

分割前に遠心分離処理を施したアズマヒキガエルの卵から
発生する二重複胚と三重複胚¹

Double and Triple Monsters Developed from Toad's Eggs
Centrifuged before Cleavage

坂 宏子 (Hiroko Ban)

Zoological Laboratory, Ochanomizu University, Tokyo.

Résumé

By centrifuging the eggs of a toad, *Bufo vulgaris formosus*, before the first cleavage, Motomura (1935, '49) obtained double tailed monsters. Since these monsters are caused by the occurrence of secondary invagination at the animal pole in addition to the primary one in the vegetal hemisphere, they are quite different in type from that of the twins hitherto reported. Okada and his coworkers (1947, '49) could also obtain double headed monsters and double tailed monsters by centrifuging toad's eggs, and oil drops that are accumulated at the centripetal were assumed to be the cause of these abnormalities.

To obtain further informations, I have repeated a similar kind of experiment in the spring of 1948. Toad's eggs before the first cleavage, without removing the jelly, were centrifuged for three minutes at a speed of 1500 revolutions per minute, and from those eggs were obtained various types of monsters besides edema. The centrifugal force is equal to 1050 times gravity. These monsters can be classified into following five types, according to their probable causes for double or triple formations. Type 1 is the triple monster (Figs. 1, 2 and 3), Type 2, the incomplete double monster (Figs. 4 and 5), Type 3, the double tailed monster (Figs. 6 and 7), Type 4, the complete double headed monster, that is, the monster with two heads complete in structures (Fig. 8), and Type 5, the incomplete double headed monster, that is, one of the heads being complete in structure while the other one being incomplete (Figs. 9, 10 and 11). In none of the cases, the position of the primary invagination seems to be affected by the centrifugal force. The oil drops or something like spaces containing oil drops were not recognized in any cases.

Monsters belonging to Types 4 and 5, in which the various organs

¹ Contributions from Department of Biology, Faculty of Science, Ochanomizu University, No. 5

in each head are formed independently, resemble the ones often reported hitherto. Since only one common anus is formed in these monsters, the double formation in these types may be ascribed to the splitting of the primary invagination as observed by many investigators.

In monsters belonging to Type 3, a surplus tail which is independent of the primary one is produced at the ventral side of the main embryo. An anus is observed to be opened at the base of this surplus tail and a gut is connected with the anus. In some cases, neural tube, myotome, pronephros and heart-like organs etc. are developed in the surplus tail. The presence of the secondary anus appears to furnish a demonstration that the surplus tail is formed by the secondary invagination at the animal half.

The triple monsters (Type 1) which belong to a new type obtained by centrifuging are of interest to give a clue as to the mechanism of double formation. In specimens of this type, double heads are produced and a surplus tail independent of the primary one is formed at the ventral side of the main embryo. Since the double heads are considered to be produced by the splitting of the primary invagination, while the surplus tail is formed by the secondary invagination at some region apart from that of the primary invagination, the mechanism of formation of double heads and that of the double tails are different.

In Type 2, some independent organs such as notochord, nerve cord and otic vesicle are formed in surplus at the ventral side of the main embryo. These organs may have been formed by a different mechanism from the splitting of the primary invagination observed in Types 4 and 5. But it is also uncertain whether they are produced by the secondary invagination observed in Type 3.

Explanation of Figures. Figs. 1-11. Double and triple monsters reconstructed from serial sections. Materials fixed nineteen days after centrifuging. a, anus; c, notochord; e, optic vesicle; g, gut; gb, gall-bladder; gl, glomerulus; h, heart; i, infundibulum; l, liver; m, myotome; mo, mouth; n, neural tube; o, nose; p, pronephros; r, otic vesicle; s, pancreas; ti, tail. Throughout the figures, 1, 2 and 3 stand for the organs of the primary, the secondary and the tertiary embryos respectively.

緒 言

元村 (1935, 1949) は, アズマヒキガエル (*Bufo vulgaris formosus*) の受精未分割卵を遠心分離すると, 本来の植物半球からの陥入の他に動物極から新に陥入が起り, 其の結果, 尾部重複胚の形成が起ることを報告し, 陥入現象の一次的要素として皮部細胞質の重要性を説いた。更に岡田その他 (1947, 1949) は, 元村および Dalcq and Pasteels (1937) の説を検討する目的で同様の実験を行い, 頭部重複胚と尾部重複胚が形成されること

を報告した。そして頭部重複胚も尾部重複胚も、重複の原因は陥入現象によらず遠心分離した際に求心端に集る油球によると説いた。筆者もこれらの実験に興味をもち、1948年の春アズマヒキガエルの卵を材料として遠心分離実験を行つた。その結果、従来報告されたものと類似の重複胚を得たほかに、筆者の知る限りでは遠心分離実験では報告されていない三重重複胚が形成されるのを見た。遠心分離の結果形成される異常胚の形成機構を追究するための準備として、本実験によつて得られた数種の異常胚の内部構造を観察したので、其の結果をこゝに報告する。本実験に際し、懇篤な御指導を頂き更に御校閲を賜つた東北大學元村勳教授、および本報の発表に際し種々の御配慮を賜つた本學の久米又三教授に深甚の謝意を表す。

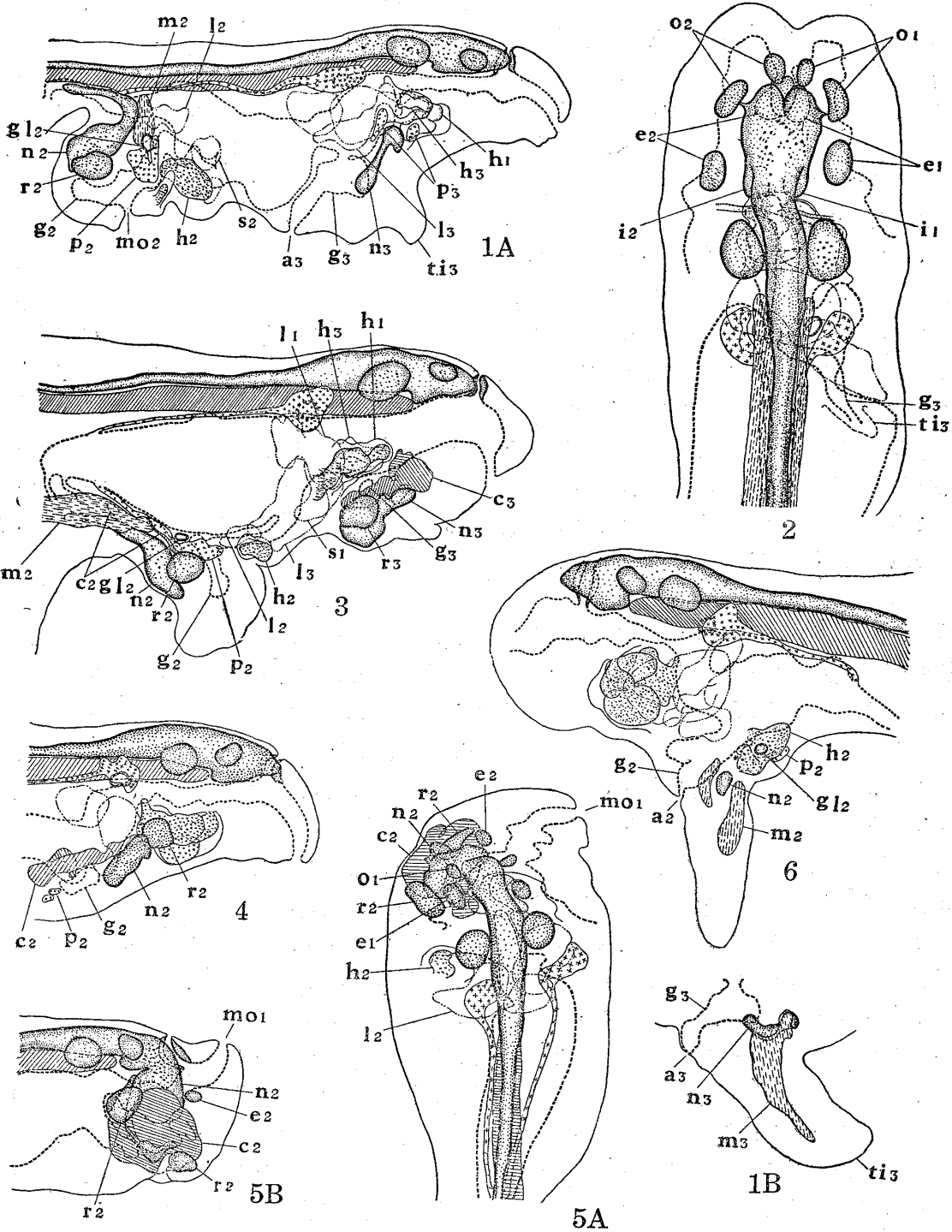
材料及び方法

仙台市近郊で採集した同一親よりの受精未分割卵を材料として、これらを1分につき1500回転で5分、3分、1分の遠心分離処理を行つた。これらは各々1750, 1050, 350重力倍に相當する。5分処理のものは胞胚期より以上には発生しないで死亡し、1分処理のものは正常に発生し、3分処理のものにだけ異常胚が発生した。遠心分離処理後19日目にBouin液で固定し、Delafield's Haematoxylin または Borax-Carmine で染めた後に25 μ の連続切片とした。

観 察

異常胚のうち、現在までに観察したものは水腫を除けば、三重重複胚(型1)、不完全重複胚(型2)、尾部重複胚(型3)、頭部完全重複胚(型4)および頭部不完全重複胚(型5)の5型がみられる。これらのうち、頭部完全重複胚(型4)と頭部不完全重複胚(型5)とは、ともに原口陥入の際の障碍によつて生じたものと推定され、すでに屢々報告されたものと類似のものであり、三重重複胚(型1)は前記の如く筆者の知る限りでは報告をみない新しい型のもと思われる、また不完全重複胚(型2)および尾部重複胚(型3)は、型4、型5とは生成機構を異にしているものと思われる。

型1(第1A, 2, 3圖) 第1A圖に示した胚では、主胚の前方腹部に緒のある主胚とは別個の尾(第1B圖)が新しく形成されており、これとは別に主胚の後方腹部には、さらに別個の可なりよく発達した頭部がある。別個に形成された尾の基部には肛門が開いており、それに續く腸は主胚の腸と連絡している。なお、各器官の記載は各型とも、同様の胚葉から形成される器官をまとめて行う。尾には脊髓状に分化した神経管とその兩側に筋節が1個ずつある。しかし脊索の如きものは認められない。この他に尾の基部よりも腹内方には心臓、前腎、肝臓及び膵臓らしく思われる器官が認められる。心臓は小型で各部の分化は認められないが、圍心腔と思われる部分は比較的広い。前腎は一側にだけ前後して2ヶ所にみられ、一方は前腎小管らしいものゝ集合からなり、他方は前腎小管らしい1本のものからなる。位置の上から肝臓及び膵臓と同定した器官は、内部に血球を含む血管状の囊をもつ未分化な器官にすぎない、従つて明確にこれらの器官に相當するか否かは疑問である。しかし、これらを主胚の器官とは考えられない。主胚の後方腹部に形成された頭部には口、1對の前肢の肢芽があり、鰓裂は認められない、内部的には主胚のものから完全に獨立した神経管、1個の筋節、1對の前腎及び血管球が認められ、この他に心臓、



Figs. 1A, 2 and 3. Triple monsters belonging to Type 1. 1B. The myotome found in the surplus (ti 3) in Fig. 1A. 4 and 5A. Incomplete double monsters belonging to Type 2. 5B. Side view of the same monster shown in Fig. 5A. 6. Double tailed monster belonging to Type 3.

肝臓、および脾臓らしく思われる器官がある。神経管の前方は後脳状となり、その両側に耳胞が形成されてゐる。前腎の發達は顯著であり、一方の前腎管は主胚の前腎管の後方と連絡しており、他方のものは盲端に終つてゐる。心臟と同定した器官は單に血球を含んだ

囊にすぎない。なお、この頭には口を以て外通している主胚から分岐した腸がある。主胚の器官はやゝ位置が亂れてゐるほかには著しい變化はない。

第2圖に示した胚では、主胚の頭部前端が二分するほかには体中央腹側に尾状突起がある。この尾状突起の中央には肛門が開き、肛門に續く腸は主胚の輸膽管に沿つて膽嚢に開く。前例と異り、尾には、腸以外の器官は認められない。二分した頭部には、おのおの別個の口が開き、前脳は相接して不完全な重複を示しているが、中脳では重複を示さないが但し漏斗だけが両側に1個ずつ分化している。鼻孔と眼は分岐した頭部に1對づゝ分化している。しかし、分岐した頭部が相接する側の眼は眼盃だけでレンズは形成されていない。このほかの器官には變化は認められない。

第3圖に示した胚は、第1A圖に示した胚とほぼ同様である。すなわち主胚の前方腹部には隆起部があり、また後方腹部には別個の頭がある。隆起部には、腹内方に曲折した顯著な脊索と、主胚と同程度に分化した心臓および肝臓があり、前腎を欠き、神経管は主胚に對して前端に當る方が後腦狀に分化し、その側に1個の耳胞がある。このほか腸管様の組織からなる小盲管が認められるが、この一端は外皮に近接はしているが外通はしないし、また主胚の腸管とも連絡をもたない。後方腹部の頭には、主胚から分岐した腸があるが口陥入および腮裂はみられず、前肢の肢芽は1對ある。更に内部的には主胚のものから完全に獨立した神経管、筋節、前腎および血管球があり、このほか心臓および肝臓らしい器官がある。神経管の前方は後腦狀となり、その両側に耳胞が形成されている。筋節は1對あり、筋節中に埋没して脊索状組織があり、別に小型の獨立な脊索がみられる。1對の前腎は相稱的に發生し、主胚の前腎管と連絡せず主胚の腸管に獨立に開いている。

以上の3例は、本來の原口陥入の際の障壁によつて生じたと推定される重複頭部に加えて、これとは生成機構を異にするとされる過剰尾、或は重複器官が形成せられた點で類似しているのもので同一の型に屬するものと考えられる。

型2(第4, 5A, 5B圖) 第4圖に示した1例では、胚の腹面に主胚のものとは遊離した脊索と神経管および腸管状組織の盲管があり、盲管の後端が体表に近接する部に續いて小型の尾を形成している。神経管は後腦狀に分化し耳胞が1個ある。脊索はよく發達してゐるが筋節は認められず、前腎小管らしいものが2本みられる。盲管は第3圖に示した型1の例に於ける前方腹部の重複器官中にみられたものと類似している。

第5(A, B)圖に示した他の1例では、主胚の腹部には、側面から腹面にかけて異常な發達をしている獨立の脊索があり、更に、神経管が發達している。筋節はみられない。脊索は二次的に形成されたと考えられる腦を取巻いて曲折し、更に、その脊索の一部はこの二次的腦の腦室内に充満している。従つて脊索が腦室に充満してゐる部分では、腦は厚い側壁と腹壁のみが残り、薄い背壁の存在は認められない。神経管は悉く腦に分化し、主胚の腦前端と連絡する。この腦には、レンズをもたない腦から分離した眼盃が1個分化し、大小不同の耳胞が2個みられる。このほか二次的に形成された器官の中には、主胚の食道直後の消化管から分岐して主胚の腹面を前方に伸びて盲端に終る腸管がある。又、主胚の頭前方腹部には、体壁から陥入した腔所があるが、これは何に相當する器官であるか不明である。更に主胚のものとは別個に小型の心臓、これに續く肝臓状の器官がある。主胚の前方の器官はかなり配列が亂され、とくに口は鼻孔の如く頭背面に開いている。しかし体後方の他の器官には著しい異常はない。

以上の2例は主胚の腹面に、本来の原口陥入の際の障碍による重複器官の形成とは、生成機構を異にするとと思われる重複器官が形成せられた例である。

型3 (第6, 7圖) 主胚の腹面に尾が主胚のものとは別個に形成された2例の尾部重複胚である。

第6圖に示した例では、別個の尾には鰭があり基部に肛門が開き、これに続く腸は主胚の腸と連絡する。脊索はみられないが、筋節は1對よく發達し、その間に神経管らしい小型の器官がみられる。更に前腎小管らしい管の集つた前腎、血球を含み薄い壁からなる血管状の組織が密集した腔所、およびこれに近接する1個の血管球がみられる。主胚の器官には變化が認められない。

他の1例は(第7圖)、尾というより尾状の突起が別個に形成されたものである。この突起の中央に肛門が開き、肛門に續いて主胚の腸に至る細い二次的に形成されたと考えられる腸管がある以外に、他の器官は認められない。此の場合も主胚は正常である。以上が主胚のものとは獨立に、肛門をもつた尾の形成された尾部重複胚である。

型4 (第8圖) この型は、同大の2頭をもつ頭部完全重複胚である。脊索と神経管が正中面に沿つて二分されており、脊索はとくに肛門附近まで二分している。神経管は頭部だけが完全に二分され、後方は二次的に癒合した状態にある。鼻孔、眼、耳胞、筋節、心臓、血管系、口および鰓は分岐した兩胚に、おのおの獨立して形成されている。しかし分岐した兩頭が相接する側の重複器官は、共通の1器官に癒合される傾向がみられ、耳胞は1個、筋節も1個となり、心臓ではキュービエー管も靜脈竇も癒合する。鰓、背部大動脈および入鰓血管に於ても同様である。肝臓は、分岐した兩胚のおのおのが背腹に重つた如き構造を示し、膽嚢は2個ある。この他の前腎、血管球、脾臓、肺臓、前肢の肢芽および肛門等は兩胚に別個に形成されることなく、正常の如く配列している。

此の型の胚は次の型と同様に、多くの人々が報告した原口陥入の際の障碍のため形成された重複胚に類似している。

型5 (第9, 10, 11圖) 器官の分化程度を異にする頭部が重複する頭部不完全重複胚である。

第9圖の例は、脊索と神経管がそれぞれ僅かに分岐し、筋節は分岐した脊索の兩側に1對ずつみられる。しかし分岐した脊索が相接する側の筋節は1個となり、脊索が分岐している間にのみある。一方の頭部は正常であるが、他方の頭部には鼻孔は1個だけ形成され、そのほかの器官には重複をみない。

第10圖の例では、脊索はかなり分岐し、神経管も亦、前例よりは分岐の度が著しい。一方の頭部の器官は前例と同様に正常であるが、他方の分岐した頭部には眼はなく、1個の鼻孔と1對の耳胞および不完全な口がみられる。しかし分岐した神経管が相接する側の耳胞は癒合して共通の1個となつている。そのほかの器官は正常である。

第11圖の例では、神経管が腹側で分岐する。その中、一方の分岐した頭部には正常の如く1對ずつの鼻孔、眼および耳胞が形成されるが、他方の分岐胚には耳胞が1對だけ形成されているにすぎない。分岐した兩胚の脊索は遊離し、一方は小型である。筋節、前腎、血管球、心臓、口、肝臓および膽嚢は各分岐胚に形成されて重複する。しかし、前腎は兩分岐胚が相接する側では前腎小管を缺く1つの嚢となり、体腔に開く小管が1本あるにすぎない。血管球は嚢状前腎と左側前腎に1個ずつ、右側前腎に2個みられた。心臓と肝臓

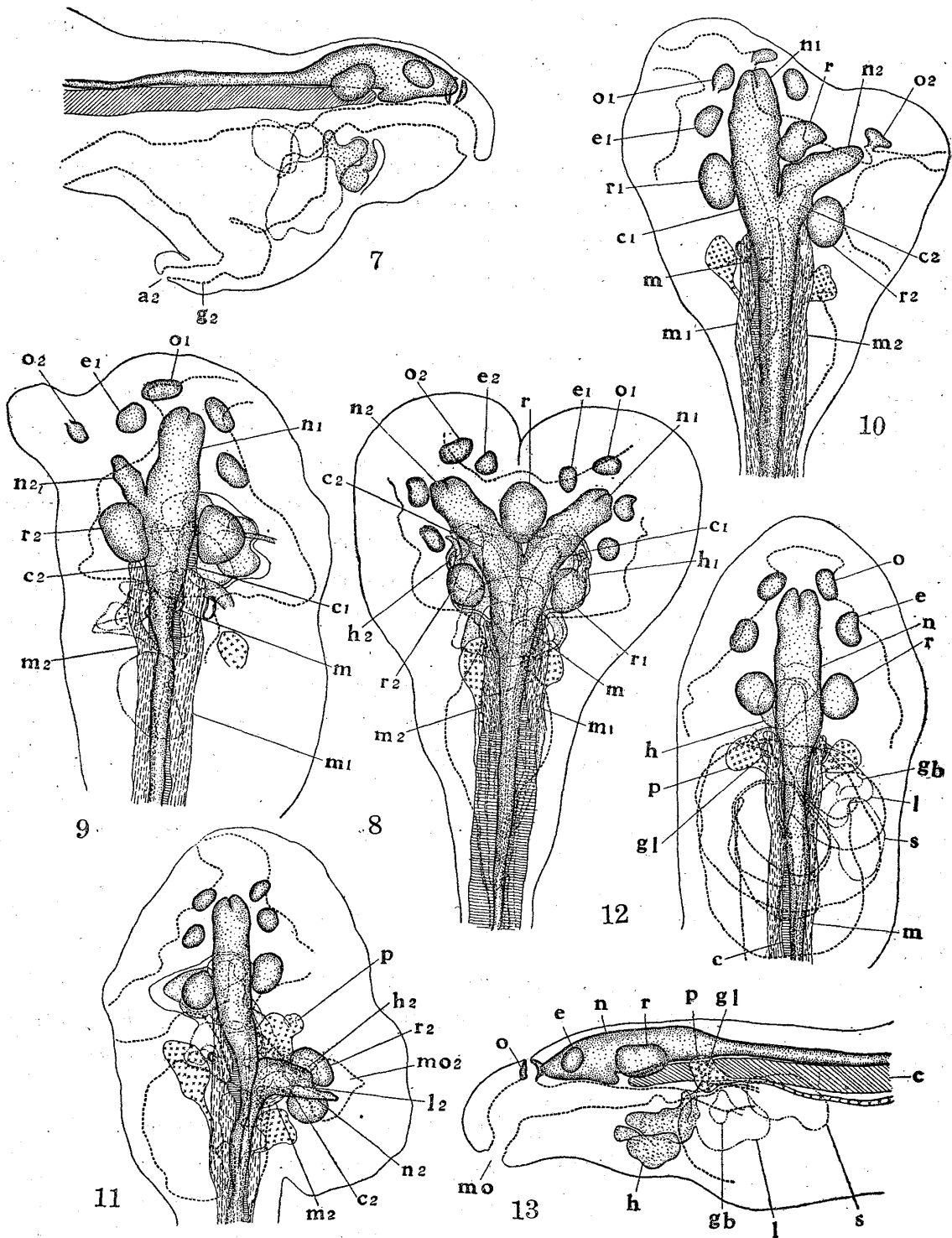


Fig. 7. Another example of double tailed monsters belonging to Type 3. 8. Complete double headed monster belonging to Type 4. 9-11. Incomplete headed monsters belonging to Type 5. 12. Dorsal view of a normal embryo at the same stage with those shown in Figs.1-11 13. Side view of the same embryo shown in Fig. 12.

はそれぞれ大きさを異にする。膀胱と鰓は正常の如く位置してゐるが、前肢の肢芽は1個のみである。

以上の3例は、脊索と神経管が分岐し、分岐したおのおのの胚に独立の器官が形成されることは前の型と同様であり、分岐する兩胚の分化の程度が異なる點で前の型4と區別したにすぎない。

考 察

遠心分離處理後19日目に於ける異常胚についての以上のような形態的觀察から、次のことが推察できるのではないかと思う。頭部完全重複胚(型4)および頭部不完全重複胚(型5)の各例では、脊索と筋節が二分するか、或は分岐する結果、各分岐胚は独立の種々の器官が分化し或は誘導されたために、各種器官の重複がみられたものと思われる。しかし肛門は分岐胚に共通な1個だけしか存しない。この事實は Schultze, Wetzel, Penner and Schleip 等が、蛙卵の轉位實驗で報告した如き原口陥入の障礙による頭部重複胚と類似している。従つてこれら2型は、本來の位置での原口陥入が遠心分離によりなんらかの障礙をうけ、そのために陥入方向が二分されたものと考えられる。この場合、原口陥入に對する障礙の位置的相異が、胚軸に對する兩分岐胚の相對的位置を決定し、更に、陥入後に於ける器官の誘導限界を示す結果になる。型1に屬している第1A および第3圖に示した例での重複頭部では、一方の頭には脊索の發生をみないが、これはとくに、中胚葉原基と密接な關係のある陥入域に於ける方向分離の位置的相異を示す顯著なものであると思う。

尾部重複胚(型3)は、主胚のものと同様に形成された尾の基部に肛門が開き、これと主胚の腸との間を通じて腸管が形成されてゐる。このことは型1に屬してゐる第1A, 1B および第2圖に示した2例中にあらわれた別個の尾に於ても同様である。これらの主胚のものとは別個に形成された尾には、腸管だけのもの、このほかに更に筋節、神経管、前腎、血管毬、心臓、肝臓および膵臓様の器官等が誘導されたもの等があるが、脊索は認められない。これらの事實は先ず第一に本來の陥入とは別個の陥入により原腸が形成されたこと、更に、この別個の陥入が起る位置とその陥入方向が主胚の原基に對する相異により、なお、それらが本來の陥入の位置とその陥入方向から受ける二次的影響の如何により、別個の尾が形成される位置および陥入後の重複器官の誘導や分化の程度が種々の差異を示すものと解せられる。この型の胚が主胚とは完全に離れた肛門をもち、更に神経管と筋節を有する點、および、ともに脊索が認められない點に於て、元村教授が主張する動物極からの陥入による尾部重複と一致する。なお筆者が觀察した範圍では、この別個の尾に、とくに油球塊或はそれによる腔所と思われるものはみられない。

三重複胚(型1)に於て、同時に、頭部の重複と更に主胚の尾と全く離れて別個の尾の形成をみたことは、重複頭部と過剰尾との生成機構を論ずるに興味ある例を提供する。この場合、頭部重複と尾部重複の生成機構を、たゞちに遠心分離の結果集合する一定の細胞内物質によるものとして同一に考えることは困難である。そこで第1A, 1B と第2圖に示した例における、肛門を開く主胚と別個の尾は、これが本來の原口陥入域外からの陥入による二次的生造物と考え、これに對し重複頭部は原口陥入の際の障礙による重複頭部と類似の生成機構によるものと考えの方が容易である。

型2の不完全重複胚と型1の第3圖に示した胚の腹部重複器官の生成は、本來の陥入の際の障礙によるものか二次的陥入によるものか明らかでない。唯、主胚と全く獨立に發生

する脊索および神経管をもち、とくに第4圖に示した例に於ては、腸管状組織から成る盲管を有し、これが外皮に近接する邊に尾状突起を形成する點より考へて、これらが二次的陥入により生成された如く解することが出来る。しかし、この考への當否は今後の研究に待たねばならない。なお、以上5型のいずれの例においても、本來の原口陥入に由來する胚の形成がみられたことは、原口の位置のモザイツク的決定と、その安定性を主張する人人の考へと全く一致する。

文 献

Dalcq, A et Pasteels, J., 1937 Arch. Biol. 48: 669 (Dalcq, A. 1938 Form and Causality による)

Motomura I. 1935 Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol. 10: 211.

—1949 Sci. Rep. Tohoku Univ. Biol. 18: 127.

—1949 實驗形態學 5

岡田 要, 波磨忠雄, 梶島孝雄 1947 動雜 57

岡田 要, 波磨忠雄, 梶島孝雄, 蒲原春一 1949 實驗形態學 5