

核細胞質間の定量的關係

——核細胞質比の生理學的考察——

野澤 兼文 KANEFUMI NOZAWA

京都帝國大學理學部動物學教室

I 緒 言

核と細胞質の分化は細胞に於ける最も基本的の現象であり、核が細胞の生存に絶對的に必要である事は今日一點の疑も無い。核と細胞質との間の相互關係は既に SACHS (1892, 1893), STRASBURGER (1893) の時代より注意され、特に R. HERTWIG (1903, 1908, etc.) により核細胞質比の名でその重要性が強調された。この説に據れば細胞分裂、性、受精、老衰、若返り等細胞に於ける總ての現象はこの比の變化に基くものであつた。生物學の其後の進歩はこの假説の必ずしも當らぬ事を證明したとは云へ、此説によつて人々の注意が核と細胞質の相互關係に向けられた事は否めない。それら研究の歴史に就ては STOLTE (1922), TISCHLER (1927), REICHARDT (1936), ABELE (1936), TROMBETTA (1939) 等に譲る事とする。

核細胞質比に關する文獻を通覽すると學者の見解が根本的に重要な點で一致してゐない事が解る。或者は核細胞質比は一定であると云ひ、或者は一定ではないが規則正しく變化すると云ひ、又或者は比は全然任意の値を採り何等の通則も見られないと云つてゐる。又、殆んど總ての人が個々の測定値より唯單に核細胞質比の値を求めるに止り、それら比の値相互間の關係、更に進んでその比と細胞の生理狀態との關係等を明かにせんと努力して居らぬ。

私は核細胞質比をも含めて單一細胞の體制の定量的研究を志し、原生動物 *Actinosphaerium eichhorni* に就て細胞測定學的に證明し得た二三の結果を既に公にした (1938, 1940 a, b, 1941 a, b)。その後 *Paramecium caudatum* の核細胞質比に就ても先に得たと全く同様の關係が定量的に證明され、且つこの問題に關する一般動植物細胞に就ての主な文獻を通覽した結果、核細胞質比一般に通ずる二三の基本的法則のある事を見出した (その一部は本誌第 53 卷第 10 號に述べた)。その詳しい報告は他の雑誌に近く發表の豫定であるが、本論文に於ては得られた結果の概要を總括的に述べ大方の叱正を仰ぎ度いと思ふ。

本文に入るに先立ち、私は茲に駒井卓教授の御指導と御鞭撻とに對し衷心より謝意を表す。亦本研究は日本學術振興會の援助金の一部に依つて行はれたものである。

II *Actinosphaerium* 及び *Paramecium* に於ける核細胞質比

Actinosphaerium の核細胞質比の詳しい記述は既に發表した諸論文に譲り (1940 b, 1941 a, b), 此處には以下述べる考察に必要な範圍に止める。最も基本的の點は核細胞質比が細胞の直徑を變數として含む簡單を双曲線式 $y = \frac{N}{P} = c/r^2$ で表される事である。茲に y は比の値, N

は核容積, P は細胞容積, L は細胞の直径, c と $-\alpha$ は一組の常數で, $-\alpha$ を核細胞質比指數と呼ぶ。この式は全く實驗的に導かれたものであるが (1940 b), 同時に理論的考察にも堪へるものである (1941 a, b)。即ち, この式より核細胞質比 (y) は細胞の大きさ (L) に逆比例する函數である故, この比が一般に信じられてゐる如く一定であるとすれば指數は零 ($-\alpha = 0$) にならねばならぬ。次に指數が -1 ($-\alpha = -1$) の時には核細胞質比は細胞の直径に逆比例する事となり, 核容積 (N) は細胞容積にでなく細胞表面積に比例する, 何となれば細胞容積は直径の 3 乗, 細胞表面積は直径の 2 乗に比例するからである。最後に指數が -2 ($-\alpha = -2$) の時核容積 (N) は細胞直径 (L) に比例する (第 6 圖)。

この理論的期待は實測値と極めて良く一致する。即ち核細胞質比の指數のみに就て云ふと, *Actinosphaerium* での實測値は正常の榮養狀態のものでは -1.00 , -1.02 及び -1.07 , 飽食及び新たに胞囊から發芽した系統では夫々 -0.19 及び -0.65 であり, 殊に後者は半月後には先の正常値 -1.02 に減少した (1941 a)。

Paramecium では細胞容積を同轉楕圓體と見做した FORTNER (1925) 及び飯田氏 (1940) の式より出發し, 核細胞質比が上と同じく $y = cL^{-\alpha}$ で表はされる事, 此場合には L は細胞の長軸の長さであるが指數が -1 ($-\alpha = -1$) の時は核容積は同じく楕圓體の表面積に比例する事を理論的に證明した。指數を實測値について見ると, この場合にも飽食の系統では -0.79 , 飢餓の系統では -1.07 及び -1.24 で, 恐らく正常のものは -1 の附近にあるものと推測される。

實測値によると核細胞質比は *Actinosphaerium* 及び *Paramecium* で決して一定ではなく, 一つの實驗區で小さな細胞は大きな比を有し, 大きな細胞は小さな比を有してこの關係には一つの例外もない。しかも, この増減は上の方程式で表はされる程規則正しいものである故, 核細胞質比は本質的に一定ではない事が理論及び實測の兩面より確かめられる。核細胞質比指數は細胞の正常の狀態では略 -1 である事が上の實測結果より示され, そのむしろ當然の事が理論的に支持されるが, 指數と細胞の生理狀態との關係に就ては後の項で改めて考察する事にする。

次に核細胞質比の絶對的の大きさに就ても上の 2 生物で一つの共通點が認められる。*Actinosphaerium* では 1940 b の資料では觀察された最小及び最大の細胞の範圍で比は夫々 $1.56 - 0.51 \times 10^{-2}$; 1941 a の資料では夫々 $2.8 - 1.3 \times 10^{-2}$, $1.7 - 1.6 \times 10^{-2}$, $4.0 - 0.8 \times 10^{-2}$, $3.0 - 1.6 \times 10^{-2}$ である。*Paramecium* では飽食のものでは $6.02 - 5.00 \times 10^{-2}$, 飢餓のものでは $12.80 - 7.77 \times 10^{-2}$, $10.90 - 9.50 \times 10^{-2}$ である。之を要するに核細胞質比は何れも 10^{-2} 位にあると云へる。しかし, これは核細胞質比が一定であるといふ事とは別の意味であり, 既に先の論文 (1941 b) でこの事は論じて置いた。 10^{-2} 位に於ける規則正しい比の變化が實測値及び理論式によつて證明される以上, 嚴密な意味で核細胞質比が一定であると云ふ事は出来ない。

III 核細胞質比に関する二三の基本問題

上に核細胞質比に關する私の基本的態度を明かにした。次に私は主な文獻につき調査し得た資料を再吟味しつゝ, この核細胞質比の問題を種々の角度より検討してみたい。

1. 核細胞質比の函數的表現

核細胞質比を函數式で表はさんとした人に KOEHLER (1912), HARTMANN (1921 a), TEIS

SIER (1927), SINNOTT and TROMBETTA (1936), TROMBETTA (1939)がある。この他に WETTSTEIN (1924), HÖPPNER (1939) 等は植物の普通の細胞と倍數性細胞とに於ける核細胞質比の大きさの關係を簡単な函數式で與へてゐるが、これは今取扱はんとする問題の範圍外にあるので省略する。KOEHLER (1912)は海膽の一種 *Strongylocentrotus* の割球で核細胞質比が分割毎に著しく増大する事實より、 $y=c+A$, $A=\delta_1+\delta_2+\dots+\delta_n$ の式を考へた。茲に c は受精卵に於ける比の基準の値、 A は分割毎の増分である。彼は R. HERTWIG の、原蟲が接合を行はずに生活すると核細胞質比が次第に増加してその生物は遂に死に到ると云ふ考へに基き、 A は一般原蟲にも存在するもので、上式は細胞一般に行はれるものであらうと考へた。しかし KOEHLER のこの一般化は純理論的興味に止り、上式より任意の大きさの細胞の核細胞質比を實際に求める事は不可能であり、加ふるに A なる要素は割球以外の細胞に於ては今日其の存在が確認されてゐない。O. HARTMANN (1921 a) は枝角類のミヂンコの腸上皮細胞で $\left(\frac{r^3}{R^3}\right)^{-1} \cdot \frac{1}{R} = \text{一定}$ なる式を與へ、細胞が大きくなるにつれて核細胞質比の減少する事實を説明せんとした。茲に R は細胞の半徑、 r は核の半徑である。しかしこの式も未だ模式の範圍を出でず、これより實際の細胞の核細胞質比を正しく求めることは不可能である。

核細胞質間の關係を實驗式により最初に表はしたのは TEISSIER (1927) である。彼は *Hydractinia* の卵母細胞の核の直徑 (y) と細胞の直徑 (x) とを、 $y=1.5x^{0.69}$ なる式で與へた。SINNOTT 及び TROMBETTA (1936)は數種植物の核容積 (y) と細胞容積 (x) を $y=bx^k$ で表はし (b と k は常數)、 k は $\frac{2}{3}$ 、即ち 0.67 に近い値をとるものゝ多い事を見出した (*Lycopersicon* の毛 0.76, *Datura* の幹 0.75, *Rhoeo* の雄蕊毛 0.68, *Alium* の根端 0.68, *Spirogyra* 0.64—0.65, *Klunchoe* 0.55, *Bryophyllum* 0.24, *Pinus* の舌狀花 0.0)。TROMBETTA (1939) は更に多數の植物につき k の値を比較した。彼等は $k=\frac{2}{3}$ である時、核容積は細胞質面積に比例する事を注意した。私は既に述べた如く、核細胞質比を細胞の直徑又は長さの函數として双曲線式によつて直接に表はし、植物細胞に於ける結果とは全く獨立に、核容積が細胞表面積に比例する事を證明した。この双曲線式は今迄に試みられた何れの式よりも、よく核細胞質比の實際に即し、且つ理論的考察にも堪へて、この比の本質を理解するのに役立つと思はれる。かくして一般に廣く信じられてゐる「核細胞質比は一定である」と云ふ命題は「核表面積比は一定である」又は「核細胞質比は細胞の直徑又は長さに逆比例する」と訂正されねばならぬであらう。

2. 細胞の大きさと核細胞質比との關係

先の論文 (1941 b) に於て私はこの問題を考察し、核細胞質比は R. HERTWIG 等の説く如く決して一定でもなければ、また CONKLIN (1912) 等の説く如く決して任意無秩序な値でもなく、細胞の大きさとそれに對應する比の値とを全體として見る時、比は細胞の大きさに逆比例する事を他の研究者の資料につき指摘しておいた。この結論は *Actinosphaerium* に就て得られた私自身の結果から導かれたものであり、且一般細胞にも適用されることが EYCLESHYMER (1904), GODLEWSKI (1908), ERDMANN (1909), POPOFF (1908, 1909), BEREZOWSKI (1910), CONKLIN (1912), KOEHLER (1912), MOODY (1912), DOLLEY (1913), HARTMANN (1917, 1919), REICHARDT (1927) の資料に就ても示された。

其後文獻を更に精しく調査検討した結果、一般動物及び植物の細胞に於て上の結論は殆んど

一つの例外もなく適用される事を知つた。一々の資料に就ての記述は別の論文に譲り、その結果のみを此處に一覽表として示す（第 1 表）。細胞が成長と共に大きさを増す原生生物及び動

第 1 表

種々の動物及び植物の細胞に於ける核細胞質比。表には観察された最小及び最大の細胞とその核細胞質比が與へてあり、細胞の大きさの變化に逆比例して核細胞質比は變化する。原蟲及び組織細胞では比は細胞の成長と共に減少し、卵及び分割球では反對に増加してゐる點、及び比の値は殆んど全てのものが 10^{-2} 位にある點に注意。

材 料	細胞の大きさの範圍	核細胞質比の範圍	研 究 者
原生動物		$\times 10^{-2}$	
<i>Cratium</i>	126—205	7.46—5.57	Hartmann (1917)
<i>Actinop'acrium</i> , 207	54—171 μ	4.0—0.8	Nozawa (1941 a)
<i>Actinobolus</i>	35—71 μ	14.2—1.5	Mody (1912), Nozawa (1941 b)
<i>Paramecium</i> , hungry I	35.5—51.5 μ	12.8—7.77	Nozawa (印刷中)
後生動物			
<i>Hydra tinia</i> , 卵母細胞	6.8—168.0 μ	56.7—3.0	Teissier (1927)
<i>Sida</i> , 腸上皮細胞	21—425 μ^2	36.8—18.1	Hartmann (1921)
<i>Bosmina</i> , 同上	52—200 μ^2	16.4—5.8	同 上 (1921)
<i>Can'arus</i> , 神經節細胞	70—955 $\times 10^2 \mu^3$	8.55—2.22	D'iley (1913)
<i>Mus</i> , 腸上皮細胞	70.1—109.0 μ^2	10.3—6.17	Berezow ki (1910)
<i>Homo</i> , 子宮粘膜細胞	285—704 μ^3	37.15—27.55	O'Leary (1931)
後生動物卵割期			
<i>Strongylocentrotus</i>	57.6—4.9 μ	8.0—27.0	Erdmann (1909)
同 上	143—0.242 $\times 10^3 \mu^3$	0.98—7.9	Kochler (1912)
<i>Crepidula</i>	136—24 μ	3.7—14.3	Conklin (1913)
<i>Aplysia</i>	44—0.73 $\times 10^2 \mu^3$	1.0—6.61	Enriques (1914)
隱花植物			
<i>Kentrosphaera</i>	2.9—64.6 $\times 10^5 \mu^3$	9.6—2.7	Reichardt (1927), Nozawa (1941 b)
顯花植物			
<i>Pinus</i> , 形成層細胞	6—100 $\times 10^4 \mu^3$	1.7—0.4	Bailey (1920)
<i>Primula</i> , 花粉	6.5—125 $\times 10^2 \mu^3$	6.61—0.99	Tischler (1925)
Tomato, 幹毛細胞	20—7900 $\times 10^3 \mu^3$	0.58—0.17	Sinnott and Trombetta (1936)
<i>Cucurbita</i> , 幹細胞	4.26—1748 $\times 10^2 \mu^3$	9.64—0.34	Trombetta (1939)

植物の組織細胞では核細胞質比は例外なく細胞の成長と共に減少し、逆に卵割球の如く發生成長と共に細胞の大きさが減少する場合には核細胞質比は分割と共に増加してゐる。この何れの場合も上に述べた双曲線式の變數 (L) 即ち細胞の直徑又は長さの増減によつて何等矛盾なく説明される。一例として ERDMANN (1909) の *Stroglylocentrotus* の割球の核細胞質比 (15—16°C) に就いてこの關係を實際に表はすと、 $y = 0.9778 L^{-0.75}$ となり第 1 圖の如くなる、茲に y は比、 L は割球の直徑である。かくして、この双曲線式は最初實驗的に導かれたものではあるが、總ての生物の總ての種類の細胞に適用され得る可能性を示し、核細胞質比の變化を動的に表現し得るものである事が解る。

3. 核の所謂「分裂成長」に就て

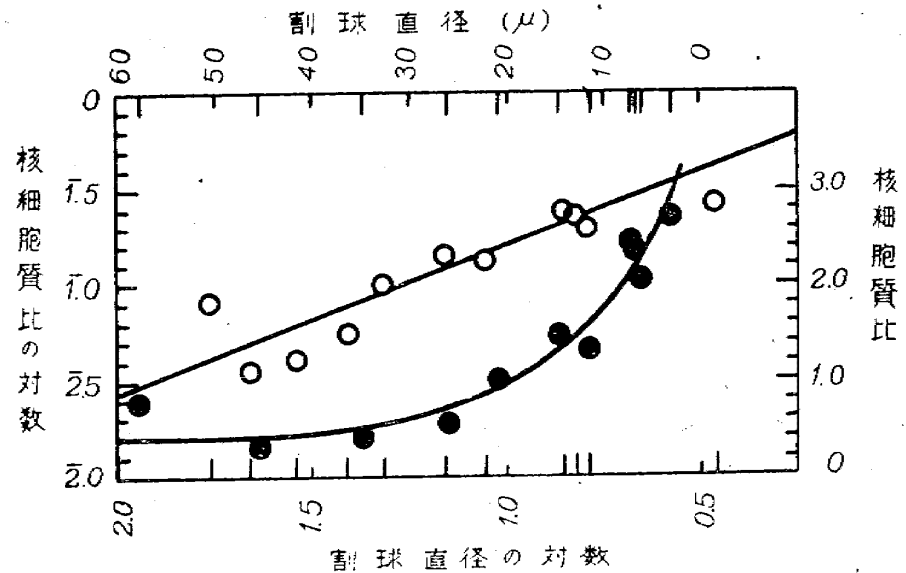
R. HERTWIG, POPOFF 等は核細胞質比の重要な機能の一つとして、それが細胞分裂に關係を持つものと考へた。一細胞世代には核の機能成長と分裂成長とが區別され後者は細胞分裂の直接の原因であると云ふ。この問題に就ては私は先の論文 (1941 b) に於て、核の分裂成長は細胞分裂の原因ではなくてむしろ結果であり、前期に於ける核の膨潤であらうと述べた。

この見解は今日の細胞分裂に關する我々の知識よりすれば殆ど自明の事である。CONARD (1932, 1936) に據れば、*Spirogyra* の一種では核容積

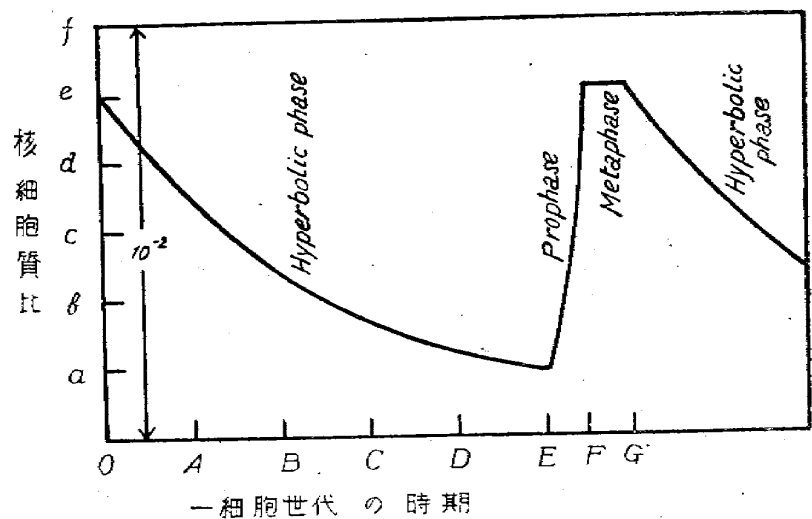
は分裂の直前から中期迄著しく増加し、赤道板形成時に一時減するが再び終期及び末期で増加し、娘核では次の分裂の直前迄僅かに大きくなるに過ぎない。CASPERSSON (1939) に據れば、昆蟲 *Myrmus* 其他の精母細胞では前期に著しい核酸の増加が見られる。最も明瞭に此の事情を示すのは GEITLER (1940) の *Rhoeo discolor* の種々の細胞核の分裂中間期と前期の終とに於ける容積の比較である。即ち兩者の比は葯壁 1: 1.7, 花粉 1: 1.22, 雄蕊毛 1: 1.28, 胚珠心 1: 1.38, 葉の $2n$ の貯水組織 1: 5.08, $4n$ の貯水組織 1: 7.59 であり、この程度の膨潤が核細胞質比に直接影響を及ぼす事は考へるに難くない。細胞の個體發生中に於ける核細胞質比の變化は模式的に第2圖に示す。

分裂中間期に於ける核の成長は圖で核細胞質比の双曲線期 (POPOFF の機能成長) に當り、減小した比の回復は前期 (POPOFF の分裂成長) と中期とによつて達せられる。かくしてこの模式は古典的な POPOFF (1908, 1909) のそれに訂正を加ふると共に、細胞の個體發生中の比の變化を可成實際に近く表はしてゐるものと云へよう。

亦一方生じた娘細胞で核細胞質比の増大する事は双曲線式の方からも容易に證明される。



第 1 圖



第 2 圖

4. 多數生物の種々の細胞に於ける核細胞質比の大きさ

核細胞質比は今日迄多數の生物種々の細胞で研究されたにも拘らず、それらの値が全體として一體どの位の大きさであるか、また各種の細胞でどの程度迄一致するものであるかに就て注意した人は少い。即ち核細胞質比の絶對の大きさに關する一般法則は殆んど何も分つてゐないと云つてよい。

Actinosphaerium 及び *Paramecium* で私は細胞の大小、環境の變化にも拘らず核細胞質比は大體 10^{-2} 位即ち 0.01—0.09 程度の値である事を確めた。これらの値は双曲線式より明かな如く細胞の大きさに逆比例する函數であり、規則正しく變化して決して一定とは言はれないが、上の値の範圍内で變化する點で謂はゞ基準値とも云ふべきものがあると考へられる。これは既に第1表に示した如く、研究された殆んど總ての生物に就て成立つ。この表以外の資料につき簡単に例をあげれば、*Paramecium*, *Frontonia*, *Stylomichia* (POPOFF 1908, 1909), *Paramecium* (RAUTMANN 1909)では比は何れも 10^{-2} 位であり、*Spathidium* (MOODY 1912)では殆んど全部が 10^{-2} 位である。*Sida*, *Daphnia* (HARTMANN 1921)の腸上皮細胞でも比は殆んど全部が 10^{-2} 位にあり、22種の脊椎動物及び21種の哺乳動物の神經節細胞では夫々18種の動物で比は 10^{-2} 位にある (LEVI 1906, 1908)。植物では *Phaseolus*, *Pisum* 及び *Zea* の成長點其他の種々の細胞72例中71例迄 10^{-2} 位である (HARTMANN 1921b)。

これらの資料より核細胞質比の絶對の大きさに關し次の結論が下され得る。1) 原蟲及び後生動物の組織細胞では核細胞質比は何れも 10^{-2} 位にある。2) 後生動物の受精卵では比は 10^{-3} 位に始まり、分割中急激に高まつて胞胚期には 10^{-1} に達し、囊胚期及び組織形成の時期には一般體細胞と同様 10^{-2} 位に低下する(第4圖参照)。3) 植物細胞では核細胞質比は多くのもので 10^{-2} 位にあるが、残りのものは 10^{-3} 位にあり、動物細胞に比して全體として稍小さい。(註1)

5. 核細胞質比の生化學的基礎

R. HERTWIG が最初核細胞質比の説を唱へた當時は、核は唯鹽基性色素で良く染る所謂染色質の量を代表するものと考へられたに止り、核が細胞質から明確に區別される所の物質的基礎に就ては何も考へられなかつた。しかし若し核細胞質比が單に核と細胞質の容積比といふに過ぎないならば、それは單に形態學的のものであり、何等細胞の生活機能の理解に深い洞察を與へる事は出来ないであらう。

核細胞質比の生化學的基礎は FEULGEN 及び ROSSENBECK (1924) の核内に於ける核酸の檢出によつて與へられたと私は考へる。其後多數の研究者により多くの動植物の細胞で核酸は主に核殊に核網及び染色體に含まれ、核液と仁には普通に無い事が明とされた (新家及び重永氏 1933, MILOVIDOV 1936 等参照)。この所見は結果から見れば普通の色素により昔から知られてきた所と大差はないが、所謂染色質が主に核酸とその類似の物質より成る事が證明された所に重大な意義がある。

核内に於ける核酸の量は CASPERSSON (1936, 1939, etc.) によつて求められた。氏の紫外線の吸収に基く獨自の方法によれば、核酸は 10^{-9} mg の正確さで定量される。かくして求められた核酸は細胞質に對し如何なる比を與へるであらうか。氏の資料 (1939) によれば、昆蟲 *Corthippus*, *Gomphoceris* 及び *Myrmus* の精母細胞核の核酸は細絲期の初期に 16.4×10^{-9} mg、複

絲期に 25.7×10^{-9} mg, 平均 22.6×10^{-9} mg であり, 顯微鏡寫眞より細胞直徑を求めると平均 19.0μ である。今細胞を球として比重を 1 と見做せば, $19^3 \times \frac{\pi}{6} \mu^3 = 3.57 \times 10^3 \mu^3 = 3.57 \times 10^{-9}$ mg。それ故核細胞質比は $\frac{\text{核酸重量}}{\text{細胞重量}} = \frac{2.26}{3.57} \times 10^{-2} = 0.63 \times 10^{-2}$ 。勿論大まかな見積ではあるがこの値は前の細胞學的に求めた核細胞質比と比較してむしろ驚くべき一致を示してゐる。

一方生化學的には核酸を適當に分解すると特有な窒素化合物としてプリン鹽基を生ずる事が明かにされてゐる。それ故生物體を分析して全窒素量とプリン窒素量とを知れば一種の化學的核細胞質比 (NEEDHAM 1931) が得られる理である, 即ち,

化學的核細胞質比 = $\frac{\text{プリン窒素量}}{\text{全窒素量} - \text{プリン窒素量}}$ 。この値は細胞學的核細胞質比の研究とは無關係に多數の生理學者により脊椎動物及び無脊椎動物で知られてゐるが, 今それらの結果を一覽表として示す(第 2 表)。

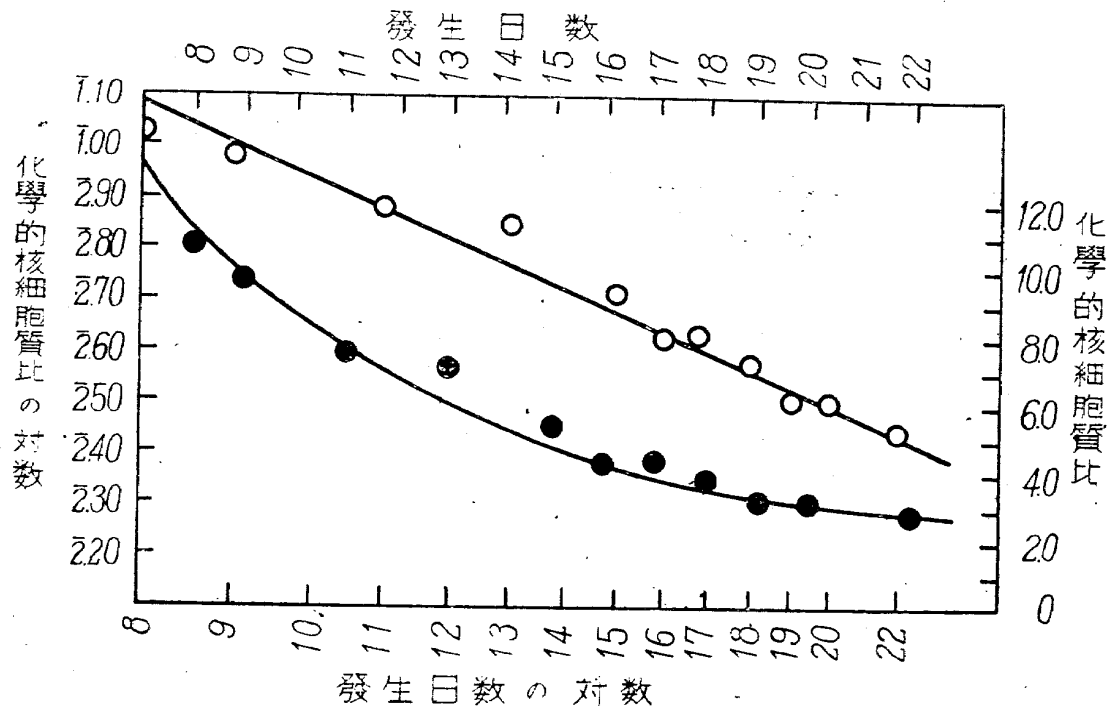
第 2 表

種々の動物に於ける化學的核細胞質比 (プリン窒素量/全窒素量 - プリン窒素量)。絶對的の比の大きさが殆んど全部のもので 10^{-2} 位にある點, 及び比は胚では發生の早い時期に大きく成長と共に次第に減少するが, 卵割期には比は逆に増加する點に注意。

材 料	化學的核細胞質比	發 生 時 期	研 究 者
雞 胚	$26.5 - 3.5 \times 10^{-2}$	卵卵後 8—20 日	Friderici (1912)
同 上	11.5 — 1.4	卵卵後 8 日—孵化後 22 日	LeBreton and Schaeffer (1923)
豚 胚	7.5 — 2.5	出産前 30—115 日	同 上 (1923)
鼠 胚	10.0 — 2.0	胚長 12—43 mm	同 上 (1923)
鼠胚及び成體	11.55—4.98—2.52	出産直後—産後 15 日—成體	Roffo and Lasserre (1925)
鼠 肉 腫	15.97—7.0	接種後 10—15 日	同 上 (1925)
白鼠, 全體	2.062	成 體	Traszkowski (1926)
食用蛙, 全體	3.780	成 體	同 上 (1928)
兔, 筋肉	2.855	成 體	Dmochowski (1928)
兔, 肝臟 (榮養正常)	5.09	成 體	同 上 (1928)
兔, 肝臟 (絶食)	4.84	成 體	同 上 (1928)
鯖, 成熟卵	1.5	—	LeBreton and Schaeffer (1923)
鯖, 肝臟	4.4	成 體	同 上 (1923)
蠶 卵	2.30—3.06	卵 割 期	Landi (1934)

著しい事は何れの場合にも比は 10^{-2} 位にある事である。しかも胚に於ては發生の初期程化學的核細胞質比は大きく, 發生が進むにつれて次第に減少する。この場合比の減少は發生の時間を変數とする双曲線式で表はされ, 雞胚では (LEBRETON 及び SCHAEFFER 1923 の資料) 第 3 圖に示す如く $y = 2.55 T^{-1.06}$ と與へられた, 茲に y は比, T は發生日數である。しかるに發生初期の卵及び割球に於ては發育と共に比は逆に増加してゐる (第 2 表)。かくして, これらの變化は先に述べた細胞學的核細胞質比と全く並行してゐるのである。

上に述べた如く, 三通りの異つた方法による核細胞質比がその絶對の値及び個體發生の各時



第 3 圖

期に於ける變化の状態で極めて良く一致するといふ事は恐らく偶然以上のものを意味し、核細胞質比の研究が生物學的に或重要な意味を持つ事を裏書きするものであらう。かくして最も簡単な細胞學的核細胞質比は BÉLAR (1926) 其他の學者によつてその正確さが疑はれてゐるにも拘らず、依然として用ひらる可き事が證明されるのである。

6. 細胞の生理状態と核細胞質比

以上私は核細胞質比によつて表はされた細胞のこの兩基本要素間の量的關係は、生物の種類細胞の種類を問はず、二三の共通法則によつて支配されてゐる事を示した。この結果は細胞の生理に核細胞質比が何等かの役割を演じてゐる事を示唆するものである。核細胞質比の生理學は全く今後の研究に俟つ可きものではあるが、今手許に在る資料につき一二の問題を考察してみたい。

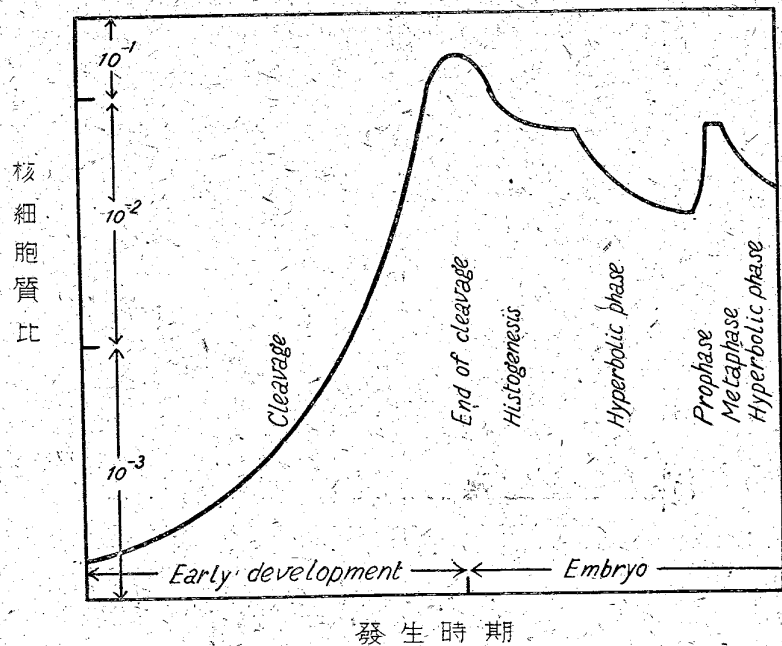
a) 細胞及び生物の個體發生と核細胞質比

細胞及び生物の個體發生は直接に細胞の大きさの増加（原生生物、動植物の一般組織細胞）又は減少（後生動物の卵及び割球）を伴ふが、核細胞質比の變化は専らこの場合の細胞の大きさに關係する。これは上に述べた所より明かである。化学的核細胞質比は細胞直径の代りに發生の時間に關係する。1 個の細胞では小さい時程、1 個の生物では胚の若い時程比は大きい。卵では受精によつて活動が活潑となり急速に分割を繰返し、組織形成期に入つて分裂の程度は緩かになるが、核細胞質比の變化もこれに全く並行する（第 4 圖）。かくして、細胞學的及び化学的核細胞質比は生物及び細胞の新陳代謝の活潑さに比例してゐる事が考へられる。

b) 核細胞質比に及ぼす温度の影響

温度が細胞に及ぼす影響は良く研究されてゐるが、これはまた核細胞質比にも影響を與へる。この問題は海膽の割球に就いては GODLEWSKI (1908), ERDMANN (1909), KOEHLER

(1912), 原蟲に就ては POPOFF (1908, 1909), RAUTMANN (1909), 高等動植物の組織細胞に就ては HARTMANN (1918, 1921b) 其他の研究がある。それらの結果を一言で云ふと, 核細胞質比は溫度に逆比例し, 低溫で大きく高溫で小さい。この比の變化が核と細胞質の何れの變化により多く基くかを明かにする爲, ERDMANN (1909) の資料に基く結果を第3表に示す。低溫は核と細胞質の容積を増加せしめるがその程度は核で著しく(2.51: 1.56), 高溫は兩者の容積を減少せしめるがその程度は同じく核で著しい(0.64: 0.78)。即ち, 溫度の核に對する影響は, その容積に關する限り, 細胞質に對するよりも著しく, これが低溫で比が増加し高溫で減少する直接の原因である。これを細胞の新陳代謝に關係せしめてみると細胞質に對する比核容積が低溫の時には増加し, 高溫の時には減少して一種の調節作用を司どつてゐると考へられる。



第 4 圖

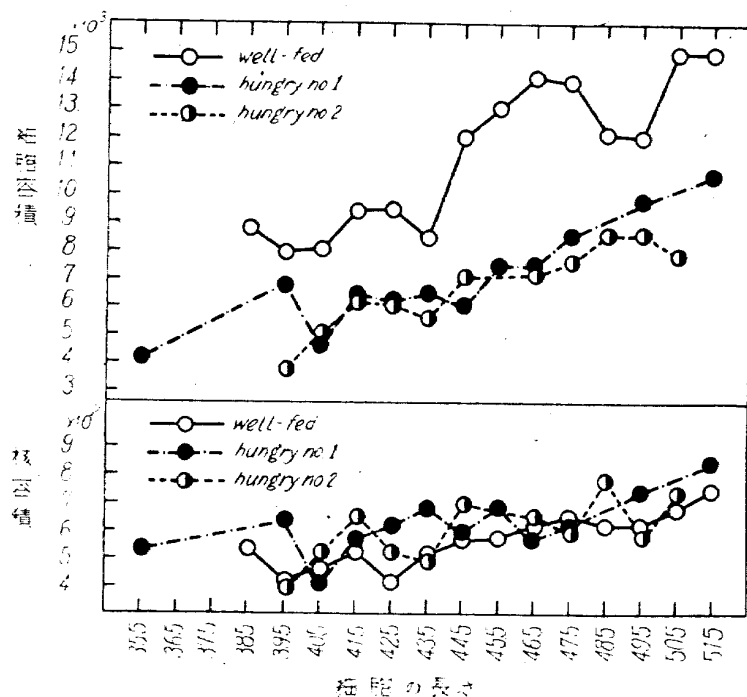
第 3 表

Strongylocentrotus lividus の割球の核及び細胞容積に及ぼす溫度の影響。15—16°C に於ける核及び細胞質容積を夫々1としそれと比較した實驗區の核及び細胞質比容積を示す。高溫區, 低溫區共に核は細胞質に比して著しく影響を受けてゐる。ERDMANN (1909) の資料に據る。

發 生 時 期	10°C		15—16°C	20°C	
	核 容 積	細胞 容 積	核及細胞容積	核 容 積	細胞 容 積
2 細胞 期	1.23	1.06	1	0.86	0.99
4 " "	1.01	1.19	1	0.96	0.97
8 " "	1.14	1.18	1	1.08	0.91
16 " "	1.45	1.06	1	0.85	0.74
32 " "	1.61	1.26	1	0.68	0.71
64—132 " "	2.15	1.65	1	0.35	0.71
胞 胚 期 I	4.46	1.78	1	0.26	0.60
同 上 II	7.16	2.85	1	0.36	0.79
囊 胚 期 I	3.25	1.92	1	0.45	0.67
同 上 II	2.51	1.49	1	0.63	0.66
ブルテウス幼生	1.61	2.23	1	0.54	0.79
	2.51	1.56	1	0.64	0.78
	(1.61: 1.00)			(0.82: 1.00)	

c) 栄養状態特に核酸の合成と核細胞質比

Paramecium での私の実験によると飢餓は著しく核細胞質比を増加せしめ、飽食は反対に減少せしめる。これを核と細胞質の容積に就いて比較してみると、核容積は変化せず唯細胞質のみが増減して比の減少又は増加が起つた事が分る (第 5 図)。短期間の栄養の過不足は直接細胞質に影響を與へるが、核質には



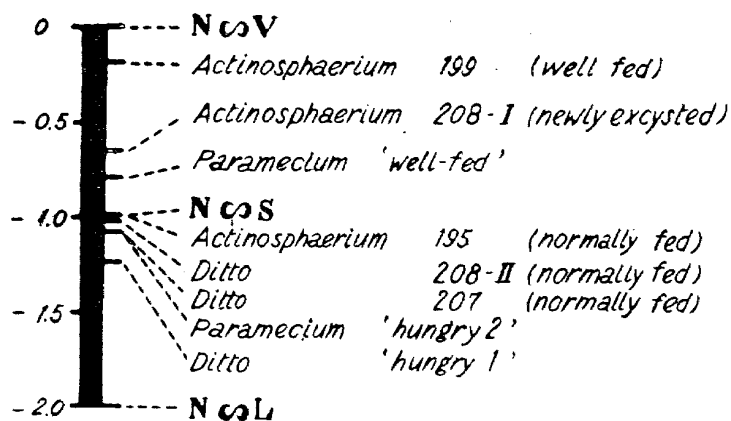
第 5 圖

の値が殆んど変化しない事が知られてゐる。この點で化學的核細胞質比は細胞學的核細胞質比と多少異なる結果を與へてゐるがその原因が單に細胞中の水分のみに歸せられるか否かは明かでない。かくして核細胞質比の研究は核酸の合成、細胞内貯藏物質などの栄養生理學上の基本問題にも何等かの寄與を爲し得る可能性を示してゐる。

尙、核細胞質比の變化が温度ではより多く核容積の變化に基き、栄養分ではより多く細胞質容積の變化に基く事は興味ある點である。

d) 核細胞質比の双曲線式で表はされた細胞の生理状態

既に述べた如く SINNOTT 及び TROMBETTA (1936), TROMBETTA (1939) は多數の植物細胞



第 6 圖

細胞質に影響を與へるが、核質には少くともその容積に關しては二次的にしか作用しない。この結果は食物は、先づ細胞質に同化されるので核酸の合成は直接的には行はれぬ事、及び異化作用に於ては先づ細胞質が用ひられて核質は著しい變化を受けぬ事を示してゐる。事實動物に核酸を多く含んだ食物を與へても体内のプリン鹽基が直ぐには増加しない事が分つてゐる (TRUSZKOWSKI 1926, 1927, DMOCHOWSKI 1928 a, b)。

一方化學的核細胞質比では、生物を飢餓又は飽食の状態に置いてもその期間が長期に渡らぬ限り比

で核容積 (y) と細胞容積 (x) との關係を $y = bx^k$ で表はし、 k は多くの場合 $2/3$ 即ち 0.67 の附近にあり、従つて核容積は原則として細胞表面積に比例する事を示した。私は *Actinosphaerium* 及び *Paramecium* に於ける測定結果より、核細胞質比を $y = cL^{-2}$ なる双曲線式で表はし、 -2 即ち核細胞質比指數が細胞の生理状態と關係ある事を見出した

(第6圖)。即ち、圖に見る如く指數は何れも0と-2との間に在り、正常の營養狀態のものでは略-1に近く、飽食及び新に發芽せるものでは-1よりも大きく、飢餓のものでは-1よりも小さい。一般的に云つて指數は同化作用の盛んな時は $0 > -\alpha > -1$, 異化作用の盛んな時は $-1 > -\alpha > -2$, 而して同化異化兩作用の平衡狀態では $-\alpha = -1$ である。若しこの關係が更に多くの場合に就て確かめられるならば、核細胞質比の持つ細胞生理學的意義は一層明確になるであらう。

e) 核細胞質比, 細胞表面容積比及び基礎代謝量間の並行現象

細胞の容積に對する比表面積が細胞の生理に重要な關係を持つ事は古くより知られてゐる。M. HARTMANN (1924, 1928) は *Gonium* と *Amoeba* に於て、亦特に SCHMALHAUSEN 及び BORDZILOWSKAJA (1930) は或種の細菌及び酵母に於て、この比表面積が細胞の達し得る大きさを決定する限定要因である事を實驗的に明確にした。一般に球形又は橢圓體の細胞ではその表面積と容積との比, 所謂表面容積比は細胞の直徑又は長さに逆比例するが、核細胞質比も同様に直徑又は長さに逆比例する所から、私は *Actinosphaerium* に就て先の論文 (1940 b) でこれらの關係を次の模式で示した (k_1, k_2, k_3 は常數)。

$$\frac{1}{\text{細胞直徑}} = \frac{\text{核容積}}{k_1 \cdot \text{細胞容積}} = \frac{\text{細胞表面積}}{k_2 \cdot \text{細胞容積}} = \frac{\text{外質容積}}{k_3 \cdot \text{内質容積}}$$

この式は核が細胞表面積に比例して、細胞の呼吸、物質の交換等表面積に關係のある作用に密接に結びついてゐる事を暗示する。

一方、カロリーを單位として測つた動物の基礎代謝量は MEEH の式で計算された動物體表面積に比例し體重には比例しない、即ち、 $S = KW^{2/3}$, 茲に S は表面積, W は體重, K は常數である。而して PÜTTER (1911), KRÜGER (1940) 等によれば、魚類や *Ascaris* の酸素消費量は同様に MEEH の式で求められた表面積によく比例し體重には比例しない。然るに上に述べた如く核細胞質比は細胞の直徑に逆比例して、核容積は細胞表面積に比例する故、 $N = K_1 \cdot P^{2/3}$ の關係にある (N 核容積, P 細胞容積, K_1 常數)。即ち基礎代謝量の場合の式と全く同じ關係にある。これらを組合せると次の新しい模式が可能である。(註3)

$$C_1 \cdot \frac{\text{核容積}}{\text{細胞表面積}} = C_2 \cdot \frac{\text{動物酸素消費量}}{\text{動物體表面積}} = C_3 \cdot \frac{\text{基礎代謝量}}{\text{動物體表面積}}$$

かくして今日迄の所正確な數值的資料は無いにせよ、WAHRBURG 其他の學者によつて調べられ、又一般に廣く信じられてゐる如く、核が細胞の合成的作用の中樞であり且つ細胞の呼吸作用と深い關係にあるものとすれば、正常の成長の間核が細胞の一定單位表面積に比例して、そこを通して交換される一定量の酸素や他の營養物質を供給されるといふ事は極めて自然の事のやうに思はれる。かくして、核細胞質比の研究は核の生理學への發展の楔機をもその中に包含着してゐるのである。

文 獻

本文に於て引用した文獻は總て拙著 “Studies on the nucleo-plasmic ratio I General problems with special reference to the ratio in the Protozoa” (Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B, 1943, 印刷中) に譲る。

附 圖 説 明

第1圖 *Strongyloentrotus lividus* の割球に於ける核細胞質比の増加が一般組織細胞に於けると同様の双曲線式で表はされる事を示す。割球の直径は起點より右に減少する故、核細胞質比の指數が負となる點に注意。Erdmann (1909) の資料に基く。

第2圖 原蟲又は一般組織細胞の一世代中に於ける核細胞質比の變化を示す模式圖。比は 10^{-2} 位で變動す。詳しい説明は本文中に在り。

第3圖 雞胚に於ける化學的核細胞質比が、發生日數を變數として含む双曲線式によつて表はされる事を示す。LeBreton 及び Schaeffer (1923) の資料を Needham (1931) より引用。

第4圖 後生動物の個體發生中に於ける核細胞質比の變化を示す模式圖。分割中比は 10^{-3} 位より 10^{-1} 位迄増加し、胚の後期發生期に入つて 10^{-2} 位に止る。詳しい説明は本文中に在り。

第5圖 *Paramecium caudatum* に於ける飽食及び飢餓實驗。細胞容積は著しく變化せるも、核容積は何等増減せず。核は培液中の食物の多少と直接關係して變化せぬ事が分る。

第6圖 *Actinosphaerium* 及び *Paramecium* に於ける核細胞質比指數の値と生物の生理狀態とを示す模式尺。左側 0—2 は指數の値、右側の太字はその指數に對する細胞の理論的に在るべき狀態で、 N は核容積、 V は細胞容積、 S は細胞表面積、 L は細胞直径又は長さ、 ∞ は比例關係を示す。

追 記

註 1 植物細胞と動物細胞とで、核細胞質比が前者で稍小さいのは、主にその豊富な細胞液の存在に基く。動物でも *Noctiluca* の如く細胞液の多いものでは比は著しく小さい。「核細胞質比の研究第2報」参照 (Cytologia 印刷中)

註 2 核細胞質比指數の値と細胞の生理狀態との間の同様の關係は纖毛蟲 *Glaucocoma* の飽食、飢餓及び被囊せるものにつき更に確かめられた。「同上 第3報」参照 (Cytologia に發表の豫定)

註 3 動物の炭酸ガス排出量も亦體表面積に比例する (ミミズ)。それ故模式に次の一項を加へ得る。

..... = $C_1 \frac{\text{動物炭酸ガス排出量}}{\text{動物體表面積}}$ 。『同上 第1報』参照