ナミウズムシ *Dugesia japonica* の再生に及ぼす移植尾部片の影響

倉 瀧 真 悟

〒920 金沢市丸ノ内 1-1
金沢大学理学部生物学教室

1978年2月20日受領

The Influence of a Tail Graft on Regeneration in the Planarian, *Dugesia japonica*. SHINGO KURABUCHI (Biological Institute, Faculty of Science, University of Kanazawa, Kanazawa, 920)

ABSTRACT The transplantation of tail grafts into the prepharyngeal regions in *Dugesia japonica* was performed, followed (1) by severance posterior to the grafts, or (2) by the isolation of fragments of the hosts just posterior to the grafts, after various periods of time. (1). The posterior cut ends 0.5 mm posterior to the grafts, when severed immediately after the transplantation, formed heads in about half of the cases. The more days that elapsed after the transplantation, the larger the rate of head formation grew. This phenomenon was also observed in the case of severance 1.0 mm posterior to the grafts after 4 days. (2). The fragments 0.5 mm in length isolated within 2 days after transplantation regenerated either into normal animals or into bipolar heads, but after 3 days most of the fragments reversed original polarity and formed heads from the posterior cut ends and tails from the anterior ones. The fragments 1.5 mm in length isolated within 2 days showed normal regeneration, but the ones isolated after 3 days regenerated into bipolar tails. The phenomena observed in these experiments are discussed. (*Zool. Mag.* 88: 8-16, 1979)

淡水産プラナリアは著しい再生能力を持ちその再生虫体における極性はかなり厳密に維持されており、ごく短い虫片でない限りは、前方切断端に頭を、後方切断端に尾を再生する。Child (1929, 1941) は、この現象は虫の体内にある前方から後方へ向かっての代謝活性の勾配、特に呼吸量の勾配のためであるとして生理的勾配説を提起し、また体前端にある脳神経節は再生虫体における形態形成を支配する中心部域であることを強調した。この説を裏付けるような事実はこれまで数多く報告されている。Santos (1929, 1931)は、脳神経節を含む頭部片を虫体の他の部域に移植すると移植片の周囲の組織を再編成して、宿主組織から後頭域突起や咽頭を誘導することを報告し、移植頭部片は両生類の胚における形成体と類似した働きをすることを考えた。また、頭部片を後方切断端に移植された虫片は、その極性を逆転し元来頭を再生する前方切断端から尾が再生する (Ansevin, 1969)。しかし、Okada and Sugino (1934a, b;

1937) はこのような形成体と類似した作用は、頭部に限らずそれより後方の脳神経節を含まない前咽頭部片でも後咽頭域に移植された場合、同様に咽頭を誘導しうることを観察し、さらに位層の異なる二片を癒着させると、虫片の方向に拘わらず、癒着線に沿って新組織が形成され、その新組織の極性はもとの虫体で前方に位置していた虫片からそれより後方に位置していた虫片へ向かうことを指摘した。

以上のようにプラナリアの再生虫体における形態形成は、頭が支配的な中心部域であるか、そうでないにしても、虫片の前方部域はそれより後方の部域に対して常に支配的に作用しているという考えが現在では一般に支持されている。しかし、Okada and Sugino (1937) は、この考えを確かめる目的で前咽頭部片を後咽頭域に移植し前述のような結果を得たのであるが、移植後移植片の後方宿主を除去すると移植片の元来尾を再生する後切断端から頭が再生することを報告している。この事実は、宿主組織が

それより前方部から切り出した移植片に対して再編成作用を及ぼした結果ではないのだろうか。このことを的確に示す実験例はこれまで報告されていない。そこでこの問題を明確にするために尾部片を前咽頭域に移植したところ、従来の説では説明できないような事実、すなわち、後方部域がそれより前方部域の形態形成に影響を及ぼすという可能性が得られたので報告する。

材料と方法

材料は体長約 15 mm の有性系ナミウズムシ *Dugesia japonica* で、高岡市郊外の小川で採集し、

Fig. 1. Transplantation procedures. A tail graft (G) is transplanted into the prepharyngeal region (A: a black site) in normal orientation, or in rotated orientation by 90° or 180°. The specimen prepared (B) is severed at several sites (0.5 mm, 1.0 mm, or 1.5 mm posterior to the graft) to obtain the anterior part (Type I). The graft specimen in normal orientation (D) is severed to obtain a fragment 0.5 mm or 1.5 mm in length just posterior to the graft (Type II). For the controls, after a square hole is made in the same region and united (C and E), the anterior part (control I), or fragments 0.5 mm and 1.5 mm in length (control II) are similarly obtained. Ph: pharynx. gp: genital pore. Arrows: original orientation of the graft.

実験に使用する前に一週間以上絶食させた。氷板にのせた湿らせた濾紙の上に虫を置き動かなくなった時に手術を行なった。Fig. 1. A および Fig. 2 に示すように、2本の腹神経索を含む長さ約 1.0 mm 幅約 2.0 mm の長方形断片を生殖孔の後方の尾部より切り出し前咽頭域に移植した。Sugino (1952)の方法に従って、移植を行なった虫を湿らせた和紙で動かないように固定し、10°C の冷蔵庫に24時間保存して傷口を癒着させた後、18-20°Cの水に移し換えた。以下に述べる時間はこのようにして18-20°Cの水に移し換えてからのものである。

まず、移植片の方向性が宿主に対して影響を及ぼすかどうかを検討するために、尾部片をもとのままの方向 (1)、もとの方向を 90° 回転 (2)、もとの方向を 180° 回転 (3) して前咽頭域に移植した。(1) の場合、移植体の癒着後、毎日 5 日間にわたって移植部の後方癒着線より約 0.5 mm, 1.0 mm あるいは 1.5 mm 後方で切断して後部を除去し (Fig. 1. B), 前方虫体 (Type I) の後切断端からの再生を観察した。(2), (3) の場合は、後方癒着線より約 0.5 mm 後方の切断のみを行なった。また移植が失敗して前咽頭域に窓があいた虫体についても、窓の後方切断線、あるいは窓の前後が癒着した場合はその癒着線

Fig. 2. A specimen of successful graft (G) in the prepharyngeal region. Corresponds to B and D in Fig. 1.

から (1) と同様に, 0.5 mm, 1.0 mm, 1.5 mm で切断し後部を除去した。これ等の実験の対照としては移植片と同じ大きさの窓を前咽頭域にくり抜き, 10°C の冷蔵庫に24時間保存し窓の前後が癒着した後 (Fig. 1. C), 癒着線から約 0.5 mm, 1.0 mm あるいは 1.5 mm 後方で切断した (control I)。

次に, 移植体による宿主部域の編成が完全な極性の転換であるのかそれとも切断端における決定の変更なのかを明らかにするために前実験 (1) と同様に尾部片をもとの方向のまま前咽頭域に移植した後, 移植部の後方癒着線と, その癒着線から後方0.5 mm または 1.5 mm で切断し (Fig. 1. D), 長さ 0.5 mm および 1.5 mm の虫片を切り出した (Type II)。この場合も移植後5日まで毎日切断し, 癒着線に沿って新組織が形成された虫体については, 切り出された虫片にはその新組織が含まれないように注意した。この場合の対照実験として, 前実験の対照と同様に窓をくり抜き前後を癒着させた後 (Fig. 1. E) その癒着線後方から 0.5 mm, 1.5 mm の虫片を切り出した (control II)。

移植を行なった虫体や切り出された虫片は, 18-20°C の脱塩素した水道水で飼育し2日ごとに換水し, 1ヵ月以上継続的に観察した。

結 果

移植は, 各実験群について約 100 個体ずつ行なった。移植体が宿主に完全に癒着した場合は, 移植後3-4日で癒着線に沿って新組織が形成し始め, 移植体は5-6日でほとんどの場合背側へもり上り始めた。その後, それは管状に突出し, 多くの個体では移植体の前端と後端に一本づつの咽頭が形成されていた。再生完了後の実験個体の外部形態は Fig. 3 に示し, 得られた結果は Table 1, 2 および 3 にまとめた。

まず, 移植片の方向の相異による結果をみると (Table 1. A), もとの方向のまま移植された尾部片から 0.5 mm 後方で切断した虫体は, 移植直後に切断された場合, 11個体中6個体が後切断端から頭を再生し (Fig. 3. A), この割合は移植してから後方切断までの時間が長くなるにつれて増加し, 2日後では90%, 3日後に切断した個体ではすべてが後方切断端から頭を再生した。また, 移植片を 90° 回転して移植した場合も3日後で切断された個体では80%以上も後方切断端に頭を再生し, 180° 回転した場合は, 2日後で切断した場合, 60%以上の頭形成率を得た。

次に, 同方向移植で宿主と移植片が完全に癒着し

た場合, 移植片から 1.0 mm 後方で切断されると, 移植後4日以上になれば, 後方切断端からの頭の再生が起こり, 5日で切断した個体では15個体中6個体が後方切断端から頭を再生した (Table 1. B)。しかし移植片から 1.5 mm 後方で切断した場合 (Table 1. C) は, 実験期間の5日以内では虫片の後切断端からすべて正常どおり尾が再生した (Fig. 3. B)。

一方, 移植が失敗し移植片が脱落して前咽頭域に窓があいた状態になった虫体は, その治癒はかなり遅れ癒着部に咽頭ができたりこぶ状に盛り上りその中に眼を形成した個体もあった。この場合, 窓の後方切断線あるいは癒着した場合はその癒着線から 0.5 mm 後方で切断すると, 後方切断端から頭を再生した個体 (Fig. 3. C) もあったが, 移植が成功した場合よりはるかに少なかった。2日目で切断された虫片が後方切断端からの頭再生率は最も高く, 17個体中4個体が両極頭虫となり, 以後この割合は減少し5日目で切断された虫片のすべてが正常どおり尾を再生した。また, 癒着線から 1.0 mm 後方で切断された場合でも3日目まではこの現象が起こり, 2日目で切断された場合が最もその割合が高く, 18個体中2個体が後方切断端から頭を再生した。しかし, 癒着線から 1.5 mm 後方で切断された虫片はすべて正常どおり尾を再生した (Table 2)。

これ等の対照実験として前咽頭域に窓をくり抜かれた虫体は, その傷口の前後は冷蔵庫中に保たれた24時間のうちに癒着してしまいその癒着線から 0.5 mm, 1.0 mm あるいは 1.5 mm 後方で切断された場合, 実験期間の5日以内のいずれの時期に切断された場合でもすべてが正常どおり後方切断端から尾を再生した (Table 1. D)。

前述のように尾部移植により宿主の後方切断端からの頭の再生が起こるのであるが, これは宿主と移植体の癒着部から後方の宿主組織の極性が逆転したためであるのか, それとも, 後方切断端における再生芽が頭に変更されただけであるのかを検討するために, 移植片後方に接する部域から切り出された虫片の再生を観察した。0.5 mm 虫片は, 正常虫体から切り出された場合でも, 切断後1日以内に50%以上が崩壊した。移植後, 切り出された 0.5 mm および 1.5 mm 虫片の再生結果は Table 3 にまとめた。

まず, 0.5 mm 虫片では, 移植直後から5日間のどの時期で切り出された場合でも, 後方切断端の再生芽が頭に変更した, いわゆる, 両極頭虫 (Fig. 3. D) となるものがあったが, その割合は2日目に

Fig. 3. Transplantation of a tail graft into the prepharyngeal region and removal of the posterior part of the host (A, B, and C. $\times 10$), or isolation of the fragments of the host just posterior to the graft (D and F. $\times 20$, E and G. $\times 15$). A: Head developed from the posterior cut end, with a tubular outgrowth of the graft. 30 days. B: Tail normally developed from the posterior cut end, with a tubular outgrowth of the graft. 30 days. C: Unsuccessful graft, square hole being filled with new tissue, head developed from the posterior cut end. 30 days. D: Bipolar head, head developed both from the anterior cut end and from the posterior one. 15 days. E: Bipolar tail, tail developed from both the cut ends. 40 days. F: No tail, the posterior cut end showed no regeneration. 40 days. G: No head, the anterior cut end showed no regeneration. 40 days.

切り出された虫片が最も高く約56%が両極頭虫となった。3日以後は両極頭虫となる虫片はだんだん減少して、それに代わって、前後軸が完全に逆転して前方切断端から尾を、後方切断端から頭を再生した個体が多くを占めるようになり、5日目で切り出された虫片では80%がもとの極性を完全に逆転していた。

次に、1.5 mm 虫片は、移植後2日までに切り出された場合はほぼすべてが正常虫となったが、3日目に切り出された虫片の中に、前方切断端が尾に変更した両極尾虫 (Fig. 3.E) や、前方切断端の再生が阻害された無頭虫 (Fig. 3.G) が出現し、以後この割合は増加して、5日目では、11個体中7個体が両極尾虫に、4個体が無頭虫となり正常虫は一個

Table 1. Regeneration of the specimens of successful graft and removal of the posterior parts of the hosts, and control specimens.

Severance day after transplantation	Total numb.	Type of regenerates		
		Bipolar head	No tail	Normal tail
A. The cut end in 0.5 mm length posterior to the union line between the host and the graft				
1. The graft in the normal orientation				
0	11	6	0	5
1	11	7	0	4
2	9	9	0	1
3	11	11	0	0
4	10	10	0	0
5	10	10	0	0
2. The graft in the rotated orientation with 90°				
0	8	1	0	7
1	10	5	0	5
2	11	7	0	4
3	11	9	1	1
4	12	9	0	3
5	11	9	1	1
3. The graft in the rotated orientation with 180°				
0	12	7	1	4
1	12	8	0	4
2	11	10	0	1
3	11	9	0	2
4	10	10	0	0
5	11	10	0	1
B. The cut end in 1.0 mm length posterior to the union line between the host and the graft				
The graft in the normal orientation				
0	6	0	0	6
1	5	0	0	5
2	8	0	0	8
3	10	0	0	10
4	13	3	2	8
5	15	6	1	8
C. The cut end in 1.5 mm length posterior to the union line between the host and the graft				
The graft in the normal orientation				
0	8	0	0	8
1	9	0	0	9
2	8	0	0	8
3	10	0	0	10
4	10	0	0	10
5	10	0	0	10

Table 1 (continued)

D. Contral specimens

The cut line in 0.5 mm length posterior to the union line

0	10	0	0	10
1	8	0	0	8
2	12	0	0	12
3	11	0	0	11
4	9	0	0	9
5	10	0	0	10

The cut line in 1.0 mm length posterior to the union line

0	6	0	0	6
1	9	0	0	9
2	10	0	0	10
3	10	0	0	10
4	10	0	0	10
5	9	0	0	9

The cut line in 1.5 mm length posterior to the union line

0	9	0	0	9
1	10	0	0	10
2	9	0	0	9
3	11	0	0	11
4	10	0	0	10
5	10	0	0	10

Table 2. Regeneration of the specimens of unsuccessful graft, the hole of the host being filled with new tissue, and removal of the posterior part of the host.

Severance day after transplantation	Total numb.	Type of regenerates		
		Bipolar head	No tail	Normal tail
A. The cut end in 0.5 mm length posterior to the union line				
0	19	2	0	17
1	18	4	0	14
2	17	4	0	13
3	17	2	0	15
4	16	1	0	15
5	20	0	0	20
B. The cut end in 1.0 mm length posterior to the union line				
0	17	0	0	17
1	18	2	0	16
2	15	1	0	14
3	17	1	0	16
4	18	0	0	18
5	19	0	0	19
C. The cut end in 1.5 mm length posterior to the union line				
0	15	0	0	15
1	11	0	0	11
2	10	0	0	10
3	14	0	0	14
4	12	0	0	12
5	11	0	0	11

Table 3. Regeneration of the isolated fragments of the hosts just posterior to the grafts.

Isolation day after transplantation	Total numb.	Type of regenerates					
		Reversed polarity	Bipolar head	Bipolar tail	No tail	No head	Normal
A. The fragments in 0.5 mm length isolated posterior to the union line between the host and the graft							
0	11	0	3	0	1	2	5
1	10	0	2	0	2	3	3
2	9	0	5	0	2	0	2
3	10	3	3	0	1	0	3
4	10	6	3	0	0	0	1
5	10	8	1	0	1	0	0
Control fragments in 0.5 mm length							
0	9	0	0	0	0	0	9
1	13	0	0	0	0	0	13
2	10	0	0	0	0	0	10
3	8	0	0	0	0	0	8
4	9	0	0	0	0	0	9
5	10	0	0	0	0	0	10
B. The fragments in 1.5 mm length isolated posterior to the union line between the host and the graft							
0	10	0	0	0	0	0	10
1	10	0	0	0	0	0	10
2	9	0	0	0	0	1	8
3	11	0	0	2	0	1	8
4	12	0	0	8	0	2	2
5	11	0	0	7	0	4	0
Control fragments in 1.5 mm length							
0	10	0	0	0	0	0	10
1	11	0	0	0	0	1	10
2	10	0	0	0	0	0	10
3	8	0	0	0	0	0	8
4	6	0	0	0	0	0	6
5	10	0	0	0	0	0	10

体もなかった。

対照として前咽頭域に窓をくり抜き傷口が癒着した虫体の癒着線後方から切り出された 0.5 mm および 1.5 mm 虫片は、いずれの時期に切り出した場合でも、ごくわずかに無尾虫 (Fig. 3. F) や無頭虫となつた個体もあったが、大部分のものは正常どおり前方切断端から頭を後方切断端から尾を再生した。

考 察

ブラナリアの再生における極性現象は、体軸に沿って存在する生理的諸活動の量的な勾配の結果であり、特に頭を形成形態の支配領域と考える Child の説明がその後の研究の発展に大きく貢献している。Santos (1931) は、ブラナリアの体の各領域を他の領域に移植することによって再生において頭が支配的領域であることを確かめたが、その実験中で尾部片を前咽頭域に移植し移植品のすぐ後方で切断する

と、尾部片を移植された宿主の後切断端から頭が再生することを記載している。この原因について彼は、尾部片を移植されたことにより頭の支配が後方切断端に及ばなくなり移植片の後部の宿主は生理的隔離状態になるので、後方切断端の再生が頭に変更したのであろうと推論した。事実、極めて短い虫片は正常な極性を維持できず両極頭虫となることはよく知られている (Morgan, 1898)。また、Teshirogi and Numakunai (1962) も、*Bdellocephala brunnea* で移植片の再編成を観察する目的で行なった報告の中で、尾部片移植による宿主の後方切断端からの頭再生を告示しているがこのことについては全く論議していない。

本実験では尾部を移植されたことにより生ずる宿主後切断端からの頭再生は、移植してから切断までの時間が長くなるにつれて次第に増加することが明らかになった。すなわち、尾部片をどのような方向で移植しても、0.5 mm 後方で切断した場合、移植直後の切断では約半数が後方切断端から頭を再生し、以後この割合は増加し3日以後の切断ではほぼすべてが頭を再生するようになる。また、1.0 mm 後方で切断した場合でも4日以後の切断であれば、後方切断端からの頭再生は時間と共に増加する。この現象が Santos の言うような隔離状態によるものであれば、虫片が短いために起こる両極頭虫形成は、第一切断後時間をおいて後方で第二の切断を行なうことによって生ずるはずの両極頭虫形成が防止されること (Watanabe, 1935) から考えると、後方切断端からの頭再生が移植後切断までの時間が長くなるにつれて漸進的に増加するということはなく、むしろ減少するはずである。さらに対照実験のすべてが正常再生を示すのであるから、移植片 0.5 mm 後部の宿主はもとの極性を維持するのに必ずしも短いものでないと考えてよい。すなわち、これ等の実験結果は、尾部片の移植により生理的隔離が起こったのではなく、移植片が宿主に対して積極的なおよび漸進的な影響を及ぼしたと考えるのが妥当であろう。また、移植が失敗した場合でも同様な現象が起こるので、移植尾部片は、一時的に接しただけで宿主に影響を及ぼすことができるようである。この推論は移植片後部より切り出された宿主の 0.5 mm および 1.5 mm の虫片の再生結果によりさらに明らかにされた。0.5 mm 虫片は移植してから3日以内に切り出された場合多くのが両極頭虫となりやはりこの割合は増加的であった。3日以後では、完全にもとの極性が逆転し、前方切断端から尾を、後方切断

端から頭を再生する虫片が出現し、以後この割合は増加し、5日目で切り出された場合、ほとんどすべての虫片が完全にもとの極性を逆転していた。1.5 mm 虫片は、移植後3日以内で切り出された場合、すべてが正常虫となるが、それ以後では、虫片の前方部のみが移植片の影響を受け、前後の切断端から尾を再生した両極尾虫がほとんどを占める。つまり、尾部片を移植してしばらくの間は移植片と宿主との競合により、移植片周囲の宿主組織は、正常な極性を維持するのに不安定な状態となっており、切り出された 0.5 mm 虫片は両極頭虫となる。さらに時間が経過すれば、移植片によってその極性が安定付けられ少なくとも 1.0 mm 後方の宿主組織は完全にもとの極性を逆転したのであろう。

Sugino (1940) は、前咽頭域に頭部片を移植し、6日後に移植片から 1.0 mm 前方で切断した場合、その元来頭を再生するはずの前方切断端に尾が再生することを観察している。すなわち、尾部移植片は前咽頭域に対して本質的に頭部片と同じ影響を及ぼすことを、本実験から得られた結果は比較的明瞭に示したものである。

Flickinger はプラナリアの体に存在する代謝勾配は Child の言うような呼吸量の勾配ではなく (Flickinger and Blount, 1957), ^{14}C の摂取を蛋白合成の目安として調べた結果、頭尾軸に沿う勾配を認めた。さらに蛋白合成阻害剤で虫片を処理し人為的に蛋白合成勾配を逆転させれば、再生虫片の極性は正常に維持できず、両極頭虫や、もとの極性を完全に逆転した虫を作り出すことに成功し、虫片の極性は前端と後端との代謝率の勾配の差で決定されることを指摘している (Flickinger, 1959, 1962)。このような事実と本実験結果を対比させれば、頭尾軸に沿う蛋白合成勾配について低いレベルの尾部片を高いレベルである前咽頭域に移植したため、移植後約3日までは、移植片後部の宿主の代謝勾配の確立は不十分になり、切り出された 0.5 mm 虫片は両極頭虫となるが、それ以後は完全にもとの代謝勾配を逆転し 0.5 mm 虫片の極性は完全に逆転した。ただし、1.5 mm 虫片が両極尾虫になることは、虫片の中央部の代謝が最も高いために生じたものであり、Flickinger の指摘のように必ずしも前端と後端との代謝の差によって虫片の極性が決定されるのではないように思える。また、このような現象は移植片の方向性に関係なく生ずることは、原因が宿主と移植片の代謝の差であると考えられることで説明できる。

ところでプラナリアの脳が再生において演ずる役

割について注目すべき結果が Lender によって得られている。頭の水抽出液中で飼育した断頭虫では脳の再生が抑制されるという事実であって、Lender はこれを脳から分泌される化学物質の作用によるものとした。さらに、この物質が頭部に多く、頭部から遠ざかるにつれて減少し、Child の言うプラナリアの形態形成勾配はこの脳形成抑制物質の拡散によって生じた体軸に沿う勾配に相当していると述べている(Lender, 1956, 1960)。最近 Steele and Lange (1977)はこの物質を精製した。しかしながらプラナリアの再生において体の各水準で頭部形成の頻度、再生される頭部の大きさや質に頭尾軸に沿った漸進的の差異があるという事実 (Child and Watanabe, 1935) は、Lender の言う脳形成抑制物質の頭尾軸に沿う勾配から説明することは困難であり、著者は、本実験における尾部移植の結果から、脳的作用に対して拮抗的に働く脳形成を誘導する別の物質の存在を予想している。

謝 辞

この報告をまとめるにあたり有益な御助言を頂いた本教室岸田嘉一助教授に厚くお礼申し上げます。

文 献

- ANSEVIN, K.D. (1969) The influence of a tail graft on regeneration of the isolated postpharyngeal body section of *Dugesia tigrina*. *J. Exp. Zool.* 171: 253-248.
- CHILD, C.M. (1929) Physiological dominance and physiological isolation in development and reconstitution. *Arch. f. Entw.-mech.* 117: 21-66.
- (1941) *Patterns and Problems of Development*. Univ. Chicago Press., Chicago.
- AND Y. WATANABE (1935) The head frequency gradient in *Euplanaria dorotocephala*. *Physiol. Zool.* 8: 1-40.
- FLICKINGER, R. A. (1959) A gradient of protein synthesis in planaria and reversal of axial polarity of regenerates. *Growth* 23: 201-271.
- (1962) Sequential gene action, protein synthesis and cellular differentiation. *Int. Rev. Cytol.* 13: 75-98.
- AND R. W. BLOUNT (1957) The relation of natural and imposed electrical potentials and respiratory gradients to morphogenesis. *J. Cell. Comp. Physiol.* 50: 403-422.
- LENDER, TH. (1956) L'inhibition de la régénération du cerveau des planaires *Polycelis nigra* et *Dugesia lugubris* en présence de broyats de têtes ou de guesues. *Bull. Soc. Zool. France.* 81: 192-199.
- (1960) L'inhibition spécifique de la différenciation du cerveau des Planaires d'eau douce en régénération. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 8: 291-301.
- MORGAN, T.H. (1898) Experimental studies of the regeneration of *Planaria maculata*. *Wilhelm Roux Arch. Entw. Mech. Org.* 7: 364-397.
- OKADA YO K. AND H. SUGINO (1934a) Transplantation experiments in *Planaria gonocephala*, I. *Proc. Imp. Acad. Japan* 11: 37-40; (1934b) *Ibid.*: 107-110.
- AND —— (1937) Transplantation experiments in *Planaria gonocephala* Dugès. *Jap. J. Zool.* 7: 373-439.
- SANTOS, F.V. (1929) Studies on transplantation in *Planaria*. *Biol. Bull.* 57: 188-197.
- (1931) Studies on transplantation in *Planaria*. *Physiol. Zool.* 4: 111-164.
- STEELE, V.E. AND S.L. LANGE (1977) Characterization of an organ-specific differentiator substance in the planarian, *Dugesia etrusca*. *J. Embryol. Exp. Morphol.* 37: 159-172.
- SUGINO, H. (1940) Influence of the head pieces of planarian implanted in the prepharyngeal region. *Annot. Zool. Japon.* 19: 245-253.
- (1952) Recombination experiments of small pieces in *Dugesia japonica* (Duges). *Annot. Zool. Japon.* 25: 198-208.
- TESHIROGI, W. AND T. NUMAKUNAI (1962) Transplantation of the tail region into the anterior levels of a freshwater planarian, *Bdellocephala brunnea*. *Sci. Rep. Hirosaki Univ.* 9: 86-94.
- WATANABE, Y. (1935) Rate of a head development as indicated in the reconstitution of *Euplanaria dorotocephala*. *Physiol. Zool.* 8: 41-64.