



# 發 生 の 原 理

京 都 帝 國 大 學 教 授

理 學 博 士

市 川 衛 著

---

株 式 會 社

京 都 印 書 館

## 序

凡そ生物界には不明の現象が甚だ多い。ことに動物の發生に關しては、われわれの祖先が有史以來幾千年、少からずそれに興味と關心とを寄せて來たにも拘らず、いまだに解明せられてゐない點が多い。つい一世紀程前までは生物は無生物からわくとさへ考へられたり、燕が海に入つて蛤になるとか、山の芋が化して鰻になるなどと云つた、とんでもないことが眞面目に信じられてゐたのであつた。生物は卵から發生して來ると云ふ、われわれの常識はそれほど長い歴史をもつものではない。ましてや、この卵がどうしてどんな經過を辿つて成體にまで發生して來るかと云ふ點に立ち入ると、教養ある人々とでも知らない方が寧ろ普通であらう。

生物の卵には將來どの部分が體のどの部分を形成すると云ふプランが既に出來上つてゐて、發生は單にその展開に過ぎないと考へられたこともある。例へば、蛙の卵を顯微鏡で覗いて見て、その中に小さい蛙の縮こまつた姿を見出したとか、いや卵ではなくて精子の中にこそ小さい姿が隠されてゐるなどと云ふことが、いとまことしやかに報告されたものであり、人の精子の中に小人を認め、こんな形だと云つて、その姿さへ圖示してゐる程である。卵にしる精子にしる、その中に既に小さい生物が縮小された形で存在し、發生は單にそれが榮養分を攝取して成長するに過ぎないと見る學說を展開説と云ふ。こんな馬鹿げた話は科學の進歩とともに自然に囃話となつて終つたが、笑へな

いことには、現代でも尙卵は將來發達すべき器官の原基の形で  
箝合状態になつてゐると云ふ考へ方が相當信じられてゐる。手  
足や眼や耳や胃腸などこそ出来てゐないが、それになるべく運  
命づけられた細胞質が卵の或る特定の部分にちやんと定位され  
てゐると云ふのである。本書は専ら斯る思想を打破し、發生の眞  
の姿を知つてもらひたいために書いたものである。ここに云ふ  
眞の姿とは、卵から複雑な構造の體が出来上るまでの單なる形  
態的な變化ではない。それよりも一步突き進んだ、斯る形態の變  
化が如何にして行はれるかと云ふ機構であり、因果關係であり、  
發生の原理である。さりとて徒らに哲學的な考察を巡らすもの  
ではなく、飽くまで實驗に依據せる科學的事實の記載である。  
處が、なるべく専門的でなく一般に理解してもらひ度いために  
出来るだけやさしく書いた積りであるが、こればなかなかむつ  
かしいことで、まだ讀み返して見ると生硬の點も少くない。或  
は日進月歩の部門だから、今日正しいと思つたことが明日間違  
ひとして葬り去られることもある。筆者が氣付かぬうちに或は  
本書で正しいとして書いてゐることが間違ひとなつてゐるかも  
知れない。讀者諸賢の御叱正を御願ひする。尙、發生の開始た  
る受精の現象については本邦に於いて既に 1~2 の良書が出版  
されてゐるので故意にこれを省略したいことを附記して置く。

昭和20年2月1日

洛北紫野にて

著者しるす

# 發 生 の 原 理

## 目 次

第1章	研 究 法	1
第2章	分 化 の 要 因	6
第3章	發 生 能	26
第1節	部分は全體を作る	26
第2節	全體は部分を作る	42
第3節	胚葉にも融通性がある	48
第4節	器官原基もなほ多能性である	62
第4章	編 制 原	82
第1節	胚の形成は編制原に依存する	85
第2節	胚表に於ける編制原の範圍	89
第3節	編制効果の獲得期と消失期	91
第4節	編制効果は胚の他の部分にもある	94
第5節	編制効果は種を超越する	98
第6節	編制効果の區域的差異	101
第7節	誘導因物質の探究	106
第8節	抽出物により誘導されたものの形態	115
第9節	誘 導 の 理 論	117

第5章	高次編制原	129
第1節	眼はかうして出来る	129
第2節	耳はかうして出来る	143
第3節	鼻はかうして出来る	150
第4節	口はかうして出来る	155
第5節	平衡桿と吸盤はかうして出来る	161
第6節	鰓はかうして出来る	165
第7節	肢はかうして出来る	168
第8節	その他の依存分化をなす器官	176
第6章	結 論	185
	索 引	188

# 發 生 の 原 理

## 第 1 章 研 究 法

正常の發生を克明に觀察し、或は局所的生體染色を施して、それを目にするに、卵のどの部分が將來胚のどの部分を形成するかを知ることが出来る。殊に、生體染色法による研究は脊椎動物の殆どあらゆる綱に亘つて行はれ、今では立派な胚表に於ける豫定原基の配置圖なるものがそれぞれに製作されて、發生學の進行に一大貢獻をなしてゐる。例へば、有尾兩棲類に於ける Vogt (1926) の圖の如きは、彼の創案にかかる染色法の改良によつて、一番最初に製作され、その後の研究者によつて、最もよく利用されたもので、實驗發生學をやらうと云ふ程の人なら誰でも知つてゐるであらう。その胞胚上に記入した各原基の位置及び範圍はその後の研究者によつて多少の修正が加へられたとは云へ、大體に於いて間違ひなく、他の綱例へば、鳥類や魚類、さては爬蟲類と云つた動物の同様な地圖作製にあつて、参考とされた點は蓋し意外のものがある。併し、この種の研究によつては、如何にそれが詳細になされても、結局卵が正常の發生をなした場合に、或る部分が神經となり、筋肉となり、脊索となり、眼となり、鼻となり、腎臟となる、と云ふことを細かに知ることが出来るだけであつて、どうしてそれが出來て來るかとか、正常の發生順序が攪亂された場合に、それ等の部分、或は他の部分がどう云ふ發生をなすかとかいふことを知ることは出來ない。あるがままの發生を見たのでは、細胞のもつ發生能のほんの一部分を知るのみであつて、他の如何なる能性が隠されてゐるか

は知る由もない。正常の發生順序を踏んだ場合に、細胞の現はす發生能を  
a)  
發生運命と呼び、一たん發生條件が變つた場合に始めて現はれて來る發生  
b)  
能を潜在能と云ふ。例へば、普通には皮膚となるべき發生運命を有つた細胞も、或る時期にそれを神経を作るべき位置に移植したならば、神経組織に變つて、腦や脊髄を作るやうになる。或は卵が2つに割れた時に、それを離れ離れにすると、2個體になるものがあるし、そのやうな卵を2つ組合せると1個體になるやうなものもある。詰り、皮膚の細胞にも神経組織となる發生能を潜在してゐるし、卵の部分が全體を作り、全體がまた部分を作るやうな能性をも有ち合せてゐるのである。動物によつてはまた、この潜在能が成體になつて後までも保持され、再生の基礎となつてゐることがある。例へば、キモリの水晶體が除去された場合に、虹彩上縁の細胞が水晶體形成の能性を賦活されたり、プラナリヤが頭片の移植によつて、その體内に新しく咽頭の形成を誘導されたりするのがそれである。また、發生の際には、神経系は外胚葉に由來し、消化系は内胚葉に起生すると云ふことが、動物一般の通則であり、寧ろ、鐵則とさへ考へられてゐるが、再生の場合にはこれさへ踏みにじられて、胚葉を踏えた能性の發揮される場合さへある。ヒモムシ(*Lineus*)の口より先端の部分には、内胚葉性の器管は少しも無く、従つて、内胚葉細胞は少しも無いものと見做されてゐるにも拘らず、この部分を切り落した場合、その切片内には立派な腸管が分化して、1個體に復歸し得るほどの驚くべき潜在能を保持してゐるし、ホヤのやうに、發生の際には各分割球が、恰も全體の一部分であるかの如き發生しかなし得ない、所謂典型的な模細工卵であるものが、それから發生した成體の再生の場合には、寸斷された横斷片さへも各々1個體になり得るほどの驚くべき潜在能を發揮したりする。

以上の數例からも想像されるやうに、潜在性の發生能の有無或はその程度を調べるには必ず何等かの實驗、即ち、卵なり胚なり成體なりを異狀な状態に置く方法が講じられなければならない。この方法に大體2種類ある。<sup>c)</sup> 除去法と、<sup>d)</sup> 移植法とがこれである。除去は除去すべき部分の大小によつて<sup>e)</sup> 分離と呼ばれたりする。また、再生には切斷と云ふ言葉が一般に用ゐられてゐるが、要するに大同小異であつて、除外すべき範圍が小さく、且つ、取り去りまたは殺した片よりも、残る大部分の方の發生なり、再生なりに注意が拂はれる場合には、一般に除去と呼ばれ、除去すべき部分が比較的大きく、時には、残る部分と等大であり、且つ、その兩片ともにその後の研究の對象とされるやうな場合には、分離なる表現が用ゐられてゐる。切斷とは普通再生の研究に用ゐられる表現で、切り落す部分が研究の對象となることもあるし、残る方なる場合もある。切片の大小には關係がない。

移植とは卵（又は成體）の一部分を切り取つて、普通他の個體の正常、または、異常位置に置き、ともかくも生體条件下で發育させた場合を云ひ、移植片が宿主と特に有機的な結合をなし得ないやうな場合には、<sup>f)</sup> 内植と呼んでゐる。例へば、同一個體の前肢と後肢の間でその原基を交換するやうな實驗は、<sup>g)</sup> 同體移植であり、種は同一であるが異なる個體間であつたならば、<sup>h)</sup> 同種移植、種を異にする場合は、<sup>i)</sup> 異種移植、目を異にする場合は、<sup>j)</sup> 異目移植である。また、内植とは、例へば、眼球を剔出した眼窩中とか、腦室、腹腔、淋巴腔などへの移植で、移植に於けるよりは、周圍からの影響を受けることが少く、それだけに移植片は自己本來の發生を行ひ易いわけであるが、豫想以外の發生能を發揮する場合も屢々ある。鳥類の場合には漿尿膜、魚類の場合には卵黄囊への移植も利用されるが、これも宿主からは榮

養の供給をうける他は、あまり形態形成的な刺激を受けないから、ここで云ふ内植の特別な場合と見ることが出来る。

移植の更に特別な場合として、<sup>k)</sup>外植なる研究法がある。これは内植よりも更に一步進んで、移植片を全く生體的な條件外に取り出し、或る媒質内で發生せる場合であつて、移植片の大小、及び、方法の多少の相違によつて、特に組織培養と、皮囊培養とを區別することがある。例へば、Harrison (1911) が、蝌蚪の未分化神經細胞を生理食鹽水中で培養して、軸索突起が神經細胞そのものに出來することを確定した有名な實驗は、組織培養の例であり、Ekman (1921) が心臟の原基を外胚葉に包んで、生理食鹽水中で培養して、それが搏動力ある心臟に發生し得ることを確かめた實驗の如きは、皮囊培養の最初のものであらう。

以上は細胞の發生能を調べるに當つて、普通に利用せられる實驗方法であるが、尙この他、研究の主題に應じて、色々の工夫と創意が案出されてゐる。例へば、體の或る部分に無關係の組織を挿入して、發生状態を攪亂させるとか、或は、遠心力を利用して、卵内の物質配置の状态を變更するとか、前にも述べたやうに、2箇の卵を癒合させるとか、軸性、例へば、上下軸を顛倒するとかがそれである。これ等は何れ劣らぬ方法であつて、問題によつて適宜に應用されるものである。

## 術 語

- a) 發生運命 : prospective fate 又は prosp. significance
- b) 潜在能 : prospective potency
- c) 除去法 : extirpation method.
- d) 移植法 : transplantation method
- e) 分離 : separation
- f) 内植 : implantation 又は interplantation

- g) 同體移植 : autoplasic transplantation
- h) 同種移植 : homoplasic 又は homoioplasic transplantation
- i) 異種移植 : heteroplasic transplantation
- j) 異目移植 : xenoplasic transplantation
- k) 置外植 : explantation

## 第2章 分化の要因

卵の發生する場合、既に述べたやうに、自然のままを克明に觀察し、または人工的な標幟を施し、その動きによつて發生運命を丹念に追求して見ると、動物が同一である限り、卵の一定の部分は必ず同一の組織、または、器官を形成することがわかる。この故にこそ、生體染色法によつて明かにされた脊椎動物の胚表に於ける豫定器官原基の配置圖が意味を有ち、無脊椎動物で行はれた細胞追跡<sup>a)</sup>なる學問が成り立つてゐるわけである。併し、このやうに卵は發生の極く初期に於いて、既にその部分部分の發生運命が定められてゐるかのやうではあるが、實はこれは、未だ確定的なものではない。云ひかへると、卵の甲と云ふ部分の細胞は、胚の甲と云ふ特定の組織、または器官を形成し得るのみで、他の乙と云ふやうな組織なり、器官には變り得ないと云ふのではない。更に別の言葉で云ふならば、或る器官は、その始原的な状態で卵のある特定の位置に存在すると見るのではない。若しも、或る特定の組織なり器官なりをしか作り得ないならば、卵は所謂模細工<sup>b)</sup>の構造になつてゐると見做さざるを得ないわけであり、前成説の思想も許されるわけであるが、卵によつては明かに甲の部分か乙の部分の作るべき組織乃至器官をも形成するのであつて、新成説<sup>c)</sup>的な考へ方も當然成立するのである。新成説一派の人々は分割球は、少なくとも2細胞期乃至4細胞期に於いては、發生價値に於いて同一であると信じてゐる。果して然らば、同價値のものから異なる器官を形成するやうな分化が、どうして起り得るのであらうか、この問題は當然生ずるわけである。

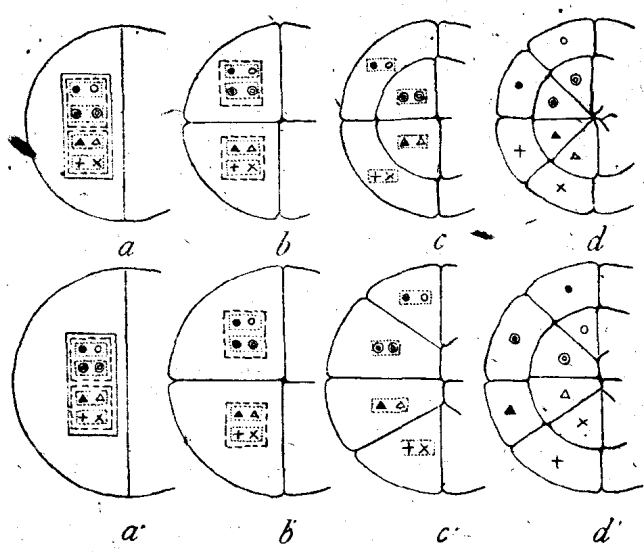
茲には先づ、卵は模細工の構造にあるとする前成的な考へ方から検討し

て見ることにしよう。

卵の模細工を考へる場合に、先づ何よりも先に、その模細工性を現はすものが、卵の構成要素たる核にあるか、それとも細胞質にあるか、或は兩者の關係に於いて始めて定められるかを吟味して見る必要があるだらう。別の言葉で云ふならば、分化の要因は核にあるか、細胞質にあるか、はたまた兩者ともにそれを分擔してゐるか、を解明しなければならない。

分化の基礎的因子を核内に求める代表的な學者は Weismann である。彼(1892)は周知のやうに、形質分化に必要な單位として、決定因子なるものを想定し、受精卵の核は分化に必要な總ての決定因子を包藏してゐるが、第1分割によつて、2分された核の1つには、例へば、體の右半分、他の1つには左半分を作るに必要なだけの決定因子が頒かたれ、更にそれが、第2分割によつて、各々2分された場合の核は、體の前部または後部を作るだけの決定因子を含んだものとなり、分割の度かさなるごとに核の決定因子は減少して、遂に最後には夫々の位置に相應した決定因子を唯1箇だけ有つた核に細分されて、それがその細胞の最後の分化を指向すると云ふのである。寔にわかり易い素朴な考へ方であるが、残念ながら、これが誤謬であることは、多くを述べなくとも、2~3の例を擧げたならば、すぐ理解されることと思ふ。

1). 分割順序の變更: Weismann の云ふやうに今かりに、第1分割によつて、核は體の右、または左半分を作るだけの決定因子を興へられ、第2分割によつて、それが前または後を作るものに分かれたれ、第3分割によつて、更に背、腹何れかの部分だけしか作り得ないものになつたと假定する。即ち、8細胞期のあるものは右側の前半で且つその背側の部分を作るだけの決定因子を頒かたれ、次の分割によつては更にそれが前後に不等分



第7圖 蛙の卵の壓力下に於ける分割模式圖。上段、正常分割；下段、壓力下に於ける分割で第3分割面は鉛直的で壓力を去つた第4分割に於いて始めて緯線方向を取る結果、細胞の並び方は正常に似てくるが、それぞれに分配される核の配置が正常とは異なる點に注意せられたい。右列上下を比較せよ。(P. Weiss, 1937 より)

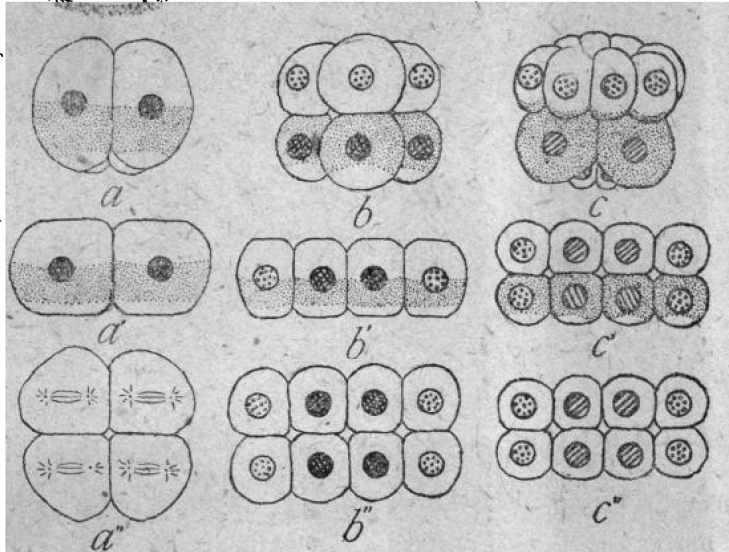
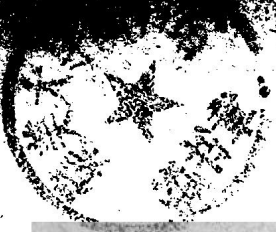
されんとする  
と第1圖の上  
段に示すやう  
な核の配列と  
なる譯である。  
この分割様式  
は蛙の卵に於  
いて實際認め  
られる型であ  
るが、今この  
卵を2枚の載  
物硝子の間に  
挟んで、少し  
壓力を加へた

もとに於いて、分割させて見ると、第1及び第2の分割は正常の場合と何等變つてゐないが、第3分割が水平面、即ち、緯線的な方向に現はれず、やはり極を少しはづれはするが、經線的な分裂に近い方向を取る(第1圖下段)。これは細胞分裂が壓力を加へた面に対して、直角に割れんとする傾向を有つからである。この時壓力を取去るならば、次の分裂は始めて緯線方向に現はれ、外觀は正常の場合と似た分割状態となるが、その各細胞に頒かたれた核は圖に示すやうに正常のものとは著しく相違したものと成る。斯る卵からは正常な形態をしたものが發生しやうとは到底考へられない。にも拘らず、事實は全くその想像に反して、正常のものと少しも變りない蝌蚪になり得る。<sup>4)</sup>

202507

~~010109~~

~~020507~~



第2圖 ウニの卵の壓力下に於ける分割模式圖。上段、正常分割；中段、側面圖；下段、上面圖。a, a', a'', 4細胞期；b, b', b'', 8細胞期；c, c', c'', 16細胞期。（B. Dürcken, 1932より）

これと同様な實驗はウニの卵に就いても試みられてゐる。ウニの種類によつては受精卵の下半球に片寄つて、赤色顆粒を含んでゐて、これは8細胞期には下の4細胞のみに入り、第4分割が終つて16細胞期となつた時には、中層をなす4つの大分割球に入つて、上層をなす8つの中分割球は勿論のこと、下層をなす4つの小分割球にも殆ど入らない。この色素顆粒の入つた大分割球は腸管や筋肉になり、小分割球は骨格に分化し、上層の中分割球からは外胚葉系の器官が分化して來るやうに發生運命が設定されてゐる。今夫々の發生運命を擔へる核を第2圖の如き表現によつて代表させ、斯る卵を4細胞期に、硝子板の間に入れて扁平になるやうに壓力を加へて見る。さうすると、蛙の卵の場合と全く同一の理由から、水平に現はれ

て、赤色顆粒を含んだ4下層細胞と、それを含まぬ4上層細胞とに分つべき第3分割面は、各々の分割球を垂直に2分する方向を取り、従つて、8細胞は一平面に並び、且つその各々は赤色顆粒を何れも含んだものとなる。この時壓力を取り去ると、始めて次の第4分割が水平に現はれて、上の8細胞は赤色顆粒を缺くやうになるが、それに入つて來る核を見ると圖に示すやうに、正常ならば赤色顆粒を含んだ大分割球の中に入つて、腸管や筋肉になるべきものか、或は、小分割球に入つて骨格になるべきものが、半數を占めてゐる。また下の8つにも、外胚葉になるべき運命にある筈の核が4つ見られる。このやうに異狀な核の分配をうけた卵は發生不能となるか、たとひその後發生し得たとしても、正常の秩序ある分化が起り得ようとは想像されないところであるが、この場合も亦、正常な幼生に發生し能ふのである。

2). 結紮による核分配の攪亂: キモリ (*Triton taeniatus*) の受精直後の卵を毛髮で括ると、その一方に受精核が入つて、他方には核を缺くも<sup>9, 10)</sup>のが出來る。この場合、核のある方は分割するが、核のない方は分割し得ない。ところが、分割が相當進んだ後期になつて、偶然の機會から核の1箇が、核のない方の半分に移行して、この半分が首尾よく發生した場合に1匹の胚になることがある。(第3圖, b) これを Weismann の核質不等分の考へをもつて説明することは全く不可能である。この半分に入つた核は當然胚の或る一部分を作る決定因子しか有たなかつた筈であるからである。また、後に述べる2細胞期に於ける分離や、2卵の癒合がそれぞれ完全な胚となることから見ても、分裂せる核は發生的に見て等價値にあると云はざるを得ないのである。

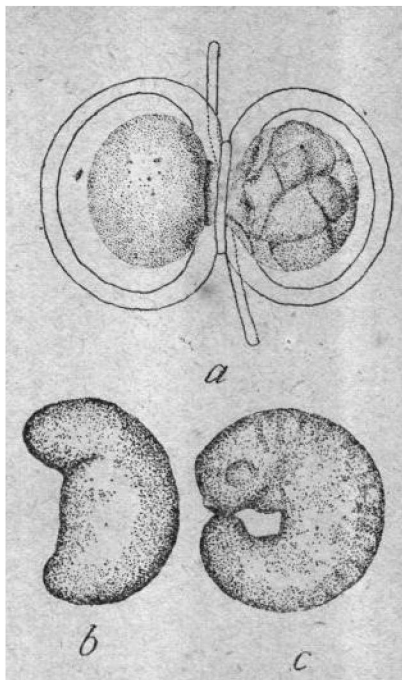
然らば、卵の分化の要因は細胞質の構造にこれを求むべきであらうか。

換言すれば、卵の模細工になるのは細胞質が模細工なるためであらうか。

3). 分割球の分離: 今、櫛水母に属するウリクラゲ (*Beroë ovata*) を例にとつて見よう。この類には名の示すやうに櫛板と呼ばれ、剛毛が櫛の齒のやうにならんだ運動器官の列が8つあるが、2細胞期に分割球を分離したならば、各々は4櫛板列をもつたものとなり、4細胞期に各々を分離したならば2櫛板列、8細胞期ならば1櫛板列を備へた所謂部分胚となる。

一方この櫛板に分化する細胞を16細胞期まで遡つて追求して見ると、その中の8箇の小分割球に由來することが認められ、(第4圖)、更

に遡ると未分割時の表層細胞質または外包原形質と呼ばれてゐるものなることが確かめられた。<sup>8)</sup> 即ち、卵表には綠色をした表層細胞質があつて、これが8細胞期までは分割の度毎に分割溝の中に流れ込むやうに入り、分割面が完成すると又表面に一様に分布するやうになるが、8細胞期以後は卵の上に集つて且つ粘性を増し次の分割の時には殆ど皆小分割球の中に入り、これが入つたものは表皮や櫛板に分化することがわかつた。故にこの綠色



第3圖 キモリの受精卵を拵ると、1方に核が入るからこの方は分裂するが、他方はしない(a)。ところが後者に暫くたつて、たまたま分裂核の1つが迷入してその發生を惹起すると、發育は遅れるが完全な胚になる(b)。cはaの右半から發育せるもの(H. Spemann, 1928より)