

제 8 장

Gestation (임신)

8-1. 난할기(Cleavage)

8-2. 분화기(Differentiation)

8-3. Fetal Growth ; 성장을 표시

8-4. Twinning ; 쌍태분만

8-5. Hormones Important to Gestation

Gestation (임신)

A. 정의: 임신하고 있는 기간; 수정에서부터 분만까지의 기간

B. Gestation length;

a. 코끼리; 660일, 면양; 148일, 개; 60일, 고양이; 65일,
말; 337일, 돼지; 114일, 소; 281일 (Table 8-1)

b. 임신기간 차이의 원인

1) 품종간의 차이

2) 사육 방법의 차이

3) 개체차이

4) 소에 있어서 태아가 수컷일 때 조금 더 길어짐(1~2일)

5) 소에 있어서 쌍둥이를 가졌을 경우 조금 더 짧아짐(2~3일)

6) 착상지연(embryonic diapause)이 되었을 경우 더 길어짐

- 위임신; 암놈끼리 여러 마리 함께 있는 경우 → 임신된 것처럼 행동,
체내에 황체가 생기기도 함.

- 개, 흰족제비, 여우, 밍크; 정상임신기간과 비슷.

- 고양이, 토끼, 래트, 마우스, 햄스터; 정상임신기간에 비하여 짧다.

Table 8–1 *Species and breed differences in gestation length*

Breed	Average length (days)
Cattle 281	한우; 285
Ayrshire	278
Guernsey	283
Jersey	279
Holstein	279
Brown Swiss	290
Angus	279
Hereford	284
Shorthorn	283
Brahman	293
Sheep 148	
Hampshire	145
Southdown	145
Merino	151
Horse 337	
Belgium	335
Morgan	342
Arabian	337
Goat	149
Swine	114

Table 8–1. Mean length of gestation in some mammals (days)

Bandicoot	12	Sheep	148
Opposum	14	Goat	149
Hamster	18	Marmoset monkey	150
Mouse	20	Rhesus monkey	170
Shrew	20	Western-spotted skunk*	220
Rat	22	Chimpanzee	230
Rabbit	30	Red deer	230
Red kangaroo	35	Pronghorn	235
Ferret	40	Bear*	240
Squirrel	45	Hippopotamus	240
Fox	50	Moose	240
Coyote	60	Armadillo*	255
Dog	60	Gorilla	265
Wolf	60	Human	270
Cat	65	American bison	280
Mink*	65	Otter	280
Raccoon	65	Cattle	281
Guinea pig	68	Walrus	330
Swine	114	Horse	337
Chinchilla	115	Seal*	350
Lion	115	Whale	360
Porcupine	115	Donkey	365
Tiger	115	Camel	400
Bat	120	Giraffe	430
Ring-tailed lemur	135	Rhinoceros	500
		Elephant	660

* Includes a period of embryonic diapause.

☞ 분만일 계산방법 - Cattle 281일 한우 285일

분만일 : 월-3 . 일+6 (3,6갑오로 외움)

ex) 4월6일 인공수정: 4월-3. 6일+6일 = 1월12일 분만예정일

if) 빨게 없으면 +12 , 2월6일 인공수정: 2+12-3 . 6일+6 = 11월12일 분만예정

한우는 계산된 날짜에다 + 5일

* Mean length of pseudopregnancy in some mammals (days)

Hamster	10 (18)	Ferret	35 (40)
Mouse	12 (20)	Fox	45 (50)
Rat	12 (22)	Dog	60 (60)
Rabbit	16 (30)	Mink	65 (65)
Cat	35 (65)		

C. 배아 및 태아(수태물, conceptus)의 영양공급

- 착상전 : 자궁유와 배아의 난황으로부터 영양공급

- 착상후 : 모체의 혈액을 태반을 통하여 영양을 공급받고 배설물을 내보냄

개체가 독립적으로 영양을 흡수-태아기

자궁점막층의 자궁
선에서 분비?

D. 태반형성 시작 시기(수정후)

Species	Days after fertilization
Sow	12-20
Ewe	18-20
Cow	30-35
Mare	50-60

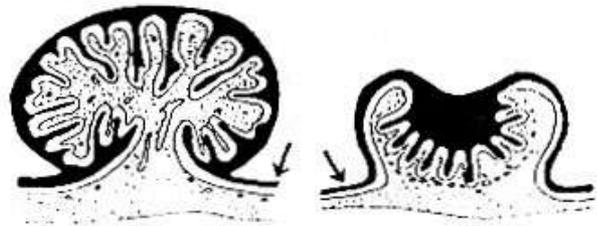
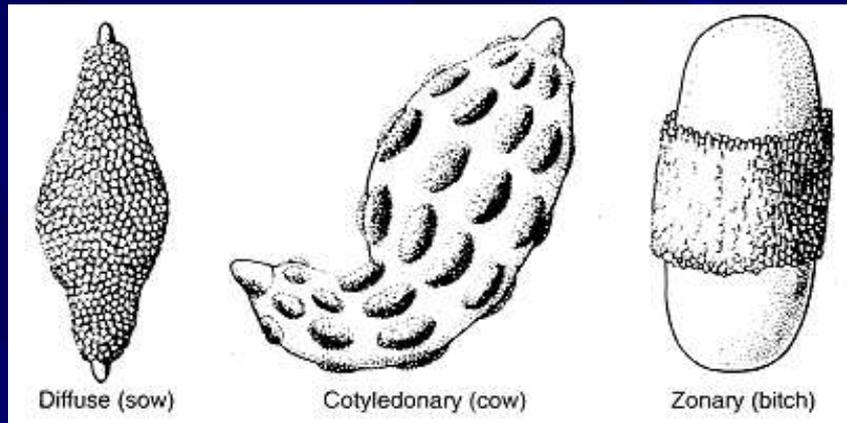
태반형성; 태아를 밖에서 둘러싸고 있는 태막(배아외막)과 모체의 자궁내막이 서로 연결되거나 결합되어 태아와 모체간의 물질교환의 통로를 구축하는것.

- sow : 12 - 20 일, ewe : 18 - 20 일, cow : 30 - 35 일, mare : 50 - 60 일

E. 소의 태반 형성과정(궁부성 태반) → 수정후

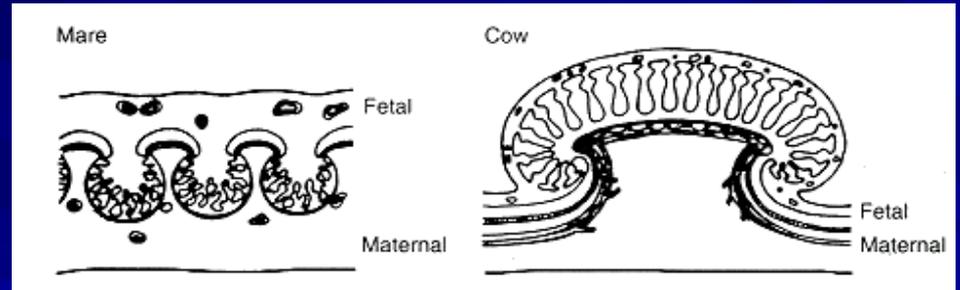
Days after fertilization	Cotyledonary attachments; 궁부성태반-소, 면양, 산양, 사슴
30-35	3-4 fragile in pregnant horn 태반엽(태반분엽);
40	A few fragile in both horns 융모총(궁부)+자궁소구
70	40-50 in both horns
Middle of pregnancy	Approximately 120 in both horns

- 30 ~ 35일 : 임신한 자궁각에 쉽게 분리되는 3~4개의 태반엽 형성
- 40일 : 양쪽 자궁각에 분리되기 쉬운 약간의 태반엽 형성
- 70일 : 양쪽 자궁각에 40 ~ 50개의 태반엽 형성
- 임신중반 : 양쪽 자궁각에 대강 120개 정도의 태반엽 형성



소(좌)와 면양(우)의 태반분엽

흑색 부분이 음모막(화살표)에 연결된 음모총(궁부)이고, 백색 부분이 자궁내막에서 돌출된 자궁소구임.



소; 80~120개 정도의 자궁소구

면양; 100개정도

- 투명대 반응 : 다른 정자가 또 투명대를 침투하는 것을 막는다.
→ 양쪽의 표층미립자를 난황막 강으로 밀어냄
- 정자의 난황막 통과 : 식균작용의 형태 → 세포질로 들어감
- 난황막 봉쇄 : 다른 정자에 의해 수정이 일어나는 것을 막아준다.
- 난황막강속으로 제2극체를 밀어냄 : 정자가 완전히 난황막 안으로 들어오면 미토콘드리아에 의해 정자 꼬리가 퇴행된다.
- 전핵의 형성과 융합 : 수컷 배우자와 암컷 배우자의 접합에 의해 접합체 형성
- Polyspermy(다정자 수정): 하나 이상의 정자에 의한 수정으로 3배체(배수체) 핵을 가진 접합체 형성 → 조기 배아 폐사화[3배체 (3n)] → 정상적으로 잠깐 발달 → 죽거나 퇴화됨)

.발생율 : 보통 포유동물 자연교미의 경우 1-2 % 정도 → 가끔에서는 흔함

.높은 발생율을 나타낼수 있는 제 2 난모세포

① 노화된 난자

② 열 또는 외부온도에 의해 체온이 높아지므로 해서 난자가 열을 받았을 때 방지하는 mechanism

- 투명대 반응 : 만일 여분의 정자가 들어온다 해도 수정에는 해롭지 않다.
- 난황막 봉쇄 : 만일 여분의 정자가 들어온다면 수정에 해롭다

- 배우자 노화

배우자의 생식능력 유지기간

정자 : ① 소, 돼지, 양 → 24 시간정도

② 말 → 72 - 120 시간

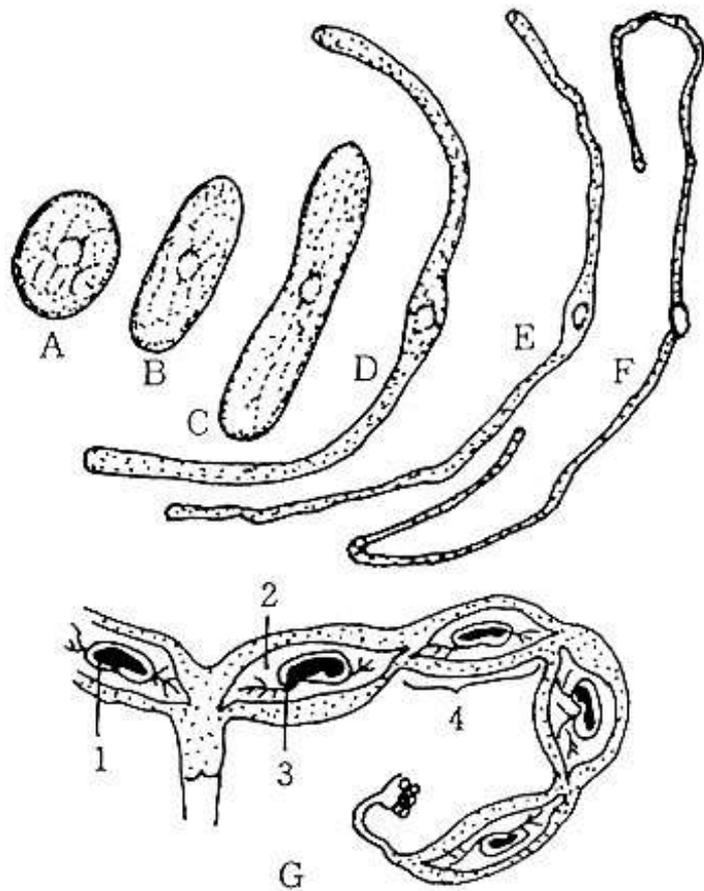
③ 닭 → 32일

F. 胚의 착상부위 결정

- a. 돼지 : 1) 자궁근의 수축운동에 의하여 수정란이 양쪽 자궁각을 자유로이 이동.
→ 수정 후 12일까지.
2) 같은 간격과 같은 수로 양쪽 자궁각에 고루 배치.
 - b. 말 : 양쪽 자궁각을 배아가 자유로이 이동; 수정 후 10~16일 사이에
 - c. 소, 면양 : 이동이 드물다.
- 태반형성 시기 시작; 돼지: 수정 후 12~20일 사이, 말: 50~60일 사이
소: 30~35일 사이, 면양: 18~20일 사이
- 배(胚)가 자궁내에 들어가서 자궁점막에 부착되지 않고 자궁강내에서 유리상태포배 (free-blast)로 있는 기간은?
- Mouse, Rat: 3~3.5 일
Rabbit: 5~6 일
소: 20~30 일
면양: 11~14 일
돼지: 10~20 일
말: 7주 정도

G. Development stage of conceptus

- a. **Cleavage; 난할기** -----→ 2細胞期부터 이미 수정란이 아니고 胚, 즉 embryo이므로 이기간을 卵期 즉 Stage of ovum이라고 칭하고, b를 胚芽期, c를 胚兒期로 칭하는 것은 옳지 않다-정확한 표현이 아닐 수도 있음.
- b. **Differentiation; 분화기** - 순수한 embryo(어떤 부분이 될 것인지 결정하는 시기)
- c. **growth; 성장기** - 귀, 다리모양을 갖추는 시기



돼지 배반포의 신장

A~F. 배반포의 신장과정을 나타낸 것이지만, 신장속도가 매우 빨라서 동복(同腹)으로서도 이 정도의 개체차가 있음(9일령 정도). G. 신장된 부분이 퇴축되고, 배부가 비대되어 락비공 모양을 나타내고 있음. 1. 태아 2. 배반포의 확장 3. 양막 4. 자궁의 확장

8-1. 난할기(Cleavage); 난기(period of ovum)

A. **Definition** : 성장과 분화 없이 접합체로부터 배반포기배 까지 세포분할을 하는 과정
→ zygote, 2-, 4-, 8-, 16-cell, morula, blastocyst → hatching 전까지

B. Process of cleavage: (Fig. 8-1)

C. Cleavage Time comparisons by species: (Table. 8-2)

Table 8-2. Time comparisons during early embryonic development for different farm species

Species	1 cell (hours)	2 cell (hours)	8 cell (days)	Blastocyst (days)	Enter uterus (days)
Cattle	24	48	3	8	3.5
Horse	24		3	6	5
Sheep	24		2.5	7	3
Swine	14 - 16	28~32	2	6	2

a. Similar pattern for different farm animals

b. **Whole period of cleavage** - 투명대 벗고 나오는 기간

Cow: 12 d -----┐

Ewe: 10 d

Sow: 6 d -----┐

| Proportional to length of gestation

난기(ovum period)

- 생물학적으로 엄밀한 의미에서 난기라 함은 수정란(fertilizes ovum)이 난할(cleavage)을 시작하기 이전의 짧은 기간뿐이며, 이미 난할을 시작한 이후에는 수정란이 아니라 배(胚, embryo)라고 할 수 있다.
- 그러나, 실제적으로는 수정란이 난할을 거듭하여 상실배(morula)를 거쳐 포배(blastula)에 이르기 까지를 **난기**라고 한다.
- 수정란은 일반 세포분열과는 달리 난할을 거듭하여 다수의 분할구(blastomere)로 구성된 **상실배**로 발달되어, 이 상실배가 더욱 분화되어 내부에 액체로 가득찬 **포배강**(blastocoele)이 형성되면 분할구는 포배강의 한쪽에 모여진 **내부세포괴**(inner cell mass)와 그 표면을 둘러싸는 1층의 **영양막**(trophoblast)으로 되어 포배가 된다. 이 때까지는 투명대가 온전하게 잔존하고 있다.
- 포배기가 지나면 투명대가 박리되고, 내부세포괴는 **배반**(embryonic disc)으로 발달하기 시작하는데, 이 시기로부터는 **배기**(embryonal period)라고 한다.
- 보통은 포배(blastula)와 배반포(blastocyst)를 같은 의미로 사용하지만, 엄밀한 의미에서는 투명대가 잔존하면 **포배**, 투명대가 박리된 다음부터는 **배반포**라고 구분한다.

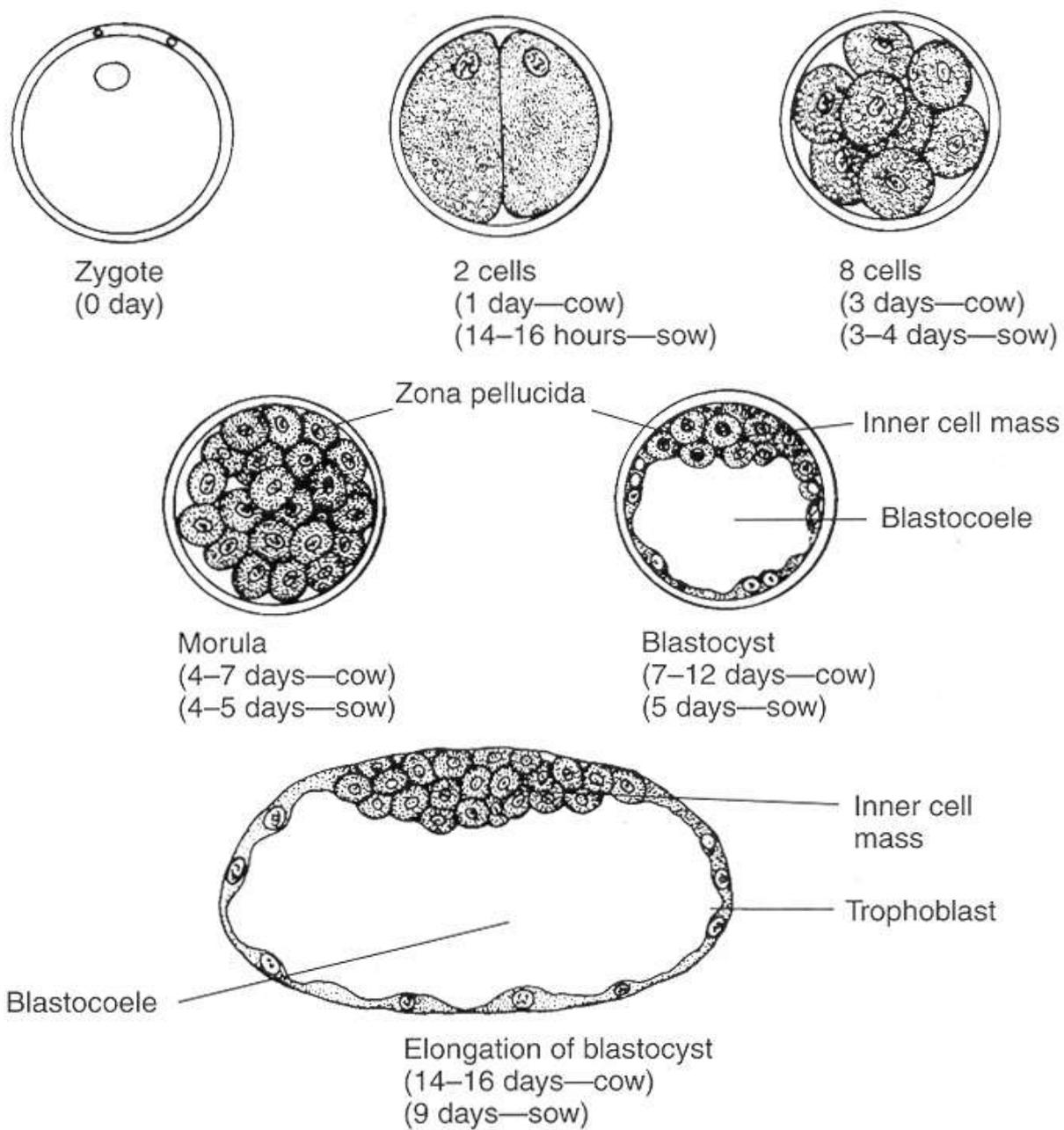


Figure 8-1 Early embryonic development at given times after fertilization in the cow (281-day gestation) and the sow (114-day gestation).

8-2. 분화기(Differentiation); 배(아)기(period of embryo, embryonal period)

Definition : True period of embryo: The process of forming specific organs:

- From **hatched blastocyst** → **germ layer** → **extraembryonic membranes** → to **organs** (배아기의 끝에서 각 동물 고유의 외형을 갖추기 시작한다)

배(아)기(embryonal period)

가축번식분야에서는 포배까지를 난기에 포함시키며, 포배기를 지나서 투명대가 박리되고, 내부세포괴가 배반으로 발달되기 시작하는 시기로부터 **배기**에 포함시킨다. 포배의 투명대가 박리된 다음부터는 배반포라고 부른다. 이와 같이 배가 발달하여 기관의 분화가 완성되고, 태막(fetal membrane)의 형성이 완성되어 개체가 독립적으로 영양을 흡수하게 되면 배라 부르지 않고, 태아(fetus)라고 한다.

따라서, **배기**는 투명대가 박리된 배반포가 원장배(gastrula)를 거치면서 배엽(blastoderm)의 분화가 일어나 외배엽, 중배엽 및 내배엽이 형성되고, 이들 배엽으로부터 각종 기관의 발생원기가 분화되어 개체의 체제가 형성되는 것과 동시에 배외막(extraembryonic membrane)으로부터 태막(fetal membrane)이 형성되기까지의 기간.

주요가축의 배기는 돼지 8~25일, 면양 12~30일, 소 13~45일, 말 16~60일 사이의 기간이며, 이 기간은 개체의 발생기간 중에서 대단히 중요한 시기이다. 만일 이 시기에 분열세포의 배치가 잘못되면 그 개체는 기형(malformation)이 된다.

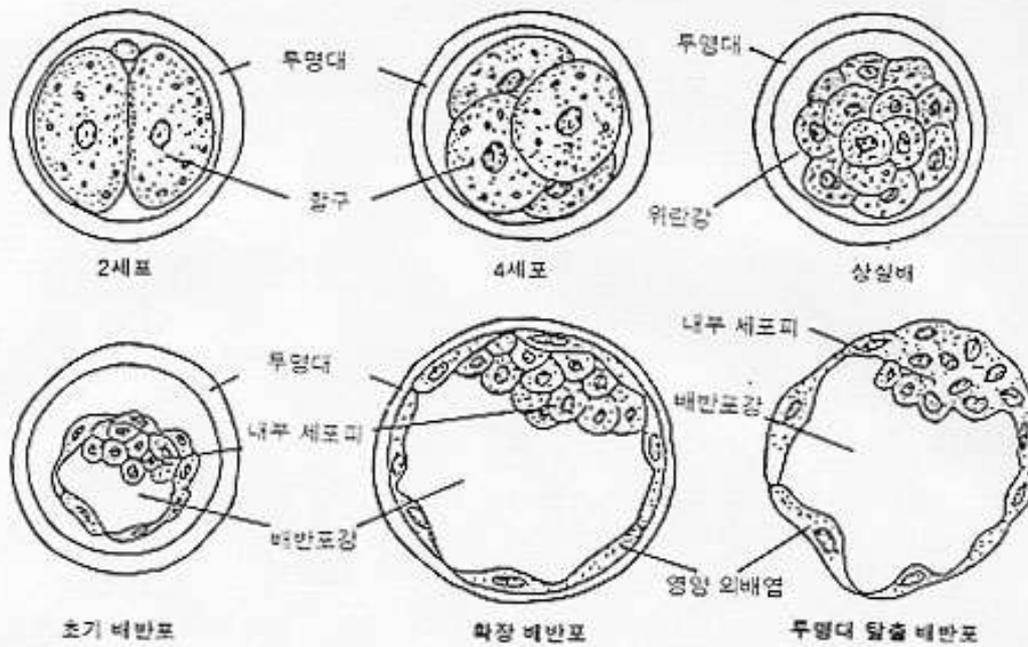
8-2-1. The Blastocyst; 배반포

- 배발생의 과정에서 상실배(morula)와 원장배의 중간기에 있는 배 를 말한다. 즉, 상실배가 발달을 계속하면 배의 내부에 액체가 고여 내강(內腔)을 만들며, 개개의 세포는 구형(球形)에서 각형(角形)으로 변화되면서 상호 밀착되어 내강을 둘러싼다.
- 단층의 입방세포(cuboidal cell)로 된 공 모양의 배를 포배(blastula)라고 하는데, 사람이나 가축을 비롯한 포유류의 배는 상실배의 할구가 단층의 입방세포층으로 분화되는 과정에서 세포층의 한쪽에서 층을 형성하지 않은 세포괴가 남아 있게 된다. 이러한 포유류의 배를 포배와 구분하여 **배반포**라 한다. 따라서, 포유류를 제외한 다른 동물의 포배와 포유류의 배반포는 동일한 시기에 있는 배이며, 발생학적으로도 동일시된다.

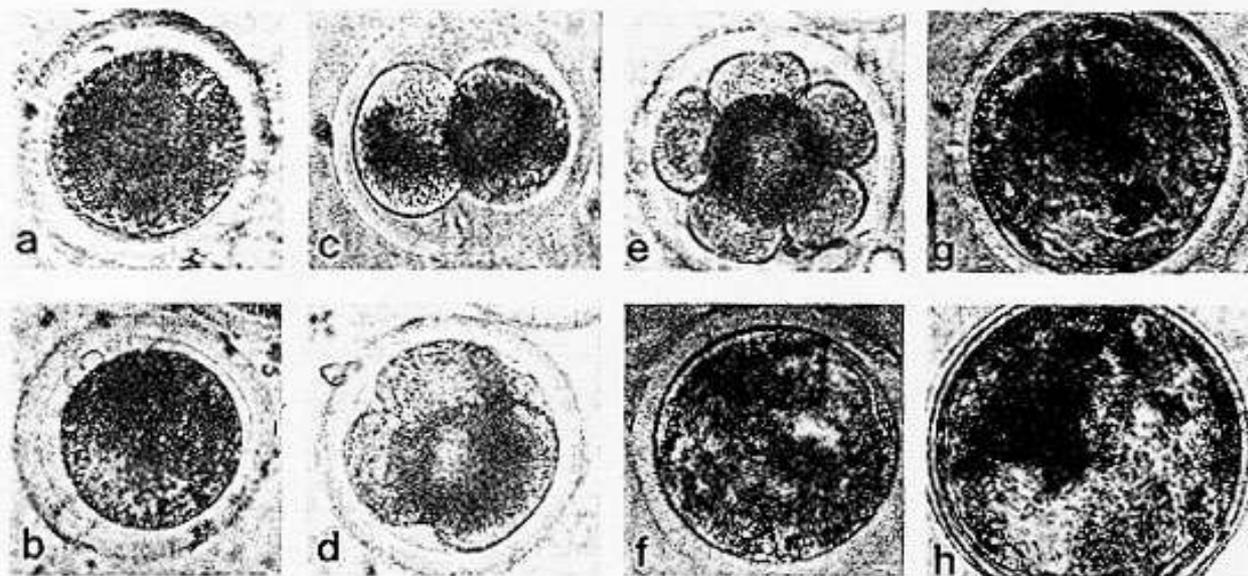
-배반포의 내부에 한쪽으로 편재되어 있는 세포괴를 **내부세포괴(inner cell mass)**라 하고, 외부를 둘러싸는 단층의 세포를 **영양막세포층(cytotrophoblast)** 또는 영양막(trophoblast)이라고 한다. 내부의 강소는 포배와 배반포의 발생과정을 같은 것으로 보기 때문에 포배강(blastocoele)이라고도 하지만, 명확히 구분하기 위하여 배반포강(blastocyst cavity)이라고 부르는 경우가 많다.

-배반포는 발육 과정에 따른 형태적 변화를 기초로 하여 **초기배반포(early blastocyst)**, **배반포(blastocyst)**, **확장배반포(expanded blastocyst)** 및 **탈출배반포(hatched blastocyst)**로 구분한다. 탈출배반포는 부화배반포라고도 한다. 초기배반포는 배반포강의 용적이 배반포의 약 절반에 달할 때까지의 배를 말하며, 배반포강의 용적이 증가되어 절반 이상으로 된 때부터는 혐의의 배반포라고 부른다. 이후 배반포가 더욱 발달되어 용적이 현저하게 증대됨에 따라 위란강(perivitelline space)이 소실되고, 투명대(zona pellucida)는 아주 얇게 되는데, 이 상태의 배를 확장배반포라 하고, 더욱 발달하여 투명대가 터지면서 배가 탈출하게 되면 탈출배반포라고 한다.

- 배반포가 원장배로 발달되는 과정에서 내부세포괴에서는 3층의배엽(blastoderm)이 분화되어 배반(embryonic disc)을 형성하며, 이 배반으로부터 태아(fetus)가 발생된다. 한편, 영양막 세포층은 안쪽에 배외중배엽(extaembryonic mesoderm)의 벽측판(parietal layer)이 배접되어 양막(amnion)과 융모막(chorion)으로 된다.
- 수정란이 배반포로 발달되는 시기는 동물의 종에 따라 다르다. 즉, 돼지가 가장 빨라서 배란후 4-5일, 말과 면·산양은 6-7일, 소에서는 7-8일에 배반포가 된다. 배반포가 투명대에서 탈출되는 시기는 소의 경우 배란후 8-10일에 일어나지만, 발정주기로 보면 발정주기의 제 9일째에 일어나는 것이 많다. 돼지에서는 교배후 6-8일, 면·산양에서는 발정이 발현된 후 7-8일에 탈출배반포가 출현되며, 말에서는 배란후 13-14일이 되어도 얇아진 투명대 모양의 막이 배반포를 둘러싼 상태로 관찰된다.



(a)



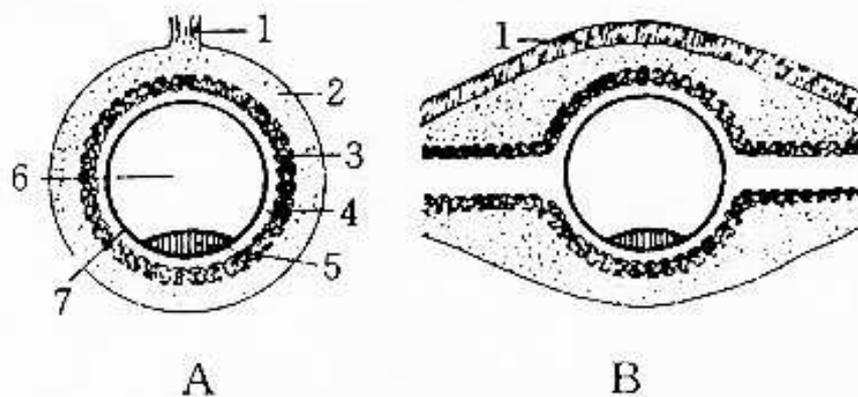
(b)

[그림 2-19] 소 초기배의 발생

착상(Implantation, Nidation, Implantatio)

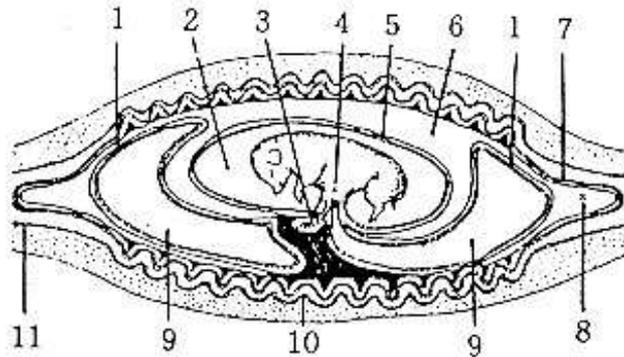
- 태반(placenta)을 형성하여 모체와 태아간에 물질교환을 영위하는 진태생동물(viviparity animal)에 있어서 배가 모체(원리적으로는 부계도 포함됨)의 조직에 접촉되는 시점에서부터 그 종 고유의 태반원기가 형성될 때까지 일어나는 모든 현상을 포괄적으로 **착상**이라고 부른다.
- 포유동물(mammalia)의 경우에는 자궁내에 도달된 배반포(blastocyst)의 투명대가 박리된 다음, 배반포의 영양막(trophoblast)과 착상성증식(progestational proliferation)이 일어난 모체의 자궁내막이 접촉되는 것을 말한다.
- 착상을 영문으로는 'implantation'과 'nidation'이라는 용어가 사용되는데, 이 두 용어를 동의어로 인식하는 경우도 있지만, 엄밀한 의미에서는 차이가 있어서 전자는 배를 착상의 주체로 인식하는 경우이고, 후자는 모체측에서 일어나는 현상에 중점을 두고 사용되는 용어이다.

-착상은 배가 자궁내막에 접착하는 위치나 접착의 강도에 따라 **중심착상**(central implantation), **편심착상**(eccentric implantation) 및 **벽내착상**(interstitial implantation)으로 구분한다. 중심착상은 표면착상(superficial implantation)또는 표재성착상이라고도 한다. ① **중심착상**: 배반포가 자궁에 도착된 때의 자궁강(uterine cavity)은 좁지만, 배반포가 신장됨에 따라 자궁강도 확장되고, 따라서 배반포의 영양막이 거의 전면적으로 자궁내막에 접하게 된다. 반추류, 말, 돼지, 개, 고양이 및 토끼 등의 착상양식이 여기에 속한다. 그러나, 착상후에 일어나는 태반형성(placentation) 과정은 동물의 종에 따라 매우 다르다.



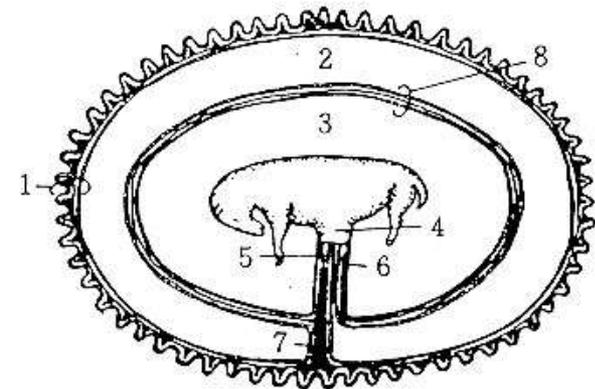
중심착상의 모식도

- A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면 1. 자궁간막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 자궁강 5. 내부세포괴(배반) 6. 배반포강 7. 영양막



돼지의 태막

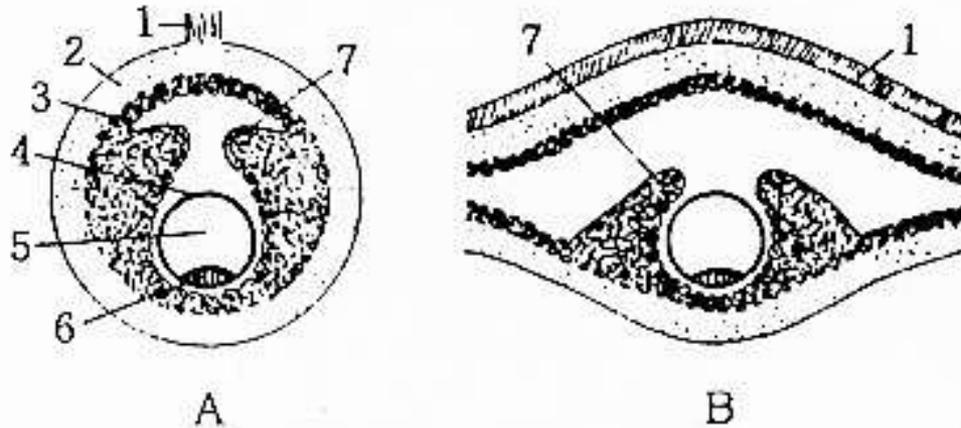
- 1. 요막 2. 양막강 3. 난황낭 4. 제대 5. 양막
- 6. 배외체강 7. 융모막부모부 8. 요막이 미치지 않음
- 9. 요막강 10. 융모막유모부 11. 자궁내막상피



상당히 성장된 말태아의 태막

- 말에서는 융모막의 전 표면에 융모가 밀생되어 있어 융모막부모부가 없음.
- 1. 융모막요막 2. 요막강
 - 3. 양막강 4. 제대 5. 난황낭 6. 양막초
 - 7. 요막초 8. 요막양막

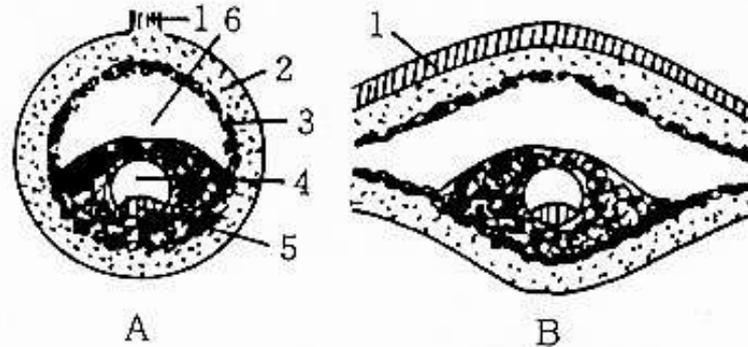
② **편심착상**: 배반포가 자궁내막의 주름속으로 들어가고, 주름의 정상부분이 결합되므로서 배반포가 주름 가운데에 매몰되어 착상하는 형식이다. 랫트나 마우스와 같은 설치류의 착상양식이다. 착상된 배가 성장하면서 배의 영양막이 자궁내막을 파괴하여 자궁내막의 고유층에 직접 매몰되므로 결과적으로는 벽내착상과 같은 유형이 된다.



편심착상의 모식도

- A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면
1. 자궁간막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 배반포의 영양막 5. 배반포강 6. 배반포의 내부세포피(배반) 7. 자궁내막의 추벽

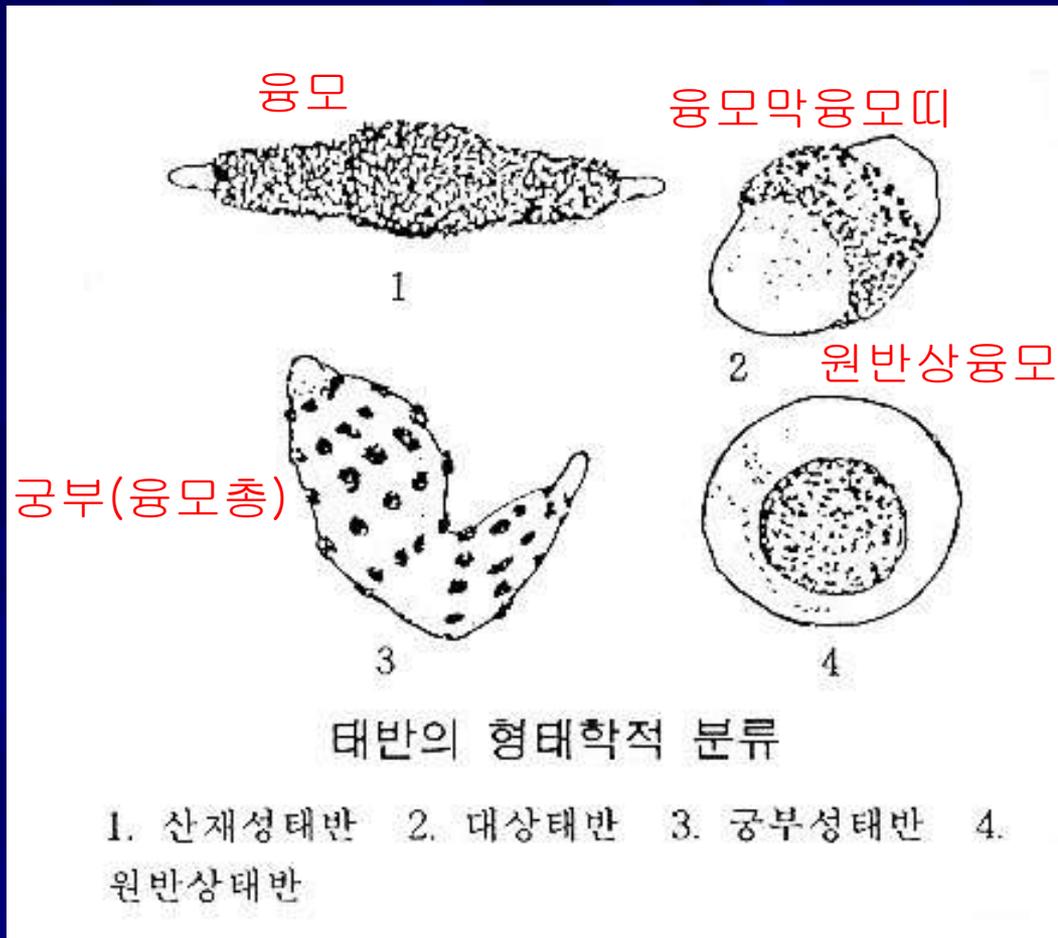
③ **벽내착상**: 배반포의 영양막 일부가 증식(proliferation)되고, 이 증식된 영양막에서 분비된 단백질분해효소에 의하여 자궁내막의 상피 및 고유층이 파괴되어 배자체가 자궁벽의 한쪽에 침입·매몰되는 형식의 착상이다. 사람이나 원숭이 같은 영장류, 두더지, 기니피그 등의 착상양식이 여기에 속한다. 한편, 정상적인 착상이 일어날 때 부친 유래의 게놈(genome)을 가진 배세포는 유전적으로 모체조직과 반 알로게네익(hemiallogenic) 관계에 있는 점을 감안하면 착상시에 성립되는 세포수준의 배와 모체간의 관계는 세포학적 및 면역학적으로 특수한 생리현상이다.



벽내착상의 모식도

A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면 1. 자궁간막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 배반포강 5. 내부세포피(배반) 6. 배반포가 자궁내막속으로 침입한 장소

-착상과정은 일반적으로 난소호르몬(estrogen 과 progesterone)에 의하여 정교한 제어를 받는다. 또한, 자궁내에 진입된 배가 착상이 성립될 때까지 소요되는 시간은 동물의 종에 따라 현저하게 달라서 수시간에서부터 수개월이 걸리는 것까지 있다. 이 때 지나치게 장기간에 걸쳐 착상이 되었거나, 실험적으로 지연시킨 착상을 지연착상(delayed implantation)이라 한다. 생리적인 지연착상은 환경에 대하여 적응하기 위한 반응으로서, 난소호르몬에 의하여 지배되는 것으로 알려져 있다.

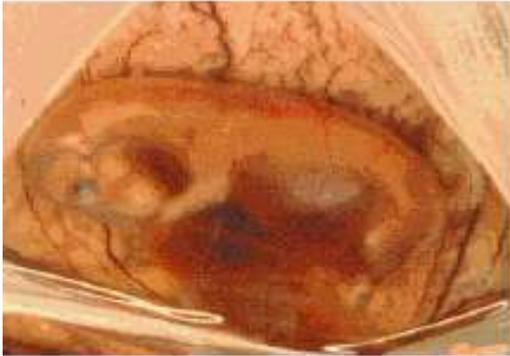


포유류의 태반은 융모막융모의 분포범위와 윤곽의 형태학적 특징에 따라:

1. 산재성(확산)태반; 돼지, 말, 당나귀, 낙타
2. 궁부성태반; 소, 면양, 산양, 사슴
3. 대상태반; 개, 고양이, 불완전대상태반; 밍크, 곰
4. 원반상태반(discoid placenta); 설치류, 영장류(사람, 원숭이)

Types of Placenta

Diffuse Placenta

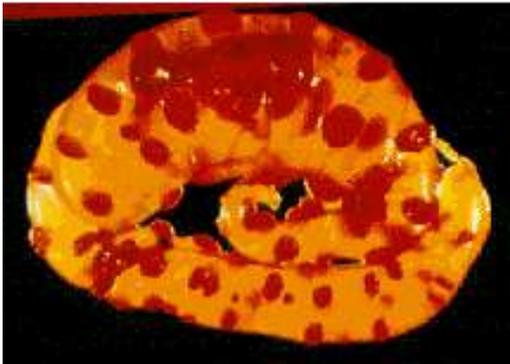


Mare



Sow

Cotyledonary Placenta



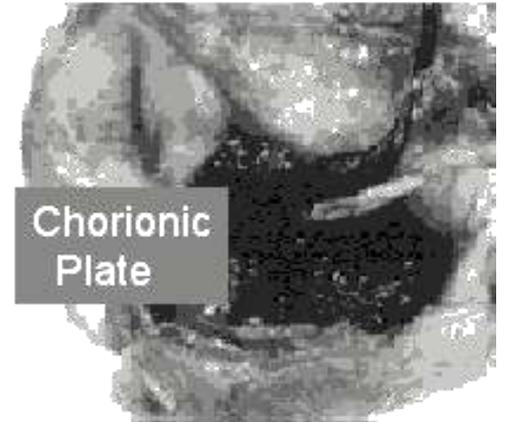
Ewe



Cow

Also Goat & Deer

Discoid Placenta



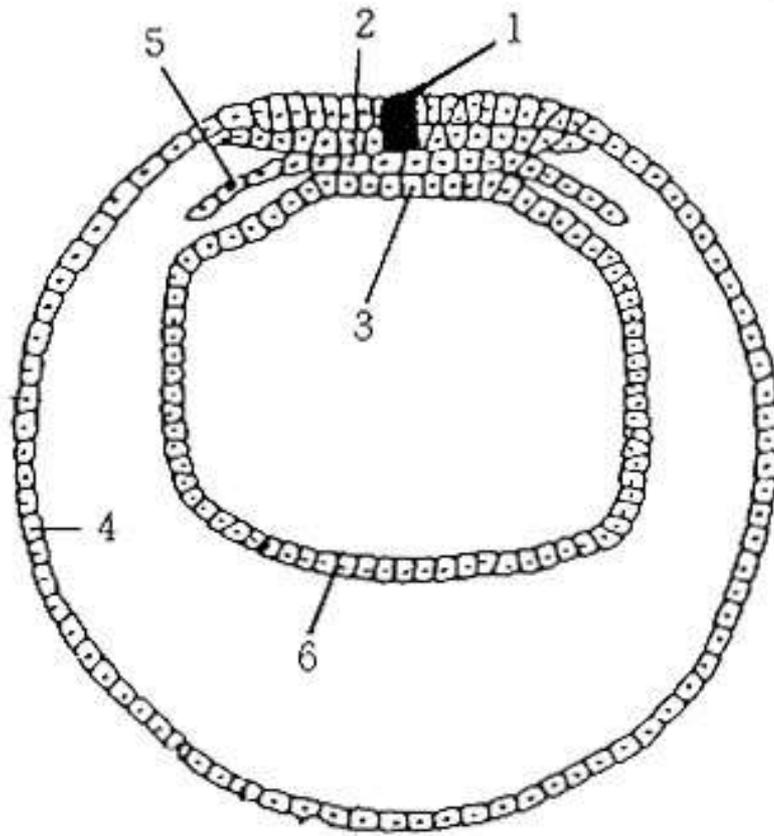
Human

착상지연(着床遲延, Delayed implantation)

- 자궁내로 하강된 배반포(blastocyst)가 정상적인 시기에 착상되지 못하고, 현저하게 늦게 착상되는 현상을 말한다.
- 일반 가축의 배반포가 자궁내에 착상되지 않고 부유된 상태로 머무는 기간은 토끼 5~6일, 소 20~30일, 면양 11~14일, 돼지 10~20일 정도로 동물의 종에 따라 차이가 있지만, 이 기간 동안에도 배반포의 발달은 계속된다.
- 그러나, 사슴, 밍크, 족제비 및 곰 등의 경우에는 번식기의 교미에 의하여 발생된 배반포가 수주 또는 수개월 동안 발달을 정지하는 휴면기를 경과한 다음에 착상하므로써 분만시기를 조절하는데, 이와 같은 착상지연을 자연적착상지연(natural delayed implantation)이라고 한다.
- 한편 mouse와 rat 등에서는 분만직후에 후분만배란이 일어나며, 이때 교미에 의하여 발생된 배반포는 포유자극이 있는 동안(수일~2주간)은 착상되지 않고, 포유자극의 강도가 역치 이하로 내려가면 비로소 착상이 되는데, 이와 같은 착상지연을 생리적착상지연(physiological delayed implantation)이라고 한다.

원장배(Gastrula): 낭배

- 배반포는 외부를 둘러 싸고 있는 한층의 영양막(trophoblast)과 배반포강(blastocyst cavity)의 한쪽에 편재되어 있는 내부세포괴(inner cell mass)로 구성되어 있다.
- 배반포의 내부세포괴로부터 세포의 증식이 일어나 영양막의 안쪽을 따라 단층으로 전개되어서 새로운 배반포벽을 구성한다. 이 때 영양막의 안쪽에 신생된 배반포벽을 내배엽(endoderm)이라고 하며, 이 내배엽으로부터 원장(primitive gut)이 만들어지므로 이 시기부터의 배를 원장배라고 한다. 내배엽이 분화된 다음부터는 영양막을 외배엽(ectoderm)또는 영양막외배엽(trophectoderm)이라고 부른다. 이러한 발생과정을 거치는 원장배의 내부세포괴에서는 바깥쪽이 외배엽, 안쪽이 내배엽으로 구성된 배반(embryonic disc)으로 되는데, 이를 이층성배반(bilaminar embryonic disc)라고 한다.



돼지의 원장배 형성과정(임신 9~10일)

1. 배성외배엽 2. 배성중배엽 3. 배성내배엽(원장)
 4. 영양막외배엽(배외외배엽) 5. 배성중배엽으로부터 분화중인 배외중배엽 6. 배외내배엽(난황낭)

- 이층성배반의 외배엽에서 원시선조(primitive streak)가 형성되고, 이것이 끊임없이 증식하여 외배엽과 내배엽의 사이를 차지하는 중배엽(mesoderm)을 형성한다. 중배엽이 형성되면 배반은 외·중·내배엽을 모두 구비하게 되어 **삼층성배반**(trilaminar embryonic disc)이 된다. 배반의 중배엽은 더욱 신장되어 배반의 밖으로 빠져나가 배외중배엽(extraembryonic mesoderm)을 형성하는데, 이것은 장측판(visceral layer)과 벽측판(parietal layer)의 두층으로 되어 있다. 한편, 삼층성배반을 구성하는 외·중·내배엽은 이것들이 앞으로 태아로 발달되므로 각각 배성외배엽(embryonic ectoderm), 배성중배엽(embryonic mesoderm) 및 배성내배엽(embryonic endoderm)이라고 부른다. 배성 내·중·외배엽에 연결되어 주머니 모양으로 전개된 부분은 각각 배외(extraembryonic) 내·중·외배엽이라고 부르며, 이것들은 **배외막**(extraembryonic membrane)이 된다. 원장배의 각 배엽에서는 각 기관의 발생원기가 형성된다. 원장배에서 신경관(neural tube)이 형성되므로서 **신경배(neurula)**가 된다. 신경배기를 지나면서 동물종 특유의 외관을 나타내게 되는데, 이후부터는 **태아(fetus)**라고 한다.

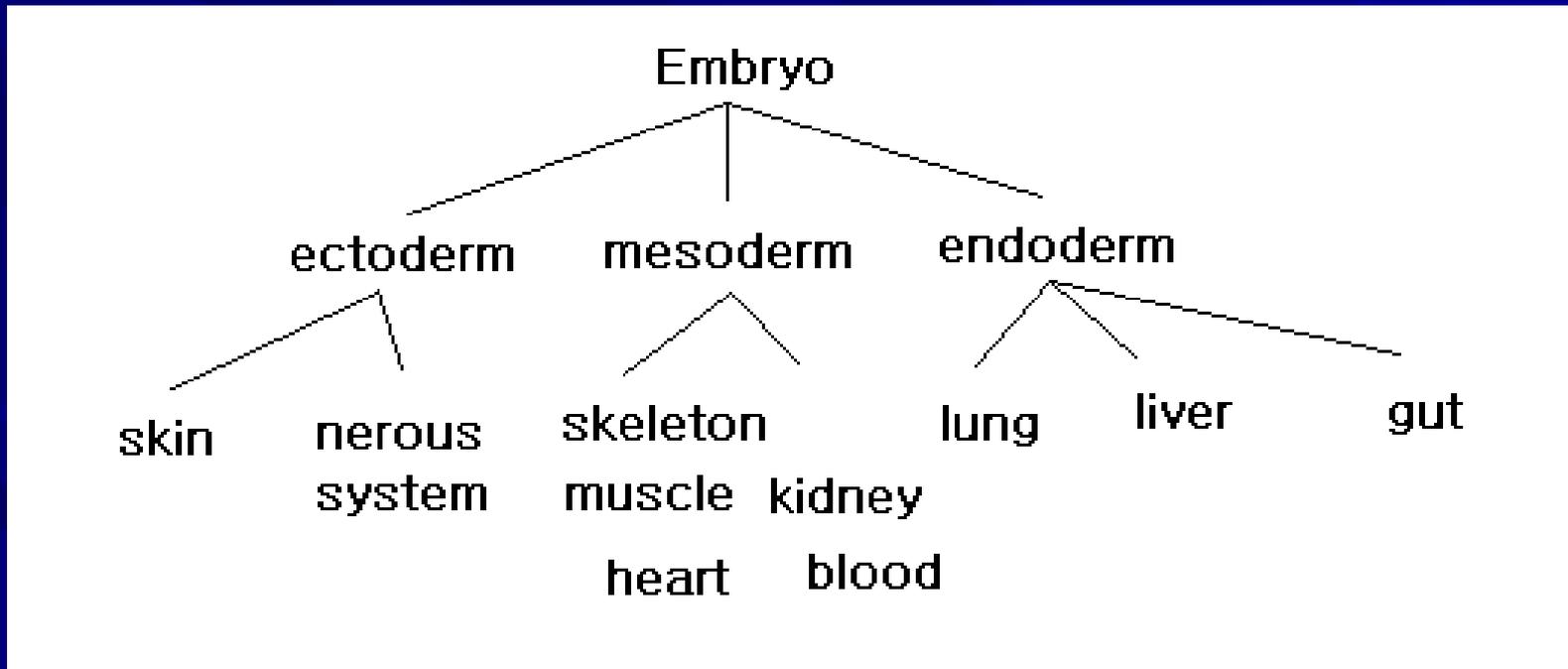
8-2-2. Germ layers ; 생식세포층(배반, Germ(embryonic) disc) (Fig 8-2)

·배엽층 분화 : 포배(배반포기배)의 내부세포괴로부터 3개의 층으로 분화

A. **Endoderm** : Digestive & respiratory system, liver & other internal organs

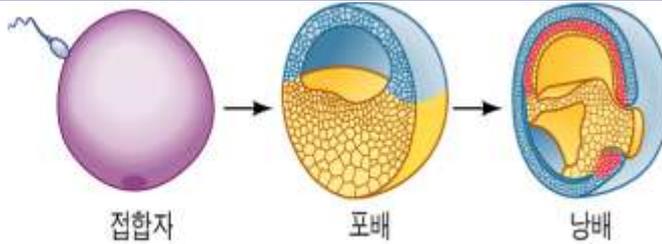
B. **Mesoderm** : Circulatory, skeletal & urogenital system & muscle

C. **Ectoderm** : Nervous, sensory & mammary system, skin, hair & hooves



태아의 각 기관은 3개의 초기배엽, 즉 외배엽, 중배엽, 내배엽에서 발달한다.

1. 외배엽에서는 피부, 머리카락, 손톱 같은 대부분의 외부조직과 뇌, 척추, 운동신경을 포함한 전신경계가 발달된다.
2. 중배엽에서는 골격, 골수, 연골, 결체조직, 심근, 혈관, 림프조직, 신장, 성선이 발달하고 ,
3. 내배엽에서는 위장계, 호흡계, 내분비선, 청각기의 상피조직이 발달된다.



외배엽(바깥층)

- 바깥 표면: 피부의 표피세포
- 중추신경계: 뇌의 신경세포
- 신경계세포: 색소세포 (멜라닌세포)

중배엽(중간층)

- 등쪽: 척삭
- 주변부: 뼈조직
- 중간 부위: 신장의 관세포
- 측면: 적혈구
- 머리: 안면근육

내배엽(안쪽 층)

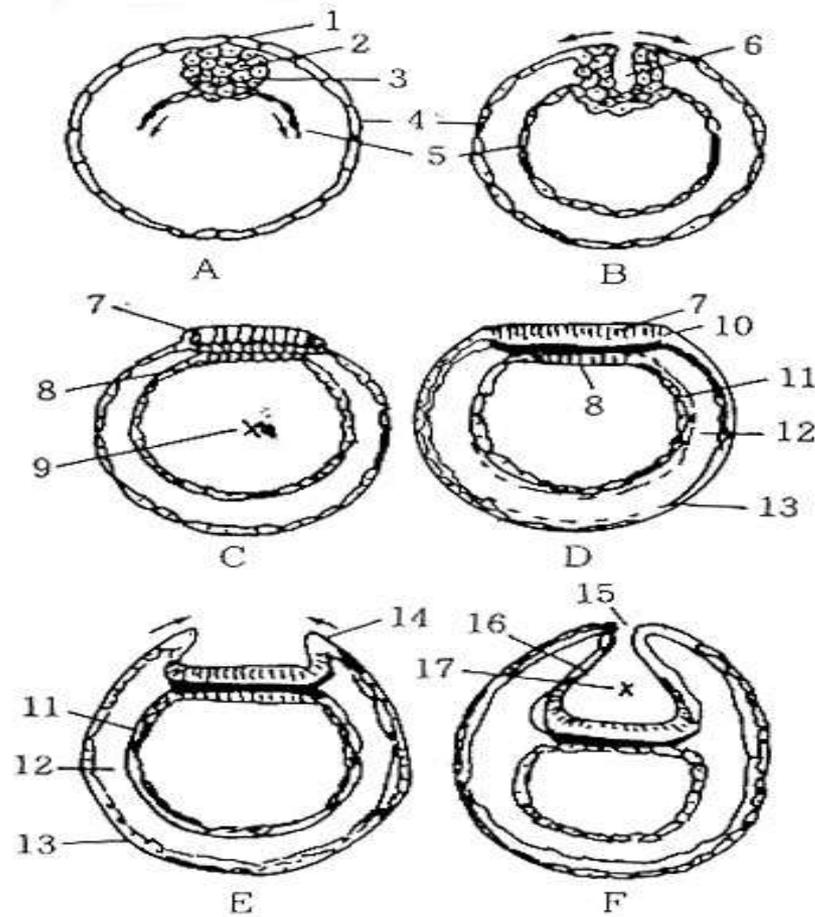
- 소화관: 위장세포
- 인두: 갑상선 세포
- 호흡관: 허파세포 (폐포세포)

생식세포

- 수컷: 정자
- 암컷: 난자

배반(Embryonic disc, Germ disc, Blastodisc)

- 내부세포괴(inner cell mass)와 영양막(trophoblast)으로 구성된 배반포(blastoyst)가 원장배(gastrula)로 분화되는 과정에서 배엽(blastoderm)의 분화가 일어난다. 즉, 내부세포괴의 중앙에 외배엽성강(ectodermal cavity)이 형성되고, 이 외배엽성강 밑 부분의 내부세포괴로부터 내배엽(endoderm)이 분화되며, 이어서 내부세포괴의 외표면을 구성하는 피개층(covering layer)이 퇴화·소실되면서 외배엽성강이 열개(裂開)되고, 이것이 퍼져서 평판상의 구조물로 되는데, 이것을 배반이라고 한다.
- 배반은 바깥쪽은 얇은 내배엽으로 구성되어 있으므로 이층성배반(bilaminar embryonic disc)이라고 한다. 이층성배반은 외배엽으로부터 원시선조(primitive streak)가 형성되고, 이것이 끊임없이 증식하여 외배엽과 내배엽의 사이를 차지하는 중배엽을 형성하므로 외·중·내배엽을 모두 구비하게되어 3층성배반이 된다. 이때 배반을 구성하는 외·중·내배엽은 이것들이 앞으로 태아로 발달되므로 각각 배성외배엽(embryonic ectoderm), 배성중배엽(embryonic mesoderm) 및 배성내배엽(embryonic endoderm)이라고 부른다.
- 배성 내·중·외배엽에 연결되어 주머니 모양으로 전개된 부분은 각각 배외(extraembryonic) 내·중·외배엽이라고 부르며, 이것들은 배외막(extraembryonic membrane)을 형성한다.



소, 면·산양 및 말의 원장배 형성

C는 이중성배반기이며, D부터는 삼중성배반기임. 1. 피개층 2. 외배엽성장 3. 배결질(내부세포피) 4. 영양막 5. 내배엽 6. 개열된 외배엽성장(피개층은 소실됨) 7. 평판화된 배성외배엽 8. 배성내배엽 9. 원장(난황낭) 10. 배내중배엽 11. 배외중배엽장축판 12. 배외체강 13. 배외중배엽벽축판 14. 양막추벽 15. 양막봉선 16. 양막 17. 양막강

Table 8–3 *Certain organs that have been identified as forming from specific germ layers*

Germ layer	Organs
Ectoderm	<ol style="list-style-type: none">1. Central nervous system2. Sense organs3. Mammary glands4. Sweat glands5. Skin6. Hair7. Hooves
Mesoderm	<ol style="list-style-type: none">1. Circulatory system2. Skeletal system3. Muscle4. Reproductive systems (male and female)5. Kidneys6. Urinary ducts
Endoderm	<ol style="list-style-type: none">1. Digestive system2. Liver3. Lungs4. Pancreas5. Thyroid gland6. Most other glands

Table 8-3 *Certain organs that have been identified as forming from specific germ layers*

Germ layer		Organs
Ectoderm	표피계, 신경계	<ol style="list-style-type: none"> 1. Central nervous system 2. Sense organs 3. Mammary glands 4. Sweat glands 5. Skin 6. Hair 7. Hooves
Mesoderm	순환계, 골격계, 생식기계, 근육계	<ol style="list-style-type: none"> 1. Circulatory system 심장, 혈관, 림프계 2. Skeletal system 뼈, 연골, 인대, 건 3. Muscle 4. Reproductive systems (male and female) 5. Kidneys 6. Urinary ducts
Endoderm	소화계, 호흡계 내부장기	<ol style="list-style-type: none"> 1. Digestive system 2. Liver 3. Lungs 4. Pancreas 5. Thyroid gland 6. Most other glands 흉선, 전립선

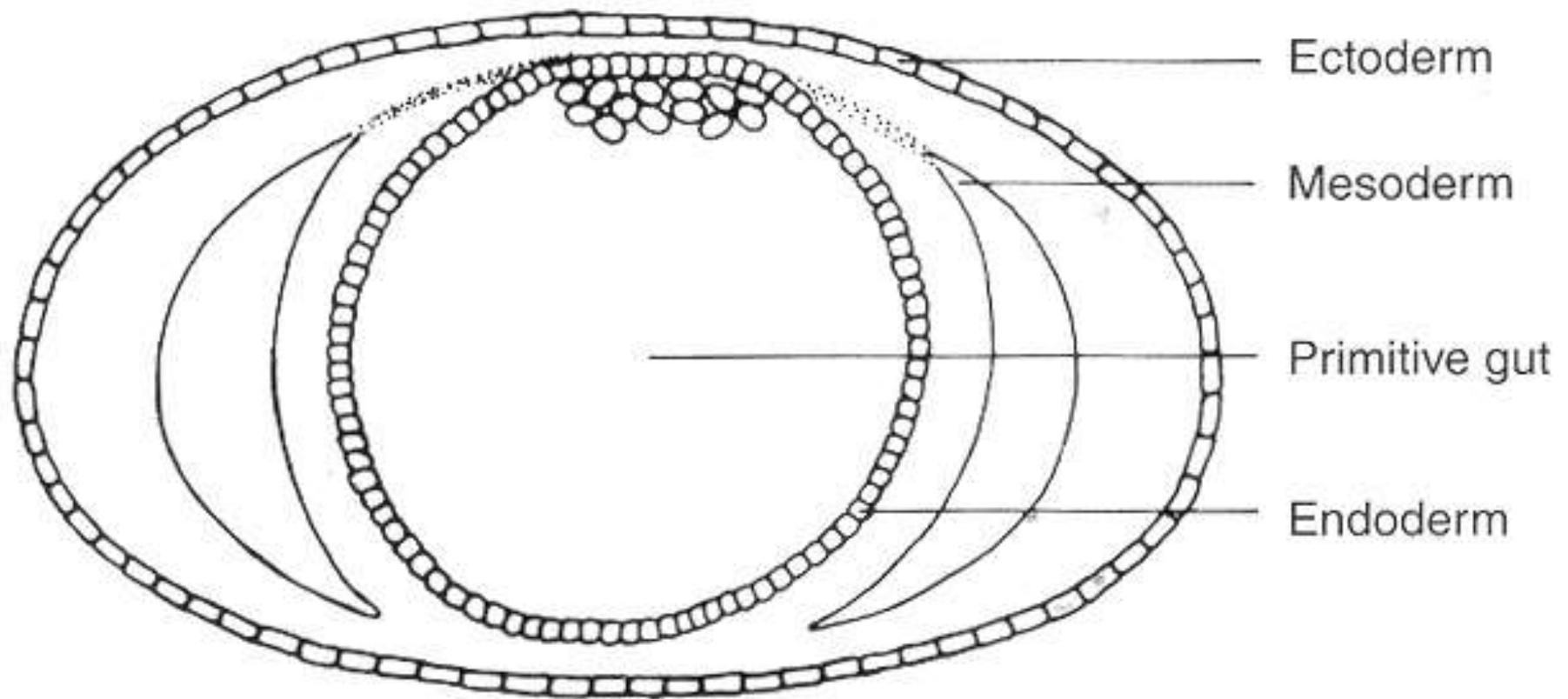
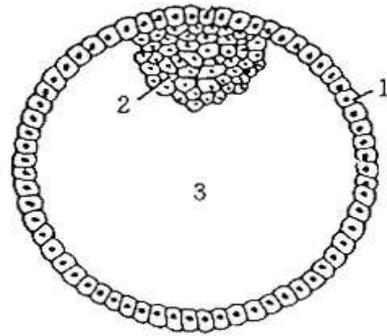
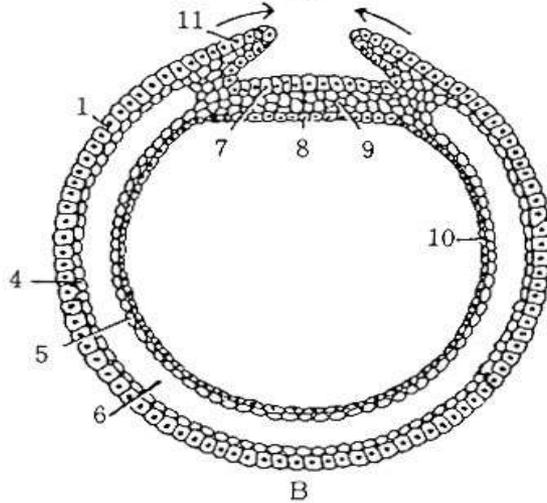


Figure 8-2 Germ layers as they appear in a section of an embryo 2 to 3 days after the start of differentiation. Not detailed in this illustration is the differentiation of these germ layers within the inner cell mass.



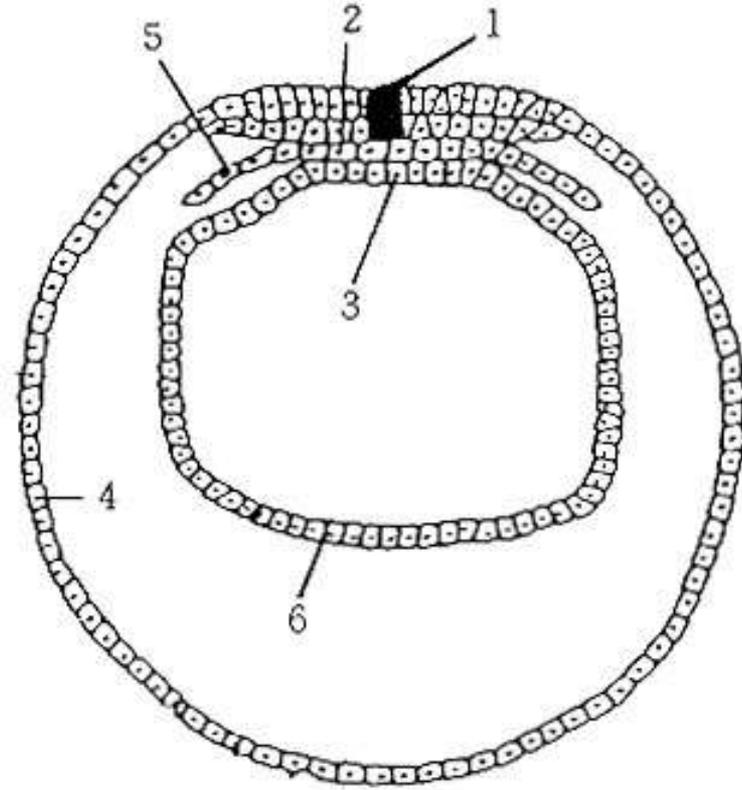
A



B

포유류의 배반포(A)와 원장배(B)

1. 영양막 2. 내부세포괴 3. 배반포강 4. 배외중배엽의 벽측판 5. 배외중배엽의 장측판 6. 배외체강 7. 배성외배엽 8. 배성내배엽 9. 배성중배엽 10. 배외내배엽 11. 양막추벽(화살표방향으로 접근하여 서로 융합되어 양막강을 형성함)



돼지의 원장배 형성과정(임신 9~10일)

1. 배성외배엽 2. 배성중배엽 3. 배성내배엽(원장) 4. 영양막외배엽(배외외배엽) 5. 배성중배엽으로부터 분화중인 배외중배엽 6. 배외내배엽(난황낭)

배외막(extraembryonic membrane)

-배반포가 원장배(gastrula)로 발달되는 과정에서 배엽(blastoderm)의 분화가 일어나 외배엽, 중배엽 및 내배엽이 형성된다. 이들 배엽은 태아로 발달되는 부분과 **태막을 형성되는 부분으로 구분** 되는데, 후자를 **배외막**이라고 한다. **배외막으로부터 융모막(chrion), 양막(amnion), 요막(allantois) 및 난황낭(yolk sac) 등이 형성**된다.

융모막(Chorion)

-원장배의 원장(primitive gut) 미단에서 요막(allantois)이 발생되면 이것이 크게 확대되어 배외체강의 대부분을 점유하게 되어 융모막과 긴밀하게 결합된다. 이와 같이 융모막과 요막이 결합된 것을 **융모막요막(chorioallantois)**이라 한다.

-**대부분의 가축은 융모막요막을 형성**하며, 따라서 요막강을 채우고 있는 요수(allantoic fluid)는 이 융모막요막, 특히 **융모막무모부를 통하여 모체측과 물질교환**을 할 수 있다.

-그러나, **사람을 포함한 영장류에서는** 요막이 퇴화되기 때문에 융모막요막은 발달되지 못하며, 대신 양막이 크게 팽창되어 융모막강(chorionic cavity)을 채우게 되고, 따라서 융모막과 양막이 결합되는 **양막융모막이 자궁경쪽의 융모막무모부에서 임신후기에 발달**된다.

-**융모막의 역할은 ① 영양소의 흡수, ② 노폐물의 배출, ③ 가스(gas)의 교환** 등이다.

8-2-3. Extraembryonic Membranes; 배외막 (Fig. 8-3)

· 배아외막 형성 → 배엽층 분화(germ layers) 후 곧 일어남

A. **난황낭(Yolk sac)** : 내배엽으로부터 형성.

초기단계에 배아에게 영양물질을 공급한다.

난황이 고갈되었을 때 퇴행한다.

B. **양막(Amnion)** : From trophoderm(outer layer formed by fusion of ectoderm and mesoderm) folding around the embryo.

Form amniotic cavity containing amniotic fluid.

양수(양막속의 액)는 배아 초기에 부어오르게 된다.

따라서, 배아와 태아를 띄워서 보호하고, 자유로운 성장을 돕는다.

- 소에서 30~45일 사이에 직장검사를 통하여 양막을 촉지 할 수 있으나, 양수의 팽창(부어오름) 때문에 배아는 감지할 수 없다.

C. **요막(Allantois)** : 내배엽과 중배엽으로 형성, 태아의 방광과 연결.

요수는 배설물을 높은 농도로 함유하고 있는 액체로 형성.

혈관막 → 요막까지 혈관이 분포되어 짐.

D. **융모막(Chorion)** : From trophoderm → 배아외막의 가장 바깥층.

요막과 결합하여 요막-융모막을 형성.

요막-융모막; 태반 형성시 자궁내막에 접촉한다.

태막(태막, foetal membrane); 배아외막

- 태아외막(extraembryonic membrane)은 배의 배외막에서 발생한 막으로서 태아가 발육하는 동안 태아를 保養하고 保護하며, 태아가 산출된 후에는 모체에서 이탈된다.
- 포유류, 조류, 파충류 등의 태막(foetal membrane)에는 羊膜, 絨毛膜 또는 脈絡膜, 尿膜, 卵黃囊의 4종이 있다.

1. 양막

- 태막의 가장 안쪽에 태아를 둘러싸고 막이 양막(amnion)인데, 이 막 바깥에는 요낭액(allantonic fluid; 尿水)이 있고, 태아의 외배엽과 중배엽이 성장하여 태아를 둘러싸고 태아의 背側에서 융합하여 양막낭(amnionic sac)을 이룬 막이며, 양막 안에는 羊水(amniotic fluid)가 가득 차 있다.
- 양수의 양은 임신진행에 따라 증가되며, 임신중기의 말이 4.5 kg, 분만시의 소가 4.5 kg, 분만시의 면양이 150~500 g 이다.

1) 임신기간 중 양수의 생리적 작용

- 태아를 浮游시킨다.
- 외부의 압력을 막아 태아의 기계적 상해를 방지한다.
- 태아의 胎動을 쉽게 하고 四肢의 운동을 도와서 태아 각부의 유착을 방지하며, 태동시 오는 모체에 대한 압력의 영향을 적게 한다.

2) 분만시 양수의 생리적 작용

- 胎胞를 형성하여 자궁경관의 확장을 넓힌다.
- 진통시 오는 태아에 대한 압력을 방지한다.
- 産道를 미끄럽게 하여 태아의 娩出을 쉽게 한다.

2. 융모막(맥락막)

- 융모막(chorion)은 태막의 가장 바깥쪽에 있는 막으로서 융모(villis)가 발생하여 자궁점막과 밀접하게 결합해서 태반(胎盤, placenta)을 형성한다.
- 이 막은 胚의 영양배엽(trophoblast)의 외층벽에서 분화된 막으로서 포배가 자궁벽에 붙으면 영양배엽은 漿膜으로 변하는데, 여기에 태아의 요막이 뺏어와 장막과 결합하며, 혈관이 분포되고 융모가 발달하게 되면 이것을 융모막 또는 맥락막이라고 한다.
- 이 융모는 자궁벽과 결합하여 장차 태반을 형성한다.

3. 요막

- 태아의 後腸(hind-gut)에서 비어져 나온 內腸中胚葉性의 주머니를 요낭(allantoic sac)이라 하는데, 이 막에는 혈관이 분포되어 있다. 이것이 차차 커져서 漿膜과 결합하게 되면 이 막 전면에 혈관이 분포되어 융모막을 형성하게 된다.
- 요낭은 輸尿管(ureter)을 통해 태아의 膀胱과 연결되어 있으며, 임신 3개월 때부터 태아가 성장함에 따라 요낭이 더욱 커지고, 양막과 장막 사이의 공간을 차지하게 되며, 그 주머니 안에는 액체가 고이는데, 이것을 요수라고 한다. 이 요수는 태아의 오줌이며, 따라서 요낭은 태아의 體外膀胱이라고 할 수 있다.

4. 난황낭

- 태아의 中腸(midgut) 부근의 영양배엽 안쪽을 싸고 퍼져서 난황(yolk)을 둘러싸는 內胚葉(endoderm)性胎膜을 난황낭이라고 한다.
- 태아가 성장함에 따라 발달하게 되고 혈관이 분포되어 난황에서 영양분을 태아에 공급하지만 한정된 난황이 흡수되어 그 양이 줄어들면 난황낭도 축소되어 없어져 버린다.
- 그 후 태아의 영양공급은 요낭이 뺏어 나와 형성된 융모막의 태반형성으로 태반순환에 의하여 이루어진다.

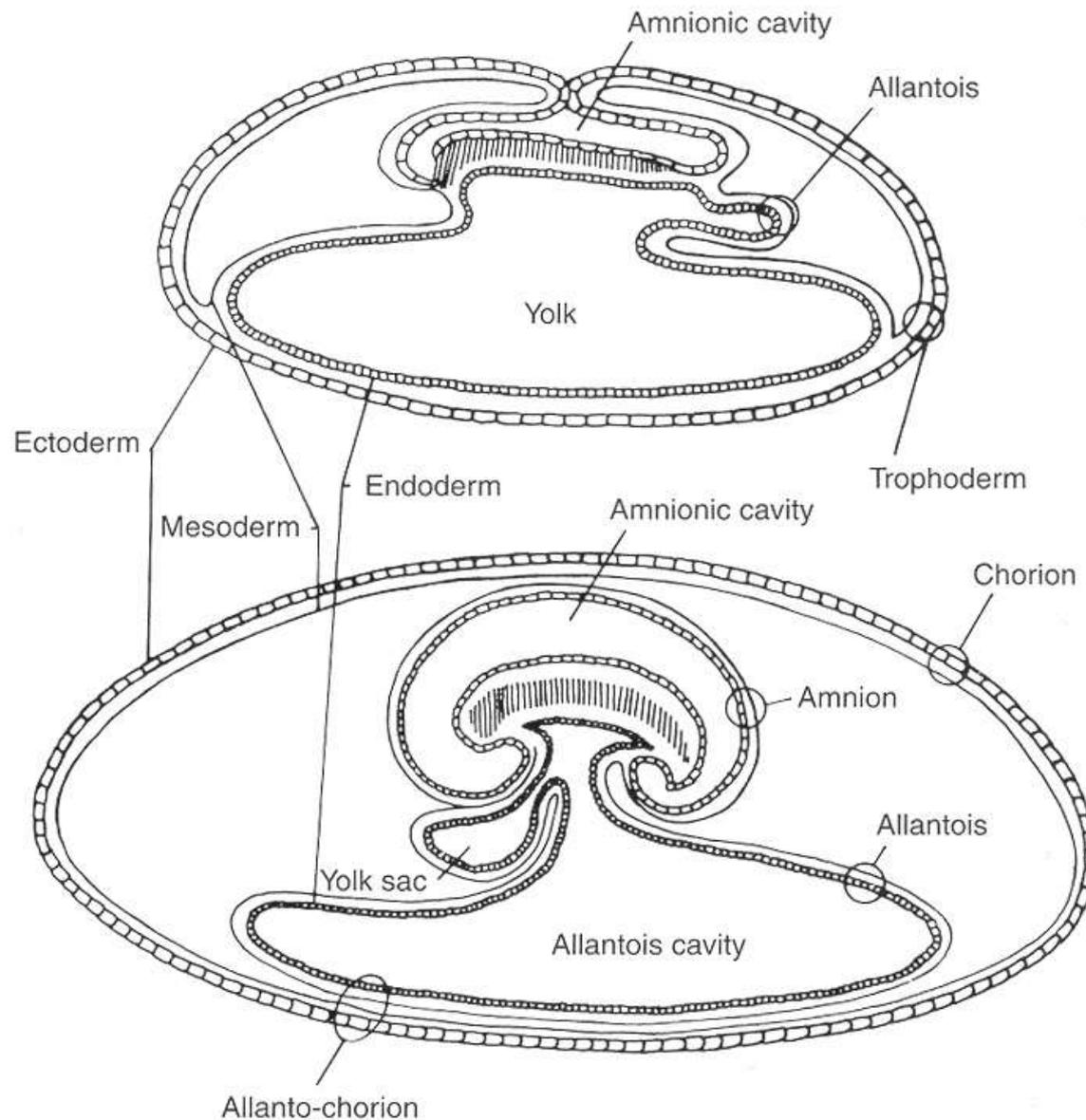
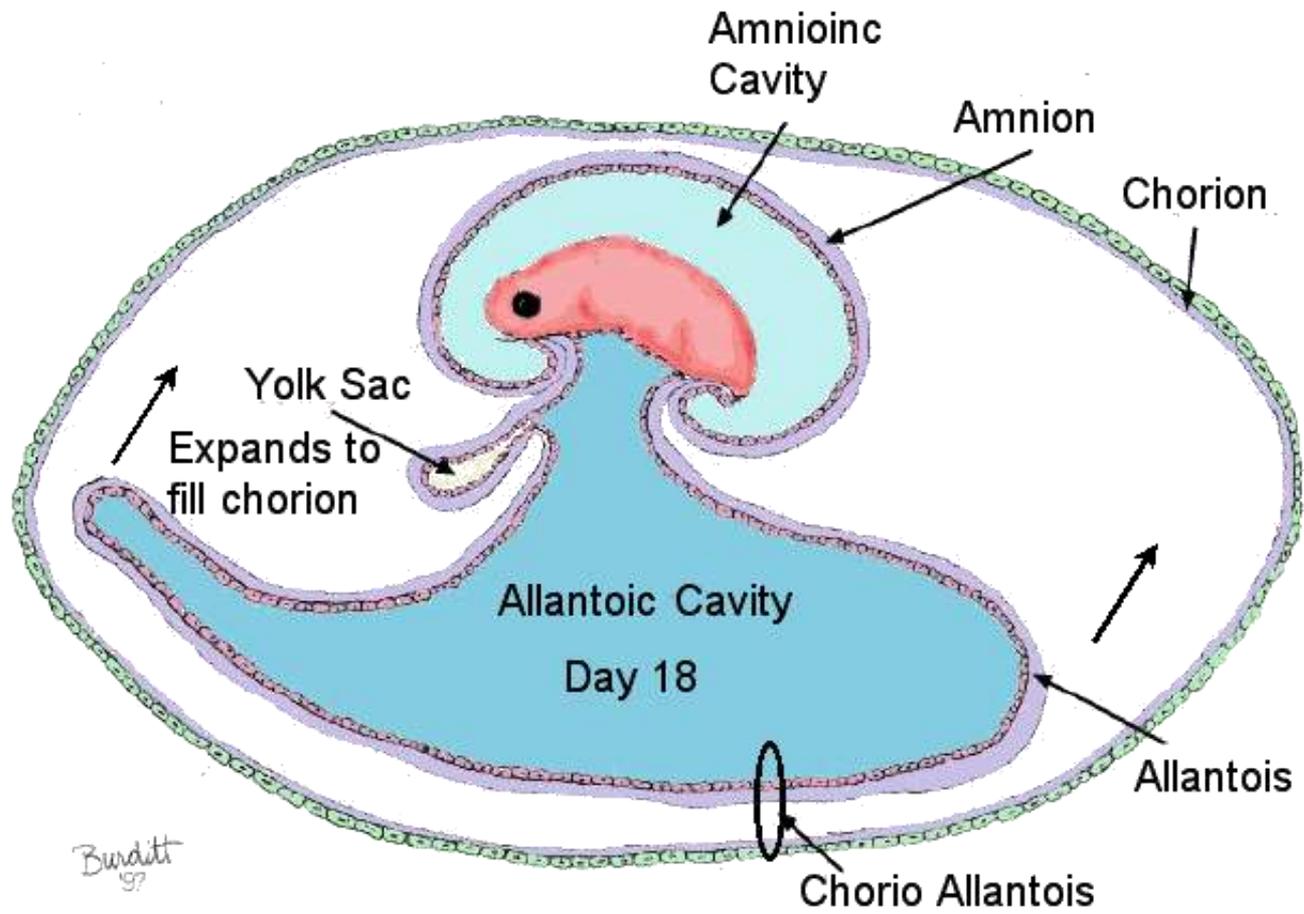


Figure 8-3 Progressive development of the extraembryonic membranes including fusion of the chorioamniotic folds and the allantois with the chorion. (Redrawn from Patten, 1964. *Foundations of Embryology*. McGraw-Hill.)



Blood vessels
 formed are connected to
 fetus through umbilical cord

8-2-4. Organ Formation

A. 주요 기관 형성 (Fig. 8-4)

- a. Open neural tube --> central nervous system: brain and spinal cord (뇌와 척수)
- b. Circulatory system: embryonic heartbeat: detected at 16d in sow; 22d in cow
- c. Liver; pancreas; lungs; digestive organs; limb buds-->legs; tail buds, etc

B. Similar appearance of early embryos in various species: See Fig. 8-4(p99)

C. Formation of male and female reproductive organs (Sex development)

Male <----- Undifferentiated stages -----> Female

a. Undifferentiated gonads as genital ridge

Cortex -----XX-----> Ovary
(Secondary sex cords)

Testis<-----XY----- Medulla
(Primary sex cords)

b. Urogenital ducts

Epididymis <-----T-----┐	Mullerian duct -----T----->	Oviduct
Vas deferens <-----T-----┐	(+MIF) (-MIF,-T) ┆----->	Uterus
Vesicular gland <-----T-----┐	Wolffian duct -----┆----->	Anterior vagina

Prostate gl. <---DT---┐	c. Urogenital sinus -----T----->	Low vagina
Cowper's gl. <---DT---┐	┆----->	Urethra
Urethra <-----DT-----┐		

Penis <-----DT----- d. Genital tubercle -----> Clitoris

Scrotum <-----DT----- e. Labio-scrotal swelling -----> Labia major

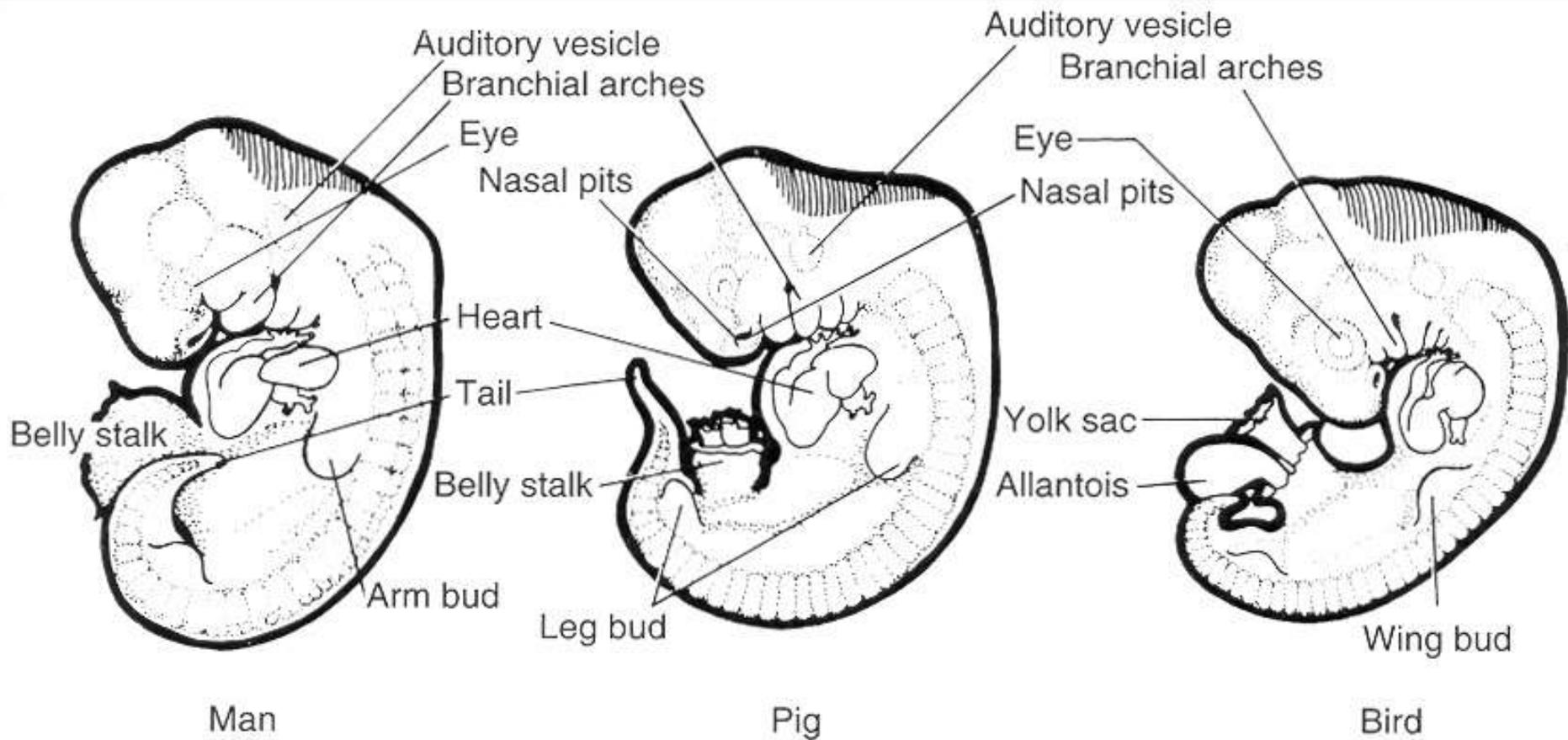


Figure 8-4 Embryos of man, pig, and bird at corresponding stages of development. (Redrawn from Patten. 1964. *Foundations of Embryology*. McGraw-Hill.)



사람

주머니쥐

닭

도롱뇽
(액소로톨)

물고기
(담수어)

그림 1.5 여러종류의 척추동물에서 발생에 따른 유사점과 차이점

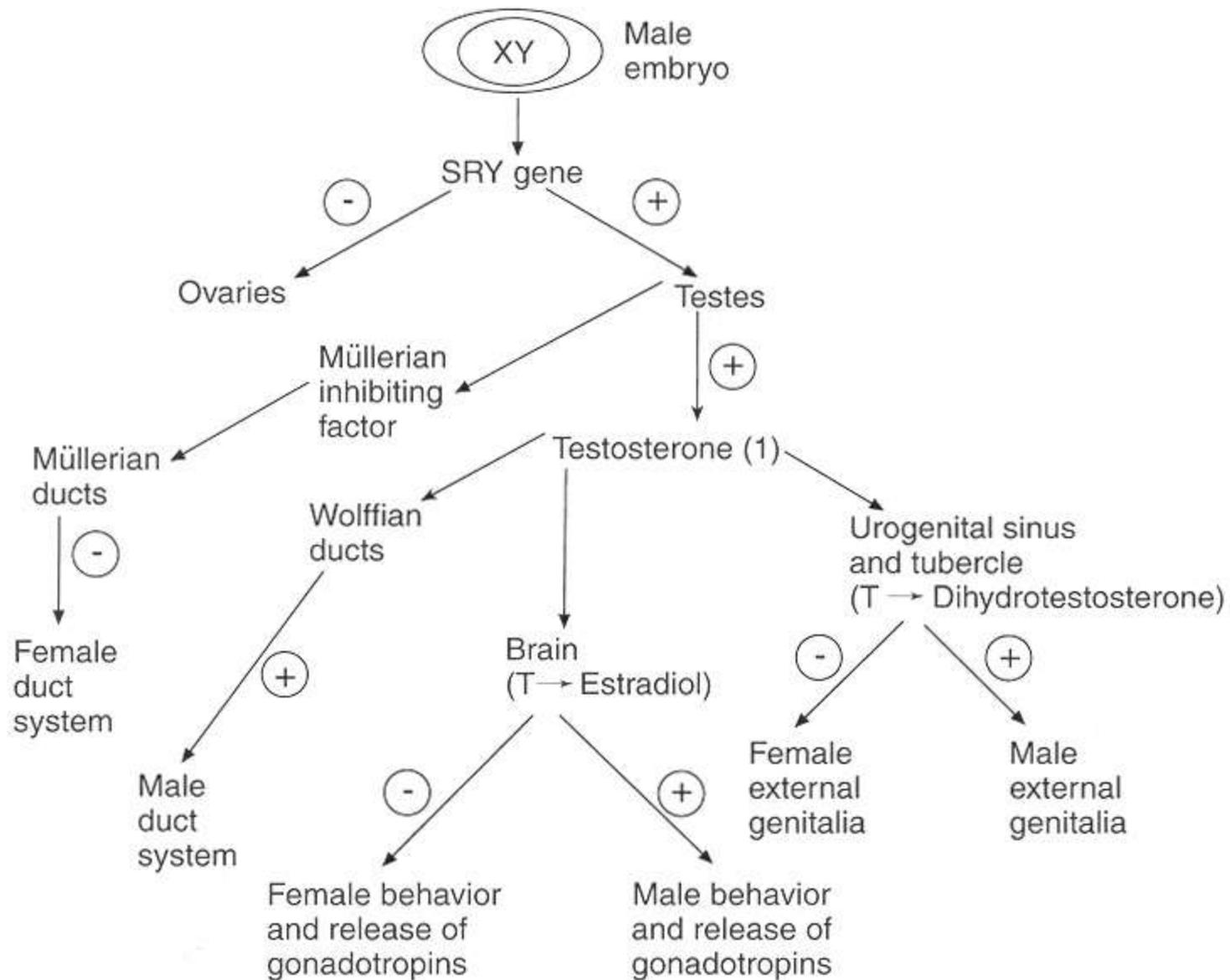


Figure 8-5 Regulation of sexual differentiation in embryos (SRY = sex determining region Y) (see text for discussion).

신경계; 중추 신경계(뇌와 척수)

여러가지 동물종에서 초기의 배의 모양은 비슷하다.

암컷 수컷의 경우 같지만 생식기관의 발달만 다르다.(성의 발달)

수컷 ← ← ← 미분화시기 → → → 암컷

- ① 성선에 의해; 생식돌기(수질 발달; 정소, 피질 발달; 난소. sex code가 그대로 발달 하면 정소, 그렇지 않으면 난소.)
- ② 비뇨생식관; Mullerian duct(암컷) → 난관, 자궁, 질의 선단부로 분화된다.
Wolffian duct(수컷) → 정소 상체와 정관의 발생원기가 된다.
- ③ 비뇨생식동
- ④ 생식결절; penis, clitoris
- ⑤ 암컷의 (대)음순, 수컷의 음낭이 부풀어 있는것

D. Period of differentiation: (Table 8-4)

a. 돼지; 7~28일

b. 면양; 11~45일

c. 소 ; 13~45일 ; Completely differentiated bovine embryo: See Fig. 8-5

Table 8–4 *Developmental features in cattle and swine during differentiation*

Identifiable characteristics	First appearance	
	Cattle (days)	Swine (days)
Germ layer	14	8
Open neural tube	20	13
Fusion of chorioamniotic folds	18	16
Heartbeat	22	16
Allantois prominent	23	17
Fore limb bud	25	18
Hind limb bud	28	19
Lens of eye	30	21
Placentation	33	12
Facial features distinct	45	28

Adapted from Hafez. *Reproduction in Farm Animals*. (3rd ed.) Lea and Febiger. 1974.

8-3. Fetal Growth; : 태아기(fetal stage)

성장을 표시 - 2가지: 절대성장율, 상대성장율

A. 태아의 정의 : 분화가 완성된 배아 (태아의 발달은 성장뿐이다.)

B. 성장율의 개념

a. 절대성장율(하루동안, 일주일동안, 한달동안의 성장률) ; 증가체중/일정기간- 증가

- S자형 성장 곡선

- 태어날때 송아지 무게의 1/2 이상; 임신 후반기 2달 동안에 획득되어진다.

따라서, 가축에서 출산 2달 전에 모체의 영양관리에 세심한 주의를 요함.

b. 상대적인 성장률 : 현재의 무게 / 이전의 무게; increase then decrease

C. 송아지 태아의 성장 (Table 8-5)

* Some landmarks : (유산시에는 유산일령 판단시)

· 70일 : 뼈의 골화가 일어남(뼈가 조금씩 딱딱 → 180일에 완성)

· 110일 : 이빨이 형성되기 시작

· 150일 : 눈과 입(주둥이)주위에 털이 보임

· 230일 : 온몸에 털이 생김

D. 면양의 태아 성장 (Table 8-5)

- 임신 마지막 한달에 쌍태아 성장률; 영양공급에 영향을 받음.

E. 태막, 태수, 자궁의 무게 변화 :

- 임신의 한창 진행중일때 증가됨.

태막이 확장 된 후 뒤따라 태아체중이 증가된다.

- 분만시 무게

- 태아 ; 25 ~ 40 kg

- 태수 ; 15.5 kg

- 태막 ; 3.8 kg

- 자궁 ; 10 kg(임신되기 전 자궁무게는 1 kg)

태아기(Fetal period)

- 개체발생(ontogenesis)과정에서 3종류의 배엽(blastoderm)이 분화되고, 이어서 각 기관의 발생원기가 형성되는 배기(embryonic period)가 지난 다음부터 분만에 이를 때까지의 전기간을 태아기라고 한다.
- 수정란으로부터 개체가 발생하는 과정은 ① 난기(ovum period), ② 배기, ③ 태아기로 구분한다.
- 수정란이 난기와 배기를 거치는 과정에서 3종류의 배엽이 분화되고, 이어서 배반도 형성되며, 각 기관의 발생원기도 분화된다. 따라서, 배기의 끝에서는 각 동물고유의 외형을 갖추기 시작한다.
- 이시기가 지나면 태반형성이 완료되어 모체로부터의 영양공급이 활발해지고, 개체의 발육도 급속해져서 외형은 물론 내부구조도 성체와 유사하게 된다. 또한 각 기관(organ)도 연합되어 계(系, system, 신경계, 소화계 등)를 형성하며, 운동성도 가지게 된다. 이 단계로부터 출생까지의 사이에 있는 개체를 태아라 하고, 개체발생의 과정중에서 이 시기를 태아기라고 한다.
- 그러나, 개체발생은 연속적으로 일어나는 것이므로 배기와 태아기를 엄밀히 구분하기는 어렵다.
- 일반적으로 구와(口窩), 안포(眼胞), 이포(耳胞), 뇌포(腦胞) 및 생식선융기 등과 같은 몸의 외형적 특징이 확인될 때까지를 배라 부르고, 그 이후부터는 태아라고 부른다.
- 소와 말에서는 수정 후 1개월까지를 배라 부르고, 2개월 이후부터 동물 종 특유의 외형이 확인되면 태아라고 부른다. 돼지와 개에서는 수정 후 25일까지를 배라고 부른다.

Table 8-5 *Weight changes of the bovine uterus and its contents during pregnancy*

Stage of gestation (days)	Total uterus and contents (kg)	Embryo or fetus (gm)	Amnionic fluids (gm)	Fetal membranes (gm)	Empty uterus (kg)
0-30	.9	.5	—	4.5	.9
31-60	1.6	5.9	181.6	49.5	1.4
61-90	2.3	72.6	590.2	149.8	1.5
91-120	4.0	531.4	1600.0	258.8	1.7
		(kg)	(kg)	(kg)	
121-150	10.1	1.6	5.0	.7	2.8
151-180	14.6	3.8	5.5	1.3	4.1
181-210	23.8	9.5	6.4	2.5	5.5
211-240	37.4	17.7	10.0	2.4	7.3
241-270	53.8	28.6	11.8	3.4	10.0
271-300	67.8	39.9	15.4	3.8	8.6

From *Physiology of Reproduction and Artificial Insemination of Cattle*, G. W. Salisbury, N. L. VanDemark, and J. R. Lodge. W. H. Freeman Co., copyright © 1978.

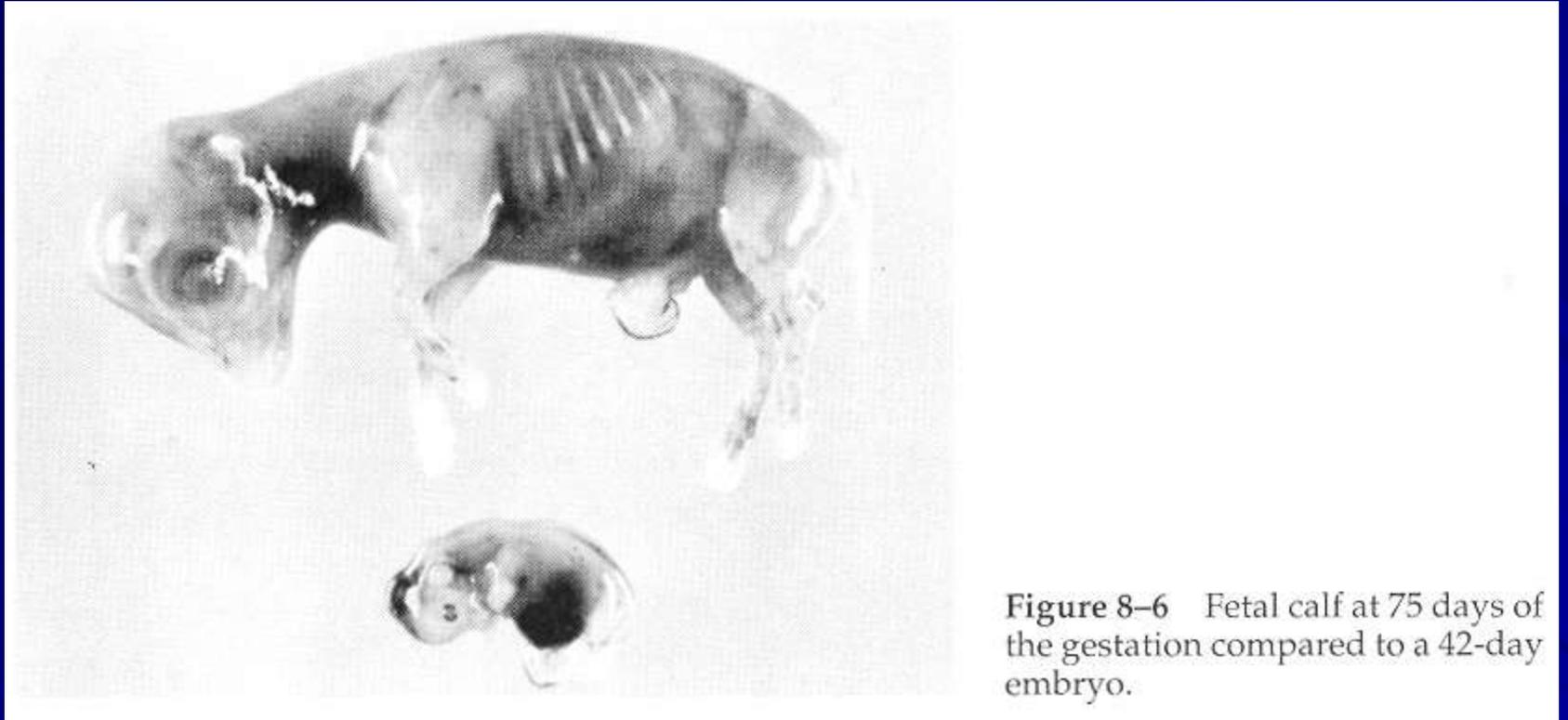


Figure 8-6 Fetal calf at 75 days of the gestation compared to a 42-day embryo.

8-4. Twinning; 쌍태분만 (Table 8-6, Fig. 8-7)

A. 단산성 종에 있어서 쌍태분만을

a. 면양: 20 ~ 40%

b. 소: 0.5 ~ 4% → Holstines이 높은 편(젓소가 한우보다 쌍태분만율이 높다)

- 쌍둥이를 낳을 경우 문제점

① 후산정체 발생율이 높다 → 태아태반이 만나옴 → 분만직후 30분 이내에 PGF2 α 주사를 함으로써 막아줌.

② 송아지가 더 허약하다 → 키우기가 어렵다.

③ 쌍태분만 후 산유량이 더 적다.

c. 말 : 쌍둥이 생기면 유산됨 (이유; 궁부성 태반이 아니고 산재성이기 때문)

- 배란이 한발정에 2개 일어나는 경우; 중복배란(25%) → 쌍태분만 → Abortion

- 배란이 한발정에 1개 일어나는 경우; 75%

단태동물에서의 쌍태 및 다태분만

- 말에서의 쌍태분만의 발생율은 0.5 ~ 1.5% 정도이며 대부분 이란성--발정기중 이배란이 18 ~ 20% 일어남
- 쌍아에서는 임신 7 ~ 9개월 사이에 양측의 태아가 폐사하거나 유산되기 쉽다 (혹은 일측태자는 정상)
- 쌍태의 폐사율이 높은 이유는 태반부위에서 쌍태간의 경합에 의한다고 한다
용모막은 융합되지만 혈관문합은 일어나지 않는다
- 양에서의 쌍태 발생율은 60 ~ 70%, 三胎는 25 ~ 30%, 四胎는 2%
- 유우의 쌍태분만율은 1.04%(단태분만 96회에 대하여 1회의 비율로--유우:2%, 육우:1%)
- 소의 쌍태임신의 90%는 양측자궁각성이며, 10%가 일측자궁각성, 소의 쌍태중 이란성 쌍태는 4 ~ 6%이며, 이란성 쌍태는 93 ~ 95%
- 이란성 쌍태의 혈액형은 각기 다르지만 쌍태간의 태반혈관의 조기문합과 적혈구 원기세포의 교환이 일어나므로 그것이 양태아에 정착하게 될 때는 때때로 혈액의 chimera를 나타낸다.
- 소 쌍태의 freemartin에서 약 90 ~ 92%는 태반이 문합되어 있다. 이와같은 면역 유전학적인 연구는 freemartin의 진단에 유용하다
- 쌍태 임신에서는 태반 혈관의 문합이 무심체나 무형체의 영양섭취를 가능하게 하기 때문에 태아기의 발생율이 증가한다. 이란성 쌍태의 불완전한 분리는 중복 기형을 일으켜 심한 난산을 일으킨다

B. 쌍태아의 유전(유전적 기전?)

a. 소; 유전력이 낮다.

b. 면양: 산자수(한배새끼수) ; Merino - 1마리, Finnsheep - 2.7마리

c. 초산시는 쌍둥이 생기지 않는다.

- 나이 들수록 쌍둥이 낳는 율 높아지다가, 늙으면 쌍둥이 낳는 율 떨어진다.

d. 일란성 쌍둥이 (Fig. 8-7); 배란된 난자는 하나 인데 그것이 갈라져서 생기는 것.

- 소; 8~10%, 사람; 30%

Table 8-6 Average daily growth rates and relative growth rates for single and twin fetal sheep at different stages of gestation

Stage of gestation (days)	Avg daily growth rate(g/day)		Relative growth rate (%)	
	Singles	Twins	Singles	Twins
80 to 85	31	47	50.2	54.7
100 to 105	71	153	29.5	35.6
120 to 125	129	236	21.0	19.9
140 to 145	199	167 ^a	16.4	8.2 ^a
140 to 145		271 ^b		12.0 ^b

^aLevel of nutrition 1.5 × maintenance.

^bLevel of nutrition 2.0 × maintenance.

From Rattray, et al. *J. Animal Sci.*, 38:613, 1974.

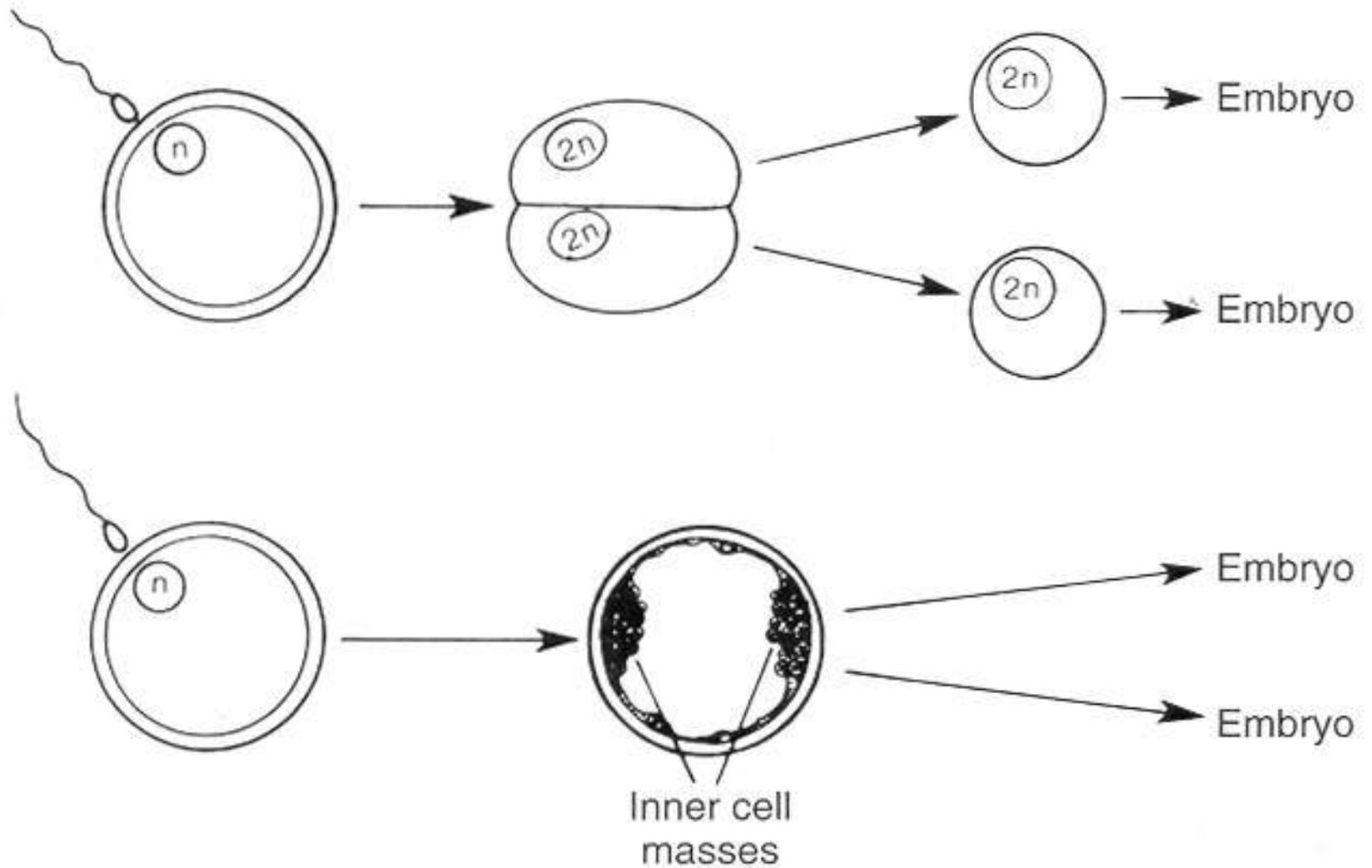


Figure 8-7 Two theories on development of monozygotic twins.

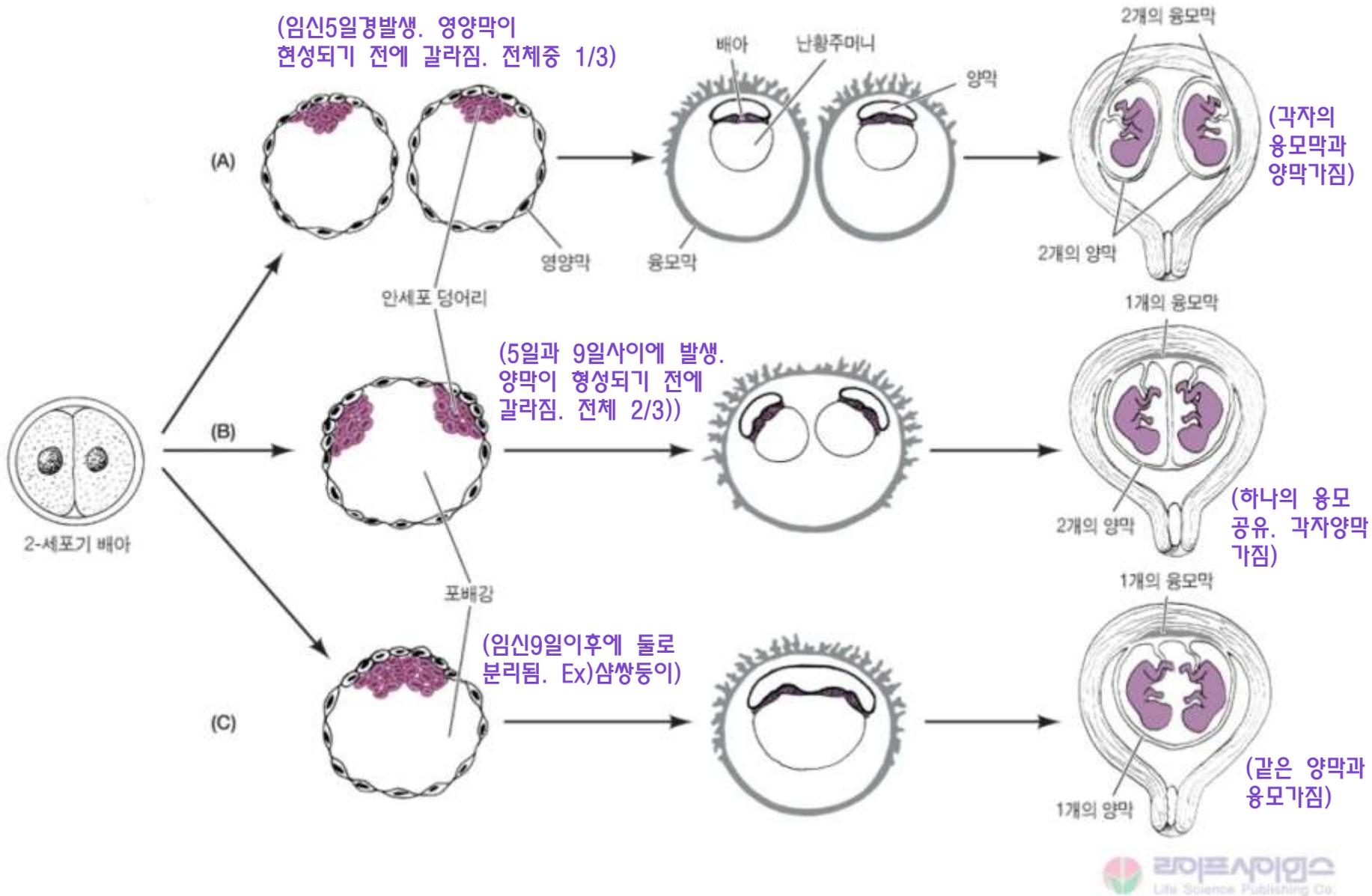
일란성쌍태(Monozygotic twins, Identical twins)

- 하나의 수정란이 배발생과정에서 둘로 가라지고, 이것들 각각이 태아로 발달되는 임신을 말한다. 일란성쌍태는 모든 동물에서 발생한다고 생각되지만, 다태동물(polytocous animal)에서는 확인하기가 어려워서 자세한 실상이 잘 알려져 있지 않다. 일란성쌍태가 발생하는 기전은 불분명한 점이 많고, 또 이를 해명한 연구결과도 많지 않지만, 포유동물의 분리된 할구(blastomere)는 완전한 배로 발생한다는 사실에 기초하여 이를 해명하려는 시도가 많다. 즉, 토끼의 2세포기배에서 1개의 할구를 파괴시켜도 정상적인 태아로 발달되며(F. Seidel, 1952), 8세포기 마우스 배에서 1개의 할구를 분리하여 배양하여도 정상적인 배로 발달되고(S. J. Kelly, 1977), 더욱이 배반포의 내부세포괴를 구성하는 세포를 빼내어 다른 배반포에 주입하여도 정상적인 태아로 발달된다는 사실(R. C. Gardiner 와 J. Rossant, 1976) 등에 근거하여 유추해 볼 때, 일란성쌍태는 어떠한 원인에 의하여 초기배의 할구가 분리되어 각각이 태아로 발달되거나, 또는 하나의 배반포내에서 내부세포괴가 두 부분으로 나누어지고, 이것들이 각각 태아로 발달되기 때문에 발생한다고 생각된다.
- 사람의 경우 일란성 쌍태의 발현율은 0.25% 정도인데, 이것의 33%는 영양막이 형성되지 않은 시기(배란후 5일까지)에 할구가 분리되고, 이것들이 별도의 배반포를 형성하므로서 발생하는 쌍태인데, 이 경우에는 융모막과 양막이 태아별로 형성된다.
- 나머지의 일란성쌍태는 배반포의 영양막이 형성된 다음에 내부세포괴가 분리되어 발생하는 쌍태인데, 이 경우에는 융모막을 공유한다. 그러나, 내부세포괴의 분리 시기에 따라서 두 종류로 나누어 지는데, 그 하나는 내부세포괴가 양막이 형성되기 전인 빠른 시기에 분리된 경우로서(배란후 6-9일), 이 경우에는 융모막은 공유하지만, 양막은 태아로 형성된다.

- 다른 하나는 양막과 융모막의 형성이 끝난 늦은 시기에 내부세포괴가 분리되어 (배란 9일 이후) 양막과 융모막을 공유하는 경우로서, 태아 상호간이 유착될 위험성이 크다.
- 소에서 일란성쌍태의 발생율은 0.1% 정도인데, 대부분의 경우 배가 착상된 후 발달이 진행되는 과정에서 발생되어 융모막을 공유하게 된다. 그러나, 일부의 예에서는 배가 착상되기 전에 분리되어 쌍태로 발달되므로서 융모막과 양막을 태아별로 가지는 경우도 있다. 이와 같은 형식의 쌍태는 면양과 돼지에서도 보고되었다.
- 일란성 쌍둥이는 유전적 구성이 완전히 같은 개체이므로 가축의 능력발현을 연구할 때 유전적요인을 배제한 환경적요인의 영향을 구명하는데 있어서 실험동물로 유용하게 사용되고 있다. 따라서, 오래 전부터 일란성 쌍둥이의 생산을 위한 기술을 개발하려는 연구가 수행되어 왔으며, 최근에는 발생공학 기술이 진보되어 인위적 조작에 의한 일란성 쌍둥이의 생산이 가능하게 되었다. 인위적 조작에 의하여 일란성 쌍둥이를 최초로 생산한 사람은 S. M. Willadsen(1979)으로서, 그는 면양 2-4세포기 배의 할구를 분리하고, 이것을 배양·발육시켜 이식하므로서 일란성 쌍둥이의 생산에 성공하였다. 그러나, 이 기법은 매우 복잡하기 때문에 최근에는 상실기까지 발생이 진행된 배를 유리나 금속성의 칼날, 또는 미세한 유리봉을 이용하여 현미경하에서 절단하여 2분배(bisected embryo)를 만들고, 이것들을 이식하여 일란성 쌍둥이를 생산하는 비교적 간단한 기법이 개발되었다. 이 방법으로 소의 분리배를 이식한 결과 수태율이 50%를 넘었다는 보고도 있지만, 평균적으로는 30-40% 정도의 수태율을 얻을 수 있는 것으로 알려져 있다. 그러나, 보편적인 가축의 생산기술로 이용하기 위해서는 좀더 폭 넓은 기술의 개발이 필요하다.

이란성쌍태(Dizygotic twins, Fraternal twins)

- 단태동물에서 한 발정기에 2개의 난자가 배란되고, 이것들이 각각 별개의 정자에 의하여 수정되어 2마리의 태아가 임신된 것을 말한다.
- 이 경우의 쌍둥이는 일란성쌍태와는 달리 유전적 구성이 서로 다르며, 따라서 유전적 측면에서 보면 보통의 형제자매와 같다.
- 발생율은 동물의 종에 따라 다르며, 같은 종에서도 품종이나 환경에 따라 다른 경우가 많다.
- 소의 쌍태 발생율은 유용종이 육용종에 비하여 높는데, 홀스타인(Holstein)종에서는 3-5% 정도인 반면에 육용종은 평균 0.5%정도이다. 그러나, 소에서 이성쌍태인 경우에는 암컷의 대부분(95%)은 프리마틴(freemartin)이 되어 불임이 된다.
- 말은 쌍태가 되면 대부분의 경우 태아가 사망하거나 유산(stillbirth)이 되며, 정상적으로 분만되는 경우는 1% 이하이다. 분만된 말의 쌍둥이는 허약체질로서, 생후 1개월 이내에 사망하는 것이 많다.
- 면양의 쌍태 발생율은 비교적 높지만, 품종에 따라 달라서 20-40%의 범위를 나타낸다.
- 산양의 경우는 쌍태의 발생율이 매우 높아서 어떤 품종은 쌍둥이 또는 세쌍둥이를 분만하는 경우가 많다.
- 한편, 육우의 경우 쌍태는 생산성을 향상시키는 가장 중요한 수단이 되므로 인위적 처리에 의하여 쌍태를 유기시키려는 기술의 개발에 상당한 노력을 경주하고 있는 실정이다.



사람에서 배외막과 관련하여 일란성 쌍둥이의 형성시기를 보여주는 모식도

8-5. Hormones Important to Gestation (Fig. 8-8)

A. Progesterone; 임신유지에 절대적 역할.

- 자궁근막층(myometrium)의 tone을 낮추고 자궁수축 운동을 저지한다. 즉, 자궁수축 일으키는 것이 E₂ (estradiol)과 Oxytocin 인데 이걸 낮추어 버린다. (down-regulation of receptor sites for E₂ and oxytocin)

B. 모체의 임신인지(확인)

- 면양 13일, 소는 15~17일 쯤에 알 수 있다 (소; 발정주기 21일, 면양; 17일).
- 이 시기에 임신이 되면 PGF₂α(황체퇴행물질) 방출이 억제되고, 황체퇴행을 억제하는 PGE₂ 방출을 자극한다.

C. Relaxin

- 근육조직과 결합조직이 늘어져서 자궁(근육)을 확장시킨다.
- 임신후반기에 골반관(pelvic canal)을 확장시킴.

D. Estrogen ; from placenta

- 임신후반기에 Progesterone의 협동작용으로 유선을 발달시킨다. Estrogen이 많으면 유방암, 자궁암 걸린다. 끓여도 없어지지 않는다. Estrogen을 암놈에게 계속적으로 사용하면 영구적 불임에 걸림
- 크로바에 Estrogen 이 많음

E. Placental Lactogen (PL) ; 태아성장과 유선발달에 도움.

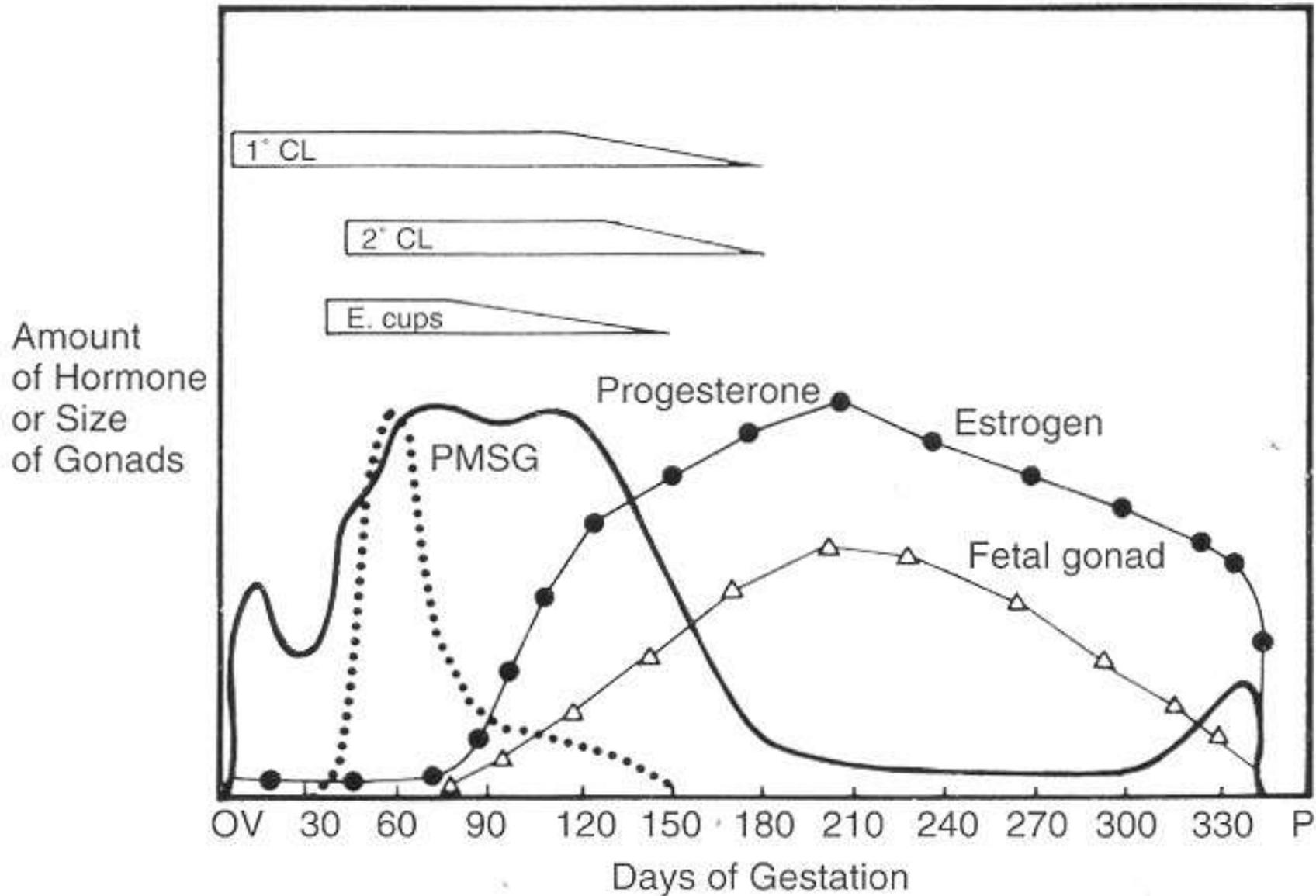


Figure 8-8 Progesterone, estrogen, and PMSG concentrations during pregnancy in the mare. (Stabenfelt and Hughes. 1977. *Reproduction in Domestic Animals*. (3rd ed.) eds. Cole and Cupps. Academic Press.)

배반포(Blastocyst)

- 배발생의 과정에서 상실배(morula)와 원장배의 중간기에 있는 배를 말한다. 즉, 상실배가 발달을 계속하면 배의 내부에 액체가 고여 내강(內腔)을 만들며, 개개의 세포는 구형(球形)에서 각형(角形)으로 변화되면서 상호 밀착되어 내강을 둘러싼다.
- 단층의 입방세포(cuboidal cell)로 된 공 모양의 배를 포배(blastula)라고 하는데, 사람이나 가축을 비롯한 포유류의 배는 상실배의 할구가 단층의 입방세포층으로 분화되는 과정에서 세포층의 한쪽에서 층을 형성하지 않은 세포괴가 남아 있게 된다. 이러한 포유류의 배를 포배와 구분하여 배반포라 한다. 따라서, 포유류를 제외한 다른 동물의 포배와 포유류의 배반포는 동일한 시기에 있는 배이며, 발생학적으로도 동일시된다.
- 배반포의 내부에 한쪽으로 편재되어 있는 세포괴를 **내부세포괴(inner cell mass)**라 하고, 외부로 둘러싸는 단층의 세포를 **영양막세포층(cytotrophoblast)** 또는 영양막(trophoblast)이라고 한다. 내부의 강소는 포배와 배반포의 발생과정을 같은 것으로 보기 때문에 포배강(blastocoele)이라고도 하지만, 명확히 구분하기 위하여 배반포강(blastocyst cavity)이라고 부르는 경우가 많다.

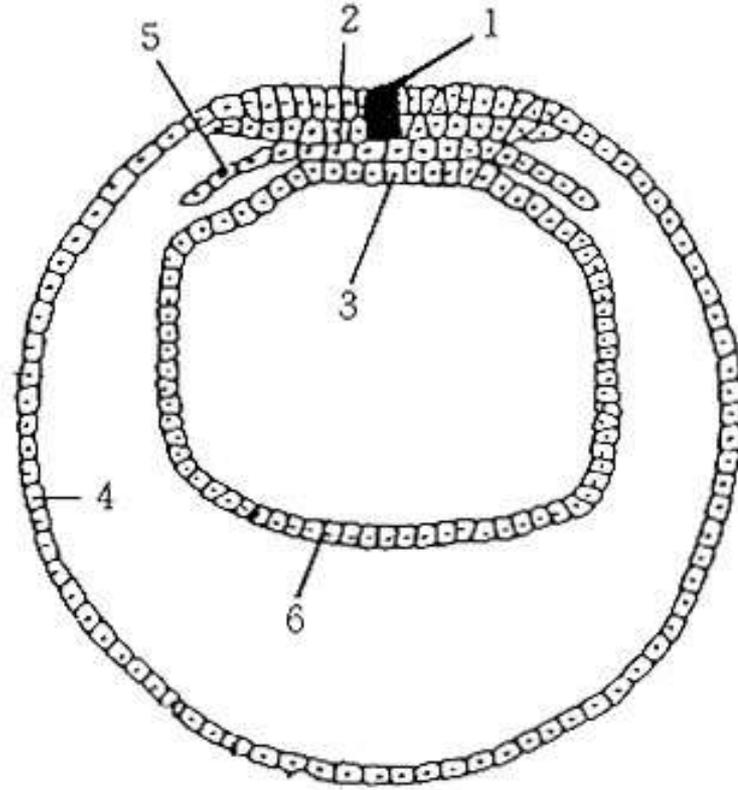
-배반포는 발육 과정에 따른 형태적 변화를 기초로 하여 초기배반포(early blastocyst), 배반포(blastocyst), 확장배반포(expanded blastocyst) 및 탈출배반포(hatched blastocyst)로 구분한다. 탈출배반포는 부화배반포라고도 한다. 초기 배반포는 배반포강의 용적이 배반포의 약 절반에 달할 때까지의 배를 말하며, 배반포강의 용적이 증가되어 절반 이상으로 된 때부터는 협의의 배반포라고 부른다. 이 후 배반포가 더욱 발달되어 용적이 현저하게 증대됨에 따라 위란강(perivitelline space)이 소실되고, 투명대(zona pellucida)는 아주 얇게 되는데, 이 상태의 배를 확장배반포라 하고, 더욱 발달하여 투명대가 터지면서 배가 탈출하게 되면 탈출배반포라고 한다.

-배반포가 원장배로 발달되는 과정에서 내부세포괴에서는 3층의배엽(blastoderm)이 분화되어 배반(embryonic disc)을 형성하며, 이 배반으로부터 태아(fetus)가 발생된다. 한편, 영양막 세포층은 안쪽에 배외중배엽(extaembryonic mesoderm)의 벽층판(parietal layer)이 배접되어 양막(amnion)과 융모막(chorion)으로 된다.

-수정란이 배반포로 발달되는 시기는 동물의 종에 따라 다르다. 즉, 돼지가 가장 빨라서 배란후 4-5일, 말과 면·산양은 6-7일, 소에서는 7-8일에 배반포가 된다. 배반포가 투명대에서 탈출되는 시기는 소의 경우 배란후 8-10일에 일어나지만, 발정주기로 보면 발정주기의 제 9일째에 일어나는 것이 많다. 돼지에서는 교배후 6-8일, 면·산양에서는 발정이 발현된 후 7-8일에 탈출배반포가 출현되며, 말에서는 배란후 13-14일이 되어도 얇아진 투명대 모양의 막이 배반포를 둘러싼 상태로 관찰된다.

원장배(Gastrula)

- 배반포는 외부를 둘러 싸고 있는 한층의 **영양막(trophoblast)**과 배반포강(blastocyst cavity)의 한쪽에 편재되어 있는 **내부세포괴(inner cell mass)**로 구성되어 있다.
- 배반포의 내부세포괴로부터 세포의 증식이 일어나 영양막의 안쪽을 따라 단층으로 전개 되어서 새로운 배반포벽을 구성한다. 이 때 영양막의 안쪽에 신생된 배반포벽을 내배엽(endoderm)이라고 하며, 이 내배엽으로부터 원장(primitive gut)이 만들어지므로 이 시기부터의 배를 원장배라고 한다. 내배엽이 분화된 다음부터는 영양막을 외배엽(ectoderm)또는 영양막외배엽(trophectoderm)이라고 부른다. 이러한 발생과정을 거치는 원장배의 내부세포괴에서는 바깥쪽이 외배엽, 안쪽이 내배엽으로 구성된 배반(embryonic disc)으로 되는데, 이를 이층성배반(bilaminar embryonic disc)라고 한다.



돼지의 원장배 형성과정(임신 9~10일)

1. 배성외배엽 2. 배성중배엽 3. 배성내배엽(원장)
 4. 영양막외배엽(배외외배엽) 5. 배성중배엽으로부터 분화중인 배외중배엽 6. 배외내배엽(난황낭)

- 이층성배반의 외배엽에서 원시선조(primitive streak)가 형성되고, 이것이 끊임없이 증식하여 외배엽과 내배엽의 사이를 차지하는 중배엽(mesoderm)을 형성한다. 중배엽이 형성되면 배반은 외·중·내배엽을 모두 구비하게 되어 **삼층성배반(trilaminar embryonic disc)**이 된다. 배반의 중배엽은 더욱 신장되어 배반의 밖으로 빠져나가 배외중배엽(extraembryonic mesoderm)을 형성하는데, 이것은 장측판(visceral layer)과 벽측판(parietal layer)의 두층으로 되어 있다. 한편, 삼층성배반을 구성하는 외·중·내배엽은 이것들이 앞으로 태아로 발달되므로 각각 배성외배엽(embryonic ectoderm), 배성중배엽(embryonic mesoderm) 및 배성내배엽(embryonic endoderm)이라고 부른다. 배성 내·중·외배엽에 연결되어 주머니 모양으로 전개된 부분은 각각 배외(extraembryonic) 내·중·외배엽이라고 부르며, 이것들은 **배외막(extraembryonic membrane)**이 된다. 원장배의 각 배엽에서는 각 기관의 발생원기가 형성된다. 원장배에서 신경관(neural tube)이 형성되므로서 **신경배(neurula)**가 된다. 신경배기를 지나면서 동물종 특유의 외관을 나타내게 되는데, 이후부터는 **태아(fetus)**라고 한다.

배반(Embryonic disc, Germ disc, Blastodisc)

- 내부세포괴(inner cell mass)와 영양막(trophoblast)으로 구성된 배반포(blastoyst)가 원장배(gastrula)로 분화되는 과정에서 배엽(blastoderm)의 분화가 일어난다. 즉, 내부세포괴의 중앙에 외배엽성강(ectodermal cavity)이 형성되고, 이 외배엽성강 밑 부분의 내부세포괴로부터 내배엽(endoderm)이 분화되며, 이어서 내부세포괴의 외표면을 구성하는 피개층(covering layer)이 퇴화·소실되면서 외배엽성강이 열개(裂開)되고, 이것이 퍼져서 평판상의 구조물로 되는데, 이것을 배반이라고 한다.
- 배반은 바깥쪽은 얇은 내배엽으로 구성되어 있으므로 이층성배반(bilaminar embryonic disc)이라고 한다. 이층성배반은 외배엽으로부터 원시선조(primitive streak)가 형성되고, 이것이 끊임없이 증식하여 외배엽과 내배엽의 사이를 차지하는 중배엽을 형성하므로 외·중·내배엽을 모두 구비하게되어 3층성배반이 된다. 이 때 배반을 구성하는 외·중·내배엽은 이것들이 앞으로 태아로 발달되므로 각각 배성외배엽(embryonic ectoderm), 배성중배엽(embryonic mesoderm) 및 배성내배엽(embryonic endoderm)이라고 부른다.
- 배성 내·중·외배엽에 연결되어 주머니 모양으로 전개된 부분은 각각 배외(extraembryonic) 내·중·외배엽이라고 부르며, 이것들은 배외막(extraembryonic membrane)을 형성한다.

배외막(extraembryonic membrane)

-배반포가 원장배(gastrula)로 발달되는 과정에서 배엽(blastoderm)의 분화가 일어나 외배엽, 중배엽 및 내배엽이 형성된다. 이들 배엽은 태아로 발달되는 부분과 태막을 형성되는 부분으로 구분되는데, 후자를 배외막이라고 한다. 배외막으로부터 융모막(chrion), 양막(amnion), 요막(allantois) 및 난황낭(yolk sac) 등이 형성된다.

융모막(Chorion)

-원장배의 원장(primitive gut) 미단에서 요막(allantois)이 발생되면 이것이 크게 확대되어 배외체강의 대부분을 점유하게 되어 융모막과 긴밀하게 결합된다. 이와 같이 융모막과 요막이 결합된 것을 융모막요막(chorioallantois)이라 한다.

-대부분의 가축은 융모막요막을 형성하며, 따라서 요막강을 채우고 있는 요수(allantoic fluid)는 이 융모막요막, 특히 융모막무모부를 통하여 모체측과 물질교환을 할 수 있다.

-그러나, 사람을 포함한 영장류에서는 요막이 퇴화되기 때문에 융모막요막은 발달되지 못하며, 대신 양막이 크게 팽창되어 융모막강(chorionic cavity)을 채우게 되고, 따라서 융모막과 양막이 결합되는 양막융모막이 자궁경쪽의 융모막무모부에서 임신후기에 발달된다.

-융모막의 역할은 ① 영양소의 흡수, ② 노폐물의 배출, ③ 가스(gas)의 교환 등이다.

내배엽(Endoderm)

- 후생동물의 발생과정에서 분화되는 배엽(blastoderm)의 하나로서, 일반적으로 배체의 내부에 위치하는 기관들의 발생원기를 형성한다. 내배엽은 배반포(blastocyst)가 원장배(gastrula)로 발달되는 과정에서 분화된다. 즉, 배반포의 내부세포괴 중앙에 외배엽성강(ectodermal cavity)이 발생되고, 이것이 개열되어 평판상의 배반(embryonic disc)이 되며, 이 배반은 엽열(葉裂)이 일어나 배반엽상층(epiblast)과 배반엽하층(hypoblast)으로 갈라지는데, 전자를 외배엽(ectoderm), 후자를 내배엽이라고 한다. 이와 같이 2층으로 구성된 배반을 이층성배반(bilaminar embryonic disc)이라고 한다. 이층성배반이 외배엽에서 원시선조(primitive streak)가 발생되고, 이것으로부터 중배엽이 분화되어 외, 중, 내배엽으로 구성된 삼층성배반이 형성된다.
- 내배엽은 원장(primitive gut)과 난황낭(yolk sac)을 형성한다.
- 한편, 설치목(rodentia)가운데 진서아목(myomorpha)에 속하는 동물의 내부세포괴에서는 중앙에 전양막강(proamniotic cavity, 가축의 외배엽성강에 해당됨)이 형성되지만, 이것이 개열되지 않기 때문에 원통형의 배반이 된다. 이 배반에서도 엽열이 일어나 배엽이 분화되는데, 전양막강에 접하는 난통의 내배엽이 분화된다. 최초로 분화된 내배엽을 원시내배엽(primitive endoderm)이라고 하는데, 이것은 배엽형성의 초기로부터 근위내배엽(proximal endoderm)과 원위내배엽(distal endoderm)으로 구별된다. 이와 같이 배엽이 분화된 배반은 초기의 난황낭내로 깊게 내려오게 됨에 따라 원위내배엽은 영양막 외배엽(trophectoderm)과 라이헤르트막(Reichert's membrane)을 사이에 두고 밀착되어 배외막(extraembryonic membrane)으로 분화되고, 근위내배엽은 배성내배엽(embryonal endoderm)과 난황낭으로 분화된다.
- 척추동물에서 내배엽은 소화관의 상피, 간장, 담낭, 기관, 폐, 갑상선, 부갑상선(상피소체), 흉선, 전립선의 상피 등으로 분화된다. 생식세포(germ cell)도 내배엽조직에서 기원된다.

외배엽(Ectoderm)

- 다세포동물의 개체발생 도중에 나타나는 배엽(blastoderm)의 하나로서, 일반적으로 배체의 외층을 구성한다. 수정란(fertilized ovum)은 난할(cleavage)을 반복하여 다수의 분할구(blastomere)로 구성된 상실배(morular)가 되며, 상실배가 더욱 발달 되면 내부에 액체로 가득찬 강소, 즉 배반포강(blastocyst cavity)이 형성되고, 분할구는 배반포강의 한쪽에 모여진 내부세포괴(inner cell mass)와 표면을 둘러 싸는 1층의 영양막(trophoblast)을 형성하므로써 배반포(blastocyst)가 된다.
- 이 배반포가 원장배(gastrula)로 발달되는 과정에서 배엽의 분화가 일어난다. 즉, 배반포의 영양막은 영양막외배엽(trophectoderm)이 되고, 내부세포괴의 안쪽에서는 내배엽이 분화되며, 이어서 평판상의 배반으로 되는데, 이 배반의 외측은 배성외배엽(embryonic ectoderm)이고, 안쪽은 배성내배엽(embryonic endoderm)이다.
- 이러한 배반을 이층성배반(dilaminar embryonic disc)이라고 한다. 이층성배반은 배성외배엽의 안쪽에서 세포증식이 일어나 배성중배엽(embryonic mesoderm)이 형성되어 외,중,내배엽으로 구성된 삼층성배반(trilaminar embryonic disc)이 되고, 이 배성중배엽으로부터 배외중배엽(extraembryonic mesoderm)이 분화된다. 배성외배엽은 주로 태아의 표피계와 신경계로 분화되며, 영양막외배엽은 태아를 둘러 싸는 양막(amnion)과 융모막(chorion)으로 분화된다. 특히, 탈락막태반(deciduate placenta)을 형성하는 동물에서는 영양막외배엽세포가 분열, 증식하고, 이것들이 융합되어 영양막합포체층(syncytiotrophoblastic zone)을 형성한다.

중배엽(Mesoderm)

- 후생동물(*metazoa*) 가운데 편형동물(*platyhelminthes*)이상의 동물에서 배발생과정에 형성된 배엽(blastoderm)의 한로서, 일반적으로 외배엽과 내배엽 중간층을 구성한다. 조류(*aves*) 및 포유류(*mammalia*)에서는 이층성배반의 외배엽세포가 내배엽과 연결된 부위에서 증식되어 원시선조(primitive streak)를 형성하고, 이것이 끊임 없이 증식하여 외배엽과 내배엽의 사이를 차지하는 중배엽이 발생된다.
- 중배엽세포는 간엽조직으로서, 내,외배엽으로부터 분화된 조직의 사이로 이동하여 배의 형태형성이나 기관형성에 중요한 역할을 수행한다.
- 이와 같이 원시선조로부터 형성된 중배엽을 배성중배엽(intraembryonic mesoderm)이라고 하는데, 척삭(notochord)의 옆까지 다해 있는 부분을 연속중배엽(paraxial mesoderm) 또는 배측중배엽(dorsal mesoderm)이라고 한다. 연속중배엽은 배체의 바깥쪽을 향하여 신장되어 중간중배엽(intermediate mesoderm)을 형성하며, 중간중배엽은 더욱 신장되어 배체외로 빠져나가 배외중배엽을 형성한다. 배외중배엽은 벽측판(parietal layer)과 장측판(visceral layer)의 두층으로 나누어지는데, 이 두층의 사이를 배외체강(extraembryonic cavity)을 형성한다. 이와 같이 배내체강을 구성하는 부분의 중배엽을 외측중배엽 또한 측판중배엽이라 하고, 이것의 벽측판과 장측판을 각각 벽측중배엽과 장측중배엽이라고 한다. 연속중배엽을 상분절(epimere), 중간중배엽을 중분절(mesomere), 배외중배엽을 하분절(hypomere)이라고 부르기도 한다. 연속중배엽은 척삭을 따라 분절상으로 증식하여 체절을 형성한다. 체절의 중앙에는 강소가 형성되어 있는데, 이를 체절강(myocoel)이라 한다. 체절은 최초에 4쌍 정도가 나타나지만, 그 후로는 하루에 3쌍 정도씩 증가된다. 체절의 수는 배의 발생초기에는 눈으로 확인이 되기 때문에 셀 수 있으나, 점차 보이지 않게 되어 세기가 어렵게 된다. 셀 수 있는 한계는 대체로 40체절 정도까지이며, 실제로 소의 30일령배(체강 9mm)에서 41체절이 확인되었다.

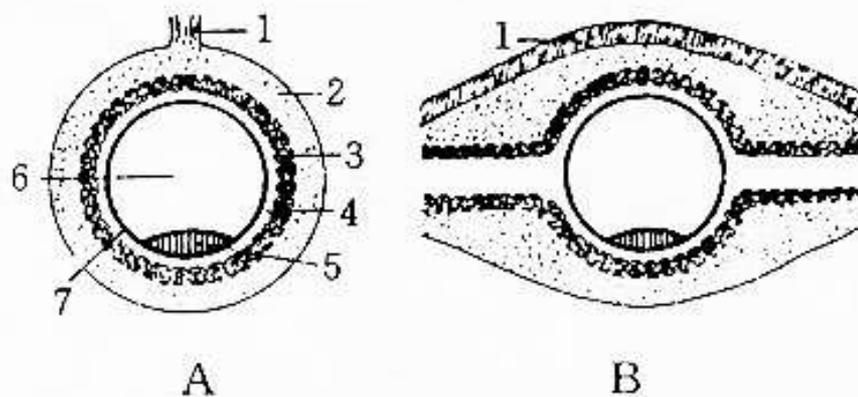
-체절은 체절강을 가지고 있으므로 외벽과 내벽으로 구분되는데, 외벽을 피판(dermatome)이라고 하고, 내벽을 근판(myotome)이라고 한다. 근판은 점차 증식, 비후되며, 그 내측은 주위의 간엽조직과 합체하여 추판(sclerotome)을 형성한다. 피판은 피부의 진피(dermis)를 형성하고, 근판은 골격근(skeletal muscle)이 되며, 추판은 척추골(vertebrae)이 된다. 한편, 외측중배엽의 벽측판은 배내체강의 표면을 피복하고, 중피로 되어 복막강, 흉막강 및 심막강의 장막(serous membrane)을 형성한다. 이 벽측판과 그 외측의 외배엽을 합하여 체벽엽(somatopleura)이라고 한다. 또한, 장측판은 내배엽과 연접되어 내장엽(splanchnopleura)을 형성하고, 이것이 중피로 분화되어 소화관을 비롯한 복강내의 각종 장기, 심장 및 폐 등의 표면을 덮는다.

-척추동물에 있어서 중배엽으로부터 형성되는 기관은 매우 다양하다. 즉, 결합조직(혈액세포 포함), 골격계, 근육계, 순환기계, 비뇨기계 및 생식기계는 모두 중배엽으로 분화된 기관계이다.

착상(Implantation, Nidation, Implantatio)

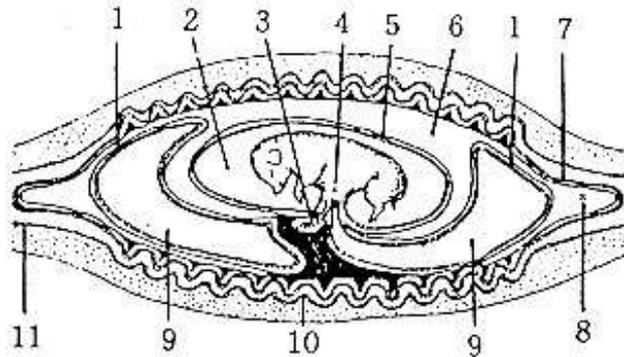
- 태반(placenta)을 형성하여 모체와 태아간에 물질교환을 영위하는 진태생동물(viviparity animal)에 있어서 배가 모체(원리적으로는 부계도 포함됨)의 조직에 접촉되는 시점에서부터 그 종 고유의 태반원기가 형성될 때까지 일어나는 모든 현상을 포괄적으로 착상이라고 부른다.
- 포유동물(mammalia)의 경우에는 자궁내에 도달된 배반포(blastocyst)의 투명대가 박리된 다음, 배반포의 영양막(trophoblast)과 착상성증식(progestational proliferation)이 일어난 모체의 자궁내막이 접촉되는 것을 말한다.
- 착상을 영문으로는 'implantation'과 'nidation'이라는 용어가 사용되는데, 이 두 용어를 동의어로 인식하는 경우도 있지만, 엄밀한 의미에서는 차이가 있어서 전자는 배를 착상의 주체로 인식하는 경우이고, 후자는 모체측에서 일어나는 현상에 중점을 두고 사용되는 용어이다.

-착상은 배가 자궁내막에 접착하는 위치나 접착의 강도에 따라 중심착상(central implantation), 편심착상(eccentric implantation) 및 벽내착상(interstitial implantation)으로 구분한다. 중심착상은 표면착상(superficial implantation)또는 표재성착상이라고도 한다. ① **중심착상**: 배반포가 자궁에 도착된 때의 자궁강(uterine cavity)은 좁지만, 배반포가 신장됨에 따라 자궁강도 확장되고, 따라서 배반포의 영양막이 거의 전면적으로 자궁내막에 접하게 된다. 반추류, 말, 돼지, 개, 고양이 및 토끼 등의 착상양식이 여기에 속한다. 그러나, 착상후에 일어나는 태반형성(placentation) 과정은 동물의 종에 따라 매우 다르다.



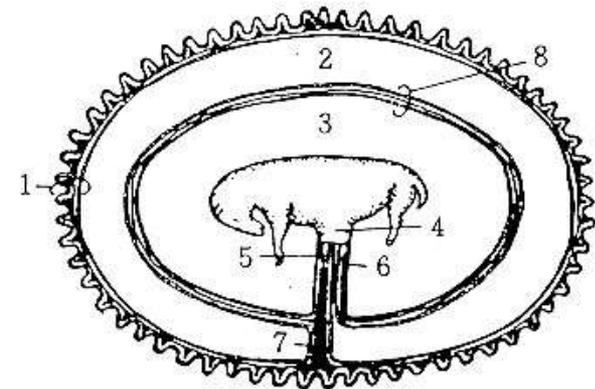
중심착상의 모식도

- A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면 1. 자궁강
 막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 자궁강
 5. 내부세포괴(배반) 6. 배반포강 7. 영양막



돼지의 태막

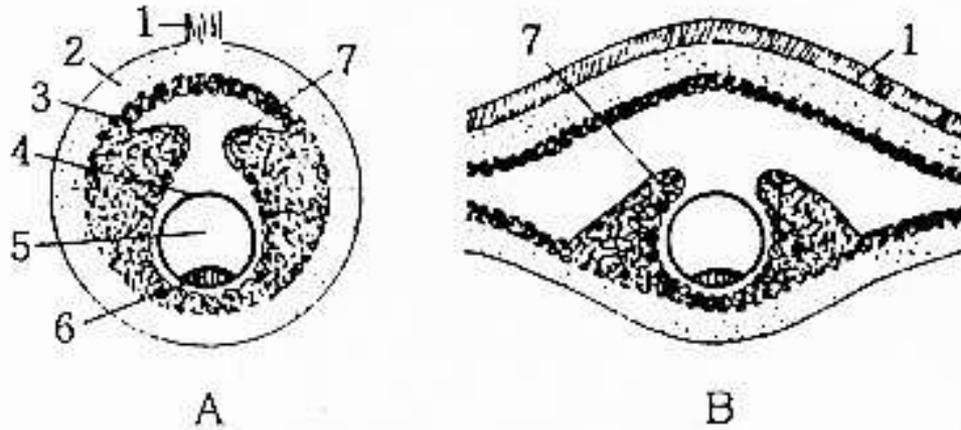
- 1. 요막 2. 양막강 3. 난황낭 4. 제대 5. 양막
- 6. 배외체강 7. 용모막부모부 8. 요막이 미치지 않음
- 9. 요막강 10. 용모막유모부 11. 자궁내막상피



상당히 성장된 말태아의 태막

- 말에서는 용모막의 전 표면에 용모가 밀생되어 있어 용모막부모부가 없음.
- 1. 용모막요막 2. 요막강
 - 3. 양막강 4. 제대 5. 난황낭 6. 양막초
 - 7. 요막초 8. 요막양막

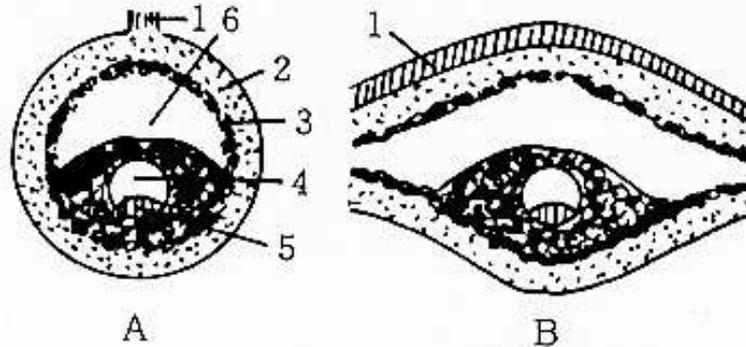
② **편심착상**: 배반포가 자궁내막의 주름속으로 들어가고, 주름의 정상부분이 결합되므로서 배반포가 주름 가운데에 매몰되어 착상하는 형식이다. 랫트나 마우스와 같은 설치류의 착상양식이다. 착상된 배가 성장하면서 배의 영양막이 자궁내막을 파괴하여 자궁내막의 고유층에 직접 매몰되므로 결과적으로는 벽내착상과 같은 유형이 된다.



편심착상의 모식도

- A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면 1. 자궁간막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 배반포의 영양막 5. 배반포강 6. 배반포의 내부세포괴(배반) 7. 자궁내막의 추벽

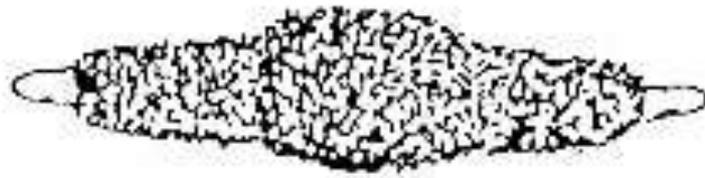
③ **벽내착상**: 배반포의 영양막 일부가 증식(proliferation)되고, 이 증식된 영양막에서 분비된 단백질분해효소에 의하여 자궁내막의 상피 및 고유층이 파괴되어 배자체가 자궁벽의 한쪽에 침입·매몰되는 형식의 착상이다. 사람이나 원숭이 같은 영장류, 두더지, 기니피그 등의 착상양식이 여기에 속한다. 한편, 정상적인 착상이 일어날 때 부친 유래의 게놈(genome)을 가진 배세포는 유전적으로 모체조직과 반 알로게네익(hemiallogenic) 관계에 있는 점을 감안하면 착상시에 성립되는 세포수준의 배와 모체간의 관계는 세포학적 및 면역학적으로 특수한 생리현상이다.



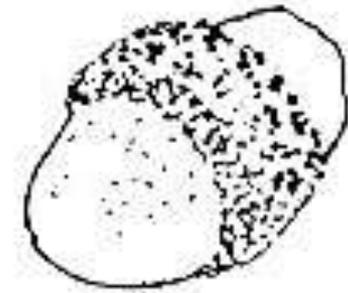
벽내착상의 모식도

A. 자궁의 횡단면 B. 자궁의 종단면 1. 자궁간막 2. 자궁근층 3. 자궁내막고유층 4. 배반포강 5. 내부세포피(배반) 6. 배반포가 자궁내막속으로 침입한 장소

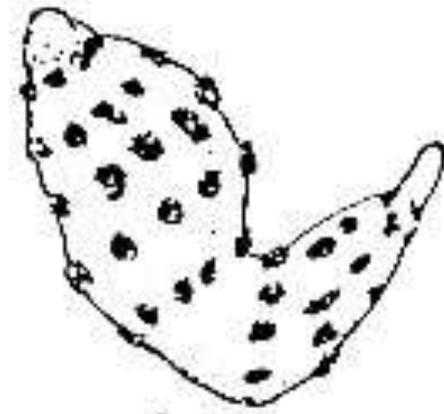
-착상과정은 일반적으로 난소호르몬(estrogen 과 progesterone)에 의하여 정교한 제어를 받는다. 또한, 자궁내에 진입된 배가 착상이 성립될 때까지 소요되는 시간은 동물의 종에 따라 현저하게 달라서 수시간에서부터 수개월이 걸리는 것까지 있다. 이 때 지나치게 장기간에 걸쳐 착상이 되었거나, 실험적으로 지연시킨 착상을 지연착상(delayed implantation)이라 한다. 생리적인 지연착상은 환경에 대하여 적응하기 위한 반응으로서, 난소호르몬에 의하여 지배되는 것으로 알려져 있다.



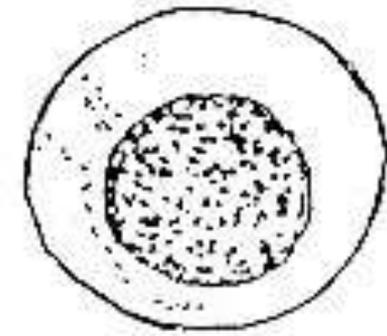
1



2



3



4

태반의 형태학적 분류

1. 산재성태반 2. 대상태반 3. 궁부성태반 4. 원반상태반