

鶏眼球のペクテン周囲細胞の形態学的研究

中川壯一*・上原正人*

平成元年5月31日受付

A Morphological Study of the Peripectinate Cells in the Chicken Eyes

Souichi NAKAGAWA* and Masato UEHARA*

The peripectinate cells of the chicken pecten oculi were examined in light and scanning electron microscopy. The pecten oculi, a structure peculiar to the avian eye, is a vascular organ. The peripectinate cells have been considered to be rare in number by means of light and transmission electron microscopy. However observing with SEM, the number of these cells were never rare. They had a rather flattened cell body with pseudopod-like and fibrous processes, and are polymorphic. They were attached to the pleats surface of the pecten oculi and were not observed on the bridge. They have structural features in common with Kolmer cells and free cells located in subarachnoid space. The peripectinate cells, Kolmer cells and subarachnoid free cells are located within liquid-filled space in the central nervous system. Kolmer cells and subarachnoid free cells have been considered as macrophages. Thus, the peripectinate cells may play similar roles to macrophages.

緒 言

ペクテンは解剖学用語では網膜櫛と言われているが、以下ペクテンとする。ところでこのペクテンとは、鳥類の眼球内のみ観られる特異的な構造で、眼球腹側底部に位置し、視神経円板上から硝子体内に突出する器官で、19~20のプリーツ状のヒダが遊離端でいわゆるブリッジによって束ねられた形態をしており、組織学的には密在する毛細血管を中心とした血管とこれらを覆う多形色素細胞からなっている^{4,6,17)}。

ペクテン周囲細胞 (peripectinate cell) はペクテン表面全体にわたって散在する細胞である。この細胞は1962年にSEMBAが初めて見付け、内皮様細胞と呼んでいたが、その後1966年にFISCHLSCHWEIGERとO'RAHILLYによってperipectinate cellと命名された。

ペクテンの表面は網膜表面を覆う薄い内境界膜の連続によって覆われており、この膜の外側にペクテン周囲細胞が付着して存在する^{4,6)}。この細胞についての報告はわずかしがなく、それもペクテンの組織学的研究の中でごくわずかに触れられているにすぎない^{4,17)}。このペクテン

* 鳥取大学農学部獣医学科家畜解剖学講座

* Department of Veterinary Anatomy, Faculty of Agriculture, Tottori University

周囲細胞に外部形態、及び存在の仕方の類似した細胞として上脈絡叢細胞、クモ膜下腔遊走細胞が挙げられる。前者はKolmer細胞とも呼ばれ、ペクテン周囲細胞がペクテン表面に存在するのと同じように、脳室という液体で満たされた空間に向けて膨隆する脈絡叢の脈絡叢上皮表面に位置している¹⁰。後者のクモ膜下腔遊走細胞は脳、脊髄の両クモ膜下腔に存在する細胞で、軟膜に付着していたり、遊離していたりする^{1,10,14}。これら両細胞の外部形態においては、胞体表面に波状突起と、糸状突起を持っていることが認められている。これらは、食細胞特有の構造で、遊走する際に重要な役割を果たしていると言われており、また、糸状突起は異物と接触する機会を多くする働きがあるとも言われている⁹。上脈絡叢細胞、クモ膜下腔遊走細胞に関しては多くの報告があり、現在この細胞はマクロファージであるということが間違いないものとされている^{10,16,18}。

本論文における研究目的は、正常状態における鶏のペクテン周囲細胞の分布と形態を光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡によって観察し、ついで上脈絡叢細胞及びクモ膜下腔遊走細胞と形態学的に比較検討することにある。

材料と方法

動物は、白色レグホーン系雑種の成鶏を用いた。走査型電子顕微鏡観察に5羽、光学顕微鏡観察に5羽の鶏を用いた。鶏はクロロホルムで麻酔を施した後、大動脈、左右鎖骨下動脈を結紮して、pH7.4の0.1M磷酸緩衝液(PBS)で溶かした3%グルタルアルデヒド液と4%パラホルムアルデヒド液の混合液である電子顕微鏡用固定液を左心室に注入することによって灌流固定し、続いて、鋸状縁より眼球前部を切除して硝子体を取除きペクテンを露出して同固定液に1晩浸漬し、その後PBSに溶かした1%四酸化オスミウムに12時間浸漬した後固定した。走査型電子顕微鏡観察用標本においては、後固定後、ペクテンのみを摘出し、蒸留水で洗浄し、アルコール上昇系列にて脱水、酢酸イソアミルに置換し、さらに液化二酸化炭素を置換液として用いた臨界点乾燥装置(HCP-2-HITACHI)により乾燥、マルチコーター(VX-10AEIKO)により白金蒸着した後、走査型電子顕微鏡(X-605-HITACHI)にて観察した。光学顕微鏡用の材料については、アルコール脱水系列までは走査型電子顕微鏡用のものと同様に行い、その後n-ブチルグリシジルエーテル液に浸漬後、Epon812を主体としたLuft法によりエポキシ樹脂に包埋した。できたブロックは、Sorvall JB-4ミクロトームで薄切し、光学顕微鏡用切片とした。光

学顕微鏡用切片はトルイジンブルーで染色し観察した。

結 果

走査型電子顕微鏡所見

ペクテンは密在する毛細血管を中心とした小血管と、その間を埋める色素細胞からなり19-20のヒダで形成されるが、その表面は網膜の内境界膜の連続で覆われる。従ってペクテン周囲細胞は、この膜をはさんでペクテンに付着していることになる。

走査型電子顕微鏡でペクテンを見ると、色素細胞の胞体と基底膜で覆われた血管の走行を反映したうねがヒダの表面全体に密に見られるが、これらうねの間は窪みになっており、ほとんどのペクテン周囲細胞はこの窪みのなかに存在し、うねの上にこの細胞が見られることはまれにしかなかった(第1, 2図)。また遊離端のブリッジには血管が少ない上に深部に存在するため表面が平坦で、この周囲にもペクテン周囲細胞は見られなかった。

ペクテン周囲細胞は単独で存在するものもあれば、小集団をなすものもあった(第1図)。単独のものでは、まばらに存在するものと(第2図)、比較的密に存在するものが見られた(第1図)。小集団をなすものに関しては、2個の細胞が密接しているものから(第3図)、多いもので10数個の細胞が近接しているものまで様々であった。この小集団をなすものの特徴としては、ほとんどの場合、形態の類似した細胞で形成されるということが挙げられる。それは2個のものが近接する時にも、それ以上の数で小集団を形成する時にもあてはまる(第3, 4図)。特に、2個の細胞が近接するものの中には、胞体が1部癒合していてその形態が非常に類似していた。また10数個など比較的多くの数で形成される小集団に関しては2種の形態のもので構成されることがあった。

このペクテン周囲細胞の分布には規則性がなく、ペクテン全体を見てもヒダによっては非常に多いものもあるが(第1図)、逆に分布の非常に少ないヒダもあった(第2図)。この実験では5例の材料を観たが、19-20あるヒダのうち何番目のヒダには多く何番目のヒダには少ないとか言ったような局在性は観られなかったし、それぞれのヒダについては基部、中部、上部と分けて観察したが、ここにもそのような局在性は観られなかった。

ペクテン周囲細胞の個々の形態は多形性が著しく、大きさは4-20 μ mまでの範囲にも及んだ。胞体は波状突起に覆われ、種々の長さの糸状突起がペクテン表面に付着するように伸びていた。ペクテン周囲細胞の個々の形態は非常に多様であるので、形態上明確に分類することは困

難であるが、以下の5つのタイプに分けた。

- 1型：球形、長球形の胞体より波状突起を多数出しているもの(第5図)。
- 2型：紡錘状の胞体より波状突起を出すもので、この突起の数は多いものもあれば、少ないものもあった(第6図)。
- 3型：著しく扁平で不規則な形をした胞体に、短く少量の波状突起が散在するもの(第7図)。
- 4型：胞体はドーム型で突起が短く少ないもの(第8図)。
- 5型：1型と3型の間接形で、辺縁が扁平で突起がなく、胞体の中央に比較的密な波状突起が観察されるもの(第9図)。

どのタイプのもでも、ほとんどの場合、明らかにペクテン表面の基底膜に付着しているという像が観察されたが、なかには前に述べた血管間の窪みに胞体の半分くらいをうずめたような状態で存在するものも観察された。食細胞特有の糸状突起に関してはどのタイプのもでも観察されたが、全ての細胞で観察されたわけではなかった。その長さは1~8 μm の範囲で細胞の付着部辺縁より出るものが多く、時折胞体の上面から出るものが観察されたが、共にペクテン表面基底膜へと伸びていた。後者の場合は、前者のものより長いものが多かった。またあるものでは、ヒダを含む胞体上に、細胞外成分と思われる数個の粒子様物質が付着しているのが観察された(第8図)。

光学顕微鏡所見

ペクテン周囲細胞の分布数は走査型電子顕微鏡で観たところ、104 μm ×120 μm 四方の1000倍視野において平均20個前後と、決して少ないものではなかったが、光学顕微鏡では厚さ1 μm の切片で観るため1視野にそう多くのペクテン周囲細胞を観ることはできなかった。

走査型電子顕微鏡での観察では、特別な処理を加えなかったで、ペクテン周囲細胞のヒダの両面に渡る観察やヒダ間の奥まった部分での分布は確認できなかったが光学顕微鏡観察では、走査型電子顕微鏡で観た時と同様に、ペクテンの上部、中部、基部においてどこに多くて、どこに少ないといった規則性は認められず、1枚1枚の切片を観ても、ヒダの両面を問わず全体を通して任意に散在しており、これらの細胞は単独で存在するものから、数個が近接するものまでがあるということが観察された(第10, 11図)。また、いわゆるうねの頂部に存在しているものは、1部のアメーバー状多形態細胞でまれに観察されたが、ほとんどのペクテン周囲細胞は、うねの谷部に位置しているという点でも、走査型電子顕微鏡観察所見

と一致していた。

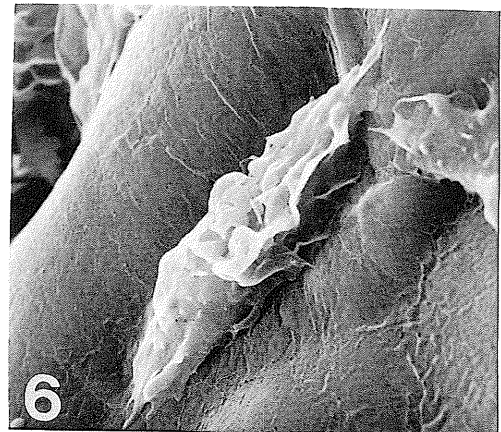
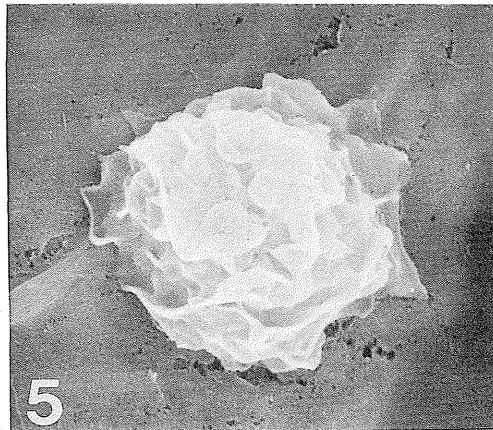
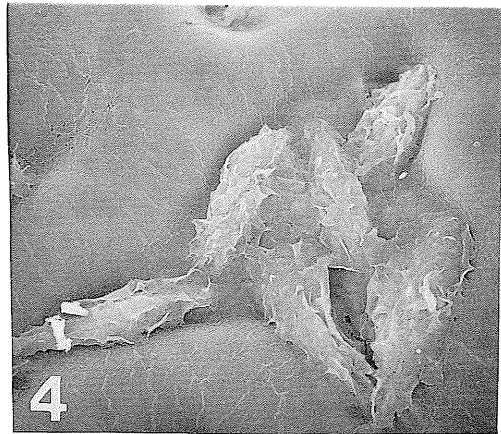
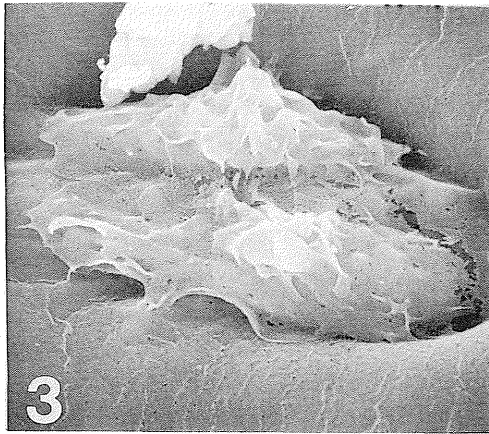
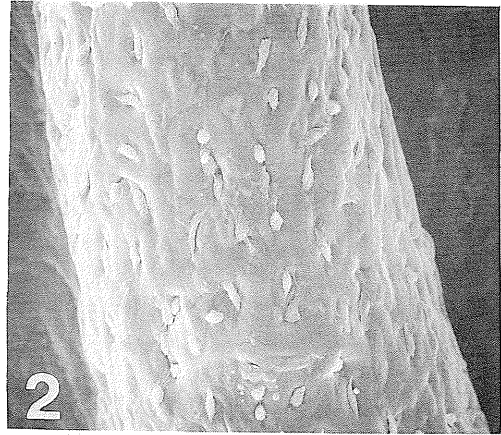
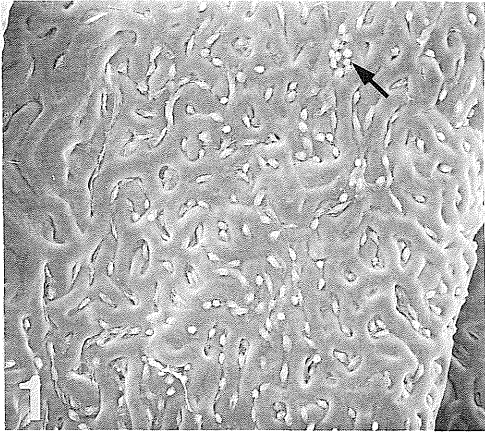
個々の細胞については、やはり多形性で胞体は星型や扁平な形をしており、それらは胞体から数本の突起を出した星型で、核が球形のもの、胞体が扁平で核が球形のもの、胞体が扁平で核も扁平なものの3種に大別された。また、基底膜との関係においては細胞の形を問わず、多くのものは胞体の1部でわずかに基底膜に接するのみで、胞体が基底膜に密着しているものはまれであった。

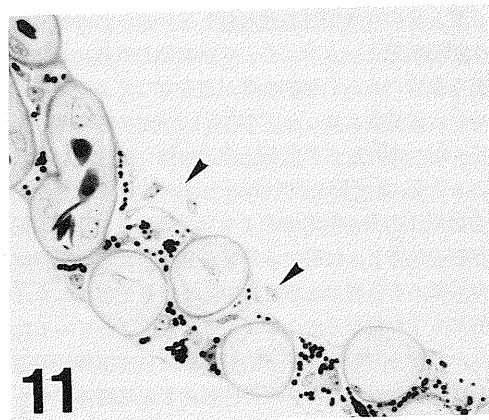
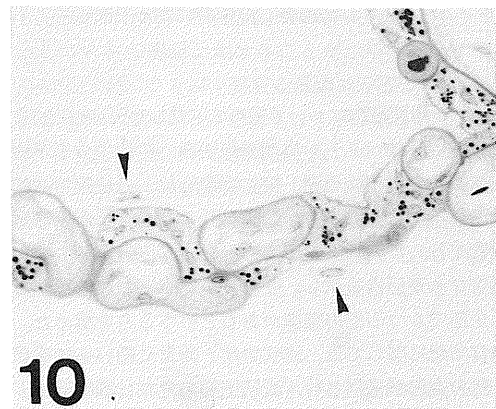
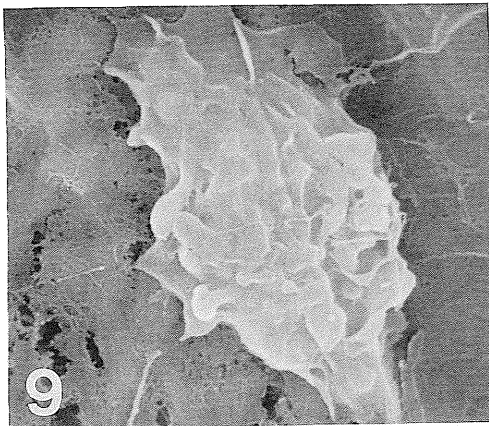
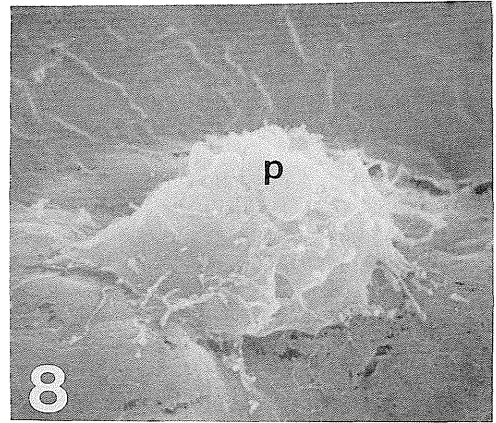
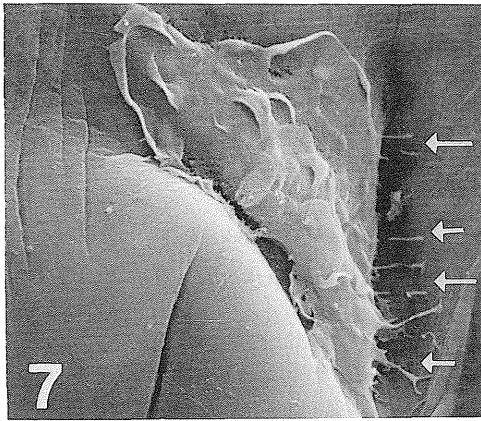
ペクテンの血管や色素細胞との関係では、うね間の窪みであるところの、色素細胞胞体が造る谷間の形に、びったりと胞体を埋め込むようなかっこうで存在しているものが比較的多く観察された。

考 察

ペクテンは、鳥類のみに観察される特異的な構造である。哺乳類の網膜には血管が分布しているが、鳥類の網膜には血管の分布は認められない。このようなことに基づき、ペクテンは硝子体を介して、網膜を形成する細胞に栄養分を供給するのであろうと言われている^{4,6)}。また、ペクテンは血管そのものとも言え、多くのヒダ形成により広い表面積を持つことから、この考えを支持することができるであろう。

過去の研究においてペクテン周囲細胞は、硝子体産生細胞であるとか⁶⁾、内皮様細胞であるとか⁴⁾言われてきたが、はっきりしたことは判っておらず、より進んだ解析を必要としてきた。これらの研究は、いずれもペクテン自身の形態学的観察に主目的が置かれており、ペクテン周囲細胞に関する記載は僅かしかされてない。そこで今回我々は、光学顕微鏡のみならず、走査型電子顕微鏡をも用いてさらに詳しい形態、分布を調べた。以前までの研究では、光学顕微鏡、透過型電子顕微鏡による2次元的な観察しかされておらず、そのためペクテン周囲細胞は非常に少ない細胞であると言われてきた^{4,6,17)}。しかし、ペクテン表面を走査型電子顕微鏡で3次元的に観察したところ、この細胞の数は決して多いとは言えないまでにしても、少ないものではなかった。走査型電子顕微鏡で、ペクテン表面に対して垂直に1000倍視野、つまり104 μm ×120 μm 四方で見たところ、平均して20個前後のペクテン周囲細胞が観察された。走査型電子顕微鏡観察ではヒダの両面や谷部を観察できなかったが、光学顕微鏡観察によりペクテン全体を通して分布密度の疎密はあっても、それには一定の傾向が認められないという所見を得ているので、あながち外れたデータではないと考えられる。





- (第1図)：ペクテン周囲細胞が密に分布するペクテンヒダである。ほとんどの細胞はうねの谷に存在する。矢印はこの細胞が形成する小集団を示す。(×300)
- (第2図)：ペクテン周囲細胞の分布が比較的疎なペクテンヒダである。ここでも細胞はうねの谷に見られる。(×500)
- (第3図)：2つの細胞が近接しており、その形態は極めて類似している。(×700)
- (第4図)：数個の細胞で形成される小集団であるが、全てが同様な形態を有している。(×3000)
- (第5図)：1型細胞。球形胞体は波状突起に密に覆われている。(×10000)
- (第6図)：2型細胞。紡錘状胞体より突起を出す。(×7000)
- (第7図)：3型細胞。著しく偏平で、不規則な形を示す。波状突起をほとんど持たない。辺縁部からは短い糸状突起(矢印)がでる。(×7000)
- (第8図)：4型細胞。ドーム型の胞体で波状突起はほとんど認められない。細胞外成分だと思われる粒子様物質(P)が胞体に付着し、短い糸状突起(矢印)が見られる。(×10000)
- (第9図)：5型細胞。1と3型の間間形で辺縁は偏平で、中央部に密な波状突起を認める。(×10000)
- (第10図)：ペクテンヒダの両面に、おのおの単独で存在するペクテン周囲細胞(矢頭)が見られるが、基底膜との密着は認められない。(×900)
- (第11図)：3個のペクテン周囲細胞が集まり(矢短)、小集団を形成している。いずれにおいても基底膜との密着は認められない。(×900)

ペクテン周囲細胞について初めて記載したSEMBA¹⁷⁾によると、本細胞はペクテン周囲細胞表面に位置する扁平な紡錘形細胞で、細胞周囲、特に細胞辺縁には細胞質突起が見られると言っている。しかし我々の走査型電子顕微鏡観察では、この細胞が単一の形を有しているのではなく顕著な多形態性を示し、それらをおおまかに分類すると、全部で5つの型の細胞があるということを認めた。細胞質突起に関しては、波状突起と非常に細い糸状突起の2種の突起が区別され、波状突起の分布は細胞型により異なり、糸状突起に関しては個々の細胞によって多少の差があった。本細胞にペクテン周囲細胞の名称を付したFISCHLSCHWEIGERとO'RAHILLV⁴⁾の記載はより簡単で、しばしば胞体に空胞を含むと言っている。

彼らは明言を避けているが、星状膠細胞との関連を指摘している。もし、ペクテン周囲細胞が星状膠細胞なら胞体内に膠細糸の束を含んでいるはずだが、そのような所見は報告されていないのでこの細胞を星状膠細胞と考えるのは不自然である。上の2編の報告では、この細胞がペクテン表面でどのように分布しているかということについて触れていないが、この細胞の分布の仕方は非常に不規則で、単独で存在するものもあれば、小集団をなすものも認められた。小集団をなすものにおいては類似した型のもので形成され、このことはなんらかの機能的意義を暗示するようで興味深い所見である。これらのことから我々は、この細胞の果たす機能が、今まで考えられてきたものと違う可能性があるのではないかという結論に達したのである。

このペクテン周囲細胞との類似性が考えられる細胞として、我々は、クモ膜下腔にある遊走細胞と、1920年にKOLMERが発見したKolmer cell(上脈絡叢細胞, Epilexus cell)に注目した。クモ膜下腔遊走細胞はその名称どおり脳、脊髄の両クモ膜下腔にある遊走細胞で、軟膜に由来すると言われており、クモ膜下腔の軟膜、クモ膜に付着もしくは遊離して認められ、分布に関しては単独で存在するものもあれば、小集団をなすものもある⁸⁾。一方Kolmer cellは、脈絡叢の表面に付着する細胞である。脳の発生において、ある特定の部分では上衣細胞が増殖せず、その外表面は軟膜と接している。このような組織を脈絡組織というが、この脈絡組織の軟膜に分布する豊富な血管のうち毛細血管が叢をなしてふくらみ、脳室中に上衣細胞をおし上げて陥入したものが脈絡叢である⁹⁾。Kolmer cellは、この脈絡上衣の表面に散在性に分布している^{10,18)}。まず我々がKolmer cellとペクテン周囲細胞との類似性を考えた理由の1つは、これらの2種の細胞の存在の仕方と、付着する器官の発生学及び、組織学的類似性にある。眼は、感覚器であるが発生学的にも、構造的にも中枢神経系の1部であると見なされている。つまり、ペクテンの存在する硝子体眼房は中枢神経の連続である網膜と、上皮が神経外胚葉由来の毛様体でつくられた腔所であり、一方脈絡叢の存在する脳室も神経外胚葉由来の上衣細胞に覆われた腔所であることは説明するまでもない。このように両組織は同様な条件下にあり、それぞれの組織は、その腔所に向けて神経外胚葉系細胞、もしくはその細胞成分に覆われて突出した密な血管組織

であることから極めて類似した器官であるといえる。理由の2つめは、クモ膜下腔をも含むのだが、それぞれの細胞が位置する組織の機能的な類似性にある。つまり、脈絡叢は脳室中において脳脊髄液を産生し、クモ膜下腔は脳脊髄液で満たされ、クモ膜果粒等から排出される部分で、共に血行性の脳脊髄液が盛んに通過する部分であり、またペクテンも網膜への栄養補給をするということから、血行性の物質がよく出入りする所であるという点である。理由の3つめは、それぞれの細胞の走査型電子顕微鏡で見た外部形態が非常に似通っていることである。つまり、これら3種の細胞には波状突起と糸状突起があり、同じような多形態性を示す^{11,10)}。以上のことからペクテン周囲細胞はKolmer cell, クモ膜下腔の遊走細胞と同じ範疇の細胞であると考えられる。Kolmer cell, クモ膜下腔の遊走細胞に関しては多くの報告が出されており、形態的及び、実験的にもこれらの細胞がマクロファージ的機能を示すことが、すでに確認されている^{10,16)}。

ペクテン周囲細胞は以下の理由により遊走性を持つことが強く示唆される。それは胞体表面に、食細胞特有の波状突起と糸状突起を持つことである^{11,15)}。これらの2つの形態は、遊走性を持つ細胞の外部構造として、広く認められている所見である⁹⁾。また、光学顕微鏡観察に基づけば、ほとんどこの細胞の胞体が基底膜に対して1撃でしか接していないこと及びペクテンの基底膜の外にあることである。さらに、この細胞が多形態性を有することである。放射状に伸びる多数の細突起を持った比較的小きな細胞(1型細胞)を静止期、非常に不規則な胞体を持ち、偽足様突起の明らかな細胞(3型細胞)を遊走期とみなす。このことは、Kolmer cellを走査型電子顕微鏡で観察した、KOGAら¹⁰⁾によって報告されている。また、多くのペクテン周囲細胞が血管を反映したうねの谷部にあるにもかかわらず、アメーバ状を示す3型の細胞がまれにうねの頂部に見られることも、この細胞が遊走性を持つことの根拠となるだろう。また、外部形態がKolmer cell, クモ膜下腔の遊走細胞と似ているだけでなく肺胞などに見られる通常のマクロファージとも非常に似ていることも注目すべき点である^{3,13,19)}。

以上のことを総合して考えるとペクテン周囲細胞もマクロファージ的機能を果たしている可能性が強いと考えられる。しかし、ペクテン周囲細胞とKolmer cell, クモ膜下腔の遊走細胞が、起源を同じくするかどうかはまた別の問題であり、現時点ではこれらの細胞は相似であるとはしか言えない。

総 括

今回我々は鳥類眼球内特有の器官であるペクテンの表面周囲に存在するペクテン周囲細胞を正常な鶏において形態学的に観察した。この細胞の走査型電子顕微鏡による報告は過去になく、三次元的構築は未確認のままであった。切片による二次元的観察では非常に希な細胞とされてきたが、走査型電子顕微鏡で観察したところその分布数は、決して多いものではなかったが、少なくはなかった。ペクテン周囲細胞は多様な形態を示し、多くの波状突起や糸状突起を有していた。

我々は、この細胞の存在する環境と形態の類似した細胞として脈絡叢表面に散在するKolmer cell及び、脳、脊髄の両クモ膜下腔に分布するクモ膜下腔遊走細胞に注目し比較検討した。その結果、これらの細胞とペクテン周囲細胞が同じ範疇に属することが示唆された。また、Kolmer cell, クモ膜下腔遊走細胞は形態学的にも、実験的にもマクロファージであることが確認されており、これらの細胞と多くの共通所見を持つペクテン周囲細胞もマクロファージ的機能を果たしている可能性が考えられる。しかし、ペクテン周囲細胞とこれらの細胞が、起源を同じくするかどうかはまた別の問題であり、現時点ではこれらの細胞は相似であるとはしか言えない。

文 献

- 1) Allen, D, J and Low, F, N : Scanning electron microscopy of the subarachnoid space in the dog III cranial levels. *J. Comp. Neur.*, **161** 515-540 (1981)
- 2) 粟屋 和彦 : マクロファージの系統発生(脊椎動物). *臨床免疫*, **13** 172-183 (1981)
- 3) Ferin, J. : Pulmonary alveolar pores and macrophage-mediated particle Clearance. *Anat. reco.*, **203** 265-272 (1982)
- 4) Fischlschweiger, w and O'Rahilly, R : The ultrastructure of the pecten oculi in the chick. *Acta anat.*, **165** 561-577 (1966)
- 5) 藤田恒夫, 藤田尚男 : 標準組織学各論. 藤田恒夫, 藤田尚男編 医学書院, 東京 (1976) pp335-368, 436-439
- 6) Hodges, R. D. : *The Histology of the fowl*. edited by Hodges, R. D. academic Press, London, New York and San Francisco (1971) pp. 554-558
- 7) 今井 勝行 : 藤盛 健 : 食細胞の細胞内果粒(リソ

- ゾーム). 細胞, 13 137-140 (1981)
- 8) John, J. M. and Frank, N. L. : Scanning electronmicroscopy of the subarachnoid space in the dog. *J. Comp. Neurol.* , 167 257-284 (1976)
- 9) 岸上 義彦・柴田 宣彦・千田 信行:白血球の食作用. 細胞, 12 151-159 (1980)
- 10) 古賀 信憲: Kolmer cell(Epiplexus cell)の異物反応に関する研究. 日大医誌, 40 655-674 (1981)
- 11) 小島 瑞・島村 香也子: 大食細胞について. 細胞, 12 122-131 (1980)
- 12) 松村 繁: 系統発生学的にみたマクロファージ. *Immunohaematology*, 3 126-131 (1981)
- 13) Maxwell, W. L. and Macgadey, J. : Response of intraventricular macrophages after penetrant cerebral lesion. *J. Anat.* , 160 145-155 (1988)
- 14) Merchant, R. E. and Low, F. N. : Scanning electron microscopy of the subarachnoid space in the dog : Evidence for a non-hematogenous origin of subarachnoid macrophages. *AM. J. ANAT.* , 156 183-206 (1979)
- 15) 大内 栄悦・浜崎 貴広: マクロファージ概念整理. *Immunohaematology*, 3 119-125 (1981)
- 16) Persky, B and Low, F, N : Scanning electron microscopy of the subarachnoid space in the dog : Inflammatory response after injection of defibrinated chicken erythrocytes. *Anat. rec.* , 212 307-318 (1985)
- 17) Semba, T : The fine structure of the pecten studied with the electron microscope : *Kyushu J Med. Sci.* , 13 217-232 (1962)
- 18) Stanley, J. C. , Lawrence, E. M. and Herbert, L. B. : Electron microscpic study on the epiplexus (Kolmer) cells of the cat choroid plexus, *Z. Zellforsch* , 110 471-486 (1970)
- 19) Toge, T. , Nakanishi, K. , Yamada, Y. , Yanagawa, E. and Hattori, T. : Scanning electron microscopic studies on the surface structure of activated macrophages and on their interaction with tumor cells. *Gann* , 72 305-309 (1981)