

有袋類の生物学と繁殖機能(2)

とくに、生殖生理と胚操作

誌名	畜産の研究 = Animal-husbandry
ISSN	00093874
著者名	菅原,七郎
発行元	養賢堂
巻/号	68巻9号
巻号補足	
掲載ページ	p. 941-943
発行年月	2014年9月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



有袋類の生物学と繁殖機能(2)

—とくに、生殖生理と胚操作—

菅原七郎*

II 有袋類の生殖生理

B 雌の生殖機能

雌の生殖機能は有袋類全体に共通する基本的なものと各科毎にそれぞれ特徴的なものが知られているが真獣類と比べて調べられている種数も少なく、詳細な研究はこれからの課題でもある。

a) 雌の生殖器官⁸⁾

前述の如く、雌性生殖器は左右1対の独立した卵巢、卵管、子宮、膈と中央膈(後膈)から構成されている(図1-6)。各上記器官に科、種によってその型や大きさに変異幅が大きい7つのタイプに区分されている。

i) 卵巢

卵巢の形や大きさについて記述されたものはほとんど見当たらない。このことはこれまで調べられた有袋類の卵巢は真獣類のそれと比べ大差がないことを示していると考えられる。

卵胞や黄体の存在が常に認められるが発情周期や妊娠時などによって変わることが明らかにされている。卵巢機能の変化についてはキタオポッサムを中心に9種について調べられている。

ii) 卵管

有袋類の卵管は構造的、機能的にも真獣類と同じであるが種によって長さや螺旋化などで変異がある。また、卵管の筋層、上皮細胞なども基本的には他の哺乳類と同じである。

卵巢付近の卵管系の構造は種によって変異があり、膨大部は卵管莖部端に連結して卵管子宮接合部を介して子宮に開口している。

これまで受精卵子は卵管を急速に通過することから、卵管はあまり、よく注意されてきていないことも事実であるが、この機能の生物学的意味は興味のあるところである。

すなわち、有袋類特有のムコポリサッカライド

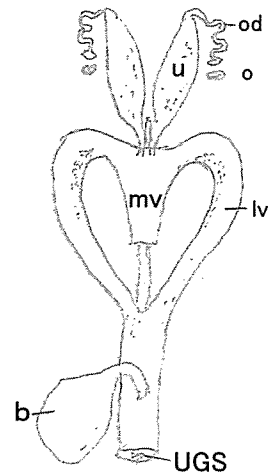


図1-6 雌性生殖器模式図(ダマヤブワラビー)

o: 卵巢, od: 卵管, U: 子宮, lv: 側膈,
mv: 中央膈, b: 膀胱, UGS: 泌尿洞

(ムコ糖蛋白質)を分泌して単精子浸入後の受精卵子の外囲を包み多精子受精を阻止する役割をしているとされている。

iii) 子宮

単卵子を排卵する種では子宮は明確な紡垂状の形をしており後部域で左右の子宮角に接して結組織と結合している。

一方、多排卵をする種の子宮では、左右が前端部で一方の側に片寄っていて子宮を大きくさせるコマ型を形成している。そして、子宮頸管は左右別々にそれぞれ左右の膈に開口している。

子宮筋層は真獣類とは異なる構成をしている。すなわち外層筋は少し斜行の筋線維が縦走しており、内層は輪状に分布している。なお、筋線維は外側から管状構造で子宮の内側に輪状になって分布する。

この子宮筋層は真獣類のその構造と比べ単純である。これは妊娠期間が短いことや真性胎盤を形成しないことに関係していると考えられている。

*Ecos 研究所 (Shichiro Sugawara)

iv) 膣と産道

膣は種による変異が最も大きく、特異的な形態をしている。膣は左右2つあって、それぞれ同じ側の泌尿洞に接続しており、その前頭部は通常の中隔膜によって盲嚢から子宮頸管にかけて仕切られている。

膣盲嚢の後域縁と泌尿洞口の前端部間はかなり線維状結組織であり、それが両側膣と尿管と尿道を支持する役割をしている。

この泌尿洞は偽膣（道）または産道に直接接続しており、これは最初の分娩時に形成される。

偽膣は18世紀に発見されており、その後、多くの種でも認められ、その役割も明らかにされた。

産道は最初の分娩後は開口したままでその上皮は立方上皮によって形成されている。

しかし、多くの有袋類では産道は恒久的なものではなく、分娩毎に両尿管間にある結組織の間に形成されることが確認されている。

分娩時に形成された産道は産子が通過（娩出）すると急速に閉じてしまう。

一方、哺乳類で最も小さいフクロミツスイでは産道は初回分娩後は常に開口している。

また、最も大きい産子をもつカンガルー科の種では中隔膜は不完全で産道も短く、初産以降、恒久的に開口したままである。

なお、膣の形は科によって異なり、ケノレステス科（コロンビアケノレステス）では特に長いし、フクロキツネ（クスクス科）やフクロミツスイ（科）では胞施状になっている。他のある種では両膣は膣盲嚢といわれる単一嚢室を形成しているし、他には精漿貯留所として前端部が大きくなっている種もある。

b) 子宮膣の機能的変化

雌性副生殖器官は性周期、妊娠、分娩などによって生理機能的に変わる。とくに、真獣類と同様に卵管、子宮、膣は生殖周期の卵胞期、黄体期で顕著な変化をして各時期での生理的機能の役割を果たしている。

i) 副生殖器官内膜の機能変化

イ) 卵胞期

卵管、子宮の内膜上皮や分泌腺は卵胞の成長、成熟期、発情期、排卵後の数日間に亘って分裂増殖をして、精子の活性化、受精、そして受精卵子の初期発生への至適環境を整える働きをされると考えられる。

膣や泌尿洞は卵胞期には著しく肥大して、発情期に最大に達して、非発情期の数倍以上もの大きさになる。

中央膣や膣嚢の粘膜の立方上皮は発情期に分裂増殖して分泌活動が盛んになる。一方、この時期では側膣や泌尿洞では扁平上皮細胞は角化してきて管腔に細長く突出してくる。

発情期には側膣は卵管と同じように子宮、卵管に向けて強い蠕動運動をして精子の上走を促進するし、射出精液を側膣から膣嚢内に押し上げて粘液と混合させ凝固させる働きもしている。

ダマヤブフラビーの雄は12時間の発情期間中それぞれの雌と交尾射精するがその凝固液は100mlにまでに達するとされているが泌尿洞内で24時間も経過するとほとんど消滅してしまう。

一方、他のカンガルー類ではその一部は中央膣内に数日間滞留して、徐々に吸収され、消失する。

なお、ある例では固くなった凝固物が最後の交尾後一ヶ月以上も残っていることも認められている。

上述の膣の変化に対して子宮も内膜上皮の盛んな増殖や分泌活動が高まるが単排卵する種と多排卵する種では機能的変化が左右子宮で異なることが知られている。

すなわち、フクロキツネのような単排卵をする種では排卵する卵巣側の子宮内膜上皮が反対側のそれと比べて細胞の分裂増殖や分泌活動が著しく高くなっている。

一方、多排卵をする種では子宮内膜上皮の増殖や分泌活動は左右子宮間で差が全くなく同様に活性化され機能することが明らかにされている。

ロ) 黄体期

排卵後、膣などは大きさや分泌液量などは減少するが子宮は肥大すると同時に分泌活動が盛んになる。

発情後4～6日間位では子宮内膜の活潑な分裂増殖と分泌活動がみられるが単排卵と多排卵する種とでは左右子宮での肥大と分泌活動が異なる。

すなわち、単排卵する種では黄体が形成された側の子宮のみ肥大する。排卵後8～10日目での子宮の肥大割合は反黄体側の子宮と比べ肥大率は著しく大きい。

この子宮の肥大率の違いはプロジェステロンのレセプター（PR）の多少に連動するもので黄体側のPRが反対側の子宮PRと比べ著しく多いことによることが知られている。

子宮の肥大時では子宮上皮や腺細胞はその中央に大きな核を持つ立方細胞であるが肥大化するに従って基底部に小型化した核に染色性がない細胞質を多く含む円柱細胞に変化する。

この時期の細胞は顆粒状の多くの小胞体を持ち、アポクリン分泌する分泌細胞を含んでいる。子宮腺における分泌液組成は浮遊状態の胚盤胞の拡張に必要な栄養源となっていると考えられている。

特に卵管、子宮の分泌機能は受精から初期卵割期の受精卵子のムコ蛋白質の層やシェル膜の形成に不可欠な役割を担っている。

黄体期の終りには子宮、卵管の上皮や分泌腺細胞は退行変化を示すがその変化過程は種全体を通してそれぞれ種特異的である。

しかし、黄体の退行に伴って黄体期特有の細胞型から退行して卵胞期に移行するに従って線毛上皮細胞や基底膜はストローマ細胞から増加して分布してくる。

泌乳個体では上記上皮細胞の再生サイクル過程は阻止されて、非繁殖期の状態のままである。

副生殖器官の生理的機能変化は真獣類と同様エストロジェン (E_2) やプロジェステロン (P_4) などのステロイドホルモンの合成分泌能と関連して起こっており、各器官の上皮細胞の上記ステロイドレセプターの変動に密接に関係していると考えられるが更なる研究が必要である。

ii) 泌尿生殖器官の血管系と分布

泌尿生殖器系の血管分布についてはフクロキツネ (クスクス科)、ヒメウオンバット (ウオンバット科) や、カンガルー科のダマヤブワラビー、オオカンガルー、スナイロワラビー、アカカンガルー、アカハラヤブワラビーなどについての報告がある。

これら種の血管系は卵巣、子宮、膣、外陰部の4つの動、静脈系からなっており、これら脈管系を介した血液循環が行なわれ機能している。

上記種では各種によって血管系の脈管形成、分枝および分布は異なる。

カンガルー科では各泌尿生殖器への血管分布とその構成、配列は多少の変異があるもののフクロキツネと全く同じタイプである。

フクロキツネとカンガルー科では卵巣動静脈は尾後大動静脈由来の腎動静脈より分枝するが両者は平行して卵巣に行き、さらに、同側の卵管、子宮、尿管へと枝分かれし2つに分布している。

卵巣の分枝動静脈血管系は卵管、子宮、尿管からの分枝血管の叢を形成して卵巣静脈と連なっている。そして後大静脈に流入するようになっている。

一方、ダマヤブワラビーでは真獣類と同様に卵巣動脈は左右腎動脈から直接別々に分枝している。卵巣動脈から分枝した子宮動脈はUとS状になって複雑に入組んで分布している。

子宮卵管接合部では子宮の主要脈管系は子宮筋層側と反子宮筋層に沿って分布している。

泌尿生殖器系の血管分布構成は卵巣と子宮卵管との間におけるホルモン作用や他の生殖機能に関与する物質 (PG 類) などの直接作用との関係から極めて重要であり、卵子形成時、排卵時黄体期と休止期などにおける血管系の新生や発達などの点での比較解析により、それらの関係を明らかにする必要がある。

参 考 文 献

- 8) Tyndale-Biscoe, H & Renfree, M (1987) Reproductive physiology of Marsupials, pp-172~202, Cambridge Union, press, NY