

4) 淡水魚尾部における筋肉の発生

江橋節郎*

研究協力者 野々村 禎 昭*

魚類は脊椎動物の最下位に属するが、その尾部に於ける筋肉の存在様式は独特である。即ち発生過程の体節構造が成魚に於てもそのまゝの形で残って分節構造で筋組織は存在している。成魚の尾部は非常に簡単な構造で表皮（その表面に硬鱗が付着している）、筋肉、脊椎、結合織、間質組織、血管、神経のみで構成されており、内臓器官は全く存在しない。筋組織は全体積中三分の二以上を占め筋細胞内に於ける筋原線維、筋細線維（以下筋フィラメントと呼ぶ）の配列は脊椎動物のうちでは最も美しく秩序だてて構築されている。ことに筋小胞体の発達は著しく、ミトコンドリアは細胞内に散在するような形をとらず細胞表面を覆うように存在する。

魚類のうちでも淡水魚、ことにます、こい、きんぎょ、めだかなどは日本では江戸時代から養殖が行われ、又その遺伝学的研究も行われており発生学的な研究を行うには適した材料と思われるが、後述するように受精卵を扱う方法の困難さの為に現在迄殆んど研究が行われていなかった。筋肉の胚を使っての発生学的研究は、これ迄主として鶏胚を使って行われていた。鶏では胚内において筋肉の占める割合が少なく又、発達段階が非常に複雑で精密な筋節の局材の研究は困難であった。

こゝでは材料として淡水魚のうちでも卵が非常に大きく、当然ながら胚も大きい虹鱒を材料に選り尾部筋の発生過程を形態学的に追求することを行った。はじめは時間経過を追

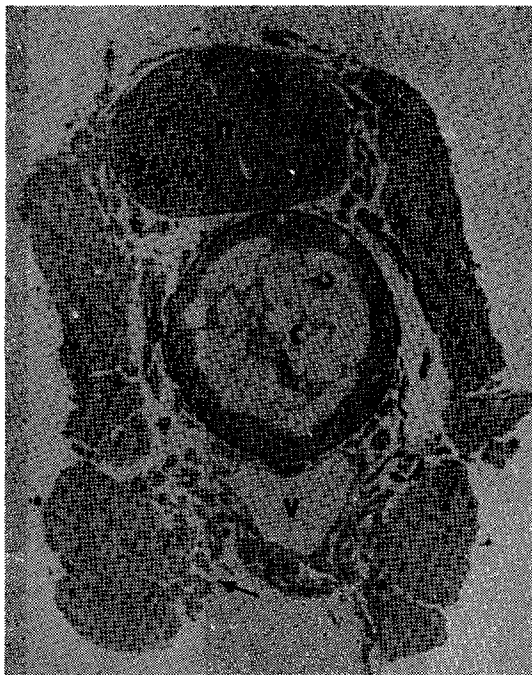
って胚を観察しようとしたが、或る stage の胚尾部を観察中、空間的に分化の度合いが異なっていることを見出したので、むしろ一定の stage に固定して空間的分化の違いを光学顕微鏡的に又、電顕的に追求した。

材料と方法

虹鱒の受精は人工受精を行った受精卵を約 4°C の清流中で養殖したものをを用いた。いわゆる stage 17, 18 といわれるものをを用いたが、この時は丁度眼胞が出現するので卵の表面から容易に識別出来た。固定は先ず 3% グルタルアルデヒド、0.1M カコジル酸緩衝液 (pH 7.3) 液中に卵を入れた。十数分経過後、固定液中で細針をもちいて卵殻を破った。この場所は胚を傷つけないように双眼顕微鏡下で行った。卵殻が破れると直ちにゼリー状の内容物（主として卵黄）が放出されてくるが直ちに固定される。このような場所を数個処つucking してから約 30 分間卵を固定液中に放置した。その後、双眼顕微鏡下で細針及び細ピンセットを用いて卵殻をとり去り、胚を卵黄から分離した。分離胚をなお 30 分固定液に浸し、以後、緩衝液で洗滌し 1% オスミック酸、0.1M カコジル酸緩衝液で 30 分後固定し、以下、水洗、0.5% 酢酸ウランでブロック染色し、脱水しエポキシに包埋した。

切片はマイクロトームで約 1 μ m 位の大きさの標本をつくり、トルイジンブルーで染色し、光顕で観察した。一方電顕用は 50nm の超薄切片をつくり、クエン酸鉛で染色して観察した。

* 東京大学医学部薬理

a**b**

0.1 mm

図1 stage 16 虹鱒胚尾部切片光顕像

a. 縦断像, 上部が頭部, 下部は尾部方向,
矢印は多角形細胞の恐らくは分裂新生細胞.

b. 横断像, nは神経板, cは脊索, vは血
管, 矢印はaと同様

結 果

光顕的に縦断像は図1.aに示すように、筋節が配列している。切れ方によって異なるがこの例では神経板が走っている。各筋節は多くの細胞から形成されているが最後部の筋節は比較的円形又は多角形の細胞から構成されていることがわかる。前部の筋節に向うに従って細胞は縦方向に伸び、この図の最前部の筋節ではひとつの細胞がその筋節の前端から後端迄走るようになる。さらに興味あることは後部に近い筋節の内側に多角形の細胞が多数集りつつある（矢印で示した）ようにみえることである。これは丁度筋節が構築される様

子を示しているように思われる。

図1.bに横断像を示す。この位置は縦断像のものより前に当たる部分の切片である。上部に神経板、中央に脊索、その下に心臓に続く大血管、左右にそれぞれ二対の脊側及び腹側筋節が認められる。この場合にも筋節の内側に多角形の細胞が、あたかも筋節にとりこまれていくかのように認められる。

電子顕微鏡像は主として縦断切片で上記した光顕と連続的に標本をつくり75×300メッシュ上にとって、連続切片を観察することにより光顕像の筋節と対応させつつ観察することが出来た。最後部の筋節は図2.aにみられ

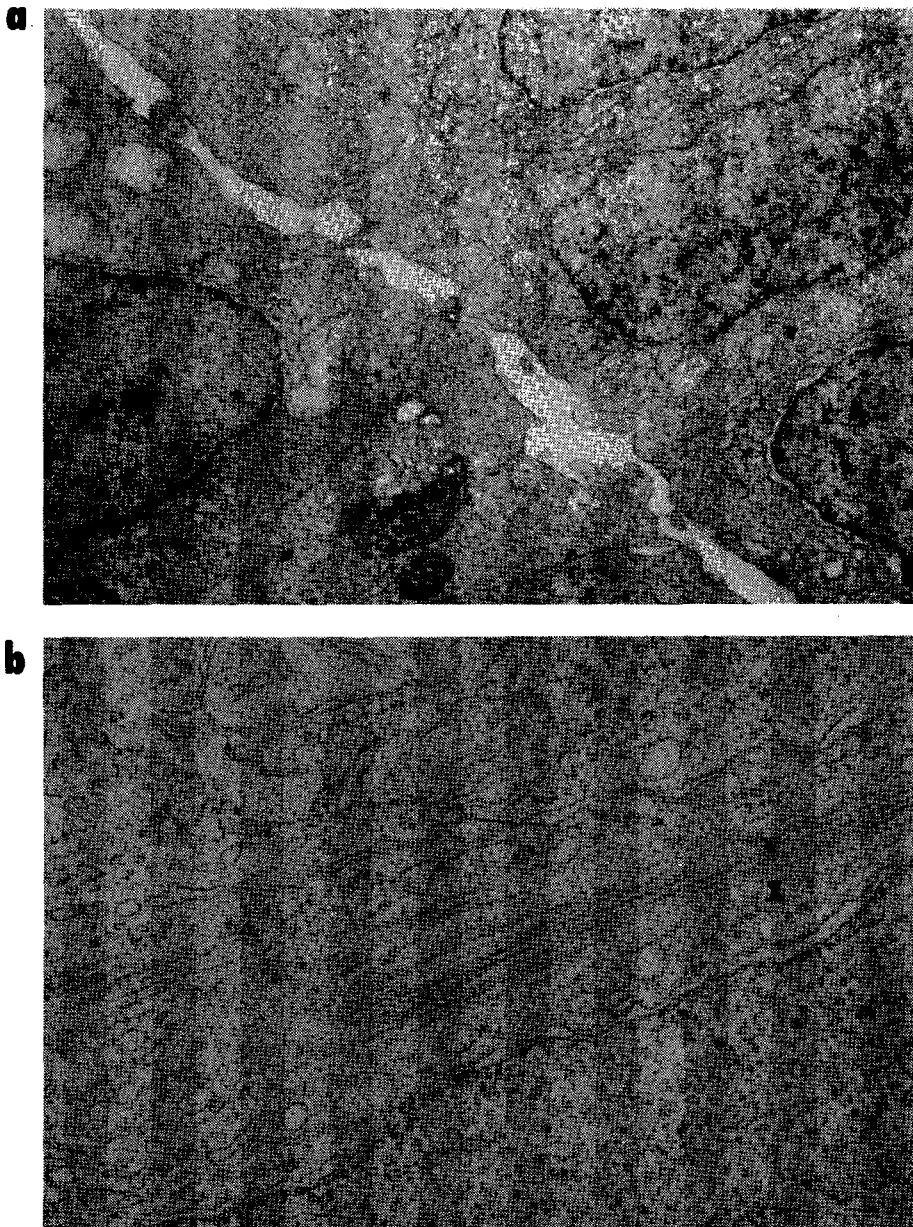


図2 stage 16 虹鱒胚尾部切片電顕像
 a. 最尾部及びそれに近接した筋節縦断像,
 b. 最尾部より数個前の筋節縦断像, ZはZ
 帯様構造の現われていることを示す.

るように多角形をなしており, 細胞は全く未
 熟形でひとつひとつを詳しく観察してもフィ
 ラメント様のものは全く認められない. 培養

細胞で報告されているような細胞膜直下付近
 のいわゆるマイクロフィラメントも認められ
 ないし, 中間フィラメント(又は100Åフィラ

メント)も全く認められない。細胞内容は遊離ポリゾームを多数含み、粗面及び滑面小胞体とミトコンドリア、グリコーゲンが認められる。光顕で認められた周辺部の多角形細胞には分裂像が認められる。この時いわゆる細胞癒合(fusion)を示している像は認められない。ひとつ前の筋節も殆んど変化はないが、中心付近では細胞形が長軸方向に向って伸展してきているのが認められる。フィラメント様構造は全く認められない。分裂像はこゝでも認められる。もうひとつ前の筋節に入るといくつかの細胞に明らかに筋フィラメントが現われてくる。この筋節では細胞は内側周辺を除いて殆んどが長軸方向に伸展している。現われているフィラメントは太いフィラメント(いわゆるミオシンフィラメント)と細いフィラメント(アクチンフィラメントと簡単にこれ迥いわれているが正しくない。恐らくこの時すでにトロポミオシン、トロポニンを有しているであろう)の両方共同時に現われていることである。これらのフィラメントはいずれも長軸方向に沿って走っており、太いフィラメントは長いものはすでに $1.5\mu\text{m}$ の長さを示している。これより短くみえるものも多少斜めに切れていると考えるので殆んど完全な太いフィラメントと考えられる。この縦断像でみる限り、細いフィラメントの数は太いフィラメントの数倍あるように思われた。この時にも細胞膜付近にも又、細胞内のどこにおいてもマイクロフィラメント及び中間フィラメントは全く認められなかった。僅かであるが長軸方向に微小細管(micro tubulus)が認められた。この筋節の全ての細胞にフィラメントが認められるのではなく、フィラメントを認めるのは細胞数の5分の2位であった。又、比較的筋節の中心部付近の細胞にフィラメントは多く周辺部は認められないものが多かった。もうひとつふたつ前方の筋節に進むとフィラメントの出現する細胞の割合がふえると共に太いフィラメント及び細いフィラメントは密接に集り、筋原線維の原型を形成しはじめていることがわかる(2図b)。

すでにZ帯及びM線にあたる部分も認められる。この頃の細胞の直径は未だ非常に細く($2\mu\text{m}\sim 3\mu\text{m}$)、将来の丁管系を思わせる細胞膜の陥凹は全く認められない。滑面小胞体系は最後部の幼若型と思われるものにも存在しているので、これが筋小胞体となるかどうかは明らかではない。これらの細胞同士で癒合をおこしているような像は認められない。これより前方の筋節については電顕切片としては同一切片としてあまりにも大きすぎて切れない為に同時観察出来ないで今回の観察はここ迄に止めた。

以下筋節以外の細胞について2, 3の観察を述べる。表皮細胞表面には著名に中間フィラメントが発達している。又僅かであるがマイクロフィラメント様の構造を認めた。大血管中に有核赤血球を認めたが、この表面には多数の微小細管が走っているのを認めた。神経板も長軸方向に沿って分化が認められた。すなわち後部では細胞同士の区別が全くつかない、いわゆる幼若型細胞のみで占められているが前部に行くに従って著名な形態変化を示していた。脊索は既に退化を示しており、中心部は大部分無構造な物質におきかえられていた。

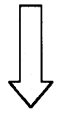
考 察

従来迄、胚を使った筋発生過程の研究は主として鶏胚で行われており、いわゆるstageを追った時間的分化のみが問題にされていた。しかし実際には体節数(筋節数)はstageを追って増加するのであるから何らかの空間的分化があることは予想されたが、これを実際に示した研究はなかった。一方筋フィラメントが筋原線維となり、さらに高度に分化していく過程は鶏胚でstageを追って追求した仕事もあるが、困難さの為に最近ではむしろ細胞培養で時間経過を追う仕事の主となっていた。

本研究は未だはじめたばかりではあるが、淡水魚胚尾部を用いることによって空間的分化をはっきりと証明することが出来た。すなわち筋節の後部は全く幼若な状態にあるのに

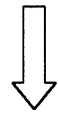
筋節を次々と前にたどっていくに従ってパノラマ的に分化していく様子を示すことが出来た。勿論分化の時間的要因もあるので、これも合わせて追求していくべきであるが、少くとも筋細胞の初期の発生分化に関してはこの材料のパノラマ的空間的分化を観察することで充分と思われる。特に筋フィラメントの出現した **Myoblast** の直前にあたる **Holtzer** らのいう **Presumptive myoblast** に関しては恐らく確実に本材料によって観察出来た、というべきであろう。こゝで問題となるのは後部

筋節を形成している細胞のどれだけが筋細胞になるのかという問題である。恐らく筋節を形成する細胞の殆んどが筋細胞になると思われるが、これらについてはもっと前部迄の筋節の研究、もっと進んだ **stage** の研究と合わせてはじめて結論づけられるであろう。さらに筋肉に止まらず、長軸方向への分化能をもつ神経系の分化についても、又その筋支配への過程についても今後研究すべき多くの問題を与えてくれていると考えられる。



検索用テキスト OCR(光学的文字認識)ソフト使用

論文の一部ですが、認識率の関係で誤字が含まれる場合があります



魚類は脊椎動物の最下位に属するが、その尾部に於ける筋肉の存在様式は独特である。即ち発生過程の体節構造が成魚に於てもそのまゝの形で残って分節構造で筋組織は存在している。成魚の尾部は非常に簡単な構造で表皮(その表面に硬鱗が付着している)。筋肉、脊椎、結合織、間質組織、血管、神経のみで構成されており、内臓器官は全く存在しない。筋組織は全体積中三分の二以上を占め筋細胞内に於ける筋原線維、筋細線維(以下筋フィラメントと呼ぶ)の配列は脊椎動物のうちでは最も美しく秩序だって構築されている。ことに筋小胞体の発達は著しく、ミトコンドリアは細胞内に散在するような形をとらず細胞表面を覆うように存在する。