

## ウグヒ *Tribolodon hakuensis hakuensis* (Günther) の卵内発生史概説

狩野 康比古  
(北海道大學理學部動物學教室)

Eine Einführung in die frühe Entwicklungsgeschichte des  
japanischen Alands, *Tribolodon hakuensis hakuensis*  
(Günther) bis zum Ausschlüpfen (mit Zusammenfassung)

By YASUHIKO KANO  
Von

### 緒 言

硬骨魚の發生は主に其の生態との關聯に於て觀察され、現在迄かなりの種類のものに就いて之が記載されて居るが、其のために何れも發生過程の大略を知るに過ぎない。一方純發生學上の見地からなされた業績も大部分のものは古く、Felix, Kupffer, Sobotta, Swean & Brachet, Wilson, Ziegler 等々の 19 世紀又は 20 世紀初頭のもので、しかも其の材料は入手容易であるためか鮭鱒類其の他極めて少數の種類に限られて居り、従つて其の結果も他の各種魚卵との比較、再検討の余地が有るにも拘らず、此の方面の仕事は近年殆んどなされて居ない。

尙又、他の脊椎動物部門では夫々發生過程全般の圖說的解説書等が作られて居るが、硬骨魚に付いては斯様なものさへ無く、従つて吾々の之に關する智識は甚だ乏しく、且不明な点が多い。

Price ('34) の *Coregonus clupeaformis* の發生に關するもの、及び囊胚期の形態形成運動に關する Pasteels ('36) の *Salmo irideus*, Oppenheimer ('36) の *Fundulus heteroclitus* に就いての報告が近年に於ける此の方面に關係する主な業績であらう。尙、Oppenheimer ('37) は上記 *Fundulus* の正常發生段階を記載している。

日本産ウグヒの發生に就いて見るに、中井 ('27) の觀察があり、秋田水産試験場 ('25) 岡田 ('35)、岡田・清石 ('37, '38) が孵化を行つて居るが何れも其の發生過程の詳しい觀察はなされていない。

硬骨魚發生に關する叙上の缺を補ふために、筆者は先年來ウグヒの發生過程を調べて居るのであるが、さし當つてここに先づ其の卵内發生史の規準發生段階を提示し、之が外部形態變化を主にして簡単に説明して置く。

尙、稿を進むるに當り、終始種々の御指導、御助言に與つてゐる恩師 犬飼哲夫教授に對し深甚なる謝意を表すると共に、本研究が文部省科學研究費の補助の下になされている事を附記して謝意を表する。

### 材料及び方法

ウグヒは北海道各地の河川に於て見られるのであるが、ここに用ひた材料は全て北海道

西南部イブリの國ム川に於て産卵に遡上して來たウグヒを用ひた。

元來、北海道のウグヒには岡田・池田('37)、及び池田('38)に依ると4種又は3種見られると云ふが、筆者の調査に依つても4種認められた(狩野'49)。しかしここで用ひたム川のものは何れも、この中最も普通に見られる *Tribolodon hakuensis hakuensis* (Günther) に屬するものである。

上記地方に於ては、毎年5月下旬より6月上旬が産卵期で、採集を行つた1944年には5月23日及び6月9日に海より大舉遡上して礫質の川床に産卵するのが認められた。之等は全て良く發達し、成熟した生殖巢を有する親魚で、全長250—300mm、雌雄共に顯著な追星及び婚姻色を呈している。孕卵数は10,000—15,000粒で有る。

成熟した親魚は腹部を軽く壓するだけで簡単に卵又は精液を放出するので、容易に人工受精する事が出来る。

成熟卵は軽い附着力を示す沈性卵であるから手製の附着卵孵化盆及びシヤールを使用して受精卵を飼育した。水は現地の川水をろ化して用ひたが、水温は15°—20°Cを上下し、受精後約3日、即ち75—80時間目には孵化した。

固定液には切片製作の必要上専らギルソン氏液を使用して、觀察しながら必要な時期に直ちに固定し、アルコール中に保存した。附圖の寫眞は全て之等固定標本に依つたものである。

### 發 生 經 過

水温 15°—20°C, 孵化時間 80 時間の發生過程を第一表の如く 25 の規準發生段階に分ける(圖版 I, II, III)。

第 一 表

規 準 發 生 段 階		受 精 後 經 過 時 間	規 準 發 生 段 階		受 精 後 經 過 時 間
1	成熟未受精卵期		囊 胚 期		
2	1 細胞期		12	囊胚初期	21 時 00 分
3	2 細胞期	2 時 00 分	13	囊胚中期	24 〃 30 〃
4	4 細胞期	2 〃 20 〃	14	囊胚後期	26 〃 10 〃
5	8 細胞期	2 〃 50 〃	胚 体 期		
桑 實 期			15	胚体出現期	29 時 10 分
6	16 細胞期	3 時 30 分	16	原口閉鎖期	31 〃 30 〃
7	桑實後期	4 〃 00 〃	17	7 体節期	42 〃 00 〃
胞 胚 期			18	13 体節期	45 〃 30 〃
8	胞胚初期	5 時 30 分	19	16 体節期	48 〃 50 〃
9	凸盤狀胞胚後期	7 〃 30 〃	20	19 体節期	53 〃 00 〃
10	平盤狀胞胚初期	8 〃 40 〃	21	25 体節期	56 〃 10 〃
11	平盤狀胞胚後期	17 〃 40 〃	22	39 体節期	70 〃 30 〃
			23	44 体節期	73 〃 30 〃
			24	48 体節期	75 〃 30 〃
			25	孵 化 期	80 〃 00 〃

#### 1. 成熟未受精卵

未成熟卵は不透明で、橙色に近い濃黄色を呈し、卵巢中では密に塊まつている。之を切

開しても卵は個々に分離して脱落するような事はない。又此の様な卵を親魚から無理に水中に押し出しても全然附着力が無い。之に反して成熟卵は半透明で、淡黄色乃至銜色を呈し、卵巢中の結束ゆるく之を切開すると個々に分離して脱落する。又親魚の腹部を軽く壓すれば容易に總排泄口から流れ出るので一見して未成熟卵と區別する事が出来る。直径は 2.5mm. 水中で軽い附着力を現はす沈性卵であるが、特別な附着装置の存在は認められない。(圖版 I の 1)。

未受精の時は周圍に密着した薄い透明な一層の無構造的卵膜を有して之には卵門があるけれども生のままでは甚だ見難い。之は小さな内側に突出した漏斗状の細孔である。この極が卵の動物極に當る。卵中の細胞質は卵の中心部にも、亦其の他の卵黄中にも見られるが、大部分のものは卵の表層部に偏在して卵黄を取圍っている。而も卵門直下を中心とした部分ではやゝ肥厚しているの、固定標本によるとこの部分が卵表面に圓盤状に認められる。

この圓盤状に肥厚した細胞質が所謂胚盤で、他の表層細胞質が皮層 (Rindenschicht) と呼ばれるものである。勿論胚盤、皮層共に卵黄中の細胞質と未だ明確に分れているわけではない。

肉眼的には卵中に顯著な油球は認められず、一見、卵は均一質な構造を呈して居るが、卵門附近の胚盤域を除く表層部の細胞質中には大小無数の窩胞が蜂巢状に散在している。之は一般に表層窩胞と云はれるものである。高倍率で見ると卵膜には表面に直角に無数の非常に細かい線状が認められるが其の確かな構造は不明である。

## 2. 受精直後の變化

媒精後卵は所謂 *Aufhellung* を起し、之に伴ひ卵膜は薄くなつて扛舉し始めてくる。其の結果卵体と卵膜との間に圍卵腔が生ずる。この現象は單に卵が水に接した場合でも起るのであるが、何れにせよ一時間前後には平衡に達し、卵徑は 2.7mm. 前後となる。この際卵体は僅かながら收縮する様である。この様になつた卵の表層には最早窩胞は認められず、他の魚卵に於ける經驗からウグヒ卵の受精直後の *Aufhellung* の現象も表層窩胞の崩壊に基づくものと考へられる。圍卵腔中に認められる膠狀物が此の際排出された窩胞内容物に由來するものであらう。

卵膜扛舉後は動物極に徐々に細胞質が集積し始め胚盤は其の大き及び厚さが増し遂に凸盤状の明瞭なものとなる (圖版 I の 2, 2')。之につれ胚盤周邊部に淡い灰色の層が生じて來るが、この部分は胚盤基部の細胞質と卵黄粒との混合帯であつて、多數の細かい卵黄粒が混入している。従つて胚盤基部境界は不明瞭である。

受精後起る上述の如き動物極への細胞質の集積は、卵表層及び卵内部の細胞質の流動移動に依り行はれるもので、卵黄中心部及び内部各處に存在して居た細胞質は之とともに次第に減少して何れも胚盤基部に集中して胚盤に達してくる。従つて胚盤基部の灰色帯もこの細胞質流動の結果生じてくるものである。時間の経過につれ以上の變化は益々進行し、胚盤は第 1 卵割前、即ち 1 細胞期末期には厚さ 0.4mm, 直徑 0.8mm. 近くに達し側面から見て胚盤對卵黄球の比は 1 對 4 位となる (圖版 I の 2')。

## 3. 卵割より孵化迄の變化

卵割の型式は典型的な盤割に屬する。受精後 1 時間 50 分前後より第 1 卵割が始まり、20 分乃至 30 分毎に第 2, 第 3, 第 4 及び第 5 卵割が続いて起つてくる。

先づ表面から見て胚盤中央部に割目が垂直に生じ、之が徐々に前後に擴がる結果胚盤は垂直に二分せられて2細胞となる。この時、卵割面は前述せる胚盤周邊の灰色帶迄到達しないので、この部分は依然として環狀に胚盤周邊に認められる(圖版Iの3, 3')。次に第1卵割面に直角に同様垂直な第2の卵割面が生じ4細胞となるが各分割球は上方から見ると正方形に配列され、環狀の灰色帶が之を取圍っている状態を呈する(圖版Iの4)。第3の卵割面も垂直に起るが其の位置は第1卵割面に平行で各分割球を夫々二分して胚盤は8細胞となり、各々4つの細胞が二列に並び全体として矩形となる(圖版Iの5)。第4卵割面は第1卵割面に平行に入り、4つの細胞が4列に並んだ正方形の16細胞期となる(圖版Iの6)。第5の卵割では中央の4つの細胞が夫々水平に、他の細胞が垂直に二分される結果外部からは28の分割球が見られ胚盤はほぼ圓形となり、各分割球の位置は不揃ひに、輪廓も又少しく不明瞭となる。この時期邊り迄胚盤周邊部には依然として灰色帶があり、胚盤への細胞質流動は繼續して全体として胚盤は其の大きを増している。ものものでは未だ胚盤基部で卵黄内細胞質と分割球とが連なっている故胚盤との境界が不明即ちこの時期際である(圖版Iの7)。

以後卵割は益々進行し各分割球は細分せられて小さくなるため、個々の追求が困難となる。受精後5時間30分位になると最早各分割球は識別し難い。この時期が胞胚期の始めである(圖版Iの8)。

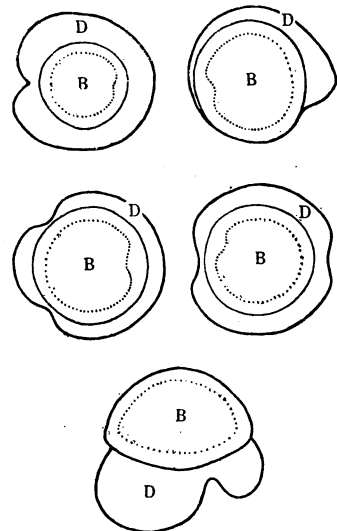
今迄單に卵表面に凸盤狀に出ていた胚盤はこの時より次第に球形に近づき卵表面から盛上つてくると同時に周邊部の灰色環狀帶は消失し、受精後7時間30分には胚盤と卵黄球とが劃然と區別され、側面から見て胚盤對卵黄球との比は略1對3となる(圖版Iの9, 9')。この後胚盤の厚さは次第に減少して平盤狀となつてくる(圖版IIの10)。17時間40分後には殆んど胚盤は卵黄球面と同じ位となる(圖版IIの11)。

次に胚盤は擴大しながら卵黄球を被覆して行く。先づ胚盤中央部細胞の分散が起つて薄くなると同時に周邊部が肥厚して胚黄球を被覆し始める。この肥厚した環狀の周邊部を胚環と呼ぶ。間も無く胚環の一部が内部へ陥入してくる。即ち囊胚形成が起る(圖版IIの12, 13)。之は受精後21時間目前後で、ここに原外胚葉と内胚葉とが生じてくるのである。此の様になつた胚盤を従つて胚葉盤と云ふ。

陥入の運動は胚葉盤の擴大・被覆と共に次第に其の周邊部にも波及するが最初に陥入した部分が最も激しく深く内展する。之と共に此の方向への收斂が起るため受精後26時間、胚葉盤が卵黄球を近く被覆した時期にはこの部分が楕狀に見えてくる。之を胚楕と稱する(圖版IIの14)。其の後胚楕はだんだん明瞭となり狭くなつて中央部が棒狀に見えて来る。之が胚体の始めである。(圖版IIの15)。

尙之より先、後期胞胚期、即ち胚盤が平盤狀に變化する頃から未被覆の卵黄球に緩慢な律動性收縮運動が起り

第一圖



律動性收縮運動中に於ける卵黄球の變形 B. 胚葉盤 D. 卵黄球

卵黄球が種々な形に變化するのが認められる(第一圖)。此の運動は大体受精後 26 時間前後、即ち卵黄球が 2/3 近く被覆され胚楕が漸く現はれてくる時期邊り迄続く。

受精後 31 時間目になると胚環内に圍まれた未被覆の卵黄球、即ち卵黄栓は僅かに認められる程度となり、胚体の頭部境界が明瞭に現はれ隆起してくる(圖版Ⅱの 16, 16')。

受精後約 42 時間目で卵黄栓は完全に被覆される。即ち原口の閉鎖が起り胚体は益々棒状に他から隆起して其の境界が明瞭となる(圖版Ⅱの 17, 17', 17'')。この中心を通るのが中央神経系の原基で神経索と呼ばれる。頭部の神経索は左右に膨出して眼胞原基を作り後方の神経索の下には中央に脊索、左右に分節した中胚葉節が出来る。クツペル氏胞は此の時期に未分化の胚尾部末端部に現はれる。

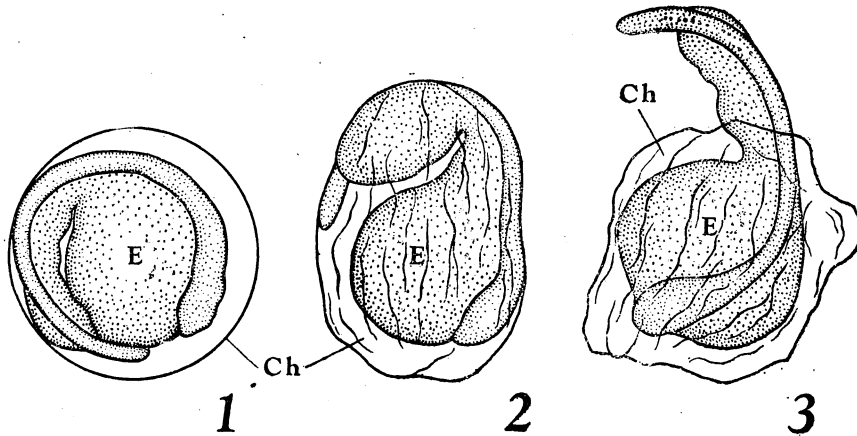
此の後の變化は特に頭部を中心とした神経系に顯著に起り先づ眼胞原基が廣大となる。受精後 45 時間 30 分には中胚葉節は既に 13 箇數へられる(圖版Ⅱの 18)、49 時間目には 16 体節となり、眼胞は廣くなると共に後方にも膨出してくるので之が後部は完全に神経索から離れてくる。又頭部の神経索中央部に割目が現はれてくるが、之は神経管の始めである(圖版Ⅲの 19)。受精後 53 時間目には 19 体節が分れ、頭部は隆起し眼胞は其の基部連絡部を除き胞状に上に廣がり其處に水晶体原基が現はれてくる。又体節部前方の神経索両側に耳胞原基も見えてくる(圖版Ⅲの 20)。56 時間目には 25 体節が數へられる様になるが、中央棒状の神経索には頭部に 3 箇の膨大部が生じて来る。之が三原脳で、第一膨大部を前脳、第二を中脳、第三を後脳と云ひ之は大体耳胞部位迄の神経管を含むものである。眼胞は窪んで眼盃となり、水晶体原基も明らかとなる。眼盃と前脳との連絡は細長く、之が前端に限られてくる。頭部前端部、前脳と眼盃との間には鼻板が生じ、耳胞原基内部にも腔が現はれてくる(圖版Ⅲの 21)。

此の時期より胚の後端は隆起伸長して卵黄球から突出し始め、卵黄球も亦變形して後方に縊れが生じ次第に勾玉状となつてくる。それにつれて此の縊處を中心として胚全体が卵膜内で左右にゆるやかな屈曲運動を起してくる(圖版Ⅲの 21, 21'+)。

受精後 70 時間 30 分経過すると胚全体が卵黄球面より盛出し其の境界が益々はつきりしてくると共に後端部の伸長につれ尾端部が之より分離突出し出す(圖版Ⅲの 22')。この時体節は 39 に分節し、眼盃は大きく張出して中に水晶体原基があり、三原脳の發達の中、特に後脳前部が左右に膨出してくると同時に神経管の割目も後方に伸長してくる(圖版Ⅲの 22)。73 時間 30 分経過すると 44 体節となり、水晶体原基も球状に縊れて眼盃内部に圓形に認められる様になる。中脳及び後脳の擴大するにつれ其の境界が明瞭となると共に前脳及び後脳には夫々二つの區分が生ずる。其の結果三原脳はここに 5 部分となる。即ち前脳の二部分は端脳及び間脳であり、この後に中脳が續き、この後の後脳の二部分が小脳及び髓脳である。擴大した間脳の腔が所謂第三脳室である。中脳は最も大きく、側壁中部が左右に擴大するため少しく扁平となつている。この腔が高等動物のシルヴィー水道に當る。小脳の腔が第四脳室に當り、徐々に狭まつて髓脳に入り後方神経管の腔へ移行する(圖版Ⅲの 23)。受精後 75 時間 30 分経過し孵化が近づいた時期のものでは頭部各脳室が各々特有な擴大膨出をして各境界が益々明瞭となる(圖版Ⅲの 24)。この中、間脳腹方には伸長した漏斗が透視される。中脳は最も大きく、背壁は特に深く後方にくびれて所謂峽をなし、小脳上部の両側へと膨出してくる。耳胞には余り變化無く未だ圓形小胞として認められるに過ぎない。

体節は48箇數へられる。此の時期では最早胚尾部は伸長發達して卵黄球側面を殆んど半周する程になつて來て、胚は卵膜内で盛んに左右に屈曲している。孵化が近づくところの運動が益々激しくなると共に卵膜も次第に柔軟となつて、胚の運動につれて伸縮し皺が生じてくる。斯くする中に卵膜の一部が遂に破れて之から尾部が突出し、一時胚は頭部を卵膜につまんだまま屈曲し居るが遂に之から脱出、孵出が完了する。従つて孵出口は不定形で不規則で有る(第二圖)。

第 二 圖



孵化順序(説明本文) Ch 卵膜 E 胚

孵化は大体受精後 75 時間乃至 80 時間目迄に終るが、孵化直後のものは全長 6.5mm, 水底に横臥して時々運動を起すに過ぎない。卵黄球は長形で、前部は球状、後部は縊れて細長く胚尾部に沿つて居るので丁度西洋梨形に見える(圖版Ⅲの 25)。胚体は卵黄球面に突出し体節は約 50 對數へられる。血管系、其の他の各器官は末分化の状態に在り、色素胞も發現し無いため卵黄球以外は透明である。

## 文 献

- 秋田縣水産試験場 1925. 同場試験事業報告  
池田兵司 1938. *Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku. Sect. B.* 3 (56), 163.  
狩野康比古 1949. *生物* iv (3), 81  
中井信隆 1927. *水講試験報告* xxii (4), 262  
岡田 雋 1935. *動雜* xlvi (556), 778  
岡田彌一郎・池田兵司 1937. *動雜* xlix (5), 161  
——・清石禮造 1937. *水産研究誌* xxxii (7), 406  
Okada, Y. and R. Seiishi 岡田彌一郎・清石禮造) 1938. *Bull. Biogeograph. Soci. Japan.*  
Oppenheimer, J. M. 1936 b. *J. Exp. Zoöl.* lxxiii, 405  
—— 1937. *Anat. Record* lxxviii, 1  
Pasteles, J. 1936. *Arch. de Biol.* xlvi, 205  
Price, J. W. 1934. *Ohio J. Sci.* xxxiv, 278 及び 399

## Zusammenfassung

Eine kurze Uebersicht der frühen Entwicklungsgeschichte der Eier des japanischen Alands *Tribolodon hakuensis hakuensis* (Günther) bis zum Ausschlüpfen ist beschrieben.

Die Laichzeit des Fisches ist Ende Mai oder Anfang Juni auf Hokkaido, und in dieser Zeit treten die reifen Fische mit eigentümlichen Hochzeitsfarben und Laichausschläge aus dem Meer in die Flüsse über, um die Eier auf kiesigen Boden abzulegen. Der Durchmesser der reifen Eier ist durchschnittlich 2.5 mm. und sie sind klebrig im Wasser.

Bei der Temperatur von 15°—20°C schlüpft die Brut in drei Tagen, bzw. 75—80 Stunden nach der Befruchtung aus.

Der Verfasser teilt die Entwicklungsvorgänge bis zum Ausschlüpfen in 25 Stadien ein (Tafel I, II u. III).

Die nach der Befruchtung vorkommende Konzentration des Plasmas vom Inneren des Dotters nach den Keimpol hört im späten erhabenen Blastula-Stadium (Abb. 9) auf, und erst dann bildet sich eine scharfe Grenze zwischen der Keimscheibe und der Detterkugel.

Vom frühen flachen Blastula-Stadium (Abb. 10) bis zum späten Gastrula-Stadium (Abb. 14), in welchem die Dotterkugel nahezu bis zu 2/3 umwachsen ist und der Embryonalschild sichtbar wird, kommt die sog. rhythmische Bewegung der Dotterkugel vor. Die Dotterkugel ist dabei mannigfaltig umgeformt (Textabb. 1).

Die ersten Krümmungs-Bewegungen des Embryos nach beiden Seiten lassen sich ungefähr im 25 Körpersegmente-Stadium (Abb. 21') beobachten, und vor dem Schlüpfen werden diese Bewegungen sehr lebhaft in der mittlerweile geschmeidig gewordenen Eikapsel. Schliesslich geschieht die Brechung der Eikapsel, die schon sehr geschmeidig geworden ist. Der Embryo stösst seinen Schwanz hinaus und schlüpft bald aus (Textabb. 2).

Die eben ausgeschlüpfte Brut (Abb. 25) ist etwa 6.5mm lang und durchsichtig, da bei ihr noch keine Pigmente erscheinen. Sie steht noch auf niedriger Entwicklungsstufe, und es gibt noch kein deutlich differenziertes Organ.

## 圖 版 説 明

發生各時期に於ける全形寫眞、倍率 12 倍、全て固定標本に依る。

## 圖 版 I

- 1 成熟未受精卵
- 2 1細胞期
- 2' 1細胞期側面
- 3 2細胞期(受精後2時間00分)
- 3' 2細胞期側面
- 4 4細胞期(受精後2時間20分)
- 5 8細胞期( // 2時間50分)  
胚盤周囲の灰色環狀帶明瞭なり
- 6 16細胞期(受精後3時間30分)
- 7 桑實後期( // 4時間00分)
- 8 胞胚初期( // 5時間30分)
- 9 凸盤狀胞胚後期(受精後7時間30分)
- 9' 凸盤狀胞胚後期側面

## 圖 版 II

- 10 平盤狀胞胚初期(受精後8時間40分)
- 11 平盤狀胞胚後期( // 17時間40分)
- 12 囊胚初期側面( // 21時間00分)  
胚盤左方の盛上れる部分が陥入点
- 13 囊胚中期(受精後24時間30分)
- 14 囊胚後期( // 26時間10分)  
胚楕明瞭となる
- 15 胚体出現期(受精後29時間10分)  
中央部白色棒狀部が胚体始痕
- 16 原口閉鎖期(受精後31時間30分)
- 16' 原口閉鎖期側面  
胚体頭部境界が見られる
- 17 7体節期(受精後42時間00分)
- 17' 7体節期後方部
- 17'' 7体節期側面
- 18 13体節期(受精後45時間30分)

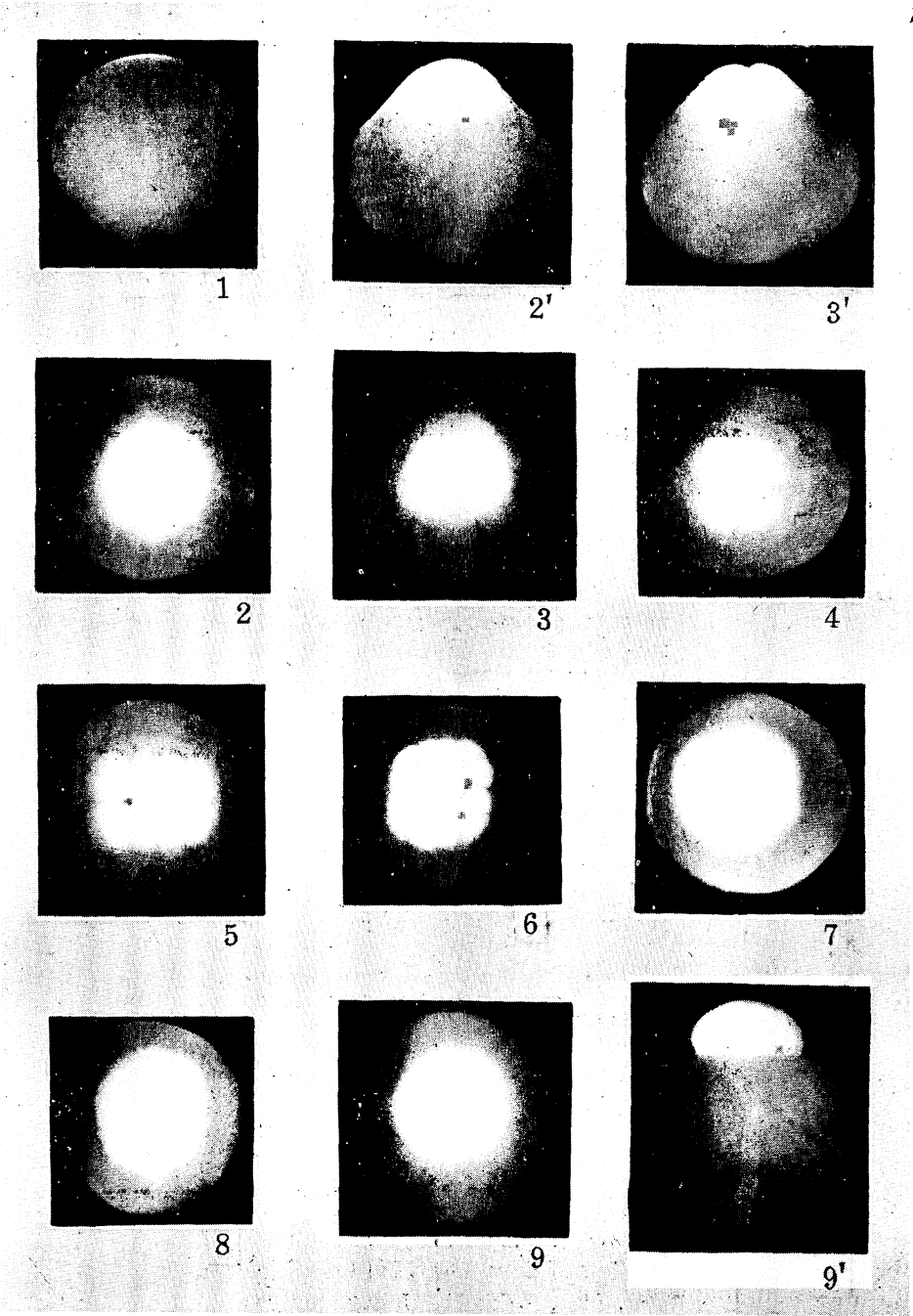
## 圖 版 III

- 19 16体節朝(受精後48時間50分)
- 20 19体節期( // 53時間00分)
- 21 25体節期( // 56時間10分)
- 21' 25体節期側面
- 21'+ 21' より少しく進みしもの(受精後64時間30分)
- 22 39体節期(受精後70時間30分)
- 23 44体節期( // 73時間30分)
- 24 48体節期( // 75時間30分)
- 25 孵化期( // 80時間00分)

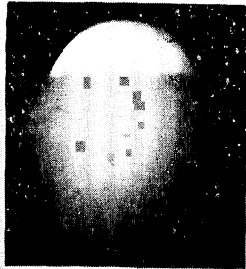
(Zool. Inst., Hokkaido Univ., Sapporo)



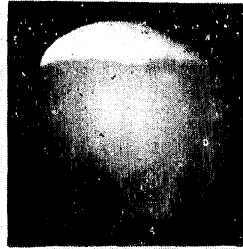
附圖 I



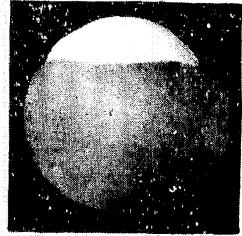
附 圖 II



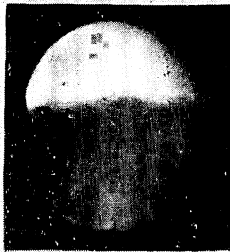
10



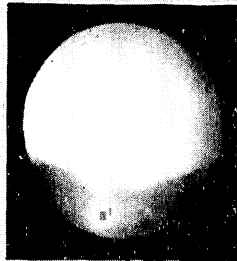
11



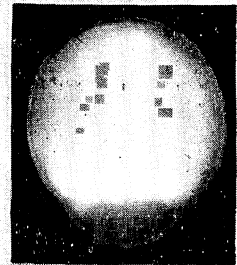
12



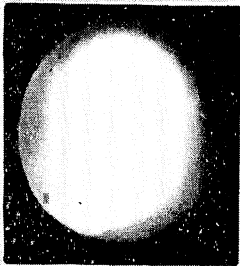
13



14



15



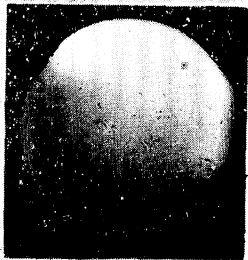
16



17



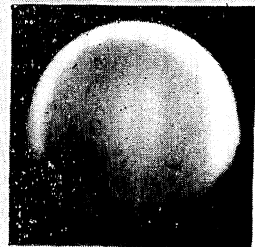
18



16'



17'



17''

附 圖 Ⅲ

