

カスミサンショウウオ *Hynobius nebulosus*の前額腺¹⁾

柳井 隆 一

本種の前額腺は、発生および形態に関して佐口 (1915) の報告が一例あるのみで、孵化との関係についてもまだ記載がない²⁾。また、両棲類の前額腺の起源ならびに孵化後の経過についての著者の新しい見解は本種にも適用されることが分ったから、本報はこれらの諸点を主として組織学的に取扱う。材料は松江市附近のもの。固定および染色は従来と同じ。

A 前額腺の発生

著者の報告した他の両棲類 (柳井, 1950, 51, 52) と同様に、本種においても神経胚期の神経冠は完全に表皮下に隠れずに、神経褶の表皮に接する神経冠細胞の一部は楔を打ちこんだように表皮中に割込んでいて、これが前額腺発生の先駆となる (第1図A)。しかし神経溝閉鎖以後は無尾両棲類と多少異なり、イモリとよく似ている。神経冠は俄に分裂増殖して下部は神経管背側部の間隙を埋め、上部は先駆をなした割込細胞とともに表皮中に割込んで背側正中線にそって体表に露出する (第1図B)。前額部以外は間もなく表皮下に埋没するが (或はそのまま表皮細胞に轉化するとも考えられる)、前額部だけはその後神経冠の下降が起っても露出した部分はそのまま残留して前額腺の原基となる (第1図C)。原基の細胞はイモリの場合よりもっと特徴に乏しく隣接する表皮細胞と区別しがたい。また、分裂像もはるかに多い。これがため神経冠から前額腺が起來する経過は無尾類のように明白でないが、次の理由から著者は神経冠起來を結論する。

i) 前額部表皮に残留する神経冠細胞の範囲と前額腺細胞の分布との一致は神経冠→前額腺を示唆する。また、原基の細胞は切片の観察では大きさその他から、表皮の一部と見るより神経冠のつづきと見る方が自然である。

ii) 本種の頭部神経冠の生体染色の実験 (市川, 1933³⁾) によって、中・後脳部は速に下降して種々の組織に分化するが前脳部は移行性に乏しいことが明らかにされている。この事実は前額部の神経冠の一部が下降せずに前額腺に分化するとすれば容易に説明できる。

前額部の神経冠も23期⁴⁾を越すと残留部以外は下降を始め26期でほぼ終り、表皮中に割込んで残留した部分は前額腺の原基として認められる。原基はその後も頻繁に分裂像や割込像を

第一表 前額腺細胞の発生および退化の経過を前額正面中央部の細胞の高さの変化によつて示す

発生段階	孵 化 前								孵 化 後					
	26	28	30	32	34	36	38	40	41	43	45	48	50	53
細胞の高さ (μ)	25	25	34	36	38	46	55	60	58	53	48	33	29	26

1) 両棲類孵化腺の研究第8報

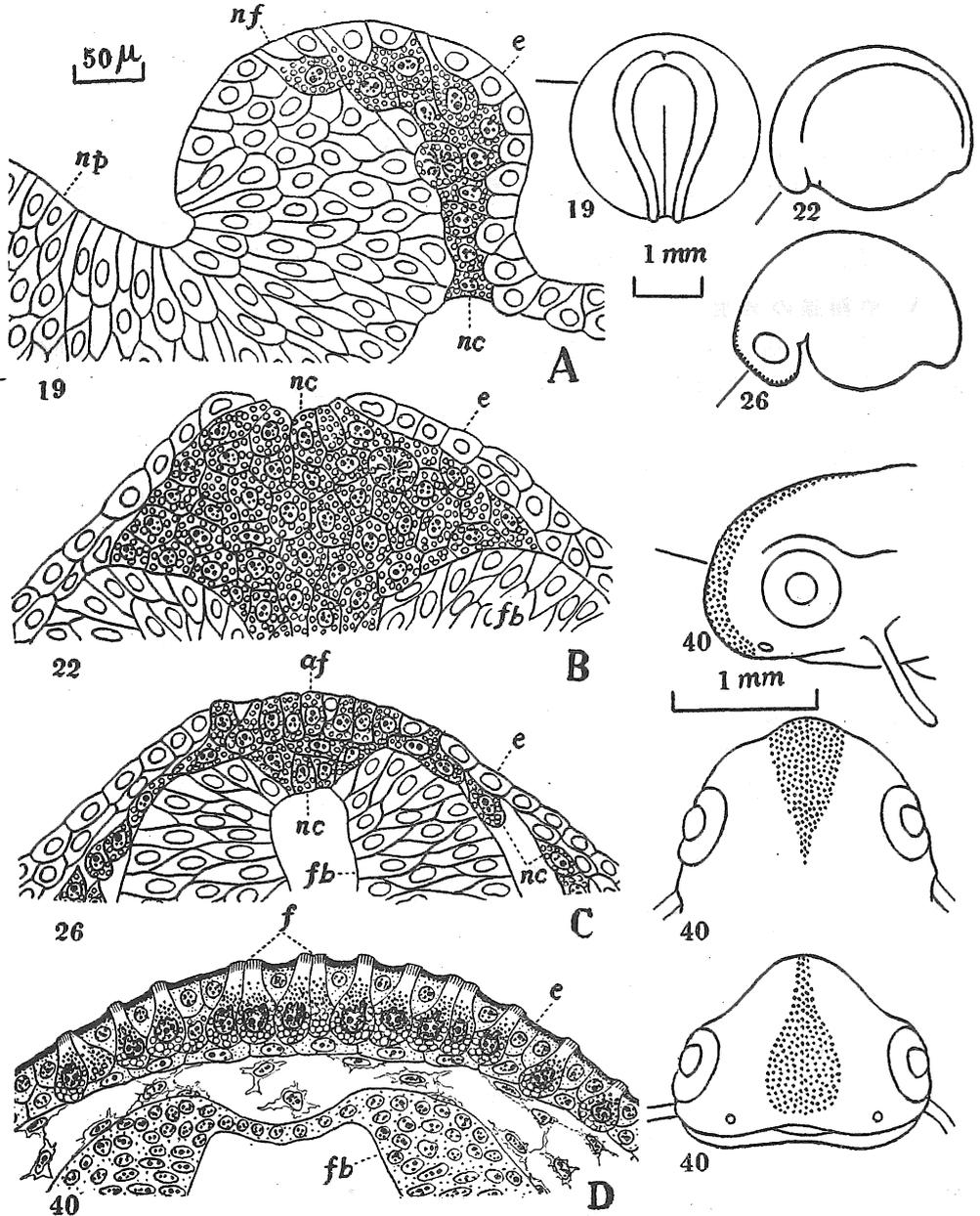
2) 有尾両棲類の前額腺の文献は柳井 (1952) イモリの前額腺, 動物学雑誌61巻を参照されたい

3) 市川衛 (1947) 実験形態学年報3輯50

4) 同1要および市川衛 (1947) イモリ発生段階規準改訂図表による

示して増大するが、細胞の高さに変りはなく腺分化は全く認められない(第1表および第2図26)。以上の経過はほぼイモリと同様で、神経冠細胞の割込直後に腺分化の起る無尾類に比べると著しい違いで、有尾類と無尾類との孵化期の大きな開きに関連がある。

30期に達し平衡桿が現れると前額腺に始めて腺分化が起る。細胞は高さを増し頂端部にか



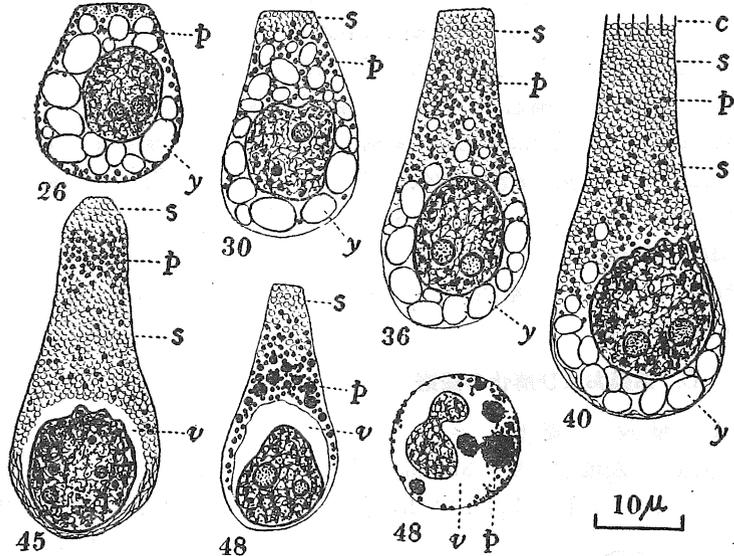
第1図 前額腺の発生および形態。

発生段階は数字によつて、断面の位置および前額腺細胞の分布は胚の外形によつて示す。af 前額腺原基, e 表皮細胞, f 前額腺細胞, fb 前脳, nc 神経冠, nf 神経褶, np 神経板。

すかに分泌粒が現れる。その後前額腺は平衡桿の伸長と平行して発達する。36~37期で分泌粒は明瞭となりますますます増大し、平衡桿が発達の極致に達した孵化直前の40~41期になると前額腺は分泌粒を充満して発達の高頂点に達する(第1表および第2図30~40)。

B. 前額腺の形態 (孵化直前の記載)

外形は胚の外観でもよく分る。腺域は色素細胞を全欠して隆起し、 $\times 30 \sim \times 50$ では個々の前額腺細胞を褐色の小点として指摘できる(第1図右側)。前額は左右の鼻陥前縁を連ねる線まで伸び、後端は眼間後縁に当る中脳と後脳との境界で終る。左右の扱りは眼の前縁に届かず、後方への伸びは眼間後縁に達しているためイモリと区別できる。またイモリのように位置に大きな移動はない。腺細胞は表皮細胞を混えて1~3個あて主として前額正面に分布している。横断では前額部15~20個(第1図D)、眼間前部5~10個、眼間後部0~5個、腺細胞は核より上部に好エオシン性の分泌粒を充満し、その大きさはイモリと無尾類との中間。頂端は他に類のないほど大型の小皮縁をそなえて表面から突出している。色素粒はイモリと同様で無尾類に比べて著しく少なく、分泌粒に混って分散しているが頂端にはない。基底にはまだ卵黄粒が可成り残っている。本種の特徴として空胞はまだ現れない(第2図40)。



第2図 前額腺細胞の発生および退化の経過。数字は発生段階を示し、上段は孵化前、下段は孵化後。c 小皮縁, p 色素粒, s 分泌粒, v 空胞, y 卵黄粒。

分布している。横断では前額部15~20個(第1図D)、眼間前部5~10個、眼間後部0~5個、腺細胞は核より上部に好エオシン性の分泌粒を充満し、その大きさはイモリと無尾類との中間。頂端は他に類のないほど大型の小皮縁をそなえて表面から突出している。色素粒はイモリと同様で無尾類に比べて著しく少なく、分泌粒に混って分散しているが頂端にはない。基底にはまだ卵黄粒が可成り残っている。本種の特徴として空胞はまだ現れない(第2図40)。

C. 前額腺の退化 (孵化後の記載)

前額腺が孵化直前に発達の高頂点に達し、孵化後は下り坂となるが尙旺んに分泌をつづけ、或時期(無尾類では吸盤、有尾類では平衡桿に退化が始まる)になると俄に急激な退化が起ることは著者の記載した多数の両棲類(柳井1950, 51, 52)に見られる通則で、本種もその例にもれない。

孵化直後の41期では、腺細胞は小皮縁を失い細胞の高さもやや減り、核の上縁又は周囲には特徴ある新月状の空胞を生じ退化の兆候を示すが、まだ分泌粒を充満し基底には僅かではあるが卵黄粒さえ残っている。孵化後17日45期(水温 $5 \sim 12^{\circ}\text{C}$)までは前額腺は表皮の隆起として認められ、腺細胞の高さも分泌粒もさほど減らない(第1表および第2図45)。退化がきわめて緩慢であることがある。この頃までは水20ccに20~30匹入れておけば、まだ孵化しない胚の卵膜数個体分を溶解する力がある。

孵化後25日、48期、平衡桿に退化が始まると前額腺に俄に激しい退化が起る。退化は著者

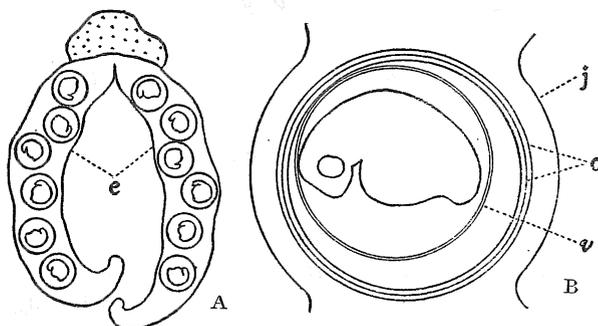
の記載した他の両棲類と同様に、色素粒の凝集と空胞の膨脹によって崩潰する過程とまずまず萎縮して遂に消失する過程との二つがある。崩潰する腺細胞は先ず後端部に現れ間もなく全面的に続出する。他の腺細胞も著しく小形となり、分泌粒はかすかに頂端に名残を止めている(第1表および第2図48)。孵化後36日、50期、平衡桿が痕跡的になると腺細胞は上生体より前方に局限され $1/3 \sim 1/4$ に減じ、54~55期頃までに前額腺は完全に消失する。

本種の前額腺もまたイモリと同様に、発生および退化の経過が平衡桿と同時的に平行するから、平衡桿と吸盤との相同関係は本種においても裏書きされる。しかし表皮中に分化するLeydig氏細胞および色素細胞に関しては本種とイモリとの間には時期の上で大きな開きがある。Leydig氏細胞はイモリでは孵化前の38期で現われ、孵化腺の一つではあるまいかと疑われるが、本種では孵化後の43期で現われ孵化には無関係である。また、色素細胞はイモリでは前額腺細胞の崩潰と前後して現われ、前者から後者への轉化を疑われるが、本種ではすでに孵化前に現われるから色素細胞が一元的であれば轉化はありえない。Leydig氏細胞が孵化に関係のないこと、ならびに前額腺細胞から色素細胞への轉化が成立しないことはすでにイモリについて著者によって明らかにされているが、本種との比較によって立証されるのは興味が深い。

D. 卵膜および孵化の観察

1) 卵膜の变化

本種の山陰地方における産卵は3月上旬から4月上旬までとされているが、松江附近では全国にさががけて1月上中旬に行われる。一卵塊の卵数は100~120個。卵塊は丈夫な外皮



第3図 卵塊(A)および卵膜(B)の模式図。

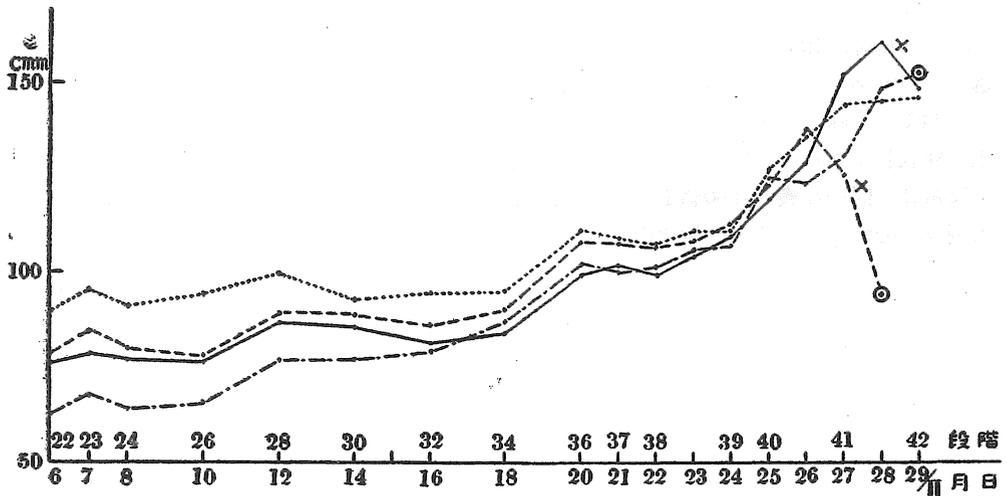
c 卵殻膜, e 卵囊(卵塊の外皮), j 寒天層, v 卵黄膜

(囊卵)で包まれ、内部の卵は個々に寒天層、卵殻膜(2重)および卵黄膜の3種の卵膜で包まれ、何れも球状である(第3図)。イモリの楕円状の卵膜に比べると卵囊は外層に、寒天層は中層に、卵殻膜は内層に相当する。卵黄膜は始め卵表に接着し卵殻膜から離れているが、次第に卵から離れて膨脹し卵殻膜に接近する。30期で殆んど接着し、35期をすぎると完全に密着し外観では区別できなくなり、そのまま孵化まで残る。25~26期で大部分胚表に接着したままで完全に溶け去るイモリの卵黄膜とはだいぶ違う。卵殻膜もまた発生の進むにつれて孵化に至るまで膨脹する。食塩、尿素などはこれらの膜を透過し、アルブミンは透過しない。前者の高張液では容積はさほど変化しないが、後者では著しく収縮する。従って膨脹は蛋白性滲透圧によるものと思われる。

卵膜の膨脹は一様には進まない。卵囊から取出した4個体について22期からの連続観察(水温 $5 \sim 10^{\circ}\text{C}$)では23, 28, 36および40~41期において著しい膨脹が認められ、とくに孵化直前の膨脹は急激である(第4図)。また孵化直前反対に収縮が起ることもまれではないが、内圧の増大に抗しえず卵膜が破損したためであろう。膨脹の経過は30期頃までは前額腺の分

1) 卵囊を除外した意味に用いる。

泌に関係ないが、その後は分泌の経過と大体平行している。23および28期の膨脹はその直後



第4図 卵膜膨脹の経過を4個体について内側卵殻膜の容積の変化によって示す。Xは卵膜の破損による収縮，Oは測定直後に孵化

に収縮が起つているから、前額腺以外からのやや難透性分泌物によるものと思われる。36期以後にもこの傾向が認められる。しかし36期は前額腺に俄に分泌粒が増大する時期に、40～41期は前額腺の分泌が最盛となる時期に相当する。他に胚表の細胞でこれに相当するような著しい変化は認められない。肛門からの排泄物も原因として一應考えられるが、低分子では卵膜の滲透圧とはなりえない。従って後期の卵膜の膨脹は前額腺から分泌される蛋白性孵化酵素によるものと推定される。この酵素は卵膜を溶解する作用（前述）もあるから、卵膜は前額腺のため物理的（膨脹）および化学的（溶解）に軟弱化して遂に孵化をもたらすのであろう。ただし孵化期に達しても卵膜は殆んど球状でまだ各層とも残っている。

2) 胚の運動と孵化

卵膜内の胚の運動は他の両棲類と同様に、線毛による回轉と筋肉による屈曲との二つ。屈曲は29期から孵化期まで見られるが、回轉は神経胚期から始まり33期で終る。胚は横臥の位置のまま頭部を腹側に向けて回轉するのが普通で、その反対はまれである。裸にされた胚は底面を線毛運動によって徐々に滑るが、この運動は37期で終るから孵化期の胚にはただ屈曲運動のみが残されている。この点はイモリと一致し、無尾両棲類とは相違する。

孵化はイモリと同様に41～42期で起り、前額腺が発達の頂点に達した直後に相当する。無尾両棲類に比べて甚だおくれるのは前額腺の発達の時期の違いによって説明できる。卵膜からの脱出は唯一回の屈曲運動で一瞬のうちに行われることもあり、数回屈曲運動が行われその間は休止又は徐々に滑り出て数分を要することもある。頭尾の何れが先に出るかも一定しない。卵膜から脱出した胚は卵囊(外塊外皮)に妨げられて尙数日間卵囊内に止まり密集し、その後卵囊遊離端の穴から順次脱出して水中に分散する。前額腺は孵化後もまだ旺んに分泌

- 1) 表皮細胞の外縁にはミュシ・カーミンによつて粘液性分泌物が検出され、しかも孵化期になると増加するから、表皮細胞は卵膜の膨脹に無関係ではあるまい。ただしイモリに比べると微弱。
- 2) 卵膜の脱出点もイモリのように決っていない。
- 3) 卵囊の遊離端は発生の始めから他の部分に比べて軟弱である。穴は孵化期になつて前額腺の作用によつて生じるとは思ふが、成因および時期についてはまだ明確でない。

をつづけているから(前述), その間まだ孵化しない胚の卵膜を外から軟弱化し孵化を促進するに役立つことができる。これは無尾類で孵化のすんだものが吸盤で卵塊に粘着し密集する現象(柳井, 1951)に相当するが, 卵嚢は次の実験によって示されるように孵化酵素を透過しないであろうから, 無尾類の場合よりはるかに効果的である。

実験1。中味を取出し, アルブミン溶液を入れて両端をしぼった卵嚢を蒸留水中におくと水を吸収して膨脹し, アルブミンの透過しないことを示す。

実験2。同一卵嚢の胚60個を二分して, Aは卵嚢中に両端をしぼって封入し, Bは取出して個々に分離しておくと, 孵化の開きがAは4日。Bは12日。