}$ 、液胞側が 25~250 $\text{\AA}$ の非対称的なものがある⁷⁾。動物細胞の原形質膜にも非対称的なものがあるが、植物細胞の膜としてはまれな例である。

液胞の発生経過は明らかでないが、偏平胞型のERがふくれて液胞となることがある^{2,39)}。しかし、液胞が他の構造とまったく連続的でない例もある(*Anthoceros*)⁴⁰⁾。この他、ゴルジ体(dictyosome)の偏平胞の内容がふくれて液胞を形成するとの説もある⁴¹⁾。

液胞の内容物は、低電子密度の均一構造のもの、高電子密度の凝集構造のもの、大小の果粒をもつものなどいろいろあり、機能的にも起源的にも、果して単一のもかどうかは、今後の検討にまたねばならない。

RNP-果粒(ribosome): Palade⁴²⁾がいろいろの動物細胞の細胞質でER膜に付着したり、細胞質基質内に分散している高電子密度の小果粒(直径100~150 $\text{\AA}$)を発見して以来、“Palade granule”とよばれた。この果粒は生化学的にはribosomeに相当するが⁴³⁾、リボ核たんぱく質から形成されているからRNP-果粒ともよばれることもある。

電子顕微鏡的には、細胞切片をアルデヒド固定後電子染色をするか⁴⁴⁾、OsO₄固定によって検出される。高等植物の細胞にも、動物細胞のと同じ形状の小果粒(直径約150 $\text{\AA}$)がER膜や核膜の外面に付着したり、細胞質内に分散しているのが認められる^{21,27)}。これらの小果粒は広く、いろいろの植物の細胞質に見いだされ^{44,45)}、また、高等植物・酵母・細菌類などの細胞から分離され、動物のリボゾームと同じようにRNA・たんぱく質を主成分としていることも知られている⁴⁶⁾。

高等植物では、細胞質内に分散するこれらの果粒は分裂組織の細胞では多いが、分化した細胞では少ない。しかし、ERに付着するものは変化がないといわれている²⁾。このことは、分裂組織の細胞の細胞質の好塩基性がこの小果粒の量に関連すると説明される。後にのべるように、これと似た形状の小果粒は、葉緑体や核にも見いだされる。

ゴルジ体: 光学顕微鏡的には、ゴルジ体は動物細胞の細胞質内にあり、網目状・果粒状・膜状など、いろいろの構造説が提出されていた。電子顕微鏡的には、動物細胞には a) 数層の重なった偏平胞(Golgi cisternae)と、b) 小胞(Golgi vesicle)と、c) 大形の胞(Golgi vacuole)とから構成されたゴルジ単位体、すなわち、dictyosomeが認められる。古くから光学顕微鏡的に知られているいわゆるゴルジ体の網目は、多数のdictyosomeの集ったものが固定によって変形したものと考えられる⁴⁷⁾。動物細胞のdictyosomeにも、上にのべた3つの構成要素を備えないものもあるが、共通的な要素は偏平胞である。古くから、植物細胞には、ゴルジ体を欠くと考えられてきた。しかし、電子顕微鏡的には動物細胞のdictyosomeと同じような構造が広く植物細胞にも認められ、植物細胞のdictyosomeと考えられている^{48,49)}。このような構造をもったdictyosomeは、細菌類・ランソウを除いた植物群(シダ植物・コケ類・ソウ類・菌類)の細胞にも見られている。これら個々の文献については文献3)を参照されたい。

一般に、高等植物の細胞では多数のdictyosomeが細胞質内に散在する。1細胞内に存在する数は明らかでないが、*Zea*の根端細胞では数百個と推測されているが⁵⁰⁾、多くの場合にはもっと少ない³⁾。

個々の dictyosome を構成する偏平胞の数は一定していないが、数枚から十数枚の場合が多い。形は偏平な円形の袋で、直径は一定せず、 0.4μ から 3μ 程度といわれている^{2,3,50)}。偏平胞は全体として、三日月形か U 字形に曲る場合がある。偏平胞の膜 (Sjöstrand¹¹⁾ の γ -cytomembrane) は、厚さ 30Å ²⁾ から約 40Å ⁵⁰⁾ ほどで、電子密度は高い。偏平胞の周辺部はふくれて、ときにはくびれて小胞を細胞質内に放出するように見える^{21,49,51)}。また、dictyosome の膜は小果粒を伴なわない²⁰⁾。

偏平胞や小胞の内容物は低電子密度で均一なものが多いが、高電子密度の場合がある。たとえば、根冠細胞^{52~54)} や根毛細胞⁵⁵⁾ では、偏平胞の周辺部や、遊離した小胞の内容物の電子密度が高くなる。遊離した小胞は細胞質内を移動して原形質表層に達し、そこに集塊をつくったり、原形質膜を通過する。このような事実は、細胞分裂に伴う細胞壁の形成や細胞壁の生長に関連する物質を供給するとも推測される。たとえば、*Zea* の根端細胞では、細胞分裂のとき、小胞が赤道板に集まり、融合し、小胞膜が新しい原形質膜をつくり、小胞の内容物か細胞板の物質の一部をつくると考えられている⁵³⁾。これとちがって、ER の切断によってできた小胞が新しい細胞壁形成に与えらるるとの説もある^{27,129)}。

この他、紅ソウ類の分泌細胞についても dictyosome と分泌現象との関連が推測されている⁵⁶⁾。しかし、*Gasteria* の細胞では、腺細胞の活性の変化に伴う dictyosome の形態変化は見られない⁵⁷⁾。

これら特殊な細胞は別として、一般の植物組織細胞に見られる dictyosome の機能については明らかでない。

dictyosome の形態は分裂組織では細胞の分化に伴って多少変化するが著しくはない⁵⁰⁾。しかし、根冠細胞の小胞は、他の組織に比べて大形である。

また、dictyosome が、一定の形態変化をすることが、*Tradescantia* の花粉粒で明らかにされている。この場合には、若い発達期の dictyosome は同心円的な多重環型のラメラ構造を示すが、発達に伴って環は外部のものから漸次開裂して、型的な dictyosome になり、さらに偏平胞は切断して小胞の集団に変わる⁴⁰⁾。

要するに植物細胞の dictyosome は構造的には動物細胞のものとかわらないが、動物分泌細胞など

に見られるように、大形のゴルジ胞を伴ったり、多数が群集する傾向は一般には見られない。

細胞質内の膜系 (ER 系): Palade ら^{24,25)} の考えるように、ER は細胞質を 2 つの phase に分ける膜系であると考え、原形質膜・ER (狭義の) 膜・ゴルジ体の膜・核膜は一連のものと考えられる。植物細胞では、ER 膜と dictyosome 膜との連続性は確認されていないが^{3,50)}、ER 膜と核膜との連続性は、高等植物^{26,27,36)}・ソウ類^{8,22)} などではしばしば認められる。はなはだしい場合には核膜から突出した ER が細胞表層に達し、さらに細胞壁を貫いて隣の細胞につづくこともある²⁶⁾。これは原形質連絡 (plasmodesma) と考えられるが、これについては文献 3) に詳しく紹介されている。しかし、核膜と原形質膜との連続性は確認されていない。

要するに植物細胞では、原形質膜の陥入による細管・ER (狭義)・液泡・核膜はたがいに連続する場合が知られている。

ミトコンドリア (mitochondria): mitochondria・chondriomite・chondriocent はそれぞれ形態学的に区別されることもあるが、総称して chondriosome ともいう。しかし、現在では一般に mitochondria が chondriosome と同義に用いられる。一般にミトコンドリアは TCA 回路・電子伝達系・酸化的リン酸化の主役的な細胞器官であるといわれている。

植物細胞のミトコンドリアは一般に球形に近く、1 細胞に多数あり^{21,61)}、*Phleum* では数百個⁵⁸⁾、酵母では 4~20 個といわれている⁵⁹⁾。形もソウ類・菌類などには棒状のものがある。

植物細胞のミトコンドリアの初期の電子顕微鏡的研究については Hackett⁶⁰⁾ の総説がある。その後、研究を総合しても、ミトコンドリアの構造については動植物とも、基本的な点でよく一致している。すなわち、a) ミトコンドリアには最外層にはミトコンドリア膜 (mitochondrial membrane, 厚さ $140\sim 180\text{Å}$) がある。b) ミトコンドリア膜は高電子密度の外膜 (outer membrane) と内膜 (inner membrane) の 2 層と低電子密度の中間層 (outer chamber, 厚さ $40\sim 70\text{Å}$) とからできている (外膜・内膜はそれぞれ厚さ $35\sim 60\text{Å}$, Robertson⁵⁾ によると単位膜構造をもつ)。c) 内膜に包まれた基質 (inner

chamber・ground substance) があり、ここに大小の果粒 (直径 $40\sim 60\text{ \AA}$ から約 $300\text{ \AA}$ 程) が散在することがある。d) 内膜は基質へ突出するが、この突起の形状にはいろいろの型がある。

上にのべた特徴は、植物細胞のミトコンドリアにも確認されている。哺乳動物の分離したミトコンドリアで、内膜の内側、とくに突起の外表面に柄と底部をもった小果粒が negative stain 法で検出され、Green⁶²⁾ の電子伝達系果粒 “elementary particle” に相当するものと考えられている^{63,64)}。また、ミトコンドリアの基質内に、DNA フィブリルが存在するとの説もあるが⁶⁶⁾、これは植物のミトコンドリアでは確認されていない。

上にのべた基本構造をもつミトコンドリアは、ランソウ類・細菌類を除く種子植物・シダ植物・コケ類・ソウ類・菌類の細胞に見いだされるが、これらの文献は Sun⁶¹⁾ を参照されたい。

ミトコンドリアの内部構造のなかでも、特徴的なのは内膜の突起、いわゆる “cristae mitochondriales” である。哺乳類の心筋などでは、内膜は扁平胞状に基質内に、しかもミトコンドリア膜に直角に規則的にならんで突出し、ミトコンドリアの一般的構造のように紹介されている。しかし、植物細胞内のミトコンドリアでは、多くの場合に内膜の突起は指状にミトコンドリアの中心軸または中心に向かって突起する⁶¹⁾ (tubuli m.⁶⁶⁾, sacculi m.²¹⁾)、しかし、突起の数・形などは、植物の種、細胞の種類、生理条件などで多少ちがうこともある。ミトコンドリアの内部構造と細胞の分化の程度との間には、直接的な関係は確認されていない場合^{2,67)} も、細胞の生長分化に伴って突起が発達する場合^{2,60)} もある。また、物質代謝活性の増大とともに、似た傾向が認められることもある^{67,68)}。これらのなかで、いちじるしい例は酵母である。有気的条件下の酵母では、指数発育期 (exponential phase) の細胞では、ミトコンドリアの数は少なく、突起の数も少ないが、定常期 (stational phase) に近づくとも数が増え、cristae もよく発達する⁶⁹⁾。

ミトコンドリアの ontogeny については古くから論議されているが、電子顕微鏡による研究者の間でも一致した結論に達していない。ミトコンドリア自体が分裂をして増え、また、自身が生長することとはほぼ確かである^{20,69,70)}。この他、動物細胞ではミ

トコンドリアが細胞内のいろいろの有形体から新生されるという仮説が提出されているが、確実ではない。植物でも同じであるが、*Pteridium* の卵細胞形成時に、ミトコンドリアは一度退行し、ふたたび核膜から新生されると推測されている⁷¹⁾。一般に植物細胞ではプラスチドの発達過程で、ミトコンドリアとよく似た構造を示す時期があり、問題を一層複雑にしている。

細菌類・ランソウ類には他の生物に見られるような形態のミトコンドリアは認められない。ある種の細菌では周辺膜のない高密度の小体が認められ、“chondriod”⁷²⁾ または “Mitochondrienäquivalente”⁷³⁾ とよばれている。しかし、これらは真正細菌類で一般的に認められる構造ではなく、他の生物のミトコンドリアに相当するものかどうかは明らかでない。また、mesosome が酸化還元系の部位ともいわれている¹⁶⁾。

最近では、ミトコンドリアの構造はとくに機能と関連して研究されつつあり、Green 一派の研究は、細胞内の他の器官の研究に重要な指針を与える点で形態学的にも意義をもっている。

Lysosome: リソゾームは本来、De Duve⁷⁴⁾ が、動物細胞のミトコンドリア分画から分離した果粒で、ミトコンドリアより小形で酸性フォスファターゼ活性の強い小体である。植物細胞にも電子顕微鏡的にリソゾームとよばれる小体が報告されている⁷⁵⁾。これらはミトコンドリアが膜に包まれた小体であるが、De Duve のいうリソゾームに相当するものかは検討を要する。

Spherosome: Perner ら^{76,77)} は植物細胞の細胞質内にある屈光性の大きい球形の小体 (直径 $1\text{ }\mu$ 以下) を spherosome とよび、細胞質体の構成要素と考えた。このものが果して新しい細胞器官であるか、または後形質的なものかについては議論がある²⁾。電子顕微鏡的にも、内部構造は明らかでなかった。Peveling⁷⁸⁾ によると、タマネギのりん茎の spherosome は球形、1 重の外膜に含まれ、細いフィブリル、または果粒状の高密度の内部構造を示すという。しかし、このものが、Perner のいう spherosome かどうかは検討を要する。

葉緑体 (chloroplast): 葉緑体は植物細胞特有の細胞器官であり、電子顕微鏡的にも最もよく研究されている。しかし、葉緑体の構造とその発達経過については研究者の間の意見は必ずしも一致しているわけではない。これらの詳細については、Granick⁷⁹⁾ または Buvat²⁾ を参照されたい。

高等植物の成熟した葉緑体は2枚の葉緑体膜、それに含まれた基質 (stroma) および葉緑体の長軸に平行にならぶラメラ系とから構成されている。基質には大形の高電子密度の球状体が散在する。これはカロチノイド色素をもつ果粒と考えられる⁸⁰⁾。その他、 OsO_4 固定の細胞では、高電子密度の小果粒 (直径百数十 Å) が散在し RNA を含む⁸¹⁾。ラメラ系は後にのべるグラナ部分のもの (grana lamella) と、ストロマ部分のもの (stroma lamella) とがある。どれも単位膜構造を示すこともあるが⁸²⁾、断面ではふつう1枚 (厚さ 30~40 Å) の高電子密度の線としてあらわれる。

上にのべた基本的な構造は、シダ植物^{83,84)}、コケ類にも認められるが、*Anthoceros* の葉緑体は後にのべる緑ソウ類のものに似た構造を示す^{85,86)}。

高等植物では、ラメラ系は円板状の偏平胞 (直径 0.2~2 μ , Buvat²⁾) が、2~100 枚 (ふつう十数枚) 積み重なったグラナ部分のラメラと、ストロマに見られるストモアラメラ (stroma lamella) とからできている。これらのラメラは厚さ約 40 Å 程度のもが多い。このような葉緑体の構造も、細部については研究者の考えは必ずしも一致していない。このちがいはとくにグラナラメラとストモアラメラとの関係の解釈にある。これらについては Granick⁷⁹⁾ に詳しく紹介されているから、ここでは近年提出されたおもなものをあげる。

1) ラメラ系は大小の円板から構成され、円板の膜 (厚さ約 30~40 Å) はラメラに相当する。グラナは強く結合した円板が積み重なって構成されている。大きい円板はストロマ部分内に伸び、グラナとグラナとを結合する。この場合、グラナ部分の円板の厚さはストロマ部分のものより厚い^{87,97)}。この考えは、*Hordeum* の葉緑体発達経過の研究に基づくものであるが、Wettstein は高等植物葉緑体の一般的構造と考えている。

2) グラナ、ストロマともに断面では両端の閉じた2枚のラメラ (厚さ数十 Å)、立体的には偏平な

袋 (thylacoid)⁸⁵⁾ を構成単位とする^{2,85,89,90)}。この構造は近年報告される高等植物⁹¹⁾ の葉緑体の像からも、高等植物とソウ類との葉緑体構造の比較形態学的研究結果^{89,90)} から妥当と考えられる。この場合には、1) とちがって、グラナ部分の thylacoid の厚さとストロマ部分の thylacoid の厚さは同じである (第2図)。

g: グラナラメラ

s: ストモアラメラ

l: 脂質果粒 (カロチノイド果粒)

第2図 高等植物葉緑体の断面模型図の例、“thylacoid”を葉緑体の主要な構成要素と考える (Buvat²⁾ の図の一部)。

3) グラナ部分は thylacoid (compartment) の積み重なったものであるが、ストロマ部分のラメラは、網目状と考える^{92,93)}。なお、Heslop-Harrison⁹⁴⁾ は1個の葉緑体のグラナ thylacoid とストロマ部分の偏平胞とは一連の膜に包まれた袋と推測している。

ソウ類の葉緑体: ランソウ類を除くソウ類の葉緑体も葉緑体膜・ラメラ系・基質からできている点では、高等植物のものと同じではない。しかし、thylacoid の配列は phyllum によってちがう。個々の種についての断片的な研究は多いが、これらについては、Granick⁷⁹⁾, Buvat²⁾ を参照されたい。

ソウ類の葉緑体の総合的な比較研究によると^{89,90,95,96)}, a) thylacoid は平行にならぶが、密着せず、たがいに離れている場合 (Rhodophyta), b) 2~数枚の thylacoid が積み重なって均一な厚さの層をつくる場合 (Cryptophyta・Chrysophyta・Pyrrophyta・Phaeophyta), c) 数枚~十数枚の thylacoid が積み重なるが、部分的にかなり不規則であり、ところどころグラナ状構造を示す。しかし、これは種子

植物ほど明らかではない(緑ソウ類、とくに接合ソウ類)、この型は b) と被子植物のグラナ構造との中間型とも考えられる⁸⁾。

ソウ類のなかでとくに特異な細胞構成をもつランソウ類では、外膜をもつ葉緑体は認められず、光合成色素は原形質周辺部(chromatoplasm)に規則的または不規則的にならぶ扁平胞に結合する^{97,99)}。この扁平胞は高等植物の thylacoid に相当すると考えられ、その膜は単位膜構造を示す場合¹⁰⁰⁾、さらに、5~7 層が区別される場合がある¹⁰¹⁾。

光合成細菌の光合成色素も、紅色イオウ細菌(*Chromatium*, *Rhodospirillum*)、緑色イオウ細菌(*Chlorobium*)とともに、原形質内に配列する扁平胞または小胞に結合すると考えられている^{10,15,102)}。

要するに、植物界を通じて葉緑体または光合成器官は、thylacoid またはこれに相当する小胞を主要構成単位とし、光合成色素はその膜に結合すると考えるのが妥当であろう。Park ら^{103,104)}によると、*Spinacia* では thylacoid 膜に小果粒(長さ 185 Å, 幅 155 Å, 厚さ 100 Å)が一面に密着することが、葉緑体破片のシャドー像で認められる。この小果粒(quantasome)は光合成単位の形態学的な表現と考えられている。この他、小果粒が膜面に結合するとも¹⁰⁵⁾、膜の構成要素であるとの考えもある¹⁰⁶⁾。

上にのべた Park の考えは、ミトコンドリアでの Green ら^{62,64)}の“elementary particle”(EP)の構想と類似していること、光合成細菌では、光合成色素が偏在する小胞が、機能的にミトコンドリアに似た点があること¹⁰⁾、高等植物葉緑体の発生初期で形態的にミトコンドリアとよく似ていることなどは¹⁰⁷⁾、ランソウ類などミトコンドリアを欠く細胞の機能と構造との関連を考察するのに示唆を与えるものであろう。

また、*Chlamydomonas* の葉緑体内に、直径約 25 Å の DNA フィブリルが認められている⁹⁸⁾。

葉緑体の発達: 若いプラスチドから葉緑体が形成される過程については定説はないが、次に代表的と考えられるものをあげる^{87,107)}。

高等植物の胚的組織では、細胞質内に、2 重膜と均一な内容をもつ小体(proplastid, 直径 0.02~0.5 μ)があり、これが生長して直径約 1 μ に達すると、2 重膜の内側の膜が内部へ突出し、つづいて

分離して小胞(または小果粒)となる。したがって、この時期のものは形態学的にはミトコンドリアと似ている。弱光下または暗黒下では、多数の分離した小胞が集って小体(plastid center または prolamellar body)をつくる。ときには、小胞は規則的にならんでいわゆる“Gitterstruktur”を示す。この状態の proplasted に光を照射すると、plastid center から小胞が形成され、これらは融合して成熟葉緑体に見られる thylacoid をつくる^{89,109)}。しかし、光が強ければ、2 重膜の内膜から突出したラメラは、plastid center をつくらず、伸長したり、融合して成熟葉緑体 thylacoid となる。

要するに、葉緑体の発達過程と成熟葉緑体の構造については研究者の意見は一致するには至っていないが、植物を通じて、光合成器官のおもな構成要素は thylacoid であり、種子植物のいわゆるグラナは thylacoid の特殊な配列による構造にすぎず、本質的にはストロマラメラと異なるものではないと考えられるが、ストロマ部とグラナ部の thylacoid がまったく同じ性質のものかどうかは今後の研究にまたねばならない。

また、多くのソウ類の葉緑体に認められる pyrenoid にも構造上いろいろの型があるが、ラメラ系に見られるような、ソウ類の系統学的、分類学的な位置と構造との間の直接的な関係は認められない^{108,134)}。

なお、暗黒中に生育した黄化葉や白化突然変異体では、prolamellar body は形成されるが、グラナラメラ、ストロマラメラの形成は進まない^{87,107,109)}。しかし、黄化葉では、光を照射するとラメラ形成は進行する。また、班葉の白色部では、プラスチドには prolamellar body のほかに、好オスミウム果粒、大小の液胞、時には不完全なラメラは認められるが典型的なグラナ構造は認められない¹¹⁰⁾。

細胞核: 光学顕微鏡的には静止核は染色体塊の膨潤した状態のものと考えられ、均一な基質(核液)と、これに埋没する糸状のクロモネマ(chromonema)と小球状の仁とから構成されている。

静止核・分裂中の核をとわず、核および染色体の中心的構造はクロモネマであると考えられるから、ここでは体細胞分裂・還元分裂・静止核を一括して説明する。

クロモネマ：クロモネマは光学顕微鏡的に、静止核や染色体内に見られる直径約 $0.3\sim 0.4\mu$ の糸状体で、DNA の存在部位と考えられる。電子顕微鏡的研究の初期にはいろいろの構造が報告されたが、近年ではフィブリル構造説が有力である^{111~115}。

多くの種子植物の OsO_4 固定の静止核では、クロモネマ内に高電子密度のフィブリルが多数認められる。この直径は研究者により、生物の種により、必ずしも一致しないが、多くの場合には $100\sim 200\text{Å}$ 程度である^{111,113,114}。このようなフィブリルは静止核のほか、体細胞核分裂および還元第1分裂のいろいろの時期の染色体内にも認められる^{111~113}。クロモネマが光学顕微鏡的には、核分裂を通じて保持される事実¹¹⁶ から考えると、おそらくクロモネマを構成するこのフィブリルも核分裂を通じて保持されるのであろう。そのうえ、同じようなフィブリルは動植物細胞のクロモネマに広く認められる。したがって、このフィブリルはクロモネマや染色体の基本的構成単位と考えられる^{113,114,117}。しかし、いろいろの研究者の報告するフィブリルが同じオーダーのものかどうかは検討を必要とする。

上にのべた直径 100Å 程度のフィブリルとクロモネマとの構成上の関係は明らかでないが、高等植物では1本のクロモネマは2本の糸状体からできている。この糸状体はさらに幾本かのフィブリルが並んだフィブリルの束に相当する。体細胞核分裂や、還元第2分裂染色体は2本ずつよじれた低次のらせん状の糸状体からなり、この糸状体はさらにたがいによじれ合った低次の2本のらせん糸からできている。この関係はさらに低次の糸にまでくりかえされ、いわゆる“対の対”^{112,115} をつくるとの説がある。これに対して、 100Å -フィブリルがらせんに巻き、このらせんが幾本か並んだ束がさらにらせんに巻いて、結局3重巻き程度のらせんをつくったものがクロモネマであるとの考えがある^{113,114}。この場合にもクロモネマは 100Å フィブリルの束の2本から構成される。いずれの場合にも、クロモネマの構成単位が 100Å -フィブリルである点では一致している。

1本のクロモネマを構成するフィブリルの数は明らかでないが、クロモネマの縦裂、DNA 分子の複製などから考えると、2ⁿ 本でなければならない。*Tradescantia* の体細胞核分裂前期の染色体では

64 本¹¹⁵、*Lilium* のレプトテン期では数本¹¹¹、*Trachelomonas* では少なくとも8本¹³³と推定されている。

クロモネマの主成分であるデソキシ核タンパク質分子と前記のフィブリルとの関係はさらに明らかでない。しかし、1本の 100Å -フィブリルがさらに2本の細いフィブリル(直径 $30\sim 40\text{Å}$) からできているともいわれている¹¹³。この数値は動物細胞から抽出したデソキシ核タンパク質分子の直径に近いことから、この細いフィブリルはデソキシ核タンパク質分子とも推測される。この推測を正しいとすると、少なくとも 100Å -フィブリルは2本のワトソン-クリックの DNA 分子モデルがらせんに巻いたものであり、すくなくとも4本の DNA 分子鎖から構成されることとなる。1本のクロモネマが少なくとも数本の 100Å -フィブリルから構成されるとすると、 H^3 -チミジンでラベルされた染色体のオートラジオグラフ像¹¹⁸と一致しない¹¹⁹。オートラジオグラフ像と電顕像との不一致の解決は今後に残された問題の一つである。

光学顕微鏡的には、上にのべたように多くの高等植物のクロモネマの直径は $0.3\sim 0.4\mu$ 程度であるが、ソウ類にはもっと細いものがあり、光学顕微鏡的にも、核は均一構造を示すものが多いが、その基本構造単位は 100Å -フィブリルである⁸⁹。

細菌類では典型的な核は認められないが、原形質体にある低電子密度の腔所内に直径 $30\sim 60\text{Å}$ 程度の高電子密度のフィブリルが認められる^{10,72}。一般に同様の形状のフィブリルはランソウ類にも認められる^{100,101,120}。このフィブリルが DNA または DNA を含むフィブリルと考えられている¹²⁰。このフィブリルの形状は高等生物に広く認められる 100Å -フィブリルを構成する DNA 糸状分子に相当すると考えられるが、高等生物のように、多数が束となり、クロモネマを構成するには至らない。

種子植物とランソウ類・細菌類との中間型と見なされるクロモネマ構造は、ソウ類などでしばしば見いだされるが、上にのべたように、その基本構造は、 100Å -フィブリルと考えられる⁸⁹。

要するに、植物界を通じてクロモネマ、染色体またはこれに相当するクロマチン要素の基本的構成単位は直径 100Å 程度のフィブリルで、このフィブリルはさらに DNA、またはデソキシ核タンパク質

の糸状分子から構成されると推測される。

このほか、なお、ランソウ類・細菌類の核 (nucleoid) には高等生物のような核膜は認められない。また光学顕微鏡的には、染色体を包む染色体鞘 (chromosomal sheath) とよばれる膜が記載されているが、電顕的にはこのような膜は染色体・クロモネマともに認められていない。また、光学顕微鏡的には中期から終期への染色体クロモネマは基質 (chromosome matrix) に埋没すると考えられている。OsO₄ 固定の *Vicia* 根端細胞では、核分裂前期の終り頃から後期にかけて、染色体に基質が存在すること、この基質物質は、クロモネマ自身と同じようなフィブリル構造を示すこと¹²¹⁾、高電子密度の小果粒 (直径 150~300 Å) がクロモネマに存在することなどが知られている。また、核液にも、フィブリル、小果粒が認められる。

仁: 光学顕微鏡的には、動物細胞の静止核では仁が細長いひも状の部分 (nucleolonema) と不定形の基質 (pars amorpha) とからできているといわれている¹²²⁾。高等植物では、仁は多くの場合 plasmosome で、均一な本体内に液胞状の部分が認められることが多い。

Plasmosome の電子顕微鏡的研究によると、仁は細いらせん状のフィブリル (*Gasteria* などでは直径 115 Å) からできているが外膜は認められない¹²³⁾。したがって、このフィブリルはクロモネマや核液内に見られるフィブリルと形態学的には区別できないが、フィブリルの凝集密度、電子密度、全体の形などから他の要素と区別される。このほか、仁に高電子密度の小果粒があることがある^{121, 124)}。この小果粒の大きさは同じ仁の内でも不均一で、*Aloe* では 120~720 Å である¹²⁴⁾。

上にのべたフィブリルと小果粒が静止核の plasmosome の高電子密度構成要素であるが、この他に、低電子密度の部分もある。たとえば Lafontaine¹²¹⁾ らによると、OsO₄ 固定の *Vicia* 根端細胞では plasmosome の周辺部や、plasmosome の中央にある低電子密度の胞状部の表面などは小果粒 (直径約 150 Å) から、その他の高電子密度の部分は密集したらせん状のフィブリル (直径 60~100 Å) からできている。また、小果粒が集って直径 0.1 μ に及ぶ糸状体をつくる部分もある。Lafontaine ら

はこの糸状体を小果粒の集団と説明しているが、nucleolonema の一部とも見做すことができる。執筆者の観察によると、植物細胞の仁の高電子密度要素は小果粒 (直径 150 Å) とフィブリル (直径約 100 Å) の2要素から構成されている。しかし、その構成は植物の種によってちがひ、a) フィブリルが比較的均一に分布する場合 (*Volvox* など)、b) らせん状のフィブリルが集って、糸状の nucleolonema 構造を示す場合 (*Cycas*)、a) と b) の中間型、すなわち、部分的に nucleonema 構造が認められる場合 (*Elodea*)、などがある。これらのちがひは本質的なものでなく、フィブリルの凝集状態のちがひによると考えられる。

小果粒は多くの場合にフィブリルと接して散在するが、分布密度は不均一の場合が多い。この小果粒が RNP 果粒 (リボソーム) に相当するかどうかは明らかでない。

ソウ類・菌類などの仁には高等植物の plasmosome と類似の構造を示すものがある。たとえば、*Euglena*¹²⁵⁾ の仁にはフィブリルからできた糸状体 (nucleolonema) が認められ、*Saccharomyces*¹²⁶⁾ の仁も高等植物のものと同じ構造を示すといわれている。

細胞の分裂: 高等植物細胞の分裂に伴って起こる形態学的変化のなかで、電子顕微鏡的に比較的明らかなのは ER と仁の行動である。

ER と核膜: Porter ら²⁷⁾によると、根端では、核分裂前期の終わりになると、核膜は所々で破れはじめ、次第に断片となって細胞質内の ER と混りあい、これらは区別できなくなる。これらの ER は紡錘体のまわりをとりかこむ。ミトコンドリアなどの果粒は紡錘体内には見られない。中期から後期になると、多くの ER やミトコンドリアは分裂極に集る。このころから ER の数が増え、後期には分裂極付近の ER のあるものは紡錘体の内へはいってくる。終期になると、分裂核の ER のあるものは染色体集団のまわりに接着して、新しい核膜をつくる^{121, 127~129)}。

上にのべた ER の行動は、高等植物の根端細胞^{127, 128)}、*Rumex* の花粉母細胞¹²⁸⁾、*Tradescantia* の花粉粒¹²⁹⁾の核分裂時にも認められている。

また、少数の ER の断片や小胞¹²⁷⁾、ときにはミト

コンドリア¹²⁸⁾ が紡錘体内へはいりこむこともある。

高等植物の分裂細胞の紡錘体は多くの場合特別の構造を示さないが、特殊な固定法によるとフィブリル構造を示す^{130~132)}。また、染色体と分裂核を結ぶフィブリルの束も認められている。紡錘体と細胞質の境界に膜構造が認められることもあるが¹³⁰⁾、これは上にのべた核膜とは別種のものであろう。

要するに、核膜は ER 系の一部で、核分裂前期の終わりに解体して細胞質内に移動するが、終期にはふたたび集って染色体を包む。このような ER の行動は動物細胞についても、同じである。

仁の行動: 中間期核の plasmosome 高電子密度構成要素は小果粒(直径約 150 Å)とフィブリル(直径約 100 Å)とであることは前にのべた。Lafontaine¹²¹⁾によると、*Vicia* の根端細胞では核分裂前期の終わりに、plasmosome はこわれ、これらの要素は核内に分散する。つづいて核膜がこわれるころには、小果粒とフィブリルは、核質内の果粒やフィブリルと混りあい、紡錘体内に分散する。核分裂終期に娘核内に新しく plasmosome が形成されるときには、このものの物質の大部分は、まず、染色

体と染色体の間に集る。この物質(fibrogranular material)が糸状(直径 0.1 μ)にならび、染色体の間に集る。なお、染色体の二次くびれ(secondary constriction)が、仁形成に関係のあることが推測されている。*Hyacinthus* の根端細胞でも上と基本的には同じような結果が得られている¹²⁸⁾。

以上のほか、細胞壁・原形質連絡・せん毛・有色体・白色体・染色中心・中心体など、電子顕微鏡的にある程度研究されたものがあるが、本総論では省略した。また、この総説には引用しなかった文献も多い。これらについては、文献 2, Brachet・Mirsky 編“The Cell” Vol. 2・6などを参照されたい。

むすび: 電子顕微鏡による植物細胞の構造の研究は、最近数年の間にめざましい進展をしたが、構造の細部については、研究者の間にも一致した結論の得られていないものが多い。これは、研究方法や像の interpretation のちがいが大きい原因である。いずれにせよ、細胞の微細構造を明らかにするには電子顕微鏡方法は重要な手段ではあるが、これだけにたよることは誤った結論におちいるおそれがあることを記憶せねばならない。

文 献

Abbreviations: A. J. B., American Journal of Botany; J. B. B. C., Journal of Biophysical and Biochemical Cytology; J. C. B., Journal of Cell Biology; E. C. R., Experimental Cell Research.

- 1) Murakami, S., and Takamiya, A., Molecular Biology, 583 (Kotani, M., *et. al.*, Ed., Asakura Shoten, Tokyo, 1963).
- 2) Buvat, R., Internatl. Rev. Cytol. **14**: 41 (1963).
- 3) Ledbetter, M. C., and Porter, K. R., The Cell **6**: 245 (Brachet, J., and Mirsky, A. E., Ed., Academic Press, N. Y., 1964).
- 4) Sitte, P., Ber. d. deut. Bot. Ges. **74**: 177 (1961).
- 5) Robertson, J. D., Bioch. Soc. Symp. **16**: 3 (1959).
- 6) Vitols, E., North, R. J., and Linnane, A. W., J. B. B. C. **9**: 689 (1961).
- 7) Grun, P., J. Ultrastr. Res. **9**: 198 (1963).
- 8) Sager, R., and Palade, G. E., J. B. B. C. **3**: 463 (1957).
- 9) Lang, N. L., A. J. B. **50**: 280 (1963).
- 10) Cohen-Bazire, G., and Kunisawa, R., J. C. B. **16**: 401 (1963).
- 11) Sjöstrand, F. S., Internatl. Rev. Cytol. **5**: 455 (1956).
- 12) Weiling, F., Protoplasma **55**: 372, 452 (1962).
- 13) Fanré-Fremiet, E., and Rouiller, Ch., E. C. R. **14**: 29 (1958).
- 14) Iterson, W., van, J. B. B. C. **9**: 183 (1961).
- 15) Cohen-Bazire, G., Pfenning, N., and Kunisawa, R., J. C. B. **22**: 207 (1964).
- 16) Vanderwinkel, E., and Murray, R. G. E., J. Ultrastr. Res. **7**: 185 (1962).
- 17) Hughes, D. E., J. Gen. Microbiol. **29**: 39 (1962).
- 18) Frey-Wyssling, A., Submicroscopic Morphology of Protoplasm (Elsevier, Amsterdam, 1953).
- 19) Strugger, S., Ber. d. deut. Bot. Ges. **70**: 91 (1957).
- 20) Whaley, W. G., Mollenhauer, H. H., and Leech, J. H., A. J. B. **47**: 401 (1960).
- 21) Sitte, P., Protoplasma **49**: 447 (1958).
- 22) Lang, N. J., A. J. B. **50**: 280 (1963).
- 23) Stewart, P. A., and Stewart, B. T., E. C. R. **18**: 374 (1959).
- 24) Palade, G. E., J. B. B. C. **2**: (Suppl.) 85 (1956).
- 25) Porter, K. R.,

- The Cell **2**: 621 (Brachet, J., and Mirsky, A. E., Ed., Academic Press, N. Y., 1961). 26) Whaley, W. G., Mollenhauer, H. H., and Kephart, J. E., J.B.B.C. **5**: 501 (1959). 27) Porter, K. R., and Machado, R. D., *ibid.* **7**: 167 (1960). 28) Bouck, G. B., J. C. B. **18**: 441 (1963). 29) Falk, H., Protoplasma **55**: 237 (1962). 30) Luft, J. H., J. B. B. C. **2**: 799 (1956). 31) Esau, K., A. J. B. **50**: 495 (1963). 32) Kollman, R., and Schumacher, W., Planta **57**: 583 (1961). 33) Shattin, A. J., and Tatum, E. L., J. B. B. C. **6**: 423 (1959). 34) Kawakami, N., E. C. R. **25**: 179 (1961). 35) Blondel, B., and Turian, G., J. B. B. C. **7**: 127 (1960). 36) Weier, T. E., and Thomson, W. W., A. J. B. **49**: 807 (1962). 37) Ledbetter, M. C., and Porter, K. R., J. C. B. **19**: 239 (1963). 38) Koehler, J. K., J. Ultrastr. Res. **6**: 432 (1962). 39) Maruyama, K., Gay, H., and Kaufmann, B. P., A. J. B. **49**: 662 (1962). 40) Manton, I., J. Exptl. Bot. **13**: 161 (1962). 41) Marinos, N. G., J. Ultrastr. Res. **9**: 177 (1963). 42) Palade, G. E., J. B. B. C. **1**: 59 (1955). 43) —, and Siekevitz, P., *ibid.* **2**: 171 (1956). 44) Fuhs, G. W., Protoplasma **56**: 178 (1963). 45) Pankratz, H. S., and Bowen, C. C., A. J. B. **50**: 387 (1963). 46) T'so, P. O. P., Microsomal Particles and Protein Synthesis, 156 (Roberts, R. B., Ed., Pergamon, London, 1958). 47) Junqueira, L. C. U., and Hirsch, G. C., Internatl. Rev. Cytol. **5**: 323 (1956). 48) Heitz, E., Z. Naturforsch. **12b**: 811 (1957). 49) Perner, E. S., Protoplasma **49**: 407 (1958). 50) Whaley, W. G., *et al.* Kephart, G. E., and Mollenhauer, H. H., A. J. B. **46**: 743 (1959). 51) Hodge, A. J., J. B. B. C. **2**: 597 (1956). 52) Mollenhauer, H. H., Whaley, W. G., and Leech, G. H., J. Ultrastr. Res. **5**: 193 (1961). 53) Whaley, W. G., and Mollenhauer, H. H., J. C. B. **17**: 216 (1963). 54) Mollenhauer, H. H., and Whaley, W. G., *ibid.* **17**: 222 (1963). 55) Sievers, A., Protoplasma **56**: 188 (1963). 56) Bouck, G. B., J. C. B. **12**: 553 (1962). 57) Schnept, E., Protoplasma **58**: 137 (1964). 58) Avers, C. J., *ibid.* **49**: 996 (1962). 59) Thyagarajan, T. R., Conti, S. F., and Naylor, H. B., E. C. R. **25**: 216 (1961). 60) Hackett, E. P., Internatl. Rev. Cytol. **4**: 143 (1955). 61) Sun, C. N., Cytologia **25**: 493 (1960). 62) Green, D. E., Protein, Nucleic Acid, Enzyme **7**: 46 (1962). 63) Stockenius, W., J. C. B. **17**: 443 (1963). 64) Fernández-Morán, H., Oda, T., Blair, P. V., and Green, D. E., *ibid.* **22**: 63 (1964). 65) Nass, M. M. K., and Nass, S., J. C. B. **19**: 593 (1963). 66) Niklowitz, W., E. C. R. **13**: 591 (1957). 67) Simon, E. W., and Chapman, J. A., J. Exptl. Bot. **12**: 414 (1961). 68) Lund, H. A., Vatter, A. E., and Hanson, J. B., J. B. B. C. **4**: 87 (1958). 69) Yotsuyanagi, Y., J. Ultrastr. Res. **7**: 121 (1962). 70) Manton, I., J. Exptl. Bot. **12**: 421 (1961). 71) Bell P. R., and Mühthler, K., J. C. B. **20**: 235 (1964). 72) Kellenberger, E., *et al.*, J. B. B. C. **4**: 671 (1958). 73) Niklowitz, W., (1960) (文献 2) より). 74) de Duve, C., Subcellular Particles, 128 (Hayashi, T., Ed., Ronald Press, N. Y. (1959). 75) Malkoff, D. B., and Buetow, D. E., E. C. R. **35**: 58 (1964). 76) Perner, E. S., Protoplasma **42**: 457 (1953). 77) —, Protoplasmatologia III, A, **2**: 1 (1958). 78) Peveling, E., Protoplasma **55**: 429 (1962). 79) Granick, S., The Cell, **2**: 489 (Brachet, J., and Mirsky, A. E., Ed., Academic Press, N. Y., 1961). 80) Murakami, S., and Takamiya, A., 東大応微研シンポジウム **3**: 223 (1962). 81) Jacobson, A. B., Swift, H., and Bogorad, L., J. C. B. **17**: 557 (1963). 82) Heslop-Harrison, J., Planta **60**: 243 (1963). 83) Paolillo, D. J., A. J. B. **49**: 590 (1962). 84) Sun, C. N., Protoplasma **56**: 351 (1963). 85) Menke, W. Z., Naturforsch. **16b**: 334 (1961). 86) Wilsenach, R., J. C. B. **18**: 419 (1963). 87) Wettstein, D. von, J. Ultrastr. Res. **3**: 235 (1959). 88) Eriksson, G., *et al.*, Ber. d. deut. Bot. Gesel. **74**: 221 (1961). 89) Shinke, N., and Ueda, K., Symposium of the Institute of Applied Microbiology, University of Tokyo **3**: 23 (1962). 90) Ueda, K., and Shinke, N., in press (1964). 91) Wehrmeyer, W., and Perner, E., Protoplasma **54**: 574 (1962). 92) Weier, T. E., and Thomson, W. W., A. J. B. **49**: 807 (1962). 93) —, and —, J. C. B. **13**: 89 (1962). 94) Heslop-Harrison, J., Planta **58**: 237 (1962). 95) Gibbs, S. P., J. Ultrastr. Res. **7**: 418 (1962). 96) —, J. C. B. **15**: 343 (1962). 97) Shatkin, A. J., J. B. B. C. **7**: 583 (1960). 98) Ris, H., and Plaut, W., *ibid.* **13**: 383 (1962). 99) Shinke, N., and Ueda, K., Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. **B23**: 101 (1957). 100) Pankratz, H. S., and Bowen, C. C., A. J. B. **50**: 387 (1963). 101) Echlin, P., Protoplasma **58**: 439 (1964). 102) Boatman, E. S., and Douglas, H. C., J. B. B. C. **11**: 469 (1961). 103) Park, R. B., and Pon, N. G., J. Mol. Biol. **3**: 1 (1961). 104)

- , and Biggins, J., *Science* **144**:1099 (1964). 105) Ueda, K., unpublished. 106) Murakami, S., and Takamiya, A., *Information Exchange* **1**:1 (1964) 107) Muhlthaler, K., and Frey-Wyssling, A., *J.B.B.C.* **6**: 507 (1959). 108) Gibbs, S.P., *J. Ultrastr. Res.* **7**: 247 (1962). 109) Maruyama, K., *Cytologia* **26**:105 (1961). 110) Murakami, S., and Ueda, R., *ibid.* **25**: 59 (1960). 111) Ris, H., *J.B.B.C.* **2**: (suppl.) 385 (1956). 112) Shigenaga, M., *Proc. Internatl. Genetics Symp.* 121 (*Cytologia*, Tokyo, 1957). 113) Bopp-Hassenkamp, G., *Protoplasma* **50**: 243 (1958) 114) Shinke, N., *The Nucleus* **2**: 161 (1959). 115) Kaufmann, B.P., and De, N., *J.B.B.C.* **2**: (suppl.) 419 (1956). 116) Kuwada, Y., *Cytologia* **10**:213 (1939). 117) Ris, H., *Chemical Basis of Heredity*, 23 (McElroy, W.M., and Grass, B., Ed., Johns Hopkins Press, Baltimore, 1957). 118) Taylor, J.H., *et al.*, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **43**: 122 (1957). 119) Shinke, N., *Cell*, 44 (*Soc. for Cell Biol.*, Maruzen, Tokyo 1958). 120) Ris, H., and Singh, R.N., *J. B.B.C.* **9**: 63 (1961). 121) Lafontaine, J.G., and Chouinard, L.A., *J.C.B.* **17**: 167 (1963). 122) Estable, C., and Sotelo, J.R., *Symp. on Fine Structure of Cells*, 170 (*Symp. at 8th Congress of Cell Biol.*, 1955). 123) Bopp-Hassenkamp, G., *Z. Naturforsch.* **14b**: 188 (1959). 124) Sun, C.N., *E.C.R.* **25**: 213 (1961). 125) Ueda, K., *Cytologia* **23**: 56 (1958). 126) Hirano, T., *J. Ultrastr. Res.* **7**: 201 (1962). 127) Avers, C.J., *A. J. B.* **50**:140 (1963). 128) Shigenaga, M., and Sakai, A., unpublished. 129) Maruyama, K., *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto* **B30**: 9 (1963). 130) Wada, B., and Sato, S., *The Nucleus* **1**:173 (1958). 131) Sato, S., *Cytologia* **23**: 383 (1958). 132) Nakamura, T., *京都学芸大学学報* **B27**: (1961) 133) Ueda, K., *Cytologia* **25**: 8 (1960). 134) —, *ibid.* **26**: 344 (1961).