

マウス脊髄 Clarke 氏核と局所シナプスの電子顕微鏡的研究

(付 Rolando 膠様質および前角運動神経核の神経細胞とその終末の比較所見)

金沢大学大学院医学研究科解剖学第一講座(主任 本陣良平教授)

金沢大学大学院医学研究科神経精神医学講座(主任 大塚良作教授)

伊 藤 一 良

(昭和44年12月13日受付)

Clarke 氏核(背核)は、前世紀中頃、Stilling が Dorsalkern として始めて記載し、Clarke¹⁾²⁾ が posterior vesicular column と呼んで広範な研究を発表したため、彼の名が冠せられている。その後同核に至る求心性線維の由来と走行、神経細胞の分布と配列およびその微細構造、樹状突起の分布、同核から発する軸索の走行と終止などについて、光学顕微鏡(以下「光顕」と略記)による多数の報告がなされた³⁾⁻⁴⁾。

近年飛躍的に進歩した電気生理学的研究方法、とくに細胞内電極法は、Clarke 氏核の機能について多くの知見をもたらした¹⁵⁾⁻²⁴⁾、形態学的知見との対比によってその機能を検せんとする試みがなされ²⁵⁾⁻²⁸⁾、電子顕微鏡(以下「電顕」と略記)の発明とこれの神経組織学への応用(本陣の綜説²⁹⁾³⁰⁾ Gray³¹⁾ 参照)はめざましいものがあり、とくにシナプス部の微細構造知見に長足の進歩がもたらされた³²⁾⁻³⁵⁾。Clarke 氏核の電顕検索は、すでに Sedar³⁶⁾³⁷⁾ によってなされたが、その知見はいまだ特殊問題に限られ、詳細は不明な点が多い。

今回著者は、マウスの胸髄の Clarke 氏核の微細構造、とくに同核を構成する神経細胞と神経終末の微細構造を電顕により検索したのでここに報告する。なお Rolando 膠様質と前角運動神経核部の神経細胞および神経終末の知見もあわせて報告する。

実験材料および実験方法

純系 KH-A 種成熟マウス (*Mus wagneri* var. *albula*) の脊髄を材料とした。試料の採取には、マウスの背側から椎骨を付着せしめたままの Th₉-Th₁₃

の脊髄を採り、固定液中に投じ、固定液中で椎骨と脊髄を分離せしめた。頸動脈切断後、脊髄を固定液に入れる迄の所要時間は3分以内である。

光顕用の染色法としては、1. hematoxylin-eosin 染色法、2. Nissl 神経染色法、3. Cajal 軸索染色法の本陣変法³⁸⁾、4. OsO₄ 法による髄鞘染色法、5. 電顕材料の厚い切片の toluidine blue 染色法などを行なった。

電顕用試料の固定法には 0.2M 磷酸緩衝 (pH7.4) 5~6.5% glutaraldehyde および磷酸緩衝 (pH7.4) 1% OsO₄ による二重固定を行なった。glutaraldehyde 固定液は、4°C とし、30~45分間前固定後、磷酸緩衝液にて15分間洗滌し、洗滌液中にて2枚のカミソリ刃を使用して、脊髄を長さ約3mmに切断した。次に0~4°Cの氷室内で1% OsO₄ 液にて2時間後固定を行なった。ethanol 系列で脱水し、合成樹脂 (Epon 812) に包埋、LKB-Ultratome にて薄切、Pb 法³⁹⁾ および Pb 法と uranyl-acetate 法の二重電子染色を行ない、HU 11-P 型、HU 11-DS 型および JEM-7 型電顕を使用、直接倍率 2,200~52,000 で撮影し、さらに引伸し拡大陽画を作製した。微細構造の数値測定は、陰画原板を使用し、拡大投影器 (拡大率20倍) によった。

実験所見

I. 可視光顕微鏡所見

脊髄灰白柱諸核の細胞配列の光顕観察は、Rexed の方法⁹⁾に従い、厚さ 100 μ および 15 μ の切片に Nissl 染色を施した標本によった (写真1, 2, 3)。マウスの Clarke 氏核は、中心管の後外側に、大小

Electron Microscopy of the Clarke's Nucleus and its Synapses in the Mouse Spinal Cord, with Special Reference to the Comparison with the Nerve Cells and the Nerve Endings in the Substantia Gelatinosa Rolandi and the Ventral Horn. Kazuyoshi Ito, Department of Anatomy (Director: Prof. R. Honjin), Department of Neuropsychiatry (Director: Prof. R. Otsuka), School of Medicine, Kanazawa University.

区々の細胞群として認められる。神経細胞は、最も多い大型細胞（径 $30\sim45\mu$ ）と、これに混じて存在する中・小型細胞（径 $15\sim30\mu$ ）とからなり、これらのほか染色性の弱い径約 10μ の円形の小型の細胞が散見される。大型細胞は、円形または楕円形の核を有し、核は胞体の一側に偏して位置することが多い。胞体の核の周辺部は、辺縁部に比し、淡く染まっていることが多い。中・小型細胞では、Nissl 物質が胞体内にはほぼ均等に分散している。淡染する小型細胞は、円形の核を有し、Nissl 物質に乏しく、神経膠細胞と推定される。神経細胞は群をなして集まり、群は上下にならび、群間には、神経細胞に乏しい部分がある。電顕用に固定包埋した材料の約 1μ の厚さの切片を toluidine blue で染めた標本の光顕像（写真4）では、Clarke 氏核の大型細胞には、色素に濃染する不規則な形の小区々の顆粒が胞体内に点在している。中・小型細胞は、細胞質の染色性がやや弱く、顆粒の大きさや分布密度は、大型細胞に比し小である。神経膠細胞の染色性は、濃淡区々である。

写真銀法標本では、Clarke 氏核内の神経細胞の核内には、殆んど還元銀の沈着を見ないが、細胞体に銀の沈着が観察され、還元銀の沈着量は、大型細胞に多い（写真6）。Clarke 氏核内には、核外に由来する黒色に染ったきわめて多数の軸索が観察され、これらは、核局所の神経細胞体およびその樹状突起の周囲に小肥大をもって神経終末を形成している（写真5, 6）。本法ならびに電顕用標本による所見から、Clarke 氏核における軸索および神経終末を分類すると、次のようになる（写真4～6）。1) Clarke 氏核の神経細胞から発し、同核内を走り、同核内に局限して存在する軸索群。これらは、小型の神経終末として、おもに同核内の神経細胞体上に終っている。2) 核外より由来する軸索群。これらはさらに次の3群に分類される。i) 後索から Clarke 氏核方向に束をなして走り、同核上部から、または同核をうかいて、外側部または下部から核内に進入する軸索群。これらは、やや大型の終末として同核の神経細胞体上に終る。この種終末は、神経細胞体の一極の外面に位置することが多い。ii) 後柱部方向から個々に分離して核内に到達する軸索群。iii) 側索から束を形成あるいは個別に核内に至る軸索群。iv) 脊髄灰白質のその他の部位から核内に至る軸索群。ii, iii, iv の軸索の終末の位置には、特色を見出し難い。

II. 電子顕微鏡所見

1. Clarke 氏核

Clarke 氏核に相当する部位は、電顕下に大～中・

小型神経細胞とその突起、有髄・無髄線維とその終末、神経膠細胞とその突起、および毛細血管から形成されている。電顕の拡大率と視野の関係で、同一視野に全体を俯瞰することは不可能なので、多数視野のつなぎ合わせ写真を作って検した。

2. 神経細胞の細胞体

神経細胞は一般に、円形ないし楕円形の核を有し、その外面は比較的平滑であるが、中・小型神経細胞の一部のものでは深い湾入や突出を有するものがある。核内には、径 $100\sim500\text{\AA}$ のクロマチン顆粒が網状に散布され、一部のものは内側核膜近くに集合する傾向がある（写真9）。核小体の構成を詳しく観察すると、1) 電子密度大な顆粒が密に集合している部分、2) 無定形な物質が付着した径 $300\sim500\text{\AA}$ の顆粒がやや密に集合している部分、3) これらの顆粒集合部の間に存在する小さな明るい部分、4) 電子密度小な胞状の部分、5) 密度大な顆粒に近接する部分、の5つの部分から構成されている⁴⁰⁾。しかしこれらのうち4が観察されることは稀である（写真9）。核膜は、内側核膜と外側核膜からなり、内側核膜は平滑であるが、外側核膜は凹凸に富み、細胞質内に指状に延び、粗面小胞体に連続している場合も観察される（写真9）。外側核膜の細胞質側には、RNP 顆粒が観察される。核膜のところどころで核膜孔が観察される。核膜が切線方向に薄切された場合には、核膜孔は、 0.2μ 前後の円形を呈し、その中心部に径約 100\AA の電子密度大な物質が存在している。

Clarke 氏核神経細胞の細胞質内の微構造は、哺乳動物の神経細胞一般に見られるところに原則的に一致する。しかし二三の特徴を記すと、1) 粗面小胞体は、薄膜の小胞体とその外面および間に存する RNP 顆粒からなる。RNP 顆粒には、ロゼット状、うずまき状の配列を示すものがある。大型神経細胞には、粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒が多く含まれるが、細胞間に量的な差異はみられない。2) mitochondria（以下「mito.」と略記）は、内外二重の薄膜を有し、内部に cristae mitochondriales を含む。matrix 中に径 $80\sim150\text{\AA}$ の電子密度大な顆粒が数個観察されることがある。3) Golgi 装置は Golgi vacuoles, Golgi vesicles, および Golgi membranes の3基本構造から構成されている。Golgi 装置近辺には、後述する coated vesicles, 顆粒性小胞および中心小体などがしばしば認められる（写真11, 12, 13, 14）。中・小型細胞では、Golgi 装置の発達は良くない。4) 神経細線維（neurofilaments 以下「n.f.」と略記）は径 $80\sim100\text{\AA}$ の細線維で、他の細胞内小器官

の間を走る。n.f. は、大型神経細胞内に多く、ときには束状に集合し、神経細胞の突起内では、とくにこの傾向が強い。5) 細管構造 (neurotubules 以下「n.t.」と略記) は、径 200~300Å の薄膜細管で、大型神経細胞に多く、突起の近くに集合する傾向がある。6) 種々な断面を示す電子密度大な小体があるが、一層の限界膜を有し、これらは次の4種類に大別される。i) 径約 60Å の電子密度大な小顆粒、不規則な形の顆粒片、径約 130Å の小管状構造および電子密度大な層に取り囲まれた空胞状構造の4つの構成成分からなる小体。ii) 前記の構成成分中の不規則な形の顆粒を欠き、残る3構成成分からなる小体。iii) 大きな集塊をなし、内部に層構造を有する小体。iv) 一層の限界膜を有し、内部にこれと約 50Å の電子密度小な薄層を介して、微細な小顆粒とこれより電子密度大な不規則な形の顆粒を含む小体。これらのうち、i は広沢⁴¹⁾のいう neuromelanin 顆粒、ii は lipofuscin 顆粒 (写真12) に相当するが、これら両者の区分は、必ずしも容易ではない。iii は lamellar body⁴²⁾、iv は lysosome である。7) 多胞小体 (multivesicular bodies 以下「m. v. b.」と略記) は、円形ないし楕円形を呈し、限界膜の内部に多数の小空胞を含み、Golgi 装置の近くに存在することが多い⁴³⁾。8) 粗面小胞体内に径約 1,000Å の電子密度大な顆粒が観察される⁴²⁾ (写真10)。その数は少なく、存在する場合でも、1個の小胞体中に1~2個観察される。この顆粒は一般に内部無構造であるが、ときには層構造を示すものがある。9) coated vesicles^{31)34)42)44)~47)} は断面円形を示し、その限界膜の外面に棘様構造が放射状にならんでいる (写真10)。この構造は Golgi 装置の近くで観察される場合が多いが、細胞体や細胞膜の直下にも出現する。10) 顆粒性小胞 (granular vesicles or cored vesicles) は、径 600~1,000Å の球体で、内部に径 600~800Å の電子密度大な顆粒を含む (写真12)。神経細胞体中の顆粒性小胞は構造的には、神経終末内のそれによく似ているが、神経細胞体内のそれには大きさのばらつきが目立つ。11) subsurface cisterns⁴⁸⁾ が、大型神経細胞膜直下にごく稀に観察され、胞体上に終る終末と密接な関係にあると思われるが、その出現頻度は、前角大型神経細胞に比しはるかに少ない。Rolando 膠様質の神経細胞には観察されなかった。12) 胞体限界膜直下に径約 200Å の棒状構造物が存することがある。これは電子密度の高い物質から成り、神経細胞限界膜に沿って存するが、神経終末との関連はとくに見られなかった。13) 中心小体 (centriole) が今回の著者の検索で、

Clarke 氏核内の大型および中・小型神経細胞に見出された (写真13, 14)。また Massaza の Nc. cornu-commis. post. の神経細胞内に中心小体、Rolando 膠様質の神経細胞に中心小体 (写真31) と繊毛 (写真32, 33) が観察された。しかし前角運動神経細胞内には、中心小体を見出し得なかった。中心小体は径約 0.17 μ 、長さ約 0.35 μ の円筒形をなし、その形は、9群の小管からなり、1群の微細小管は、2~3本の小管 (径約 250Å) からなる。

3. 神経細胞の突起

神経細胞の突起 (写真9) の外面は、細胞限界膜の連続で、所々で外来の神経終末とシナプスを形成し、その部では、限界膜に肥厚を見ることが多い。突起の外面は一般に平滑であるが、稀に局所的に大きなふくらみを示すこともある。また突起の一部から、小枝 (写真26) および棘状の小突起 (写真25) が出て、外来神経終末とシナプスを形成している。Hamlyn⁴⁹⁾ は、ウサギのアンモン角錐体細胞の樹状突起に同様な構造物の存在を認め、樹状突起上の両者の配列が部位的に明確に区分出来ると述べ、その上に終る神経終末との相関関係を論じている。Clarke 氏核の細胞の樹状突起には、このような規則性は観察されない。

突起内には、粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒、Golgi 装置、mito., n.f., n.t., m.v.b., 色素顆粒、lysosome および大小区々の vesicles が観察される。ごく稀に coated vesicles や顆粒性小胞の見られることもある。局所神経細胞の軸索と断定し得る突起は見出し得なかった。

4. 有髄線維

Clarke 氏核内には、直径 0.4~4 μ の有髄線維が数本の束あるいは個々分離して存在する。有髄線維には、Ranvier 絞輪が観察されるが、Schmidt-Lanterman 氏切痕に相当する構造は見られなかった。有髄線維は、軸索、渦巻状の薄膜の集積からなる髄鞘およびその外端に連続する稀突起膠細胞 (以下「oligo.」と略記) の突起から形成されている。この場合 oligo. の細胞質は inner myelin loop, outer myelin loop⁵⁰⁾⁵¹⁾ として、髄鞘外面の一部および髄鞘と軸索の間の一部にのみ存在する。軸索は、外周を 80~90Å の軸索膜により囲まれ、内部に n.f., n.t. (径 200~300Å) および mito. が存在する。そのほか軸索内には、大小区々の空胞や m.v.b. および電子密度大な小顆粒も散見される。稀に Ranvier 絞輪部において、髄鞘が欠除している部分の軸索の一部が膨出し、その内部に径 400~600Å の小空胞が密集し、軸索膜の一部が肥厚してシナプスを形成している像が見られる⁴⁶⁾⁵²⁾。

その部には、100~150Å の電子密度大な顆粒が存在することもある。軸索内の空胞は、terminal myelin 部から終末部にかけて n.f. の間に点在し、軸索の末梢部であるシナプス形成部には、シナプス小胞が認められる。terminal myelin 部から神経終末に至る迄の距離は様々で、長いものでは 7μ 以上のものを見た。髄鞘 (写真15) は、軸索を螺旋状にとりまく明暗交互にならぶ薄層の板層構造で、その内・外側端は inner myelin loop と outer myelin loop に連続している。glutaraldehyde と OsO₄ の二重固定による Epon 包埋の試料では、髄鞘単位の周期は 130~160Å を示した。髄鞘板層中の電子密度大な周期線 (periode line) とその間に存在する明層のほぼ中央に存在する周期間線 (interperiode line) を詳細に強拡大で検すると、周期間線の一部がさらに電子密度小な層を介して二重に分離している像に接した (写真15矢印)。

5. 無髄線維

無髄線維 (写真16) は、径 0.2~0.8μ を示し、外面には軸索膜があり、内部には n.f., n.t., mito. が観察されるほか、大小区々の空胞が点在または集合している。

6. 神経膠細胞

光顕で観察される 3 種の神経膠細胞、すなわち星状膠細胞 (以下「astro.」と略記)、稀突起膠細胞および小膠細胞 (以下「micro.」と略記) と電顕で観察される膠細胞との同定に関して近年白熱した論争がなされた。Farquhar ら⁵³⁾、Schultz ら⁵⁴⁾、魚津⁵⁵⁾、本陣⁵⁶⁾ らと Luse⁵⁷⁾⁻⁵⁹⁾ および Dempsey ら⁶⁰⁾ の間に astro. と oligo. の同定に関して全く逆の結論が示されている。その後の文献を通覧すると³¹⁾⁶¹⁾⁻⁶⁸⁾ 前者らの意見が優勢であるが、今回の著者の所見によると、astro. と脈管周囲終足 (vascular endfeet), oligo. と髄鞘形成との相関などの知見から Farquhar, 本陣らの意見が正当と思われる。

astro. (写真9) は大型で、核のクロマチン顆粒は不規則な集塊を形成し、核膜のところどころに核孔構造が観察される。細胞質内には、細胞内小器官が少ないため、細胞質全体は明調を呈する。しかし胞体や突起内に多量の神経膠細胞線維が存在する場合には、全体として電子密度が大である。細胞質内には、粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒、Golgi 装置、mito., m.v.b., 神経膠細胞線維、dense body および電子密度大な小顆粒などが存在する⁶⁷⁾⁶⁸⁾。ときとして astro. の突起内に長さ 7μ に達する巨大な mito. が観察された。astro. の突起内に mito と極めて類似した形態を示

しながら、定型的な cristae mitochondriales が見られず、mito. の長軸に平行に配列された膜状構造が観察された。電子密度大な小顆粒 (径 200~400Å) はグリコーゲン顆粒で⁶⁹⁾⁷⁰⁾、個々の細胞によって著しい量差を示す。一般に astro. 内の粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒および Golgi 装置などの小器官の量と、グリコーゲン顆粒と細胞線維の量との間には相反する量的相関が認められた。astro. の突起の微細構造は、核周囲の細胞質のそれに類似する。astro. の突起は、毛細血管へ延びて終足を形成し、そのほぼ全周を取り囲んでいる。astro. の突起間には、ときとして境界膜間に tight junction が観察される。

oligo. の核は、断面では円形あるいは不規則な楕円形をなし、クロマチン顆粒の分布は、astro. よりやや大でところどころで小集塊を形成している。核膜のところどころで核孔構造を見る。核孔構造は、astro. のそれに比し数が多く、核膜腔も拡大している。細胞質は少ないのが普通で、核の近傍に薄い層として存在している。細胞質内の小器官の発達是比较的良好で、粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒の量は astro. に比し多い。その他 Golgi 装置、m.v.b., dense body, 直径 180~230Å の管状構造物および径 100Å 前後の細胞線維が少量観察される。

今回の著者の検索結果では、電顕所見のみから micro. と断定し得る細胞には接し得なかった。

7. 毛細血管

Clarke 氏核内の毛細血管の微細構造は、先人達の報告とほぼ一致している (写真17, 18)³¹⁾⁵⁵⁾⁵⁶⁾⁷¹⁾⁻⁷⁸⁾。毛細血管は、内皮細胞、周皮細胞および基底膜から構成されている。

内皮細胞相互の接触する部の細胞膜は、一部電子密度が大となり、閉鎖堤 (terminal bar) の構造を呈している⁷⁹⁾。毛細血管内腔には、ミクロビリ (microvilli) 様の小突起を出している (写真18)。細胞質内には、少数の mito., 粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒、Golgi 装置、m.v.b., および小型の vesicles などが存在する。一部の vesicles は、内皮細胞の基底部の細胞膜に接着し、内腔が外面に開いて蛸壺状をなしている場合がある。これはいわゆるピノサイトーシス小胞 (pinocytotic vesicles) に相当すると思われる。核膜には核膜孔があり、その内部に電子密度大な diaphragm が認められる。

周皮細胞は、内皮細胞の外側に基底膜を介して存在する。稀には、内皮細胞と周皮細胞の間の距離が 100~150Å で、基底膜の存在が不明瞭な部分も存在する。周皮細胞外側もまた基底膜に取り囲まれている。周皮

細胞の微細構造的特徴は、細胞質内に存する束状に集簇した幅約 60~80Å の細線維の存在である(写真18)。細胞質内には、粗面小胞体、遊離 RNP 顆粒などが観察される。

基底膜は、ほぼ均質の薄層で(写真17, 18)、一般に 200~1,000Å、ときとして 2,000Å の厚さを有する部位も存在する。基底膜は、しばしば 2~3 層にわかれている。基底膜は、内皮細胞の外表面と周皮細胞の全面に存在するが、内皮細胞間の閉鎖堤には進入しない。稀には基底膜が数層に分岐して、突起状に毛細血管の周囲組織に延びていることがある(写真17)。

毛細血管の周囲は、astro. の突起が大部分をおおひ、極めてわずかな一部を oligo. とその突起によりおおわれている。今回の検索において、わずかに数例であるが、細胞内小器官の分布や核の構造から一見して神経細胞と断定出来る細胞体の一部あるいはその突起が、神経膠細胞の要素を介在せず、直接毛細血管壁に接する像を観察した(写真18)。これは Maynard ら⁷¹⁾ の知見に一致するものである。

8. Clarke 氏核内の神経終末

Clarke 氏核内の神経終末の微細構造を薄切片所見により精査分類した。同時に Rolando 膠様質と前角運動神経核内の終末についても同様の分類を試み、比較対比した。観察にあたって、その部の出来る限り広範囲の連続写真を作製し検索した。その結果は一括して、表に記載した。

Clarke 氏核の神経終末をその存在部位と大きさにより、次の3種に分類した。1) 大型神経細胞体上に終る終末。2) 中・小型神経細胞体上に終る終末。3) 同核内に存在する樹状突起上に終る終末。これらはさらに大型(径 3μ 以上)と小型(径 3μ 以下)に分ける。

1) 大型神経細胞体上に終る終末

連続電顕写真により、大型神経細胞体上に終る終末85個につき精査した。薄切片で1個の大型神経細胞体のまわりに観察される終末の数は、平均26個であった。85個の終末のうち大型終末は19個(22%)で、小型終末は66個(78%)であった。大型終末の半数は細胞体上に終り、残る半数は樹状突起起始部近くに存在し(写真9, 19)、いずれも axo-somatic synapse と呼ぶべき位置を占めている。神経終末(シナプス前部)は、軸索の延長である厚さ約 80Å の限界膜に包まれ、その一部は、局所神経細胞の細胞体側(シナプス後部)の限界膜と約 200Å の距離をおいて接している。シナプス前部とシナプス後部が相対する部の限界膜を、それぞれシナプス前膜(presynaptic membrane)お

よびシナプス後膜(postsynaptic membrane)と呼ぶが、これらはほとんどころで電子密度が大となり肥厚を示し、電子密度大な無定形の物質が付着している。シナプス前部の内部には、シナプス小胞が多数存在する。シナプス小胞は、厚さ約 80Å の限界膜を有するが、一般に内部が電子密度小で顆粒を含まない無顆粒性小胞(agranular synaptic vesicles)と密度大な小顆粒を含む顆粒性小胞(granular or cored vesicles)(写真20)とを区分できる。前者はさらに、断面の形が円形であるか楕円形であるかにより、それぞれ無顆粒性S型小胞(agranular spheroid synaptic vesicles)(写真19, 20)と無顆粒性F型小胞(agranular flattened synaptic vesicles)(写真21)に分ける。個々の終末は、上記3種のシナプス小胞すべてを含むものではなく、85個のうち46個(54%)は無顆粒性S型小胞を、39個(46%)は無顆粒性F型小胞を含んでいた。また無顆粒性S型小胞を含む46個のうち6個はS型小胞に加えるに顆粒性小胞を含み、無顆粒性F型小胞を含む39個のうち1個はF型小胞に加えるに顆粒性小胞を含んでいた。S型小胞(径約 500Å)もF型小胞(径 600×300~400Å)もいずれもシナプス前膜の部にむかって集簇している。顆粒性小胞(径 600~1,000Å)はシナプス前膜よりやや遠く位置する。そのほかシナプス前部には mito. が存在し、mito. の matrix 内には、100Å 前後の電子密度大な小顆粒が散見される。小型終末では、mito. の数が少ないか全く見られない。また大型終末19個中2個には m.v.b. が、半数例には少量の n.f. が、シナプス小胞の間あるいはシナプス形成部と反対側に不規則な走行を示しながら存在した。また1例には、電子密度大な lamellar な構造物が観察された。2例では終末の一部が胞体内への陥入を示し(写真19)、別の1例では、胞体から内部が無構造の小突起が終末内に入り込んでいた。また terminal myelin 部から脱するやいなや軸索が膨隆し、シナプス形成を行なう1例も見られた。2例では、終末が細胞体とシナプス形成を行なうと同時に別の樹状突起ともシナプス形成をしていた。また数例において、外見上極めて mito. に類似しながら、二重膜構造を示さず、cristae 形成も不明瞭な mito. よりやや小型で、電子密度の大きな構造物が1~3個観察された。この構造物は、Webster⁸⁰⁾ がモルモット坐骨神経の変性の過程で、軸索内に見た構造に類似している。大型シナプスでは膜の肥厚が軽微で、胞体からの spine 様構造とシナプス形成を行なう終末でも膜の肥厚は著しくなかった。なお小型終末も、樹状突起起始部近くに位置するものが多かった。

Uchizono⁸¹⁾ は終末内のシナプス小胞の形態の差によって、終末をE型(S型)とI型(F型)に分類しているが、今回の著者の観察では、両型の出現率を数量的に比較してみると、固定液の濃度、固定液そのものの状態などからかなりの変異が出現する可能性のあることを確認した。またS型とF型に2分することが困難な終末もあり、この場合はF型小胞を小数でも含むものをF型として取り扱った。大型終末はいずれも、S型に属した。

2) 中・小型神経細胞体上に終る神経終末

中・小型神経細胞40個の神経細胞体上に終る終末192個を分類した。薄切片における1個の神経細胞周囲に見られる終末数は平均5個であった。大型神経終末は4個にすぎず、大部分が小型に属する。これらの終末の大部分は、Grayの分類⁸²⁾による2型に属し、シナプス小胞の形態の差によりこれを分類すると、S型は192個中107個(107/192, 56%)でF型は85/192(44%)であった。そのほか径600~1,000Åを有する顆粒性小胞を含む終末が17/192(8%)に観察された。顆粒性小胞を有する終末においても顆粒性小胞のみが終末内に存在することはなく、同時に14例で無顆粒性のS型小胞、3例に無顆粒性のF型小胞を含有していた。この種のシナプスにおけるシナプス前膜とシナプス後膜の構造は区々で、胞体側からspine様小突起が出てシナプス形成を行なうもの、終末の全体あるいはその一部が胞体内に陥入しているものなどが15例存した。

3) Clarke氏核内の樹状突起上に終る神経終末

この種終末は、axo-dendritic synapseである。観察した500個のシナプスのうちで写真上で、serial axo-axonic synapseと思われるものが3個観察された。大型の終末は13/500(3%)で、主に大型神経細胞に由来する樹状突起の細胞体に近い部位に観察された。大型終末で、樹状突起に沿って6μの長きにわたるシナプス形成をしている像がみられた。また数本の樹状突起と同時にシナプス形成を行なっている終末も存在した。シナプス小胞の種類では、S型330/500(66%) (写真22)、F型170/500(34%) (写真23) また85/500(17%)が顆粒性小胞(写真24)を含みそのうち73/85(81%)がS型に属し、12/85(19%)がF型に属した。終末内の無顆粒性シナプス小胞の配列と分布密度は区々で、終末内のシナプス形成部からやや離れた部位に密集していわゆるhoneycomb structureに類似した配列をなす終末も稀に存在する。

Clarke氏核内のいずれの部位の終末内にも全体の

10%前後に少量のn.f.がシナプス形成部とは反対側に観察される。その出現頻度を今回検索した他の二領域の神経終末のそれと比較してみると、前角運動核部の終末はClarke氏核とはほぼ同率であるが、Rolando膠様質では1%前後に観察されるに過ぎない。一般に膠様質の終末内にはシナプス小胞が密集し、その分布密度は他の二領域の終末に比し高い。終末内のn.f.は、大型神経終末に多く観察され、シナプス小胞の分布密度とは相反する関係にあることが推測される。Clarke氏核内の神経終末の約1%に無顆粒性シナプス小胞に混ってcoated vesiclesが観察されるが、その出現頻度は前核運動核部の終末ではさらに高く、膠様質ではほとんど観察されない。

Clarke氏核の大型神経細胞体上および樹状突起上に終る終末の模式図を図に示した。

なおRolando膠様質内の神経終末についてaxo-somaticなもの(写真27)66個、axo-dendriticなもの(写真28, 29)500個、また前角運動神経核部における終末をaxo-somaticなもの(写真34, 35, 36)250個、axo-dendriticなもの(写真37, 38)500個について検し、Clarke氏核の所見と対比したが、その特徴は表の通りである。

考 察

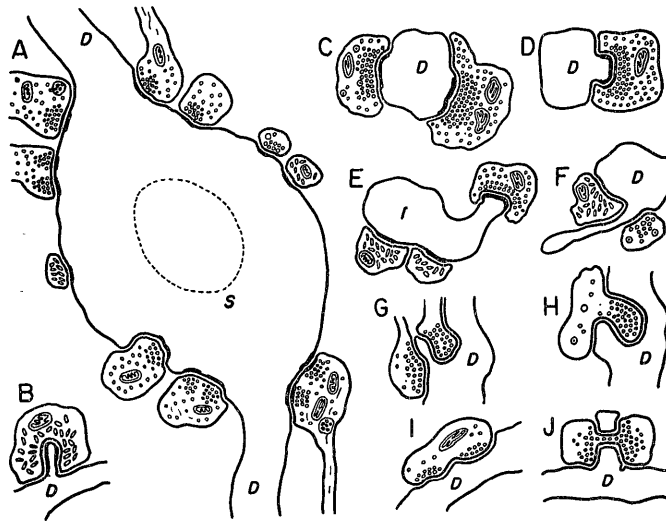
1. 神経細胞

脊髓灰白質の神経細胞に関する電顕的報告の主なものを拾うと、ヤツメウナギ⁸³⁾、硬骨魚類⁸⁴⁾⁸⁵⁾、蛙⁸⁶⁾、各種哺乳類³¹⁾⁴⁴⁾⁶²⁾⁸⁵⁾⁻⁹³⁾など多数の報告がある。今回著者の得た知見を上記の報告と比較検討し、著者の得た特異所見に関して考察を加えたい。

1) 粗面小胞体内小顆粒

粗面小胞体の内腔に小顆粒(写真10)が見られることは、中村⁴²⁾がすでにマウス半月神経節において、現在教室の同僚山田⁹⁴⁾が骨盤神経節の神経細胞にこれを見だし、Merker⁹³⁾は乏血状態の家兎の脊髓前角運動神経細胞内にSubstanzverdichtungとして報告記載している。著者の検したところでは、この顆粒は、Clarke氏核の神経細胞のみならず、前角大型神経細胞にも観察された。この顆粒を含む粗面小胞体は、いずれも拡大し、薄切片で小胞体1個中に1~2個の顆粒が存在している。しかし全く観察されない場合も多い、これらの顆粒は、モルモットおよび犬⁹⁵⁾、ウサギ⁹⁶⁾の脾臓の腺細胞の粗面小胞体に存在する分泌顆粒と類似しているが、著者の観察した顆粒はそれより小さく、微細構造的にも中心部に電子密度小な円形の部分が存在したり、層構造を示すなどの相異が見

図 Clarke 氏核の局所シナプスの模式図



A Clarke 氏核大型神経細胞上の axo-somatic synapse. 大型の神経終末が主として樹状突起起始部近くの神経細胞体 (S) 上にシナプスを形成し、内部には S 型シナプス小胞を含む。胞体内に一部陥入をなす大型終末も存在する。F 型シナプス小胞を含む終末も多数存在する。シナプス前・後膜の肥厚は顕著でないことが多い。

B~J. Clarke 氏核の樹状突起 (D) 上の axo-dendritic synapse. この種のシナプスは、シナプス前・後膜の肥厚が顕著なものも多く (C~E), dendrite spine 上にシナプスを形成する終末 (B,D,J) や樹状突起から発する小枝とシナプス形成をなす終末 (F) や終末の一部が樹状突起の起始部に陥入してシナプス形成をなす終末 (G,H) などが存在する。

付表 マウス脊髄クラーク氏核、ローランド膠様質、前角運動核のシナプスの分類

		検索数	大きさによる分類	S 型と F 型による分類	顆粒性小胞を含む終末
ク ラ ー ク 氏 核 内 の 神 経	大型神経細胞体上の神経終末	85個	大型 19個 小型 66個	S 型 46個 F 型 39個	7個 { S 型 6個 F 型 1個
	中・小型神経細胞体上の神経終末	192個	大型 4個 小型 188個	S 型 107個 F 型 85個	17個 { S 型 14個 F 型 3個
	同核樹状突起上の神経終末	500個	大型 7個 小型 493個	S 型 330個 F 型 170個	85個 { S 型 73個 F 型 12個
ロ ー ラ ン ド 膠 様 質	神経細胞体上の神経終末	66個	大型 0 小型 66個	S 型 51個 F 型 15個	21個 { S 型 20個 F 型 1個
	同部樹状突起上の神経終末	500個	大型 7個 小型 493個	S 型 426個 F 型 74個	127個 { S 型 120個 F 型 7個
前 内 核 の 運 動 神 経 終 末 核	運動神経細胞体上の神経終末	250個	大型 13個 小型 237個	S 型 131個 F 型 119個	31個 { S 型 27個 F 型 4個
	同核樹状突起上の神経終末	500個	大型 12個 小型 488個	S 型 311個 F 型 189個	72個 { S 型 63個 F 型 9個

られる。しかもその量は、腓の場合に比しはるかに少ない。存在の部位から推測するとこれらの小顆粒は、神経細胞の粗面小胞体の RNP 顆粒によって合成された神経蛋白が、小胞内に移送されたものであろう。

2) Coated vesicles

coated vesicles の神経細胞内分布は、前角大型神経細胞内に最も多く、Clarke 氏核大型神経細胞、中・小型神経細胞、Rolando 膠様質神経細胞の順に出現頻度が小さくなっている。薄切片において coated vesicles は Golgi 装置に近接して認められることが多いが(写真11)、少数は、胞体のあらゆる部分に観察される。coated vesicles は、Bunge⁴⁴⁾ がラットの培養脊髄神経細胞内にその存在を確認し、Gray³⁴⁾ が神経終末内に存在する complex vesicles として報告し、Bodian⁴⁶⁾ が coated or spiny vesicles として、神経終末内およびシナプス後膜下にその存在を報告している構造に一致している。今回の著者の検索においては、神経終末内にも類似の構造が見られたが、神経細胞体内のそれには、大小かなりの変異があった。

3) 顆粒性小胞

神経細胞内に顆粒性小胞が存在することを指摘した報告は極めて少なく、わずかにラット視床下部や最後野の神経細胞内に少量と⁷⁷⁾、培養脊髄細胞内⁴⁴⁾ にその存在が指摘されたにとどまる。今回著者が神経細胞体に認めた顆粒性小胞は、神経終末部に存在するものと、構造的には全く区別し難い。薄切片において膠様質の神経細胞の半数に2~3個、Clarke 氏核の大型神経細胞内に1~2個、同核の中・小型神経細胞内に稀に1~5個の顆粒性小胞を見た。現在この種の顆粒性小胞の生理学的意義は明かではない。しかし膠様質の神経細胞が、他の部に比して高頻度に顆粒性小胞が出現する(写真27)ことは、注目すべきであろう。前角運動神経細胞内には稀で、前記した coated vesicles の出現頻度とは逆の関係にあると思われた。

4) 中心小体と纖毛

中枢神経系の神経膠細胞に中心小体が存在することは、光顕的には Rio-Hortega 以来多くの報告がある。電顕的には Bunge⁹⁸⁾ が猫の脊髄で先ず報告し、本陣ら⁹⁹⁾ が成熟蛙の視神経内の正常および反応性星状膠細胞において詳細な構造知見を提供している。一方神経細胞内の中心小体および纖毛の存否については、Lenhossek 以来多数の研究があり、一般には成熟動物については否定的所見が多かった。電顕検索の進展と共に再びこれが問題とされ、Bunge⁴⁴⁾ はラットの培養脊髄神経細胞内に、Palay¹⁰⁰⁾¹⁰¹⁾ は金魚の

preoptic nucleus に纖毛を見だし、Pappas は猫の大脳皮質神経細胞内に、Afzelius はエイの尾部神経分泌組織に纖毛の存在を報告している(Dahl¹⁰²⁾ 参照)。中心小体については、Murakami¹⁰³⁾ がマウス神経分泌細胞内にその存在を報告している。Gray³¹⁾ は、小脳の顆粒細胞に稀に中心小体が存在するが、脊髄の神経細胞内には存在しないであろうとの推測を下している。しかし今回の著者の検索によって、成熟マウスの脊髄灰白質の種々の領域の神経細胞内に、かなりの頻度で中心小体ならびに纖毛が存在することが確認された(写真13, 14, 31, 32, 33)。中心小体は細胞の動的中心と見なされ、細胞分裂時の両極をなし、また纖毛・鞭毛の基体をなすことは良く知られたところである。しかも一般に哺乳動物では、生後早期に神経細胞は、その分裂を中止する。著者が得た成熟動物神経細胞における中心小体および纖毛存在の知見が、何を意味するかはにわかに断言し得ないが、成体の神経細胞中に中心小体が存在することがさほど稀ではないことを確認したものとさえよう。

2. 毛細血管とその周囲組織

脊髄毛細血管とその周囲の知見は、原則として、本陣⁷²⁾、丸山⁷⁷⁾ の知見に一致する。しかし今回の検索において、著者は重要な二三の知見を得た。その第1は、数層に分岐した基底膜が長い突起状に周囲の組織内に延びている像に接したこと(写真17)、第2は、稀ではあるが神経細胞体あるいはその突起が、直接毛細血管の基底膜に接する像を得たこと(写真18)、第3は、毛細血管や小動静脈において、内皮細胞の基底膜が2層に離開し、内皮細胞側と周皮細胞側にわかれ、その中間にコラーゲン線維が観察されたこと、第4は、周皮細胞同志が100~200Åの間隔で隣接し、その間の基底膜の存在が見られない場合があること、などである。

中枢神経系の毛細血管とその周囲組織の微細構造については、いわゆる血液脳関門の機能と構造に関連して多くの報告がある(本陣⁷²⁾ 丸山⁷⁷⁾ 参照)。Maynard⁷¹⁾ は、ラット大脳皮質の毛細血管の85%が、astro. の胞体とその突起により取り囲まれるとしながらも、神経細胞体およびその突起が直接毛細血管壁に接する可能性のあることを述べているが、明確な根拠のある知見ではない。Gray³¹⁾、Farquhar⁵³⁾、Schultz⁵⁴⁾、Wyckoff¹⁰⁴⁾ は、神経細胞あるいはその突起が直接毛細血管壁に接することはないと述べ、Muganini⁶¹⁾、Wolf⁷⁵⁾ は、毛細血管壁の周囲全体が astro. の胞体およびその突起により囲まれていると述べている。今回著者の得た神経細

胞あるいはその突起が直接毛細血管に接する知見は、血液脳関門に重要な役割を演ずる astro. の介在なく、ノイロンが毛細血管基底膜に接する場合のあることを指摘したもので、その出現頻度は小であるが、重要な知見である。

3. Clarke 氏核の神経終末

Clarke²⁾ は、Clarke 氏核と後根由来の線維との間に密接な関係があると報告し、Cajal⁴⁾ は、Clarke 氏核由来の樹状突起は同核内にとどまり、他の部位からの樹状突起の進入が殆んど見られぬと報告した。光顕による Clarke 氏核の神経終末の研究は、近年 Szentágothai^{ら 25)}, Szentágothai²⁶⁾, Boehme²⁷⁾, Smith^{ら 28)} の正常材料あるいは変性実験による検索によりかなり詳しい知見がもたらされた。しかし終末部の微構造の詳細は明らかにされなかった。一方、生理学的知見として、Curtis^{ら 22)} は、猫の Clarke 氏核神経細胞に微小電極を挿入し、その電気活動が前角運動神経細胞のそれと共通点を有することを報告し、Lloyd^{ら 16)} は、猫の下肢の同一筋の求心性の I 線維を刺激すると、前角運動神経細胞と Clarke 氏核神経細胞とでは明らかにシナプス伝達の方法に差異があり、前者では加重 (summation) が必要であるのに反し、後者では加重を必要としないと報告している。この事実は、Clarke 氏核では、一本の求心性線維終末に接続する局所ノイロンすなわち第一次神経細胞と第二次神経細胞とが 1 : 1 の径路で結合することを推測させる。Clarke 氏核の神経終末の研究において Smith²⁸⁾ は、生後間もない猫の同核の発達について検し、同核神経細胞の樹状突起は、成長と共に次第に同核中心部方向に位置を変え、成熟時には、神経細胞体上および樹状突起上には 2 種類の神経終末が観察されると述べている。すなわち生後 12 日目の猫では、楕円形の大きさ $2.5 \times 4 \mu$ 前後の神経終末が主に神経細胞体と樹状突起起始部に観察され、さらに別な小型の円形の終末が胞体上のあらゆる部分に観察され、生後 2 週間では、樹状突起は上記 2 種類の終末により、ほぼ全面をおおわれ、3 週間を経ると胞体および樹状突起は完全に 2 種類の終末におおわれる。その際大型の楕円形の終末は、胞体および樹状突起起始部に存在するが、小型の終末は、胞体から樹状突起の末梢にいたるまでいずれの部分にも存在すると述べている。Szentágothai²⁵⁾⁻²⁸⁾ らの主張を要約すると、後根から Clarke 氏核に入ったやや大径の求心性線維は分岐して、神経細胞の 1 本の樹状突起の周囲を取り囲みながら、脊髓の縦方向に樹状突起に沿って走り、所々で肥厚を示しつつ樹状突起と何ヶ所にもわたりシナプス結合を行ない

ながら、樹状突起上とりわけその起始部近くに極めて大型の終末 (giant synapse) として終り、それらのいくつかは、胞体内に陥入を示している。また大型の終末に至る途中分岐した線維の終末が樹状突起上あるいは胞体上にシナプス形成を行なう場合も存在する。一方後角部の介在細胞からのいわゆる coiled fibers は、Clarke 氏核神経細胞の胞体上に小終末となって終わっている。これとは別に、後脊髓小脳路の線維群から枝分れした線維が側索を上行する過程で、再び Clarke 氏核神経細胞の胞体上に小終末を形成して終る。Szentágothai は、coiled fibers に由来する終末を intraspinal inhibition の機能を有すると考えている。Boehme²⁷⁾ によると Clarke 氏核の中・小型神経細胞の一部のものは、同核内に局所回路を形成するかあるいは他への遠心性の線維を出し、また同核の前内側と前外側部の中・小型細胞はその神経突起を同側側索に送ると共に、一部は前交連を経て対側に送るといふ。Boehme²⁷⁾ は出生直後から生後 10 日目までの猫の胸腰髄を検し、Clarke 氏核の一部の神経細胞は、その樹状突起の大部分を同核内に広げているが、その一部を前方の介在核に延ばしており、一方介在核の神経細胞の樹状突起が逆に Clarke 氏核内に延びているのを確認している。また介在核に達した Clarke 氏核後縁の神経細胞由来の樹状突起は、後根からの線維と連絡している。Clarke 氏核後縁の神経細胞は、同核内と後柱底の双方にその樹状突起を延ばし、後根からの線維は直接または dorsal marginal cell を介してその興奮を伝えるという。

神経系におけるシナプス部の電顕による検索は、まず Pease¹⁰⁵⁾ により報告され、以後各種動物での中枢・末梢神経系各部のシナプスの研究報告は枚挙にいとまがない、(De Robertis³²⁾, 本陣³³⁾, Gray³⁴⁾ らの綜説参照)。今回の著者の電顕検索においては、前記した光顕所見との対比上、神経終末の局所ノイロン上の位置によってこれを、1) 大型神経細胞体上に終るもの、2) 中・小型神経細胞体上に終るもの、3) Clarke 氏核内の樹状突起上に終るものの、3 種に大別し、さらにこれらを大型と小型あるいはシナプス小胞の微構造に従って区分し、比較検討した。さらに脊髓灰白質のうちで、今日までに比較的多くの電顕検索の報告の見られる Rolando 膠様質および前角運動核の終末を合わせて比較した。ここに注意すべきことは、Boehme²⁷⁾ も述べているように、Clarke 氏核内に存在する樹状突起の大部分は同核の大型神経細胞に由来しているが、その一部は中・小型神経細胞由来のものや同核外の神経細胞 (介在核など) の樹状突起

であるのでその意義を考察するにあたっては厳重な注意を要する。Gary⁸²⁾は、シナプスをその微構造から1型と2型に区別した。彼によると、1型シナプスは主として樹状突起上に観察され、シナプス前・後膜間の距離 (synaptic cleft) が2型に比し大で、膜間のややシナプス後膜側に近い部分にやや電子密度大な層が存し、シナプス前・後膜の接触面での膜の肥厚部が広汎かつ厚く、シナプス後膜に電子密度大な物質が多く付着している。2型シナプスは主として神経細胞体上に見られ、synaptic cleftの幅は狭く、膜の肥厚も軽度である。また同一シナプスに数個の synaptic site が観察される。

Eccles¹⁰⁶⁾は、Grayの両型シナプスの生理学的機能を存在部位から1型シナプスを促進性シナプス、2型を抑制性シナプスであろうと推測した。しかしながらGrayの分類は必ずしもすべての終末に適用できるわけではなく、さまざまな移行形が存在し、一般の承認を得るにはいたっていない。今もしGrayの分類に従ってClarke氏核部、Rolando膠様質および前角運動核部の樹状突起上に著者が見出したシナプスを拾うと、定型的なGrayの1型シナプスの出現率は、おのおの74/500 (15%)、85/500 (17%) および111/500 (22%) であった。

実際の算定では、個々のシナプスによっては1型シナプスの分類規準にあてはまらず、非定型的なシナプスや2型シナプスとの移行型が多数存在した。これらを見捨てる場合、上記Clarke氏核以下3領域の1型シナプスの出現率は20%前後の値を示し、各部位間に大きな差のないことが推定されよう。さらに著者がGray 1型としたシナプス中でS型シナプス小胞をもつものとF型シナプス小胞をもつものとの比を調べたところ、表に示すように77~97%がS型に属していた。Ralston⁸⁹⁾も猫の腰髄のRolando膠様質の電顕検索において著者と同様な所見を報告している。Uchizono⁸¹⁾は、猫の小脳皮質の樹状突起を取りまく終末にシナプス小胞の形の異なるS型およびF型の2種類の終末の存在を指摘した。彼のF型終末内にはS型のシナプス小胞も混在することがある。彼はS型終末を促進性シナプス (E型)、F型終末を抑制性シナプス (I型) であろうと考えた。その論拠とするところは、1) Ecclesらにより抑制性神経細胞であることが明らかにされた籠細胞 (basket cell) の軸索は、プルキニエ細胞の胞体を取り囲んでいるが、それらの終末を電顕で観察すると、ことごとくF型シナプス小胞を含有していること¹⁰⁷⁾、2) 小脳の顆粒細胞 (granule cell) は、生理学的に興奮性神経細胞とさ

れているが、そのT字型の軸索は、小脳皮質で並行線維 (parallel fiber) をつくり、プルキニエ細胞、ゴルジ細胞および籠細胞の樹状突起と crossing-over synapse をつくることが知られているが、そこに観察される終末の多くはS型シナプス小胞を含むこと、3) 抑制性シナプスのみの神経支配を受けている甲殻類の伸展受容器神経細胞 (stretch receptor neuron) の樹状突起に終る神経終末がF型シナプス小胞を含み、促進性の神経支配のみを受けていることが実験的に証明されている神経筋接合部の終末は、すべてS型シナプス小胞を含有すること¹⁰⁸⁾、などをあげている。Bodian⁸⁸⁾は、胎生期の猿の脊髄にF型のシナプス小胞を含む終末が存在しないことを指摘し、抑制機能のような高度の機構は、生後の神経組織の発達期に生ずると推測されることから、S型シナプス小胞を含む終末が促進性であるとしている。Larramendiら¹⁰⁹⁾は、マウス小脳を glutaraldehyde で灌流固定を行い、抑制性の作用を有するとされている籠細胞、ゴルジ細胞およびプルキニエ細胞の終末と、促進性の作用を有するとされている並行線維、登上線維および苔状線維の終末を電顕的に検索し、前3者がF型の終末を有するに対し、後3者にはS型に属する終末が観察されたと報告している。Larramendiはさらに、S型およびF型シナプス小胞の形態を経時的に追求し、日を経るに従ってS型小胞は大きさを減じ、次第に長形化して行くが、F型小胞は長形化の割合 (vesicle elongate index) がS型のそれに比しより大であると述べている。著者はむしろ彼の報告におけるシナプス小胞の長形化および大きさの変化の事実に注目したい。

しかしながらBodianらの上記の意見に反対する研究者も存在する。すなわちIraldi¹¹⁰⁾らは、ラットの視床下部前部 (anterior hypothalamus) に、Walberg¹¹¹⁾⁻¹¹³⁾は、猫の下オリブ (inferior olive) においてそれぞれ円形および楕円形のシナプス小胞を含む終末の存在を報告し、彼らは、このようなシナプス小胞の形態的差異が機能の差を示すとの、Bodian、Uchizonoらの結論に疑問ありとしている。Walbergは、その論拠として、楔状束核は、胸髄上部の領域のIA線維の促進性線維が終る部分であり、Uchizonoらの仮説に従えば、当然S型の終末であるべきだが、現実にはF型終末が存在するという事実を挙げている。PappasもS型終末とF型終末との形態的に異なる終末の存在は認めながら、魚の研究において同一終末内にS型ともF型とも同定し難いシナプス小胞の存在を見ている (内蘭¹¹⁴⁾ 参照)。Lundら¹¹⁵⁾は、ラッ

トの大脳皮質を formaldehyde で灌流固定すると定型的な F 型終末は高率に出現するが, OsO₄ 単独の浸潤固定では出現せず, glutaraldehyde の灌流固定ではその出現率は低いと報告し, 固定液による出現率の差を指摘している. 著者の検索では OsO₄ 単独の浸潤固定標本では, 終末内に不規則な楕円形あるいはやや長い円形のシナプス小胞がごく稀に観察されるが, 大部分の終末内には S 型のシナプス小胞のみが含まれ, glutaraldehyde と OsO₄ の二重固定標本に見られるような定型的な F 型シナプス小胞を多数含んでいる終末を見出すことが出来ず, したがって OsO₄ 単独固定標本によるとき, 終末を S 型と F 型に分類することが困難なように思われた. S 型終末と F 型終末がはたして Uchizono らが主張するように, 促進性シナプスと抑制性シナプスのような機能的な相異を示すものか, あるいは固定液や固定方法により出現する人工産物にすぎないかはなお問題があるとしても著者の glutaraldehyde と OsO₄ による浸潤固定標本では, S 型終末と F 型終末の存在が確認されたので, これをシナプスの分類規準の 1 つとして採用し, 数量的計測を行い, 他の分類規準との相関を検した. Lund ら¹¹⁵⁾ は, S 型 F 型終末の比は嗅脳の分子層では 10 : 1, 上丘の表層では 3 : 2 で部位的に出現頻度に差があることを報告している. Bodian⁴⁶⁾ は, 猿の前角運動核領域の終末について詳細な数量的分類を試みている. 彼は, 3 μ 以上の大型の終末と顆粒性小胞を含む終末は, S 型終末と F 型終末の分類対象から除外している. 顆粒性小胞を含む終末においても, その終末が顆粒性小胞のみによって占められることはきわめて稀で, S 型あるいは F 型のシナプス小胞を同時に含むため, 著者はこの形式の終末をも分類の対象に入れてある. 表に見られるように, マウス下部胸髄の灰白質各部において S 型と F 型終末の出現率には, 明らかな相異が存在する. Rolando 膠様質に S 型終末と顆粒性小胞を含む終末の出現率が高いことは, 後に若干の考察を試みるが, 前角運動核領域と Clarke 氏核領域では両種の終末の出現率はほぼ同じである. またいずれの部位でも S 型終末の出現率が神経細胞体上よりも樹状突起上において約 10% 高い. 顆粒性小胞を含む終末は, いずれの領域でも S 型小胞を同時に含む場合が多い. 薄切片にて mito. を含む神経終末を S 型と F 型に分類すると mito. を含まない終末をも合わせて算出した両種終末の出現率と数値上ほとんど一致することは興味深い. 後シナプス側に subsurface cisterns を有する終末 (写真 35) は前角運動神経細胞に多く出現するが, この種終末および subjunctional

bodies¹¹⁶⁾ (写真 36) を有する終末とともに S 型に属する 경우가多い. dendrite spine 上にシナプスを形成する終末は, Rolando 膠様質を除いて F 型に属する場合は圧倒的で Bodian の報告⁴⁶⁾ と一致している. 前述したように Gray の 1 型に属する終末は S 型である場合が圧倒的に多かった. 終末下の subsurface cisterns は, 今回の著者の検索においても前角運動神経細胞体内に多く観察されるが, Clarke 氏核神経細胞と Rolando 膠様質の神経細胞内には, ごく稀に観察されるにすぎない. 前角運動神経細胞で subsurface cisterns をシナプス後膜下に有する終末は, しばしば 2 個が対をなして存在し, 中に含まれるシナプス小胞はほとんど S 型のシナプス小胞であり, F 型の小胞をもつものは, 12 個のうち 1 個観察されたにすぎない. これらの終末では, 後シナプス側の胞体内に n.f. や n.t. が多く観察されること, 樹状突起の起始部にしばしば認められることから, この種終末の分布範囲は, 樹状突起起始部付近に集っていると推測される.

Eccles は, 脊髄のある部位では, serial axo-axonic synapse が存在するであろうと推測したが, Gray¹¹⁷⁾¹¹⁸⁾ は, 猫およびラットの脊髄において serial axo-axonic synapse を見出し, Eccles の推論を形態学的に裏付けている. Gray は, 後シナプス側にあたる神経終末は, さらに別の樹状突起に対して前シナプス的に終るとし, これらの serial axo-axonic synapse は, 神経細胞の軸索丘に観察される axo-axonic synapse とは区別すべきだと述べている. Ralston⁸⁹⁾⁹⁰⁾⁹¹⁾ は, 猫の脊髄の Rolando 膠様質を電顕的に検索し, その部においては, axo-somatic synapse よりはるかに多くの serial axo-axonic synapse が存在するとし, シナプス前抑制の意義を論じている. 今回の著者の検索では, Rolando 膠様質の 500 個の終末を数えた陽画上で serial axo-axonic synapse (写真 30) は, わずかに 7 個にすぎず, 明らかに axo-somatic synapse の出現率が高い. Clarke 氏核ではさらに少なく 3 個にすぎず, 前角運動核領域では serial axo-axonic synapse と断定し得るものは見出し得なかった. 軸索丘に終わる終末は, いずれの領域にも見られなかった. Rolando 膠様質に S 型終末と顆粒性小胞を含有する終末の出現率が高いことは, serial axo-axonic synapse が他の部に比し多く観察される事実と共にこの部の特殊な機能を推定せしめる. 全体としては, Clarke 氏核にも前角運動核領域も顆粒性小胞を含有する終末の出現率に大差はない. De Robertis¹¹⁹⁾ らは, reserpine 注射後顆

粒性小胞が急速に消失することを報告し, Wolfe ら¹²⁰⁾は, ラットにトリチウムをラベルした norepinephrine を経静脈的に注入し, 松果体を電顕オートラジオグラフィで検索し, それが神経軸索の顆粒性小胞中に取り込まれることを報告している。また末梢交感神経系の終末内に顆粒性小胞が発見される事実, 副腎髄質, 交感神経節および頸動脈球の破砕物の遠心分離物や薄片の電顕像に顆粒性小胞様構造物が見られることから顆粒性小胞がカテコールアミンと関係があるとされている¹²¹⁾⁻¹²⁴⁾。アセチルコリンとカテコールアミンは, 従来シナプス部における神経興奮の化学的伝達物質とみなされてきた。そして交感神経節後線維のみがアドレナリン作動性であると考えられていた。しかし近年電顕による神経終末の検索が進むにつれ, 多くの部位の終末内に顆粒性小胞の存在が報告され, 従来アセチルコリン作動性とされていた交感神経系や副交感神経系の節前線維の終末内や横紋筋の運動神経終末にも顆粒性小胞の存在が確認されるに至った。これらの事実, アセチルコリンを含有するとされた無顆粒性シナプス小胞とカテコールアミンを含有すると推定された顆粒性小胞が1個の終末内に混在する今回の著者の結果を考慮すると, これ迄の神経薬理学におけるアセチルコリン作動性あるいはアドレナリン作動性の終末の分類法に対する疑問を呈出するとともに, 顆粒性小胞がカテコールアミンにのみ関係ありとする説をもにわかに受け入れ難いものにしていく。Nathaniel⁸⁷⁾らは, ラットの脊髄後角の終末のうち5%に顆粒性小胞が含まれることを見出し, この小胞が epinephrine, norepinephrine, 5-hydroxytryptamine あるいは substance P と関係があるとの説を呈出しているが, なお憶説の域を出ない。Gray ら¹²⁵⁾は, タコの脳の神経終末内に径約 500Å の定型的な無顆粒性シナプス小胞と芯(core)を有する顆粒性小胞のほかに径 1,000~1,500Å の内部に core を有する大きさの異なる顆粒性小胞を見出し, この種大型の顆粒性小胞を脊椎動物における神経分泌顆粒に相当すると推測した。著者の検した Rolando 膠様質には, 径1,000~1,600Åの顆粒性小胞を含む神経終末が存在するのを見た(写真29)。しかしその意義は現段階では明らかでない。著者が電顕で見出した各種の終末が由来する起始細胞に関しては全く不明で推測の域を出ないが, Clarke 氏核の神経細胞体上, とくにその樹状突起起始部近くに存在する大型終末(写真9, 19)は, Szentágothai ら²⁵⁾²⁶⁾の報告している giant synapse に相当し, 後根由来の終末と思われる。Clarke 氏核大型神経細胞上の小型の終末は, す

で述べたようにシナプス小胞の形態の差異から S 型終末と F 型終末とに大別し得るが, それらの起始として脊髄灰白質のノイロンに由来するものと後脊髄小脳路に由来するものとの可能性が考えられるが, これらを区分同定することは不可能であった。Clarke 氏核内の樹状突起上の終末は, 主に後根線維から由来すると推測されるが, その由来, ましてやその機能については著者の今回の知見からは確言を表し得ない。

結 論

成熟マウスの下部胸髄の Clarke 氏核の微細構造を, 可視光顕微鏡および電子顕微鏡によって検した。同時に Rolando 膠様質と前角運動神経核領域をも検しそれらの結果を比較対照し次の結果を得た。

1. 可視光顕微鏡検索によると, Clarke 氏核は, 後根に由来する神経線維および灰白柱の後角あるいは中間部に由来する神経線維を受け, これらの神経線維の一部は大型神経細胞体上の樹状突起起始部付近に大型の終末を作って終わっている。

2. 電顕的には, Clarke 氏核の神経細胞に先人の報告した正常神経細胞の小器官のほかに, 粗面小胞体内の小顆粒, coated vesicles, 顆粒性小胞および中心小体などを発見した。Rolando 膠様質の神経細胞内には, 纖毛と中心小体を見出した。前角大型神経細胞の核内に線維状構造を発見した。

3. 毛細血管の基底膜に直接神経細胞体またはその突起が接する像に接した。

4. Clarke 氏核部, Rolando 膠様質部および前角運動神経核部の神経終末を, 終末の位置, 大きさ, シナプス小胞の種類などによって分類し, その出現頻度を計測し, 分類規準の相関関係, およびシナプスの性格について論じた。

5. 3μ以上の大型の終末は, Clarke 氏核の大型神経細胞上の樹状突起起始部付近に最も多数出現する。Rolando 膠様質には最も出現率が低い。

6. 神経終末は, 内部に含まれるシナプス小胞の形態の差から S 型終末と F 型終末に大別される。S 型終末の出現率は, Rolando 膠様質に圧倒的に高く, Clarke 氏核部と前角運動神経核部では大差なく, いずれの部位でも S 型終末の出現率が高く, 樹状突起上の終末に約10% S 型終末が多く出現する。大型終末のうち F 型終末に属するものは, ただ1個であった。

7. 顆粒性小胞(径 600~1,000Å)を含む終末は, Rolando 膠様質に最も出現率が高く, Clarke 氏核部が最も低い。顆粒性小胞を含む終末はいずれの部位でも S 型終末に属する場合が圧倒的に多い。Rolando 膠

様質の神経終末内には 1,000~1,600Å の直径を有する神経分泌顆粒に相当するものが多数観察される。

8. dendrite spine 上にシナプス形成を行なう終末は, Clarke 氏核部に最も多く, 前角運動神経核部と Rolando 膠様質ではほぼ同率の出現率を示す。

9. 前角運動神経核部の終末の中には, subsurface cisterns や subjunctional bodies を有する終末が他の2部に比し多く出現し, これらの型の終末は, S型終末に属する場合が多い。

稿を終るに臨み, 終始御懇篤なる御指導と御校閲を賜わつた恩師本陣良平教授に深甚なる謝意を捧げます。本研究に際し種々御便宜をお計らい下さいました神経精神医学教室(主任 大塚良作教授)の皆様から感謝致します。また終始御指導, 御援助いただきました中村俊雄助教授, 田中左知子助手, 中村一郎博士, 宮下鎮憲技官, 写真撮影に御指導, 御協力下さいました写真部神戸龍雄, 吉田敏嗣, 電子顕微鏡室の西村竹治郎, 増村幸吉, 山口稔毅, 島村俊夫, 伊藤正人, 附属病院, 電子顕微鏡センター横田輝一の各氏に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 1) Clarke, J. L. : Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.), Part 1, 607 (1851).
- 2) Clarke, J. L. : Phil. Trans. Roy. Soc. (Lond.), 149, 437 (1859).
- 3) Sherrington, C. S. & Laslett, E. E. : J. Physiol., 29, 188 (1903).
- 4) Ramón y Cajal, S. : Histologie du système nerveux de l'homme et des Vertébrés, Vol. 1, Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 1952.
- 5) Pass, I. J. : Arch. Neurol. Psychiat., 30, 1025 (1933).
- 6) Chang, H. T. : J. Comp. Neurol., 95, 43 (1951).
- 7) Liu, C. N. : Anat. Rec., 118, 326 (1954).
- 8) Liu, C. N. : A. M. A. Arch. Neurol. Psychiat., 75, 67 (1956).
- 9) Rexed, B. : J. Comp. Neurol., 96, 415 (1952).
- 10) Rexed, B. : J. Comp. Neurol., 100, 297 (1954).
- 11) Grant, G. & Rexed, B. : Brain, 81, 567 (1958).
- 12) Rexed, B. : Progr. Brain Res., 11, 58 (1964).
- 13) 関 泰志 : 解剖誌, 30, 175 (1955).
- 14) 関 泰志 : 神研の進歩, 6, 908 (1962).
- 15) Grundfest, H. & Campbell, B. : J. Neurophysiol., 5, 275 (1942).
- 16) Lloyd, D. P. C. & McIntyre, A. K. : J. Neurophysiol., 13, 39 (1950).
- 17) McIntyre, A. K. & Mark, R. F. : J. Physiol., 153, 306 (1960).
- 18) Lundberg, A. & Oscarsson, O. : Acta Physiol. Scand., 38, 53 (1956).
- 19) Holmqvist, B., Lundberg, A. & Oscarsson, O. : Acta Physiol. Scand., 38, 76 (1956).
- 20) Lundberg, A. & Winsburg, G. : Acta Physiol. Scand., 49, 165 (1960).
- 21) Lundberg, A. & Oscarsson, O. : Acta Physiol. Scand., 50, 356 (1960).
- 22) Curtis, D. R., Eccles, J. C. & Lundberg, A. : Acta Physiol. Scand., 43, 303 (1958).
- 23) Eccles, J. C., Oscarsson, O. & Willis, W. D. : J. Physiol., 158, 517 (1961).
- 24) Eccles, J. C., Schmidt, R. F. & Willis, W. D. : J. Neurophysiol., 26, 635 (1963).
- 25) Szentágothai, J. & Albert, A. : Acta Morph. Acad. Sci. Hung., 5, 43 (1955).
- 26) Szentágothai, J. : Acta Morph. Acad. Sic. Hung., 10, 307 (1961).
- 27) Boehme, C. C. : J. Comp. Neurol., 132, 445 (1968).
- 28) Smith, D. E. : J. Comp. Neurol., 135, 263 (1969).
- 29) 本陣良平 : 脳と神経, 12, 5 (1960).
- 30) 本陣良平 : 最新医学, 16, 857 (1961).
- 31) Gray, E. G. : Electron Microscopic Anatomy, edited by S. M. Kurtz, P. 369 Now York, London, Academic Press, 1964.
- 32) De Robertis, E. : Int. Rev. Cytol., 8, 61 (1959).
- 33) 本陣良平 : 神研の進歩, 6, 873 (1962).
- 34) Gray, E. G., & Guillery, R. W. : Int. Rev. Cytol., 19, 111 (1966).
- 35) 浜 清 : 神研の進歩, 10, 55 (1966).
- 36) Sedar, A. W. & Moskowitz, N. : Anat. Rec., 148, 334 (1964).
- 37) Sedar, A. W. & Moskowitz, N. : Nature, 214, 391 (1967).
- 38) Honjin, R. : Cytol. Neurol. Stud., 9, 1 (1951).
- 39) 佐藤泰山 : J. Electron Microsc. (Tokyo), 17, 158 (1968).
- 40) Hiraoka, J. & van Breeman, V. L. : J. Comp. Neurol., 121, 69 (1963).
- 41) 広沢一成 : 神研の進歩, 12, 831 (1968).
- 42) 中村一郎 : 十全医会誌, 77, 284 (1968).
- 43) Roizin, L., Nishikawa, K., Koizumi, J. & Keoseian, S. : J. Neuropath. Exp. Neurol., 26, 223 (1967).
- 44) Bunge, R. P., Bunge, M. B.

- & Peterson, E. R. : J. Cell Biol., 24, 163 (1965). 45) Bunge, M. B., Bunge, R. P. & Murray, M. R. : J. Cell Biol., 32, 439 (1967). 46) Bodian, D. : Bull. Hopkins Hosp., 119, 16 (1966). 47) 大石博司 : 十全医会誌, 77, 468 (1969).
- 48) Rosenbluth, J. : J. Cell Biol., 13, 405 (1962). 49) Hamlyn, L. H. : J. Anat. (Lond.), 97, 189 (1963). 50) Honjin, R., Kosaka, T., Takkano, I. & Hiramatsu, K. : Okajimas Folia Anat. Jap., 39, 39 (1963). 51) 小坂登志喜 : 十全医会誌, 70, 64 (1964). 52) Kojima, T. & Saito, T. : J. Electron Micr. (Tokyo), 17, 344 (1968). 53) Farquhar, M. G. & Hartmann, J. F. : J. Neuropath. Exp. Neurol., 16, 18 (1957). 54) Schultz, R. L., Maynard, E. A. & Pease, D. C. : Amer. J. Anat., 100, 369 (1957). 55) 魚津竹男 : 十全医会誌, 64, 289 (1960). 56) 本陣良平 : 神研の進歩, 6, 41 (1962). 57) Luse, S. A. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 531 (1956). 58) Luse, S. A. : Biology of Neuroglia, edited by W. F. Windle, P. 56, Springfield, Illinois, Charles C. Thomas, 1958. 59) Luse, S. A. : Anat. Rec., 138, 471 (1960). 60) Dempsey, E. W. & Luse, S. A. : Biology of Neuroglia, edited by W. F. Windle, P. 99, Springfield, Illinois, Charles C. Thomas, 1958. 61) Muganini, E. & Walberg, F. : Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch., 37, 194 (1964). 62) Bodian, D. : Bull. Hopkins Hosp., 114, 13 (1964). 63) Coulter, H. D. : Anat. Rec., 148, 273 (1964). 64) Schultz, R. L. : J. Comp. Neurol., 122, 281 (1964). 65) Wendel-Smith, C. P., Blunt, M. J. & Baldwin, F. : J. Comp. Neurol., 127, 219 (1966). 66) Maxwell, D. S. & Kruger, L. : J. Cell Biol., 25, 141 (1965). 67) Kruger, L. & Maxwell, D. S. : Amer. J. Anat., 118, 411 (1966). 68) Kruger, L. & Maxwell, D. S. : J. Comp. Neurol., 129, 115 (1967). 69) Revel, J. P., Napolitano, L. & Fawcett, D. W. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 8, 575 (1960). 70) Yamamoto, T. : J. Cell Biol., 16, 159 (1963). 71) Maynard, E. A., Schultz, R. L. & Pease, D. C. : Amer. J. Anat., 100, 409 (1957). 72) 本陣良平 : 内分泌と代謝, 2, 43 (1960). 73) Donahue, S. & Pappas, G. D. : Amer. J. Anat., 108, 331 (1961). 74) Donahue, S. : Amer. J. Anat., 115, 17 (1964). 75) Wolff, J. : Z. Zellforsch., 60, 409 (1963). 76) Maxwell, D. S. & Kruger, L. : Exp. Neurol., 12, 33 (1965). 77) 丸山裕史 : 十全医会誌, 73, 379 (1966). 78) Bodenheimer, T. S. & Brightman, M. W. : Amer. J. Anat., 122, 249 (1968). 79) Peters, A. : J. Anat. (Lond.), 96, 237 (1962). 80) Webster, H. DEF. : J. Cell Biol., 12, 361 (1962). 81) Uchizono, K. : Nature, 207, 642 (1965). 82) Gray, E. G. : J. Anat. (Lond.), 93, 420 (1959). 83) Bertolini, B. : J. Ultrastruct. Res., 11, 1 (1964). 84) Bennett, M. V. L., Aljure, E., Nakajima, Y. & Pappas, G. D. : Science, 141, 262 (1963). 85) Charlton, B. T. & Gray, E. G. : J. Cell Sci., 1, 67 (1966). 86) Luse, S. A. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 531 (1956). 87) Nathaniel, E. J. H. & Nathaniel, D. R. : J. Ultrastruct. Res., 14, 540 (1966). 88) Bodian, D. : Bull. Hopkins Hosp., 119, 129 (1966). 89) Ralston, H. J. III : Z. Zellforsch., 67, 1 (1965). 90) Ralston, H. J. III : J. Comp. Neurol., 132, 275 (1968). 91) Ralston, H. J. III : J. Comp. Neurol., 132, 303 (1968). 92) Rapoport, A. & Stempak, J. : Anat. Rec., 161, 361 (1968). 93) Merker, G. : Z. Zellforsch., 95, 568 (1969). 94) 山田光興 : 十全医会誌, 79, 印刷中. 95) Fawcett, D. W. : An Atlas of Fine Structure, The Cell, (Saunders), p. 156 (1966). 96) 黒住一昌 : 電子顕微鏡による細胞組織図譜, V, p. 146 東京医学書院, 1968. 97) 清水一夫 : 神研の進歩, 9, 747 (1965). 98) Bunge, M. B., Bunge, R. P. & Ris, H. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, 67 (1961). 99) Honjin, R., Tasaki, Y., Kosaka, T. & Takano, I. : Okajimas Folia Anat. Jap., 40,

- 161 (1964). 100) Palay, S. L. : Anat. Rec., 138, 417 (1960). 101) Palay, S. L. : Anat. Rec., 139, 262 (1961). 102) Dahl, H. A. : Z. Zellforsch., 60, 369 (1963). 103) Murakami, M. : Z. Zellforsch., 56, 277 (1962). 104) Wyckoff, R. W. & Young, J. Z. : Proc. Roy. Soc., B, 144, 440 (1956). 105) Pease, D. C. : Anat. Rec., 115, 359 (1953). 106) Eccles, J. C. : The Physiology of Synapses, Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1964. 107) Uchizono, K. : Exp. Brain Res., 43, 97 (1967). 108) Uchizono, K. : Nature, 214, 834 (1967). 109) Larramendi, L. M. H., Fickenscher, L. & Lempkey-Johnston, N. : Science, 156, 967 (1967). 110) De Iraldi, A. P., Duggan, H. F. & De Robertis, E. : Anat. Rec., 145, 521 (1963). 111) Walberg, F. : J. Comp. Neurol., 120, 1 (1963). 112) Walberg, F. : J. Ultrastruct. Res., 12, 237 (1965). 113) Walberg, F. : J. Comp. Neurol., 125, 205 (1965). 114) 内菌耕二 : 神研の進歩, 11, 551 (1967). 115) Lund, R. D. & Westrum, L. E. : J. Physiol., 185, 7 (1966). 116) Milhaud, M. & Pappas, G. D. : Brain Res., 3, 158 (1966). 117) Gray, E. G. : Nature, 193, 82 (1962). 118) Gray, E. G. : J. Anat. (Lond.), 97, 101 (1963). 119) De Robertis, E. & De Iraldi, A. P. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 10, 361 (1961). 120) Wolfe, D. E., Potter, L. T., Richardson, K. C. & Axelrod, J. : Science, 138, 440 (1962). 121) Blaschko, H., Hagen, P. & Welch, A. D. : J. Physiol., 129, 27 (1955). 122) Ros, L. L. : J. Biophys. Biochem. Cytol., 6, 253 (1959). 123) Schumann, H. J. : Arch. Exp. Path. Pharmacol., 234, 17 (1958). 124) von Euler, U. S. : Acta Physiol. Scand., 43, 155 (1958). 125) Gray, E. G. & Young, J. Z. : J. Cell Biol., 21, 87 (1964).

写真説明

写真1～6は Clarke 氏核の光顕像, 写真7は Rolando 膠様質, 写真8は前角運動核の光顕像, 写真9～26は Clarke 氏核電顕像, 写真27～33は, Rolando 膠様質の電顕像, 写真34～38は前角運動核の電顕像である。スケールは電顕写真15と33は 0.1μ , 他はすべて 1μ を示す。

Plate I

写真1. Nissl 染色による光顕写真 (切片の厚さ 50μ)。Clarke 氏核は中心管の後外側部に両側性に色素に濃染する大型の神経細胞が丸く配列され存在している。 $\times 300$

写真2. Nissl 染色法 (切片の厚さ 15μ)。Clarke 氏核は大型の神経細胞が数個集まった形で存在する。 $\times 300$

写真3. 写真2の強拡大。大型神経細胞とともに中・小型神経細胞および神経膠細胞が観察される。 $\times 690$

写真4. 電顕用に固定した試料の厚さ約 1μ の切片を toluidine blue で染色した標本。大・中・小型神経細胞, 神経膠細胞, 有髄線維および小血管などが観察される。 $\times 690$

写真5. Cajal 写真銀法 (本陣変法) 染色。後索由来の軸索群が Clarke 氏核に向けて下行し, Clarke 氏核からの軸索群が側索方向に走っている。 $\times 150$

写真6. 同法強拡大。後索由来の軸索が大型神経細胞の一極に終末を形成している。走行の途中瘤状の肥厚を示す神経線維も存在する。神経細胞の胞体上に多数の終末が存在している。 $\times 690$

写真7. Rolando 膠様質。電顕用に固定包埋した試料の厚さ約 1μ の切片を toluidine blue で染色した標本。染色性に乏しい小型の神経細胞が存在し, 有髄線維は少い。 $\times 690$

写真8. 前角運動神経核。電顕用に固定包埋した試料の厚さ約 1μ の切片を toluidine blue で染色した標本。染色性に富む大型の神経細胞と神経膠細胞および有髄線維が存在する。 $\times 690$

Plate II

写真9. Clarke 氏核の大・小型神経細胞。下方に見える大型神経細胞体上に多数のシナプスが存在し, 樹状突起 (D) 起始部近くの胞体上に3個の大型シナプス (矢印) が観察される。上方は小型神経細胞, 右下方は星状膠細胞である。 $\times 5,500$

Plate III

写真10. 神経細胞の粗面小胞体内に出現する小顆粒 (矢印). ×16,000

写真11. 神経細胞内の coated vesicles (矢印). ×28,000

写真12. 神経細胞内の顆粒性小胞. 神経細胞の核 (N) 周辺の Golgi 装置内に、大きさの異なる4個の顆粒性小胞 (矢印) が観察される. 2個の lipofuscin 顆粒 (LP) が存在する. ×28,000

写真13. 神経細胞の中心小体の斜断. ×35,600

写真14. 神経細胞内の中心小体の縦断. ×35,600

Plate IV

写真15. 小径有髄線維の髄鞘. 周期間線の一部が二重にわかれている (矢印). ×208,000

写真16. Clarke 氏核内に見られる無髄線維. 軸索内には神経細線維や大小区々の空胞が存在する. ×26,700

写真17. 毛細血管. 毛細血管 (C) の基底膜が数層にわかれながら毛細血管周囲組織内に延びている. ×21,000

写真18. 毛細血管と神経細胞の直接接触像. ×21,000

Plate V

写真19. 大型神経細胞の樹状突起起始部近くに位置する大型シナプス (写真9矢印の部分の強拡大像). 大型の終末内には、無顆粒性S型シナプス小胞と多胞小体が観察される. 大型終末の一例ではその一部が神経細胞内に陥入している. ×15,400

写真20. S type axo-somatic synapse. 無顆粒性S型シナプス小胞とともに2個の顆粒性小胞が観察される. ×28,000

写真21. F type axo-somatic synapse. 終末内のシナプス小胞はすべて無顆粒性F型シナプス小胞である. ×35,600

Plate VI

写真22. S type axo-dendritic synapse. 終末内には無顆粒性S型シナプス小胞がある. ×28,000

写真23. F type axo-dendritic synapse. Clarke 氏核内の樹状突起 (D) に3個のシナプスが観察される. 右上方と左中央はF型終末, 左下方はS型終末である. ×28,000

写真24. 顆粒性小胞を含む S type axo-dendritic

synapse. 神経終末は、右上方の樹状突起 (D) とシナプスを形成している. ×28,000

写真25. 樹状突起 (D) に終る2種のシナプス. 上方は dendritic spine 上のF型終末, 左下方はS型終末である. ×35,600

写真26. 樹状突起から発する小枝の根部における2種のシナプス. 上方はF型終末, 下方はS型終末である. ×28,000

Plate VII

写真27. Rolando 膠様質の神経細胞体上のS型終末. 隣接する2個の神経細胞内に1個ずつの顆粒性小胞が認められる. ×36,000

写真28. Rolando 膠様質の axo-dendritic synapse. この型のシナプスはこの部に特徴的である. ×36,000

写真29. Rolando 膠様質内の樹状突起に終る大型顆粒性小胞を含むS型終末. ×24,000

写真30. Rolando 膠様質内の serial axo-axonic synapse 隣接する3個の終末間に膜の肥厚が観察される. ×24,000

写真31. Rolando 膠様質の神経細胞内の中心小体. ×28,000

写真32. Rolando 膠様質の神経細胞内の纖毛. ×28,000

写真33. Rolando 膠様質の神経細胞内の纖毛. 小管の局在に変位がみられる. ×48,000

Plate VIII

写真34. 前角運動神経細胞上の axo-somatic synapse. 無顆粒性S型シナプス小胞に加えて少数の coated vesicles (矢印) も観察される. ×28,000

写真35. 前角運動神経細胞上の subsurface cisterns を有する S type axo-somatic synapse. ×28,000

写真36. 前角運動神経細胞上の subjunctional bodies を有する S type axo-somatic synapse. subjunctional bodies (矢印) を有するシナプスは膜の肥厚が顕著で、S型終末に属することが多い. ×35,000

写真37. 前角運動核部の S type axo-dendritic synapse. ×30,000

写真38. 前角運動核部の F type axo-dendritic synapse. ×31,200

Abstract

The fine structure of the Clarke's column of the mouse spinal cord was studied with light and electron microscopes. The substantia gelatinosa Rolandi and the motoneurons area were also observed in comparison with the Clarke's column.

1. Light microscopic findings

The Clarke's column is composed of many large and medium-sized neurons located dorso-laterally from the central canal bilaterally. Small neurons and glial cells are also found in the column. The afferent nerve fibers derived from the dorsal root end in the column forming synapses with the large neuronal somata; about a half of this kind of synapses are located near the base of dendrites.

2. Electron microscopic findings

1) Intracisternal dense granules of about 1,000 Å in diameter in the rough-surfaced endoplasmic reticulum, coated vesicles, granular vesicles and centrioles are occasionally found in the neurons of the Clarke's column. The coated vesicles exist abundantly in the large motoneurons but are scarcely found in the neurons of the substantia gelatinosa. The granular vesicles are numerous observed in the substantia gelatinosa, but few in the motoneurons. The cilium is found in some neurons of the substantia gelatinosa.

2) In rare cases it has been found that the neuronal perikaryon or its processes are in direct contact with the basal membranes of capillary in the Clarke's column.

3) Synaptic boutons in three areas, described above, are classified according to their locations on the post-synaptic neurons, size, and form of synaptic vesicles.

4) The large synaptic boutons of more than 3μ in diameter are frequently observed on the large neurons of the Clarke's column near the base of the dendrites, but very few in the substantia gelatinosa.

5) The S type and the F type synaptic boutons are found in any area. In the substantia gelatinosa, 80-85% of the synaptic boutons belongs to the S type, but 53-66% in the Clarke's column and motoneurons area. The S type synaptic boutons observed on the dendrites are about 10% more in number than those on the neuronal somata in any area.

6) Synaptic boutons containing both the granular vesicles with a diameter of 600-1,000 Å and the agranular synaptic vesicles are abundantly present in the substantia gelatinosa, but less frequently in the remainder areas. In this type of synaptic endings, the agranular vesicles usually belong to the spheroid type (S type) in any area.

7) The subsurface cisterns or the subjunctional bodies are observed just beneath the postsynaptic membrane in some motoneurons, but few in the remainder areas. Synaptic boutons having these fine structures in the postsynaptic side usually belong to the S type synapse.

Plate I

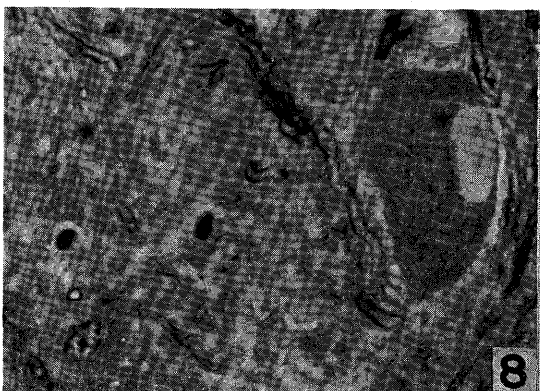
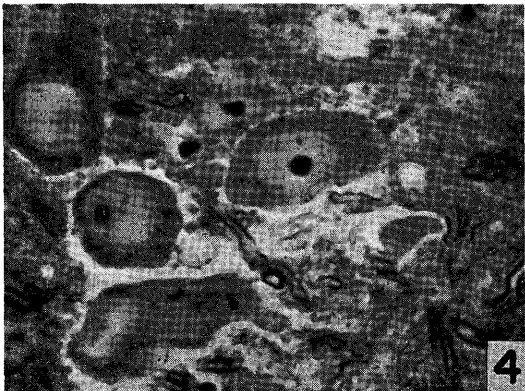
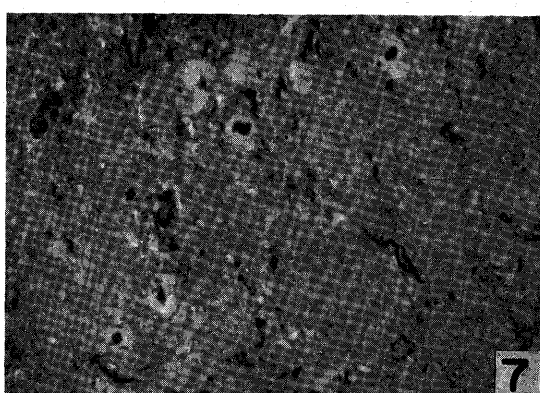
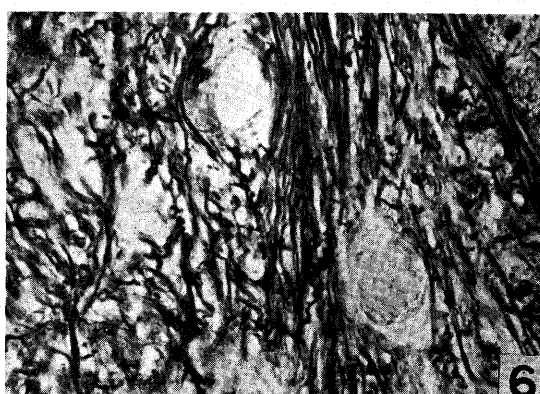
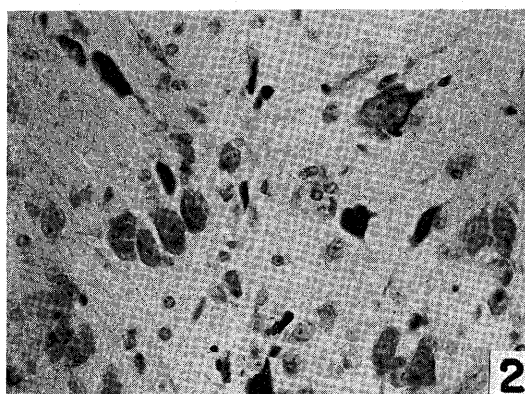
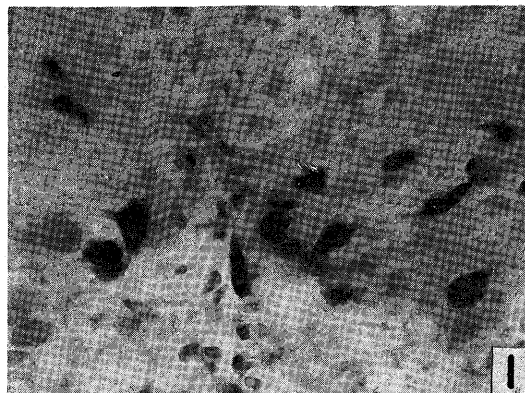


Plate II

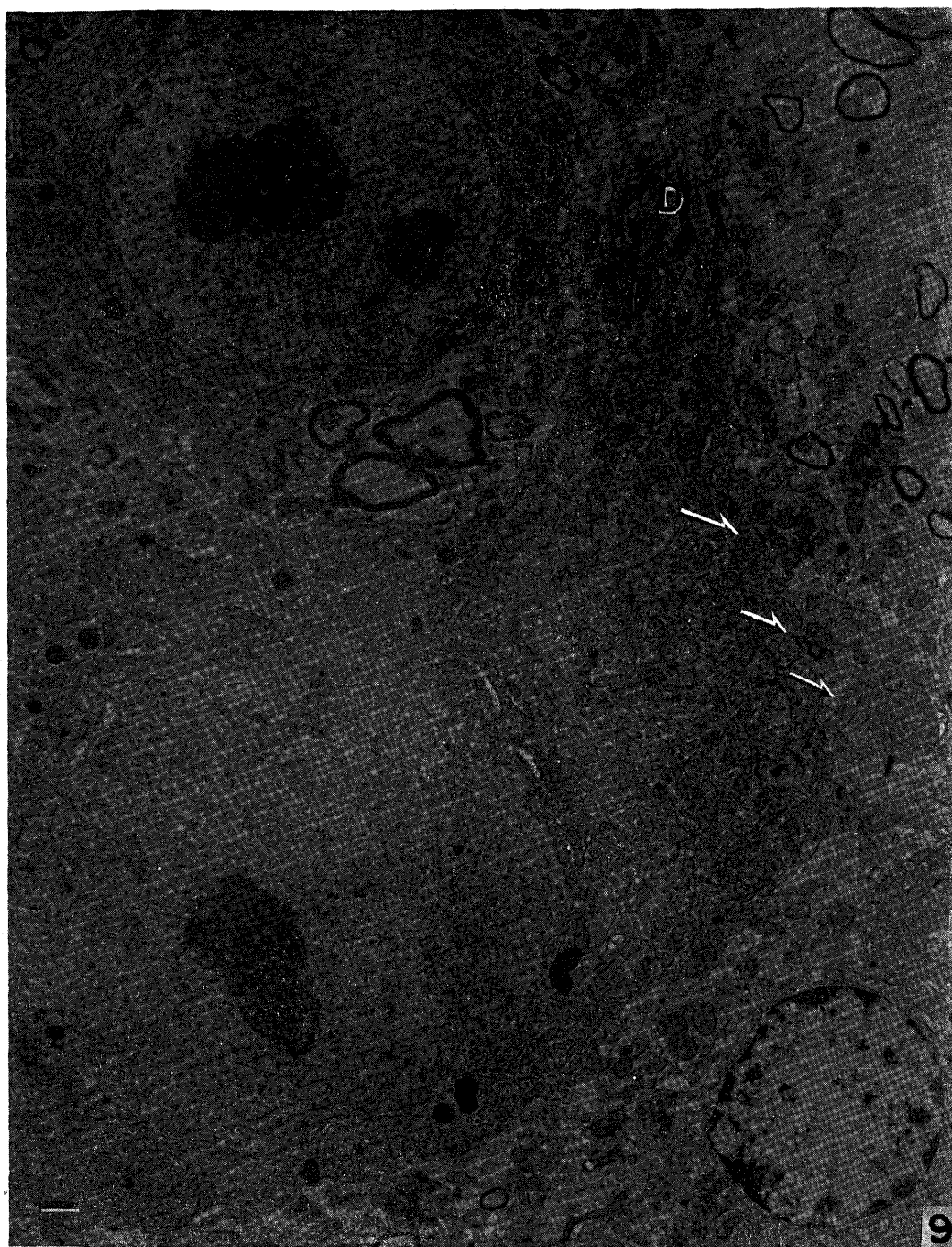


Plate III

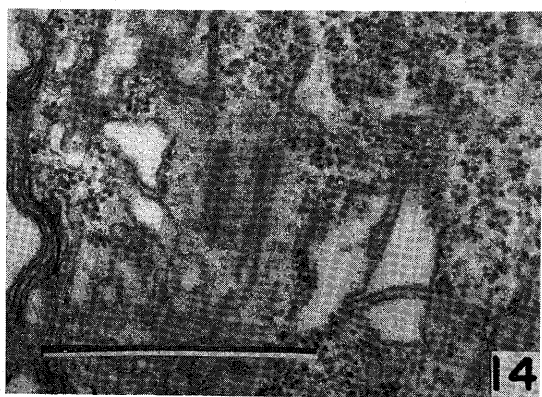
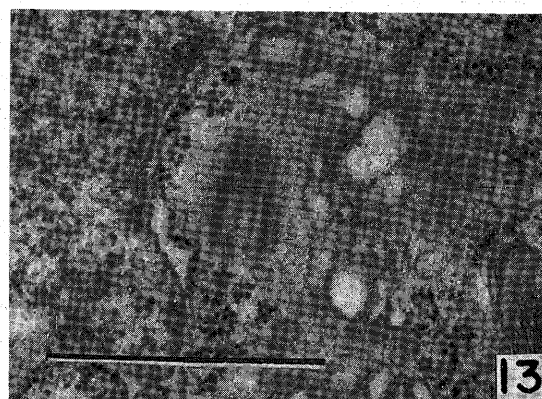
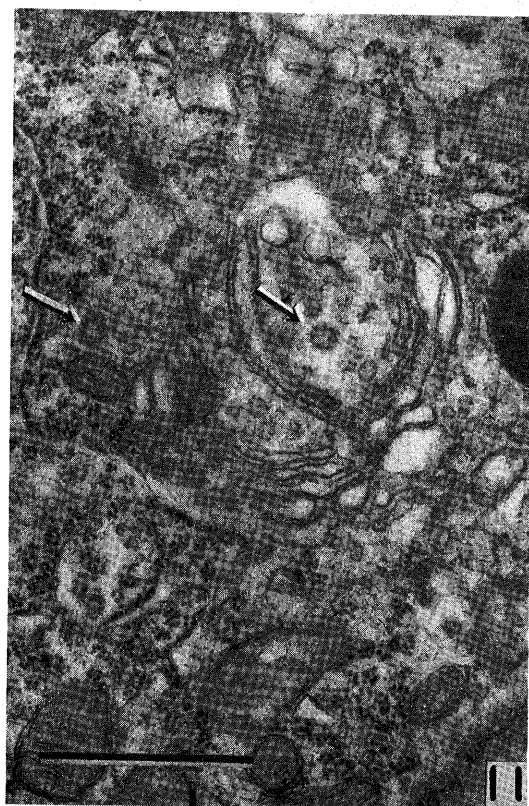
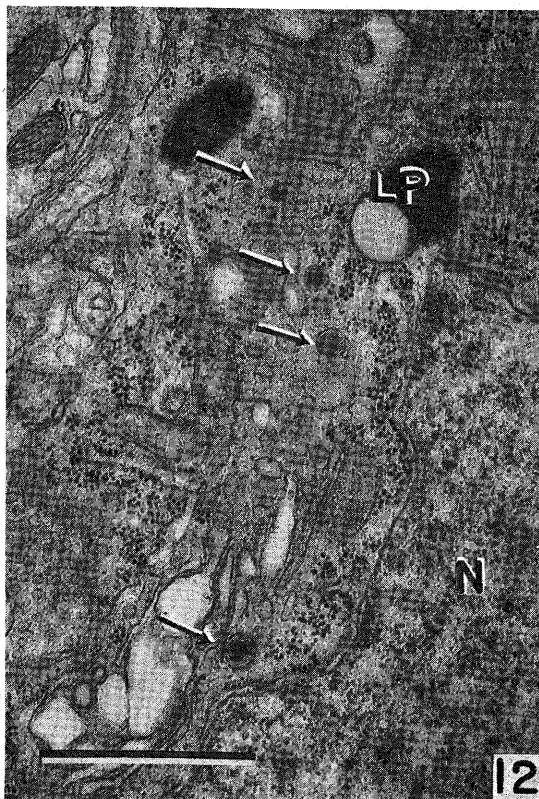
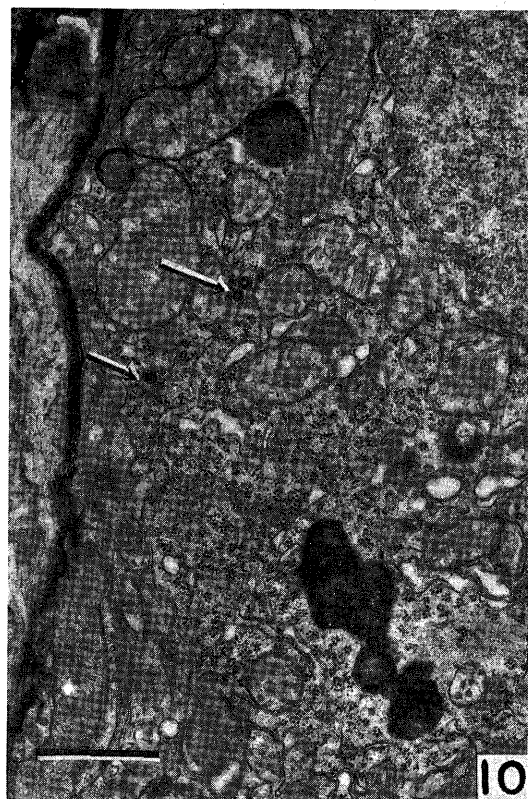


Plate IV

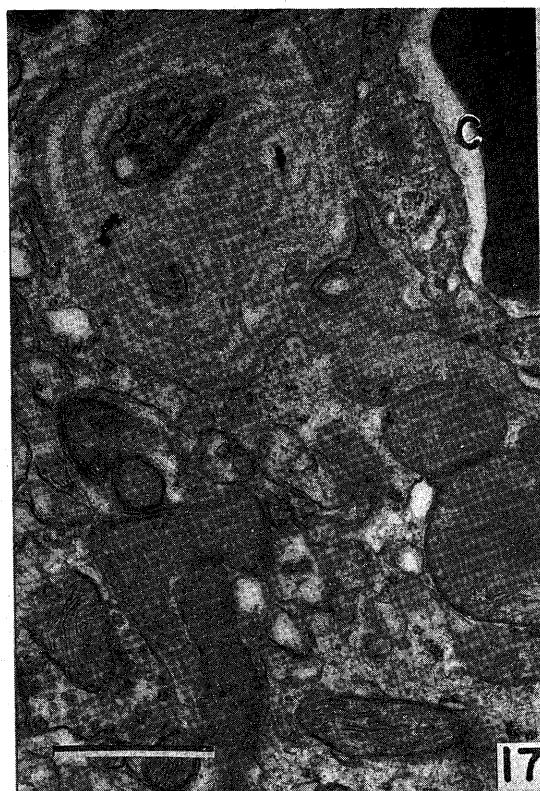
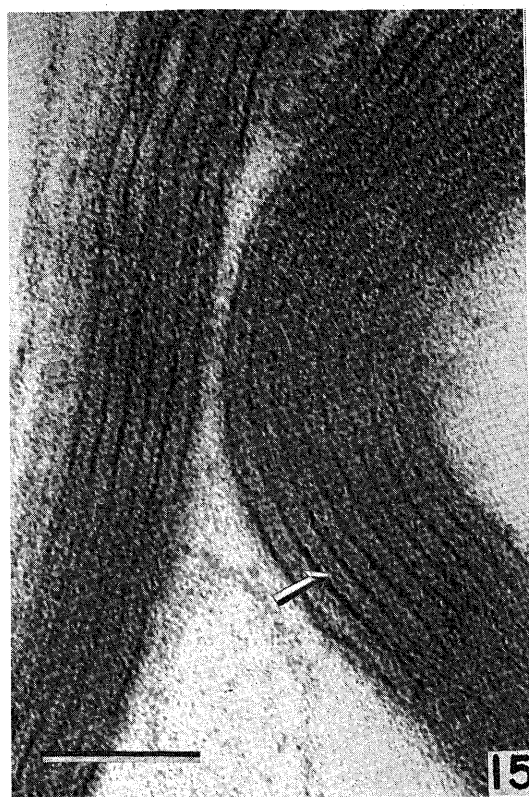


Plate V

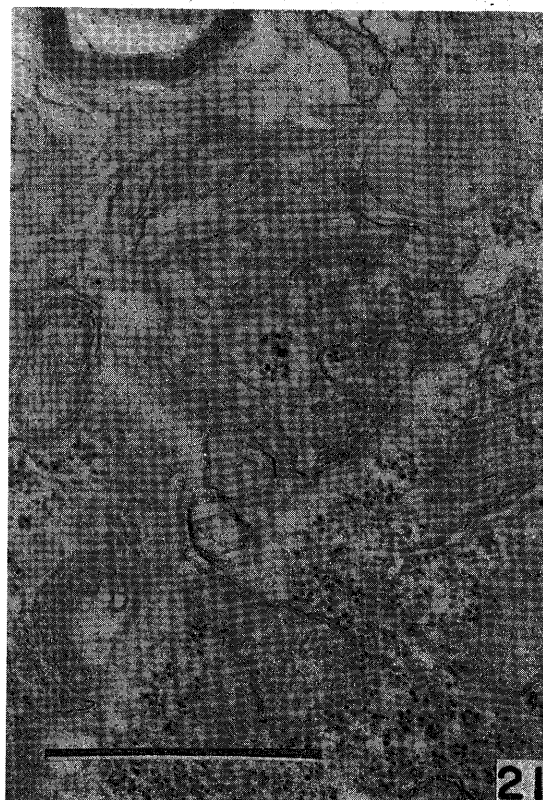
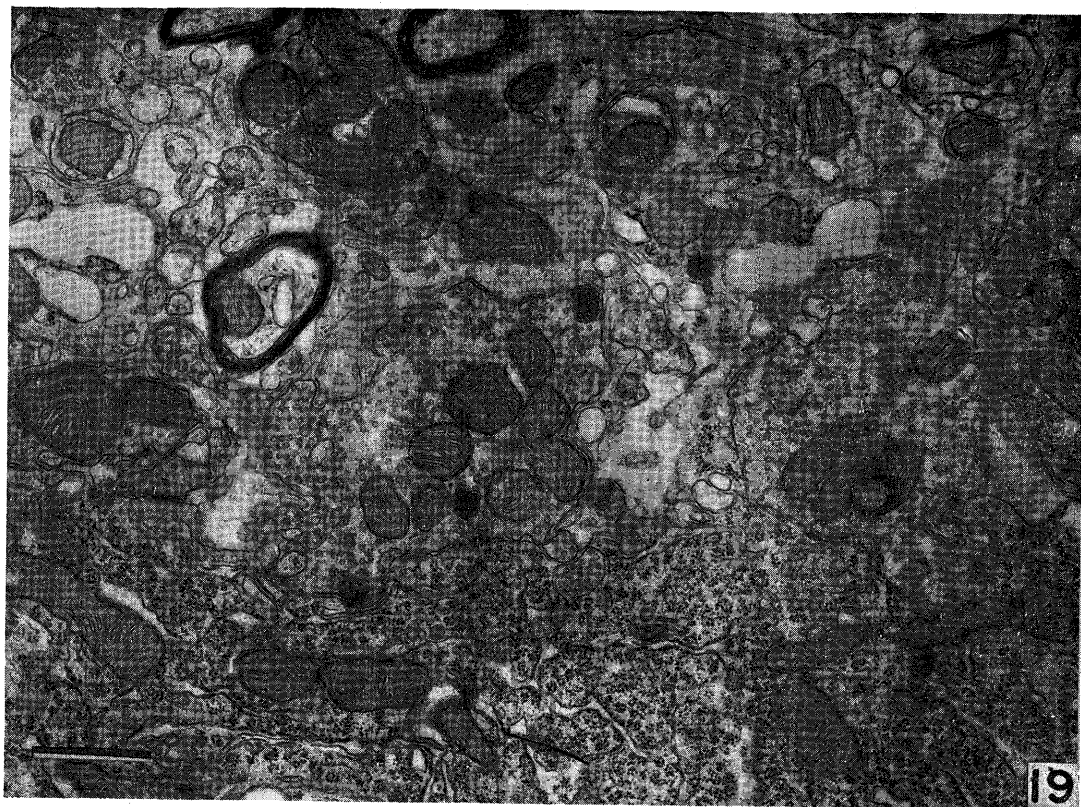


Plate VI

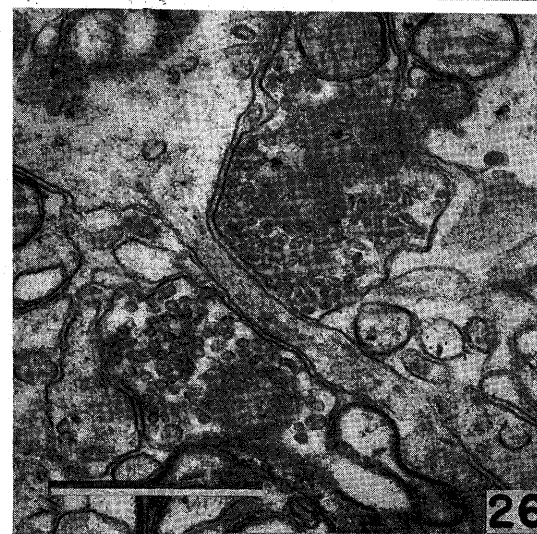
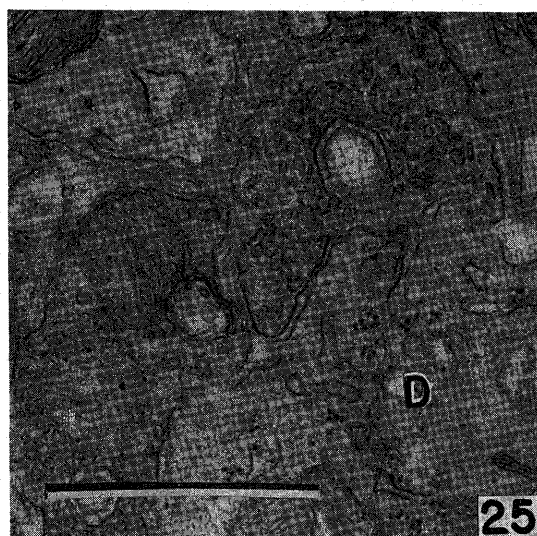
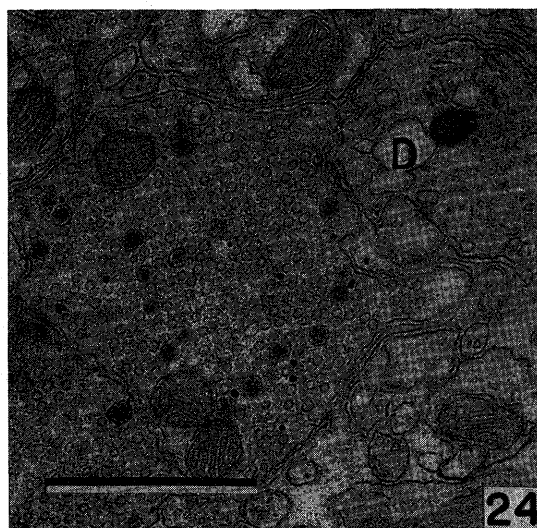


Plate VII

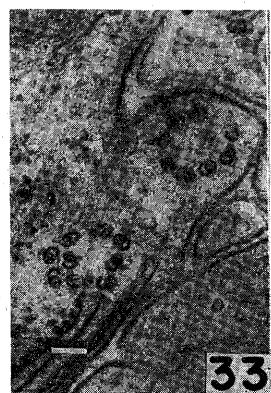
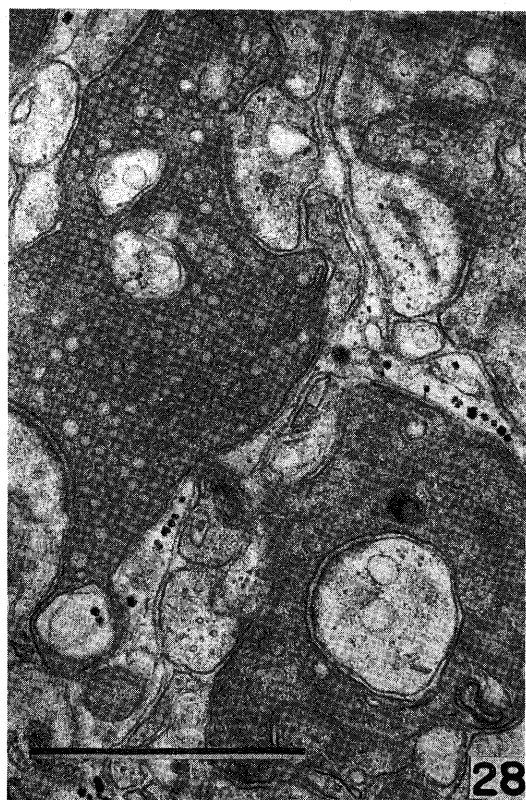
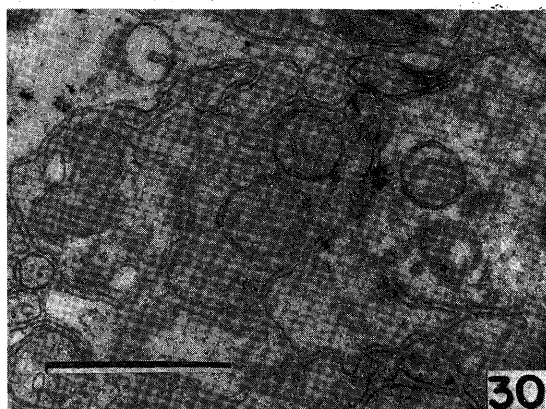
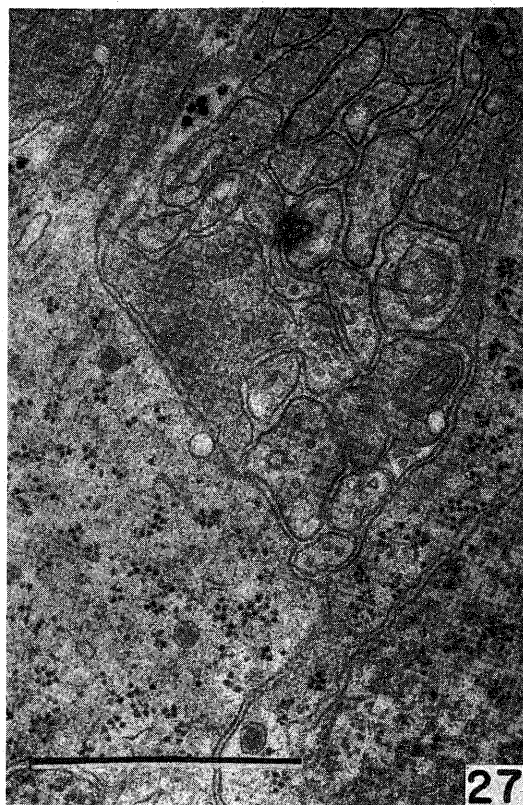


Plate VII

