大阪市立大学医学部, 解剖学教室 (指導者: 鈴木 清教授).
Dept. of Anat., School of Medicine, Osaka City Univ. (Director: Prof. K. SUZUKI).

豚の鼻皮における求心性神経終末.

Afferent Nerve-Endings in the Snout-Skin of a Pig.

今 子 邦 男 Kunio IMAKO.

(Received July 18, 1958.)

筆者が「ハムスター鼻皮に於ける求心性神経終末」(1958)で強調したように、神経終末の研究にあたっては、可能な限り、神経終末の先端と Erfolgsorgan の細胞とがいかなる関係にあるかを追求しなくてはならない。

神経終末に関する研究は、これまで数多くなされてきているが、この点について満足のいく成果をあげ得た論文は少い。ただ Boeke が早くからこのことの重要性に気づき、速心性、求心性の両神経終末に於て一連の輝やかなしい業績をあげているのみである。而し乍ら Boeke の研究に於ても、尚今後の詳細な探究にまつ未解決の点が多いのである。

動物の皮膚は重要な感覚器官であるが、中でも鼻部皮膚はとりわけ知覚の発達した部位である。この場所がどのような構造をもった知覚神経終末器官によって構成されているか、その種類と形態学とを知る為に、これまで種々な動物が研究対象になってきた。豚の鼻皮もそのうちの1つであり、Tretjakoff (1902), Kadanoff (1924) の報告がある。

豚の上皮細胞はハムスター、モグラなどに比べて大きく、知覚神経終末と上皮細胞との関係を知るのに大きな利点となっている。

鍍銀法として、在来の方法に比して全く劃期的なものである鈴木清氏鍍銀法をもって、豚の鼻皮における知覚神経終末を研究し、これまでの結果より、一層精密な形態を明らかにし得たのでここに報告する。

I. 材料と研究方法.

材料としては成熟した豚の鼻皮を用いた。

今回は材料の関係上環流固定法を行わずに、屠殺後可及的速やかに豚の鼻の部分に直接 20% Formalin 液に入れた。

約2週間固定した後に、鼻孔間とその下の部分を皮膚と垂直断し又水平断して凍結法によってほぼ 30μ の切片をつくった。又セロイジン法による連続切片をも作成した。この切片に鈴木清氏鍍銀法を施した。鈴木清氏鍍銀法 (鈴木 1958) の詳細については、ここでは省略する。

凍結切片に鈴木清氏鍍銀法を施行した後、標本の一部には尚 Eosin 染色, Sudan

III 脂肪染色, Azan 染色による複染色を行った.

II. 所 見.

表皮, 真皮, 毛の順序に観察の結果を述べる.

A. 表 皮.

豚の鼻部表皮は非常に厚く, 胚芽層, 顆粒層, 淡明層, 角質層と明らかに区別しうる4層を有し, その上皮細胞もハムスター, モグラのそれに比較してかなり大きい.

この表皮には次の2種類の求心性神経終末があらわれる.

a) 上皮内自由神経終末.

Fig. 1. Free nerve ramifications inside the epithelium with intraplasmic end-knobs and nerve fibers in the snout-skin of a pig. G1 granular layer, G2 germinal layer, M main (thick) nerve fibers, A accessory (thin) nerve fiber, S side-branch.

この上皮内自由神経終末(図1と2)は真皮乳頭と乳頭の間にはさまれた上皮(Epithelzäpfchen)に於てかなり数多く認められる。乳頭より上皮内に侵入するものも存在する。

この上皮内自由神経終末は更に次の2つのものに分つことが出来る。

1. 主線維 (Hauptfasern).

真皮の有髄神経線維束より分れた有髄神経は、乳頭と乳頭とにはさまれた上皮の部分より、又若干のものは乳頭内部を走って、それより表皮内部に侵入する。侵入する直前或いは侵入後、直ちに髄鞘、Schwann 鞘の両鞘を失って全く裸の軸索のみとなる。この裸の軸索が1個の細胞内部に入り、次いでその細胞を去り、次の上皮細胞内部に入り、かくし乍らジグザグ形をとりつつ、次第に細くなって胚芽層最上層に達し、顆粒層との境で細胞内部に小鉤状終末を形づくって終る。顆粒層、淡明層、角質層内部に終るものは認められなかった。この小鉤状様ふくらみは胚芽層の上層近くなるに従って、竹の節をみるように次々と形成されてくる。小鉤状ふくらみの内部は原線維性の網状構造を呈していることはなく、却って空胞状であった。上皮内神経はその走行の途中で側枝(Seitenästchen)を出したり、係蹄(Schlinge)を作ったり、又二分に分れたりする(図1, M)。

2. 副線維 (Nebenfasern).

表皮に接近した有髄神経の髄鞘中には、太さのかなり細い無髄線維を伴っていることが多いが、この無髄線維も亦上皮内部に侵入する。即ち有髄神経より派生した太い主線維の周囲を丁度木に細いツタがからむように、その径の極めて細い無髄神経由来の副線維が走っている。主線維と副線維とはかなり近接して走っているが、両者の接触を示すこと殆んどない。而し乍ら主線維と副線維とが合流しあっているのを認めることもある。この副線維も亦主線維と同じく上皮細胞間のみならず、上皮細胞内部をも通過する(図1, A)。

b) 触覚細胞.

乳頭と乳頭とにはさまれた表皮(Epithelzäpfchen)の基底部には、上皮細胞に比べてかなり明るい細胞の集団が現われる。所謂 Merkel の触覚細胞である。

Fig. 2. Photomicrograph of Fig. 1. $\times 600$

この Merkel の触覚細胞を多数の標本について、又非常に精細に観察すると、これ又次の 2 型に分つことが出来る。

1. 今子-鈴木の触覚細胞第 I 型 (図 3 と 4). 真皮の乳頭と乳頭との間の表皮の基底部分に入った神経線維のあるものは、触覚細胞内部に入ってカップ型をした神経原線維性の所謂触覚盤を形成する。この触覚盤はかなり扁平化した触覚細胞

Fig. 3. The first type of tactile cell of IMAKO-SUZUKI in the epidermis of the snout-skin. Nuc. nuclei, V vacuoles, D tactile disc, E epidermis, C club-like end-bulb.

核に接してその下側、即ち真皮に面した側につくられる。この触覚盤に接してその下方の原形質内部に、触覚細胞の略々半分を占めるほどの非常に明るい空胞が存在している。触覚盤は丁度この空胞に密着してこれを抱くような形を呈する。触覚盤とこの空胞との関係を尚精しく観ると、触覚盤より更に微細な神経原線維が出てこの空胞をとり囲んでいる。触覚細胞が他の上皮細胞に比較して明るく見えるのはこの空胞の為であり、この空胞は鍍銀法、Azan 染色、Sudan III 脂肪染色、Eosin 単染色によっても染らない。

触覚細胞は Epithelzäpfchen 基底部に集団的に存在しているが、触覚細胞への神経支配の状態をみると、上皮内に入った神経線維から若干の枝が出て、その枝の各々が触覚細胞に分布するのではなく、触覚細胞に入って触覚盤をつくり、その

触覚盤から更に枝が出て、他の触覚細胞に入って触覚盤をつくり、それから又他の触覚細胞にいくのである。即ち数珠つなぎ形式をとっている(図5)。

2. 今子-鈴木の触覚細胞第II型(図6と7)。

上述した第I型が Epithelzäpfchen の基底部に於ける触覚細胞の大多数を占めているが、多数の標本について尚入念な観察を続けていくと、同じく基底部に神経支配の形式が第I型とは明らかに異った細胞が存在している。今仮にこれを今子-鈴木の触覚細胞第II型と名づける。

細胞内部に入った神経線維が触覚盤をつくらず、この神経線維から出た微細な神経原線維性の網目が核をとりまいている形である。

Fig. 5. Diagram illustrating the innervation-mode of the first type of tactile cell of IMAKO-SUZUKI. n. f. nerve fiber.

上の如く触覚細胞を第I型と第II型とに分類し得たが、両者とも支配神経線維が極めて繊細で、この2者を上皮内自由神経終末の如く、1つは有髄神経終末であり、1つは無髄神経に由来するものであると分つことは出来なかった。

豚の表皮には筆者がハムスターで報告した如き、細胞周囲を神経原線維性と思

Fig. 4. Photomicrograph of Fig. 3. $\times 2,000$

この細胞には空胞はなく、その核は比較的円く大きい。筆者の観察では、この細胞は空胞をもった上述第I型より数に於て遙かに少い。この第II型の神経支配の様式も、上皮内の1本の神経線維から2—3の枝が出て、その各々が触覚細胞に終っているのではなく、第I型と同じく数珠つなぎ形式である。

触覚細胞から更に上皮内自由神経終末となって終るもの、又上皮内自由神経終末の分枝が触覚盤をつくって終るような神経線維は認められない。

Fig. 6. The second type of tactile cell of IMAKO-SUZUKI in the epidermis. *Net* network of neurofibrils, *E* epidermis, *C1* corium, *C2* cross section through end-bulbs.

Fig. 7. Photomicrograph of Fig. 6. $\times 2,000$

われる繊細な網目がとりまいた特殊な感覚細胞は認められなかった。

B. 真 皮.

前述したように真皮の乳頭構造は非常によく発達している。動物に於てとりわけ鋭敏な感覚器官たる鼻部皮膚の真皮には、実に豊富な神経線維叢が存在している。この真皮には1種類の被膜性知覚神経終末器官が現われる。豚の鼻皮ではこの被膜性知覚小体の存在する部位が特異である。この小体は真皮乳頭中ではなく、

Epithelzäpfchen 基底部直下の真皮中にある。尚真皮内触覚細胞 (coriale Tastzellen) の存在は認められなかった。

1. 終末棍 (図8と9).

真皮の有髓神経線維中のあるものは、Epithelzäpfchen 直下に棍状終末小体に関する1種類の被膜性知覚神経終末器官をつくって終る。

この場合に1本ないし極く少数の有髓神経の先端が、棍状終末になって終る全く単純な形から、有髓神経線維束の先端の各々が棍状終末となり、その全体を結合繊維性被膜が被い、内部で带状終末線維が分枝、捻転或いは迂曲する為、非常に複雑な形をつくることがある。この複雑な型の形態を明らかにする為には、連続切片による復構技術 (Rekonstruktionstechnik) が必須である。復構による複雑型の解明は一応今後の課題とし、今回は概ね一般的な単純な型をとりあげそれについての記載を行う。

この終末棍は一般の真皮内知覚神経終末器官と同じくその最外層に被膜を有している。この被膜は2—3層の層板からなり、その層板の処々には扁平な核が存在する。

この被膜の内部には、外棍 (äusserer Kolben) 内棍 (innerer Kolben) の別があり、その内棍部には有髓神経が入って带状にのびて所謂終棍 (Endkolben) をつくって終っている。この带状にのびた終末線維は神経原線維がかなり密な排列をとって

Fig. 8. **a** Longitudinal section through a typical club-like end-bulb in the corium. The arrow does not indicate the terminal enlargement. This terminal expansion with vacuole is shown in **b**. *E* epidermis, *Ca* capsule of connective tissue, *N* bandlike nerve-ending, *Co* core, *C* corium, *V* vacuole.

Fig. 9. Photomicrograph of Fig. 8. $\times 690$.

も処々核が存在する。

被膜と内層板との間、即ち外棍部には Vater-Pacini 小体や Timofeev 小体の如き多数の層板構造はなく、非常に明るい無構造の物質で満たされている。而し乍ら内棍部に属する内層板と带状終末線維との間はやや特異である。この場所には、極めて淡く銀に染った線条或いは顆粒 (図 8a, Co) が存在する。このうすい好銀性の顆粒又は線条が带状終末線維の神経原線維に関係するものであり、神経原線維が次第に細く淡くなって周囲の髄質 (core) に移行していつているのか、或いは髄質 (core) の原形質自身に属すべきものかについては詳かでない。

この带状の終末線維が細い無髄線維を伴っている場合もあるが、かかる例は多くの標本のうちごく僅かにしか認められなかった。終末線維の周囲をこの無髄線維に由来する終末網或いは Timofeev の糸状装置 (Fadenapparat) がとりまいているということはなく、内層板と終末線維との間の淡い好銀性の線条が、無髄神経線維に由来するものであるとは全く考えられない。

2. Eimer の器官.

上に述べた表皮と真皮の知覚神経終末を総合してみると、表皮には上皮内自由神経終末、触覚細胞、真皮には被膜性知覚神経終末器官の 3 者がある。これらはモグラの Eimer の器官を構成する、神経に関係した 3 構成要素である。而し豚鼻

いる場合と、非常に疎になっていることがある。その先端はやや膨隆して終っている。その膨らんだ先端は空胞状を呈して終っていることが多い (図 8b と 10)。而し乍ら中には空胞化せず、神経原線維構造が単に疎になってその膨らみをつくっている場合もある。

この棍状終末小体では带状終末線維は二叉に分岐することはあるが、带状線維のみが多くの係蹄 (Schlinge) をつくったり、糸毬状を呈したりすることはない。但し終末線維がその被膜と共に捻転或いは迂曲して、丁度鉛の棒を強く握ったようになり、かなり複雑な外観を呈している場合もある。

带状終末線維の周囲で内棍部と外棍部の境目にも薄い層板が認められることがある。この内層板に

Fig. 10. A club-like end-bulb in a longitudinal section, showing a terminal enlargement of the axial nerve fiber with vacuole. V vacuole, N axial nerve fiber. $\times 1,100$

皮に於てはその3者の排列がモグラの如く規則正しくなく、全く互いに遊離している。

C. 触 毛

筆者が標本作製した部位の豚鼻皮では、触毛（洞毛）以外の毛は認められなかった。

材料と研究方法の章で述べたが、今回は材料の関係上環流固定法は施行し得なかった。もともと血液成分は神経線維への鍍銀成績に対して非常に抑制的に働くが、毛根部をとりまく大きな毛細血管洞を有する触毛にこの環流固定法を行い得なかったことは、触毛への神経支配の微細構造を十分に論ずるには些か物足りない結果となったのは当然である。

而し乍ら観察し得た範囲ではその神経支配の形式は、ほぼハムスターのそれと同じものと思われる。

ただ異なっているのは、直上性終末線維と環状線維とが、ハムスターでは別箇に存在していたが、豚では皮脂腺下に両者が融合しあっている。即ち毛包底部に

達した有髓神経線維束は、毛包内を毛根にそって上行し、次第に両鞘を失い乍ら皮脂腺の下に達して、一部は毛の縦軸に平行に、疎らな神経原線維性のふくらみを作って終り、又他の一部は横走して毛を環状にとりまいている。この両者の線維は処々で互いに吻合しあって、籠状の小神経叢をつくっている(図 11)。

Fig. 11. Longitudinal section through the dermic follicle of a tactile hair with the rectilineal and circular forms of the myelinated nerve fibers. They fuse to each other to form a basket-like plexus. $\times 300$

これらの線維から更に終末線維が硝子膜を貫いて外根鞘の最外層に達し、多数の触覚盤をつくって終っている。それ故外根鞘最外層は触覚細胞の集団でとりかこまれている。

触毛における皮脂腺の発達に極度に弱く、皮脂腺内部にも又毛乳頭部にも神経終末線維は認められなかった。

表皮が毛の上皮性毛包に移行する一方の側で、これまで毛小板(Haarscheibe)として知られている場所では、神経終末器官として記載しうる特殊の構造は全く認められなかった。又その直下の真皮内部に真皮内触覚細胞(coriale Tastzellen)が推積して存在しているということもなかった。

III. 考 察.

a) 上皮内自由神経終末.

筆者のハムスター鼻皮での論文(今子 1958)で述べたように、これまで組織学的観点より最も問題となり大きな論争を起したのは、上皮内自由神経終末と上皮細胞との関係である。即ち上皮細胞間にある支配しているのか、上皮細胞原形質内部にある支配しているのかということであった(Pinkus 1927, Boeke 1931)。大多数の学者—Botezat, Cajal, Tello, Dogiel, Trejakoff, Kadanoff によって細胞間存在説が圧倒的に支持されてきた(Boeke 1931)。

とりわけ Kadanoff は牛の鼻皮の研究で、彼の有名な図(Kadanoff 1924, S. 434, Abb. 1)と共に細胞間存在は絶対に確実であるとした。而し Kadanoff もその後 1928 年の研究では彼の意見を少し変え、細胞内部を通して原形質内部に終るものも一部にはあることを認めた(Boeke 1931)。

Boeke (1931) は 1925 年種々の上皮で、知覚神経小鉤状終末 (end-knobs) も上皮内神経線維も原形質内部に存在することを観察した。又 Jaburek は 1927 年蛇の皮膚の上皮細胞内部に存在する珍しい終末球 (end bulb) を記載した (Boeke 1931)。

以上の如く上皮内自由神経終末と上皮細胞との関係には 2 説があって、Boeke の言を借りて言えば、この問題は未だ決定的には解決されていないのである (Boeke 1931, P. 278)。

又最近では上皮内神経線維ならびにその上皮内小鉤様神経終末は、一部は細胞内部にあり一部は細胞間にありとする、両者を折衷した意見を出している学者もある (Stöhr 1951, S. 216)。

今日にいたるまで以上 2 説があって確定され得なかったのには多くの理由があげられる。その第 1 の根底をなしたのは主に組織学的見地からの問題であった。神経組織に属すべき神経細胞の突起が、全く異った組織に属する上皮細胞内部にまで侵入してよいものであろうか、そういうことは有り得ないとする細胞成分の独立性なる古い概念 (brick-theory) (Boeke 1931, P. 244) が支配的であった為である。

次に染色法及び染色技術の問題がある。もともと神経染色法は染色技術のうちで最も難しいものであり、上皮内自由神経終末の最先端にいたるまで完全に染め出すことは実に至難な業であった。加えて上皮内神経と上皮細胞との関係を観るには、神経線維が染まっているのみならず、上皮細胞原形質も充分に染っていて、上皮細胞間と上皮細胞質との区別を良くつけられるような標本でなくてはならない。

この高度な染色技術と、優秀な染色法の要求されることが、その決定を阻む 1 つの大きな原因でもあった。

Kadanoff (1924, S. 438) が上の問題を論じたのはやや厚い切片 ($15-25\mu$) であった。Boeke (1931, P. 278) は極めて薄く (3μ)、入念に作った切片について行った。とりわけ Boeke (1931, P. 282) は薄い切片 ($3-5\mu$) で観察しなければならぬということをや非常に強調している。

勿論細胞原形質内位置を論ずるに当っては、先ず出来る限り大きな細胞をもつ動物を用いて、薄い切片で行うにこしたことはない。而し乍らその論拠の最大の根幹をなすのは、上皮内神経線維をその末端の小鉤状終末にいたるまで完全に染め出すということである。そのために遊離切片に鍍銀法を施す場合に、切片に或る程度の厚さ ($20-30\mu$) が必須となることは経験者の等しく認めるところである。標本さえ完全に染め上っているならば、この程度の厚さが観察の妨げをなすということは、全く無いのである。

筆者がこの問題を論じた標本 (図 1 と 2) は、大きな上皮細胞をもつ豚を材料として、上皮細胞原形質が茶褐色に余す所なく染り、細胞間隙は劃然と白く残り、

上皮内自由神経はその小鉤状終末にいたるまで完全に染って、汚い銀粒子の沈澱も全くなく、上皮内自由神経終末の鍍銀標本としてはほぼ完璧を示すものである。

此の標本をみて先ず第1に気付くのは、細胞間というのが、その上皮細胞間隙に果してどれ程の余地 (space) があるかということである。その間隙たるや立体的な上皮細胞が上下左右重なりあって、その間に出来た全く不規則な実に狭い境目を示しているにすぎない。

この極めて狭い又全く不規則な間隙内を、上皮内に入った神経線維が特に選んで走るといことはどうしても考えられないのである。筆者がこの標本をみた時、又他の多くの標本を、もし上皮細胞原形質が染っていなければ Azan 或いは Eosin をかけてその境界を明らかにして観察した時、上皮内自由神経線維は完全に細胞内部を通過しており、その小鉤状終末も細胞内部に存在しているのである。

もし最も厳密に述べるならば、上皮細胞内部に入って、一旦僅かの間、間隙に出て又次の細胞に入り、これを繰返し乍ら胚芽層最上層に達して小鉤状終末を上皮細胞内部に形成して終っているということになる。

結局筆者は Boeke の意見に賛成するわけであるが、Boeke (1931, P. 244) も指摘しているように、上述した細胞成分の独立性なる古い概念 (brick-theory) はこの際充分に批判検討されなければならない。

尚此の問題は単に上皮細胞と上皮内自由神経終末との関係に止まるものでなく、全神経終末と Erfolgsorgan の細胞が此の立場から考えられなくてはならないということを示唆している。

Kadanoff (1924) は上皮内自由神経線維を、やや太い第1種と之に比べてかなり細い第2種の線維とに分ち、Pinkus (1927) も神経の終っている皮膚の色んな場所が、やや太い主線維 (Hauptfasern) と細い副線維 (Nebenfasern) の両者によって支配されていると云っている。Boeke (1931, 1934) も亦モグラ鼻皮の Eimer の器官に於て、上皮柱内に1本の太い主線維があり、更にこれを取り囲んで多くの細い辺縁線維が存在することを認めている。

豚の表皮に於ても上皮内自由神経線維に明らかにこの両者が存在する。

表皮内に侵入した1本の主線維の周りに若干のかなり細い線維が認められ、相並んで共に表皮内を迂路曲折し乍ら上行している。両者はかなり近接しあっているが、殆んど接触或いは吻合を示すことはなく、ただ稀に副線維が主線維と連絡しているのを認めることがある。

豚の鼻皮は、その習性から考えて表皮は絶えず損傷をうけているものと思われる。上皮内自由神経が胚芽層の最上層に近づくに従って、竹の節をみるように次々と小鉤 (Knöpfchen)、静脈瘤様膨隆 (Varicositäten, end-knobs) をつくっているが、このことは絶えざる表皮表層の損傷脱落に対応して、神経線維も亦再生能力のあることを示しているものと考えられる。絶えざる表皮表面の細胞の損失に対

して、永久的な表皮自身の新生と改築活動に伴って、上皮内神経も亦少からぬ再生能力(Regenerationskraft)を内在すべきだとは、Stöhr (1951, S. 216) も述べているところである。

上皮内神経の大半は Epithelzäpfchen の基底部(Basis)を通して侵入するが、真皮乳頭を貫いてその頂より上皮内に入る線維も僅か乍ら存在している。これは Kadanoff (1924) の牛の鼻皮での所見と同じである。

b) 触覚細胞.

豚、モグラ、犬、牛などの鼻部皮膚の表皮、洞毛の外根鞘最外層、指頭皮膚、硬口蓋粘膜などにこれまで所謂 Merkel の触覚細胞の存在することが指摘されている。

筆者はハムスター鼻皮の洞毛外根鞘に於て、今日まで Merkel の触覚細胞として考えられているものに2つの型のあることを明らかにし、その微細な形態学をのべ、これに詳細な考察を施した(今子 1958)。

次いで今回豚鼻皮を研究するに及んで、同じく Merkel の触覚細胞を2つの型に分類することが出来た。その2つの型の形態学はハムスター鼻皮外根鞘に於けるそれと全く同様であった。その各々に今子-鈴木の触覚細胞第I型、今子-鈴木の触覚細胞第II型と命名した(図3, 4, 6, 7)。

今日までの触覚細胞の形態学を要約してみると、それは非常に明るい細胞であり、かなりの範囲をもったやや扁平な核が特徴的で、原形質の結合組織に面した側に、神経原線維性網状の触覚盤(Tastmeniskus, Tastscheibe)を有つことが知られている(Stöhr 1951)。更に Boeke (1931) はこの触覚盤から周終末網(periterminales Netzwerk)が出て原形質と連絡しあっていることを観察した。就中これまで非常に問題となったのが触覚盤の位置であった。大抵の学者によって触覚盤は触覚細胞の下方に貼りついた、所謂細胞外のもの(extrazelluläres Organ)として見做されてきたが、Boeke (1931, P. 281) がモグラの Eimer の器官を研究して、触覚盤は触覚細胞に属しその内部に存在することを明らかにした。

結局常に論議されてきたのは筆者の触覚細胞第I型の方であった。第I型に於て触覚盤が扁平な核の下方に接して触覚細胞内部にあることには全く問題はない。神経原線維盤の下方には Boeke (1931, P. 281; 1934, S. 862) の云う如く、全くうすい1層の原形質しか存在しないのではなく、触覚細胞のほぼ半分を占める程の空胞が認められるのである。前に述べたが、触覚細胞が非常に明るく見えるのも此の為である。触覚盤から出た更に微細な原線維はこの空胞と関係し、この空胞をとり囲んでいる。そして扁平な核或いは空胞以外の他の原形質との関係は認められないのである。

もしも Boeke がモグラの鼻皮 Eimer の器官に於て、筆者の第II型の方を観察したとすると、この第II型の方には触覚盤として特に指摘しうるようなものはないのである。モグラ Eimer の器官についての鈴木、筆者の研究があるが、後に

報告する予定である。第II型の核をとりまいた網目は真に繊細なものではあるが、支配神経線維との連絡は十分に観察出来る。豚鼻皮に於てはこの第II型は第I型に比較して極めて少く、この第II型の方の形態をもって、全ての触覚細胞の形を律するわけにはいかない。

若干の触覚細胞が同じ神経線維の終末枝によって支配され、明確な集合体を形づくるとは Dogiel (Boeke 1931) も述べているところである。その支配形式をみると前述した如く、上皮内に入った神経線維から若干の枝が出て、その枝の先端の各々が触覚盤をつくって終っているのではなく、微細な神経線維が触覚細胞内部に入って触覚盤をつくり、その触覚盤から更に枝が出て再び触覚盤を形成しているのである。即ち端的に云って触覚細胞は神経線維によって数珠つなぎとなっている。そして乳頭と乳頭とはさまれた上皮の基底部に於て明確な集合体を形成しているのである。この神経支配の様式は、ハムスター触毛の外根鞘最外層における触覚細胞の場合も同様であった。

人及び二三の哺乳動物に於てみられる Meissner 小体の最も単純な形がこの触覚細胞であり、この触覚細胞が集団的に存在してその外側が被膜でもって包まれたのが、Meissner 小体ではないかと推察されるが、この小体内部の神経線維の走行もこの数珠つなぎ形式をとっているものと考えられる。

この数珠つなぎ形式はとりわけ哺乳動物に特徴的であり、鳥類殊に水禽の蠟皮 (Wachshaut) にみられることの多い Grandry 小体に於ては、又異った支配様式をとっているのではないかと想像される。

今仮に神経線維を導線とし触覚細胞自身を電池と見做した時、この数珠つなぎの形式は並列でなく直列式であるように考えられ、興味深いものがある (図5)。

Kadanoff (1924, S. 450) は上皮内自由神経の小鉤様ふくらみ或いは小鉤状終末をもって、触覚細胞の触覚盤に相当するものであるとみなし、Boeke (1934, S. 861) も亦触覚細胞は上皮細胞と小鉤状終末との間の関係が更に複雑化したものとの見解をとっているが、両者が共に数珠つなぎ形成をとっていることは相似た点である。

Pinkus (1927, S. 356), そして Boeke (1934, S. 862) も真皮内触覚細胞 (coriale Tastzellen) の存在を指摘しているが、豚に於ては Epithelzäpfchen 基底部に存在している触覚細胞集団は明らかに表皮に属しているものであり、coriale Tastzellen の存在は認められなかった。

3. 終末棍.

豚鼻皮の真皮に現れる知覚神経終末器官は、この棍状終末小体のみであるが、前述した如く豚鼻皮にてはこの小体の現われる場所が特異である。即ち Epithelzäpfchen 直下の真皮で、触覚細胞の集団と相対した場所である。これは Boeke (1931, P. 283, Fig. 8) がモグラ鼻皮の Eimer の器官の研究で、その構成分子の1つとして認めた層板小体 (Lamellenkörperchen) の位置と同じである。

豚鼻皮に於て、真皮乳頭は非常によく発達しているのであるが、この真皮乳頭内部には知覚神経終末装置は認められない。従って豚鼻皮に於て特に神経乳頭 (Nervenzapfen), 血管乳頭 (Gefäßpapille) の区別はつけ難い。

結合組織中に在る被膜性知覚神経終末器官については、これまで数多くのものが報告され、それぞれの発見者の名前がつけられて、その形態学もかなり微細な点にまで及んでいる。

筆者がこの豚鼻皮真皮内でみとめた被膜性終末小体は、Timofeew によって、犬の前立腺外結合組織鞘、猫の尿道前立腺部粘膜その他でみつけられ、1896 年別種の被膜性神経終末として報告された、所謂 Timofeew 小体にやや類似している。

而し筆者の終末小体は被膜はうすくせいぜい 2—3 層であり、外棍部 (äusserer Kolben) は全く無構造の物質であり、Pacini 小体或いは Timofeew 小体の如き多数の層板構造は認められない (図 8 と 9)。又 Boeke (1931, P. 281) がモグラの Eimer の器官で認めたのは、簡単な構造の Pacini 小体及び余り複雑でない Ruffini 小体の性質をもったものと記載している。

なお Timofeew の小体と非常に異った点がある。彼は内棍部に於て、带状に終る太い主線維とは別に細い神経線維が侵入して、带状の太い終末線維の周囲をとりまく微細な網目をつくっていると述べている。彼はこの網状構造を Fadenapparat (Timofeew, 1896, S. 45) と名づけた。そして一般的には Timofeew の装置 (Timofeewsche Apparat) として知られている (Stöhr 1951, S. 219)。

Stöhr も亦人の軟脳膜に於て、Krause の終棍に似た知覚性終末系毬 (sensibler Endknäuel) 内でこの終末網を記載している (Stöhr 1951, Abb. 212)。

これまで知覚性終末器官に於て太い終末線維と共に小体に入る無髓線維の存在がかなり報告されており、Boeke (1931) の如きは終末小体の組織学に於てこの無髓神経線維の記述がなかったならば完璧でないとまで言っている。

而し前述したように、筆者が多数の標本で入念に観察した範囲では、無髓神経の存在を確認することは出来なかった。

そして内棍に於て带状終末線維をとりまくという所謂 Timofeew の Apparat は全く認められなかった。

Timofeew (1896, S. 46) は更に巾広い带状終末線維が内棍の中軸に横たわっているのに、彼の periaxiale Fadenapparat は内棍壁に直接境を接しているように観えると述べている。

筆者の観察では、この内棍壁にあたる部、即ち内棍部と外棍部との境には尚薄い好銀性の層板があって、その境界をつくっているように思われるのである。被膜に於て認められるとほぼ同様なレンズ状核及び卵円形核がこの境界にあたる部にも並んでいるのが観察される。

Timofeew の行ったのが Methylenblau 染色であり、筆者の施したのが神経線維染色法としてより精密な Bielschowsky の鈴木氏変法であることを思う時、この差

異の生じた点が何か染色法の違いにあるように考えられる。

今日までの带状終末線維自身の記載については、内棍中央で裸の軸索が巾広く平坦且つ带状となって鋸歯状の辺縁をもち、その先端は常に疎らな神経原線維性のふくらみをもって終るという大体一致した記載である (Timofeew 1865, Boeke 1931)。

又 Stöhr (1951, S. 218) の如く先端の疎になった神経原線維性のひろがり、鍍銀法で dunkelrosa に染る Terminalplasma に終っていると述べている学者もある。

なお全ての求心性、遠心性神経終末がそうであるように、この带状終末線維の先端も、避雷針の尖端 (Blitzableiterspitze) の如くに尖鋭状にと切れて終っていない (Stöhr 1951, S. 215)。

処が、非常に立派に染っていると充分自負するにたり、実に慎重に作製した標本について筆者が入念に観察していった結果、この带状終末線維でこれまでの概念と少しく異ったものをみた。即ち带状終末線維の先端の神経原線維性のひろがり、空胞状になって終っていることが多く、又空胞化せず、単に神経原線維性の疎らな広がりにすぎないこともあった。

この先端の空胞構造についてであるが、上述してきた知覚神経終末の構造をみた時、その先端の神経原線維性の広がりと空胞化というのは実に密接な関係をもっているようである。筆者が観察した上皮内自由神経の小鉤状終末は小空胞状であり、筆者の触覚細胞第II型は核をおおう神経原線維性網であるのに、第I型に於て神経原線維性の触覚盤はかなり大きな空胞を抱いている。このような点から推して、終末棍の軸索線維の先端が神経原線維性のひろがり、空胞構造をもっている、決して不可解なことではないと思う。この空胞構造を変性像或いは人工産物だと解釈することは却って事実を歪曲したものであろう。

逆に求心性神経終末に於ては、この空胞構造に大なる意義がひそんでいるのではないかと考えられる。

筆者が多数の標本について観察してみると、前述した如くその先端が空胞化しているものが、殆んど大部分を占めていたが、中に疎らな神経原線維性のひろがりに過ぎないものもあった。

此のことから更に一步を進めて、求心性神経終末の先端が神経原線維性のふくらみを持ち、それが空胞化するといった、そこに何か生理的機能に応じた動きがあるのではなかろうか。

即ち求心性神経終末に関連して動態なる重要な概念が導入されてくるように考えられる。神経終末に関する今日までの定説の如く、針金のように全く固定し切ったものとは思われない。なお此の事実を確定するには、他の種々な形の知覚神経終末器官及び他臓器の神経終末を研究し、或いは実験的研究を行い、この観点到に立った多くの観察を施していかななくてはならない。

結合組織内部に現われる知覚神経終末装置に於て、その厚薄の差こそあれ全て

に共通な被膜の性質については、結合組織性のものであり、膠原線維と弾力線維とからなるというのが今日の定説のようである (Boeke 1931, Stöhr 1951). 又 Pacini 小体に於て、その被膜及び多くの層板は Henle 鞘に一致したものであり、内棍は変形した Schwann 鞘を表わしていると考えられると述べている学者もある (Takashi, Sakai, Ushizima 1955, P. 18).

筆者もこの豚鼻皮真皮における被膜性終末小体を観察して、被膜、外棍、内棍、内棍内の終末線維、内棍と外棍の境と思われる箇処にあるうすい層板を区別し得たが、これらの処見を総合してみると、矢張り上述した Takashi とほぼ同一意見となる。被膜は Henle 鞘であり、内棍は髄鞘の延長であり、内棍壁の層板は丁度 Schwann 鞘にあたり、外棍と内棍との間の無構造の場所は淋巴腔に一致するものではないかと考えられる。

この被膜性小体の外棍にあたる部に、多くの層板が形成されたのが Pacini 小体と考えられ、被膜はそのままで带状終末線維のみが数多くの係蹄形成 (Schlingensbildung), 或いは糸毬体形成 (Knäuelbildung) を行ったのが Kranse の終棍系と考えられる。結局この被膜性小体の単純な形が基礎型となって、これから更に複雑な知覚神経終末装置へと分化していくのであろう。

なお此の終末小体と、ほぼ類似の構造を持っていると思われる特殊終末棍が、山羊舌背、舌下面、舌後部の夫々固有膜内及び舌乳頭内でも認められている (Yamamoto 等 1957 a, b, c).

d) Eimer の器官.

非常に刺激に敏感な場処で、個々の終末装置が規則正しく排列され、それらが統合されて1つの特殊な終末器官をつくっている。その終末器官も亦規則正しく相並んでいる。このような例の1つが1871年 Eimer によってモグラの鼻皮でみつけれ、彼の名をとって Eimer の器官と名づけられた。

欧州産モグラに於ける Eimer の器官に関する真に精細な研究が、Boeke (1931, 1934) によってなされた。

彼によれば、モグラの鼻部表面に小さな球状の隆起がみとめられ、その場処に一致して重層扁平上皮の肥厚があり、上皮細胞が変化して円筒形の柱 (Epithelsäule) をつくっている。その上皮柱の軸に、1本の太い中心線維が走り、上皮柱の辺縁に15—20本の所謂辺縁線維が上行している。上皮柱の基底部、即ち Epithelzäpfchen に4—5個の触覚細胞があり、Epithelzäpfchen に対する真皮の部に1—3個の層板小体が存在している (Boeke 1931, 1934)。

結局 Boeke によると、Eimer の器官は上皮柱内を走る上皮内自由神経終末、触覚細胞、層板小体、この3者によって構成されていることになる。

その各々についての考察を順次述べてきたのであるが、豚鼻皮に於ても明らかにその3要素を具備している。而し乍らその排列が真皮乳頭と乳頭とにはさまれた各表皮毎に全く規則正しいとは云い難い。又上皮柱なる上皮の特別の変化もな

く、鼻皮表面に特有な粒々の隆起もない。だがその3要素を有していることは事実であり、豚鼻皮は Eimer の器官の各構成要素が夫々散在的に自由な排列をとったものであると云い得る。又豚鼻皮なる特別に発達した感覚部位は、その知覚神経終末装置として Eimer の器官の各構成要素と触毛とからなっていると云うことも出来る。

e) 周終末網 (periterminales Netzwerk).

骨格筋に於て遠心性神経線維が終る運動性終板 (motorische Endplatte) 内部で、1909 (1911) 年 Boeke (1931) は神経原線維と明らかに連絡している非常に微細な網目の存在を記載し、周終末網 (periterminales Netzwerk) と命名した。

彼によれば、この周終末網こそ神経刺激伝導に最も大きな役割を果しているものであり、神経終末と終末器官との原形質性つながりを、この周終末網が果していると述べている。

運動性終板の靴底質 (Sohlenplasma) 中に存在する周終末網については、当教室の鈴木 (1958)、田中 (1958) の優秀な業績があり、その研究は更に微細な点に及び、周終末網と筋原線維との関係へと進んでいる。

鈴木、田中の素晴らしい標本をみては、運動性終板内部における周終末網の存在について、全く疑問の余地がなく、終板内部の周終末網の存在を第2義的 (von untergeordneter Bedeutung) の問題であるとした Stöhr (1951, S. 223) の意見は些か軽卒の嫌いがある。

而し乍らここで問題のあるのは、Boeke がこの周終末網を運動性神経終末のみならず数種の知覚神経終末器官に於ても認め、この周終末網なる概念を運動性及び知覚性の両終末器官に共通した事実であると見做した点である (Boeke 1931, 1934)。

彼はモグラの触覚細胞に於てこの周終末網をみとめ、更に Grandry 小体で観察した。

筆者はハムスター触毛外根鞘及び豚鼻皮で、触覚細胞についての精細な研究を施し、その詳細な形態学はこれまで述べてきた通りである。

今子-鈴木の触覚細胞第II型に於て、触覚細胞の核をとりまく微細な網目は Boeke の云う周終末網と非常によく類似しているが、触覚細胞はこの型のみではない。触覚細胞中にはなお多くの数を占める第I型がある。この第I型では触覚盤より出た繊細な原線維様構造、或いは網目は、触覚細胞内部にある空胞に関係していてこれを取巻いているのである。

豚表皮の上皮内自由神経終末に於ても、上皮細胞内部にある小鉤状終末と上皮細胞原形質と連絡するような周終末構造は認められない。筆者の観察した標本では、小鉤状終末は神経原線維網ではなくて、小空胞状であった。

真皮における被膜性終末装置の带状終末線維に於ては、带状線維の周囲、換言して内棍部の髄質 (core) にあたる処に非常にうすい好銀性の線条、或いは顆粒

が認められることがある。前に述べたが、このものが終末線維に関係しているのか、髄質自身に属しているのか詳かでない。

而し乍らその葉状にひろがって疎らになった神経原線維の先端をみた時、そのままのこともあるが、円形の空胞に終わっていることが多い。

このように数種の知覚神経終末器官を観察してきた時、先ず第1に問題になるのは周終末網ではなく、求心性終末の先端が形づくる空胞である。

この空胞をみたす化学的物質は一体何であるのか、神経刺戟伝導にその物質がいかなる役割を果しているか、今後の神経終末の組織学に大きな疑問を与えている。

結局知覚神経終末装置に於ては、Boeke の唱える周終末網よりもこの空胞構造に大きな意義がひそんでいるように思われるのである。

更に神経原線維性ひろがりとの空胞構造に何等かの関連があるようであり、この点にも今後充分着目していかななくてはならない。

IV. 結 語.

成熟した豚鼻皮で約 30μ の凍結切片をつくり、これに鈴木清氏鍍銀法を行い、その知覚神経終末の超微細構造を得て、極力 Erfolgsorgan の細胞との関係を追求して得た結果は次の通りである。

1. 表皮の上皮内自由神経終末には2種類がある。即ち主線維と副線維とである。主線維は胚芽層の最上層に達して、小空胞状の小鉤状終末をもって終る。主線維も副線維も共に上皮細胞間のみならず上皮細胞内部を貫通し、小鉤状終末も亦上皮細胞内部に存在する。上皮内自由神経終末に関連した上皮細胞柱は存在しない。

2. 真皮乳頭にはさまれた表皮の基底部に触覚細胞の集団が現われる。触覚細胞にも2型がある。その各々を今子-鈴木の触覚細胞第I型、第II型と命名する。両者共にその神経支配の様式は数珠つなぎ形式である。

3. Epithelzäpfchen に面した真皮に特殊終末棍が認められる。このものは構造上 Krause の終棍系、或いは Pacini 小体の最も単純な形と思われる。带状終末線維の先端は、神終原線維性葉状の疎らなふくらみのこともあるが、空胞状を呈して終わっていることが多い。Timofeew の装置は存在しない。

4. 求心性神経終末は空胞構造を有していることが多く、その空胞構造は亦神経原線維性のひろがりとの密接な関係にあるようである。両者間に、機能的变化があるのではないかと考えられる。

5. 表皮内の自由神経終末、触覚細胞、真皮における特殊終末棍、これらを総合して豚鼻皮にモグラ Eimer の器官を構成する、求心性神経終末に関連した3要素が存在する。但しその3者の排列は互いに全く不規則であり、遊離しあっている。

6. 触毛の神経支配の形式はほぼハムスターのそれと同じである。而し豚鼻皮では毛包内部の直上性終末線維と環状線維とが互いに融合しあい、籠目状の神経線維叢をつくって皮脂腺直下に存在している。Pinkus の云う毛小板なる特殊の知覚神経終末装置は観察出来なかった。

稿を終るに当り、貴重な標本の一部の貸与と校閲の労を頂いた恩師鈴木清教授に衷心感謝の意を表すると共に、常に多大の便宜を計って頂いた小田俊郎教授に併せ深謝いたします。

Author's Abstract.

A report is made of the end-apparatuses of afferent nerves and their relations to other cells in the snout-skin of an adult pig.

Thirty μ frozen sections were impregnated by SUZUKI's modified BIEL-SCHOWSKY's silver-method. The results obtained are as follows :

1. In the epithelium of the snout-skin there occur two sorts of intraepithelial nerve-endings, i. e., main thick fibers which are derived from myelinated fibers and accessory thin fibers that may be primarily of an unmyelinated nature. A few accessory fibers run closely around the main fiber. The main fiber terminates at the uppermost germinal layer with small end-knobs. Both intraepithelial nerve fibers, main and accessory, pass either through the intercellular space or through the cytoplasm of epithelial cells. Knob-like endings are generally situated inside the cytoplasm of the cells forming small vacuoles, not neurofibrillar net-balls. No visualisation was made of the cylindrical columns of epithelial cells associated with intraepithelial nerve fibers, as described by BOEKE in EIMER's organ of a mole.

2. In the basal part of the epidermis between coriale papillae there occurs an aggregation of so-called MERKEL's tactile cells. Careful observations led to conclude that there might be two varieties, as reported by IMAKO, in the outer layer of the root-sheath of the tactile hair in a golden hamster. The one belongs to the first type of tactile cell after IMAKO-SUZUKI, in which a nerve fiber terminates in its cytoplasm under the flat nucleus forming a disc-like termination with a vacuole. The other constitutes the second type of tactile cell after IMAKO-SUZUKI, in which there are found neither disc nor vacuole, and the nerve fiber terminates in the cytoplasm simply forming the reticulum with fine meshes around the nucleus. It became clear on careful observations of frozen sections that the second type cells occur less than the first type cells in the pig's snout-skin. The mode of nerve innervation on tactile cells shows a close resemblance to the structure of a rosary. A branch of the nerve fiber passed through each cells to form a series of tactile cells. On its way through the cytoplasm, the nerve fiber swells to shape a knob-like termination. Unlike many author's observations on the tactile cells the present author agreed with BOEKE's observation that the so-called tactile meniscus or disc was situated inside the cytoplasm.

3. In the corium under epithelial papillae there occur a kind of corpuscular sensory end-organ. This organ belongs to a type of club-like end-bulb which shows often many windings and twistings. It is covered with a thin capsule of the con-

nective tissue which is likely to be an elongated endoneural sheath of HENLE, and to be composed of two intracapsular bulbs, the dark inner one and the light outer one. Between these two bulbs there exists a thin lamelle with lenticular or oval nuclei. As this thin lamelle was assumed to be a deformed SCHWANN's sheath, the inner bulb might probably be a prolonged medullary sheath of the myelinated fiber. The outer bulb is composed of a homogeneous substance, being devoid of a lamellar structure, as seen in corpuscles of PACINI and TIMOFFEEW. The band-like sensory terminal fiber runs into the axis of the inner bulb. Sometimes the terminal fiber bifurcates in the core, but its convolution and ramification are not marked. In many cases it ends at the top of the core forming a vacuole due to the enlargement of neurofibrils, but in a very few cases it terminates only with a fibrillar expansion. It never ends with a sharp spearhead appearance. In a core involving the terminal fiber, there were found small argyrophilic granules and argyrophilic striae, but no thin accessory unmyelinated fiber or 'Faden-apparat' of TIMOFFEEW. In spite of careful observations an aggregation of coriale tactile cells could not be identified.

4. Generally afferent nerves often demonstrate the formation of vacuoles in their endings, e. g., intraepithelial end-knobs, first type tactile cells after IMAKO-SUZUKI, and club-like end-bulbs. The vacuoles in these terminations seem to be related with a neurofibrillar expansion.

The present author's observations suggest that these parts of afferent nerve-endings may have had morphological changes being subject to the changes of physiological function. But much seems still left to be seen before an established conclusion is made as to this respect.

5. The so-called EIMER's organ of a mole is composed of three elements related to afferent nerve-endings, i. e., intraepithelial nerve fibers, tactile cells, and capsulated sensory end-organs. And these three components are systematically arrayed in an epithelial papilla. A swine has also these three kinds of sensory nerve-endings in its snout-skin, but their arrangement differs greatly from that of a mole. They tend to make an incomplete EIMER's organ in one papilla, or they seem to extend over two papillae.

6. Innervation-mode of the tactile hair in the pig's snout-skin is generally similar to that of a golden hamster, as reported in the author's previous paper. But in the dermic follicle of a tactile hair in a pig rectilineal and circular fibers from myelinated nerves fuse to each other to form a basket-like plexus, above which the sebaceous gland poorly developed.

In the epidermis and corium of this animal there is found no specific form of sensory nerve-termination, such as the so-called hair-disc, which was discovered by PINKUS in human and other mammalian skins.

文 献.

Boeke, J.: Cytology and cellular pathology of the nervous system. Vol. 1. Penfield, 1931. P. 243. — In Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. 1934.

- P. 855. — **今子邦男**: 阪市大医誌, 7 (1958). 頁 62. — **Kadanoff, D.**: Z. Anat. 73 (1924). S. 431. — **Pinkus, F.**: In Jadasshons Handbuch der Haut- u. Geschlechtskrankheiten. Bd. 1, Tl. 1. 1927. S. 325. — **Stöhr, Ph. Jr.**: Lehrbuch der Histologie. 1951. — **鈴木 清**: 実験治療, 310 (1958). 頁 1; 311 (1958). 頁 1. — **Takashi, M., J. Sakai and H. Usijima**: Anat. Rec. 122 (1955). P. 17. — **田中忠義**: 解剖誌, 33 (1958). 頁 24. — **Timofeev, D.**: Anat. Anz. 11 (1896). S. 44. — **Tretjakoff, D.**: Z. wiss. Zool. 71 (1902). S. 625. — **Yamamoto, T., Y. Ito, H. Ueda and J. Yamaguchi**: Arch. hist. jap. 13 (1957a). P. 547. — **Yamamoto, T., H. Ueda, K. Matsunaga and Y. Ito**: Arch. hist. jap. 13 (1957b). P. 559. — **Yamamoto, T., R. Abe, T. Suzuki and S. Ohta**: Arch. hist. jap. 13 (1957c). P. 596.
-