

海猿精上皮細胞の電子顕微鏡所見

金沢大学医学部第三解剖学教室(主任 本陣良平教授)

平 井 善 昭

(昭和32年2月22日受付)

Electron Microscopy of the Seminiferous Epithelium of the Guinea Pig

Yoshiaki Hirai

Department of Anatomy, School of Medicine, Kanazawa University

(Director : Prof. Dr. R. Honjin)

(本研究は文部省科学研究費の支持を受けた記して謝意を表す。なお本研究の
要旨は第62回日本解剖学会総会において発表した。)

緒 言

睾丸細精管の精上皮細胞が示す精子形成過程は、過去において、Hermann (1889, 1898), Ballowitz (1891), Lenhossék (1898), Meves (1899), Mollé (1906), Duesberg (1909), Gatenby & Woodger (1921), Gatenby & Beams (1936), 近時は Leblond & Clermont (1952) 等多数の研究者によつて可視光顕微鏡(以下「光顕」と略記する)による検索がなされ、種々の知見がもたらされたが、可視光顕微鏡の分解能を超える複雑な細胞内超微構造に関しては全く推定の域を出ず、多くの疑問とする課題が後に残された。近時、高分解能を有する電子顕微鏡(以下「電顕」と略記する)をこの方面に応用することによつて、著しい知見の進歩を見たが、なお不明の点が多い。筆者は先

に超薄切片標本及び分離標本に基づく精子の超微構造の電顕検索結果を報告したが、今回は更に精子形成過程、特に精子に存する特殊構造と精子細胞内の諸構造の関連、即ち精子細胞の Golgi 体 (idiosome) と acrosome 及び頭布との関係、mitochondria と螺旋帯との関係、尾鞘の発現軸系の形成、更に Sertoli 氏細胞と造精細胞との関連について報告する。精子は動物の種類によつて著しくその形態を異にする。海猿精子及び精上皮細胞は著明な acrosome を有し、古くから精子形成過程光顕検索の好材料とされたので、材料として成熟海猿睾丸を使用し、超薄切片としその内部超微構造を電顕により観察した。

実験材料及び実験方法

材料は成熟海猿睾丸を用いた。開腹後速やかに睾丸の小片(1×1×1mm)を切り取り、磷酸緩衝液にて pH 7.4 に修正した1%オスミウム酸液に投じ、氷室内で3時間固定した。以下前報(平井 1955)と同様な処置により脱水包埋した。超薄切片の作製は JUM-3 型超薄切片用マイクローム」によつた。電顕は HU 9

型(対物レンズの aperture 50 μ)を使用した。

Kolatchev-Nassonov 氏法による Golgi 体染色標本、「オスミウム酸単独固定標本及び「ヘモアラウン-エオジン染色標本を作製し、光顕検索を行い対照とした。

実験成績

1 精原細胞

精原細胞は Sertoli 氏支持細胞の細胞質に囲まれ、

外方は所謂硝子膜に接して存在する。硝子膜の外方に基礎膜があり、基礎膜は結合組織細胞によって構成されている(写真1, 32)。精原細胞の karyoplasm には電子密度稍々大なる顆粒が密在している(写真1, 3)。核小体は電子密度大なる小顆粒よりなり、一般に核膜の近傍又はこれに接して位置する。細胞質は電子密度稍々大なる微細な顆粒状である(写真1, 3)。精原細胞の細胞質は支持細胞、精母細胞及び精子細胞のそれより緻密な顆粒状を呈する。細胞質内には薄膜の小胞とその外面に位置する小顆粒からなる所謂 endoplasmic reticulum (以下「endp-ret」と略記する)が存する。この細胞の endp-ret は小型の小胞様を呈するが、その数は少なく精子細胞のそれに比して不著明で、殆んど小胞腔の拡大したものを見ない。mitochondria (以下「mito」と略記する)は支持細胞のそれと異なつて、はるかに大きく略々球状乃至楕円形で内部に所謂 cristae mitochondriales の存在を認める(写真1, 3)。Golgi 野には Golgi 胞、Golgi 薄膜及び小数の Golgi 顆粒よりなる Golgi 体がある(写真3)。精原細胞の Golgi 体は精子細胞及び精母細胞の Golgi 体に比して小さく、Golgi 胞及び Golgi 顆粒に乏しい。

2 精母細胞

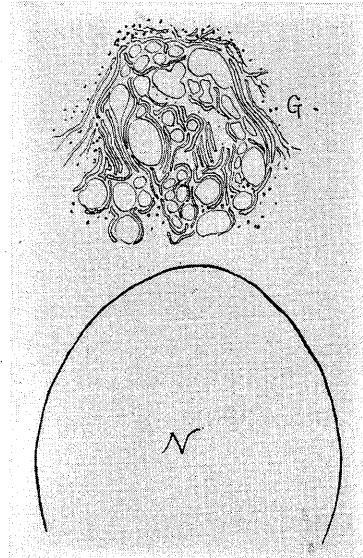
精原細胞の内方に位置する精母細胞の核は断面において円形又は楕円形で、精原細胞のそれより大きい。その karyoplasm には電子密度稍々大なる小顆粒が所々に塊状をなして集合する傾向がある。核小体は電子密度大なる小顆粒の集合よりなるが、時には蜂窩様構造を呈することもある(写真7)。核小体は核膜の近くに存在する。mito は細胞質内に散在し、所謂二重構造の被膜と被膜の内層が内方に凸出して形成された cristae が認められる。精母細胞の mito の基質は支持細胞の mito の基質より電子密度稍々小である(写真6, 7)。精母細胞の細胞質は電子密度稍々大なる顆粒状を呈し、endp-ret の一部は小胞様を呈し、屢々腔の大きく拡大したものを多く認める(写真4, 6, 7)。特に細胞膜の近くに腔の拡大した endp-ret が屢々認められる。この拡大した endp-ret の内容は電子密度小で且つ殆んど均一である。時には写真2に示すような染色体の超微構造が認められる。細胞質の Golgi 野には Golgi 胞、Golgi 薄膜及び Golgi 顆粒よりなる比較的大きな Golgi 体がある。しかし精母細胞の Golgi 体は精子細胞の Golgi 体より小で且つ

その lamellae 構造は精子細胞の lamellae 構造のよう同心性の配列を未だ示さない(写真4, 5)。

3 精子細胞及び精子

精子細胞の核質には電子密度稍々大なる小顆粒が密在している。電子密度大なる小顆粒の集合よりなる核小体は多くの場合核膜に接して存する(写真9)。精子細胞の細胞質は微細な顆粒状の構造を呈し、Golgi 薄膜、Golgi 胞及び Golgi 顆粒からなる Golgi 体の超微構造が認められる(写真8, 図1)。Golgi 胞は電

図1 精子細胞 Golgi 体断面模式図
G., Golgi 体; N., 精子細胞核。



子密度小なる大小種々の胞で、電子密度の大なる対をなす薄い膜の集積からなる Golgi 薄膜に囲まれている。Golgi 顆粒は Golgi 薄膜の外側に存在する小球状に集つた小顆粒である。Golgi 薄膜の lamellae 構造は多少同心性に並んでいる。上記の三要素からなる Golgi 体は光顕所見において従来 idiosome と呼ばれたものと同一の部位に存し、全く同一物である。

精子形成過程を論ずる便宜上、Golgi 体のある側を核の前部、その反対側を後部として以下の記述を進める。

精子形成過程に入ると、Golgi 体内に直径150~300 μ の大きさの電子密度大なる顆粒が出現する。この顆粒は従来の光顕検索において所謂前 acrosome 顆粒と呼ばれたものに一致する(写真9, 図2)。次いでこの顆粒の大部分は Golgi 胞内に集る(写真10, 図3)。この時、Golgi 胞及びこの顆粒は次第に増大増

図2 Golgi 体及び前 acrosome 顆粒断面模式図
G., Golgi 体 ; N., 精子細胞核.
黒色顆粒は前 acrosome 顆粒を示す.

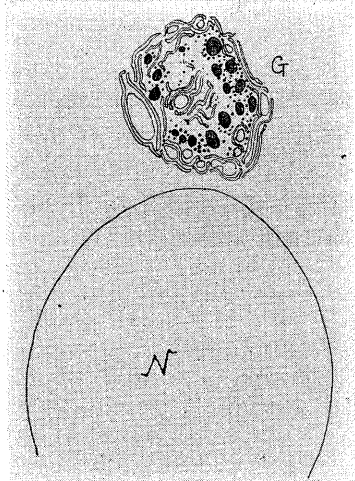


図3 Golgi 胞内前 acrosome 顆粒及び chromatoid body 模式図 Ch. B., chromatoid body ; G., Golgi 体 ; N., 精子細胞核.

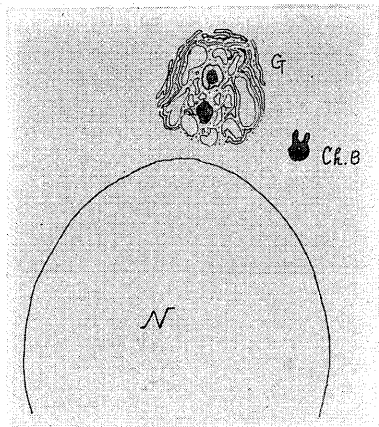
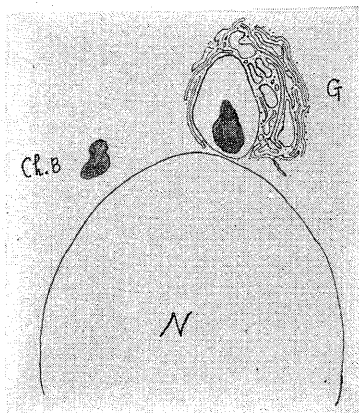
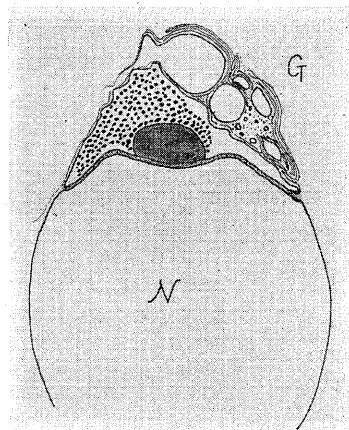


図4 acrosome 胞及び acrosome 顆粒断面模式図



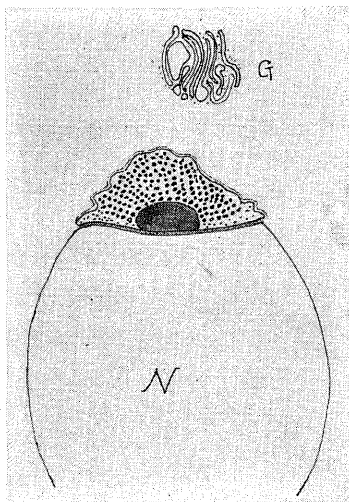
Ch. B., chromatoid body ; G., Golgi 体 ; N., 精子細胞核.

図5 acrosome 胞, acrosome 顆粒及び小顆粒状物質断面模式図.



G., Golgi 体 ; N., 精子細胞核.

図6 acrosome 胞, acrosome 顆粒及び小顆粒状物質断面模式図.



G., Golgi 体 ; N., 精子細胞核.

数し、一つの大きな acrosome 胞 (acrosomal vesicle) 及び acrosome 顆粒 (acrosomal granule) を形成する (写真11, 図4). 一方 Golgi 体の近傍の細胞質内に所謂 chromatoid body に相当する電子密度大な「オスミウム好性の顆粒状物質が現われる (写真10, 図3). 大きな acrosome 顆粒を含む acrosome 胞は核に近づき核膜に接着する. acrosome 胞の接した部位の核膜は軽度の陥凹を来し, acrosome 胞と核膜との間に電子密度大な層が現われる (写真12, 図5). この層は成熟した精子の acrosome の内層に相当するものであり, 核膜はこの部位では稍々不明瞭となる. Golgi 体の一部はなおもとの形を保有し acro-

some 胞に接しているが(写真 12, 13), acrosome 胞及び acrosome 顆粒は漸次發育し核の前方を覆い, やがて acrosome 胞から分離する(写真 14, 図 6). acrosome 顆粒から更に acrosome 胞内に電子密度大な小顆粒状物質が形成せられ(写真 12, 図 5), acro-

図 7 acrosome 及び頭布縦断模式図.
N., 精子細胞核.

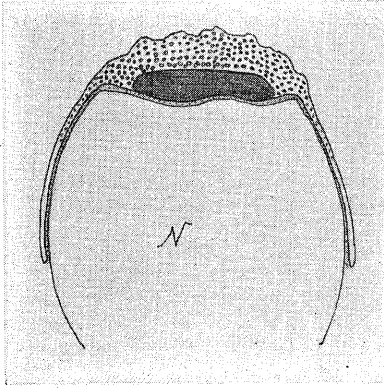
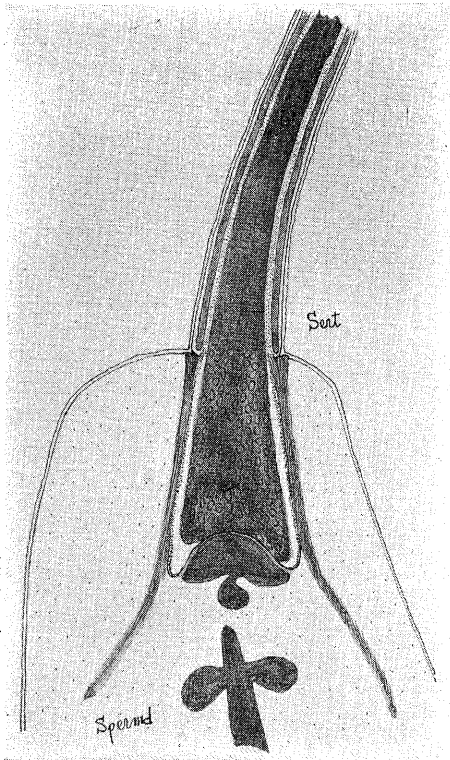


図 8 精子頭部及び尾鞘の縦断模式図.
Sert., Sertoli 氏支持細胞 ; Spermd., 精子細胞.



some 胞は acrosome 顆粒より変化形成せられたこの小顆粒状物質により殆んど満たされるに至る(写真 15, 16, 図 7). 核尖部の acrosome 胞を詳細に観察すると, これと将来内 acrosome になる部分との間に両者の物質の移行を思わせる直径約 300~500Å の小孔様の構造が認められる(写真 16 ↑印). この時期では核前部を覆っていた acrosome 胞及び acrosome 顆粒は頭布と呼ばれるものに変形し, 核質には多数の顆粒状凝集像が現われる(写真 17, 図 8). acrosome 胞は acrosome 顆粒から変化形成せられた小顆粒物質により完全に満たされる. 核は細長くなり, 側面視では核質は長い楔状をなし, その下端部に軽度の陥凹を示す(写真 17, 図 8). 核前部は支持細胞内に深く嵌入し, 支持細胞の細胞膜につつまれている. この嵌入部では核質の外表面には次の 4 つの膜様構造が認められる(写真 19, 21, 図 9, 10). 1) 頭布内層(核質と acrosome 胞の内層との間にある); 2) 頭布外層(acrosome 胞の内及び外層の間にある); 3) 精子細

図 9 精子頭部, 中心小体及び尾鞘縦断模式図.
Er., endoplasmic reticulum ; Sert., Sertoli 氏支持細胞 ; Spermd., 精子細胞.

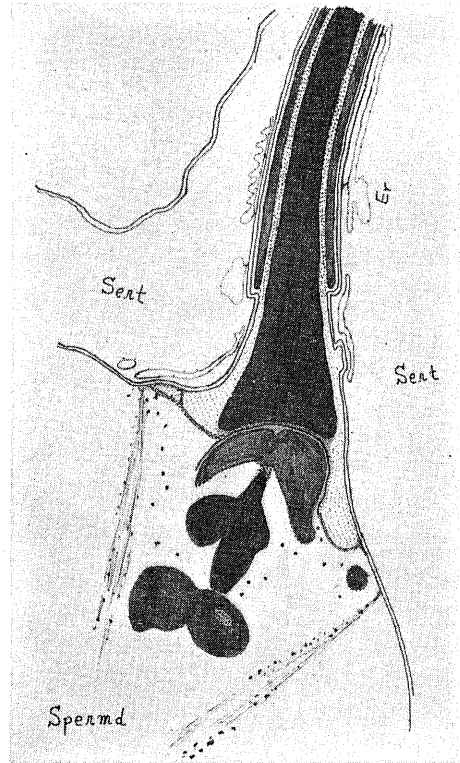
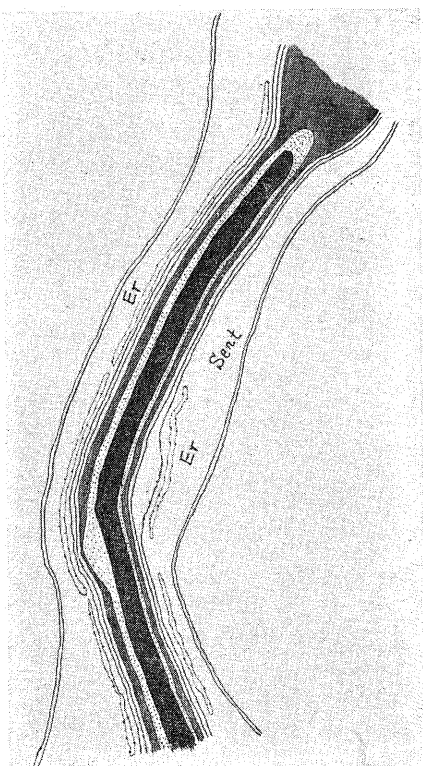


図10 精子頭部縦断模式図。

Er., endoplasmic reticulum ; Sert., Sertoli
氏支持細胞。



胞細胞膜) ; 4) 支持細胞細胞膜。核尖部では頭布内層と頭布外層から移行している内・外二層の *acrosome* を認める。この時期の核質の後部 $\frac{1}{3}$ には、核質と核膜との間に電子密度小なる部位が介在し、核膜のすぐ外方に接して頭布外層後端の下方において細胞膜が内後方細胞質内に陥入することによって作られた多数の小管状構造が認められる(写真17, 18, 図8)。この構造は所謂 *Lenhossék* (1898) 及び *Meves* (1899) の尾鞘 (*Schwanzmanchette*, *caudal sheath*) に相当する。核質部より稍々後方における尾鞘の横断像では、電子密度大な薄い膜に囲まれた電子密度小なる内腔有する多数の小管状構造として軸糸を略々同心状に取囲んで存している(写真23)。一部の人がいうようなこれらの小管状構造が融合して一枚の膜様構造を呈する電顕像には未だ接しない。なお尾鞘の稍々後方で電子密度稍々大な顆粒状のものの集合が見られ且つその一部は線状にならび尾鞘の一部につらなっている(写真22; 印)。核質下端の陥凹部の核膜は電子密度大な一層の膜様構造を呈し、且つ陥凹部には、この膜様

構造を呈する核膜によつて上方から覆われた電子密度大な蝶翼状構造が現われる。このときこの部以外の核膜は判然としなくなる(写真17, 図8)。この蝶翼状構造は所謂近位中心小体に相当するもので、これから軸糸繊維が起始し後方に走る(写真17, 19)。これより更に後方に軸糸により貫通された2個の電子密度大な略々環状の構造物がある。これは遠位中心小体に相当する(写真19, 図9)。

次いで核質の凝集像が消失し、核は電子密度大な均一の構造を示す(写真18, 19)。核は以前より深く支持細胞細胞膜の凹の内に嵌入する。この時尾鞘は核質部より稍々後方に離れた細胞膜の部に結合している状態が見られる(写真19, 図9)。この所見は尾鞘が精子細胞細胞膜に由来することを明瞭に示すものである。核後部の核膜は核質下端の陥凹部に面する部分を除いて殆んど消失する。この核質下端の陥凹部にある膜様構造の辺縁部から、核膜に連続する膜様構造物が尾鞘起始部の精子細胞細胞膜の近くに達している(写真19, 22, 図9)。尾鞘の消失とともに *mito* が軸糸の周囲に集り、尾部中間部の螺旋帯を形成する(写真24)。一方尾部の尾主部の螺旋帯は遠位中心小体の最下端部から形成される(写真25)。尾主部の螺旋帯は一定の周期を有する密及び粗廻転より構成されている(写真26)。その詳細は廿日鼠精子に関する既報の通りである。軸糸は横断面において1或いは2本の中心繊維と、これを同心状に取巻く内及び外環の各々9本の繊維より構成されている(写真27)。

以上の過程において精子細胞の細胞質は漸次核質周辺より尾部の方に移動し、やがて精子より分離する。斯くて所謂成熟精子に変形する。

精子細胞の *endp-ret* は断面において蛇行状の走行を呈し、薄膜によつて囲まれた多数の狭くて平たい小腔構造である。薄膜の外面に電子密度大な小顆粒が附着している。なおこの小顆粒は薄膜と薄膜の間又はその他の部の細胞質内にも個々に分散或いは小集合をなして存在する。*endp-ret* の小腔は屢々断面において種々の型をした大小の洞胞状に拡がった形を示す(写真12, 19)。この拡大した *endp-ret* 胞の内容は周囲の細胞質より電子密度が稍々小である。精子細胞の *endp-ret* は細胞質内で特に集合状態は示さないが、精子細胞の發育の進んだものでは幼若のものよりは洞胞状に拡大したものが多し(写真9, 12)。又 *Golgi* 体の近傍の細胞質にある *endp-ret* の一部ものは *Golgi* 体の *Golgi* 薄膜とつながっている(写真

8, 12).

精子細胞の mito は球形乃至楕円形を呈し細胞質内に散在している。mito の内部構造は不規則であるが、cristae の殆んど認め難いもの又は 2~3 個の cristae を有するものが多く、cristae の多い mito は少ない(写真19)。特に 2~3 個の cristae を有するものでは、cristae が mito の縦軸に沿って表面に平行してあるものが多い。それ故に mito の内部は殆んど電子密度小な基質で占められている(写真 19)。精子細胞の mito は初めは特異な集合像を呈さないが、精子形成過程に入ると細胞膜の近傍の細胞質に集ようになる(写真19)。就中、軸糸繊維の周囲に集合した mito の限界膜は厚く電子密度大である(写真 24)。これが尾部中間部の螺旋帯を形成することは既にのべた通りである。

既に acrosome 顆粒の発現を見た二つの精子細胞が屢々一つの狭い細胞質の橋とも称すべきものによつて結合され両細胞の細胞質の連続移行が認められる(写真 10 ↑印)。この細胞質橋部の細胞膜は「オスミウム好性の物質の附着により特に厚くなり、全体として 2 個の細胞の細胞質をつなぐ 1 個の電子密度大な環状構造を呈する。

4 支持細胞 (Sertoli)

支持細胞の核は紡錘形を呈し、屢々核膜の一部が内方に陥入している(写真 28)。核質には電子密度稍大なる小顆粒が散在している。時には、これらのものは集合して数個の電子密度大なる小塊に集合している(写真 28, 30)。核小体は電子密度の非常に大なる蜂窩様構造を呈する。詳細に観察すると、核小体は小顆粒が密に集合して構成されていることがわかる(写真 28, 30)。

細胞質は微細な顆粒状を呈している。endp-ret は主に小胞状を呈し、電子密度大なる小顆粒を伴っている(写真 30, 32)。所々に endp-ret が大きな胞状に拡大しているものを見る(写真 31 ↑印)。支持細胞の mito は精子細胞、精母細胞及び精原細胞のそれと異なり、細長い桿状乃至糸状のものが多く且つ mito の基質は精細胞のものより電子密度が大である(写真 29, 33)。mito の cristae の輪廓は規則正しく、且つ mito の長軸に対し垂直にならんでいる。支持細胞の Golgi 野に相当する部位に電子密度大なる極めて薄い膜即ち Golgi 薄膜からなる薄膜の lamellae と、これに囲まれた大小種々の Golgi 胞及び Golgi 顆粒よりなる球状体が認められる(写真 29, 31)。写真29に

示されるように、薄膜の lamellae 構造は非常に緻密で、玉葱皮様に積重なっており、且つこれに接して薄膜に囲まれた大小種々の胞があり、endp-ret の一部のもの Golgi 薄膜が連らなっている。なおこの Golgi 体のすぐ隣接部位に mito 及びそれが変形せるものと思われる不規則な形の電子密度大な物質塊又は膜様構造を認める(写真 29)。時には緻密に並んだ lamellae 構造にすぐ隣接して電子密度大なる対をなす膜が略々球状に回旋している像にも接する(写真31)。又一部の Golgi 野には時として大小種々の胞を囲む薄い膜が三日月型に略々平行して並び、その一端に mito が接して位置し、且つ薄膜の lamellae 構造の凹んだ部に面して小顆粒の集合している場合もある(写真 30)。

以上の超微構造のほかに支持細胞内には非常に電子密度大な OsO_4 と強い反応を示す星形乃至不規則な形の小塊状物が認められる(写真 3, 29, 31, 32, 33)。これは電子密度が殆んど均一であるが、時にはその内に電子密度小なる部位を有している。この osmium 嗜好性の構造は屢々 Golgi 体の近くに見られるが、Golgi 体と直接に移行している像は見られない。又これとは別に、写真34に見られるように極めて大きく、長径がこの細胞の核のその約 $\frac{1}{10} \sim \frac{1}{8}$ に達する電子密度大なる構造が存在する。詳細に観察すると、これは電子密度の比較的大なる顆粒及び膜から構成され、輪廓のかなりはつきりした大小種々の電子密度小なる胞を内に含んでいる。大きな胞の内部には、屢々小顆粒を含む薄膜に囲まれた小胞が存在する。

以上二種の電子密度大な構造物は時には支持細胞の核に近く(写真 34)、時には細胞膜に近接してあり、又屢々支持細胞内に嵌入している精子頭部の近傍の細胞質内に見られる。

相接する 2 個の支持細胞の細胞質は明らかにその存在が認められる両者の細胞膜により互に隔てられている(写真 32)。

支持細胞内に精子頭部が嵌入している部分の支持細胞の細胞膜は精子の核質表面を覆う精子細胞の細胞膜と密接して存し、この部の支持細胞の細胞膜の内面には一種の刷毛様の構造(長さ約 $0.1 \sim 0.3 \mu$) が支持細胞質内に突出している(写真 19, 36, 図 9)。これは一見恰も精子頭部から小毛様の構造物が支持細胞の細胞質内に出ているように見えるが、これは精子の構造ではなく支持細胞細胞膜由来のものである。この構造物には微細な小顆粒が殆んど附着していない。

総括並びに考按

海猿の精細胞については、Meves (1899), Papanicolaou & Stockard (1918), Gatenby & Woodger (1921) その他の詳細な光顕による研究報告がある。電顕による研究報告としては Watson (1952), Palade (1952b, 1955b), 南野 (1955), Burgos & Fawcett (1955, 1956), 安澄 (1956) 等の記載がある。以下筆者の所見とこれらの報告を比較し、精子形成過程における超微構造の変化について簡単に考按する。

各種精細胞の核は電顕像を通覧すると分体間期にある細胞核の核質は電子密度稍々大な小顆粒に満され、支持細胞の核に見られるものよりはるかに緻密である。従来光顕において chromatin 網が粗在しているとされた通念と稍々異なる。この所見は Burgos & Fawcett (1955) の所見に大体類似する。一部の精母細胞の核において小顆粒が集合し塊状をなす所見はおそらく緩粗糸期期のものに相当するもので、核構造内に見られる電子密度稍々大な小顆粒はおそらく desoxy-pentose nucleoprotein に相当するものであろう。

精細胞の細胞質内に小腔を囲む薄膜とその部に存する少量の小顆粒からなる構造が見られたが、これは所謂 endoplasmic reticulum に相当するもので、その形態は Palade (1955b) の白鼠の精細胞の所見に略々一致するが、筆者の所見においては精母細胞では endp-ret 腔の比較的拡大したものが多し。精子細胞の endp-ret に関して Palade (1955b), Burgos & Fawcett (1955) は白鼠及び猫の材料において endp-ret には殆んど小顆粒が存在しないと述べ、Burgos & Fawcett (1955) は精子細胞の endp-ret の薄膜に小顆粒が附着していないのは、他の細胞の endp-ret と異なる一大特異性であると強調しているが、筆者の所見においては、薄膜の外面に明らかに小顆粒の存在が認められる。しかし乍らその量はきわめて少なく、好塩基性物質を多量に含む腺細胞 (Bernhard, Haguenu, Gautier & Oberling 1952, Palade 1952a, 1955a, Sjöstrand & Hanzon 1954a, 本陣 & 泉 1956) 及び神経細胞 (Palay & Palade 1955, 本陣 1955, 1956) に見られたような endp-ret 部の多量の薄膜小腔及び小顆粒は精細胞内には認められず、その量は少なく構造も簡単である。腺細胞、神経細胞と精細胞の好塩基性物質染色標本の光顕像における相異を考えると、endp-ret が細胞質内の pentose nucleoprotein の

超微構造であることがよく理解出来る。少量ながら存在する endp-ret が、扁平な小腔からかなり大きな洞胞状のものまで種々の変化を示すことは、Weiss (1953), 渡辺 (1955) の腺細胞、本陣 (1955), Palay & Palade (1955) の神経細胞、本陣 & 泉 (1956) の腸腺細胞の endp-ret の所見とよく一致する。これ等はおそらく精細胞の機能状態と関連あるものであろう。筆者の所見においては、発育の進んだ精子細胞においては、幼若な精子細胞におけるより endp-ret の洞胞状に拡大したものが多く認められた。

精原細胞、精母細胞及び幼若な精子細胞の mito は細胞質内に分散して存し、精子細胞の発育が進むにつれて漸次細胞周辺の細胞膜の近傍に移行する傾向を示すが、Palade (1952b), 南野 (1955) 等が白鼠精子細胞で見たような著明な周辺移行の傾向は海猿では認められない。精細胞の mito の内部構造は、他種の細胞において Palade (1952b), Sjöstrand & Hanzon (1954a), 本陣 (1955, 1956) 等によつて得られた知見と稍々異なる。即ち、精細胞の cristae mitochondriales は、他種細胞に見られるような mito の長軸に直角の規則正しい配列を示さず、mito の表面に密接してあるか或いは平行に位置する。このことは Palade (1952b), 南野 (1955), Burgos & Fawcett (1955), 安澄 (1956) 等の報告と一致する。

従来の光顕研究において精細胞内に idiosome (Meves 1899, Papanicolaou & Stockard 1918), archoplasm (Gatenby & Woodger 1921), Sphäre (Niessing 1897) 等と呼ばれる Golgi 体と同一性格の構造と考えられ、idiosome は idioendosome と呼ばれる中心球様体とその表面に密接して存する染色性の強い idioectosome と呼ばれる構造からなつてるといわれてきたこの光顕像中の精細胞の Golgi 体 (idiosome) に相当する部には、電顕像において、前述のように対をなす薄膜の集積 (Golgi 薄膜) とこれに囲まれた大小種々の電子密度小な胞 (Golgi 胞) 及び時として存在する小顆粒 (Golgi 顆粒) が認められた。これら 3 つの超微構造要素は Dalton & Felix (1953, 1954, 1956) により畢上体、十二指腸腺細胞において Sjöstrand & Hanzon (1954b) により腺外分泌細胞において Haguenu & Bernhard (1955) により腫瘍細胞において本陣 (1955, 1956) により神経細胞において Clermont (1956) により睾丸精細胞において、

夫々確認された Golgi 体の超微構造要素と原則的構造において一致する。ただ異なる点は、海狼精細胞においては Golgi 体は全体として他の細胞のそれに比して著しく大型であり、且つ Burgos & Fawcett (1955) が猫精細胞に見たと同様、大小の胞を囲む薄膜の lamellae 構造が同心性に並んでいることである。精原細胞及び精母細胞では Golgi 体は未だ小型であり、薄膜の配列も不規則であるが、精子細胞においてこのような同心様の lamellae 構造は著明となり、精子細胞の発育が進むにつれ、漸次再び構造が乱れてくる。次いで Benda (1897) のいう所謂「染色性の強い小体」、Meves (1899) のいう「顆粒 (Körner)」、Gatenby & Woodger (1921) のいう「proacrosomal granule」等に相当する電子密度大な顆粒が Golgi 体内に出現する。この顆粒の数は筆者の超薄切片標本において 3~4 個から多いときには 14~20 個を算す。この顆粒の一部のものは電子密度小さな小胞に囲まれているが、囲まれていないものもある。この電子密度の小さな小胞は Duesberg (1909) の spherès hyalines, Oliver (1913) の hyaline area に相当すると考えられる。上記 proacrosomal granule は Golgi 体の内部で形成せられる物質と考えられ、その数は動物の種類により異なるといわれ、従来の光顕所見によると、白鼠及び廿日鼠では 1~2 個、海狼では 10 個或いはそれ以上 (Papanicolaou & Stockard 1918, Leblond & Clermont 1952) と報告されている。電顕検索では、Burgos & Fawcett (1955) によると、猫で多くの場合 1 個、時には 2 個と報告されている。筆者の電顕所見ではその形成初期には 10 個或いはそれ以上の顆粒体として現われるが、超薄切片標本の場合標本の厚さが非常に薄いため、正確な個数は判然としない。精子細胞の発育が進むと、結局これらの顆粒は更に小さな小顆粒の大きな集合体 (acrosome 顆粒) に変形し、又個々の小胞も 1 つの大きな胞 (acrosome 胞) に融合し前者を包む。acrosome 顆粒を含む acrosome 胞は次いで核質上部に近接しこれを覆う。

以上の経過は Burgos & Fawcett (1915) の猫の成績と略々一致している。最近 Leblond & Clermont (1952) は海狼の acrosome 胞が固定による人工産物であると述べているが、筆者の所見は、acrosome 胞が人工産物ではなく、Golgi 体由来する構造であることを示している。南野 (1955) が白鼠で idioectosome 及び idioendosome と記述したものは、略々筆者の acrosome 胞及び acrosome 顆粒に相当するものと考

えられる。核膜に接着した acrosome 顆粒と acrosome 胞は漸次発育して核前部を覆うようになるが、この時 acrosome 顆粒から変化形成された物質によつて、acrosome 胞が完全に満たされることが筆者の電顕検索によつて見出された。この点が Watson (1952), Burgos & Fawcett (1955) の所見と稍々趣を異にする。電子密度大な acrosomal granule と電子密度小さな acrosomal vesicle は、従来の光顕所見にいう所謂内及び外 acrosome に相当するものと考えられる。従つて筆者の電顕像にいう外 acrosome は、従来の光顕所見における所謂内及び外 acrosome によつて形成されたもので、電顕像に見られる外 acrosome は核質尖部ではその厚さは最大で、核質の後方に進むに従つて扁平な膜様構造の所謂頭布に変形する。核質と外 acrosome の間に約 0.1μ の厚さの一層の稍々電子密度小さな層がありこれが電顕所見にいう内 acrosome である。内 acrosome は核質の後方では頭布の内層の電子密度小さな層に連続している。内 acrosome と外 acrosome の間には約 $300\sim 500\text{\AA}$ の小孔様構造があり、両者の間に物質の移行があることを推知せしめる。海狼における acrosome 及び頭布の所見は、廿日鼠精子における所見と原則的に一致するが、海狼の場合廿日鼠に比し acrosome 及び核帽は遙かに大きく、廿日鼠に見たような頭部透明部は見られない (平井 1955)。

精子細胞の細胞質がすべて核後部に移行すると、細胞前部の細胞膜は acrosome 及び頭布と密に接着する。この時核質は支持細胞内に嵌入するので、細胞膜は支持細胞の細胞膜と外 acrosome との間にはさまれこれ等と密着する。この時期の精子頭部断面の電顕像は、核質の外方に、内 acrosome, 外 acrosome, 細胞膜、支持細胞細胞膜の 4 層の膜様の層の存在を示す。Burgos & Fawcett (1955) は猫のこの時期に核質外面に核膜を認めたというが、筆者の所見では明確な核膜は認められず、核質は電子密度大な小顆粒状凝集像を呈す。精子頭部を覆っている支持細胞の細胞膜から約 $0.1\sim 0.3\mu$ の長さの膜様のものが支持細胞細胞質内に向つて出ている。そのため一見精子頭部の表面から小毛様構造が出ているように見えるが、これは Burgos & Fawcett (1955) の記載したように小顆粒が殆んど欠除しているが endp-ret に相当するものと思われる。

核質下端部の陥凹部に嵌入している蝶翼状の電子密度大な小体は近位中心小体で、核質に密着せず電子密

度小な層によつて隔てられている。近位中心小体は頸部小体に変形する。このことは廿日鼠成熟精子の頸部小体と核質との關聯所見に略々一致する。近位中心小体の稍々後方に離れてある2個の電子密度大な小体は、Meves (1899), Oliver (1913) 等の遠位中心小体に相当するものと思われる。2個の遠位中心小体のうち最後方のものは明瞭な環状構造をなし、その内部を軸糸が貫通している。この環状の遠位中心小体は尾部の尾主部螺旋帯を形成する。尾主部螺旋帯の発生については未だ全く報告がない。最近筆者は成熟廿日鼠精子の尾主部螺旋帯が尾部中間部の内螺旋帯からの移行物であることを推知せしめる電顕像を得たが、今回の海猿の精子形成過程の所見は、遠位中心小体こそ尾主部螺旋帯の形成に重要な役割をなすものであることを明示するものである。軸糸繊維と中心小体の相互關係について種々の論争があるが、筆者は、今回の検索より、軸糸繊維が明らかに遠位中心小体の中を通り近位中心小体と結合しているのを確認した。

多数の小管状構造からなる尾鞘 (Schwanzmanchette, caudal sheath) は軸糸を環状に取囲んでいる。このことは Burgos & Fawcett (1955) の猫の場合と全く同様である。尾鞘は光顕検索で Renson (1882), Lenhossék (1898), Meves (1899) 等の報告したような完全な一枚の膜様構造では決してなく、環状にならんだ多数の小管構造である。尾鞘の起源に関しては Kölliker (1899), Schoenfeld (1900), Mollé (1906) 等はこれが核膜より由来すると述べ、これに反し、Lenhossék (1898), Meves (1899), Duesberg (1909), Retzius (1909), Oliver (1913) 等は細胞質より分化したもの (cytoplasmic differentiation) であると主張した。電顕的觀察では、Watson (1952) は白鼠で尾鞘の存在を記載しているが、その起源については触れていない。南野 (1955) は白鼠で尾鞘が所謂二重膜構造を呈する核膜の外層から発生すると記している。一方 Burgos & Fawcett (1955) は核膜からの起源を否定し細胞質由来を説いている。筆者の海猿材料の觀察では尾鞘が精子細胞の細胞膜に結合している所見に接したが、これは尾鞘が細胞膜に由来することを明瞭に示すものと考えられる。

尾部中間部の螺旋帯が mito に由来することは古くから光顕による研究者によつて唱えられてきたが、筆者の電顕像はこの古典説が正しいことを示している。軸糸は横断面において1或いは2本の中心繊維とこれを二重環状に囲む内、外夫々9本の内環及び外環繊維

より構成されている。この所見は筆者の廿日鼠成熟精子において見出した所見に一致する (平井 1955)。Burgos & Fawcett (1955) が猫で記載したように、海猿においても2個の精子細胞が1つの狭い細胞質橋により結びつけられているを確認した。

支持細胞核膜には屢々陥入が認められ、核小体は比較的大きく電子密度大な蜂窩状の構造をなしていることが今回の検索により判明したが、斯る核膜の陥入及び核小体の蜂窩状構造は精細胞に見られぬ特異的な構造である。支持細胞の mito に著明な cristae が存することも精細胞の mito と異なる点で、その上支持細胞の mito の基質は他の精細胞の mito より電子密度大である。endp ret は主に小胞状を呈しているが、このことは Palade (1955b) の記載に略々一致する。支持細胞の Golgi 体は、Golgi 薄膜 Golgi 胞 Golgi 顆粒の3要素からなる点は、精細胞を含めた他種細胞の Golgi 体のそれに一致している。その特徴は、支持細胞の Golgi 体では板層状の Golgi 薄膜が非常に compact にならび、従つて電子密度が極めて大であることである。支持細胞の Golgi 体に関して、光顕検索に基いて Oettle (1948) は Golgi 体の存在を否定し、西田 (1954) は「separate Golgibodies」よりなる大型及び小型の Golgi 装置の存在を主張している。筆者の海猿の支持細胞の光顕像と電顕像の比較から推定すると、従来の光顕による検索結果には、Golgi 体称するものに種々の細胞質内包含体 (脂肪小滴、結晶様体等) を混じえて報告している場合が屢々あるように思われる。既に本陣 (1955) によつて神経細胞において、Golgi 胞 Golgi 薄膜及び Golgi 顆粒よりなる特定超微構造を有する構造物が古典的な Golgi 網に一致することが同定されたが、筆者は原則としてこの3要素を具備した構造物を海猿の支持細胞内に確認した。斯る精緻な特定超微構造を有することは Golgi 体が細胞内の特定構造物であり、決して一部の人々がいうような人工産物でないことを示している。

支持細胞が syncytial であるか否かについては種々論争がある。Winiwarter (1912), George (1937), Elftman (1950) 等は syncytial な構成を否定或いは疑問視している。これに反して Gatenby & Beams (1936), 西田 (1954) 等は syncytial な構成を有すると述べ、伊藤 & 日置 (1940) は支持細胞は基底部分においては個々の細胞として独立性を有するが、管腔内側部では互に syncytial な構成を示すと報告してい

る。筆者の所見によつて、相隣接する支持細胞が互にその細胞膜により隔てられた独立細胞であり、その間に何等細胞質の移行なきことが明らかとなつた。

支持細胞の Golgi 体のすぐ近傍に見られる電子密度大な星形乃至多角形を呈する構造は、おそらく類脂体であろう。屢々 mito が融合してこの構造に変化すると思われる像が見られ、且つこの構造が Golgi 体の近くに屢々存在する点から、mito の Golgi 体への変化過程ではなからうかとの疑を懐かしめる。このよ

うな mito と Golgi 体の関係は Parat (1929), Hirsch (1939) 等の報告を想起せしめるが、確定的な所見に接しない。

支持細胞内に存する今一つの電子密度大な大型の内に電子密度小な小顆粒及び電子密度大な膜様構造を有する構造は、従来の光顕検索によつて報告された結晶様体 (crystalloid body, Lubarsch 1896) に相当するものであろう。

結 論

成熟海狼畢丸を材料とし、その超薄切片標本を電子顕微鏡で観察し次の如き成績を得た。

1) 精細胞の Golgi 体は電子密度小な大小種々の胞と、これを囲む電子密度大な薄い膜からなる lamellae 構造及びこれらの外側にある小顆粒よりなる。

2) 精子細胞の Golgi 体から電子密度小なる acrosome 胞と電子密度大な acrosome 顆粒を生ずる。次いでこの両者から二層の acrosome 及び頭布が形成される。

3) 尾鞘 (caudal sheath) は精子細胞の細胞膜から形成される。尾鞘の内に近位中心小体由来する 1 個の電子密度大な蝶翼状構造の小体、遠位中心小体によ

る 2 個の電子密度大な略々環状の小体が見られる。

4) 軸糸は近位中心小体より起始し、遠位中心小体の内を貫通する。

5) 尾部中間部の螺旋帯は mitochondria より生ずる。尾部の尾主部螺旋帯は遠位中心小体より生ずる。

6) 支持細胞の Golgi 体は精子細胞の Golgi 体の基本構造と一致しているが、支持細胞では Golgi 薄膜が緻密な配列を示す。そのほか、細胞質内の類脂体、結晶様体の超微構造を明らかならしめた。

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。なお、種々御援助を戴いた大和一夫氏、電子顕微鏡室の野田慶吉氏、西村竹治郎氏及び谷口幸吉氏に感謝します。

文 献

- 1) Ballowitz, E : Zeitsch. f. wiss. Zool., 52 : 217, (1891).
- 2) Benda, C : Verh. d. physiol. zu Berlin, (1896-1897), (Mollé 1906による).
- 3) Bernhard, W., F. Hagnenau., A. Gautier. & Ch. Oberling : Zeitsch. Zellforsch., 37 : 281, (1952).
- 4) Burgos, M. H. & D. W. Fawcett : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1 : 287, (1955).
- 5) Burgos, M. H. & D. W. Fawcett : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2 : 223, (1956).
- 6) Clermont, Y : J. Biophysic. Biochem. Cytol. 2 : Suppl, 119, (1956).
- 7) Dalton, A. J. & M. D. Felix : Am. J. Anat., 92 : 277, (1953).
- 8) Dalton, A. J. & M. D. Felix : Am. J. Anat., 94 : 171, (1954).
- 9) Dalton, A. J. & M. D. Felix : J. Biophysic. Biochem. Cytol.,

- 2 : Suppl, 79, (1956).
- 10) Duesberg, J : Arch. f. Zellforsch., 2 : 137, (1909).
- 11) Elftman, H : Anat. Rec., 106 : 381, (1950).
- 12) Gatenby, J. B. & J. H. Woodger : Quart. J. Microsc. Sci., 65 : 265, (1921).
- 13) Gatenby, J. B. & H. W. Bams : Quart. J. Microsc. Sci., 78 : 1, (1936).
- 14) George, U : Zeitsch. mikr-anat. Forsch., 42 : 479, (1937).
- 15) Hagnenau, F. & W. Bernhard : Arch. d'anat. mic., 44 : 27, (1955).
- 16) Hermann, F : Arch. mikr. Anat., 34 : 58, (1889).
- 17) Hermann, F : Anat. Anz., 14 : 311, (1898).
- 18) Hirsch, G. C : Form-und Stoffwechsel der Golgi-körper, (1939).
- 19) 平井善昭 : 十全雑誌, 57 : 2046, (1955). Japan Science

- Review- Medical Sciences., 4 : (abstract).
- 20) 本陣良平 : 細胞化学 シンポジウム, 5 : 109, (1955). 21) Honjin, R : Okajima Folia Anatomica Japonica., 29 : 117, (1956).
- 22) 本陣良平・泉外美 : 解剖学雑誌, 31 : 6-3, (1956). 23) Ito, T. & K. Hioki : Okajima Folia Anatomica Japonica., 19 : 301, (1940). 24) Kölliker, A : Handbuch der Gewebelehre des Menschen., (1899), (Burgos & Fawcett 1955 による). 25) Leblond, C. P. & Y. Clermont : Am. J. Anat., 90 : 167, (1952). 26) Lenhossék, M : Arch. mikr. Anat., 51 : 215, (1898).
- 27) Lubarsch, O : Virchows Arch., 145 : 316, (1896). 28) Meves, F : Arch. mikr. Anat., 54 : 329, (1899). 29) 南野隆三 : 電子顕微鏡, 4 : 249, (1955).
- 30) Mollé, J : La cellule., 23 : 1, (1906).
- 31) Niessing, C : Arch. mikr. Anat., 48 : 111, (1897). 32) Nishida, T : Cytologia., 19 : 203, (1954). 33) Oettle, A. G : Nature., 162 : 76, (1948), (Nishida 1954 による). 34) Oliver, J. R : Am. J. Anat., 14 : 473, (1913). 35) Palade, G. E : J. Exp. Med., 95 : 285, (1952a). 36) Palade, G. E : Anat. Rec., 114 : 427, (1952b). 37) Palade, G. E : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1 : 59, (1955a). 38) Palade, G. E : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1 : 567, (1955b).
- 39) Palay, S. L. & G. E. Palade : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 1 : 69, (1955).
- 40) Papanicolaou, G. N. & C. R. Stockard : Am. J. Anat., 24 : 37, (1918). 41) Parat, M : C. R. Acad. Sci., 188 : 1517, (1929). 42) Renson, G : Arch. de Biol., 3 : 330, (1882). 43) Retzius, G : Biol. Untersuch., 14 : (1909). 44) Schoenfeld, H : Biograph. Anat., 8 : 89, (1900), (Burgos & Fawcett 1955 による).
- 45) Sjöstrand, F. S. & V. Hanzon : Exp. Cell Res., 7 : 393, (1954a). 46) Sjöstrand, F. S. & V. Hanzon : Exp. Cell Res., 7 : 415, (1954b). 47) 渡辺陽之輔 : 電子顕微鏡, 4 : 89, (1955). 48) Watson, M. L : Biochem. et Biophys. Acta., 8 : 369, (1952). 49) Weiss, J. M : J. Exp. Med., 98 : 607, (1953). 50) Winiwarter, H : Arch. de Biol., 27 : 103, (1912). 51) Yasuzumi, G : J. Biophysic. Biochem. Cytol., 2 : 445, (1956).

附 図 説 明

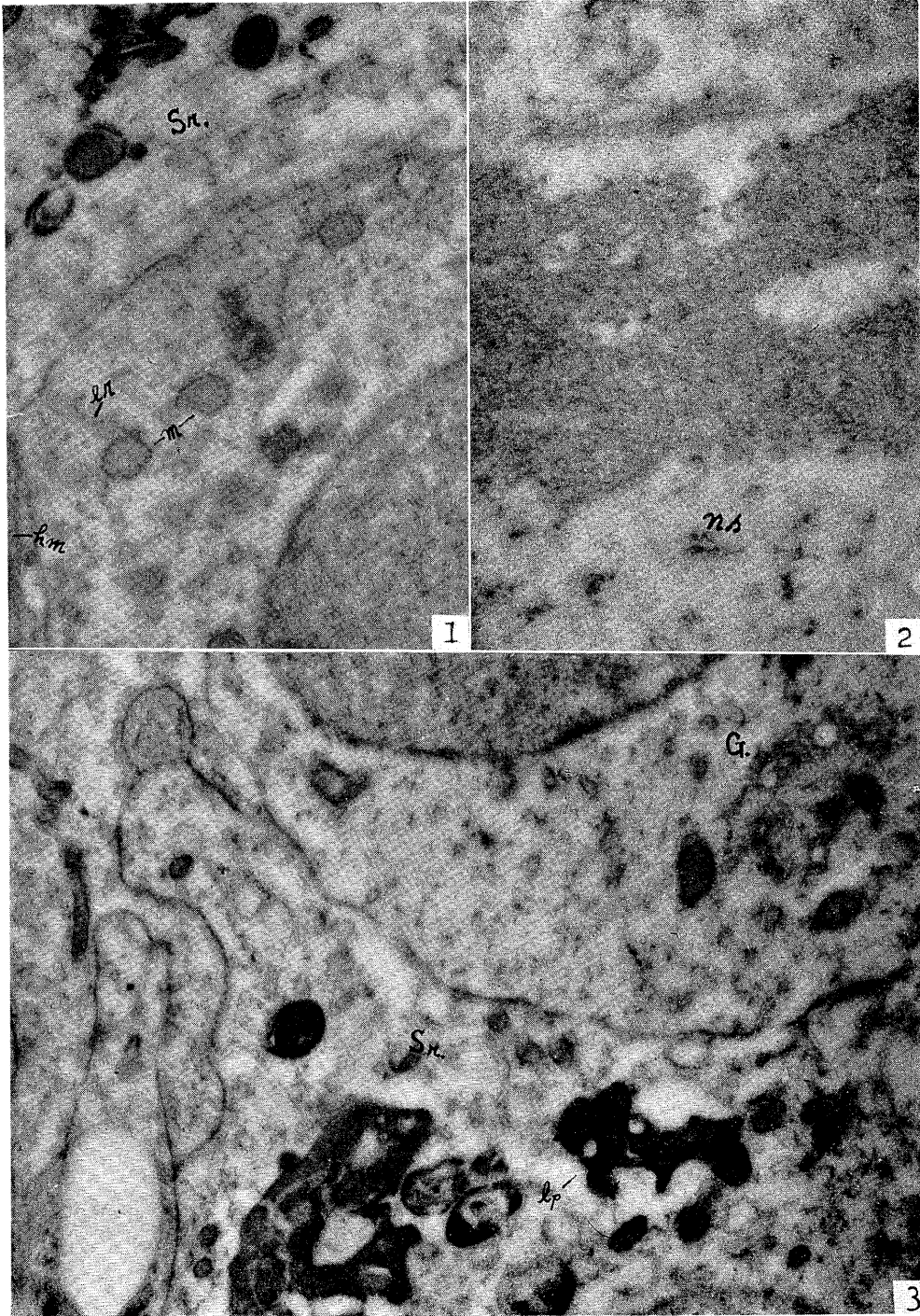
略 号 説 明

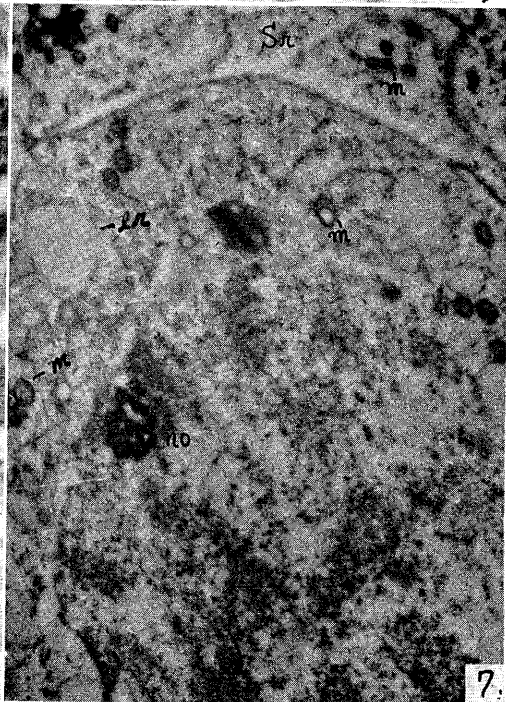
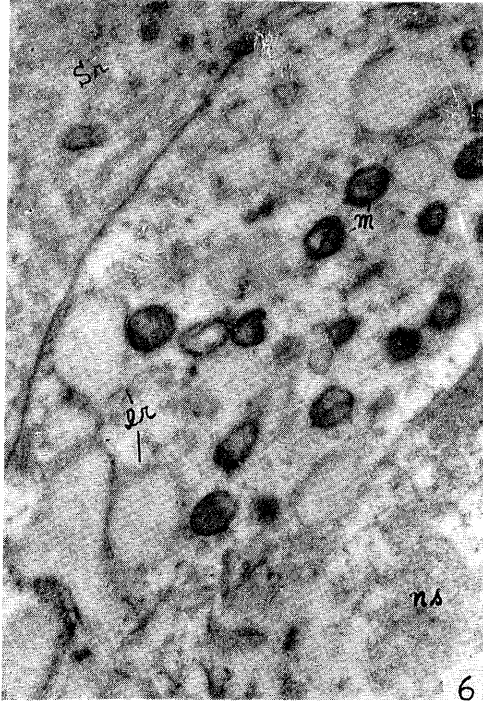
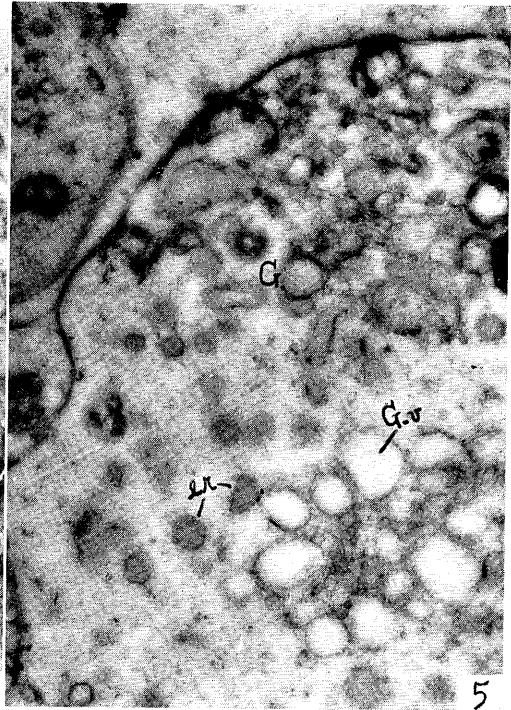
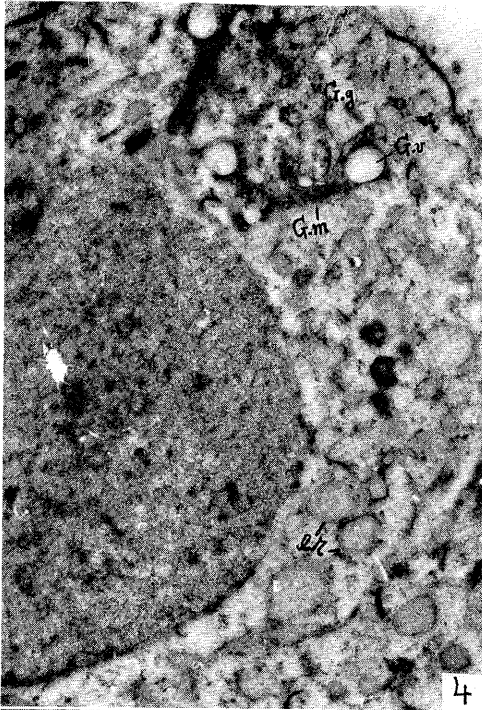
a., 軸 糸	hm., 硝子膜
ac., acrosome	iac., 内 acrosome
ag., acrosome 顆粒	lp., 類脂体
av., acrosome 胞	m., mitochondria
bm., 基礎膜	mp., 尾部中間部
cb., chromatoid body	no., 核小体
cm., 細胞膜	ns., 核 質
cs., 尾 鞘 (caudal sheath)	oac., 外 acrosome
cy., 結晶様体 (crystalloid body)	pac., 前 acrosome 顆粒
dc., 遠位中心小体	pc., 近位中心小体
er., endoplasmic reticulum	Sc., 精母細胞
G., Golgi 体	Sg., 精原細胞
G.g., Golgi 顆粒	Sp., 精子細胞
G.m., Golgi 薄膜	Sr., 支持細胞
G.v., Golgi 胞	tmp., 尾主部
h., 頭 部	tsb., 尾主部螺旋帯
hc., 頭 布	

写 真 説 明

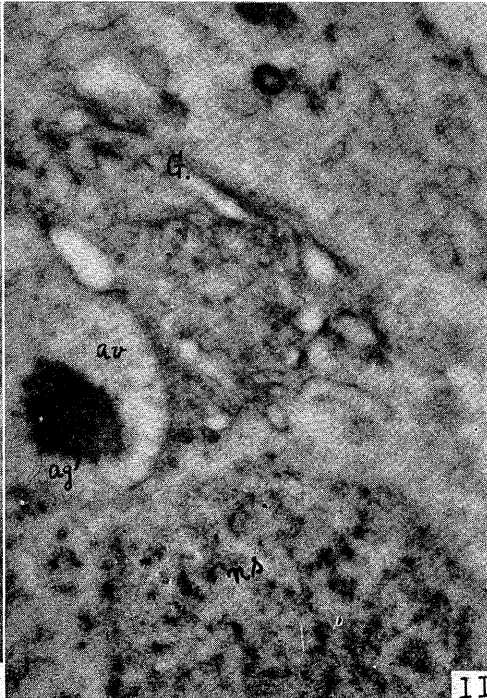
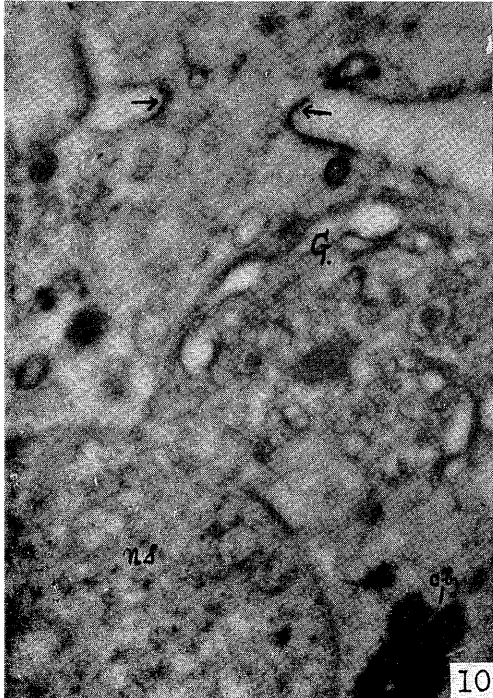
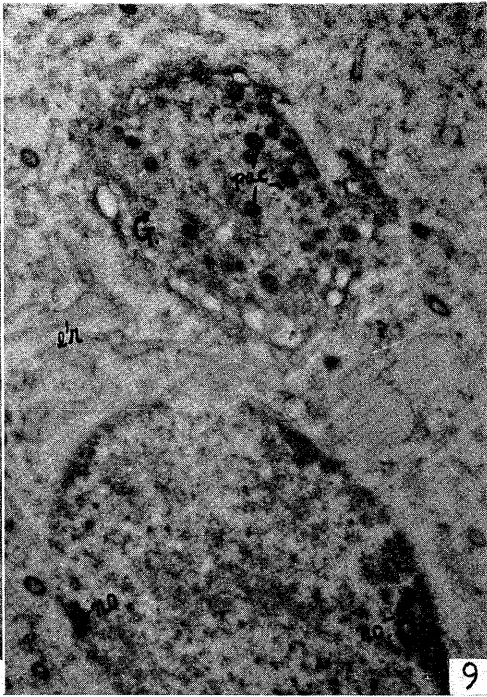
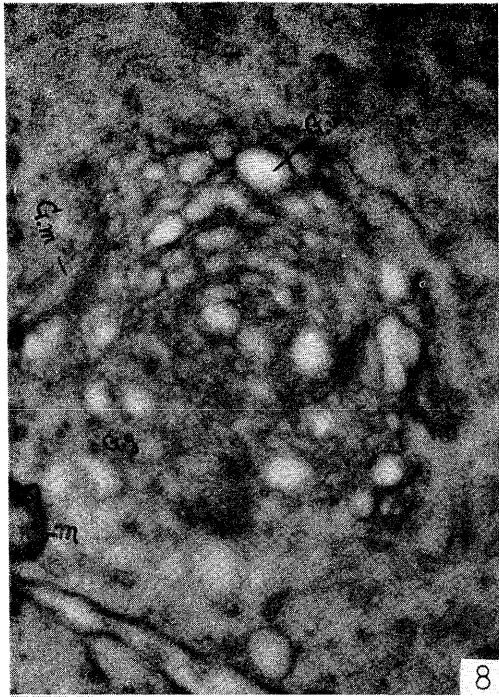
- | | |
|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Plate 1. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。 | 写 真 10 精子細胞の Golgi 胞内の前 acrosome |
| 写 真 1 精原細胞及び支持細胞。×15,000. | 顆粒及び chromatoid body を示す。 |
| 写 真 2 精母細胞の染色体。×35,000. | ×15,000. |
| 写 真 3 精原細胞及び支持細胞。×17,500. | 写 真 11 精子細胞の核膜に接着せる acrosome |
| Plate 2. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。 | 胞及び acrosome 顆粒を示す。 |
| 写 真 4 精母細胞の核, Golgi 体及び endo- | ×15,000. |
| plasmic reticulum を示す。 | Plate 4. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。 |
| ×12,000. | acrosome の形成過程を示す。 |
| 写 真 5 精母細胞の Golgi 体を示す。 | 写 真 12 acrosome 胞内 acrosome 顆粒より形 |
| ×15,000. | 成せられた小顆粒状物質を示す。 |
| 写 真 6 精母細胞の endoplasmic reticulum | Golgi 体は acrosome 胞に接して位置 |
| 及び mitochondria を示す。 | する。×15,000. |
| ×15,000. | 写 真 13 Golgi 体の一部はなおもとの形を保有 |
| 写 真 7 精母細胞の核小体及び endoplasmic | し acrosome 胞に接している。 |
| reticulum を示す。×9,000. | ×15,000. |
| Plate 3. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。 | 写 真 14 Golgi 体は acrosome 胞より分離す |
| 写 真 8 精子細胞の Golgi 体を示す。 | る。×20,000. |
| ×20,000. | Plate 5. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。 |
| 写 真 9 精子細胞の Golgi 体内の前 acrosome | 精子頭部, 頸部及び中間部の変形過程 |
| 顆粒を示す。×9,000. | を示す。 |

平井論文附圖(1)

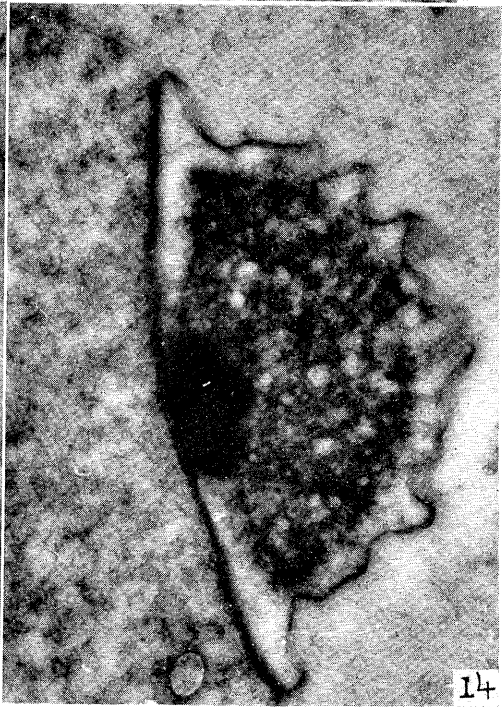
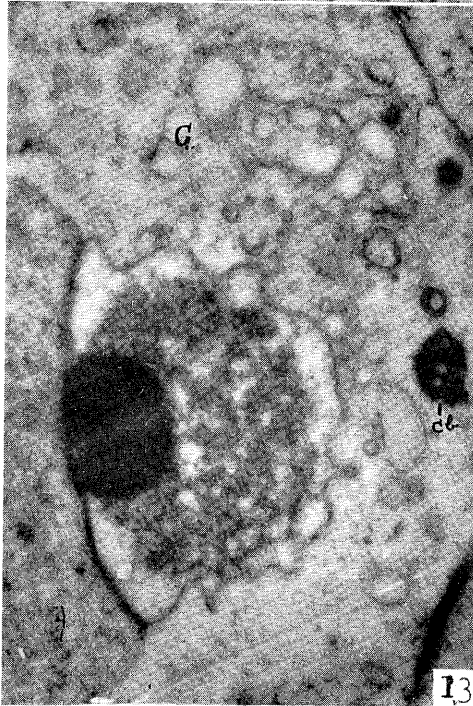
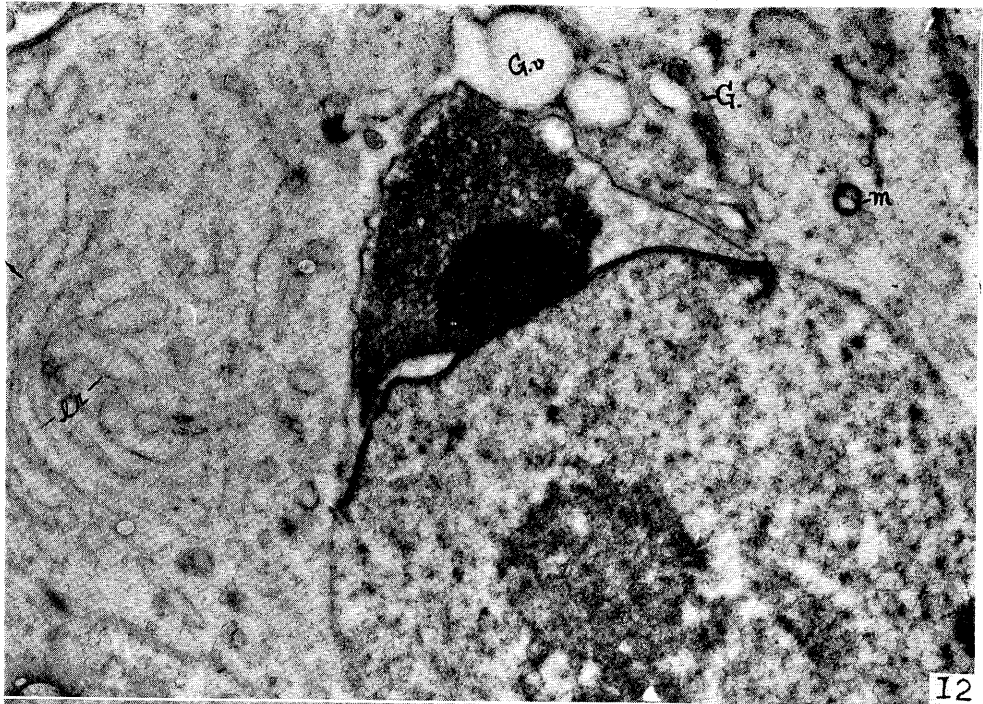




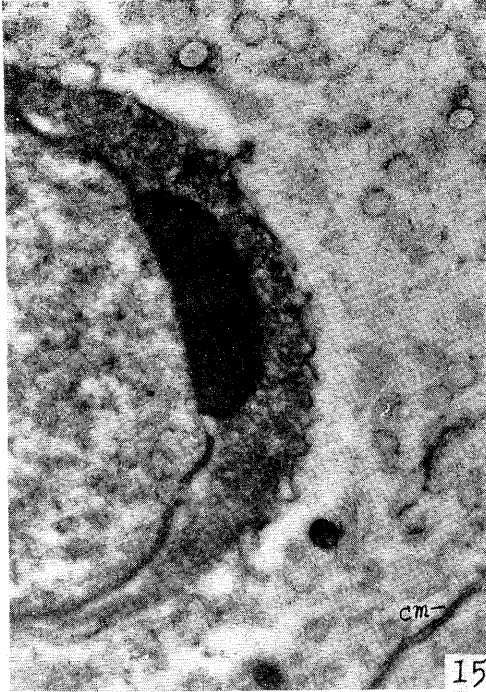
平井論文附圖(3)



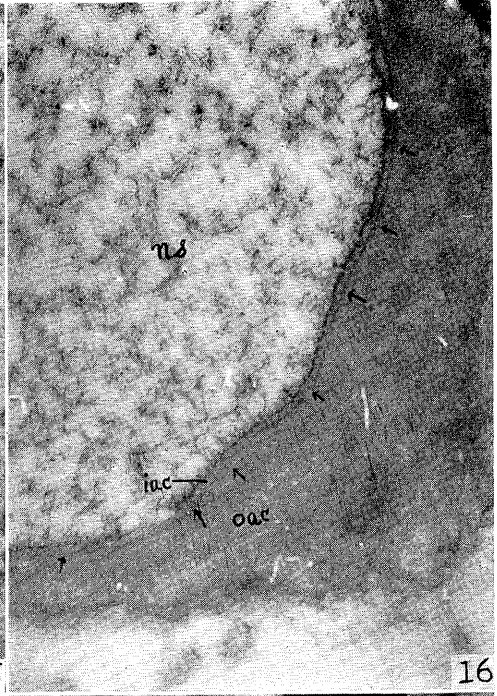
平井論文附图(4)



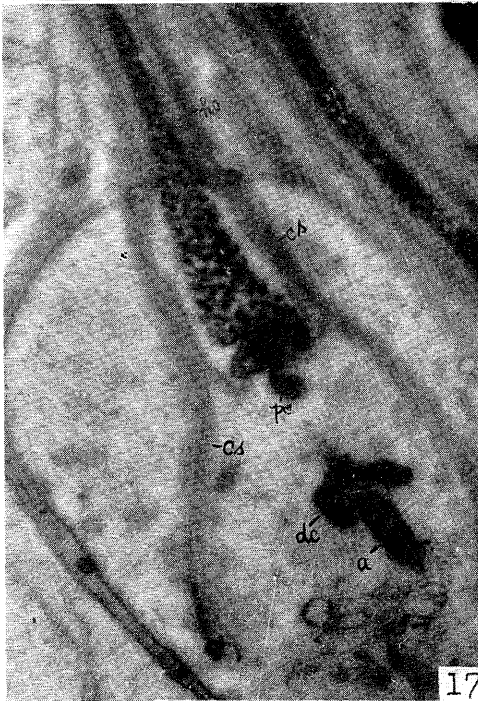
平井論文附圖(5)



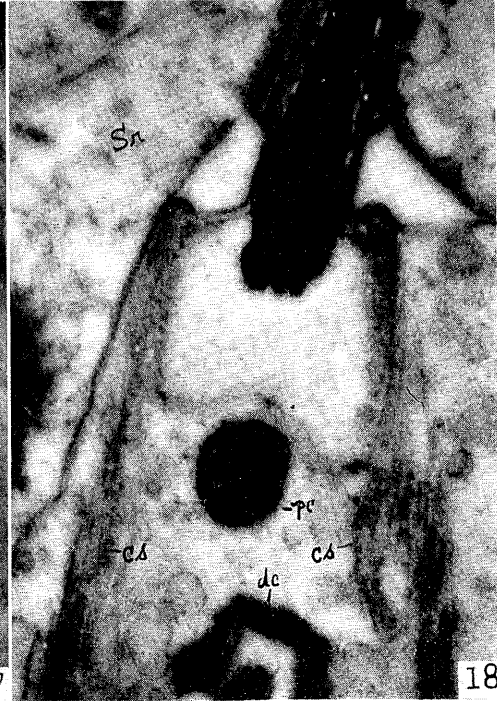
15



16



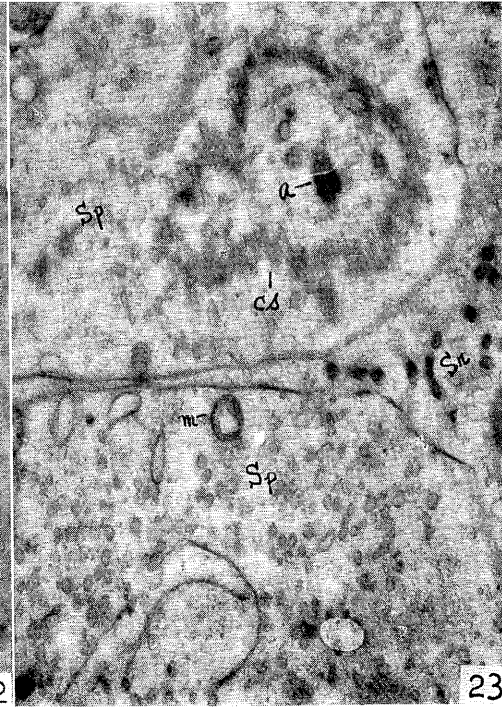
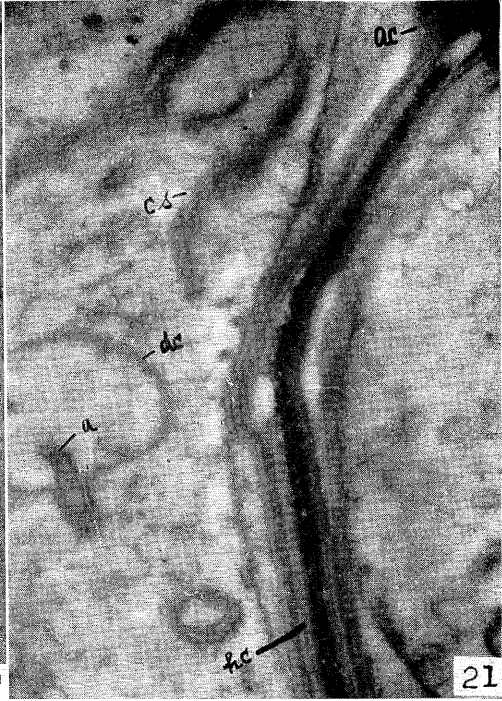
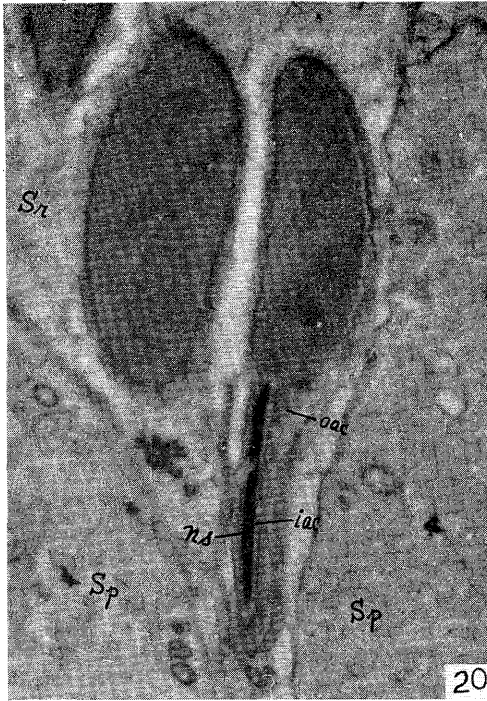
17

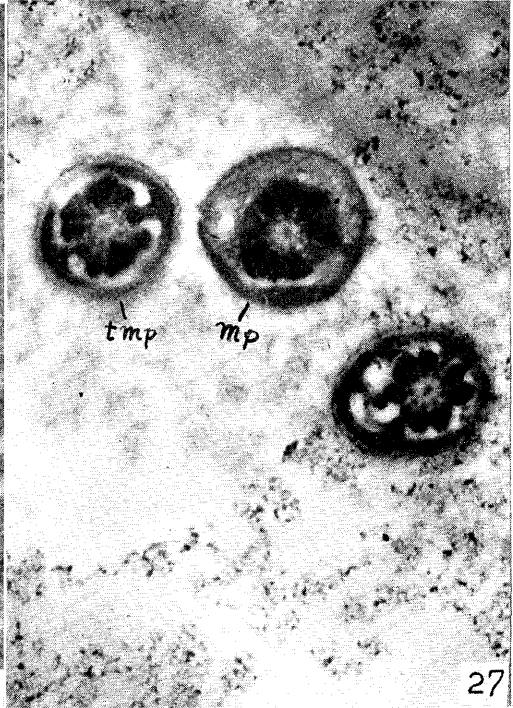
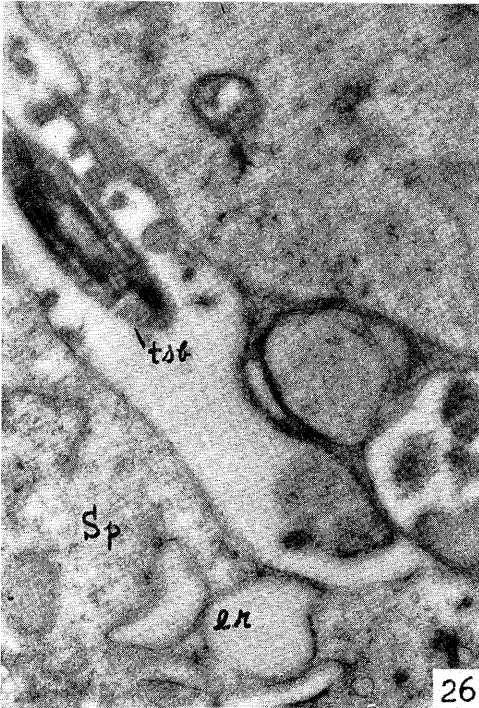
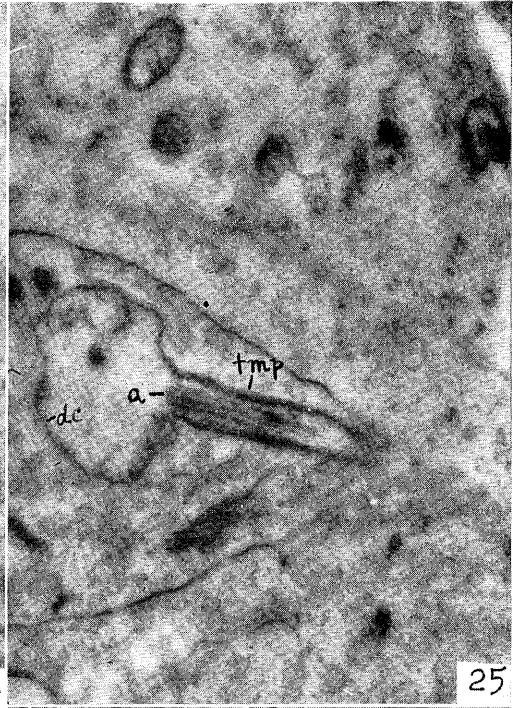
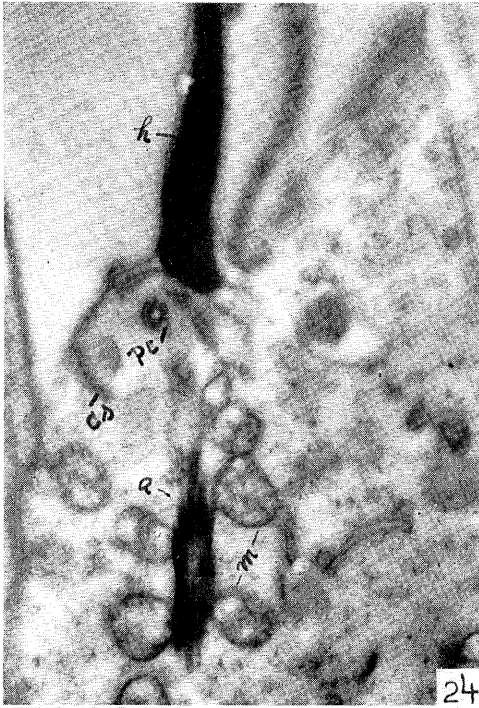


18

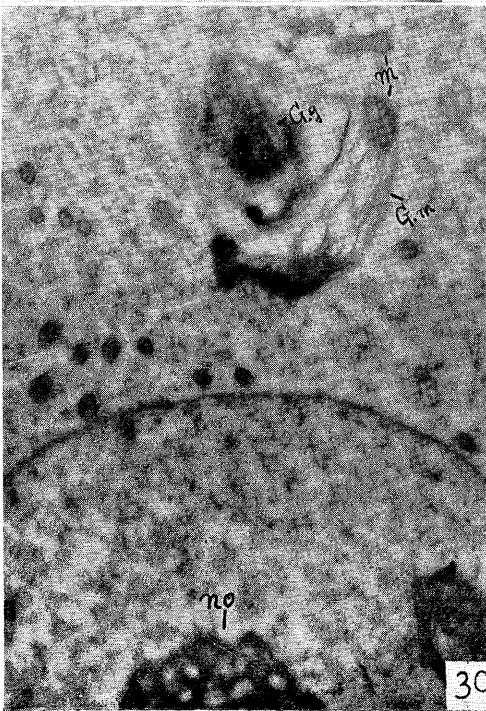
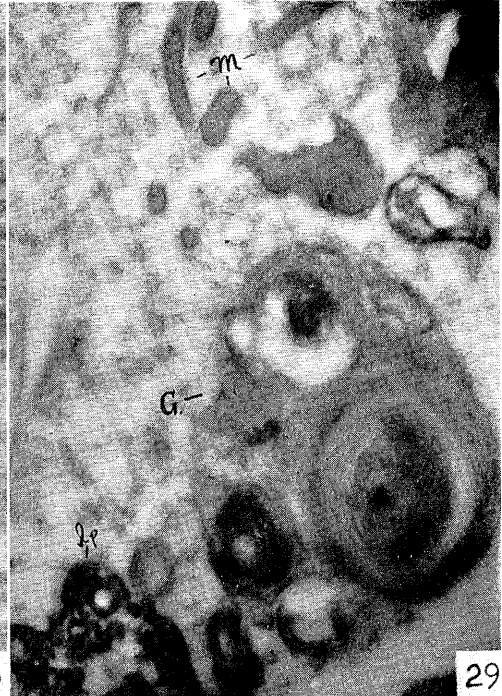
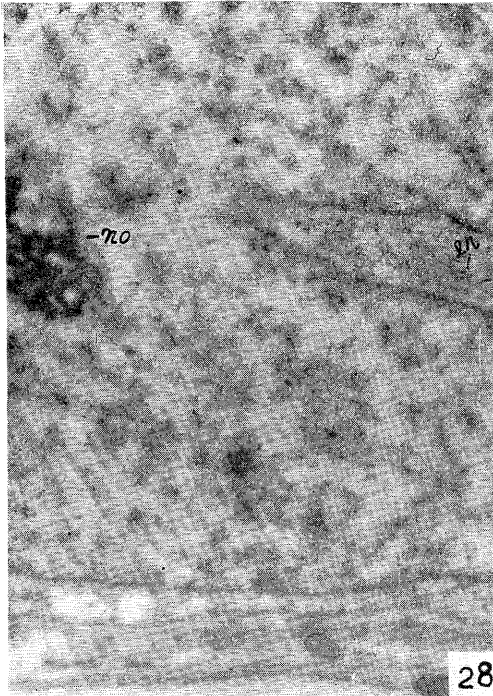


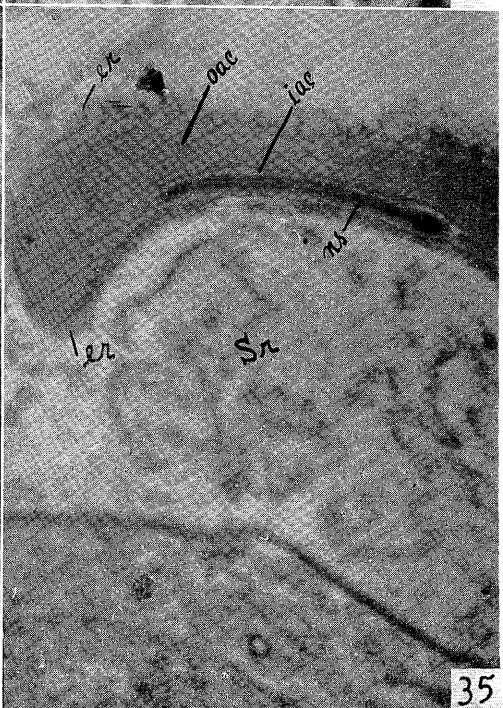
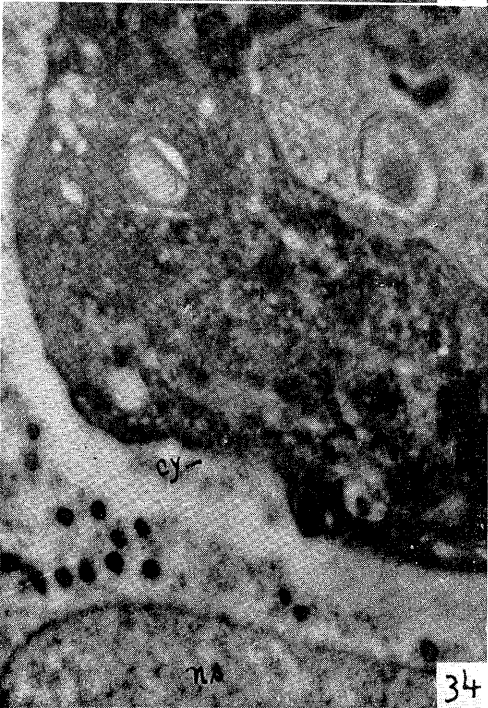
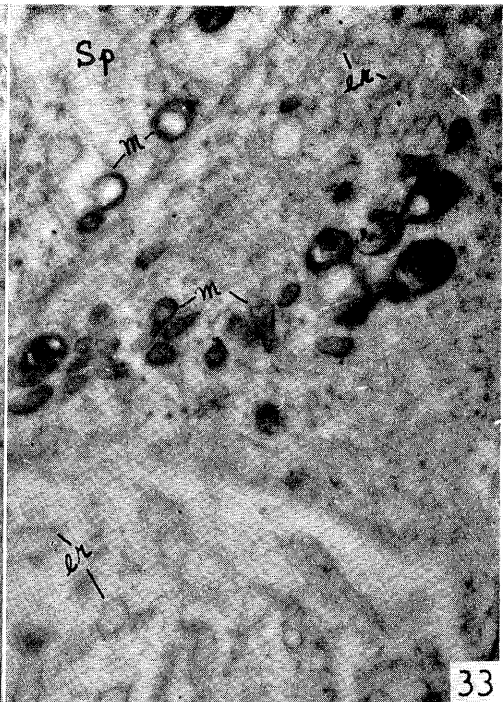
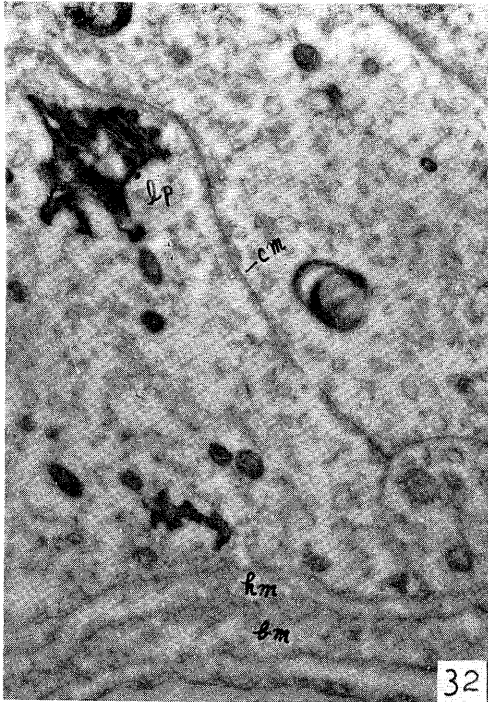
平井論文附圖(7)





平井論文附圖(9)





- 写真 15 acrosome 胞は小顆粒状物質により殆んど満たされる。×15,000.
- 写真 16 acrosome の内, 外の二層を示す。×25,000.
- 写真 17 核質の凝集像, 頭布, 尾鞘, 軸糸及び近, 遠の両中心小体を示す。×15,000.
- 写真 18 核質の凝集像が消失し, 電子密度大な均一の構造を示す。×25,000.
- Plate 6. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。
- 写真 19 変形期精子頭部の縦断像。×22,500.
- Plate 7. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。
- 写真 20 精子頭部 (核質及び内, 外 acrosome) を示す。×12,000.
- 写真 21 精子頭部 (核質及び二層の頭布) を示す。×15,000.
- 写真 22 尾鞘, 軸糸及び近, 遠の両中心小体を示す。×20,000.
- 写真 23 尾鞘の横断像。×12,000.
- Plate 8. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。精子の形成過程を示す。
- 写真 24 精子頭部, 軸糸及び中間部螺旋帯の形成を示す。×10,500.
- 写真 25 精子尾主部螺旋帯の形成を示す。×15,000.
- 写真 26 精子尾主部を示す。×15,000.
- 写真 27 精子尾部中間部及び尾主部の横断像を示す。×26,600.
- Plate 9. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。支持細胞 (Sertoli) を示す。
- 写真 28 蜂窩様構造を呈す核小体及び核膜の陥入を示す。×15,000.
- 写真 29 Golgi 体及び類脂体を示す。×20,000.
- 写真 30 Golgi 体を示す。×15,000.
- 写真 31 Golgi 体及び類脂体を示す。17,500.
- Plate 10. 海猿睾丸超薄切片の電子顕微鏡像。支持細胞 (Sertoli) を示す。
- 写真 32 相接する2個の支持細胞及び基礎膜を示す。×10,000.
- 写真 33 mitochondria 及びその変形物質を示す。×15,000.
- 写真 34 細胞質内の結晶様体 (crystalloid body) を示す。×15,000.
- 写真 35 支持細胞質に嵌入せる精子頭部及び小毛様構造を示す。×10,000.