

Fig. 7. Cross-sectioned portions of the pyloric caecum epithelial cells, showing connection of the plasma membrane with the lamellar membrane structure (arrows). D, desmosome. $\times 22400$.

形質膜の陥入像および中電子密度の物質をもつ有縁陥凹像がしばしばみられる (Fig. 4). 陥入部の下端が小胞体のよく発達した部域すなわち管網状系 (tubuloreticular system) にまで達していることがある. このように長い陥入部の内腔には通常, 中電子密度で比較的均質な物質が含まれる. terminal web には微絨毛内部より連なる多数のフィラメント, 少数の遊離リボソーム, 少数の滑面小胞体および少数の小胞 (有縁小胞 coated vesicle も含む) がみられ, これらの間を比較的均質な物質が満たしている (Figs. 3, 4). ここには少数の滑面小胞体以外の細胞器官はまれである. 管網状系は滑面小胞体とリボソーム付着の少ない粗面小胞体よりなるが, 両小胞体膜はところどころで連続している (Fig. 3). ここには糸粒体が比較的少ない. 両小胞体とも内腔の拡張部分に約 $70\sim 140\text{ m}\mu$ のいろいろな電子密度の小滴が含まれることがある (Fig. 4). これらの小滴の外周は特に電子密度が高く, 限界膜のように見えるが, 小胞体膜より薄く, 脂質を含有する小滴に酷似する. また管網状系のよく発達した部域には滑面な限界膜で包まれ, その中に円形, 卵形または

長楕円形の小片を数個ないし十数個含む胞状体がしばしばみられる. これらの小片は上述した微絨毛間に見られる小片と形態学的には識別できないことが多い (Figs. 3, 4). その上, 形質膜の陥凹部分にもこのような小片が数個みられることがある. この部域よりゴルジ野までの細胞質内には多数の糸粒体が集中し, それらの間をリボソームの付着の少ない粗面小胞体, 滑面小胞体, 多数の遊離リボソームおよび微細顆粒状物質よりなる細胞質基質が満たしている. 多くの上皮細胞は少数のグリコーゲン顆粒を含む. 糸粒体稜はその走行が一定しない (Figs. 3, 4). その基質は比較的均質なか電子密度の物質で満たされ, またそこには1個ないし数個の高電子密度の糸粒体内顆粒が含まれることが多い. 糸粒体の分布は上皮細胞の上端部より核上部にかけて次第に減少する傾向がある.

ゴルジ装置はよく発達していて, 層板, 特にその膨大部および空胞にゴルジ小胞が合体する像がしばしば認められる. 多くの上皮細胞では $2\sim 3$ 個のゴルジ装置が存在し, これらが1つのゴルジ野を形成している (Fig. 5). ゴルジ層板の膨大部およびゴルジ空胞には

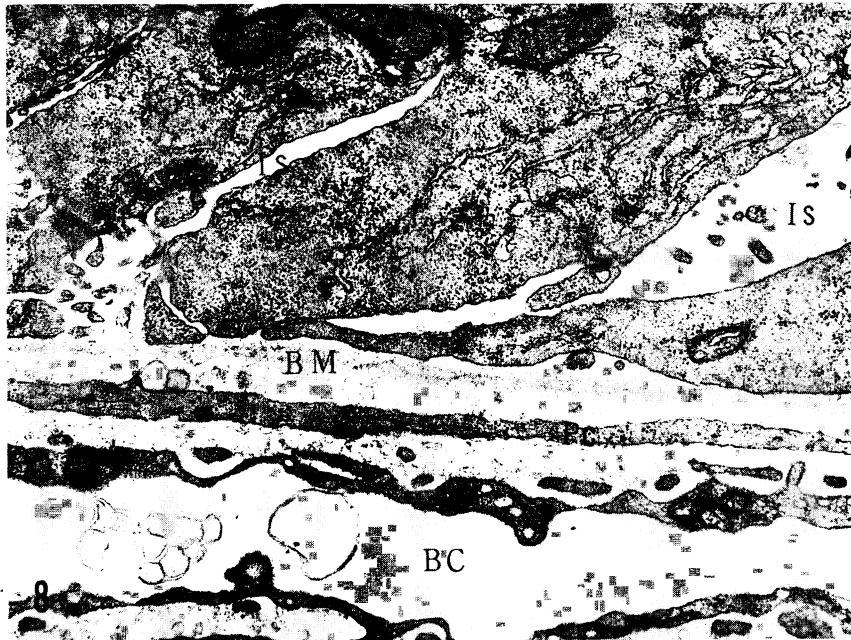


Fig. 8. Basal portions of the pyloric caecum epithelial cells, lying on the basement membrane (BM). Less dense vesicles are seen near the blood capillary (BC) and in the intercellular space (Is). Pc, A cytoplasmic process of a peripheral cell. $\times 19400$.

通常電子密度の低い微小胞（直径約 $45\sim 110\text{ m}\mu$ ）が含まれている。さらにゴルジ野には高電子密度の多胞体が数個またはそれ以上存在することが多いが（Fig. 5）、これらはゴルジ空胞に由来するらしく、その移行像がしばしば認められる。

核は卵形または長楕円形でその核膜のところどころに核膜孔がある。核内の染色質はほぼ一様に分布し、核膜内側に集積することはほとんどない。

光顕的に観察された核上部の封入体（Fig. 2b）は、直径約 $4\sim 5\mu$ で電顕的にはゴルジ野の上部にあり、限界膜に包まれ、内部には微細なフィラメントの束、よく発達した高電子密度の膜構造、集団をなす多くのリボソーム様顆粒および崩壊中と思われる糸粒体などが含まれている。その膜構造はいろいろな方向に迂曲したり、あるいは同心円状にミエリン様像を形成することもある。このような封入体の内部構造の一部と形態的に酷似し、しかも限界膜をもつ小体（直径約 $0.5\sim 1.0\mu$ ）が細胞質内に1個ないし数個認められることが多い（Figs. 5, 6）、またこのような小体が上述した封入体の中に1~3個含まれることもある。

微絨毛および terminal web を除いた細胞質全域に嚢状あるいは胞状の小体が比較的多数散在する（Fig.

6）。その限界膜はゆるやかな波状を呈するが、時折り分泌顆粒類似の形態を示すことがある。内部はやや電子密度の低い微細な顆粒状物質によって満たされている。このような小体の限界膜が、リボソームの付着の極めて少ない粗面小胞体膜と連続していることがある（Fig. 6 挿入図）。

核下部の細胞質では核上部に比べて粗面小胞体がよく発達しているが、特に核下部に糸粒体数が少ない細胞において顕著である。このような細胞では相対的にリボソームの付着が多い扁平嚢状の粗面小胞体が、数層あるいはそれ以上の層板を形成している。また核下部の細胞質内で顕著な層板状膜構造（山元, 1963）がみられる（Fig. 7）。この膜構造はゴルジ野より核下部の細胞周縁部によくみられ、しばしば周縁形質膜と連続している（Fig. 7）。

幽門垂上皮細胞がたがい隣接する細胞間には $250\sim 350\text{ \AA}$ の間腔があり、ゆるやかな波状あるいは比較的まっすぐな輪郭でたがいに接している。terminal web 域の隣接部には tight junction, intermediate junction および desmosome からなる junctional complex がある（Fig. 3）。

有核部および核下部では細胞間腔がところどころで



Fig. 9. A mitotic figure of the pyloric caecum epithelial cell. There are seen many mitochondria around the chromosomes (Ch). The tubulo-reticular system (TRS) are less-developed. $\times 19400$.

拡大し、そこには通常やや電子密度の低い微小胞（直径約 $30\sim 90\text{ m}\mu$ ）が含まれている。これらの微小胞はゴルジ空胞内に含まれるものと酷似する。微小胞は基底膜附近の細胞間腔、基底膜の内外両側および毛血管の内皮細胞下（外側）でもみられる（Fig. 8）。

幽門垂上皮細胞には有糸分裂像が時折り見られる（Fig. 9）が、このような細胞は全体に円味を呈し、染色体群の周囲には多数の糸粒体が存在する。染色体間

の細胞質には遊離リボソームが密集している。有糸分裂中の細胞では terminal web 直下の管網状系の発達はよくない。また、微絨毛間の形質膜の陥入もまれである。

考 察

硬骨魚類の幽門垂は上皮、固有層、緻密層、筋層および漿膜からなる（Dawes, 1929; Blake, 1930, 1936;

Al-Hussaini, 1946; Luppá, 1966; 梅津, 1970; Khanna and Mehrotra, 1971). マス類でもほぼ同様であるが, Bullock (1963) は緻密層を構成している膠原線維が固有層側と筋層側に不規則に分岐していること, および緻密層内には線維芽細胞はないがこの層の内側(固有層側)と外側には存在することを報告している. ニジマス幽門垂では, 顆粒層と固有層との間には厚い緻密層が, そして筋層との間には薄い緻密層と線維芽細胞層とがある. したがって, 既知の厚い緻密層を“内緻密層”(stratum compactum internum), 顆粒層の外側にある薄い層を“外緻密層”(stratum compactum externum)として区別することができる. さらに固有層と“内緻密層”との境界に細長い細胞から成る層が認められるが, この細胞は電顕的には多くの顆粒を含み(木村, 未発表), これまで知られている線維芽細胞とは形態学的に異なっている(森と山元, 1969). また既知の顆粒層の細胞でも多数の顆粒を含むが, 両層の細胞に含まれる顆粒は形態学的に明瞭に異なる(木村, 未発表). それゆえに上述の細長い細胞の層を“内顆粒層”(stratum granulosum internum), 既知の顆粒層を“外顆粒層”(stratum granulosum externum)として識別することが可能である.

Luppá (1966) はスズキの幽門垂上皮細胞の微細構造を報告しているが, 形態学的には本研究におけるニジマスの場合とほとんど同様である.

ところで, 幽門垂の機能について Green (1912, 1913) はマスノスケの若魚と成魚について組織化学的に検討し, 脂肪の吸収が重要な働きであることを示した(梅津, 1970). また北御門と立野(1960a, b, c)は, ニジマスの幽門垂で強力なプロテアーゼおよびカルボヒドラーゼが存在することを明らかにし, カフ蛋白の消化吸収も活発であろうと推測している.

脂肪滴が胞飲作用(pinocytosis)によって摂取されることはPalay and Karlin (1959), Bergener (1962), Strauss (1963), Ceurremans (1971)などによって報告されている. 特にPalay and Karlin (1959)は, ラットの腸管上皮において脂肪滴が胞飲作用によつて生じた小胞の中に受入れられ, それらが小胞体と結合あるいはその内容を小胞体腔の中に放出することを実験的に確認している. またCeurremans (1971)は, 精製したバター, 牛脂, ラード, 穀物油などを直接ラットの空腸上部に投与し, 上皮細胞の胞飲作用が脂肪吸収の初期の段階に重要な役割りを演じているとの結論を得ている. しかし, 哺乳類の腸管上皮細胞とニジマスおよびコイの腸管上皮細胞では胞飲作用なしに脂肪が吸

収されるという報告もある(Cardell *et al.*, 1967; Dermer, 1967; 岩井, 1968; Iwai, 1968, 1969). 本研究では, 上皮細胞の微絨毛間に脂質を含むと考えられる電子密度の高い小片がみられ, しかも形質膜の陥凹部に入り, そこから細胞内に取り込まれることを示す像が観察された. このような細胞では胞飲作用を示す比較的電子密度の高い内容を含んだ管状の陥入部もあり, また管網状系の内腔には脂肪滴と考えられる小滴が含まれている. しかもこれらの小滴は, 電子密度の低いものから高いものへと移行することが示された. そして, 電子密度の低いものは必ずしも均質ではなく, 小胞体内腔に存在するものと同様な顆粒状物質の集積塊である. このことはこれらの小滴が小胞体内腔で形成されることを示唆する. Porter and Bonneville (1968)によると, このような小胞体内の小滴は腸内腔より吸収されたモノグリセライドと脂肪酸から再合成された脂肪滴であろうという. さらに興味深いことにはこのような小滴を含む管網状系に, 胞飲作用によって形成されたいろいろな長さの管状体(tubular elements)が合体すると思われる所見がある. 上述の形態学的所見からニジマスの幽門垂上皮細胞でも, 管網状系の内腔にみられる脂質に富む小滴の形成には胞飲作用が関連しているものと考えられる.

蛋白質の吸収に関する形態学的所見についても胞飲作用を支持する報告が多い. Clark (1959)はラットとマウスの乳児腸管に牛の γ -グロブリンや卵アルブミンを投与すると, これらが細胞先端部より胞飲作用によって吸収されることをみている. Yamamoto (1966)はキンギョ後腸の上皮細胞でClark (1959)の観察によく似た所見を得て, キンギョの腸上皮細胞にみられる陥入が蛋白質の吸収機構に関係あるかも知れないと述べている. Iwai (1968, 1969)も, ニジマスの後腸およびコイの腸管上皮細胞で, 胞飲作用によって形成された小胞内の物質は電子密度が低いことから蛋白質の吸収機構に胞飲作用が関与している可能性を指摘している. 本研究でも上皮細胞において形態学的に同様な所見が認められ, 蛋白質の吸収に胞飲作用が役立っている可能性が強く示唆された. さらに, 上皮細胞の細胞質にはゆるやかな波状の輪郭をもち, 内部に電子密度のやや低い微細顆粒状物質を満たす小体が散在し, その限界膜が粗面小胞体の膜と連続していることがある. この所見は粗面小胞体内腔に微細な顆粒状物質が蓄積され, 次第に胞状に膨大し, その部分がしばり取られるようにして小胞が形成されることを示唆する. 粗面小胞体の機能および小胞を満たす内容物の電子密

度を考慮に入れると、この内容は蛋白性であろうと考えられる。また、この小体は Yamamoto (1966) がキンギョの腸上皮細胞で観察した “less dense bodies” に形態的に同様である。

ニジマスの幽門垂上皮細胞のゴルジ装置はよく発達しており、ゴルジ空腔には電子密度の低い微小胞 (約 45~110 μ) が含まれている。この微小胞と同様な小胞が上皮細胞の間腔にもみられ、さらにこれらの微小胞が円形または卵形を呈して密に集積して細胞間腔にみられることもある。この所見はゴルジ空腔より由来した多胞体の内容が開口分泌 (emiocytosis) と呼ばれる様式で細胞間腔に放出された形態に似ている。このような微小胞は基底膜の外側や毛細血管の附近にも存在すること、ゴルジ空腔由来の多胞体が核下部の細胞質内にはほとんど存在しないことおよび拡大した細胞間腔に微小胞が現われるのはゴルジ装置の位置から核下部にかけての細胞間腔であること等の事実は、細胞内に摂取された物質がゴルジ装置で濃縮され微小胞にくみ込まれ、やがてゴルジ空腔由来の多胞体を経て細胞外へ輸送されることを示唆する。

層板状膜構造は硬骨魚類の腸管上皮細胞にみられる著明な特徴で、ニジマス (Yamamoto, 1963, 1966)、フグ (尾崎, 1965)、キンギョ (Yamamoto, 1966) で報告されている。その機能については、腎尿管上皮などの水分輸送の活発な細胞にみられる基底陥入 (basal infolding) に似ているところから、吸収された栄養物や水分の細胞内輸送に関係するものと考えられている。ニジマス幽門垂上皮細胞で見出されたものも上述のものと同様にほとんど同様であり、機能的にも一致する点が多いと考えられる。さらに、この膜構造はゴルジ野の細胞周辺部から核下部にかけての周縁 (側面) 形質膜としばしば連続して現われ、しかも、両者の識別は困難なことが多い。また核下部で最もよく発達する傾向を示すことおよびこのような部位で上皮細胞に吸収された物質が細胞間腔によく放出されること等から、層板状膜構造は周縁形質膜の陥入により細胞表面が拡張し、吸収された栄養物の細胞外への輸送が効果的に行なわれるための通路となっていることも推定される。

マス類の幽門垂および腸管の上皮細胞内に鞭毛虫類の被囊体が見られることが報告されているが (Davis, 1929; Miura and Ohshima, 1960; 佐野と牛山, 1970)、本研究において上皮細胞内の核上部に観察された封入体の中にはミエリン様像や退化変性しつつあると考えられる糸粒体が見られることから、それは寄生体では

なく一種の Cytolysome を示すものと考えられる。

要 約

ニジマス幽門垂の上皮細胞を主として、電顕的に観察した。ニジマス幽門垂は上皮、固有層、内顆粒層、内緻密層、外顆粒層、外緻密層、筋層および漿膜からなる。上皮細胞の微絨毛間の形質膜上には胞飲作用 (pinocytosis) がみられる。terminal web 下には滑面および粗面小胞体からなる管網状系 (tubulo-reticular system) がよく発達している。糸粒体の分布は細胞上端部から核上部にかけて次第に減少する傾向がある。

ゴルジ装置はよく発達し、2~3 個のゴルジ装置が 1 つのゴルジ野を形成している。ゴルジ野の上部にはしばしば約 4~5 μ の円形または卵形の封入体が見られる。これは限界膜をもち、一種の cytolysome と考えられる。

細胞質内にはやや電子密度の低い微細顆粒状物質で満たされた囊状あるいは胞状の小体が比較的多数散在するが、これは粗面小胞体由来の所見がある。核下部には比較的好く発達した層板状膜構造がみられるが、しばしば形質膜と連続している。

ニジマス幽門垂では脂質のみならず蛋白質の吸収も行なわれるものと解釈される。

謝 辞

この研究を進めるにあたり、群馬大学医学部第一解剖学教室工藤重治博士並びに同教室の各位にご協力を賜った。東京水産大学増殖学科隆島史夫博士には原稿のご校閲をいただいた。ここに謹んで感謝の意を表す。

引用文献

- Al-Hussaini, A. H. 1946. The anatomy and histology of the alimentary tract of the bottom feeder, *Mulloides auriflamma* (Forsk.). *J. Morph.*, 78: 121-154 (梅津, 1970 より引用).
- Bergener, M. 1962. Die Feinstruktur des Dünndarmepithels während der physiologischen Milchresorption beim jungen Goldenhamster. *Z. Zellforsch.*, 57: 428-474, figs. 1-24, Tab. 1-4.
- Blake, I. H. 1930. Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. I. A predaceous fish, the sea-bass (*Centropristis striatus*). *J. Morph.*, 50: 39-70 (梅津, 1970 より引用).
- Blake, I. H. 1936. Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. III. A bottom-feeding fish, the sea robin

- (*Prionotus carolinus*). J. Morph., 60: 77-102 (梅津, 1970 より引用).
- Bullock, W. L. 1963. Intestinal histology of some salmonid fishes with particular reference to the histopathology of Acanthocephalon infections. J. Morph., 112: 23-44, pls. 1-5.
- Cardell, R. R., S. Badenhausen, and K. R. Porter. 1967. Intestinal triglyceride absorption in the rat. An electron microscopical study. J. Cell Biol., 34: 123-155, figs. 1-16.
- Ceurremans, M. 1971. Untersuchungen zur Fettresorption im Dünndarm der Ratte, unter besonderer Berücksichtigung der Tagesrhythmik. Z. Zellforsch., 119: 334-354, figs. 1-11.
- Clark, S. L., Jr. 1959. The ingestion of proteins and colloid materials by columnar absorptive cells of the small intestine in suckling rats and mice. J. Biophys. Biochem. Cytol., 5: 41-50, pls. 14-21.
- Davis, H. S. 1929. Care and diseases of trout. U.S. Bureau of Fisheries., 1061; 119-171, figs. 1-20.
- Dawes, B. 1929. The histology of the alimentary tract of the plaice, *Pleuronectes platessa*. Quar. J. Micr. Sci., 73: 241-274 (梅津, 1970 より引用).
- Dermer, G. B. 1967. Ultrastructural changes in the microvillous plasma membrane during lipid absorption and the form of absorbed lipid: An in vivo study. J. Ultrastr. Res., 20: 51-71, figs. 1-16.
- Green, C. W. 1912. The absorption of fats by the alimentary tract, with special reference to the function of the pyloric caeca in the king salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Trans. Amer. Fish. Soc., 261-270 (梅津, 1970 より引用).
- Green, C. W. 1913. The fat-absorbing function of the alimentary tract of the king salmon. Bull. U.S. Bur. Fish., 33: 153-175 (梅津, 1970 より引用).
- 岩井保. 1968. 魚類消化管上皮の pear shaped cell (Rodlet cell) について. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 34: 133-137, pl. 1.
- Iwai, T. 1968. Fine structure and absorption patterns of intestinal epithelial cells in rainbow trout alevins. Z. Zellforsch., 91: 366-379, figs. 1-8.
- Iwai, T. 1969. Fine structure of gut epithelial cells of larval and juvenile carp during absorption of fat and protein. Arch. Histol. Jap., 30: 183-199, figs. 1-7.
- Khanna, S. S. and B. K. Mehrotra. 1971. Morphology and histology of the teleostean intestine. Anat. Anz., 129: 1-18, figs. 1-22.
- 北御門学・立野新光. 1960a. ニジマス消化酵素の研究 I. 日本水産学会誌, 26: 679-684, figs. 1-2.
- 北御門学・立野新光. 1960b. ニジマス消化酵素の研究 II. 日本水産学会誌, 26: 685-690, figs. 1-3.
- 北御門学・立野新光. 1960c. ニジマス消化酵素の研究 III. 日本水産学会誌, 26: 691-694, figs. 1-2.
- Luppa, H. 1966. Ein Beitrag zur Funktion der Appendices Pyloricae der Fische. Morphologische, histochemische und electronenoptische Untersuchungen. Gegenauß Morph. Jb., 109: 315-339, figs. 1-18.
- Miura, S. and K. Ohshima. 1960. On octomitiiasis in rainbow trout with special reference to the pathological findings. J. Vet. Sci., 22: 201-208, pls. 1-2.
- 森富・山本寅男. 1969. 解剖学, 続巻. 金原出版, 京都.
- 尾崎紀子. 1965. 海水魚腸管上皮の微細構造に関する電子顕微鏡的観察. Arch. Histol. Jap., 26: 23-38, figs. 1-8.
- Palay, S. L. and L. J. Karlin. 1959. An electron microscopic study of the intestinal villus I. The fasting animal. J. Biophys. Biochem. Cytol., 5: 363-384, pls. 148-159.
- Porter, K. R. and M. A. Bonneville. 1968. Fine Structure of Cells and Tissues 3rd. Philadelphia.
- 佐野徳夫・牛山宗弘. 1970. ニジマス稚魚の流行病, 特にヘキサミタ症および 1PN 類似症について. 魚病研究, 4: 119-124, figs. 1-7.
- Strauss, E. W. 1963. The absorption of fat by intestine of golden hamster in vitro. J. Cell Biol., 17: 597-608, figs. 1-6.
- 梅津武司. 1970. 幽門垂. 魚類生理, 川本信之編 pp. 106-133, 恒星社厚生閣, 東京.
- 山元寅男. 1963. ニジマスの小腸上皮の微細構造に関する電子顕微鏡的観察. 解剖学雑誌, 38: 付 1. p. 6.
- Yamamoto, T. 1966. An electron microscope study of the columnar epithelial cell in the intestine of fresh water teleosts: Goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*). Z. Zellforsch., 72: 66-87, figs. 1-13.

(371 群馬県前橋市敷島町 13 群馬県水産試験場)