

## 〔綜 説〕

## 造精現象を中心とした二・三の問題について

東京女子医科大学解剖学教室 (主任 久保田くら教授)

助教授 串 田 つ ゆ 香  
クシ タ ツ ユ カ

(受付 昭和38年2月9日)

## 緒 言

造精現象に関する研究は18世紀末より今世紀初期にわたり、数多くの研究が発表されているが、光学顕微鏡の分解能に限度があり、したがって、なお多くの未解決の分野を残している。最近の電子顕微鏡の発達は、造精現象の困難な問題にも詳細なる研究が進められつゝある。精子形成過程に関する電子顕微鏡的研究の代表的なものとして Burgos & Fawcett<sup>1)2)</sup> などの報告があり、日本でも安澄<sup>3)~8)</sup> などの研究がある。いずれも昆虫類、両棲類および哺乳類における研究である。私もその間ラット<sup>9)</sup>、ヒト<sup>10)</sup> および胎児、最近はサルなどの精巣について造精現象を中心とした研究を進めてきたため、その一端について述べる。

## 組織の電子顕微鏡的標本作製について

組織の電子顕微鏡的研究に際し最も困難な事は超薄切片作製である。材料は極めて新鮮である事が大切であり、固定操作は低温下にて行ない、さらに脱水、包埋などの操作も極めて慎重を要する。固定には1~2% OsO<sub>4</sub> を用いているが、最近では3% KMnO<sub>4</sub> 固定<sup>11)</sup> も行ない比較検索している。包埋法は従来ほとんどメタクリル樹脂によるものであったが、収縮や反応の不均一な事などの欠点が多いため、最近ではエポキシ樹脂<sup>12)</sup> に切り替わりつゝある。エポキシ樹脂は収縮が少なく、電子衝撃に強いなどの利点をもっているが、コントラストが低いため薄切後の電子染色を必要とする。現在

Pb(OH)<sub>2</sub> による方法がすぐれているといわれているが、染色技術は極めて困難である。いずれにしても電子顕微鏡の細胞学分野への応用は、その標本作製に高度の手技を必要とする。

## 造精現象について

造精現象は精巣内の曲精細管中でおこることはいうまでもないが、精細管の壁は精上皮と称する特殊な上皮組織より構成されている。おのおの上皮細胞は一般の上皮細胞と異り、基底膜側より分化の異なる精祖細胞、精母細胞および精子細胞を区別する。このような精細胞の種類を光学顕微鏡的に識別することは困難であるが、われわれは基底膜に接している細胞を精祖細胞と称し、また精上皮の間隙帯を占めるのが精母細胞およびその上層すなわち腔側の3~4層を精子細胞としている。なお、これらの精細胞の間には、基底膜から精細管内腔にまで達する細長い柱状細胞すなわち Sertoli 細胞を区別している。これらの精細胞を電顕的に観察すると、おのおの著しい特徴を有し、はつきり同定し得る。

## 精祖細胞

精細胞の中で、最も分化度の低い細胞を精祖細胞と称し、この細胞の電顕的特徴は比較的大なる楕円核を有し、この核は比較的电子密度が大である。細胞質内には直径0.8μ程度の糸粒体を認めるが、一般に基底膜と反対側の細胞質に偏在している(第1図)。KMnO<sub>4</sub> 固定<sup>11)</sup> をほどこした場

Tsuyuka KUSHIDA (Department of Anatomy, Tokyo Women's Medical College): Some observations on the fine structure of the spermatogenesis.

合、この糸粒体は円形で、内部には規則正しく三方向に突出する半月状の *cristae* を含有している。小胞体は精祖細胞では特に発達が悪く、小胞体の滑面小胞体を少数認めるのみである。この精祖細胞はラットなどでは核の構造の違いなどで初期と後期との二種類を区別するが、ヒトでは不明瞭である。

#### 精母細胞

精祖細胞が精子細胞の方向に分化した細胞が精母細胞であり、一般に第一次精母細胞と呼ばれる。細胞体および核は球形を呈し、精細胞中最も大で、かつ最も変動の甚だしい細胞である。核中には不正形の核小体を認め、しばしば紐状構造すなわち *nucleolonema* と均質性のいわゆる *amorphus* の部分を区別し得る<sup>10)</sup>。さらに精母細胞では、しばしば核分裂像が観察され、核分裂時には *chromosome* の断片および3層構造を呈する *fibrile* が、その間に認められる。この *fibrile* は *parallel fibrile*<sup>13)</sup> の所見と一致するものと思われる。精母細胞質内には滑面小胞体が比較的発達し、長管状をなし、おゝむね核膜と平行の走行を示す。糸粒体は  $0.7\mu$  程度の円形体であり、細胞質全体に散在している。その量は細胞の機能状態により著しく変動する<sup>14)</sup>。殊に糸粒体の分布状態は核分裂の時期により極めて異り、分裂開始直前には、しばしば多数の糸粒体が核周辺に密集している状態が観察される。核中に *parallel fibrile* が出現し、分裂が開始されると糸粒体は減少し、または消失するようになる。糸粒体の内部構造は他の精細胞より複雑で、*cristae* も複雑な断面を示す。

#### 精娘細胞

精母細胞は第一次成熟分裂により精娘細胞、すなわち第二次精母細胞に分化するが、この細胞は直ちに第二次成熟分裂を開始するため標本上の同定は困難である。

#### 精子細胞

精娘細胞から第二次成熟分裂により精娘細胞、すなわち第二次精母細胞に分化する細胞が、いわゆる精子細胞である。精子細胞においては、もはや分裂することなく成熟精子となるための細胞の

変態が観察されるわけである。

変態の第一段階として細胞の外側方に繊細な二重膜から成る頭巾を形成する。この頭巾は精子細胞核の前極を被い、将来精子の頭部となる部分である。したがって、かゝる時期の精子細胞の一部は核膜の内層と外層、その間に侵入する精子細胞質および頭巾の2層との計5層が区別されるわけである(第2図)。一方細胞質は、小胞体などの発達は悪く、胞状を呈している。糸粒体は *cristae* が極めて薄く時には空胞状をなし、少数で多くは細胞膜に接して配列している。精子細胞の頭巾が一定程度成長すると、この二重膜の間に尖体が形成される(第3図)。この尖体形成は動物により異り、マウスなどでは尖体形成後に頭巾が形成され、ネコでは尖体顆粒と頭巾形成は同時だといわれている<sup>9)</sup>。ラットなどは頭巾形成後に尖体が形成されるようである<sup>9)</sup>。一方ヒトでは多くの像から総合した結果、尖体形成後に頭巾が形成されるように考える。この尖体および頭巾形成の時期には核に接した細胞質に Golgi 装置が出現する。この Golgi 装置は膜、空胞および顆粒を具えた定型的形態<sup>15)</sup>を示し(第4図)、頭部形成の経過にしたがい著しく変化する。すなわち頭部形成の初期には極めて発達しているが、やがて Golgi 膜は断裂し、小胞も少なく、完成間近になると Golgi 装置は次第に縮少し、遂に消失する。したがって尖体および頭巾の起源は Golgi 装置と考えられる<sup>10)</sup>。

尖体および頭巾が形成されると、この頭巾の存在する部分のみが細胞質の一侧へ移動し、細胞外へ突出する(第5図)。したがって頭部は Sertoli 細胞膜が加わり、精子細胞膜、2層の頭巾、精子細胞質および2層の核膜の7層構造から成る。最近のように細胞膜が3層構造を呈するとすれば精子頭部は計9層の膜で形成されることとなるわけである。精子細胞核も球形から、それぞれ動物特有の精子頭部に変形する。哺乳動物では楕円形が多いが、魚類では、ほとんど変形せず球形で、昆虫などでは非常に細長いといわれている。この時期の核質は極めて電子密度大で、しばしば核小体を認めるが一般細胞と異り電子密度は、より小である。尖体の形も動物により異り、多くは円錐形

で、ヒトでは尖端が凹んでいる。

精子頭部が完成する時期に、細胞質には *caudal sheath* と称する隔壁が、核の尾側から出現する。*caudal sheath* は  $200\sim 300\mu$  程度の管状構造を呈するうすい膜である。核の変形に従い *caudal sheath* も縦に長くのび、細胞質中にひろがり、ついには遊離端で終っている。すなわち、この時期では細胞質は *caudal sheath* により、内外2層に分けられるわけである。*caudal sheath* の起源については従来は細胞質であろうといわれていたが<sup>16)17)</sup>、電子顕微鏡の発達により *Burgos & Fawcett* (1955<sup>1)</sup>) は *nuclear ring* であろうと述べている。一方安澄 (1955)<sup>7)8)</sup>らは核膜外層に由来すると報告し、私も幾多の所見から核膜外層より発生すると報告した<sup>9)10)</sup>。*caudal sheath* の意義については、いろいろの報告があるが、なお不明な点が多い。この *caudal sheath* により取囲まれた内部の細胞質には糸粒体などの細胞内小器官は認められず、やがて精子尾部形成過程が認められるようになる。*caudal sheath* の外側の細胞質には糸粒体および長管状の小胞体などが比較的発達した像を示す (第6図)。

*caudal sheath* が形成される時期に中心子が重要な変位を示し、核下部に認められるようになる。すなわち近位中心子は核の後極につき、遠位中心子は2個に分裂し、すなわち輪状中心子と、いわゆる遠位中心子である。ついで近位中心子から頸部前結節が形成され、遠位中心子からは尾部軸線維のうち中心束が形成される。輪状中心子からは頸部後結節および周囲束が形成される像が認められる。輪状中心子の機能については *Burgos & Fawcett*<sup>1)</sup> (1955)、安澄<sup>7)8)</sup> (1957) らが報告しているが、未だ意見の一致を見ない。遠位中心子から発生した尾部軸線維は横断像では中心束と周囲束に分けられる。中心束は2本の線維を取囲む9本の線維から成る円柱体で、おのおのの線維は  $250\sim 280\text{Å}$  の管状構造を示している。周囲束は、これらの中心束を取囲む9本の線維で結合部では直径  $80\mu$  程度の *dense* な楔状を呈している (第7図)。周囲束は体外受精を行なう動物では

存在していない。尾部軸線維は周囲束が完成されると *caudal sheath* が消失し、細胞の周囲にあつた糸粒体は周囲束の周辺に集合する。最初は雑然とした配列を示すが、次第に規則正しく縦に並んで周囲束を取囲む様になり、遂に互に融合して尾部結合部の被膜ができる (第8図)。この糸粒体による被膜はラセン状を呈している。尾部軸線維形成に参与する糸粒体は  $0.8\mu$  程度で、内部構造はより複雑であり、基質の電子密度も極めて大である。

軸線維の横断像は精子尾部の各部位により、その太さおよび形状を異にしている。結合部では最も太く尖端を中心に向けた楔状を呈し、主部に至ると細くなり球状を呈し、さらに終部では点状となる。これに比較して中心束は末梢に行くにしたがい比較的太さを増す傾向がある。精子細胞膜は精子尾部の結合部が形成される時期に精子尾部の長さ迄到達し、表面を被う極めて薄い被膜となる。

精子頸部は尾部完成の時期に近位中心子および輪状中心子が合して形成され、円錐形を呈している。

精細胞の変態により形成された成熟精子は一般細胞とは極めて異なつた形態を示しているにもかかわらず、一個の完全な細胞要素を含んでいるわけである。

#### 支持細胞について

曲精細管内には精細胞の他、支持細胞すなわち *Sertoli* 細胞が存在する。この *Sertoli* 細胞は一般に精細胞に対して栄養を与え、かつ精細胞質内の不要物を食するともいわれている。したがつて細胞質内は精細胞と異なり、いろいろな要素が含有されていると考えられる。

光学顕微鏡的に支持細胞は核膜の陥入、核小体および細胞質内の脂質顆粒などの特徴が見られるが、電顕的には細胞小器官などの構造が、精細胞とは全く性質を異にしている。支持細胞の形態は極めて不規則で、精細胞の間に突起を出し各精細胞の間を充たしている (2.5図)。不規則な形をとる支持細胞は、合胞体であるとする学者も多いが、

伊東<sup>18)</sup> (1940)はほとんどが独立している細胞で、一部合胞体をなすものであると記載している。最近の電子顕微鏡による観察では、ほとんど支持細胞は明確なる細胞膜により境されている。この所見については久保田ら<sup>19)</sup> (1958)が、電子顕微鏡により、いち早く証明している。細胞質内は滑面小胞体により充たされ、しばしば粗面小胞体を認める。粗面小胞体は、時に層板構造を呈している。この層板配列の粗面小胞体は、胎児において極めて著明に認められる。糸粒体は小胞体の間に、かなり多数認められる。糸粒体の形状は長杆状または円形で、精細胞とは異り長い規則的な *Cristae* をもっている。この糸粒体は、小胞体や Golgi 装置と連絡している所見をしばしば認める。

支持細胞は  $\text{KMnO}_4$  固定を行うと精細胞と全く異なつた特徴ある像を示す<sup>11)</sup>。すなわち細胞質の電子密度がより低く、小胞体も複雑なる網状構造を呈するが、なお最も特殊なることは糸粒体の構造である。 $\text{KMnO}_4$  固定による支持細胞の糸粒体は、より膨化し、一般に精細胞の2~3倍大となる。その *cristae* も短かく、しばしば小管構造を呈する。したがつて精細胞と支持細胞とは  $\text{KMnO}_4$  固定を行なつた場合は、糸粒体の構造のみでも容易に識別できる (第9図)。

支持細胞質内には、脂質顆粒が認められる。この脂質顆粒は精細胞の機能が盛なる場合は微細であり、著しく減少している。一方ある悪条件が加わり造精現象が阻止された際には支持細胞質内に粗大なる脂質顆粒が蓄積する。このことは私どもの教室の多くの実験的研究により、たしかめられている。したがつて支持細胞の脂質顆粒は造精現象に重大なる役目を果していると考えられる。

この重要な因子を占める脂質顆粒の起源については不明であつたが、胎児精巣について観察した結果、興味ある知見を得た。すなわち胎児の精細管内は、ほとんどが支持細胞に相当する細胞により占められているが、細胞質内にはすでに脂質顆粒が出現している。他の細胞内小器官は極めて発達した像を示し、特に層板状の粗面小胞体が顕著である。この層板状の粗面小胞体は、しばしば

尖端が膨大し、滑面小胞体や糸粒体に移行している。そしてその周辺部には必ず脂質顆粒が近接して存在する。すなわち、この粗面小胞体から脂質顆粒が形成されるのではないかと考えている。一方層状の粗面小胞体は多くの Golgi 小胞から移行している (第10図)。

最近の電子顕微鏡的包埋法はメタクリル樹脂からエポキシ樹脂包埋に改良されつゝあるため、像の変形や収縮が少なく、今迄認められなかつた所見にしばしば相遇する。私は最近ラット、ヒトおよびサルなどの精細胞の接触面に *desmosome* 様構造を認めた。すなわち精細胞と支持細胞、または支持細胞間の接触面は平滑で密に接している。そのところどころに電子密度を増した細胞間の結合部を認める。哺乳類におけるこの *desmosome* 様構造は未だ記載のないところであり、これは細胞間の緊密な結合を意味すること、および精細胞の分化が進むにしたがい減量することから、精細胞の管腔内へ抜け落ちる機序と関連あるものと考ええる。なお検索中である。

#### 結 語

ラットおよびヒトを主とした造精現象の概要を報告し、さらに造精現象に関して現在問題となつている2,3の所見について述べた。

稿を終るに際し久保田教授の御鞭撻、御指導に深く感謝致します。

#### 文 献

- 1) **Burgos, MH. and Fawcett, DW.:** J Biophys Biochem Cyto 1 287 (1955)
- 2) **Burgos, MH. and Fawcett, DW.:** J Biophys Biochem Cytol 2 223 (1956)
- 3) **Yasuzumi, G.:** J Biophys Biochem Cytol 2 445 (1956)
- 4) **Yasuzumi, G.:** Exp Cell Res 11 240 (1956)
- 5) **Yasuzumi, G., Fujimura, W., Tanaka, A., Ishida, H. and Masuda, T.:** Okajimas Fol anat jap 29 133 (1956)
- 6) **Yasuzumi, G. and Wakisaka, I.:** Jap J Genet 31 151 (1956)
- 7) 安澄権八郎: 電子顕微鏡 5 156 (1957)
- 8) 安澄権八郎: 総合医学 14 703 (1957)
- 9) 串田つゆ香: 東女医大誌 27 81 (1957)
- 10) 串田つゆ香: 東女医大誌 28 232 (1958)
- 11) 串田つゆ香: 東女医大誌 32 287 (1962)

- 12) 串田つゆ香：東女医大誌 30 412 (1960)  
 13) Don, W. and Fawcett, D.W.: J Biophys  
 Biochem Cytol 2 408 (1956)  
 14) Kakinuma, T., Abe, H. and Nomura, Y.:  
 Okajimas Fol anat jap 3 199 (1954)  
 15) Dalton, A.J.: Nature(Lond) 168 244(1951)  
 16) Meves, Fr.: Arch Mikr Anat 50 110(1897)  
 17) Meves, Fr.: Arch Mikr Anat 54 329(1899)  
 18) Ito, T. and Hioki, K.: Okajimas Fol Anat  
 Jap 19 301 (1940)  
 19) 久保田くら・他：東女医大誌 28 253 (1958)

### 附 図 説 明

いずれも成熟ラット精巣組織の電子顕微鏡像である。

#### 第1図：精祖細胞

精細管の基底膜(Bm)に接し精祖細胞(Spg)を認める。糸粒体(m)は細胞質の側に偏在している。本細胞ではGolgi装置(gc)を認める。

#### 第2図：精子細胞(成熟前期)

精子細胞核(Spt)の側に頭巾(hc)を認め、この部分(↓)は五層構造を呈する。この精子細胞間は支持細胞(Sc)により充たされている。

#### 第3図：精子細胞(成熟前期)

頭巾(hc)の二重膜の間に尖体(ac)が形成されている。この時期の細胞質には頭巾に接した部分にGolgi装置(gc)を認める。なお細胞質内の糸粒体(m)や小胞体(er)の発育は悪い。

第4図：精子細胞質内のGolgi装置(gc)。KMnO<sub>4</sub>固定像で、いわゆる線構造が鮮明であり、Golgi装置は定型的構造を示す。

#### 第5図：精子細胞

尖体および頭巾が形成された時期に、頭巾の部分が細胞質外へ突出する。したがって頭部は支持細胞膜が加わり計9層の膜で被われる(↓)。一方核膜外層からcaudal sheath(cs)が出現する。精子細胞周辺は支持細胞(Sc)により充たされている。

#### 第6図：精子細胞(成熟後期)

精子細胞核(n)は動物特有の形に変形する。この核質の電子密度は極めて高い。細胞質はcaudal sheath(cs)により内外2層に分たれ、内側からは尾部軸線維形成が行なわれ、外側には糸粒体(m)や小胞体(er)などの細胞内小器官が発達している。

#### 第7図：精子結合部の横断像

軸線維は中心束(cf)と周囲束(pf)とに分たれ、前者は2本の線維を取囲む9本のdense線維から成り、後者は9本のdenseな楔形の線維で、中心束の周辺を取囲んでいる。その周囲には糸粒体の融合による被膜が形成される(↓)。

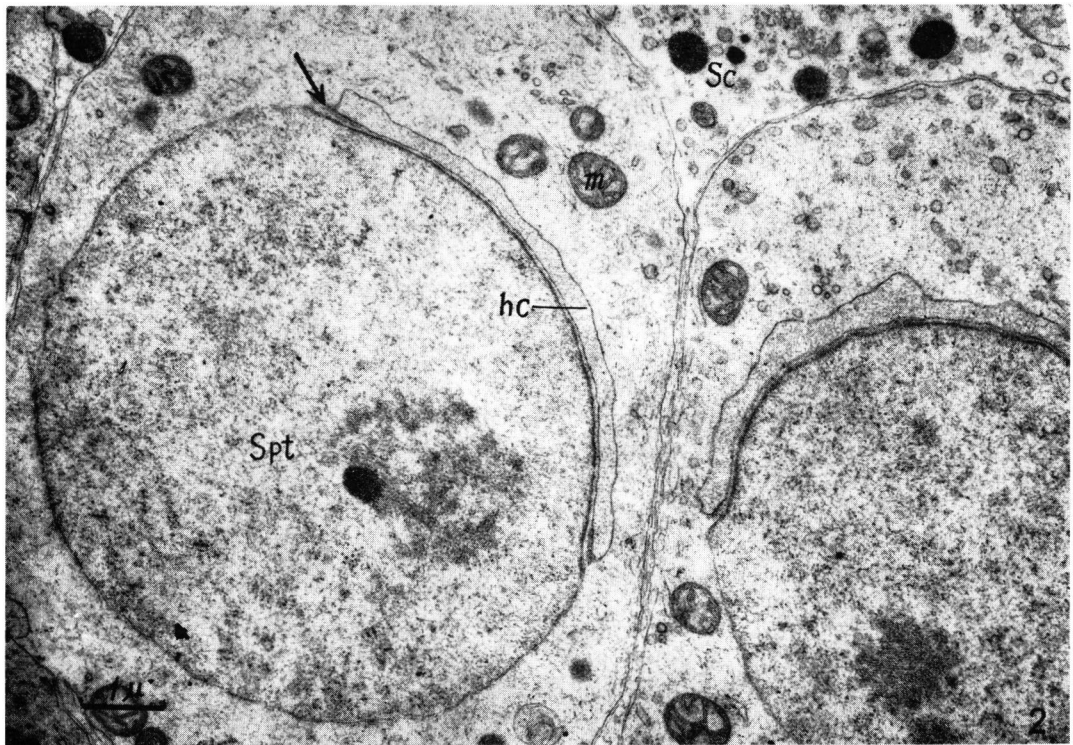
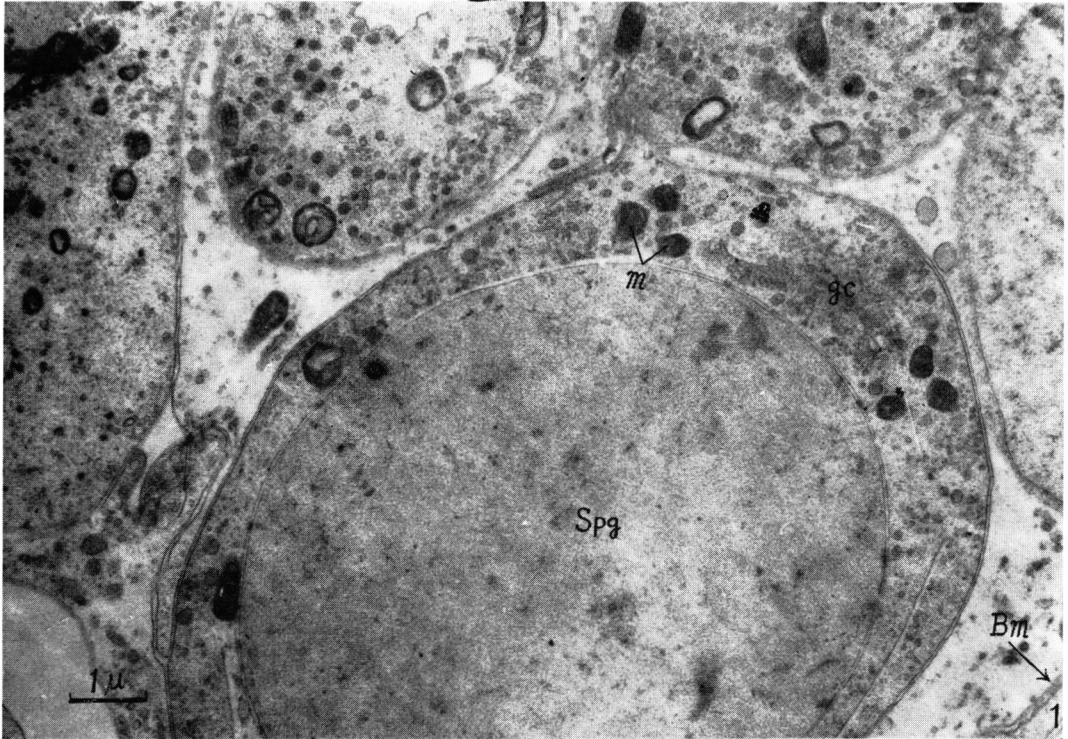
第8図：精子結合部被膜形成に関与する糸粒体が、尾部軸線維周辺に集合している(↓)。

第9図：KMnO<sub>4</sub>固定における支持細胞の糸粒体(m)、その間には小胞体を認める。

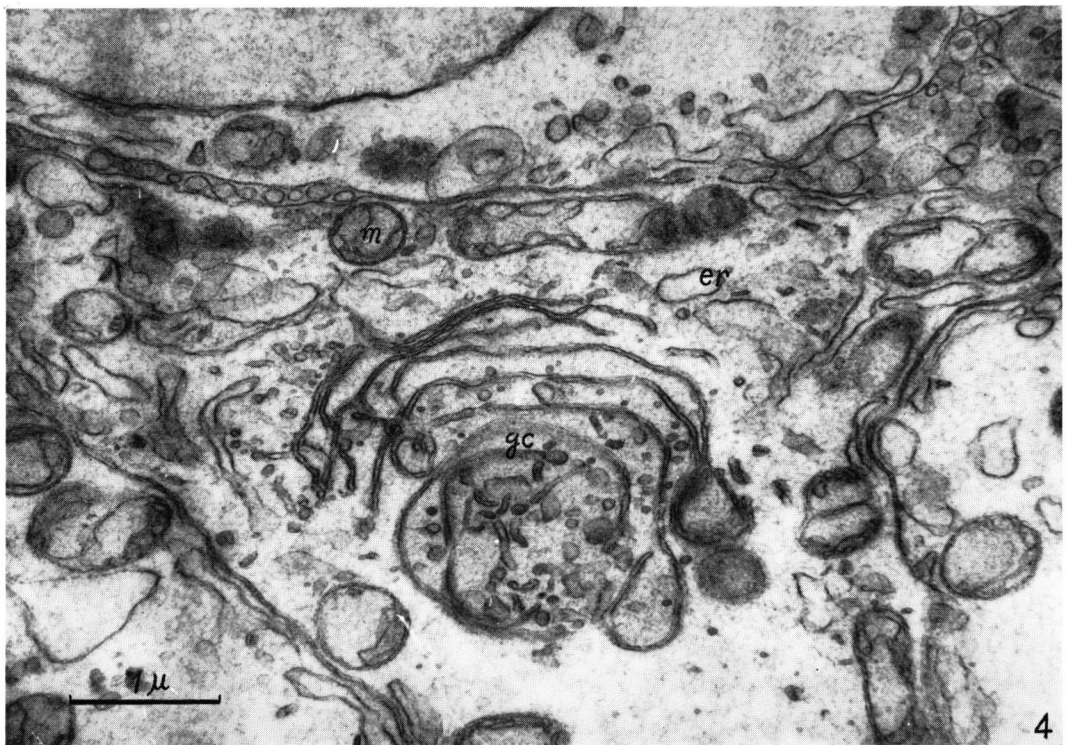
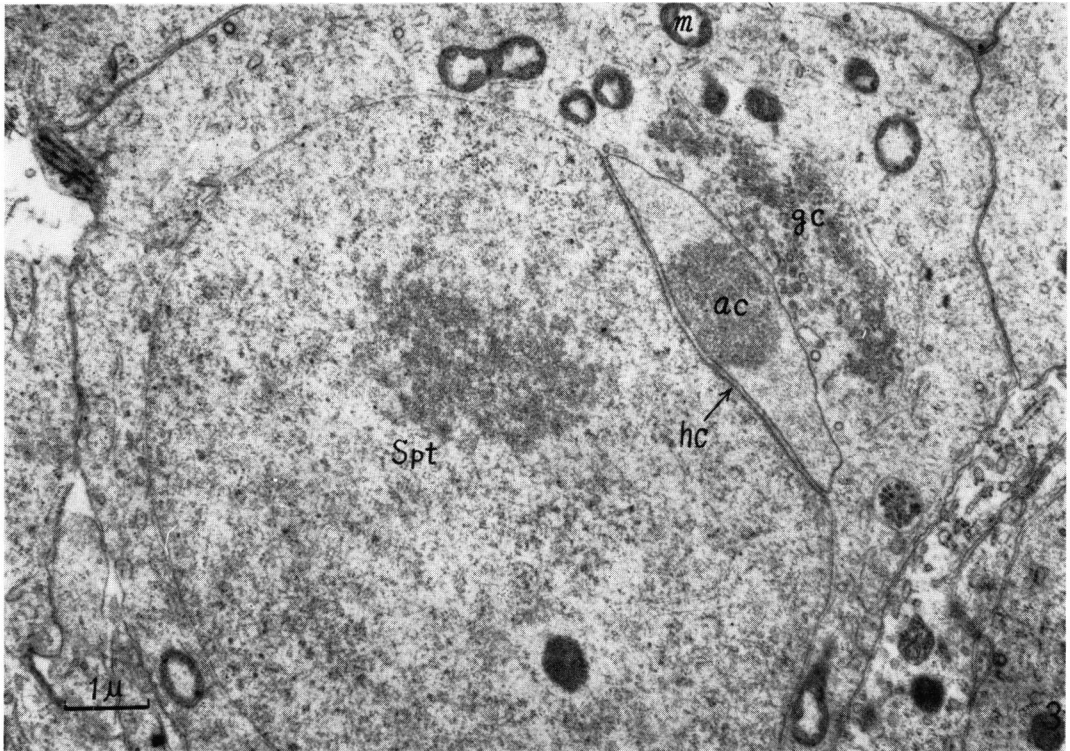
#### 第10図：ヒト胎児の支持細胞

細胞質内は、いわゆる細胞内小器官が極めて発達し、この一部においてGolgi小胞(gcv)より粗面小胞体に移行している(↓)。また一部では核膜(nm)と小胞体(er)および糸粒体(m)との関連を思わせる像も認められる。

串田論文附図(1)

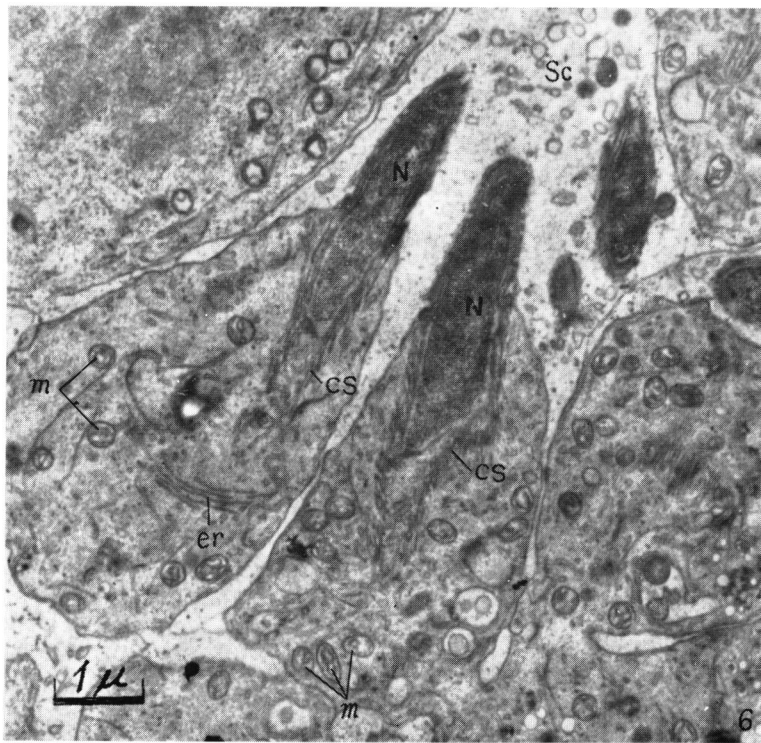
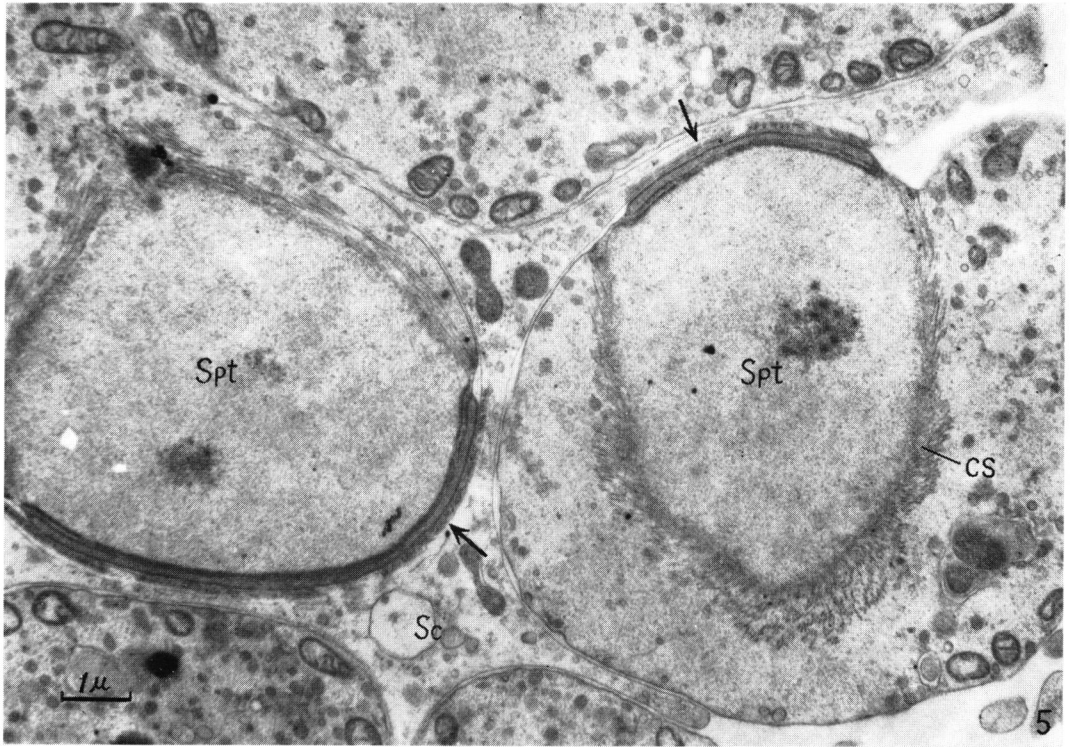


串田論文附図(2)



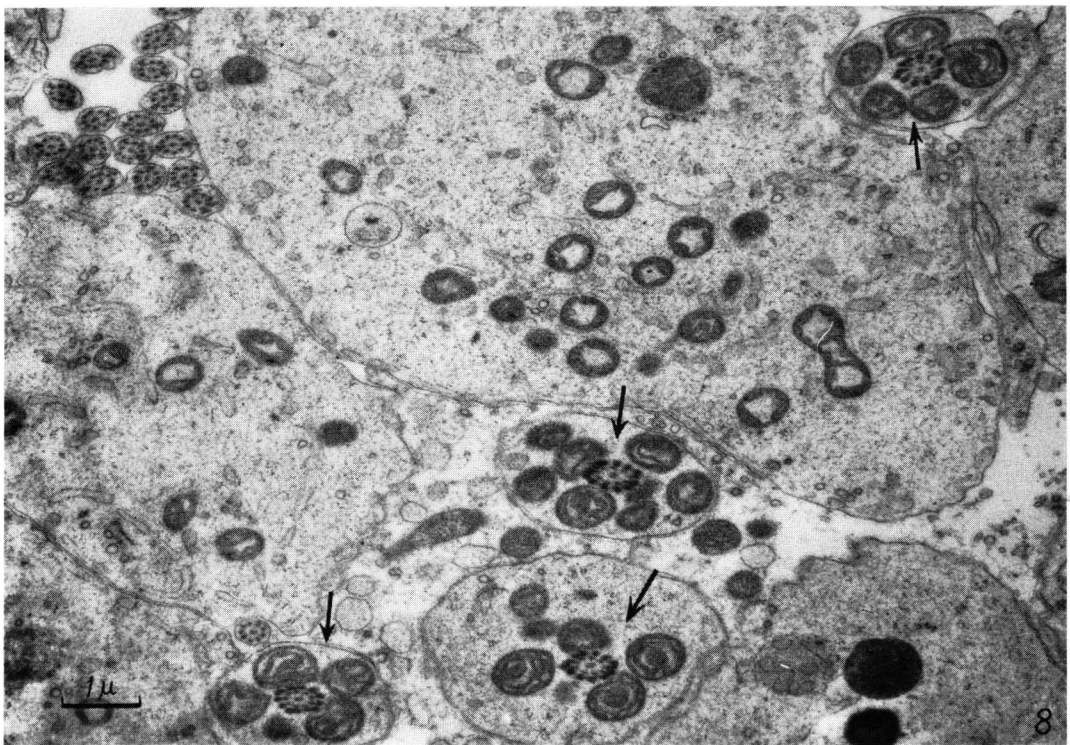
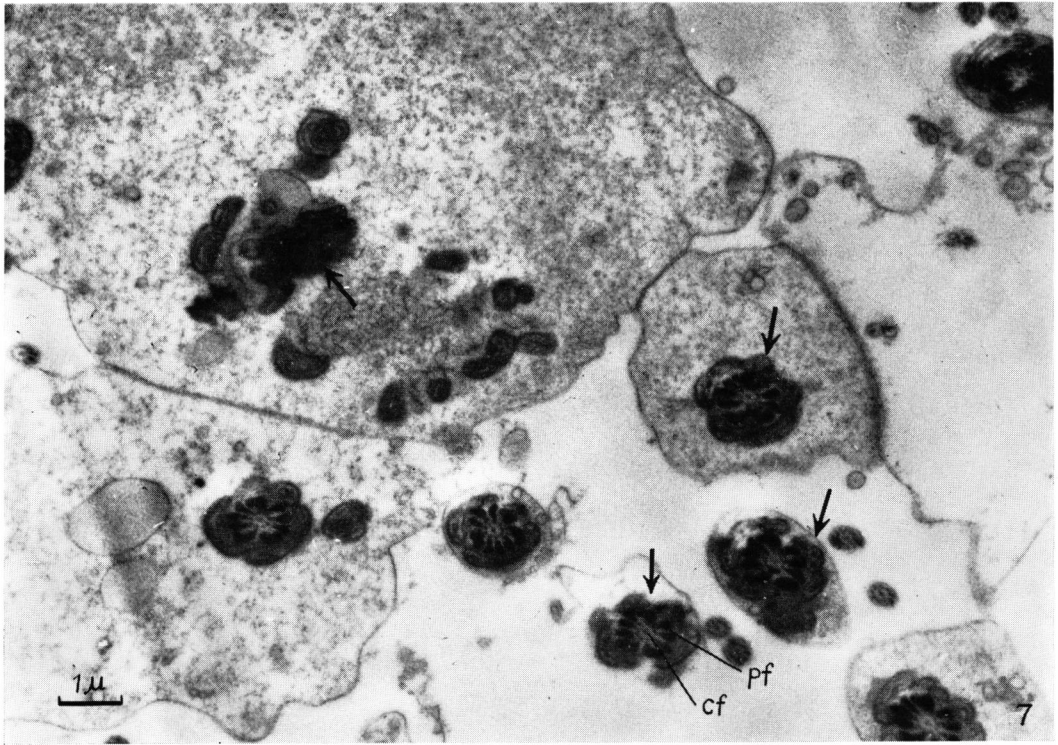
4

串田論文附図(3)





串田論文附図(4)



串田論文附図(5)

