昆 虫 の 変 態

—— ホルモンの力と細胞自身に内在する力 ——

京都大学理学部動物学教室 石 崎 宏 矩*

多細胞生物の細胞分化の話というのは、いわゆる分子生物学とよばれる分野のお話の明快さとは余りにも対照的に、何と story がはん雑で、鮮明さを欠くことであるか。大体、多細胞生物の発生における細胞・組織・器官分化に関するさまざまな現象を眺めてみると、第一に分化を起こさせる作用要因が複雑で、その正体が物質としてなかなかつかみにくいものが多いということもさることながら、分化を行なう細胞自身の反応が、また何と複雑で微妙の限りをつくすことか。とどのつまりは、〴〵細胞自体に深く畳みこまれた何物か〴〵を想定して、それを容認した上でさまざまな説明を加えてつじつまを合わせてきたのが、古来発生学の伝統的特徴であるといっても大過ないのではなかろうか。試みに、本誌の読者のどれだけが、“tissue competence”という語をよく理解しておられるかを問うてみたい。時たま耳にされることはあっても、現象と結びつけてよく理解しておられる方は、おそらく大変稀なのではなかろうか。しかし、実際発生学の研究にたづさわっている者ならば、何を材料として、どんな現象を扱っていても、いつかはこのような概念的で抽象的なにおいの多い言葉を使うことが、実は一番現実に即していることを痛感するはずである。

私は昆虫の変態を対象に研究を行なってきたが、昆虫の変態は、細胞分化の研究にとって一応ユニークな材料であるといってよいかと思う。変態の進行が、基本的には二種類のホルモンの力によって制禦されることが確認されており、任意のホルモンバランスを与えることによって変態を自在にコントロールすることができる。そして、そこで扱われる細胞の変貌は、特定の組織についての幼虫型・蛹型・成虫型の間の多型

現象であり、組織分化と比べれば幾分単純そうにみえる。

細胞分化の広汎な取り扱いはずでに本誌に黒田¹⁾の論文がある。統一的な議論は筆者のよくする所でない。ここでは、ただ昆虫の胚期後発生¹⁾だけについて、この特徴的な発生様式が、いかに見事にホルモンの作用によって支配されているかを、まず見る。そして、ホルモンの観点から一見見事に理解される発生の進行が、実はここでもまた、やはり〴〵細胞自体に深く刻まれた何物か〴〵という扉の前で、われわれは立往生していることを理解して頂くことにつとめることにする。ただし、この扉を開くことが、発生学の近代革命の基本的なポイントであり、これをあけない限り、発生学はやはり〴〵生物物理²⁾〴〵というような雑誌に扱われるにふさわしくないということを痛感するからである。

話の重点を、むしろ古典的な、実験形態学的手法（外科的手術によって、ある器官を除去したり、異なる個体へ移植したりして、最終的に到達した形態的な結果から、そこに達するに要した道筋の機構を推測する手法）によって得られた知見において話を進めたい。現在まだ豊富でもない分子レベルでのこの種の研究成果を挙げるよりも、この決して新しいわけではない知見の集積の方が、はるかに含養の深いものを多く内包しており、何度でも見直してみるに価するものであると感ずるが故である。

昆虫の胚期後発生 (Postembryonic Development) ではどのようなことが起こるか

まず、適確に、昆虫の発生様式を理解して頂く必要がある。話を簡単にするために、完全変態を行なうカイコを一例にあげて説明する。昆虫の胚期後発生の様式には、無変態・不完全変態・完全変態・過変態等の様式が区別され、多彩であるが、本質的にはどの変態様式でも大差ない事柄が行なわれていると考えてよい。

Hormonal Regulation and Cell Competence in Insect Metamorphosis;

* Hironori ISHIZAKI: Laboratory of Developmental Biology, Zoological Institute, Kyoto University.

図1. カイコの胚期後発生と、ホルモン支配模式図。幼虫は脱皮を重ねて成長する。蛹では、成虫翅、脚、触角、複眼原基が外観から一見して識別できるようになる。

各発生段階で分泌される前胸腺ホルモン (PGH) と幼若ホルモン (JH) の量比を、模式的に文字の大ききで表わした。下段はアラタ体摘出、あるいは移植によりひき起こされる効果。

カイコの一生は、図1の経過をたどる。

卵から孵化した幼虫は、摂食し、成長して、ある大きさに達すると脱皮する。昆虫の外形は、表皮をおおって外骨格を形成するクチクラ (キチンとタンパク質より成る) によって規定される。クチクラは多量の柔軟性をもつが、その伸長には一定の限度があり、したがって、虫体が一定の大きさを超えて成長しようとする時、あるいは体の各部分の成長の比率が大きく均衡を破ろうとする時には、それ以上伸長不能のクチクラによって外囲を制限されるわけである。脱皮——古いクチクラをぬぎすて、表皮細胞が新たにダブダブの新しく身にあったクチクラを分泌する——は、このような外骨格をもった昆虫の成長に適合した自然のしくみである。

幼虫は脱皮の都度、多少の形態的变化は行かうが、概して同一の形態を踏襲し、同じことをくり返して大きくなる。通常4回の幼虫脱皮を行なうと、次の脱皮では一転して蛹が現われる。成虫個有の器官が発育を始め、成虫の翅・触角・脚等のひな型が外観からもはっきり認められ、一見して成虫の前段階であることを思わせる。摂食も移動もせず、ただじっとしているが、体内では激しく幼虫器官の崩壊、成虫器官の形成が行なわれており、次の脱皮の後には、最終形態である成

虫が現われる。成虫は生殖が主なる残された仕事であり、一生を終る。大ざっぱにいうと、幼虫期は質的には現状を維持したまま、ただ成長する時期であり、変態期——蛹化と成虫化——は、成虫への大きな質的転換で象徴される時期である。昆虫の変態は、カエルやウニの変態と本質的に決して異なるものではない。カエルやウニでは一生の中で比較的早期に変態が完了して、その後に体の成長が行なわれるのに反し、昆虫では体の成長が変態に先行して行なわれ、大きな変化が一生の終りに近く起こることが対照的である。いずれにおいても、一生の途中で生活様式が大きく変り、それに適応して幼生の時代には特殊の体制が発達し、用が終れば体制は大きく転換して成体のそれに移行する。

この間の変化を、細胞のレベルで眺めてみると、器官・組織によって変態時にたどる細胞の変化はまさに多様である。まず、成虫器官と称されるもの (翅、成虫型胸脚・触角・複眼、生殖器官等) は急速に細胞増殖を行ない、激しい成長および分化を行なう。たとえば将来翅になるべき細胞群は、幼虫期には胸の一部に、表皮細胞が特に体内にいくこんでポケットのような状態になった、いわゆる成虫原基の形で存在し、注意深く解剖して初めて認められる程度の極めて小さい構造

図2. エリ蚕皮膚の断面(×800)。上：幼虫。中：蛹，クチクラが持にかたいため，切片製作に伴って生じたひびわれがみられる。下：成虫，クチクラ上方の点ないし短線は，鱗毛の横・斜断面。

図3. 蛹に移植したエリ蚕5令幼虫の皮膚片の切片。クチクラを内側にして，まるめるようにして移植すると予後がよい。表皮細胞はのびて両端が手をつなぎ，球を作る。脱皮したクチクラは内側にぬぎすてていく。

■：表皮細胞。////：ぬぎすてた5令幼虫クチクラ。□□：その次に分泌された蛹型クチクラ。表皮細胞は本来，移植片全球面をおおっているのであるが，この標本では途中の操作で左半分が脱落している。中央黒色部はこの種の手術につきもののメラニン化によるもので問題と無関係。

図4. エリ蚕脂肪細胞の細胞質の電子顕微鏡写真。上：5令幼虫盛食期。下：蛹化直後。（ $\times 17,000$ ）。Ishizaki²⁾より。

である。幼虫が成長するにつれ、翅原基も除々に成長するが、爆発的に成長し、分化をとげるのは、蛹化および成虫化の時期においてである。一方、幼虫器官と称されるものがある（幼虫型胸脚・腹脚・咀嚼に適した口器・絹糸腺・幼虫型脂肪体等）。これらは幼虫の生活に適應して、幼虫期にすでに分化の極に達した幼虫個有の器官であり、蛹化あるいは成虫化に際して細胞は死滅し、器官は崩壊消滅する。この細胞死は、積極的に、死んでいくものであることが、体節間筋肉で知られている。すなわち自らの細胞内にリソゾームが出現し、破裂して、自己消化を行なう過程が、電子顕微鏡によって観察されている。

さらに少し毛色の変った例として、表皮細胞を取り上げる必要がある。昆虫の表皮は、一層の表皮細胞より成り、これらの細胞は脱皮の度に体表側にクチクラを分泌する。クチクラは、幼虫・蛹・成虫の間で、一見してたがいに大いに異なる。たとえば、エリ蚕幼虫のクチクラは、普通白っぽく比較的やわらかいが、蛹のそれは茶褐色でかたく、成虫では鱗毛が生えている（図2）。当然、幼虫・蛹・成虫の表皮細胞は、それぞれい分異なった構成分子から成るクチクラを合成し、分泌するのであって、ごく大ざっぱにいて同一の表皮細胞群が、ある時は幼虫型の、またある時は蛹型の合成系に従事していることが明らかである。

図5. エリ蚕脂肪細胞の仁(核小体)の電子顕微鏡写真。5令成熟幼虫。下: 蛹化直後。(×25,000)。

変態の過程では、上記のように、ある種の細胞は増殖し、分化してゆくし、またある種の細胞は死滅し崩壊していくし、またある種の細胞は、その構成する器官自身は一見そう大きな変化なしにずっと存続するが、その物質合成の機能には著しい変化がおとずれる。これらの一見ずい分異なる運命をたどる細胞群がいきまじり、しかも全体としては見事に統一された形で変態は進行していく。

変態の際にいかに急激に細胞が変貌するかの一例を、エリ蚕の脂肪体細胞(中間代謝をつかさどり、しばしば脊椎動物の肝臓に比せられる重要な器官)の電子顕微鏡像で示す(図4, 5)。5令幼虫摂食期の細胞質を埋めつくした小胞体・リボソーム・ミトコンドリアは、蛹化直後の細胞ではそのほとんどが崩壊消滅し、代って脂肪・グリコーゲン・尿酸様の果粒が細胞質に充満して、一見別物のような細胞像を示す(図4)。また核内では仁(核小体)の形態が著しく変化し(図5)、細胞核内に起こった合成系の大巾な変化をうらづけている。この細胞構築の徹底的な改造は、蛹化の少し前に、たかだか一日位の間に急激に起こる。

ホルモンの役割

変態のメカニズムで大いに特殊性が注目されるのは、そこに果すホルモンの役割である。昆虫は、節足動物

に固有のその特殊な体制のために、相当苛酷な外科手術にも耐え得るし、また免疫反応機構を欠くので異個体間であろうと、異種間であろうと、器官の移植に何の障害もみられない等の利点から、一たび変態にホルモンが関与することが知られるや、内分泌学的実験は大いに進んだ。

ここでは変態に關与する最も重要なホルモンとして、前胸腺ホルモン(Prothoracic Gland Hormone, 以下 PGH と略)と、幼若ホルモン(Juvenile Hormone, 以下 JH と略)の二つを考えれば十分である。PGH は前胸節にある前胸腺とよばれる内分泌腺から分泌され、Butenandt らによって単離された有名な Ecdysone は、このホルモンに他ならぬと考えられている。JH はアラタ体とよばれる脳の後方に位置するごく小さい内分泌腺から分泌される。一口にいえば、この両ホルモンの量的相対関係によって、発生の進行は基本的に支配されている。

まず、幼虫の成長であれ、変態であれ、とにかく発生が進行するためには、虫体各細胞は PGH で刺激されることがぜひ必要である。一つの簡単な実験を例にあげよう。エリ蚕の蛹化脱皮して間もない蛹を胸と腹に二分する。まず蛹をエーテルで麻酔し、カミソリの刃で真二つに輪切りにして、傷口をパラフィンで封ずるだけでよい。神経系の中樞化がはかっているおかげで、各体節は自律的に大抵のことを行ない得るし、氣門が各体節毎に開いているので勿論呼吸に支障はない。手際さえよければ、頭と胸だけの前半部、腹だけの後半部は、その乱暴な手術にも拘らず、それぞれ独立に立派に生き続けることができる。ところで、前胸腺をそなえた前半部は PGH の供給があるので、2週間ばかりたてば、正常通り蛾が羽化するが(勿論頭と胸だけの蛾である)、後半部は PGH を欠くので、1月でも1年でも、蛹のまま何事もなく生き続ける。ここへ前胸腺を移植すれば、いつでもただちに成虫分化が開始されて、約2週間後にはしっぽだけながら立派な蛾になる。ここにわれわれは、現状を維持して生き続けるための基礎代謝(ホルモン不要)と、成長ないし分化を行なうための代謝(ホルモン必須)とを分離して眺めることができたわけである。同様のことは蛹の時期に限らず他の時期でも見られ、臨界期(そこでホルモンの供給が断たれれば、それ以上発生が進めない時期)は脱皮で区切られた各発生段階の間に、必ず1度は存在する。つまり、各段階の発生の開始は、その都度まず PGH によって指令される必要がある。

PGH は単に発生の開始をつけるだけではない。変

態の進行を促進する役目を持ち、一方 JH は、それに対して変態を抑制する方向に働く。両者の関係^{その他}を理解するには、アラタ体の除去、移植の実験^{をみれば}印象強く理解されよう。

若い幼虫からアラタ体を摘出して、JH の供給を断つ実験——カイコの若い4令幼虫から、アラタ体を摘出する。幼虫を麻酔して、解剖顕微鏡の下で頭を切り開き、小さいピンセットでアラタ体だけを注意深くつまみとり、傷口をパラフィンでもと通りに封ずる。手術がうまくいけば、この内分泌腺をとり去られた幼虫は、正常の幼虫と何ら変りなく摂食を続け、成長する。ところが、正常では次の脱皮の後に5令幼虫になるはずのところ、一足とびに蛹になってしまった。もちろん、幼虫の成長は1令分だけ不足しているので、生じた蛹は正常のものに比べてはるかに小さい(図6)。しかし小さいことを除けば他は正常の蛹と何ら変る所のない蛹であり、日がたてば、やがて小さいながら一人前の蛾が羽化してくる。つまり、正常発生の幼虫1令分を何の支障もなくとびこえてしまったわけである。同じことは3令幼虫でも行なうことができ、その結果一層小さい蛹が作り出される。

アラタ体を移植して、JH の供給をふやした実験——若令幼虫のアラタ体を取り出し、終令幼虫に移植する。すると次の脱皮の後には、本来なら蛹になるはずのところ、ふたたび幼虫が生ずる。普通には存在しない1令余分の巨大な幼虫が人工的に作られたわけである。

再蛹化の実験——4令幼虫のアラタ体を取り、蛹化

直後の蛹に移植する。次の脱皮後、蛾にならずに、もう一度そっくり同じ形の蛹が現われる。

以上の実験はいずれも、変態の進行を促進する PGH に対して、JH は拮抗的に働いて変態を抑制する力があると解釈すれば、よく理解できる。多くの実験から、正常発生では、発生の進行と共に JH 分泌量の PGH 分泌量に対する比が次第に減小し、ある一定値に減小した時に蛹化が起こり、JH が皆無になった時に成虫化が起こるという図式が確立されている(図1)。PGH は個体の成熟を促し、JH はそれに拮抗して、成熟の前に十分な成長を保証する自然のしくみを形づくっているわけである。

以上のように、ホルモンの条件如何では、やけに小さい蛹を作ることもし、また蛹が脱皮して蛹になるという自然界では無意味な足ふみを起こさせることもできる。PGH と JH の二つのホルモンの組み合わせいかんで、発生はどうにでもコントロールされるような印象を、一見与えよう。このホルモンコントロールの強力さをさらに強調するような実験事実をあげた上で、そのうらにうかび出る、ホルモンもその影響をおよぼし得ないある領域の姿をとりあげて、そのホルモン不可侵領域というものの性質は、細胞の中にたたみこまれ、そしてその細胞の歴史を反影する何ものかに関したものであることを強調するのに役立ててみたい。何事も、その能力を徹底的に発揮させてみた時、初めてその裏にかくされていたその能力の限度が明確に認識されるからである。

図6. カイコ幼虫からアラタ体を摘出して生じた小さい蛹、まゆ、それから羽化した成虫。左：3令虫を手術したもの。中：4令幼虫を手術したもの。右：正常のもの。Fukuda⁴⁾より。

JHには、細胞を「若返らせる」力があるか

ここに「若返らせる」ということは、細胞がかつて一度経験したところの、より若かった時に特異的な、物質合成機能をふたたび営ませることができるかどうか、ということである。具体的にいえば、一旦蛹型となった細胞が、単に蛹型をもう一度くりかえす——現状維持——だけでなく、幼虫型に戻る——若返る——ことができるかどうか。また、一旦成虫型の代謝活性を発現した細胞が、再び蛹型や幼虫型の代謝活性を発現することができるかどうか、ということである。

Wigglesworth⁵⁾は、サシガメ *Rhodnius* (半翅目カメムシの一種)の成虫に、4令幼虫のアラタ体を移植することにより、体表の斑紋、剛毛の配列等が、部分的ながら幼虫固有のものに逆もどりすることをみた。^{6),7)} Piepho⁸⁾は、ハチミツガで蛹の皮膚の小片を幼虫に移植する実験を行なった。手術は簡単である。移植片を体腔につっこむだけで、移植片はその場に定着し、宿主の体液環境に応じて分化する。皮膚の場合には表皮細胞は宿主のホルモン環境に対応してクチクラの分泌を行なう。分泌されたクチクラは、幾度脱皮を行なってもそのまま層を重ねて保存されていくので、しかるべき時に移植片を取り出して顕微鏡切片を作って観察すれば、それまでに表皮細胞が経てきた代謝活性の型の変遷がクチクラの姿に投影されて推測できる、という特異な利点をもった実験システムである(図3は、われわれが材料としているエリ蚕について行った類似の実験から、皮膚の移植片を示したもので、移植片でのクチクラ分泌の状態をみて頂けると思う)。Piephoの実験の結果は、植えられた蛹の表皮は、幼虫型のクチクラを生産し得たのであった。また同じくハチミツガを材料として、幼虫の皮膚の一片を、異なる宿主に次々に移植していった、幼虫→蛹→成虫→蛹→成虫の順にクチクラを分泌をさせることができたという。これらの実験をみる限りでは、若返りは自由に行なわれるように見える。しかし、上記の実験は余りにも鮮かなのでしばしば引用されるけれども、実はむしろ例外に属するものであって、その他の実験ではことごとく若返りを起こさせることに失敗していることの方が、むしろ重視されなければならないことのように私には思われるのである。たとえば、鱗翅類の蛹にアラタ体を移植する実験は数多くなされてきているけれども、そこに起こる正常発生からのずれは、常に再蛹化であって、そこにふたたび幼虫の形質を見出した例は一つとされていないのである。

もう一つ、セクロピア蚕⁹⁾の雄成虫と、蛹とを並体癒合(parabiosis)した実験をあげよう。並体癒合とは、2匹の個体を、各々の体の一部に穴をあけて、穴と穴をつないで連結する手術である。この手術によって、体液は自由に両者の間を循環し、両者が同一の体液環境下におかれるわけである。今の実験の場合、成虫と蛹が共有する体液には、FGHもJHも相当高濃度に含まれていると考えられる*。その結果、蛹部分は当然再蛹化した。一方成虫部分もFGHの導入によって(成虫では、前胸腺が退化するのでPGHを欠く)脱皮を行なったが、作られたクチクラは成虫のそれであった。すなわち、蛹に対しては蛹を作らせたホルモン環境をもってしても、一旦成虫になった細胞に対してはもはや蛹を作らせる力を発揮し得ず、成虫を作らせるにとどまったのである。もっと多くのJHを与えれば、成虫も蛹のクチクラを作り得たかもしれないという可能性は、若返りの実験には常に残されるのであるが、少なくともこの実験が明確に示すことは、同一ホルモン環境に対して、蛹の細胞と成虫の細胞は、明らかにその反応性を異にするということである。

ここで発生学の基本的現象の一つに与えられた「決定」とよばれる概念を思いうかべてみよう。初期胚の部分部分はその胚の内に占める位置にしたがって、発生が進めば将来いかなる器官になるかという、いわゆる予定運命を有している。しかしこのことは、その部分が必ずその器官となり、他のものにはなれない、ということの意味するものではない。誘導** (Embryonic Induction) とよばれる効果を人為的に変えることにより、大抵の他の器官に発生させることが可能である。つまり発生初期の細胞は全能(totipotent)である。ところが発生の進行と共に、細胞は多様な発生の可能性をだんだんと剥奪され、ついに予定された運命以外のものになることはできなくなる。つまり単能(unipotent)となる。全能から単能に移り変わる時、その細胞群は「決定された」といいあらわされる。

通常昆虫の発生を、胚発生と胚期後発生とに区分する。この区別は、単に卵の中にいるかどうかといった外観的なものではないのであって、実は組織・器官の決定が行なわれるのは主として胚発生の時期においてであり、今ここで対象としてきた胚期後発生では、すでに決定された組織・器官が、その形質を長期にわた

* PGHは蛹から、JHは主として成虫から由来し、両者が混合して生ずるホルモン組成は、蛹・成虫いずれにとつても新しい環境となる。

** 注意：酵素タンパクの誘導とは、全然異なる現象。

って除々に発現してくる時期である、という質的な相異が内在する。つまり、胚期後発生では、決定という現象にはふれずに終れるはずであったのである。

さてここに、ある能力が奪われてゆく、という決定の作用形式との類似性を思いうかべる時、上に実験例で示した昆虫変態の一面を、次のように表現することができる。“JH は、細胞の種類いかんでは、若返りの力をみせることもあり得る。しかし細胞のより一般的通性として、一番最近に発現された型の代謝活性は、JH によりふたたびひき出されることが可能であるが（現状維持：蛹→蛹、幼虫→幼虫）、それより前にさかのぼって発現された型の代謝活性は、もはや JH の力をもってしてもひき出すことができない（蛹→幼虫、成虫→蛹）それは、永遠に失われてしまった、もしくは、細胞の内深くかたくしまいこまれてしまった、とでも表現されようか。”

蛹をとびこせるか

極めて単純に考えれば、FGH が変態の進行を促進するものであるならば、もし JH を完全に欠き、FGH だけが存在する状態を作れば、幼虫から蛹をとばして一挙に成虫になってもよいはずである。しかしここでもまた、多くの実験を総覧すれば、いくつかの例外的な成功例を除いて、答は否であることに気づくのに暇とらない。ハチミツガの皮膚の移植¹⁰⁾、ハチミツガの断頭実験¹¹⁾、セクロピア蚕のアラタ体除去の実験¹²⁾、の三つの場合においてのみ、幼虫の次に蛹をとばして成虫形質が発現したことが報告されている。幼虫からアラタ体を除去した数多くの実験で、いずれも蛹化をひき起こすことがみられたのみで、一足とびに成虫の形質をひき出すことは観察されていない。

この場合、アラタ体を除いても、すでに体内に分泌された極少量の JH は所詮除きえないので、その力によって、蛹化がもたらされたとすれば、それは当然のことでないか、という議論がなされ得る。この疑義¹³⁾完全に除くことは技術的にむづかしいが、次の実験の場合には、それも一応打ち消されよう。エリ蚕幼虫の皮膚を除脳蛹*に移植する。移植後数十日もたてば、移植片自身に含まれていたかもしれぬ JH も、おそらくは無限大に希釈ないしは不活化されたと考えてよい

はずである。その蛹に脳を移植して宿主を成虫化させた後、皮膚の移植片をとり出して調べると、成虫型ではなく、蛹型クチクラを分泌していたのであった（図3）。すなわち、幼虫の皮膚は完全に PGH だけの条件下でも、蛹をとびこえることはできず、ひとまず蛹にならざるを得ないのであった。

ここにあげたことは、一見全く当り前のことのようにみえる。しかし、変態の進行を促進させる、と一応表現された PGH の力も、決して蛹をとびこえてまで変態を先へ進ませることは容易なことではないのであって、一步一步どうしてもたどらねばならない必須の発生の順序といったものが細胞内に内在していることをほのめかしているように感じさせる、ことにおいて意味深いものと考えるのである。

細胞自身に内在する力

一度整理してみる。

- 1) この、ホルモンがずい分明快に支配する変態の機構においても、よくみえてみると、発生に伴ってある細胞群が発現すべき代謝活性の型（幼虫型・蛹型・成虫型）には、ホルモンによっても容易に乱されることのないある順序がある。細胞は、その順序をたどらねばならないように宿命づけられているようである。
- 2) 細胞は、発生に伴って刻々、その潜在的に保有する、発現可能な代謝活性の型を減じてゆく。ある型は、ある時点に達すると、二度と発現不能の状態になってしまう。

1)と2)の性質があいまって、いわゆる Cell Competence（反応特性）——同一の作用要因に対して、異なる細胞が異なる反応を示す——を形づくる。

代謝活性の型、とは、ずい分あいまいな表現である。それは、幼虫型・蛹型・成虫型という、明確に区別される形態学的な特徴から想定されるものであるが、いうまでもなく、数ある遺伝子の中から、ある時期に、どれとどれが情報を発現するのかというパターンに、発生過程に個有の異なる型がある、ということである。唾腺染色体の Puff の研究*は、このことを具体的に示している。

ここで、変態の過程で、ある特定のホルモン環境が、ある細胞では死を、他の細胞では増殖を、さらに他の細胞では他の発生運命を指令した、その細胞間での多様性を思い起こして頂きたい。さらに見事な例をあげよう。サンガメ *Rhodnius* のクチクラには、白黒

* ここでは述べなかったが、脳から今一つのホルモンが分泌され、これは前胸腺を刺激して PGH の分泌を促す役目をもつ。したがって脳を除去された蛹は、前胸腺をとりさられたと同じく PGH を欠き、生きてはいるが成虫分化を起こせない状態となる。

* 筆者の綜説¹⁴⁾¹⁵⁾をみて頂きたい。

の模様がある。そして5令から6令への変化は、白かった部分では黒くなるのであり、その逆に、黒かった部分では白くなるのである。¹⁶⁾明らかにこの表皮細胞での色素合成に関与する酵素系の運命は、単一組織である表皮の中でさえも、局部的に異なる細胞の間では、同一作用要因によって全く逆の方向をたどるのである。このように複雑で多様な反応性は、ある調節要因と、その作用すべき酵素合成系が、一対一に対応するような制御方式で説明しようとする、これは大変な複雑さを覚悟せねばなるまい。ホルモンは、より一般的な、何かを通して、働いていると考えた方が簡単そうである。生物学では、高度の複雑性にでくわした時、遺伝物質の特異性にその荷を負わせてしまうことがしばしばである。ここに、各発生段階に固有な、また各組織・細胞に固有な、情報を発現すべき遺伝子のセットを仮定するならば、Cell Competence とは、まさに、特異的な遺伝子セットが特異的な順序で用意されている姿といえよう。そのセットに属する遺伝子は、たがいにかたく手をにぎり合い、情報を発現する時も、また情報発現の潜在能力を失ってしまう時も、ともに行動するものに違いない。そして、ホルモンの働きは、さまざまのセットのどれが情報を発現すべきかを指令するにすぎないものであろう。

このような遺伝子セットの内在を容認する時、PGHとJHの作用は、次のように表現できることに気づく。

1) PGHの任務は、細胞の奥深くに、特定の順序につみ重ねてあるさまざまの遺伝子セットを、一枚ずつ順にはがしてゆき、その情報を発現させるものである。

2) JHは、PGHに次の一枚をめくらせるのをやめさせて、さっきめくったばかりの一枚を、もう一度使用せよと命ずる力をもつ。

3) FGHが、次の新しい一枚をはがす作用は、さっきはがした一枚を、二度と使えなくさせるような作用と共軛しているようにみえる。

大変あいまいな表現が多いと思う。実体をつかんだ上でものをいっているのではなく、現象を総合して、与えられる印象からものをいっているのであるから、あいまいなのはけだし当然であろう。遺伝子セットの特異性、といっても、われわれはその実体の片鱗さえつかんでいないのであって、深く細胞にたたみこまれた、その細胞固有のもの、とでもいうほかない。

こういう性格づけを余儀なくされる Cell Competence というものが、発生学のどの分野でも、問題をつきつめていくと眼前にたちはだかるのであって、その

姿をおぼろげながら、昆虫変態の例をとって説明してみたのであった。そして、現代生物学における発生学の基本課題は、Cell Competence の、いいかえれば上記のような遺伝子セットの、実体を明確にし、その挙動の調節機構を明らかにすることにあるのでなかろうか。

われわれは、幼虫型クチクラとか、蛭型クチクラとかいう言葉で現象を語ってきた。これらはすべて、形態的な特徴から定義されているのであって、その物質構成に関しては、両型でどこまで同じで、どこが違うか、ほとんど何も知っていないといつてよい。この事情は、あらゆる発生学の分野に多かれ少かれ共通する。発生に伴う酵素タンパクその他の物質の消長を、Puffの研究で得られたパターンにまで記載し、遺伝子情報発現の Developmental Map を作り上げた時、われわれは、もう少し具体的な言葉で発生を語り得るのでなかろうか。もちろん気の遠くなる程膨大な仕事を覚悟せねばなるまい。

分子レベルの仕事なら、やみくもにやっておればよいという程、発生学の女神は寛容でない。Cell Competence の本体に、多少とも近づこうとするならば、では、どうすればよろしいか。必然的な見通しは、誰しももっているはずがない。現状ではその主役を、ヒストンに求めようと、何に求めようと、それは個人の好みの問題といわねばなるまい。

分子生物学者の嗜好を満足させるような姿に発生学が成長するには、ここ当分、まだまだ発生学者の地味な努力を、辛抱強く見守って頂かねばならないようである。

文 献

- 1) 黒田行昭：生物物理，5，79 (1965)
- 2) C. M. Williams: J. Insect Physiol., 11, 123 (1965)
- 3) H. Ishizaki: J. Insect Physiol., 11, 845 (1965)
- 4) S. Fukuda: J. Fac. Sci., Tokyo Univ. sec. IV, 6, 477 (1944)
- 5) V. B. Wigglesworth: J. Exp. Biol., 17, 201 (1940)
- 6) H. Piepho: Naturwiss., 27, 301 (1939)
- 7) H. Piepho: Biol. Zbl., 59, 314 (1939)
- 8) H. Piepho and H. Meyer: Biol. Zbl., 70, 252 (1951)
- 9) A. Krishnakumaran and H. A. Schneiderman: J. Exp. Zool., 157, 293 (1965)
- 10) K. K. Nayar (1954): V. B. Wigglesworth, Physiology of Insect Metamorphosis, Cambridge Univ. Press (1954) p. 68 より
- 11) F. Schaller: Bull. Soc. Zool. Fr., 77, 195 (1952)
- 12) C. M. Williams: Biol. Bull., 121, 572 (1961)
- 13) 市川衛：未発表
- 14) 石崎宏矩：蛋白質・核酸・酵素，10，75 (1964)
- 15) 石崎宏矩：同上，発生特集号 (印刷中)
- 16) V. B. Wigglesworth: J. Exp. Biol., 17, 180 (1940)