KOREAN JOURNAL OF ZOOLOGY
Vol. 26, No. 3, 193-202 (1983)

수정난내의 세포질의 재배치가 발생에 미치는 영향 : 양서류난의 역위와 난할양상의 관계

정 해 문·김 평 현·김 덕 희*
(서울대학교 사범대학 생물교육학과·*중앙대학교 문리과대학 생물학과)

Effects on the Development by Redistribution of the Egg Cytoplasm: Correlation between Inversion and Cleavage Pattern of the Amphibian Eggs.

Hae-Moon Chung, Pyeung-Hyeun Kim and Duk-Hee Kim
(Department of Biology Education, Seoul National University,
*Department of Biology, Chungang University)

(Received May 20, 1983)

SUMMARY

Inversion at variable time of the uncleaved eggs of *Rana nigromaculata* and *Rana dybowskii* was employed to study the mechanisms of early embryogenesis. The response to inversion varied between those two species.

If the eggs were inverted at early time it was possible to change the site of the first cleavage furrow of *Rana nigromaculata* - it appeared on the original vegetal hemisphere (OpG side). However, the first cleavage furrow of *Rana dybowskii* was not changed at all no matter what its inversin time was - it always appeared on the original animal hemisphere (G. side).

In the inverted *Rana nigromaculata* embryos the size of the blastomeres on the vegetal hemisphere was always smaller than those of animal hemisphere. On the contrary, the cleavage pattern of *Rana dybowskii* was not altered.

Results of the histological works for the inverted eggs suggest that the different responses to inversion might be caused by the fact that the extent to which the redistribution of the egg components such as cleavage nuclei and yolk platelets are different.

서 론

양서류의 난은 난자형성기간 (oogenesis) 동안 동물극과 식물극에 따라 극성 (polarity)을 형성한다. 동·식물반구의 극성은 난 표면의 색소분포로 쉽게 구별할 수 있는데 이는 동물반구가 식물반구에 비하여 멜라닌 색소가 짙게 분포하고 있기 때문이다. 색소의 극성외에

본 연구는 문교부 연구비 지원에 의하여 이루어진 것임

도 내부세포질의 분포 또한 극성을 나타낸다. 예를 들어, 크기가 작은 난황립은 동물반구에 분포하고 있는 반면 큰 난황립들은 식물반구에 보다 치밀하게 분포하고 있다. 그러나 내부세포질은 동·식물극을 잇는 축에 따라 방사상칭적으로 분포하고 있다. 이와 같은 사실은 축을 지나는 면을 잘라 조직화학적으로 검사할 경우 어느 위치에서도 물질의 분포가 동일하다는 사실로 미루어 알 수 있다 (Malacinski, 1983).

정자의 침입에 따라 난에는 피층반응 (cortical reaction)이 일어나게 되고, 그 결과 비중이 작은 동물반구는 중력의 반대 방향인 위쪽에, 비중이 큰 식물반구는 아래쪽에 위치하게 된다. 이어서 난의 활성화가 일어나 형태형성에 관한 중요한 변화를 가져오게 되며 이때 동·식물반구의 극성은 그대로 유지되지만 방사대칭은 좌우대칭으로 바뀌게 된다. 좌우대칭은 배·복축 극성 (dorsal/veral polarity)을 뜻하며 이로써 수정난의 발생양상과 형태형성의 방향이 정해진다. *Xenopus laevis*와 같은 무미양서류의 경우 정자침입점이 미래의 배측 (dorsal side)으로 되어 배·복축 극성결정에 중요한 역할을 담당한다 (Elinson, 1975). 한편 axolotl (*Ambystoma mexicanum*)과 같은 수 종의 유미양서류들은 제 1 분열전 표면의 색소분포에 변화를 일으켜 회색신월환 (gray crescent)이 나타나게 되고 이 부분이 미래의 배측 (dorsal side)이 된다 (Spemann, 1938; Palecek, *et al.*, 1979). 따라서 수정난 표면의 정자침입점과 회색신월환과 같은 marker의 위치에 따라 embryo의 전후좌우의 위치도 자연히 결정된다.

초기 발생양상을 연구하는 가장 직설적이고도 단순한 방법의 하나는 수정난을 중력에 대하여 새로운 방향으로 위치를 변경하여 발생시키는 일이다. 이러한 방법은 20 세기에 들어 서기 전부터 많은 학자들에 의하여 사용되어 왔다 (Born, 1884; Schrultze, 1894; Penners & Schlerp, 1928). 그들은 제 1 분열이 일어나기 전에 수정난을 중력에 대하여 90° 회전 또는 180°로 역위시켜 내부세포질의 재배치가 배·복축 극성 (좌우대칭)을 결정하는 메카니즘을 밝히고자 하였다. 그러나 이들 고전발생학자들이 얻은 결과들은 경우에 따라 명료하지 못하고 모순된 결론에 도달하는 경우가 많았다. 그 이유는 첫째, 실험재료로 사용한 종류의 다양화, 예를들어, monospermy의 무미 양서류와 polyspermy의 유미양서류의 계통적 차이를 무시한 점; 둘째, 비교적 적은 수의 난으로 결론을 유도한 점; 세째, 실험당시 수정난의 시간에 따른 차이 (수정에서 제 1 분열까지의 수정난의 상태)등에 주의를 두지 않았기 때문이다. 더구나 고전발생학자들의 회색신월환의 발생양상의 결정과 유도능력의 획득시기에 대한 연구는 Curtis (1962)와 Tompkins & Rodman (1971)의 피층설이 대두됨에 따라 상당히 위축되었다고 볼 수 있다. 그러나 배측결정요소와 신경관 유도능력이 회색신월환의 피층부위에 수정직후부터 존재한다는 피층설은 이식실험 (Malacinski *et al.*, 1980)과 수정난의 회전방법 (Scharf & Gehart, 1980; Chung & Malacinski, 1980)으로 완전히 부정되었다. 수정난의 단기간 90°회전은 미래의 배측부위가 본래의 예정지역이 아닌 회전시 중력의 반대방향에 위치하였던 새로운 부위에 임의로 결정되고, 또 이 지역이 낭배기에 원구배순부 (dorsal lip)로 되어 함입을 시작한다 (Chung & Malacinski, 1980, 1981; Kirschner *et al.*, 1980). 이와같은 결과들은 배·복축의 극성결정요소가 회색신월환부위의 피층에 고정되어 있는 것이 아니고 오히려 내부세포질의 분포에 따라 극성이 결정된다는 설 (Ancel & Vintemberger, 1949; Nieuwkoop, 1969)을 지지하고 있다.

한편 본 연구자가 수종의 무미·유미양서류를 대상으로 수정난을 180° 역위시킨 상태에서 발생시켜 본 결과 발생의 양상이 종류에 따라 크게 차이가 있음을 알 수 있었다 (Chung

& Malacinski, 1982, 1983). 즉 *Xenopus laevis*와 북미산 *Rana pipiens*와 같은 무미양서류의 역위난은 정상난과 마찬가지로 첫 분열이 중력의 방향으로 향한 (G side) 본래의 동물반구에서 중력의 반대방향 (OpG side)에 위치한 식물반구쪽으로 진행되었으나 axolotl의 역위난은 난할의 방향이 바뀌어 식물반구 (OpG side)에서 동물반구 (G side)쪽으로 진행되었다. 또한 난할의 양상도 axolotl과 *Xenopus*의 역위난은 완전히 바뀌어서 식물반구의 할구들이 동물반구의 것에 비하여 훨씬 작고 할강도 식물반구쪽으로 편재하나 *Rana pipiens*의 경우에는 난할의 양상에 거의 변화가 일어나지 않고 정상난 (control)의 것과 동일하였다. 그러나 난할의 양상이 완전히 바뀐 axolotl과 *Xenopus*의 경우에 낭배기에 이르면 발생이 중지됨이 관찰되었다. 위의 실험에서 제 1 난할면의 위치는 핵의 위치와 상관관계가 있음이 조직검사를 통하여 밝혀졌고 난할양상의 변화 유무도 역위에 대한 내부세포질의 이동정도에 따라 달라짐도 알게 되었다. 또 이들 역위난의 원구배순부의 유도능력과 외배엽의 발생능력도 이식실험을 통하여 조사한 바 있다. 그러나 무미양서류와 유미양서류난의 역위에 대한 반응의 차이가 내부세포질의 이동여하에 기인한다는 보다 확고한 결론에 도달하기 위하여 많은 종류를 대상으로 연구할 필요가 있으므로 이에 본 연구는 한국산 무미양서류인 참개구리 (*Rana nigromaculata*)와 산개구리 (*Rana dybowskii*)를 사용한 결과 몇가지 새로운 사실을 얻게되어 이를 보고함과 아울러 종전의 결과와 비교 논의하였다.

재료 및 방법

양서류의 수집 및 인공수정—본 연구에는 국내에 서식하는 무미양서류인 참개구리(*Rana nigromaculata*)와 산개구리(*Rana dybowskii*)가 실험재료로 사용되었다. 참개구리는 이른 봄 동면에서 깨어나 배란하기 전에 채집하였고 산개구리는 주로 동면중인 것을 채집하였다. 채집된 개구리는 암·수로 분리하여 4°~5°C에 보관하여 가동면 상태를 유지시켜 자연배란을 억제하였다.

인공적인 배란과 수정은 뇌하수체 현탁액을 암컷의 복강에 주사하여 알을 얻은 후 정충 현탁액을 뿌려주는 Hamburger (1960)의 방법을 따랐다.

수정난의 역위—수정난은 먼저 대부분의 한천층을 예리한 forceps으로 제거시킨 다음 잔여의 한천층을 다시 2.5% cystein-HCl용액으로 용해시킨 후 10% Steinberg 용액으로 3~4회 씻는다. 난의 역위는 20% Ficoll 용액 또는 4.5% 175 Bloom+1.8% 300 Bloom의 gelatin (Sigma)용액에서 행하였다 (Chung & Malacinski, 1982; Chung, 1982). Ficoll용액을 사용한 경우에는 Petri dish에 두른 clay를 깔고 그 위에 난의 크기만큼 홈을 만들어 홈 내에서 수정난을 역위시켰다. Gelatin용액은 높은 온도에서 녹여 pH 7.3으로 맞춘 후 사용한다. pH를 맞춘 gelatin용액은 25°C정도의 온도로 굳지않게 한 후 Petri dish에 붓고 알을 넣은 후 온도를 낮추어 (10°C) 굳힌 다음 Petri dish를 뒤집어 수정난을 180°역위시킨다.

본 연구에서는 역위가 초기발생에 미치는 영향을 조사하고자 크게 두가지 방향으로 연구를 수행하였다. 첫째는 역위에 따른 난할면의 위치와 난할양상을 조사하는 방향으로 이는 다시 역위를 시작하는 시기 (Time course)와 역위기간 (Duration)으로 나누어 조사하였다.

역위시기는 수정에서 제 1 분열까지를 1로 정하고 (T=1) 수정후 일정한 간격으로 난을 회

전시켜 (예, T=0.25, T=0.5) 제 1 분열이 일어날 때 난할이 시작되는 위치, 즉 원래의 동물반구 (G side) 혹은 중력의 반대쪽에 위치한 식물반구 (OpG side)에 일어나는 지를 조사한다. 역위기간의 조사는 T=0.5이전에 역위시기를 일정한 기간 (10분, 20분, 30분, 40분, 60분) 지속시킨 다음 다시 원상태로 되돌려 제 1 난할면의 위치를 조사한다.

난할의 양상은 수정난을 역위시킨 상태에서 계속 발생시켜 상실기 (morula stage) 또는 포배초기 (early blastula stage)에 동식물반구의 할구의 크기를 조사하였다.

위와 같은 외부에 나타난 현상을 조사하는 descriptive study에 병행하여 역위에 의한 내부세포질의 분포와 난할면 및 난할양상과의 관계를 규명하고자 조직학적 검사를 통하여 분석하는 analytical study를 수행하였다. 이는 역위난이 제 1 분열을 시작할때 Masui액에 고정시켜 이를 파라핀에 포매하고 section하여 Feulgen과 Fast-green으로 염색한 다음 핵의 위치와 난황입자의 분포를 관찰하였다.

위의 실험과정을 모식도로 나타내면 그림 1과 같다.

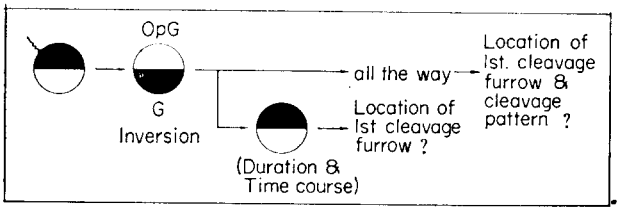

Fig. 1. Design of experiments

결 과

수정난을 본래의 방향과는 달리 180°역위시킨 경우 난할이 일어나는 위치와 난할 양상에 미치는 영향을 참개구리와 산개구리를 사용하여 조사한 결과는 아래와 같다. 먼저 역위의 시기와 제 1 난할면과의 관계를 알아보고자 수정난을 T=0.2에서 0.8까지를 적당한 간격으로 나누어 역위를 시켜 제 1 분열이 일어날때 분열면의 위치를 조사하였다.

*R. dybowskii*의 난은 T=0.25에서 T=0.70시기까지 역위시켜보면 그 어떤 경우에도 난할면의 위치에 변동을 일으키지 않고 control과 같은 양상을 띠게 된다 (표 Ⅰ). 즉 수정후 역위를 최대한으로 이른 시기에 시작하여도 (T=0.25) 제 1 난할면이 중력 방향으로 향한 원래의 동물극에서 시작하여 중력의 반대방향에 위치한 식물극쪽으로 향하여 진행된다. 그러나 *R. nigromaculata*난은 이른 시기에 역위시킬 경우 그 결과가 판이하게 달라진다. 표 Ⅱ에 나타난 바와 같이 T=0.4 이전에 역위시키면 난할면이 중력의 반대방향에 위치한 식물극에 먼저 나타나게 되고 점차로 중력방향인 동물극 쪽을 향하여 진행된다. 그림 2의 사진은 식물반구에서부터 난할면이 시작되는 현상을 잘 보여 주고 있다. 이와 같은 난할면의 완전한 변화는 T=0.5와 0.7사이에는 거의 볼 수 없는 대신 상당한 수의 알에서 동·식물반구의 중간위치에 난할면이 출현하는 것으로 나타났다. 그러나 0.8이후부터는 예외없이 본래의 난할 양상을 띄게 된다. 따라서 제 1 난할면의 위치변경은 T=0.4와 0.5시기에 일어나는 것으로 보이며 표 Ⅲ은 이를 다시 세분하여 조사한 결과이다. 즉 T=0.4이전에는 난할양상의 완전한 변경을 나타내고 T=0.5에서는 어느 정도의 알이 측면에 난할면이 나타나

Table I. Location of the first cleavage furrow by inversion (Time course)

Time of inversion (P.T.)	OpG	G	Side
0.25	0 (1)	5 (10)	2 (2)
0.32	0	7 (10)	0 (2)
0.40	0	21 (19)	1 (4)
0.45	0	20 (22)	1 (1)
0.55	0	22 (19)	0 (4)
0.60	0	34 (33)	0 (2)
0.70	0	58 (12)	0 (1)

Material : Rana dybowskii
Duration : up to first cleavage

Table II. Location of the first cleavage furrow by inversion (Time course)

Time of inversion (P.T.)	OpG	G	Side
0.25	33	0	2
0.4	19	0	0
0.5	0	24	17
0.7	0	34	16
0.8	0	25	0

Material : Rana nigromaculata
Duration : up to first cleavage

는 변화를 보인다. T=0.45의 경우에는 그 전후 시간 (0.4와 0.5)에 볼 수 있는 변화양상의 거의 중간 상태를 나타내고 있어서 표 Ⅱ의 결과와 일치하고 있음을 알 수 있다.

역위로 인하여 제 1 난할면이 본래의 동물반구에서 식물반구로 변경되는데 필요한 기간 (Duration)을 조사하기 위하여 변경 가능한 시기인 T=0.4에서 참개구리의 수정난을 10분, 20분, 40분, 60분간 역위시켰다가 본위치로 되돌려 제 1 분열이 일어나는 위치를 알아 보았다. 표 Ⅳ에 나타난 바와 같이 20분이하에서는 난할면의 위치에 전혀 변동이 일어나지 않았고 40분에 비로소 나타나기 시작하여 60분을 지속시켰을 경우에는 약간의 난에서만 측면에 나타났을 뿐 대부분의 경우 식물반구에서부터 분열이 일어났으며 본래의 동물반구에서 난할이 시작되는 경우는 볼 수 없었다.

제 1 난할면이 일어나는 장소와 핵의 위치와의 관계를 알아보기 위하여 참개구리와 산개구리의 역위난과 대조군을 각각 10개씩 제 1 분열이 일어날 때 고정, 포매 후 절편을 만들어 조사하였다, 그 결과 제 1 난할이 일어나는 반구에 핵이 위치하고 있음을 알 수 있었다. 그림 3에서 볼 수 있듯이 산개구리에서는 역위난과 대조군에 상관없이 1분열이 시작되는

Table III. Location of the first cleavage furrow by inversion (Time course)

Time of inversion (P.T.)	OpG	G	Side
0.2	19	0	4
0.3	37	0	3
0.4	45	0	0
0.45	10	11	16
0.5	0	24	17

Material : Rana nigromaculata
Duration : up to first cleavage

Table IV. Location of the first cleavage furrow by invesion (Duration)

Duration (min.)	OpG	G	Side
10	0	36	1
20	0	36	0
40	4	13	16
60	25	0	7

Material : Rana nigromaculata
Duration : up to first cleavage

동물반구에 핵이 위치하고 있다. 그러나 참개구리의 경우 정상난인 대조군에서는 동물반구에 핵이 위치하고 있으나 역위난에서는 분열이 시작되는 식물반구 (OpG side)에 위치한다. 따라서 난할이 일어나는 면과 핵의 위치는 예외없이 일치한다. 또한 난황립의 분포에 대한 역위의 영향도 위와 마찬가지로 산개구리에서는 역위난과 대조군 모두 소난황립은 동물반구에, 대난황립은 식물반구에 위치하고 있으나 참개구리는 비중이 큰 대난황립이 중력 방향 (G side)에 위치한다. 다시 말하여 참개구리의 경우는 역위결과 난황립의 분포가 변하였다.

한편 역위 상태에서 발생을 계속시킨 경우 *R. nigromaculata*는 전반적 난할 양상이 뒤바뀌어 포배 초기의 embryo를 살펴 보면 본래의 식물반구는 작은 할구들로 구성되고 이와 반대로 아래로 향하고 있는 본래의 동물반구는 난할이 지연되어 큰 할구들로 구성됨을 알 수 있다 (그림 4). 그러나 *R. dybowskii* 역위난에서는 *R. nigromaculata*와 같은 난할양상의 변화를 전혀 볼 수 없고 동·식물 반구는 정상난과 동일한 크기의 할구들로 구성된다. 역위 상태를 지속하여 낭배기에 도달하면 종에 상관없이 모두 정상적인 원구배순부가 형성되어 함입이 시작된다. 그러나 초기낭배 이상의 발생은 진전되지 않고 기관의 분화도 전혀 일어나지 않으며 얼마후 모두 죽게 된다.

논 의

본 연구에 사용한 *R. nigromaculata*와 *R. dybowskii*가 나타내는 역위에 대한 반응은 매우 상이한 결과를 보이고 있다. 즉 참개구리의 경우 T=0.5이전에 역위시킬 때에는 제 1 난할면이 본래의 식물반구에서부터 시작하며, 또 발생의 양상도 동·식물반구가 완전히 뒤바뀌게 된다. 이에 반하여 산개구리에서는 이와같은 변화를 전혀 관찰할 수 없었다. 최근 본 연구자가 Mexico산 유미양서류인 axolotl (*Ambystoma mexicanum*)과 Africa산 무미양서류인 *Xenopus laevis*의 수정난을 이른 시기에 역위시켜 본 결과 axolotl에서는 제 1 난할면과 난할양상이 모두 바뀐 반면 *Xenopus*의 경우에는 제 1 난할면이 본래의 동물반구 (G side)에서 시작되었으나 그 이후 일어나는 난할양상은 바뀌었음을 알게 되었다 (Chung & Malacinski, 1982, 1983).

또한 이들 axolotl과 *Xenopus*의 역위난을 조직검사한 바에 의하면 핵분열이 일어난 후 핵에서 가장 가까운 난의 표면으로부터 난할이 시작된다는 사실, 다시 말하여 핵의 위치와 제 1 난할면과는 서로 밀접한 관계가 있음을 명백히 보여주고 있다 (Chung & Malacinski, 1982). 역위에 의하여 제 1 난할면의 위치가 바뀐 *R. nigromaculata*와 axolotl에서 난할면과 핵의 위치가 서로 상관관계를 나타냄은 매우 놀라운 일이다. 이는 Rapparport와 Rapparport (1974)가 sand dollar 수정난에서 mitotic apparatus가 난할면의 결정에 중요한 역할을 담당한다는 보고를 지지하고 있다.

역위에 의하여 제 1 난할면이 식물반구에서 시작하는 산개구리와 axolotl의 난에서는 핵과 난황립의 위치가 완전히 뒤바뀌었으며, 본래의 난할면을 유지하는 *R. dybowskii*와 *R. pipiens*에서는 핵과 난황립의 위치에 전혀 변화가 없는 것이 관찰되었다.

한편 본 연구자의 이식실험 결과에 의하면 axolotl과 *Xenopus*의 난을 역위시킬 경우 유도에 의한 발생능력 (developmental competence)이나 분화의 방향이 동·식물반구에서 완전히 뒤바뀌었음이 밝혀졌다 (Chung & Malacinski, 1982, 1983).

Fig.2. Appearence of the first cleavage furrow on the original vegetal hemisphere(OpG side) in the inverted *R. nigromaculata* egg. Note the movement of the pigments to the surface of the vegetal hemisphere.

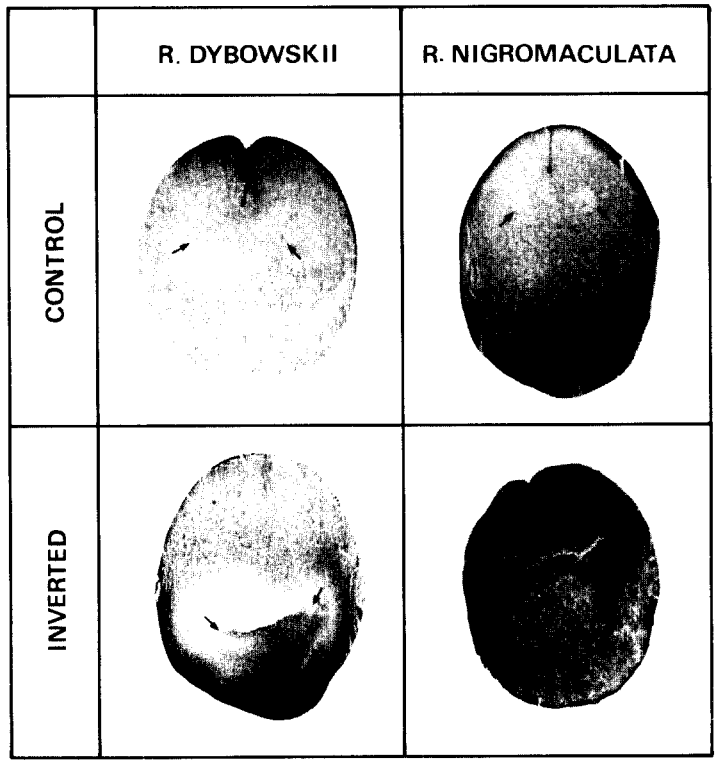

Fig. 3. Distribution of the cleavage nuclei and yolk platelets in control (normol orien tation) and inverted eggs. Arrows point to nuclei.

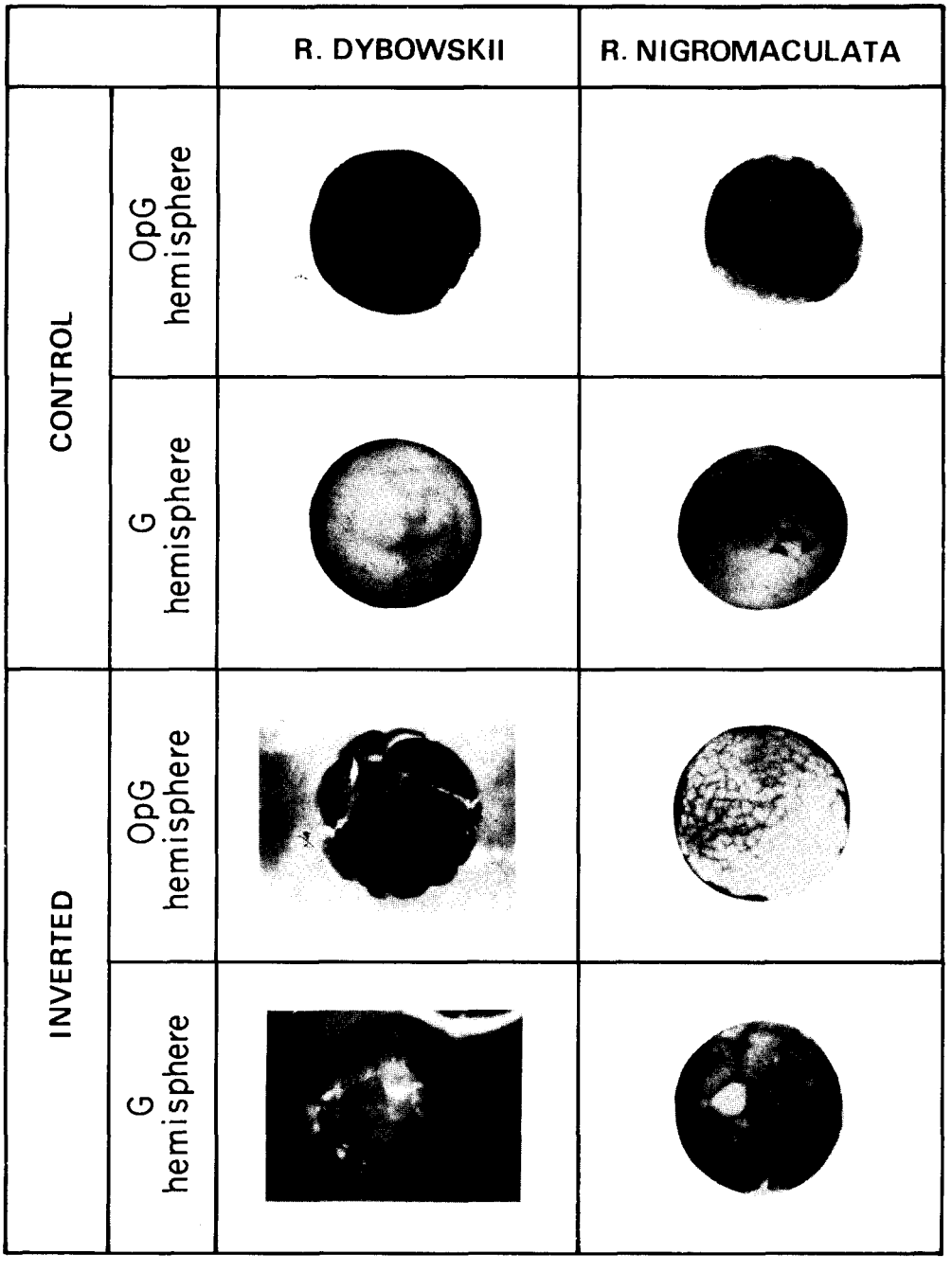

Fig. 4. Relative blastomeres sizes in control(natural orientation) and inverted embryos.

이러한 결과를 진화적인 면에서 고려해 보면, 서로 비슷한 진화과정을 밟아온 두 종에서 *R. nigromaculata* 난이 진화계통상 서로 가까운 *R. pipiens* pattern을 나타내기 보다 오히려 유연관계가 먼 axolotl이나 *Xenopus*의 pattern을 나타내는 점은 매우 흥미있는 사실이라 하겠다. 따라서 이들 *R. nigromaculata*, axolotl, *R. dybowskii*, *Xenopus*가 보이는 판이한 결과는 내부세포질의 점성 (viscosity)에 의한 이동속도의 차이에서 기인한 것으로 사료된다 (Radice *et al.*, 1981). 또 하나의 해석은 수정 후 제 1 난할면이 일어나는 위치와 난할양상의 결정시기가 난의 종류에 따라 서로 다르다는 가능성을 들 수 있다. 예를 들어 axolotl난과 *R. nigromaculata*난은 결정시기가 상당히 늦은 관계로 역위에 의하여 변경이 가능하나, *Xenopus*와 *R. dybowskii* 난은 아주 이른 시기에 결정이 일어나므로 변경이 불가능하다는 가능성이 존재한다. 위의 두가지 가능성을 검사하기 위해서는 보다 이른 시기에 역위를 수행하거나 (예를들어 수정시부터 또는 T=0.1) 원심분리와 같은 더욱 강력한 힘에 의한 내부 세포질의 이동방법이 요구되며 궁극적으로는 생화학적으로 규명되어야 하므로 현재 이를 밝히려는 노력이 진행중에 있다.

요 약

양서류 초기발생기작을 밝히기 위하여 참개구리와 산개구리의 수정난을 재료로 수정 이후 제 1 분열 사이를 여러 등분하여 180°역위시켰다. 역위에 대한 반응은 종에 따라 매우 달라서 제 1 난할면과 난할양상의 차이가 현저하였다.

참개구리 역위난이 중력의 반대방향인 원래의 식물극에서 제 1 분열이 시작되어 동물극 쪽으로 진행된 반면, 산개구리 역위난은 정상난과 마찬가지로 원래의 동물극에서 제 1 분열면이 관찰되었다.

난할양상도 매우 달라서 참개구리 역위난의 경우 식물반구의 할구들이 동물반구의 것에 비해 훨씬 작게 뒤바뀌어 나타난 반면, 산개구리의 경우는 난할양상이 거의 변하지 않고 정상난과 동일하였다.

역위난의 조직학적 검사에 의하면 역위에 대한 반응이 종에 따라 상이한 이유는 핵과 난황립과 같은 수정난의 내용물의 재배치가 일어나는 정도가 다른 데 기인하는 것으로 사료된다.

REFERENCES

Ancel, P. and P. Vintemberger, 1949. La rotation de symetrisation, facteur de la polarisation dorsoventrale des ebauches promodiales, dan l'oeuf des amphibiens. *Arch. Anat. Micros. Morphol. Exp.* **38**:167-183.

Born, G.J., 1884. Biologische Untersuchgen. I. Ueber den Einfluss der Schwere duf das Froschei. *Arch. Mikrosk. Anat. Entwicklungsmech.* **24**:475-545.

Chung, H.M., 1982. Studies on the mechanisms regulating differentiation and pattern formation: Effects of UV irradiation and egg rotation on the establishment of the dorsal-ventral polarity. *Korean J. Zoology*, **25**:107-114.

Chung, H.M. and G.M. Malacinski, 1980. Establishment of the dorsal/ventral polarity of the

amphibian embryo: Use of ultraviolet irradiation and egg rotaion as probes. *Develop. Biol.* **80**: 120-133.

Chung, H.M. and G.M. Malacinski, 1981. A comparative study of the effect of egg rotation (gravity orientation) and UV irradiation on anuran vs. urodele amphibian eggs. *Differentiation* **18**:185-189.

Chung, H.M. and G.M. Malacinski, 1982. Pattern formation during early amphibian development: Embryogenesis in inverted anuran and urodele eggs. *Develop. Biol* **93**:444-452.

Chung, H.M. and G.M. Malacinski, 1983. Reversal of developmental competence in invered amphibian eggs. *J. Embyol. Exp. Morph.* **73**:207-220.

Curtis, A.S.G., 1962. Morphogenetic interactions in the amphibian, *Xenopus laevis* —the cortical field. *J. Embryol. Exp. Morph.* **10**:410-422.

Elinson, R.P., 1975. Site of sperm entry and a cortical contraction associated with egg activation in the frog *Rana pipiens*. *Develop. Biol.*, **47**:257-268.

Hamburger, V., 1960. A manual of experimental embryology. The University of Chicago Press.

Kirschner, M., J.C. Gerhart, K. Hara and G.A. Ubbels, 1980. Initiation of the cell cycle and establishment of bilateral symmetry in *Xenopus* eggs. *Symp. Soc. Develop. Biol.* **38**:187-215.

Malacinski, G.M., H.M. Chung and M. Asashima, 1980. The association of primary embryonic organizer activity with the future dorsal side of amphibian egg and early embryos. *Develop. Biol.* **77**:449-462.

Malacinski, G.M., 1983. Sperm penetration and the establishment of the dorsal-ventral polarity of the amphibian egg. *In*: Biology of Fertilization (Monroy & Metz, editors). Academic Press, New York. *In press.*

Nieuwkoop, P.D., 1969. The formation of mesoderm in urodelean amphibians. II. The origin of the dorso-ventral polarity of the mesoderm. *Wilhelm Roux' Arch.* **163**:298-315.

Palecek, J., G.A. Ubbels and K. Rzehak, 1979. Changes of the external and internal pigment pattern upon fertilization in the egg of *Xenopus laevis*. *J. Embryol. Exp. Morph.* **45**:203-214.

Penners, A. and W. Schleip, 1928. Die Entwicklung des Schultzeschen Doppelbildungen aus dem Ei von *Rana fusca*. Teil I-IV. *Z. Wiss. Zool.* **130**: 305-454.

Radice, G.P., A.W. Neff and G.M. Malacinski, 1981. The intracellular responses of frog eggs to novel orientations to gravity. *Physiologist* **24**: No. 6 (Suppl), S-79-80.

Rappaport, R. and B.N. Rappaport, 1974. Establishment of cleavage furrows by the mitotic spindle. *J. Exp. Zool.* **189**:189-196.

Scharf, S.R. and J.C. Gerhart, 1980. Determination of the dorsal-ventral axis in eggs of *Xenopus laevis:* Complete rescue of UV-iampaired eggs by oblique orientation before first cleavage. *Develop. Biol.* **79**:181-198.

Schultze, O., 1894. Die Kunstliche Erzeugung von Duppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. *Wilhelm Roux's Arch. Entwicklungsmech. Org.* **1**: 269-305.

Spemann, H., 1938. Embryonic development and induction. Yale University Press, New Haven. Conn. (reprinted in 1967 by Hafner, New York).

Tompkins, R. and W.P. Rodman, 1971. The cortex of *Xenopus laevis* embryos: Regional differences in composition and biological activity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* USA **68**:2921-2923.