岩手医科大学医学部解剖学第1講座(主任:瀬戸八郎教授)
Department of Anatomy I (Prof. H. SETO), Iwate Medical University, Morioka, Japan

マウスの卵管上皮細胞の繊毛基体群の微細構造 および構造と機能の関係*

Fine Structure of Ciliary Body Complex in the Oviduct Epithelium of Mouse and the Relationship between Structure and Function

植木 春三 と 高橋 和人**
Haruzo UEKI and Kazuto TAKAHASHI

Received August 2, 1966

繊毛の微細構造に関する記載は多いが、主として繊毛幹についての詳述であって、繊毛基体群の構成要素および構造形態と機能の関係についての報告は疎外されている感が深い。FAWCETT と PORTER (1954), GIBBONS (1961), BRIGHTMAN と PALAY (1963), LANG (1963) らが代表する多くの報文は、繊毛幹鞭毛幹の芯構造が9+2のパターンを基準とすることを記載し、大多数の動物の繊毛に共通することを示している。

一般に構造形態は機能目的に従うべく、動物の種により組織の類によって各繊毛の機能は異なるべく、したがってその構造も異なるべきである。そしてその構造の差異は基体群に求めるべく、これに関し植木は先にカエルの口蓋粘膜上皮(1965)、マウスの気管粘膜上皮(1966)の繊毛基体群について報告するところがあった。私たちは今回マウスの卵管上皮細胞の繊毛基体群に関して得た知見を文献に徴し比較検討し、その特異的構造形態から、その能動機能を考察した。

材料と方法

成熟マウスの卵管上皮を材料とし、4—6% glutaraldehyde で前固定し、1% OsO₄ で後固定(ともに SØRENSEN の磷酸緩衝液により pH 7.4 に調製)、または1% OsO₄ (s-collidin により pH 7.4 に調製緩衝)による単独固定、ethanol 脱水、araldite 包埋、切片は uranyl acetate で染色、日立 HU-11-A 型電子顕微鏡で観察した。

所 見

繊毛基体群に関する名称は FAWCETT と PORTER, GIBBONS, BRIGHTMAN と PALAY, UEKI に従がい、構成要素の基準を 1) basal plate (付 transitional region), 2) basal body, 3) basal foot, 4) rootlet, 5) principal basal foot とする。

* 日本組織学記録の創刊者 故関正次教授を追悼して。

** 高橋和人:東京歯科大学から国内研修生として岩手医科大学に留学中であつたが、現在は神奈川歯科大学助教授である。

1. Basal plate (transitional region)

繊毛基体群の上限と考えられる当該部に、いわゆる basal plate の形成はなく、その代りに植木 (1965) 命名の circular basal band が認められる。この構造は繊毛幹の2本の central fiber の近位端を取りかこみ9本の doublet fiber の内側に密接し、約 0.15μ の高さを示す電子密度の比較的高い環帯である。この部から細胞の自由表面直下の basal body の遠位端に到るまでの約 0.2μ が transitional region であって、9本の doublet fiber は僅かにたがいに接近し、外周を包む限界膜も僅かに doublet fiber の構成する円筒に接近し波状を示さず直線に近い走向を示す。この縊れは繊毛の全体観から neck を表現する。Transitional region の横断面においては、図6のレベル C で図示したような9箇の link が認められる。この link はおのおの doublet outerfiber から繊毛幹を包む限界膜に放射する微細繊維であって限界膜付着部は BIRGE と DOOLIN (1965) の鶏胚の場合と同様に電子密度の高い肥厚を示す。放射する個々の link は直走的であるが、それぞれ9 doublet outerfibers の構成する円筒の切線に対し約60度の傾斜を示し、9本の link は全体として左渦巻形放射を暗示する。この部においては、すでに2本の central fiber も secondary fiber も存在せず、したがって9本の doublet outerfiber の円筒内部の link は存在しない。Doublet outerfiber の相互間は直線による結合で、円筒は八角形に近い形がその横断面に見られる。

2. Basal body

これは9本の triplet fiber に囲まれた、長さ約 0.4μ 、直径約 0.2μ の円筒であって細胞の自由表面の限界膜下にある。円筒の中心縦軸は通常細胞の自由表面に垂直であり、円筒の遠位端は僅かに細くなって transitional region に連続し、近位端は細胞原形質内に自由に終り、elongation はない。各 triplet fiber の innermost subfiber 繊毛幹の doublet outerfiber の subfiber A に、middle subfiber は subfiber B に、それぞれ transitional region を経て連続するが、outermost subfiber (C) の遠位端は細胞自由表面の限界膜の直下に終る。Outermost subfiber (C) 遠位端からは、淡い電子密度の均質な細い transitional fiber が出発し、近くの細胞表面の限界膜の内面に高い電子密度の肥厚を示して付着する。横断面において9本の transitional fibers (図6のレベル D) は basal body の円筒を中心に円筒の切線に対しおのおの約30度傾く左旋回を示して走る。各 triplet fiber の配列はたがいに平行するが、一平面上に共存せず、横断面において、中央繊維の中心を通る basal body の円筒の切線に対し、3繊維の中心を含む軸面は basal body の遠位で約20度、中位で約40度、近位で約60度の傾斜を示す。すなわち中央繊維を中心とする3繊維の左捻転が見られる。basal body の円

Figs. 1, 2 and 3. Median longitudinal sections of a cilium and its basal body in the oviduct epithelium of mouse, nearly perpendicular to the plane of the central fibers. *cbb* circular basal band, *n* Neck, *bb* basal body, *bf* basal foot, *pbf* principal basal foot. $\times 60,000$

Figs. 4 and 5. Transverse section of ciliary basal bodies and principal basal feet. *C D E F G* show the levels corresponding to those in Fig. 6. $\times 60,000$

Fig. 6. Diagrammatic reconstruction of cilium and basal body complexes. *A* to *H* show transverse sections at the levels indicated. The diagram in the right side shows a median longitudinal section which is judged to be parallel to the direction of ciliary beat and makes a right angle with the plane of the central fibers and then believed to include the longitudinal central axis of the basal body. *cbb* Circular basal band, *bb* basal body, *bf* basal foot, *cf* central fiber, *of* outer fiber, *cm* cell membrane, *sf* subfiber, *tf* transitional filament, *pbf* principal basal foot. $\times 60,000$

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

筒の内部は、附近の原形質と同様の micell で充たされているが、時に電子密度の高い小球を内蔵している。

3. Basal foot

Basal body の中心縦軸を含み、中心繊維面に直角な切片において常に認められる円錐形態の構造である。Outermost subfiber (C) の中位に底を置き、繊毛運動の方向に直角に突出する。円錐の底の直径は約 0.15μ 、高さは約 0.15μ を計測し、頂は REESE (1965) の “basal bar” の形態を示し細胞原形質内に終る。底から頂に向かって集中する微細繊維の束は途中横紋を示すが、その数の把握と 9 本の triplet subfiber (C) との接続状態の解明は困難である。

4. Rootlet

この構造を全く欠如する。

5. Principal basal foot

Basal body の中位以下 (近位) において、outermost subfiber (C), subfiber B, subfiber A から順次出発すると思われる (図 6 のレベル E) 電子密度の比較的低い均質の繊維群が形成する構造である (植木, 1965 命名)。この繊維群は近位方向に集中して毛筆状の形態を示す。各繊維の太さは triplet fiber と同大か多少肥大し、毛筆の尖端までの長さは約 0.8μ に達し、中心縦軸は繊毛運動面において basal body 中心縦軸に対し繊毛運動方向の対側に反曲する。この繊維群の長さで反曲の角度は一定しがたいが、各繊維は繊維群の中心縦軸を中心に左旋回を示す。繊維群の主繊維は群の外周にあり、出発の時点において各 triplet fiber の外側から出発する 27 本と想定されるが、内側からまたは basal body の近位端からも出発するらしい副繊維を加えて数を増すもののようで、basal body の近位端から暫時の経過は中空の円錐形 (図 6 のレベル F) を示す。それから左旋回を続けて順次集中して中空を埋め (図 6 のレベル G)、次いで繊維の数を減少しつつ稔転し、反曲に移り繊維群は圧平されて横断像は楕円錐となり、尖端にいたる小数の繊維は扁平に近い横列配置となり (図 6 のレベル H)、原形質内に自由に終止する。

論 議

マウスの卵管の繊毛基体群の構成要素は、1) basal body を中心とし、遠位端は transitional region を経て上限にある 2) circular basal band と、近位端に直属する 3) principal basal foot と、basal body の中腹から外側に突出する 4) basal foot の 4 単位構造である。そして下等動物の繊毛に見られるいわゆる rootlet は完全に欠如する。一般に basal body の近位端に付着する構造を rootlet と記載し投錨装置と解しているが、rootlet とは植木 (1965) がカエルの口蓋粘膜上皮の繊毛において解明したように繊毛運動面において basal body の中心縦軸に対し basal foot と同側であって横紋をもち stabilizer の役目を果たす構造であり、本質的に principal basal foot とは区別すべきである。RHODIN と DALHAMN (1956) がラットの気管粘膜の繊毛で tiny rootlet と記載した構造は横紋もなく、また位置的にも rootlet ではなくて principal basal foot と解すべきである。また principal basal foot

とは FAWCETT と PORTER (1954) がカエルの咽頭粘膜上皮の繊毛において rootlet の対側に反曲する形態を認め、単に basal body の elongation と記載した構造に相当し、植木 (1965) がカエルの口蓋粘膜上皮の繊毛においてその当該構造は単なる elongation ではなく特殊螺旋繊維が纏絡する特有構造であると認識し命名したものであって、マウスの気管粘膜上皮の繊毛 (植木, 1966) にも当該構造を確認した各繊毛に特有の構造である。

マウスの卵管粘膜上皮の繊毛の基体群の上限構造は、マウスの気管粘膜上皮の繊毛のそれと同様に、いわゆる plate の形成を欠き、circular basal band (植木, 1966) を構成する。この形態はカエルの口蓋粘膜上皮の繊毛の U 字形 basal plate (植木, 1965) の側壁にのみ相当し、底盤を欠く構造であって、GIBBONS がその横断面に記載した 18 箇の点に該当するものとする。transitional region の neck 形成は GIBBONS が記載し植木もカエルの口蓋粘膜上皮の繊毛で認めた tight collar の前段階の構造と考えられる。Neck 形成の意義は 9 本の doublet fiber から周囲の細胞限界膜に到る左渦巻形方向の放線形を示す radial link とともに繊毛幹の運動にさいし幹の基部を細胞表面に固着する役目を負うものと解され、tight collar より劣弱なこの構造は、より激しい幹の運動を必要としないであろうためと考えられる。

Centriole に由来すると言われる basal body は、9 本の triplet fiber で囲まれた円筒形態を示し、その構造も位置も多くの種類の繊毛に共通である。マウスの卵管粘膜上皮の繊毛において注目すべきは 9 本の triplet fiber と同数の transitional fiber の左回転あるいは左渦巻形放射が、その近位端に直属する principal basal foot の左旋回と一連の関係を示すことである。Transitional fiber は GIBBONS と異なり BIRGE と DOOLIN (1965) の鶏胚の所見と似ている。

Principal basal foot の構成繊維の数、長さ、および basal body の中心縦軸に対する傾斜角度などの一定しがたい理由は、この構造が繊毛運動の主役を負担するために消長が激しい故にと解される。Principal basal foot の繊維の左旋回と繊維束の左捻転は明瞭であり、その中心縦軸は繊毛運動面に常在し、basal body の中心縦軸に対し繊毛幹の運動方向および basal foot 突出方向と反対側に傾斜反曲するなどの事がらは、rootlet のような投錨的あるいは安定装置的な単純な役割のみを想定させるにとどまらない。機能目的を異にするであろう各繊毛の構造を比較して最も著明な差異を principal basal foot の形態と構造に認識し、principal basal foot が各繊毛種ごとに特有であるとすれば、繊毛運動の主役は principal basal foot が負担するであろうと確信せざるをえない。その構造、形態、配置から principal basal foot を繊毛運動の原動者と認定したい。OLSSON (1962) は rootlet 終末と他の細胞小器官との関係を記載しているが、principal basal foot は原形質内に自由に終止する。

Basal foot はマウスの卵管上皮の繊毛においてもマウスの気管粘膜上皮の繊毛と同様に構成繊維の数と outermost subfiber との接続の状態は解明しがたいが、その位置、形態、横紋をもち円錐頂に“basal bar”を示す構造などは多くの種類の繊毛に共通であり常在する。カエルの口蓋粘膜上皮の繊毛において、この構造に対し植木 (1965) は弾力性支点の役目を与えたが、マウスの卵管上皮の繊毛においても同様の機能を想定したい。また円錐底と outermost subfiber との不明瞭な関係は弾力性軸受とも解せられる。SOROKIN (1962),

SCHUSTER (1964) が線維芽細胞の rudimentary cilia において satellite と記載した構造は、完成された繊毛の basal foot に相当するものと考えられる。

繊毛の構造と機能の関係についての論議は、はなはだ多彩であって、形態学的立場からの推察も数多い。繊毛幹の doublet outerfibers の滑動または収縮に関しては GIBBONS (1961), ROTY (1964), SATIR (1965) らが、ATPase の局在については LANSING (1961) が、それぞれ推論を展開している。それはそれとして、構造形態が機能様式を決定するとすれば、各種繊毛に共通の $9 + 2$ のパターンを示す繊毛幹の芯構造から機能を考究するよりも、機能の異なるべき異種繊毛間に基体群の構造差を求め、その特有の構造形態から固有の能動機能を推定することに、より興味深いものを感じる。FLOCK と DUVAL (1965) も kinocilium と stereocilium の構造差は basal body complex にあることを記載している。

われわれはマウスの卵管粘膜上皮の繊毛基体群の微細構造を追究し、個々の構成要素について記述したが、特有の principal basal foot の構造に注目し基体群を総合的に観察すれば、次のような推論に到達する。

Basal body 中心縦軸を含み、中心繊維面に直角な面すなわち繊毛運動面に平行する切片において basal foot と principal basal foot は同時に共存し、basal foot は繊毛運動の方向を指向し principal basal foot はその対側に反曲する。principal basal foot の左旋回は直続する basal body の triplet fibers の左稔転、transitional fibers の左渦巻形走向、transitional region の neck に在る radial links の左旋回形走向に連なる。この一連の左稔転は繊毛幹の旋回運動を暗示する。Neck の radial link と transitional fiber は triplet fibers および principal basal foot とともに旋回運動の旋回方向を規制し、過度の旋回を制御し、さらに復元運動に奉仕し過度復元制御の役目を負う。Triplet fibers の outermost snbfiber は transitional fiber の制御を middle fiber と innermost fiber に伝達し、後二者は principal basal foot から来る左旋回運動の指令を transitional region を経て、繊毛幹の doublet outerfibers に伝える。もちろん運動を起こす刺激興奮の源は細胞原形質にあるであろうから principal basal foot は興奮を繊毛幹に伝達する中継起点とも解される。しかし左旋回運動の指示起点であると思われる構造形態からは繊毛運動の起動主点と推定したい。Transitional region の neck と radial link は繊毛幹基部の固定装置として役立ち、basal foot は弾力性軸受あるいは支点として奉仕するものと考える。

SATIR (1965) は doublet outerfibers の運動時における旋回的位置移動を論じているが、われわれは triplet fibers の稔転像を把握したのみであって、basal body の円筒の周囲を位置移動して旋回するかどうかの確証を得るに到らず、この点は推論にとどまらざるを得なかった。将来のより詳細な形態学的探索に期待する。

結 語

マウスの卵管上皮の繊毛の基体群は rootlet を欠き、basal plate の代りに circular basal band をもち、principal basal foot は特有の構造を示す。Neck の links, transitional fibers, basal body の triplet fibers, principal basal foot は一連の左旋回、左稔転を明示する。繊毛運

動に対し principal basal foot はその特有の構造と位置をもって主役的なはたらきを演ずると推定し, basal foot, transitional fiber, neck の link にそれぞれの任務を想定した。

瀬戸教授の終始変らぬ激励と温い配慮支援に深謝を捧げる。林淑子研究助手, 高塩電顕技手, 菅原技術手の各技術的協力を謝す。

Author's Abstract

A large number of investigations which have been carried out to elucidate the structure of the basic components of the ciliary shaft, have been reported by FAWCETT and PORTER (1954), GIBBONS (1961), BRICHTMAN and PALAY (1963) and others. In a majority of organisms, the basic components of the ciliary shaft are two central fibers surrounded by a ring of nine outer doublet fibers, these fibers usually having the appearance of hollow tubes. As the structure of the ciliary shaft is approximately the same in both protozoa and metazoa, description in this paper will be confined to that on the ciliary basal body complex, which has been treated of in few previous works. It seems likely that each component and structure of the ciliary basal body complex vary greatly among different species of animals or different tissues, and the functional differences should accompanied the structural differences. If, however, among cilia of several kinds which have different functions, there is a special difference proper to the structure of their basal body complex and none in the structure of their shaft, the motive or starting point of ciliary movement should be located in the structure of the basal body complex. In this study, the oviduct epithelium of the mouse has been examined by electron microscopy.

Tissue blocks from the oviduct epithelium of mature mouse were fixed for 2 hours in a 1% solution of OsO_4 (buffered at pH 7.4 with s-collidin). Other pieces of the tissue were fixed for 2 hours in a 6% solution of glutaraldehyde and then postfixed for 2 hours in a 1% solution of OsO_4 (buffered at pH 7.4 with SÖRENSEN's phosphate buffer). The tissue blocks were then dehydrated in ascending concentrations of ethanol, and embedded in araldite. Sections were stained with a solution of uranyl acetate and examined by the Hitachi HU-11A type electron microscope.

The construction of the ciliary basal body complex in the oviduct epithelium of the mouse resembled that in the tracheal epithelium of the mouse (UEKI, 1966), but differed from those in the palatine epithelium of the frog (UEKI, 1965), i. e. in the former neither rootlet nor basal plate, but the "circular basal band" (named by UEKI, 1966) as well as the special composition of the "principal band foot" (named by UEKI, 1965) have been observed.

The fibers which constitute the principal basal foot are homogeneous and relatively low in electron density and converged in a form of Japanese hair pencil; they curve outwardly leaving the longitudinal axis of the basal body, showing anti-clockwise spiral course. Thus, the bundle of fibers constituting the principal basal foot is twisted anti-clockwise.

Nine transitional fibers which start from the distal ends of nine outermost subfibers in the basal body also take the course of sinistral spiral.

Nine links in the neck are each nearly straight, but as a whole they form a sinistral spiral radiation.

In a series of these anti-clockwise spiral formations are involved also the nine doublet outer fibers of the shaft. Accordingly, it is considered that the ciliary movement of the oviduct cilia of the mouse is not a simple to-and-fro movement in a plane, but a spiral rotation.

References

- Birge, W. J.** and **P. F. Doolin**: Electron microscope study of cilia and basal bodies in the chick embryo. *J. Cell Biol.* 27: 11 A. (1965).
- Brightman, M. W.**: The fine structure of ciliated ependyma. *Anat. Rec.* 139: 210-211 (1961).
- Brightman, M. W.** and **S. L. Palay**: The fine structure of ependyma in the brain of the rat. *J. Cell Biol.* 19: 415-439 (1963).
- Fawcett, D. W.** and **K. R. Porter**: A study of the fine structure of ciliated epithelia. *J. Morphol.* 94: 221-282 (1954).
- Flock, A.** and **A. J. Duvall**: The ultrastructure of the kinocilium of the sensory cells in the inner ear and lateral line organs. *J. Cell Biol.* 25, part 1: 1-8 (1965).
- Gibbons, I. R.**: The relationship between the fine structure and direction of beat in gill cilia of a lamelibranch mollusc. *J. biophys. biochem. Cytol.* 11: 179-205 (1961).
- Lancing, A. I.** and **F. Lamy**: Localization of ATP-ase in rotifer cilia. *J. Cell Biol.* 11: 498-501 (1961).
- Lang, M. J.**: An additional ultrastructural component of flagella. *J. Cell Biol.* 19: 631-634 (1963).
- Olsson, B.**: The relationship between ciliary rootlets and other cell structures. *J. Cell Biol.* 15: 596-599 (1962).
- Reese, T. S.**: Olfactory cilia in the frog. *J. Cell Biol.* 25, part 2: 209-230 (1965).
- Rhodin, J. A. G.** and **T. Dalhamn**: Electron microscopy of the tracheal ciliated mucosa in rat. *Z. Zellforsch.* 44: 345-412 (1956).
- Roty, L. E.** and **Y. Shigenaka**: The structure and formation of cilia and filaments in rumen protozoa. *J. Cell Biol.* 20: 249-270 (1964).
- Satir, P.**: Studies on cilia: The fixation of the metachronal wave. *J. Cell Biol.* 18: 345-365 (1963).
- : Studies on cilia: II. Examination of distal region of the ciliary shaft and the role of the filaments in motility. *J. Cell Biol.* 26: 805-834 (1965).
- Schuster, F. L.**: Ciliated fibroblasts from a human brain tumor. *Anat. Rec.* 150: 417-421 (1964).
- Sorokin, S.**: Centrioles and the formation of rudimentary cilia by fibroblasts and smooth muscle cells. *J. Cell Biol.* 15: 363-377 (1962).
- Ueki, H.**: Fine structure of ciliary body complex in the palatine epithelium of frog and the relationship between fine structure and function. *Yokohama med. Bull.* 16: 1-7 (1965).
- : Fine structure of ciliary body complex in the tracheal epithelium of mouse and the relationship between structure and function. *J. Iwate Med. Ass.* 18: 41-49 (1966).
-