

マガキの胚葉分化に就いて

(5 月 29 日受領)

藤 田 經 信

北海道帝國大學水産専門部

軟體類は水棲動物中其の種類の数多いことで、陸棲動物の昆蟲類に比すべきだが、今日迄其の發生に關係する研究の發表されたものは寔に寥々である。殊に斧足類で其の感が深い。即ち淡鹹兩水界を通じて多少なりとも研鑽された所の種類は、*Unio*, *Dreissensia*, *Cyclas*, *Mactra*, *Ostrea* 等に過ぎない。中にも發生學に關する著書に屢々引用されるのは *Unio* か *Dreissensia* かである。

カキは世界を通じて普く食糧とされ、また養殖までもされる種類であるが、1690年 BACH が初めて顯微鏡を用ひ之を研究して以來 HORST, HAXLEY, BROOKS, RYDER, STAFFORD, PRYTHORCH 等の發生を記述した論文はあるが、まだ其の初期殊に胚葉の分化を闡明したものがないのは甚だ遺憾であつた。

予は我太平洋沿岸に産し常に食糧に供せられるマガキ (*Ostrea gigas*) の發生を研究し、其胚葉の分化する狀況を知悉することを得たから之を Japanese Journal of Zoology Vol. 2, No. 3 に掲載したが、今之を歐米産のカキ類の發生と對照し、且つ他の斧足類のそれとも比較して、一般無脊椎動物の發生の參考に供したいと思ふ。

此の發生研究は卵の人工受精を基礎とするから、説明の順序として先づ卵及び精蟲の性質を述べることにする。

卵の充分成熟して容易に卵囊から流出するものは眞圓形で、其の徑は 0.051-0.058 mm である。卵膜は薄い二層だが胚珠はない。卵の内容は無色透明の原形質で充され、大仁を有する 0.03 mm の核を備へる。此の卵は外國産食用カキに比すると寧ろ小形に屬する。

外國産カキ卵の大きさ

種 名	産 地	卵 徑
<i>Ostrea edulis</i>	歐 洲 各 地	0.122 mm
<i>O. angulata</i>	同 葡 國	0.052
<i>O. virginica</i>	米國大西洋沿岸	0.050

熟卵は普通の海水中に入ると多少膨れて、其の径 0.054mm のものは 0.060mm となり其の下層に沈降する。卵受精は海水の温度と比重とに關係し、中にも比重に關しては、或限度を超えると卵は、壊滅はしないが其機能を失つて、受精力を減ずる。此の能力の最も旺盛なのは、水温 27°C で比重 14 乃至 16 で、最長時間は 15 時間以上である。是に對して淡水は雨水でも井水でも甚だ有害で、卵を 15 分間も其の中に放置すると、著しく其の受精を減ずる。

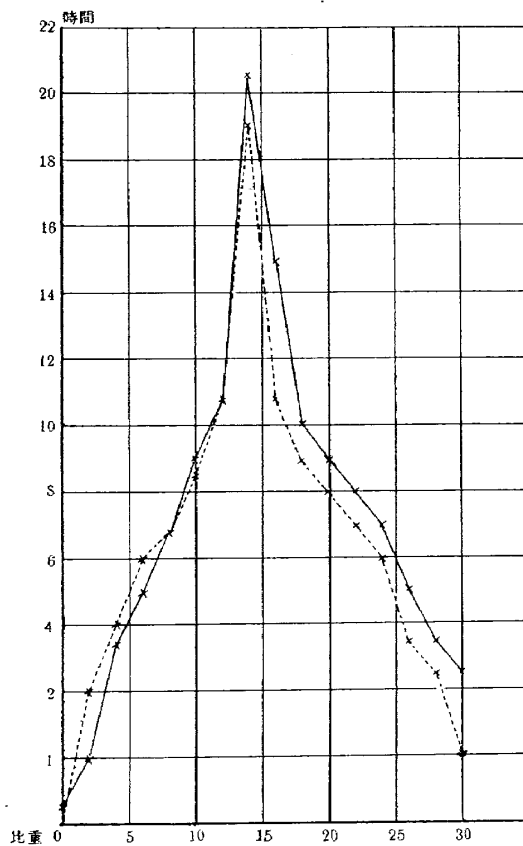


Fig. 1

マガキの發生に適切な水温を決定するため、曾て數年間野外實驗をした。即ち千葉縣市原郡八幡町の海面に四月から九月迄連月附著器を建てて、之に附著したカキの數量を計算し、同時に此間の水温を測定して相互の關係を考査した。之に據ると海水の温度とカキの放産する割合は右の通りである。

精蟲は全長 0.073 mm で、頭部はやや圓く長径は 0.0073 mm あり、之に亞ぐ尾部は 0.07 mm ある。因つて之を歐洲産カキの精蟲全長 0.027 mm (内尾部 0.025 mm) 米國産種の全長 0.0368 mm (内尾部 0.035 mm) に比すると甚だ長い。精蟲の最も良く成熟し、活潑に運動するときは、一秒間に 0.05-0.10 mm を突進する。しかし是れは卵同様海水の温度及び比重に據る。今此等の關係を圖表に示せば左の通である (Fig. 1)。

此の圖に據ると卵及び精蟲の生命に最も快適するは、水温 28° で比重 12 乃至 18 であつて大略 14 内外と見て差支ない。是は米國産の比重 13 を適度とするに甚だ類似してゐる。淡水は精蟲に對しては猛毒のやうに作用し、之を加へた瞬時に總べてを全滅させる。

一年間に於ける海水の温度とマガキ放産率

月	次	水 温	放 産 率
四	月	16°	5%
五	月	19°	8
六	月	25°	30
七	月	25°	35
八	月	29°	20
九	月	26°	2

概説するとマガキの産卵は、水温 15° に初まり 25° に高調し、 30° 以上となると発生は促進されるが、卵は不正形となつて孵化率は減少する、最近英國 ORTON は歐洲産カキを研究し、其の産卵は水温平均 15° に初まり、温度此れ以上ある間は放産も繼續すといつた。米國では此の放産には或一定の恒温即ち 20° あるを必要とし、夏期之を超ゆること長ければ産卵も豊富だといふ。

受精 マガキの人工受精をするとき、卵、精蟲共に良く成熟するのは甚だ希望すべきであるが、雌は常に雄より早く完熟するから、此の希望は實現されないこともある。其の際、雌は多少未熟でも、雄が完熟して精蟲が猛烈に活動してゐれば必ず受精する。即ち未熟の洋梨形の卵も活潑な精蟲に接すると、約 20 分にして正圓形となつて発生する。然し之と反對の場合では決して受精しない。此の人工受精に關して佛國の BOUCHON-BRANDELEY は葡國産に就き「此の種の人工受精の優秀な効果は、生殖器から取出した後二、三時間も経た卵と精蟲とを用ひた時に現はれる」といひ、又米國の BROOKS 及び WINSLOW は同國産に就き「卵は水中に放つや急に受精しなければ忽ち破壊す」といつてゐる。是れ歐洲では受精の遅いのを可とし、米國では其の早いのを可としてゐるが、マガキでは此の兩説とも適切ではないがまだ早い方がよい。卵は精蟲と接すると未熟の不正形卵でも正圓となり、其後種々の變化を呈する。(1) 卵の縮小、例へば徑 0.058 mm の大形のものは $0.050\text{--}0.055\text{ mm}$ となる。(2) 卵膜は緊張し多少厚くなつて其の二層は判明する。(3) 外界に對する抵抗力の増加、例へば未受精卵は淡水中に 5 分間以上健在することは稀だが受精卵は同上に 15 分間も生存することが出来る。

此の卵の受精後分割して八細胞時代に至る迄の經過は、曾て BROOKS の *O. virginica* で研究した結果に酷似してゐるが、蘭國 HORST の研究した *O. edulis* とは相違してゐる。卵は受精后 10 分、其の陰極 (vegetative pole) は延びて少しく透明となり、其の反對の陽極 (animal pole) の頂端は偏平となつて 30 分後には其の中央から第一極球が出る。卵は之を出した後一時圓形に復へるが、約 20 分を経て、再び前の方法を繰返して、第二極球を第一の近側から出す。此の二極球は永く二枚の卵膜間に存して分離しないから、卵の發育後に於ける體制を知る指針とすることが出来る。極球放出後の卵は更に眞圓となり、後 50 分で三度卵圓形となつて第一分割を生ずる。

此の初期の發生經過は、試水の比重と水温とに關して遲速する。之を試験するため、種々の鹹水中に受精卵を入れて、次の如き結果を得た。

マガキ卵の初期発生経過と水質

比 重	水 温	眞圓形となる時間	第 一 極 球	第 一 分 割
1.024	28°	分 15-20	分 45	時 分 1.20
22	28	10-15	35-40	1.10
20	28	10-15	30	1.00
18	28	10	30	1.00
16	28	7-10	30	1.00
14	28	7-10	25	0.50

斯く時間の相違するのは唯發生の初期のみで、其の後は此の差異も次第に輕微となり遂に全く消滅する。然し比重 24 では卵の八割は不正形となり、22 では五割不正形となるも、20 以下では殆んど不正形はなくなる。

此の卵の分割は當初から他の種類とは相違してゐる。普通其の第一分割は陽極の極球附近から生じ、眞直に陰極へと進行するものだが、此の卵では是が陽極から下方約三分の二の處から始まつて卵を横斷する。それで卵は上下大小二個に切斷されるが、此れが調整された後は、宛かも鏡餅を倒にしたやうになる。暫くすると第二分割が極球の附近から垂直に下行して、唯上方の大細胞のみを折半する。斯く生じた三個の細胞

は皆同大で陽極の方面に二個、陰極の方面に一個配置される。此の如き卵の特別の情態を三葉期 (trefoil stage) といふ。然し WILSON は單に此の下方の一個の細胞を極房 (polar lobe) といつてゐる。米國產カキにも同様の現象があつて、BROOKS は受精後 2 時 15 分に之を實驗したといふ。歐洲產は勿論だが、我邦產でもマガキ以外に此の如き特殊の現象に就いて、まだ發表されたものがない。三葉期は軟體類中 *Dentalium*, *Dreissensia*, *Nassa*, *Illianassa*, *Modiola*, *Aplysia*

等にも現はれ、中にも *Dentalium* では四細胞期までそれが存続すると知られる。軟體類以外では *Chaetopterus*, *Myzostoma* 等にもある。此の期に就いては、BROOKS は之を體の左右均齊の原始型で小形卵に残存する形態だ、といひ、LANG は下

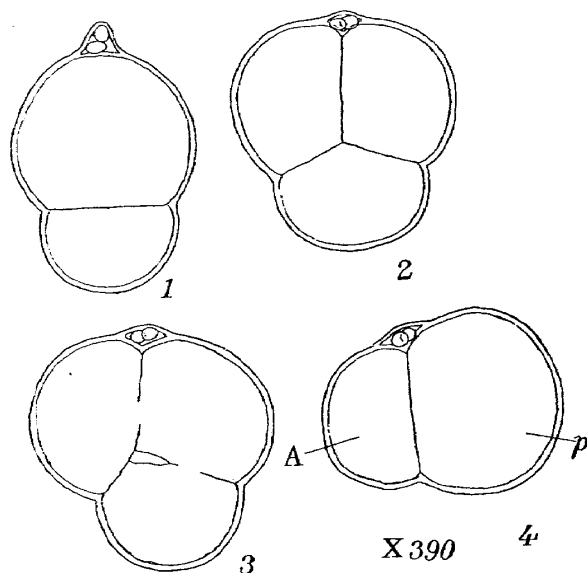


Fig. 2

方の細胞を卵嚢壁に附著した柄だと斷言してゐる。また或人は之を養素の多い卵に現はれる特徴だといつてゐる。WILSON は更に自己の主張する極房の意義を釋明するため、*Dentalium* の三葉期時代の卵を振動して極房を合體したが、卵の其の後の發生を見ると、之れを缺いた二細胞だけからだ、胚は足、殻腺、外套膜を備へないので、極房の使命が多少釋明された。卵の大小、養素の多寡は無論三葉期とは關係がないやうだ。マガキ同様の小卵を有するアサリ、ハマグリには全く之を缺き、またはそれは養素を含むことが少い種類だから BROOKS, LANG の説は適切ではない。WILSON 説も三葉期成生の理由とは沒交渉だから其の眞因はまだ十分了解されてゐない。

三葉期完了後早くも細胞の分合が始まり従つて分割面の整理が行はれる。其結果第一分割面の一半は漸次消滅し、他の一半は第二分割面と接續するやうになる。それ故、始め此の二分割面は相互の接續點で屈折してゐたが、次第に整頓されて一直線となり、茲に再び大小二個の細胞を更生して眞の割球 (blastomeres) となる。斯く二細胞時代が二回現はれて、其の外観は互に酷似してゐるが、よく熟視すると極球の位置に著しい差異がある。即ち前回はその位置が上方の大細胞の頂端にあつたが、今回は二細胞の分割面の頂端にあつて、他の卵の第一分割後に於ける狀況と全く同一である。マガキ卵の受精から正規の二割球となるまでの経過は、時に甚だ迅速に行はれることもあるが、是れは常恒で決して不正分割ではない。二割球には大小の別があり、後では小球が主に體の前部となり、大球が少しく不透明で其の後部となる。

卵は受精後約 1 時間半で更に分割し、小割球は先づ新に二分し、次いで大割球も同様折半する。通常之を A, B, C, D と命名する。即ち小割球からは A, B 大割球からは C, D を生じたのだ。此の四割球が調整すると、其の位置は多少捻れて、小割球 B と D とは陰陽の兩極で相接し、其の線を斜溝 (cross furrow) といふ。斜溝は陰陽兩極に於て異割球で構成されることもあり、またそれが此の兩極で平行することがあり、或は或角度で交叉することもある。斜溝を斯く特に注意するのは、是れが後に體制を知る目標となるためである。従て割球は體制とも相關し、マガキ卵では割球 A, B は體の前半、C, D は其の後半に相當し、また B, C は其の左半、A, D は其の右半に相當する。割球は皆稍々同質で半透明だが、D だけが少しく不透明である。然し甲殻類、又或軟體類の卵のやうに其の陰極附近に膠質物を備へない。

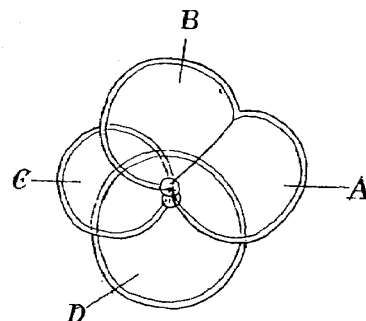


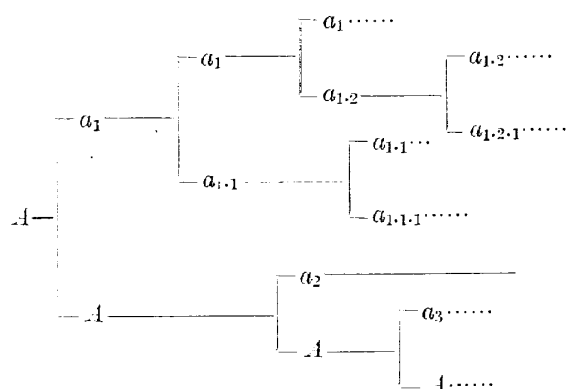
Fig. 3

卵の分割する状況を精査すると、動物の主要な組織、器官等の分化成生する方法と時期とが確定され、また其の相互の關係をも明瞭にすることが出来るし、進んで動物の系統上親疎の因縁をも探ることが出来る。是には分割に由つて新生する各細胞の系統を極めて、其の起源と聯絡とを詳細に討検する必要がある。

1887 年米國 WHITMAN は始めて分割した細胞に記號を附して、其の系統を明にすることに努めた。軟體類で其の詳細をつくしたのは、1897 年 CONKLIN の *Crepidula* の發生史であつた。要するに此の記號法は多少研究者で違ふが、細胞系統の本支を正し、其の流派を明かにして相互の關係を瞭かにするを目的とする。

此の意義で予は次の圖の如き方法を採用した。今假りに四割球中 A 割球のみの系統を記すると、直接之から分割したものは其の發生した順序で a_1, a_2, a_3 とし、此の a_1 から分割したものは又其の順序で $a_{1.1}, a_{1.2}, a_{1.3}$ とした。

細胞分割系統



四割球を生じた後分割は暫く休止するが、其の後之が B から初まり順次他球へは時計の指針と同じく左旋進行する。是れは多くの他の貝類では D から右旋する。新に分割した細胞は、其の大きき母球に似てゐるが唯 d_1 のみは小さい。新細胞の位置は、調整されると何れも母球の左上位にあるから、其の配列は明に

螺旋均齊 (spiral symmetry) である。マガキ卵は腹足類のやうに養素の多量を含まないから、割球間の形狀に大小の差は著しくないが、それでも上列の四個は小さく小胞 (micromere) となり、下列の四個即ち母球は大きく大胞 (macromere) となる。

他の軟體類の分割を見ると、此の八割球成生後の進行は右旋、左旋交互であるが、マガキではそれが正確に行はれない。然し割球は原則として一回必ず四個宛分割成生されて、所謂四聯胞 (quartet) を構成する。ただマガキでは八割球の直後に起る分割は、此の原則に反して D は他に率先し獨立して第二回の分割をする。此回の分割球は甚だ不等で、娘胞が大きく陰極にあるが、母胞は反つて小

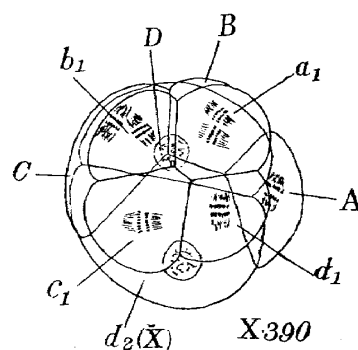


Fig. 4

く陽極に近く存する。此の娘胞は x と稱し、其の系統は將來體の實質を構成するから、之を體胞 (somatoblasts) と稱へる。是れと同様の現象は、軟體類中殊に掘足類、斧足類にはあるが腹足類にはない。環形類にもあるが是れは種類に依るので、*Nereis* にあつて *Polygordius* にはない。殻腺の發達佳良な斧足類に此の X 細胞が著大だから、其の間の關係を論ずるものもあるが明確でない。ただ或環形類と或軟體類のみが之を備へてゐるから、其の存在の理由は暫らく措き、兩者の關係が親密であると思はれる。

次に生ずる十六細胞期、及び其の以後は最後に掲ぐる圖表で一目瞭然だが、特にマガキ發生の徴候と思はれるものを記述する。

此の十六細胞期では第一小胞 $a_1 \cdots d_1$ が分割するが、其の娘胞 $a_{1.1} \cdots d_{1.1}$ 及び同系統は、後に運動を司どる纖毛細胞の輪帶 (prototrochal girdle) の根元故、之を輪胞 (trochoblast) といふ。此の現象は受精後約 2 時間に起り、他の貝類の發生に比すると甚だ早い。

是はマガキの孵化が早いためである。

小胞の四聯胞は原則として大胞から三回分割する。其の前後小胞は連續的に分割して二九細胞期となる頃から、大胞は専ら陰極にあつて其の外観稍々扁平となり、體の内胚葉となるから之を内胚葉胞 (endomere) といふ。然し其の D はまだ原始中胚葉胞を分化しないから、之を中内胚葉胞 (mesoendomere) といつてゐる。同時に小胞の表面も扁平な層と變化し、陽極を包圍するから、之を外胚葉胞 (ectomere) と稱へる。

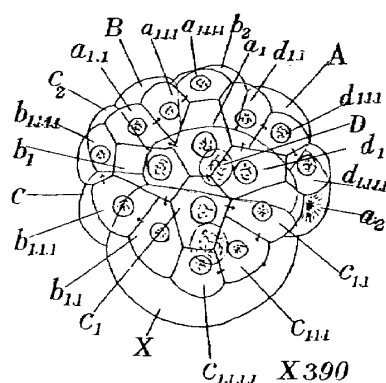


Fig. 5

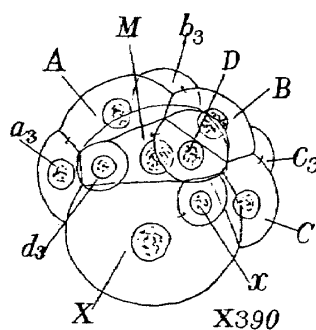


Fig. 6

受精後 4 時間、卅細胞期の時、胚葉は分化獨立する。即ち D が分割して後下方に大なる原中胚葉胞 M (urmesomere) を出す。此親胞 D は他の内胚葉胞同様小形で、原中胚葉胞との間に著しい差異があるが、其の關係は動物の種類で均等ではない。

概して多數の軟體類では、原中胚葉胞が大きいが環形類では其の反對な例が

少くない。胚葉分化期の卅細胞とは、第一外胚葉胞 4 個、輪胞 12 個、第二外胚葉細胞 3 個、第三外胚葉胞 4 個、體胞 2 個、内胚葉胞 4 個、原中胚葉胞 1 個である。

マガキの分割では、小胞から始終四聯胞宛を發生し、之を螺旋狀に配置して螺旋均率を固定してゐたが、卅八細胞期以後受精後約 5 時間で、體胞 X 及び原中胚葉胞 M は殆んど同時に左右に分割されて、此の均率は變じて左右均率となつた。

此の時期頃から卵は少しく運動を始める。歐洲では是れは水温 26 度で 6 時間、米國では同 28 度乃至 32 度で 4½ 時で起るといふから我邦産と大差ない。

原中胚葉胞から眞正の中胚葉胞 *m* (mesomere) を均しく左右に分割するのは尙ほ 1 時間位の後である。此の時外胚葉胞の数は遽に増加し、其の配置も稍々正確を缺くから計算は出来ないが 50 個以上である。

マガキの胚葉分化は、從來研究された軟體類は勿論環形類に較べても頗る迅速である。今此の状況を較査するため、發生の經過の最も能く研究された斧足類の *Unio*, *Dreissensia*, 及び環形類の *Nereis* の細胞の系統を下表の通り掲載した。其の割球 A, B, C は同じ行動で分割するから、A で總てを代表させ、D で第二小胞 *x* 及び其系統、並びに原中胚葉胞 M 及び其の系統のみ表して他を省略した。

次の數表を對照するとマガキは早く體胞、輪胞、原中胚葉細胞等を分化するから、其の發生狀況は他の斧足類よりは環形類に近似してゐる。

斧足類卵及び環形類卵分割順序並に系統圖

種名	細胞數	4	8	9	12	16	17	18	22	23	26	27	29	30	32	33	36	38	42	45
<i>Ostrea gigas</i>																				

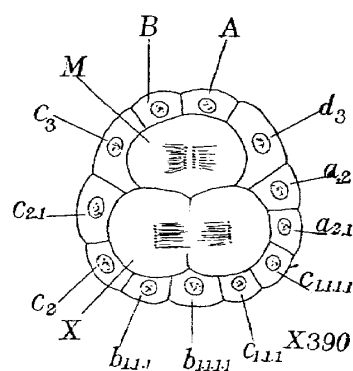


Fig. 7

備 考 本表の記號は予の研究と對照の便宜のため原著と異なるものあれど細胞發生の順序と系統とは毫も改變せず。