

兩棲類内胚葉の調整能

岡田 節 人 (京都大学理学部動物学教室)

昭和28年1月9日受領

先に、筆者('51)は、カスミサンショウウオの神経胚を用いて、内胚葉部の前後軸を逆轉する実験を行つた結果、この時期の内胚葉は、逆轉位置に於いても、猶、予定意義通りに分化する傾向の強い事を報じた。Kemp('46)は、*Hy'a*の神経胚を用いて、前後に数等分した内胚葉を入れかえる実験を行つている。その結果によると、形態的には調整が行われて、1本の消化管が作られるが、組織的には自律分化を行われている。併し Balinsky('38, '47)が *Axolotl* や *Triturus* の神経胚の肝臓及び胃の予定原基を移植実験で調べた所では、これらの器官は、尙、確定的な決定を受けていないことが明らかにされている。更に Balinsky('49)は、同じ材料を用いて前腸部の除去も試みて居り、この部位にも相当強い調整能のあることを示している。

筆者は、内胚葉が形態的、組織的にどの程度の調整能力をもっているかを知る目的で、有尾兩棲類の神経胚を用いて、内胚葉の一部を除去する実験を行つた。以下にその実験結果を記述する。

本実験は、市川衛教授の指導の許に行われた。常々、懇切な御教示を受けている市川教授、高谷助教授に対し、厚く感謝の意を表したい。

I. 材料及び方法

実験材料は、カスミサンショウウオ (*Hynobius nebulosus*) の神経胚で、神経板の輪廓がほぼ、認められる様になつた時期から、神経板の全縁に互つて、髄褶が隆起する迄の時期のものを用いた。(岡田、市川、イモリ発生段階規準表, st. 15~18 に当る)。

第1図に示す通り、除去した部位は、前腸の後壁も含めて前半部の内胚葉全域 (実験 1. Fig. 1a), 及び前腸後壁の腹端部の内胚葉 (実験 2. Fig. 1b) で、以上 2 種の異つた実験を試みた。

カスミサンショウウオの神経胚では、内胚葉と中胚葉とは、分離することが極めて容易なので、本実験には、至極適した材料である。

手術、及び飼育はホルトフレター液の中で行い、約1月飼育して、前肢が伸びて第1指、第2指の区別が出来る様になつた時期 (岡田、市川、イモリ規準表 st. 41~43 にあたる) で固定、15 μ 切片とし、Borax Carmine, Picro blue black で二重染色して、組織的観察を行つた。

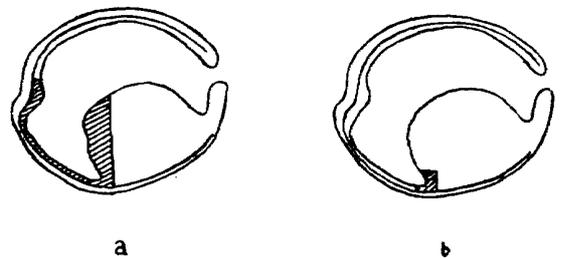


Fig. 1. Median saggital section of neurola, the shaded area shows the extirpated portion.

a) Experiment 1. Extirpation of anterior half of the endoderm.

b) Experiment 2. Extirpation of the ventro-posterior corner of the fore-gut endoderm.

II. 実験結果

(1) 内胚葉前半部の除去 (実験 1): 同じく内胚葉の前半部を全部除去するにも、初期の神経胚 (st. 15) で行つた場合と、中、後期の神経胚 (st. 17, 18) で行つた場合とでは、実験結果に著しい差を生じていた。

(a) 初期神経胚の内胚葉除去: 切口の癒着は割合速かに、且、完全に行われる。肢芽期位迄は、体の前

半部の伸長が正常個体より多少おくれるが、その後、殆んど正常に復する。

3 例を、肢芽期で固定した。この時期には頭部の発育がおくれており、鰓の発達も悪く、疣状のものを 2~3 個、具えているに過ぎない。

10 例は既述した様に、前肢が相当伸びてから固定した。軽度の microcephaly に属するもの 2 例、別に、右側の鰓が充分発達せず、且、2 本しかないものが 2 例あつた。それ以外は、正常個体と全然異なる所がなかつた。

切片にして調べると、肢芽期で固定したものでは、内胚葉の前端部が、多少、口腔上皮への分化を進めているが、咽頭部には、非常に卵黄の多い中腸部と同様な内胚葉性細胞が詰つている。

st. 41~43 で固定したものでは、9 例迄が完全な消化管を形成し、口、咽頭、肝臓、胃等の分化がみられた。併し、全般的に、咽頭域の内胚葉は正常個体に比べると、著しく多量の卵黄を含んでいた。残る 1 例では鰓域で、右側に大きな水腫が出来、このために鰓及び心臓の形成が抑制された。この個体では、咽頭が著しく左側え片寄つており、且、肝臓の分化が認められなかつた。

(b) 中期、及び後期神経胚の内胚葉除去： 実験例は、st. 17 で 10 例、st. 18 で 6 例の手術を行つたが、これらは総て、ほぼ同一の結果を生じた。

一般に、初期神経胚で手術を行つた場合より、傷口の癒着が悪い。st. 41~43 位になつても、尚、傷口から内胚葉が露出しているものや、水腫を作つているものが相当多数あつた。4 例で、軽度の microcephaly の傾向がみられた。鰓の形成は全く行われなかつた。

固定は、何れも、st. 41~43 で行つた。切片にして調べた所では、前腸の形成は、殆んど行われていない。多量の卵黄を含んだ中腸部にみられるのと同様な内胚葉性細胞が耳域の辺迄伸びて居り、それから前方には、全く内胚葉性細胞を欠いている。この前半部にみられる内胚葉は、正常通り側板中胚葉に囲まれて位置しておらず、それらを押し上げて、側板中胚葉と腹側表皮との間に位置している。又、時には、傷口の癒着が充分でないためであろうか、表皮にさえ被れないで、内胚葉が直接、体表に露出していることもある。併し、3 例では、これら内胚葉細胞の一部が、正常位置通り、側板中胚葉に囲まれていたがこれらの細胞は、多少、咽頭への分化を進めていた。

外胚葉性の口部の陥入は、全部の例にみられ、歯を伴うもの 5 例、軟骨の形成をみたもの 6 例があつた。併し、この口部の陥入は、何れも、全然、内胚葉とは連絡していなかつた。鰓裂、鰓軟骨の形成は、全く認められなかつた。

(2) 前腸後壁腹端部の除去、(実験 2)： 手術は、中期及び後期の神経胚 (st. 17, 18) で行つた実験例は 13 例。実験結果は、略々同一のものである。外観上、鰓の分化が不完全で、その数の少ないものが 3 例あり、その内の 1 例では傷口が完全に癒着しないので、内胚葉が体表え露出していた。その点を除いては、全然、正常胚と異なる所がなかつた。

切片で調べた所では、8 例は、組織的にも形態的にも全く正常通りの消化管が形成されていた。多少、分化の程度が弱い、肝臓も作られていた。2 例では、肝臓の位置に、卵黄を多量に含んだ内胚葉性細胞が集つているが、これらは、組織的には、肝臓としての特徴を具えていない。この点を除けば、他は、ほぼ正常通りであつた。残る 3 例は、消化管の形成が著しく異常で、咽頭部で内胚葉の一部が体表に露出しているものや、肝臓域に大きな水腫が出来ているものがあつて、咽頭の後半部や、肝臓、胃の分化は阻害されていた。鰓の発達の悪かつたのも、これらの 3 例である。

III. 論 議

Balinsky ('47) が、有尾両棲類神経胚の内胚葉部を局所的に生体染色した研究の結果によると、内胚葉性器官の各原基は、神経胚に於いては、すべて前腸壁に存在する。彼に依れば、胃、肝臓、十二指腸、大腸の

原基も、前腸の後壁に位置していると云う。従つて、筆者の茲に報じた実験の第一の手術では、前半部の内胚葉を全部除去して了つたのであるから、すべての内胚葉器官の予定原基は取除かれたことになる。それにも拘らず初期神経胚に於ける手術では、正常通りの消化管が形成されるに至つた。この事實は、完全な調整の行われたことを物語るのであつて、それ故、神経胚初期の内胚葉には極めて強力な調整能力が保持されているものと思われる。

所が、中期、或いは後期神経胚で、は同じ除去実験を行うと、結果はそれと全く異り、一見、調整能力が最早全く欠除しているかの如くに思われる。併し、実験の第2の手術に於いて、前腸の一部を除去した時は、この時期の神経胚でも、略々、正常の消化管の形成が行われる。この事は、後期神経胚と雖も、尙、部分的には、調整能力のあることを示している。この第2の実験で除去した範囲は、Balinsky ('47)の考えに従うと、肝臓原基の大部分、胃、十二指腸の原基の一部を含んだものとなる。けれども、この部域を除去した後も、大抵の場合、これらの器官は正常通り形成されているのである。

以上の通り、筆者の実験の結果は、神経胚の各期を通じ、内胚葉性各器官は、未だ確定的な決定をうけていないことを示している。只、神経胚の初期と、後期との実験結果を比較すると、内胚葉のもつ調整能力が漸次的に減少していることは明白に示されているのである。

第一の実験の様に、大きな除去を行つた後も尙、調整の行われる経過を見るに、残存している後半部の内胚葉が順次前方へ移動して、そこで場所通りの分化を行う様になる。従つて、神経胚初期に手術を行つて、完全な前腸の形成が行われた場合でも、口部、咽頭部の内胚葉性細胞は、正常個体のそれに比べると、著しく多量の卵黄を含んでいる。又、肢芽期で固定したものでは、中腸部の内胚葉性細胞が、前腸域へ順次移動して、口域、咽頭域の上皮細胞へ多少、分化しつつあるのが認められる。これらの事實は、除去された部分の調整が残存した後半部の内胚葉の材料によつて行われる事を明示するものと云える。

所が、中期、或いは後期の神経胚で手術を行つた場合では、後半部に残つている内胚葉性細胞は、せいぜい耳域迄しか前方へ移動しない。而も、移動した内胚葉性細胞群は、側板中胚葉に囲まれずに、中胚葉と外胚葉の間に位置している。斯る場合では、これらの内胚葉性細胞は、全く中腸部の状態のままに止つていて、何等、場所通り、前腸の分化を行うことがない。神経胚初期で行つた第1の実験に1例及び第2の実験で3例、例外的に咽頭や、肝臓の分化に失敗したものがあるが、これらの場合、何れもその位置で、内胚葉が中胚葉に取囲まれず、はみ出していたものである。

Holtfreter ('34, '38 etc.) は内胚葉の形態形成は中胚葉組織が必要であることを外植実験の結果から確め、筆者(印刷中)も亦、外植実験の結果から、形態的にも組織的にも、内胚葉が完全な分化を行うためには中胚葉が必要であることを指摘した。又 Rawles & Willer ('31) は鶏胚で、Balinsky ('49) は両棲類胚で、心臓が肝臓の誘導原ではないかと云う考えを述べている。詳細な点に就いては、今後の研究をまたねばならぬとしても、以上に挙げた諸事実を考え合わせると、内胚葉の調整が行われる場合に、それに接する中胚葉が主導的な役割をもつのではないかと想像される。

尙、口の形成は少くとも、中、後期の神経胚では、口域内胚葉と独立に行われる。而し、これは内胚葉による誘導を否定するものではなく、この時期に外胚葉は既に決定されているものと思われる。又鰓域の内胚葉が上皮組織を形成しなかつた場合には、鰓、及び鰓軟骨の形成はみられない。

これらの事實は、Balinsky ('49), Ichikawa ('34), 筆者 ('51, 及び印刷中) の実験結果ともよく一致する。

IV. 摘 要

カスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus* の神経胚を用いて、内胚葉の除去実験を行い、次の如き結果を得た。

1) 神経胚初期には、内胚葉の前半部を全部除去した後も、尙、完全な消化管の形成がみられた。中、後期の神経胚で、同様な手術を行うと、調整は行われない。併し、予定肝臓原基を中心とする小領域だけを除去した場合には、尙、大多数で完全な消化管の形成がみられた。従つて、神経胚期に於いて、内胚葉の各部分は、尙、確定的な決定を受けたものではない。

2) 除去した内胚葉部の調整は、残存した後半の内胚葉の材料が移動して、場所通りに分化することによつて行われる。この際、側板中胚葉の役割が重要で、移動した内胚葉が中胚葉で囲まれていない時は、完全な調整は行われない様である。

V. 文 献

Balinsky, B. I., '38. Acad. Sci, USSR, 12., ———— '47. Roux' Arch., 143. ———— '49. Roux' Arch., 143., Holtfreter, J., '34. Arch. f. exp. Zellforsch., 15., ———— '38. Roux' Arch., 138., Ichikawa M., '34. Proc. Imp. Acad. Tokyo, 10., Kemp, N. E., '46. Univ. Calif. Publ. Zool., 51. 岡田要, 市川衛 '47. 実形年報 3. 岡田節人 '51. 動雑 60 (1, 2), Okada, T. S. (in press), Willer, B. H. & Rawles M. E., '31. Anat. Rec., 48.,

Résumé

Regulative Power of the Endoderm in Urodele

Tokindo Setsu OKADA

Zoological Institute, Faculty of Science, Kyoto University

Half or partial extirpation of endoderm in Amphibian neurula was performed in order to investigate the regulative power of the endoderm, using the embryo of *Hynobius nebulosus*.

After the extirpation of anterior half of the endoderm (Experiment 1, Fig. 1a), the formation of complete digestive tract was obtained in the early neurula, but the formation of fore-gut failed in middle or late neurula.

In the case of partial extirpation (Experiment 2, Fig. 1b), the removal of ventro-posterior corner of the fore-gut even in the middle or late neurula, resulted in the perfect formation of fore-gut in nearly all cases. These results show that the regulative power of the endoderm is strong enough to repair the small part even in the middle or late neurula stage. It will be concluded that the regulative power of the endoderm decreases gradually as the development goes on, and that the endodermal organs are not confirmly determined in the late neurula stage.

When the perfect regulation took place, the remained posterior endoderm migrated toward the anterior region, and differentiated "ortsger äss," namely into the fore-gut. If this migration was insufficient and the cells of endoderm were not enclosed by the lateral mesoderm, but in contact with the ventral epidermis, the regulative differentiation of fore-gut did not occur. Therefore, the lateral mesoderm seems to have some important meanings to the regulative differentiation of fore-gut from the endoderm.