

硬骨魚表皮の構造と機能（特に表皮最表層の細胞を中心として）

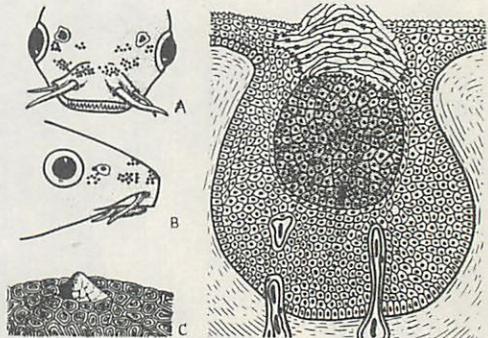
福田芳生 *

はじめに

水界に広く分布し生活している魚類は、常に体表を水に接しているが、その様な表皮最表層は、どの様な分化を遂げているのであろうか。以下に著者の観察を加えながら解説してみることにする。

1. 表皮組織の細胞

脊椎動物の中でも、円口類以上になると初めて、表皮を被う表皮が重層化して来る。この表皮上層の細胞は扁平の度合が強いが、下層に近づくに従がい次第に丸味を帯びて来る。表皮基底部の胚芽層 (germinal layer) に相当する部分では、両生類以上の動物に見ることのできる活発な有糸分裂 (mitosis) は認められず、表皮の各部で緩慢な新旧交代が行なわれる。表皮の厚さは魚の種、年令によってかなりの変異が存在する。一般に卵黄嚢 (yolk sac) を腹部に持った稚魚の段階のものは2~3層であり、成魚では10層以上を数え厚さも100 μを越えるものが出て来る (図版I-1)。各々の表皮細胞は弾力性に富んだ線維束で連絡しており、表皮組織に伸縮性を与えている。常時水に接する表皮先端には特別な分化が見られ、1~3 μ前後の薄い切片 (透過型電顕の予備切片) を製作した場合、光学顕微鏡によても、細かな鋸歯状の突起が並んでいるのが判る。山田 (1966) は、そのレプリカ標本による観察を基に、それは我々の手指に認められる様な指紋に良く似ていることを報告している。それらは一括して指紋様構造 (finger-print like pattern) と呼ばれ、淡水魚にも海産魚にも満遍無く分布している。表皮は剥出しで水に接している訳ではなく、その間に緩衡地帯とも言うべき薄い粘液層を介して相対している。



第1図. ヨーロッパ産のコイ科の *Morulius chrysophakedium* 頭部に見られる真珠器官 (pearl organ)。その上部に三角錐状の角化層が見える (Sasses ら, 1970より改写)。A~B: 頭部の分布の様子。C: その走査電顕像。D: 横断面。

魚類と両生類以上の動物との間に横たわる根本的な相違点は、魚類では角化層が全く欠如していることである。この角化層の意義は何かということだが、陸上生活に移行した動物が空気中に於て、皮膚の乾燥と水分の喪失を防ぐことにある（その他、特別な粘液腺、脂腺の発達はその補助となるものである）。

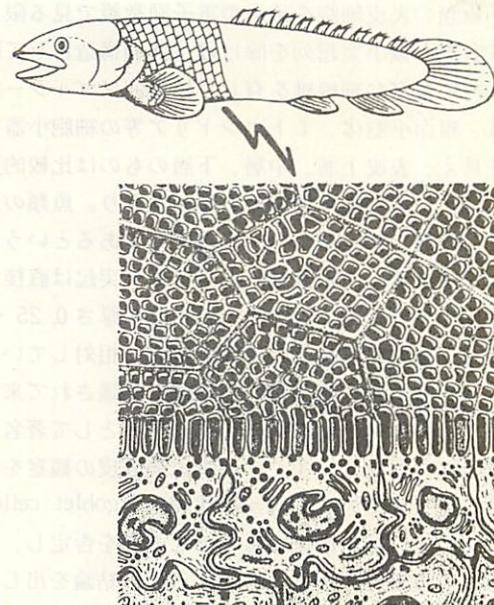
角化層はまた絶えず表層から剥落し、その補充のための活発な新生が行なわれている。先の魚類の胚芽層の部分に分裂像が見あたらないのは、角化層が存在しないことに原因している。ヤツメウナギの角質歯 (horny tooth) は表皮組織の角化によるものであることが知られている古典的な例である (図版II-3)。このヤツメウナギの角質歯の他にも、最近2~3の例外的なものが報告されているが、割合身近なものに、雄のコイ科魚類の頭部皮膚表面に存在している真珠器官 (pearl organ) がある。それには立派な角化層が認められ (第1図)、例えば欧州産の *Morulius chrysophakedium* と称するコイ科の魚の真珠器官を調べた Sa-

* 千葉県衛生研究所

sse ら (1970) は、それは表皮の皺によって形成されたものであり、全体に glucose-6-phosphate-dehydrogenase の活性が異常に高いことを見出し、その理由として真珠器官上部の盛んな角化による表皮の補充作用に関連のあることを示唆している。この角化に関連あるものとして、脱皮 (ecdysis) の例が魚に於ても知られている (Fishelson, 1973)。この脱皮はヘビやトカゲの様に老化した角化層を脱ぎ捨ててしまうのと違って、表皮表面に分泌された厚いケラチン層を下層の新しいものと交換するのであって、その様子が爬虫類の脱皮に単に似ているというにすぎない。

2. 指紋様構造

常に水に接する表皮最表層は、より下層の細胞とは構造及び機能の上に何等かの違いがあるはずである。図版 I-5 は、ボラ (*Mugil cephalus*) の口腔上皮（体表を被うものは表皮、体腔内面を被うものは上皮と一應区別されている）の走査型電顕像である。またボラの場合、咽頭囊 (pharyngial pocket) 表面には、多くの叉状の突起が叢生していて (図版 I-6)，食物を濾し分けるのに使われているが、それらは板鰓類の皮歯 (dermal denticle) と同様、上皮性起源のものである。余談はさておき、この指紋様構造は体表は無論のこと (図版 I-4)，鰓上皮、上述の口腔上皮、体外に突出した輸卵管表皮の表面にも認められ (図 I-3) (淡水性の 2 枚貝の鰓葉表面に産卵する習性を有するタナゴ等の魚類では、特に長大な輸卵管を持ち、表面に多くの粘液細胞を有していて、貝の外套膜内に挿入する際の粘滑剤の働きを兼ねている)，およそ水の接する所には、総べて存在していると言っても過言ではない。指紋様構造そのものは魚の種により、また同一の魚でも部位により、成長段階によって大きく異なって来る。通常の透過型電顕像では、指紋様構造は細胞質性の突起列として観察され、山田 (1968) は特にそれを微小突起 (micronridge) と名付いている。それを指紋様構造と呼ぶか、微小突起と呼ぶかだが、その全体像について言う場合は指紋様構造とするのが適切であり、部分的に言々する場合には微小突起と呼んだ方がピッタリするであろう。人の手指の指紋は多くの細胞にまたがる組織レベルのものであるが、魚では個々の表皮最表層の細胞表面にそれぞれ独立して認められ、全くそのオーダーが



第2図：原始的な硬鱗魚 (*Polypterus bichir*) の全型と表皮最表層の電顕的模式図。蜂巣状の網目の内部に糖タンパクが満ちている様子を示す（原図）。

異なっている。図版 II-1～2 は南米の小河川に生息し、小魚、水棲昆虫等を鋭い歯で捕食して生活している原始的な硬鱗魚類に属する *Polypterus* の表皮表面の走査型電顕像である。その横断面では、内部に糖蛋白を満した柵状構造として認められ (第2図)、その表面の全体像では細かな網目状を呈し、前述の硬骨魚類のものとはかなり異なるものとなっている (魚類の表皮表面の小進化という点から考える時、それがどのカテゴリーに入るのか今後、検討して行かなくてはならない問題である)。

指紋様構造の起源だが、脊椎動物としては最下位に位置する円口類の表皮表面は、消化管粘膜表面に見られる様な微絨毛で被われており、それが次第に指紋様構造へと移行していったのではないかとする一派もあり (Olson ら, 1973)、また、透過型電子顕微鏡で微小突起を観察した場合、常に電子密度が高く、微小突起そのものは、魚類の表皮に見る細胞レベルでの角化現象 (若しくは老化現象) ともみなすことができ、未だ定説が無いのが実情である。

3. 表皮表面の被膜

魚類の表皮細胞を透過型電子顕微鏡で見る限り、最表層の微小突起列を除けば、共通構造として胞体内に豊富な細線維を有し、核周囲にゴルジー装置、粗面小胞体、ミトコンドリア等の細胞小器官を具え、表皮上層、中層、下層のものは比較的良く似ている。陸上動物のものと異なり、魚類の表皮は各層の細胞群とも十分機能的であるということができる。前にも触れた様に微小突起は直接水に接している訳ではなく、その間に厚さ 0.25 ~ 0.5 μ 程の粘液物質の薄層を挟んで相対している。この粘液物質の起源について種々論議されて来たが、イギリスの女流電子顕微鏡学者として著名な Whitear 女史は、多くの硬骨魚の表皮の観察を基に、従来までの、それが杯状細胞 (goblet cell or mucus cell) に由来するものとの説を否定し、通常の表皮細胞によるものであるとの結論を出している。それは表皮最表層の細胞内にあるゴルジー装置によって形成された電子密度の高い果粒が微小突起の部分に移行し、水に接すると共に糸状の粘液物質に変るというものである (図版 I-2)。

それらの粘液物質は、組織化学的にも表皮内の杯状細胞のもの（主として酸性粘液多糖類より成る）とは若干異なり、タンパク質を含む弱酸性粘液多糖類より成っている。微小突起との粘液物質の関連だが、それが鰓の微小突起に関するものであっても、Hughes & Wright (1970) のグループの見解が現在のところ最も当を得たものとして、広く支持されている。それを要約して以下に述べてみよう。表皮表面に認められるのと同様な鰓表面の微小突起は、水に接する鰓の呼吸面積を拡大すると共に、鰓薄板表面に粘液物質を止めて置くための一一種のアンカーの様な役割を果し、その補充と蓄積を容易にする仕組と考えられる。また、鰓の微小突起表面を被う粘液層は、水中を浮遊する塵埃から鰓表面を保護し、水カビの様な水生菌類の付着を阻止すると共に、鰓本来の重要な機能の一つであるガス交換にも大きく寄与していると思われる。この Hughes 等の説は、表皮表面に見られる微小突起の意義について考える時、極めて示唆に富むものであり、その結論が待たれるところである。再び表皮表層の細胞の持った分泌能について述べよう。肺魚 (Protopterus) の表皮を研究対象とした Kitzan ら (1968) は、微小突起を具えた胞体内の細胞小器官の分布に注目し、核周囲のものは粘液物質の分泌に関与しており、細

胞質の辺縁では隣接する細胞との連絡のための細線維 (tonofilaments に相当) を作り出し、表皮細胞自身に或種の分業の行なわれていることを仄めかしている。また、細胞小器官の占める割合は、概して淡水魚のものよりも海産魚に高く、それは高濃度の塩分を含む海水の下で生活する魚は、魚体の浸透圧のバランスを維持する為に、表皮の分泌能を増し、保護していることに原因がある様に思われる。

4. 表皮のより下層の細胞

最後に、表皮のより下層の細胞について記そう。中間に位置する表皮中層の細胞は、通常、表層のものよりも多くの接着板を有し、胞体内の細線維の密度も高い。胞体内の細線維は接着板に連なり、細胞相互の結付きを強固にし、伸縮性を与える。その固有の形を保つ上に重要な働きをしている。中層の細胞は微小突起を持たないということを除外すれば、表層のものとほとんど変わることろが無く、より上部の細胞が老化して剥落した際の補充のための "Reserve cell" と考えることができる。

表皮最下層の基底細胞は表層や中層のものとはかなり違ったものとなっており、電子密度が高く、しばしば円柱状をなしている。Esox americanus の表皮について調べた Merrilees (1974) は、特に基底細胞の突起の部分に細線維が多く見られ、核上部および下部に多数の大型のミトコンドリアが集積し、表層のものと異なってゴルジー装置の発達の悪いことを挙げ、それらの細胞小器官の配列や構成が表層や中層のものと違うばかりではなく、その起源も異なるのではないかといった疑問を唱えている。現在、この細胞が基底膜の形成に関与しているのではないかとする観察結果が多数出されている。その中の Nadol & Gibbins (1970) によるメダカの一種の Fundulus heteroclitus の報告を紹介してみよう。両氏はオートラジオグラフを利用し、表皮組織中へのグルコースの取込みを調べた結果、その最も活発な部分は表層と基底膜に近い下層の 2 つであることを挙げ、その理由として、表層ではグルコースを粘液物質の產生に用い、下層では基底膜の形成に寄与しているといふ。この様にしてみると硬骨魚の表皮は各層によって、構造の上にもまた機能の上にも分化が認められ、要約するならば、最表層のものは自由縁に指紋様の微小突起を具え、絶えず粘液物質を分泌

して体表を保護し、中層のものは表層細胞の予備群となると共に、表皮組織自体の骨格となり、基底細胞はその下縁の基底膜の形成に関与しているということができる。

5. 終りに

魚にしてもそうであるが、皮膚そのものを呼吸器や消化器と区別して、いわゆる補助的な附属装置の1つとして捕える考え方は、今や全面的に改める必要が生じて来ている。表皮を含む皮膚そのものも、上述の器官の仲間入りをさせて論じなくてはならないと思われるがいかがなものだろうか（それを仮に皮膚器官、“Cutaneous organ”と呼ぶことにする）。この拙著がその一助となれば、著者にとってそれ以上の幸はない。なお分泌細胞、その他については誌面の都合で今回は割愛させて頂いた。この小論を掲載するに当たり、多大の助力を賜った化石研究会の皆様に厚く御礼申し上げる。

参考文献

Fishelson, L. : Observation on skin structure and sloughing in the stone fish Synanceja verrucosa and related fish species as a functional adaptation to their mode of life. Z. Zellforsch., 140, 497–508 (1973).

Hughes, G.M. & D.E. Wright, : A comparative study of the ultrastructure of the water-blood pathway in the secondary lamellae of teleost and elasmobranch fishes—benthic forms. Z. Zellforsch., 104, 478–493 (1970).

Kitzan, S. M. & P. R. Sweeny, : A light and electron microscope study of the structure of Protopterus annectens epidermis. 1. Mucus production. Can. J. Zool., 46, 767–772 (1968).

Merrilees, M. J. : Epidermal fine structure of the teleost Esox americanus (Esocidae, Salmoniformes). J. Ultrastructure Res., 47, 272–283 (1974).

Nadol, B. J. Jr. : Autoradiographic evidence for epithelial origin of glucose-rich components of the basement membrane (basal lamina) and basement lamella in the skin of Eundulus heteroclitus. Z. Zellforsch., 106, 398–411 (1970).

Olson, K. R. & P. O. Fromm, : A scanning electron microscopic study of secondary lamellæ and chloride cells of rainbow trout (Salmo gairdneri). Z. Zellforsch., 143, 439–449 (1973).

Sasse, D., W. Pfeiffer & M. Arnold, : Epidermal Organe am Kopf von Morulius chrysophakion (Cyprinidae, Ostariophys, Pisces) Histochemische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an den sog. flaschenformigen Organen von Labeo. Z. Zellforsch., 103, 218–231 (1970).

Whitear, M. : The skin surface of bony fishes. J. Zool., Lond., 160, 437–454 (1970).

山田寿郎, : 硬骨魚数種の表皮扁平細胞に見られる指紋様構造. 動物学雑誌, 75, 140–144 (1966).

Yamada, J. : A study on the structure of surface cell layers in the epidermis of some teleosts. Annot. Zool. Jap., 41, 1–8 (1968).

図版の説明

図版 I

1 : ウナギ (Anguilla japonica) の背側皮膚の横断面 (Azan染色)。通常の表皮細胞の間に明るい粘液分泌細胞、濃染する棍棒状細胞が見える。真皮内のポケット状の構造は退化的な鱗を収容するもの (原図)。

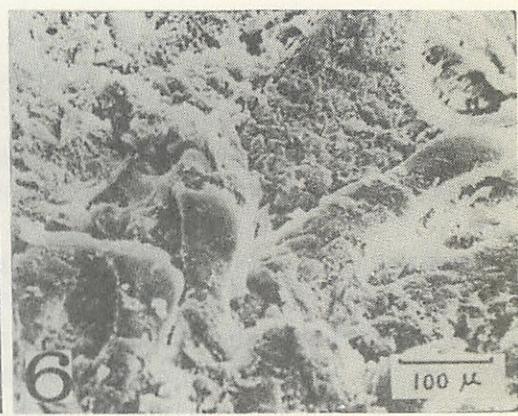
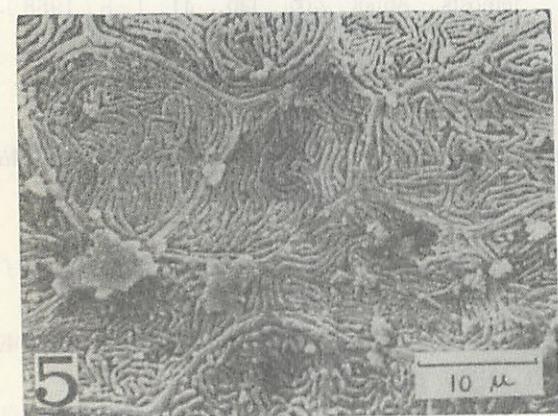
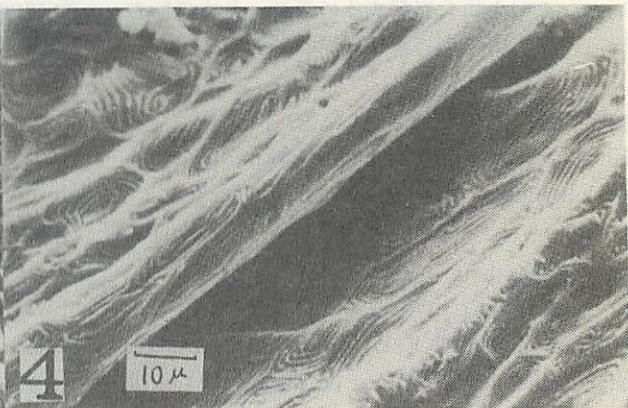
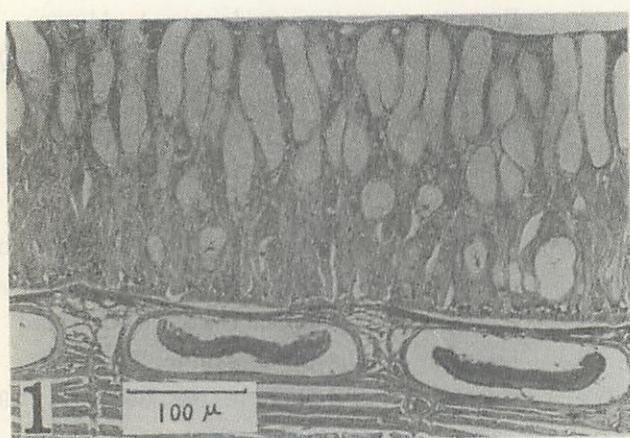
2 : 硬骨魚 Blennius pholis の表皮表面にある微小突起と、その内部のゴルジー装置に由来する電子密度の高い果粒が糸状の粘液物質に変って行く様子を示す (Whitear, 1970 による)。

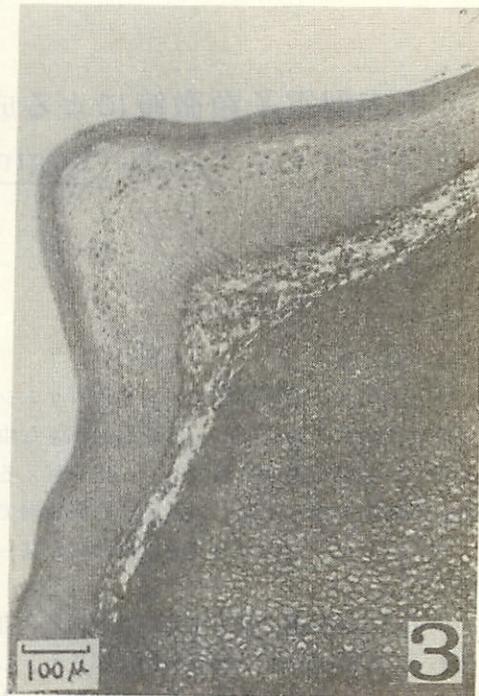
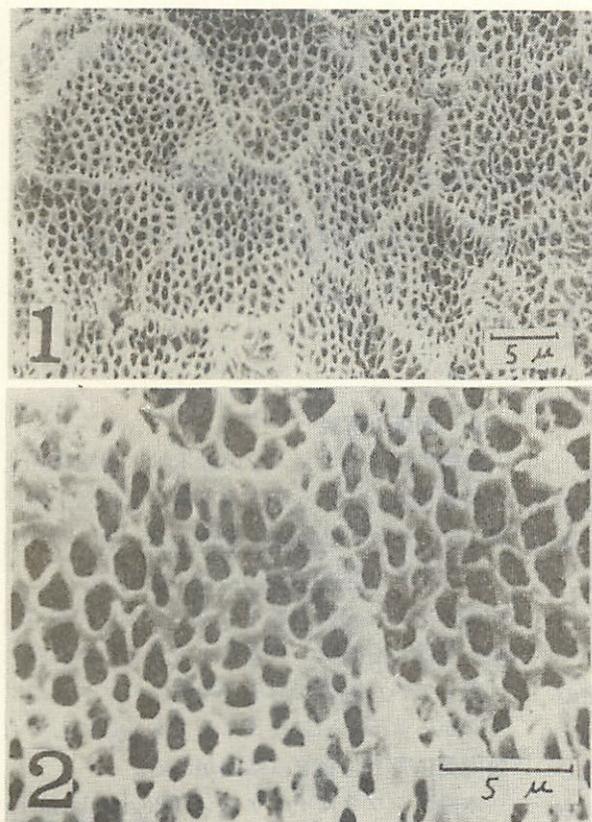
3 : タナゴ (Acheilognathus moriokae) の輸卵管先端近くの表皮表面。特有の指紋様構造が走査型電顕によって、はっきりと捕えられている。下方の開口 (矢印) は、粘液細胞の分泌孔 (原図)。

4 : グッピー (Lebiasina reticulatus) の尾鰭表面の走査型電顕像。鰓条の間に多くの指紋様構造が見えている (原図)。

5 : ボラ (Mugil cephalus) の口腔上皮表面の走査型電顕像。密度の高い複雑な指紋様構造を示す (原図)。

6 : 同ボラの咽頭囊 (pharyngial pocket) 表面の叉状の突起を示す。これは、上皮性起源のものである (原図)。





図版 II (Scanning electron micrographs of Polypterus bichir epidermis)

1～2：原始的な硬鱗魚 (*Polypterus bichir*) の表皮表面の走査型電顕像。ほぼ5角型をした個々の表皮細胞表面は、複雑な蜂巣状の網目構造を示す。その内部に糖タンパクを主体とする物質が満ちている（原図）。

3：ヤツメウナギ (*Entosphenus japonicus*) の角質歯 (horny tooth) の横断面 (Azan染色, 原図)。

(書評)

沖縄第四紀調査団・沖縄地学会編：「沖縄の自然」 平凡社 780円

沖縄の自然は、本州のそれとはいぢるしくちがうので、地学や生物学に関心のある者にとって、一度は訪れてみたい場所の一つであろう。

さて、この書物は、地元の沖縄地学会と沖縄第四紀調査団との共同調査がきっかけとなり、両者の協力によって完成されたものである。

本書の内容は、

1. 沖縄の海とサンゴ,
2. むかしのサンゴ礁,
3. 島に刻まれた歴史,
4. 沖縄の自然と生いたち,
5. ハブとソテツ,
6. 人類の渡来,

7. 沖縄の自然と生活,

8. 破壊される自然,

の8章からなっており、沖縄の地学・生物・考古学に興味をもつ者にとって、大へんよい案内書であろう。とくに、サンゴ礁について詳しく書かれており、この方面に关心をもつ者にとって、よい参考書となろう。

また、本書に収められているカラー写真はいずれもすばらしく、沖縄の自然に対する関心を一層そそるものである。

化石研会員の諸氏に一読をおすすめする。
(柴田松太郎)