味蕾に関する形態的ならびに組織学的研究 ——上皮表面における形態的微細構造について——

齋藤 智子・船本長一朗・塩田 寛

Morphologic and histologic studies of the taste bud ——morphologic fine structure of the taste bud on epithelial surface——

Tomoko SAITO・Chyoichiro FUNAMOTO・Satoru SHIOTA

はじめに

検索方法

日常臨床において、味覚障害は実に多様性に富み、種々な原因があげられ、これには味覚受容—認知の過程で、まず、味覚受容器つまり味蕾自体の障害、一方、大脳味覚領で認知するまでの味覚伝導路の障害に大別される^{1,2)}。

この味覚受容器である味蕾は、主として舌および口蓋粘膜に分布しており、この障害は局所的な舌、口蓋の外傷、炎症および腫瘍等によって障害を受けるところが大きいと考える。

舌、口蓋粘膜に分布する味蕾は、大半が舌に分布し、舌乳頭中にみられる。舌乳頭は組織学的に4種類に分類されているが、このなかで味蕾は糸状乳頭にはなく、茸状、葉状および有郭乳頭中に存在している。各乳頭味蕾は、形態的または組織学的に多少差異が認められている¹⁻⁵⁾。

また、これらを支配するいわゆる味神経は茸状乳頭味蕾と葉状、有郭乳頭味蕾とは異にし、ほかに味の苦味、甘味、酸味および塩味の4基本味が舌の特定の部位で鋭敏に受容するという特徴も有している^{1,6)}。

このような複雑な構造と機能をもつ味蕾に関して、昨今、形態的ならびに組織学的両面から検索が加えられているにもかかわらず⁷⁻¹¹⁾、いまだ解明されていない点が多々ある。

そこで著者は、味覚受容の最先端である味蕾の、種々なる原因により生ずる病態を検討していくにあたり、まず、上皮表面の形態的微細構築構造を中心に、いささかの検索を加えてみた。

検索試料は、生後6週 Wistar 系ラット（雄）の舌を用い、前部2/3に分布する茸状乳頭味蕾を検索対象とした。

試料採取および作製方法は、被検ラットを nembutal 腹腔内注射による全身麻酔下で、舌の前部2/3を切除し、ただちに正中より2分割して、一側は光顕観察用に10%中性 formalin 固定を、残りの側は電顕観察用として2.5% glutaraldehyde 前固定（12時間）、次いで2% O_3O_4 後固定（3時間）を行った。

その後、光顕観察用試料は、通法処理のもとに hematoxylin-eosin 染色を施し鏡検した。一方、電顕観察用試料は、走査電子顕微鏡による形態的観察をするために ethanol 脱水、isoamylacetate 置換処置を経て、臨界点乾燥を行い、試料を白金スパッタ蒸着後、走査電子顕微鏡（日本電子KK製、S-700型）により観察した。

図1 ラット茸状乳頭味蕾の光顕像
(H-E, ×20)。

金沢医科大学口腔外科学教室

(主任：塩田 寛教授)

Department of Oral Surgery, Kanazawa Medical University (Chief: Prof. Satoru Shiota)

受付日：昭和58年3月23日

図 2 糸状乳頭間に散在する茸状乳頭味蕾 (矢印).

図 3 茸状乳頭のほぼ中央にみられる味蕾の一部.

図 4-a

図 4-b

図 4-a, b 茸状乳頭の陥凹部に、一見ドーム様突出した味蕾の一部.

検 索 結 果

味蕾の光顕像

ラット茸状乳頭味蕾は、乳頭のほぼ中央、上皮のなかに縦に長い卵円形のいわゆる蕾状構造をとって埋っており (図 1), 大きさが縦の高さ約 60~80 μm , 幅約 40~60 μm で、基底膜上によって存在し、上皮表面に味孔の開口を認める.

この味蕾は、味覚受容と直接関係のある味細胞、支持

細胞および基底細胞により構成されているが、光顕的レベルでは、味細胞と支持細胞の区別はつき難く、全体的にやや青白い細胞群としてみられた. このなかで細胞の染色性の差異から、紡錘形で核、細胞質の比較的明るい細胞と核および細胞質の暗い細胞を認めた. 基底細胞は不規則な形の細胞で、将来、味細胞または支持細胞に分化すると考えられる.

味蕾の上皮表面における走査電顕像

ラットの舌表面は、表面全体にわたって糸状乳頭がよく発達しており、味蕾を有する茸状乳頭は、このよく発

図 5 味蕾の外周は、乳頭を構築している扁平上皮で堤防状に囲繞され、頂上よりやや偏在して小孔の味孔を認める。

図 6-a 味孔は、同心円状に一見花卉状に扁平上皮の支持細胞で包囲されている。

達した糸状乳頭間に散在して認められた (図 2)。

この茸状乳頭の分布は、一定の配向はみられず、部位的に相互が隣在しているところとかなり距離を有し点状にしているところとがあった。

乳頭の外形は帯円形で、大きさが約 $150\ \mu\text{m}$ の名称のごとき茸状の構造物としてみられ、頭部表面は軽く圧平されており、扁平上皮の積み重ねにより構築されていた。圧平された頭部表面では、中央部がやや陥凹した像を得た (図 3)。

茸状乳頭味蕾は、この陥凹部で上皮表面に一部突出してみられ、外形が一見ドーム様に突出した小丘として認められた (図 4-a, b, 5)。

この小丘の形をした味蕾は、各茸状乳頭に 1 個存在し、その外周は乳頭を構築している扁平上皮で堤防状に囲繞されていた。

小丘の大きさは基底部の径で $20\ \mu\text{m}$ 前後と推定され、高さのほうは囲繞されている堤防の高さより低かった。

なお、小丘の形態が個々の味蕾により若干差異をみるのが、これはおそらく味蕾の発育状態により、あるいは味蕾の存在する場における外的環境状況などに左右されたものと思われる (図 4-a, b)。

小丘をした味蕾の頂上またはやや偏在して、味孔がクレター状に帯円形の小孔として開口していた (図 4-a, b)。

この味孔は同心円状に一見花卉状に扁平上皮のいわゆる支持細胞で包囲されていて、大きさの径が数 μm であった (図 6-a, b)。

支持細胞による包囲状態は多様で、花卉状に包囲した

図 6-b 同拡大像。

支持細胞が開きかけ、あたかも味刺激物質の受容をより円滑に助長しているような味蕾、これと反対に支持細胞の花弁が閉じ、味孔への異常な外的刺激物の進入を防止しているような味蕾等を認めた (図 7)。

このような所見から、支持細胞の動態が味蕾の機能とも密接な関連性を有しているように思えた。

味孔内部の形態的微細構造は、味蕾の上皮表面の構造とともに、種々な構造の変化がみられ、味孔自体がかなり深く開口している味蕾から味孔の表面近くまで不定形な物質で充塞されている味蕾までみられた (図 8-a, b)。

図 7 味孔内部を保護しているように支持細胞により包囲されている味蕾。

図 8-a 味孔内部の微細構造
かなり深く開孔している味孔。

前者のかなり深く開孔している味蕾から内部構造がある程度把握できた。

味孔内部は孔壁が凹凸に富み粗造で、この味孔壁よりポリープ様またはT字形等をした大小の突起様構造物が味孔表面に向かって突出している所見を得た(図9)。構造物の長さはポリープ様で $0.3\sim 0.4\mu\text{m}$ のものからT字形をした $0.7\sim 0.8\mu\text{m}$ に及ぶものまで認められた。

この突起様構造物が、組織学的に味刺激物質の受容に関して重要な役割をもっていると考えられているいわゆる微絨毛様突起 (microvilli) であると思われる。

一方、後者の不定形な物質で充塞されている味孔も、完全に味孔が閉塞されているのではなく、内部に通じる隙がみられた。

なお、不定形な物質の本体については、今回の観察からは味蕾細胞に由来したものか、試料処理の過程で形成されたものか、あるいは特殊な物質よりなっているのかは把握できなかった。

考 察

ヒトおよび哺乳類の味覚受容器である味蕾は、主として舌乳頭に存在し、そのほか口蓋および一部咽頭、喉頭の粘膜上皮に分布している^{1,12)}。

舌乳頭には糸状、茸状、葉状および有郭乳頭がみられるが、味蕾は糸状乳頭にはなく、茸状、葉状および有郭乳頭にあって、これら各乳頭にみられる味蕾は、分布状態、支配神経については構造に差異が認められている^{1,12)}。

検索の対象とした茸状乳頭味蕾は、顔面神経の枝である鼓索神経によって支配され、味蕾の存在する部位が乳頭頭頂部にある。

図 8-b 味孔内部の微細構造
不定形な物質で充塞されている味孔。

一方、葉状および有郭乳頭味蕾が舌咽神経によって支配され、おのおの乳頭の側壁に分布している。この点が茸状乳頭味蕾と葉状または有郭乳頭味蕾との間における大きな差異である。

著者は、この茸状乳頭味蕾の上皮表面における形態的・微細構造の検索にあたって、元来はヒトから得た試料で検索できるのが理想と考えたのだが、とくに正常な味蕾の試料を得ることは容易でないゆえに、同じ哺乳類で組織学的にヒトの味蕾と類似し、かつ、入手しやすいラットの味蕾を観察試料として用いた。

図 9 味孔壁が凹凸に富み粗造で、孔壁よりポリープ様またはT字形の大小の突起様構造物がみられる味孔内部。

光顕的にラット茸状乳頭味蕾は、ヒトの味蕾にみられるように基底膜上舌表面にかけて、縦に長い卵円形のいわゆる蕾状構造をとって存在し、上皮表面に味孔が開口しており、この大きさは縦の高さが約 60~80 μm で、幅が約 40~60 μm であった(図1)。

味蕾の形態、大きさは、乳頭の種類の間で、さらに同じ哺乳類のなかでも動物の間で若干差異が認められている^{4,10,13)}。

一般に味蕾の内部構造は、直接味刺激物質受容に関与している味細胞、支持細胞および基底細胞よりなっているが、光顕的レベルでは味細胞と支持細胞の識別は困難で hematoxylin-eosin 染色によれば、紡錘形の比較的明るい核、細胞質を有する細胞と暗い核および細胞質よりなる細胞とに区別された。前者の細胞は明調細胞、後者の細胞は暗調細胞とも呼ばれている。そしてこれらの細胞は基底細胞より分化したものと考えられている⁹⁾。

昨今、電子顕微鏡の応用技術の向上に伴い、Engström and Rytznér (1956)¹⁴⁾以来、Farbman (1965)^{8,9)}、Murray ら (1969)¹³⁾、Uga (1969)¹⁵⁾、Fujimoto and Murray (1970)¹⁶⁾、Takeda and Hoshino (1975)¹⁰⁾らにより、味蕾の内部における微細構造が漸次明らかになってきた。

味蕾細胞の一般微細構造は、細胞学的特性から、第I型から第III型の3種類の細胞より構成されており、味刺激物質受容に最も大きな役割を演じている味細胞は、そのなかの第II型細胞で、この細胞にはほかの第I型および第II型の細胞でみられないところの細胞質内に神経終末と求心性シナプス接合を有する特性をもっていることが判ってきた (Murray ら (1969)¹³⁾)。

さらに、味刺激物質受容に関しては、まず細胞よりでている微絨毛様突起 (microvilli) を介して営まれていることも指摘されている (Farbman (1965)⁸⁾、Murray ら (1969)¹³⁾、富山ら (1980)¹⁷⁾)。

この味蕾の上皮表面における形態的微細構造は、本観察から糸状乳頭に散在する茸状乳頭中より、圧平された乳頭頂部表面中央部に、一部が上皮表面に突出し、一見ドーム様の小丘として観察された。この小丘の大きさは基底部の径が 20 μm 前後であった。

この小丘の頂上またはやや偏在して、味孔がクレーター状に帯円形の小孔として開口していた。小孔の大きさは径が数 μm であった。この大きさはヒト茸状乳頭味蕾の味孔の大きさが 5~7 μm といわれているので⁸⁾、それに比べればやや小さい。味孔の大きさは、味蕾の味刺激物質受容に対応する発達程度に相関する可能性も考えられる。

味孔は扁平上皮の支持細胞により同心円状に一見花弁状に取り囲まれ、保護され、さらにその外周を扁平上皮が堤防状に圍繞構築されていた。

なお、ラットではヒトに比べて糸状乳頭がよく発達しているが、これら味蕾周辺の乳頭は、味蕾を異常な外的刺激から保護するのに役立っているような所見を得た。

このような上皮表面における味蕾の構造は、Beidler and Smallman (1965)¹⁸⁾の組織学的検索から、味蕾細胞の寿命 (いわゆる life span) が短く、10 日以内で、たえず周辺の幼若な上皮細胞の有糸分裂により新生増殖され、味蕾細胞に転化されていることがあげられていることから、味蕾細胞の動態により変化をきたすことは当然考えられるし、また、味蕾の存在する場における外的環境条件によって、味刺激物質を受容する味孔を中心とした変化が思慮される (図 6-a, b, 7)。

味孔の内部構造は、個々の味蕾によって構造を異にし多様性に富む所見を得た。

味孔自体がかなり深くまで開口している味蕾から、かなり表面近くまで不定形な物質で充塞されている味蕾など多彩性に富んでいた。

この開口程度や内部構造の変化は、味蕾の外形とともに外的環境条件に左右され、それも外形の変化より一層鋭敏に反応、変化するのではないかと考えられる。

これらの味孔のなかで、深く開口した味孔より、いまだほとんど観察されていない内部構造が把握できた。

味孔壁は平滑でなく粗造で凹凸に富んでおり、味孔壁からポリープ様またはT字形をした突起様構造物が、味孔表面に向かって多数突出している像を得た (図8)。

この突起様構造物は、すでに、組織学的に検討されているいわゆる微絨毛様突起 (microvilli) とみなされ^{8,10,13)}、長さが軽度膨隆したポリープ様の 0.3~0.4 μm のものから、0.7~0.8 μm に及ぶものまで認められた。

一般に味覚受容—認知の過程は、味孔に到達した味刺激物質が、味蕾細胞膜に受容され興奮を引き起こし、シナプスを越えて味神経インパルスに変換され、味覚中枢（大脳味覚領）に伝えられて認知すると考えられている^{13,19)}。この際、味刺激物質を最初に受容するのは、直接的または間接的に味孔内の化学物質を介して、微絨毛様突起 (microvilli) の細胞膜が重要な役割を演ずるとして注目されている (Farbman (1965)⁸⁾, Fujimoto ら (1970)¹⁶⁾, 富山 ら (1980)¹⁷⁾).

この微絨毛様突起は、組織学的に桿状で、味孔近傍にみられ、なかには乳頭の種類によって味孔より球状に膨隆、突出しているものもあると報告されているが¹⁷⁾、本観察によって形態的構造がより明らかになり、今後、その機能と構造の変化および病態を検討するうえで、重要な手掛りを得たと思っている。

なお、味孔のかなり表面近くまで充塞されている不定形な物質の本体については、現在のところ不明である。

また、組織学的に味孔内部の間隙には、無構造な物質、小胞等の存在が認められているが^{8,10)}、これらの物質、小胞は試料作製中に流出または凝固した可能性が大である。いずれにしても、不定形な物質の本体の追求と平行して、さらに検討を加えていきたいと考えている。

ま と め

ラット茸状乳頭味蕾における正常上皮表面構造の走査電顕的観察結果

1) 味蕾は、糸状乳頭間に散在する茸状乳頭の軽く圧平された頭部表面の陥凹部にみられ、一部、一見ドーム様に突出し小丘を形成していた。突出した小丘は基底部の径が、20 μm 前後の大きさであった。

2) この小丘の味蕾は、外周が乳頭を構築している扁平上皮で堤防状に圍繞、保護されていた。

3) 味孔は小丘の頂部またはやや偏在して、帯円形でクレーター状に開口していた。径が数 μm であった。この味孔を取巻くように支持細胞が同心円状に一見花弁状に構築されていた。

4) 味孔内部の構造は、個々の味蕾により異にし、味孔内部がかなり深く開口している味蕾から反対に不定形な物質で充塞されている味蕾まで認められた。

5) 味孔内部がかなり深く開口している味蕾において、内部構造がある程度把握でき、それによると味孔壁は粗造で凹凸に富み、大小の突起様構造物が表面に向かって突出している所見を得た。

6) この突起様構造物は、いわゆる微絨毛様突起 (microvilli) であるとみなされ、形態的にポリープ様またはT字形をしていて、長さが0.3~0.4 μm のものから0.7~0.8 μm に達するものまでであった。

なお、これら味蕾の上皮表面の構造は、味蕾の場にお

ける外的環境条件と機能に大きな影響を受け、外形のみならず味孔の内部構造にも変化をきたすことが思慮された。

引用文献

- 1) Schmidt, R.F., 岩村吉見, 他共訳: 感覚生理学. 金芳堂, 東京, 1980, 225頁.
- 2) 中島 章, 他: 薬物と感覚障害. ソフトサイエンス社, 東京, 1980, 171頁.
- 3) Kessel, R.G., et al.: Tissues and organs. A text-atlas of scanning electron microscopy. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1979, p 158.
- 4) Miller, R.L., et al.: Comparative ultrastructure of vallate, foliate and fungiform taste buds of golden Syrian hamster. Acta Anat 95: 75 1976.
- 5) Shimamura, A., et al.: Scanning electron microscopic observation on the taste pores and taste buds in rabbit gustatory papillae. Arch histol jap 34: 51 1972.
- 6) 栗原堅三: 味覚. 東京大学出版会, 1980, 20, 62頁.
- 7) Arvidson, K.: Scanning electron microscopy of fungiform papillae on the tongue of man and monkey. Acta Otolaryngol 81: 496 1976.
- 8) Farbman, A.L.: Fine structure of the taste bud. J Ultrastruct Res 12: 328 1965.
- 9) Farbman, A.L.: Electron microscope study of the developing taste bud in rat fungiform papilla. Develop Biol 11: 110 1965.
- 10) Takeda, M., et al.: Fine structure of taste buds in the rat. Arch histol jap 37: 395 1975.
- 11) Ciges, M., et al.: Ultrastructural study of taste buds at rest and after stimulation and comparative study between Type III cell and Merkel cells. Acta Otolaryngol 81: 209 1976.
- 12) 西村秀雄, 他: 新組織学. 医学書院, 東京, 1962, 737頁.
- 13) Murray, R.G., et al.: Fine structure of gustatory cells in rabbit taste buds. J Ultrastruct Res 27: 444 1969.
- 14) Engström, H., et al.: The fine structure of taste buds and taste fibers. Ann Otol 65: 361 1956.
- 15) Uga, S.: A study on the cytoarchitecture of taste buds of rat circumvallate papillae. Arch histol jap 31: 1969.
- 16) Fujimoto, S., et al.: Fine structure of degeneration and regeneration in denervated rabbit vallate taste buds. Anat Res 169: 393 1970.
- 17) 富山 紘彦, 他: 味孔の微細形態的観察と 2, 3

の知見. 日耳鼻 82: 178 1980.

- 18) Beidler, L.M., et al.: Renewal of cells within
taste buds. J Cell Biol 27: 263 1965.

- 19) 山本 隆: 味覚の中樞機構. 神経進歩 24: 1176
1980.