

キンギョ *Carassius auratus* の 正 常
初 期 発 生 段 階

梶 島 孝 雄
(名 大・理・生 物)

The normal developmental stages of the goldfish,
Carassius auratus
Takao KAJISHIMA

(Biol. Inst., Fac. Sci., Nagoya Univ., Nagoya)

キンギョは古くから我が国で広く飼育され、実験動物としてもまた数多く用いられて来た。然しその発生期の卵または胚子を材料とした実験は必ずしも多くはない。受精に伴う卵表層の変化(山本 '54)及び卵割時の卵黄の律動性運動の観察(YAMAMOTO '34)、或るいは科間交雑によって生じた畸型胚子の形態学的研究(鈴木 '53, '55)、此の種に特有な重複尾鰭の形成過程の観察(WATASE '87)、或るいは発生期の胚子の局所的な除去及び移植による胚子各部の発生能の分析(TUNG, CHANG and TUNG '45; KAJISHIMA '54)等がそのおもなものである。

然し上にあげた実験の最後の例からも判るように、キンギョの卵は手術的操作も容易に行なうことが出来るし、又一方一時に多数の同一発生期の胚子を得ることが容易な所から、発生生理学、発生生化学の実験材料としても好適な条件をそなえている。

硬骨魚類の卵でこれまで発生生理学の材料としてしばしば用いられて来た *Fundulus* (OPPENHEIMER '37)、Platyfish (TAVOLGA and RUGH '47)、メダカ (RUGH '48, MATSUI '49) 等についてはすでに幾つかの正常発生段階図が発表されており、又その他の二三の硬骨魚類についても最近幾つかの報告が行なはれている(狩野 '50; SWARUP '58)。

著者は先年来キンギョの遺伝的形質の発現過程について実験を行なって来たが、此の種において発生段階の規準とする図表の無いことにしばしば不便を感じて来た。今後ともキンギョの卵、胚子を材料とする研究が数多く行なわれるものと考えられるので、これまで発表されて来た段階図を参照して、上記の実験中に得られた正常発生の過程について、その初期のものを主として以下に提示する次第である。

材料として用いたキンギョは主としてデメキンで、他にワキン、ヒブナを用いて品種による変異を調整した。4月下旬から6月下旬にかけて自然に産卵したものを採集し、 $21^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ の恒温器中で飼育し、産卵後の規準時間を決定した。写生にはカメラルシダを用いた。

発生の進行とともに胚子は卵膜内で彎曲し、正確な外部形態を観察することが不可能となるので尾芽期以後は卵膜を除去して観察し、外部からの観察のみで不確実な点はブアン氏液で固定後、組織標本として検鏡した。然し図版に示した各器官はすべて外部から容易に観察されるものにかぎった。

各発生時期における外部形態

1. 成熟未受精卵 (第1期, 第1図)

成熟未受精卵は直径 1 mm 程度の偏球形で、動植物極を結ぶ軸は赤道面を通る軸よりもやや短い。卵表面は粘着性の卵膜で蔽はれ、表層には直径 25 μ 程の表層胞を含んだ原形質層があり、内部に卵黄を包んでいる。卵黄は卵黄顆粒及び油球からなり淡黄色を呈する。動物極には卵門があり、その周縁の卵膜には放射状に溝が認められる。精子は卵門を通して侵入し受精が行なはれる。通常 1 回の産卵で数千個の成熟卵が産出される。

2. 未分割受精卵 (第2期, 第2図)

精子が卵門を通過して受精が行なはれるとその部分から表層胞が崩壊し、続いて卵膜が扛挙し、5 分程でこの変化は植物極に到達して終了する。この結果卵と卵膜との間には胚卵腔が形成され、卵表層は透明な原形質層で蔽はれるようになる。次いで表層の透明な原形質層が徐々に動物極に集積し、その部分に凸盤状の胚盤が形成される。

3. 卵割期 (第3期～第7期, 第3図～第7図)

卵割の型式は盤割で受精後約 1 時間で胚盤中央に溝が生じ、その両端は次第に伸びて胚盤を垂直に 2 等分し、2 細胞期となる (第3期, 第3図)。次に第1卵割溝と直角に第2卵割溝が形成され等大の 4 つの細胞に分かたれる (第4期, 第4図)。第3卵割溝は第1卵割溝を真中にして平行に、第2卵割溝に垂直に 2 箇所同時に形成され、溝の伸長にともなってほぼ等大の 8 つの細胞に分かたれる。この時期の胚盤は動物極側からみると矩形を呈している (第5期, 第5図)。次いで第2卵割溝を真中にしてそれと平行に、第1, 第3卵割溝と垂直に第4卵割溝が形成され 16 細胞期となるが、此の分裂の進行につれて矩形の短辺は次第に伸長し、分裂を終了した時にはほとんど正方形に近い形を示すようになる (第6期, 第6図)。次いで第5卵割が行なはれるが、この卵割は垂直と水平の両方向に同時に溝が形成せられるため、表面からの観察では必ずしも 32 の細胞数を確認することは出来ない (第7期, 第7図)。以上各細胞期の卵割周期はほぼ 30 分間隔である。

4. 桑実期; 胞胚期 (第8期～第11期, 第8図～第11図)

卵割は更に進行し、それと同時に細胞は次第に小型となり輪廓が不明瞭になるため、個々の割球を追求することは困難になる。前時期後 30 分で桑実期 (第8期, 第8図) に達するがこの頃から胚盤は次第に突出をはじめ次の第9期 (第9図) で此の現象は最も顕著になる。然し胞胚期が進むにつれ今度は逆に胚盤の高さは次第に減少し、同時に胚盤によって卵黄が次第に被覆されるようになって来る (第10期, 第10図)。この覆復は更に進行し、受精後 7 時間の胚子では胚盤はほぼ卵黄の中央部にまで達する (第11期, 第11図)。

5. 陥入 (第12期～第14期, 第12図～第14図)

胚盤を構成している細胞は卵黄の被覆が進行するにつれて周縁部へ収斂し、中央部は薄く、周縁部は肥厚して胚環を形成する (第12期, 第12図)。この胚環の一部はやがて陥入を開始し、側面からみると陥入部は他の部分よりも厚く、その中央には 1 条の溝状の構造の分化してくるのを認めることが出来る。これは陥入した中胚葉性細胞から分離した脊索原基である (第13期, 第13図)。陥入の進行に伴ない胚盤は更に植物極側に向って被覆部を拡張し、受精後 13 時間の胚子では卵黄は僅かに卵黄栓として植物極側に認められるにすぎなくなる。この時期には先きに分化した脊索原基は伸長し、又陥入部は著るしく肥厚し、逆に対象部は極めて薄い一層の細胞層で蔽はれるにすぎなくなる (第14期, 第14図)。

6. 胚楯期 (第 15 期～第 16 期, 第 15 図～第 16 図)

胚盤の収斂は更に進行し, 将来の胚体部は肥厚して楯状を示すようになって来る (第 15 期, 第 15 図)。この時期になると原口は全く閉鎖し卵黄を外部から認めることが出来なくなる。原口周縁には肥厚した胚環部の細胞が集積し, その一側から動物極に向かって胚楯が伸び, 中央に脊索原基が明瞭に認められる。胚楯先端はやや幅が広く, 又他の部分に比較して厚さも厚い。次いで胚楯中央部の神経域が胚体内に埋没して神経索を形成し, 胚楯部はその幅を狭めるとともに長さを伸長し, ほぼ卵黄の周囲を一周するにいたる (第 16 期, 第 16 図)。この時期には胚楯先端部にくびれが生じ, 局所的な肥厚も認められ頭部各器官の原基形成が進行する。

7. 神経胚, 尾芽期 (第 17 期～第 20 期, 第 17 図～第 20 図)

受精後 20 時間で頭部に一对の眼胞原基が張り出し又神経索先端部はくびれを生じて原脳の形態を示すようになる。又胚体ほぼ中央から体節の分化が行なはれ, 受精後 21 時間で 7 体節を区別することが出来る (第 17 期, 第 17 図)。受精後 26 時間の胚子では眼胞原基は著るしく後方に張り出し, 明らかに胞状構造をとるようになる。又神経索中央には溝を生じ神経管が形成される。この時期になると原脳部は明らかに 3 つの膨大部に分かたれ, 前脳, 中脳, 後脳を区別することが出来る。体節は著るしく増加し 20 体節以上となる。後脳基部には耳胞原基が分化し, 胚体末端の胚環部は原口位置に収斂して突出し, 尾芽を形成する (第 18 期, 第 18 図)。受精後 30 時間で眼胞は凹入して眼盃を形成し, 中に水晶体が分化する。尾芽は後方に向かって突出し体節は 30 体節以上に達する (第 19 期, 第 19 図)。尾芽の後方への伸長につれて卵黄は変形してくびれを生じ洋梨状となる。尾部は急速に伸長しそれと共にその先端部から膜鱗原基が分化して来る (第 20 期, 第 20 図)。

8. 胚体形成期 (第 21 期～第 24 期, 第 21 図～第 24 図)

受精後 36 時間で虹彩後縁部に黒色顆粒が分化を開始し, 次第に前縁部に拡がり虹彩全面が黒色を呈するようになる。中脳及び後脳前部は著るしく膨大し中に脳室の分化が見られる。この拡大につれて中脳, 後脳の連絡部は著るしく狭められ, 明瞭に 2 部を区別することが出来る。耳胞原基の中には耳石が分化し耳胞となる。この時期になると胚子は卵膜内で左右に緩慢な屈伸運動を行なうようになる。将来重複尾鱗となる個体では先きに分化した膜鱗原基の下面に凹みを生じて来る (第 21 期, 第 21 図)。その後 14 時間程で耳胞と第 1 体節との中間部, 卵黄球に接する部分に黒色顆粒をもった細胞が分化を開始し, 次第にその数を増すと共に細胞内の黒色顆粒を増加し, 明瞭な黒色々素細胞となる。これ等の色素細胞は体表の前後方に移動するとともに一部は卵黄膜表層にも分布して来る。虹彩は眼裂部を除いて完全に黒色を呈するにいたる。又この時期には卵黄球の先端下部, 頭部と接する部分に静脈竇が形成され, 又尾部腹面には血島が分化し, 何れも暗赤色を呈するようになる (第 22 期, 第 22 図)。更に 10 時間程で静脈竇に続いて心臓が分化し搏動を開始する。血液は卵黄球のほぼ中央を縦断する静脈から静脈竇を経て心臓に入り, 脊索下部を走る動脈により先きに分化した血島域を通り尾部に達する。卵黄膜に分布する黒色々素細胞の多くはこの静脈に沿って密集して来る。又体部の色素細胞も脊索下部の動脈に沿って尾部にまで分布し, 一部は背側に移動する。この時期になると耳胞と眼との間の外胚葉が膜状に隆起して外鰓原基を形成し, 又尾部血島域下面の外胚葉に肛陥が認められる。膜鱗下面の凹入は更に顕著になる (第 23 期, 第 23 図)。受精後 80 時間の胚子では虹彩部に虹色々素細胞が分化し, 次第に増加して終には眼球全面を蔽うようになる。黒色々素細胞も引き続き増殖し頭胸部背面にまで分布して来る。又この時期には胸鱗原基が外胚葉の突起

として明瞭に認められるようになる (第 24 期, 第 24 図)。

9. 孵化, 稚魚期 (第 25 期~第 28 期, 第 25 図~第 28 図)

胸鰭原基の突起はその後方に張り出し扁平となって鰭状構造をとるようになる。90 時間以後になると頭胸部背側に黄色を呈する細胞が多数分化し, 胚子は著るしく黄色味を帯びて来る。頭部下面には外胚葉が凹入して口を形成し, 口と耳胞との中間, 鰓蓋の内部に 4 対の鰓が形成される。肛陥は卵黄球に達し肛門となる。重複尾鰭の個体では膜鰭下面の凹みは更に深くなり, 先端部が裂けて複鰭状を呈するようになる。この時期の胚子は卵膜内で絶えず屈伸運動を行なうが, それとともに卵膜は次第に軟弱となり, 終に一部に穴があき, その部分から先ず尾部を突出し, 更に屈伸運動をくりかえすことによって胚体全体が卵膜外に出て来る (第 25 期, 第 25 図)。孵化した直後の稚魚は水底に横臥して静止し, 刺激によって瞬間的に游泳するにすぎない。然し胸腹部中央に鰓が分化して来るにつれて正常の態位を保つようになり, 孵化後 2 日目の胚子は自由に游泳を行なうようになる。この時期になると卵黄は大半消費され消化管は中央部を除きほぼ完成する。又頭胸部背側に黄色々素細胞が分化して来る。胸鰭には放射状の鰭条が分化して来るが, 背鰭, 尾鰭, 臀鰭の 3 部は未だ幅の広い膜鰭からなる (第 26 期, 第 26 図)。然し孵化後 7 日目になると膜鰭は背, 尾, 鰭の 3 部に区別され, 尾鰭は明らかに複鰭となり鰭条の分化がみられる。又この時期には鰓の下面, 体腔内壁に虹色々素細胞が分化してくる (第 27 期, 第 27 図)。孵化後 3 週間を経過した胚子では脊索の骨化が進行し, 椎骨が分化する。体表の各色素細胞は極めて顕著に分化し, 鰭及び腹部下面を除き, ほとんど全体は色素細胞によって蔽はれてしまう。黒色々素細胞, 黄色々素細胞は背側に多く, 腹部及び鰓蓋には主として虹色々素細胞が分布している。又この時期には背鰭及び臀鰭に鰭条が分化してくる (第 28 期, 第 28 図)。

Summary

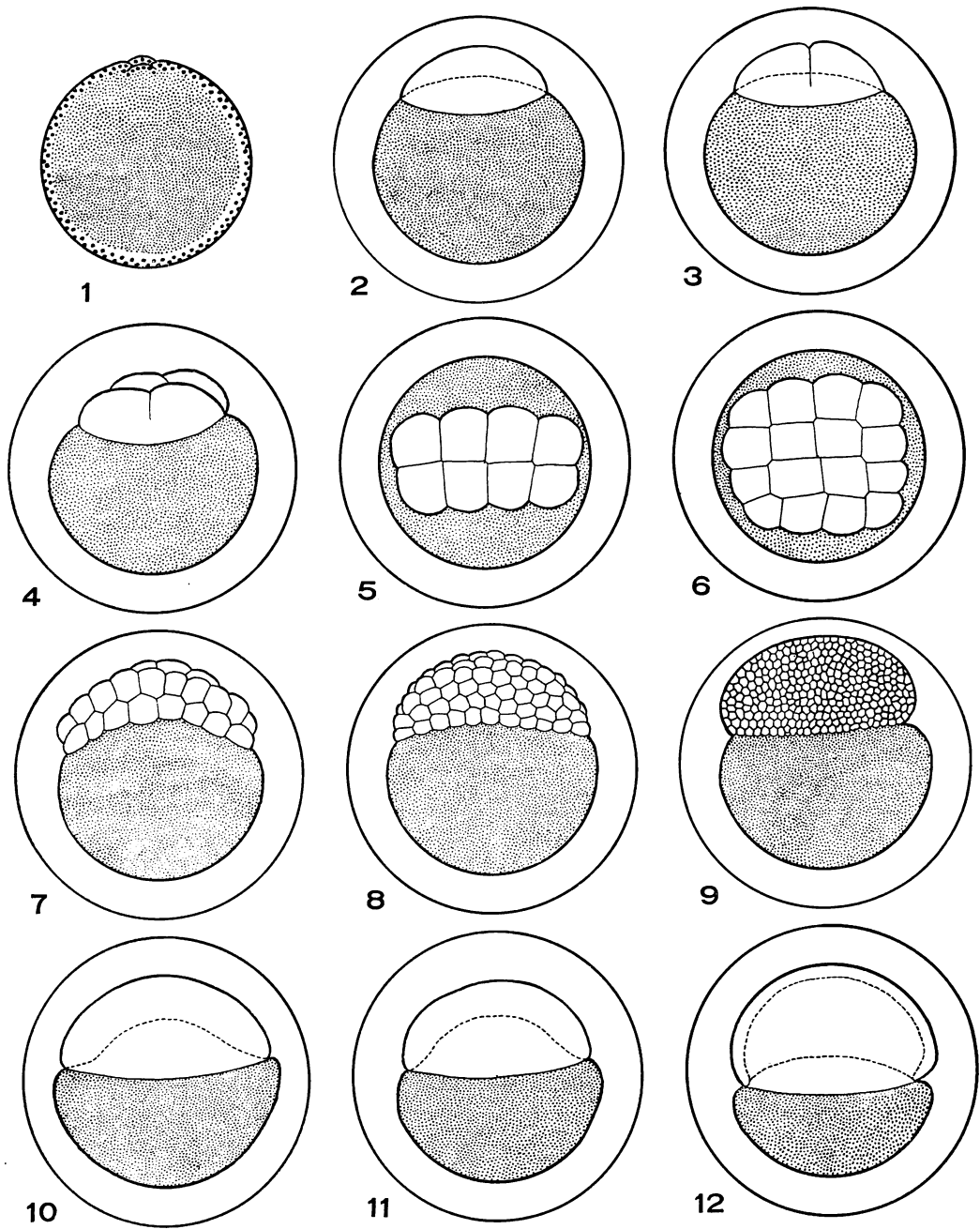
The normal developmental stages of the goldfish (*Carassius auratus*) has been described, a summary of which is as following table.

- Stage 1.—Unfertilized egg. (Fig. 1)
- Stage 2.—Fertilized egg. (30 minutes; Fig. 2)
- Stage 3.—2-cell stage. (1 hour; Fig. 3)
- Stage 4.—4-cell stage. (1 1/2 hours; Fig. 4)
- Stage 5.—8-cell stage. (2 hours; Fig. 5)
- Stage 6.—16-cell stage. (2 1/2 hours; Fig. 6)
- Stage 7.—32-cell stage. (3 hours; Fig. 7)
- Stage 8.—Morula stage. (3 1/2 hours; Fig. 8)
- Stage 9.—High blastula. (4 hours; Fig. 9)
- Stage 10.—Flat blastula. (5 1/2 hours; Fig. 10)
- Stage 11.—Expanding blastula. (7 hours; Fig. 11).
- Stage 12.—Early gastrula. (9 1/2 hours; Fig. 12)
- Stage 13.—Middle gastrula. (11 hours; Fig. 13)
- Stage 14.—Late gastrula. (13 hours; Fig. 14)
- Stage 15.—Early embryonic shield. (15 hours; Fig. 15)
- Stage 16.—Late embryonic shield. (18 hours; Fig. 16)
- Stage 17.—Optocole develops. (21 hours; Fig. 17)
- Stage 18.—Optic vesicle develops. (26 hours; Fig. 18)
- Stage 19.—Optic cup and lens develops. (30 hours; Fig. 19)
- Stage 20.—Tail bud stage. (33 hours; Fig. 20)
- Stage 21.—Retinal pigmentation begins. (36 hours; Fig. 21)

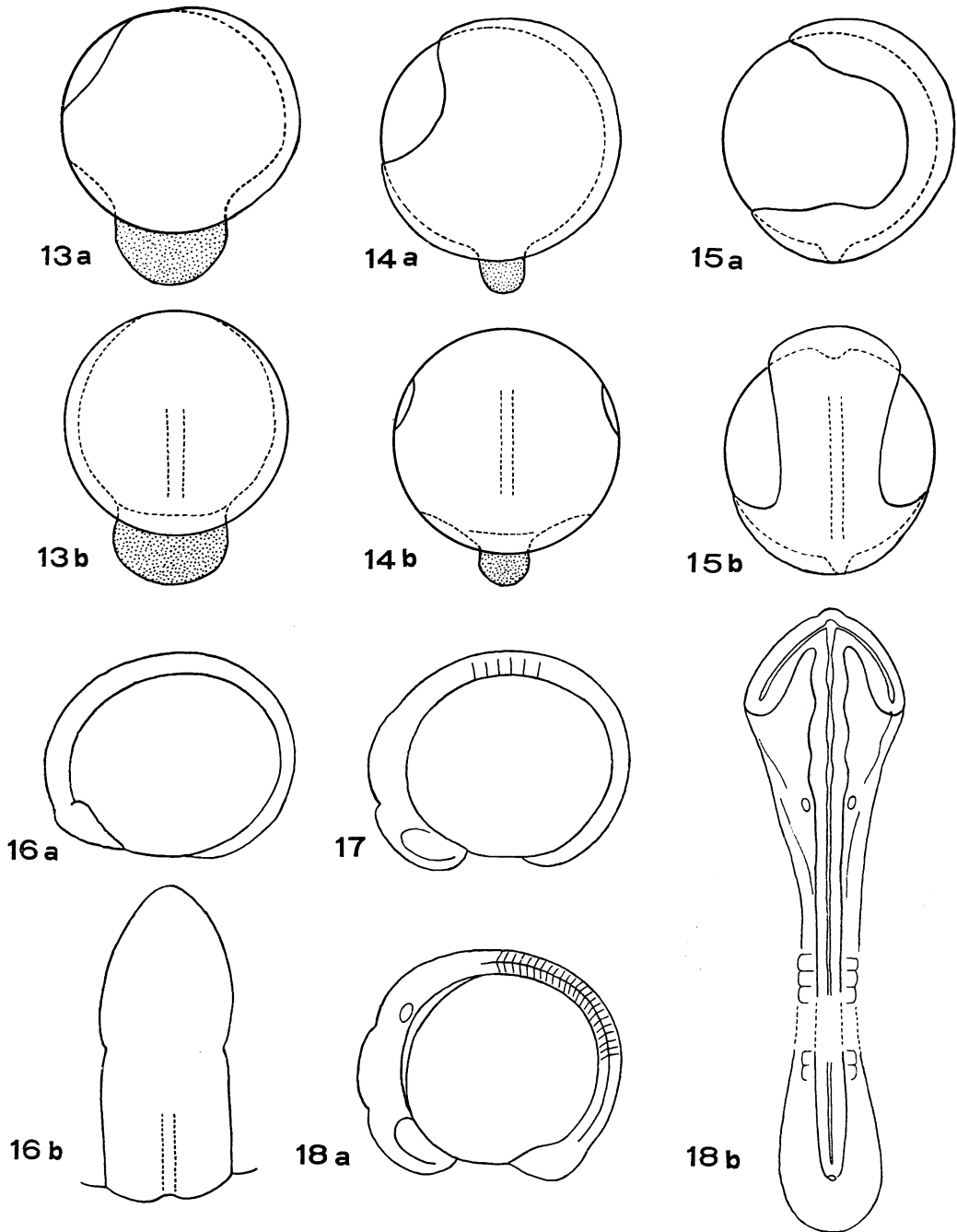
- Stage 22.—Melanophores first appear on embryo. (50 hours; Fig. 22)
 Stage 23.—Heart pulsates, and circulation begins. (60 hours; Fig. 23)
 Stage 24.—Pectoral fin bud appears. (80 hours; Fig. 24)
 Stage 25.—Hatching. (100 hours; Fig. 25)
 Stage 26.—Air bladder develops. (2 days after hatching; Fig. 26)
 Stage 27.—Tail fin rays develop. (7 days; Fig. 27)
 Stage 28.—Dorsal and anal fin rays develop. (3 weeks; Fig. 28)

References

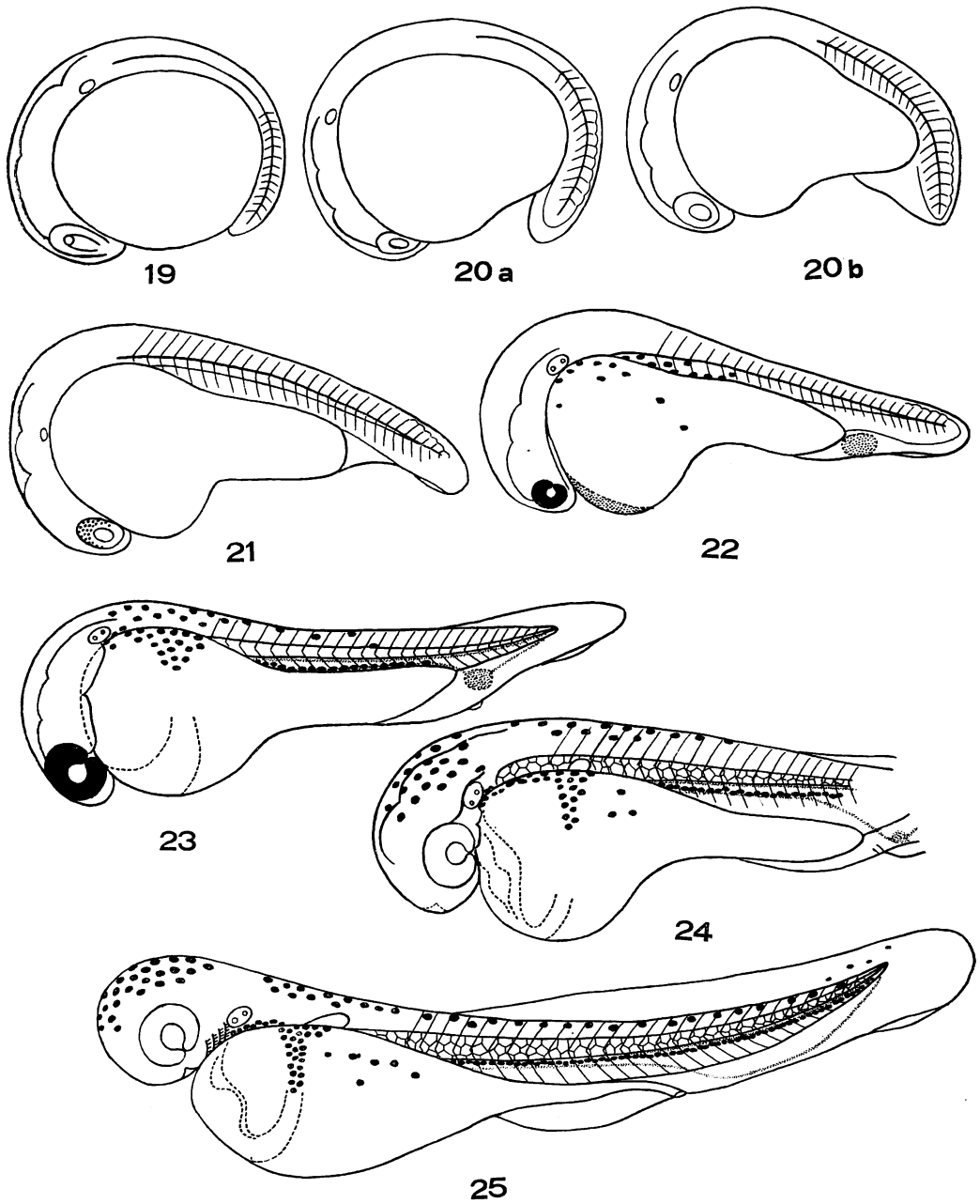
- KAJISHIMA, T., 1958. Regional differences in pigment cell formation of the embryonic shield of the goldfish. *Embryologia*, IV, 133-147
- KANOH, Y., 1950. Eine Einführung in die frühe Entwicklungsgeschichte des japanischen Alands, *Tribolodon hakuensis hakuensis* (Günther) bis zum Ausschlüpfen. *Jap. Jour. Ichthyo.*, i, 116-126
- MATSUI, K., 1949. Illustration of the normal course of development in the fish, *Oryzias latipes*. *Jap. Jour. Exp. Morph.*, v, 31-42
- OPPENHEIMER, J. M., 1937. The normal stages of *Fundulus heteroclitus*. *Anat. Rec.*, lxxviii, 1-15
- RUGH, R., 1948. Experimental embryology. Minnesota.
- SUZUKI, R., 1953. Studies on the interfamilial crossing between loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) and goldfish (*Carassius auratus*). *Jap. Jour. Ichthy.*, iii, 7-14
- 1955. Note on the interfamilial hybrid between mud loach (*Misgurnus anguillicaudatus*) and crucian carp (*Carassius carassius*) or goldfish (*Carassius auratus*). *ibid.*, iv, 50-58
- SWARUP, H., 1958. Stages in the development of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* (L). *Jour. Embry. Exp. Morph.*, vi, 373-383
- TAVOLGA, W. and R. RUGH, 1947. Development of the Platyfish, *Platypoecilus maculatus*. *Zoologia*, xxxii, 1-15
- TUNC, T. C., C. Y. CHANG and Y. F. Y. TUNG, 1945. Experiments on the developmental potencies of blastoderms and fragments of teleostean eggs separated latitudinally. *Proc. Zool. Soc. London*, cxv, 175-188
- WATASE, S., 1887. On the caudal and anal fins of goldfish. *Jour. Sci. Coll. Imp. Univ. Tokyo*, i, 239-258
- YAMAMOTO, T., 1934. On the rhythmic movements of the egg of goldfish. *Jour. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ.*, Sci. IV, iii, 275-285
- 1954. Cortical changes in eggs of the goldfish (*Carassius auratus*) and the pond smelt (*Hypomesus olidus*) at the time of fertilization and activation. *Jap. Jour. Ichthy.*, iii, 162-170



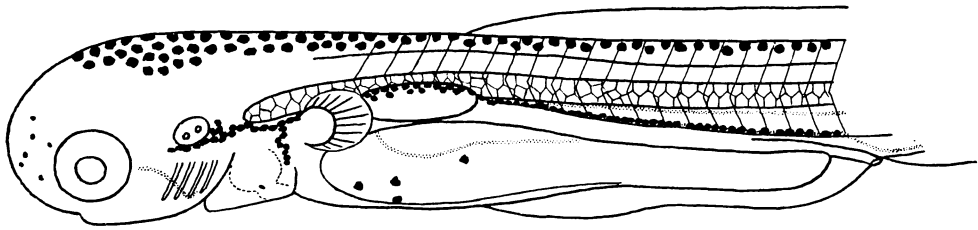
Figs. 1~12.



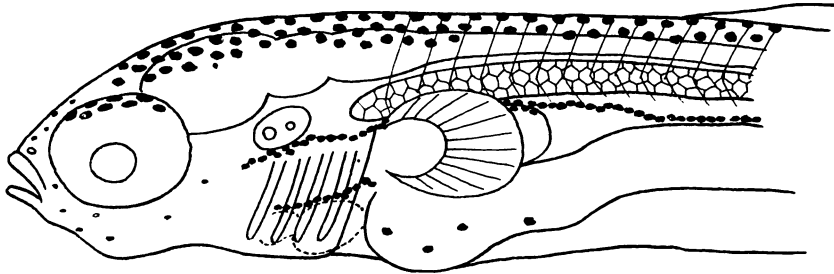
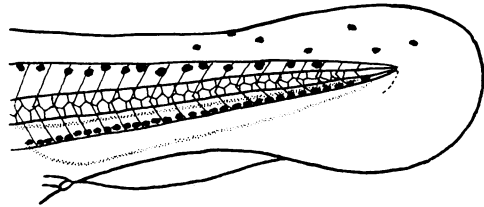
Figs. 13~18.



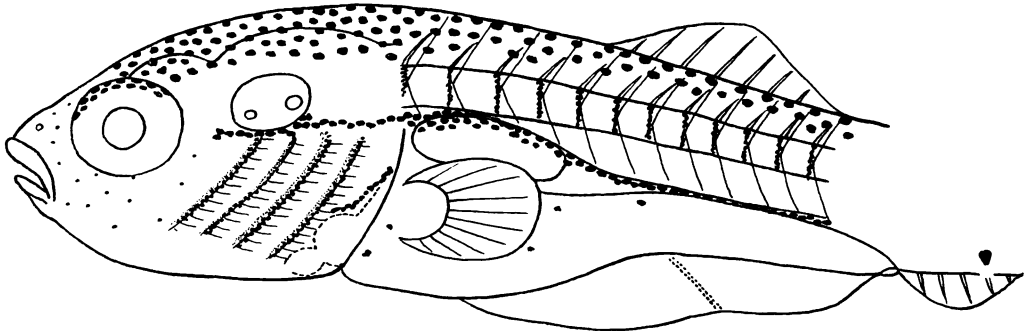
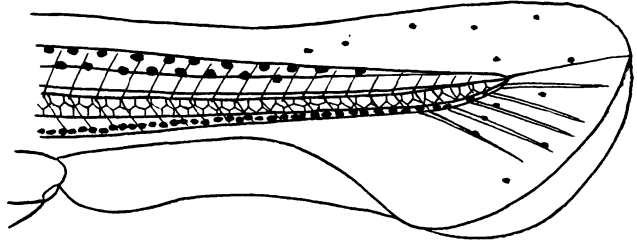
Figs. 19~25.



26



27



28

Figs. 26~28.