

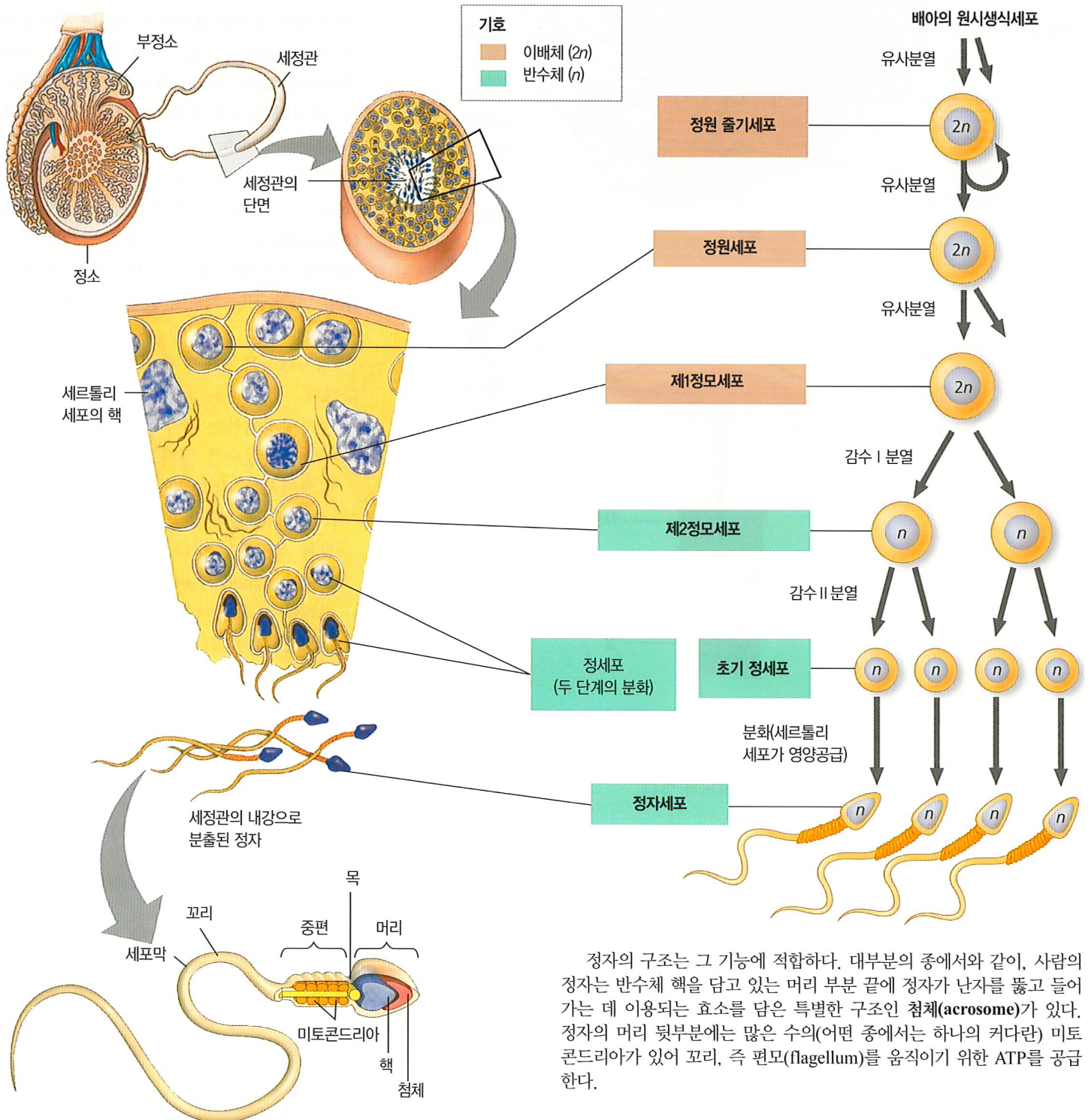
탐구 인간의 배우자형성과정

정자형성과정

정자를 형성하는 줄기세포는 세정관의 가장자리 근처에 위치한다. 정자형성이 정원세포에서 정세포 단계로 진행됨에 따라 세포들은 지속적으로 안쪽으로 이동한다. 마지막 단계에서 성숙한 정자는 관의 내강으로 분출된다. 정자는 내강으로부터 부정소로 이동하여 운동성을 갖게 된다.

줄기세포는 배아시기의 정소에서 원시생식세포로부터 분열과 분화를 통해 생성된다. 성숙한 정소에서 줄기세포는 유사분열을 통하여 정원

세포(spermatogonia)가 되며, 이는 역시 유사분열을 통하여 정모세포(spermatocytes)를 만든다. 각 정모세포는 염색체 수를 이배체(사람의 경우 $2n = 46$)에서 반수체($n = 23$)로 감소시키는 감수분열을 통하여 4개의 정세포(spermatid)를 만든다. 정세포는 큰 변화를 거쳐 정자로 분화한다.

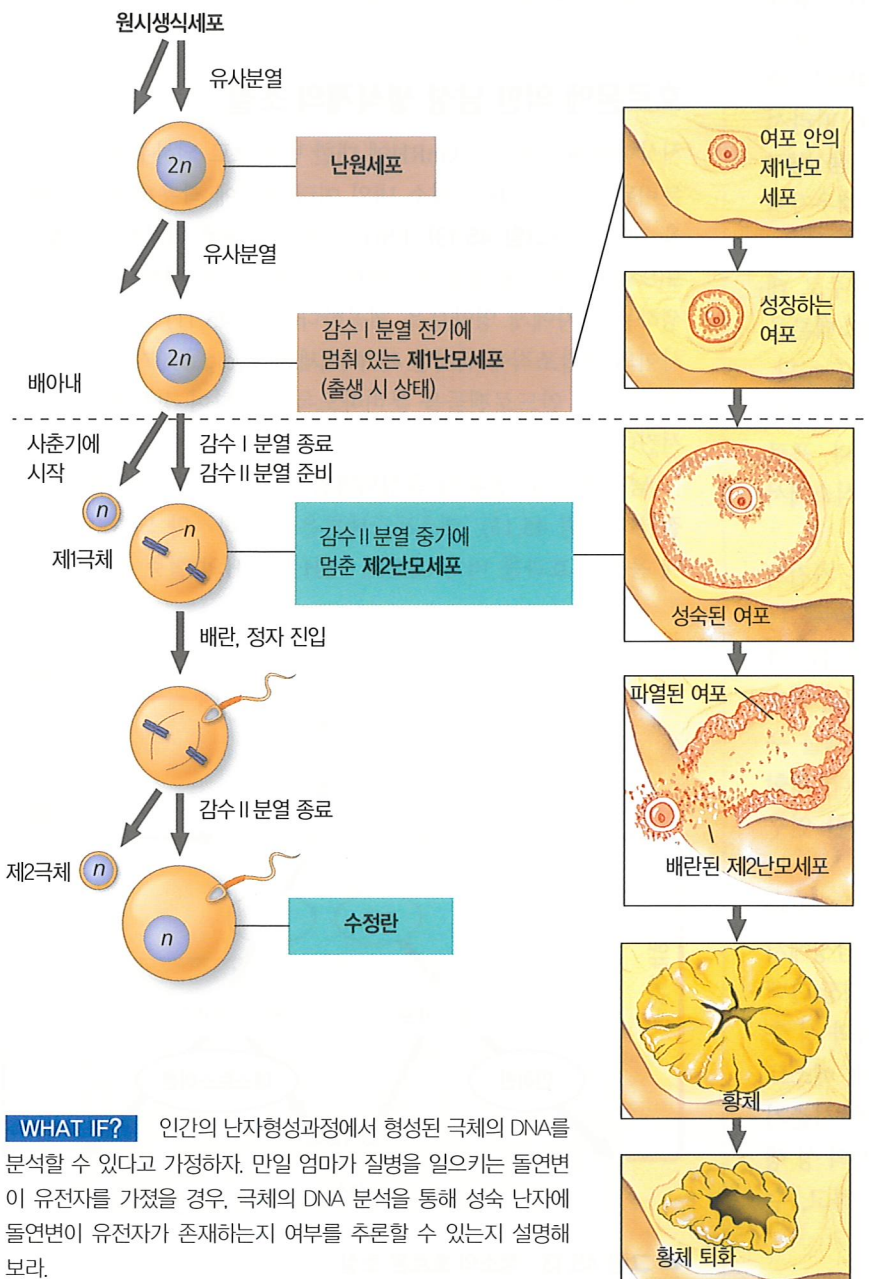


정자의 구조는 그 기능에 적합하다. 대부분의 종에서와 같이, 사람의 정자는 반수체 핵을 담고 있는 머리 부분 끝에 정자가 난자를 뚫고 들어가는 데 이용되는 효소를 담은 특별한 구조인 첨체(acrosome)가 있다. 정자의 머리 뒷부분에는 많은 수의(어떤 종에서는 하나의 커다란) 미토콘드리아가 있어 꼬리, 즉 편모(flagellum)를 움직이기 위한 ATP를 공급한다.

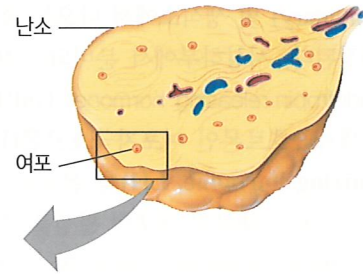
난자형성과정

난자형성과정은 배아시기의 여성에서 원시생식세포(primordial germ cell)로부터 난원세포(oogonia)가 형성되면서부터 시작된다. 난원세포는 유사분열을 통하여 분열하고, 감수분열을 시작하지만 출생 전에 제1전기에 멈추어 있게 된다. 발생단계에서 멈춘 제1난모세포(primary oocyte)는 작은 여포(보호세포로 둘러싸인 내강)의 안쪽에 위치한다. 출생 시, 난소는 1~2백만 개의 제1난모세포를 가지고 있으며, 사춘기와 폐경 사이에 대략 500개 정도의 난모세포가 완전히 성숙된다.

현재의 지식으로는 여성은 평생 갖게 될 모든 제1난모세포를 가지고 태어나는 것으로 알려졌다. 그러나 2004년 과학자들은 대부분의 다른 포유류에도 적용되는 이 결론에 반박하는 새로운 내용을 발표하였는데, 성체 생쥐의 난소에 증식하는 난원세포가 있으며 난모세포를 형성할 수 있음을 밝혔다. 만일 이러한 사실이 인간에게도 유사하게 적용된다면, 여성이 나이를 먹음에 따라 생식능력이 두드러지게 감소하는 것은 노화된 난모세포의 퇴화와 난원세포의 고갈 때문일 가능성이 있다.



WHAT IF? 인간의 난자형성과정에서 형성된 극체의 DNA를 분석할 수 있다고 가정하자. 만일 엄마가 질병을 일으키는 돌연변이 유전자를 가졌을 경우, 극체의 DNA 분석을 통해 성숙 난자에 돌연변이 유전자가 존재하는지 여부를 추론할 수 있는지 설명해 보라.



사춘기가 시작되면 여포자극호르몬(FSH)은 주기적으로 일부 여포들을 자극하여 성장과 발달을 재개하도록 한다. 일반적으로 하나의 여포만이 한 달에 한 번씩 성숙을 완료하여 여포 내의 제1난모세포는 감수 I 분열을 마친다. 감수 II 분열이 시작되지만 중기에 멈춘다. 따라서 감수 II 분열에서 멈춘 제2난모세포(secondary oocyte)는 여포가 파열되며 배란된다. 정자가 난모세포 안으로 들어오면 감수 II 분열은 재개된다. (다른 동물종의 경우 정자가 같은 시기 또는 더 이른 시기나 더 늦은 시기에 난모세포로 들어간다.) 두 번의 감수분열 각각에서 불균등한 세포질 분열이 일어나 형성된 작은 세포는 궁극적으로 퇴화하는 극체가 된다. (제1극체는 다시 분열할 수도 있고, 그렇지 않을 수도 있다.) 따라서 난자형성과정을 마친 기능적 산물은 이미 정자 머리를 가진 하나의 성숙된 난자이다. 수정은 종종 정자 머리가 난자로 들어간다는 의미로 사용하지만, 엄밀히 말하면 정자의 반수체 핵과 제2난모세포가 융합하는 것으로 정의된다.

배란 후 남겨진 파열된 여포는 황체(corpus luteum)로 발생한다. 황체는 에스트라디올과 프로게스테론을 분비하여 임신 동안 자궁벽을 유지시킨다. 난자가 수정되지 않으면, 황체는 퇴화하고, 다음 주기가 시작되어 새로운 여포가 성장한다.

패턴을 결정하는 중요한 요인이 된다.

세포분열 중에 세포질분열을 하여 세포를 반으로 쪼개는 과정에 분열구(cleavage furrow)라고 불리는 자국이 생기게 된다. 그림 46.7에서 볼 수 있는 바와 같이 개구리의 처음 두 번의 분열구는 양극을 연결하는 자오선과 평행하게 생긴다. 이들 분열 과정에서 난황의 주된 역할은 세포질분열을 지연시키는 것이다. 그 결과 두 번째 세포분열이 시작될 때 첫 번째 분열구가 아직도 식물반구 쪽의 세포질을 쪼개고 있다. 결국에는 첫 두 번의 세포분열 결과 각각 동물극에서 식물극에 이르는 4개의 동일한 크기의 할구가 만들어지게 된다.

세 번째 세포분열에서는 난황이 양 반구에서 만들어지는 세포의 크기에 영향력을 행사하게 된다. 이 세포분열은 적도선과 평행하게 일어나게 되어(양극을 연결하는 선과 수직), 8개의 할구 세포를 만들게 된다. 그런데 4개의 할구가 세포분열을 시작할 때 식물반구 쪽의 난황의 존재로 인하여 세포분열 기구가 동물극 쪽으로 쏠리게 되고 따라서 분열구가 적도면에서 동물극 쪽으로 이동하여 생기게 된다. 그 결과 동물반구 쪽의 할구의 크기가 식물반구에 비해 훨씬 작게 된다. 이 난황의 효과는 이후 세포분열에도 계속 적용이 되어 그 결과 할강이 전적으로 동물반구 쪽에 치우쳐 생기게 된다(그림 46.7).

다른 동물에서의 난할 패턴

개구리 등 양서류의 난자에서는 분열이 어디에서 일어날지에 대해 난황이 영향을 미치기는 하지만 분열구가 난자 전체를 관통하는 것도 사실이다. 따라서 양서류의 난할은 전할(holoblastic; 그리스어로 *holos*는 완전하다는 의미임)이라고 부른다. 전할은 다른 많은 동물종에서도 보이는데, 극피동물, 포유류, 그리고 환형동물 등이 대표적인 예이다. 상대적으로 적은 양의 난황을 가지는 동물의 경우 할강이 배의 한가운데 생겨나게 되고 할구들이 비슷한 크기를 가지게 된다(그림 46.6). 이러한 상황은 사람에게도 적용된다.

조류, 파충류, 대부분의 어류, 그리고 곤충에서는 난황의 양이 풍부하고 난할에 지대한 영향을 끼치게 된다. 즉, 이들 동물에서는 난황의 양이 너무 많아서 분할구가 통과를 할 수 없을 정도이며, 따라서 난황이 적은 부분에서만 난할이 진행된다. 이러한 형태의 난할은 부분할(meroblastic; 그리스어로 *meros*는 부분적이라는 의미임)이라고 부른다.

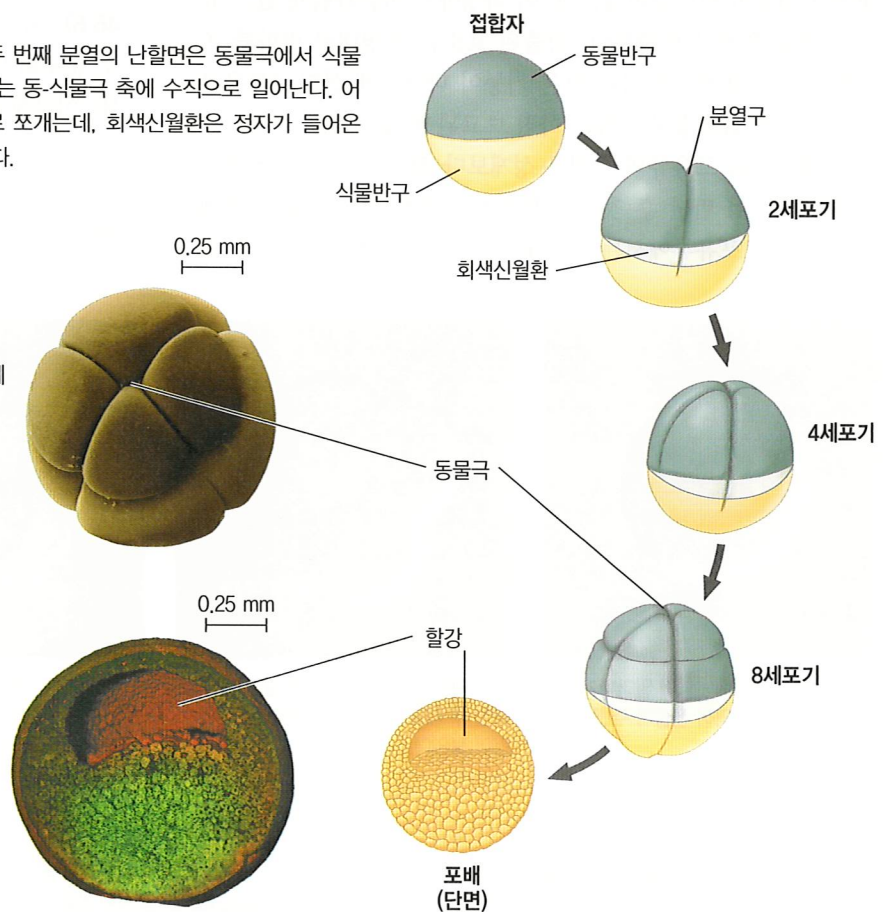
닭이나 기타 조류들에서는, 우리가 일반적으로 노른자라고 부르는 알 부분이 난자 세포 전체이다. 세포분열은 동물극 쪽의 작은 하얀색 부위에서만 한정적으로 일어난다. 그 결과 모자와 같은 세포층이 형성되는데 상층부와 하층부 세포 층으로 나누어



▶ **그림 46.7 개구리 배의 난할.** 첫 번째와 두 번째 분열의 난할면은 동물극에서 식물극 쪽으로 일어나지만, 세 번째 난할은 두 극을 잇는 동-식물극 축에 수직으로 일어난다. 어떤 중에서는 첫 번째 난할이 회색신월환을 반으로 쪼개는데, 회색신월환은 정자가 들어온 지점의 반대쪽에 약간 밝은 색으로 보이는 부위이다.

8세포기(동물극 쪽 모습). 식물극 쪽에 있는 많은 양의 난황 때문에 세 번째 난할은 동물극 쪽으로 치우쳐 일어나며 그 결과 두 층의 세포로 나누어지게 된다. 동물극에 가까운 4개의 세포가 나머지 4개의 세포들보다 더 작다(SEM 사진).

포배(적어도 128세포가 되었을 때부터 포배라고 한다). 난할이 계속되어 액체물질로 가득 차 있는 포배강(또는 할강)이 형성된다. 식물극 쪽에 상대적으로 더 많이 있는 난황 때문에 불균등한 세포분열이 일어나서 할강은 동물극 쪽에 치우쳐 있다. 그림과 주사전자현미경 사진은 4,000개의 세포들로 이루어져 있는 포배의 단면을 보여주고 있다.



개념 46.2

동물의 형태형성은 세포의 모양, 위치 및 생존에서의 특이적 변화를 동반한다

난할 후에 정상적인 세포주기가 회복되면서 세포분열 속도는 급격하게 느려진다. 배 발생의 마지막 두 단계에서 형태형성을 하게 하는데, 그 과정에서 세포와 조직 수준에서의 과정에 의해 동물 신체의 모양이 갖추어지게 된다. **낭배형성(gastrulation)** 과정 동안에는 포배의 표면 근처에 있는 세포들이 안쪽으로 이동을 하여 세포층을 형성하게 되고 원시적 형태의 소화관이 형성된다. 그 이후 **기관형성(organogenesis)**을 통해 더 많은 변화가 일어나서 기관을 만들게 된다. 이제 몇 개의 모델동물의 발생 과정에 초점을 맞추어 이 두 과정에 대해 살펴보자.

낭배형성과정

낭배형성과정(gastrulation)은 공 모양의 포배가 두 개 또는 세 개의 세포층을 가지는 배아로 재구성되는 극적인 과정이다. 이 단계의 배아를 **낭배(gastrula)**라고 한다. 낭배형성에 의해 생긴 세포층을 통틀어서 **배엽(germ layer; 라틴어로 germen은 싹이 튼다는 뜻임)**이라고 부른다. 후기 낭배에서는 **외배엽(ectoderm)**이 바깥쪽 층을 형성하고 **내배엽(endoderm)**이 배의 소화기관 쪽을 차지하게 된다. 자포동물이나 일부 방사형 대칭을 가지는 동물에서는 외배엽과 내배엽만 형성된다. 이런 특징을 갖는 동물을 **이배엽성**이라고 부른다(32장). 그러나 포유류를 포함하는 대부분의 좌우대칭형 동물은 **삼배엽성**이다. 즉, 외배엽과 내배엽 사이에 **중배엽(mesoderm)**이 위치하게 된다.

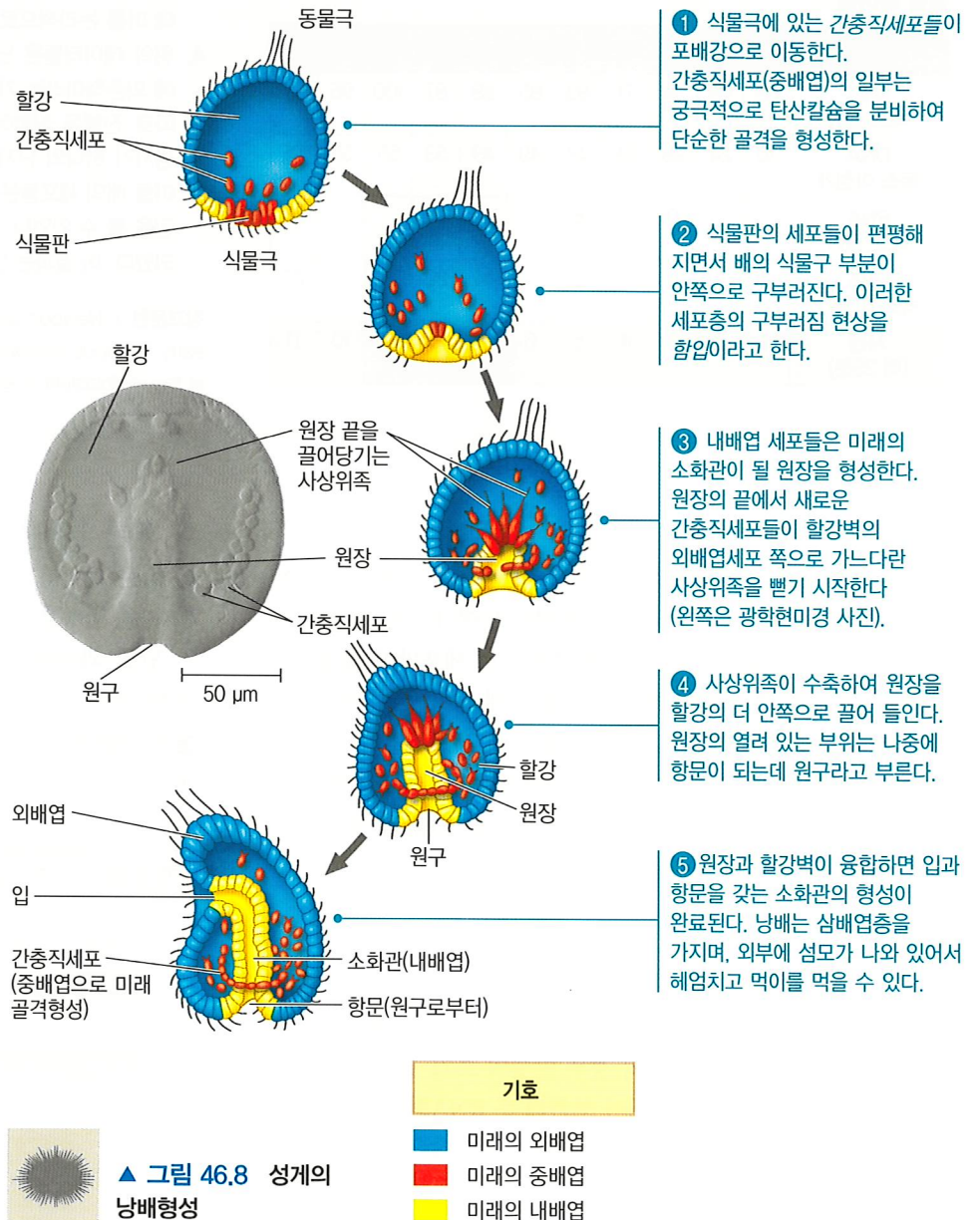
성계의 낭배형성과정

그림 46.8에서 보듯이 성계의 낭배형성은 세포층이 배 안쪽으로 굽어들어가는 **함입(invagination)**뿐 아니라 세포의 이동도 포함한다. 그 과정에서 세포들은 광범위한 세포 재배열을 통해 점점 깊고 좁게 함입되어 끝이 막힌 관 모양의 **원장(archenteron)**을 형성한다. 원장의 열린 쪽을 **원구(blastopore)**라고 하며, 이곳은 후에 **항문**이 된다. 입이 될 부분은 나중에 형성된다. 성계와 같이 입이 두 번째 열

리는 부분에서 생기는 동물을 **후구동물(deuterostome; 그리스어로 두 번째 입이라는 의미)**이라고 한다. 사람과 척추동물을 포함하는 대부분의 척삭류가 여기에 해당한다(32장). 반대로, 연체동물, 환형동물, 그리고 절지류 등은 **낭배형성 과정 중 처음으로 생기는 입구에서 입이 생기는 선구동물(protochordate)**이다.

개구리의 낭배형성과정

그림 46.9의 척추동물 배 발생의 예에서 보듯이 낭배형성과정에 의해 생겨난 각 배엽은 성체의 구조 중 특정한 부분을 담당하게 된다. 그런데 일부 기관과 대부분의 기관계는 한 종류의 배엽 이상이 관여하고 있다. 예를 들어 부신(adrenal gland)의 경우 외배엽성 및 중배엽성 세포를 다 가진다. 많은 경우 내분비샘은 내배엽성 세포를 가진다.



개구리를 포함하는 좌우대칭형 동물은 등-배, 좌-우, 그리고 앞-뒤의 방향성을 가진다. 낭배형성과정을 시작하는 세포의 이동은 정자가 난자에 들어온 반대쪽인 포배의 등쪽 부위에서 일어난다(그림 46.10). 성계에서처럼 양서류의 항문은 원구로부터 발달하며, 입은 확장되어 들어간 원장의 반대쪽 끝에 만들어진다.

▼ 그림 46.9 척추동물의 3배엽에서 유래되는 주된 구조

외배엽 (배의 외층)	중배엽 (배의 중간층)	내배엽 (배의 내층)
<ul style="list-style-type: none"> • 피부의 상피와 그 파생물들 (땀샘, 모낭 등) • 신경계, 감각계 • 뇌하수체, 부신수질 • 턱과 치아 • 생식세포 	<ul style="list-style-type: none"> • 골격, 근육계 • 순환, 림프계 • 배설, 생식계(생식세포 제외) • 피부 진피 • 부신 피질 	<ul style="list-style-type: none"> • 소화계의 상피와 부속기관 (간, 이자 등) • 호흡, 배설, 생식관 등의 상피 • 홍선, 갑상샘, 부갑상샘

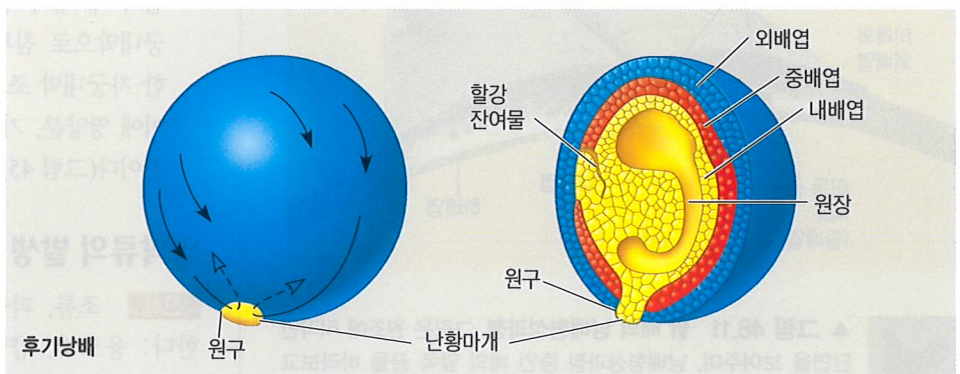
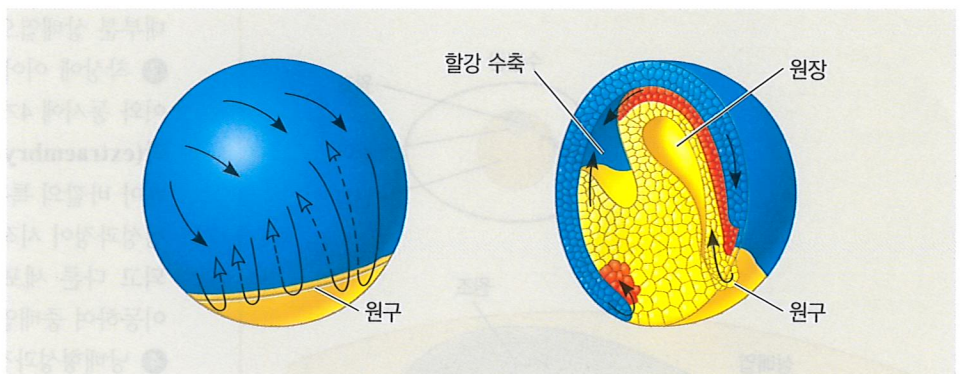
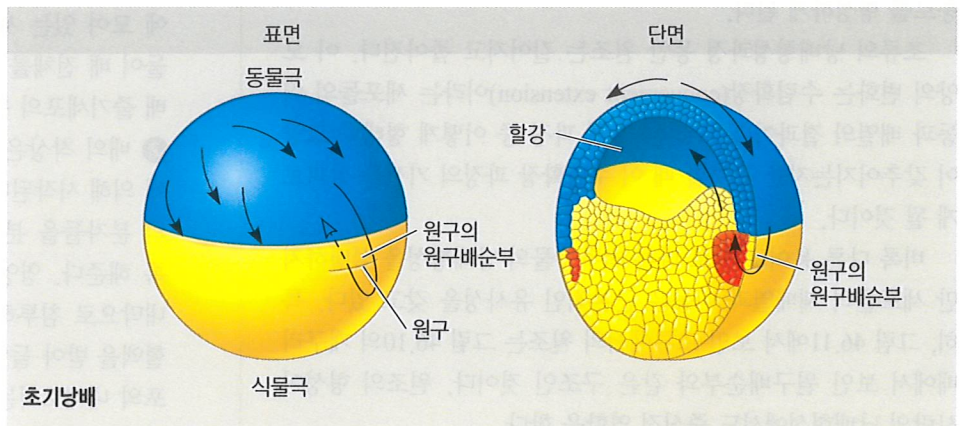


▼ 그림 46.10 개구리 배의 낭배형성과정. 개구리 포배에서 할강은 동물극 쪽으로 치우쳐 있으며, 여러 세포층으로 이루어진 벽에 의해 둘러싸여 있다.

① 포배 후기에 작은 함입, 즉 원구가 생기기 시작하면 낭배형성과정이 시작된다. 함입되는 위쪽을 원구배순부라고 부른다. 원구가 만들어지는 동안 여분의 세포들이 회절 과정, 즉 원구배순부를 지나 안쪽으로 회전하여 할강벽을 따라 안쪽으로 이동하는 과정을 통해 내배엽과 중배엽을 형성한다. 내배엽 세포들이 더 안쪽을 차지한다. 그 동안에 동물극 세포들은 모양이 변화되어 외부 표면으로 퍼져 이동하기 시작한다.

② 원구는 더 많은 세포들이 함입됨에 따라 배의 양쪽 끝으로 확장된다. 원구배순부의 양끝이 만나면 원형의 원구가 형성되고, 이것은 외배엽이 밀고 내려오는 힘에 의해 점점 더 작아진다. 내부적으로는 회절이 계속되어 내배엽과 중배엽이 확장되며, 원장이 형성되기 시작한다. 결과적으로 할강은 더 작아지다가 결국 없어진다.

③ 세포들이 외배엽을 형성한다. 내배엽은 가장 안쪽의 세포층이고 중배엽이 그 중간층이 된다. 원형의 원구는 난황으로 찬 세포로 구성된 난황마개를 둘러싼다.



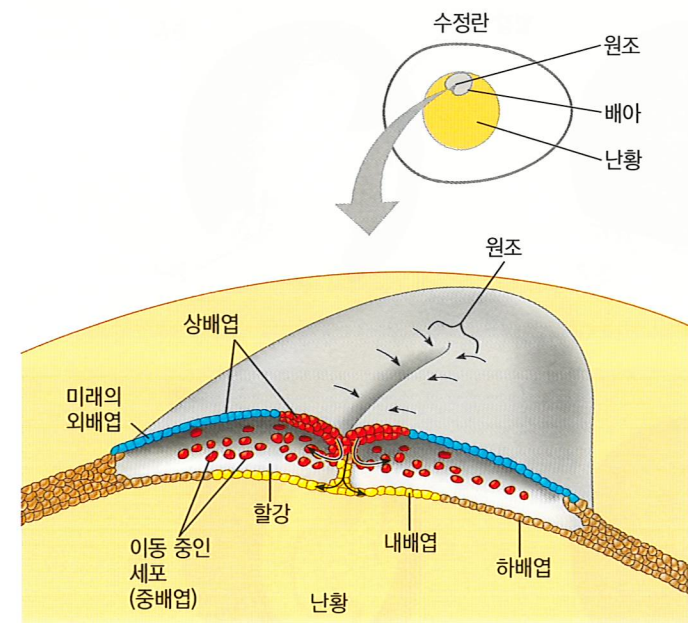
구분
■ 미래의 외배엽
■ 미래의 중배엽
■ 미래의 내배엽

조류의 낭배형성과정

조류의 낭배형성과정은, 커다란 난황 위에 놓여 있는 두 층의 세포층, 즉 상배엽(epiblast)과 하배엽(hypoblast)으로 되어 있는 배아 시기에 시작된다. 상배엽으로부터 온 세포들만이 배아로 발달한다. 낭배형성과정 동안 일부 상배엽 세포들은 배반엽의 중앙으로 이동한 후 날개의 세포로 떨어져서 난황을 향해 안쪽으로 이동한다(그림 46.11). 배반엽의 중앙에서 안으로 이동하는 세포들은 쌓여서 원조(primitive streak)라는 두꺼운 구조를 형성한다. 일부 세포들이 아래쪽으로 이동하여 내배엽을 형성하게 되고 하배엽 세포들을 밀어내게 된다. 일부 다른 세포들은 측면으로 이동하여 중배엽을 형성한다. 낭배형성과정의 끝까지 표면에 남아 있던 세포들은 외배엽을 형성하게 된다. 하배엽 세포들은 나중에 내배엽에서 분리되어 난황을 둘러싸는 막과 난황을 배로 연결시켜주는 통로를 형성하게 된다.

조류의 낭배형성과정 동안 원조는 길어지고 좁아진다. 이 모양의 변화는 수렴확장(convergent extension)이라는 세포들의 이동과 배열의 결과이다. 우리는 발생 과정 중 어떻게 형태와 모양이 갖추어지는지를 공부할 때 이 수렴확장 과정의 기전을 살펴볼게 될 것이다.

비록 다른 용어로 서로 다른 척추동물의 낭배형성을 설명하지만 세포들의 재배열과 이동은 근본적인 유사성을 갖고 있다. 특히, 그림 46.11에서 보인 조류에서의 원조는 그림 46.10의 개구리 배에서 보인 원구배순부와 같은 구조인 것이다. 원조의 형성이 사람의 낭배형성에서도 중심적 역할을 한다.



▲ 그림 46.11 닭 배의 낭배형성과정. 그림은 원조에 직각인 단면을 보여주며, 낭배형성과정 중인 배의 앞쪽 끝을 바라보고 있다.

사람의 낭배형성과정

난황이 많고 크기가 큰 다른 척추동물들의 알과는 달리 사람의 난자는 작고 영양분 보관의 면에서는 거의 보관된 것이 없을 정도이다. 수정은 수관관에서 이루어지며, 배가 수관관으로부터 자궁으로 이동하는 동안에 배의 초기 발생이 시작된다(그림 45.15).

그림 46.12는 수정 후 6일부터 일어나는 사람의 배 발생을 보여주는 모식도이다. 사람 발생에 대한 지식은 대부분 생쥐와 같은 다른 동물로부터 추정하거나 인공 수정 후 초기의 발생 과정을 관찰함으로써 얻어진 것들이다.

① 난황이 완전히 끝난 시점에 사람의 배아는 100개가 넘는 세포들이 중앙의 빈 공간 주위에 배열되고 수관관에서 자궁으로 이동한 상태이다. 이 시기의 배아를 배반포(blastocyst)라 하며 이는 포배에 해당하는 단계이다. 배반포 할당의 한쪽 끝에 모여 있는 세포들을 내세포괴(inner cell mass)라 하며 이들이 배 전체를 형성한다. 매우 이른 시기의 배반포 세포들은 배 줄기세포의 원천이 된다.

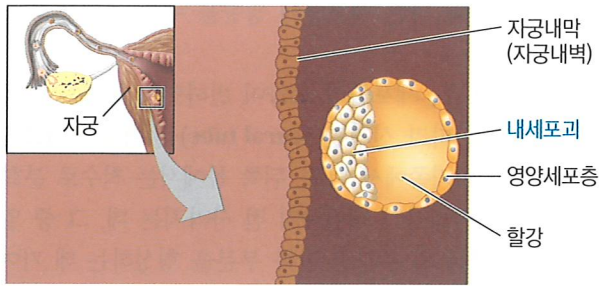
② 배의 착상은 외부 상피세포층인 영양세포층(trophoblast)에 의해 시작된다. 영양세포층이 분비하는 효소들이 자궁내막의 분자들을 분해시켜 배반포가 자궁내막에 침투할 수 있도록 해준다. 영양세포층이 손가락 모양으로 확장하면서 자궁내막으로 침투하면 모세혈관이 터져 영양세포층 조직이 모체 혈액을 받아 들일 수 있게 된다. 착상이 일어나는 시기에 배반포의 내세포괴는 상배엽층과 하배엽층으로 이루어진 편평한 원반형의 배아를 형성하게 된다. 조류에서처럼 사람의 배아는 대부분 상배엽으로부터 발생한다.

③ 착상에 이어 영양세포층은 계속 자궁내막으로 확장하고, 이와 동시에 4개의 배외막이 만들어지기 시작한다. 이들 배외막(extraembryonic membrane)은 배에 의해 만들어지지만 배아 바깥의 특정 구조들을 감싸게 된다. 착상이 끝나면 낭배형성과정이 시작된다. 일부 세포들은 표면에 남아서 외배엽이 되고 다른 세포들은 조류에서처럼 원조를 통과하여 안으로 이동하여 중배엽과 내배엽을 형성한다(그림 46.11).

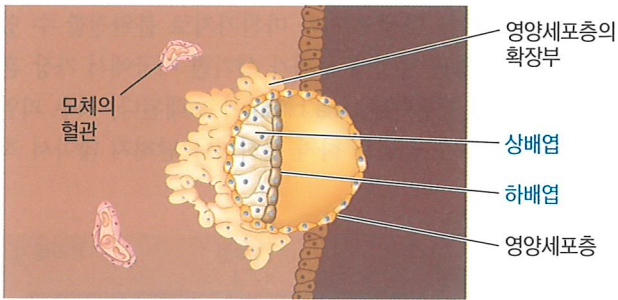
④ 낭배형성과정이 끝날 때쯤 배엽층이 형성된다. 배의 중배엽과 네 개의 배외막이 배를 둘러싼다. 발생이 진행되면서 자궁내막으로 침투하는 영양세포층, 상배엽 세포, 그리고 인접한 자궁내막 조직이 태반을 형성한다. 태반은 엄마와 태아 사이에 영양분, 기체 및 질소 배설물들을 교환하는 필수적인 기관이다(그림 45.16).

양막류의 발생 적응

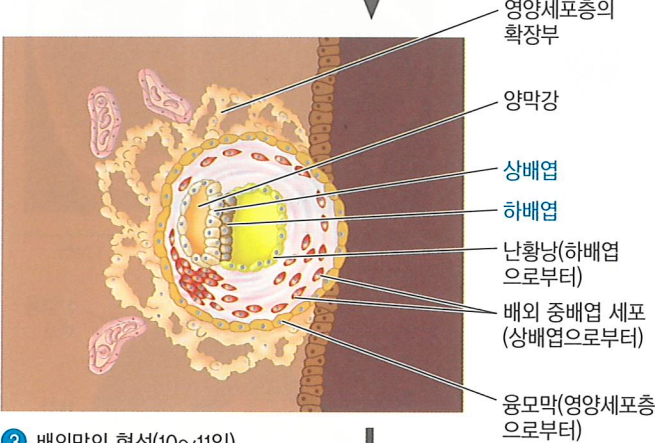
진화 조류, 파충류, 그리고 포유류는 4개의 배외막을 형성한다: 융모막, 양막, 요막, 그리고 난황낭이 그것들이다(그림 46.13). 이들 막은 배 발생 과정에서의 생명유지 시스템으로 기능



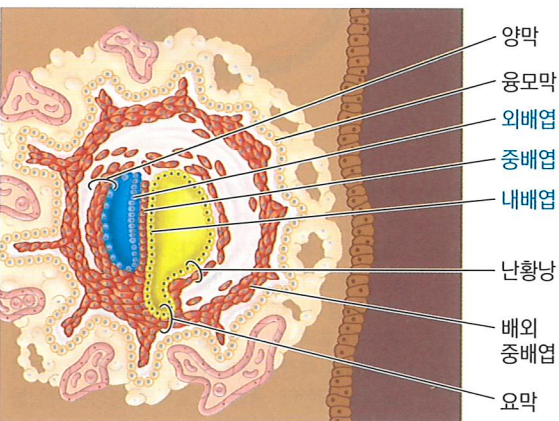
1 배반포가 자궁에 도달한다.



2 배반포의 착상(수정 후 7일)



3 배외막의 형성(10~11일), 난배형성의 시작(13일)



4 난배형성이 진행되어 3배엽과 4개의 배외막으로 된 배가 된다.

▲ 그림 46.12 사람의 초기 배 발생의 네 단계. 나중에 실제로 배아로 발생하는 조직의 이름들은 파란색으로 표시되어 있다.



한다. 그럼 이러한 적응은 왜 어류, 양서류에서는 나타나지 않고 유독 파충류와 포유류의 진화 경로에서만 나타날까? 우리는 배 발생의 몇

가지 기본적인 사실을 고려함으로써 합리적인 가설을 세울 수 있을 것이다. 모든 척추동물

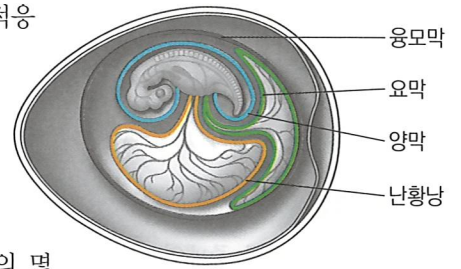
물 배의 발생에는 물이 있는 환경이 필요하다. 어류와 양서류는 알을 바다나 연못에 낳기 때문에 특별히 물로 채워진 닫힌 공간을 필요로 하지 않는다. 그러나 척추동물이 육상으로 이동하면서 건조한 환경에서도 생식을 할 수 있는 구조가 필요하게 되었다. 그 결과 오늘날에 존재하고 있는 다음과 같은 두 가지의 효율적인 구조가 진화하였다. 첫째, 새와 파충류뿐만 아니라 일부 포유류(단공류)에서 나타나는 겹질로 둘러싸인 알과 둘째, 유대 포유류와 태반 포유류들의 자궁이 그 구조들이다. 이들 동물의 배아는 알 겹질이나 자궁 안에서 양막주머니 안에 있는 양수 속에 있다. 이런 이유로 조류, 파충류, 포유류를 양막류(amniote)라고 한다(개념 34.5).

대부분의 경우 배외막은 포유류나 파충류에서 비슷한 기능을 수행하는데, 이는 공통의 진화적 뿌리를 가진다는 점에서 일관된 현상이라 할 수 있다. 융모막(chorion)은 기체교환을 담당한다. 양막(amnion)에 채워져 있는 액체는 배아를 보호한다. 이 양수는 출산 직전에 질로부터 방출된다. 파충류에서 배설물을 모아두는 기능을 하는 요막(allantois)은 포유류에서는 탯줄에 포함되어 있다. 거기서 요막은 태반으로부터 배아로 산소와 영양분을 공급해 주고 배아로부터 이산화탄소와 질소성 노폐물을 제거해주는 혈관을 형성한다. 네 번째 배외막인 난황낭(yolk sac)은 파충류에서는 난자의 난황을 둘러싸고 있으며, 포유류에서는 초기 혈구 세포를 만드는 장소이며, 이 혈구 세포들은 나중에 배아로 이동하게 된다. 이상과 같이 파충류와 포유류의 배외막은 진화의 과정에서 각각 겹질을 가지는 알 또는 자궁이라는 환경에서의 발생에 특이적인 적응을 보인다.

난배형성이 끝나고 배외막 형성이 완료되고 나면 배 발생의 다음 단계가 진행된다: 기관의 형성이 그것이다.

기관형성과정

배아의 3배엽층은 기관형성과정(organogenesis) 동안 기관의 원기를 형성한다. 종종 둘 또는 세 개의 배엽에서 유래한 세포들이 하나의 기관형성에 참여한다. 이 때 다른 배엽에서 유래한 세포들의 상호작용이 세포 운명을 특정하는 데 도움을 준다. 세포들이 특정 운명을 채택함으로써 모양도 변하고 어떤 환경에서는 다



▲ 그림 46.13 파충류의 알 속의 네 가지 배외막

다. 그런데 복부내장 역위증은 어떻게 생기는 것일까? 최근의 모델에 의하면 배아의 특정 부위의 섬모 운동이 정상 발생에 필수적이라는 것이다. 증거들에 의하면 섬모의 운동이 왼쪽 방향의 유체 흐름을 만들게 되고 이는 좌-우 축의 대칭성을 허물게 되는 힘으로 작용한다는 것이다. 이러한 흐름이 없으면 좌-우 축의 비대칭성이 무작위적으로 생성되고 따라서 절반의 경우에는 복부내장 역위증이 된다는 것이다.

이제 세포 운명 결정 과정에서부터 발생을 전체적인 관점에서

되새겨 보면, 동물의 발생 과정에는 수많은 신호전달 단계와 분화 과정을 포함하는 일련의 사건들이 일어남을 알 수 있다. 발생 초기에 비대칭성을 갖게 된 세포들이 서로 영향을 주어 특정한 유전자들의 발현이 일어나게 한다. 이 유전자들의 산물은 세포들이 특정한 종류로 분화하도록 지시한다. 분화된 세포들은 패턴 형성과 형태형성을 통해 궁극적으로 조직과 기관의 복잡한 배열을 만들어 내고, 각각은 하나의 조화로운 생명체를 형성하기 위하여 적절한 장소에서 기능을 수행한다.

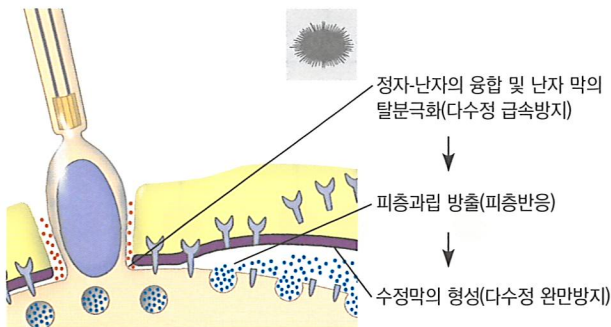
46 장 복습

핵심 개념의 요약

개념 46.1

수정과 난화로 배 발생이 시작된다

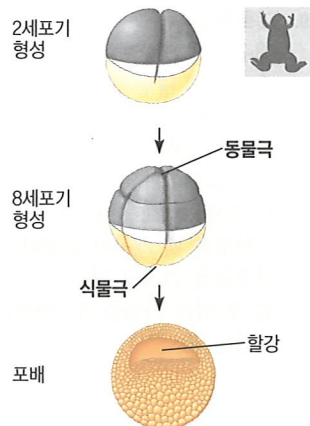
- 수정(fertilization)은 이배체 접합자를 형성하게 하며, 배 발생을 시작하게 한다. 침체반응(acrosomal reaction)은 정자의 침체 안의 가수분해효소들을 분비하여 난자 주위를 둘러싸고 있던 물질들을 분해시킨다.



포유류의 수정에서는 피층반응을 통해 투명대가 변화함으로써 다수정 완만방지(slow block to polyspermy) 기작이 일어난다.

- 수정이 일어난 후 세포의 성장 없이 세포분열이 계속 일어나는 난할(cleavage)이 일어나 많은 할구(blastomere)를 만들어 낸다. 난황(yolk)의 양과 분포가 난할의 패턴에 영향을 끼친다. 포배 중기로의 이행은 난할의 끝을 알려주는 것으로, 많은 생물종들에서 액체가 차 있는 포배강(blastocoel)을 포함하고 있는 포배(blastula)가 생기게 한다.

? 정자가 다른 종의 난자를 만나면 세포 표면에서 일어나는 어떤 사건이 실패하게 될까?



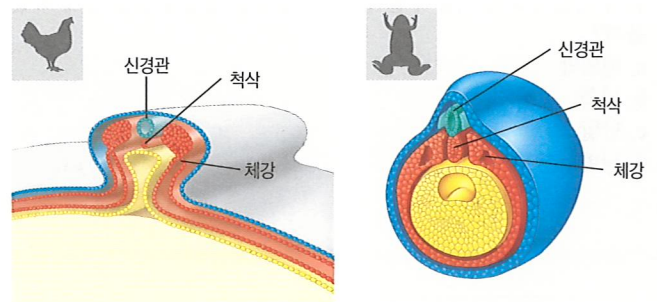
개념 46.2

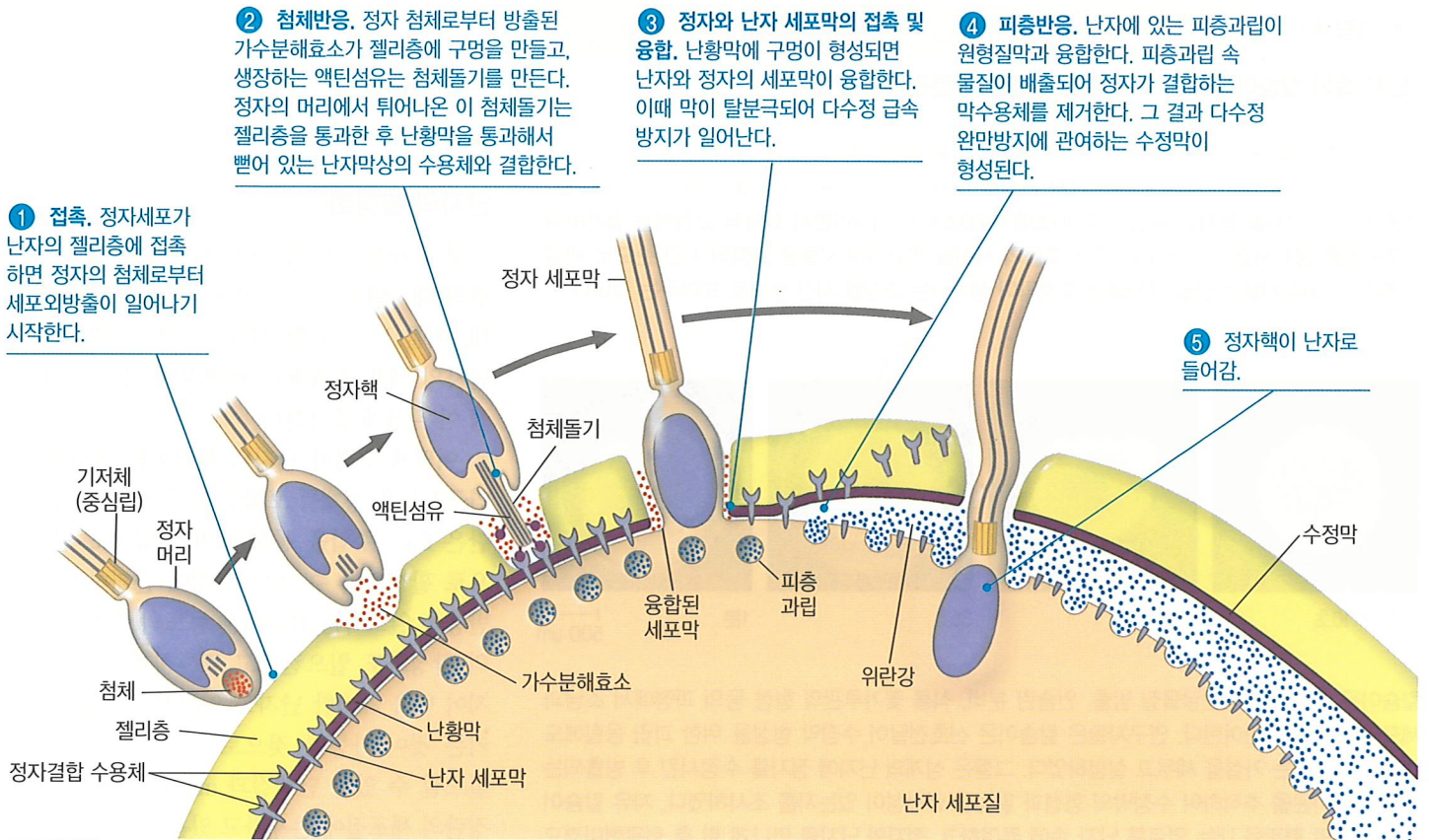
동물의 형태형성은 세포의 모양, 위치 및 생존에서의 특이적 변화를 동반한다

- 포배가 낭배형성과정(gastrulation)을 통해 낭배(gastrula)가 되면 원시적인 장인 원장과 세 개의 배엽층이 형성된다. 외배엽(파란색)은 배의 바깥 부분을 형성하고, 중배엽(빨간색)은 중간부분, 내배엽(노란색)은 가장 안쪽조직을 형성한다.



- 포유류의 낭배형성과 기관형성은 조류나 파충류와 유사하다. 수란관에서 수정이 일어나고 초기 난할이 진행된 후에, 배반포(blastocyst)는 자궁에 착상을 한다. 태반은 태아와 모체의 조직이 모여 형성되는데 영양세포층으로부터 태아 부분이 형성되며, 배아는 배반포에 있는 한 겹의 세포층인 상배엽으로부터 발달한다.
- 조류와 파충류, 그리고 포유류 배아들은 알 껍질이나 자궁 안에 있는 액체로 찬 주머니에서 자란다. 이러한 생물체에서 삼배엽층은 배아 조직을 만들 뿐만 아니라 4개의 배외막(extraembryonic membrane)인 양막, 융모막, 난황낭, 요막을 만든다.
- 동물의 기관은 삼배엽층의 특정한 부위로부터 발생된다. 척추동물의 초기 기관형성과정(organogenesis)에서는 신경배 형성을 포함하는데, 그 과정을 통해 등쪽 중배엽의 응축에 의해 척삭(notochord)이 형성되고 외배엽 신경관(neural tube)이 안쪽으로 접혀서 신경관이 발달한다.





▲ 그림 46.3 성계의 수정 시기에 일어나는 첨체반응 및 피층반응. 정자와 난자가 접촉한 후에 일어나는 이 반응은 단 하나의 정자핵이 난자의 세포질로 들어가게 하기 위한 과정이다.

위쪽의 아이콘은 성계 성체를 도식화한 것으로 앞으로 이 장에서는 같은 방법으로 그림과 관련된 동물들(개, 구리, 선충, 사람 등)을 표시할 것이다.

성계와 여러 다른 동물들에서 정자와 난자 간의 이와 같은 “자물쇠-열쇠” 인식 방식은 난자가 같은 종의 정자에 의해서만 수정이 되도록 하는데 중요한데, 주위의 물속에는 다른 종의 생식세포들이 함께 존재할 수 있기 때문이다.

난자와 정자의 인식 과정이 정자와 난자 세포막의 융합을 일으킨다. 그러면 난자 표면의 이온통로가 열리면서 정자의 핵이 난자의 세포질로 들어가게 된다. Na^+ 가 난자 안으로 들어와 난자의 막전위가 변하여 탈분극(depolarization)된다(8장). 탈분극은 정자와 난자가 결합한 후 1~3초 안에 일어나며, 다른 정자가 난자의 세포막과 융합하는 것을 억제하여 다수정을 막는다. 이 기작을 다수정 급속방지(fast block to polyspermy)라고 한다.

피층반응

세포막의 탈분극 현상은 약 1분 정도밖에 지속되지 않으나, 성계는 길게 지속되는 다수정 억제 기전을 가지고 있다. 이러한 다수정 완만방지(slow block to polyspermy) 기전은 세포질 주변부, 즉 피층(cortex)으로 알려진 곳에 있는 수많은 소낭들인 피층과립(cortical granules)에 의해 확립된다. 정자가 난자와 결합한 후

몇 초 안에 피층과립이 세포막과 융합하게 된다(그림 46.3, 4단계). 피층과립의 내용물이 세포막과 난자의 세포외기질로 이루어진 난황막 사이의 공간으로 방출되면서 피층과립으로부터 분비된 효소들과 다른 분자들이 난황막을 수정란으로부터 떨어지게 하며, 난황막을 단단하게 만들어 수정막(fertilization envelope)으로 전환시키는 피층반응을 일으키게 한다. 또 다른 종류의 효소는 남아 있는 정자 수용체 단백질 중 세포막 밖으로 나온 부분을 제거하고 아직도 부착되어 있는 정자들이 있다면 그것들을 떨어뜨린다.

수정막을 형성하려면 난자 내의 높은 농도의 칼슘이온(Ca^{2+})이 필요하다. 칼슘이온 농도의 변화가 피층반응을 일으킬 수 있을까? 이 질문에 답하기 위해 연구자들이 칼슘이온 농도에 민감하게 반응하는 염색약을 이용하여 수정 과정에서의 난자의 칼슘이온의 양과 분포를 측정하였다. 그림 46.4에서 보이는 바와 같이 칼슘이온이 수정막이 생겨나는 것에 맞추어서 파동처럼 퍼져나간다는 것을 알 수 있다. 다른 연구를 통해 정자와의 결합에 의해 활성화되는 신호전달 과정에 의해 칼슘이온이 소포체로부터 세포질로 빠져나가는 과정이 활성화된다는 것이 밝혀졌다.

탐구 골격근 수축의 조절

골격근 수축을 조절하는 전기적, 화학적 및 분자적 기작들이 근육세포를 비스듬히 자른 면과 아래 그림의 확대한 절단면을 통해 나타나 있다. 운동신경세포에 의한 활동전위(빨간색 화살표)는 근섬유와 T관을 따라서 전 근육에 걸쳐서 근육 깊숙이까지 전달되어 칼슘(초록색 점)을 이동시켜 근육의 활성을 조절한다.

