

卵割の種類

放射卵割、らせん卵割、二軸相称卵割、左右相称卵割

卵割によって生じた割球の配列パターンの特徴により卵割形式を分類する。

A) 放射卵(全)割 ナマコ、ウニ卵、ナメクジウオなど

対称軸は放射状にとれる。

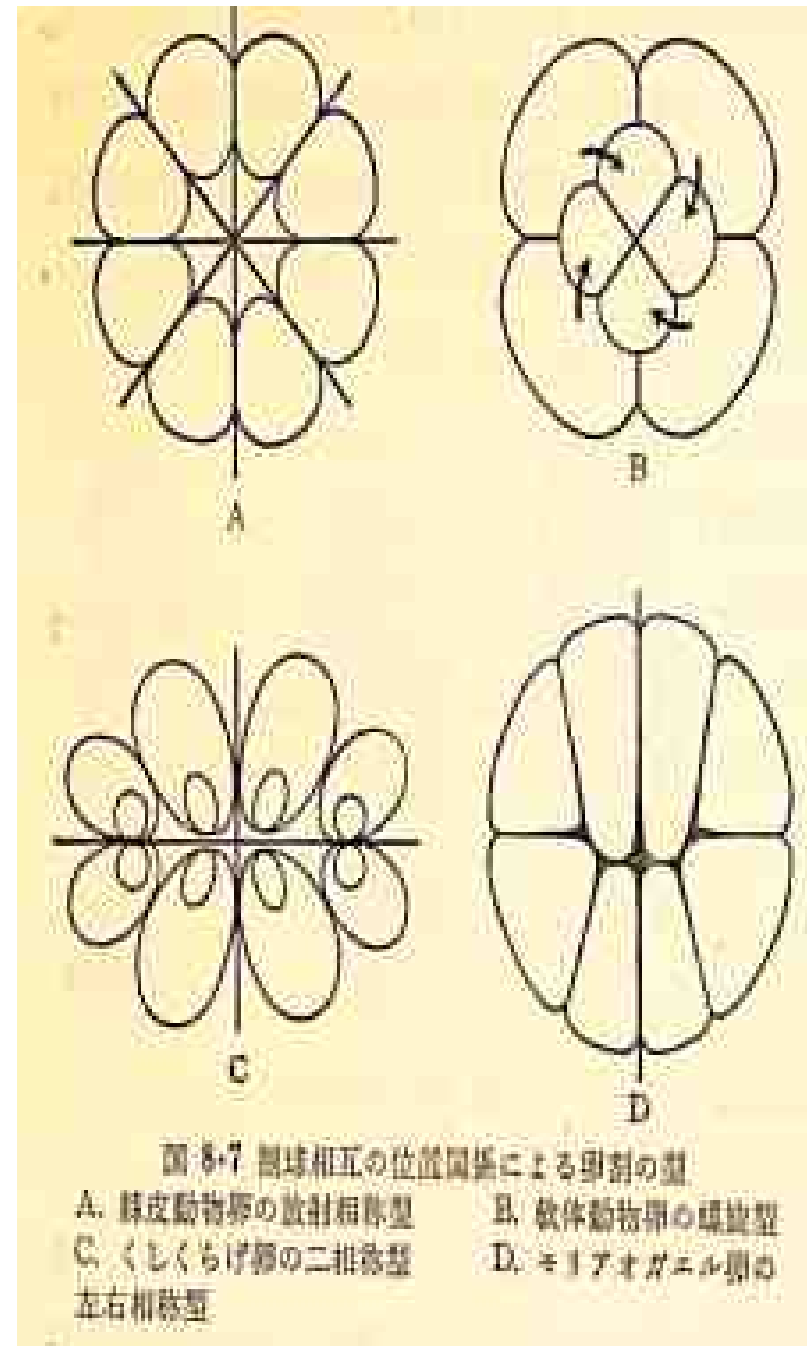
B) らせん卵(全)割 ゴカイ卵、モノアラガイ卵、ツノガイ卵 など

卵軸に対して分裂装置が一定の傾きを持って配向、傾きの方向は交互に変わる。

C) 二軸相称卵(全)割 クシクラゲ卵など
対称軸は2本とれるが、各々違った図形を作る。

D) 左右相称卵(全)割 カエル卵、ホヤ卵など
左右相称軸は、1本だけとれる。

これらはいずれも卵割のある時期での特徴から付けられた名称で、卵割期を通じて終始この形が維持されるわけではない。



らせん卵(全)割

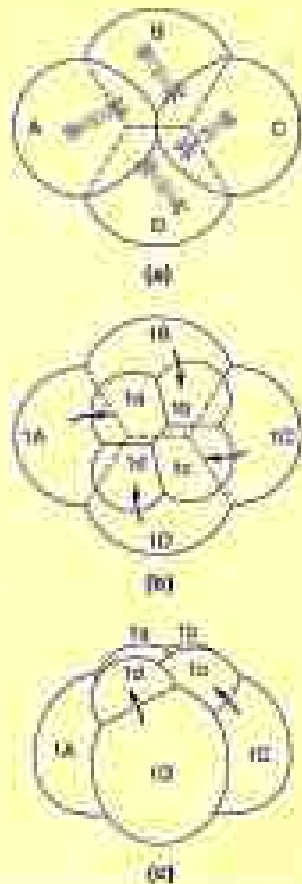


Figure 5.16. Spiral cleavage pattern in *Melina*. (a) 4-cell stage seen from the animal pole. The first four blastomeres, called macromeres because of their large size, are designated clockwise A, B, C, and D. Blastomeres B and D are located opposite each other and touch at the vegetal pole. In some species, one of these blastomeres is longer than the other and is then designated the D blastomere. Blastomeres A and C, also opposite each other, touch at the animal pole. Note the spiral arrangement of the mitotic spindles in preparation for the 16-cell cleavage. (b) 8-cell stage seen from the animal pole. Arrows connect each micromere with the macromere from which it is budded off. (c) Lateral view of the 8-cell stage.

(左)(a)4細胞期 : 動物極から見たもので、割球AとCは動物極側で接着しているが、割球BとDは植物極側で接着している。割球A~Dは、時計回りで命名される。

(下)

巻き貝であるモノアラガイの成体では、野生型は貝殻は右巻きである。突然変異の左巻きモノアラガイがいる。これらの初期胚の卵割は、それぞれ野生型は右巻き、左巻き貝殻の突然変異の卵割は、左巻きであった。これらの交配により得られる子貝は右巻きとなり、右巻きが優性であった。

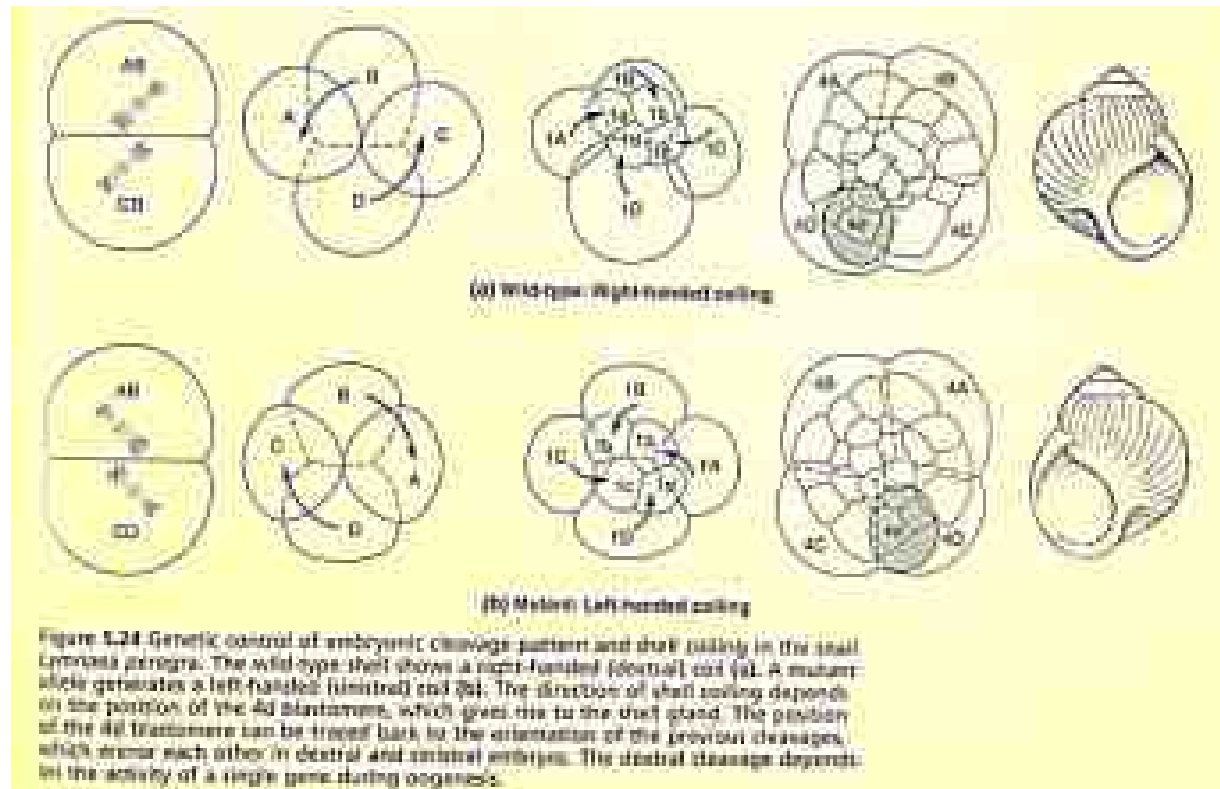


Figure 5.24. Genetic control of embryonic cleavage pattern and shell coiling in the snail *Lymnaea stagnalis*. The wild-type shell shows a right-handed (clockwise) coil (a). A mutant allele generates a left-handed (counterclockwise) coil (b). The direction of shell coiling depends on the position of the 4d blastomeres, which gives rise to the distal gland. The position of the 4d blastomeres can be traced back to the orientation of the previous cleavages, which draw each other in distal and animal embryos. The distal cleavage depends on the activity of a single gene during oogenesis.

哺乳類の初期発生 (rotational cleavage 回転卵割) (回転対称全割)

哺乳類卵の卵割は、ca. 12時間の細胞周期を持つ極めてゆっくりとしていて、非同調的で 2, 4, 8細胞期と規則的に卵割が進行するわけではない。第2卵割では、rotational cleavage (回転卵割) と記載されているが、2つの卵割面が子午線面と赤道面というように異なって起こる。8細胞期で、“compaction (緊密化)” の状態に入り、桑実胚(16細胞期)で割球の配置が、内側と外側に分かれる。32-64細胞期は初期胚盤胞期となり、栄養芽細胞と内部細胞塊に分化し、中空の胞胚腔が出来る。

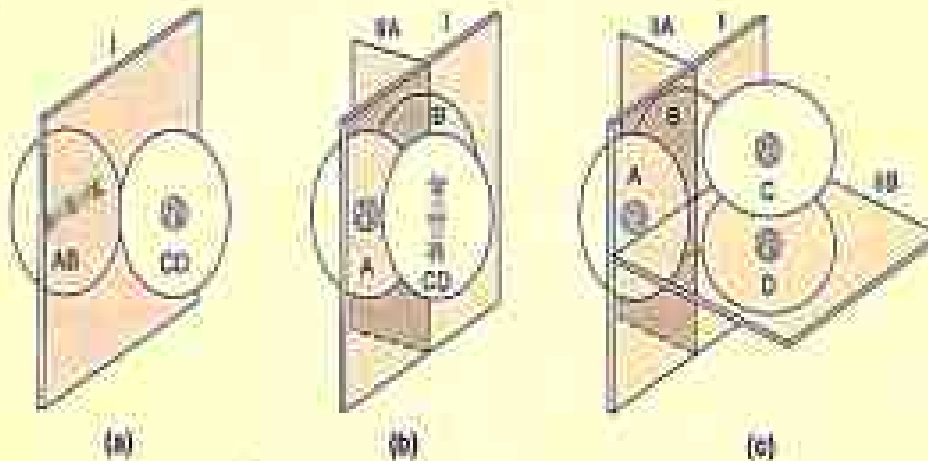


Figure 5.9 Rotational cleavage in mammals. (a) The first cleavage is on a meridional cleavage plane (I) passing through the animal-vegetal axis. The resulting two blastomeres are designated AB and CD. (b) The AB blastomere divides first, again on a meridional cleavage plane (IA). The CD blastomere, which lags behind, elongates parallel to the furrow between A and B. Its mitotic spindle is oriented parallel to the long axis of the cell. (c) The CD blastomere divides on a cleavage plane (II) that is perpendicular to both I and IA.

(a) Early 8-cell stage

(b) Morula (16 cells)

(c) Blastocyst (32-64 cells)

Figure 5.11 Compaction, cell junction formation, and cavitation in the mammalian embryo. (a) 8-cell stage before compaction. (b) At the morula stage, the embryo consists of 9 to 14 outside cells and 2 to 7 inside cells. The outside cells are connected by tight junctions to form a seal between the inside of the embryo and the external environment. The outside cells take up fluid and nutrients from the environment by endocytosis and give off fluid to the inside by exocytosis, causing cavitation (i.e., formation of the blastocoel). (c) The blastocyst consists of the inner cell mass (ICM), which gives rise to the embryo proper, and the trophoblast, which plays a role in hatching the embryo from the zona pellucida and in implantation in the uterus.

マウスの発生

マウス胚では、コンパクションは8細胞期に起こる。この段階を経て、密着した表面の細胞とこれらの細胞によって囲まれた胚内部の細胞とは明らかに異なる細胞分化を行う。外部に面した細胞からは胚盤胞の**栄養芽層**(trophoblast)あるいは**栄養外胚葉**(trophectoderm)が分化し、胚内部の細胞は分裂して**内部細胞塊**(inner cell mass, ICM)として将来のマウス本体の細胞となる。この内部細胞塊の胚盤胞内の位置が、将来の背側になり、反対側が腹側となる。つまり、内部細胞塊の位置により胚の背腹方向が決まる。

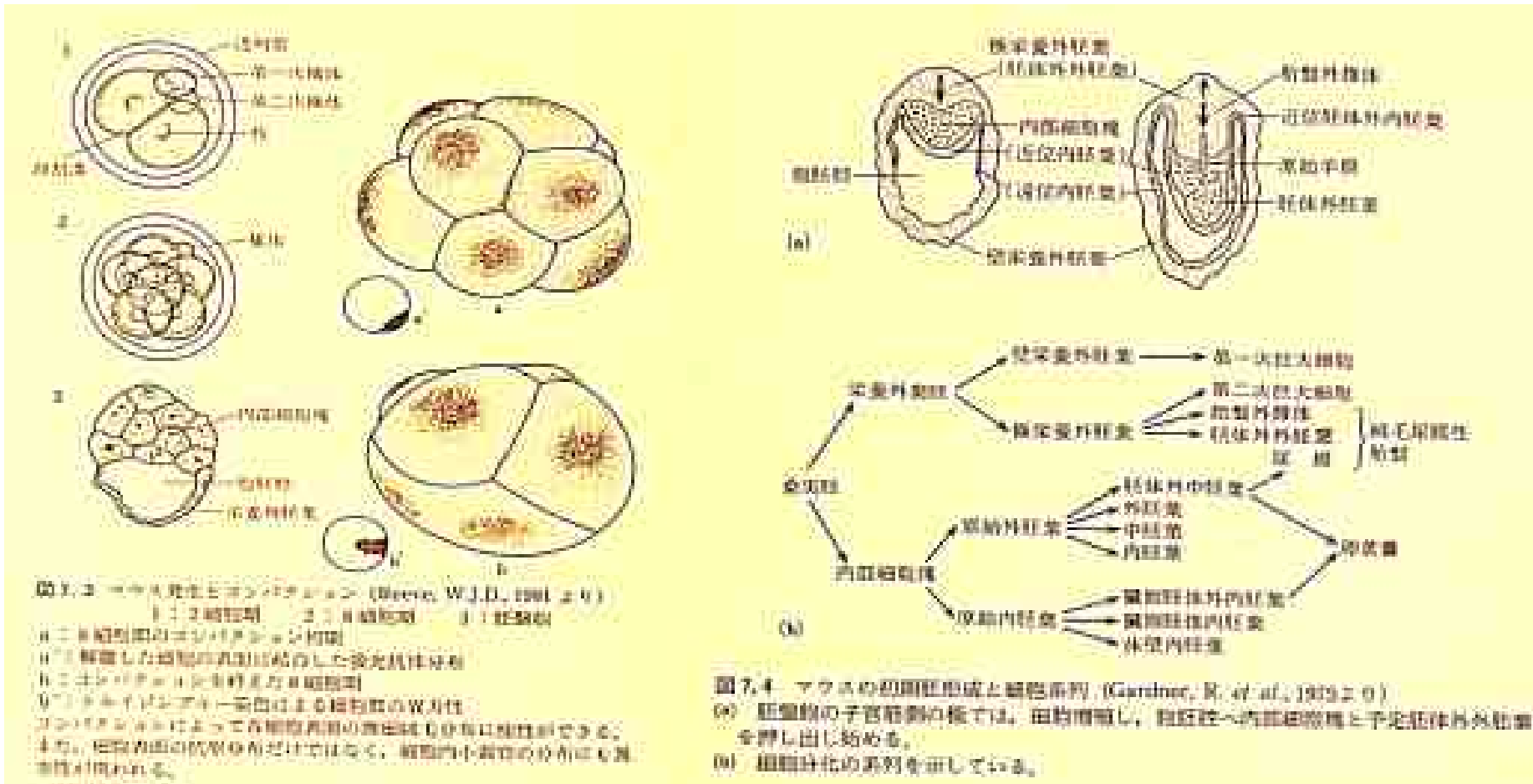


図 3.3 マウス発生とコンパクション (Beese, W.J.D., 1991 より)
 (a) 受精卵 (b) 8細胞期 (c) 胚盤胞
 (d) 内部細胞塊のコンパクション初期
 (e) 解離した細胞の再結合のした多光活性分布
 (f) コンパクションを伴った8細胞期
 (g) フォスホゲンチン-1遺伝子による細胞数のW分布
 コンパクションによって各細胞周囲の遺伝子分布は不均一性になる。また、内部細胞塊のW分布は不均一性だけでなく、胎盤内胚葉の分布にも異質性が現れる。

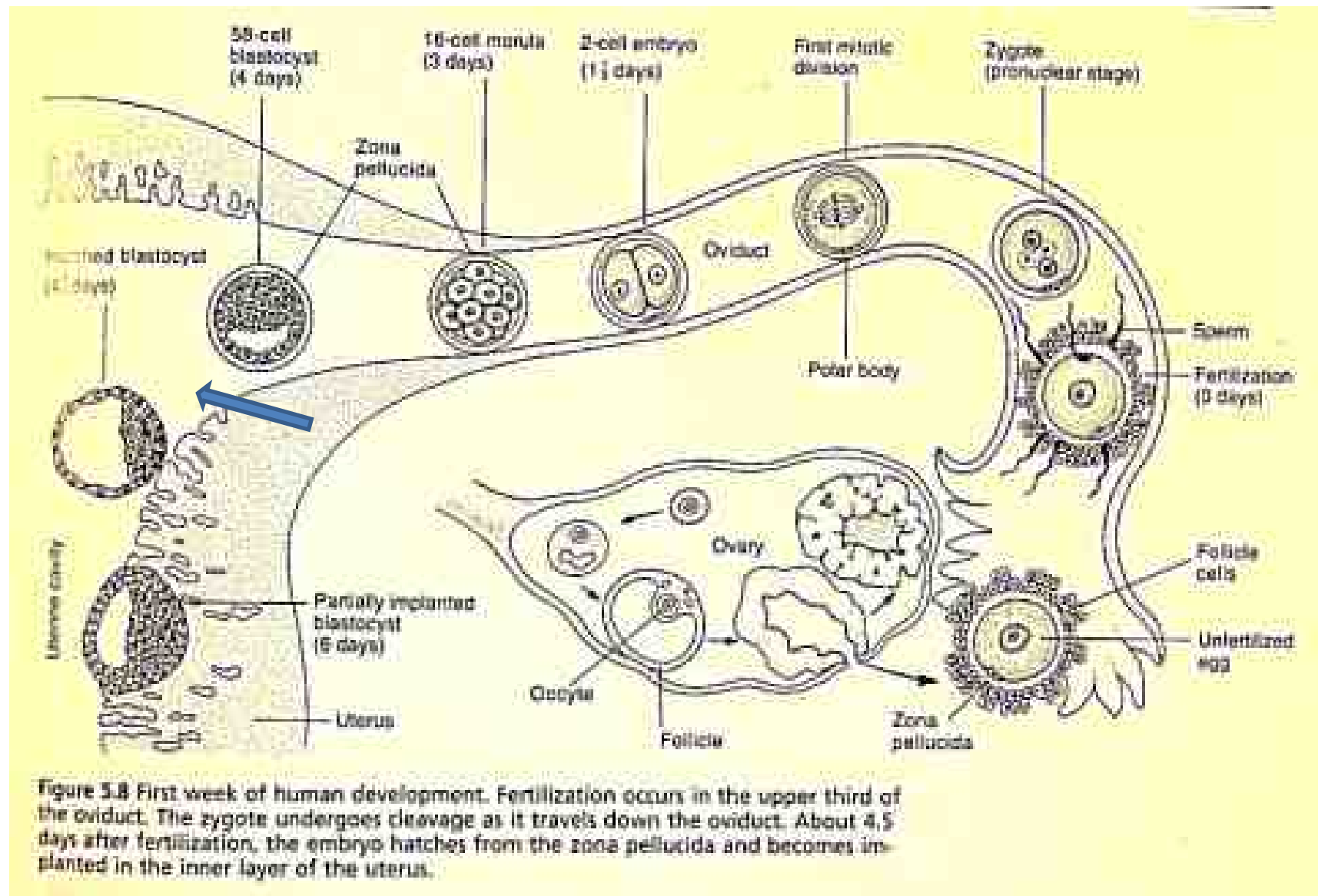
図 3.4 マウスの胚盤胞形成と細胞系列 (Gardner, R. et al., 1993 より)
 (a) 胚盤胞の子宮腔側の極では、胎毛胚性胎盤、胎盤外胚葉と胎盤内胚葉を押し出し始める。
 (b) 細胞分化の系列を示している。

rotational cleavage 回転卵割

rotational cleavage という変わった様式の卵割を行う哺乳類では、この様式の卵割が栄養を胚に供給するための**胎盤の形成の始まり**となる。

卵割は受精卵が多細胞構造へと変わるための過程であり、種の進化の過程を反映してその様式も多様である。卵割は、核分裂と細胞質分裂が協動的に行われねばならない。その結果として、卵は分割されて、種々の細胞領域が作られる。この卵割期中に、体細胞の核と細胞質の比率が元に戻り、発生的に重要な情報が種々の細胞の領域に区分される。

ヒトの発生 (第1週)



卵割の様式の多様性の理由

卵細胞中に卵黄物質がどのくらい含まれているか、またその分布に偏りがあるかどうかによって、**割溝(卵割の分裂進行面)の進行の遅速**がきまる。

卵黄量は割溝の進行を規定する

割溝が進む早さは、卵細胞質にある卵黄の量によって決まり、卵黄に富むほど遅くなる。卵黄の卵内分布が一様ならば、くびれ込みは一様の早さで進行するが、分布に偏りがあればその部分で進行は遅くなるか或いは停止することもある。

ナマコ卵などの、卵黄がほとんどないか、あっても極わずかで卵内に一様に分布していれば、割溝は卵細胞を横断して個々の割球は分離することから**全割(holoblastic cleavage)**と呼ぶ。

やや多量の卵黄を持つ場合には、卵黄が卵の一端に偏っていることが多く、割溝は卵細胞を完全に横断せず、途中でゆっくりしているうちに次の卵割が始まったりするカエル卵等や、割溝がひょうめんてひび割れのようになったりするニワトリ卵の卵割を**部分割(meroblastic cleavage)**という。 トリのように極端な場合には**盤割(discoidal cleavage)**と呼ぶこともある。

- a) 無横卵のナマコ卵は全割かつ等割
- b) 端黄卵のカエル卵、最終的には全割
- c) ニワトリ卵、卵割は胚盤に局限

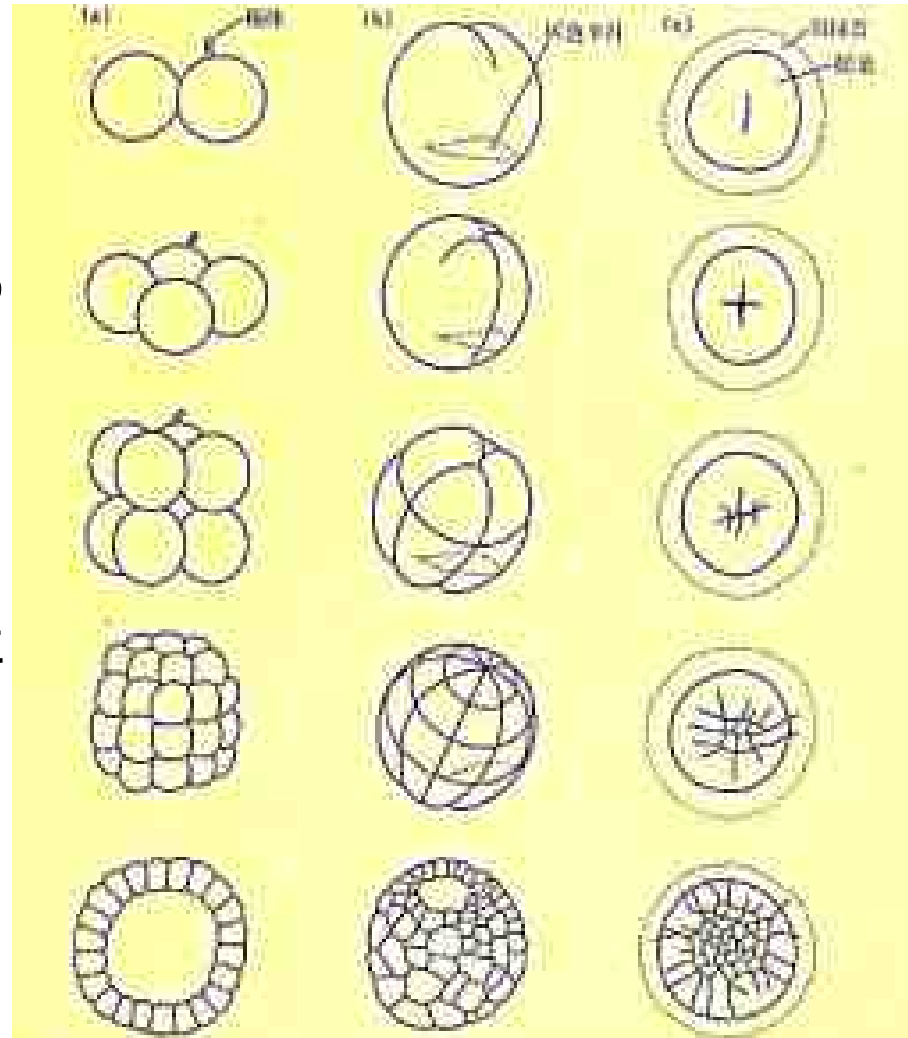
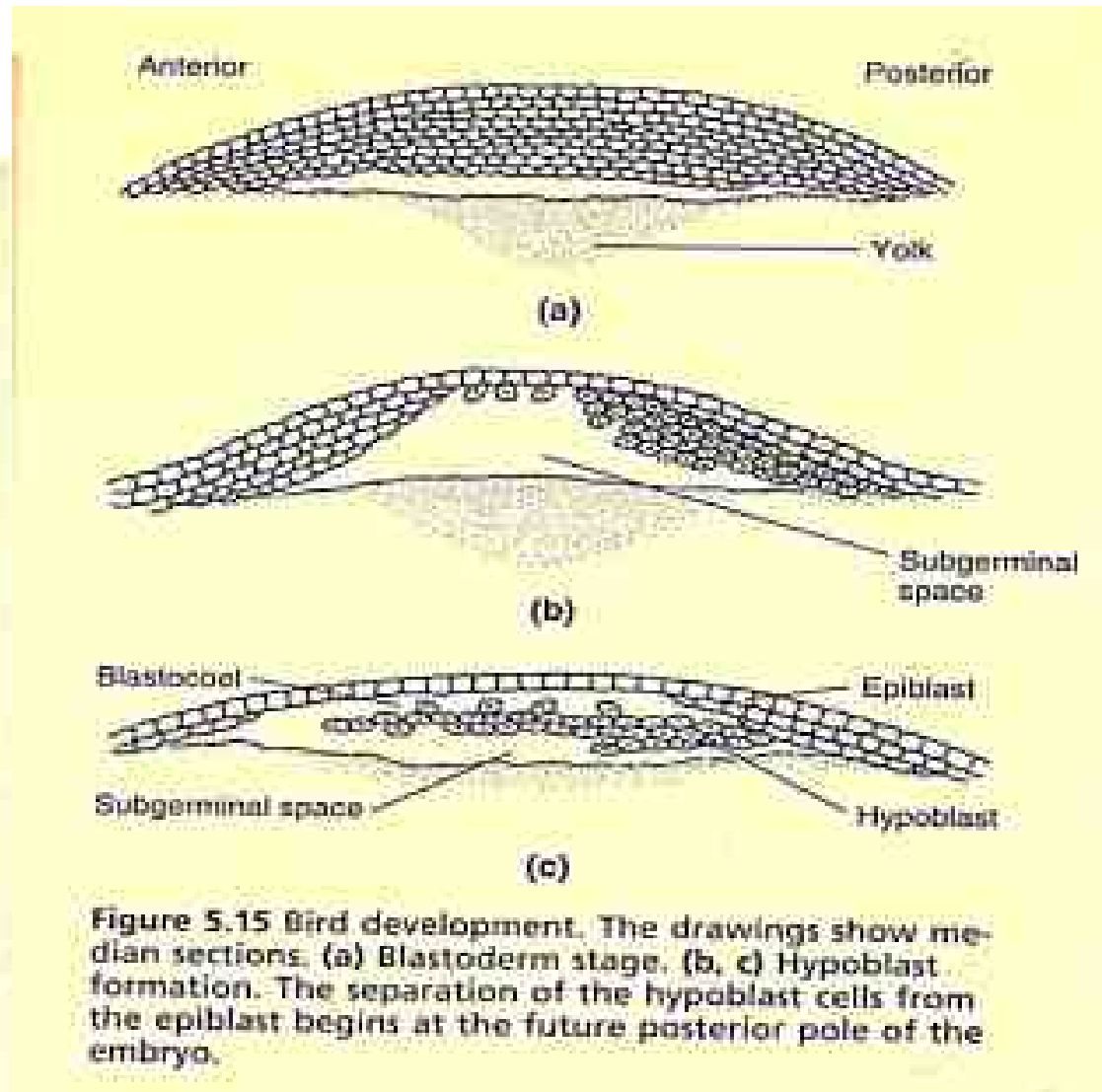
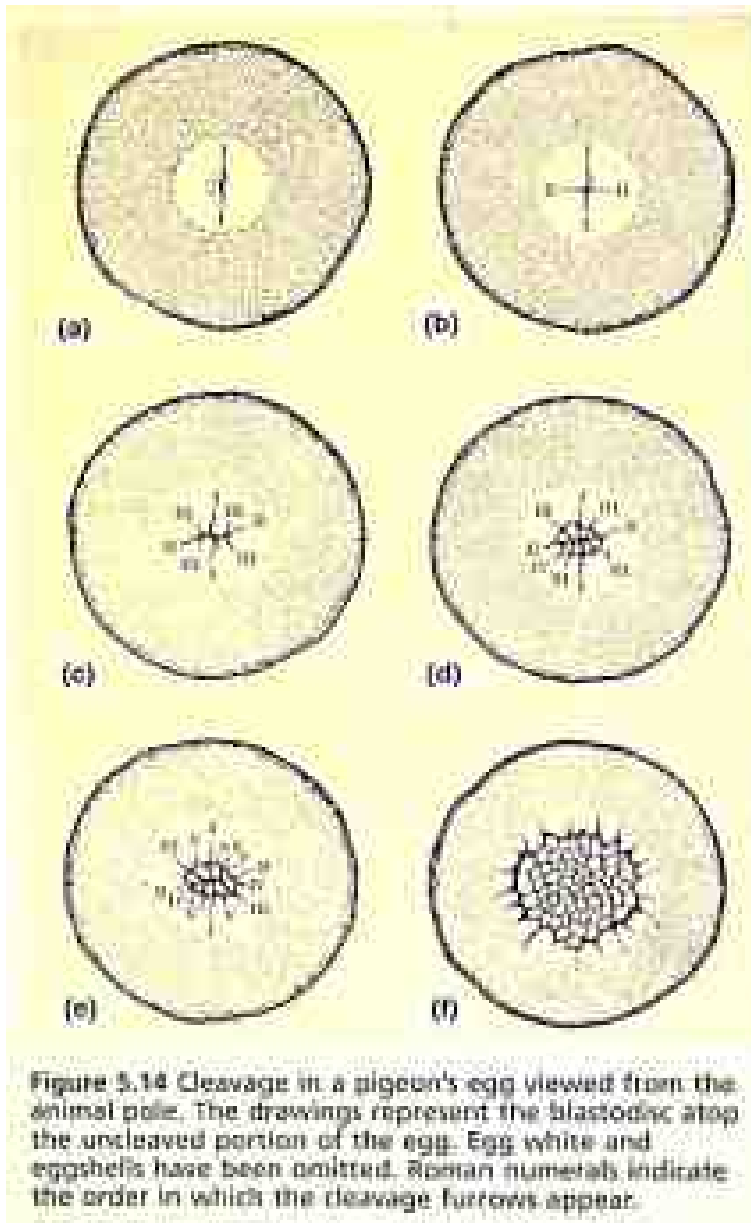


図4-3 卵中の卵黄量によって、卵割の進捗と出来上りの細胞の形は異なる。a) ナマコ卵は無横卵(卵黄がほとんどない)であるので、全割である。b) カエル卵は端黄卵(卵黄が卵の一端に偏って分布する)であるので、割溝が卵黄に富む部分に達すると、進行がきわめて遅くなり、全割を横断しないうちに次の分割の割溝が入り始める。しかし、卵黄はかかっても結局全割となる。c) ニワトリ卵では卵黄の富みがかかると多く、卵割は盤割と呼ばれる小さい円盤状部分に局限されている。卵割はやはり白くはるみる。薄皮層と呼ばれる卵の部分を介して胚黄層につながる。胚黄は卵を横断することはない。若鶏からみるとひび割れのようにみえる。しかし、卵割で胚盤の中心に胚盤のどじろ細胞も出現してくるようになる。

盤割

盤割は、魚類、爬虫類、鳥類に特徴的なもの。卵母細胞の大部分を卵黄が占めているため、卵割は卵の動物極の胚盤(blastodisc)【卵黄の上方に位置する卵黄のない小さな盤状の細胞質】でのみ起こる。卵割は卵黄に富む細胞質にまで広がることができないため、卵割期の初期では、細胞はその根元でつながった状態である。1層の胚盤葉(blastoderm)が形成されると水平方向の分裂が起こり、3～4層の細胞に変わる。胚盤葉と卵黄の間には空間があり、これは胚下腔(sub-germinal cavity)と呼ばれる。このじきには、胚盤には2つの異なる領域が区別できる。一つは明域(area pellucida)で、これは胚下腔の上の細胞で構成される。他は暗域(area opaca)であり、胚盤及び卵黄の縁の、暗い色の細胞で構成されている。ニワトリ卵が放卵されるころには、胚盤葉は約60,000の細胞を含む。これらの細胞のあるものは胚下腔へ移動し、第2の層を作る。こうして、放卵後まもなく、ニワトリの卵は2層の細胞を持つようになる。一つは上方の胚盤葉上層(epiblast)であり、もう一つは下方の胚盤葉下層(hypoblast)である。これらの間には胞胚腔(blastocoel)がある。

盤割 (下)ハト胚の卵割



(上) (a) 胚盤葉期胚 (b,c) 胚盤葉下層 hypoblast 形成: 胚盤葉上層 epiblast から hypoblast の分離が、胚の後端から始まる。blastodermal cells 胚盤葉細胞の表面側の細胞の下層にある(内側の)細胞が hypoblast として分離してくる。

表割 (superficial cleavage)

昆虫では、受精卵の融合核は卵の内部にあって、短期間に核分裂を繰り返し、シンシチウム (syncytium 多核体) の状態になる。

ショウジョウバエでは、産卵後8分に1回、8回分裂して出来た256個のエネルギード (核単位) (energid) (卵黄の間隙にある少量に原形質に覆われた分裂核の呼び名) は卵の周縁原形質に向かって移動し、その後も分裂を続ける。

産卵後2時間過ぎ (核分裂10回)、512エネルギードの時期に、たまたま卵後方の極顆粒 (polar granules) を含む細胞質を取り込み細胞膜の仕切りをつかった大型の細胞が生殖系列の極細胞 (pole cells) となる。産卵後5時間過ぎに、他の表層部域にも細胞膜に仕切られた細胞層ができ、胞胚葉期 (細胞性胚盤葉 cellular blastoderm) とよばれる。その後、胞胚葉の細胞は卵表面に一様に分布するのではなく、腹側部域の細胞は互いに密接して丈が高く厚い上皮を形成する。この部域を胚 (葉) 原基 (germ anlagen) と呼び、この部分から前方並びに後方に胚の分化が進み将来の胚が形成される。

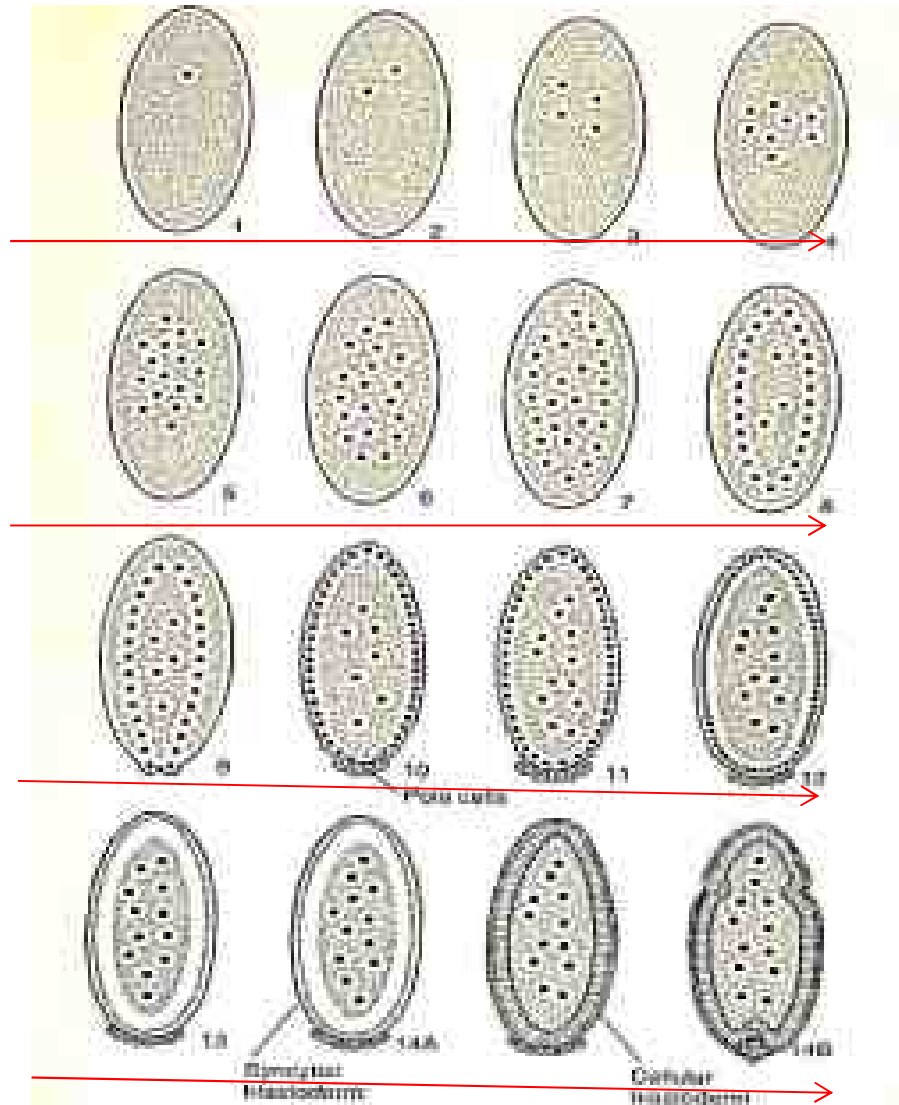


Figure 5.16 Superficial cleavage of the *Drosophila* embryo. In each diagram, the anterior pole is at the top. The number at the bottom of each diagram indicates the nuclear cycle. A cycle begins with the start of interphase and ends with the conclusion of M phase. Cycle 1 extends from fertilization through the first interphase and the first mitosis. All embryos are shown during interphase. The pole cells are pinched off during cycle 10. The blastoderm is cellularized during cycle 14, which also marks the onset of gastrulation (148).

胞 胚 (blastula)

(9-1)

胞胚

卵割が繰り返されて胚はやがて**胞状の構造**をとって、一つの腔所を取り囲むようになる。この時期の胚を胞胚とよび、内部の腔所を卵割腔という。環形動物や軟体動物などの**無腔胞胚(中実胞胚)**のような、やや形が崩れて腔所が明瞭に認めにくいものや、表割の昆虫では**周縁胞胚(囲胞胚)**、鳥類では**盤状胞胚**という腔所のない形をとるが、**大部分の動物は基本的には有腔胞胚(中空胞胚)の形をとる。**

- ・ 動物発生学的には、胞胚期は一つの臨界的な時期である。細胞の単なる集合であったものから、細胞同士で情報交換の仕組みを持ち始め、有機的集団としての組織を形作るのがこの時期である。
- ・ 遺伝子発現という点から見ると、**これまで卵細胞のなかに既にRNAの形で蓄えられていた母系mRNAによる発育から、精核と卵核が融合した胚自身の核が自ら活動して生み出した情報による発生へと転換する時期**に当たる。

胞胚期は、卵が『胚』になる時期といえる。

胞胚 blastula

卵割が繰り返えされて胚はやがて**胞状の構造**をとって、**一つの腔所を取り囲む**ようになる。この時期の胚を**胞胚**とよび、内部の腔所を**卵割腔**という。環形動物や軟体動物などの**中実胞胚**のような、やや形が崩れて腔所が明瞭に認めにくいものや、表割の昆虫では**囲胞胚**という腔所のない形をとるが、大部分の動物は基本的には**中空胞胚**の形をとる。

- 動物発生学的には、胞胚期は一つの臨界的な時期である。細胞の単なる集合であったものから、細胞同士で情報交換の仕組みを持ち始め、有機的集団としての組織を形作るのがこの時期である。
- 遺伝子発現という点から見ると、これまで卵細胞のなかに既にRNAの形で蓄えられていた母系mRNAによる発育から、精核と卵核が融合した胚自身の核が自ら活動して生み出した情報による発育へと転換する時期に当たる。

つまり、胞胚期は卵が胚になる時期といえる。

原索動物から哺乳動物までの卵割様式と胞胚の形に関する系統的比較

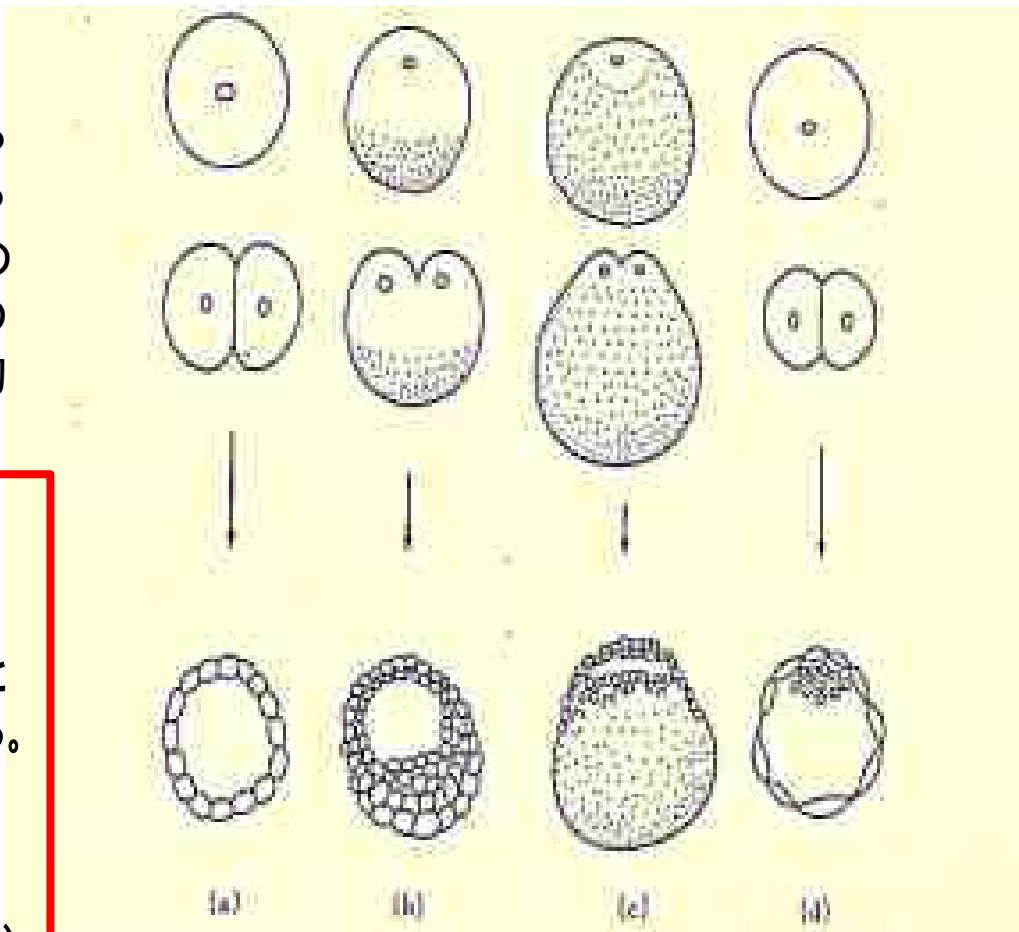
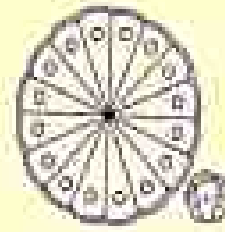


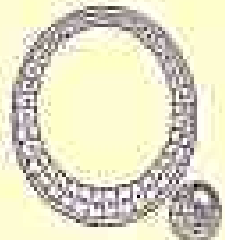
図4-7 系統的に原索動物から哺乳動物まで卵割様式と胞胚の形を比較した。(a)ナメタジウオ、(b)ウツリ、(c)ウツリ、(d)ウツリ、目尻の星が多くなるにつれて、胚は卵の一端に局限して進行することがわかる。また、ウツリの例にみるように、二次的に胚首を失った哺乳動物の卵では胚首は全無。かつ等割となるが、胞胚の形は多数の胚首をとどめており、決してナメタジウオの胞胚に対応させることはできない

胞胚型

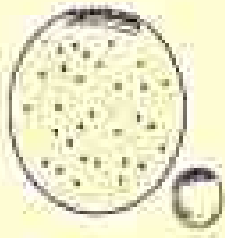
胞胚(blastula)には、内部に割球によって囲まれた1つの腔所として**卵割腔(segmentation cavity)**がある。この卵割腔は卵割の進行につれて発達するので、胚全体としては1層の細胞壁で囲まれた中空の球状体になる(**coeloblastula(有)腔胞胚, 中空胞胚**)。割球は最初球形であるが、割腔が広がり、それを囲む各級相互の接触並びに結合が、密になるに従って立方体に近い細胞の層が出来る。このように**上皮細胞様の表面になる過程を胞胚形成(blastulation)**という。胞胚壁は胞胚葉と呼ばれ、無脊椎動物では単層の細胞からなり、脊椎動物では多層の細胞から出来ている。卵割腔は**胞胚腔(blastocoel)**とよばれ、大部分の等黄卵ないし端黄卵にはこのような広い胞胚腔が作られる。一般に卵黄の量が多いものほど植物極側の細胞壁が卵黄を多く含んで厚くなり、それに応じて胞胚腔は動物極側にでき、また、相対的に、狭く扁平になる傾向がある。多黄卵である調類の場合はその極端な場合では**盤(状)胞胚(discoblastula, 狭腔胞胚)**と呼ばれる。中央部分に卵黄が多い昆虫などの場合は、胞胚期の前に核分裂を繰り返す、その核が卵周縁に移動して胞胚葉を形作る(**periblastula周(縁)胞胚**)。また、哺乳類の胚盤胞(**blastocyst**)と呼ばれる時期は、ほぼ胞胚期に当たる。一般に、卵割が進み細胞数は増加しても胚全体としては成長は起こっていない。



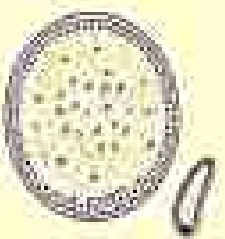
無腔胞胚 (teloblastula)
胞胚腔がほとんど無いか、あるいは全くない胞胚。胞胚壁にあたる胞胚葉が1層の厚みであるものと厚さが1層でないものと、すなわち等黄卵胞胚(十文字アラゲの1種・セルナリアなど)および不等黄卵胞胚(前翅類のゾグアムゼイ、多毛類ゾグアムゼイ)に分けられる。卵黄量が多い大型卵は内腔葉になる。



有腔胞胚 (coeloblastula)
内部に比較的広い胞胚腔がある胞胚。胞胚腔を囲む胞胚葉は無脊椎動物では単層の細胞からなり、脊椎動物では多層の細胞からなる。ケネヤメアジウモのように厚みの増減を伴うものでは一般に広い胞胚腔が出来る。胞胚葉がほぼ1層の厚さになる。等黄卵胞胚(ケニ、オメガジウモなど)と、これに比して一般に植物極側の壁が厚くなり、胞胚腔が偏る不等黄卵胞胚(中程度の卵黄量をもつ中黄卵の両生類・硬骨魚類・両口類など)に分けられる。



盤状胞胚 (discoblastula)
狭腔胞胚ともいふ。植物に多量の卵黄を不均等に含む卵黄卵では、卵黄が動物極にあって増殖するため、胚を形成する胚盤の下縁に狭い胚下腔(胚腔)をつくる。魚類・両生類・鳥類など盤状卵はこのような盤状胞胚になる。

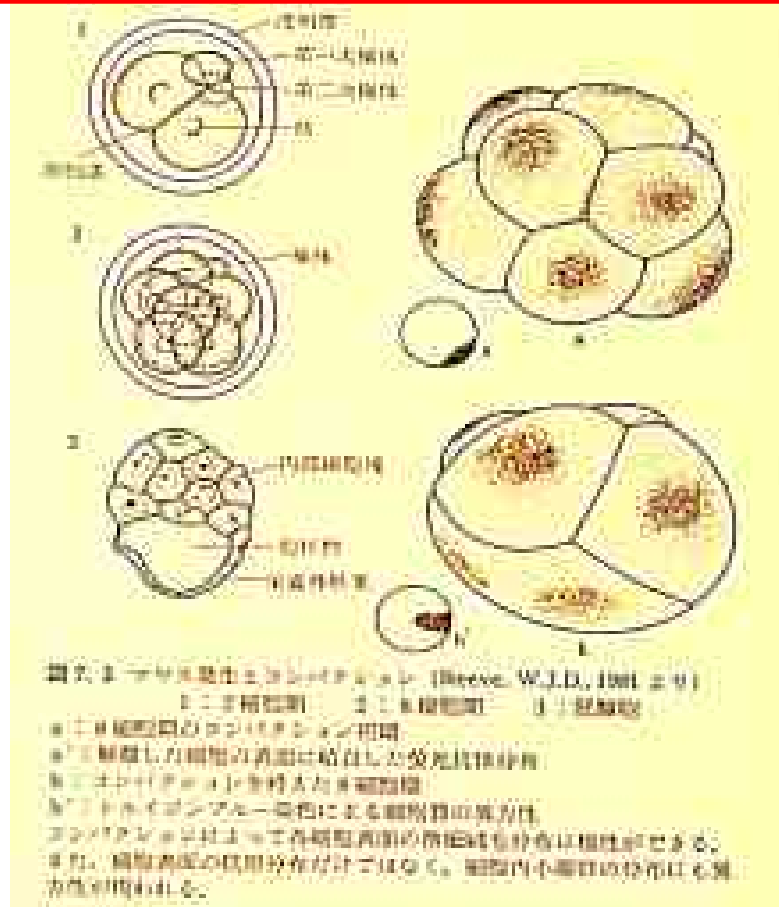


周縁胞胚 (periblastula)
中央部分に卵黄が多い心真卵では卵黄増量分の卵割(大割)が行われる。しかも、表面の細胞は内部の卵黄増との間に最初は増殖がなく、やがて細胞壁によって仕切りができ1層の細胞壁が形成され胞胚(胞胚葉 blastoderm)になる。早期卵や昆虫類では中央部分の卵黄増は分かれず、卵黄増の間に卵割を繰り返す。増えた核は卵の周縁部位置に移動し、配列する。その後、細胞壁によって仕切られた細胞層(胚腔葉または胚盤葉)ができる。

図1.2 各種胞胚

マウスの発生

マウス胚では、**コンパクションは8細胞期に起こる**。この段階を経て、密着した表面の細胞とこれらの細胞によって囲まれた胚内部の細胞とは明らかに異なる細胞分化を行う。外部に面した細胞からは胚盤胞の**栄養外胚葉**(trophectoderm)が分化し、胚内部の細胞は分裂して**内部細胞塊**(inner cell mass, ICM)として将来のマウス本体の細胞となる。(この内部細胞塊の胚盤胞内の位置が、将来の背側になり、反対側が腹側となる。つまり、内部細胞塊の位置により胚の背腹方向が決まる。)



マウス16細胞期の胚から解離した細胞は、各細胞表面のコンカナバリンA結合部位や種特異性抗原の分布の違いにより2グループに分けられるが、これは外部と内部の細胞に相当する。コンパクション後、胚の外側に面した細胞表面に、コンカナバリンA結合部位や微細絨毛が密生する極性が生まれ、内部の細胞では、表面に一様に結合部位が分布し、微細絨毛もまばらである。

胚内部のICMになる小型細胞は極性を持たないが、実験的に胚表面に位置を移すと表面に極性が現れ栄養外胚葉への分化能が生まれる。

胞胚期 (まとめ)

胞胚期は、その後の原腸形成(形態形成)の準備期であり、後期には細胞の移動や形態形成運動が起こり始める。(多くの場合、胞胚腔は原腸及び体腔の形成に伴って縮小または消滅してゆく部分である。)

胚の極性は、動植物極に従って細胞構築に現れるが、個々の細胞にも極性がある。胞胚形成は、個々の胞胚細胞において極性が生まれる過程でもある。連続して起きた卵割によって細胞質は区画化され、各割球の細胞質は質量ともに差を生じ、更に卵割腔を生じることによって胚体内と外の環境の差を生じ、これらが細胞分化の出発点となる。

胚の極性

() 胚細胞核の等価性

() 卵細胞質の部域差

極性と重力

() 胚細胞核の等価性

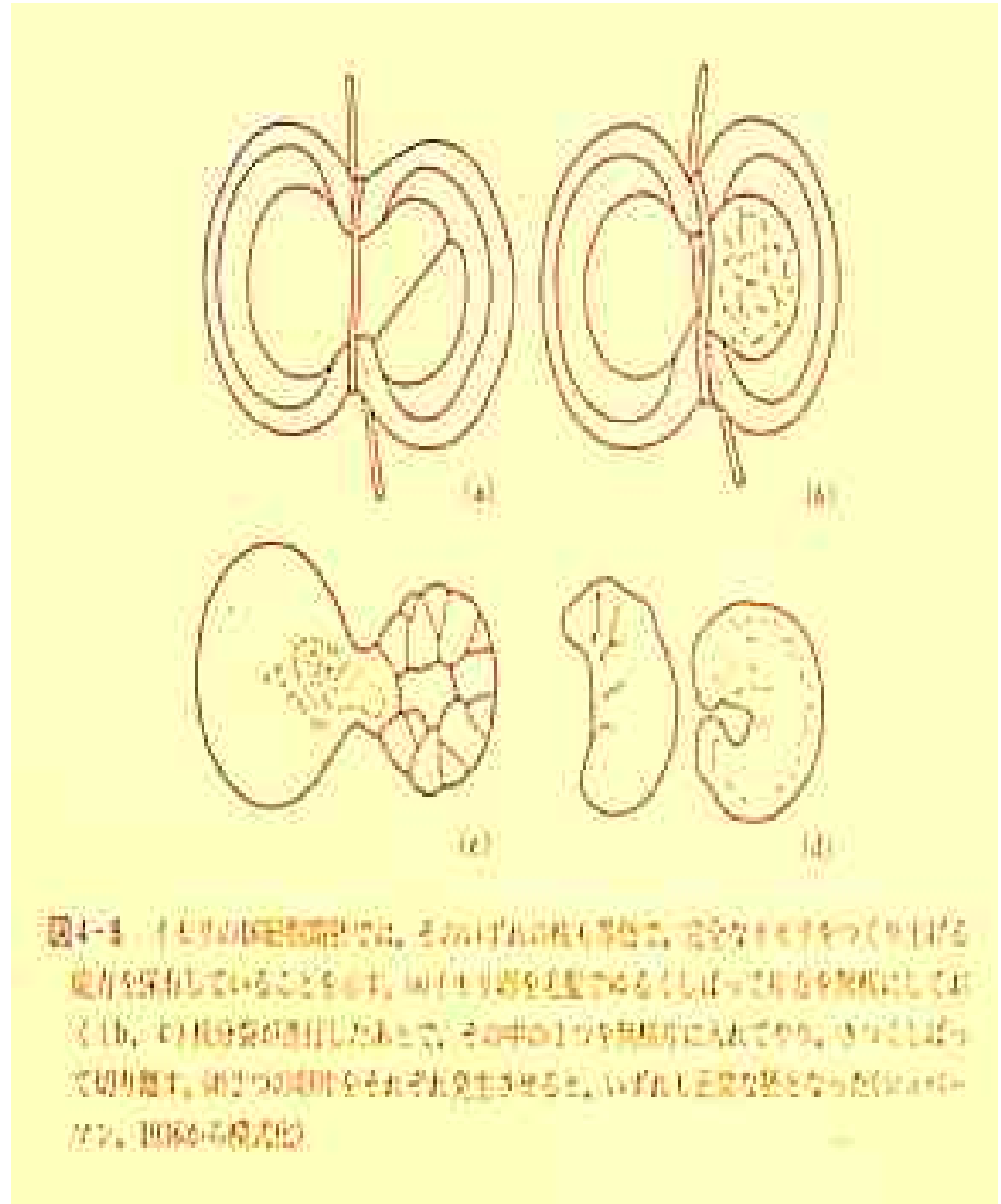
() イモリ胚細胞核の等価性

植物ではさし枝やさし葉によって完全な体制を持った植物体ができる。ニンジンの根の師部細胞の1個を培養して、再び完全なニンジンを作った実験でも推測できるように、少なくとも植物体では全ての細胞は潜在的に植物全体をつくることのできることから、多分遺伝子のセットについても全細胞が完全なセットを備えていると推測できる。

動物でも再生の現象を見る限りは植物体と等しく。体細胞の核も遺伝子の完全なセットを持っている可能性は推測できる。

核の等価性を有る程度まで厳密に示した実験として、両生類卵を使った実験がある。

Spemann の実験



イモリの16細胞期胚では、いずれの核も等価で、完全なイモリを作り上げる能力を保有している

イモリの卵を卵割の始まる前に毛髪で緩く縛って2つにくぎった。卵割は核のある方だけで進行し、他方は無核のままであった。有核の卵片が16～32細胞になった頃、結び目をゆるめて核一つをそれまで無核の卵片に移動させてから、固く縛り直して卵片を切り離す。

既に4～5回分裂した後の核を1個受け取った卵片のその後の発生は、若干の発生の遅れは有るものの、他の卵片共々全くかけるところのない正常な胚となった。

結論として、全ての核について、少なくともこの時期までは、胚を発生させる能力の上で、かけるところなく等価である といえる。

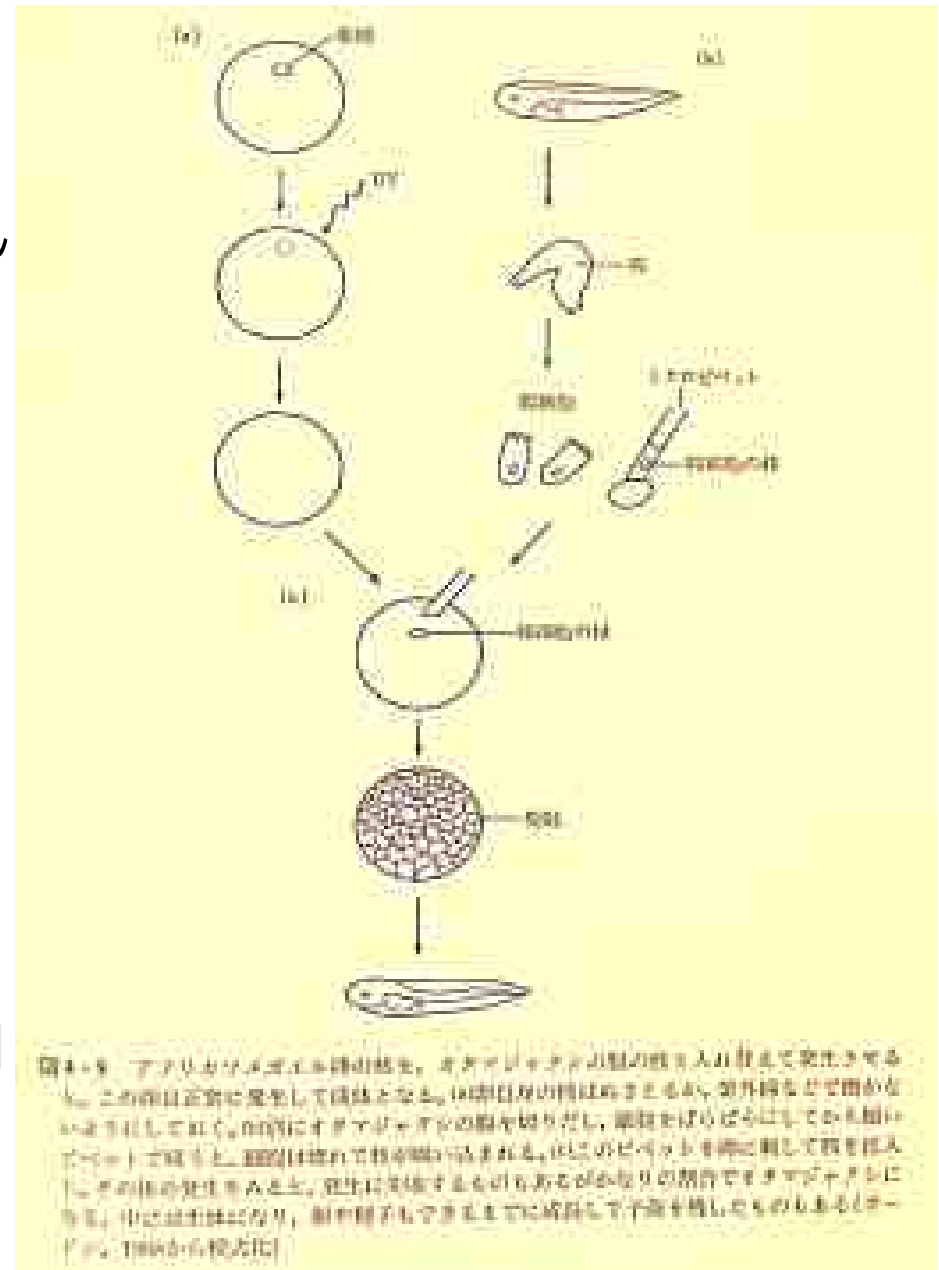
(1) アフリカツメガエルの体細胞核の等価性

Gurdonの有名な体細胞クローン実験

アフリカツメガエルの胚がオタマジャクシになったところで、その腸などの組織細胞から核を抜き取り、発生を始めようとしている卵細胞の中へ、卵の核を抜き取るかあるいは紫外線照射で不活性化させて移植したところ、正常発生を始め親となり、子孫を残した。

腸などの内胚葉性の組織の核を使った場合と、外胚葉や中胚葉由来の組織からの核移植では、それらの成功率に差があったとはいえ、少なくとも胚細胞の分化が核の不平等な分裂を前提とするとは限らないことがはっきりした。

結論としては、個体を構成する全ての細胞は、等しい遺伝子のセットを持ち、同等な潜在的な分化能力を持っている。



() 卵細胞質の区域差

調整卵とモザイク卵

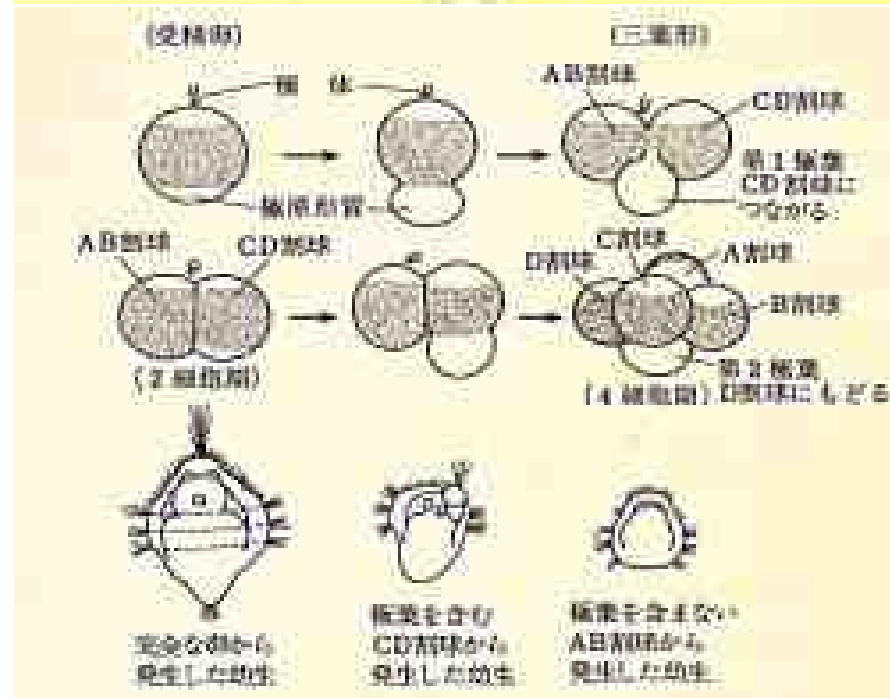
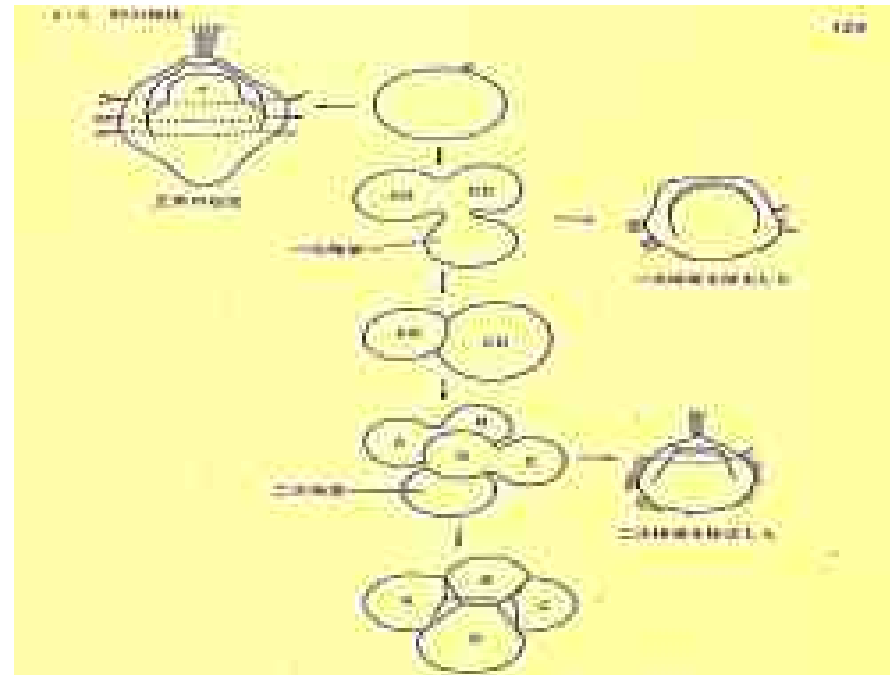
() 卵細胞質の部域差 (モザイク卵と調節卵)

モザイク卵(mosaic egg)の例としてとして有名な極葉(polar lobe)の出現を伴う卵割・・・環形動物や軟体動物に見られる卵割。

ツノガイの例

極葉と呼ばれる卵細胞質の1区画が、卵割の都度突出してくる。これを切除してその後の発生を見ると、何回目の卵割で突出してきた極葉が切除されたかにより、その後の発生により形成される胚では、それぞれ決まった部分が欠損しており、極葉細胞質の内容と胚のある部分との間に一定の対応が見られることから、卵細胞質には部域差がありモザイク状をなしていると考えられた。

- ・ 一次極葉切除にて発生させた幼生は、正常幼生に比して、繊毛環も頂上の長い繊毛束もない貧弱な幼生になる。
- ・ 二次極葉切除にて発生させた幼生は、一次極葉切除に比してやや改善されるが、繊毛環の数は少ない。



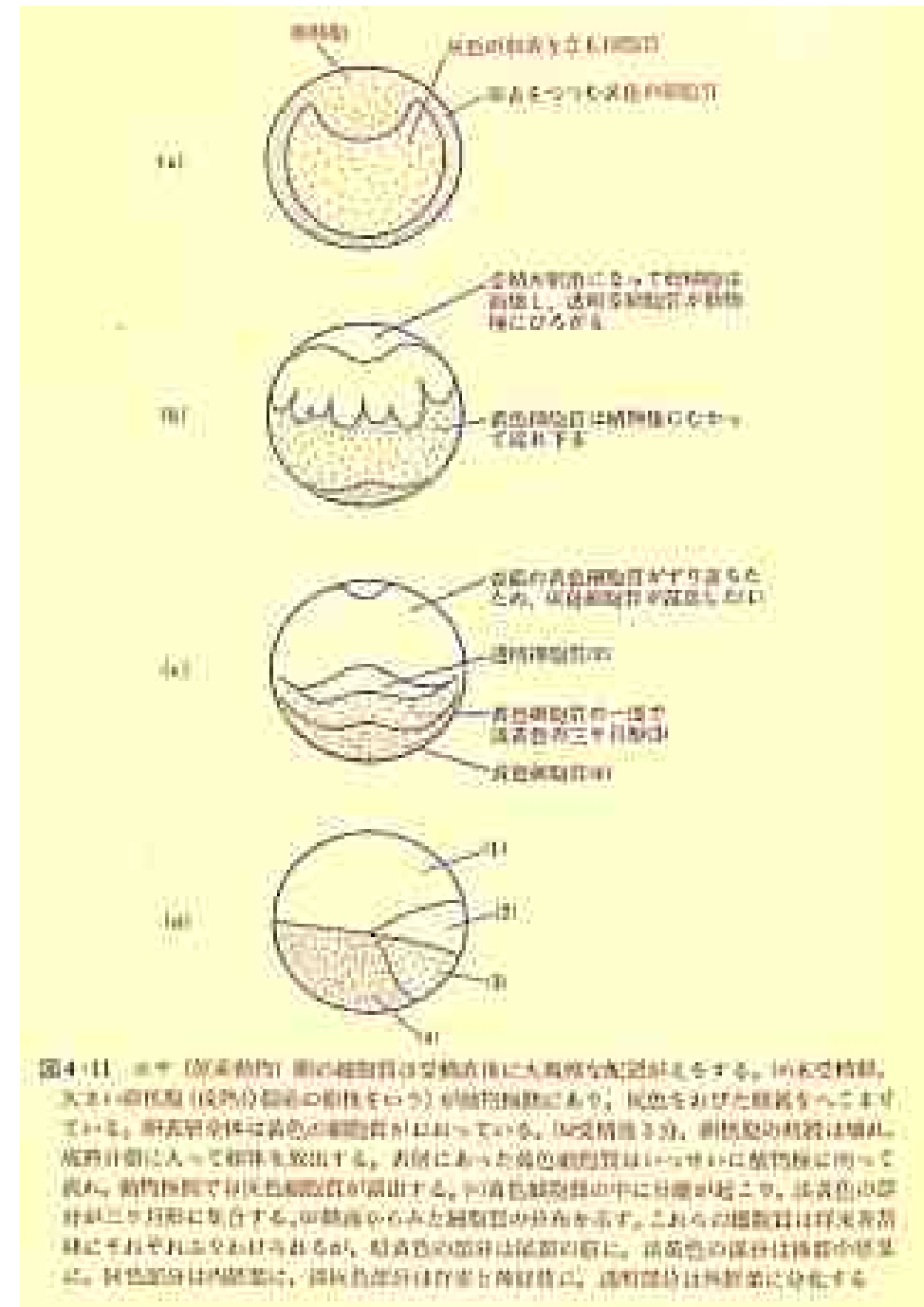
() 卵細胞質の部域差 (モザイク卵と調節卵)

モザイク卵(mosaic egg)の例として有名な原索動物ホヤの卵では、受精すると卵細胞質の大移動が引き起こされ、細胞内で細胞質の配置転換が起こる(卵細胞質分離ooplasmic segregation)。その結果生じた細胞質の部域分けが、将来のホヤの胚での胚葉などの体制に対応することが知られている。

- (a) 未受精卵
- (b) 受精後5分 動物極側に灰色細胞質が露出
- (c) 黄色細胞質中で分離が起こり淡黄色部分が新月環の形に集合
- (d) 側面から見た細胞質の分布

(c) (d)

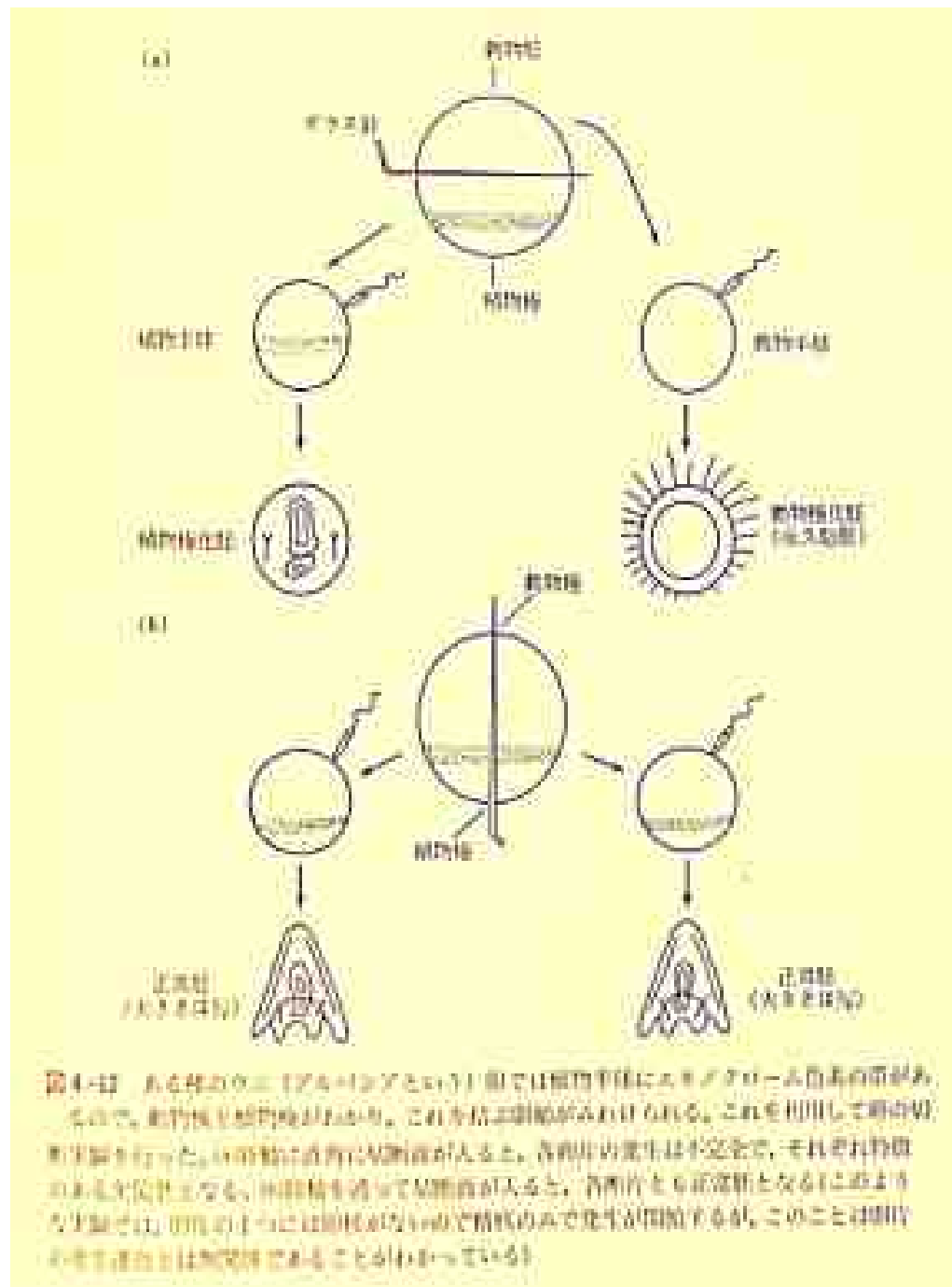
- (1) 灰色細胞質 将来内胚葉に分化 淡灰色部分は将来脊索と神経板
- (2) 透明細胞質 将来外胚葉に分化
- (3) 黄色細胞質の一部で、淡黄色三ヶ月環の形 将来体腔中胚葉に分化
- (4) 黄色細胞質 卵黄物質 尾部の筋に分化



() 卵細胞質の部域差 (調節卵とモザイク卵)

モザイク卵に対してカエルやウニの卵は、**調節卵** (regulation egg)と呼ばれていた。これは、『第1卵割によってできた2個の割球の発生を別々に進めるとサイズは小さくなるが完全にそれぞれが親まで生育できる機構が備わっているが、正常な発生では両割球はそれぞれ調整的に働きあう結果、全体で1個体の形成にあずかる。それぞれ一方の割球は他方の分を償って本来なら失われるべき部分に代わって細胞構築を行うようにする調節機能も備えている』と理解されていたことによる。

右の実験から、ウニでは動物極から植物極へ向かってある軸が存在し、この軸に沿った物質分布を作っていることが推測された。この物質分布を完全なセットとして受け取った場合には正常な発生ができることになる。



() 卵細胞質の部域差 (調節卵とモザイク卵)

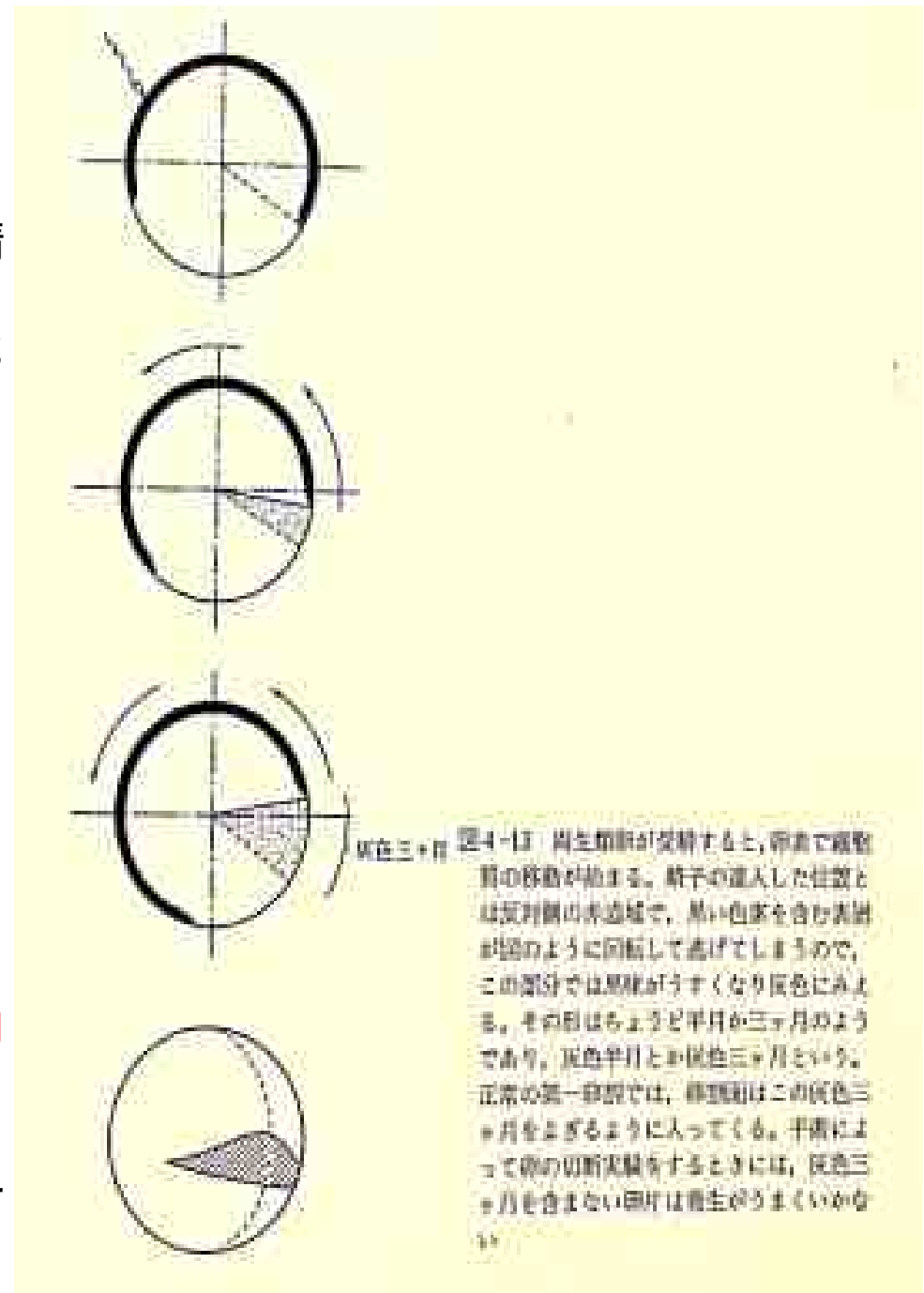
両生類卵の場合にも、ウニと同じように動植物極を結ぶ卵軸が存在しているが、受精直後に開始する卵表層の細胞質の移動により現れる「灰色新月(三日月)環」を頂点とするもう一つ新しい軸性が加わる。

灰色新月環は精子貫入点の反対側の赤道域に現れる。

脊椎動物では、卵に見られる動植物極軸がその後の発生した個体の頭尾軸に移行し、灰色新月環を頂点とするもう一つの軸が背腹軸に移行する事が多い。

卵の時代の初めから多種の極性(或いは勾配)が張り巡らされ、隅々までしっかりと枠がはめ込まれている種類の卵がモザイク卵、卵の初めは極く単純な極性しか持たず、次第に極性の種類や数が増えてゆく卵が調節卵である と考えることが妥当であろう。

この極性を与えている物質的基礎についてはまだ明らかになっていない。



極性と重力

カエル卵の極性と重力 (1)

両生類では、受精後に卵細胞の周囲に**卵腔**という隙間ができるので、この中で卵は初めて自由に回転できるようになり、**比重の差により黒い動物半球が必ず上を向く。**

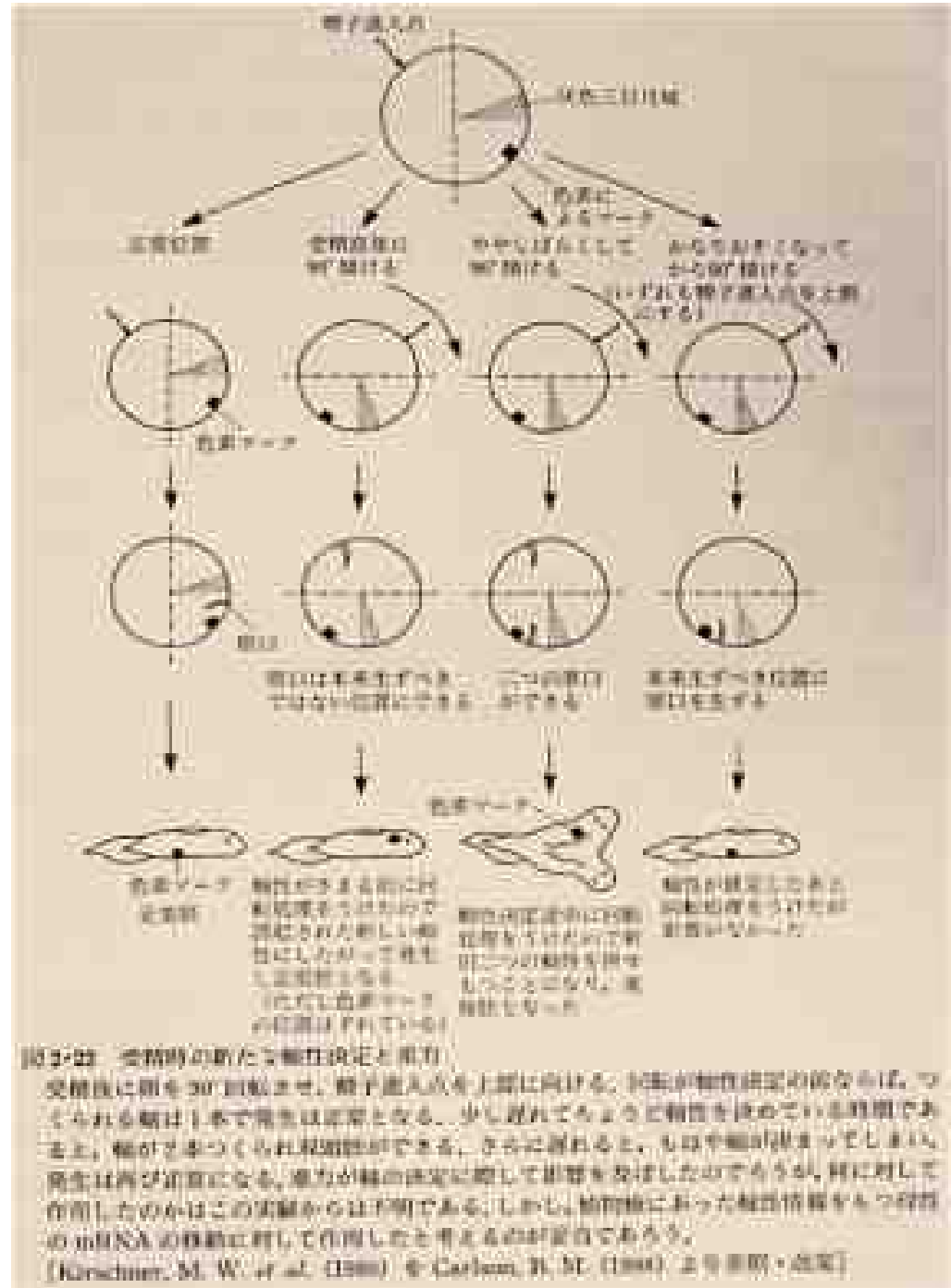
この回転を妨げたり、無理に横向きに固定させたまま発生を始めさせると異常胚ができる。

(右図)(左) 対照(control)

(対照の右3つ) 受精直後(灰色新月環ができてくる頃に) から時間をおいて卵を90度だけ回転させた胚

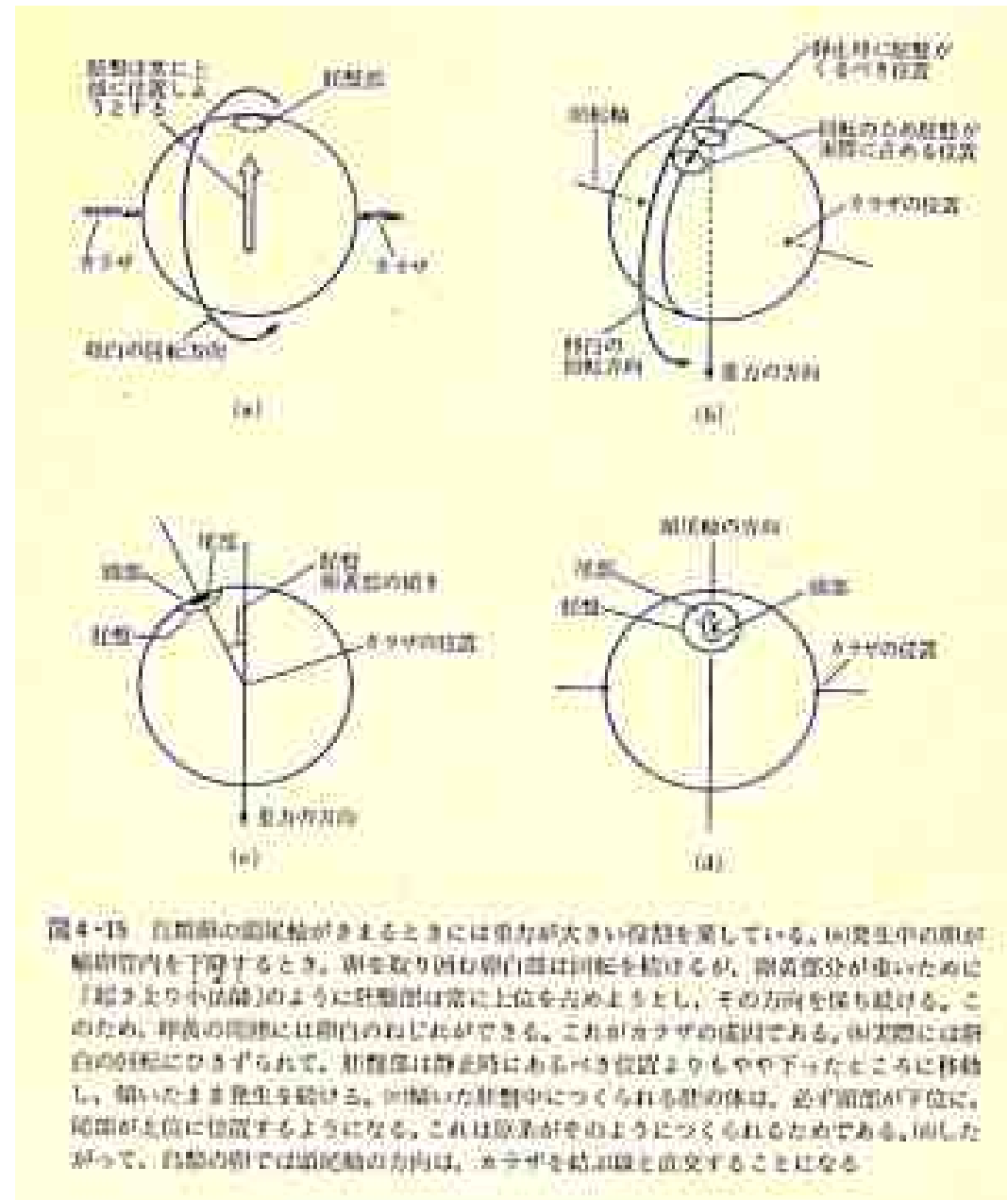
受精直後のある時期、灰色新月環の出現する頃に、灰色新月環の出現とは独立に 背腹を決める過程(原口の形成)が卵細胞質内に起こっていて、これが重力の影響を受けうるものである

灰色新月環の位置は必ずしも原口の位置となるとは限らず、条件によっては灰色新月環と無関係に原口をつくらせることができる。



鳥類卵の極性と重力 (2-1)

受精卵は卵割をしながら輸卵管内を降下してゆく。この間、受精卵(卵黄)の胚(胚盤)はある傾斜を保持している。**卵白中の受精卵は胚盤部を上にして浮かぶ。**輸卵管降下中は、周囲の卵白が一定の回転運動を続け、卵はその中で胚盤部を最上部に維持しようとしながら浮いている状態で降下する。結局、胚盤を少しだけ卵白の流れに引きずられ、静止時よりも少し前屈みになる(下った)ような位置を保って降下してゆく。**傾いた胚盤では、上部に胚の尾部が、下部に胚の頭部がくるが、**これは原条形成時の原条のポジションが胚の最上部に来るためである。つまり頭尾軸は重力によって決められることになる。**頭尾軸の方向は、カラザを結ぶ線と直交する。**



鳥類卵の極性と重力 (2-2)

本来は胚の頭尾軸はカラザを結んだ線と直交するのですが、頭尾軸が形成される前の発生段階で、一方のカラザを使ってつり下げると、胚の頭尾軸はカラザを結んだ線と平行となる。

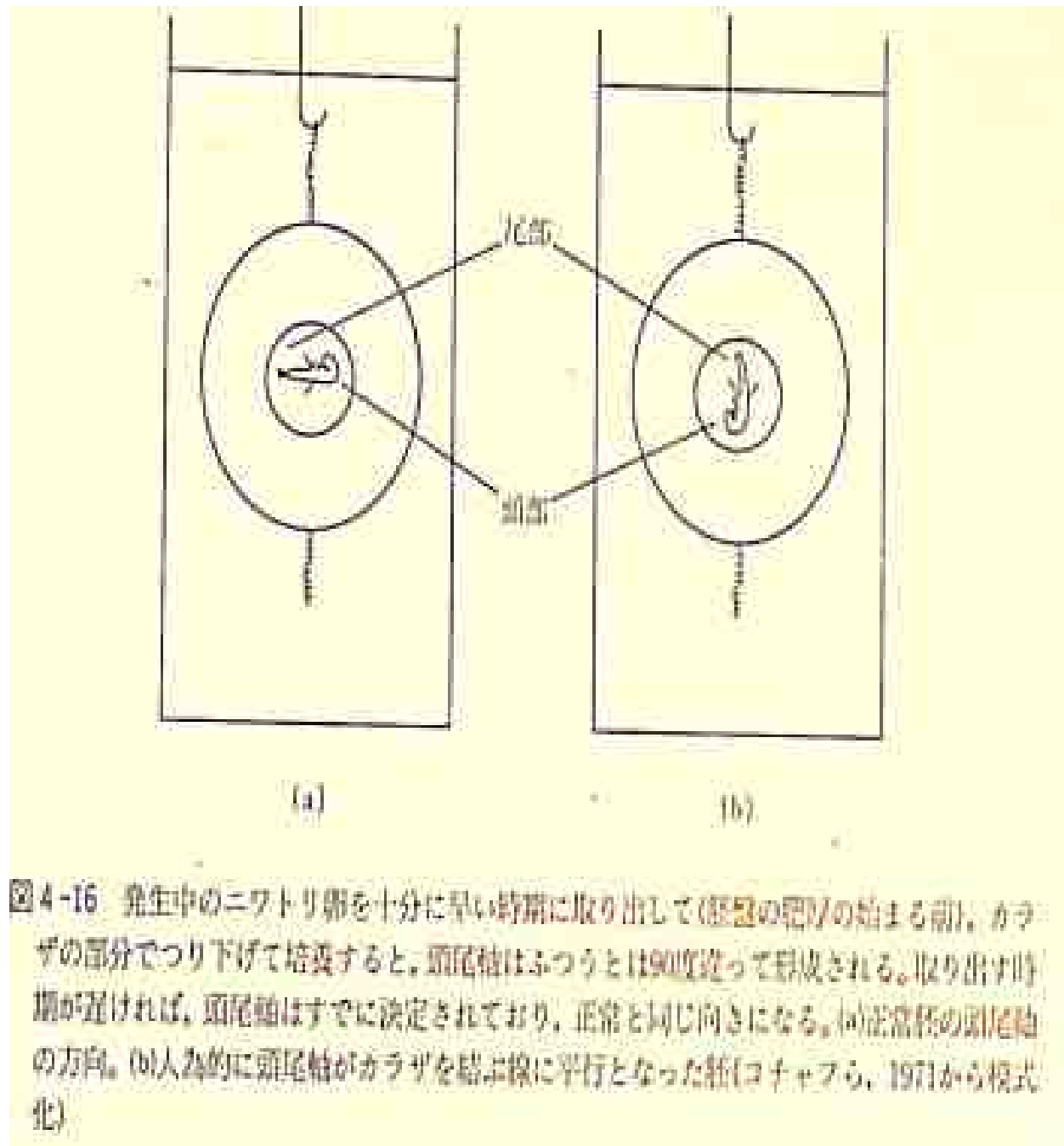


図4-16 発生中のニワトリ卵を十分に早い時期に取り出して(胚盤の肥厚が始まる前)、カラザの部分でつり下げて培養すると、頭尾軸はふつうとは90度違って形成される。取り出す時期が遅ければ、頭尾軸はすでに決定されており、正常と同じ向きになる。(a)正常胚の頭尾軸の方向。(b)人為的に頭尾軸がカラザを結ぶ線に平行となった胚(コチャフら、1971から模式化)

胚の極性

卵形成の間に卵内につくられた第一次の**卵軸**は、卵がその後に出会う様々な条件によって更に強められたり、場合によっては新たに第二次、第三次の軸がこれに付加され、胚は幾十もの軸によって貫かれて、胚の全ての部分は各々の軸の座標によって値を与えられることになり、これらの座標軸によって胚細胞の運命が決められていると考えられる。

まとめ (卵割・胞胚)

個体発生とは、1個の卵が1個の個体になること。卵には**卵軸**と呼べるものがあり、個体には頭尾、背腹などの軸性がある。従って、個体発生の道筋は軸性の変換と多様化とみなし得る。

卵の軸性が決定されるとき、**重力**の作用という意外な因子が働いている可能性がある。これは生物が地上という重力の場にあつたためと考えられる。

胚の軸性の本質は未解決である。胚は幾つかの座標軸で貫かれ、その各部はある一定の座標軸の組み合わせを持つことが、その部分の発生運命と関連すると考えられる。

ほとんどの動物の胚では、卵割を経るうちに次第にその胚の内部に広い空間が形成され、その周囲を上皮構造が取り巻いた胞状の胚(胞胚)を形成する。この上皮構造の壁により、外界と胚の内部が遮断されるために、胚の内部に特別の環境が形成される。上皮構造による胚の内外の遮断能力は、低分子のイオンも自由に出入り出来ないほどのものである。特に、淡水中で発生する胚にとっては、その内部を満たす液(胞胚腔液)を生理的な塩濃度に保つため、この上皮構造は必要不可欠である。

体づくりのための基本パターンの形成は、胞胚の後期までに完了する。

原腸胚(囊胚)形成

(9-2)

原腸胚(囊胚)形成の一般的特徴

原腸胚形成は、高度に統合された細胞・組織の移動過程である。胞胚期に確立された個々の細胞の(胚内での)位置が劇的に再編成され、これまでとは異なる細胞環境内の新しい位置に定着する。3胚葉(外胚葉、内胚葉、これらの中間に位置する中胚葉)の形成が行われ、最終的に個体全体のbody planが確立される。

原腸胚形成の運動は体全体に及び、その様式は極めて多様であるが、そこで働いているメカニズムは、現象の多様性に比して比較的僅かである。

原腸胚 (gastrula)

原腸胚で2層になった細胞層の外層を外胚葉(ectoderm)、内層を内胚葉(endoderm)(一次内胚葉(primary endoderm))とよぶ。

扁形動物より高等な動物では、やがてこの内胚葉から中胚葉(mesoderm)が分離し、3胚葉の別が確立される。その後、これら3胚葉のそれぞれから特定の器官が分化する。

この原腸胚形成は、**原腸と3胚葉の形成**だけでなく、脊椎動物の体づくりにおいて最も重要な出来事の一つである**神経管の形成**とも密接に関連している。それは、**脳や脊髄を形成する神経管が、予定脊索中胚葉域(オーガナイザー域)の移動した方向に沿って形成される**からである。つまり、**オーガナイザー域の移動した経路に沿って、その移動の進行方向を頭の方**向として**神経管の形成が誘導**される。そして、脊椎動物では、この神経管を中心としてその周囲に体の各部の構造が形成される。

系統と分類

主な分類群	生物例	大きな分類の基準					特徴										
		卵割	口裂の形	胚の分化	中胚葉の形成	体腔のあり方	体制	神経系	循環・排泄系	消化系	主な排泄物	消化系、消化・排泄器官	呼吸系				
原生生物界	①(原生動物)	ゾウリムシ	(甲殻類(2変態))					-	-	-	収縮筋		食物				
動物界	②海綿動物	ダイダイ、イソカイメン	-	-	放射状	-	-	-	-	-	-		えり細胞				
	③刺胞動物	ヒドロ虫類	ヒメヒドラ	放射状	-	放射状	-	-	-	放射状	散在神経系	胃・水管系	体表	NH ₄	消化管 (肛門なし)	体表	
		蜂虫類	ミスクラゲ														消化管 (胃腸)
		花虫類	ウメボシ、イソイン、ツルク														
	④へん形動物	プランナリア								かご状神経系	-			消化管 (肛門なし)			
	⑤ひも形動物	ナミヒモムシ								はしご状神経系	胃腸	原腎管		消化管 (胃腸)			
	⑥袋形動物	輪形動物	ツバウムシ	放射状	-	放射状	-	-	-	放射状	-	-	-	NH ₄	消化管 (がく膜) (消化液)	体表	
		線形動物	カイヂュウ														
	⑦軟体動物	腹足類	ミスジマイマイ	放射状	-	放射状	-	-	-	放射状	-	-	-	NH ₄	消化管 (中間腔) (腸胃)	えら	
		斧足類	インハマグリ														
		頭足類	マダコ														
	⑧環形動物	フツウミミズ								はしご状神経系	腸胃	腎管 (幼生は原腎管)		消化管 (腸のう)	体表		
	⑨節足動物	クモ形類	コガネグモ	放射状	-	放射状	-	-	-	放射状	発達した神経節	-	-	尿酸	NH ₄	消化管 (中間腔) (腸のう)	体表
		甲殻類	クルマエビ														
		ムカデ類	トビズムカデ														
		昆蟲類	オニヤンマ														
⑩毛がく動物	ベドートヤムシ								腹側神経節	-	-		消化管 (がく毛)	体表			
⑪きよく皮動物	ハワウウニ								放射状	神経環	水管系	水管系		消化管	体表 水管系		
⑫原索動物	マボヤ								放射状	散在神経系	腸胃	腎管		消化管 (肝臓)	えら		
⑬脊椎動物	魚類	円口類	スナヤツメ	放射状	-	放射状	-	-	放射状	-	-	-	NH ₄ 、尿酸	消化管 (肝臓)	えら、肺		
		魚類	マダイ														
		両生類	トノサマガエル														
		爬虫類	ニホントカゲ														
		鳥類	フクロウ														
哺乳類	ウマ								脳の発達	胃腸	腎臓	尿酸	消化管 (胃腸) (胃腸)	肺、肺のう			