

成体からは分からぬ発生時のすがた — かたちや構造の深い理解のために —

(1) 鰓域の派生構造物と胎盤関門

藤 本 十四秋

川崎医療短期大学 第一看護科

(平成9年9月17日受理)

Necessity of an Embryological Approach to Understand the Form and Structure of the Adult

(1) Branchial derivatives and the placental barrier

Toyoaki FUJIMOTO

*The First Department of Nursing ,
Kawasaki College of Allied Health Professions
(Accepted on Sep. 17, 1997)*

Key words : 発生, ヒト胚, 鰓弓, 鰓嚢, 舌, 甲状腺, 胸腺, 胎盤, 胎盤関門, 後腹膜器官

概 要

成体にみられる“かたち”や構造(延いては機能)をより良く理解するためには, それらの発生過程を併せ学んでいくことは, 必須というべきであろう。ここでは三つの例を挙げる。(1)後腹膜器官に属させてある脾臓, 十二指腸, 上行ならびに下行結腸は, 腸間膜の発達, 変化(癒着)に伴い, 二次的に後腹膜の位置を占めるようになったのであり, この視点からの理解が重要である。(2)胚期に現れる鰓域, その変貌は, 成体からはおよそ想像できないものである。鰓腸の床壁から派生する舌と甲状腺, および第3鰓嚢から分離・移動して分化する胸腺について述べている。(3)母児(おやこ)の間に血のつながりはない; 母体内の胎児は胎盤によってつながれ, 発達し育っていく。しかし, 胎盤では母と児の間では血を混じえることなく, 両血行は胎児側の絨毛を介して一胎盤関門の存在—ガス交換や栄養補給(物質交換)を行っているのである。

緒 言

からだを構成する諸器官は, それぞれ所を得て納まっているのであろう。消化器系でみると, 腹腔内に納まっている大部と, 十二指腸, 上行ならびに下行結腸, および脾臓のように, 腹膜 peritoneum の後ろに位置するものとがある(以下, 図1と2)。何故こうなったかと言えば, 後者では, 発生の過程で, それらの部の(腸)間膜が後腹壁に癒着してしまったからである。従ってこれらは二次的・後腹膜器官と称される。

さて, もととの後腹膜器官 retroperitoneal organs といえば, 腎臓や大動脈, 大静脈などがある(図2)。

ここで再び図1の中央部を見てみよう。腎臓にはじまる泌尿器系が, からだの後ろに力強く構えて, 前・すなわち腹腔内の器官などで行なわれた一連の機能の, いわば後始末をしている姿が窺われ, その働きに一種の感慨さえ覚えるのである。尿生成・排出器は, まさにこの後ろ(後腹膜)の位置こそ適わしいのであろう。

考えてみると, 前記のことがらに限らず, 成

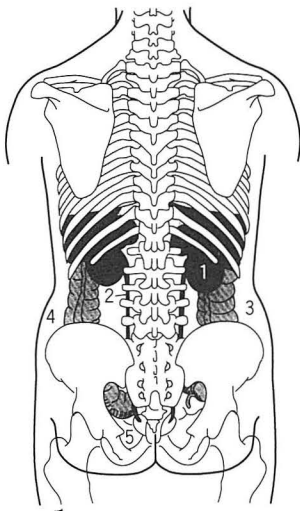


図1 体幹後壁に接する臓器
泌尿器系と上行(3)及び下行(4)結腸
1. 腎 2. 尿管 5. 膀胱

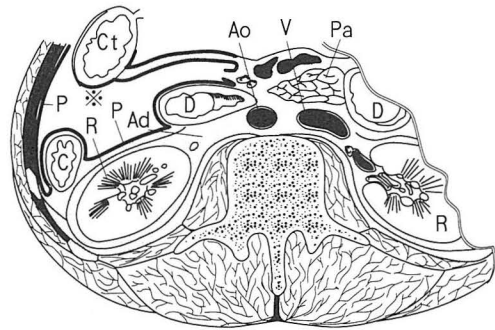


図2 後腹膜臓器を横断面で示す(第3腰椎の高さ)
R. 腎臓 Pa. 脾臓 D. 十二指腸
C. 下行結腸 Ao. 大動脈 V. 大静脈
Ad. 腎の脂肪被膜 P. 腹膜 ※腹膜腔
Ct. 横行結腸(図1と2;解剖学アトラス⁵⁾による)

体における器官・臓器の配置の妙一造物主の配意か一に驚かされるのであるが、それは、成体では想像できない発生時のすがたを知ることによって一層理解が深まり、かたちや構造のそこに含まれる原理・法則を知ることにつながるのである。

I. 鰓域の不思議：その変貌，派生構造物

胚発生の比較的早い神経胚につづく時期に、将来の頸部(咽頭部になるところ)の外壁に数対の膨隆とその間の溝が現れ、外観からもよく認められる(図4)。すなわち鰓弓(咽頭弓) branchial arches (pharyngeal arches) と鰓溝(咽頭溝)の形成で、図3の胚の前方、Bで示された部域に当たる。弓の膨隆は主に中胚葉成分からなっており、外側は外胚葉で覆われ(図5)、内側は内胚葉からなる管、原始腸管の前方部・前腸の前半部、鰓腸(咽頭腸) branchial gut (pharyngeal gut) が占めていることになる。前記の、図3のBはこの鰓腸を表している。鰓弓の数は原則的には(脊椎動物を通じて)6対であるが、5、6対目は痕跡的で、外からは4対が認められ、また第2対目は発達して第3対目を覆うようになり、両者の間に一過性に頸洞が形成される(図5の右)。なお、鰓溝のところ

は、魚類や両生類の幼生期では鰓孔として外に通じているが、ヒト(その他)では閉じて鰓板(咽頭板)を形成している(図5左)。閉じているというのは、外側の外胚葉と内腔側の内胚葉とが接していて、ここには中胚葉成分を欠いているわけである。また鰓板を挟んで鰓溝に対応する内腔部分、鰓腸の内胚葉(上皮)は外側に陥凹して、5対の鰓嚢(咽頭嚢) branchial pouches (pharyngeal pouches) を形成している(最後の1対はヒトでは痕跡的である)(図5左)。

ところで、Ballard(1964)¹⁾はこの発生段階の胚を特に Pharyngula・咽頭胚と名づけているが、この発生期に、殆どすべての器官原基が出揃い、脊椎動物体制の共通な基本型が出来上がることになる。そしてこの期以後に、それぞれの動物種に特有な体制、かたちづくりが、いわば進化発生の法則に沿って進行することになる。さてヒトでは、受精後5-6週の胚がこれに当たる(再び図3、4)。以下は、ヒトについての記述であるが、基本的には脊椎動物一般に通ずるものである。

ここでは鰓腸=咽頭腸を中心にその後の変化(分化)を述べていく。さて、胚体内にできる原始腸管は、卵黄嚢(壁は内胚葉性上皮からな

る)の陥入から形成が始まるのであるが、なお暫くは卵黄管を以て次第に退縮していく卵黄嚢と繋がっている。発生期には、その繋がっているあたりの腸の部分の中腸、それより後ろを後腸、前の部分を前腸と呼んでいるが、前腸の後半部は食道と胃になるところ、そして前半部を前述のように鰓腸と呼んでいる。その鰓腸からは、鰓性器官とも言われる構造物、耳管、口蓋扁桃、胸腺、上皮小体などが分化し、また鰓腸は口腔の後半部の形成に与るのであるが、その床壁からは、舌が発生し、舌後部には甲状腺の出発部位(後述の舌盲孔)が現れる。併せて言っておくと、鰓弓からは、上顎・下顎部から咽頭・喉頭部にかけての、骨、軟骨、筋肉、血管、靱帯などが分化する。なお、鰓弓動脈系の消長は、脊椎動物における進化の過程を物語るに足る。

舌は数個の原基から出来る

咽頭腸の床壁、つまり将来の口腔底に、舌 tongue をつくるべき原基が現れる。それらは、第1咽頭弓内に位する有対の外側舌隆起(側舌結節)、第1と第2弓の間に現れる無対舌結節(中舌結節)、そして第2—第3弓の正中部で、それらの結合からなるといわれるコブラ copula (結合体)ないし鰓下隆起とである(図5)。側舌結節は左右のものが正中線で癒合し、これに中舌結節が加わって舌体の主要部分を形成する。コブラは舌根部をつくり、前記の舌体部と融合して舌の原型ができて上がる。さらに、同じ口腔底の中胚葉成分に由来する舌筋が加わって、器官としての舌が出来てくる。ところで、舌体部と舌根部の境は成体ではV字型(開いたほうが前)を示す境界溝にあたるが、V字の頂点(中舌結節とコブラの間)に、次に述べる甲状舌管(甲状腺原基)が起こる(図6、7)。

移動しながら組織分化が 起こる甲状腺と胸腺

甲状腺 thyroid gland の原基は、のち舌盲孔 Foramen cecum linguae となる部位に、はじめ鰓腸腹壁の肥厚として現れる。その肥厚部はやがて陥凹し、嚢状・中空性の突出として発生・分化を始める。この細長い憩室、すなわち甲状

舌管 thyroglossal duct は、伸びつつ咽頭腸壁を貫いて咽頭腸の前を下降し(図8)、その遠位端が分岐して甲状腺の左右2葉の基本構造をつくる(図6)。もとの管腔は消失して、充実性の上皮板にかわり、その後に甲状腺としての組織分化が起こる。結局、甲状舌管は退化消失し、その舌における出発部位が盲孔として遺ることは、既述の通りである。なお、成体にみられる甲状腺の錐体葉は、甲状舌管の遠位の一部が(遺残)発達したものであることは肯けよう(図6、8)。

胸腺は咽頭嚢から出てくる

1対の第3咽頭嚢の腹側部から、憩室状の膨出—胸腺原基—が生じ、これらは嚢の壁(内胚葉性上皮)を離れて移動していき、最終位置に至って胸腺 thymus に分化する。もう一つの原基として、第4咽頭嚢の同部からも憩室が生じて胸腺の形成に与るが、このほうは、すぐに退化してしまう(図5、右)。第3咽頭嚢の背側部からは下上皮小体が、第4咽頭嚢の同部からは上上皮小体が、それぞれ分化してくることを併せ記しておく。

さて、はじめに膨出した胸腺原基は、その後、腔を失って上皮性細胞塊となり、左右の原基は下方かつ正中線に向かって大きく移動していき(図6)、両側の原基が癒合して、胸腺の原形をつくり上げる。その際、左右の原基の癒合は、初めは表層部のみに起こるが、その後、さらに下降して成体に近い位置に達すると、それから組織分化が起こる。さらに、ここにリンパ球など間葉成分が入り込んできて、胸腺組織のすべてが揃うことになる(図8)。

II. 母児(おやこ)の間に血のつながりは ない

胎児は母親の子宮の中で、發育しながら一定期間(38週)を過ごしていき、外での生活が可能となった時点で出産(分娩)ということになる。その間、胎児は母親から栄養補給や酸素の供給を受け、また、いわゆる老廃物を排出しなければならぬわけだが、それらは胎盤 placenta において、また胎児から胎盤に連なる臍帯を通じて行なわれていることは、よく知られている

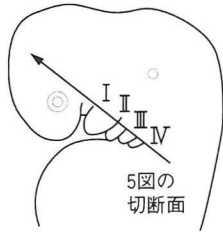


図4. 咽頭弓（鰓弓）の現われた胚

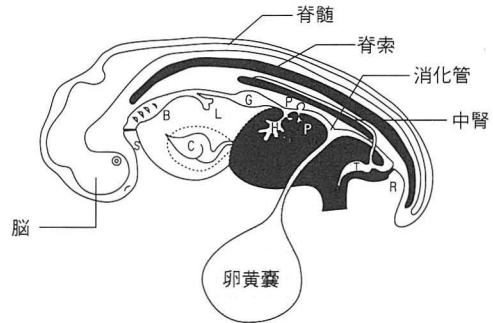


図3 脊椎動物体制の基本型

S: 口窩 B: 咽頭嚢 L: 肺芽 G: 胃 H: 肝芽
P: 臍芽 (腹側と背側) T: 尿膜 R: 肛門窩
C: 心臓

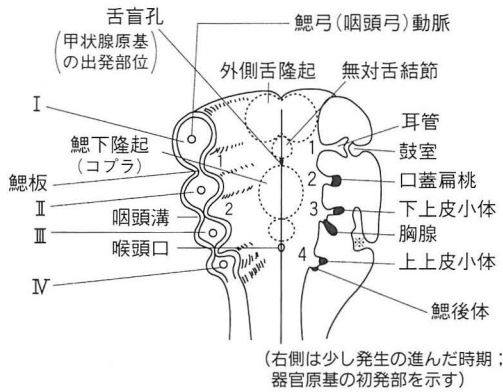


図5. 咽頭弓と咽頭腸

I ~ VI: 咽頭弓 (鰓弓) 1 ~ 4: 咽頭嚢 (鰓嚢)
※ 頸洞

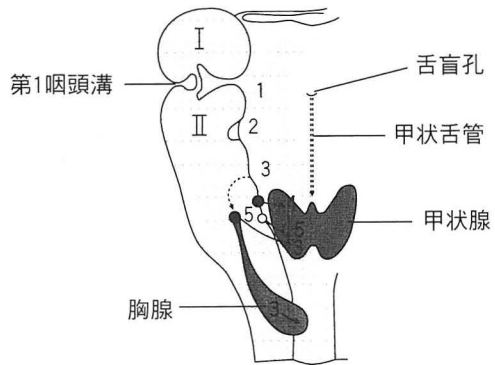


図6. 移動中の甲狀腺と胸腺 (原基)

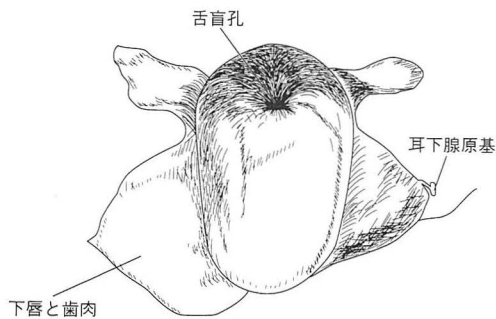


図7. 発達中の舌と甲狀舌管の出発部位

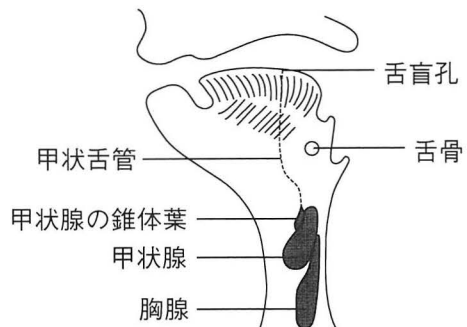


図8. 甲狀腺と胸腺の最終位置

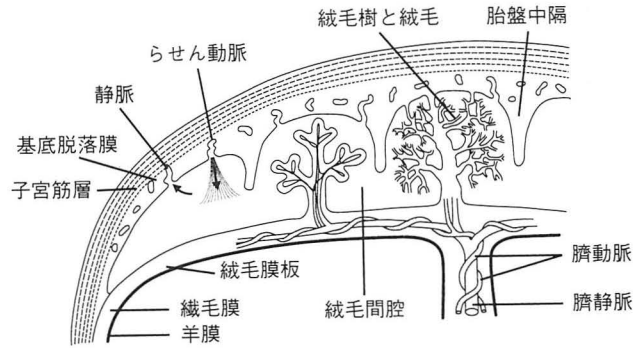


図9 完成した胎盤の構造（上が母体側，下が胎児側）
絨毛間腔は血液で充たされ，胎児側絨毛壁を隔障として，母児両血行は隔てられている

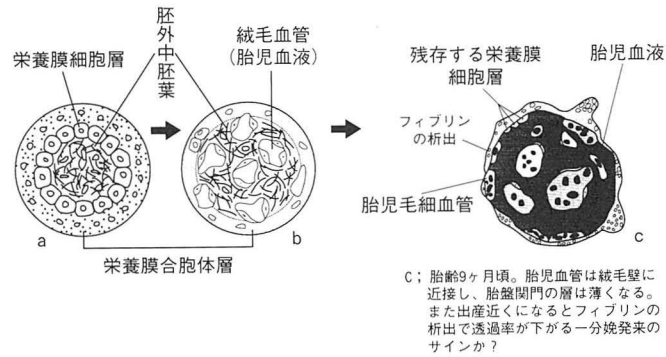


図10. 胎齢に伴う絨毛の構造の変化・横断面で示す

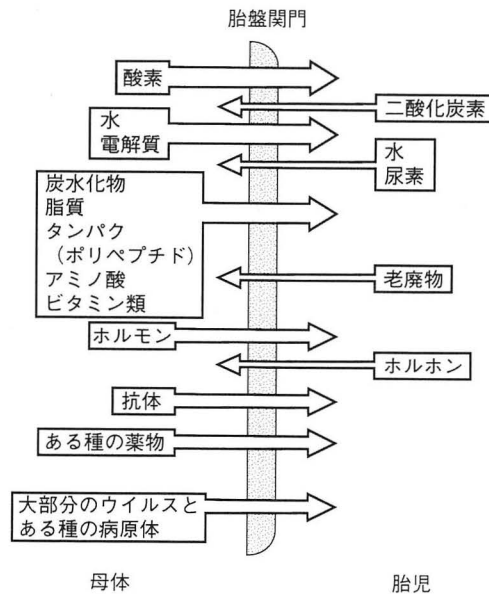


表1. 胎盤間門における母児間の交換・選択的透過

ところである。親子は、“血を分けたなか”と呼ばれたり、一方、“血のつながり”、“血が通う”などといった表現もあって、これは胎児が、母親の子宮内で育っている間、胎児血と母体血とは互に通い合っている、と考えられているせいかもしれないと思う。実際には、胎児血行と母体血行とは、絨毛を介して（後記）接しており、母体と胎児の血液の混合はもとより、母体血液内の全物質の移行ということもないわけである。この現象を、両血行は、**胎盤関門 placental barrier** の存在によって隔てられている、とするのである。つまり胎盤関門を通して、母体血と胎児血とは、上記のガス交換（その主役：胎児赤血球は母体側・動脈血から酸素を貰って動脈血となる、など）や栄養補給を行っているわけで、視点を変えれば、胎児は自分の血は、胎児自身で作っている、ということになる。以上のことを、少し詳しく図で見ていきたい。

図9は完成された胎盤を模式的に示しているが、上側が母体側、つまり胎盤母体部で子宮内膜からつくられた部分、そして下側が胎児側、つまり胎盤胎児部で、その主体は絨毛膜板から出ている絨毛 chorionic villi から成っていることが分かる。

絨毛はこの完成胎盤では、木の構造、絨毛樹（絨毛叢 cotyledon）を作って繁茂しており、母体側、子宮内膜・基底板からは胎盤中隔—妊娠4か月頃に発達してくる—が絨毛樹を仕切るように突出している。但し、これら中隔は絨毛膜板までは達しない。このようにして仕切られた絨毛叢が、その数20—25ほど形成されている。絨毛膜板と、子宮内膜・基底板（脱落膜として分娩時に剥離する層）との間で、大部分が絨毛によって占められている腔を、絨毛間腔というが、ここには母体側血液で充たされており、一方、絨毛内には絨毛血管（毛細血管）があって、胎児側血液を容れている。従って、胎児血行と母体血行とは、絨毛を隔障として接していることになり、前述のように、胎児血と母体血とは直接混じり合うことなく、前記の胎盤関門を挟んで交換（下記）が行われているのである。胎盤関門というのは、もともと機能的な意味合いで使われることばであるが、関門はまた、その構成を組織学的に（細胞・組織層として）捉え

ることもできる。

それは、図10でよく理解できよう。この図は絨毛の横断で、右のほうに、胎齢の進んだ時期を表している。妊娠前半期の絨毛では、外層（外壁）が栄養膜合体層 syncytiotrophoblast と栄養膜細胞層 cytotrophoblast の2層からなり、内側には絨毛の芯となる結合組織と、絨毛（胎児側）血管とが存在する（図の左）。この場合、胎児血液は、絨毛（毛細）血管の中を流れているわけだから、その血液は、血管壁をつくる内皮細胞、周りの結合組織、そして前記2層の栄養膜、これら4組織層を隔てて、絨毛間腔にある母体側血液と接し、ガス交換や栄養補給（物質の移行）が行われることになる。つまり胎盤関門を構成する組織層（隔障）は4層ということになる。

ところで、妊娠後半期になると、外から2層目の栄養膜細胞層が退化・消失していくのである。そうなると、関門を構成する組織層は一つ減じて3層となる（図の中）。さらに妊娠齢が進むと、絨毛血管が外側の栄養膜合体層に直接するようになり、関門となる組織層は2層に変わる（図の右）。このように、妊娠月の進行に伴って胎盤関門が、組織としては薄くなるわけで、このことは、機能上では、児母・血液間の透過・交換率が次第に上昇していくことを意味する。

では、その交換、或いは、透過とはどのようなものであろうか。その概略を表1に示すが、血液内の物質移行、乃至、透過はある程度限られており、この現象を選択的透過（性）と呼んでいる。また、この胎盤関門は、免疫学的な意味でも関門 immunological barrier を形成していることが知られている。

（註：栄養膜 trophoblast というのは、着床卵＝胚盤胞 blastocyst の腔を取り囲む、はじめ一層の細胞層（上皮）で、子宮内膜に侵食（埋没）しつつ、外側にもう一層・合体層を増やしていく（図11））

考察、むすび

胚における器官形成期には、その元になる原基細胞・組織は多かれ少なかれ移動して目的の組織・器官づくりに与るのだが—形態形成運動 morphogenetic movements—、前述の鰹性器官

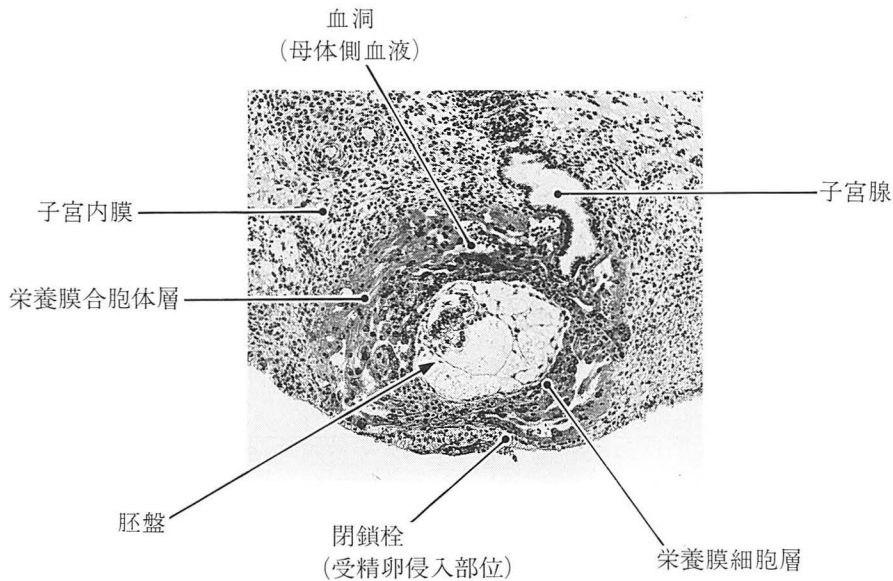


図11. 着床2週のヒト胚：
栄養膜の分化・(カーネギー標本)

の発生・分化の過程は、まさにその典型といえるだろう。また、鰓域の出現とその変貌は、成体からはその発生時のすがたを推し量ることは難しく、かたちや構造、延いては機能を、より正しく、且つ深く理解するためには、個体発生学的、進化発生学的視点に立った考察の重要性を、ここ鰓域は強く訴えている。

胎児と母体とを繋ぐ大事な器官・胎盤は、その発生過程を含めて、胎児側と母体側との接触・結合の態度が、有胎盤哺乳動物(真獣類 eutheria)の間でもかなり差がある。そしてこの結合の程度、様式がまた、哺乳類間の進化の、経て来た過程の重要な一面を物語っていることに気付かされるのである。胎盤関門を挟んでの母児間の結びつき、それははじめに述べた文学的表現とは違っているわけだが、遺伝学的には“血を分けたなか”であることに間違いはない。

文 献

- 1) Ballard, W. W.: Comparative anatomy and embryology. Ronald Press, New York, 1964.
- 2) Hamilton, W. J., Boyd, J. D., Mossman, H. W.: Human Embryology; Prenatal Development of Form and Function. 4th Ed., W. Heffer, Cambridge; Williams & Wilkins, Baltimore, 1972.
- 3) Ramsey, E. M., Harris, J. W. S.: Comparison of uteroplacental vasculature and circulation in the rhesus monkey and man. Carnegie Contr. Embryol, 38, 59—70, 1966.
- 4) Langebartel, D. A./太田義邦ほか・訳：図解・解剖学概説—ヒトの発生過程から解明する—。医歯薬出版、東京、1985。
- 5) Kahle, et al./越智淳三・訳：分冊・解剖学アトラスII。内臓、第4版。文光堂、東京、1995。
- 6) 藤本十四秋：哺乳類・ヒトの初期発生「岩波講座・現代生物科学、4 発生」。岩波書店、東京、227—263, 1975。
- 7) 藤本十四秋：個体発生と系統発生、「新医科学体系、1 A」。中山書店、東京、89—113, 1983。
- 8) 藤本十四秋、受島敦美：初期発生、「新医科学体系、4 A」。中山書店、東京、137—157, 1985。
- 9) 藤本十四秋、受島敦美：発生学、第4版。金芳堂、京都、1997。
- 10) 岡本直正・編著：臨床人体発生学—先天異常の理解のために。南江堂、東京、1983。

