味蕾に関する研究(第1報) ——各種動物の味蕾の走査電子顕微鏡的観察——

鹿児島大学医学部耳鼻咽喉科学教室(主任: 大山 勝教授)

小 川 敬

COMPARATIVE MORPHOLOGICAL STUDIES ON SURFACE ULTRASTRUCTURES OF TASTE BUDS IN THE VERTEBRATES

KEI OGAWA, M.D.

Department of Otolaryngology, Kagoshima University, Faculty of Medicine, Kagoshima.

The comparative ultrastructural studies of taste buds were made scanning electron microscopically in 15 different kinds of the vertebrates, such as fish, frog, newt, lizard, snake, chicken, macaw, mouse, rat, guinea pig, rabbit, cat, monkey and human.

There were no remarkable differences in the shapes and sizes of the taste pores on the surface ultrastructure of the taste buds among classes and species of such animals, but in the taste buds in frog, lizard and bird, there were some morphological characteristics in the distribution sites in the oropharynx. On the basis of the surface morphological features, these taste buds could be classified into five different types; type I named crater-like type, II buried type, III exposed type, IV disc type and V specific type. Most of the taste buds in these cases seemed to belong to type I or II groups.

The relationships between the ultrastructural characteristics of taste buds and their physiological roles were discussed briefly from a viewpoint of evolution of taste sensation in the vertebrates.

Key words: taste bud, taste cell, taste pore, SEM, vertebrate

A 90—0240—90010

I. 緒 言

味蕾は味覚受容の最初の場として機能する一種の感覚器である。過去、これをめぐって数多くの形態学的研究が、それも主として光顕(LM)あるいは透過型電顕(TEM)的に、行われてきた。しかし、味細胞表面構造についての研究は散発的で、まして各種動物を対象に総括的に比較検討した報告は、いまだこれを見ない。今回著者は、走査型電子顕微鏡(SEM)により味蕾の形態的特徴を表面微細構造の観点から追求し、これらと機能との関係の有無について検討した。その結果、過去に例をみない新たな味蕾表面構造を見い出すなど、若干の興味ある知見が得られたので、文献的考察を加えて報告する。

II 研究方法

1) 研究対象

脊椎動物を対象とした。すなわち、魚類のコイ、テイラピア、両棲類のトノサマガエル・イモリ、爬虫類のトカゲ・シマヘビ、鳥類のニワトリ・インコ、哺乳類のマウス・ラット・モルモット・ウサギ・ネコ・サルおよびヒトなどの各味蕾について比較観察した。

2) 研究方法

試料は、各種動物用の生理食塩水を用いて丹念に洗浄を行った。粘液除去のためには、ジェット流によって試料表面を洗浄した。次いで、1%グルタルアルデヒドで1時間以上、前固定した。バッファーにて洗浄後、後固定は1%オスミウム酸で3~6時間行った。また、試料の導電性を高めるために、村上のタンニン酸、オスミウム酸による導電染色を行った。上昇アルコール系列で脱水後、酢酸イソアミルを中間液として、液体炭酸ガスによる臨界点乾燥を行った。最後に試料をイオンスパッターコーティングにより、白金を

50~100Åの厚さに蒸着した後、日立 SEM (S-570) にて観察した。一部の試料は DMSO (dimethyl sulfoxide) を使用した凍結割断を行い、胞体内の表面構造を観察した。また同時に光顕的にも観察を行った。

III 研究成績

1) 魚 類

コイの味蕾は口腔内はもとより、口唇・鰓耙、さらに体表面やヒゲにも見い出された。図1はコイのヒゲを示し、その前面に一致して多数の噴火口状の隆起が認められ、その中央に1個の味孔が開存していた。図2は上口唇に存在する味蕾を示し、1~数個が集合して上皮乳頭を形成していた。それを強拡大すると(図3)、直径8μmの球状の味蕾表面には microvilli が密生し、さらに長短種々の apical process が20本程度観察され、周囲上皮は強い剝脱傾向を示した。下口唇では図4のように、1個の味蕾は1個の乳頭内に存在し、その周囲上皮の剝脱傾向は顕著ではなかった。このように魚類の場合、味蕾の分布様式は部位により特徴的な像を呈していた。一方、同じ淡水魚のティラピアにはヒゲはなく、口唇にコイより多くの味蕾が分布して観察された。

2) 両棲類

その代表であるカエルでは、味蕾は舌・口蓋・声門上部粘膜に観察された。図5のように舌上には多数の糸状乳頭と、400~500個の茸状乳頭に相当する感覚円盤と呼ばれる直径120μm程度の味蕾が存在してみられた。カエルの味蕾表面微細構造は、今回観察したすべての脊椎動物の中で最も特徴的であった。図6は感覚円盤の強拡大像で、格子状に配列する感覚細胞の microvilli (矢印頭) と、それに囲まれる多角形で表面に microridge 様の構造物を有し、また一部には粘液を付着した支持細胞が、明瞭に区別された。感覚円盤周縁には、絨毛細胞が認められた。一方、口蓋に分布している味蕾は、図7のように舌上のものに比し90μmとやや小型で、周囲の口蓋粘膜には豊富な絨毛叢が観察される。この部が、しばしば粘液絨毛系の機能に関する実験材料に用いられるところである。

イモリは同じ両棲類に属するが、味蕾表面構造はカエルとは著しく異なり、むしろ魚類に類似していた。舌上に乳頭は存在せず、microridge にて被われ、剝脱傾向の著しい部分が外味孔に相当し、その中に味蕾が存在していた。図8のように味蕾表面は豊富な microvilli と10本程度の apical process 様突起を有し、

全体として球状を呈していた。また味孔が存在しても、味蕾がその深部に没するのか全く観察不能なものもあり、その場合、外味孔周囲の剝脱傾向は必ずしも著明ではなかった(図9)。

3) 爬虫類

トカゲの味蕾は、図10のようにその大多数が、舌裂溝に面して存在し、あたかもこの部での味物質の貯留に対応して好都合な分布状態を示していた。舌上には乳頭・味孔は存在せず、味蕾表面は周囲上皮より独立して、直接舌上に突出する構造をとっていた。すなわち図11にみられるように、味蕾表面は長さがほぼ均一の microvilli に覆われ、全体として直径3~6μmの円形ないし楕円形を呈していた。周辺部の microvilli は数層にわたり整然と配列していたが、中央にゆくにつれ粗になり粘液を付着することが多かった。味蕾周囲には扁平上皮の密な microridge が観察されイモリに類似していたが、味蕾周囲上皮の剝脱傾向は認められず味孔は存在しなかった。

ヘビの味蕾は舌上には存在しないとされており、事実今回の LM・SEM による検索でも発見し得なかった。しかし、口腔・咽喉頭の精査の結果、口蓋前方の舌接着部位の2つの溝を中心に多数の味蕾様構造物が存在していた。図12のような周囲より隆起した円形噴火口状の乳頭が認められ、直径5~11μmの外味孔より1本の感覚毛を思わせる突起が突出していた。一方、microvilli のみを認めるもの、粘液にて味孔が栓塞されているものも存在していた。LMでの観察でも図13のように、長楕円形の西洋梨型の味蕾、さらにそれに続く神経様構造が認められた。

4) 鳥 類

鳥類の舌の味蕾数は、比較的多いオウムでも350個程度で²⁾、ニワトリにいたっては、わずかに24個と極めて少量であることが報告されている³⁾。今回のニワトリの検索でも、発見が非常に困難で舌後方の軟組織で、重層する上皮の間に microvilli 様構造が見い出されたに過ぎなかった。しかし口蓋粘膜では唾液腺導管開口部付近に多いとされ、事実今回の検索でも図14のように導管開口部側壁に味蕾表面と考えられる microvilli (矢印頭) が突出していた。ニワトリの味蕾に関しては、その分布様式から考えて SEM での表面構造の観察には、多大の労力と忍耐が必要なことは言うまでもない。

インコでは、舌上や口蓋粘膜に LM・SEM にても味蕾は発見不可能であったが、声門部粘膜すなわち声帯遊離縁に多数認められた。剝脱傾向のない味孔周辺上

皮は噴火口状にやや隆起しており、外味孔は $5\sim 10\mu\text{m}$ 程度で味孔内に豊富な microvilli を有するもの(図15)や、粘液顆粒分泌の活発なもの(図16)も認められた。また LM にても、声帯上、重層扁平上皮に包囲された味蕾(矢印頭)が認められた(図17)。なお血管内には、鳥類特有の有核赤血球が存在して観察された。

5) 哺乳類

哺乳類の舌では茸状・葉状・有郭の各乳頭に味蕾が存在し、糸状乳頭にはみられない。一方、口腔内はもとより咽頭壁さらには喉頭蓋喉頭面まで多数の味蕾が存在していた。特に齧歯類の頬粘膜には味蕾が著明に発達していた。これらの事実、食餌を口腔に含みながら摂食する傾向のみられる動物の生態に照らし興味深いものがある。

マウスでは、舌上に図18のように円盤状に隆起した茸状乳頭が分布しており、舌背よりも舌尖部に密度が高い。直径約 $100\mu\text{m}$ の茸状乳頭上のほぼ中央に1個の味孔が存在し、そこに粘液を付着した microvilli と考えられる構造物が認められた(図19)。味孔周囲を構成する上皮には、剝脱傾向が著しく、味蕾を中心とした細胞新生・転換機構を思わせる。一方、口蓋では円形ないし楕円形を呈した直径 $100\sim 200\mu\text{m}$ で、粘膜面よりわずかに突出した乳頭状の隆起が認められ、この頂上に1～2個の味孔が存在していた。この隆起は硬口蓋から軟口蓋の正中線付近に密に存在し、口蓋遊離縁へと続いていた。ラットもよく似た所見を呈し、茸状乳頭当たり1個の味蕾が認められ、いずれもマウスに比しやや大型になっていた。モルモット(図20)、ウサギの茸状乳頭では、数個の味蕾が存在し、高度の味覚機能を持つことが想定される。なお、マウスの糸状乳頭は1本が独立していたが、モルモットでは3つの分岐が1つの単位として観察された。

ウサギでは、特に葉状乳頭味蕾の発達が良好で、 $10\mu\text{m}$ 程度の間隔で密に味孔が開存し、その中に図21のように多数の microvilli が観察された。さらに葉状乳頭の凍結割断標本の観察では、図22に見られるように、多数の味孔(矢印頭)と味蕾割断面が同時に観察可能であった。強拡大では図23のように味細胞・味孔さらに周囲上皮の立体構築が容易に把握され、SEM の利点が十分に発揮し得た。なお、これら味蕾の味細胞割断面の詳細な検討は第2報で報告することにする。

ネコでは、今回の検索で茸状乳頭当たり0～2個と数が非常に少なく、過去の報告¹⁾でも舌全体で2,000個弱と哺乳類の中でも少ないとする成績を裏付けるもの

であった。

サルでは、茸状乳頭上に味蕾は1～数個認められた。葉状乳頭の側溝に開孔する味蕾は発達が悪く、ウサギとは対照的であった。しかし、有郭乳頭側面の味蕾の発達は良好で、中央1/3に密に分布し、多いところでは $25\sim 30\mu\text{m}$ の間隔で開孔していた(図24)。味孔の多くは丹念な洗浄にもかかわらず、粘液様物質で充塞されて(図25)、表面微細構造の詳細は十分明らかでなかった。しかし極く稀に、図26のような感覚細胞由来の構造物と考えられる先端の膨化した棍棒状の突起(矢印頭)が観察された。サル喉頭蓋喉頭面では、絨毛域に隣接した扁平上皮領域にて、 $7\sim 9\mu\text{m}$ の円形ないし楕円形の味孔を認めた。味孔内には図27のような見事な microvilli が多数突出していたが、有郭乳頭にみられたような棍棒状突起は観察し得なかった。喉頭蓋の味蕾分布は、喉頭面の正中寄りの中央より下部で、声門に近づくにつれ増加する傾向にあった。LM での観察でも、図28のように絨毛細胞域に隣接した扁平上皮内に味蕾(矢印頭)を見出し得た。

ヒトの味蕾は、いずれも放射線照射後の摘出標本で検索された。図29は、60歳女性の舌癌症例で、40Gy 照射1ヵ月後に摘出した有郭乳頭側面 SEM 像である。味孔数は減少し、残存している味孔内も分泌物を認めず空虚になっている(矢印頭)。一方、図30は70歳男性の舌癌症例で、45Gy 照射し、2年後摘出された同じく有郭乳頭を示すが、味孔数もほぼ正常化し味蕾の活発な分泌像(矢印頭)が観察される。ヒトの有郭乳頭味蕾分布は、サルのそれに類似していた。

以上各種動物の味蕾の分布・表面構造さらには味孔直径等につき検討したが、この成績と過去の文献上の報告例¹⁾を加えて整理してみると、表1のようになる。

IV 考 按

脊椎動物の系統樹の根から梢の先まで、味蕾ほど一定不変の解剖学的特徴を保っている器官は少ない。魚類では全身の体表にも味蕾が分布するものもあり、発生学的には外胚葉由来ではないかとされている。それらの構造も、高等動物の舌乳頭のそれとほぼ共通の構造を持つことが明らかになっている。従来、このような味蕾の形態学的研究は、主として TEM により味細胞胞体内構造について検討されてきた。一方、現在まで味細胞表面構造については、ほとんど解明されておらず、また統一的に比較解剖学的検索を試みたのは、本研究をもって嚆矢とする。以下、著者の成績と過去

図 1

図 2

図 3

図 4

図 5

図 6

図 7

図 8

図 9

図 10

図 11

図 12

図 13

図 14

図 15

図 16

図 17

図 18

図 19

図 20

図 21

図 22

図 23

図 24

図 25

図 26

図 27

図 28

図 29

図 30

の報告を対比しつつ、味蕾の形態と機能との関連について、考察を加えることにする。

1) 魚類・両棲類・爬虫類・鳥類における味蕾の分布と SEM 像の特徴

今回、魚類では、種々の電気生理学的実験に使用されるコイを主に取り上げた。味蕾は、口腔粘膜、特に口蓋器官に密に存在していたが、口唇・ヒゲ・顔面にも多数分布していた。一方、同じく淡水魚のティラピアではヒゲを欠くが、他部位の味蕾の基本的存在様式並びに表面微細構造は類似していた。ただ、口唇の味蕾数はコイより多く、ヒゲのない点を補っていると考えられた。魚類の味蕾分布については、かなり詳しい報告が成されており、たとえば泥沼に棲むナマズでは、体長 25cm のもので体表に分布する味蕾数は、約 17,500 で全味蕾数の 90% 以上に達するという⁴⁾。視界の悪い泥水中でナマズが口ヒゲを動かして餌を探すのに適した分布と考えられ、事実コイも同様の索餌行動をとり、SEM で観る限り両者の味蕾形態はよく似ている⁶⁾。淡水に棲む魚では視覚により餌を探すといわれ、この種の魚の体表には味蕾はあまり分布しない。例えばモツゴに関する報告⁵⁾では、味蕾は口腔内に約 6,600 個あり、全体の 86% に達している。また、視覚の

中枢である視蓋がよく発達し、視覚も索餌行動にかなり役立っていると考えられ、ナマズと対照的である。

魚類の味蕾の存在様式について、Reutter⁶⁾⁷⁾はソドテールの口腔内味蕾を SEM にて観察し、3つのタイプに分類した。Type I は epithelial papillae の周囲にくぼみのあるもの、Type II は I に類するが乳頭周囲にくぼみを欠くもの、Type III は乳頭はなく apical process のみが上皮細胞のすき間から突出し microvilli が観察不能となっているものとしている。さらに酸素組織化学的検索の結果、Type I はアセチルコリンエステラーゼ活性が高く、Type II, III ではモノアミンオキシダーゼ活性が高いことより Type I は化学受容並びに機械受容を行い、Type II, III は化学受容のみを行っていると推測した。しかし、川喜田等⁸⁾のコイ味蕾の発生に伴う形態的变化の SEM による追跡の結果、epithelial papillae や apical process, microvilli などは発生が進むにつれて大きさは増大するが、形状は変化しないことを確かめている。そして Reutter の組織化学的所見の差による分類は、味蕾の発生段階に伴う違いに過ぎないとして否定的意見を述べている。なお、川喜田ら⁸⁾はその際、記載した味蕾のタイプが、Reutter の分類に従えば Type II に属する

表 1 各種動物の味蕾

		主たる存在部位	舌の味蕾総数	味蕾数／ 上皮乳頭 茸状乳頭	味 孔 直 径
魚 類	コ イ	口唇・口蓋器官・鰓 耙・ヒゲ・その他	(一)	1～数個	8～10 μ
	ティラピア	口唇・口蓋器官・鰓 耙・その他	(一)	1～数個	9～10 μ
両 棲 類	カ エ ル	舌・口蓋・声門上部 粘膜	400～500	1 個	90～120 μ (味孔無)
	イ モ リ	舌・その他	少数	乳頭無	4～7 μ
爬 虫 類	ト カ ゲ	舌・その他	百数十個	乳頭無	3～7 μ (味孔無)
	シマヘビ	口蓋	0	1 個	5～11 μ
鳥 類	ニワトリ	舌・口蓋・口腔底	24	乳頭無	9 μ (味孔無)
	インコ	声帯・その他	?	乳頭無	5～10 μ
哺 乳 類	マ ウ ス	舌・口腔・その他	40～80(茸状乳頭上)	1 個	2～3 μ
	ラ ッ ト	舌・口腔・その他	100～200(茸状乳頭 上)	1 個	2～4 μ
	モルモット	舌・口腔・その他	70～100(茸状乳頭 上)	数個	2～5 μ
	ウ サ ギ	舌・口腔・その他	17,000	数個	2～6 μ
	ネ コ	舌・その他	2,000～3,000	0～2 個	2 μ
	サ ル	舌・口腔・喉頭蓋喉 頭面・その他	11,000	(0)～2～36個	2～7 μ
	ヒ ト	舌・口腔・咽頭・喉 頭蓋・その他	1 万数千個	(0)～2～5 個	2～7 μ

としている。一方、本研究ではヒゲ・上口唇の味蕾は Reutter の Type II, 下口唇のものは Type I に相当するようであり、乳頭の形状の特徴は受容様式よりもむしろ部位により差が出現するものと推測された。

魚類の味蕾構成細胞については、TEM により多数の研究⁹⁾¹⁰⁾が成されている。コイ・ドジョウ・ナマズのヒゲの味蕾に関して受容細胞と支持細胞が認められており、前者には 1～2 本の apical process と呼ぶ直径 0.5 μ m, 長さ 1.5～3.0 μ m の突起があり、一方後者の遊離表面は microvilli で密に覆われているのみである。

apical process については spindle 型・elongated

rod 型が区別可能としている¹⁰⁾が、今回は観察できなかった。Fujimoto¹¹⁾は、apical process に 2 種類の微小管があり外部との連絡があることを認めており、味覚受容機構の増幅や低濃度状態でのイオン吸収に重要な役割を演ずると推測している。いずれにせよ、前述のような細胞表面の基本的構造は魚類の味蕾にほぼ共通する特徴ある形態と結論して差し支えないと思う。

カエルの味蕾に関する形態学的研究は、Graziadei¹²⁾が最初であり、なかでも LM・TEM・SEM の三者による観察をもとにした明快なシェーマは非常に有名である。野村¹³⁾は TEM・SEM によりカエル味蕾の発

生・分化に関する研究を行っている。現在までの報告では、感覚円盤の直径は 90～120 μ m が主で、舌面積に比例してその数・大きさが増加する。味蕾表面の受容細胞の microvilli は、3～4 個の支持細胞に囲まれた部分に最も多数認められ、ほぼ均一の長さであった。Shiba ら¹⁴⁾ のアフリカヒキガエルでは、他に球状の microvilli の存在を指摘しているが、今回の検索では認めなかった。支持細胞の表面は、microridge 様であり、粘液様物質に覆われ詳細は不明であったが、味物質の貯留や味蕾表面の環境を整える働きを有すると想定された。Jasinski¹⁵⁾ のヒキガエルの観察では、このような構造の他に細胞質の突出や陥凹がみられ、細胞の新生・転換を示唆するとしている。著者の観察では、この傾向は口蓋上の感覚円盤にはあまり著明でなく、舌上のものに多くみられ、舌を動かして餌を捕獲するため細胞活動が活発となり、細胞のターンオーバーが促進されるのではないかと考えられる。この感覚円盤は Düring¹⁶⁾ による Merkel 細胞の発見により chemoreceptor としてのみならず mechanoreceptor の可能性も指摘されている。感覚円盤の全周には絨毛が観察され、これは味蕾上に味物質を保持・貯留するのに都合のよい構造と考えられる。舌表面構造では、トノサマガエルのように糸状乳頭を有するものや、ヒキガエルではこれを欠き粘膜皺襞を呈するというふうに多岐にわたるが¹⁵⁾、味蕾そのものはほぼ共通で、全体的には Graziadei¹²⁾ の示したスキーマが将にカエルの味蕾の基本構造を示していると考えられる。

イモリの味蕾に関する研究は、これまで渉猟し得た限り、SEM による観察例は皆無であり、今回の著者の観察が最初である。サンショウウオについては、Farbman¹⁷⁾ が TEM にて詳細に検討し、他の脊椎動物に比し味蕾の直径・長さが 2 倍あり、かつ細胞数も多く、また個々の細胞自体も大きいことを報告している。そして、構成細胞については分泌細胞である暗細胞、受容細胞として明細胞さらに基底細胞の 3 種が明らかにされている。Jasinski¹⁸⁾ は、サンショウウオ舌を LM・SEM で観察し、その結果各種の乳頭構造物を欠き、味孔は存在しなかったことを述べている。しかし、感覚円盤は認められ、その表面の大部分は支持細胞によって占められ、その細胞間に不規則に突出する microvilli を観察し、カエルの味蕾に一部類似しているとした。その際イモリの味蕾についても言及し、これには味孔を認めたとし、この点は今回の検索成績と一致するものであった。ところで、本研究では 2 種の味

孔型が観察された。すなわち、外味孔周囲上皮の剝脱傾向が著しく味蕾表面が露出するものと、剝脱傾向がなく味蕾が味孔内深く埋没し表面が観察不能なものである。前者は活動期、後者は休止期あるいは味孔周囲の剝脱傾向がないことより新しい味蕾の再生像を示すものと思われる。変温動物のこれら味蕾は、温度の影響を受け易く、味蕾のターンオーバーの周期が変化し得ることも否定できない。

爬虫類の味蕾の表面構造に関する SEM 観察は、渉猟し得た限りこれまで報告をみない。Uchida¹⁹⁾ は TEM により、トカゲ・ヘビ・カメの味蕾微細構造と組織化学的研究を行っている。そして、トカゲ・カメでは味蕾は舌、上顎・下顎の口腔側粘膜に存在することを、またヘビでは歯列に沿い扁平上皮に被れた小隆起にそれを見い出している。また味蕾は 3 種類の細胞より構成され、哺乳類の味蕾に類似しているが、カメでは下等動物にみられる基底細胞に似た細胞が認められ、比較解剖学的に爬虫類の味蕾は、哺乳類と両棲類または魚類の中間に位置すると結論している。表面構造については、microvilli と細胞質の不規則な突起を認めているが、今回の SEM 検索で初めて観察したようなヘビの味蕾に見られる長い感覚毛様突起の像は、報告されていない。新知見と言える。ヘビでは、従来の報告²⁰⁾ どおり、LM・SEM とも舌上に味蕾は発見し得なかったが、上顎の舌接着部の 2 本の溝の中に見い出され、Uchida¹⁹⁾ の報告した歯列とは異なった場所に存在した。ヘビの舌運動から考慮して、今回同定し得た部位の方が適所のように思われる。トカゲでは舌の裂溝に沿う部位に多数散在し、味物質貯留に都合良く味覚受容に最適である。その表面構造は、ヘビとは全く異なり均一の microvilli で覆われている。従って同じ爬虫類でも、表面構造も存在部位も異なり、一概に論ずることはできない。また、ヘビの味蕾は、哺乳類の茸状乳頭のそれに類似するが、トカゲは特殊な類に属すると考えられる。

鳥類の味蕾の報告は、比較的少ない。ニワトリにある種の味覚が発達していることは、多くの実験的研究で明らかにされているが、味蕾が存在するか否かについては、従来議論の多いところであった。たとえば、Merkel²¹⁾ は鳥類の舌を汎く研究し味蕾は存在しないと結論し、Calhoun²²⁾ は、ニワトリの全消化管を検索した結果やはり味蕾を発見し得なかったとした。一方、Bath²³⁾ は、ニワトリの舌に 30～70 個の味蕾を認め、これが鳥類の味蕾の報告の最初であった。現在では Lin-

denmaier ら²⁴⁾ がニワトリの全口腔粘膜について連続切片を作成し、初生ビナで 5～12 個、3 カ月齢の中ビナで 24 個の味蕾を確認して以来、鳥類の味蕾は極めて少量ではあるが存在が確実となった。斉藤²⁵⁾ は、初生ビナの口腔内味蕾数を詳細に検討し、口蓋で平均 196.2 個、口腔底で 152.2 個、舌で 12.0 個とし、Lindenmaier らの報告よりは、かなり多い数字を示している。また諸家^{25)～27)} により、これら味蕾は、すべて唾液腺導管開口部付近に存在したと報告されている。一方、今回の SEM 的研究の経過においても、ニワトリの舌表面における味蕾の検出は非常に困難を極め、わずかに口蓋の唾液腺導管開口部近くの側壁に味蕾表面と思われる microvilli 様構造物を観察したに過ぎなかった。電気生理学的には、Halpern²⁸⁾ は舌後部での化学刺激・温度刺激応答を確認し、これが味蕾によることを類推した。ニワトリの味蕾構成細胞について、斉藤²⁵⁾ は受容・支持細胞を区別しているが、Gentle²⁸⁾ は 1 種類の細胞のみを同定したとし、これに否定的な意見を述べている。しかしこれらの報告は、いずれも LM での成績であり、今後 TEM での詳細な検討が必要であることは言うまでもない。一方、口腔以外での味蕾の分布に関する研究では、Marshall²⁹⁾ は、鳥類の場合、喉頭にも味蕾を認めているが、本研究でもインコの声帯遊離縁で LM・SEM にて味蕾様構造物を観察し得た。従ってインコでは、舌・口蓋・口腔粘膜に LM 用連続切片では味蕾は認められなかったことから、喉頭領域における味蕾の感覚機能に果たす役割は極めて特異的かつ重要であることを示唆している。この声帯周辺にみられる味蕾では、表面の microvilli の発達は著明で、粘液の付着も少なく外来物質に接触し易い構造をとっており、従って味覚と同時に気道の防御機構その他に係る受容器としての役割も兼ね備えているものと考えられる。

2) 哺乳類における味蕾構成細胞のタイプ別特徴

哺乳類の味蕾に関する報告は、主として TEM により行われており、特に齧歯類のそれに関するものが多い。たとえば Farbman³⁰⁾ は、ラット茸状乳頭の味蕾について初めて細胞型を 4 種に分類した。すなわち microvilli が発達し、層状の dense body や発達したゴルジ装置を有し神経とシナプスを作る味覚受容の暗細胞、ミトコンドリアと小胞の豊富な味孔の環境を整える明細胞、他の細胞の前駆細胞となる周囲細胞さらに前三者の中間型とされる基底細胞等々である。これに対し、Uga³¹⁾ はラット有郭乳頭味蕾について、細胞質

に特有のライソゾームや小空胞を含み細胞頂部に味孔底部に終わる短い microvilli を有する明細胞と粗面小胞体と多数の小顆粒を含み細胞頂部に外味孔を越えて桿状の突起を有する暗細胞の 2 種に区別し、前者が神経線維とシナプスを作ることを見出し、これを受容細胞と位置づけている。武田²²⁾ は、マウス・ラットの有郭乳頭と葉状乳頭味蕾は類似した微細構造を有し、構成細胞を 3 型の味細胞と基底細胞に分類している。また、茸状乳頭の構成細胞については、これら 2 者とは異なり、むしろ軟口蓋のそれに似るという報告³³⁾ もある。今回の SEM での観察成績では哺乳類の有郭・葉状乳頭の味孔形態は両者ともに類似し、味孔上皮の剝脱傾向はあまり強くないが、茸状乳頭のそれは顕著であった。また味蕾頂上部の部位による構造的特徴については、ウサギの葉状乳頭やサルの有郭乳頭味蕾表面の場合は外味孔付近で microvilli や棍棒状突起が観察されたが、ラットやマウスの茸状乳頭の味蕾では味孔には粘液様物質が豊富に存在し、これによって栓塞されて表面構造が十分観察されない程であった。これは武田³²⁾ のマウス茸状乳頭味蕾の microvilli は短く味孔内深部で終わっており、一方有郭・葉状乳頭味蕾表面は外味孔より突出するという報告にほぼ一致している。このように舌の部位により味孔部分の微細構造に差があるという事実は、茸状乳頭や軟口蓋の味蕾が口腔内に露出しているのに対し、有郭・葉状乳頭の味蕾が溝の中に存在し、味物質をより効率よく捉え、かつその部で停滞し易い構造をとっているであろう。

葉状乳頭に関する研究は、家兎でよく行われているが、それは味蕾数の豊富なことによる。Tuckerman³⁴⁾ によれば、1 つの葉状乳頭に約 7,000 個の味蕾が存在しているという。これは、齧歯類が食餌摂取の際に頬部の pouch に食物を貯留させる習性のあることに照らして、頬粘膜における味蕾の発達は、自然の摂理にかなった機能的解剖として興味深い。ウサギ葉状乳頭の味蕾構成細胞も Murray³⁵⁾ 以来、4 型に分類されている。つまり核・胞体とも暗調で細長い microvilli を有する I 型(暗)細胞、核・胞体とも明調で、豊富な小胞と滑面小胞体を有し短い microvilli をもつ II 型(明)細胞、さらに径 80～100nm の有芯シナプス小胞をもち、その中に電子密度中等度の顆粒を認め、ただ 1 本の棍棒状突起を有する III 型(中間型)細胞、これらに加えて基底細胞の 4 種類である。Farbman³⁶⁾ は、この観察成績が、サルの葉状乳頭味蕾とほぼ一致していたとしており、種による差はなく基本的な構造と考えて

いる, Jahnke³⁷⁾ はウサギ葉状乳頭味蕾を凍結レプリカで観察し, 特に microvilli を詳細に検討した. その結果, I, II 型細胞のそれは内耳有毛細胞の stereocilia に類似し, III 型細胞は長さ $7\mu\text{m}$ の 1 本の microvilli のみを有し, かつ多数の特殊な小胞を含み, これが味受容に重要な役割を担うとしている. SEM による検索では, Shimamura³⁸⁾ がウサギの葉状・有郭乳頭味蕾表面を詳細に観察し, 前者の味毛の発達を挙げ, III 型細胞の表面を立体的に把えたと思われる棍棒状突起を報告している. また Toyoshima³⁹⁾ は, DMSO を用いた含水凍結断面を行い味蕾断面を立体的に観察し, 味孔部分の microvilli 特に Murray³⁵⁾ の言う III 型細胞の棍棒状突起の存在を明確に呈示している. 本研究では, ウサギ葉状乳頭で外味孔に到達する多数の microvilli は認められたが, 棍棒状突起は同定し得なかった. これは, microvilli への粘液の付着によるものや, 棍棒状突起の長さにバラツキがあるためか, さらに III 型細胞自体の数が他の細胞型に比し少ないことによるのか, あるいは III 型細胞のターンオーバーの時間的問題の関与のいずれかであろう. この突起について Arvidson⁴⁰⁾ は, サルの茸状乳頭でも見出し出したとしているが, その写真にみる限り本研究でのサル有郭乳頭における味蕾の観察成績と同様に, 粘液様物質のような人工産物のごとく思われ, 決して明確な所見とは言えないようである. しかし前述のヘビの味蕾の感覚毛を思わせる単一の長い microvilli は明らかに認められるので, これは恐らく III 型細胞にみられる突起の一種に相当するかも知れない. 一方, 後述する喉頭蓋喉頭面の味蕾は見事な microvilli を有するが, このような突起は見出し得なかった. 従って, III 型細胞の特殊な突起は, すべての味蕾に存在するのではなく, 哺乳類の場合, 葉状・有郭乳頭のような味蕾表面が舌上に露出していないものに特異的な構造と考えられる.

哺乳類の茸状乳頭の味蕾数も興味深い問題である. マウス・ラットでは 1 乳頭あたり 1 個の味蕾を認め, モルモット・ウサギでは数個が観察可能である. またサルでは Brouwer⁴¹⁾ がボンソー S を用いて味蕾を染色した結果, 乳頭あたり 2~36 個 (平均 10.7 個) を数え, すべての乳頭に味蕾の存在を認めている. 同じく Arvidson⁴²⁾ は, LM にて 0~29 個 (平均 7.2 個) の味蕾を観察し, 14% の乳頭に味蕾を欠くとした. ヒトでは, Arvidson⁴⁰⁾ が平均 1.4 個で 3 個までの味蕾を認めるが, 味蕾を証明し得ない乳頭が 60% もあることを指摘している. 本研究では舌根部の手術切除標本であり,

舌後部の茸状乳頭であったが, 乳頭当たり 0~5 個の味蕾を認めている. このようにヒトの味蕾数が茸状乳頭に関する限り, サルよりも少ないという事実は高度な味覚機能に対応して, 味蕾数も増多する必要は全くないことを意味している. 事実, 一つの味蕾が数多くの味を弁別する能力を有していることは, 分子生物学のレベルですでに立証されている.

3) 舌以外の部位に存在する味蕾の SEM 像の特徴

本研究で舌以外の部位で, 最も興味深かったのは, 喉頭蓋喉頭面の味蕾であった. 現在までにこれに関する SEM 的研究は, 著者の観察成績が内外を通じて最初である. Palmieri⁴⁴⁾ は, 喉頭における味蕾分布について, 反芻動物であるヤギや牛に認められるが, プタ・馬・ロバ等はそれを欠くことを報告している. Stedman⁴⁵⁾ は, ネコの喉頭蓋の味蕾数を検討し, 生後 1 週目では 76 個であったものが, 成猫では 800 に増加し, これは加齢よりも体重によく相関していることを述べている. そして, これら受容器が味覚以外に嚥下や無呼吸動作などの上気道反射を調整していることを指摘している. また Storey⁴⁶⁾ はこの受容器に対し電気生理学的検索を試み, 子羊の喉頭蓋を水刺激し, 喉頭面に水が残っている限り無呼吸状態が作り出されることを証明した. また味蕾の分布について, これが披裂軟骨部粘膜にも存在すると Storey⁴⁷⁾ は報告しており, ネコで同部に機械受容器と水受容器が豊富に存在することを明らかにした. そして Bosma⁴⁸⁾ はこれらが, 気道の防御機構に関与すると結論した. Ide⁴⁹⁾ はサルの披裂軟骨部粘膜の味蕾を TEM で検討し, 基底細胞・支持細胞・化学受容細胞を同定し, さらに変性過程の細胞も明らかにした. 一方, 生理学的実験では真貝⁵⁰⁾ はヒトにおいて, 喉頭領域が水刺激に応答して嚥下反射を誘起することを見出し, ここに水受容器の存在を想定した. そしてこの反射の主たる求心路を, 喉頭部を支配する上喉頭神経としている. 喉頭蓋喉頭面の味蕾が, 水受容器として主に働いているものと想定される. 誤嚥防止の防御反射は非常に重要であり, これに大きくかわると考えられる喉頭蓋の味蕾は, 今回の SEM による検索成績で他部位の味蕾に比し microvilli の発達が著明で, しかも粘液の付着も少量であることが判明した. これらの事実はこの部における味蕾は, 外来物質とより迅速にかつ緊密に接触可能な構造的特徴をとっているものと思われ, 興味つきないものがある. また, サルは喉頭蓋喉頭面の特に声門近くに密に味蕾を認め, 一方インコでは喉頭蓋が存在せ

表 2 味蕾の SEM 観察による分類

Type I	II	III	IV	V
taste pore (+)	(+)	(-)	(-)	(-)
crater-like type	buried type	exposed type	disc type	specific type

ず声帯上に味蕾を観察したが、防御反射上、理にかなった配置をとっていることも注目に値しよう。

4) 味蕾の SEM 像による新しい形態分類

以上、各種動物について味蕾表面構造を明らかにしてきたが、両棲類のカエル、爬虫類のトカゲ、さらに鳥類の味蕾ではその存在様式が他と異なり味孔が欠いていることが判明した。しかし、その他の動物の味蕾形態は外味孔の剥脱傾向や隆起状態に多少の差はあるが、基本的に類似していた。そこで著者は SEM による観察成績より脊椎動物の味蕾形態を、次のように 5 型に分類した。Type I: 噴火口型 crater-like type 魚・ヘビ・哺乳類の茸状乳頭、軟口蓋の味蕾等に見られ、外味孔周辺上皮が隆起しているもの。Type II: 埋没型 buried type イモリ・哺乳類の有郭・葉状乳頭の味蕾に見られ、外味孔周辺上皮は平坦で、味蕾は味孔に没するもの。Type II': 埋没型の垂型、基本的には埋没型に類似するもので、鳥類の声帯や哺乳類の喉頭蓋喉頭面にみられ、味蕾は味孔内に没するが表面の microvilli が外味孔より突出するもの。Type III: 露出型 exposed type トカゲの味蕾に見られ、味孔が存在せず microvilli が舌上に直接露出するもの。Type IV: 円盤型 disc type カエルの舌上、口蓋にみられる大きな円盤状の味蕾で、哺乳類の茸状乳頭に相当するもの全体が味蕾となっている型。Type V: 特殊型 specific type 味蕾の自由面が唾液腺導管開口部近傍の導管側壁に突出するもので、鳥類の口蓋にみられる型、等々である。以上のような観察成績は、味蕾の形態と機能、さらに比較解剖学的に動物の進化を論ずる上で、何らかの情報を提供し得るものと考えられる。表 2 には、これら 5 タイプの味蕾のシューマを示した。

5) 放射線照射と味蕾の形態変化

今回、ヒト有郭乳頭については SEM 観察の一環として、放射線による味蕾の形態変化も観察した。Conger⁵¹⁾によれば、2Gy の照射時すでに味覚障害が始まり、30Gy で最高に達するとしている。またこれは味細胞の microvilli の障害のためで、味細胞のターンオーバーの中断が 5～10 日を経て味覚減退となって現われると想定している。本研究では、40Gy 照射後 1 カ月経過の有郭乳頭で、味孔数の激減と残存せる味孔に関してもその内容物が空虚となっていることなどが認められ、Conger の報告の一部を支持する成績を示した。また味覚の回復について Schaupp ら⁵²⁾は、60Gy 照射後でも 2 週間から 6 カ月で回復してくるものがほとんどであるが、一部は障害が永続するものもあるとしている。今回、45Gy 照射後 2 年を経過した症例の SEM 検索では、味孔の出現と味蕾の活発な分泌活動が証明された。このように SEM 観察は、味蕾数の変動や味蕾の機能状態を知る一手段として非常に有用である。すなわち、味覚異常や障害を究明する上での形態的観察法として極めて有望である。

V 結 語

各種動物の味蕾に関して、その表面微細構造を SEM 的に観察し、形態と機能との関連について検討した。その結果、

1) 各種動物の味蕾は、存在部位が多岐にわたったが、表面構造は大きく 5 型すなわち、噴火口型・埋没型・露出型・円盤型・特殊型に分類可能で、そのほとんどが前 2 型に属することが判明した。

2) 過去知られていなかったイモリの舌の味蕾が発見され、球状でその表面構造は魚類のそれに類似していた。また従来 SEM 検索のなされていなかったトカ

ゲ・ヘビ・ニワトリ・インコ等の味蕾が、特徴ある表面構造を有することが明らかになった。

3) 部位による特徴としては、特にサルの喉頭蓋喉頭面の味蕾に代表されるように、粘液付着が少なく外味孔より突出する豊富な microvilli を有し、気道の防御反射上合理的な配置をとり、形態と機能が見事に結びついた味蕾を発見し得た。齧歯類では摂食の習性上、頬粘膜に味蕾が発達していることが判明した。

4) 放射線照射により味蕾に量的・質的变化の観られることが確認された。

5) 脊椎動物の味蕾構成細胞は基本的には類似していたが、その表面構造については、種により特徴的なものも認められ、進化論上一元的に論ずることは不可能と考えられた。

参 考 文 献

- Bradley RM: Chapter 1 Tongue Topography, in Beidler LM (ed): Taste. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, 1971, pp. 1-30.
- Bath W: Die Geschmacksorgane der Vögel und Krokodile. Arch Biontol (Berl) 1: 1-48, 1906.
- Lindenmaier P, Kare MR: The taste end-organs of the chicken. Poultry Sci 38: 545-550, 1959.
- Atema J: Structures and functions of the sense of taste in the catfish. Brain Behav Evol 4: 273-294, 1971.
- Kiyohara S, Yamashita S, Kitoh J: Distribution of taste buds on the lips and inside the mouth in the minnow, *Pseudorasbora pava*. Physiol Behav 24: 1143-1147, 1980.
- Reutter K et al: Taste bud types in fishes. II. Scanning electron microscopical investigations on *Xiphophorus helleri* Heckl. Cell Tiss Res 153: 151-165, 1974.
- Reutter K: Typisierung der Geschmacksknospen von Fischen. I. Morphologische und neurohistochemische Untersuchungen an *Xiphophorus helleri* Heckel. Z Zellforsch 143: 409-423, 1973.
- 川喜田健司 他: 鯉味蕾の走査型電子顕微鏡的研究. 歯基礎誌20: 103-113, 1978.
- Johnson GN, Farbman AI: Fine structure of taste buds in the barbel of the catfish, *Ictalurus punctatus*. Cell Tiss Res 169: 395-403, 1976.
- Hirata Y: Fine structure of the terminal buds on the barbels of some fishes. Arch histol jap 26: 507-523, 1966.
- Fujimoto S, Yamamoto K: Electron microscopy of terminal buds on the barbels of the silurid fish, *Corydoras paleatus*. The Anatomical Record 197: 133-141, 1980.
- Graziadei PPC, DeHan RS: The ultrastructure of frog's taste organs. Acta anat 80: 563-603, 1971.
- 野村 巖: カエル味覚器の発生・分化に関する走査型および透過型電子顕微鏡的研究. 広歯誌 8: 182-212, 1976.
- Shiba Y et al: Electron microscopic and fluorescence histochemical studies on the gustatory organ of african clawed toad, *Xenopus laevis*. J. Hiroshima Univ Dent Soc 15: 93-102, 1983.
- Jasinski A: Light and scanning microscopy of the tongue and its gustatory organs in the common toad, *Bufo bufo* (L.). Z mikrosk anat Forsch, Leipzig 93: 465-476, 1979.
- Düring MV, Andres KH: The ultrastructure of taste and touch receptors of the frog's taste organ. Cell Tiss Res 165: 185-198, 1976.
- Farbman AI, Yonkers JD: Fine structure of the taste bud in the mud puppy, *Necturus maculosus*. Am J Anat: 353-370, 1971.
- Jasinski A, Miodonski A: Light and scanning microscopy of the taste organs and vascularization of the tongue of the spotted salamander, *Salamandra salamandra* (L.). Z mikrosk-anat Forsch, Leipzig 93: 780-792, 1979.
- Uchida T: Ultrastructural and histochemical studies on the taste buds in some reptiles. Arch histol jap 43: 459-478, 1980.
- Nonoyama J: The distribution of the taste-buds on the tongue of some reptilia. J Sci Hiroshima Univ 5: 57-66, 1936.
- Merkel FR: Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut Wirbeltiere, Rostock, 1880.
- Calhoun ML: Microscopic anatomy of digestive system of chickens. The Iowa State University Press, Ames, Iowa, 1954.
- Bath W: Die Geschmacksorgane der Vögel und Krokodile. für Biontologie 1: 5-47, 1906.
- Lindenmaier P, Kare MR: The taste end-organs of the chicken. Poult Sci 38: 545-550, 1959.
- 斎藤勇夫: 家禽の口腔器官の比較解剖学的研究第5報 ニワトリにおける味蕾の構造と分布について. 宮崎大学農学部研究時報13: 95-102, 1966.
- Warner RL et al: Microanatomy of upper digestive tract of the Japanese quail. Amer J Vet Res 28:

- 1537-1548, 1967.
- 27) Nalavade MN, Varute AT: Histochemical studies on the mucins of the vertebrate tongues, XI. Histochemical analysis of mucosubstances in the lingual glands and taste buds of some bird. *Acta Histochem Bd* 60: 18-31, 1977.
- 28) Gentle MJ: The lingual taste buds of *Gallus Domesticus* L. *Poult Sci* 12: 245-248, 1971.
- 29) Marshall AJ: *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Academic Press, New York and London, 1960.
- 30) Farbman AI: Fine structure of the taste bud. *J Ultrastr Res* 12: 328-350, 1965.
- 31) Uga S: A study on the cytoarchitecture of taste buds of rat circumvallate papillae. *Arch Histol jap* 31: 59-72, 1969.
- 32) 武田正子: 味蕾の微細構造. *神経研究の進歩* 25: 320-333, 1981.
- 33) 鈴木裕子 他: マウス軟口蓋味蕾の微細構造. *解剖学雑誌* 57: 24-25, 1982.
- 34) Tuckerman F: On the gustatory organs of the mammalia. *Proc Boston Soc Nat Histol* 24: 470-482, 1890.
- 35) Murray RG et al: Fine structure of gustatory cells in rabbit taste buds. *J ultrastructure research* 27: 444-461, 1969.
- 36) Farbman AI et al: Structure of taste buds in foliate papillae of the Rhesus monkey, *Macaca mulatta*. *Am J Anat* 172: 41-56, 1985.
- 37) Jahnke K, Baur P: Freeze-fracture study of taste bud pores in the foliate papillae of the rabbit. *Cell Tissue Res* 200: 245-256, 1979.
- 38) Shimamura A et al: Scanning electron microscopic observations on the taste pores and taste hairs in rabbit gustatory papillae. *Arch histol jap* 34: 51-60, 1972.
- 39) Toyoshima K, Shimamura A: A scanning electron microscopic study of taste buds in the rabbit. *Biomedical Research* 2, supplement: 459-463, 1981.
- 40) Arvidson K: Scanning electron microscopy of fungiform papillae on the tongue of man and monkey. *Acta Otolaryngol* 81: 496-502, 1978.
- 41) Brouwer JN, Wiersma A: Location of taste buds in intact taste papillae by a selective staining method. *Histochemistry* 58: 145-151, 1978.
- 42) Arvidson K et al: Taste buds of the fungiform papillae in *Cynomolgus* monkey. *J Anat* 133: 271-280, 1981.
- 43) Arvidson K: Location and variation in number of taste buds in human fungiform papillae. *Scandinavian J Dental Res* 87: 435-442, 1976.
- 44) Palmieri G et al: On the presence, structure and probable functional role of taste buds located on the laryngeal surface of the epiglottis in some domestic animals. *Arch Anat Hist Embr norm et exp* 66: 55-66, 1983.
- 45) Stedman HM et al: A quantitative study of cat epiglottal taste buds during development. *J Anat* 136: 821-827, 1983.
- 46) Storey AT, Johnson P: Laryngeal water receptors initiating apnea in the lamb. *Exp Neurol* 47: 42-55, 1975.
- 47) Storey AT: A functional analysis of sensory units innervating epiglottis and larynx. *Exp Neurol* 20: 366-383, 1968.
- 48) Bosma J: Introduction to the Symposium. In: *Symposium on Development of Upper Respiratory Anatomy and Function*. Bosma J F and Showacre J, eds. US Government Printing Office: 5-49, 1976.
- 49) Ide C, Munger BL: The cytologic composition of primate laryngeal chemosensory corpuscles. *Am J Anat* 158: 193-209, 1980.
- 50) 真貝富夫 他: ヒトに水繊維は存在するか? 第18回味と匂のシンポジウム論文集: 117-120, 1985.
- 51) Conger AD: Loss and recovery of taste acuity in patients irradiated to the oral cavity. *Radiation Research* 53: 338-347, 1973.
- 52) Schaupp H et al: Radiogene Geschmackschäden. *Z Laryng Rhinol* 51: 336-343, 1972.
-
- 稿を終わるに臨み、終始御指導と御校閲を賜りました鹿児島大学医学部耳鼻咽喉科学教室、恩師大山勝教授に深甚なる謝意を表します。また、御指導ならびに御助言をいただいた鹿児島大学歯学部口腔生理学教室、笠原泰夫教授に厚く御礼を申し上げますとともに、本研究に御協力いただきました教室員諸兄に感謝いたします。
- なお、本論文の一部は第12回医学生物学のための走査電顕シンポジウム(修善寺, 1983年)、並びに第85回日本耳鼻咽喉科学会総会(東京, 1984年)において発表した。
-
- (原稿受付 昭和61.10. 4日急載)
- 別刷請求先 〒890 鹿児島市宇宿町1208-1
鹿児島大学医学部耳鼻咽喉科学教室 小川 敬