

総説特集：味覚と食性 7

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能*

坂田 隆**

(石巻専修大学理工学部)

ほ乳動物は内温性を獲得することによってエネルギー要求が一桁増大した。それをまかなうために、ほ乳動物は小腸の表面積を増大させるとともに植物の構造多糖を利用する戦略を発達させた。前胃(部)あるいは大腸の管腔内にすんでいる微生物による消化である。ここでは微生物による食物の分解と、微生物の代謝産物を利用するための宿主動物側の機能について、前胃発酵と大腸発酵とを比べながら概説する。

キーワード：ほ乳動物、食性、微生物消化、複腔胃、大腸

はじめに

ほ乳動物は内温性を獲得したために、おなじ体重の爬虫類の5~10倍のエネルギーやタンパク質が必要になった。新生代になって地球が寒冷化して、生物体生産量が低下し、しかも植物が生長しない季節が出現してくると、ほ乳動物にとってはつらい環境になってきたが、ほ乳動物は植物食、わけても草食という戦略を発達させた。ここでは、ほ乳動物が食べているいろいろな食物の性質について概観し、つぎに草食を可能にした機構、すなわち微生物消化について紹介したい。

1. いろいろな食物

動物でも植物でも、さかんに代謝をしている組織は水分が多い¹⁾(図1)。水分が少ないものは、大量の唾液とまぜてよく噛まないで食べられない。

どのような食性のほ乳動物でも、代謝体重(体重の0.75乗)あたりの窒素要求量はそれほどかわらない。しかし、自然界の生物体のなかでタンパク質(窒素)は貴重である¹⁾。動物組織の窒素含量は高いが生物体量は少ない。したがって、動物組織を食べていきられる動物の量はかぎられる。

顕花植物が出現すると花や種子のような生殖器官が発達した²⁾。生殖器官には糖やデンプン、脂質の

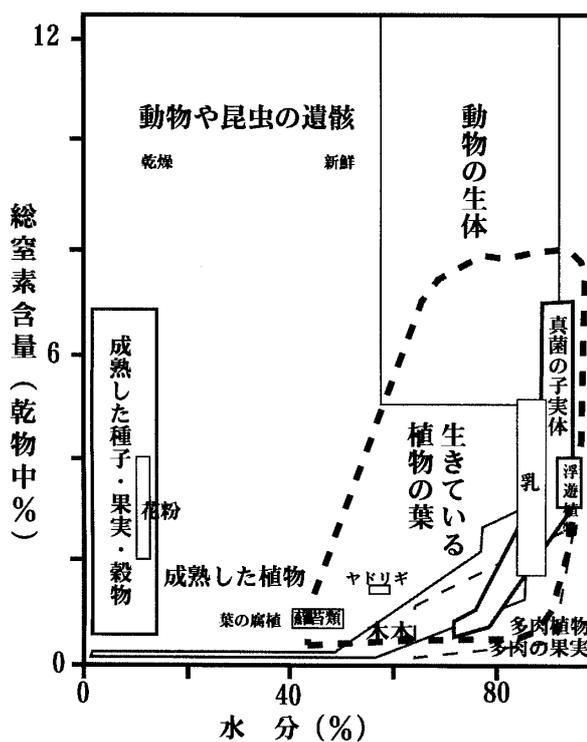


図1 ほ乳動物の食物の水分と窒素含有量¹⁾

ようなエネルギー貯蔵物質が高濃度に存在することが多い¹⁾。

*Received May 5, 1999; Accepted May 14, 1999.

Food habits and function of mammalian digestive tract.

**Takashi Sakata: Ishinomaki Senshu University, Faculty of Science and Technology, Ishinomaki 986-8580, Japan; E-mail: sakata@isenshu-u.ac.jp, Fax: +81-225-22-7746

中新世には地球上が寒冷化してきて地上には草原が出現した²⁾。草の葉や茎にはセルローズのような構造多糖が多量にふくまれている。しかも、草本の茎葉には二次代謝産物が比較的少なく、毒性物質がふくまれていないものも多い。しかし、草本の茎葉はたくさんあるが利用しにくい食物である。

まず、草本の茎葉にはタンパク質が少ない。反芻動物のような動物ではタンパク質以外の窒素化合物も利用できるが、それでも植物体のなかの窒素化合物の量は多くない。また、セルローズのような植物の細胞壁成分をほ乳動物がもっている消化酵素では分解できない。これらの点を解決しなければ、いくら草がたくさんあってもほ乳動物のエネルギー源にはできない。

2. 食性

ほ乳動物にはいろいろな食性のものがあるが、消化管の構造や機能を考えるときには、動物食、植物食、雑食に大ざっぱに分類してよいだろう^{3,4)}。

植物食と草食とを区別したい。花や果実、種子などの生殖器官や地下茎、若芽などには糖やデンプン、脂肪、タンパク質などが高濃度にふくまれていることが多いが、イネ科の植物の葉や茎にはこうした成分が少ない。したがって、イネ科の植物の葉や茎を食物として利用するためにはセルラーゼやペクチナーゼのような酵素をもつ微生物の助けをかりることになる。ここでは、微生物消化によってイネ科の植物の葉や茎をおもな食物として利用している動物を「草食動物」とよぶことにしよう⁴⁾。

3. 消化管内微生物

ほ乳動物をふくむ脊椎動物の消化管の中には細菌がすんでいる⁵⁾。ウシなどの反芻動物やシリアンハムスターなどの胃の中や、ウマの大腸の中には原虫も棲んでいる^{6,7)}。さらに、反芻動物の胃の中やゾウの大腸の中には真菌もいる⁷⁾。胃や大腸の中ではこうした微生物が相互にかかわりあいながら複雑な化学反応を連続しておこなっている⁶⁻⁸⁾。

3.1 微生物が住み着く条件

微生物が次の世代をつくりだす前に内容物が移動してしまえば、その場所に安定した生態系を維持することはできない。理論的には世代時間の1.4倍以上滞留する必要がある⁷⁾。したがって、内容物が常

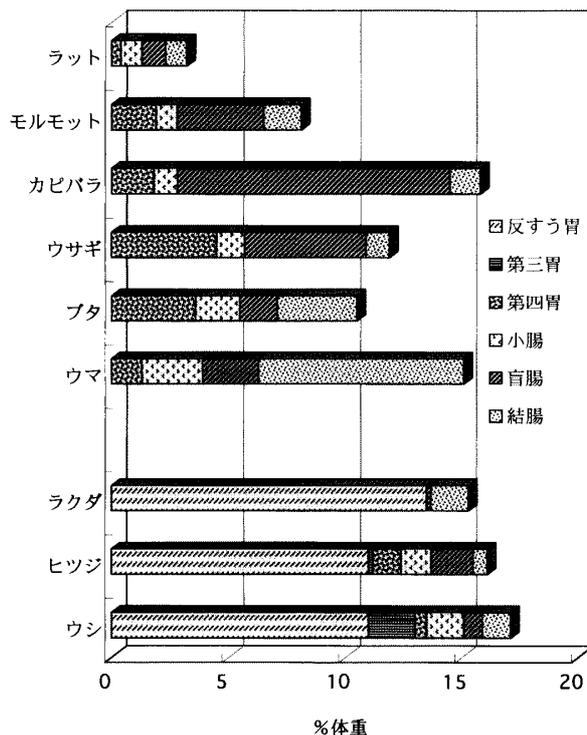


図2 各種ほ乳動物の消化管各部の内容物量(体重比)

に移動してゆく食道や空腸には微生物は安定した生態系をつくれな。また、pHが低すぎると微生物は増殖できないし、ひどい場合には死滅する⁹⁾。したがって、胃の塩酸分泌部分に微生物が定着するのは困難である。

基質の供給や代謝産物の除去もたいせつで、ほ乳動物は食物や消化器官からの分泌物を微生物に供給し、微生物の代謝産物を吸収したり排泄したりして微生物生態系の維持に貢献している。また、消化管運動による内容物の攪拌もたいせつである。

3.2 内容物の滞留時間を長くする

消化管の大きさや形をかえるか、消化管の運動のしかたをかえれば消化管内容物の滞留時間が長くなる(図2)。

ほ乳動物の食道や小腸、遠位結腸はただの細長い管である。いっぽうで、胃や大腸は種によって形がちがう。また、食道や小腸、遠位結腸では基本的に内容物は肛門方向にながれるが、胃や盲腸、近位結腸の内容物は往復したり、粒子の大きさによって移動速度がかわったりと、複雑な動きをすることがある。

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能

4. 複腔胃

胃の筋層には外縦走筋、内輪走筋以外に、噴門に近い部分に斜走筋が存在する³⁾。反芻類などではこの斜走筋が存在する部分が大きくふくらんで、第一胃、第二胃、第三胃の三室にくびれる。このように、胃の口に近い部分がくびれて独立の部屋を形成している部分のことを前胃とよぶ。ラットのように、前胃に当たる部分が固有胃線部と連続している場合には「前胃部」とよぶ。また、複数の部屋にわかれている胃のことを複腔胃とか複胃とよぶ。

さまざまなほ乳動物が複腔胃をもっている。有名なのはウシやヒツジ、キリンなどの反芻類であるが、コロブスザルのような霊長類、シリアンハムスターのような齧歯類、ラクダやグアナコの仲間、カンガルーなどの有袋類、カバのような奇蹄類、鯨なども複腔胃をもっている⁵⁾。

前胃(部)の内面は反芻類やラット、シリアンハムスターなどでは角質化した重層扁平上皮におおわれているが、ラクダやカンガルーなどでは噴門線によっておおわれている⁵⁾。

4.1 反すう胃からの吸収を支える構造

反すう胃の表面は角質化した重層扁平上皮におおわれているので吸収にむかないと昔はおもわれていた。しかし、第一胃の内面には「第一胃絨毛」という突起がたくさんあって、これによってウシでは表面積を約7倍に拡大している¹⁰⁾。しかも、第一胃の上皮の基底層細胞には大量のミトコンドリアや多数のナトリウムポンプがあって活発な吸収能力をささえている¹⁰⁾。そのうえ、第一胃では吸収型の内皮細胞をもつ小静脈が上皮の裏側にはりついている¹⁰⁾。このような仕組みがあわさって、反すう胃からの大量の物質の吸収を可能にしている。

5. 大腸の分化

大腸の、とくに最初の部分の、大きさや形は種によってさまざまである⁵⁾。イタチの仲間のように盲腸がなかったり、ウマのように近位結腸が発達していたり、ウサギのように盲腸が発達していたりする。盲腸が発達しているものは結腸も発達しているし、複腔胃をもつものは盲腸や結腸も発達している。このことから、ほ乳動物のなかで結腸の最初の部分が発達したもの(結腸発酵動物)が出現し、そのなか

から盲腸が発達したもの(盲腸発酵動物)が出現し、盲腸発酵動物のなかから複腔胃を発達させるものが出現した(前胃発酵動物)とかがえられている⁵⁾。

盲腸や近位結腸は、ヒトやモルモットのように縦層筋の束であるヒモが発達することによって膨隆ができたり、ラットやマウスのように斜めヒダができてたりする^{3,11)}。こうして発酵タンクの形が複雑になると内容物の滞留時間が長くなり、消化管運動も複雑になる。そうすると、内容物の動きはさらに複雑になり、内容物の粒子径によって滞留時間が違うようになったりする。この機構は、世代時間が短い微生物を発酵部位に保留して、微生物生態系を複雑化するのに役だっている。また、消化しにくい大きな粒子だけを先におくって、小さな粒子を長時間滞留させると、小さな粒子は一般にデンプンなどを多くふくんでいるので、利用しやすい栄養素だけをつまみ食いするようなことが可能になる。

6. さまざまな微生物消化戦略の比較

進化の歴史をたどることによってさまざまな戦略がどの程度有利であったかをかんがえることができる^{2,5)}。すなわち、化石記録からほ乳動物の目あるいは亜目ごとの属数を各時代で比較するのである。

6.1 体のサイズ

微生物消化の戦略の比較には体のサイズが重要になる。動物個体のエネルギーやタンパク質の要求量は体重の0.75乗に比例する。すなわち、体重の小さな動物ほど体重当たりのエネルギーやタンパク質の要求量は大きい。したがって小さな動物ほど餌を大量に食べて消化管をすばやく通過させる必要がある。ところが、セルローズの微生物消化には時間がかかるので内容物が消化管の中に長時間とどまらないう消化ができない。したがって、「草食」という戦略を使えるのはある程度大型の動物にかぎられる^{2,5,12)}。

6.2 前胃発酵動物

このような制約は前胃発酵動物でとくにきびしい。前胃が消化管の最初のほうにあって、かさ高い食物が前胃の中にたまるからである。反すう動物では、大きな粒の食物は前胃からでていきにくいような機構があるので、消化しにくい枯れ草などを食べるときには、採食速度がエネルギー要求においつかないことがある⁶⁾。

6.3 大腸内発酵動物

小型の大腸内発酵動物では、「おいしいところだけ」戦略をとるものが多い¹²⁾。前胃消化をしなければ、消化しやすい成分の利用効率は高い。しかも、小型の動物には大腸の中に小さな粒子だけをためて、大きな粒子は肛門の方におくってしまうものがたくさんいる(表1)。こうした動物達は、分解しやすい植物組織を大腸の中にとどめて微生物消化の産物を吸収し、消化しにくい部分はすててしまう。

6.4 反芻という戦略

ウマやバクなどの奇蹄目に代表される、ある程度大型の大腸発酵動物があまり生存していないのたいてい、反芻類は中新世以来大勢力をたもっている^{2,5)}。多芻類は緯度的にも高度的にも幅広く分布していて、しかも狩猟圧がさがったり、肉食動物が減少したりすれば大繁殖する⁶⁾。だから、反芻類の消化戦略はかなり有利かもしれない。ただし、大部分の反芻類は成体重20kg以上で、あまり小さくならないようである²⁾。

いっぽう、化石記録をみても1トンをこすような巨大な野生反芻類は出現しなかったようである²⁾。大腸発酵動物は、ゾウのように数トンにもなる動物

表1 様々なほ乳動物の微生物消化戦略と内容物の平均滞留時間(時間)⁵⁾

消化戦略/種名	体重(kg)	液体	粒子
前胃			
ハナナガネズミカンガルー	1	20	20
アカネズミカンガルー	3	31	34
グレイカンガルー	21	14	30
ヤギ	34	35	39
ヒツジ	50	35	50
リヤマ	135	36	56
ウシ	610	20	66
結腸			
ウオンバット	25	30	52
ブタ	176	39	48
ウマ	210	22	27
盲腸(雑食、膨隆・選択なし)			
ハネジネズミ	0.05	3	3
ラット	0.2	20	22
バンディクート	0.8	33	27
盲腸(植物食、膨隆あり、選択なし)			
シマリス	0.06	13	14
デグ	0.2	20	16
モルモット	1	23	31
フクロギツネ	2	51	49
ヌートリア	4	44	45
マラ	7	27	27
盲腸(植物食、大型、選択有り)			
リングテイル	0.8	210	112
フクロムササビ	1	50	23
ウサギ	2	80	17
コアラ	7	200	130

が何度も出現している²⁾。しかし、なぜ前胃発酵動物がゾウのように大きくなれなかったのはよくわかっていない。

7. 消化管内微生物の基質

前胃発酵動物では食べたものがすべて前胃の微生物の攻撃をうける。したがって、消化しやすい物質を食べても、微生物の消化をうけて、有機酸やアンモニアにいったん分解されてしまう。必須アミノ酸を食べても宿主動物には他の窒素化合物とかわらない。胃の脱落上皮細胞も重要な基質である¹³⁾。

大腸内微生物の基質になるのは小腸までで消化・吸収されなかったものである。つまり、食物の中で宿主動物自身の消化酵素で消化できなかったもの(=食物せんい)と消化器官からの分泌物すなわち消化液、脱落上皮細胞、粘液などである。

8. 微生物による消化

8.1 微生物消化と植物の構造

植物の表皮はワックスやケイ酸などの分解しにくい成分が多いこともあって、微生物は気孔や切断面からはいりこんで、まず柔組織を分解する¹³⁾。したがって、咀嚼によって植物組織に切断面ができるということは、重要な意味がある。だから、草だけを食べていきたくためには臼歯の咬合面が広く、複雑な形になっていると有利で、いったん消化をして柔らかくなった植物組織をもう一度かみなおす「反芻」は消化効率をあげることになる。

細胞レベルでは、まず細胞壁の多糖を分解できる微生物が細胞壁に穴をあけ、その後デンプンなどを分解する微生物が細胞質へと進入する¹³⁾。したがって、セルロース自体をエネルギー源として利用する動物と、細胞質の中にある消化しやすい物質を利用する動物とではセルロース消化率がことなる。

8.2 炭水化物の微生物消化

消化管内微生物は糖質をまず単糖にまで分解し、単糖をさらに嫌氣的に代謝して、酢酸やプロピオン酸、n-酪酸などの短鎖脂肪酸や、二酸化炭素や水素、メタンなどのガスを排出する^{7,14)}。こうした代謝は複数の微生物が代謝産物をやりとりする複雑な過程の結果である。微生物はこの代謝過程でえられたエ

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能

エネルギーをつかって自分たちの体を合成する。また、こうした過程で発酵熱がでるが、この分だけ代謝可能エネルギーは減少する。

デンプンなどの発酵しやすい基質が急速に発酵部位にながれこむと短鎖脂肪酸の生産が減って乳酸やこはく酸ができるようになる。これは、内容物のpHが低下することによる¹⁵⁾。乳酸やこはく酸には後述するようにのぞましくない作用も多いので¹⁶⁾、前胃内や大腸内が酸性化しすぎることは危険である。とくに発酵しやすい果実や若葉を食べる動物では、採食速度が上がりすぎると危険なことになる。

8.2.1 発酵部位での短鎖脂肪酸濃度

ほ乳動物の大腸内の短鎖脂肪酸濃度は合計でおよそ50~200 mM程度である¹⁷⁾。硬骨魚類や、両生類、爬虫類、鳥類と広範な脊椎動物の大腸内にも短鎖脂肪酸は存在する^{5, 17)}。前胃内の短鎖脂肪酸濃度も同程度である。

基質が大量にながれこむ草食動物の短鎖脂肪酸濃度がかなり高くないわけではない。生産された短鎖脂肪酸の大部分が吸収されるので、管腔内や糞中の短鎖脂肪酸濃度は微生物による生産速度をかなり高くない。いっぽうで、短鎖脂肪酸にはさまざまな生理作用があるが、こうした作用の多くは生産量ではなく、管腔内濃度に依存するので、広範な脊椎動物に短鎖脂肪酸が作用している可能性がある。

8.3 消化管内微生物による窒素化合物の代謝

微生物が増殖するという事は微生物自身の体を合成するという事である。微生物の体の主成分はタンパク質であるから、微生物が増殖するためには窒素が必要になる。

8.3.1 前胃内微生物の窒素代謝

前胃内の微生物は食物の中にあるタンパク質を分解して、その窒素をアンモニアからアミノ酸へという形で利用できる¹⁸⁾。また、反すう動物は、ウシで毎日百リットル程度というように、大量の唾液を分泌するが、唾液の中には尿素がはいっている¹⁸⁾。この尿素も前胃内の微生物によってアンモニアに変換されて、微生物体タンパク質の合成材料になる¹⁸⁾。また、ウシの反すう胃（第一胃+第二胃）の上皮細胞は常に管腔へ脱落しているが、反すう胃内の微生物

は脱落上皮細胞も窒素源として利用している¹³⁾。

ヒトにとっては、血液中の尿素は腎臓から排出されるのをまっている「老廃物」であるが、反すう動物は尿素を唾液や前胃の壁から分泌して、微生物体タンパクに変換させ、小腸へ流出する微生物体タンパクを消化・吸収している。このようにいったん摂取した窒素を何度も再回転させるので、えさの中のタンパク質（窒素）が少なくても、反すう動物はいきてゆける。

8.3.2 大腸内微生物の窒素代謝

食物由来のタンパク質はほとんど大腸にはながれてこない。ただし、消化酵素や、消化管粘膜から脱落した上皮細胞などは大腸内の微生物の重要な窒素源である。大腸にもかなりの量の尿素がながれこむ。ひとつは胆汁や膵液、腸液のなかにふくまれる尿素である。尿素は受動拡散によって、血液から消化管管腔へ分泌されるからである。大腸の粘膜には尿素を能動的に管腔内へと分泌する機構もある¹⁹⁾。

これらの窒素化合物から大腸内細菌はタンパク質を合成する。こうして合成された微生物タンパクは糞中へと排出される。ところが、自分が排出した糞をたべる動物が数多くいて、こうした動物は大腸内でできた微生物タンパクを回収できる⁵⁾。ウサギなどでは特定の時間帯に盲腸の内容物そのままのような糞を排出して、その糞だけを食べる。こうした特別の糞に動物はつよくひかれるが、それが味覚によるか嗅覚によるかは不明である。

このように、糞食をしなければ大腸内にながれこんだ尿素を回収することはできないとかがえられてきたが、大腸内の細菌が尿素からつくったアミノ酸を大腸から吸収していることがわかってきた¹⁹⁾。たとえば、体内のリジン代謝プールのうちで食物に由来する流入は約半分、のこりの半分は大腸内の細菌が合成したリジンである¹⁹⁾。したがって、糞食をしない動物でも大腸内微生物の増殖が低下していると窒素の利用効率が悪くなって、尿中窒素排出がふえるはずである。

8.4 炭水化物代謝と窒素代謝の関連

炭水化物代謝と窒素代謝とは連関する。発酵タンクに尿素がながれこんでもエネルギーや炭素源が不足すると微生物は増殖できない¹⁸⁾。ぎゃくに、発酵タンク内の微生物の増殖を最適化するような条

件^{20,21)}にすると尿中への窒素の排出が少なくなって、その分だけアミノ酸として宿主に再利用されたり、糞中へ排出されることになる¹⁸⁾。これは、窒素含量の少ない草を食べていきっていくには重要なことであるが、同時に尿素排出のための水の尿中排出も節約できるから乾燥地帯での生活にも有利である。

9. 微生物の代謝産物の吸収

9.1 短鎖脂肪酸の吸収

前胃にしる大腸にしる、微生物がつくった短鎖脂肪酸の95%以上が生産部位で吸収される^{22,23)}。

短鎖脂肪酸の吸収は前胃でも大腸でも単純拡散と担体輸送の両者が関与している^{22,23)}。後者は、炭酸水素イオンとの交換輸送である。短鎖脂肪酸が吸収されると炭酸水素イオンが分泌されるので、発酵タンク内の酸性化を滴定と緩衝作用とでふせぎ、連続した微生物消化を可能にさせる^{22,23)}。こうした交換輸送による以外にも、唾液、脾液、腸液などから炭酸水素イオンを発酵タンクに供給している。

9.2 乳酸やこはく酸の吸収

おなじ有機酸でも、乳酸やこはく酸の吸収速度は短鎖脂肪酸の場合にくらべて極端に遅い²⁴⁾。しかも、これらの酸の吸収には炭酸水素イオンの分泌がともなわない²⁴⁾。したがって、乳酸やこはく酸は前胃や大腸の管腔内に蓄積しやすく、その結果管腔内のpHが異常低下して消化管の運動が停止したり、アシドーシスがおこったりする。

9.3 アンモニアの吸収

アンモニアも前胃や大腸から吸収される²⁵⁾。吸収機構は不明だが、短鎖脂肪酸とアンモニアは相互の吸収を促進する²⁵⁾。肝硬変の人では大腸から吸収したアンモニアが肝臓で処理されないで末梢血にはいった中枢神経にいたり、肝性脳症や肝性昏睡の原因になる²⁶⁻²⁸⁾。

10. エネルギー栄養素としての短鎖脂肪酸

短鎖脂肪酸は前胃²⁹⁾や大腸³⁰⁾の上皮細胞の主要なエネルギー源である。したがって、こうした酸を十分に供給できないような条件(経管栄養、完全消化態栄養、抗生物質投与、絶食など)では上皮細胞へのエネルギー供給が不足して、ナトリウムや水の吸

収が不全になることがある^{23,31)}。

門脈にはいった短鎖脂肪酸はかなりの部分が肝臓でエネルギー基質あるいは脂肪合成の基質として利用される^{14,29)}。反芻動物では消化管からのグルコース供給が期待できないが、彼らは肝臓でプロピオン酸からグルコースを合成する²⁹⁾。酢酸は肝臓での代謝を逃れて末梢にまでいたり、筋肉や腎臓、乳腺などで、エネルギー基質や脂肪合成の基質として利用される^{14,29)}。

このように短鎖脂肪酸は、草食動物にとっては糖質や脂肪よりもはるかに重要なエネルギー栄養素である。短鎖脂肪酸のエネルギー貢献度は動物の食性によってちがうが⁵⁾、反すう家畜では維持エネルギーの80%程度まで、ヒトでも5%以上をまかなっている。

11. 発酵産物の作用

前胃内や大腸内につくられる短鎖脂肪酸にはさまざまな生理作用がある。前胃から作用させたときも、大腸から作用させたときも、短鎖脂肪酸の作用は基本的には同様である。また、短鎖脂肪酸以外の有機酸やアンモニアにもいろいろな作用がある。

11.1 水や溶質の吸収に対する影響

短鎖脂肪酸は前胃や大腸での水やナトリウム^{23,32)}、カルシウム³³⁾の吸収を促進する。しかし、乳酸は水やナトリウムの吸収を促進しない^{16,24)}、こはく酸は回腸からの水の分泌をおこさせる³⁴⁾。

11.2 粘膜血流量

短鎖脂肪酸は局所的に消化管の粘膜の血流量をふやし、粘膜への酸素供給もふやす³⁵⁾。粘膜内の小動脈の平滑筋を弛緩させて小動脈を拡張させるからである。前胃や大腸の粘膜上皮細胞は短鎖脂肪酸を酸化してエネルギーを得ているが^{30,36)}、酸素の供給がふえれば短鎖脂肪酸を酸化するにはつごうがよい。

11.3 消化管上皮の増殖促進作用

短鎖脂肪酸を多芻類の第一胃に投与すると第一胃上皮細胞の増殖を促進する³⁷⁻³⁹⁾。作用はn-酪酸がプロピオン酸や酢酸よりも強い³⁸⁾。短鎖脂肪酸がインスリンの分泌を促進し、血中インスリン濃度の上昇することによって上皮細胞の増殖を刺激するらしい^{40,41)}。

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能

ラットの大腸に短鎖脂肪酸を投与すると、小腸や大腸の上皮細胞の増殖速度や陰窩の深さ（細胞数）がふえる^{42,43}。この作用は水素イオンの作用ではなく⁴⁴、非解離型の短鎖脂肪酸の作用だとかんがえられる^{43,45,46}。作用は用量依存性で、酪酸>プロピオン酸>酢酸の順に強い⁴³。

乳酸も結腸上皮細胞の増殖を刺激するが、pH7.0だと効果がなくて、pH5.0だと増殖を促進する⁴⁴。こはく酸は、大腸上皮細胞の増殖を抑制し、粘膜の厚さや陰窩あたりの上皮細胞数も減少させる（稲垣・坂田、未発表）。

アンモニアも結腸上皮細胞の増殖を刺激するが、アンモニアは上皮細胞数をかえないので、短鎖脂肪酸の作用とはちがう⁴⁷。

大腸に投与した短鎖脂肪酸は小腸上部の上皮細胞の増殖も刺激する^{42,48}。全身性の機構によって大腸内の短鎖脂肪酸の刺激が遠隔部位につたえられていることになる。求心性の伝達は副交感神経系による⁴⁹が中枢から消化管への最終出力に自律神経系は関与していない⁵⁰。

短鎖脂肪酸のこうした作用は、草食動物が採食量におうじて消化管粘膜の量、すなわち粘膜からの吸収や代謝の能力を変化させる機構として貢献しているのではないだろうか⁵¹。

11.4 粘液分泌を促進する作用

短鎖脂肪酸は大腸粘膜からの粘液放出をさかんにする^{52,53}。この作用は、局所作用で、大腸内の短鎖脂肪酸の刺激が粘膜下神経叢からアセチルコリン作動性の神経によって粘液分泌細胞につたえられているらしい⁵³。

11.5 消化管運動に対する作用

短鎖脂肪酸を回腸内にいれると蠕動運動がさかになる^{54,55}。作用の強さは酪酸>プロピオン酸>酪酸の順で、非解離の短鎖脂肪酸よりも短鎖脂肪酸アニオンのほうが作用が強い。

いっぽう、遠位結腸の内容物をあらいながして、そこに酪酸やプロピオン酸をいれると数秒後に強い収縮がおこって、内容物は肛門方向に移動するが、やがて結腸は弛緩する⁵⁶⁻⁵⁸。酢酸にはこうした作用がない。また、盲腸や近位結腸は短鎖脂肪酸によって収縮しない。ただし、無菌動物では酢酸も収縮をおこすし、盲腸や近位結腸も短鎖脂肪酸によって収

縮する。こうした作用には壁在神経叢の情報伝達がかかわっている。

きれいにあらった反芻胃に短鎖脂肪酸をいれると、反芻胃は一旦強烈に収縮して、やがて反芻胃の運動がおさえられる^{58,59}。第四胃（塩酸を分泌する部分）や十二指腸、盲腸などに短鎖脂肪酸をいれても、反芻胃の運動がおさえられる^{58,59}。第四胃や小腸、大腸の中の情報が迷走神経反射によって反芻胃につたえられているのである⁵⁹。

ブタでも大腸内の短鎖脂肪酸刺激が迷走神経反射によってつたえられて、胃からの排出がおさえられる⁶⁰。これは、大腸内への発酵基質の流入を制限するのに役だっている機構かもしれない。

11.6 膵臓外分泌にたいする作用

短鎖脂肪酸を反すう胃や盲腸のなかにいれると膵液の流量や酵素の分泌がふえる⁶¹。この作用は、粘膜にある受容機構が感知した情報を迷走神経反射によって膵臓外分泌細胞につたえておこるとかんがえられている⁶²。大腸内に未消化の物質が大量にながれこんで短鎖脂肪酸の生産が増加したときに、膵臓からの消化酵素の分泌が多くなれば、小腸内での消化が良くなって、大腸への基質の流入がへる可能性がある。

11.7 内分泌に対する作用

反芻動物では短鎖脂肪酸は膵臓からのインスリンやグルカゴンの分泌⁶¹をうながし、脳下垂体からの成長ホルモンの分泌をおさえる⁶³。ヒトでは短鎖脂肪酸を直腸に注腸すると膵臓からのグルカゴン分泌が刺激される⁶⁴。

12. 短鎖脂肪酸の受容機構

第一胃や大腸の粘膜には短鎖脂肪酸の存在を関知する機構があるとかんがえられている⁶⁵。大腸の粘膜内か粘膜直下にプロピオン酸やn-酪酸、n-吉草酸を関知する機構があるが、この機構は乳酸には反応せず、酢酸は典型的な拮抗阻害物質としてはたらく。大腸は有機酸の種類をかんじわけていることになる。この機構は刺激をあたえて1分くらいで脱感作するが、刺激をとりのぞけば感受性をとりもどす。

13. 消化管内発酵の様子をモニターする機構

これまでのべたように、前胃発酵動物でも大腸発酵動物でも、短鎖脂肪酸やそれ以外の有機酸、アンモニアなどによって消化管や臓腑などの機能が影響をうける。これは、消化管内発酵の様子を、「どのような」代謝産物がどのような濃度で消化管内に存在するかということによって宿主動物はモニターしているということでもある⁵¹⁾。こうした機構は、食物に季節変動が大きい地域にすむ草食動物にとってはとくに重要かもしれない。消化管粘膜はエネルギー消費やタンパク要求が大きい組織であるし、内容物自体も重いので、つかわない消化器官を大きなままではこぶのは不利だとおもわれるからである。

おわりに

ほ乳動物は消化管内にすみついた微生物の酵素を利用して植物の難消化性の構造多糖を消化する戦略を発達させた(表2)。こうした戦略のひとつの頂点が反芻動物の消化方式である。この方式によって反芻動物はセルローズが多くて、窒素含量が少ない草を主食としていきられるようになり、さまざまな気候のところに進出できるようになった。いっぽうで、大腸発酵という古典的な戦略をさまざまな方式で洗練した動物も多数出現した。齧歯類も世界中で繁栄しているが、彼らは大腸発酵のメリット、とく

に小型粒子の選択的貯留という戦術を採用することによって、小型であるというデメリットを克服しているのではないだろうか。

文 献

- 1) Contributors: Food, form and function: interrelationships and future needs. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 411-430 (1994)
- 2) Langer P: Food and digestion of Cenozoic mammals in Europe. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 9-24 (1994)
- 3) Chivers DJ and Langer P: Gut form and function: variations and terminology. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-8 (1994)
- 4) Langer P: Classification of foods for comparative analysis of the gastro-intestinal tract. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function

表2 ほ乳動物の体の大きさと消化管の発達部位、消化戦略、食物¹⁾

体の大きさ (kg)	発達部位	例	食 物								
			双子葉、葉		草 (繊維含量)		果実	種子	蜜・花粉	キノコ	根・塊茎
			高リグニン	低リグニン	低・中	高					
>1200	前胃 反芻あり	いない									
	前胃 反芻なし	カバ									
	結腸	クジラ									
20-1200	前胃	サイ、ゾウ									
	結腸	反芻類									
	盲腸	ラクダ類・カンガルー									
1-20	前胃+バイパス	ウマ									
	前胃-バイパス	ウオンバット									
	盲腸+分離	カピバラ									
	盲腸-分離	一部の反芻類									
	単純な消化管	ネズミカンガルー・コロブスザル									
	単純な消化管	ワラビー									
<1	盲腸+分離	ナマケモノ									
	盲腸-分離	コアラ									
	単純な消化管	重歯類・グレートグライダー									
	単純な消化管	齧歯類・一部の霊長類									
1-1200	単純な消化管	ブラッシュテイルポッサム									
	単純な消化管	ハイラックス									
	単純な消化管	齧歯類									
1-1200	単純な消化管	リングテイルポッサム									
	単純な消化管	キツネザル									
	単純な消化管	齧歯類									
1-1200	単純な消化管	果実食・樹液食の有袋類・霊長類									
	単純な消化管	食虫類									
1-1200	単純な消化管	食肉類・霊長類・有袋類・吸血コウモリ・一部の果実食コウモリ・蜜食の動物									

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能

- (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 74-86 (1994)
- 5) Stevens C and Hume I: Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System., Cambridge University Press, Cambridge (1995)
 - 6) Van Soest P: Nutritional ecology of the ruminant., Cornell University Press, Ithaca (1994)
 - 7) Wallace J: Biochemistry and microbiology in the rumen. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 57-71 (1995)
 - 8) Macfarlane GT and Macfarlane S: *Scand J Gastroenterol* 32, 3-9 (1997)
 - 9) Sun CQ, O'Connor CJ, Turner SJ, et al.: *Chem Biol Interact* 113, 117-131 (1998)
 - 10) Hofmann R and Schnorr B: Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens., Enke, Stuttgart (1982)
 - 11) Chivers DJ and Langer P: The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. (1994)
 - 12) Hume I: Gut morphology, body size and digestive performance in rodents. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 315-323 (1994)
 - 13) Cheng K, Forsberg C, Minato H, et al.: Microbial degradation within the rumen. Physiological Aspects of Digestion and Metabolism in Ruminants eds.), Academic Press, Inc., San Diego, pp. 595-624 (1991)
 - 14) Livesey G and Elia M: Short-chain fatty acids as an energy source in the colon: metabolism and clinical implications. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 427-481 (1995)
 - 15) 牛田一成他: 栄養生理研究会報 39, 19-28 (1995)
 - 16) Moller PD, Diernaes L, Sehested J, et al.: *Comp. Biochem. Physiol.* 118, 387-388 (1997)
 - 17) Breves G and Stück K: Short-chain fatty acids in the hindgut. . Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-85 (1995)
 - 18) Egan A, Boda K and Varady J: Regulation of nitrogen metabolism and recycling. Control of Digestion and Metabolism in Ruminants (Milligan L, Grovum W and Dobson A eds.), Prentice-Hall, Englewood Cliffs, pp. 386-419 (1986)
 - 19) Jackson AA: *Biochem Soc Trans* 26, 231-236 (1998)
 - 20) Durand M: XXIII SIMPOSIO INTERNAZIONALE Societa Italiana per il Progresso della Zootecnica, Milano (1988)
 - 21) Demeyer D and Nevel C: *Reprod Nutr Develop* 26, 161-179 (1986)
 - 22) Gäbel G: Transport of short-chain fatty acids in the ruminant forestomach. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 133-147 (1995)
 - 23) von Engelhardt W, Bartels J, Kirschberger S, et al.: *Veterinary Quarterly* 20 Suppl 3, S52-9 (1998)
 - 24) Umetsaki Y, Yajima T, Yokokura T, et al.: *Pflügers Arch* 379, 43-47 (1978)
 - 25) Bödeker D: 1. Europäische Konferenz für die Ernährung des Pferdes, 147-149 (1993)
 - 26) Zieve FJ, Zieve L, Doizaki WM, et al.: *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 191, 10-6 (1974)
 - 27) Uribe-Esquivel M, Moran S, Poo JL, et al.: *Scand J Gastroenterol* 32, 49-52 (1997)
 - 28) Weber FL: *Scand. J. Gastroenterol.* 32, 83-87 (1997)
 - 29) Ørskov E: Utilization of short-chain fatty acids in ruminants. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 243-256 (1995)
 - 30) Roediger R: The place of short-chain fatty acids in colonocyte metabolism in health and ulcerative colitis: the impaired colonocyte barrier. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 33

- 31) von Engelhardt W, Rönna K, Rechkemmer G et al.: *Anim. Feed Sci. Technol.* 23, 43-53 (1989)
- 32) von Engelhardt W, Rönna K, Rechkemmer G, et al.: *Anim. Feed Sci. Technol.* 23, 43-53 (1989)
- 33) Trinidad TP, Wolever TMS and Thompson LU: *Am. J. Clin. Nutr.* 63, 574-578 (1996)
- 35) Mortensen F and Nielsen H: In vivo and in vitro effects of short-chain fatty acids on intestinal blood circulation. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 391-400 (1995)
- 36) Ash R and Baird G: *Biochem. J.* 136, 311-319 (1973)
- 37) Sakata T and Tamate H: *J. Dairy Sci.* 61, 1109-1113 (1978)
- 38) Sakata T and Tamate H: *J. Dairy Sci.* 62, 49-52 (1979)
- 39) Sakata T and Yajima T: *Q. J. Exp. Physiol.* 69, 639-48 (1984)
- 40) Sakata T, Hikosaka K, Shiomura Y, et al.: *Br. J. Nutr.* 44, 325-331 (1980)
- 41) Sakata T, Hikosaka K, Shiomura Y et al.: Stimulatory effect of butyrate on epithelial cell mitosis in the rumen and its mediation. "Cell Proliferation in the Gastrointestinal Tract", Pitman Medical, pp. 121-137 (1980)
- 42) Sakata T: *J. Nutr. Sci. Vitaminol.* 32, 355-362 (1986)
- 43) Sakata T: *Br. J. Nutr.* 58, 96-103 (1987)
- 44) Ichikawa H and Sakata T: *Dig. Dis. Sci.* 42, 1598-1610 (1997)
- 45) Sakata T: Effects of short-chain fatty acids on gastro-intestinal epithelial cells. Dietary fibre: mechanisms of action in human physiology (Cherbut C and Barry JL eds.), John Libbey Eurotext, pp. 61-68 (1995)
- 46) Sakata T: Effects of short-chain fatty acids on the proliferation of gut epithelial cells in vivo. Physiological and Clinical Aspects of Short Chain Fatty Acids (Cummings JH, Rombeau JL and Sakata T eds.), Cambridge University Press, pp. 289-305 (1995)
- 47) Ichikawa H and Sakata T: *J. Nutr.* 128, 843-7 (1998)
- 48) Sakata T: *Br. J. Nutr.* 58, 95-103 (1987)
- 49) Frankel W, Zhang W, Singh A et al.: *Gastroenterol.* 106, 375-380 (1994)
- 50) Sakata T: *Scand. J. Gastroenterol.* 24, 886-890 (1989)
- 51) Sakata T: Short-chain fatty acids as a physiological signal from gut microbes. The Digestive System in Mammals: Food, Form and Function (Chivers DJ and Langer P eds.), Cambridge University Press, pp. 392-408 (1994)
- 52) Sakata T and von Engelhardt W: *Cell Tissue Res.* 219, 371-377 (1981)
- 53) Sakata T and Setoyama H: *Comp. Biochem. Physiol.* 111A, 429-432 (1995)
- 54) Cherbut C, Aube A, Blottiere H, et al.: *Gut* 8, 53-58 (1996)
- 55) Cherbut C, Aube AC, Blottiere HM, et al.: *Scand. J. Gastroenterol.* 32, 58-61 (1997)
- 56) Yajima T: *J. Physiol.* 368, 667-678 (1985)
- 57) Yajima T and Sakata T: *Bifidobacteria Microflora* 6, 13-20 (1987)
- 58) Cherbut C: Effects of short-chain fatty acids on gastrointestinal motility. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 191-207 (1995)
- 59) Cottrell D and Gregory P: Regulation of gut motility by luminal stimuli in the ruminant. Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants (Tsuda T, Sasaki Y and Kawashima R eds.), Academic Press, London, pp. 3-32 (1990)
- 60) Ropert A, Cherbut C, Roze C et al.: *Gastroenterol.* 111, 289-296 (1996)
- 61) Katoh K: Effects of short-chain fatty acids on exocrine and endocrine pancreatic secretion. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 223-231 (1995)
- 62) Ohbo M, Katoh K and Sasaki Y: *J. Comp. Physiol. B* 166, 305-309 (1996)
- 63) 松永延吉: 栄養生理研究会報43, 69-89 (1999)
- 64) Wolever T, Spadafora P and Eshuis H: *Am. J. Clin. Nutr.* 53, 681-687 (1991)

ほ乳動物の食性と消化管の構造・機能

- 65) Yajima T: Sensory mechanism for short-chain fatty acids in the colon. Physiological and clinical aspects of short-chain fatty acids (Cummings J, Rombeau J and Sakata T eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 209-221 (1995)

<著者紹介>

坂田 隆 氏

昭和53年3月 東北大学大学院農学研究科畜産学専攻博士課程後期修了(農学博士)

昭和53年9月 Stuttgart-Hohenheim 大学動物生理学教室教員

昭和55年4月 Hannover 獣医大学生理学教室教員

昭和56年4月 株式会社ヤクルト本社中央研究所(昭和63年5月まで)

昭和62年3月 DAAD 招待研究者(Hannover 獣医大学、昭和62年8月まで)

昭和63年5月 フランス INRA 招待研究者(昭和63年7月まで)

平成元年4月 石巻専修大学工学部助教授

平成8年4月 教授に昇格

専門分野 比較栄養生理学

研究分野 宿主と消化管内微生物との相互作用

