

発生生物学 II

(5) 囊胚形成 (Gastrulation)

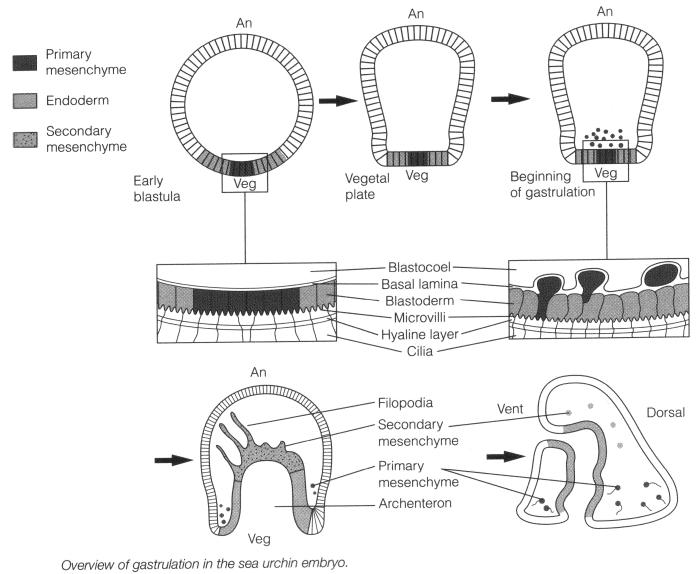
Gastrulation: 囊胚 (原腸胚) 形成は大きな細胞の動きを伴う細胞の再配置として起こる。胚の外部を外胚葉 (ectoderm) でおおい、内部に中胚葉 (mesoderm) と内胚葉 (endoderm) が分布するように。この様に3胚葉に分化すると同時に胚の軸決定も行われる形態形成の重要なステージである。

ウニの囊胚形成 (右上図)

胞胚の植物極板 (Vegetal plate) から第1次間充織が内部に抜け落ちる。次に植物極側から原腸 (archenterons) 陥入が始まる。

細胞分裂や成長もなしに、胞胚腔の中に直接窪み込んでいく。原腸が動物極側にのびてくると、第2次間充織が原腸先端部付近からこぼれ落ちる。

第1次間充織は仮足 (filopodia) や偽足 (pseudopodia) をのぼして、外胚葉を裏打ちする。第二次間充織は原腸細胞と一緒に動物局側の外胚葉に仮足をのぼし、付着して原腸を引き上げる。



Overview of gastrulation in the sea urchin embryo.

ショウジョウバエの囊胚形成 (右下図)

9回の核分裂後 Pole cells が形成され、残りの核の多くは表層へ移動する。そして、13回の核分裂後に細胞膜のしきりができ胞胚となる。すると、胚の下方で正中線に沿って前後にくぼんで溝ができる。中に落ち込んだ細胞層は、管状になってから分離し外胚葉を裏打ちするようにシート状になる。さらに、前方と後方から陥入が始まり体内でつながって、中腸を形成する。後方の陥入時に胚の体内に入った Pole cells は gonads に移動していく。

アフリカツメガエルの囊胚形成 (次頁右図)

灰色新月環に溝 (原口) が現れる。原口付近の中胚葉性細胞が内部に移動 (落ち込む)。この細胞はのびて壺状になっている。動物極側の細胞は急速の増殖し植物極側へ降りてくる。そして、原口に到達すると原口から内部に入り込んでいく。内部に入り込んだ細胞層 (中胚葉) が外部の外胚葉の裏打ちをする。胞胚腔 (分裂腔) へ巻き込まれていく細胞は、最初は原口の上部のみであるが、次第に原口の両側から、さらには植物極の卵黄の多い細胞も胞胚腔へ取り込まれていく。胞胚腔は次第に細胞に置き換わられ小さくなって消滅する。

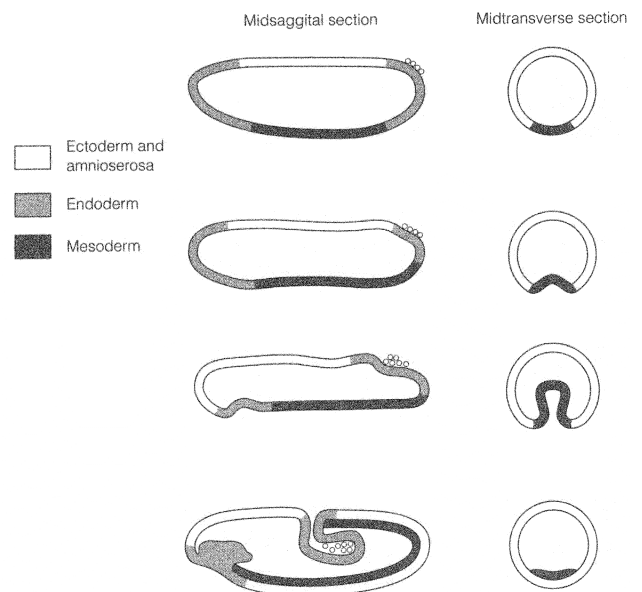


Fig. 2. Gastrulation in Drosophila.

動物極側のほぼ半分の細胞が中に入り込む。両生類の囊胚形成は被覆と陥入という二つの過程の組

み合わせである。

囊胚形成の細胞の動きはW. Vogt(1929)によって明らかにされた。彼は初期胞胚にいろいろな部分を生体染色し、後期胚での動きを追跡した。

ゼブラフィッシュの囊胚形成 (下図)
 胚盤葉が平たくなり広がっていき、卵黄を覆うような動きをし、途中で中に入り込む。中に巻き込みながら、かたや植物極側への伸張を続け卵黄を包んでしまう。

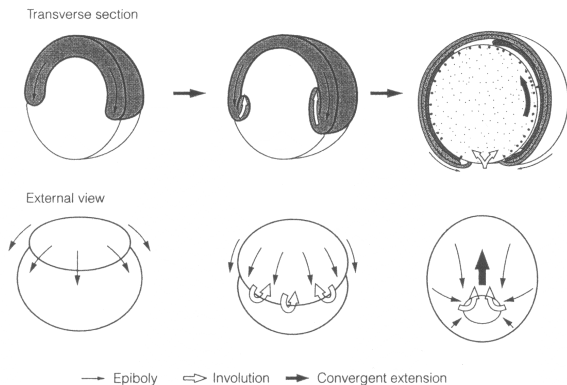


Fig. 2. Cell movements during gastrulation in the zebrafish.

ニワトリの囊胚形成 (右図)

直径2mmほど、細胞数約6万の胚盤葉が卵黄表面にある。胚盤葉上層(epiblast)と胚盤葉下層(hypoblast)の2層になっており、上層は外胚葉と中胚葉の細胞になり、下層は内胚葉になる。胚盤葉の後方から、原条(primitive streak、原口の細長く伸びたようなもの)が出現し、前方へと伸張していく。するとそこを通過して胚盤葉上層の細胞が中へと入っていき中胚葉を形成する。

囊胚形成のための細胞運動に関して

- 1) 細胞の形態変化(屈曲)。
- 2) 細胞の伸張。
- 3) 多層から一層へ並び換え。
- 4) 引っ張り寄せる運動(移動)。
- 5) 這い回る運動(移動)。

(次ページ図)

Holtfreter (1947) は、細胞表面の性質の変化が

この運動には決定的な役割を果たすとした。つまり、細胞の親和性が変わる。gastrulaの異なった場所の細胞を混合すると分離してしまう。つまりgastrulaの外層(外胚葉)と内層(中胚葉)からそれぞれ小さい組織を分離し、それらの細胞が塊を作るように培養すると、もとは外胚葉も中

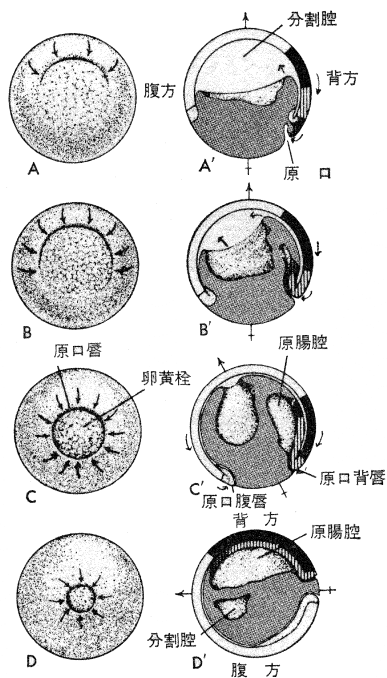


図3-4 両生類卵における胚葉の形成。(A-D)は原口側からみた外見図。(A'-D')は正中面での切片図。胚の回転は前後軸と、背腹方の方位におこる変化で示されている。矢印は形態形成のおこる方向を示す。(T. W. Torrey, *Morphogenesis of the Vertebrates* より, John Wiley and Sons, Inc. の好意による)

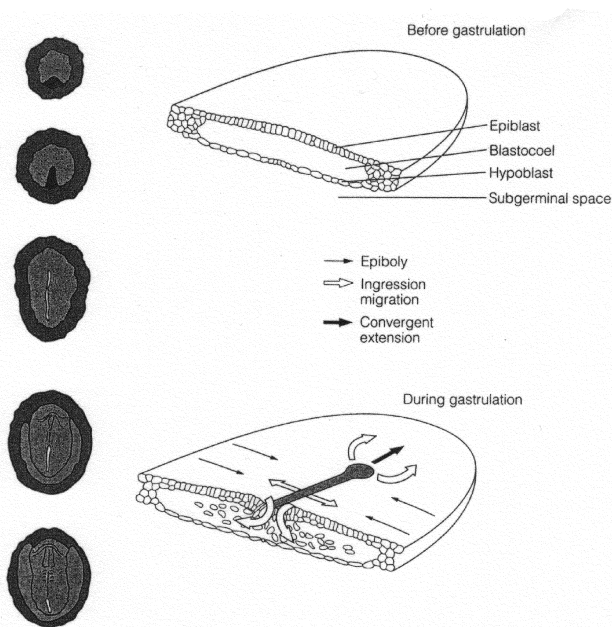


Fig. 3. Formation of the epiblast and hypoblast, and gastrulation in the chicken embryo.

胚葉も胚の外層の一部なのに、急速に分離し外胚葉性細胞は外部に、中胚葉性細胞は内部に集まった。このことから差次的組織親和性の概念を導いた。

差次的組織親和性：胚細胞の表面が分化に伴って変化し、互いの接着性と行動を変え、それぞれ相応する相手と場所を求めて移動するもの。この様な変化は被覆運動の際に始まり、原腸形成時の細胞の形態形成運動や場所的な再構成を行うための原動力を与えるものである。

Schaefer (1973)は *Rana pipiens* の胞胚と原腸胚の細胞浮游液をつくり、これらの細胞を電気泳動的な勾配の中においたら、原腸胚の細胞の方に表面荷電が高かった。原腸形成運動に関わる細胞は表面荷電が増加している。新しい分子が表面に作られるのか、新たに表面に露出してくるのか？・・・負の荷電を持った硫酸化ムコ多糖類の合成が増加。

Moscona (1960)は細胞外質の重要性を指摘した。細胞が運動するには細胞外質が必要。細胞外質の部域的な差が細胞移動の方向を決めたり。細胞運動の調節する要因であると考えられているが、まだ明らかでない。Johnson(1977)は、*Xenopus* と *Rana* で、胞胚期の細胞外質は極めて少ないが、原腸胚初期で、特に原腸形成運動を行う原口背唇部で著しい増加を示し、原腸胚後期になると胚のほとんど全ての部分の細胞間隙に多量の細胞外質がみられるようになることを報告。

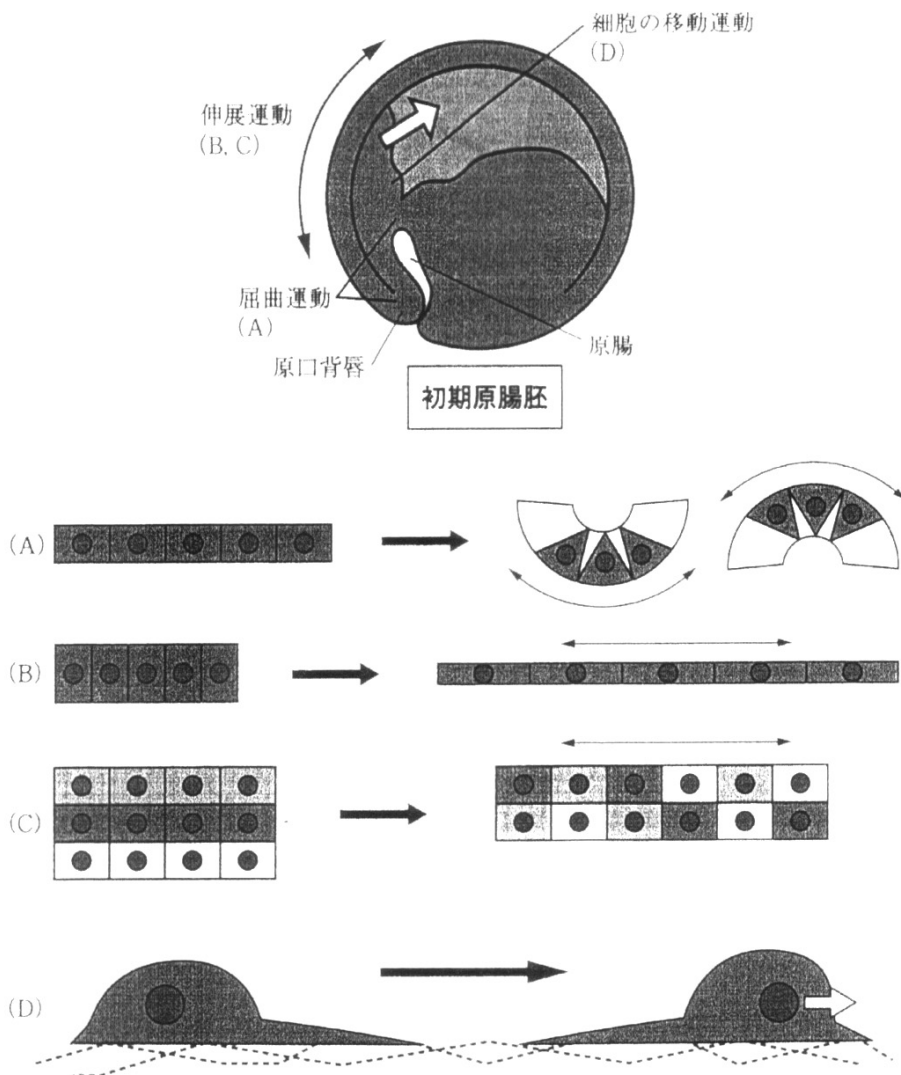


図 4・5 両生類の原腸胚形成に関与している基本的な形態形成運動