

多核緑藻の栄養細胞における
核分裂の形態学的研究

No. 04640639

平成4～5年度科学研究費補助金（一般研究C）研究成果報告書

平成6年3月

研究代表者 小川 茂
（上越教育大学学校教育学部）

は し が き

細胞分裂の微細構造的特徴が緑藻類の類縁をさぐるための重要な形質であることが認識されてから、ほぼ20年が経過する。この間、細胞分裂に関して多くの微細構造的研究が行われ、多量の情報が蓄積されてきた。そして、それら細胞分裂に関する微細構造的情報が従来の緑藻類の分類とは本質的に異なる、全く新しい分類を構築するために大きく寄与してきた。

緑藻には、核分裂に細胞質分裂が伴わないために多核細胞体制をとる、いわゆる多核緑藻が知られている。分類学的に多くの未解決の問題をもつ、アオサ綱に属する多核緑藻（ミル目、シオグサ目、ミドリゲ目、カサノリ目、イワツタ目、アクロシフォニア目）では、栄養細胞が一般に大型で、同一細胞内、あるいは細胞の特定領域に含まれる核が高頻度で分裂する例があまり知られていない。そのため、核分裂の全過程を電子顕微鏡的に明らかにすることが困難であり、類縁を探るために必要な形質の一つである核分裂に関する微細構造的研究は殆ど行われていない。

本研究は、アオサ綱のなかでも栄養細胞の核分裂に関して未だに報告例のない、ミドリゲ目とミル目の種について、その核分裂の微細構造的特徴を明らかにすることを目的に行われた。本研究では単種培養が可能であったマガタマモ（ミドリゲ目）とハネモ（ミル目）を材料とした。

尚、本研究の研究組織、研究経費、および研究発表は次頁のようである。

研究組織

研究代表者 小川 茂 (上越教育大学学校教育学部助教授)

研究経費

平成4年度	1、100千円
平成5年度	500千円
計	1、600千円

研究発表

(1) 学会誌等

Itagaki, T. and Ogawa, S. 1994. Mitosis in the coenocytic green alga Boergesenia forbesii (Harvey) Feldmann (Siphonocladales, Ulvophyceae). Journal of Plant Research 107巻1号 (印刷中)

(2) 口頭発表

板垣友子, 小川 茂: 多核緑藻マガタマモの核分裂。日本植物学会第56回大会(東京)1991年9月。

多核緑藻の栄養細胞における 核分裂の形態学的研究

目次

I	緒言	1
II	材料と方法	2
III	結果と考察	3
	A マガタマモの核分裂	3
	B ハネモの核分裂	6
IV	摘要	9
V	謝辞	9
VI	引用文献	10
VII	図表説明	14

I 緒言

緑藻は、(1)真核細胞体制をとり、(2)多細胞の生殖器官を形成せず、(3)デンプンを光合成同化産物として形成し、(4)光合成色素としてクロロフィルaとbとを含む一群の植物で、現在、約7,000種が知られている。生活史や体制が著しく多様であるこの緑藻には、一つの細胞内に多数の核をもつ、いわゆる多核細胞体制をとり、他の緑藻とどのような類縁関係にあるのか十分に明らかにされていないグループがある(Pickett-Heaps 1975)。この多核緑藻では、栄養成長期には核分裂のみが行われ、細胞質分裂を伴わない。

細胞分裂は、核の遺伝情報と細胞小器官とを母細胞から娘細胞へと伝達するための重要な現象である。この生命活動の基本現象である細胞分裂における微小管や核の挙動、核の微細構造の比較研究は、遊走細胞の鞭毛基部装置の比較形態学的研究と共に、緑藻内での、あるいは緑藻と他の緑色植物との類縁関係を探るために、多くの重要な情報を提供することが示されてきた(Pickett-Heaps and Marchant 1972; Pickett-Heaps 1975; Stewart and Mattox 1975; Mattox and Stewart 1984; Hoek *et al.* 1988)。多核緑藻の栄養細胞は一般に大型であり、*Valonia ventricosa* (La Claire 1982)等の一部の種を除いて、栄養生長期に核分裂が高頻度で見られる例が殆ど知られていない。そのため、類縁関係を探るうえで重要な情報を提供することが予想される核分裂の微細構造的な研究は少なく(Sluijman 1989)、また、あっても断片的である(Mughal and Godward 1973)。

同じ多核緑藻内での、あるいは多核緑藻と他の緑藻との類縁を明らかにするためには、まず、多くの種において、核分裂の過程を詳細に研究することが必要であると思われる。本研究では、多核緑藻のなかでも特に研究のなされていないミドリゲ目およびミル目の種を材料として、その核分裂過程における核の微細構造的な特徴を明らかにすることを目的とした。

II 材料と方法

材料

ミドリゲ目およびミル目の数種を用いて単種培養を試みたところ、ミドリゲ目のマガタマモ、*Boergesenia forbesii* (Harvey) Feldmann (Fig. 1)、とミル目のハネモ、*Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Ag. (Fig. 2)、を単種培養することができた。マガタマモは沖縄県西表島の珊瑚礁から、またハネモは宮城県宮戸島の岩場からそれぞれ採集した。

単種培養

マガタマモの場合は、先ず、Enomoto and Hirose (1972)の方法に従い、栄養藻体に針を刺して多数の細胞質小球体（不動胞子）を形成させた。それら不動胞子を母細胞から取り出し、滅菌した海水に移して発芽させ、単種培養系を確立した。ハネモの場合は、藻体表面に活性炭を付着させ、1%寒天中を数度にわたりひきまわして藻体表面に付着した珪藻等を取り除き、単種培養系を確立した。藻体は、滅菌した人工海水（Provasoli 1968）を用い、25°C、12時間明期（白色蛍光灯、3,000-4,000ルクス）-12時間暗期の条件下で培養した。

核分裂の蛍光顕微鏡観察

核分裂の過程は、DNAに特異的な蛍光色素4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI)で染色し、蛍光顕微鏡で観察した。栄養細胞を2%グルタルアルデヒド（0.1Mリン酸緩衝液で希釈、pH7.6）で20-30分間固定し、リン酸緩衝液で洗浄した後、DAPI（0.1 μ g/mlの濃度で0.1Mリン酸緩衝液に溶解）で30分間染色した。染色した藻体は、DAPI染色液で包埋して蛍光顕微鏡（ニコンXF-EFD、UVフィルターセット）で観察した。

電子顕微鏡試料の作成および観察

栄養藻体を2%グルタルアルデヒド（人工海水で希釈、pH8.0）で、

20°C、90分間前固定し、人工海水でよく洗浄した。次に1%四酸化オスミウム（人工海水で希釈、pH8.0）で一晩後固定し、エタノールシリーズで脱水した後、低粘性エポキシ樹脂（Spurr 1969）に包埋した。超薄切片は酢酸ウランとクエン酸鉛で二重染色をした後、電子顕微鏡（日本電子JEM-2000EX、加速電圧80kV）で観察した。

アフイディコリン処理

ハネモの栄養藻体（配偶体）の分裂指数を上昇させるため、アフイディコリン処理を行った。Mizutani *et al.* (1993)の方法に従って、アフイディコリンを、先ず5 mg/mlの濃度でジメチルスルフォキシドに溶かし、その後、海水で希釈して最終濃度を5 μ g/mlとして使用した。

III 結果と考察

A マガタマモの核分裂

栄養細胞をDAPI染色して蛍光顕微鏡で観察すると、細胞内には多数の核がみられた。核はほぼ等間隔で細胞内に分布していた。

核分裂の微細構造的特徴を明らかにするためには、多数の分裂核を含む栄養細胞を用いる必要がある。そこで、マガタマモでは核分裂が高頻度でみられる時間帯があるのかどうか、同一細胞内に分裂核を高頻度で含む領域があるのかどうか、を調べた。不動胞子が発芽して成熟藻体（細胞長2-3cm）となるまでの、様々な大きさの栄養細胞をもちいて、分裂核をもつ細胞の出現頻度を調べた。その結果、細胞長3mm程の細胞で分裂核をもつ細胞の出現頻度が最も高く、また、分裂指数は明期開始時に高いことがわかった。分裂核を含む成熟細胞では、分裂核は集まって細胞内にみられた。この分裂核の集合領域（分裂核領域）の大きさや形は様々で、同一細胞内に1-数箇所出現した。また、これら分裂核領域は、ほぼランダムに細胞内に出現した。分裂核領域においては、様々なステージの分裂核がみられ、

核は厳密に同調的に分裂してはいなかった。細胞長3mm程の細胞では、時に、細胞内に含まれる殆どの核が分裂していた。このような細胞を試料として、核分裂の過程を電子顕微鏡で観察した。

中間期の核は、直径約6 μ m、ほぼ球状で、一つの核小体を含んでいた (Fig. 3)。クロマチンは凝縮しており (Fig. 4)、核の近傍には二つの中心小体が位置していた (Fig. 5)。

核分裂前期の核内には染色体が現れ、核はやや膨潤するように観察された (Fig. 6)。分裂前中期の核は、極がやや突出していた。極には微小管が集束し、極付近には二つの中心小体が位置していた。核内には核小体がみられた (Fig. 7)。

核分裂中期になると、核の両極は突出し、染色体は赤道面に配列した (Fig. 8)。両極にはそれぞれ中心小体が位置し、極付近の核膜は閉じたままであった (Fig. 9)。中心小体周辺には微小管がみられたが、微小管形成中心は観察できなかった。核内には核小体が観察され、染色体上には明瞭な動原体がみられた (Fig. 10)。

核分裂後期の核では、染色体は両極へ非同調的に移動した (Fig. 11)。核の両極には中心小体が位置しており、極の核膜は閉じていた (Fig. 12)。核は分裂方向に伸長し、両極の距離は徐々に増加した (Fig. 13)。核内には核小体が残存していた (Fig. 14)。

核分裂終期になると核はその赤道部がくぼみ、垂鈴形となった (Figs. 15, 16)。終期中間紡錘体は徐々に伸び、両娘核は互いに引き離された。終期中間紡錘体には、分裂軸と平行に多数の微小管が配列し、両極には中心小体が位置していた。終期中間紡錘体は10-15 μ mの長さとなり、続いて両核は回転するように観察された (Figs. 17, 18)。終期中間紡錘体は、最終的に両核から切り離された。

今回の観察から、マガタマモでは比較的若い藻体で核分裂が高い頻度でみられた。これはSingh and Chowdary (1975)の観察結果を支持する。また、Singh and Chowdary (1975)により指摘されているように、核分裂に厳密な同調性は認められなかった。

アオサ綱に属する多核緑藻では、分裂核の核膜は一般に閉鎖型であることが知られている (Acrosiphonia spinescens, Hudson and Waaland 1974; Bryopsis hypnoides, Burr and West 1970; Batophora oerstedii, Liddle et al. 1976; Caulerpa brachypus, Hori 1981; Cladophora fracta, Mughal and Godward 1973; C. glomerata, McDonald and Pickett-Heaps 1976; C. flexuosa, Scott and Bullock 1976; Dictyosphaeria cavernosa, Hori and Enomoto 1978a; Urospora neglecta, Lokhorst and Star 1983; Valonia ventricosa, Hori and Enomoto 1978b)。しかし、Urospora wormskioldiiとAcetabularia mediterraneaは例外的である。前者においては、核分裂のあいだ核膜はしばしばある程度崩壊する (Lokhorst and Star 1983)。また、後者においては、核膜は、シスト形成に伴う核分裂の場合は閉じた状態であるが (Woodcock and Miller 1973)、二次核の形成期においては断片化する (Berger et al. 1975)。マガタマモの分裂核は閉鎖型であった。アクロシフォニア目の種では、核分裂中期と後期の間、各々の極の核膜は開放部 (“窓”) を形成することが知られているが (Hudson and Waaland 1974; Lokhorst and Star 1983)、マガタマモでは “窓” は認められなかった。

上述したアオサ綱に属する多核緑藻では、Caulerpa brachypus (Hori 1981)とBatophora oerstedii (Liddle et al. 1976)を除いて、分裂核の両極に中心小体が位置することが報告されている。マガタマモでも分裂核の両極に中心小体が位置していた。

ミドリゲ目とシオグサ目の種では、現在まで報告されている限り、染色体上に明瞭な動原体が形成され、分裂後期における染色体の分離は非同調的に進行する (McDonald and Pickett-Heaps 1976; Scott and Bullock 1976; Hori and Enomoto 1978a, 1978b)。マガタマモでも同様に、染色体上に明瞭な動原体が形成され、染色体は非同調的に分離した。

マガタマモの中間期の核は核小体を一つ有していた。核小体は核分裂前期にやや不明瞭となるが、核分裂期をつうじて核内に存在した。このような、核小体が核分裂期をつうじて核内に残存する特徴

はシオグサ目の数種でも知られている(Mughal and Godward 1973; McDonald and Pickett-Heaps 1976; Scott and Bullock 1976)。

Hoek(1984)とO'Kelly and Floyd(1984)は、ミドリゲ目とシオグサ目は、従来から重要な分類形質として考えられてきた遊走細胞の鞭毛基部微細構造、細胞壁の構造と構成壁物質の組成、生活史、等で著しい類似性が認められることから、両目を単一の目としてまとめるべきであると提案している。Fig. 19に示すように、マガタマモの核分裂は次のような微細構造的特徴がみられた。(1)閉鎖型核分裂で、分裂中期—後期に極付近の核膜は開放部をもたない。(2)染色体上に明瞭な動原体がみられる。(3)分裂核の両極には中心小体が位置する。(4)染色体の分離は非同調的である。(5)分裂核内には核小体が残存する。これら核分裂の微細構造的特徴はミドリゲ目の種のみならずシオグサ目の種の核分裂の微細構造を特徴づけるものである。このことは、核分裂の微細構造という点からみても、ミドリゲ目とシオグサ目は近い類縁関係にあることを示唆する。最近、Zechman *et al.*(1990)は、核にコードされたrRNAの塩基配列の分岐論的解析に基づいて、両者の高い類縁性を支持している。

B ハネモの核分裂

ハネモの栄養細胞内には、多数の核がほぼランダムに細胞内に分布していた。核分裂の頻度は、暗期開始時にやや上昇する傾向はみられたが、一日を通じて核は分裂しており、分裂指数は約3であった。分裂核は細胞内の特定領域に特に高頻度で出現することはなく、細胞全体に現れた。核は細胞の長軸に対してはほぼランダムに分裂する傾向を示したが、細胞表面に対してはほぼ平行に分裂した。

通常の培養条件下では分裂指数が低いため、核分裂の全ステージを電子顕微鏡により詳細に観察することは困難であった。アフィディコリン(濃度5 $\mu\text{g/ml}$)で二日間処理をした後、アフィディコリンを含まない培養液にうつして9時間程経過した藻体では、藻体全体にわたって、比較的高い頻度で核分裂がみられた。分裂指数は、

処理停止後9時間目に約20にまで達した。このような藻体を用いて電子顕微鏡試料を作成し、核分裂の過程を観察した。

中間期の核は球状あるいは楕円体状で、一つあるいは二つ核小体を含んでいた(Figs. 20a, 21)。観察した限り、中間期の核の周辺には中心小体は認められなかった。

核分裂前期の核には、染色体が現れた(Figs. 20b, 22)。前中期になると核の両極が突出するために核は紡錘形となった(Fig. 23)。染色体上には明瞭な動原体は認められず、また、微小管が集束する極付近には中心小体はみられなかった(Figs. 24, 25)。核内には核小体が認められた(Fig. 23)。

分裂中期の核では染色体は赤道面にほぼ一列に配列した(Fig. 20c)。極付近の核膜は閉じており、開放部(窓)はみられなかった(Fig. 26)。また、両極に中心小体は認められなかった(Fig. 27)。

核分裂後期の染色体の分離は、ほぼ同調的に進行した(Fig. 20d)。両極の核膜は閉じており、極に中心小体は観察されなかった。

核分裂終期の核では終期中間紡錘体が発達し、両娘核は引き離されて垂鈴形となった(Fig. 28)。核膜は閉じており、極に中心小体はみられなかった。

既に述べたように、Urospora wormskioldiiとAcetabularia mediterraneaを除いて、アオサ綱に属する多核緑藻では、分裂核の核膜は一般に閉じている。ハネモでも分裂核の核膜は閉じていた。アクロシフォニア目の種では、核分裂中期と後期の間、両極の核膜は開放部(窓)を形成することが知られているが(Hudson and Waaland 1974; Lokhorst and Star 1983)、ハネモでは”窓”は認められなかった。

アオサ綱に属する多核緑藻のうち、イワツタ目のCaulerpa brachypus(Hori 1981)とカサノリ目のBatophora oerstedii(Liddle et al. 1976)では分裂核の両極に中心小体が付着しないことが知られている。今回観察した限り、ハネモでも分裂核の極に中心小体は観察できなかった。

ハネモでは、染色体に明瞭な動原体は認められなかった。また、核分裂後期に染色体は同調的に分離した。これらの特徴はアオサ綱に属する多核緑藻のうち、シオグサ目、ミドリゲ目に属する種ではみられず、アクロシフォニア目、イワツタ目、カサノリ目の種で見られるものである。

ハネモ *B. plumosa* の分裂核内にはしばしば核小体が認められた。このような核小体が分裂核内に残存することは、同じハネモの *B. hypnoides* でも報告されている (Burr and West 1970)。分裂核内に核小体が残存する現象はシオグサ目とミドリゲ目に属する種でも知られている。

ハネモの核分裂の微細構造的特徴は次のようであった。(1) 核膜は分裂期間中閉じた、いわゆる閉鎖型核分裂である。(2) 分裂核の極に中心小体が付着しない。(3) 染色体上に明瞭な動原体がみられない。(4) 分裂後期の染色体の分離は同調的に行われる。これらの諸特徴はイワツタ目とカサノリ目に属する種の核分裂においてもみられるものである。核分裂の微細構造的特徴という観点からみると、ミル目のハネモはイワツタ目とカサノリ目に属する種と高い類似性を示す。

Burr and West (1970) は *B. hypnoides* の配偶子形成過程における核分裂では、分裂核の極に中心小体が付着すると報告している。しかし、今回の *B. plumosa* での観察では、分裂核の極に中心小体は認められなかった。シオグサ目に属する *Cladophora glomerata* では栄養生長期の核分裂と生殖細胞形成期のそれは、光学顕微鏡レベルではあるが、異なることが知られている (List 1930)。*B. hypnoides* と *B. plumosa* の核分裂における中心小体の有無は、種の違いを反映している可能性は否定できないけれども、生活史のなかでの栄養生長期と配偶子形成期という相違を反映している可能性は充分に考えられる。この点は今後、検討すべきものと思われる。

IV 摘要

緑藻アオサ綱の多核緑藻マガタマモ (*Boergesenia forbesii*、ミドリゲ目) とハネモ (*Bryopsis plumosa*、ミル目) の栄養生長を行っている藻体における核分裂を、それぞれ電子顕微鏡で観察した。

マガタマモの分裂核は次のような微細構造的特徴を示した。(1) 核分裂の様式は、核膜が核分裂の間中保持される閉鎖型核分裂であり、極に開放部は形成されない。(2) 分裂核の両極に中心小体が付着する。(3) 核小体は分裂核内に残存する。(4) 染色体上に明瞭な動原体が認められる。(5) 核分裂後期の染色体の分離は非同調的である。これらの観察結果は、シオグサ目とミドリゲ目を統合して単一の目として扱うとする、最近の見解を支持するものである。

ハネモの分裂核は次のような微細構造的特徴を示した。(1) 核分裂は閉鎖型核分裂様式であり、極に開放部は形成されない。(2) 分裂核の極には中心小体は認められない。(3) 染色体に明瞭な動原体は見られない。(4) 分裂後期の染色体の分離は同調的である。(5) 分裂核内に核小体の一部残存する。これら分裂核の微細構造的特徴は、イワヅタ目およびカサノリ目の分裂核のそれと類似するものである。

V 謝辞

本研究を行うにあたり、有益な御助言をいただいた和田俊司博士 (共立女子大学教授) に深く感謝します。また、研究に協力いただいた板垣友子、小林繁美、大上潤子、高岡順子、小川喜久枝の各氏に謝意を表します。

VI 引 用 文 献

- Berger, S., Herth, W., Franke, W.W., Falk, H., Spring, H. and Schweiger, H.G. 1975. Morphology of the nucleocytoplasmic interactions during the development of Acetabularia cells. II. The generative phase. *Protoplasma* 84: 223-256.
- Burr, F.A. and West, J.A. 1970. Light and electron microscope observations on the vegetative and reproductive structures of Bryopsis hypnoides. *Phycologia* 9: 17-37.
- Enomoto, S. and Hirose, H. 1972. Culture studies on artificially induced aplanospores and their development in the marine alga Boergesenia forbesii (Harvey) Feldmann (Chlorophyceae, Siphonocladales). *Phycologia* 11: 119-122.
- Hoek, C. van den. 1984. The systematics of the Cladophorales. In D.E.G. Irvine and D.M. John, ed., Systematics of the Green Algae, Academic Press, London, pp.157-178.
- Hoek, C. van den, Stam, W.T. and Olsen, J.L. 1988. The emergence of a new chlorophytan system, and Dr. Kornmann's contribution thereto. *Helgoländer Meeresunters.* 42: 339-383.
- Hori, T. 1981. Ultrastructural studies on nuclear division during gametogenesis in Caulerpa (Chlorophyceae). *Jpn. J. Phycol.* 29: 163-170.
- Hori, T. and Enomoto, S. 1978a. Developmental cytology of Dictyosphaeria cavernosa. II. Nuclear division during zooid formation. *Bot. Mar.* 21: 477-481.
- Hori, T. and Enomoto, S. 1978b. Electron microscope observations on the nuclear division in Valonia ventricosa (Chlorophyceae, Siphonocladales). *Phycologia* 17: 133-142.

- Hudson, P.R. and Waaland, J.R. 1974. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga Acrosiphonia. J. Cell Biol. 62: 274-294.
- Ishizawa, K., Enomoto, S. and Wada, S. 1979. Germination and photo-induction of polarity in the spherical cells regenerated from protoplasm fragments of Boergesenia forbesii. Bot. Mag. Tokyo 92: 173-186.
- La Claire, J.W., II. 1982. Cytomorphological aspects of wound healing in selected Siphonocladales (Chlorophyceae). J. Phycol. 18: 379-384.
- Liddle, L., Berger, S. and Schweiger, H.-G. 1976. Ultrastructure during development of the nucleus of Batophora oerstedii (Chlorophyta; Dasycladaceae). J. Phycol. 12: 261-272.
- List, H. 1930. Die Entwicklungsgeschichte von Cladophora glomerata Kützing. Arch. Protistenk. 72: 453-481.
- Lokhorst, G.M. and Star, W. 1983. Fine structure of mitosis and cytokinesis in Urospora (Acrosiphoniales, Chlorophyta). Protoplasma 117: 142-153.
- Mattox, K.R. and Stewart, K.D. 1984. Classification of the green algae: A concept based on comparative cytology. In D.E.G. Irvine and D.M. John, ed., Systematics of the Green Algae, Academic Press, London, pp.29-72.
- McDonald, K.L. and Pickett-Heaps, J.D. 1976. Ultrastructure and differentiation in Cladophora glomerata. I. Cell division. Amer. J. Bot. 63: 592-601.
- Mizutani, T., Katsuta, J. and Shibaoka, H. 1993. Nuclear-cycle dependence of the development of the preprophase band in tobacco BY-2 cells. Plant Cell Physiol. 34: 215-219.

- Mughal, S. and Godward, M.B.E. 1973. Kinetochore and microtubules in two members of Chlorophyceae, Cladophora fracta and Spirogyra majuscula. *Chromosoma* 44: 213-229.
- O'Kelly, C.J. and Floyd, G.L. 1984. Correlations among patterns of sporangial structure and development, life histories, and ultrastructural features in the Ulvophyceae. In D.E.G. Irvine and D.M. John, ed., *Systematics of the Green Algae*, Academic Press, London, pp.121-156.
- Pickett-Heaps, J.D. 1975. *Green Algae: Structure, Reproduction and Evolution in Selected Genera*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Pickett-Heaps, J.D. and Marchant, H.J. 1972. The phylogeny of the green algae: A new proposal. *Cytobios* 6: 255-264.
- Provasoli, L. 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae. In A. Watanabe and A. Hattori ed., *Cultures and Collections of Algae*. Proc. U.S.-Japan Conf. Hakone, Sept. 1966. *Jpn. Soc. Plant Physiol.*, pp. 52-72.
- Puiseux-Dao, S. 1966. Siphonales and Siphonocladales. In M.B.E. Godward ed., *The Chromosomes of the Algae*, Edward Arnold, London, pp.52-72.
- Scott, J.L. and Bullock, K.W. 1976. Ultrastructure of cell division in Cladophora: Pregametangial cell division in the haploid generation of Cladophora flexuosa. *Can. J. Bot.* 54: 1546-1560.
- Singh, S.J. and Chowdary, Y.B.K. 1975. Cytological observations on the material of Boergesenia forbesii (Harvey) Feldmann from the south and west coast of India. *Hydrobiologia* 47: 469-474.

- Sluiman, H.J. 1989. The green algal class Ulvophyceae: An ultrastructural survey and classification. *Crypt. Bot.* 1: 83-94.
- Spurr, A.R. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43.
- Stewart, K.D. and Mattox, K.R. 1975. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. *Bot. Rev.* 41: 104-135.
- Woodcock, C.L.F. and Miller, G.J. 1973. Ultrastructural features of the life cycle of Acetabularia mediterranea. I. Gametogenesis. *Protoplasma* 77: 313-329.
- Zechman, F.W., Theriot, E.C., Zimmer, E.A. and Chapman, R.L. 1990. Phylogeny of the Ulvophyceae (Chlorophyta): Cladistic analysis of nuclear-encoded rRNA sequence data. *J. Phycol.* 26: 700-710.

VII 図表説明

- Fig. 1 マガタマモの栄養藻体。
- Fig. 2 ハネモの栄養藻体（配偶体）。
- Fig. 3 マガタマモの中間期の核の光学顕微鏡像。核小体が一つみられる。×2,160。
- Fig. 4 マガタマモの中間期の核の電子顕微鏡像。中心小体（c）が核の近傍に位置する。核小体（nl）。×15,600。
- Fig. 5 マガタマモの中間期の核の電子顕微鏡像。中心小体が二つみられる（矢印）。×57,200。
- Fig. 6 マガタマモの分裂前期の核の光学顕微鏡像。×2,160。
- Fig. 7 マガタマモの分裂前中期の核の電子顕微鏡像。極に微小管が集束する。中心小体（c）、核小体（nl）。×16,400。
- Fig. 8 マガタマモの分裂中期の核の光学顕微鏡像。×2,160。
- Fig. 9 マガタマモの分裂中期の核の電子顕微鏡像。両極に中心小体（c）が一組ずつ位置する。極の核膜は閉じている。×20,800。
- Fig. 10 マガタマモの分裂中期の核の電子顕微鏡像。動原体（k）が明瞭にみられる。×31,900。
- Fig. 11 マガタマモの分裂後期の核の光学顕微鏡像。×2,160。
- Fig. 12 マガタマモの分裂後期の核の電子顕微鏡像。極付近の核膜は閉じている。中心小体（c）。×16,100。
- Fig. 13 マガタマモの分裂後期の核の光学顕微鏡像。×2,160。
- Fig. 14 マガタマモの分裂後期の核の電子顕微鏡像。両極に中心小体（c）が位置する。核小体（nl）。×13,200。
- Fig. 15 マガタマモの分裂終期の核の光学顕微鏡像。×2,160。
- Fig. 16 マガタマモの分裂終期の核の電子顕微鏡像。×10,600。
- Fig. 17 マガタマモの分裂終期の核の光学顕微鏡像。両娘核は捻れるように観察される。×2,160。
- Fig. 18 マガタマモの分裂終期の核の電子顕微鏡像。終期中間紡錘体が著しく伸長する。×8,100。
- Fig. 19 マガタマモの核分裂の模式図。

- Fig. 20 ハネモの核の光学顕微鏡像。a 中間期の核、b 分裂前期の核、c 分裂中期の核、d 分裂後期～終期の核。×1,500。
- Fig. 21 ハネモの中間期の核の電子顕微鏡像。核の周囲に中心小体は認められない。核小体 (n l)。×12,500。
- Fig. 22 ハネモの分裂前期の核の電子顕微鏡像。×21,800。
- Fig. 23 ハネモの分裂前中期の核の電子顕微鏡像。核の両極は突出する。×17,800。
- Fig. 24 ハネモの分裂前中期の核の中央付近の電子顕微鏡像。染色体上に動原体は認められない。×31,200。
- Fig. 25 ハネモの分裂前中期の核の極付近の電子顕微鏡像。微小管は極に集束する。極の核膜に開放部はみられない。×62,500。
- Fig. 26 ハネモの分裂中期の核の電子顕微鏡像。核小体 (n l) が残存する。×20,500。
- Fig. 27 ハネモの分裂中期の核の電子顕微鏡像。極付近の核膜に開放部は認められない。極に中心小体はみられない。×36,400。
- Fig. 28 ハネモの分裂終期の核の電子顕微鏡像。核は歪鈴形をしている。×22,100。





















