

神経膠細胞微細構造の電子顕微鏡的研究

金沢大学医学部第一解剖学教室(主任 本陣良平教授)

魚 津 竹 男

(昭和34年12月7日受付)

従来の組織学的研究によれば中枢神経系内の膠組織は、他の組織内における結合組織に比せらるべき神経膠細胞と膠繊維とからなり、一般に神経性興奮の源や伝導には直接関係がないと考えられている。そして種々の検索に基づいて、神経細胞や神経繊維に対する、神経膠組織の支持作用・物質代謝作用・髄鞘形成への関与等が論議され来た。神経膠組織の構造に関しては、前世紀末より今世紀前半にわたる間に、種々の動物について各種の実験が試みられ、優秀な多数の組織学的手法が創案せられ、これによつて神経膠細胞は3種の主型、即ち星状膠細胞・稀突起膠細胞・小膠細胞に区分せられるに至った。この間世に問われた神経膠細胞に関する組織学的研究の報告は、枚挙に遑がない。これらの報告は、Spielmeyer (1922), Penfield (1932a, 1932b), Del Rio-Hortega (1932), Glees (1955) 等によつて検討概括され、今日に及んでいる。

神経膠細胞の神経組織学に手を染めた研究者の誰しもが、容易に気付くところであるが、神経膠細胞の染色手技は、前記3種膠細胞の夫々に対して特殊な染色法を呈示しているものは少なく、固定剤作用の時間や染色液の濃度や温度の相異によつて、これを染分けているものが多く、為に各種動物にこれを応用した場合、常に同一結果を得ることが寧ろ稀で、屢々数種のものと同時に染まり、諸家の所見に著しい混乱が見られる。特に Golgi 法や銀法による場合、完全に黒色に鍍金され、神経膠細胞の内部構造を見難い。色素染色による場合においても、従来の神経組織固定法の不備や、可視光顕微鏡(以下「光顕」と略記する)の分解能の限界に禍され、内部の所謂超微構造や、周囲の組織との関連に関しては、不確実な所見が多く、甲論乙駁の観があり、推定的記述に止まっている。神経膠組織は中枢神経系内において、neuron と脈管の中間に位置し、為に所謂血脳関門(blood-brain barrier)の観点から近時注目を浴びている。又 neuron の新陳

代謝や、更には神経の興奮伝導機序への関与に関して尚精密な検索を必要とすると考えられる。この様な問題解明の為には、神経膠組織の微細構造を、明確ならしめることが先ず必要と思われる。近時電子顕微鏡(以下「電顕」と略記する)を細胞学組織学に応用することにより、その高分解能と密度に対する強い敏感性のために、従来不明又は不確実であつた各種の超微構造が明らかにされつつある。著者は廿日鼠の中枢神経系各部について、その超薄切片を電顕によつて検し、新知見を得たのでここに報告する。

材料及び方法

材料は成熟健康廿日鼠(*Mus wagneri* var. *albula*)の大腦・小脳・脊髄等を使用した。特に大腦は終脳皮質部と脳梁部を精査した。動物の頭蓋冠又は脊椎管を開き、速に検索すべき組織の小片を切り取り、直ちに固定液に投入した。固定液としては、veronal-acetate 緩衝液で pH 7.25 に修正した 1% OsO_4 液を使用し、2~3°C の氷室内で3~4時間固定した。固定後1時間蒸溜水中で数回交換水洗し、順次高濃度の ethanol を通し、可及的速に且つ充分脱水し、次いで、catalyst として 2.5% の割合に benzoyl peroxide を加えた methacrylate 樹脂(n-butyl methacrylate 8 容と methyl methacrylate 2 容の混合液)に移し、次に組織塊をこの液と共に gelatine capsule 中に移し、約 50°C のもつて24時間加熱重合せしめた。超薄切片は JUM-3 型超薄切片用マイクロームを使用し、ガラスナイフによつて作成し、20% ethanol 上に浮遊伸展せしめた。干渉色により適当な切片を選択し、これを formvar 薄膜を貼つた mesh 上にのせ乾燥し、合成樹脂を溶去することなく電顕にて検索した。電顕は HU-9 型を使用し、加速電圧 50 k.v., 対物レンズの aperture 20~50 μ の条件下で速に写真撮影を行った。写真は直接倍率 2000~10000 倍で撮影し、必要に

Electron Microscopic Studies on the Ultrastructure of the Neuroglia Cells. Takeo Uozu, Department of Anatomy (1) (Director : Prof. R. Honjin), School of Medicine, University of Kanazawa.

じて引伸し拡大陽面を作製した。微細構造の数値測定は、陰画原板を投影拡大器によつて20倍に投影拡大して行つた。

なお上述と同一材料から得られた 1 μ 前後の厚さの切片を覆ガラスに貼布乾燥し、isoamyl acetate 及び acetone によつて脱包埋し、haematoxylin-eosin 染色標本を作製し、又別に同一材料を Champy 氏液に固定、paraffin 包埋後、5 μ の厚さの切片を作製し、Heidenhain 氏鉄 haematoxylin 染色を施し、mitochondria その他を光顕によつて観察し、上記電顕所見の対照とした。

実験成績

比較的弱拡大の大脳皮質の電顕像を見ると、皮質の各種細胞及びその突起並びに毛細血管が、互いに相密接して存し、又複雑に互いに相入り組むことによつて、皮質はこれらによつて充満された感を受ける(写真1)。中枢神経各部の多数の電顕像を検することによつて、電顕像の上で、大小種々の神経細胞・有髄及び無髄神経繊維・3種の神経膠細胞及びその突起を認めることが出来る。但し無髄神経繊維と一部の神経膠細胞の末梢突起の区分は、かならずしも容易ではない。3種の神経膠細胞及びその突起の詳細な電顕所見を記述する前に、中枢神経系構成要素の特徴について、簡単にふれることにする。著者が最も苦心したことは、従来光顕検索において区分された、星状・稀突起・小各膠細胞と、電顕所見に顕われる膠細胞を同定することであつたが、膠細胞種類の同定には、細胞及びその突起の一般の形態の他、従来光顕検索の結果多数の稀突起膠細胞を含み、比較的星状膠細胞の少いとされた脳梁の電顕所見に基き、これを行つた。

1. 中枢神経系の構成要素とその特徴

神経細胞の同定は、大型 neuron においては比較的容易である。文字通り大きな神経細胞は電顕像にも大きく現われ、樹枝状突起を有する場合には極めて太い。更に著明なことは、その内部微細構造に特徴を示すことで、先ず核は大きな球状で、大きな著明な核小体を含み、chromatin は比較的均等に小顆粒として核質内に分散し、後述する膠細胞に見られるような小塊状の凝集を示さず、又小塊の間に電子密度小さな部を有する像を呈しない。細胞質内には所謂 Nissl 小体部に一致して、薄膜の小胞とその外面及びその間に集簇した多数の小顆粒からなる形質内網(endoplasmic reticulum)が多量に存し、Nissl 小体間の細胞質 matrix, mitochondria, Golgi 薄膜系その他に、神経細胞内には、特有な太さ約 100Å の神経細繊維(neurofilament)

が種々の方向に走るのが見られる。神経細胞の断面は、形質内網の小顆粒が多い為、全体として電子密度が大である。上記のような、電顕像に現われる核及び細胞質の特徴、特に chromatin の核質内分散の特性及び細胞質内の神経細繊維並びに緻密な形質内網の存在は、任意の中枢神経組織の超薄切片内に現われる神経細胞を同定するのに有用である。

小さな神経細胞は上記の大型の神経細胞と全く同様な特徴を有する。しかしその突起は一般に径が小で、為に時として一部の稀突起神経膠細胞に紛うことがあるが、核内の chromatin の特徴や、核周辺細胞質内の形質内網・Golgi 薄膜の分布、神経細繊維の存在によつて、区分することが可能である。特に突起が連続的に見られる場合には、突起内の神経細繊維は著明である。

有髄神経繊維は、著明な板層状の髓鞘を有する為、一見これを織別するに困難ではない(写真4, 5)。無髄神経繊維の断面は、時として、中枢神経内の部位にもよるが、星状又は稀突起細胞の細い突起と紛れ易い外観を示すが、無髄繊維軸索内には、神経細繊維が存在するので、これのない膠細胞の突起と区分し得る(写真3, 7)。しかし無髄繊維の横断されたものは膠細胞の突起と区分が困難である場合もある。

星状膠細胞の最も著明な特徴は、この細胞の細胞質の電子密度が極めて小であることで、この為電顕像において一見してその存在に気付く、後に詳細に述べるが、この細胞はその胞体と同様に電子密度小さな突起を出し、突起は他の部にも無論行くが、特に毛細血管周囲を鞘状に取囲む。これは光顕所見の星状細胞の脈管周囲の end-feet に相当するものである。核は球状であるが、chromatin は大小不同の小塊をなし、核質内に不均に分散し、核膜内面に電子密度大な顆粒の小塊が附着している(写真2, 3)。

稀突起膠細胞は、先ず小型であること、突起が少ないことが特徴であるが、細胞質は星状細胞に比してはるかに電子密度が大で、多数の小顆粒が存する。しかし小膠細胞の細胞質に比して小顆粒は少なく、略々中間の電子密度を示し、一見小さな神経細胞のそれに類似する。しかし神経細繊維の欠除や、神経繊維と密接な関連を示す為区分し得る。核の微細構造は星状細胞のそれに類し、chromatin は小塊状に不均等に核質に分散している。脳梁の膠組織は、稀突起細胞が主成分であることが知られているので、この部の検索により同定することが出来た(写真1, 2, 4)。

小膠細胞は、小さく且つその電子密度が、他のあらゆる中枢神経系内の細胞より極度に大である為一見し

て区分は容易である。核は他の膠細胞核が胞状であるのに反し、強く鋭い凹凸を示し、核小体は一般に大且つ著明で、多量の密度大な **chromatin** の小顆粒が核質内に均質に充満している。細胞質も亦小顆粒に満ち、核と略同様の電子密度を示す。その為他種の細胞と誤ることはない(写真7, 8, 9)。著者の電顕像においても明らかのように、上記の諸細胞及びその突起は、中枢神経系特に灰白質内においては密接し、その間に著明な細胞外 (**extracellular**) 間隙又は細胞外腔は認められない。ある細胞質又はその突起と他のものとの間には、それ等の外面の電子密度やや大な限界膜の間に、約 $100\sim 200\text{Å}$ の密度小な層が存在するにすぎない。これより大きな密度小な間隙は、突起が集つた部で、突起間に三角状に作られるにすぎず、その大きさも光顕分界能の限界を超える大きさである。毛細血管も後述のように、各種膠細胞の突起に囲まれ、その間に間隙は存在しない。結合組織性細胞及び繊維は、動脈又は静脈の周囲においてのみ存し、この部には所謂組織間隙が存在する。その他注目すべきことは、従来報告された所謂 **extracellular glial fibers** の存在が全く認められないことで、このような所見は、従来の光顕検索の結果と著しく異なることで、中枢神経系内には、生きた細胞又はその突起が充満し、互いに密接してからみあつていることを示すものである。

次に著者は個々の神経膠細胞及び脈管の微細構造について述べる。

2. 星状膠細胞

星状膠細胞の核は、断面において円形を呈し、核膜は所謂二重構造を呈し、電子密度大な内外の2層と、その間に挟まれた密度小な1層計3層とからなる(写真3, 6)。内側の電子密度大な層は厚さ約 100Å の平滑な膜であるが、外側のものは厚さ約 80Å を示し、平滑で内側の密度大な層に平行することもあるが、屢々細胞質内に膨隆し、波状の皺入を示す。内外の密度大な2層の間の密度小な層は狭い場合には $100\sim 200\text{Å}$ の層として現われるが、膨隆した場合には、著しく拡大している。この部に特定の構造は見られない。核膜の電子密度大な外側の層の外面には、直径 $100\sim 200\text{Å}$ の小顆粒が附着している。又不定の間隔において、核膜の電子密度大な内外の2層が互いに結合連続し、この部においては、核膜に相当する膜構造が欠除し、核質と細胞質とが直接している。この部を「核孔」(**nuclear pores**)と呼ぶ(写真3, 6)。

核質内には直径 $60\sim 100\text{Å}$ の小顆粒が、小塊状に集合体を作り、不均等に分散している。星状膠細胞の場合この顆粒が他種の膠細胞に比して著しく少ない。お

そらく **chromatin** の小顆粒であろう(写真2, 3, 6)。核小体に相当すると思われる部には、多数の直径 $100\sim 200\text{Å}$ の小顆粒が特に稠密に集合している。時に中央に明調な部の存することがある。核小体と他の核質の部との間に特別な限界構造はない。**chromatin** 小顆粒が屢々その表面に附着している。又核膜の内面には小顆粒が集族附着し、小顆粒が上記核孔の部を介して、核質から細胞質内に向つて連続してならんでいる。このような所見は、核内小顆粒特に核小体の小顆粒が、核から細胞質内に移行することを示すものである。

細胞質内の所々に散布されて、**mitochondria** が存在する(写真2, 3)。その超微構造は、各種外分泌細胞や神経細胞に見られる **mitochondria** のそれに全く一致する。即ち **mitochondria** は、厚さ約 $150\sim 180\text{Å}$ の所謂二重膜の構造をもつ限界膜に包まれている。限界膜は夫々約 50Å の厚さを示す電子密度大な2層と、その間に挟まれた密度小な1層、計3層からなる。外側の密度大な層は平滑な膜であるが、内側のものは **mitochondria** 内腔に同様に二重膜の構成を有する襞、即ち所謂「櫛状構造」(**crisetae mitochondriales**)を形成している。星状膠細胞の **mitochondria** の数は、他種の膠細胞のそれに比較して少い。

核の一侧の細胞質内に、核膜に接して少量の薄膜の小胞がある。その外面には小顆粒が存在しない。これは他種の細胞に見られる **Golgi** 薄膜に相当する。この薄膜は平滑で、表面に小顆粒を附さず、**endoplasmic reticulum** の薄膜系とは著しく異なる。星状膠細胞の **Golgi** 薄膜は極めて不著明である。

細胞質内に分散して、少数の小胞構造がある。この小胞構造は厚さ約 $60\sim 80\text{Å}$ の薄膜に囲まれ、内腔は電子密度小で、薄膜外面には直径約 $100\sim 200\text{Å}$ の小顆粒が附着し、所謂粗面を呈する(写真3, 6)。この構造は電子顕微鏡学において、一般に **endoplasmic reticulum** (形質内網)と呼ばれている超微構造に一致する。星状膠細胞の **endoplasmic reticulum** の特徴は、著しくその量少なく、断面で小円形乃至扁平小胞の形を示し、核膜外縁にはやや存するが、他の部では極めて少ない。又小胞薄膜間の細胞質 **matrix** 内の小顆粒も極めて少ない。核膜の外側の電子密度大な層が、細胞質内に膨隆し、**endoplasmic reticulum** 薄膜に連続している状が見られる。又核内の小顆粒が上記核孔を介して、**endoplasmic reticulum** 小顆粒に連続配置を示している。

星状膠細胞の細胞質は、核の近傍においてすら、**mitochondria**, **endoplasmic reticulum**, 細胞質内に

含まれる小顆粒等が極めて少なく、その結果細胞質の電子密度は極めて小で、このことが前述の様にこの種細胞同定の最も重要な特徴となつている。このことは OsO_4 固定によつて固定される protein 及び lipid が極めて少ないことを示すもので、核を離れ突起に移行するとこの傾向は益々大となり、星状膠細胞の突起は、著しく電子密度が小ではあるが、mitochondria を有し、これらの特徴によつて、他の細胞の突起と区分出来る (写真 1, 3, 4, 5, 8, 12)。

写真 1, 6 は、夫々廿日鼠大脳皮質及び脊髄灰白質内の、所謂 protoplasmic 型の星状膠細胞と考えられるものであるが、写真 6 は突起がその起部で奇妙な胞状を呈して分岐する状態を示している。写真 3 は脊髄灰白質と白質境界部の光顕にいう fibrous 型の星状膠細胞に相当する細胞を示すが、この場合枝は真直ぐに左上方に出ている。しかし右下方には胞状に分岐する枝が見られる。しかしいずれの細胞質内構造も全く同一で、細胞質の超微構造から見た場合、電顕的には 2 種の細胞を区分し得ない。又細胞質内には所謂神経膠繊維 (glial fibers) に相当する構造を見出し得ない。

星状膠細胞の細胞質の限界膜は、 $60\sim 80\text{\AA}$ の厚さの電子密度やや大なる薄膜で、この限界膜は星状膠細胞の突起の表面に延長している。

星状膠細胞の突起は前にちよつと触れたように、極めて電子密度が小で、僅かに少数の小顆粒と、少数ではあるが著明な内部構造を有する mitochondria によつて、その存在を確認出来る (写真 1, 4, 5, 10, 11, 12)。表面は $60\sim 80\text{\AA}$ の厚さを示す限界膜に限界されている。突起は毛細血管周囲に、特有な脈管周囲終足 (perivascular end-feet) を形成し、毛細血管の外面に附着し、これを囲む。血管に対する星状膠細胞の関連については後に述べる。その他星状膠細胞の突起は、神経細胞体の外面・稀突起細胞体の外面 (写真 1, 2, 4) ・稀突起細胞の突起 (写真 5) ・神経繊維 (写真 5, 11) ・小膠細胞体及びその突起 (写真 8) などの一部に達し、そこに接着している。但しこれらの突起は血管に達するものよりは小で、且つ少ない。

以上の様に星状膠細胞の細胞質及びその突起が電子密度小であることは、一見固定が悪い為の結果と判断され易い。しかし近傍の他種膠細胞や、神経細胞及び神経繊維は、良く固定され内部の諸構造が豊富に認められ、星状膠細胞自身の mitochondria や endoplasmic reticulum も亦その超微構造をよく示している。このことは星状膠細胞が、他種の細胞には豊富に存するこれらの細胞内構造物に元来乏しいことを示すもの

である。

3. 稀突起細胞

稀突起膠細胞の核は球状乃至楕球状で、核膜は所謂二重構造を呈し、電子密度大なる内外の 2 層と、その間に挟まれた密度小なる 1 層とからなり、内側の密度大なる層は平滑であるが、外側のもはや波状を呈する。核孔構造が存在し、核質内の小顆粒が、この部を介して、細胞質内の小顆粒に連続配置を示す。

核質内には直径 $60\sim 100\text{\AA}$ の小顆粒が、小塊状に集合体をつくり、不均等に分散している。このような chromatin 小顆粒の粗雑な配置は、星状膠細胞の場合によく似ているが、稀突起膠細胞の場合は、星状膠細胞の場合に比して、不均等な粗雑さの度が少なく、且つ chromatin 小顆粒の量も多い (写真 1, 2, 4)。核小体に相当すると思われる部には、多数の直径 $100\sim 200\text{\AA}$ の小顆粒が、明確な境界なく集合し、屢々同様の構造物が核膜内面に接着し、小顆粒が上記核孔の部を介して、細胞質内の小顆粒に連続配置を示している。

稀突起膠細胞の細胞質は灰白質においては、核周に限局し、核を囲む狭い環として見られ、少数の突起を周辺に出す。白質内の稀突起膠細胞の細胞質の周辺には多数の神経繊維が存し、稀突起膠細胞の限界膜はその表面を覆うが、神経繊維は膠細胞核に或いは近く或いは遠く位置する為、稀突起膠細胞の限界は凹凸区々で、細胞質は神経繊維間に拡がり、突起として遠隔の部位に達する (写真 4)。

細胞質内の所々に散布されて、可成り多数の mitochondria が存在する。mitochondria は厚さ約 $150\sim 180\text{\AA}$ の所謂二重膜の構造をもつ限界膜に包まれ、限界膜の内側の密度大なる層は星状膠細胞の場合におけると同様に、内部に櫛状構造を形成する。

細胞質内には可成り多量の endoplasmic reticulum がある。endoplasmic reticulum の薄膜小胞は、断面において扁平小胞状乃至細管状のものが多く、その外面及び間の細胞質 matrix 内には、 $100\sim 200\text{\AA}$ の直径の小顆粒が多数存し、小顆粒の核近傍に位置するのは、核孔の部で、核内の小顆粒に連続配置を示している (写真 4)。

核膜に近い一部に少量の Golgi 薄膜系を認める。以上のように稀突起膠細胞の細胞質及び核は、共に星状膠細胞のそれより電子密度が大で、一見小さな神経細胞と紛らわしい。しかし神経繊維が細胞質に存在せず、核内の chromatin 小顆粒の核質内分散の様子が両者において異なるので区分出来る。上記細胞質内に存した mitochondria 及び多数の小顆粒を伴う endo-

plasmic reticulum は、細胞質内から突起に及び、突起内部の電子密度も可成り大で、小さな mitochondria 小胞・小顆粒等が分散し、星状膠細胞の突起に比し著しく電子密度が大である。

突起の外表面には $60\sim 80\text{\AA}$ の厚さを示す限界膜が存在し、この限界膜は他種の細胞や突起の表面において、電子密度小な厚さ約 $100\sim 200\text{\AA}$ の層をへだてて接着している。稀突起細胞体から直接に連続した突起によって確かめたわけではないが、少なくとも神経細胞体・星状膠細胞体及びその突起・小膠細胞体及びその突起の外表面の一部に接して、稀突起膠細胞の断面と思われるものが存在する。しかし稀突起細胞の突起が最も密接な関連を示すのは神経繊維である。

既に述べたように、稀突起細胞の近傍に位置する神経繊維は、稀突起細胞の限界膜に接して存し、この際稀突起細胞の限界膜は神経繊維を包み、無髄繊維の場合には軸索膜に平行してこれと相対し、有髄繊維の場合にはその渦巻状の髓鞘板層膜に移行している。従つて有髄繊維の板層膜は稀突起細胞の限界膜が延長し、軸索を渦巻状に取り囲んだもので、断面においては明暗交互にならんだ薄膜の集積としてあらわれ、その周期は約 $80\sim 90\text{\AA}$ である。髓鞘の内側には1層の $80\sim 100\text{\AA}$ の軸索膜がある。軸索内部には、神経細繊維・mitochondria・細管状の endoplasmic reticulum が存し、その微細構造は既に Honjin (1955, 1957) が末梢神経において報告したものと同様である。稀突起膠細胞の突起は神経繊維の間を通り、周囲に分散するが、突起は神経繊維の外表面に達し、ここでもその限界膜が神経軸索を包み、有髄繊維では髓鞘板層膜の最外層につながり、これを渦状に囲んで髓鞘を形成している(写真4, 5)。

中枢神経内の有髄神経繊維は全く独立して存するものは少なく、多くは隣接するものが相接し、屢々その髓鞘板層膜が、その最外側で互いに相移行している。即ち数十本の有髄繊維の髓鞘が共通の稀突起膠細胞又はその突起の限界膜とつながっている。有髄繊維が多数束をなして走る白質においては、稀突起膠細胞の突起は神経繊維間に挟まれた小さな不整形断面として認められる。無論神経繊維間には、星状膠細胞又は小膠細胞の突起も存し、密接な関連を示す稀突起膠細胞の突起と神経繊維の間の随所に進入している(写真5)。

4. 小膠細胞

小膠細胞の核は前述の2種の膠細胞に比して著しく異つた微細構造を呈する。即ち核の輪廓が球形を示さず、屢々鋭い凹凸を示し、核膜は所謂二重構造を呈し、電子密度大な内外の2層と、その間に挟まれた

密度小な層とからなる(写真9)。屢々外側の密度大な層は細胞質内に膨隆し、後に述べる endoplasmic reticulum 薄膜系に連続している。斯る場合密度小な層は著しく拡大し、endoplasmic reticulum 小胞の内腔と連続している。核膜の電子密度大な内外の2層が互いに連続結合し、この部に核孔を形成している。

核質内には直径 $60\sim 100\text{\AA}$ の小顆粒が密に分散している。大きな核小体が見られ、この部には径約 $100\sim 200\text{\AA}$ の小顆粒が、多数集簇している。核小体と同様な小顆粒の集簇が、核膜内面の所々に接着し、屢々核孔を介して細胞質内の小顆粒につらなっている。小膠細胞の核は極めて chromatin 小顆粒に豊み、核小体も亦大且つ明瞭である。従つて星状並びに稀突起膠細胞とは明確にこれを区分し得る。

小膠細胞の細胞質は極めて小顆粒に富み、為にその電子密度は甚だしく大で、核内物質の電子密度大な為と相まつて、電顕像において核膜の存在が不明瞭となることすらある(写真7)。細胞体及びその突起の表面は鋭い凹凸を示し、他種細胞との区分は極めて容易である。

細胞質内には薄膜に囲まれた複雑に入り組んだ endoplasmic reticulum が存在する(写真8, 9)。

薄膜の形は小型のものは少なく、扁平胞状のものから極めて大きく細胞質内に平行して広がるものまで種々で、細胞質内に充満している。薄膜の外表面には直径約 $100\sim 200\text{\AA}$ の小顆粒が附着し、薄膜間の細胞質 matrix 内にもこれと同一の細顆粒が充満している。小顆粒は屢々数個集まり、rosette を形成している。

又小膠細胞の細胞質内には、小顆粒を有しない平滑な Golgi 薄膜及びこれに囲まれた所謂 Golgi 胞の集簇が見られる(写真8)。小膠細胞の Golgi 体は星状並びに稀突起膠細胞のそれに比して大きい。

その他細胞質内には、endoplasmic reticulum の間に、mitochondria が存する。その微細構造は、二重膜の構造を有する限界膜と、内部に形成される櫛状構造を示している。櫛状構造は比較的疎であるが、mitochondria は可成り多い。

以上のような細胞質内の超微細構造は、小膠細胞の突起の内部に迄及び、その大な電子密度は突起の末端に迄及んでいる。為に小膠細胞の突起はその末梢部の切片でも容易に他と区分出来る。

小膠細胞の外表面は厚さ約 100\AA の可成り電子密度の大な薄膜によつて限界されている。

小膠細胞及びその突起は屢々星状膠細胞の突起によつてつまれている。無論稀突起膠細胞の突起と思われるものに接する部もある。

小膠細胞の突起は上記種々の細胞及び突起の間に位置している。

5. 神経細胞及び神経繊維

神経細胞はその種類及び存在部位によつて可成りの相異があり、且つ本論文の主題からはなれるので、簡単にその要点について記す。微細構造は Palay & Palade (1955), Honjin (1956) の報告に略々一致する。即ち核膜は所謂二重構造を示し、内外の電子密度大な2層と、その間にはさまれた密度小な層とからなり、前者は所々で結合移行し、その部に「核孔」(nuclear pores)が見られる。核質内には直径60~100 Å の chromatin 小顆粒が数個相集簇しつつも可成り均等に細胞質内に分散している。核小体の部には100~200 Å の直径の小顆粒が集簇し、屢々同様な小顆粒の集合物が核膜内面に接着している。

神経細胞の細胞質内には、mitochondria が多数存在し、平滑な二重構造の限界膜と内部の櫛状構造を示す。核周の細胞質内には平滑な Golgi 薄膜とこれに囲まれた Golgi 胞の集積が存している。Nissl 小体部に一致して、平行した薄膜に囲まれた扁平泡状乃至小泡状の endoplasmic reticulum が多数存在し、この部の細胞質 matrix には小顆粒が集簇している。その他細胞質内には径約90~120 Å の神経繊維が種々の方向に走っている。神経細胞は原則的には以上のような構造を示すが、その個々については細胞の種類によつて可成りな相異が見られる。

灰白質の電顕像には、上記各種細胞及びその突起の他に、神経細胞の樹枝状突起、神経突起及びその部に終末する神経繊維の終末である、synapse 部が存在する。樹枝状突起は厚さ約80~100 Å の限界膜に囲まれ、内部には神経細繊維・endoplasmic reticulum・mitochondria 等が存する。神経突起はこれを確実に同定し得なかつたが、髄質内の無髄繊維と同様な構造を有するものの断面が見られるが、これがそれに相当するものと判断される。又 synapse の部と思われるものの内部には、直径100~400 Å の多数の小 vesicles が多数集つているのが見られた。有髄及び無髄神経の構造については、既に稀突起細胞の項で触れたので、ここに再記しないが、有髄繊維の髄鞘は渦巻状に軸索膜を取巻く薄膜からなり、相隣る繊維の髄鞘が相接して屢々その薄膜が互いに移行し、稀突起細胞又はその突起の限界膜に連続している像に接した。

6. 中枢神経系内の血管

a 毛細血管

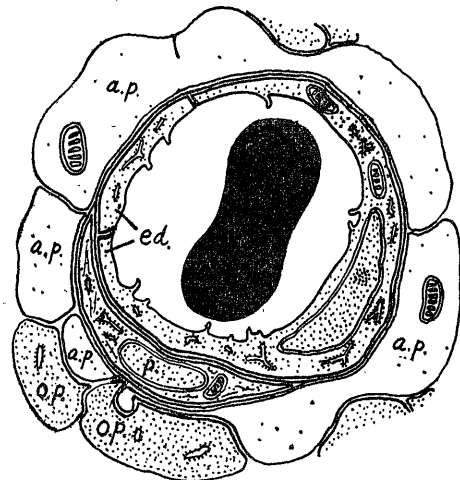
中枢神経系内の毛細血管は、内被細胞・pericyte 及び基底膜からなる。その中で内被細胞と基底膜は、毛

細血管のあらゆる部分に恒常に存在するが、pericyte は毛細血管の全域にわたつて存在するものではなく、所々で内被細胞と基底膜の間に位置する(写真10, 11, 12)。

内被細胞は可成り薄い層になつてはいるが、毛細血管内腔を完全に覆い、生体の他の部の毛細血管に見られるような窓状の内被孔は見られない。内被細胞の限界膜は厚さ約100 Å の電子密度やや大な層で、全細胞の表面を覆う。毛細血管内腔に屢々小突起を出す、但しその数は少ない。細胞質内には所々に mitochondria があり、平滑な二重構造の限界膜と、内部の櫛状構造を示す。mitochondria は比較的数が少なく、細胞質の多くの部分で見られない。又細胞質には多数の小顆粒及び少数の薄膜小胞からなる endoplasmic reticulum が存在する。核の内部には直径100~300 Å の小顆粒が密に分散し、特に核膜の内面には多数の小顆粒が集簇し、電子密度大な層を形成している。核膜は所謂二重構造を示すが、内外の電子密度大な層は相接近した位置に配列し、両層間の密度小な層は極めて薄い。相隣接する内被細胞相互は、僅かに互いに重なりあい、この部の相接する細胞限界膜はやや肥厚し、上皮細胞電顕所見の接合堤部の所見を思わせる。

基底膜は高分解能の電顕をもつてしても、均質な薄層で、部位によつて可成り厚さが異り、100~600 Å

附 図 1



附 図 説 明

附図1 中枢神経組織内の毛細血管及びこれを取巻く膠細胞脈管周囲終足の断面模式図：

a. p., 星状膠細胞脈管周囲終足； ed., 内被細胞； o. p., 稀突起細胞の突起； p., pericyte, 内被細胞と膠細胞突起又は pericyte の間には一層の基底膜がある。

を示す。内被細胞の層とは約 100 \AA の電子密度小な層を以てへだてられ、同様な層は後述の毛細血管周囲と各種膠細胞突起の限界膜との間にも存在する。

pericyte は基底膜と内被細胞の間の所々に存し、その細胞質内には mitochondria・endoplasmic reticulum の他に細繊維が認められる。核質は内被細胞に比して chromatin 小顆粒が少なく、全体としてやや電子密度が小である。pericyte と内被細胞との間にも共通の基底膜が存在する。従つて pericyte はその周囲を完全に基底膜につつまれているわけである。

毛細血管の周囲は、完全に神経膠細胞の突起によつて覆われている。その最も著明なものは星状膠細胞の突起である。即ち星状膠細胞の突起、脈管周囲終足 (perivascular end-feet) として、毛細血管外面の大部分を覆う (写真 10, 11, 12)。星状膠細胞の突起の内部は電子密度小で、幸運な場合にはその核を含む細胞体の部から延長しているのを同一視野の下で見ることが出来る (写真 11)。星状膠細胞の脈管周囲終足の内部には少数の小顆粒と mitochondria が認められる (写真 12)。かかる突起は太さが色々で、毛細血管壁の一部を覆う。種々の方向から来た突起が相重なることはない。結果として毛細血管は電子密度小な星状膠細胞突起の中に浮き出て見える。星状膠細胞の突起の表面には、 $60 \sim 80 \text{ \AA}$ の限界膜があり、これを毛細血管基底膜との間に約 100 \AA の電子密度小な層がある。又星状膠細胞の突起の外側を囲む種々の neuropile との間にも同様な層が存在する。

毛細血管周囲の神経膠細胞突起からなる鞘は、星状膠細胞突起のみからなる単一のものではなく、他種の膠細胞の突起もこれに関与する。稀突起膠細胞の突起も毛細管周囲に達し、上記の鞘の構成に関与する。しかし写真 10 に示されている様に極く僅かの範囲で毛細血管基底膜に近接するにすぎない。小膠細胞の突起も亦毛細血管壁の近くに達し、屢々これに接着している。毛細血管の横断面における上記の関係を第 1 図に模式的に示す。

b 動脈及び静脈

小動脈及び小静脈の構造は、生体の他の部の小動静脈のそれに全く一致する。内被細胞・基底膜・平滑筋細胞の微細構造は、他部に報告されたものに一致する。脳質と脈管間に存すると従来考えられた脈管周囲腔 (perivascular space) が何処迄存在するかは、重要な問題である。著者の見たところ、平滑筋細胞を 1~2 層有する末梢の小動静脈では、その周囲に脈管周囲腔又は軟膜由来の結合組織を見出し得なかつた。この様な腔が見られるのは可成り大きな脈管の周囲に

限られている。小動静脈周囲には毛細管におけると同様、星状膠細胞の突起が、その大部分の表面を覆っている。

総括及び考按

緒言において簡単にふれたように、中枢神経内の神経膠細胞の形態に関しては、過去に各種の方法による検索が報告されている。そしてその多くは膠細胞の一般の形態を光顕下に可視的ならしめることにその主たる努力がはらわれ、輝やかしい多くの結果がもたらされた。しかしこれらの検索方法は膠細胞の微細構造を破壊する傾向が強く、特に銀法によつて鍍銀される場合人工的変形変化が著明にあらわれ、膠細胞に関する我々の知見に誤を導入したと考えられる点が少なくない。

電顕の発展によつて、この方面も電顕検索の対象としてとりあげられたが、研究初期においては、固定法及び薄切法の不備の為、今日から見ると、各研究者は神経組織を良く保持することに苦しんだようで、電顕の分解能の水準で相当人工的变化を受けたと思われる像しか得られなかつたことは、当時として止むを得なかつたと考えられる (Pease & Baker, 1951; Beams, van Breemen, Newfang, & Evans, 1952; Hartmann 1952, 1953, 1954, 1955)。

しかし固定法の改良と、電顕分解能の増進により、神経膠細胞の微細構造に関して、van Breemen (1954) Farquhar (1955) Luse (1955, 1956 a, 1956 b) Maynard & Pease (1955) Hartmann (1956) 本陣 (1957) Schultz, Maynard & Pease (1957) Maynard, Schultz & Pease (1957) 本陣 & 西 (1958) 等は電顕検索の結果を報告している。しかし神経膠細胞の電顕像をめぐつて、従来光顕所見にいう 3 種の膠細胞と、電顕像に見る細胞の同定に関して大きな見解の相異があり、1956 年米国 Bethesda に開かれた神経膠細胞生物学討議会においても、Hartmann (1956) と Dempsey & Luse の両氏の間には星状膠細胞と稀突起膠細胞の同定に関して、全く相反する見解が述べられている。

鍍銀又は鍍金標本の光顕所見は、神経膠細胞が大小太細様々の多数の突起を出し、これらが、密に白質及び灰白質内で絡まつて存することを示すが、このような所見から Golgi 及びその門下等は早くから膠細胞の網状構築説をとえ、一部の人は (Bauer, 1951 等), Held (1909) がいう a glia syncytium の存在を支持し更にこれと neuron 間の結合の存在を信じている。しかし Penfield (1932 a), Glees (1955) 等は発生的並びに光顕組織所見から強くこれに反対してい

る。著者の電顕像では、3種の神経膠細胞が、夫々特有な核質及び細胞質内の超微構造を有し、その突起も亦夫々その特質を保有し、neuronや脈管に対して特有な関連を示している。この事実は少なくとも3種の膠細胞がその突起によつて互いに結合してa glia syncytiumを形成するとは考えられないことを示すものである。

従来光顕検索で報告された3種の神経膠細胞と、電顕像に現われる3種の膠細胞との同定は後にして、先ず膠細胞内の微細構造について論ずる。Callan & Tomlin (1950)が両棲類卵細胞について、その核膜が二重構造を有し、所々で核膜の内外2層の電子密度大な層が結合移行し、その部に核孔が存在することを報告して以後、種々の動物の種々の細胞についてこの構造が見出され、特にAfzelius (1955)は卵細胞について詳細な報告をしている。

しかしながら神経膠細胞の核膜の微細構造については現在迄詳細な報告がない。著者の検索は、神経膠細胞の核膜が2重構造を有し、所々に核孔を有することを初めて明らかにした。このような核膜の二重構造と核孔構造は星状膠細胞の場合、核質及び細胞質内の電子密度大な物質が少ない為、特に著明に見られたが、稀突起細胞にも可成り著明であり、小膠細胞ではやや不著明であった。

核質の小顆粒は所謂chromatinの小顆粒であり、電顕像では各膠細胞夫々特有な分散像を示す。核小体もこれより大な小顆粒からなり、屢々、核膜内面に接着し、前記の核孔部を介して細胞質内のendoplasmic reticulum部その他の細胞質内に存する小顆粒に連続配置を示している。一般に核小体内にはRNA-proteinが含まれることは古くから知られているところで、Caspersson (1950)によると、大量のRNA-proteinを含む核小体の物質が、核膜を通り細胞質に移行し細胞質内蛋白の合成に関与するという。このことを想起する時、著者の所見は膠細胞のmetabolismを考察する際示唆に富むと思われる。しかも核質内の小顆粒の量が、3種の細胞によつて明らかに相異を示すことは、細胞機能を考慮するに当つて重要な意味がある。

膠細胞の細胞質には古くからgliosomesなる小顆粒乃至糸状物質の存在が報告されている(Held, 1909; Fieandt, 1910; Ramón y Cajal, 1913; Del Rio-Hortega, 1916; Nageotte, 1929)。Nageotte (1929)はgliosomesがmitochondriaに相当するものであると述べている。Penfield (1932)はmitochondriaは星状並びに稀突起膠細胞のみに存し、小膠細胞には存在しないと述べている。

著者の電顕所見は、3種の膠細胞のいずれにも、mitochondriaの存在を確認した。この所見はLuse (1956 b) Hartmann (1956 a) Schultz, Maynard & Pease (1957) 本陣 & 西 (1958)の所見に一致する。膠細胞内のmitochondriaの超微構造は、Palade (1952)やHonjin (1956, 1957 b)が膵腺細胞や神経細胞のmitochondriaに見出した構造特徴に一致する。

神経膠細胞一般に、特に小膠細胞の細胞質内に、平滑な薄膜の小胞の集簇したGolgi体が存したが、この超微構造は、Dalton & Felix (1953, 1954) Honjin (1956)等が精巢上皮及び神経細胞において同定した古典的Golgi体の超微構造に原則として一致する。

神経膠細胞の細胞質内に存する。薄膜の胞状構造と小顆粒は、各種細胞の電顕検索において細胞質内に見出され、cytoplasmic lamellae, filament torsadées, endoplasmic reticulum, cytoplasmic double membrane, ergastoplasmic sac等と呼ばれるものに原則的に一致する。(Honjin 1956 参照、本論文においてはendoplasmic reticulumと呼ぶことにした)。この構造に見られる小顆粒は、Palade (1955 a, 1955 b) Palade & Siekevitz (1956 a, 1956 b)等電顕的並びに化学的検索により、RNA-proteinからなり、細胞の蛋白の合成に重要な役割をなすことが指摘されている。

既に述べたように核膜の外側の電子密度大な層が細胞質内に齧入し、endoplasmic reticulumに連続する像にしばしば接するが、このような所見は、膠細胞細胞質内に広く分布するendoplasmic reticulum 薄膜系が、核膜と密接な関係あることを示すもので、更に上述のようにこの部に存する小顆粒が核孔を介して核内の核小体小顆粒に連続配置を示すことは、Caspersson (1950)が憶説的に示した核内核外のRNA-proteinの代謝、更には細胞内蛋白合成機転が、上記の超微構造部においてなされることを示すものである。既にSjöstrand & Hanzon (1954) Palade (1955 b) Palay & Palade (1955) Honjin (1956)等によつて、endoplasmic reticulum部に存する小顆粒が、細胞質の所謂塩基好物質の存在部位、即ち膵腺細胞の細胞質や神経細胞Nissl小体部位に限局して多く存することが指摘されているが、各種神経膠細胞に見られるendoplasmic reticulum特にその部の小顆粒の量が、実験所見の項に記したように3種細胞間に著しい差を示すことは、細胞の代謝を考察する上に重要であるのみならず、古典的3種膠細胞とこれらを同定する上に重要な手掛りの一つとなるであろう。即ち著者が星状膠細胞

胞とした細胞においては **endoplasmic reticulum** 及び小顆粒が極めて少なく、小膠細胞においては極めて大量で、本陣 (1957 c) が脾臓細胞細胞質に示したものとよく似ている。著者が稀突起膠細胞に該当すると考えた細胞は、星状膠細胞と小膠細胞の略々中間を示している。古く del Rio-Hortega (1916) Penfield (1932 b) が述べているように、光顕に云う星状膠細胞はその胞体内に **acid fuchsin** によく染まる顆粒を有し、その後の光顕検索は一律に星状膠細胞の細胞質が塩基性色素に染まらぬことを示している。この所見は著者の電顕所見に、星状膠細胞に相当すると考えられる細胞内に塩基好 RNA-protein を含む **endoplasmic reticulum** の小顆粒が少ないこととよく一致する。しかもこの種細胞の突起は、無論 neuron や他種膠細胞に突起を送るが、最も大且つ多数の突起を脈管周囲に送っている。著者はこれ等の所見に基き、この種の細胞体の電子密度小な細胞を星状膠細胞として同定した。

星状膠細胞は、過去の光顕検索に基いて (Penfield, 1932 a, 1932 b; Glees, 1955), **protoplasmic** 星状膠細胞と、**fibrous** 星状膠細胞の2種に区分され、後者は更に長突起細胞と短突起細胞の2型に区分されている。しかし光顕によつても、**protoplasmic** と **fibrous** の区分は必ずしも明確ではないようで、Glees (1955) も述べているように、この間に種々の移行型が存在し、その突起の形や終末する部位に著明な差を見出し難いようである。著者の電顕検索においても、中枢神経の種々の部位で、可成り多数の星状膠細胞を検したが、両種細胞を区分するに足る所見を得なかつた。後に今一度詳しく触れるが、光顕所見においては、星状膠細胞内又は外部に、所謂神経膠繊維と呼ばれる纖維構造の存在が報告せられているが、著者の電顕所見では、光顕の分解能で見得る大きさの如何なる纖維構造物も、見出し得なかつた。星状膠細胞の核質は **chromatin** 小顆粒に乏しく、小顆粒が小塊に集合する傾向を示し、細胞質及びその突起も亦極めて細胞質内微細構造が少なく、全体として **watery** な感を懐かしめる。この様な所見が、**OsO₄** 固定による人工的結果ではなかろうかとの疑問は、誰も想起するところであろう。しかし中性 **OsO₄** によつて星状膠細胞の内部超微構造が可成り良く固定保持されていることは、星状膠細胞のすぐ近傍に位置する他種の膠細胞や neuron が良く固定されていることを見ても容易に理解し得る。星状膠細胞のみが破壊されるとは考え難い。しかも星状膠細胞内の **mitochondria** は、他種細胞内に見られるその超微構造特徴をよく示している。このことはこの種細胞のみが破壊拡大して電子密度小

な結果を招来したものではないことを示している。星状膠細胞の細胞質及び突起の内部が電子密度小な事実は、この細胞が neuron と毛細血管の間に位置し、新陳代謝に重要な役割をするという仮説に決して不利な事実を示すものではない。人も知るように **OsO₄** は極めて良い **protein** 及び **lipid** の固定剤である。しかし細胞内に存する総ての物質を **insoluble** に保持するわけではない。多くの各種含水炭素は、一部の **lipid**・単純塩類・水などと共に固定後の処置時に失われることも当然予期せねばならないであろう。

著者の所見によると星状膠細胞の突起は既に述べたように主として脈管に走るが、このほか神経細胞・神経繊維・他種の膠細胞の表面にも達している。この所見は古く Romón y Cajal (Glees, 1955 の引用による) によつて記述された見解を明瞭に確証したものである。

電顕の進歩と共に早く中枢神経膠組織について検索し、Luse (1955, 1956 a, 1956 b) Dempsey & Luse (1956) 等は神経膠細胞の電顕像について報告している。彼等の報告によると稀突起膠細胞が密度小な細胞質を有し、星状膠細胞が密度大な細胞質を示すという。彼等は星状膠細胞の特徴としてその他に、細繊維や **folded membranes** の存在を記しているが、著者の所見と比べて、星状及び稀突起膠細胞に関する限り全く逆の関係にある。彼等の電顕写真を見ると、彼等が星状膠細胞としているものは著者の稀突起細胞に他ならない。彼等がこのような結論に達した根拠をしらべたが特別な理由は無いように思われる。しかも Luse (1956 b) は固定液として **dichromate** を含む固定液を使用しているので、種々の組織破壊がおこつていと考えねばならない。又同様に Palay (1956) がその報告の写真11に示した星状膠細胞も、病的なものであるから、これから正常像を判断することは俄に賛成し難い。稀突起細胞の光顕所見に関しては過去に多数の報告があるが、その多くは該細胞の全体像、即ち突起の分布、又は中枢神経各部の分散差を追うに急で、その細胞内構造に関する記述は少なく、僅かに前に記した様な **gliosomes** その他二三の染色顆粒体に関するものがあるにすぎない。著者の電顕所見は Schultz, Maynard & Pease (1957) 本陣 & 西 (1958) の所見に一致する。本陣 (1959) は蛙で稀突起細胞及びその突起の限界膜が、有髄纖維髓鞘板層膜に連続することを報告したが、著者は今回廿日鼠で、同様に稀突起膠細胞及びその突起の限界膜が髓鞘板層膜の最外層に連続し、数十本の有髄纖維髓鞘膜が連続していることを確認した。中枢神経内の有髄纖維の髓鞘は、末梢のそ

れによく似て渦巻状に軸索を取り巻く薄膜よりなるが、末梢では既に Honjin (1955, 1957 a), Honjin, Nakamura & Imura (1959) が明らかにしたように、一本の有髓繊維が1個の Schwann 細胞単位に包まれ、髄鞘薄膜は軸索を何度も渦巻状に包んだ後 Schwann 氏細胞膜に連続するに反し、中枢神経内では数十本のものが相接して、その髄鞘薄膜が連続し、これが稀突起細胞及びその突起の限界膜に連続している。しかもこれ等の間には、星状膠細胞や小膠細胞の突起が介在し、末梢神経に見られるような個々の神経繊維間の所謂組織腔が存在せず、互いに相密接している。Luse (1956 c) は生後間もない廿日鼠及び鼠の脊髄について myelination を研究し、髄鞘板層膜が神経膠細胞特に稀突起膠細胞の突起の plasma membranes から形成されるのを見ている。この所見は著者の所見に大きな支持を与えるものである。著者及び本陣及び西 (1959), Luse (1956 c) 等の所見は Del Rio-Hortega 以来主張せられた稀突起膠細胞が髄鞘形成に主役を演ずるとの説 (Penfield 1932, a, b, Glees 1955) に有力な根拠を与え、論争に終止符をうつたものと思う。

稀突起細胞の突起は又脳内の脈管の近傍にも達する。しかし毛細血管基底膜に直接する部は極めて小範囲に限られ大部分の部は星状膠細胞の突起を介して毛細血管の glia 鞘に参加する。このことは稀突起細胞の突起が脈管に達するか否かをめぐる古い Schaltenbrand & Bailey (1928) と Penfield (1932) の論争が、実は光顕の分解能では決し得なかつた問題であることを示すと共に、これに結論を与えたものである。

小膠細胞の光顕電顕所見の同定は、幸に Luse (1956 b), Hartmann (1956 b) Schultz, Maynard & Pease (1957) 本陣 & 西 (1958) 等の結果と著者の今回の所見とは一致しているかに思われる。小膠細胞の特徴はその細胞質が endoplasmic reticulum に富み、小顆粒が甚だ多いこと。この所見は一般の結合組織によく似ている。核質細胞質共に電子密度が大なる為その区分に困難を覚える場合すらも見られる。かかる小顆粒がすべて RNA-protein を含む顆粒であるか否かは尚疑義があるが、かかる所見は、前世紀末より有力となつた Robertson, Campobiano, Del Rio-Hortega 以来小膠細胞中胚葉由来説 (Glees, 1955 による) に、細胞内微細構造の観点から有力な根拠を与えたものと思考される。

以上のように中枢神経内においては、各種の細胞及びその突起が密に絡まりあつていることが中性 OsO₄ 固定材料の電顕像に示されるが、このような所見は従来の細胞学的並びに神経学的光顕検索に基いて想像せ

られた構造とは著しく異なつている。即ち著者の電顕検索の示すところは、中枢神経系内には各種の多数の生きた細胞又はその突起が充満し、その間に細胞間腔と称すべき腔が存在しないことを示している。このような事実は Dempsey & Wislocki (1955) によつて指摘せられたところで、過去における光顕検索のための神経細胞学的研究に使用された方法は、しばしば組織を破壊し、不幸にも著明な組織の収縮をひきおこし、為に生きた正常な状態では存在しなかつた組織間隙を細胞間に形成したものと考えられる。このことは我々が日常 formalin 固定脳標本においてその著明なものに屢々遭遇することからも容易に推察し得る。

古くから中枢神経系内には神経膠繊維の存在が報告されている。しかしその存在部位に関しては諸家の所見は必ずしも一致していなかつた。Weigert (1895) は神経膠繊維が、膠細胞の外に存在するとし、Golgi (1894) は各種細胞間の細胞内物質が細い繊維からなり、一つの syncytium を形成すると考えている。これに反し Ramón y Cajal (1911) 及びその門下は、神経膠繊維は膠細胞細胞質の延長であるとし、これと相前後して Held (1909) も亦、神経膠繊維が膠細胞の突起の延長で、これによつて作られる網の中に神経物質が吊されて存すると述べている。これら両説には共に支持者があつたが、最近 Andre & Ashworth (1944) は、一部の神経膠繊維が border fibres の形で星状膠細胞の細胞質の表面に存し、他は全く細胞から独立して存在するとの折衷説を提出している。電顕検索に基き Palay (1956) は星状膠細胞の細胞質の突起が、光顕検索に見られる所謂神経膠繊維を形成し、膠繊維は細胞外には存せず、cytoplasmic なものであると報告している。著者をしていわしむるならば、Palay の所見は極めて疑わしく、その材料が病的な組織傷害を加えたものであるもので、neuron 性の新生繊維構造物との混同ではなからうかと推察する。

著者の所見においては、光顕所見にいう神経膠繊維に相当する太さの繊維構造は、神経膠細胞の内部・外部・表面の何処においても見出し得なかつた。少なくとも正常な中枢神経系に関する限り、所謂神経膠繊維は存在せず、光顕検索に見られる膠繊維は、固定染色に際して適度に破壊された膠細胞及びその突起内の物質に、鍍銀に際して沈着した銀又は色素染色の際の色素の吸着によつて影像として示されるものであろう。

中枢神経系の脈管は、生体の他の部の脈管に見られぬ特異な生理学的特性を有することで注目を浴びている。即ち各種物質・化学薬物・色素などの通過性が、著しい特異性を示し、総括的に血脳関門 (blood-brain

barrier) と呼ばれているものの脈管部を構成するわけである。血脳関門は今日多数の研究者の注目を浴びている問題であり、光顕による多数の研究がなされたにもかかわらず、従来の組織固定法の微細構造への破壊作用と光顕分解能の限界に禍されて、血脳関門の局所の微細構造は明確にこれを把握することが出来なかつた。従来の中枢神経の光顕検索において、一部の研究者は脈管周囲に種々の形の腔 (spaces) が存するとし、生理学的見地から、この腔の生理学的意義について多数の憶説が述べられて来た。しかし既に述べたように毛細血管及び小動静脈に関する限り、His 及び Held の意味における脈管周囲の腔は存在しない。毛細血管の外面は、その大部分を星状膠細胞の突起によつて緊密に取囲まれ、一部が稀突起細胞又は小膠細胞の突起によつて覆われ、毛細血管基底膜とこれら膠細胞の突起間には、僅かに約 $100\sim 200\text{Å}$ の電子密度小な層が見られるにすぎない。従つて、前に述べたように neuron と各種膠細胞又はその突起間に細胞間の腔が存在しないと同様、脈管もこれら膠細胞に密接して囲まれ、神経細胞と毛細血管間に所謂脳脊髄液の存すべき腔は全く存在しないわけである。著者の所見は最近の Maynard, Schultz & Pease (1957), Luse (1956 b) 本陣 & 西 (1958) の所見に略々一致する。毛細血管の外面を主として取囲む星状膠細胞の突起は、極めて電子密度小で、少なくとも protein 成分を含むことに甚だ乏しい。しかもその大きさは毛細管の大きさに比して可成りな量に達する。このことが過去の多数の研究者をして、脈管周囲又は細胞間の腔と誤認せしめたものであろう。星状膠細胞の突起の限界膜は極めて菲薄であり、到底光顕によつてその存在を確認することは困難であり、又従つて容易に破壊され、突起の内部が拡大する可能性が大で、これを毛細血管周囲腔と見誤られたものである。その意味において毛細血管周囲の腔を否定した Patek (1944) 及び Kuhlenbeck (1951) の光顕検索に基づく結論は正しい予見に富んでいたと言わねばならない。脳の外面から大血管が深部に入るに当り、おそらく軟膜組織を含む腔、即ち所謂 Virchow-Robin 氏腔と呼べるべき腔が存在するとしても、少なくとも毛細血管及び小動静脈の周囲にはかかる腔の延長は存在せず、これ等の周囲には軟脳膜結合組織は認められない。

毛細血管の構造に関しては、Palade (1953) 以来生体各所の毛細血管について多数の電顕所見が公表されている。中枢神経内血管に関しても Maynard, Schultz & Pease (1957) の報告がある。

内被細胞内微細構造はこれ等の研究者の所見に全く

一致する。しかし、Pease (1955) が腎皮質毛細管において、本陣 & 大和 (1958) が脳室脈絡叢内毛細血管に認めたような内被細胞の有窓構造は、中枢神経内の毛細血管には認められなかつた。van Breemen & Clements (1955) は AgNO_3 水溶液を飲ませた動物について、銀の中枢神経内の沈着部位の分布を検し、神経膠細胞の細胞膜に銀の沈着を見、この部が血脳関門の部位であると述べている。著者の所見では毛細血管の基底膜が連続構造を有することは問題がないが、中枢神経内の毛細血管の基底膜はたしかに薄い位置と構造そのものは生体他の部のものとの間に特殊相異を見出し難かつた。寧ろこの部毛細管の特徴はその外面に結合組織を伴う組織腔がなく、これを直接囲んで星状膠細胞の突起が存する点にあるわけで、星状膠細胞が毛細血管と neuron 間に位置して、neuron の代謝に関与していると考えらるべきであろう。血脳関門を論ずる多くの人々は、若し関門がないならば脈管の外に特定の細胞外組織間隙が存在し、若しこの部に関門がないとこれが血漿と平衡状態になるという仮定に立つて、血脳関門の存在を主張しているのではなからうか。しかし事実はかかる仮定は誤りであり、組織間隙は存在しない。この意味で Maynard, Schultz & Pease (1957) 等が血脳関門が一種の illusion であるとしたのも一応うなづけるところである。電顕所見から著者が強く指摘したいことは、中枢神経毛細管の周囲に直ちに接するものは単なる細胞間の組織腔ではなく、mitochondria を含む生きた星状膠細胞の突起であることで、星状膠細胞及びその突起にこそ中枢神経内脈管の示す特性を求むべきであろう。換言せば各種イオン・有機物質・protein・色素等の neuron 内への侵入が起る前に、これらは先ず星状膠細胞の細胞質内に入らねばならない。これは正に星状膠細胞の示す permeability に他ならない。その意味において血脳関門が存在するとせば、それは星状膠細胞の示す物理化学的性質に他ならないであろう。

結 論

廿日鼠大腦・小脳・脊髄の超薄切片を電子顕微鏡によつて検し、次の結果を得た。

1. 中枢神経組織においては、神経細胞及びその突起・大小の有髄及び無髄繊維・各種の神経膠細胞及びその突起などが複雑に入り組み、これらの間に毛細血管が存在するが、以上の構成要素は極めて互いに密接して存し、相互間には僅かに約 $100\sim 200\text{Å}$ の電子密度小な層があるのみで、従来の可視光顕微鏡によつて存するとせられた、細胞又は突起相互間の細胞外腔は

存在しない。

2. 軟膜由来の結合組織及びこれに伴う所謂組織間の腔は、大血管の周囲に見られる脈管周囲腔を除き、中枢神経組織内には存在しない。毛細血管及び細い動脈の周囲には、所謂脈管周囲腔はなく、膠細胞の突起が密にこれを取囲み密接している。

3. 星状膠細胞の細胞質は電子密度が極めて小で、*endoplasmic reticulum* の小胞及び小顆粒は非常に少なく、*crisae* 構造を示す *mitochondria* と少量の *Golgi* 薄膜からなる *Golgi* 体を有する。星状膠細胞の突起も電子密度が小で、内に *mitochondria* 及び極めて少数の小顆粒を含み、屢々毛細血管の外面に密着して脈管周囲終足を形成している。突起はその他神経細胞・神経繊維・他種の膠細胞及びその突起の外面にも達している。核内の *chromatin* 小顆粒は少なく、粗大な塊状を示す。核膜は二重構造を示し、所々に核孔構造があり、この部では核質内の小顆粒が細胞質内に連続配置を示す。

4. 稀突起膠細胞の細胞質には、星状膠細胞のそれより多量の *endoplasmic reticulum* が存し、小顆粒も可成りに存し、電子密度も可成り大である。*mitochondria* 及び小さな *Golgi* 体も認められる。突起は主として神経繊維に達し、その限界膜が髄鞘板層薄膜に連続している。尚一部の突起は神経細胞及び毛細血管にも達する。核内の *chromatin* 小顆粒はやや多く、多少小塊をなすが比較的核質内に一様に分散している。核膜は二重構造を有し、核孔構造も存在する。

5. 小膠細胞は、核質・細胞質共に極めて電子密度大で、核質内には多量の *chromatin* 小顆粒が充満し、小顆粒からなる核小体も亦著明である。細胞質内には *endoplasmic reticulum* が極めて大量に存し、小顆粒も亦極めて多い。*crisae* 構造の著明な *mitochondria* 及び比較的大きな *Golgi* 薄膜の集積が存する。突起は鋭い屈曲を示す特有な限界面を示し、各種細胞及びその突起の間に位置する。突起も亦電子密度が極めて大である。

6. 中枢神経系内では多数の有髄繊維が互いに隣りあつたものが接着して存し、髄鞘薄膜は個々の軸索を渦巻状に取り巻いた後、屢々移行し、稀突起膠細胞又はその突起の限界膜に連続している。これらの間の所々に星状膠細胞の突起や小膠細胞の突起が存する。

7. 各種膠細胞の細胞質及び突起の内部又は表面に、所謂神経膠繊維に相当する繊維構造を認め得なかつた。

8. 毛細血管の内被細胞は連続した一層を形成し、細胞質内に *endoplasmic reticulum* 及び *mitochondria*

ria を認めた。所謂内被小孔は認められなかつた。内被細胞は薄い基底膜に接している。

9. 基底膜と内被細胞の間に、所々に *pericyte* が存し、かかる部では *pericyte* と内被細胞の間にも基底膜が存在し、*pericyte* を包んでいる。

10. 毛細血管の周囲の大部分は星状膠細胞の脈管周囲終足によつて直接囲まれ、極めて僅小な部位に他種の膠細胞の突起が接している。脈管周囲の膠細胞の突起は直接毛細血管の基底膜に接し、その間に軟膜由来の結合組織や組織腔は存在しない。

稿を終るに臨み、終始御懇篤なる御指導と御校閲を賜つた恩師本陣教授に深甚なる謝意を捧げます。

文 献

- 1) Afzelius, B. A. : *Exper. Cell Res.*, 8, 147 (1955).
- 2) Andre, W. & Ashworth, C. T. : *Amer. J. Anat.*, 75, 329 (1944), P. Glees (1955) による。
- 3) Bauer, K. F. : *Zschr. Anat. Entw. gesch.*, 115, 480 (1951).
- 4) Beams, H. W., van Breemen, V. L., Newfang, D. M. & Evans, T. C. : *J. Comp. Neurol.*, 96, 249 (1952).
- 5) Callan, H. G. & Tomlin, S. G. : *Proc. Roy. Soc. Biol. Sc.*, 137, 367 (1950). B. A. Afzelius, (1955) による。
- 6) Caspersson, T. O. : *Cell growth & cell function. A cytological study.* New York, W. W. Norton, and Co, Inc. 1950.
- 7) Dalton, A. J. & Felix, M. D. : *Amer. J. Anat.*, 92, 277 (1953).
- 8) Dalton, A. J. & Felix, M. D. : *Amer. J. Anat.*, 94, 171 (1954).
- 9) Dempsey, E. W. & Luse, S. A. : *Fine structure of the neuropil in relation to neuroglia cells*, in : *Biology of Neuroglia*, edited by W. F. Windle, p. 99, Springfield, Illinois, Charles C. Thomas, 1956.
- 10) Dempsey, E. W. & Wislocki, C. B. : *J. Biophysic. Biochem. Cytol.*, 1, 245 (1955).
- 11) Del Rio-Hortega, P. : *Trab. Lab. Rech. Biol. Univ. Madrid*, 14, 1 (1916).
- 12) Del Rio-Hortega, P. : *Microglia. Cytology & Cellular Pathology of the Nervous System*, edited by W. Penfield II, p. 481, New York, P. B. Hoeber, 1932.
- 13) Farqhar, M. G. : *Anat. Rec.*, 121, 291 (1955).
- 14) Fieandt, H. : *Arch. mikrosk. Anat.*, 76, 125 (1910).
- 15) Glees, P. : *Neuroglia. Morphology and Fun-*

- ction. Blackwell, Scientific Publications, Oxford. 1955. 16) Golgi, C. : Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripheren Nervensystems. Fischer, Jena. 1894, P. Glees (1955) による、 17) Hartmann, J. F. : Anat. Rec., 112, 340 (1952). 18) Hartmann, J. F. : J. Comp. Neurol., 99, 201 (1953). 19) Hartmann, J. F. : Anat. Rec., 118, 19 (1954). 20) Hartmann, J. F. : Anat. Rec., 121, 306 (1955). 21) Hartmann, J. F. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, suppl. 375 (1956 a). 22) Hartmann, J. F. : Two views concerning criteria for identification of neuroglia cell types by electron microscopy. Biology of Neuroglia, edited by W. E. Windle, p.50 Springfield Illinois, Charles C. Thomas, 1956 b. 23) Held, H. : Monatschr. Psychiat. Neurol., 26, Erg.-Heft : 360 (1909). 24) Honjin, R. : Fol. Anat. Jap., 27, 179 (1955). 25) Honjin, R. : Fol. Anat. Jap., 29, 117 (1956). 26) Honjin, R. : Fol. Anat. Jap., 30, 257 (1957a). 27) 本陣良平 : 細胞化学シンポジウム, 5, 109 (1957 b). 28) 本陣良平 : 解剖誌, 32, 659 (1957 c). 29) 本陣良平 : 解剖誌, 34, 43 (1959). 30) Honjin, R., Nakamura, T. & Imura, M. : Fol. Anat. Jap., 33, 131 (1959). 31) 本陣良平・西正美 : 解剖誌, 33 : 242 (1958). 32) 本陣良平・大和一夫 : 解剖誌, 33 : 225 (1958). 33) Kuhlenbeck, H. : Anat. Rec., 109, 375 (1951). 34) Luse, S. A. : Anat. Rec., 121, 333 (1955). 35) Luse, S. A. : Anat. Rec., 124, 329 (1956 a). 36) Luse, S. A. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, 531 (1956 b). 37) Luse, S. A. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, 777 (1956 c). 38) Maynard, E. A. & Pease, D. C. : Anat. Rec., 121, 440 (1955). 39) Maynard, E. A., Schultz, R. L. & Pease, D. C. : Amer. J. Anat., 100, 409 (1957). 40) Nageotte, J. : Compt. rend. Soc. Biol., 68, 1068 (1929). 41) Palade, G. E. : Anat. Rec., 114, 427 (1952). 42) Palade, G. E. : J. Appl. Physis. 24, 1424 (1953). 43) Palade, G. E. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1, 59 (1955 a). 44) Palade, G. E. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1, 567 (1955 b). 45) Palade, G. E. & Siekevitz, P. : J. Biophysic. Biochem. Cytol. 2, 171 (1956 a). 46) Palade, G. E. & Siekevitz, P. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2, 671 (1956 b). 47) Palay, S. L. : An electron microscopical study of neuroglia. Biology of Neuroglia, edited by W. F. Windle, p. 24 Springfield Illinois, Charles C. Thomas 1956. 48) Palay, S. L. & Palade, G. E. : J. Biophysic. Biochem. Cytol. 1, 69 (1955). 49) Patek, P. R. : Anat. Rec., 88, 1 (1944). 50) Pease, D. C. : Anat. Rec., 121, 701 (1955). 51) Pease, D. C. & Baker, R. F. : Anat. Rec., 110, 505 (1951). 52) Penfield, W. : Neuroglia and microglia. The interstitial tissue of the central nervous system. Special Cytology, edited by E. V. Cowdry, III p. 1445, New York, P. B. Hoeber, 1932 a. 53) Penfield, W. : Neuroglia : Normal and pathology, Cytology & Cellular Pathology of the Nervous system, edited by W. Penfield II, p. 421, New York, P. B. Hoeber, 1932 b. 54) Ramón y Cajal, S. : Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Maloine, Paris, 1911. 55) Ramón y Cajal, S. : Trab. Lab. Rech. biol. Univ. Madrid, 11, 255 (1913). 56) Schaltenbrand, G. & Bailey, P. : J. Psychol. Neurol., 35 199 (1928). 57) Schultz, R. L., Maynard, E. A. & Pease, D. C. : Amer. J. Anat., 100, 369 (1957). 58) Sjöstrand, F. S. & Hanzon, V. : Exper. Cell. Res., 7, 393 (1954). 59) Spielmeyer, W. : Histopathologie des Nervensystems, Berlin, Julius Springer, 1922. 60) van Breemen, V. L. : Anat. Rec., 118, 438 (1954). 61) van Breemen, V. L. & Clements, C. D. : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1, 161 (1955). 62) Weigert, K. : Beiträge zur Kenntnis der normalen menschlichen Neuroglia, Frankfurt, 1895. P. Glees (1955) による。

写真略号説明

- a., 星状膠細胞
a.p., 星状膠細胞の突起

- c., 毛細血管
 G., Golgi 体
 m. p., 小膠細胞の突起
 mt., mitochondria
 n. f., 神経繊維
 n. p., 核 孔
 o., 稀突起膠細胞
 o. p. 稀突起膠細胞の突起
 s., synapse

写 真 説 明

1. 大脳皮質 左下方に星状膠細胞の脈管周囲終足に囲まれた毛細血管の断面が見える。右中央に稀突起膠細胞が見える。その他膠細胞の突起及び neuron の断面がすきまなく入り込んでいる。× 6,000.

2. 大脳皮質 右は星状膠細胞, 左は稀突起膠細胞を示す。電子密度小な星状膠細胞の突起が多数認められる。× 3,600.

3. 脊髓灰白質白質移行部, 電子密度小な細胞質を有する星状膠細胞を示す。核膜の二重構造が著明である。周囲には神経繊維の断面が見える。× 6,800.

4. 大脳皮質 左方に稀突起膠細胞の核が見える。核膜の二重構造と核孔が見える。細胞限界膜が有髓神経繊維髓鞘薄膜に連続している。細胞質の一部が突起として右方に伸び, 多数の有髓神経繊維に接している。その間に電子密度小な星状膠細胞の突起の断面が認められる。× 16,800.

5. 脳梁 有髓神経繊維の断面を示す。右下と中央の有髓繊維の髓鞘板層膜の薄膜が互いに連続移行している。左下方に星状膠細胞の断面が存し, これと神経繊維との間に稀突起膠細胞の断面が見える。稀突起膠細胞の突起の限界膜が, 髓鞘板層膜に移行している。× 40,000.

6. 脊髓灰白質 星状膠細胞を示す。核膜の二重構造と核孔が認められ, 細胞質内に少量の endoplasmic reticulum が見える。右及び左に突起が出るのが認められる。周囲には各種細胞の突起が密接して存する。× 6,800.

7. 大脳皮質 小膠細胞を示す。核・細胞質共に電子密度大である。右下方には内部に多数の小 vesicles を有する synapse の断面が見える。右上には有髓神経繊維が数本存し, これと小膠細胞との間に, 稀突起膠細胞の突起が見える。× 15,000.

8. 脊髓灰白質 小膠細胞を示す。核質内の chromatin 小顆粒の均質な分散, 核小体, 細胞質内の endoplasmic reticulum 及び Golgi 体が認められる。右上方及び左下方に星状膠細胞の突起が見える。× 10,500.

9. 大脳皮質 小膠細胞を示す, 小胞腔がやや大きくなった endoplasmic reticulum, mitochondria などが認められる。核は表面に鋭い凹凸を示す。× 17,500.

10. 大脳皮質 内部に白血球を入れる毛細血管を示す。上壁に pericyte の断面が見える。殆んど全周を星状膠細胞の突起によつて囲まれている。上壁の極めて僅かの部分に稀突起膠細胞の突起が毛細血管基底膜に達している。× 15,000.

11. 大脳皮質 星状膠細胞及び毛細血管を示す。毛細血管の基底膜はやや厚い。右方の有髓神経繊維の表面に稀突起細胞の突起及び小膠細胞の突起の断面が接合しているのが見られる。毛細血管の周囲に星状膠細胞の脈管周囲終足が見える。× 15,000.

12. 大脳皮質 毛細血管と脈管周囲終足の断面を示す。左壁に pericyte の一部の断面が見える。内被細胞の内面から, 毛細血管内腔に小突起が出ている。× 15,000.

Abstract

The fine structure of the neuroglia and vascular bed has been studied in mouse cerebrum, cerebellum and spinal cord with the electron microscope. The results obtained are summarized as follows :

1) In the central nervous system, the cell bodies and processes of the neurons and neuroglia cells are fitted closely together to fill substantially all of the available space. The capillaries are put between these neural components. The neurons, neuroglia and capillaries are contiguous with one another. An electron less-dense, thin layer of only 100 to 200 Å is found between adjacent elements. The so-called extracellular space in light microscopy cannot be found; it may be an artifact caused by poor fixation.

2) The connective tissue derived from the leptomenigeum can not be found in the parenchyma of central nervous system, except in the perivascular space of the large vessels. The capillaries are found to be closely sheathed by the processes of the neuroglia cells.

3) The astrocytes are characterized in electron micrographs by their pale cytoplasm which contains in itself a small amount of endoplasmic reticulum and RNA-granules. A few number of mitochondria and Golgi membranes are also seen in the pericaryon. The processes of the astrocytes show a marked low electron density and contain in itself a few number of small granules and large mitochondria. They show to have a definite tendency to form sheaths which cover most of the surfaces of the small blood vessels, perivascular end-feets. Some of the processes of astrocytes reach the outer surfaces of the nerve cells, nerve fibers and other neuroglial cells. The chromatin granules in the nucleus are few in number and show a clumped appearance. The nuclear membrane appears as a double membrane structure and shows, at places, pore-like structure, nuclear pore, through which the small granules of the nucleolus ranged from the nucleoplasm to the cytoplasm.

4) The oligodendrocytes are identified by their moderately dense cytoplasm similar to that of the neurons except for the absence of neurofilaments. The cytoplasm contains moderate quantities of endoplasmic reticulum, a considerable density of RNA-granules, a moderate number of mitochondria and a few sparse groups of Golgi membranes. The processes of oligodendrocytes spread in thin sheets between bundles of nerve fibers. The limiting membrane of the processes is in continuous connection with the myelin lamellar membranes of the nerve fibers. Some of the processes reach to the outer surface of the neurons and capillaries. The chromatin granules are in moderate numbers. The nuclear membrane appears as a double membrane and has many nuclear pores.

5) The microglial cells are distinguished in electron micrographs because of their extreme overall density and angular indented contour. The chromatin granules are much more numerous. The nucleoli, consisting of many fine granules, are conspicuous. The cytoplasm of microglial cells is stuffed with many dense granular materials. A large amount of endoplasmic reticula and clumps of Golgi membranes and a moderate number of mitochondria can be found in the cytoplasm. The processes of microglial cells are also extremely dense and show an angular contour, spreading between other cell processes.

6) In the central nervous system, many myelinated nerve fibers exist in close apposition, coming in contact with each other at the outer surface of their myelin sheaths. The myelin membrane is connected with the limiting membrane of the process of oligodendrocyte, after winding itself helically about the axon. It has been often found that the outer end of helical myelin membrane of a myelinated fiber is in direct continuous connection with that of an adjacent one.

7) At the inside and outer surface of all sorts of the neuroglial cells and their processes, there is no fibrillar structure seen, corresponding to the neuroglial fiber described by light microscopy, in so far as normal materials I used.

8) The capillary endothelium forms a continuous layer, though considerably attenuated. The cytoplasm of the endothelial cells contains moderate quantities of endoplasmic reticula, fine granules and mitochondria. The endothelium is surrounded by a thin basement membrane.

9) Along the wall of capillaries, there are sporadically found pericytes which are inserted between the endothelium and the basement membrane. The basement membrane exists also between the endothelium and the pericytes.

10) The astrocytic perivascular end-feet, having a characteristically low density, surround the most part of the capillary wall. They form a single layer around the capillaries, though having no constant thickness. It appears that the capillaries are almost engulfed in less electron dense processes of the astrocytes. This perivascular sheath of the processes of astrocytes is not a complete one, but several other glial elements come in contact with a part of the outer surface of capillaries. The perivascular neuroglial sheath is in contact with the basement membrane of capillary; there is found no pial connective tissue or perivascular space between the capillary and the neuroglial processes.

Plate 1.

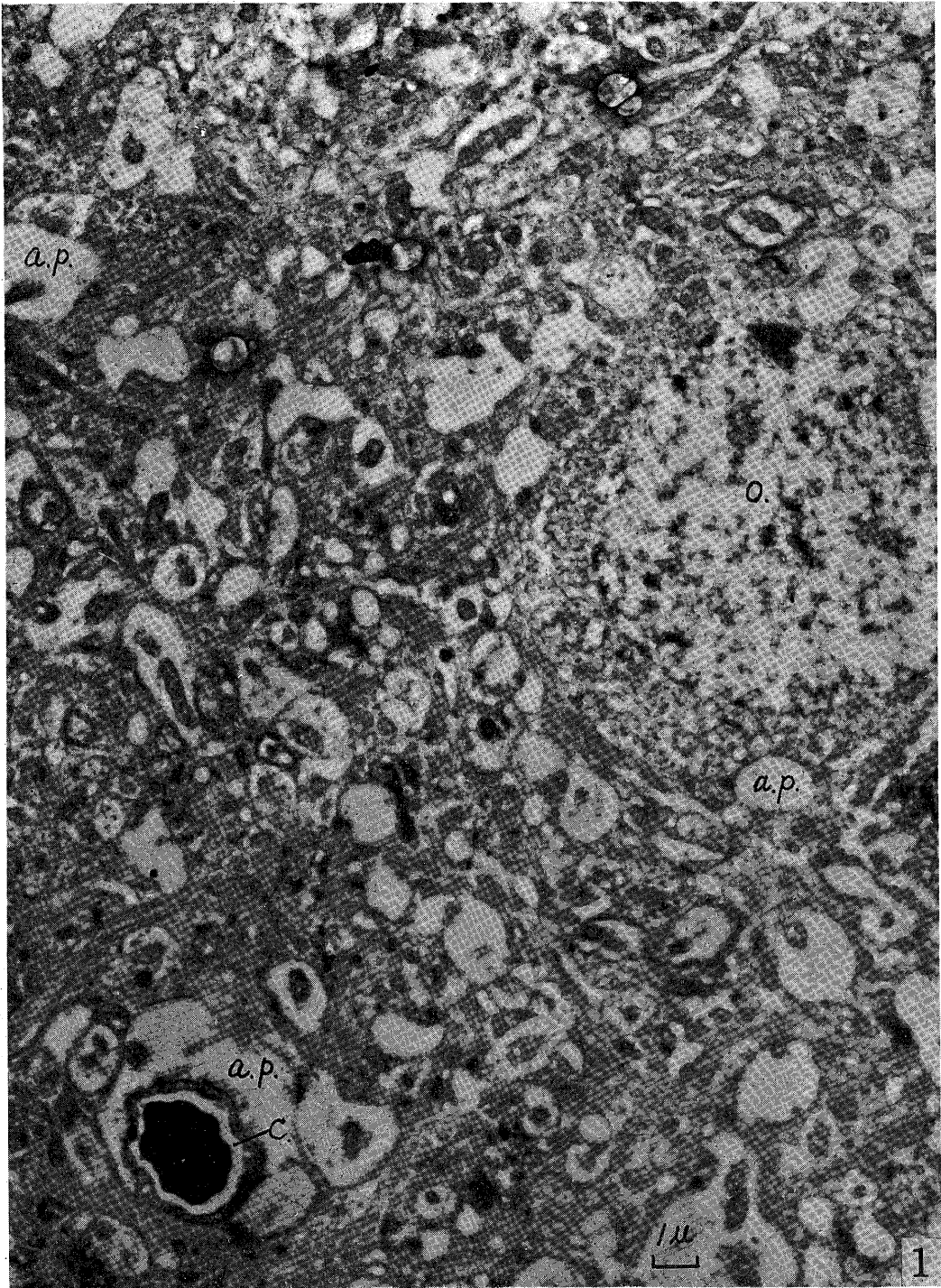


Plate 2.

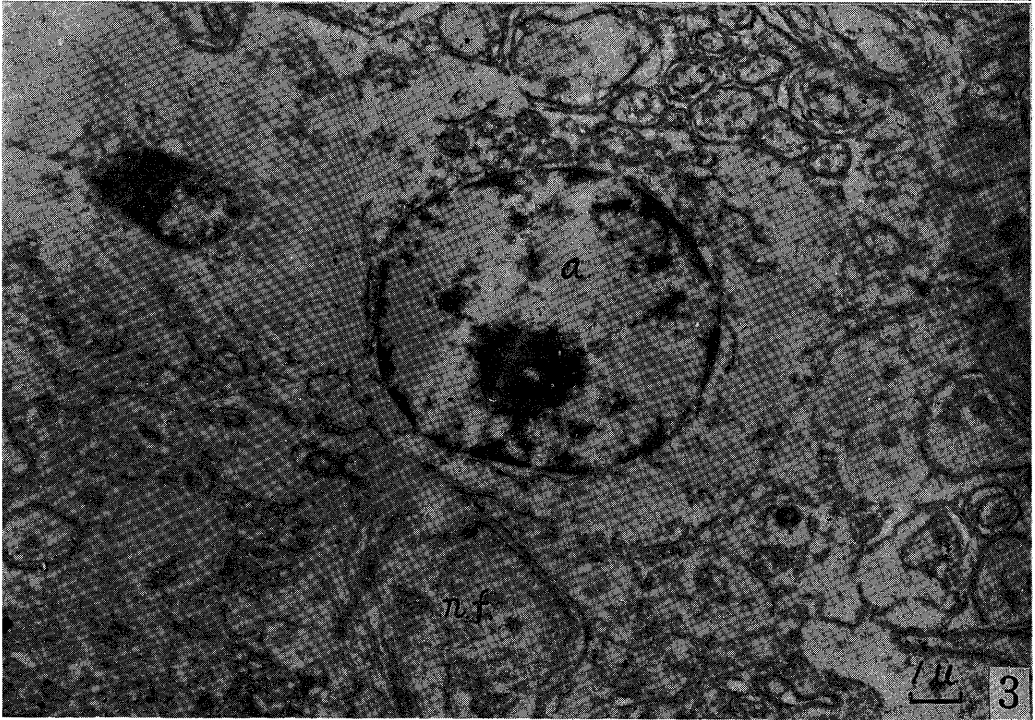
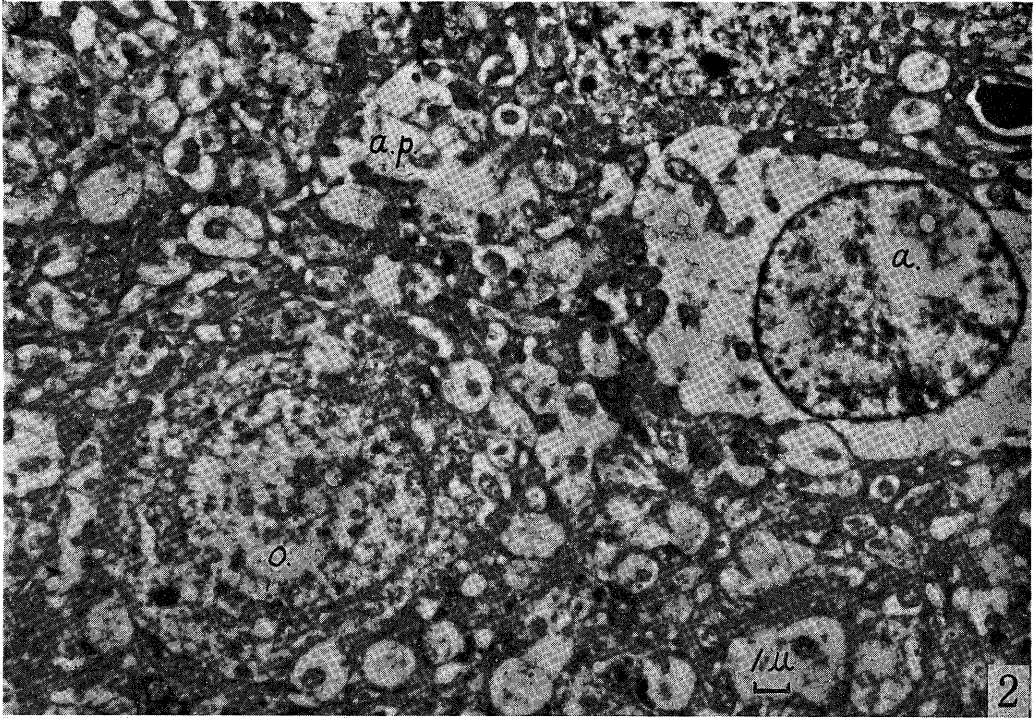


Plate 3.

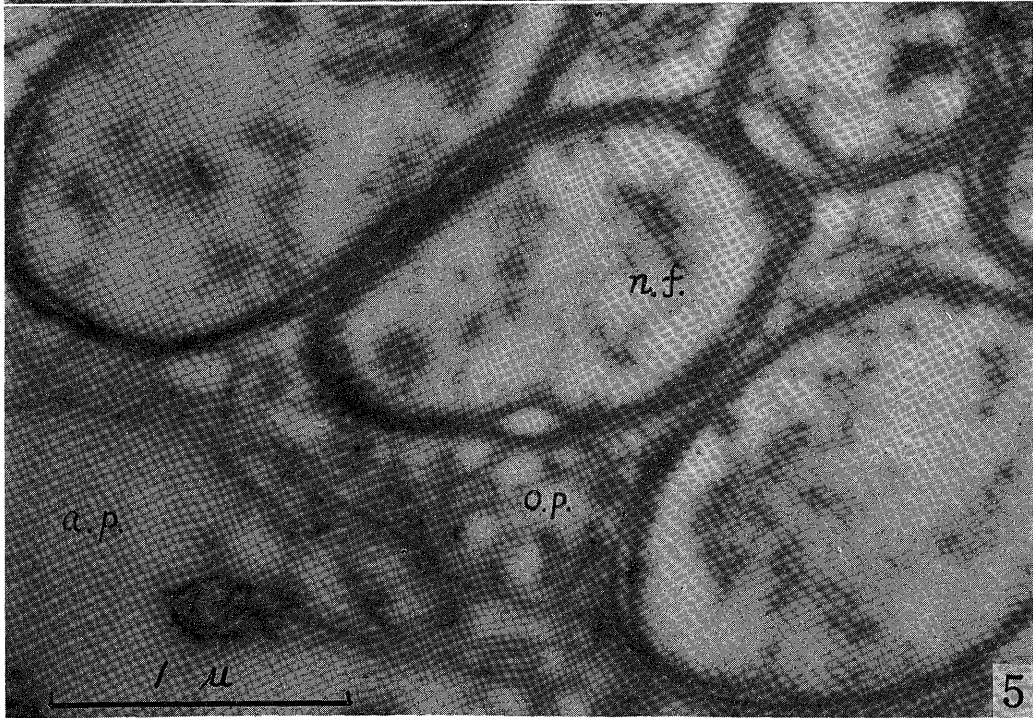
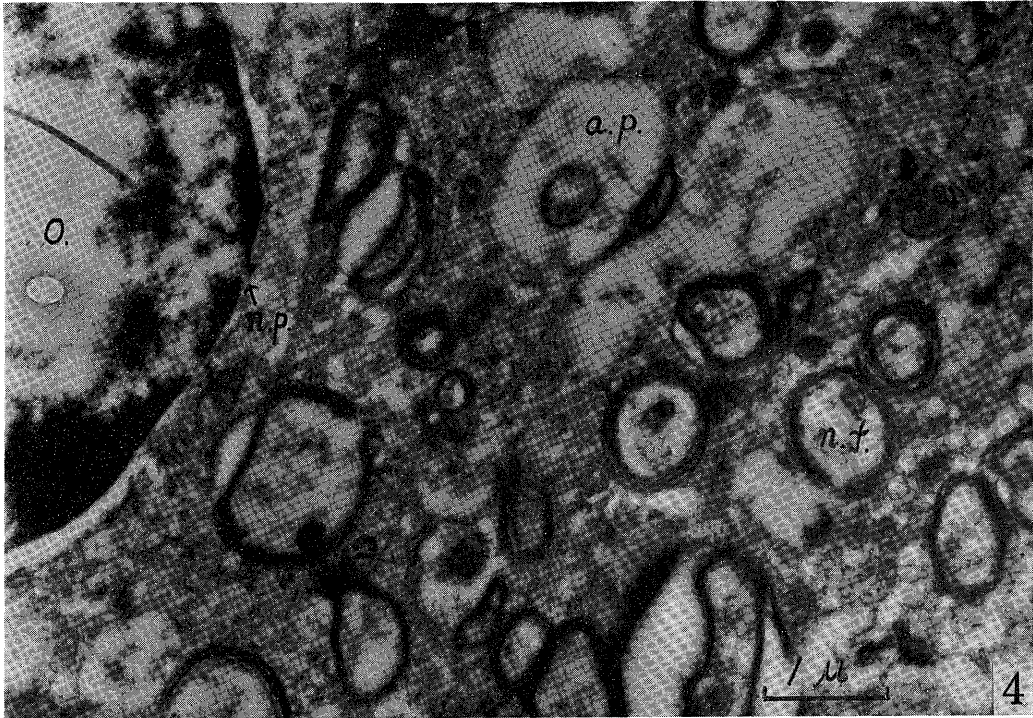


Plate 4.

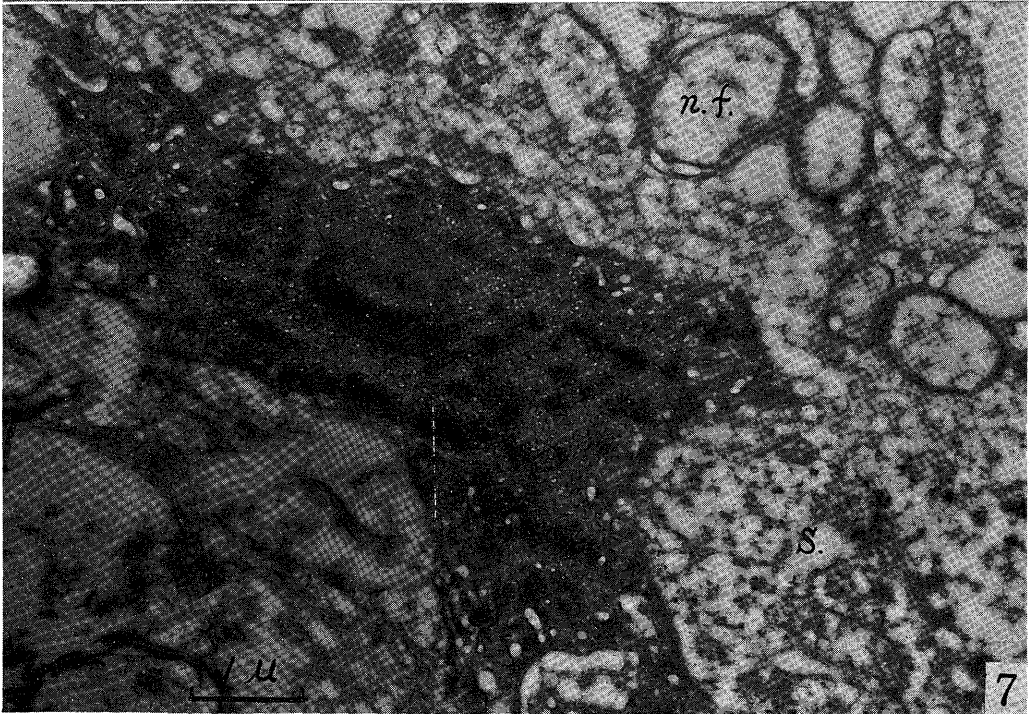
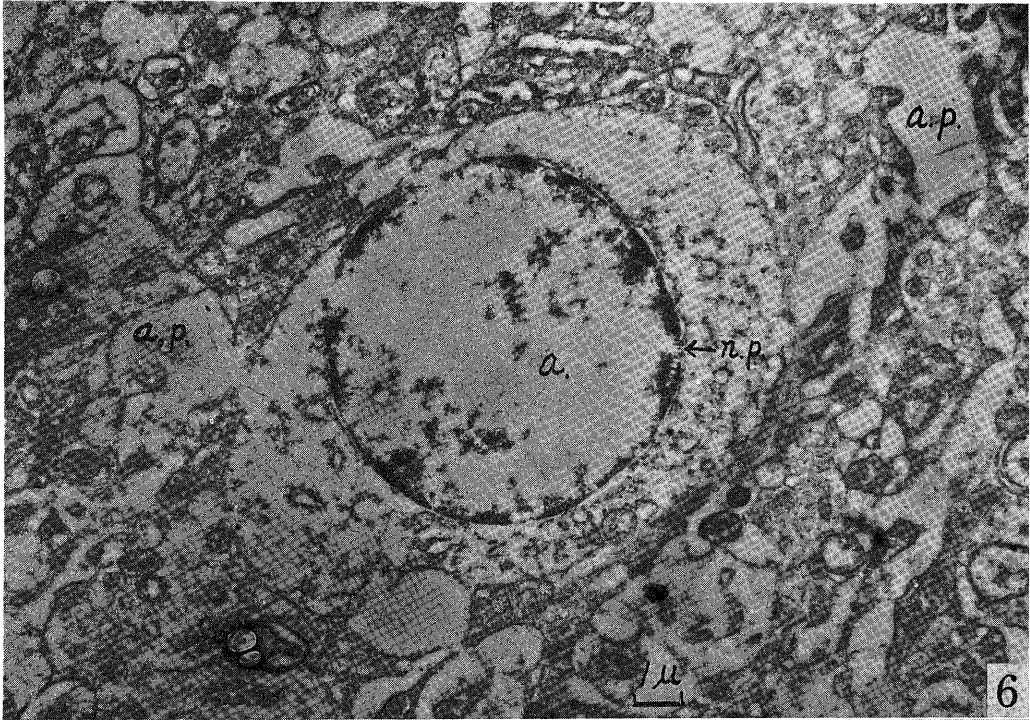


Plate 5.

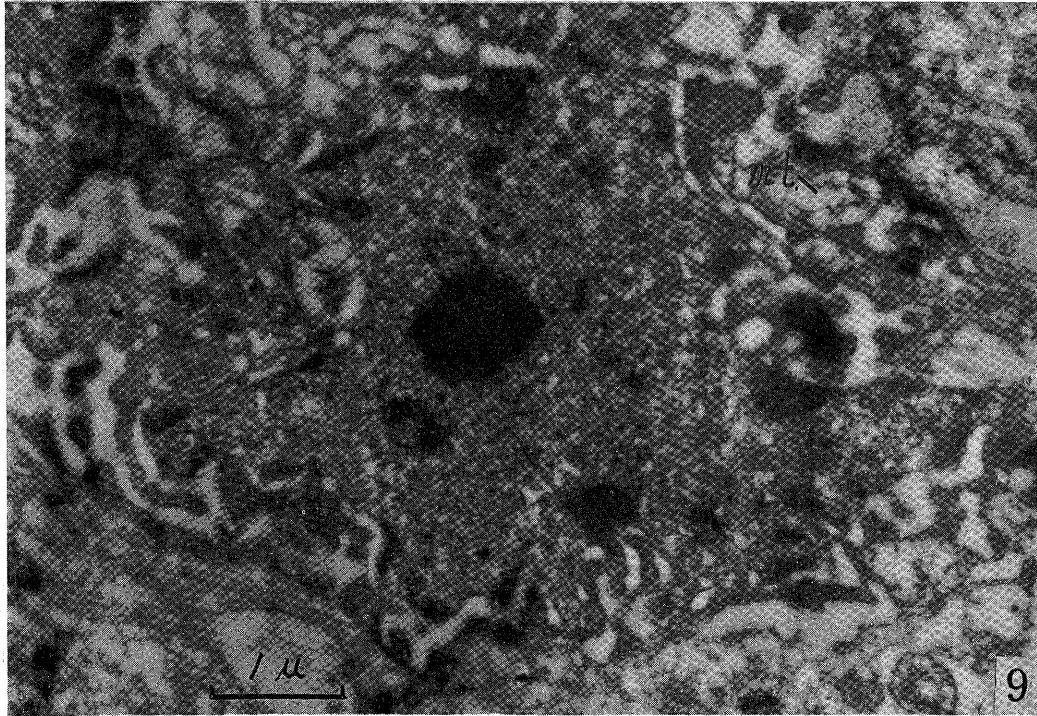
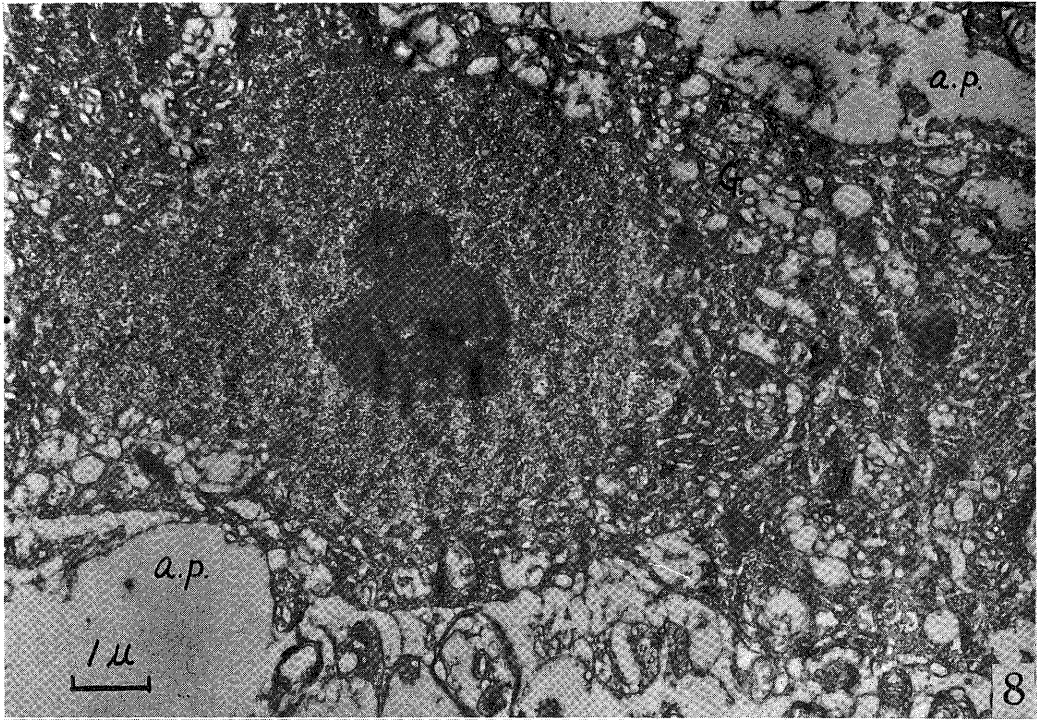


Plate 6.

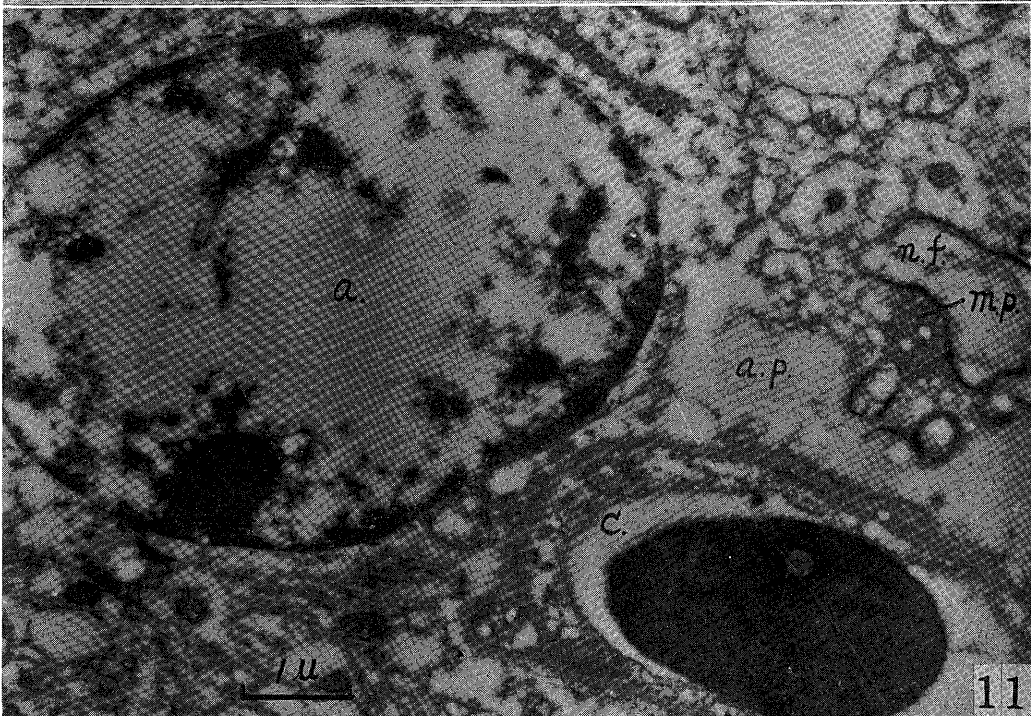
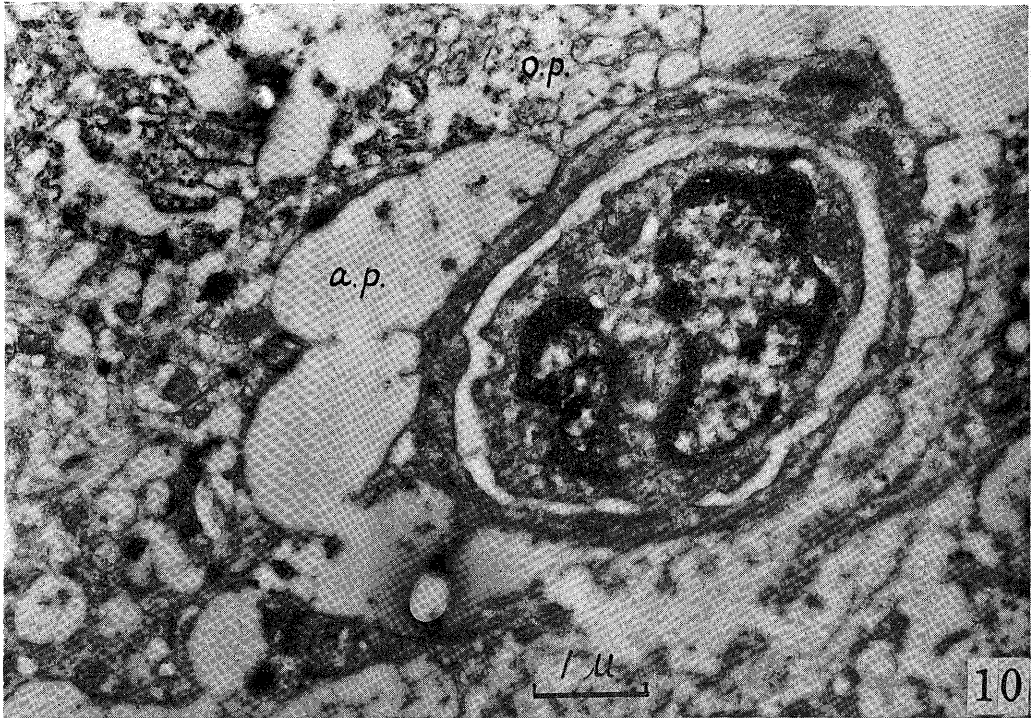


Plate 7.

