アホロートル (*Ambystoma mexicanum*) 舌上皮に出現する Leydig 細胞の微細構造

豊 島 邦 昭・嶋 村 昭 辰

九州歯科大学口腔解剖学第2講座 (主任：嶋村昭辰教授)

平成3年8月26日受理

Fine Structure of Leydig Cells in the Lingual Epithelium of the Adult Axolotl, *Ambystoma mexicanum*

Kuniaki Toyoshima and Akitatsu Shimamura

Second Department of Oral Anatomy (Chief: Prof. Akitatsu Shimamura)

Kyushu Dental College, Kitakyushu, Japan

The fine structure of Leydig cells in the lingual epithelium of adult axolotls, *Ambystoma mexicanum*, was studied by electron microscopy. Leydig cells were characterized by the presence of numerous secretory granules as well as rough endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. The exact function of these granules still remains obscure. The Langerhans' net was seen in the peripheral cytoplasm of the Leydig cell in close association with desmosomal attachments and might play as a framework supporting the cell.

Key words : Leydig cell/Langerhans'net/Lingual mucosa/Axolotl/Ultrastructure

緒 言

Leydig (1821-1908) の残した業績の中で、最もよく知られているのは、精巣の精細管間に存在する男性ホルモン産生細胞 (Leydig 間細胞) の詳細な報告である¹⁾。さらにこの報告の他にも、Leydig は、また魚類、両生類等の下等脊椎動物においても多くの業績を残してきた^{2,3)}。その中の一つにサンショウウオ幼生の表皮において発見した“Leydig 細胞”の記載がある⁴⁾。Leydig 細胞の機能的意義に関しては諸説があり、現在までまだ完全に理解されていない。Leydig 細胞はサンショウウオの幼生期においてのみ、その表皮細胞間に認められ、変態後は消失すると考えられてきた³⁾。

私達は最近味覚の神経機構の研究にカエルをはじめとした他のいくつかの両生類⁵⁻⁹⁾に加えてアホロートルを導入し、実験を開始した^{10,11)}。アホロートルは‘ウーパールーパー’という呼び名でも親しまれるメキシコ原産の

サンショウウオで、幼形成熟し、成体においても鰓を有する水生の有尾両生類である¹²⁾。この動物の口腔粘膜ならびに味蕾の微細構造を研究する過程で、私達はアホロートル成体の舌粘膜上皮にも多数の Leydig 細胞が出現するのを観察した。本研究ではこれら Leydig 細胞の微細構造について報告する。

材料と方法

アホロートル (*Ambystoma mexicanum*) は Indiana University Axolotl Colony, U. S. A. から供与された。アホロートル成体を MS-222 により麻酔し、舌を切除後ただちに 0.1 M カコジル酸ナトリウムで緩衝した 1/2 Karnovsky 溶液¹³⁾ で 3 時間浸漬固定した。その後組織を同緩衝液で洗浄した後、1% オスミック酸で 2 時間後固定し、通法に従って上昇エタノール系列脱水、プロピレンオキサイド置換後、Epoxy 樹脂に包埋した。1 μm の厚切り切片をトルイジン青で染色し、光顕的観

察に供した後超薄切片を作製し、酢酸ウランとクエン酸鉛の二重染色をおこない、JEM-100C ならびに JEM-1200EX II にて観察をおこなった。

結 果

Leydig 細胞は、直径が約 40–45 μm にも達する大型の明調な細胞で、光顕でも容易に見い出すことができる (Fig. 1)。Leydig 細胞は通常上皮基底部に位置し、細胞基底部の形質膜はしばしば基底膜と接する。光顕的には、細胞のほぼ中央に位置する分葉した核と、その周囲に散在する分泌果粒が認められるのみで、細胞質は染色性に乏しい。電子顕微鏡で観察すると、細胞質内には、多数の細胞内小器官を確認できる (Fig. 2)。特に核周囲の細胞質内には、よく発達した粗面小胞体、ゴルジ装置ならびに多数のミトコンドリアが観察される (Fig. 3)。

さらにゴルジ装置では、高電子密度を有する分泌果粒の形成がみられる。また、これら細胞内小器官に介在して多数の中間径フィラメントが認められる。しかしながら細胞辺縁にいくに従って、細胞内小器官は乏しくなり、大型の分泌果粒と、これらに介在する少量のフィラ

メント様構造が認められるにすぎない。分泌果粒は、直径約 3–3.5 μm で、限界膜によって囲まれる。果粒内容物の電子密度は一般に高い (Fig. 4)。

Leydig 細胞の細胞質辺縁部では、形質膜に接して、いわゆる Langerhans 網が認められる。個々の Langerhans 網は、張原線維様の線維状構造物の集塊から構成される。Leydig 細胞は、周囲の上皮細胞と、desmosome で結合するが、そのようなところでは、しばしば Langerhans 網と desmosome との密接な関連が観察される。さらにそこでは、desmosome より派生する張原線維が直接 Langerhans 網と移行するのが認められる (Fig. 5)。

考 察

今回観察したアホロートル舌上皮に出現する Leydig 細胞の微細構造の特徴は、同じアホロートルの皮膚ならびに鰓で観察された Leydig 細胞⁽⁴⁾や、他のサンショウウオ幼生、すなわち *Ambystoma punctatum*⁽¹⁵⁾、*Hynobius dunni* Tago⁽¹⁶⁾ ならびに、イモリ幼生、*Taricha torosa*⁽¹⁷⁾ の皮膚で観察された Leydig 細胞と基本的に一致した。

Leydig (1857)⁽⁴⁾ が最初にこの細胞の存在について記

Fig. 1 アホロートル舌粘膜の光顕写真。大型で明調な Leydig 細胞 (L) が上皮内に観察される。
矢印：Langerhans 網，TB：味蕾 × 400。

Fig. 2 Leydig 細胞の透過電顕写真. Langerhans 網 (LN) が細胞質辺縁部に認められる.
× 3,800.

載して以来、今日まで 140 余年も経つが、その機能についてはまだ全んど知られていない。Kelly (1966)¹⁷⁾ は、イモリ幼生の皮膚を乾燥させた後の Leydig 細胞の微細構造的変化を観察したところ、Leydig 細胞が著しく縮小する結果を得た。このことから Kelly (1966)¹⁷⁾ は、Leydig 細胞が表皮細胞間隙に粘液様物質を分泌・供給

している事を示唆した。さらに、Jarial (1989)¹⁴⁾ は、表皮細胞間隙に分泌された Leydig 細胞からの分泌物は、やがて表皮の表層に達し、そこで直接皮膚の保護膜としての粘液層を形成すると推測した。また Jarial (1989)¹⁴⁾ は、Leydig 細胞からの分泌物放出機転の様式は、全分泌によると示唆した。

Fig. 3 Leydig 細胞の核周囲細胞質にみられる Golgi 装置 (G) では, 分泌果粒の形成が観察される. $\times 10,000$.

Fig. 4 Leydig 細胞内にみられる分泌果粒を示した電顕写真. $\times 14,000$.

Fig. 5 Langerhans 網 (LN) と Desmosome より派生する張原線維との密接な関連を示す電顕写真. $\times 23,000$.

水生生活をおこなうアホロートルの口腔ならびに舌は、常に湿性環境のもとにあり、極端に乾燥するような事は考えにくい。しかしながら、上皮内腺としての粘液細胞の存在を除いて、アホロートルをはじめとした両生類は一般に唾液腺を欠く事から、これに代わる組織構造の存在する可能性は十分推測される。Leydig 細胞の機能が、少なくとも唾液腺類似の機能として、粘液様物質を産生・分泌しているのかも知れない。

今回観察された Leydig 細胞の細胞質内にも、他の両生類幼生の皮膚で観察されたものと様によく発達した Langerhans 網が認められた。Langerhans 網の発見は、上皮細胞間にみられる Langerhans 細胞や、脾臓の Langerhans 島の発見とともに、Paul Langerhans (1847-1888) の若き日の業績の一つである¹⁸⁾。Leydig 細胞の細胞質辺縁に網状に広がる Langerhans 網は、あたかも細胞骨格としてこの役割を持つかのような形態を示した。Kato and Kurihara (1987)¹⁶⁾ ならびに加藤 (1991)³⁾ はサンショウウオ幼生の皮膚にみられる Leydig 細胞の Langerhans 網を、凍結切断により剖出後走査電顕で観察し、Langerhans 網が正に細胞の“はり”としての機能をもつ事を形態学的に見事に示した。さらに今回私達も観察したように、張原線維様の線維束からなるこれら Langerhans 網と、Desmosome から派生する張原線維が直接連続するのが、しばしば認められた。この事は、Langerhans 網が、細胞骨格としての機能とともに、隣接する上皮細胞との結合装置の一部として、重要な役割をもつ事を示すものと考えられた。

2 人の歴史的に高名な組織学者の名を与えられた Leydig 細胞の研究が、約 140 年近く全んど放置され、さらにその機能の解明も全んど進んでいない事を考えると、本当に不思議である。今後この謎めいた細胞の詳細な検討が必要であると考えられた。

結 論

アホロートル (*Ambystoma mexicanum*) 成体の舌上皮にみられた Leydig 細胞の微細構造について観察した。Leydig 細胞の細胞質内には、よく発達した粗面小胞体や Golgi 装置とともに、多数の分泌果粒が認められ、さかんな分泌能をもつ事が推測された。これら分泌果粒についていくつか考察したが、その正確な意義は不明である。また細胞質辺縁に認められる Langerhans 網は、しばしば Desmosome より派生する張原線維と連続し、細胞骨格としての意義が示唆された。

引用文献

- 1) Leydig, F.: Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Z. wiss. Zool. 2: 1-57, 1850.
- 2) 猪口哲夫: 偉大な組織学の先駆者—フランツ・フォン・ライディッヒの墓を訪ねて。ミクロスコピア 8 (1): 26-29, 1991.
- 3) 加藤征治: 変態の組織学—ライディッヒ細胞の謎。ミクロスコピア 8 (1): 30-33, 1991.
- 4) Leydig, F.: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. G. Grotesche Buchhandlung, 1857. (文献 3) より引用)
- 5) Toyoshima, K. and Shimamura, A.: Comparative study of ultrastructure of the lateral-line organs and the palatal taste organs in the African clawed toad, *Xenopus laevis*. Anat. Rec. 204: 371-381, 1982.
- 6) Toyoshima, K., Honda, E., Nakahara, S. and Shimamura, A.: Ultrastructural and histochemical changes in the frog taste organ following denervation. Arch. Histol. Jap. 47: 31-42, 1984.
- 7) Toyoshima, K. and Shimamura, A.: Monoamine-containing basal cells in the taste buds of the newt, *Triturus pyrrhogaster*. Arch. Oral Biol. 32: 619-621, 1987.
- 8) Toyoshima, K. and Shimamura, A.: An immunohistochemical demonstration of neuron-specific enolase in the Merkel cells of the frog taste organ. Arch. Histol. Cytol. 51: 295-297, 1988.
- 9) Toyoshima, K. and Shimamura, A.: Fine structural and histochemical study of lingual taste organs of *Rana catesbeiana* (Anura: Ranidae) transplanted to liver. J. Morphol. 200: 29-36, 1989.
- 10) Toyoshima, K., Miyamoto, K. and Shimamura, A.: Fine structure of taste buds in the tongue, palatal mucosa and gill arch of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. Okajimas Folia Anat. Jap. 64: 99-110, 1987.
- 11) 長井孝紀, 松島俊也, 豊島邦昭: アホロートル: 味覚研究のための実験系。味と匂のシンポジウム論文集 22: 257-260, 1988.
- 12) 武市哲郎, 久保田 洋: アホロートル。遺伝 41: 48-53, 1987.
- 13) Karnovsky, M. J.: A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. J. Cell Biol. 27: 137 A, 1965.
- 14) Jarial, M. S.: Fine structure of the epidermal Leydig cells in the axolotl *Ambystoma mexicanum* in relation to their function. J. Anat. 167: 95-102, 1989.
- 15) Hay, E. D.: Fine structure of an unusual intracellular supporting network in the Leydig cells of *Ambystoma* epidermis. J. Biophys. Cytol. 10: 457-463,

- 1961.
- 16) Kato, S. and Kurihara, K. : The intracellular supporting network in the Leydig cells of larval salamander skin. Zool. Sci. 4 : 187-191, 1987.
- 17) Kelly, D. S. : The Leydig cell in larval amphibian epidermis. Fine structure and function. Anat. Rec. 154 : 685-700, 1966.
- 18) Langerhans, P. : Ueber die Haut der Larve von *Salamandra maculosa*. Arch. Mikr. Anat. 9 : 745-752, 1873.