

중력 작용의 변경 효과가 무미양서류 *Xenopus laevis*  
수정란의 축형성에 미치는 영향

정 해 문 · 한 평 립  
(서울대학교 사범대학 생물교육과)

Effect of Gravity Perturbation on the Axis Specification in the  
Egg of *Xenopus laevis*

Hae-Moon Chung and Pyeong-Lim Han  
(Department of Biology Education, Seoul National University)  
(Received March 15, 1984)

---

ABSTRACT

The specification of dorsal/ventral axis in the egg of *Xenopus laevis* was investigated as a series of oblique orientation to gravity by tilt and clinostat. The results are as follows.

- (1) If the eggs were oriented, in the early period after fertilization, to novel gravity by 15°, 30°, 45° and 60° tilt until gastrula stage, the site of involution was usually formed in the OpG side (the side opposing gravity). As the degree of tilt was raised from 15° to 60°, the rate of relocation of the involution site was proportionally increased.
- (2) When UV-irradiated eggs were tilted prior to first cleavage by 15°, 30°, 45° and 60°, the effect of UV syndrome was rescued, and the extent of rescue was propotional to the tilt degree.
- (3) The fertile eggs were loaded on the clinostats of several speeds. In the range of low speeds between 0.45~9.0 rph, the location of dorsal lip was dependent on the direction of rotation, and in 40~360 rph, lip was formed at a random position. In addition, some of the tadpoles experienced with clinostat showed the typical syndrome of "dorsal axis reduction".

The above results were discussed regarding the mechanism of the establishment of dorsal/ventral polarity.

## 서 론

양서류란은 중력에 대해 매우 민감한 여러 가지 반응을 나타낸다. 정자침입에 의해 난이 활성화됨에 따라 피층반응 (cortical reaction)이 일어나 수정란은 난 주위를 둘러싸고 있는 수정막안의 perivitelline space에서 회전을 하게 되며 (Greve & Hedrick, 1978), 그 결과 비중이 큰 식물반구가 아래쪽 (중력방향)으로 또 동물반구는 위쪽으로 향하게 된다. 무미양서류란의 경우 정자침입점은 동물반구에서 흑색 반점으로 나타나며, 그 반대 편은 후에 합입운동의 출발점인 원구배순부로 발전하기 때문에 정자침입점은 배/복측 극성 (dorsal/ventral polarity)을 나타내는 좋은 지표가 된다 (Elinson, 1975). 수정이 되면 난 표면의 외형적인 변화와 함께 내부세포질도 공간적 재배치가 일어나 방사상칭의 상태에서 배/복측의 양극성 (dorsal/ventral bilateral polarity)을 형성하게 된다 (reviewed by Malacinski, 1984).

수정 전의 방사상칭적 극성이 어떠한 방식으로 배/복측의 양측극성으로 변화되어 가는가를 설명하고 있는 여러가지 가설중 현재 가장 큰 관심을 모으고 있는 것으로서 "Push-Pull" 모델 (Gehart *et al.*, 1981; Ubbels *et al.*, 1983)과 "Compartment Shift" 모델 (Neff *et al.*, 1984a)을 들 수 있다. 전자는 정자성상체의 성장과 그에 따른 피층수축 (Hara *et al.*, 1977) 등에 의한 밀고 당기는 힘이 내부세포질의 공간적 재배치를 유도함으로써 배/복측 극성이 형성된다는 주장이고, 후자는 수정후 난이 활성화됨에 따라 내부세포질의 점성도가 변하게 되면서 (Elinson, 1983) 완전히 구획되어 있지 못했던 서로 다른 비중을 갖는 세포질이 중력의 작용과 그 외의 복잡하고 연속된 과정을 통해 공간적으로 재배치됨으로써 극성이 결정된다는 주장이다. 따라서 배/복측 극성 형성을 위한 내부세포질의 이동을 유도하는 힘이 내적인 것인지 (정자성상체의 성장과 피층수축 등) 외적인 것인지 (중력의 작용)를 규명하는 일은 초기발생의 기작을 이해하는데 중요한 단서를 제공할 것으로 기대된다.

따라서 본 연구는 배/복측 극성 결정과 내부세포질의 이동정도와의 관계 및 그 기작에 대한 기초정보를 얻으려는 데에 목적을 두고 실험을 수행하여 얻은 새로운 정보를 종전의 결과와 비교 검토하여 논의한 것이다.

## 재료 및 방법

### (1) 수정란의 준비과정

본 실험에서는 *Xenopus* 수정란이 이용되었으며 인공수정과 한천층의 제거는 종전의 방법대로 수행되었다 (Chung & Malacinski, 1980). 즉, 호르몬 유도에 의해 배란된 난을 인공수정시킨 다음, 약 80%의 수정란이 자연회전을 일으키면 곧 2.5% cysteine-HCl 용액 (pH 7.8)으로 난 주위의 한천층을 제거한다.

### (2) Gelatin포매

한천층이 제거되면 정자침입점 (sperm entry site-SES)이 뚜렷한 난을 골라 30°C의 gelatin 용액 (4.5% 175 Bloom+1.8% 300 Bloom; pH 7.35)을 넣은 plastic Petri dish (직경 35 mm)로 난을 옮긴 후 해부현미경 하에서 정자침입점이 일정한 방향을 향하도록 난을 배열한다. 난의 배열이 끝나면 0°C sponge 위에 2분정도 두어 gelatin을 응고시킨다.

## (3) 중력에 대한 수정란의 경사각과 배/복측 극성의 결정

수정란을 gelatin에 포매시킨 다음 15°, 30°, 45°, 60° 등의 각도로 난을 기울인 채 발생시킨다. 이때 경사각에 대해 정자침입점의 방향이 위쪽, 옆쪽, 아래쪽으로 향하도록 일정한 각도로 난을 기울였고 정자침입점에 관계없이 무작위로 기울인 경우 (SES random)도 함께 조사하였다. 수정란의 경사는 수정과 제 1분열시기를 각각 T=0과 1로 정할 경우, T=0.4에 행하였으므로 낭배초기에 이르면 원구배순부가 형성되는 장소를 정자침입점과 연관지어 판정하였다.

## (4) 자외선 효과의 회복실험

한천층이 제거된 수정란을 Malacinski *et al.* (1974)의 방법으로 T=0.25~0.3의 시기에 식물반구를 254 nm의 자외선 ( $2.7 \times 10^4$  ergs/mm<sup>2</sup>)으로 조사한 후 곧이어 gelatin에 포매시켜 여러가지 각도로 기울였다가 16-cell stage에 다시 정상위치로 환원시켰다. 난의 발생이 초기포배 (256-cell stage)에 이르면 gelatin을 용해하고 난을 상온의 20% Steinberg 용액 (pH 7.4)으로 옮긴 후 발생을 계속시켜 stage 40~45 (Nieuwkoop & Faber, 1956) 시기에 자외선 효과의 회복정도를 조사하였다.

## (5) 수정란의 연속회전 실험

Gelatin에 포매된 난을 여러 회전 속도 (0.1~360 rph 범위)의 정속회전대 (clinostat; Fig. 2)에서 일정기간동안 회전시킨 후 극성의 방향과 발생양상에 미치는 영향을 조사하였다. 수정란은 회전시의 회전축과 평행이 되도록 일렬로 나란히 배열하고 정속회전대상에서의 dish는 항상 수평한 상태로부터 회전을 시작하도록 하였다. 이때 회전시작과 함께 정자침입점이 점차 위로 향하는 난을 "SES up-rotated egg"라 하고, 정자침입점이 점차 아래로 향하는 난을 "SES down-rotated egg"라 부르기로 한다. 정속회전대에 올려지기 전까지는 실내온도 (18~20°C)에서 작업하고, 정속회전대에 올려진 이후에는 14.5°C로 유지시켰다. 저온도에서는 수정과 제 1분열 사이의 기간이 연장되며 생존율도 양호하기 때문에 많은 수의 난을 보다 효과적으로 취급할 수 있다. 발생이 낭배기에 이르면 원구배순부의 형성장소를 판정하고 곧 gelatin에서 embryo를 꺼내어 20% Steinberg 용액으로 옮긴 후 지속적인 발생여부를 조사하였다.

## 결 과

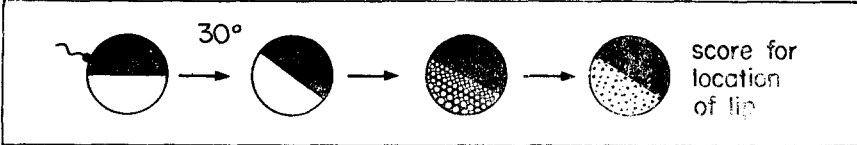
## (1) 수정란의 경사에 의한 배/복측 극성의 방향 변화

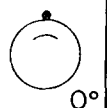
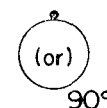
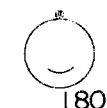
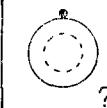
수정란의 정자침입점을 중력에 대하여 일정한 방향으로 기울인 채 발생시킨 embryo의 원구형성 장소를 조사한 결과는 Table 1에 나타난 바와 같다.

즉, 30°경사의 경우 SES up, side, down, random에서 경사시 모두가 정자침입점과 관계없이 위로 향하였던 쪽 (OpG side)으로 원구배순부의 형성 장소가 변경되었음을 보여준다. 이에 반하여 기울이지 않은 control의 경우 원구배순부는 정자침입점의 180° 반대편에 형성되었다. 또한 15°와 45° 경사의 경우도 30°의 경우와 유사함을 알 수 있었다. 이 때 원구배순부의 형성 장소가 변경되는 정도는 경사각도를 15°에서 30°, 45°, 60° 등으로 점 점 증가시킬수록 더욱 뚜렷하였다 (Fig. 1).

## (2) 수정란의 경사에 의한 자외선 효과의 회복

Table 2는 자외선을 조사받은 난을 T=0.35~0.40시기에 15°, 30°, 45°, 60° 등의 각도로

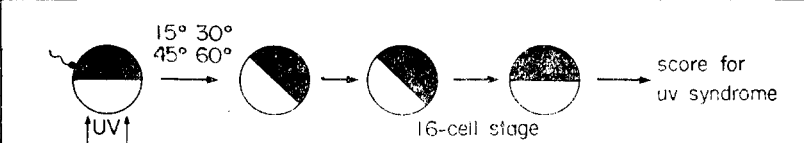
**Table 1.** Location of the site of dorsal lip by 30° tilt of the uncleaved egg to gastrula stage


SES orientation	# of eggs	location of dorsal lip				% (OpG)
		 0°	 (or) 90°	 180°	 ?	
control	42	0	5	36	1	88%
up	47	22	7	5	13	65%
side	54	4	36 +4**	9	1	68%
down	56	0	10	46	0	82%
random*	37	24	6	5	2	69%

In all cases, the site of involution has shifted to OpG side (the side opposing gravity). The dot indicates the SES (sperm entrance site). The data in this table was obtained from several different spawnings.

\* Orientation with no relation to the position of the SES. In these case, the dorsal lip in OpG side was scored as 0° and in G as 180°.

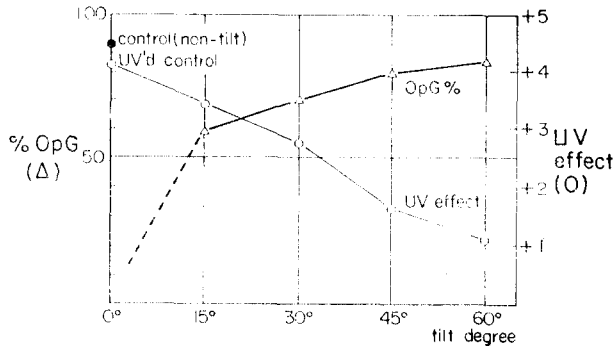
\*\* OpG+G (for the nomenclature, see Chung & Malacinski, 1980)

**Table 2.** Rescue of the "UV syndrome" by tilt orientations of the uncleaved egg.


	Tilt degree	# of embryo scored	Degree of UV syndrome					Average UV effect	
			0	+1	+2	+3	+4		+5
Exp. I	0°	17	0	0	0	3	7	7	4.2
	15°	24	0	2	3	5	1	10	3.7
	30°	19	1	4	5	5	2	2	2.5
	45°	21	6	5	2	5	1	2	1.8
	60°	17	7	3	5	1	1	0	1.2
Exp. II	0°	25	0	0	2	6	9	8	3.9
	15°	18	0	0	5	6	5	2	3.2
	30°	12	2	1	1	2	5	1	2.8
	45°	13	4	4	1	1	2	1	1.7
	60°	9	4	2	2	1	0	0	1.0

0°; UV-irradiated control in gelatin.

The data in each Exp. are shown for a single set of experiment.



**Fig. 1.** Relationship between the relocation of involution site, UV rescue and tilt degree in *Xenopus* eggs. If eggs were oriented to novel gravity by tilt, the site of involution was usually formed in OpG side. As the degree of tilt raised the rate of relocation was proportionately increased, but the UV effect was conversely decreased.

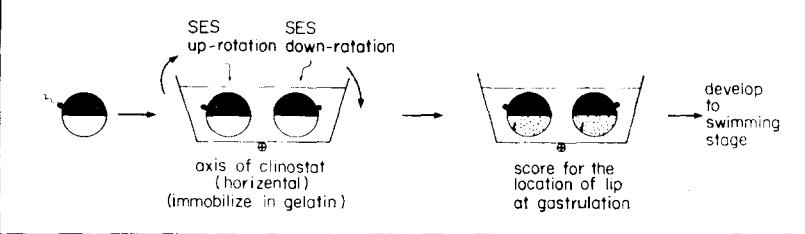
기울였다 16할구기에 정상 위치로 되돌린 후 발생이 stage 40~45에 이르렀을 때 자외선 효과의 회복 양상을 나타낸 것이다. 표에서 보는 바와 같이 기울이지 않은 UV'd control의 경우는 4.2 (3.9)의 높은 자외선 효과를 보였으나, 15°, 45°, 60° 등의 각도로 기울인 경우는 각각 3.7 (3.2), 2.5 (2.8), 1.8 (1.7), 1.2 (1.0)의 자외선 효과를 나타냈다. 즉 경사각이 클수록 자외선 효과의 회복율이 증가함을 알 수 있다.

(3) 정속 회전대에서의 발생 양상

수정란을 T=0.35에 14.5°C의 정속 회전대에 올려 발생시킨 다음 원구배순부의 형성 장소를 조사하였다 (Table 3). 0.1 rph와 같은 초저속인 경우는 정상의 control과 유사하게 정자침입점이 배/복측 극성을 결정짓는 것 같으나, 0.45~9.0 rph 사이에서는 배/복측의 결정이 회전 방향에 의존하였다 (Fig. 3).

즉, 초저속인 경우 원구배순부가 정자침입점의 반대편에 형성된 반면, 0.45~9.0 rph 범위에서는 회전시 위로 향하는 쪽으로 형성되었다. 그러나 그보다 빠른 회전 속도인 40~360 rph에서는 원구배순부의 형성 장소가 random한 경향을 보였다. 40~360 rph와 같은 회전 속도는 중력의 작용을  $10^{-5}$ ~ $10^{-3}$ 으로 감소시키는 효과를 주기 때문에 매우 흥미로운 결과라 할 수 있다 (고찰 참조).

한편, 원구배순부의 위치 판정후 낭배기 이후로의 발생여부를 조사해 본 결과 대부분은 "Swimming Stage"까지 외형적으로는 정상적인 발생을 보였다. 그러나 여러가지의 발생상의 이상과 결함을 나타내는 개체도 함께 관찰되었다. 즉, 분열 전부터 죽거나 이상 난할 등을 일으켜 0.45 rph에서와 같이 낭배기까지의 발생율이 극히 저조한 경우 (39%)도 관찰되었으며 원구배순부의 모양도 정상난의 것과 달리 식별하기 어려운 경우도 많았다 (Fig. 4). 또한 일부의 개체는 불완전한 함입운동, 두부왜소, 미부결손, 체축변형, 2중체축 등의 발생결함도 보였다 (Fig. 5).

**Table 3.** Location of the site of dorsal lip in clinostated eggs.


rph	# of total eggs	# of survival eggs(%)	direction of rotation*	location of dorsl lip			
				0°	(or) 90°	180°	?
0 control	72	70(97%)	(not-rotated)	0	6	62	2
0.1	52	32(62%)	up down	2 0	2 1	6 11	7 3
0.45	109	45(39%)	up down	5 1	8 6	1 12	7 5
1.0	94	70(74%)	up down	22 1	9 5	1 10	10 12
2.0	80	78(96%)	up down	18 0	23 7	2 19	3 6
4.7	16	16(100%)	up down	4 0	2 2	1 4	1 2
6.0	107	60(56%)	up down	17 0	12 4	4 10	4 9
9.0	27	24(89%)	up down	3 1	2 5	1 2	6 4
12	46	43(93%)	up down	8 2	11 1	8 3	9 1
17.4	19	19(100%)	up down	1 0	3 0	2 0	4 9
40	26	22(85%)	up down	1 0	2 1	0 2	8 8
60	36	34(94%)	up down	6 0	4 5	5 2	2 10
120	90	80(89%)	up down	3 6	9 9	12 9	17 15
360	39	38(97%)	up down	3 3	3 5	3 1	10 10

Note, the site of involution is not directed by the SES. At the very low speeds (0.45~9.0 rph), location of dorsal lip was determined by the direction of clinostat rotation. Whereas, in somewhat high speed range (40~360 rph) which practically simulates hypogravity (microgravity) in *Xenopus* egg, the site of involution was formed in a random direction (see the text). The data in this table were collected from several different experiments.

## 논 의

수정 후 일어나는 배/복측 (doral/ventral) 극성의 결정은 미래의 발생양상과 형태형성의 방향을 좌우하게 되는 중요한 일이다. 극성 결정은 내부세포질의 재배치로 일어나게 되며 그 결과 수정 전의 방사상칭에서 배/복측의 양극성으로 전환하게 된다. 양서류의 난은 수정 후 중력에 대하여 비중이 큰 난황립을 가진 식물반구가 아래로 향하는 회전을 일으키므로 내부세포질의 재배열을 유도하는 힘이 중력이라고 믿어져 왔다. 따라서 극성결정의 기작을 규명하는 방법으로 (1) 수정난을 중력에 대하여 일정한 방향 ( $90^\circ$ ,  $180^\circ$ )으로 경사각을 유지시키는 방법 (Ancel & Vintemberger, 1949; Pasteels, 1964; Scharf & Gerhart, 1980; Chung & Malacinski, 1980), (2) clinostat 위에서의 계속적인 회전방법 (Roux, 1884; Tremor & Souza, 1972; Neff *et al.*, 1984b) 및 (3) 자외선 조사방법 (Malacinski *et al.*, 1975; 1977; Chung & Malacinski, 1980) 등이 많이 이용되어 왔다. 본 연구에서는 지금까지 시행된 것보다 낮은 각도 ( $15^\circ \sim 60^\circ$ )를 주어본 결과  $90^\circ$  경사시와 일치된 효과 (Scharf & Gerhart, 1980; Chung & Malacinski, 1980)를 얻을 수 있었다. 즉 경사침입점과는 상관없이 회전시 중력의 반대방향에 위치하였던 쪽으로 미래의 dorsal 부분이 결정된다는 점과, 또 이와 같은 극성의 변경정도는 경사각을 증가 시킬수록 그 효과가 커지는 것으로 나타났다. 경사각에 따른 결과는 자외선 회복효과 (Scharf & Gerhart, 1980; Chung & Malacinski, 1974; 1981)에도 적용되어 경사각을 크게 할수록 자외선의 축형성 이상발생의 정도가 반비례적으로 저해된다.

난에 대한 중력의 작용을 변경시키는 좋은 방법의 하나가 수정란을 일정한 속도로 회전시키는 clinostat 실험이다. 본 연구에서 얻은 결과를 보면 초저속 ( $0.1 \text{ rph}$ )의 경우 회전효과가 극성에 영향을 미치지 못하여 극성이 control과 같은 방향으로 결정되는 반면, 그 이상의 일정속도 범위 ( $0.45 \sim 9 \text{ rph}$ )에서는  $90^\circ$  경사의 경우와 마찬가지로 회전시 중력의 반대편으로 향하는 부위가 미래의 dorsal side로 결정되었다. 한편  $40 \sim 360 \text{ rph}$ 의 속도에서는 극성이 정자침입점과는 상관없이 무작위한 방향으로 결정되는 경향을 띠게 된다.

위의 사실을 종합하여 볼 때, 배/복측 극성이 수정 후 단단한 피층에 의하여 결정되어 그 부위에 고정된다는 사실과는 크게 상반되며 오히려 이동 가능한 내부세포질의 재배열에 의하여 결정된다는 사실에 부합된다. 정상상태에서 내부세포질의 재배열을 일으키며 극성을 결정하는 원동력이 sperm aster의 성장과 피층수축에 의한다는 "Push-Pull" model과 수정후 내부세포질의 구획이 점성도의 변화와 중력 및 그밖의 힘에 의한다는 "Compartment Shift" model의 타당성을 조사하기 위해서는 보다 적절한 실험이 요구된다. 예를 들어 수정시부터의 clinostat회전, 저중력 (microgravity) 또는 무중력상태를 모방할 수 있는 보다 넓은 범위의 회전속도와 이에 따른 세포질 분포와 극성 결정의 조직학적 검사 등을 들 수 있다. 최근 본 연구자와 그의 공동연구자간에 수행된 일련의 실험 결과 (Neff *et al.*, 1984b)에 의하면 저중력 효과를 줄 수 있는 회전속도는 약  $1 \sim 24 \text{ rpm}$ 의 범위로서 이 속도에서 수정직후부터 회전된 난의 극성이 무작위한 방향으로 결정되지만 정상 발생을 한다는 사실이 판명되었다. 따라서 극성 결정에 중력이 큰 요소로 작용하지 못하는 것으로 보인다. 그러므로 극성 결정이 sperm aster의 성장과 피층수축에 의한다고 주장하는 "Push-Pull" model과 중

력단독에 의한 내부세포질의 재배열에 의하여 결정된다는 "Gravity Propulsion" model (Malacinski, 1984)은 모두 다 저중력 또는 무중력 상태에서 정상발생하는 사실에 비추어 볼 때 그 타당성이 희박하다고 생각된다. 오히려 위의 모든 요소와 더불어 수정 후 내부세포질의 점성도의 변화에 따라 일어나는 복합적이고도 연속적 과정 (또는 원동력)에 의하여 내부세포질의 구획의 이동으로 결정된다는 "Compartment Shift" model (Neff *et al.*, 1984b)이 보다 타당하다고 사료된다. 위의 모든 가설들은 완전한 무중력 상태가 되는 space craft 내에서 앞으로 행하여질 실험에 의하여 보다 명확하게 밝혀질 것으로 기대된다.

## 요 약

*Xenopus* 수정란을 중력에 대해 새로운 방향으로 기울이거나 연속회전시키는 일련의 방법을 통하여 배/복측 극성 (dorsal/ventral polarity) 형성에 관계되는 다음과 같은 사실을 알게 되었다.

(1) 수정 후 난을 15°, 30°, 45° 및 60° 각도로 기울인 채 발생시키면 원구배순부는 보통 중력의 반대쪽에 형성되었으며, 15°에서 60°로 기울이는 각도를 증가시킬수록 변경되는 속도 증가하였다.

(2) 자의선을 조사한 수정란을 제 1분열전 15°, 30°, 45°, 60° 등의 각도를 유지한 상태에서 발생시킨 결과 자의선에 의한 축형성의 발생결함이 회복되었으며 이때 기울이는 각도가 클수록 그 회복율도 증가하였다.

(3) 여러 속도의 정속회전대 (clinostat)상에서 수정란을 발생시킬 경우 비교적 저속인 0.45~9.0 rph에서는 원구배순부의 형성 장소가 난의 회전방향에 의존하였으나, 40~360 rph에서는 무작위한 방향으로 나타났다. 한편 정속회전대를 경험한 embryo는 대부분 정상적인 발생을 보였으나 축형성상의 결함을 보이는 개체도 아울러 관찰되었다.

이상과 같은 결과들을 배/복측 극성 결정기작과 연관지어 논의하였다.

## REFERENCES

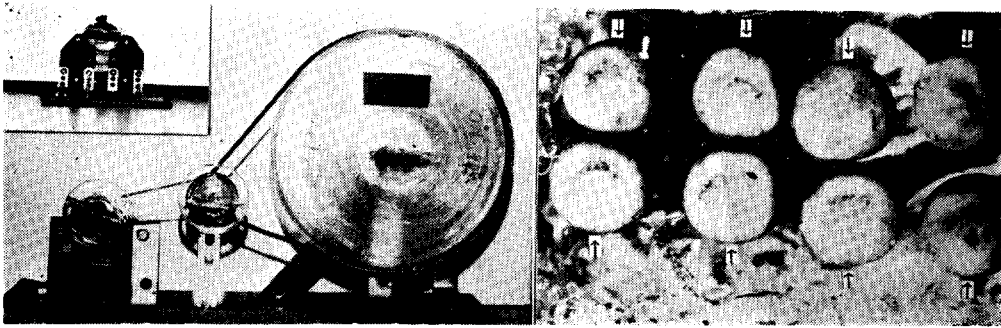
- Ancel, P. and P. Vintemberger, 1949. La rotation de symétrisation, facteur de la polarisation dorsoventrale des ébauches promodiales, dan l'oeuf des amphibiens. *Arch. Anat. Micros. Morphol. Exp.* 38:167-183.
- Chung, H.-M. and G.M. Malacinski, 1980. Establishment of the dorsal/ventral polarity of the amphibian embryo: Use of Ultraviolet irradiation and egg rotation as probes. *Develop. Biol.* 80: 120-133.
- Chung, H.-M. and G.M. Malacinski, 1981. A comparative study of the effects of egg rotation (gravity orientation) and u.v. irradiation on anuran vs. urodele amphibian eggs. *Different.* 18:185-189.
- Elinson, R.P., 1975. Site of sperm entry and cortical contraction associated with egg activation in the frog *Rana pipiens*. *Develop. Biol.* 47:257-268.
- Elinson, R.P., 1983. Cytoplasmic phases in the first cell cycle of the activated frog egg. *Develop. Biol.* 100:440-451.



- Gerhart, J.C., G.A., Ubbels, S., Black, K. Hara, and M. Kirschner, 1981. A reinvestigation of the role of the gray crescent in axis formation of *Xenopus laevis*. *Nature*. 292:511-516.
- Greve, L.C. and J.L. Hedrick, 1978. An immunocytochemical localization of the the cortical granule lectin in unfertilized eggs of *Xenopus laevis*. *Gamete Res.* 1:13-18.
- Hara, K., P. Tydeman, and R.T.M. Hengst, 1977. Cinematographic observations of "post-fertilization waves" (PFW) on the zygote of *Xenopus laevis*. *Wilhelm. Roux's Arch.* 181:189-192.
- Malacinski, G.M. 1984. Sperm penetration and the establishment of dorsal/ventral polarity of the amphibian egg. In: *Biology of Fertilization*. (C.B. Metz and A. Monroy, eds.) Academic Press. In Press.
- Malacinski, G.M., C.D. Allis and H.-M. Chung, 1974. Correction of developmental abnormalities resulting from localized ultraviolet irradiation of an amphibian egg. *J. Exp. Zool.* 189:249-254.
- Malacinski, G.M., A.J. Brothers, and H.-M. Chung, 1977. Destruction of components of the neural inductor system of the amphibian egg with ultraviolet irradiation. *Develop. Biol.* 56:24-29.
- Neff, A.W., M. Wakahara, A. Jurand, and G.M. Malacinski, 1984a. Experimental analyses of cytoplasmic re-arrangements which follow fertilization and accompany symmetrization of inverted *Xenopus laevis* egg. In press.
- Neff, A.W., G.M. Malacinski, and H.-M. Chung, 1984b. Effects of simulated microgravity on early amphibian pattern specification. Submitted.
- Nieuwkoop, P.D. and J., Faber, 1956. "Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin)". 2nd ed. North-Holland, Amsterdam.
- Pasteels, J. 1964. The morphogenetic role of the cortex of the amphibian egg. *Adv. Morphog.* 3:363-388.
- Roux, W., 1884. Beitrag zur Entwicklungs-mechanik der Organismen. Uber die Entwicklung des Froscheie bei Aufhebung der richtenden Wirkung der schwere. *Bresl. arztl Zeitschr* 22:57-62.
- Scharf, S.R. and J.C. Gerhart, 1980. Determination of the dorsal/ventral axis of *Xenopus laevis*. Complete rescue of UV impaired eggs by oblique orientation before first cleavage. *Develop. Biol.* 79:181-198.
- Tremor, J.W., and K.A. Souza, 1972. The influence of clinostat rotation on the fertilized egg. *Space. Life Science.* 3:178-191.
- Ubbels, G.A., K., Hara, C.H., Koster, and M.W. Kirschner, 1983. Evidence for a functional role of the cytoskeleton in determination of the dorsal-ventral axis in *Xenopus laevis* eggs. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 77:15-37.

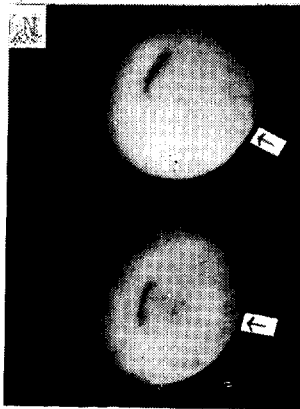
### Legend of Figures

- Fig. 2.** The apparatus of clinostat, an instrument which constantly rotates a specimen.
- Fig. 3.** The dorsal lip of the gastrulae in gelatin loaded on clinostat with 2 rph. Arrows indicate the position of sperm entrance site (SES). In both cases (SES up and SES down-rotated eggs), the site of involution was formed in the side which became to be "up" when clinostat start to rotate.
- Fig. 4.** The dorsal lip of normal eggs (N), and the abnormal vegetal hemisphere of the some gastrulae from clinostat (C).
- Fig. 5.** The morphological effects of UV and clinostat on the axis development. UV'd; UV-irradiated embryos. Numbers indicate the degree of UV syndrome. CO - C3; syndrome of clinostated tadpoles showing several developmental abnormalities.

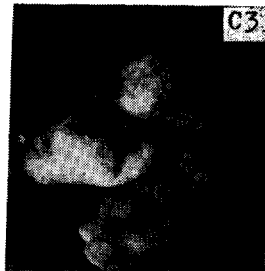
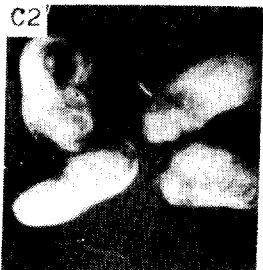
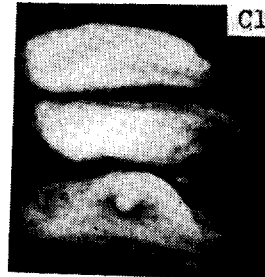
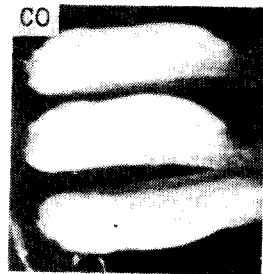
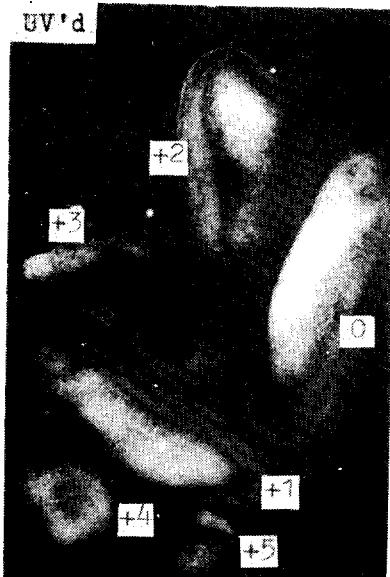


②

③



④



⑤