

本科1期6月度

解答

Z会東大進学教室

東大・難関大・医学部生物

東大生物



8章 生殖・発生③

問題

■演習

【1】

解答

- A 問1 (a) ア-(3) イ-(8) ウ-(1) エ-(5) オ-(9)
(b) カ-(6) キ-(4) ク-(2) ケ-(10) コ-(7)
- 問2 [あ]-(2) [い]-(1) [う]-(12) [え]-(11) [お]-(10)
[か]-(4) [き]-(9) [く]-(6) [け]-(8) [こ]-(5)
[さ]-(7) [し]-(3)
- 問3 (a) 同調分裂する。(7字)
(b) 卵黄があると卵割は妨げられる。動物の種類によって卵黄の量と分布に違いがあるので、卵割に違いが生じる。(50字)
- B 問4 1-神経溝 2-体節 3-上皮(絨毛)
- 問5 (1) (ア)-c (イ)-e (2) b (3) 心臓, 内臓筋

解説

A

- 問1 (a) 8細胞期→胞胚期→原腸胚期(初期)→原腸胚期(後期)→尾芽胚期 の順に並び替える。(1)と(5)の違いは、(5)には陷入が進んでからはっきりと形成される卵黄栓があるので、こちらが原腸胚後期となる。
(b) 8細胞期→胞胚期→原腸胚期(初期)→原腸胚期(後期)→幼生期 の順に並び替える。
(7)は腕が伸びており消化管が形成されてきているので、プルテウス幼生である。
- 問2 ウニとカエルでは卵黄量が異なるため、卵割腔のできる位置が違う。ウニ卵では胚の中心に卵割腔ができ、胞胚期以降は胞胚腔とよばれる。カエル卵では動物半球側に偏って卵割腔ができる、これは原口の陷入によって押しつぶされて消失する。
- 問3 (a) 初期卵割は細胞周期がそろっているため、割球は2個→4個→8個→…と倍々で増える。
(b) 卵黄は養分を含んでいるため、他の部分よりも比重が大きい。卵内に含まれる卵黄の量が多いと、卵内の卵黄の分布に違いが生じる。端黄卵は卵黄が植物極に多く、等黄卵は全ての部分に卵黄が存在する。また、重い卵黄がたくさんあると細胞膜がその部分にできにくくなるために、卵割が遅くなる。卵黄の少ない等黄卵や弱端黄卵は卵の内部まで細胞膜が形成される全割をするが、強端黄卵と心黄卵は一部だけに細胞膜ができる部分割を行う。等黄卵が行うのが等割、(弱)端黄卵が行うのが不等割、(強)端黄卵が行うのが盤割、心黄卵が行うのが表割である。

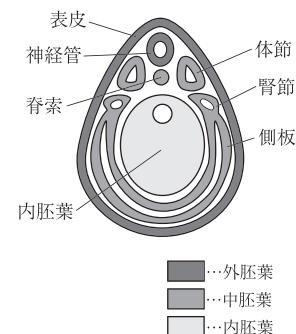
B

問4 外胚葉はそのままでは表皮に分化する。しかし、原腸胚期になり中胚葉になる部分が外胚葉を裏打ちするように内部に入ると、一部が神経板に分化する。神経板の両脇が盛り上がりって神経褶^{しゆう}ができる、神経溝ができるてくる。神経溝と表皮では細胞表面のタンパク質に違いが生じるので、神経溝は内部に落ち込んで神経管になる。

ふつう、器官は複数の組織から形成される。小腸の内側の上皮部分(絨毛のある部分)は内胚葉性だが、平滑筋は中胚葉性、末梢神経は外胚葉性の細胞に由来する。

問5 それぞれが何胚葉由来で、どのような組織に分化するかは下図のようである。

原腸胚期	尾芽胚期	成体
外胚葉	表皮	表皮、水晶体、角膜、毛、爪
	神経管	脳、脊髄、運動神経、副交感神経、網膜
中胚葉	脊索	退化する
	体節 (中胚葉節)	骨格、骨格筋、真皮
	腎節	腎臓、生殖腺
	側板	心臓、血管、血球、内臓筋
内胚葉	内胚葉	消化系：消化管の上皮、肝臓、すい臓 呼吸系：肺、気管の上皮 その他：甲状腺



- …外胚葉
- …中胚葉
- …内胚葉

【2】

解答

問1 c

問2 ア－経割 イ－緯割 ウ－植物 エ－動物

問3 4細胞期：A

8細胞期の動物半球：D

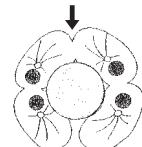
8細胞期の植物半球：C

問4 イ→カ→ア→ウ→エ→オ

解説

問1 動物細胞では、細胞質分裂のときにはアクチンとミオシンからなる収縮環という構造が形成され、それが小さくなつて細胞質にくびれが生じる。このくびれが分裂溝である。これにより、細胞質分裂が起こるという特徴がある。

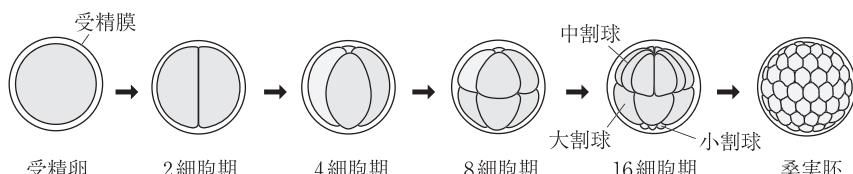
実験1をみると、細胞の中央にガラス球が押し付けられているため、細胞の形はドーナツ状になっている。図1A→Bで1回目の分裂のときは、染色体のあるところに分裂溝が生じて細胞質分裂が起こったことがわかる。C→Dで2回目の分裂のときは染色体のあるところだけでなく、星状体側の紡錘糸が重なる位置(右図の↑のところ)にも分裂溝ができる。この点に注意して、選択肢を読む。



まず、dのようにランダムに分裂溝ができているとは判断できない。bのように「赤道面」とは限らずに分裂溝ができているのでこれも適切ではない。よく、細胞分裂の説明で「分裂中期には赤道面に染色体が並ぶ」という記述があるが、これは娘細胞が同じ大きさに分離するときだけである。常に当てはまるわけではない。aのように「染色体に接した紡錘糸に近い領域」で分裂溝ができるのであれば、右上図の↑の位置に分裂溝ができないので適切ではない。また、eのように「星状体を含む面」には分裂溝はできていないので適切ではない。

cについては、1回目の分裂で分裂溝が1ヵ所しかできないことの説明ができる。2つの星状体が離れているためBの上部には分裂溝ができていない。また、図C→Dで、初めにCの下部にだけ分裂溝ができているが、徐々に星状体が近づいたことで上部にも分裂溝がてきたことも説明できる。

問2 ウニでは8細胞期までは等割であるが、16細胞期になるとき動物半球側と植物半球側で異なる卵割をする。これを踏まえて、問3を考える。



問3 4細胞期：4細胞期→8細胞期は緯割で等割である。よって、星状体が両極にあり、動物極から植物極へと縦方向に紡錘体があり、赤道面に染色体が並んでいるものを選ぶ。よってAである。

8細胞期の動物半球：8細胞期→16細胞期は経割で等割である。よって赤道面に横方向に紡錘体があり、かつ中央に染色体が並んでいるものを選ぶ。よってDである。

8細胞期の植物半球：8細胞期→16細胞期は緯割で不等割なので、BあるいはCとなる。小さい割球は植物極側にできるので、Cが正しい。

問4 変態期とは、幼生から成体になるときである。

【3】

解答

問1 A - 中割球 B - 大割球

問2 原基分布図(予定運命図)

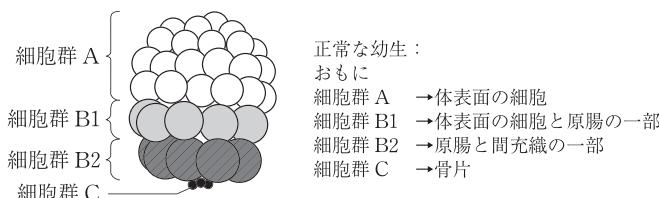
問3 小割球は本来の位置とは異なる位置に置かれても、周囲の細胞からの影響は受けずに骨片に分化する。(46字)

問4 本来は外胚葉性の組織になる動物半球の細胞が、移植された小割球からの誘導によって消化管などに分化した。(50字)

問5 受精前の卵の段階で小割球の性質をもつ物質かその前駆体はすでに合成されており、その物質を含むところが小割球になる。(56字)

解説

問1 A が中割球、B が大割球である。なお、64 細胞期では、次のようにある。



細胞群 A が中割球に、細胞群 B が大割球、細胞群 C が小割球に由来している。

問2 原基分布図(予定運命図ともいう)は、両生類胚においてはフォークトの局所生体染色法に基づいて作成された。

問3 16 細胞期に植物極側の 8 個の細胞を分離して発生すると、消化管、筋肉、骨片と、貧弱な外胚葉性の組織などからなる不完全な幼生が発生した。小割球のみで発生させると骨片になったので、小割球は大割球の影響なしで単独で骨片に分化するとわかる。また、動物半球側へと小割球を移植しても、小割球は骨片に分化している。これより、本来とは異なる細胞と接していても、その影響は受けないで小割球は骨片に分化するとわかる。つまり、小割球が骨片に分化することは、この時点ですでに決定している。

問4 実験 2 の(1)で動物極側の細胞塊からは、外胚葉性の性質を示した異常胚が生じている。

これは、陷入する能力をもつ細胞が動物極側には含まれていないために陷入せず、胞胚の段階で発生が止まっているからである。こうした胚を永久胞胚ともいう。

余談ではあるが、ウニの幼生には 2 つのタイプがある。バフンウニやムラサキウニなど日本で採れるウニは、ブルテウス幼生が植物性プランクトンを食べて成長してから稚ウニになる。このタイプの胚では、小割球が陷入にも重要である。一方、別タイプの幼生をつくるウニは小割球ができない。

問5 実験2では16細胞期の胚を用いていた。16細胞期の小割球には、骨片に分化したり陥入を起こさせる能力があることがわかる。実験3で、8細胞期胚でも未受精卵でも、同様の結果であったことが示された。これより、卵が形成される過程のどこかすでに小割球の性質を示すために必要な物質が合成されていると考えられる。その物質がすでに合成されているか、あるいはmRNAのような状態のままなのかは、この実験からは判断できない。よって、解答では前駆体という形についても触れておいた。

添削課題

解答

問1 A：名前 - DNA

はたらき - 塩基配列によって遺伝情報を保持している。

B：名前 - mRNA

はたらき - DNAの遺伝情報を写しとり、タンパク質合成の場であるリボソームに運ぶ。

C：名前 - tRNA

はたらき - アミノ酸と結合し、リボソームにアミノ酸を運ぶ。

問2 E

問3 背腹に切断 : A - i B - iii

左右に切断 : A - i B - i

問4 胚胎まで発生が進んだ理由 : 胚胎までは転写は起こらず、細胞内にある mRNA から翻訳されたタンパク質を利用するため、転写を阻害されても発生に影響はない。

胎胚以降の発生が正常に進まなかった理由 : 胚胎以降はそれぞれ細胞内で転写が起こり、それに基づいてタンパク質を合成するため、転写を阻害されると発生が正常に進まない。

問5 ア - ミトコンドリア イ - 葉緑体

問6 原始的な細胞に、好気性細菌が共生してミトコンドリアに、シアノバクテリアが共生して葉緑体になったという説。

解説

問1 問題文を丁寧に読んでいく。A は核の中ではたらくこと、細胞分裂の前に合成されること（複製）から DNA とわかる。B と C は同じ種類の物質であることから RNA とわかる。C の分子の大きさはほぼそろっていることから、こちらが tRNA と考えられる。なぜなら、mRNA は遺伝子の塩基数によって大きく変わることである。

問2 問題文に「卵割は最初の 12 回まで」とある。1 つの受精卵が 12 回卵割すると、 $2^{12} = 4096$ 個の割球に分かれる。ここまで直線的なグラフの傾きとなるので(図1 下の図では縦軸が対数となっている点に注意), H は適さない。また, G も 10^4 を超えて直線的になつてないので適さない。

「卵割の後で B と C の合成が始まる」とあるので、B と C の合成活性が高くなつて以降は、分裂は同調していないのでグラフは緩やかなカーブとなるはずである。これより、図1 の上下の図を合わせると、E が適しているとわかる。

問3 DNA においては、1 つの受精卵に由来するのですべての細胞に同じだけ含まれている。mRNA においては、どの遺伝子が転写されるのか発生が進むと細胞ごとに異なるので、細胞ごとに異なるはずである。原腸胚期であれば、背腹は決定しているので背側と腹側で転写されている遺伝子に違いがあると考えられる。一方、左右に関しては大きな違いはないと考えてよい。

問4 図1上図でA(DNA)の合成活性が最初に高いのは、卵割が盛んに行われているため複製も盛んに起こっているからである。一方、B(mRNA)とC(tRNA)の合成活性は最初低い。どちらも転写によって合成される(tRNAは翻訳されないが転写はされる)ので、卵割が盛んな時期には転写が起こっていないと考えられる。よって、初期は転写を阻害されても影響はないが、胞胚以降になると影響があるとわかる。

問5, 6 マーグリスが提唱した説で「共生説(細胞内共生説)」という。ミトコンドリア、葉緑体ともにDNAをもつことや二重膜構造であることが、他の細胞小器官との大きな違いである。

9章 生殖・発生④

問題

■演習

【1】

解答

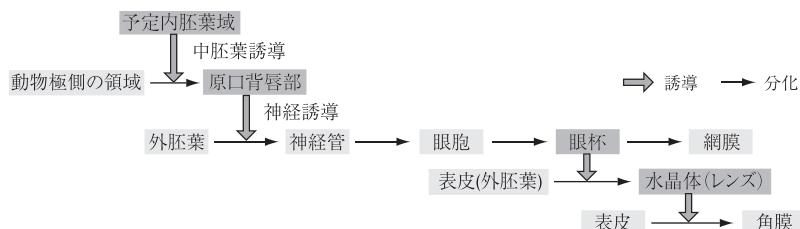
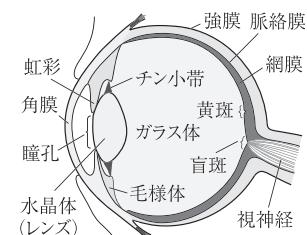
- A 問1 A-脊髄 B-眼胞 C-眼杯 D-角膜 E-網膜
問2 特定の細胞領域が周囲の細胞にはたらきかけて分化させる現象。
問3 イモリから眼胞を取り出し、尾芽胚期の胴部表皮下に移植すると、表皮から水晶体が誘導される。
B 問4 ウニ胚：状態-調節性
割球の予定運命がまだ決定していないので、どのような組織・器官にでも分化できる状態の胚である。(46字)
クシクラゲ胚：状態-モザイク性
割球の予定運命がすでに決定しており、特定の組織・器官にのみ分化する状態の胚である。(41字)
問5 植物極側の割球のみ発生を妨げない無害な色素で染色し、ウニを発生させて原腸と骨格を構成する細胞に色素が含まれるか調べる実験を行う。(64字)

解説

A

問1 ヒトの眼の構造は、右図のようである(イモリの眼もほぼ同じような構造である)。光を受容する視細胞が並んでいるところを網膜、光を屈折させて網膜上に像を結ばせるのが水晶体、その外側にあるのが角膜である。

眼は3段階の誘導が連鎖することで形成される。まず、原口背脣部が外胚葉から神経管を誘導する(1段階目)。神経管から脳胞が形成され、その一部が左右に膨らむことで眼杯となる。眼杯は接している表皮を誘導して水晶体を形成する(2段階目)。そして、水晶体は接している表皮を誘導して角膜を形成する(3段階目)。



問2 解答例では、形成体が周囲にはたらきかけて分化させる方向としたが、反対に形成体にはたらきかけられることで分化する方向で答てもよい。

問3 解答例の他に、取り出した眼胞を切り出した表皮で包むことで水晶体が形成されることを説明してもよい。

B

問4 設問では「2細胞期の状態」とあるので、モザイク卵ではなくモザイク性と答えたいたい。クシクラゲの卵はモザイク卵の例に挙げられるが、内臓などは正常にできるため、クシ板の形成についてのみモザイク性である。ホヤは典型的なモザイク卵で、2細胞期に割球を分離すると体の左右半分ずつの胚となる。

問5 局所生体染色法を思い出せば、染色してその後の発生を追うことができると予想できるだろう。

【2】

解答

問1 アー卵割

オー中胚葉

ケー形成体

イー等割

カー内胚葉

コー誘導

ウー不等割

キー旧口動物

エー外胚葉

クー新口動物

問2 胚胎の植物極から外側の細胞層が胚内部へ入り込む陥入が起こる。また、陥入する一部からは胞胚腔内部へと細胞が移動し、間充織となる。

問3 エー(下図左) オー(下図右)

根拠: タンパク質Aの濃度が高いほど、タンパク質Bの活性は低い。

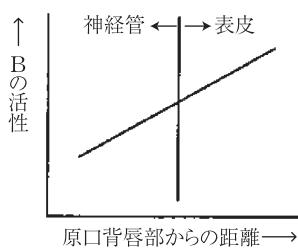


図3

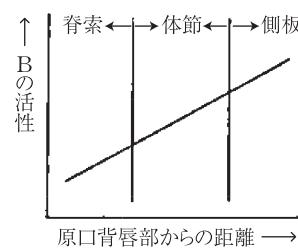


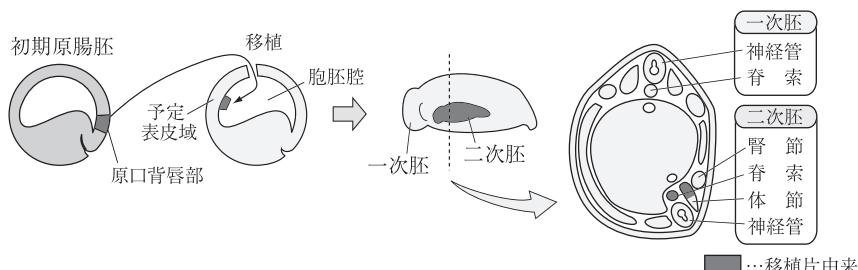
図4

問4 タンパク質AのmRNAを注入した割球のある側に背側構造ができる。

解説

問1 シュペーマンは発生に関するいくつもの実験を行っているが、とくに有名なのが交換移植実験と形成体の発見の実験である。

イモリの初期原腸胚の原口背唇部を、別の同じ時期の胚の胞胚腔内に移植した。すると、移植された原口背唇部は脊索や体節に分化し、その周囲の組織からは神経管などが分化した。これは、原口背唇部が周囲の組織にはたらきかけて、分化の方向を決定させたからである。このようなはたらきをもつ領域を形成体(オーガナイザー)と名付けた。



問2 多細胞動物は、胚葉の分化が見られない海綿動物、外胚葉と内胚葉からなる刺胞動物、外胚葉・中胚葉・内胚葉からなる脊椎動物や棘皮動物、節足動物などに分けられる。3つの胚葉からなる動物では、発生過程の途中で中胚葉が形成される時期に、細胞の大きな動きがある。

問3 図1は外胚葉に対する、図2は中胚葉の背側－腹側に対するタンパク質Aの濃度をみている。タンパク質Bは外胚葉と中胚葉の全体に分布しているが、タンパク質Aがあると活性を阻害される。よって、Aの濃度が高いとBの活性は低く、Aの濃度が低いとBの活性は高い。

問4 Aの濃度が高いところで背側構造が形成されるので、AのmRNAを注入された割球側から背側構造が形成される。なお、「結果を推測して記せ」とあるので、根拠は書かなくてよい。

【3】

解答

- 問1 分化
- 問2 核を表面や内部構造を傷つけずに取ること。(20字)
- 問3 遺伝子が破壊され、核の機能が失われた。(19字)
- 問4 分化した細胞でも、あらゆる細胞に分化するために必要な遺伝情報を保持していること。
(40字)
- 問5 核の供与者が発生初期の細胞であるほど、移植を受けた宿主卵の生存率が高くなること。
(40字)
- 問6 同じ遺伝情報を保持していても、発生が進むほど遺伝子発現は制限されるため、遊泳幼生の核の方が宿主卵の生存率は低くなる。(58字)

解説

- 問1 リード文の「ある性質をもった細胞が誕生」とは、それまで未分化で各々の細胞に差異がなかったものが、各々に異なる性質が現れてきた、と捉えればよい。
- 問2 核のみを無傷で取り出し、他の部分には影響を与えない方法である。
- 問3 DNA が紫外線に弱いことは、今や常識である。具体的には、紫外線によって塩基の二重結合部分に変化が起こることで、隣り合うピリミジン塩基どうしが結合し二量体になる、という現象が起こる。すべての生物において、紫外線による突然変異を除去したり修復したりする機構をもっている。しかし、それも完璧ではないため、強い紫外線を長く浴びていれば突然変異が蓄積されていく。
- 問4 消化管の上皮細胞でも、発生に必要なすべての遺伝情報をもつ。このことによって、細胞の全能性が保証されている。
- この実験は、1950～60年代にガードンによって行われたものを元にしたものである（ガードンは2012年に山中伸弥とともにノーベル生理学・医学賞を受賞している）。ガードンの実験によって、分化した細胞（特定の遺伝子のみが発現している）の核であってもすべての遺伝情報が保持されていることがわかった。つまり、細胞の分化とは、遺伝子が失われることではなく、発現しないような調節が行われていることを示す。また、この実験によって、特定の遺伝子のみが発現するようになった核であっても、最初の未分化なときの状態に戻ることが可能であることもわかった。ガードンはこれをリプログラミングとよんだ。
- 問5 発生が進んでいるほど、生存率が低下している。つまり、発生が進む際に遺伝子が不可逆的な影響を受けていると考えられる。
- 問6 遺伝子の情報に差異はないが、発生が進んだ核には、遺伝子が発現の制御を受けて発現しなくなった部分が存在する。

教科書には載っていないが、はじめにカエル胚(ヒヨウガエル)を用いて核移植を行い(除核した未受精卵に胞胚の核を移植した)、オタマジャクシになることを証明したのはブリッグスとキングである。これは1950年代初めである。その後、ガードンが上記の結果を発表したのだが、これに反論したのがブリッグスとキングである。上皮細胞には何らかの組織幹細胞があり、その核を移植したために発生が進行したといった。それをうけてガードンは、追加実験として成体の水かきの細胞から取った核を用い、完全に分化した細胞の核であっても全能性を保持していることを明らかにした。

いずれも両生類で示されたもので、哺乳類についての体細胞クローンは作成できなかった。はじめて哺乳類での体細胞クローンが発表されたのは、1996年である。

添削課題

解答

問1 2細胞期に灰色三日月環を二分するように経割面で分離させると、それぞれは小さいが正常に発生する。

問2 初期原腸胚期に胚の予定神経域と予定表皮域を交換移植すると、それぞれの移植片は移植された場所の運命に従って発生する。よってこの時期には発生運命が決まっていないことがわかる。しかし初期神経胚期に同じ実験をすると、移植した表皮域は表皮に、神経域も神経に分化することから、この時期には発生の運命が決定していることがわかる。

問3 モザイク卵は割球の発生運命の決定が早く行われるので分離実験をすると正常に発生できないが、調節卵は割球の発生運命の決定が遅いので分離実験をしても正常に発生することがある。

問4 モザイク卵的な性質：図2のA・a領域からできる神経以外はすべて図1の予定運命通りに発生することより、発生の運命の変更を行わないモザイク卵的な性質をもっていると考えられる。

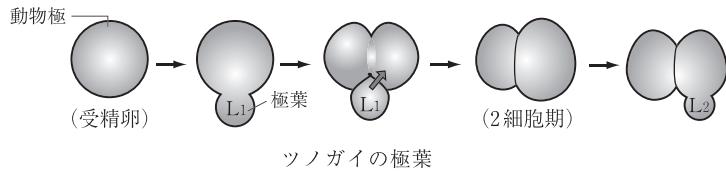
調節卵的な性質：割球を4つの割球ペアにわけて培養すると、図2のA・a領域において神経ができていない。これはまだ神経になると決定しているわけではないことを示すので調節卵的な性質も含んでいると考えられる。

解説

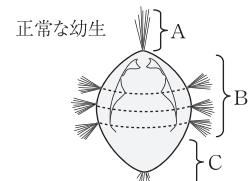
問1 両生類の卵では、受精すると第一卵割の始まる前に、植物極と赤道との間に三日月状の模様が出現し、これを灰色三日月環または灰色新月環という。この中心が将来の胚の正中面になることがわかっている。つまり、灰色三日月環の出現とともに背腹の軸が決定することになる。

問2 シュペーマンの交換移植実験について記せばよい。彼は同じ発生時期の白いイモリ胚と黒いイモリ胚で交換移植を行い、初期原腸胚期には決定が起こっていないが、初期神経胚期には決定が起こっていることを突き止めた。また、彼はマンゴールドとの共同研究で、原口背唇部は形成体としての作用があることを解明した。

問3 モザイク卵では初期発生時に胚の一部を除去したとき、それから発生した胚において除去部位に相当する部位が欠如する。クシクラゲの8細胞期に割球の分離を行うと、本来8列あるくし板が1列ずつしか生じない。またツノガイでは卵割に際し極葉を生じるが、極葉を除去すると正常発生の場合の除去部から生じると考えられる領域のない幼生になる。



極葉 L_1 を除去すると、右図の A と C が欠けた幼生となる。 L_2 を除去すると、C の部分が欠けた幼生となる。



ツノガイの幼生

初期発生時に各割球に分離しても完全に近い形態をもった胚を形成するような卵を調節卵という。例えばウニ卵を4細胞期に各割球に分離すると、それぞれの割球は小さいながらほぼ完全なプルテウス幼生まで発生する。調節卵では分離された割球が予定運命と異なるものにも発生が可能であることを示している。しかし調節卵も発生が進めば決定がおこり、モザイク卵と同じように予定運命の変更はできなくなる。

問4 調節卵のウニ卵でも、経割方向ではなく緯割方向に分離すると正常に発生することはない。これは卵軸に沿った動植物極性があることを示している。