# 魚類の發生生理

名古屋帝國大學教授
理學博士
山本時男著

江苏工业学院图书馆
藏书章

—昭和十八年一月刊行—

東京・書肆
株式會社
養賢堂發行

需要全本请访问 www.ertongbook.com

日本出版會承認 ・ 120389 號

昭和十八年十一月五日第一版印刷
昭和十八年十一月十日第一版發行

魚類の發生生理

著作權所有

㊒ 定價參圓六十錢
特別行爲稅相當額二十錢
合計
賣價 金參圓八拾錢

著作者 山本時男（ヤマモト トキヲ）

東京都本鄕區森川町七十番地
發行者 株式會社 養賢堂
代表者 及川伍三治
會員番號 138502

東京都神田區松住町十二番地
印刷者 眞保三郎

東京都神田區松住町十二番地
印刷所 興眞舍印刷所
（東東 1534）

東京都本鄕區森川町七十番地
發行所（振替口座東京 25700 番 電話小石川（85）659 番） 株式會社 養賢堂

配給元 東京都神田區淡路町二ノ九 日本出版配給株式會社

2000 部印刷

# 序

著者が魚類の卵及胚の研究を始めてから16年になる。本書はその間に渉獵した文獻や著者の研究を總括的に纒めたものである。卽ち受精から孵化に至る間の發生過程を主として生理學的立場から論述した。從來はとかく形態學と生理學は分離し勝であるが,兩者は本來渾然として融合した一體であると言ふのが本書を通貫する理念である。

魚卵の發生生理學的研究は純學術上重要なるのみならず又魚類蕃殖等の水產學上からも頗る重要である。我國は四面環海の國であつて水產國日本の名は世界に冠絶して居るが,それに科學的基礎を與へるには魚類に關するあらゆる方面の研究の世界的飛躍が望ましい。この小著が初學者の魚類の卵及胚に關する純學術的並に應用學的研究の進展に資する所あらば著者の甚だ幸とする所である。

名古屋帝國大學教授佐藤忠雄博士は本書の緒言に述べたと同樣な理念を抱かれ,著者に對して多大の示唆と激勵を與へられたことは著者の欣快とする所である。恩師東京帝國大學名譽教授谷津直秀先生は著者に魚卵の研究を慫慂せられ,永年に亘り御指導を賜つた。前東京帝國大學教授田中茂穗先生及その門下の方々からは魚類の學名に關して多くの御示教を受けた。以上の方々に謹んで深謝の意を表す。又未熟なる本書の公刊の機會を與へられた養賢堂社長及川伍三治氏に對し深謝の意を表す。

昭和18年5月5日

名古屋東山にて

著者識す

# 例　言

(1) 初學者は第1章の次に第4章から始めても大して支障ない。

(2) 最初は電氣生理をも包含せしめる豫定であつたが今回はこれを割愛した。

(3) 圓口類は動物學上魚類に含まれず,一つの綱をなすものであるが,魚類の研究の理解に資する所多い故これを包含した。

(4) 外國語の術語は主として脚註とした。術語の中英語及び佛語はローマン,獨語はゴヂツク,學名其他のラテン名はイタリツクとして區別した。又著者名はキヤピタルとした。

(5) 文獻を擧げて文獻渉獵に惠まれない學徒の便をはかつた。

(6) 出來る限り研究方法を詳しく書いたのもその微意からである。

(7) 本書は數年前より企畫されたものであり,その間所望されて二三の章は雜誌に揭載されたものもある。

# 目　　次


緒　　言 …… 1

第 1 章　魚卵の受精生理 …… 3

(イ) 成熟卵及精子の壽命 …… 3

(ロ) 人　工　受　精 …… 4

(ハ) 受精による魚卵表層の變化 …… 5

(ニ) 受精とカルシユム・イオン …… 8

(ホ) 受精による卵膜扛擧の機構 …… 9

(ヘ) 受精による卵の容積の變化 …… 11

(ト) 人 工 單 爲 生 殖 …… 13

(チ) 受精波及その傳播 …… 19

第 2 章　魚卵の滲透壓と透過性 …… 23

I. 卵 膜 の 透 過 性 …… 24

II. 魚卵の滲透壓及卵表膜の透過性 …… 28

III. イオンの拮抗作用及イオンの透過性 …… 36

第 3 章　魚卵の水素イオン濃度及び酸化還元電位 …… 46

I. 魚卵の水素イオン濃度 …… 46

II. 魚卵の酸化還元電位 …… 50

第 4 章　魚類の初期發生 …… 53

I. 圓 口 類 (ヤツメ類) …… 53

II. 硬　骨　魚　類 …… 58


需要全本请访问 www.ertongbook.com

第 5 章 魚類の發生機構學…… 64

I. 圓口類の發生機構學…… 64

(イ) 卵割期の實驗 …… 64

(ロ) 圓口類に於ける胚體形成機構…… 66

(ハ) 圓口類に於ける誘導原 …… 68

II. 板鰓類の實驗…… 69

III. 硬骨魚類の發生機構學…… 71

(イ) 硬骨魚類の胚軸の決定 …… 71

(ロ) 硬骨魚類の胚盤の調節と決定…… 72

(ハ) 硬骨魚類の胚體形成機構 …… 77

(ニ) 誘導原の問題 …… 80

(ホ) 胚盤の分化能力 …… 84

(ヘ) 分化した器官の移植 …… 88

第 6 章 魚類の遺傳形質の發生…… 90

第 7 章 魚類の異種間雜種の發生…… 97

第 8 章 魚卵の發生速度と溫度……110

第 9 章 發生過程に於ける魚類の胚の抵抗力 ……121

第 10 章 魚類の卵及胚の生理的勾配 ……127

第 11 章 魚類の卵及胚の新陳代謝……137

第 12 章 魚卵の律動性收縮運動……146

I. 研究史及びこの運動の性質……146

II. 律動性收縮運動の生理的研究……157

(イ) 溫度と律動性收縮運動 ……157
(ロ) 電解質の作用 ……159
(ハ) 水素イオン及水酸イオンの作用……161
(ニ) 無酸素狀態に於ける律動性收縮運動 ……162
(ホ) ウレタン類に對する反應 ……165
(ヘ) 律動性收縮運動と胚心臟搏動との比較 ……166
III. 律動性收縮運動の魚卵發生生理的機能……168

第 13 章 魚類の胚に於ける機能及運動の發生……174

I. 魚胚の心臟の機能發生……174
II. 前腎の機能發生……180
III. 板鰓類の胚體運動の發生……181
IV. 硬骨魚類の胚體運動の發生……183

第 14 章 魚類の孵化の機構……187

文　　獻 ……195
索　　引 ……207

# 緒　　言

生活現象中最も劇的な現象は受精卵から成體に至る一聯の統一的變化即ち發生過程である。古く發生學は形態生成の記載に止つて居たが發生機構學[1]が分化して形態生成の原因分析に華々しい成果を收めつゝある。

この分野は勿論發生生理學[2]の中核をなして居るが眞の意味の發生生理學となる迄には尙多くの生理學的手法と解明によらねばならない。憶ふに生理學に於ても現象の分析に分析を重ねるのみでは形態學と完全に分離するのみならず，生物を材料とする物理化學に墮する時は學としての生理學の自主性が失はれる。又形態學者は形態を餘りに固定的に考へる結果その驚くべき可塑性に想到しない場合が多い。從つて機能の形態生成に及ぼす影響とか，機能の發生と言ふ分野は生理學者からも形態學者からも閑却され勝である。又遺傳學に於ては遺傳子と形質との因果關係が主として論ぜられ，形質發現の過程を取扱ふこと稀である。遺傳學の示す所によると生體は種々の遺傳子の嵌合體（モザイク）であると言ふ理念に達し易しい。個々の形質が遺傳子の發展の結果なることは疑ふ餘地が無いが遺傳學のみでは生體の形成を了解することは出來ない。假りに生體が遺傳子の嵌合體に過ぎぬならば如何にして統一的，調和的生體が形成されるか。形態生成に於ける部分と部分との關聯性とか部分の全體に對する關聯性即ち全機性の生理學的究明こそ重要である。玆に生理學者に課せられた重要なる分野がある。發生生理學は發生機構學や遺傳形質發現過程の生理的研究をも包含すべきこと言ふ迄もない。

屢々形態學と生理學は車の兩輪とか，楯の兩面とかに喩へられて居るにし

---

1) Entwicklungsmechanik　　2) Entwicklungsphysiologie

てもやゝもすれば別個の部門と考へられ易しい。これは最早可塑性を喪失した成體を對象とすることによる謬見である。生體の可塑的時代或は可塑的生體にあつては形態と生理とは渾然と融合した一體である。卽ち形態生成に伴つて生理現象が表はれると言ふよりも細胞或は組織の生理活動によつて形態生成が行はれると言ふのが眞景に近い。以上の如きことを完全に示すには生體全般に亙つて論述する必要があるが，それは著者の任ではない。本書に於ては著者の專攻する魚卵のみに就て論述して見た。この方面の研究が未だ不充分である爲に本書にとく所の研究のみでは上のことを完全には示して居ないかも知れない。併し以上の理念を以つて執筆した故本書を題して魚類の發生生理とする。

# 第 1 章　魚卵の受精生理

受精は生活現象中最も重要な現象の一つであることは言ふ迄もない。發生學的には發生と言ふ複雜な而も秩序ある過程の第一歩である。又魚卵に於ては受精の本質を明かにすることは學術上重要であるのみならず，水產養殖上にも極めて重要である。受精の形態學的研究は古くから微細な點迄研究されて居るが生理的研究は從來多くは海產無脊椎動物に就てのみ研究され，魚卵の生理的研究は極めて尠ない。併し受精現象も生理的過程として取扱つて始めてその本質を解明することが出來ると信ずる。本章に於ては魚卵の受精の生理的研究に就てのみ述べる。

卵が如何なる成熟過程に受精可能になるかは動物の種類によつて異なる。魚卵に於ては第 1 成熟分裂の後卽ち第 1 極體[1]を放出して後第 2 成熟分裂の途中に於て受精可能となる。

**（イ）成熟卵及精子の壽命**　從來魚卵の受精の生理的研究の尠なかつた理由の一つは魚卵の成熟未受精卵が水の中では數分以內に受精能力を失ふ爲であつた。從つて海產無脊椎動物に於ける如く未受精卵を豫め精密に觀察し，或は種々の操作を施して後に媒精して受精時或は其後の變化を研究することは困難であつた。

例へば米國の淡水魚 *Stizostedion vitreum*[2] の未受精卵は淡水に入れてから 2 分後に媒精すると受精率が 40%，4 分後では 17%，6 分後では 10%，8 分後では 5%，10 分後では 0 となる（Reighard 1893）。又米國の大西洋岸に產する *Fundulus heteroclitus*（メダカ科）では未受精卵の海水中に於る受精可能時間の平均は 15 分乃至 20 分である（Kagan 1935）。本邦產

1) 1st. polar body　　2) Wall-eyed pike

のメダカ（*Oryzias latipes*）の未受精卵の水道水中に於ける受精可能時間は著者の實驗では受精率が 30 秒後は 72%，1 分後は 56%，2 分後は 29%，4 分後は 6%で，6 分後は 0 となる。

又淡水魚の精子の壽命も淡水中では割合に短い。例へば Ellis・Jones (1939) は鮭（*Salmo salar*）の精液の一滴を一定量の淡水及 5 乃至 40% の海水に入れて精子の壽命を檢鏡した結果これ等の稀釋海水中の方が淡水中よりも壽命が永いことを見て居る。この中 20% の海水中で最も精子の活動時間が永い。卵液の方がこれよりもよく 7 時間半も活動して居る。

この様な理由から魚卵の人工受精には卵及精液を水を加へないで混合する方法即ち乾導法[1]が採用されて居る。この方法で媒精して後に水に入れる。斯くの如く成熟卵及精子が短命である爲に生理的研究が困難であり，長期間に亙つて受精可能狀態に保持することが望ましい。未受精卵及精子の短命は體腔液と媒液との鹽類濃度の差に起因すると考へて著者はメダカの成熟未受精卵を滲透壓の等しい Ringer 氏液に保つと長時間受精能力を保持することを發見した。メダカの卵の滲透壓は M/7.5NaCl 溶液に相當するから（山本 1941）生理的平衡溶液として M/7.5NaCl 100+M/7.5KCl 2.0+M/11$CaCl_2$ 2.1を用ひた。pH は微量の $NaHCO_3$ を添加して 7.3 とす。この鹽水中に成熟未受精卵を入れて受精可能時間を測定した結果 1 時間後でも受精率が 100%，3 時間後は 94%，6 時間後でも 77% であつた。即ちメダカの成熟未受精卵は水道水中では數分以內に受精能力を失ふに對して等調の Ringer 氏液中では數時間受精能力を保持する。

**（ロ） 人工受精** 人工受精は Jacobi (1763) を以つて嚆矢とする。材料は鱒であつたが受精率はよくなかつた。その後露國の Vraski (1847) が乾導法を創案するに及んで魚類の孵育が革新されて魚類蕃殖の基礎を與へたこ

1) Dry method

需要全本请访问 www.ertongbook.com

とは周知の如くである。乾導法とは雌魚から卵を搾り，水を含まない容器に入れ稀釋しない精液[1]を羽毛等で塗り附け數分の後に水を加へる方法である。

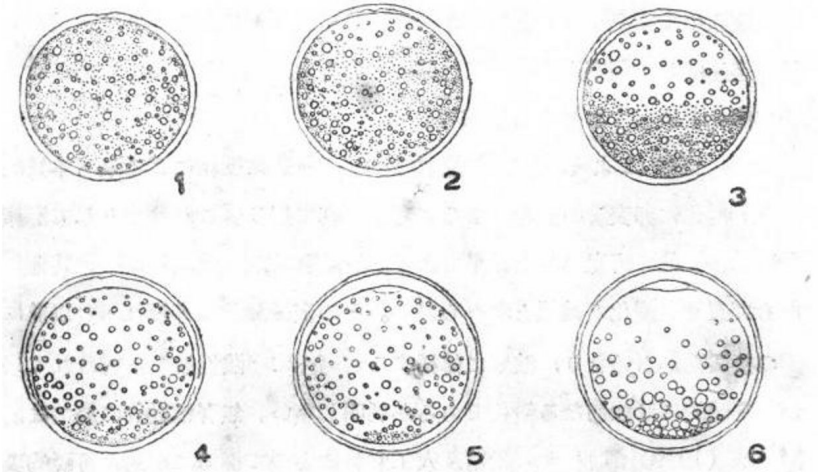
著者（1939）はメダカの未受精卵を上述の如き等調な生理的鹽水中に入れて媒精すると受精率もよく其後の發生も正常であることを觀察した。この方法を乾導法と區別する爲に等調法[2]と呼び度い。乾導法では媒精してから1分以內の變化を觀察及實驗することは困難であるが，等調法では未受精卵を生理的鹽水中で顯微鏡下で觀察し乍ら媒精することが出來るから受精前から受精後迄連續して觀察出來る。又受精前の卵を色々處理して後に受精させて生理的變化を實驗することも出來る。

**（ハ）受精による魚卵表層の變化**　一般に受精による最も本質的な生理的變化は卵表層の變化であると考へられて居る。これは主として海產無脊椎動物に就て研究された結果である。受精膜の扛擧，透過性の變化其他の過程も卵表層の變化の結果と考へられる。その表層變化は卵膜扛擧の以前に精子の接觸點から始まり，波狀に傳播すると考へて〝陰性波〟[3]と言はれて居たが，具體的には如何なる變化であるか判明しない。無脊椎動物に於ては最近Moser（1939）がウニの受精及人工刺戟によつて極めて迅速な可視的表層變化が起ることを報じて居る。卽ち表層にある微粒子が精子接觸點から潰崩して反對側で終る。其後に受精膜の扛擧が起る。

魚卵では上述の理由から生きた卵に就ての受精の研究は稀であつた。*Fundulus* の卵では未受精卵の表層に顆多の小板[4]があるが受精後は消失すると言ふ觀察がある（Kagan 1935）。併し波狀的に消失することは觀察されて居ない。Tchou • Chen（1936）の金魚の受精に關する研究は主として固定した材料に就て細胞學的になされたが興味深い觀察をなして居る。卽ち，固

1) 'Dry' sperm と言ふ。　2) Isotonic method　3) Wave of negativity, ウニの卵でこの波の通過した所では最早他の精子が入れないと考へられてこの名が出來た。　4) Platelets

定した成熟未受精卵を細胞學的に檢すると卵の表層に窩胞の層がある。受精の際精子が卵門[1]から入つて動物極から卵に貫入して直後に表層窩胞がその內容を排出する。この過程は動物極から始まり次第に植物極へ進行する。從つて受精によつて表層の窩胞の內容は圍卵腔の中へ排出されることになる。TCHOU・CHEN によれば表層窩胞の內容は未受精卵時代に於ける新陳代謝の排泄物であつてこれが受精によつて圍卵腔へ排泄されると考へて居る。



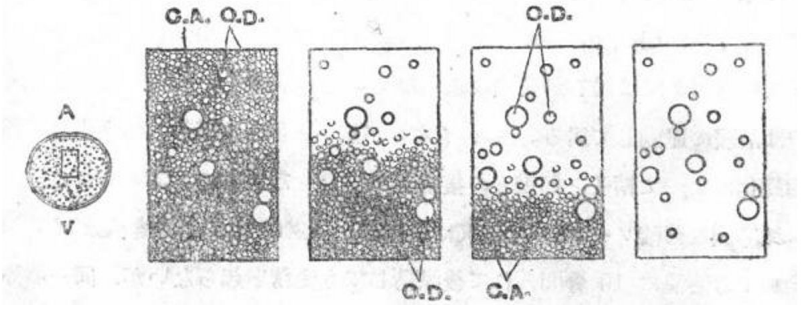

**第1圖 メダカの卵の受精による表層變化及卵膜拡擧，油球は圓を以て，表層窩胞は點で示す（山本1939）。**

著者（1939）はメダカ(*Oryzias latipes*)の卵の生體觀察で受精による波狀の表層變化を觀察出來た。方法は等調法によつた。メダカの成熟未受精卵は既成の卵膜[2]に圍繞されて動物極には卵門がある。卵膜の內側には卵の表層[3]があつて，この中に多數の小油球が散在して居るが，その外に表層窩胞[4]が一面に散在して居る。正常な成熟卵に於ては表層窩胞は動物極の小局部を除いては全表層に蜂巢狀に存在して居る。只過熟卵では所々窩胞が消失してる。窩胞

1) Micropyle 2) Chorion 3) Cortex 4) Cortical alveoli

の大きさは直徑が約 10—40μ 位である。又小油球の方は極めて大きい屈折率を有して居るが窩胞は小さい屈折率を有し，この點で兩者は判然と區別出來る。

受精すると表層窩胞の潰崩が動物極に始り，次第に進行して，植物極で終る（第1圖及第2圖）。精密に觀察すれば，各窩胞は輪廓が次第に不明瞭になつて潰崩するのであつて，窩胞が植物極へ移動するのではない。表層窩胞が潰崩して後その部位の卵膜扛擧が起る。從つて卵膜扛擧も亦動物極に始り植物極で終る。表層窩胞の潰崩過程の速度は溫度によつて異なり，23°C では約3 分，28°C では約 2 分で完了する。其後に緩慢な二極性分化[1]が起る。卽




第2圖　メダカ卵の表層の一部を擴大し，受精による表層窩胞の潰崩を示す。太い圓(O.D.)は小油球，細小の圓(C.A.)は表層窩胞(山本1939)。

ち小油球が融合して少數となり乍ら植物極へ移動し，動物極には原形質が集積して胚盤が形成される。受精の際に起る最初の可視的變化は表層窩胞の潰崩が精子貫入點に始り波狀に進行して反對側で終る過程である。

表層窩胞の波狀の潰崩は受精に於ける最初の可視的變化であるのみならず窩胞潰崩の結果として卵膜の扛擧が起ると考へられる。後に述べる如く化學的，熱的或は刺傷によつて未受精卵を人工單爲生殖的に賦活する場合も最初

1) Bipolar differentiation

に表層窩胞の潰崩が起つて後に卵膜が扛擧する。又過熟未受精卵に於ては卵表の所々に表層窩胞がモザイク狀に潰崩して居るが，この場合もよく觀察すると卵膜が所々少しく扛擧して居る。又メダカの未受精卵を稀薄な酸，アルカリ，等調な尿素，蒸溜水等で處理すると窩胞が潰崩しないにも拘らず卵膜が扛擧したかの樣に見えるが實際は卵膜が膨潤しただけであつて圍卵腔は存在しない。メダカの卵では表層窩胞が潰崩しない限り卵膜は扛擧しない。

**（ニ） 受精とカルシユム·イオン** メダカの受精には Ca イオンが必要である。等調 RINGER 氏液中では數時間受精能力を保持するが，成熟未受精卵を Ca を除去した RINGER 氏液に10分間入れて，媒精しても受精しない。この卵を RINGER 氏液中に返すと受精が起る。この際は新に精子を加へなくとも受精が起る場合が多い。卽ち Ca を含まない RINGER 氏液中では精子も卵も生きては居るが受精は起らない。Ca 缺除 RINGER 氏液中でも精子は活潑に運動して居る。Ca イオンが無いと卵（及精子）の原形質の膠質的變化によつて精子と卵表との接着が出來なくなるものと考へられる。

又等調な蓚酸ソーダ(M/11)又は枸櫞酸ソーダ(M/15)の如き Ca イオンを除去する溶液に 10 分間入れて後媒精しても受精が起らないが，同一の卵を RINGER 氏液に返すと多くの卵が受精する。自然狀態ではメダカの受精は淡水或は鹽水の中で起るが，產卵直後に受精が行はれるから卵膜と卵表層との間に含まるる Ca イオンで充分であると考へられる。

著者の使用した RINGER 氏液中の Ca の濃度は 0.0018 M/L である。著者(未發表)はメダカの受精に必要な Caの 最低濃度を知るために次の實驗をなした。卽ち Ca 缺除 RINGER 氏液 (M/7.5NaCl 100+M/7.5KCl 2.0) 及等調 $CaCl_2$ 溶液(M/11) を調製し，これを種々の割合に混合する。これ等の溶液中に未受精卵を浸して(溶液は數回取換へる) 10 分後に媒精する。精液中の Ca を除去する爲には精巢を Ca-缺除 RINGER 氏液で潰して使用した。

その結果全然 Ca を含まない液中では受精が起らないが，RINGER 氏液中に

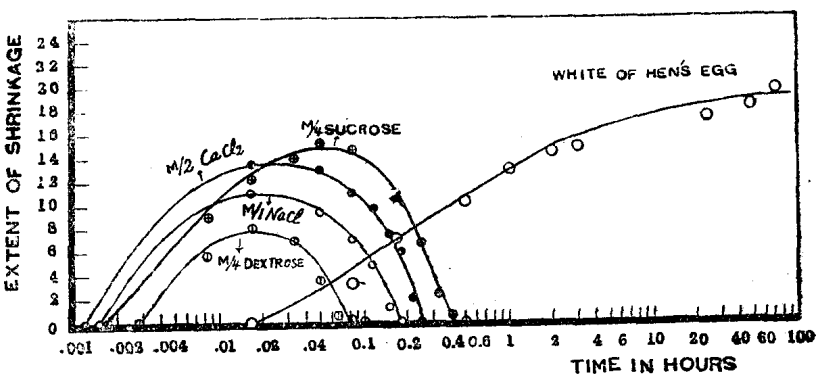
含まれるよりも遙かに稀薄な濃度の Ca でも受精には充分である。例へば RINGER 氏液の約$\frac{1}{16}$の Ca の濃度即ち約 0.0001M に於ても浸漬後 10 分後の受精率は 67%である。

又著者は Ca イオンが Mg イオンによつて代用出來るか否かを知る爲に次の實驗を行つた。Ca-缺除 RNGER 氏液と等調 $MgCl_2$ 溶液(M/11)を調製し，これを種々の割合に混合する。この液中に成熟未受精卵を浸して 10 分後に媒精した。精液はやはり Ca-缺除 RINGER 氏液で浸した精巢から得た。その結果によれば Mg は Ca の代用とはなるが然し受精率は Ca の場合よりも遙かに低い。換言すれば Ca イオンの方が Mg イオンよりも遙かに効果があることを示して居る。

**（ホ）受精による卵膜扛擧の機構**　魚卵の成熟未受精卵は既成の卵膜に圍繞されて居て，卵表層との間には間隙がない。受精すると多くの場合卵膜が扛擧して圍卵腔を生じる。精子は卵門を通過して卵表に到達するのであるが，受精後は扛擧に伴ふ卵膜の膠質の變化の爲に閉鎖される。メダカの未受精卵及受精直後の卵膜はかなりの厚さを有し，柔軟であるが，受精後次第に硬化して來る。

圍卵腔の生成に關しては卵膜がその儘で卵が受精によつて容積を減少して生成されるか或は卵膜が扛擧して生成されるかが屢々論ぜられた。KAGAN (1935) によれば *Fundulus heteroclitus* では受精前も受精後も卵膜の直徑が變化が無く，從つて受精によつて卵の容積が減少する爲に圍卵腔が出來ると言ふ。後に述べる樣に米國產のスナヤツメの卵では受精によつて卵の容積が13%も減少する。併しこの場合でも圍卵腔の生成には卵自身の減縮の外に卵膜の扛擧も伴つて居ると思はれる。メダカの卵では後に述べる如く受精の際卵の容積は約 7 %減少するが，併し卵膜を含めた容積は 13%增加する。從つて一般に受精によつて卵自身の容積の減少がある場合でも圍卵腔生成の主因は卵膜の扛擧によるらしい。

受精の際の卵膜扛擧の機構に關しては從來は漠然と滲透壓の關係によつて扛擧すると言はれて居た。著者（1939）はこれに關して實驗的研究をなした。卵膜扛擧の機構を知るにはまづ卵膜及圍卵液の性質を明かにする必要がある。メダカの卵膜は水のみならず電解質及庶糖等の晶質を透過する。それにも拘らず強い張力を保つて居る。受精卵を濃縮晶質溶液に入れると一時的卵膜の減縮[1]が起るが，遂にもとの球形に回復する（第2章參照）。一時的減縮は卵膜内より外への水の透過の速度が，卵膜内への晶質[2]の透過速度よりも大なるために起る。併し減縮が回復して後は卵膜は再び緊張する。この緊張は圍卵膜の中に存在する卵膜を透過しない膠質による膠質滲透壓[3]のためと考へられる。又圍卵腔内の水は卵に機械的壓力を加へることによつて搾り出すことが出來る。例へば卵を水中で製圖用の烏口の尖端に挾み除々に螺旋を廻して暫時壓迫して後，取り出すと圍卵腔から水が取らるゝ爲暫時減縮して居るが間もなく球形となり緊張する。又三つの卵を鼎立させてその上に重荷として 2—4 グラムの金屬板を數分間乘せても同樣な現象が見られる。卽ち機




第3圖 種々の晶質及卵白中に於けるメダカ卵(胞胚期)の卵膜の減縮の時間的經過，時間は對數で示す（山本 1939）。

1) Shrinkage 2) Crystalloids 3) Colloid osmotic pressure

需要全本请访问 www.ertongbook.com