

哺乳類の胃の比較形態

鈴木 一憲・永井 廣

岡山大学歯学部口腔解剖学第一講座

1. 哺乳類の食性

哺乳類の食性は大きく分けて植物食をする草食性と動物食をする肉食性と、どちらも食べる雑食性に分けられる。肉食性の中には虫を食べる食虫性や魚を食べる魚食性が含まれ、草食性の中には果実や花みつを食べる果実食性が含まれる。

Stevens (1980)⁷⁾ は哺乳類の各目と食性について表1のようにまとめている。これによると、単孔目・鯨目・有鱗目・管歯目は肉食性のものの

兎目・長鼻目・海牛目は草食性のもののみである。食性が多様な目はそうでない目に比べて様々な環境に適合しており、齧歯目でみられるように種の数も多い。

2. 草食性への特殊化

虫や肉や果実やみつのような繊維質の少ないものを食する動物では、食物が消化酵素により分解され腸より吸収される。しかし繊維質の多い草や樹葉は消化酵素により分解されない。このため草

表1 哺乳類の各目における食性

		肉食性	雑食性	草食性
Monotremata	単孔目	+		
Cetacea	鯨目	+		
Pholidota	有鱗目	+		
Tubulidentata	管歯目	+		
Chiroptera	翼手目	+	+	
Insectivora	食虫目	+	+	
Carnivora	食肉目	+	+	
Marsupialia	有袋目	+	+	+
Edentata	貧歯目	+	+	+
Rodentia	齧歯目	+	+	+
Primates	霊長目	+	+	+
Dermoptera	皮翼目		+	
Hyracoidea	岩狸目		+	
Artiodactyla	偶蹄目		+	+
Perissodactyla	奇蹄目			+
Lagomorpha	兎目			+
Proboscidea	長鼻目			+
Sirenia	海牛目			+

(C. E. Stevens, 1980)

みで構成されており、翼手目、食虫目、食肉目では肉食性と雑食性のものがある。有袋目・貧歯目・齧歯目・霊長目には肉食性、雑食性、草食性すべての食性がある。皮翼目と岩狸目は雑食性のもののみで、偶蹄目は雑食性と草食性、奇蹄目・

食動物では繊維質を粉砕するために歯、とくに臼歯の大型化や下顎の水平運動のための顎関節の変化や咀嚼筋の強化がおこる。また粉砕した繊維を微生物により発酵・分解して吸収するために消化器の一部に特殊化が見られる。消化器の発達とし

て具体的には微生物による分解を促進するため、消化管の一部の大容量化と盲嚢や弁の形成による貯蔵と貯溜時間の延長がおこる。これは前胃の形成と大腸の変化でみられ、このうち大腸ではウサギのように盲腸が発達するものと、ウマのように結腸が発達するものがある。前胃や大型の大腸内では微生物の生育条件をよくするために pH の調整、そして分解産物の吸収のために粘膜表面積の拡大や粘膜固有層の血管系の発達がみられる。繊維質の分解産物は VFA (揮発性脂肪酸) として発酵部位で直接吸収される⁵⁾。また前胃発酵の動物では菌体タンパク質が主なタンパク源として利用される。

3. 胃粘膜の構築

咬器、咀嚼器や大腸については他の機会にゆずるとして、今回は胃の形態について比較してみる。

哺乳類の胃粘膜には重層扁平上皮からなる無腺部と腺をもつ粘膜がある。胃の形態とこれら各粘膜の分布は動物種により異っており、機能と深い関係がある。腺を持つ粘膜には粘液腺である噴門腺粘膜、ペプシノーゲン・塩酸・粘液を分泌する胃底(体)腺粘膜、そして粘液腺である幽門腺粘膜がある。

繊維質の少ない食物を利用する果実食や肉食性の動物では図 1 のような構築を示す。重層扁平上皮は食道から噴門までで、噴門の狭い領域には噴門腺が分布している。このような胃をもつ動物にはイヌ、ネコ、ジャコウネズミ等の肉食動物と食虫性や果実食性のサルとヒトが含まれる。草食性であるウサギの胃(図 2)もこの型に類似しており、前胃の発達がみられない点では草食動物の中では特異であるが、盲腸が非常に発達している。

草食動物は多くの動物で前胃の発達がみられている。これにはウシ科(図 5)のように盲嚢状に

発達した前胃の粘膜がすべて重層扁平上皮であるもの、ラクダ(図 6)¹⁾、ナマケモノ(図 7)¹⁾のように盲嚢の盲端に噴門腺があるもの、カンガルー(図 9)⁶⁾のように前胃の粘膜が噴門腺でできているものがある。ウマ(図 11)²⁾の前胃は重層扁平上皮であるが盲嚢を形成していない。しかしウマでは結腸が非常に大きくなっており結腸発達をしている。実験動物として用いられるハムスターは草食性であり、盲腸が発達しているが、胃も前胃と後胃に分れて二腔性を示しており、前胃粘膜は重層扁平上皮である(図 13)¹⁾。

雑食性の動物でも繊維質の多いものを消化できる動物では大腸の特殊化と共に胃に前胃状の構造がみられる。ペッカリー(図 8)¹⁾は盲嚢状の前胃をもつ。ブタ(図 3)²⁾やマカカ属のサル(図 4)⁸⁾の胃は噴門腺粘膜が広く、繊維質の食物の貯蔵・発酵が行なわれている。ラットやマウスでも胃の特殊化がみられ、前胃は重層扁平上皮であるが単腔である(図 12)。

4. 胃底腺の比較

胃底腺は 3 種の細胞から成り、ペプシノーゲンは主細胞、塩酸は壁細胞、粘液は副細胞から分泌されている。多くの動物の胃底腺では主細胞は腺底部に、壁細胞と副細胞は腺頸部に多い。胃の表層を被っている粘液上皮が落ち込んでいる胃小窩に胃底腺は数本開口している。開口部が狭くなっているものもあり、これを腺の狭部という。腺を構成する細胞はこの部位で糸分裂をくり返し、粘腺の上方と下方の腺底部に移動してゆく。腺の発達の良い動物では粘膜が厚く、また粘膜の厚さに対する腺の長さの割合が高くなる傾向がある。

Kondo(1966)³⁾は各種の動物の胃底腺粘膜の厚さと腺の長さの割合を報告している(表 2)。こ

表 2 家畜動物の胃底腺粘膜

	ウシ	ヤギ	ヒツジ	ハムスター	ウサギ	ウマ	ブタ	ペッカリー	イヌ
① 粘膜の厚さ (μm)	606	459	620	638	627	1840	1836	2000	933
② 腺の長さ (μm)	452	380	552	526	486	1671	1565	1800	756
③ ②/① x 100 (%)	74.6	82.8	89.0	82.5	77.1	90.8	84.2	95.0	81.0

(Kondo, 1966. ³⁾Tamate, Yamada, 1983¹¹⁾)

れによると草食性で大腸発酵のウマと雑食性のブタは他の動物、とくに前胃発酵をする草食動物に比べてかなり粘膜が厚い。また粘膜の厚さに占める腺の長さの割合も高い。

また腺を構成する3種の細胞の比率も機能と関係が深いと考えられるが、良く判っていない。

5 霊長類の胃

以上述べて来たように哺乳類の胃は動物種により大きく異っており、これは食性から来る機能の差と考えられる。特に繊維質を消化できる能力は各目の動物がそれぞれ別に進化した結果得られたものである。このことがどのような過程で起きて来たかを考えるには一つの目の中で系統関係を含めて議論することが必要である。しかも食性が多様であることが重要である。Vorontsov(1960)¹²⁾は齧歯目の消化器について歯と胃、腸の形態を食性と含めて議論している。また偶蹄目の胃の形態についてはLanger(1974)⁴⁾、玉手(1980)¹⁰⁾の比較解剖学的研究がある。しかし他の目ではこのような系統的な研究はみられていない。

霊長目は表1でみられるように食性が多様で食虫性から果実食性、雑食性、葉食性と多岐に渡っている。そこで食性の異なるもの数種を選んで比較してみた。

虫食と果実食をするシルバーマーモセット(*Callithrix argentata*)とコモンリスザル(*Saimiri sciureus*)は噴門腺が狭い図1の型の胃腺分布を示す。他の食虫性や果実食性のサルも同様の形態を示す。

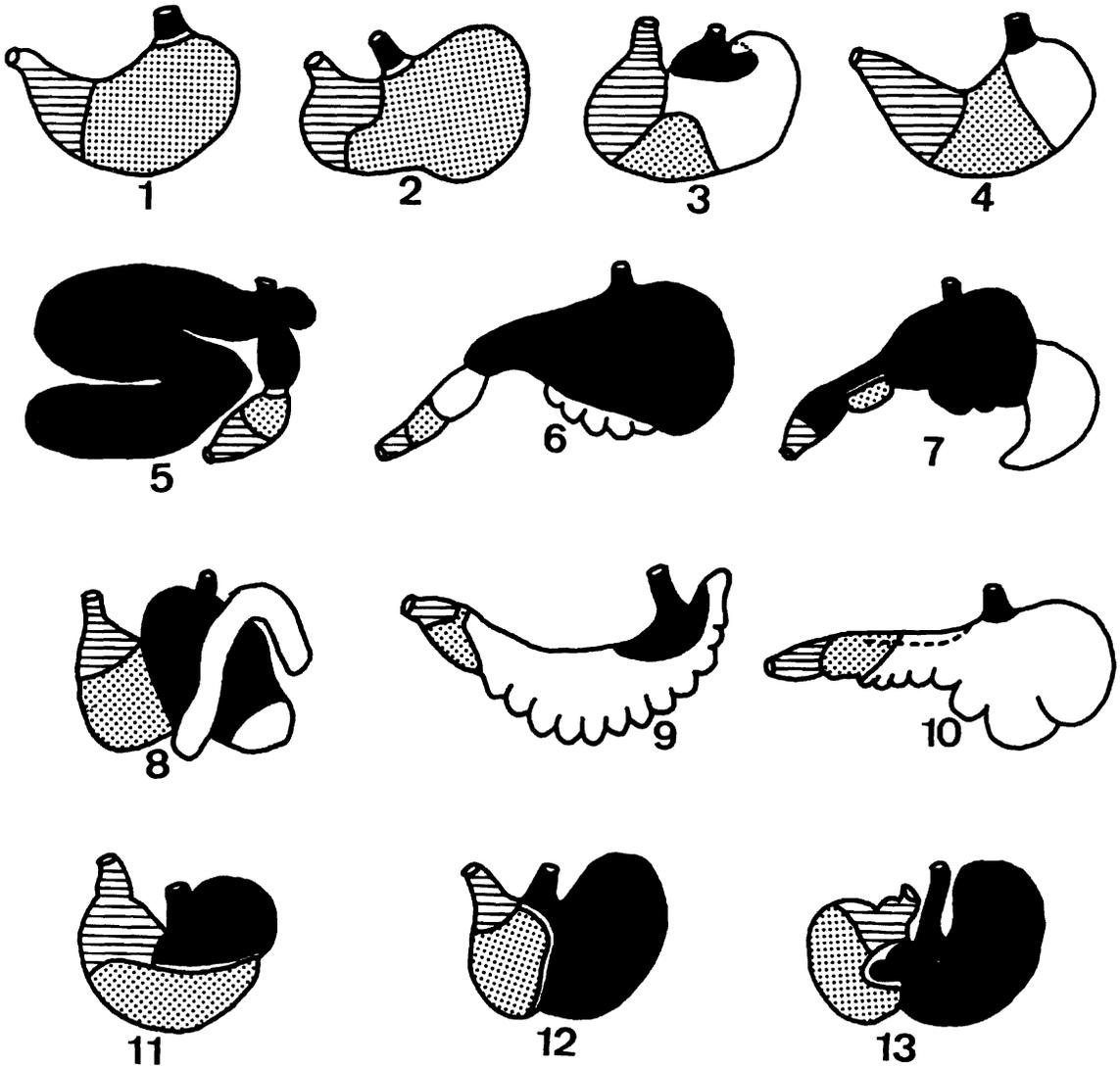
果実、種子、若芽や虫の他に繊維質の多い草や樹皮も食べる雑食性のニホンザル(*Macaca fuscata*)は図4のような胃腺の分布を示し、全胃粘膜の約3分の1~4分の1を噴門腺が占めている。このような腺の分布は食性が比較的似ているブタにもみられる。しかしブタの噴門腺が多量の粘液を出すのに対してニホンザルの噴門腺には主細胞様の漿液性細胞が腺底部にみられる。また前胃ではみられない壁細胞が少数ながら見られる。このことから、ニホンザルの広い噴門腺粘膜部は完全な前胃ではないが、前胃へ移行型と見ることもでき、実際前胃的機能をもっているとも考えられる。

このような胃はオナガザル亜科のマカカ属とヒヒ属にみられる。

リーフモンキー属やコロブスモンキー属を含むコロブスモンキー亜科は繊維質の多い樹葉と果実を食べることが知られている。リーフモンキー属のフランソワールトン(*Presbytis francoisi*)は図10⁹⁾のような胃腺の分布をしており、噴門腺粘膜で被われた盲嚢状の前胃を有する。この前胃では微生物による発酵がなされることが知られており、この上皮からVFAの吸収も証明されている⁵⁾。噴門腺粘膜は胃小窩がきわめて深く、粘液上皮から成る絨毛状の突起になっている⁹⁾。こういった形態はウシの第一胃粘膜の重層扁平上皮からなる胃絨毛と類似しており、分解産物の吸収と深い関係があると考えられる。しかしこのような構造は前胃が噴門腺粘膜で構成されているカンガルーのような他の草食動物には見られていない。

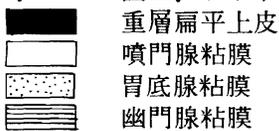
霊長類の胃底腺粘膜の特徴については表3に示したが、これで比較すると粘膜の厚さからみて、胃底腺はシルバーマーモセットとフランソワールトンで発達が悪く、リスザルとニホンザルでは比較的発達が良くと考えられる。

原始的なサルは虫食と果実食をする雑食性であったと考えられるためマーモセットやリスザルのような胃を持っていたであろう。この様な胃から胃粘膜を発達させ消化能力を高めることにより繊維質食まで進出することができたと考えられる。マカカ属のように発達した胃底腺とともに前胃様に噴門腺粘膜を発達させたサルは虫や果実から繊維を含む食物まで消化でき、多様な食物を利用することが可能となり分布域をさらに拡大することができたと考えられる。またコロブスやリーフモンキーのように前胃を獲得したものは森林に多量にある樹葉を食物にすることができ、霊長目全体としての生態域を拡大することが可能になったと考えられる。マカカとヒヒはオナガザル亜科に属し、コロブスとリーフモンキーはコロブスモンキー亜科に属しており、この2つの亜科は同じオナガザル科で比較的近縁である。しかもコロブスとリーフモンキーの前胃は形態的に違いが見られる。このようにオナガザル科で草食性への適応が様々な型で見られることから、オナガザル科の消化器について比



哺乳類の胃粘膜

- 図1. イヌ, ネコ, ジャコウネズミ, マーモセット, リスザル, ヒト 図2. ウサギ
 図3. ブタ 図4. マカカ, ヒヒ 図5. ウシ, ヒツジ, ヤギ, 図6. ラクダ
 図7. ナマケモノ 図8. ペッカリー 図9. カンガルー 図10. リーフモンキー
 図11. ウマ 図12. ラット, マウス 図13. ハムスター



較して調べてゆくことにより、霊長類における草食性の進化の過程が考察出来ると考えている。

表3 霊長目の胃底腺粘膜

	シルバーマ ーモセット	コモン リスザル	フランソ ワールトン	ニホンザル
① 粘膜の厚さ (mm)	0.50	0.87	0.55	1.20
② 腺の長さ (mm)	0.37	0.71	0.45	0.95
③ ②/① × 100 (%)	74.0	81.8	89.1	79.2

文 献

- 1) Bensley, R.R. : The cardiac glands of mammals. *Am. J. Anat.*, 2 : 105-156, 1902.
- 2) Ellenberger, W., H. Baum : *Handbuch der vergleichenden anatomie der haustiere*. 18. Auflage, 396-399, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, N. Y., 1977.
- 3) Kondo, Y. : The functional morphological studies on the fundic glands. *lst. comm. Histological study with special reference to the length, branching, and parenchymal cell ratios of the glands. Tohoku J. Agr. Res.*, 17 : 65-79, 1966.
- 4) Langer, P. : Stomach evolution in the Artiodactyla. *Mammalia*, 38 : 295-314, 1974.
- 5) Moir, R. J. : Ruminant digestion and evolution. *Handbook of physiology alimentary canal*. (ed. by Heidel, H.), 2673-2694, *Am. Physiol. Soc.*, Washington, D. C., 1968.
- 6) Starck, D. : *Vergleichende anatomie der wirbeltiere* 3., 770-780, Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, N. Y., 1982.
- 7) Stevens, C. E. : The gastrointestinal tract of mammals. major variations. *Comparative physiology of primitive mammals*. (ed. by Nielsen, S., L. Bolis, C. R. Taylor), 52-62, Cambridge U. P., 1980.
- 8) 鈴木一憲・永井 廣・土屋 剛・玉手英夫・葉山杉夫 : ニホンザルの胃粘膜に関する組織学的研究。胃底の腺について, *重井医学年報*, 4 : 93-96, 1982.
- 9) 鈴木一憲・永井 廣・葉山杉夫 : 第37回日本人類学会日本民族学会連合大会。口頭発表, 1983.
- 10) 玉手英夫 : 反芻動物の比較栄養生化学 I 進化と消化器形態。畜産の研究, 34 : 547-551, 695-697, 779-786, 1980.
- 11) Tamate, H., J. Yamada : Histological and immunocytochemical observation of the hindstomach of the collared peccary, *Dicotyles tayacu* (Tayassuidae). *Jpn. J. Vet. Sci.*, 45: 547-559, 1983.
- 12) Voronstov, N. N. : The ways of food specialization and evolution of the alimentary system in Muroidea. *Proceedings of the international symposium on the methods of the mammalogical investigations*. Brno. 1960. (ed. by Kratochvil, J., J., Perikan) 360-377, *Czechoslovak Acad. Sci., Praha*, 1962.