日本生理學會編

生理學講座

第3卷 4.5

個體發生附系統發生

東京大學教授 理學博士 竹脇潔

中山書店

生理學講座

個體發生附系統發生

竹脇潔

江苏工业学院图书馆
藏书章

日本生理學會

1950 年 9 月 20 日 初 版
1954 年 9 月 30 日 8 版

生理學講座 第二回配本 3

編集者 日本生理學會

發行者 中山三郎平
東京都千代田區神保町2の24

用紙 竹尾洋紙店
東京都千代田區錦町3の18

印刷 東和印刷株式會社
東京都新宿區山吹町198

製本 松岳社
東京都新宿區新小川町2の4

發行所
東京都神田局區内神保町2の24
(神保町水道橋間電車通り)
株式會社 中山書店
電話九段 (33) {8608番 6783番
振替東京 196565番

目　　次

個體發生附系統發生

緒　言……1
第1章　初期發生……2
1. ウニの場合……2
2. ウリクラゲの場合……5
3. ナメクジウオの場合……7
4. カエルの場合……8
5. ニワトリの場合……11
6. 硬骨魚の場合……15
7. 哺乳類の場合……16
8. ゴカイの場合……18
9. 昆蟲の場合……20
第2章　調節と分化……22
10. 調節卵とモザイク卵……22
11. 分化の進行……25
第3章　胚表の多能性，發生の場，誘導および編制原……29
12. 胚表の多能性……29
13. 發生の場……30
14. 誘導……31
15. 編制原……32
第4章　變態の問題……34
16. 兩棲類の場合……34

17. 昆蟲の場合……36
第5章 系統發生……41
18. 種の概念……41
19. 變異について，亞種，變種……42
20. 系統……43
21. 系統學……43
22. 考えうる類緣關係について……47
文献……51

個體發生附系統發生

竹．脇　潔

緒　言

個體の發生は一般に卵―普通，受精卵―の分裂によつて開始される．卵が分裂をくりかえして次第に割球の數を增し，割球の間に分化を生じて複雜な構造を有する動物體を生ずる過程が個體發生である．

卵の分裂すなわち卵割の仕方は，卵内に含まれる卵黄の多少やその分布狀態によつて影響を受けることが大きい．卵黄の多い部分では卵割が起りにくい．そういうところでは核分裂はあつても細胞分裂がおこらないこともある．卵黄が卵内に一樣に分布していないで卵の一極に偏在している場合，卵黄の多い植物極に近い割球は，卵黄の少い動物極の割球より大きいこともしばしば觀察される．この場合，植物極に近い割球では分裂の速度が動物極にある割球に劣るのが普通である．

頭足類（イカ・タコの類），魚類，爬蟲類，鳥類などの卵は，卵黄が著しく多くて，しかも植物極に集積している端黄卵であるが，卵割は動物極だけに起る．卵割の起る部分が胚盤であり，この樣式の卵割を盤割（discoidal cleavage）という．しかし兩棲類の卵なども端黄卵ではあるが，盤割はしないで卵全體が分裂する．

昆蟲類や甲殼類などの卵では多量の卵黄が卵の中央部に集積している．核は最初卵黄の中に埋まつているが，まず核分裂のみがくりかえされて細胞體の分裂がともなわず，多數の核が卵黄の中に生ずる．それが次第に周邊に移

動して連綿たる一層を卵表に形成し，卵黄の塊をとりまく．ついで核と核との間の細胞質に仕切ができる．これより以後の發生はこの表層の分化そのものである．この樣式が表割（superficial cleavage）であり，この種の卵を中黄卵とよぶ．

棘皮動物（ウニ・ヒトデ・ナマコの類），ナメクジウオ，哺乳類などの卵は比較的少量の卵黄をほぼ一樣に卵内に分布させている．これが等黄卵で，こういう卵は卵全體が分裂する．また上述のように端黄卵でも兩棲類の卵などは全體が割れる．この種の卵割が全割である．

全割には等割と不等割とがあり，同一種でも，はじめは等割をするが後に不等割をするようになるのがむしろ普通である．螺旋割（spiral cleavage）とよばれる卵割の樣式については便宜上後述する．全割の一型である．

第1章 初期發生

卵の構造，分裂樣式にいろいろなものがあるにしたがい，當然の結果として發生樣式にも種々の相違が認められる．初期發生の樣式を若干の例について說明しよう．

1. ウニの場合

容易に人工受精が行われ，顯微鏡下に初期發生がたやすく追求されるので，動物學の學徒には親しみ深い卵である．

第1卵割面は卵の兩極を通過して卵は2個の割球になる．第2卵割面もまた卵の兩極を通るが，第1卵割面に直角をなす．その結果卵は4個の同大の割球になる．第3卵割面は卵の赤道を通り第1，第2卵割面のいずれにも直角に交わるから8個の割球を生ずる．第1および第2卵割のように，極を通過する面による分裂を經割，第3卵割のように水平面でわかれる分裂を緯割とよぶ．

8細胞期から 16 細胞期になる時には，動物極の4細胞—割球—は，經割によつて，2個の直角に交叉する卵割面を同時に生じて8個に分れ，植物極の4細胞は緯割的に1個の水平面によつて8細胞に分裂する*．このさい卵割面がいちじるしく植物極に偏るため，植物極によつた4個の割球はすつと小さく，赤直面に近い4個は遙かに大きい．事實この4個の割球が 16 細胞中最大であるから大割球と名附けられ，動物極の8細胞を中割球，植物極の4細胞を小割球とよぶ．

このような卵割の經過はしかし動物一般として見れば異例的で，第4卵割以後は經割と緯割とが交互にくりかえされることが多い．したがつて1極から見ると割球は放射狀の排列をしめす．ウニにおいても，第5分裂は動物極の8細胞では緯割，赤道面より植物極寄りの8細胞では經割となり，側面から見ると，1段8個あての割球が4段にならんだ 32 細胞期となる．

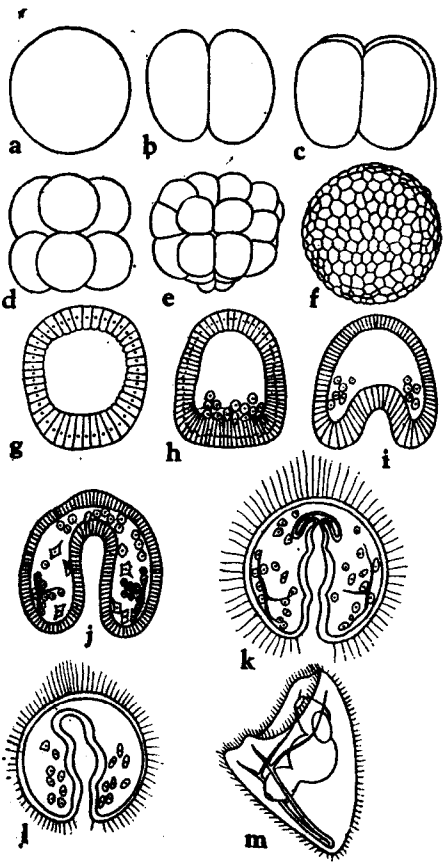
かくて分裂が反復されるにつれて，生ずる細胞は次第に小さくなるが全體の大きさはほとんど變るところがなく，ついにはゴムまりのように廣い割腔を有する中空の球體となる．

これが胞胚であり，割腔をとりまいて排列する1層の細胞層の表面に纖毛を生じて廻轉運動をはじめるが，ついには受精のさいに生じてこの時まで保持されていた受精膜を破つて泳ぎ出す．この受精膜の溶解に胞胚細胞が分泌する酵素—孵化酵素—がはたらくことは石田(1)が發見したところである．

胞胚ができると植物極にあつた小割球は他の細胞群から分離して割腔に落ちこんで，割腔底に輪狀にならぶ．これが間充織細胞で，後にこれから骨格ができる．一方植物極から陷入が生じて割腔にむかつてのび，ついには1個の管をつくる．このものを原腸とよび，將來消化管を形成する．原腸をつくる細胞は中割球の系統のものである．

---

* これらの表現はもちろんいわば模式的である。



第1圖 ウニ卵の發生

a 未分割卵. b 2-細胞期. c 4-細胞期. d 8-細胞期. e 32-細胞期. f 胞胚. g 胞胚縦断面. h 間充織細胞の形成. i 初期嚢胚. j 嚢胚，骨格形成中. k 中胚葉嚢の形成. l 原腸先端が腹側にまがり，外胚葉に接觸せんとしている. 矢狀断面. m. 初期幼生，中胚葉嚢も見える，

(Kühn 原圖より)

原腸を生じた胚は嚢胚とよばれ，胞胚はただ1層の細胞からできていたのが今や内外2層からなる．原腸の口は原口である．嚢胚の壁をなす外層を外胚葉，原腸壁をなす内層を内胚葉とよぶ．

原腸は次第に深くのびて，ついには外胚葉に接するのであるが，それに先だつて原腸の最内端から左右にそれぞれ1個の膨出を生じ，これが各々嚢として原腸からはなれる．この嚢壁を形成する細胞の層が中胚葉で體腔および水管系などがこれから生ずる．

原腸は伸長するとともに先の方がまがつて外胚葉に接するが，この時外胚葉にも淺いくぼみ*ができ

* 口道.

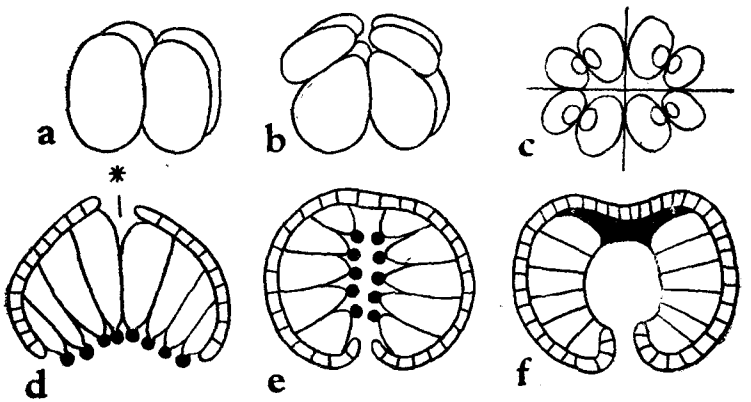
き，ついには原腸と連絡して口があく．この口が幼蟲の口であり，原口はその肛門となる．消化管の主要部は內胚葉に起原を發するが，その兩端の小部分は外胚葉に由來するのである．

囊胚はさらに變化してエキノプルテウスとよばれる幼蟲となり，海中を浮遊しているが，やがて變態して成體の形となる．

以上のように外，中，內3胚葉を生ずるのは多細胞動物—後生動物——一般に見るところであるが，海綿動物，腔腸動物では中胚葉を生じない．

2. ウリクラゲの場合

卵は表面にごく薄くて顆粒を含まない層があり，その下に細かい胞狀構造をもつたやや厚い層（外形質）を有する．卵の中央部はさらに粗大な泡狀構



第2圖　ウリクラゲ卵の發生

a 4-細胞期．b 8-細胞期．c 16-細胞期，動物極より見る．d 囊胚形成，小割球由來の細胞大割球を被う．大割球は間充織細胞を分ちつつある．＊偽原口とよばれる空隙．e 囊胚．f 間充織細胞反口側に集合．（Dawydoff より）

造をしめす．核は外形質の中にある．中胚葉のできない發生樣式の一例として，この動物の初期發生を略述しよう．

第1卵割に先だつて動物極に外形質が集まり，その部の外形質が厚くなる．ついでそこに淺いくぼみがあらわれるが，これが次第に深まつて卵はくびれていき，ついに他極に達すると2細胞期となる．第2卵割の卵割面も極を通過し，第1卵割と同樣に動物極からばかりくびれが入る．この時にも各細胞の動物極側に外形質の集積がおこる．くびれは外形質をともなつて深まつていき，くびれの最深部では外形質がとくに厚いことも第1卵割のさいと變らない．

第3卵割はすこぶる特異で，各割球は卵軸に對して約45°傾斜した卵割面で2分せられ，しかも植物極側の娘細胞が動物極側の娘細胞よりも大きくなる．こうして8細胞期に達すると，割球の排列が二軸相稱をしめす．比較的大きい方の娘細胞4個が中央により，小さい方の娘細胞がその外側に2個ずつ接して位置を占めるからである．

次の分裂で8個の割球の各々が動物極の方に小さな割球を分離する．その後は既存の小割球の分裂と，大割球より新しい小割球が分離追加されることとによつて，小割球は次第に增加し，8個の大割球の上に帽子のようにかぶさる．この小割球は外胚葉を形成する細胞であり，大割球は內胚葉を生ずるものである．

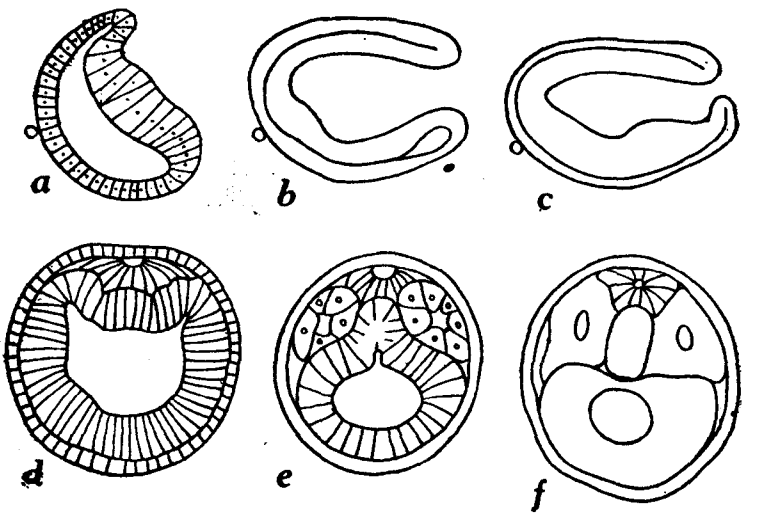
さらに發生が進むと，大割球もそれぞれ分裂して16個になるが，この頃小割球の層は大割球の外側にひろがつてこれを被覆する．これが囊胚形成である．囊胚形成の完了したものを見ると，大割球は上下に積み重ねられたような配置をとり，その細胞端がクシクラゲの幼生の胃腔にむかつている．各細胞の核はこの端に近く位置を占める．この時大割球に接して，實際胃腔の壁をなす小さな割球の群が見られるが，これは囊胚形成が終る少し前に大割球から分離したもので，間充織細胞の始原である．口側，反口側が明瞭で口

を入れば胃腔に達する．

間充織の細胞は後に反口側にむかつて移動し，内外兩胚葉の間に位置するに至る．こうしてフウセンクラゲ型の幼生ができあがる．クシクラゲのうちには，クラゲムシ，クシヒラムシ，コトクラゲなどのように，典型的なクシクラゲであるフウセンクラゲとは大いに異なる形態をとるものもあるけれども，必ずフウセンクラゲ型の幼生を生じ，變態して特有の形をとる．

3. ナメクジウオの場合

再び3胚葉を形成する動物にもどり，他の1例としてナメクジウオの發生を述べよう．はじめのうち卵割はウニに似た經過をとり胞胚になるが，囊胚



第3圖　ナメクジウオの發生

a 原腸陷入の初期．b, c 囊胚の2期．d 初期胚の横斷面，中腸囊形成されつつあり，神經板ができている．e 更に發生進んだ胚，横斷面．脊索，中胚葉囊が見える．　なお一層後期の胚横斷面，脊索，神經管，中胚葉囊ができている．

(Kellicot より)

となると廣い原口をもつて原腸が外に開いており，あたかも鉢のような形を呈する．しかしついで原口唇が成長し，原口は次第に狹められて囊胚の一端にうつされる．こうして小さい原口の殘つたところが體の後端，反對端が前端であり，兩端の間に原口唇の成長によつて作られたところが背側，もと囊胚の鉢の底であつた部分が腹側にあたる．

かくて內外兩胚葉ができたわけであるが，兩者は相接し，外胚葉はうすく，內胚葉はたけの高い細胞からなつて遙かに厚い．

さらに發生の進んだ胚を體の中央よりもやや後方寄りのところで橫斷して見ると，內胚葉は單純な管をなさず，原腸背面側方から左右にそれぞれ膨出を生じているのがわかる．この膨出が中胚葉の始原である．2個の膨出の間にはさまつた原腸の背側正中線に沿つた部分は脊索となるし，原腸の殘る部分は消化管を形成する．脊索の背側においては外胚葉は中樞神經の始原たる神經溝を分離したのち，左右兩緣がその上で癒合してこれを被う．

胚の橫斷面では中胚葉始原はたんに原腸の膨出としか見えず．その本體が把握しがたいが，胚の背側によつた部分の水平縱斷面を見ると，それは獨立した幾對かの囊狀膨出であることが知られる．その數は前後にむかつて次第に增加していくが，また原腸壁から完全にくびれ離れて盲囊となる．これら盲囊の內腔は將來體腔となるし，その壁からは軀幹筋，腹膜，腸間膜などができる．

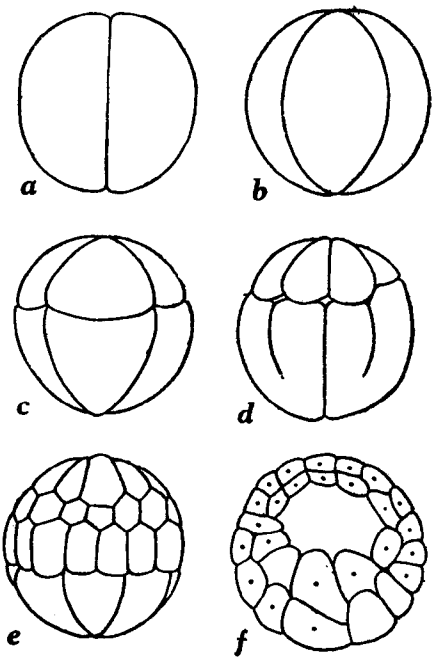
中胚葉囊を分離したのちの原腸壁はただちにその痕跡をとどしてしまうので，背面正中線上に脊索たるべき隆起をつけた管と化す．この隆起が脊索として分離すると消化管もまた獨立する．胚の前後兩端にむかつてこのような變化が進行していくのである．

4. カエルの場合

カエルの卵は上述のように端黃卵で，植物極に多量の卵黃を藏しているが，盤割をしないで全割をする．しかしウニの卵などと異なり卵黃の存在は明ら

かに分裂に影響をおよぼすことが見られる．

第1卵割面は極を通るが，卵の周圍から一様にくびれが入る代りに，動物極に分裂がはじまり次第に植物極におよび，植物極に近ずくにつれてくびれの進みが遲くなる．第2卵割面も極を通り第1卵割面に直角をなすが，この時の分裂の仕方も第1卵割のさいと變らない．第3卵割面は水平であるが，それの位置が赤道よりは遙かに動物極に偏しているため，動物極側の4細胞は植物極側の4細胞よりもずつと小さくなる．こうなるのは卵黄の影響である．

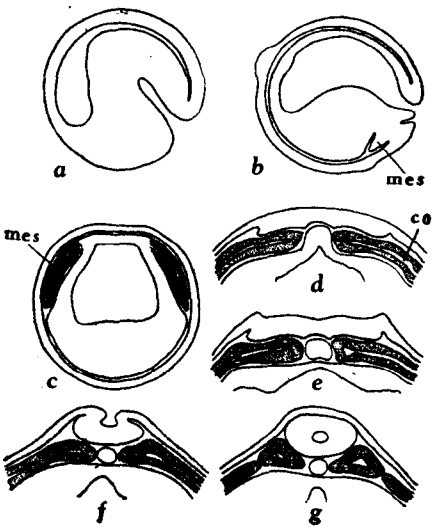


第4圖　カエルの發生
a　2-細胞期．b　4-細胞期．c　8-細胞期．d　16-細胞期に移行せんとする時期．e　更に後期．f　胞胚縱斷面．(Kühn 原圖より)

卵黄蓄積の影響はさらに後までも續く．すなわち動物極側では細胞は速かに分裂をくりかえし，小形の細胞を多數生ずるに反して，植物極では細胞分裂がそれほど速く行われないため卵黄に富んだ大きな細胞ができる．それゆえ胞胚になると，植物極では壁が厚く動物極ではうすいし，割腔は動物極に偏している．また原腸の陷入も卵黄を多量にもつた大形の細胞からなる植物極からおこることができず，動物極にかたよつたところにおこる．このところが將來胚の背側にあたる．

陷入のところを外から見ると當初においては短い弧狀の凹溝にすぎないが，

それが次第に兩端にむかつて伸長し，同時に深まつていくにつれて，胚の上半球表面にある細胞を溝を通して内部へ引き入れる．この細胞は原腸の上壁と側壁とを形成する．こうして表面の細胞が内部に入るにつれて，胚表では盛に細胞増殖がおこつて補いをつけていく．



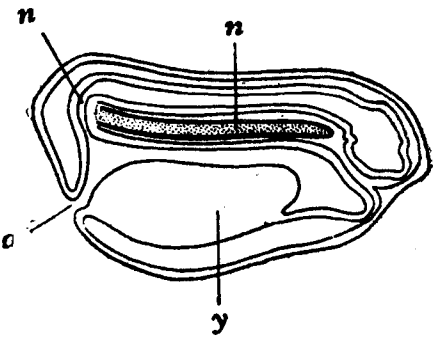
第5圖　イモリの發生
原腸陷入以後．a　原腸陷入中，正中縱斷面．b　陷入終了．mes 中胚葉．c　同期の胚の横斷面，中胚葉囊が見える．d—g　順次進んだ發生期にある胚の背部横斷面．神經板から神經管が生じ，脊索ができ，中胚葉から體節，體腔壁が分化していく．CO 體腔.（Kühn 原圖より）

同時にまた植物極の方にあつた卵黄に富んだ細胞も内部にまきこまれて原腸の床を形成する．一方原口は次第に植物極にむかつて移動し，時には植物極をこえて反對の側にうつることすらある．その時原口の兩端部は全く相接して，弧はついに圓となつている，この圓にかこまれて，胚内にうつされた卵黄に富んだ細胞の塊が，あたかもビンの口をふさいだ栓のようにのぞいている．これを卵黄栓という．いまや植物極にあつた細胞はほとんど完全に包みこまれたのである．すなわち囊胚ができあがつたのである．

つぎに原腸背側正中線に沿つて脊索が分離すること，脊索の兩側において原腸から左右に體節的に，囊状の膨出が出て體表を被覆する外胚葉と原腸壁との間にのび，中胚葉の始原となることなどはナメクジウオについて述べた

ところと本質的に變りがない．一方では，背面正中線に沿つて外胚葉が肥厚して神經板を形成し，さらに神經板の兩側部と前方はとくに高まつて神經褶となるにおよんで神經板は神經溝を生ずる．そして神經溝の兩緣が相より相癒合すると，ついに神經管が體表を被う外胚葉と分離するに至る．神經管が中樞神經の始原であることはいうまでもない．

神經管の後端部ができる時，原口は一旦閉鎖されるが，神經管と原腸との間には一時的な連絡ができる．これが神經腸管とよばれるものである．この連絡はのちには斷たれて，やや下方によつたところに外から肛門を開く．原腸前端部には口を通ずる．このあたりのこともナメクジウオと同樣である．



第6圖　カエル胚の縱斷面
a 肛門．n 脊索．ni 神經腸管．y 卵黃塊．

5. ニワトリの場合

卵黃を多量に植物極に集積させているニワトリの卵では，カエルの卵のように全割はおこりえず，いわゆる盤割が行われる．すなわち分裂は胚盤の部分に限られ卵黃にはおよばない．初期の卵割は卵の表面にあたかもひびわれが入つたような風におこる．こうして多數の細胞ができると，その下にある

卵黄との間に狭い間隙を生ずる．この間隙が割腔であり，この時期が胞胚にあたる．

つぎには胚盤の後縁から前方にむかつて割腔内へ擴張していく細胞の層があらわれる．この層が内胚葉，外側に殘つたのが外胚葉，こうして内胚葉のできるのが原腸形成にあたる．原腸が管狀にならずに細胞層となつたのである．* したがつてこの期の胚は囊胚である．受精卵が産下された時にはすでにこの狀態になつている．以後の發生は卵を母鷄が抱卵するかまたは孵卵器にいれてあたためなければ進行しない．

第一にあらわれる變化は，圓形の胚盤の中央からその後縁にむかつて，原條とよばれるすじがあらわれることである．それについで胚盤の輪劃が圓形でなく後方のすぼまつた西洋梨形に變ずる．原條中央には縱走する溝があり，その兩緣は堤防のように高くなつているが，原條前端部ではとくに厚くなつている．

つぎに原條の中央溝の下面から，その前方と左右にむかつて，外胚葉と内胚葉との間を細胞の層が伸展していく．これが中胚葉である．體腔の始原はこの層の中にのちに空隙としてあらわれる．中胚葉は原條から分離する．

ニワトリの場合，胚盤の後端の内胚葉を伸展させた部分と原條とが原口を代表するもので，カエルやナメクジウオなどでは，原口を通じて陷入した原腸からできる内胚葉と中胚葉とが別々になつて，前者は胚盤後縁から，後者は原條の中央の溝の底からできるのである．

ニワトリの胚の體部は，胚盤の中で，原條の前方にできる3胚葉を含んだ隆起から生ずる．隆起の前方が頭部，その後端，すなわち原條に近いところが尾部になる．このように胚の分化が進んで來ても，それは大きな卵黄の塊の上に横たわる小域にすぎない．そして胚體の外側にも3種の胚葉がひろが

---

* このあたりは魚卵の發生とよく似ている．第9圖參照．