

家蚕胚子における背面皮膚組織の分化 特に皮膚原基の初期形成について

蒲 生 卓 磨*

Takuma GAMO: Study on the Formation of Dorsal Integument in the Silkworm
Embryo with Special Reference to the Early Development of Dermatoblast.

(1960年9月1日受理)

家蚕の皮膚組織は外胚葉がそのまま伸長変化して形成されるもので、初めは腹面にのみ形成されるが胚子発生の進行に伴ない次第に側面及び背面に延びて全面を覆うに至ることが外山(1902)、池田(1913)及び桑名・高見(1957)により明らかにされている。しかし背面における皮膚組織の分化については未だ詳細な報告をみないし、又分化・形成の行なわれる時期については不明のまま今日に至っている。家蚕幼虫の背面皮膚には形蚕斑紋を初めとして種々の斑紋が現われるが、これら斑紋の発現は胚子時代における背面皮膚組織の分化・形成と密接なる関係を有するものと考えられる。

既に明らかなように(蒲生, 1959)、褐円斑(L)の発現が決定される時期は胚子反転の時期に当るが、このとき斑紋の原基が形成されるものと考えられる。従つて胚子の背面皮膚組織の形成を究明することは多くの幼虫斑紋発現の機構を究明する上に貢献するところが大きいものと推察される。

著者は家蚕胚子における背面皮膚組織の分化・形成を組織学的に究明し、背面に生ずる剛毛及び斑紋の原基の発生に関し若干の知見を得たので報告する。

本論文に入るに先だち御指導・御鞭撻下さいました九州大学林禎二郎教授並びに筑紫春生助教授に対し感謝の意を表する。

材料及び実験方法

用いた材料は正常系統 p22 (日本錦) 及び 褐円斑系統 S-1 (L5・8型) と 162 (L4—10型) の卵で、いずれも卵色及び発生は正常のものである。材料には主として即浸種を用いたが、冷浸種も併用した。

胚子皮膚組織の形成をみるため、先ず種々の発育段階の卵を温湯(最長期頃, 72°C, 2分; その他の時期, 77°C, 6分)で固定し、卵殻を剝離して胚子を取り出した。卵殻から取り出した胚子を0.5%メチレンブルーで染色しシーダー油に包埋して鏡検する一方、トルオールにて透明化し、カナダ・バルサムに包埋して位相差顕微鏡にて背面皮膚組織の形成状態を観察した。

更に組織学的に観るため、種々の時期の卵を1.5%クロム酸(85°C, 0分)或はナワシン氏液(生の卵に傷をつけて浸す)にてそれぞれ24時間固定し、卵殻剝離後脱水してパラフィンに包埋、常法に従い連続切片を作製した。染色法は主にデラフィールド・ヘマトキシリン、エオシン複染法を用いたが、ハイデンハイン鉄ヘマトキシリン法を用いた。

* 福岡市箱崎町九州大学農学部蚕学教室

実験結果

1. 外観的観察

メチレンブルーで染色し鏡検したところ、体軀短縮期頃の胚子背面は未だ皮膚組織が形成されず開いているように見えるが、反転期をさかいにしてそれ以後の胚子背面は青色に染まる組織で覆われている。更に透明化した胚子について位相差顕微鏡で観察したところ、反転期の胚子背面は膜状組織で覆われているが、反転後には背面に segmentation が起り皮膚組織が形成されていることが判つた (Pl. I, 1-4)。即ち胚子の背面皮膚組織は臍孔の部分 (幼虫の眼紋部に当る)を除いて反転期に分化が始まり、それ以後に形成されることが明らかである。尚Pl. I, 4 の胚子背部における数ヶの黒点は剛毛原基の発生を示すものと考えられ、この像は褐斑及び正常斑系統の卵で明瞭な差異は認められなかつた。

2. 組織学的観察

家蚕胚子の背面皮膚組織は反転期及びその直後に形成されることが明らかとなつたので、更に詳細にみるため胚子の連続切片を作り、皮膚組織及び剛毛原基等の分化について観察した。

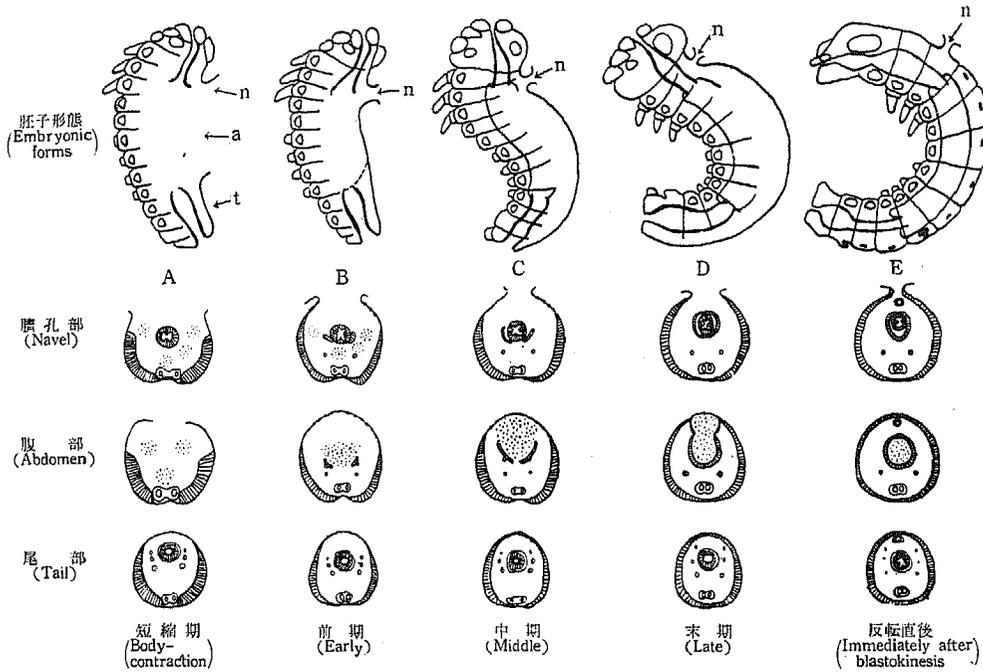


Fig. 1 Schematic figures of lateral views and cross sections of silkworm embryos, showing the formation of dorsal integument.

n : navel a : abdominal part t : tail

a. 短縮期 (Fig. 1, A)

胚子の形態が附属肢形成期の頃までは胚子背面は未だ形成されず卵黄顆粒群に向つて広く開き、外胚葉から分化した皮膚原基 (dermatoblast) は腹面にのみ形成されているに過ぎない

が、胚子発生が進み体軀短縮期に至ると羊膜が側面から背面に向つて背面を包むように伸展し始めるに至る (Pl. I, 5)。Fig. 1 に示す如く頭部及び尾部における背面の形成は腹面におけるその形成より速く、この膜状組織は既に背面を覆つていると同時に皮膚原基も背面近くまで形成されている。

b. 反転前期 (Fig. 1, B)

短縮期において背面に形成し始めた膜状組織は臍孔の部分を除いて完全に腹部の背面を覆うようになり、又胚子の腹面を形成している皮膚原基は短縮期のものより薄くなりヘマトキシリンに濃染する顆粒(核)が多数形成されてくる (Pl. I, 6)。背面に形成された膜状組織は羊膜からできたものと推定されるが、Pl. I, 11 に示した如くこの組織では羊膜より核の数が多いので更に分化が行なわれていることを示している。尚この頃から中腸組織の発生が始まる。

c. 反転中期 (Fig. 1, C)

胚子の腹面を形成している皮膚原基は次第に背面に向つて伸長し、腹部では胚子の側面の位置をしめるに至る。他方背面を形成している膜状組織は厚みを増し Pl. I, 12 に示した形態のものへ分化する。この頃に至ると臍孔の部分は縮小されて胸部第2環節にのみ開孔するに至る。又この頃には中腸組織の形成も背方に向つて行なわれる。

d. 反転末期 (Fig. 1, D)

胚子の反転が進行して頭部を残して反転した末期の形態に至ると、Fig. 1, D に示したように皮膚原基は背線の近くを除いて背面にまで形成されるに至る。これと同時に皮膚原基の組織中に存在していたヘマトキシリン染色性の顆粒(核)は消失し始める (Pl. I, 8 及び 13)。背面における皮膚原基の完成と同時に中腸組織もまた背方及び腹方に向つて形成され、腹面は完全に閉ざされるに至る。またこの頃中腸組織の背方に背脈管ができ始める。

e. 反転直後 (Fig. 2, E)

側面から形成されてきた組織即ち皮膚原基により胚子の背面は臍孔の部分(胸部第2環節)を除いて完全に覆われるに至る。このとき背面をしめている皮膚組織は腹面を形成しているものと形態的には同じものである (Pl. I, 9)。背面において皮膚原基が完全に形成されたとき背面及び側面の皮膚原基に剛毛原基の発生がみられる (Pl. I, 9)。この剛毛原基は Pl. I, 4 にみられる背方の数ヶの黒点に相当し、胚子の位相差顕微鏡観察及び頭部から尾部に向う亜背線に沿つて縦に切つた切片では褐円斑及び正常斑の胚子間でこの原基に認めうる差異がなかつた。

f. 反転2日後 (Pl. I, 9)

胚子の体壁を形成している皮膚原基には再びヘマトキシリンに濃染する顆粒(核)が多くなり、同時に次第にその厚みを減じて真皮細胞(hypoderm)が形成されてくる。背方に生じた剛毛原基も濃染する2つの大きな核をもつた細胞へ分化する (Pl. I, 16)。皮膚組織の分化と同時に中腸組織も分化し核を多くもつた組織となり中腸が完成される。

g. 剛毛発生期及びそれ以後

更に約1日を経過した頃に剛毛原基は剛毛細胞へ分化し、外皮が形成されて蟻蚕の皮膚組織が形成される。この頃には皮膚組織は厚みを減じて非常に薄くなり、ハイデンハイン鉄ヘマトキシリンでないと染まりにくくなる。尚蟻蚕の体色が形成されるのは頭部が着色した後で、漿液膜を摂食することにより着色してくるように見える。即ち蟻蚕体色の形成は頭部から尾部に向つて進行し、その進行は丁度腹の中にある摂食した漿液膜の移動と併行している。

論 議

これらの実験から家蚕胚子における背面皮膚組織は胚子反転の時期に分化・形成が始まり、その後真皮細胞となることが明らかである。反転期に背面皮膚組織が形成されることは梅谷(1937)が白ハゼ卵の研究から胚子反転は背面が形成されるために起こるとする見解に一致している。又 SLIFER (1932) はバッタでは反転前に腹面が分化・形成され、反転期(2回目の移動)に背部及び頭部が分化・形成されることを報告している。家蚕胚子でも反転期には背面皮膚組織の他に中腸組織、背脈管の如き背方にある器官が分化・形成されるので、SLIFER の見解のように反転期は背部器官が形成される時期であるということが出来る。即ち最長期から附属肢発生期頃までは未だ腹面のみが形成されているに過ぎないが、胚子反転の開始と共に胚子の背面は膜状組織で覆われ始め、更に反転の進行に伴ないこの膜状組織は側面から背面へ、又後方から前方に向つて徐々に肥厚して、反転終了時には皮膚原基(dermatoblast)が臍孔部を除いて背面全体に形成されるに至る。反転初期に形成される膜状組織は羊膜から分化してできたものと推定されるが、Pl. I, 11 に示したように形態的には羊膜とは若干趣きを異にしている。即ち、羊膜より核の数が多い。またこの膜状組織は反転中期から末期にかけて更に肥厚して皮膚原基となる事実(Pl. I, 12 及び 13) からみて、この膜状組織が初期の皮膚原基(primitive dermatoblast)であると考えられる。

褐円斑(L)の発現が温度の影響を受ける時期は丁度この反転期にあることが知られており(蒲生, 1959), この時期に褐円斑の斑紋原基が分化・形成されるものと考えられる。しかし背面皮膚組織の組織学的観察からは何ら斑紋原基と思われる組織像は得られなかつた。これは褐円斑が丁度亜背線に生ずるので、剛毛原基と重複し形態的に差異が認められなかつたものと推察される。この剛毛原基を認めうる時期は背面に dermatoblast が形成された反転直後、初期の皮膚原基と考えられる膜状組織には認めることができなかった。従つて膜状組織が dermatoblast へ分化するとき剛毛原基の分化が起こり、dermatoblast の形成と同時に剛毛原基も形成されるものと考えられる。

褐円斑の場合、その存在を認めることはできないけれども、褐円斑の発現部位が未だ膜状組織のとき温度処理を行なうと斑紋の発現に直接影響を及ぼすことは斑紋原基の分化が既に膜状組織において行なわれておることを示すものと考えられる。DRIVER (1931) によると猩々蠅の細眼(Bar)或は極細眼(Ultrabar)の発現が温度の影響を受ける時期は3令で、複眼組織の分化初期に当るといふ。従つて褐円斑の場合も膜状組織のときは斑紋原基分化の初期の頃と推察することができよう。

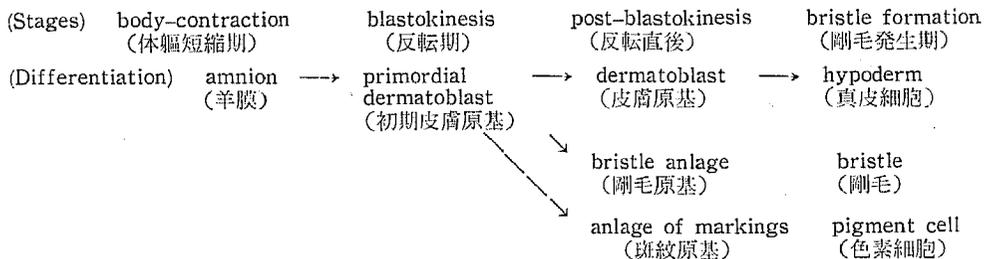


Fig. 2 Earlier stages in the differentiation of dorsal skin, bristle and multilunar marking.

以上の実験から背部に存在する器官や組織の分化・形成は反転期を中心に行なわれてくることが明らかであるが、これと褐円斑の温度感受期間とを合わせ考えた場合、背面皮膚組織と剛毛及び斑紋の原基の分化は Fig. 2 の如く行なわれるものと推察される。

摘 要

家蚕胚子における背面皮膚組織の形成状態を形態発生的並びに組織学的に観察し次の知見を得た。

1. 家蚕胚子の背面皮膚組織は臍孔部（幼虫の限紋の部分に相当する）を除いて反転期に形成される。即ち体軀短縮期では背面には未だ皮膚組織が形成されておらず卵黄顆粒群に向つて開放されているが、反転の開始と共に膜状組織で覆われ始め、反転の進行につれてこの組織は側面から或は後方から次第に肥厚して反転直後には皮膚原基が背面に形成されるに至る。
2. 背面に生ずる剛毛の原基は反転直後に背面における皮膚原基の完成と共に認められる。
3. 褐円斑紋の原基は剛毛原基と同じ場所にあるが、斑紋分化を示す組織像の存在を認めることはできなかつた。
4. 家蚕胚子における背面皮膚組織並びに剛毛及び斑紋の分化・形成の順序について考察した。

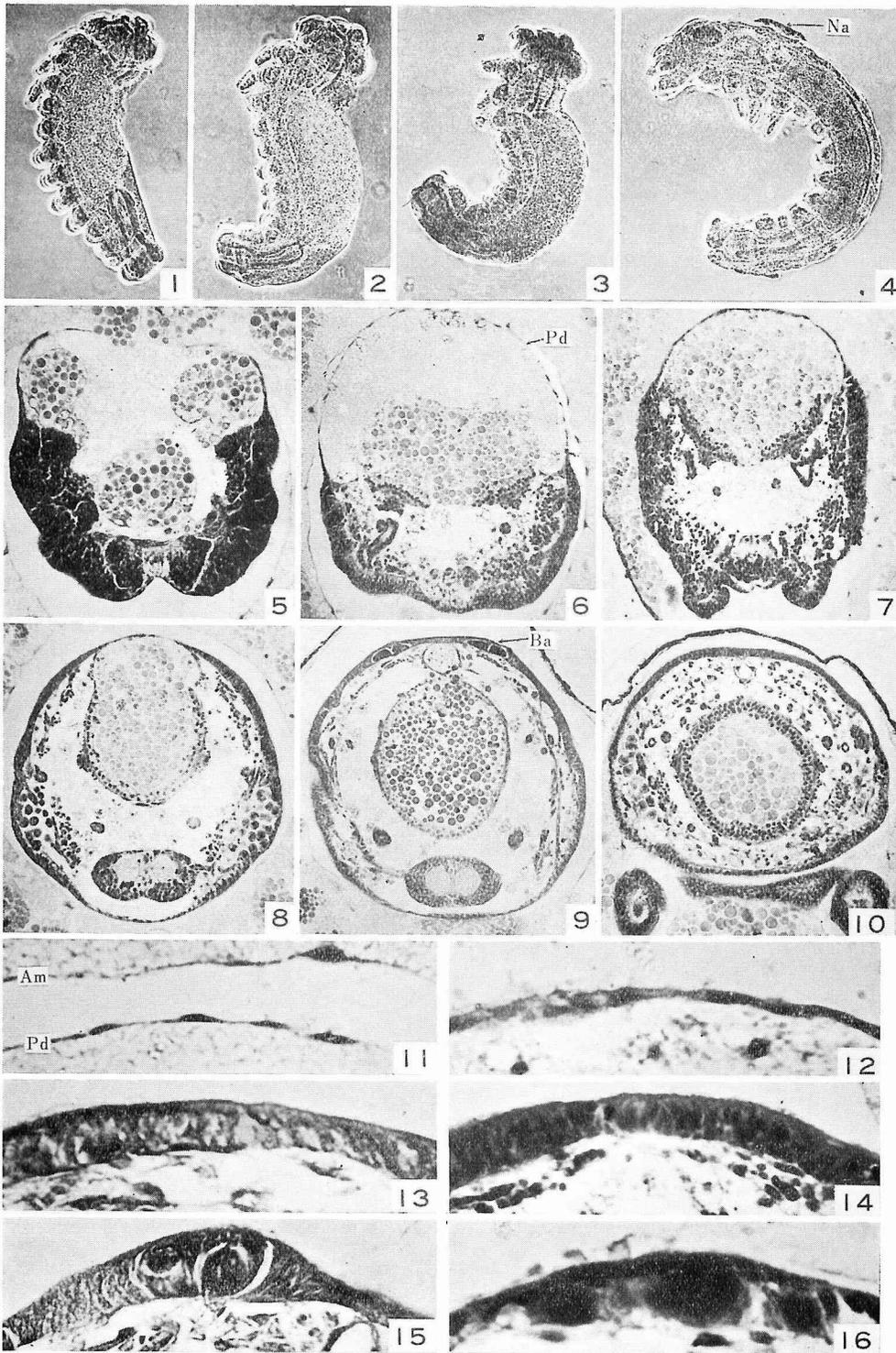
引用文献

- DRIVER, E. C.; J. Exp. Zool., 59, 1—28 (1931)
 蒲生卓磨; 日蚕雑, 28(3), 183—184 (1959)
 池田栄太郎; 実験蚕体解剖生理論, 明文堂, 東京 (1913)
 桑名寿一・高見丈夫; 無脊椎動物発生学 (久米・団編), 培風館, 東京 昆虫類, 287—343 (1957)
 SLIFER, E. H.; Biol. Zentrbl., 52(4), 223—229 (1932)
 外山亀太郎; 蚕種論, 丸山舎, 東京 (1909)
 梅谷与七郎; 動雑 49(9), 300—302 (1937)

Summary

The development of dorsal integument in the silkworm embryo was studied anatomically and histologically, and earlier stage of differentiation of dorsal integument, bristles and multilunar markings was discussed.

The dorsal integument of embryo begins to develop at the embryonic blastokinesis, namely the dorsal part is covered with a membrane (primordial dermatoblast) at early blastokinesis, which develops to dermatoblast gradually from the ventral part. At the stage immediately after blastokinesis the dorsal part of embryo has already been covered with dermatoblast, by that time bristle anlagen at subdorsal lines of embryos become to be seen. Since the temperature effective period for the multilunar markings of silkworm larvae is known to exist at the blastokinesis, anlage of this marking is expected to develop at this time. But any developmental event for the differentiation of this anlage could not be observed in the present study because of appearance of this marking on the same part of bristles at subdorsal lines.



Explanation of plate I.

- 1-4. Lateral views of developing embryos with phase-contrast microscope.
1. at early blastokinesis 2. at middle blastokinesis 3. at late blastokinesis
4. at immediately after blastokinesis
- 5-10. Cross sections of abdominal part, stained with Delafield's haematoxylin.
5. at body-contraction stage 6. at early blastokinesis 7. at middle blastokinesis
8. at late blastokinesis 9. at immediately after blastokinesis
10. at one day after blastokinesis
- 11-14. Early stages in differentiation of dorsal integument.
11. primordial dermatoblast (at early blastokinesis)
12. *do.* (at middle blastokinesis)
13. dermatoblast (at immediately after blastokinesis)
14. hypoderm (at one day after blastokinesis)
- 15-16. Differentiation of bristle anlage.
15. at immediately after blastokinesis
16. at one day after blastokinesis

Abbreviations in plate

Ba: Bristle anlage Am: Amnion Pd: Primordial dermatoblast Na: Navel