

総説特集：味覚と食性 6

口と腸における味覚装置の形態*

岩永 敏彦**

(北海道大学大学院獣医学研究科解剖学教室)

食物は口腔ばかりでなく、胃と腸の中でも認識される。味細胞によって受容された情報はすべて脳に伝えられるが、消化管に入った食物は消化管内分泌細胞によって認識され、その情報は局所で処理される。味蕾の味細胞、消化管内分泌細胞とも基本的には感覚と内分泌機能を兼ね備えた細胞で、ニューロンとの共通点も多く、これらの機能を論じるときニューロン/感覚細胞/内分泌細胞のスペクトラムの中でとらえなければならない。一方、口の中には大量の知覚神経が分布しており、化学ならびに物理的な刺激を受け、味覚受容に大いに影響している。

キーワード：消化管、味覚装置、内分泌細胞、食物認識、味細胞

1. 消化管の食物認識機構

胃と腸には、食物を認識する機構が存在し、食物の種類に応じて消化液の分泌を調節したり、食物を送るスピードを変えることができる。このシステムの中心的な存在が、消化管内分泌細胞である。これらの細胞は神経との直接的な接触がないため、消化管内における食物認識は、脳があまり関与しないところで行われる。消化管内分泌細胞は上皮中に散在し、下垂体や副腎のように集塊をつくらない。これらの細胞は基底側細胞質に分泌顆粒を含み、反対側の細胞質は細く伸びて管腔に達する。管腔面には微絨毛の束が備わっており、ここが受容部位になる(図1)。内分泌細胞は胃と腸にわたり15種類以上存在し、それぞれ特有のペプチド性ホルモン(まれにアミン)を産生する¹⁾。集塊はつくらないが、その総数は下垂体や副腎に匹敵すると想像される。膵臓にも、消化管内分泌細胞と類似の細胞が存在し、ここでは小さな集塊、すなわち膵島をつくる。胃、腸および膵臓の内分泌細胞は共通している種類がある上、共同して消化活動を調節していることから、これらをまとめて胃腸膵内分泌系 gastro-entero-pancreatic (GEP) endocrine system と呼ぶ²⁾。

重要なことは、細胞の型によって刺激となる食物の種類が異なることである。例えば、幽門部に多いG細胞は、胃内pHの上昇、肉汁、アルコールなどで興奮し、ガストリンを放出する。ガストリンは、胃体部の壁細胞に働き胃酸を分泌させるホルモンである。一方、十二指腸に多いM細胞は脂肪、蛋白質、アミノ酸などに興奮し、コレシストキニン(CCK)を分泌する。CCKは胆嚢を収縮させる一方、膵臓にも働き酵素に富む膵液を分泌させる。食物成分の受容が管腔面の微絨毛によって行われること、受容後に顆粒内の生理活性物質を放出すること、その物質が食物受容の情報伝達として機能している点では、味細胞と共通している。従って、われわれは感覚機能を兼ね備えたこの消化管内分泌細胞を「腸の中の味細胞」と位置づけている³⁾。口の中の味細胞は情報を逐一脳に伝えるのに対し、腸の中の味細胞は神経とのコンタクトがないため、保有している分泌顆粒を周囲にまき散らすことによってホルモンの形で信号を伝える。

*Received March 23, 1999; Accepted May 12, 1999.

Morphology of sensory apparatus in the oral cavity and gut.

**Toshihiko Iwanaga: Laboratory of Anatomy, Graduate School of Veterinary Medicine, Hokkaido University, Kita 18, Nishi 9, Kita-ku, Sapporo 060-0818, Japan; E-mail: tiwanaga@vetmed.hokudai.ac.jp, Fax +81-11-717-7569



図1 ウズラの胃の内分泌細胞（帯広畜産大学山田純三教授のご好意による）

2. 口の中の味細胞

口の中には主要な味覚受容装置である味蕾が、舌、口蓋、咽頭などに分布する。厳密な意味での味蕾は、舌表面の舌乳頭に存在するものをさす。味蕾の構成細胞は3-5種類に分類されるが、おおまかには3種類である^{4,5)}。I型細胞は光顕や電顕で観察した際に細胞質が暗く見えるので、暗調細胞と呼ばれる。味孔に近い細胞質には分泌顆粒を含み、味孔には数本の微絨毛（味毛）を伸ばしている。一般的に顆粒は分泌される側に集まるので、I型細胞は味孔に向けてなにかを分泌（外分泌）していることになる。

I細胞は味覚受容には直接関係ないことから支持的な細胞ととらえられている。II型とIII型細胞は明調細胞で、神経終末とシナプスを形成するIII型細胞が味細胞である。II型細胞は神経と接触はするものの明瞭なシナプスを形成しないので、味細胞の幼弱型とも考えられている。神経線維の染色を行うと、味蕾の内部に分布する多数の神経が染め出され、味蕾が感覚細胞と感覚神経の複合体からなる装置であることをうかがわせる⁶⁾。実は、それと同じくらいの量の神経が味蕾の外にも分布している。これらは substance P や CGRP などのペプチドを含有する神経

であるが⁷⁾、その機能はよくわかっていない。味覚受容の調節あるいは味蕾の維持栄養をしているとの考えもある。

さて、味細胞は味覚物質によって刺激されると、基底側細胞質に保有している小胞（シナプス小胞といってもよい）をシナプス間隙に開口放出し、情報を知覚神経に伝達する。味細胞には小型の小胞以外に副腎髄質の分泌顆粒や神経終末の大型有芯小胞に似た顆粒も含んでおり、この中にはペプチドが存在することが想像されている。これら顆粒は、しばしば数が多く、シナプスにおける情報伝達だけにしては多すぎる^{4,8)}。そこで、味細胞は神経に情報を伝える以外に、信号物質を含む顆粒を周辺にまき散らしている可能性が考えられる。上皮下に分泌された物質は周辺の細胞に作用することになるが、標的としてエブネル腺も含まれるだろう。また、血流に入って遠くの標的に作用する可能性もある（内分泌）。味細胞の小胞あるいは顆粒に含まれる物質、すなわち味細胞の情報伝達物質の同定を多くの研究者が試みてきたが、まだ正体がわかっていない。下等動物（魚類や両生類）では、セロトニンが証明されているが、哺乳類では前駆体を投与するとセロトニンに置換できるものの、完全なセロトニン合成能はないといわれる。

味細胞の信号物質は不明であるが、味細胞を染色する方法には事欠かない。神経特異蛋白と呼ばれる一連の物質が味細胞のマーカーになるからである。これらの抗体を用いて染色すると、神経以外に多くの感覚細胞と内分泌細胞（両者はパラニューロンと呼ばれる）が同時に染まってくる²⁾。例えば、protein gene product 9.5 (PGP9.5) は、脳の可溶性蛋白の1-2%を占めるほど大量に存在する神経特異蛋白のひとつである。抗体を用いて免疫染色すると、味蕾に分布する神経とともに味細胞が陽性に染まる⁹⁾。また、小脳特異蛋白として発見されたカルビンディンは、小脳のプルキンエ細胞のマーカーとして利用されているが、やはり味細胞が陽性反応を示す¹⁰⁾。上記2つの物質は細胞質蛋白であるが、味細胞の分泌顆粒の成分としてクロモグラニンが証明されている。クロモグラニンは副腎髄質、下垂体前葉はじめ内分泌細胞に広く含まれる顆粒構成蛋白質である。味細胞がクロモグラニンを含むということは、感覚細胞の中では内分泌細胞としての性格が強いことを示唆する。

口と腸における味覚装置の形態

3. 食物認識装置としての硬口蓋

日本ではなじみ深い「う」が魚を丸ごと飲み込んでいる場面を見て、魚を味わっているのかと疑問に思う人も少なくないだろう。好んで食べている以上、鳥は快感を得ているはずである。食物のおいしさは味蕾における味覚受容のほかに、口腔および周辺組織での機械受容（舌ざわり、歯ごたえ、のどごし）ならびに化学受容によって広範囲に認知されるからである。とくに、硬口蓋には多数の神経が分布する¹¹⁾（図2）。

ラットの硬口蓋で PGP9.5 に対する抗体を用いて知覚神経の分布を調べると、神経終末は口蓋ひだをはじめ乳頭状に突出している部分に集まっていた（図3）。これらの神経は、口蓋に食物が触れる時の物理的な刺激を感じているに違いない。また、硬口蓋の特定の部位、例えば切歯のすぐ後方には上皮内神経が大量に存在する。上皮内神経はしばしば上



図2 ヒトの硬口蓋に分布する神経。PGP9.5 に対する抗体で染色してある。

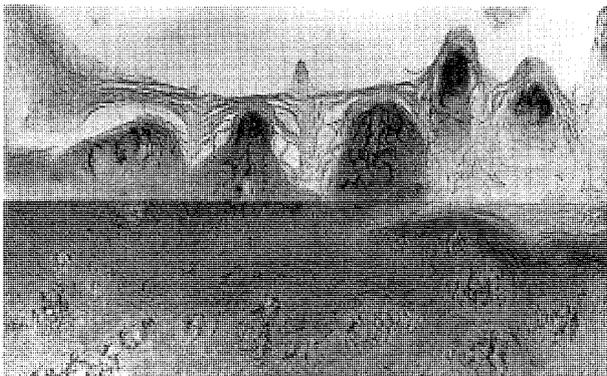


図3 ラット硬口蓋に分布する神経。PGP9.5 陽性神経は突起構造に集まる傾向にある。

皮表層まで伸びて、角質層を貫き口腔に顔を出すことがある。

実験的に硬口蓋をおおった時に味覚がどのような影響を受けるかを調べた実験がある。それによると、酸味と苦味のいき値が上がるらしい¹²⁾。硬口蓋が味覚受容に関与していることを示しているが、ヒトの硬口蓋には味蕾がないので、神経の関与を考えざるを得ない。ヒトでも、上皮内神経の中には口腔に達しているものがある。表面に顔を出さなくとも、酸味や苦味の成分はある程度上皮の中に浸透するので、神経が味物質に直接接触することは可能であろう。

哺乳類や鳥類の口腔では、硬口蓋以外にも軟口蓋、咽頭、喉頭に神経が密に分布している。両生類、は虫類ではさらに発達する。神経の分布状態から判断するに、口腔から喉頭にかけての全体が感覚装置であり、食物が通過するだけで快感を感じるようなしくみになっているようだ。

味蕾における味覚受容に比べると、口腔内の神経によってこういった情報が得られているかについては研究が進んでいない。食物のおいしさは舌の上だけで認知されるわけではないので、多方面からのアプローチが必要であろう。

文 献

- 1) 岩永敏彦、田中 淳、村手源英：消化管ホルモンの免疫組織化学。G.I. Res. 5, 482-491 (1997)
- 2) Fujita T, Kanno T and Kobayashi S: The paraneuron. Springer, Tokyo (1988)
- 3) 藤田恒夫：腸は考える。岩波書店、東京 (1991)
- 4) Kanazawa H: Fine structure of the canine taste bud with special reference to gustatory cell functions. Arch. Histol. Cytol. 56, 533-548 (1993)
- 5) Yoshie S, Wakasugi C, Teraki Y and Fujita T: Fine structure of the taste bud in guinea pigs. I. Cell characterization and innervation patterns. Arch. Histol. Cytol. 53, 103-119 (1990)
- 6) Yoshie S, Teraki Y, Iwanaga T and Fujita T: Immunocytochemistry of neuron-specific proteins and neuropeptides in taste buds and associated neurons. Arch. Histol. Cytol. 52 Suppl., 389-396 (1989)

岩永

- 7) Nishimoto T, Akai M, Inagaki S, Shiosaka S, Simizu Y, Yamamoto K, Senba E, Sakanaka M, Takatsuki K, Hara Y, Takagi H, Matsuzaki T, Kawai Y and Tohyama M: On the distribution and origins of substance P in the papillae of the rat tongue: an experimental and immunohistochemical study. *J. Comp. Neurol.* 207, 85-92 (1982)
- 8) Yoshie S, Kanazawa H, Nishida Y and Fujita T: Occurrence of subtypes of gustatory cells in cat circumvallate taste buds. *Arch. Histol. Cytol.* 60, 421-426 (1997)
- 9) Kanazawa H and Yoshie S: The taste bud and its innervation in the rat as studied by immunohistochemistry for PGP 9.5. *Arch. Histol. Cytol.* 59, 357-367 (1996)
- 10) Yoshie S, Wakasugi C, Teraki Y, Iwanaga T and Fujita T: Fine structure of the taste bud in guinea pig. II. Localization of spot 35 protein, a cerebellar Purkinje cell-specific proteins, as revealed by electron-microscopic immunohistochemistry. *Arch. Histol. Cytol.* 54, 113-118 (1991)
- 11) Arvidsson J, Fundin BT and Pfaller K: Innervation of the hard palate in the rat studied by anterograde transport of horseradish peroxidase conjugates. *J. Comp. Neurol.* 351, 489-498 (1995)
- 12) 村上暢子、池原晃生、野首孝詞：実験用口蓋床が味覚閾値に及ぼす影響。補綴誌 39, 662-669 (1992)

〈著者紹介〉

岩永 敏彦氏略歴

- 1977年3月 帯広畜産大学獣医学科卒業
- 1979年3月 帯広畜産大学大学院畜産学研究科修士課程修了
- 1983年3月 新潟大学大学院医学研究科博士課程修了
- 1983年4月 新潟大学医学部助手
- 1991年1月 新潟大学医学部助教授
- 1994年9月 北海道大学大学院獣医学研究科教授

