気管上皮の纖毛発生について

——走査電顕的観察——

かわ ばた い す ず よ だ まさる
川 端 五 十 鈴 ・ 依 田 勝*

I. 緒 言

纖毛細胞は気道粘膜上皮を構成する主要な細胞で、気道粘膜にも広く分布している。その形態学的特徴の1つは気管腔に面する細胞自由表面に多数の纖毛を有することで、これが気道粘膜の異物排除、あるいは浄化作用などの機能を司っている。気道はすなわち呼吸道であり、常に外気に暴露されていることを考慮すれば、気道粘膜上皮に占める纖毛細胞の重要性が推察される。

近年、大気汚染が生体におよぼす影響について、医学的な面からも検討がくわえられ、気道粘膜についても研究が進められている。最近、このような研究分野に、試料の表面構造を詳細に観察できる走査電子顕微鏡（以下、走査電顕と略す）が導入され、気道粘膜の表面構造が検索され、いくつかのすぐれた業績が発表されている⁷⁾²⁰⁾²¹⁾。また、障害された粘膜がいかに再生され、修復されるかは臨床的な見地から興味ある課題であるが、この点に言及した研究は多くない。

われわれは最近、気道粘膜の病態生理の研究の一環として、粘膜の自由表面構造を走査電顕で検索中であり、今回、その一部として、ラットの気管粘膜の纖毛細胞の発生、特に纖毛の発生を追求したので報告する。

II. 材料および方法

材料として胎児、新生児ならびに成熟したWister系のラットの気管を使用した。胎児は胎生後期、すなわち胎生15日、16日、17日、18日、19日、20日、21日のものを用いた。胎令の決定方法として、健康な雌雄二匹の成熟ラットを1夜、同一飼育ケージにいれ、翌朝、vaginal smearの中に精子が認められる雌ラットを妊娠第1日目と算定し、上記の各胎令の胎児を母体より得た。各胎令の胎児はおのおの異なる3母体から採取し、また1母体より2~3匹の胎児を使用したので、各胎令の胎仔群は6~9匹より成り、これを本実験に供した。新生仔は分娩日を生後1日として、生後第1日目、第3日

目、第7日目のものを用いた。

実験動物は断頭屠殺後すみやかに開胸して、気管を採取し、生理的食塩水中で充分洗浄したのち、2~5%グルタルアルデハイド（リン酸緩衝液、またはS・コリジン緩衝液、pH 7.4）で2~3時間固定をおこなった。固定完了後、試料を同名緩衝液で十分に洗滌をおこない、さらに1%オスミウム酸（りん酸緩衝液、pH 7.4）で1~2時間再固定したあと、上昇アルコール系列で脱水し、点検乾燥装置（日立製 HCP-1型）で乾燥をおこなった。乾燥した気管は実体顕微鏡下で縦断し、気管粘膜上皮の自由表面を露出し、真空回転蒸着装置（日本電子製 JEE

Scanning Electron Microscopic Observations on the Development of Cilia in the Rat Tracheal Epithelium.
Isuzu Kawabata and Masaru Yoda.

*群馬大学医学部耳鼻咽喉科学教室

4 B) にてカーボンと金の二重蒸着を施し、日本電子製 JSM-S₁ 型走査電子顕微鏡にて観察

III. 成

成熟繊毛細胞

成熟繊毛細胞をみると(図1 a), 繊毛は繊毛細胞の気管腔に面する自由表面のほぼ全面にみられ, 自由表面と直角をなして, 気管腔に向かって突出している. 繊毛の全長は約4~5 μ で, 成熟繊毛細胞の繊毛ではほとんど同じ長さをもつため, 気管腔に突出した繊毛の先端はほぼ一定の高さにそろっている(図1 b). 繊毛の直径は約0.15~0.2 μ で, 繊毛細胞の自由表面に接する繊毛の根より先端部に向かって, ほぼ同じ太さを示すが, 先端がまるみを呈するもの, 鋭く尖ってみえるもの, 平たい断端を示すものなどいろいろの形態を示すが, 後者は人工産物であろう. 繊毛細胞の自由表面には繊毛のほかにも多数の微絨毛が観察され, これらは無繊毛細胞の微絨毛に比べると長い.

繊毛細胞を斜め上方より観察すると, 図1 bの如く, 繊毛の先端はほぼそろってみえる. このような状態で繊毛を数えると, 1 繊毛細胞あたり約100~200本みられた.

繊毛の発生

胎生17日迄のラット気管腔上皮細胞の繊毛は認められず, 繊毛の発生は胎生18日目に生じると思われる. 胎生17日迄の気管上皮細胞の管腔面には多数の微絨毛がみられるのみであるが, 形も大きさもやや不揃いである. また, かなりの数の細胞の管腔面中央より, 1本の長い細胞突起が気管腔に向かって突出しているのがみられ, おそらく, これは primary cilium²⁷⁾ または zentrale Geissel³⁾ に相当するものと考えられるが, この所見に関しては別に報告する予定である¹⁵⁾.

胎生17日目になると, ごく少数の細胞の表面構造に変化があらわれる. 図2に示すごとく, かなり長い微絨毛をもった細胞が出現する. この細胞の自由表面は隣接する細胞のそれと比べ

した.

績

て低く, 深部にあり, 小さく, また形も不正形で, 多くの場合, 細長く, 隣接する細胞間に生ずる間隙にあり, 間隙をおしわけて, 出現しているようにみられる. 図2で, 長い微絨毛をもった細胞Cが隣接する細胞 N₁, N₂, N₃, N₄, N₅, N₆ にかこまれ, 細長く, 不正形を呈している. この細胞は後述の如く, 繊毛細胞に属するものと考えられ, 繊毛が発芽する直前のものであると思われる.

繊毛の発芽および成長

われわれが検索した胎生18日目の気管粘膜上皮の表面には個体差による数の多少はあるが, すでにほぼ成熟型の繊毛細胞がみられ, 特に局所的には膜様部で, 主として気管分岐部附近に多くみられたので, 気道粘膜においてはこの部に繊毛細胞の発生が先行すると思われる.

長い微絨毛をもった発芽前と思われる繊毛細胞も多数観察される. 詳細に観察すると, 図3の如く, 微絨毛の間に直径0.2~0.3 μ の半球状突出(図3の矢印)あるいはほぼ同じ太さの棍棒状の短い突起(図4の矢印)が認められる. この細胞は隣接の細胞に比べて輪廓は不正形で腔に向う面積も小である. 図5の細胞の表面では半球状の突起あるいは棍棒状の短突起が多数認められる. このような突起を細胞自由表面全体にわたって認める場合, 自由表面の輪廓はむしろ円形に近くなり, 大きさも大となる. 図5の細胞表面では半球形の突起や棍棒状の突起のほかに, 棍棒状突起よりさらに長い突起が見られ, またその中間の段階のいろいろの長さの細胞突起がみられる. 前述の如く, 半球状の突出の直径, 棍棒状の突起の太さはそれぞれ約0.2~0.3 μ であるが, これより長い細胞突起の太さは前2者に比べて幾分細い. 一般に長い細胞突起は隣接する細胞に近い近位では太く, 遠位では幾分細い. この太さはおよそ0.15~0.2 μ と

思われる。長い微絨毛が密生し、これに混じて半球状突出、棍棒状あるいはこれより長い突起を自由表面に有する細胞は、1) 完成した纖毛細胞が散見される胎生18日目の気管上皮に多数存在すること。2) 長い細胞突起が成熟した纖毛細胞の纖毛に形態的に類似し、微絨毛とはことなることなどの理由から、未熟な纖毛細胞と考えられ、従来の纖毛発生に関する透過電顕の研究から、半球状の突出は纖毛の発芽、棍棒状の細胞突起は *growing cilium*²⁸⁾ に相当する構造と思われる。

纖毛発芽あるいは *growing cilium* が細胞表面より突出する部位は密に存在する微絨毛のため、微絨毛間細胞表面構造は観察し難い。時に微絨毛が比較的少なく、細胞表面と突出部が明らかに区別して観察される場合(図8, 9)でも、特別な表面構造の変化はみいだし得なかった。

纖毛派生様式による纖毛細胞の分類

前述の如く、纖毛の派生は細胞の自由表面に半球状の突出を生ずることに始まり、これが成長して、長い成熟した纖毛に発達してゆくのであるが、このことを細胞表面で二次元的にみると、纖毛発生には2つの様式があるように思われる。すなわち、細胞自由表面全面にわたって、ほぼ全面に纖毛の発生をみるものと、もう1つは細胞の自由表面の1端にまず纖毛の発生がはじまり、逐次他側におよび、他側では纖毛の発生が遅延するものである。われわれはここで前者を全面派生型纖毛細胞、後者を限局派生型纖毛細胞と呼称したい。

全面派生型纖毛細胞

この型では図3, 4, 5にみるごとく、自由表面全面にわたって同時に纖毛の発芽をみる。

考

Rhodin と Dalhamn²⁵⁾ (1956) は透過電顕を用い、ラット気管粘膜上皮を詳細に観察し、気管上皮は 1) 纖毛細胞 (*ciliated cell*)、2) 杯細胞 (*goblet cell*)、3) 刷子細胞 (*brush*

図4の上部(図4のA₁)にもまた下部(図4のA₂)にも、ほぼ、同じ形態を示す纖毛の発芽が観察される。図5では一部の纖毛はかなり成長しており、このようなほぼ同じ長さの纖毛が細胞の自由表面に均等に分布している。この成長した纖毛の間にみられる発芽並びに *growing cilium* もほぼ同様に均等に分布しているのがみられる。図6, 7は更に次の段階の纖毛細胞と思われるもので、いろいろの長さの纖毛が自由表面全体にわたって存在する。以上の如く、この型の細胞は自由表面全体にわたって纖毛を生じる纖毛細胞である。

限局派生型纖毛細胞

この型の纖毛細胞では纖毛の発芽が一側に偏して始まる。図8, 9に示す如く、細胞の一端(図8, 9のB₁部)に纖毛の発芽、あるいは *growing cilium* がみられるのにもかかわらず、他端(図8, 9のB₂部)にはほとんど微絨毛のみであり、纖毛の発生はみられない。図10はこの次の発生段階に相当する纖毛細胞と考えられる。纖毛細胞自由表面の1端(図10のB₁部)でかなり長い纖毛を観察できる一方、他端(図10のB₂部)には少数の短い纖毛の発芽をみる。このような纖毛細胞が発生を続けると、図11の如く、纖毛の長い部分と短い部分とが区別される。

図12では4個(図12のB₁, B₂, B₃, B₄)の限局派生型纖毛細胞を低倍率写真で示した。いずれの細胞も纖毛が早く発生する部位は写真の左上方にみられる。今迄のわれわれの検索では纖毛発生初期、すなわち、胎生18日目の気管粘膜では全面派生型よりむしろ限局派生型纖毛細胞が比較的多くみられ、また孤立した纖毛細胞は限局派生型が多いように思われた。

按

cell)、4) 基底細胞 (*basal cell*) の4種類より構成されていることを報告した。その後、ヒトをはじめ哺乳類、鳥類の気管上皮も同様にこれらの4種類の細胞によって構成されているこ

とが明らかにされている (Rhodin, 1959²⁴⁾; 八木, 1962³¹⁾; 伊東と石井, 1970¹²⁾). この中で、繊毛細胞はもっとも多数存在し、また気管粘膜の機能面からも重要な細胞なので、多くの検索がなされている。

気管上皮の繊毛細胞は一般に円柱形の細胞で、気管腔に面する形質膜直下には基底小体が一層に配列し、そのおのおのより繊毛が派生し、管腔に突出している。繊毛間には多数の微絨毛が観察されるが、その直径、長さはいろいろである。

透過電顕によれば繊毛の微細構造は動物種およびその存在部位のちがいにかかわらずほぼ同じであり、気管粘膜上皮の繊毛も同様である。繊毛幹内部には規則正しく配列し縦走する軸糸があり、幹の中心部を縦走する2本の中心軸糸と周辺部を走る9組の周辺軸糸よりなっている(9+2型)。周辺軸糸は基底小体に連続しているが、中心軸糸は基底小体に達せず、繊毛頸部で終わっている。このような内部構造をもった繊毛は細胞自由表面をおおう形質膜の延長によっておおわれている。各々の繊毛は更に先端部(tip)、幹(shaft)と頸部(neck)の三部分に分けられている。頸は幹が繊毛細胞自由表面に達する直前の極く短い部分で、やや細くくびれている。先端部は半球形か、やや丸みをおびた終末部である。

1965年 Barber と Boyde²⁾によって鼻粘膜上皮の繊毛細胞がはじめて走査電顕下に観察されて以来、繊毛細胞についての走査電顕的研究は鼻粘膜⁶⁾¹³⁾¹⁵⁾²²⁾、気管粘膜⁷⁾¹⁶⁾²⁰⁾²¹⁾³⁰⁾、気管支粘膜¹¹⁾²⁶⁾、卵管上皮⁵⁾などについておこなわれている。Barber と Boyde²⁾はウサギの気管粘膜を走査電顕で観察し、はじめて、繊毛細胞の繊毛を走査電顕下にとらえた。彼らは更に走査電顕で観察した試料をエポキシ樹脂に包埋し、超薄切片を作製したあとで再び包埋し、繊毛の透過電顕像と走査電顕像の同定をおこなっている。その後、2~3の研究者によって、同じく繊毛の同定がおこなわれ¹⁾¹²⁾、今日、

われわれが走査電顕下でみる繊毛は従来透過電顕で観察された繊毛にほかならぬものであることが認められた。走査電顕を用いた気道粘膜の研究はヒトをはじめ各種脊椎動物でさかんにおこなわれ、鼻腔粘膜や気管粘膜について興味ある表面構造が報告されている。気管粘膜を走査電顕で観察する目的の1つは繊毛細胞の表面構造であり、特に繊毛の形態である。ヒト²⁰⁾をはじめ、ラット¹⁶⁾²⁶⁾、マウス⁷⁾²¹⁾、ウサギ²⁾¹¹⁾³⁰⁾、などの気管粘膜の繊毛細胞が観察されているが、繊毛の形態は各種動物を通じてほぼ共通の所見を呈している。Rhodin と Dalhamn²⁵⁾(1956)によって透過電顕で詳細に観察された気管粘膜上皮の繊毛細胞にみられる繊毛の派生状態、1繊毛細胞のもつ繊毛の数なども走査電顕によれば容易に観察できる。また繊毛の間に存在する微絨毛の走査電顕像も透過電顕所見(伊東と石井¹²⁾ 1970)と一致する。一般に走査電顕でみる繊毛細胞の微絨毛は隣接する無繊毛細胞のそれと比較して、細くて、長さがながいようである。また、後述の如く、発生段階初期の未熟な繊毛細胞においても、しばしば同様な微絨毛が観察されており、Cireli²⁾らの cytofila に相当すると思われる。

走査電顕でみる繊毛の先端部は大部分が丸みをおびた鈍端におわる。表面はほぼ平滑で、透過電顕で区別されている繊毛頸部は走査電顕では確認し得ない。今後、試料作製法および観察法の改良、走査電顕の分解能の向上にまたねばならぬであろう。

さて、成熟繊毛細胞についての走査電顕的観察に比べて、繊毛派出過程を走査電顕で検索した研究は、われわれが渉猟した範囲では遭遇しなかった。繊毛形成は中心子形成にはじまり、基底小体への移行、繊毛の自由表面への出芽という細胞質内での現象であり、現時点では、このような細胞質内の動きを走査電顕で観察することは困難である。しかし自由表面への出芽以後の繊毛の成長は容易に走査電顕下に検索し得るものである。

胎生期の気管粘膜上皮にいつ纖毛が出現するかは透過電顕によって検索されている。纖毛出現時期は動物種、あるいは、同じ動物の気道でも局所解剖学的な部位によって異なっているが、一般に胎生期後半というのが一致した所見である。家鶏胎子の気管上皮では胎生16日前後に纖毛が出現すると報告され(針谷⁸⁾, 1968), 家兎では胎生23日(Leeson¹⁷⁾ 1961)とも28日(Kanda and Hilding¹⁴⁾, 1968)ともいわれている。ラットについて Cireli³⁾ (1965) は胎生18日ないし19日の鼻中隔粘膜に纖毛を見出し、それより2~3日おくらせて気管粘膜上皮に纖毛を認めるといっている。また、胎生20日を主張している報告もある(Sorokin²⁷⁾)。走査電顕による胎子の気管粘膜自由表面の観察では、胎生17日以前には纖毛は認められず、胎生18日にはじめて纖毛が出現する。この場合、気管の各部位によって、纖毛形成の時期に相違があり、また纖毛細胞の分布も異なっている。気管軟骨部粘膜より膜様部に纖毛細胞は多くみられ、また分岐部附近の特に膜様部に多数の纖毛細胞が観察される。この部位にまず纖毛細胞が出現し、漸次、胎令が進むにつれて、軟骨部粘膜にも纖毛が生じるのではないかと想像される。超薄切片ではこの様に気管全体を検索することはきわめて困難であり、纖毛の出現の部位的相異をみる場合、走査電顕は有利な方法といえよう。

上述の如く、胎生17日の気管粘膜上皮に線毛の派生を見出し得ず、18日目の粘膜に纖毛を認めることができたので、ラットの気管粘膜の纖毛の出現は胎生18日と想定されたが、18日目の粘膜には種々の发育段階の纖毛がみられる。すなわち、纖毛細胞の自由表面に半球状の突出として生じたもの(出芽)や中等度の長さの纖毛をもつ纖毛細胞のほかに、すでに成熟の纖毛細胞に近い長い纖毛をもつものもかなり多数観察される。このような所見は纖毛の成長、すなわち出芽より成熟がかなり短い時間に行なわれ得ることを思わしめる。ある種の真菌の鞭毛

(Renaud and Swift 1964²³⁾) や Amoeboflagelletes (Dingel and Fulton 1966⁴⁾) 類の鞭毛では完成迄に1時間を要さない程の早い成長を示すといわれており、気管粘膜の纖毛の成長もかなり急速なものと想像されるが、これらの問題の解決には更に多くの研究が必要と思われる。Hilding and Hilding⁹⁾ (1966) による機械的な気管粘膜損傷実験で、かなり早い時期に粘膜は修復され、纖毛も再生されており、このように纖毛の発生が迅速なことは気管粘膜の創傷治癒あるいは再生に関連して臨床的にも興味ある問題である。

纖毛の基底小体为中心子に由来することは衆知の事実である。細胞膜直下に移動した中心子はその円筒形の長軸を細胞膜と垂直に配列させる(aligned centriol²⁸⁾)。ここで rootlet, basal foot が形成され、基底小体となる。走査電顕下に観察される半球状の突出は基底小体より軸糸がわずかにのびた、いわゆる纖毛出芽のものであり、棍棒状のものはさらに成長したもので、Steinman²⁸⁾ (1968) のいう Growing cilium に相当するものと思われる。

纖毛の出芽、すなわち、纖毛が細胞自由表面に突出する機序に2つの方法があることが透過電顕で観察されている。第1は纖毛細胞の核上部の細胞質中にいわゆる纖毛嚢(ciliary vesicle)が形成され、これが自由表面に押し上げられ、口を開いて、纖毛を形成するという説である(Stockinger²⁹⁾, Steinman²⁸⁾, Sorokin²⁷⁾)。第2の説は既存の微纖毛の中へ基底小体からの軸糸が侵入して、纖毛を形成するという説である(Leeson¹⁷⁾ 1961)。すなわち微纖毛の細胞膜が纖毛膜に移行するという考え方である。走査電顕で、纖毛出芽直前の状態を観察することは興味あるものであるが、前述の如く、纖毛出芽に近い纖毛細胞の自由表面は多数の微纖毛が存在するため、纖毛嚢説あるいは微纖毛説を示唆する所見は得られなかった。

纖毛出芽前の纖毛細胞にみられる多数の微纖毛は隣接する無纖毛細胞のそれより、数も多く

また長さも長いものが多い。これらは Cireli³⁾らの Cytofila に相当すると思われる。透過電顕的研究では、繊毛の発芽と既存の微絨毛との関連は否定的であり¹²⁾、密生する微絨毛についての意義は不明である。

われわれは繊毛発生の際、繊毛細胞の自由表面上での繊毛の派生の態度に2つの様式のあることを観察し、全面派生型並びに限局派生型繊毛細胞と分類した。すなわち、前者は自由表面全面にわたって等しくほとんど同時に繊毛が出芽し、成長するものであり、後者では自由表面の1側より繊毛の派生がはじまり逐次全面に広がる。繊毛細胞は核下部では基底膜に接し、核上部は気道管腔に面し、その自由表面に繊毛を有する高度に分化した細胞と考えられている。しかし、宮南¹⁹⁾ (1962) の気管粘膜の組織培養

実験によると、培養された繊毛細胞では繊毛は細胞表面が何物にも接していない場所であればどこからでも派生すると報告している。一般に組織培養では高度に分化した細胞も培地内では未分化に近い状態、すなわち原始的な形態にもどるといわれている。したがって、気管粘膜の繊毛細胞は本来外界と接する面があればどこからでも繊毛を派生するものであるが、その後分化し、一定の形態をとり、気管腔にむかう自由表面にのみ繊毛が生じるものと考えられる。

限局派生型繊毛細胞の表面構造は繊毛の派生状態以外全面派生型繊毛細胞のそれと同じであり、繊毛発生を障害する可能性のある所見は得られなかった。限局派生型繊毛細胞の存在意義について更に検討するつもりである。

結 語

ラット胎児の気管粘膜の表面構造を走査電顕で観察して、次の所見を得た。

1. 気管粘膜上皮における繊毛の出現は胎生18日目にはじまる。胎生17日以前の気管粘膜自由表面にはいわゆる原発繊毛 (primary cilium) がみられるのみで、通常の繊毛は見出されない。
2. 胎生18日目の気管粘膜上皮において繊毛細胞は、繊毛出芽直後、中等度の成長段階、成熟した繊毛細胞にみられる長い繊毛などいろいろの成長過程の繊毛をそなえている。このことは繊毛の成長はかなり短時間の間に迅速に行なわれるものと想像される。
3. 繊毛細胞の発生は気管の局所的部位の位置によって異なっている。軟骨部粘膜より膜様部粘膜に早期に発生し、また、分岐部附近でとくに早期に繊毛が出現すると思われる。
4. 繊毛の出現の様式には2つ型があるように思われた。全面派生型繊毛細胞は繊毛細胞自由表面全面にわたって等しく繊毛が発生するものであり、限局派生型繊毛細胞は1側に偏して繊毛の発生がはじまり逐次他側に波及するものである。
5. 以上の所見について、透過電顕など従来の繊毛細胞の所見を引用し、若干の考察をおこなった。

稿を終るにのぞみ、御校閲を賜った恩師石井英男教授に深謝するとともに、有益なる御教示を賜った本学第1解剖学柴崎晋教授に感謝する。

参 考 文 献

- 1) Barber, V.C.: Preparative techniques for the successive examination of biological specimens by light microscopy, SEM and TEM. Scanning Electron Microscopy (eds O. Johari and I. Corvin) 321-326, 1972. IIT Research Institute, Chicago, Ill.
- 2) Barber, V.C. and Boyde, A.: Scanning Electron Microscopic Studies of Cilia. Z. Zellforsch. 84: 269-284, 1968.
- 3) Cireli, E.: Elektronenmikroskopische Analyse der prä und postnatalen Differenzierung des

- Epithels der Oberen Luftwege der Ratte. Ztsch. mikr. -anat. Forsch. 74 : 132-178, 1966.
- 4) Dingel, A.D. and Fulton, C. : Development of the flagellar apparatus of Nalgleria. J. Cell Biol. 31 : 43-54, 1966.
 - 5) Ferenczy, A., Richart, R.M. Agate, F.J. Jr., Purkerson, M.L. and Dempsey, E.W. : Scanning Electron Microscopy of the Human Fallopian Tube. Science 175 : 783-784, 1972.
 - 6) Graziadei, P.P.C. : The mucous membrane of the nose. Ann. Otol. 79 : 433-443, 1970.
 - 7) 原田康夫, 山田 明, 田原栄一 : 有毒ガスによる気管粘膜障害の走査電顕的観察, 気食会報 24 : 226, 1973.
 - 8) 針谷迪夫 : 家鶏胎児気管の纖毛形成について, 気食会報 19 : 273, 1968.
 - 9) Hilding, D.A. and Hilding, A.C. : Ultrastructure of tracheal cilia and cell during regeneration. Ann. Otol. 75 : 281-294, 1966.
 - 10) Holborow, P.L., Laverack, M.S. and Barbar, V.C. : Cilia and other surface structures of the trochophore of Harmothoe imbricata (Polychaeta). Z. Zellforsch. 98 : 246-261, 1969.
 - 11) Holma, B. : Scanning Electron Microscopic Observation of Particles Deposited in the Lung. Arch. Environ Health 18 : 330-339, 1969.
 - 12) 伊東俊夫, 石井英男 : 気道と食道粘膜の形態学, 広川書店, 東京, 昭和45年.
 - 13) 神田 敬 : 鼻粘膜の纖毛上皮的構造と機能による観察, 日耳鼻 76 : 22-24, 1973.
 - 14) Kanda, T. and Hilding, D.A. : Development of respiratory tract cilia in fetal rabbits. Acta Oto-Laryng 65 : 611-624, 1968.
 - 15) 川端五十鈴, 他 : 気管粘膜上皮にみられる primary cilium について, 投稿中.
 - 16) 川端五十鈴 : 医学領域における走査電子顕微鏡の応用, 北関東医学 23 : 251-287, 1973.
 - 17) Leeson, T.S. : The development of the trachea in the rabbit with particular reference to its fine structure. Anat. Anz. 110 : 214-223, 1961.
 - 18) Lenz, H. : Die Raumliche Darstellung von Zillien der menschlichen Nasenschleimhaut mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops. Ztsch. Laryng. Rhinol. Otol. 51 : 618-632, 1972.
 - 19) 宮南政子 : 気管粘膜の組織培養学的および電子顕微鏡的研究, 耳鼻臨床 55 : 432-444, 1962.
 - 20) 三吉康郎 : 気道粘膜の生理と病態, 日耳鼻 74 : 1671-1683, 1971.
 - 21) 三吉康郎, 井上ふさ, 他 : SO₂ ならびに NO₂ 曝露後のマウス気管粘膜上皮の走査電子顕微鏡的観察, 気食会報 24 : 1-8, 1973.
 - 22) 奥田 稔, 関根啓一 : 走査電子顕微鏡による鼻粘膜の観察, 耳鼻臨床 63 : 763-771, 1970.
 - 23) Renaud, F.L. and Swift, H. : The development of basal bodies and flagella in allomyces arbuseulus. J. Cell Biol. 23 : 339-354, 1964.
 - 24) Rhodin, J. : Ultrastructure of the tracheal ciliated mucosa in rat and man. Ann. Otol. 68 : 964-974, 1959.
 - 25) Rhodin, J. and Dalhamn, T. : Electron microscopy of the tracheal ciliated mucosa in rat. Z. Zellforsch 44 : 345-412, 1956.
 - 26) 坂口 弘 : 生物界の造形 (太田次郎・坂口 弘・紀本静雄編), 講談社, 東京, 1971.
 - 27) Sorokin, S.P. : Reconstruction of centriole formation and ciliogenesis in mammalian Lungs. J. Cell Sci. 3 : 207-230, 1968.
 - 28) Steinman, R.M. : An Electron Microscopic Study of Ciliogenesis in Developing Epidermis and Trachea in the Embryo of Xenopus Laevis. Am. J. Anat. 122 : 19-56, 1968.
 - 29) Stockinger, L. : Ultrastruktur des Flimmer epithels des Nasenseptums der Ratte. Z. Zellforsch. 59 : 443-466, 1963.
 - 30) 徳永純一, 藤田恒夫, 井上 一 : 走査電子鏡による表面解剖アトラス, 医学書院, 東京, 1970.
 - 31) 八木研三 : 纖毛の発生と分化, 耳鼻臨床 54 : 43-59, 1962.

(原稿到着 : 昭和49年5月16日
別刷請求先 : 川端五十鈴
〒371 前橋市昭和町3丁目39番15号
群馬大学医学部耳鼻咽喉科学教室)

附 図

- 図1 成熟した繊毛の走査電顕像。図1 aは繊毛を側面よりみた写真。繊毛細胞の自由表面には繊毛と共に多数の微絨毛(矢印)がみられる。図1 bは繊毛の派生状態を斜め上から観察した写真。繊毛の先端部はほぼ同じ高さにそろっている。成熟ラットの気管粘膜上皮(7,700倍)。
- 図2 N₁, N₂, N₃, N₄, N₅, N₆のおおのの細胞にかこまれた細胞Gは不正多角形で細長く、その自由表面には隣接する細胞と比べて、多数の長い微絨毛をそなえており、繊毛出芽前の繊毛細胞に相当する。胎生17日の気管粘膜上皮(7,700倍)。
- 図3 繊毛の出芽を示す。繊毛の出芽は細胞自由表面に半球状の突出(矢印)として始まる。胎生18日(7,700倍)。

- 図4 写真中央にある細胞には半球状の突出と共に棍棒状の突起(矢印)がみられ、出芽より更に進んだ纖毛の成長を示す。細胞自由表面のA₁部、A₂部全面にわたって同じ程度の纖毛の発育がみられ、全面派生型纖毛細胞に属するものである。胎生18日(7,700倍)。
- 図5 全面派生型纖毛細胞に属するもので、自由表面全面に纖毛の発生がみられる。纖毛の一部にかなり成長したもの矢印がある。胎生19日(7,700倍)。
- 図6 全面派生型纖毛細胞を上からみたもの。ほぼ同じ程度に成長した纖毛が自由表面全面に派生している。胎生21日(7,700倍)。
- 図7 図6で示した全面派生型纖毛細胞が更に成長したものである。纖毛の間隙には多数の微絨毛が存在する。胎生19日(7,700倍)。

- 図8 限局派生型繊毛細胞を示す。繊毛出芽直後の自由表面の左端(B₁)に繊毛の出芽がみられるにかかわらず、右端(B₂)には全くない。胎生19日(7,700倍)。
- 図9 限局派生型繊毛細胞。図8に示した限局派生型繊毛細胞より更に成長したもので、細胞表面の1端(B₁)に半球状突出や棍棒状の突起がみられるが、他端(B₂)にはない。胎生19日(7,700倍)。
- 図10 限局派生型繊毛細胞。かなり長い成長した繊毛が細胞表面の1側(B₁)にみられ、他端(B₂)ではやがて出芽がはじまる。胎生20日(7,700倍)。
- 図11 細胞表面全面にわたって繊毛がみられるが、写真の下方の部分の繊毛は短い。胎生19日(7,700倍)。

図12 胎生20日の気管粘膜。成熟纖毛細胞，無纖毛細胞の中に限局派生型纖毛細胞(B₁，B₂，B₃，B₄)が散在している。これらの細胞の自由表面で纖毛の派生の早い部位はB₁，B₂，B₃，B₄のいずれの細胞においても写真の左上方に位している。(4,000倍)。