

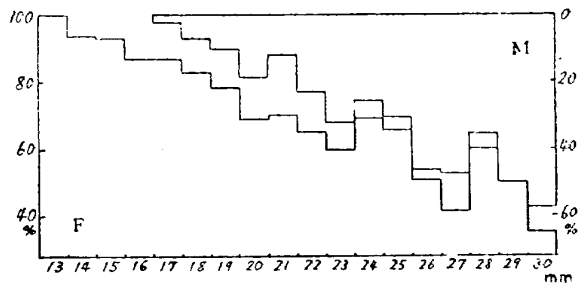
ヌマガエル雄の性分化*

吉 倉 眞 (熊本大・教育) (1951年1月4日受領)

Roxas ('29) は比島産ヌマガエル *Rana limncharis* (*R. vittigera*) における顕著な雄間性現象を研究し、これが正常なものか或は性轉換の過程にあるものかそれを明にすることは困難であるとのべた。そして若しこれらの蛙が性轉換の過程にあるものとしたら、それは雌から雌へと考えねばならないと。彼の研究は成體の觀察に限られ發生學的研究を欠いている。Goldschmidt ('31) はこれに對して、恐らくこれらは遺傳的な雄の過渡的間性の性轉換のおくれたものであろうとのべた。後藤 ('45) は變態後のヌマガエル幼蛙(福岡産)十數匹の精巢を觀察して雄の雌性化を結論した。著者はこの現象の本態を明かにするために性腺の發生學的研究を行つたがその結果をここに報告したい。本文に入るにあたり日頃親切な御指導をいただいている川村智治郎教授、東大理動留學中懇切な御教示を忝うした岡田要教授に對し衷心からあつく御禮を申上げる。

材料及方法 熊本産ヌマガエルの種々の發育期にあるもの雌雄約1,500匹を昭和22年から3年間、一定期間において野外から採集してきて性腺の形態並に組織發達の過程を觀察した。固定には主としてブアン液を用い、デラフィールドのヘマトキシリン、エオシンで染色した。

觀察 性腺の外形 變態期の蝌蚪(頭胴16—17mm)の性腺は細紐状で多少屈曲し性的差異は認められない。變態直後、大多數の性腺は大きさをまして多少扁平となり、外縁は葉状にくびれて卵巢形となる。併し少數の性腺はこれと異り、やや卵巢形を呈するが細めでくびれも浅く精巢との中間形を示している。正常形の精巢は見出されない。幼蛙が20mm位になると初めて正常形の精巢が見られる様になり、以後蛙の成長につれて次第にその数をましていく。一方、卵巢形或は中間形の性腺は次第に少くなり、30mm位に達するともはや中間形は殆どみられなくなり、外形上性腺の雌雄性は決定されその比はおよそ1:1となる(第1圖)。



第1圖 生年内に於けるヌマガエルの外見的性比の異動

體長13mm(變態直後)—30mm, 總數932。Mは精巢。Fは卵巢形性腺を有するもの、然らざるものは中間形性腺を有するものの百分率。

の構造を調べてみると性細胞は腹腔上皮に沿うて1—2層をなし處々に中胚葉細胞をまじえ一定の間隔において中央に性腺腔をつくつている。そのため性腺は外見上幾つかにくびれてみえるのである。性腺は性腺間膜によつて腹腔壁につらなり、中腎からのびだしてきた髓索を通つて髓索細胞が性腺中に入りこんできている。この細胞は性腺のくびれめでは栓状に密集しているが、ふくらみでは性腺腔を被いかけている程度にすぎない。かゝる性腺の分節構造が組織的には精巢に分化して後まなお外形上保たれているために、幼蛙に於ける性比が以上の様にみえるのである。尤も、卵巢形性腺と一樣に言つてもそこには雌雄によるある程度の差異が個體の成長につれて次第に認められてくる。即ち、精巢には概して卵巢ほどの豊かな分節のふくらみはみられないし、外形も多くは不整である。

精巢の2型 : 次に精巢組織の觀察を行つて著しい現象を見出した。一般にその外形が卵巢とまぎらわし

* 昭和24年度文部省科學研究費補助

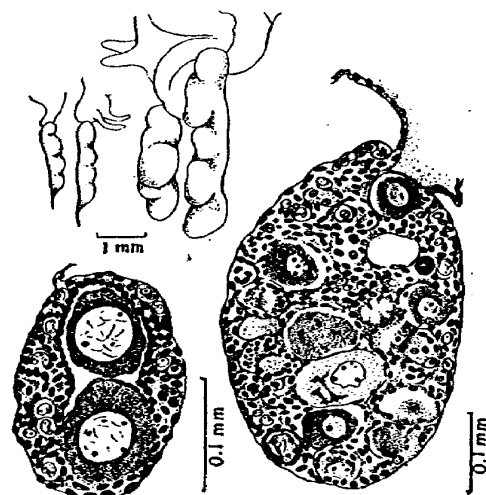
い精巢にあつては、その中にかなり大きな卵様細胞、即ち精巢卵が多数存在する。これらの精巢卵は大きさ、數量、健否の状態など個體によつて種々の差を示し、その發生、成長、退化の諸相は精巢の分化發達にかなりの影響を及ぼしている。著者はかかる精巢を間性型とよび、精巢卵の全く見出されないものを正常型とする。間性型精巢は幼蛙に於てやや多く、成蛙に於てやや少いが平均して 48.5% (調査總數 300) を占め、まづ熊本産ヌマガエル雄の約半數はこの型の精巢を有しているものとみなすことが出來よう。ここに注意すべきことは、外觀卵巢形の精巢必ずしも精巢卵を含有していないことであつて、その在否の確實性は組織學的検査によらなければならない。

間性型精巢：正常型精巢の分化發達はさておき、ここには専ら精巢卵の在否が精巢の分化發達に及ぼす影響に就てのべる。まず精巢卵の發生は精巢分化の極初期に始まり、頭胴 12mm の蝌蚪の未分化性腺にすでに精巢卵發生の過程に入つたと思われる性細胞の收縮期、或は太糸期のものを見出した。併し蝌蚪期に於てはまだ成長期に入つたものはみられない。その成長したものがみられるのは變態後で、早いものでは 16.5mm の幼蛙 (No 970) の性腺にかなり大きな卵細胞を認めた。この性腺は後精巢に分化するものと考えられるが、その左に 24, 右に 23 の卵細胞を有し、大き (直徑, μ) 最大は細胞 83.2×72.8 , 核 52×52 , 最小は細胞 52×46.8 , 核 36.4×36.4 , 平均して細胞 62μ 位, 核 45μ 位で、これらはすべて卵胞上皮に包まれ性腺腔或は腔に接して位置し、なお卵細胞への發生と思われる成熟分裂前期の性細胞も處々に見出されたのである (第 2 圖)。

精巢卵の發生過程は正常の卵母細胞の場合と同様で、性腺分化の初期にあつては性細胞は中胚葉細胞、髓索細胞にかこまれつつ精巢組織の隨處に散發的に成熟分裂を開始する。従つて精巢卵の大きは發生の遲速に關係し、早期に發生したもの程大きくこれらは概ね性腺腔に接して位置する。體長 17mm 位になると精細管が形成され始めるが、この頃發生する精巢卵は大抵精細管壁にある。完成された精巢内の卵細胞は多くは 1 精細管内に 1—數個見出されるが、なお精細管の間に介在して單獨に見出されることもある。後者の場合は精巢卵は一般に大きく、性腺腔に沿つて中央に並列し、殊に退化中のものが少くない。これらはかなり早い時期に發生したものの殘留卵である。

一般に精巢内に於ける精巢卵の發生位置は全く一定していないし、脂肪體の中にすら見出される。更に精巢卵の發生は左右兩精巢共に見られるとは限られず、稀には一方の精巢だけにしかみられないことがある。例えば 19mm の幼蛙 (No. 27) は左に殆ど卵巢とまぎらわしい程の精巢を、右に精巢卵を全く含まない正常精巢を有していた。精巢卵の大き (直徑, μ) 直徑は最大のもの細胞 84×49 , 核 67×36 , 最小のもの細胞 35×34 , 核 25×24 , 大形の卵細胞は中央に小形のものは周縁に近く位置し、精巢組織の發達は微弱であつた。他方正常型の精巢に於てはすでに精細管は完成され、成熟分裂に入つた收縮期の精母細胞集團は至る所に認められたのである。

蝌蚪に於て正常の卵巢に發達する性腺にあつては、卵母細胞は集團を形成しこれらはみな一樣に成熟分裂前期に入る。然るに精巢卵の發生に於ては通常かかる細胞集團をみず、隨處に散發的に成熟分裂を開始する。ただ稀に精巢卵の發生がかなり豊富な場合には精巢組織にその集團をみることがあり、この場合は卵巢へ發達するものとの區別が困難になつてくる。併し卵巢に於て多數の卵母細胞が成長期に入り、それらが性腺に充滿し始める頃になると彼我の區別は容易になつてくる。即ち精巢卵は決して性腺全體に充滿することなく所々に散在し、殊に成長期にある卵細胞の大きは卵巢に於けると異なり、ある少數のものがとびはなれて他より著しく大きいことがある。しかも精巢卵の間には髓索細胞の侵入が目立ち、精巢組織の發達と大きな精



第 2 圖 ヌマガエル雄の間性型性腺
左 幼蛙 16.5mm (No. 970) の性腺 (上)
とその健全な卵細胞 (下)
右 幼蛙 20mm (No. 1269) の精巢 (上)
と崩壊中の精巢卵 (下)

巢卵とのために性腺腔は非常に狭げられている。特に退化崩壊中の精巢卵が著しい。併し乍ら精巢卵發生の極めて豊富なものではこれと全く事情を異にし、もはや卵巢との區別はつかない。ただある時期の到來とともに卵細胞は一齊に崩壊することによつて、はじめてこれが精巢に轉化するものなることを推知できるに過ぎない。例えば 20mm の幼蛙 (No. 1261) では性腺の外形も構造も全く卵巢と異らないが、成長期の卵細胞が悉く崩壊中であるのが著しく、同じく 20mm の幼蛙 (No. 1269) では性腺の構造は上例に近いが漸く髓索細胞の侵入が目立つてきて精巢への轉換が始まつていることを示している (第2圖)。

かゝる精巢卵の發生は當然精巢の分化發達に少なからぬ影響を及ぼしているが、その程度は精巢卵の發生、成長、退化の消長と關係し少數の場合には殆ど影響がない。併し一般的に精巢卵の發生が精巢の分化發達をおくらせていることは否めない。精巢の正常分化にあつては、髓索細胞が中腎から盛んに侵入してくると皮膚の性細胞はそれをかこむ中胚葉細胞とともに性腺内部に移動してきて、遂には髓索細胞に包みこまれてしまう。そこで性細胞は速かに増加し、細胞集塊を形成し、これらを包圍する髓索細胞は後の精嚢—精細管の壁をつくる。成長の進んだ精巢卵の存在はこの過程をみだし、殊に卵細胞が大きかつたりその数が多かつたりすると、精巢はおそくまで卵巢的形質を保持して精細管の形成、精子發生が相當に阻まれる。即ち正常精巢に於ては早いもので生年内すでに體長 24mm に達すると精細管が完成され精巢の断面は網状を呈する。然るに間性型に於ては最も早く精巢の完成をみたものでも 27mm である。精巢分化の過程にある間性型に於て、性腺腔のまだみられる場合には、髓索細胞は厚い層をなし、これは腔に對して屢と鋸齒状に彎入している。髓索細胞の増殖によつて性腺腔がすでに消失している場合には、これらの細胞は精巢の中央に密集して髓索を形成している。何れの場合にも精巢管の形成は精巢の周縁部にかぎられ、正常型にみる様な精巢全體にわたる一様な精巢管の形成はみられない。これは全く髓索に接し或は又その中に包みこまれている精巢卵がなお成長をつづけているか、退化崩壊中にあるか、崩壊後の空洞を諸種の細胞が補填しているか、その動きはとにかく要するに精巢卵の存在によつて髓索細胞の機動性が阻まれ、精巢の形態形成がかなりおくらされていることを示している。

精巢卵は生年内に於て平均細胞の直徑 50μ 位になり、すでに卵黄の形成をみる。翌年以後に於ては $50-100\mu$ 位になるが、 150μ に達するまでには大抵退化吸収されてしまう (第1表)。

第1表 ヌマガエル精巢卵数の異動

精巢卵數	體長											1001 卵巢狀	調 査 個 體 計
	1 10	11 20	21 30	31 40	41 50	51 100	101 200	201 300	301 400	401 500	501 1000		
15—20mm	4	2			1		3	2			2	3	17
21—25	12	4	1			2	6	2	1	1		2	31
26—30	6	2	3		1	5	2	2	2			1	24
計 (%)	36 (50.0)					7 (9.7)	21 (29.2)				2 (2.8)	6 (8.3)	72
31—35	22	4	6	1	1	3					1		38
36—40	11	2	1	1			2						17
計 (%)	49 (89.0)					3 (5.5)	2 (3.7)				1 (1.8)	(0)	55

註 精巢卵の大きさは直徑約 $16-170\mu$ 、本表には體長 31mm 以上の 1 年生蛙、30mm 以下の 2 年生蛙を含まず。

精巢卵の退化はその生理状態に應じて特異の様相を示す。1 個體に於ける精巢内の退化には最盛期があり、特に卵細胞の多い精巢ほどその現象は顯著である。これは精巢分化の上に重要な時期で *R. temporaria*

などにみる幼期雌雄同體の雌から雄への轉換期に相當するものであると言える。併し乍ら精巢卵の退化は必ずしも一齊に起るとは限らない。のみならず退化崩壊の行われている一方に於てはなおその發生がみられ、完全に精巢卵を失う場合はむしろ少ない様に思われる。精巢卵の崩壊後生じた空洞には殘層とともに白血球がまずみられ、次で間細胞、殊に髓索細胞の補填が著しい。これらの細胞は附近に移動してきている性細胞をとりまいてここに精細管原基を形成するに至る。この様にして間性型精巢は普通生年内にはほぼ正常構造の精巢にまで變化してしまふのであるが、時として翌春以後にまでこの過程がもち越される場合がある。その最も極端な例では41 mmの雄蛙(No. 719)に於て、精巢はやや卵巢形を呈し左に29右に33の精巢卵を保有し、その大き平均100 μ 内外、これらは精細管に精子と共に、或は精細管の間に介在し多少退化の徴をあらわしていた。

論議 兩棲類の性腺分化に関する Witschi の學說によれば、皮層及び髓層はそれぞれ卵巢或は精巢の inductor として、その接する性細胞にはたらいて卵子或は精子の發生を起さしめる。同時にまたそれらは反對の性腺への發生を抑制する。その性分化誘導物質は皮層からの corticin⁺, corticin⁻, 髓層からの medullarin⁺, medullarin⁻, である。今ここにのべた間性型精巢の分化をみると、その初期に於て一般に髓索の發達がわるく、従つて medullarin のはたらきは弱い。ここに於て inductor system に於ける皮層の代償的な機能増進をきたし、corticin は性細胞をして精巢卵發生へと導くものと考えられる。その極端な場合には全く卵巢と異なるところがない。やがて精巢卵の崩壊に懸じて髓索が發達し精細管の形成が始まる。これは corticin の機能減衰にともなる代償的な medullarin の優勢なはたらきと考えられる。併し乍ら精巢卵の崩壊する一方なおあるものは健在であり、のみならずその發生さえもみられるのは、この學說によつては十分解しがたく、誘導系、反應系とそこに何かある微妙な關係があるらしい。

従來蛙の精巢卵に関する報告は數多く、我國に於てもエゾアカガエル、トノサマガエル、ツチガエル、ヌマガエル、ニホンアマガエルなど決して珍らしいものではないが、これらの精巢卵が機能的な卵子にまで發達したという記録はない。これは蛙の雌間性に於て機能的な卵子と精子とを共に生ずる場合と著しい對照をなし Goldschmidt の學說から言えば、蛙の性轉換期に於ては雄性因子は、雌性因子よりも優位にあるものと考えられる。

また熊本産ヌマガエルに於て間性型精巢の分化が環境により特に影響されたものであると認められる事實は見出されなかつた。ただここに興味あることは比島産ヌマガエルの雄間性にみる雌的形質のあらわれを性腺の外形、精巢卵の發生成長、ミュレル氏管の發達などにみる時、熊本産よりも遙に雌化強き點のあることは地理的變異の1資料として注目をひく。

文獻 Christensen, K. '30, Amer. J. Anat., 45, 159. Goldshmidt, R '31, Die sexuellen Zwischenstufen. S. 245. 後藤源太郎 '44, 解剖誌 22, 52. —'45, 動雜 56, Nos. 9-10, 3. Roxas, H. A. '29, Philip. J. Sci., 38, 201, Swingle, W. W. '25, Amer. Nat., 59, 154. —'26, J. Morph., 41, 441. Witschi, E. '29, J. Exp. Zool., 54, 157. —'30, J. Exp. Zool., 56, 149. —'42 Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 10. 145.

Résumé

Sex Differentiation in the Male of the Frog, *Rana limnocharis* Wiegmann.

MAKOTO YOSHIKURA

More than 1,500 frogs of *Rana limnocharis* were collected in Kumamoto district and used for a morphological study on the differentiation of their gonads. Results obtained were as follows: 1) Shortly after metamorphosis the gonads of all young frogs are of ovarian type in external appearance at least. But as they grow older, the gonads in about a half of them become testes, which are distinguishable macroscopically from the ovaries. This sex ratio is established at the end of the first year. 2) Examining the gonads microscopically at the end of metamorphosis, the gonads of the genetic males have a testicular structure, and in about a half of them the oocyte-like cells are present. 3) Although most of the oocyte-like cells degenerate during the first year, some of them remain and continue their growth in the following year. But they seldom attain about 150 μ in diameter.