

総説

ヒトの消化管

長戸 康和

東海大学 医学部 基礎医学系

はじめに

単細胞生物から多細胞生物まで、全ての生物を構成する基本単位は「細胞」である。というのは、17世紀半ばのロバート・フック、その後のシュライデン(1838年)とシュワン(1839年)、さらにウィルヒョウ(1855年)へと受け継がれた光学顕微鏡による観察、そして20世紀後半の電子顕微鏡による超微形態の観察の結果、細胞の構造が「代謝」「増殖」「運動」という生命の基本的な機能に関わっていることが明らかになったためである。

「代謝」とは、生体にとって必要な物質(酸素や栄養素)を取り込み、生命維持のためのエネルギーを産生し、不要な物質(二酸化炭素や老廃物)を取り除く活動である。「増殖」は、新規の細胞を生み出す活動であり、生命の連続性を維持するために欠かせない繁殖につながる。「運動」は、「代謝」や「増殖」のための活動を包括的に含む。

多細胞生物は、本来「細胞」に備えられていたこれらの機能を、より特殊化(分化)した専門集団(組織・器官・器官系)により成し遂げる。そこでは、互いの機能を調節する仕組みを生み出し、個体内の環境を維持することで(恒常性の維持)その活動が保障される(図1)。これは、自動車に金属・プラスチック・ガラスなど様々な素材で出来た部品を組み合わせ、燃料を補給する一方、燃焼による温度上昇のコントロールなど安全走行に必要な制御システムを整えているのと同様であろう。

生命維持の最も基本的な機能は「代謝」である。生物にとってエネルギーの獲得と消費は、生存と繁栄に大きな影響を及ぼす。生存と繁栄は、ダーウィンが提唱した適応度

の要素であり、日々の生活に費やされる「生存エネルギー」と子孫を生んで育てるための「繁殖エネルギー」を獲得することで達成される。自動車は、ガス欠になっても燃料を補給しさえすれば再び動くが、生物が食料を得られなければ生命活動は維持できず「死」に至る。

多細胞動物においては「まず食ありき」である。つまり、摂食・消化・吸収および排泄という代謝機能の中心は、消化器系が担う。自らの生存と繁殖のエネルギーを得るために、ヒトはどのような消化管をもっているのだろうか。ここでは、このテーマについて、三つの視点、「進化」・「個体発生」および「機能形態」の視点から概説する。

1. 消化管の進化

1) 「食」は「顔」に始まる

38億年という生命の歴史を経て、多細胞動物では身体先端には「口」、つまり食物の取り入れ口がある構造が一般的である。これは、運動方向の先端にエネルギーの取り入れ口がある、つまり、エネルギーの獲得を最優先した者たちが生き残ったという証拠であろう。そして口の周辺に食物を見つけて獲得するための装置(嗅覚・視覚・聴覚などの感覚器管など)を集中させて形成したのが「顔」である。そして、口からチューブ状の管を身体の長軸方向に延ばし、その表面から食物を分解して吸収し、出口から残渣物を破棄する工程を完成させたのである。

口の形成に伴って形成された器官が「顎」と「歯」である。これらは、餌に食いつき口腔内に送りこむための器官である。その後の進化の過程で顎の形状は変化するが、脊椎動物では顎の位置は一貫して上下一対である。「歯」は、よりの確に餌に食いつくための器官として形成された。顎のない円口類(現生の最も原始的な魚類)にも口の上下に歯列が認められる。これを発展させた魚類は口を大きく開き、歯で餌を捕え水中生活に適応した。その後、魚類の一部が陸上へと生息域を拡大すると、水中での鰓呼吸を捨て、肺呼吸へと進化する。つまり、大気中から酸素を取り入れるため、大気を肺まで送るパイプが新設される。といっても、その取り入れ口である鼻孔は、魚類時代に存在していた器官(嗅覚器官)が転用されたと考えられている[1]。こうして、食物と空気のリートが確保され、両生類や爬虫類が出現し、その後の哺乳類ではより機能的な構造

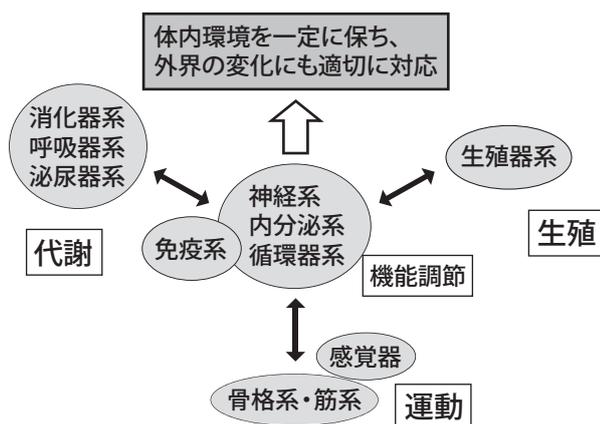


図1 生体の恒常性の維持と器官系

に進化した(図2)。

2) 哺乳類の生存戦略と消化管

陸上に進出した脊椎動物が、食物を求め、その生息域を拡大していくためには、どのような戦略がとられたのだろうか。水中とは異なり陸上の環境変化は激しく、代謝に必要な体内環境(体温)の確保は重要な課題である。一つの戦略は、恐竜のように身体を極端に巨大化することである。大量の食物を巨大な消化管で消化し、大量のエネルギーを獲得する一方、外界の温度差の変化から体内環境を守るのである(身体が大きくなると表面積が減少する)。

一方、体内環境を一定に保つ(恒温化)という戦略もある。この戦略を採用して成功を収めたのが鳥類と哺乳類である。鳥類は、重力に逆らって生活の場を空中に求めた。これによって鳥類の身体には軽量化が求められる。地上で生活する場合を除き、巨大な消化管は不都合となる。そのため、鳥類の食料は栄養価が高く消化に時間がかからない果実・魚介類・肉類などに制限され、糞便は垂れ流される(直腸がなく糞便を溜めない)。これに対し、哺乳類での制約ははるかに少なく、消化管を大きくできる。消化管は長く、太くなって蛇行し、その表面には凹凸がつくられ、表面積が増大する。そして、草や葉など消化の工程が複雑な食料も利用できるように進化した。

いずれにせよ、哺乳類が体温を一定に保つ能力を獲得したことは、個体の生命維持だけでなく繁殖にとっても有利になり、生息地域も拡大した。ところが、このような身体を維持するためには、コストがかかってしまう。これは、快適な室内環境を求めてエアコンを設置すると電気の消費量が跳ね上がるのと同じである。そこで、エネルギー消費の拡大という難問を解決するため、消化機能を発達させていったと考えられる。

まず、体内の消化管で行われていた消化活動を口腔内から開始した。つまり、爬虫類や鳥類の口腔は、食物をくわえ込んで体内に送り込むだけの装置であったが、哺乳類の口腔では食物を噛み砕いて分解する作業が始まった。

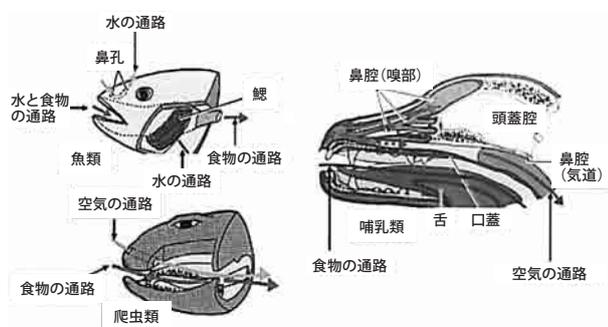


図2 脊椎動物の口と鼻の進化

(長戸康和、串田つゆ香. クリニカルファーマシーのための解剖学(18) 頭頸部の器官(1). 医薬ジャーナル. 1994; 30(11)より改変) 鼻腔は水の匂いを感じる器官として形成され、その後肺呼吸の開始に伴い、空気の通路に転用された。さらに、咀嚼器官の発達により、口腔と鼻腔が分離された。

つまり、爬虫類までは全ての歯が同じ形をしていたが(同歯性)、哺乳類の歯は切歯・犬歯・小白歯・大白歯に分化した(異歯性)(図3)。それまで大きく裂けていた顎は、皮膚で覆われ「頬」が形成された(図4)。そして、表層には唇を動かすための表情筋、深層には顎を可動する咀嚼筋が発達した(図5)。これによって、口腔内で食物を蓄え、噛み砕くことが可能になった。そして、唾液腺が分化(耳下腺・顎下腺・舌下腺)した。哺乳類の唾液腺は、両生類や爬虫類の口腔内の分泌腺(陸上生活で食物を飲み込みやすくするための装置)から進化したが、ここから消化酵素が分泌されるようになり、口腔内の消化活動がさらに加速された[2]。

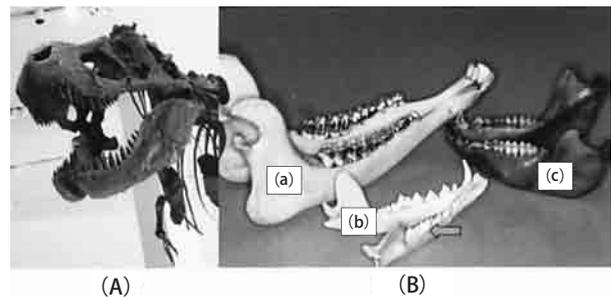


図3 歯の分化(同歯性から異歯性へ)

ティラノザウルス(トロント自然史博物館蔵)の骨格標本哺乳類の下顎骨:(a)ニホンジカ、(b)タヌキ、(c)ニホンザル。哺乳類の歯は、切歯・犬歯・小白歯・大白歯に分化する。草食性の動物では、臼歯が大きく臼状になり、平らな咬合ができる(a)。肉食性の動物では、臼歯の先端が尖り、第一大臼歯は挟み状の形態になる(c)。これを裂肉歯と呼ぶ(矢印)。

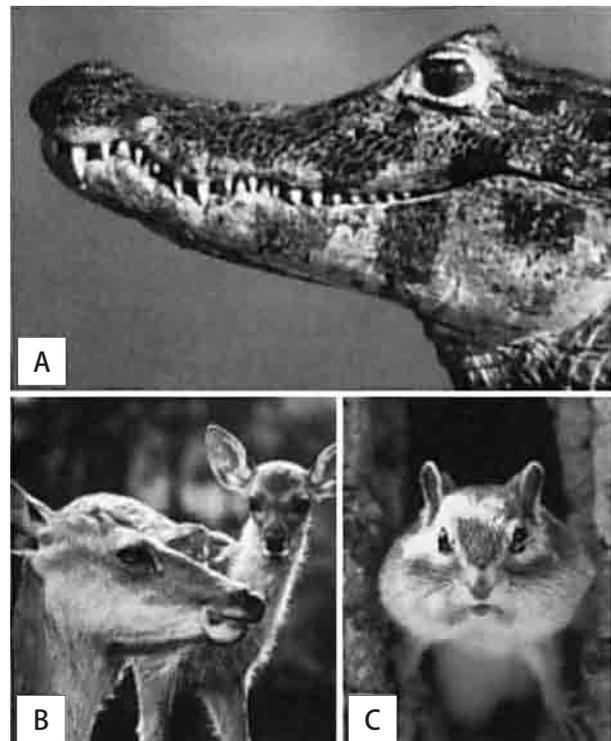


図4 頬の形成

爬虫類(ワニ)の顎は、皮膚に覆われず、口が裂けている(A)。しかし、哺乳類では、頬によって顎が覆われる(B:ニホンジカ、C:シマリス)。食物を口腔内に留めることができ、咀嚼機能が発達する。

その一方、食物と一緒に入る異物の侵入を防ぐため、免疫装置の発達が促されたと考えられる。つまり、無顎類(円口類)に比べ有顎類(魚類・両生類・爬虫類・鳥類・哺乳類)では、胸腺が出現するなど免疫器官の発達が著しい[3]。とくに、胸腺が咽頭に由来する器官であることから、顎の発達と摂取する食物の多様化と免疫系の進化には、相関関係があると推察できる。

3) 草食動物と肉食動物の消化管

哺乳類が体温を保つためには、変温動物に比べエネルギー供給を増強しなくてはならない。体温維持には、経費がかさむ(基礎代謝量が増える)ためである。地球上で哺乳類がエネルギー源として選択できるのは、植物あるいは動物由来の物質である。前者は、簡単に大量に入手できるが、栄養価は低いという欠点があり、後者は、手に入れるのが難しいが栄養価が高いという魅力がある。同じ重量ならば、動物性食物は植物性食物に比べてはるかに高カロリーで、たくさんの栄養素を含んでいる。100gあたりで比較すると、肉には200kcalが含まれるが、葉には10~20kcalしかない。肉食では、食事を短時間ですませられるが、植物食を選択すれば、一日の大部分を食事時間に当てなくてはならないだけでなく、大量の食物を処理する消化管が必要になる。こうして、食性の違いによって消化管を中心とした「肉体改造」が進んだと考えられる。

草食動物では、歯が臼状の形態に分化し、植物をすりつぶすことができるようになり(臼歯の発達)(図3)、消化管は長く延長され、消化に時間をかけるとともに腸内細菌による発酵の場が、胃(ヒツジなどの偶蹄類)・盲腸(ウサギなどの重歯類やネズミなどのげっ歯類)あるいは結腸(ウマなどの奇蹄類)に確保された(図6)。こうして、草食動物の腹部消化管は進化し、食物繊維から発酵によって必要な栄養素を取り出すことに成功した[4]。偶蹄類や奇蹄類の中には、ゾウやウマなど進化の過程で身体が大きくなった動物がいる。これは、発酵部位の容積が増大し、エネルギー供給量が増加したと密接な関係があると考えら

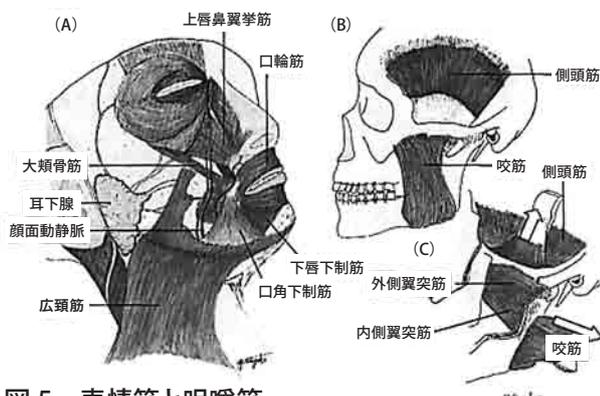


図5 表情筋と咀嚼筋

(長戸康和, 頭頸部の解剖, 解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009より改変) (A): 表情筋, (B) (C): 咀嚼筋,

れる(盲腸を発酵の場としている草食動物は、一般的に身体は小さい。発酵容積が限定されるためと考えられる)。

肉食動物の戦略は、「肉」を食材として選択し、消化が簡単で栄養価の高い食料を獲得することである。肉を切り裂くため、歯は鋭く尖った。臼歯も例外ではない。上下の第一小臼歯はハサミのように鋭くなり、裂肉歯と呼ばれる形状に変わった(図3)。長くて複雑な消化管は無用の長物である。チスイコウモリの消化管は最も単純で短く、イヌの消化管も短く、発酵場所はない(図7)[4]。こうして肉食動物は、獲物の肉を切り裂き、比較的短時間で高カロリーを吸収できる生活に適応した。

哺乳類の肉体改造は、消化管だけに留まらない。消化管の大きさは脳の大きさと反比例するとともに、動物が消費するエネルギーの総計は、その体重で決まってしまうため、ひとつの器官での消費エネルギーが増加すると他の器官へのエネルギーは相対的に減少するためである[5]。動物が、植物繊維を発酵させ分解して単糖類を吸収するには、大きな消化管と相当量のエネルギーが必要になる。そこで草食動物は、他のエネルギー消費器官への供給量を節約して消化管に廻し、消化管を大きくして機能を充実する方向に向かう。一方、肉食動物の消化管は単純で短い。エネルギー消費も少なく済む。したがって、エネルギー摂取量が増えると、他の器官に分配される。脳へのエネルギー供給量が増加し、脳が大きくなる傾向が生じる。

こうして、肉食動物は脳機能に関わる能力、例えば、獲物を的確に見つけるための感覚(視覚・聴覚・嗅覚など)、すばやく行動するための運動能力、集団で狩りをする場合のコミュニケーション能力、獲物の行動を予測する能力などが草食動物よりも優れ、捕食動物としての地位を徐々に

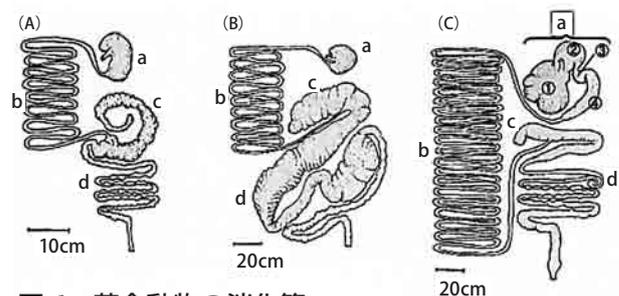
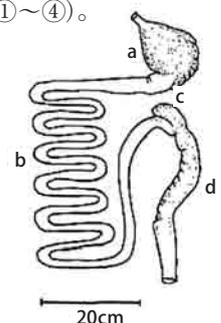


図6 草食動物の消化管

(Hume JD. 消化管の比較生物学. 科学. 1987; 57(2): 77-83. より改変) (A): ウサギ, (B): ウマ, (C): ヒツジ, a: 胃, b: 小腸, c: 盲腸, d: 結腸。(C)のヒツジは胃での発酵をするため、胃が4室にわかれる(①~④)。

図7 イヌの消化管

(Hume JD. 消化管の比較生物学. 科学. 1987; 57(2): 77-83. より改変) 肉食動物のイヌでは、消化管が短く、単純である。a: 胃, b: 小腸, c: 盲腸, d: 結腸



確立していった。いわば、「頭は悪くても、消化管の体力勝負」でエネルギー獲得戦略に向かったのが草食動物であり、「知能を発達させて、消化管を経済設計に」して高カロリー食を獲得したのが肉食動物であり(図8)、体内環境を一定に保つという基本方針に従って、生存エネルギーという予算の配分をめぐる攻防の結果が形態と機能に反映されている。

4) 霊長類の消化管と脳

霊長類の顔には、眼球が正面に並んでいる(図9)。また、他の哺乳類の脳に比べて大きい[6]。これらの形質は、樹上生活を選択した霊長類にとって有用である。つまり、樹上生活では、樹間を測る視覚能力、とりわけ立体視の能力、また、上肢下肢を自在に動かし、巧みに枝を握るといった運動能力が欠かせないためである。果実・花・葉および昆虫など美味しいご馳走、とりわけ果実や花を獲得するためには、食べごろのものを判別する能力、色覚とともに認識能力の発達に伴う。また、熟す時期や場所を事前に記憶し、的確に移動する能力も身につけなくてはならない。子育てには夫婦間・親子間あるいは群れの中でのコミュニケーションも重要である。こうした行動・記憶・学習といった能力は、脳機能に深く関わる。つまり霊長類は、脳を大きくするという戦略を採用し、森林生活へ適応を図ったのである。

栄養学的に見ると、脳はエネルギー消費の大きい組織

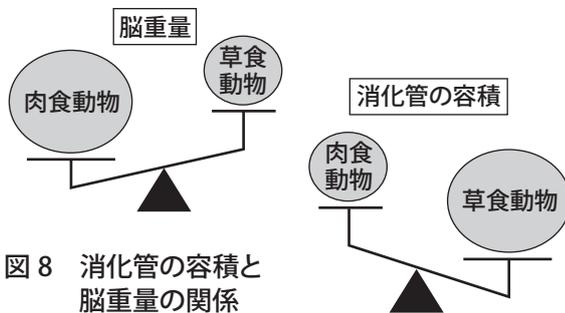


図8 消化管の容積と脳重量の関係

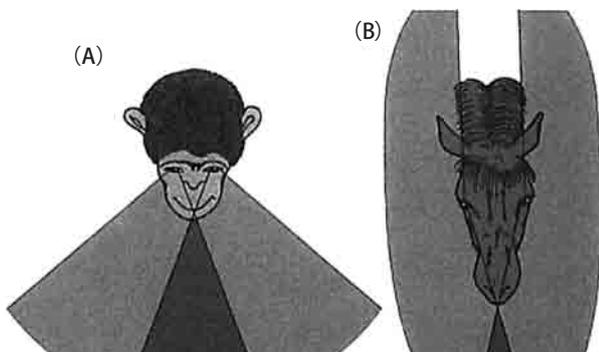


図9 眼の位置の比較

(長戸康和、串田つゆ香、クリニカルファーマシーのための解剖学(19) 頭頸部の器官(2) . 医薬ジャーナル. 1994 ; 30 (12)より改変)

(A):ニホンザル、(B):ウマ、視野の範囲を示す。左右の眼球の視野が重なった領域が立体視の範囲。眼球が顔面に並ぶニホンザルは、ウマに比べて立体視の範囲が広いが、視野の範囲は制限される。

である。単位面積あたりで比較すると、安静時に筋組織の16倍のエネルギーを消費する。一般の哺乳類における脳の消費エネルギーは基礎代謝量の3~5%程度に過ぎないが、霊長類では8~10%程に増大する。つまり、霊長類が一般の哺乳類に比べ、優れた脳機能を維持するためには、高カロリーで栄養に富んだ食料を入手することが必要不可欠だと考えられる。

現生の霊長類の比較研究によって、この仮説は裏付けられている[7, 8]。同じ体重の霊長類を比較すると、果実食の種の方が草食の種よりも脳が大きい(図10)。豊富で手に入れやすい葉を消化するためには、消化管へのエネルギーを多く割り当てなくてはならず、熟した果実を食べるためには、大きな脳の維持にエネルギーを割かなくてはならないためである。例えば、体重がほぼ同じである草食性のホエザルと果実食性のクモザルの脳重量を比べると、クモザルでは108gであるが、ホエザルでは54gであり、大脳皮質の溝(皮質の表面積)はクモザルの方が多い。

ホエザルのように身近にある葉を餌にし、餌を探し回る手間とエネルギーを節約した種では、消化管に植物繊維の発酵部位を設置している。ホエザルでは、結腸がその役割を果たし、コロブス類では胃を2室に分け、前胃で胃液を分泌せずセルロース分解性細菌によって食物繊維を分解している。しかし、より効率的にエネルギーを得るため、消化管の容積を増やそうとすると身体が大きくなってしまふ。これは、樹上生活者である霊長類には危険である。つまり、消化管への配分するエネルギーは制約され、余剰分は脳へ廻されることになる。

霊長類は、雑食性である。しかも樹上生活者であるという制約から、他の哺乳類よりも脳が大きくなる可能性が潜在している。この可能性は、果実などの高カロリーの餌

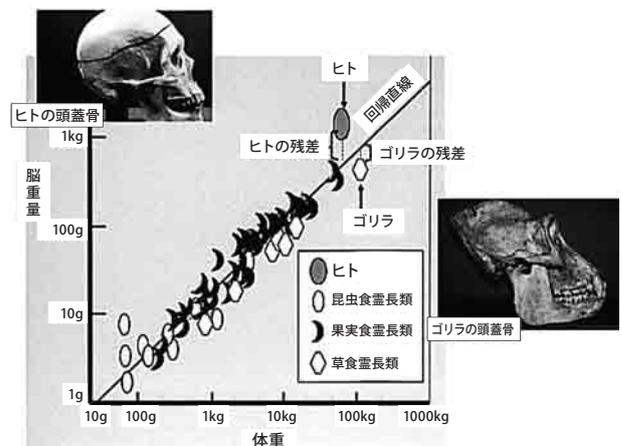


図10 霊長類の食性の違いによる脳重量と体重の関係

(Allman JM. Evolving Brains ; 1999 / 養老猛司訳 . 進化する脳 . 東京 : 日経サイエンス ; 2001より改変)

果実食霊長類の方が、草食霊長類よりも脳重量が重い。残差とは、回帰直線からの距離を示す。ヒトの残差は大きく、平均的な霊長類の脳よりも際立って重い。

を獲得する戦略を選択した種で実現された。ヒトは、霊長類の中でもとりわけ大きな脳を持つ。これは、ヒトが消化の簡単な肉や果実を食料として利用してきたことを物語っている。希少で高カロリーな食料を獲得し、消化管を「省エネ設計」にしたのである。ヒトの消化管には、知恵に頼ろうとした霊長類の食料獲得戦略を受け継いできた足跡が残されている。

2. ヒトの消化管の形成過程 [9, 10]

腹部消化管は発生の過程で大きさや形・位置が大きく変化し、腹部内臓の大部分を占める臓器である。この形成過程で大きな役割を担っているのが腹膜である。ここでは、腹膜との関係を中心にヒトの腹部消化管の発生を解説する。

1) 腹部消化管と腹膜

腹膜は、腹部消化管を被う臓側腹膜、腹腔を裏打ちする壁側腹膜、および両者をつなぐ間膜からなる(図11)。腹部消化管は、腹膜とつながれた状態を保ちながら発生し、前腸・中腸および後腸に分化する。前腸からは、食道・胃・十二指腸・肝臓・胆嚢および膵臓が分化する。中腸からは、十二指腸から横行結腸までが形成される。後腸は、横行結腸から直腸になる。

間膜の表と裏は腹膜でおおわれ、その間に疎性結合組織が挟まれている。疎性結合組織は、血管・リンパ管および神経の通路となるほか、線維芽細胞・リンパ球・脂肪細胞などが含まれる。一般的に内臓脂肪と呼ばれている脂肪組織の大部分は、間膜に存在する。

2) 胃の回転と大網の形成

発生の過程で胃は大きく膨らむ。とくに大弯側が拡張する。そして、後方にあった大弯側が右に回転して左前面に移動する。そのため、後腹壁と胃の大弯間にある間膜が前面に移動して大きくなる。これが大網である(図12・13)。

3) 肝臓の発生と網嚢の形成

前腸から肝臓・胆嚢あるいは膵臓といった器官も発生する。これらの器官も腹膜で被われた状態で位置を変えるが、こうしてできた器官も間膜によってつながれる(図13・

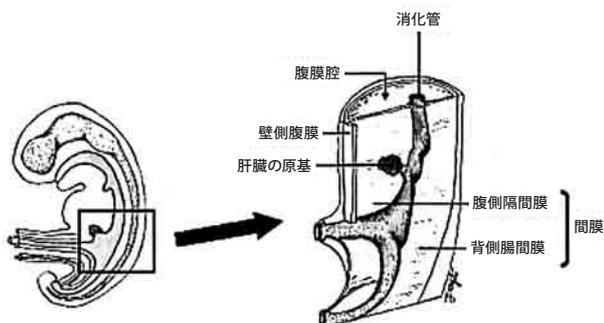


図11 腹部消化器官の発生と腹膜の関係 (長戸康和・解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009より改変) 10~11週目の胎児。

14)。これらが、小網(肝十二指腸間膜)や胃脾間膜となる。同時に本来、前方にあった小網が胃の回転によって右側に移動するため、胃の後方に胃と後腹壁との間に閉鎖された空間ができる。これが網嚢である(図13)。

4) 腸間膜と結腸間膜

中腸、とくに空腸と回腸の領域は長く引き伸ばされ、蛇行する。その過程で前腹壁との間膜が消失し、空腸と回腸の間膜は背側だけが残る。これが腸間膜である(図14)。結腸でも横行結腸とS状結腸で同様な変化が起こり、後腹壁との間に横行結腸間膜とS状結腸間膜が形成される。また、胃から垂れ下がった大網は、横行結腸と癒着し、大網によって胃と横行結腸がつながる(図14)。上行結腸

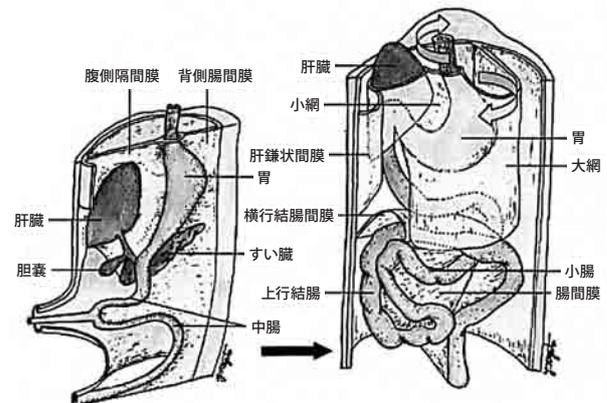


図12 胃の回転と大網の形成

(長戸康和・解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009より改変) 胃の回転によって背側胃間膜が前方に移動し、大網となる。腹側胃間膜は右に移動し、小網となる。中腸の領域の中で、空腸・回腸・横行結腸は間膜で後腹壁に固定される。

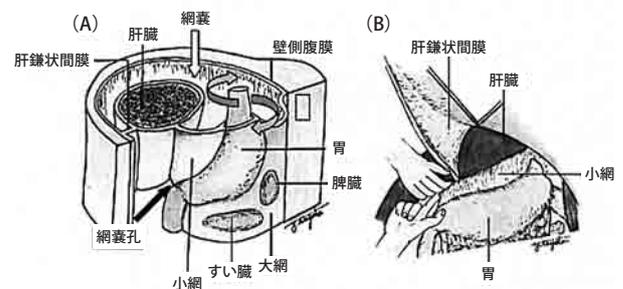
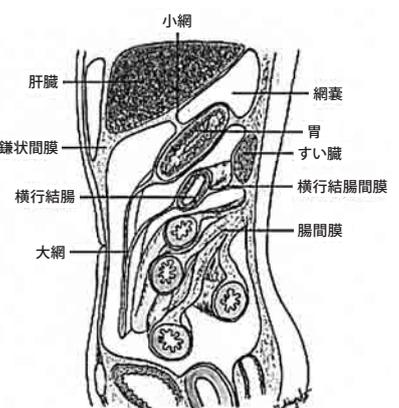


図13 網嚢の形成

(長戸康和・解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009より改変) 胃の回転によって網嚢が形成され、小網は肝臓と胃・十二指腸をつなぐ。その結果、小網の右端に網嚢への入口(網嚢孔)が形成される(A)。開腹し、網嚢孔の位置を示す(B)。

図14 腸間膜と結腸間膜の構成

(長戸康和・解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009より改変) 矢状断面で腹膜の構成を示す。



と下行結腸の領域は、間膜を完全に失い、後腹壁に固定される。

3. 消化管の形態と機能

1) 消化管の基本構造 [11]

消化器官は、消化管と消化腺からなる。消化管は、口腔から食道・胃に続く管が小腸の末端まで続き、その先で袋状の盲腸と肛門に続く結腸に二分する。ヒトでは、盲腸が退化的であり、草食動物や草食性の霊長類などが持つ発酵部位も認められない。

消化管の基本構造は、粘膜・筋層・外膜(漿膜)の三層で構成されるチューブ状の器官(中空性器官)である(図15)。粘膜は、粘膜上皮・粘膜固有層・粘膜筋板・粘膜下組織に分けられる。粘膜の表面が粘膜上皮であり、ここが消化活動の最前線である。消化活動の役割分担の違いは、粘膜上皮細胞の形状に反映される。消化・吸収の舞台となる胃から大腸までの粘膜上皮が、一層の上皮細胞で覆われる(単層円柱上皮)のに対し、食道までと肛門部の上皮細胞の層は厚い(重層扁平上皮)。前者は、消化液を分泌したり、低分子に分解した食物を吸収しやすくしたりするために適し、消化液を分泌する腺組織も多数含んでいる。後者は、厚い細胞層によって食物による損傷や異物の侵入を防ぐ。粘膜上皮の下層には、疎性結合組織の層があり、平滑筋線維からなる粘膜筋板を挟んで粘膜固有層と粘膜下組織に分けられる。粘膜固有層には免疫装置(後述)や血管・リンパ管・神経線維が含まれ、粘膜下組織には、神経組織(マイスネルの粘膜下神経叢)が存在し、粘膜筋板の運動や粘膜内の消化腺の活動を調節する。

筋層は、内外の二層からなる。内層が管腔を輪状に取り巻き(輪走筋)、外層が管腔と平行に走る(縦走筋)。筋組織は、横紋筋組織と平滑筋組織に分けられる。食道中部から直腸までの筋層は平滑筋組織であり、残りの口腔から食道中部付近までと肛門部が横紋筋組織で構成される。つまり、消化管の活動を担う筋線維は、主として平滑筋である。この筋収縮は、筋層の間に存在するアウエルバッハの筋間神経叢によって調節される。

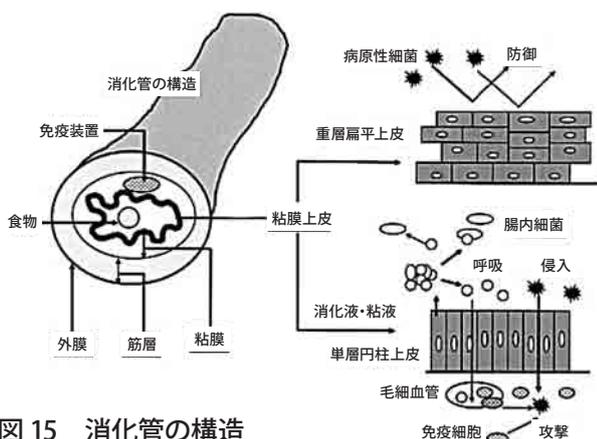


図15 消化管の構造

2) 免疫装置 [12]

消化管の内腔は「内なる外」である。その表面を被う粘膜は、外界と接しているためである。消化管を含めた粘膜の総表面積は、成人の場合、約400平方メートルといわれる。これは、皮膚の約200倍、テニスコートの1.5面に相当する。

この広大な粘膜は、さまざまな外部異物に暴露されている。とくに、身体の機能を維持するための生存エネルギーは、食物から小腸粘膜を通して摂取しなくてはならないため、消化管は常に異種抗原や病原微生物が侵入する危険性に曝されている。そこで、粘膜に異物の進入を防ぐ生体防御の最前線として、防御バリアが築かれている。このバリアが「粘膜免疫」と呼ばれる免疫機構である。

粘膜免疫には、2種類のシステムが存在する。一つは、粘液細胞による非特異的な防御ラインであり、消化管では、小腸や大腸の粘膜にある杯細胞がこの役割を担う。粘液細胞が分泌する粘液の主成分はムチンである。ムチンは、糖タンパク質からなり、その特性から粘膜表面に粘着性被膜を形成する。ここに微生物が吸着し、微生物の侵入が妨げられる。粘液には、細菌の膜構造を破壊するリゾチーム、細菌の鉄代謝を阻害するラクトフェリンなどの抗菌作用を持つ物質が含まれ、感染防御ラインをつくっている。

もう一つの粘膜免疫装置は、リンパ器官が関与する構造である。リンパ系は胸腺や骨髄による一次リンパ器官とリンパ節などの二次リンパ器官から構成される。消化管には、腸管関連リンパ組織(GALT)・鼻咽頭関連リンパ組織(NALT)と呼ばれる二次リンパ器官がある。GALTとは、腸管に散在する孤立リンパ小節と回腸下部にある集合リンパ小節(パイエル板)である(図16)。NALTは、口腔壁と咽頭壁にある扁桃(口蓋扁桃・舌扁桃・咽頭扁桃・耳管扁桃)であり、その構造的な特徴からワルダイエルの咽頭輪(図17)と呼ばれ、呼吸時に吸入した病原微生物に対して作動する。どちらの器官にも粘膜上に抗原を認識する細胞(M細胞)がある。抗原物質は、この細胞から抗原提示細胞(マクロファージなど)に渡され、周辺のT細胞に提示される。T細胞は、ヘルパーT細胞(約70%)やキラーT細胞(約25%)に提示される。ヘルパーT細胞は、細胞性免疫

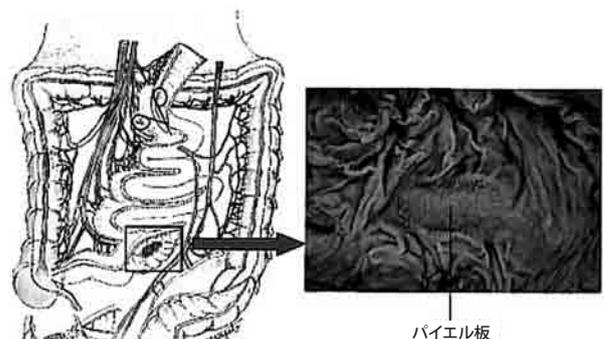


図16 パイエル板

に関わる Th1 細胞と液性免疫に関わる Th2 細胞からなり、Th2 細胞では、インターロイキン (IL-5 など) が産生される。これが B 細胞を活性化し、B 細胞を形質細胞 (プラズマ細胞) に分化させる。形質細胞は、抗体 (IgA) を産生し、粘膜表面に分泌する (分泌型 IgA)。これが、粘液中に含まれ、抗原を中和して組織への進入を防ぐ。また、キラー T 細胞は、ウイルス感染などのとき、感染した上皮細胞の排除に関わっている (図 18)。

小腸粘膜を構成する上皮細胞の間にもリンパ球の浸潤が認められる。このリンパ球の 90% が T 細胞であり、キラー T 細胞に分化する細胞群を含んでいる。これもウイルス感染に対する防御ラインとして機能している。ところが、免疫機能の異常によって小腸の形態的变化が引き起こされ、消化機能障害が発生する場合がある。セリアック病である。この疾患は、小麦に含まれる植物性タンパク質であるグルテンに対し、免疫細胞が過敏に反応し、キラー T 細胞が自己の小腸粘膜を破壊することによって引き起こされる [13]。

3) 腹部の消化管 [14、15、16]

開腹すると、腹腔の前面は胃から垂れ下がった大網によって占められ、上腹部に胃と肝臓が認められる。大網を反転すると腸管が明らかになる (図 19)。

胃

胃は、左側に大きく膨らんだ器官である。ここでは、強酸性の胃液が分泌され、タンパク質がペプトンに分解され、同時に殺菌が行われる。食道に続く胃の入り口を噴門、左側の湾曲線を大弯、反対側を小弯と呼び、十二指腸への

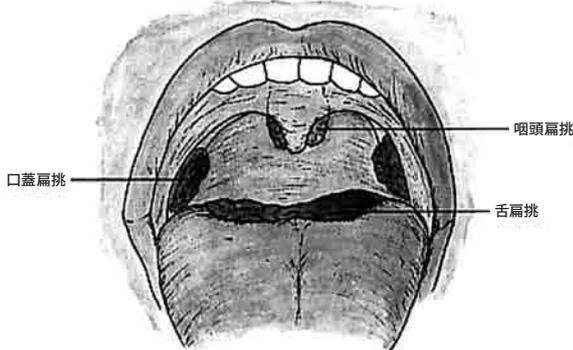


図 17 ワルダイエルの咽頭輪

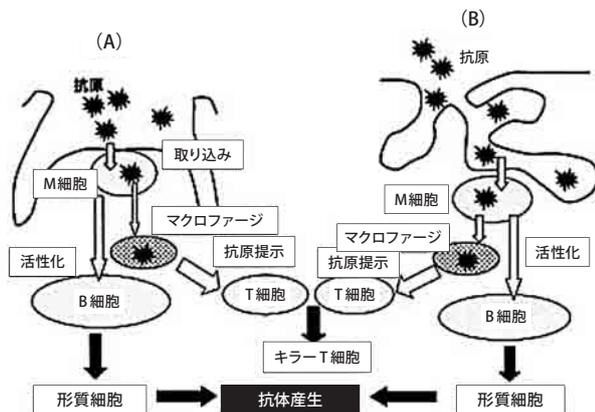


図 18 GALT と NALT の機能

(A) : GALT (パイエル板)、(B) : NALT (扁桃)

出口部分が幽門である。粘膜にはヒダがあり、そこには無数の小さな窪み (胃小窩) が点在する。胃小窩は深い縦穴であり、縦穴の壁の細胞から胃液が分泌される (図 20)。胃液の成分は、ペプシン・塩酸および粘液である。ペプシンはタンパク質分解酵素であり、主細胞が分泌する。壁細胞が分泌する塩酸は、この酵素を活性化する。同時に塩酸による「強酸の海」は、食塊とともに流入したバクテリアなどを殺菌する。この過酷な環境から胃壁の細胞を保護するのが、副細胞が分泌する粘液である。

胃液の分泌は、消化管ホルモンによって調節される。まず、食物が胃に入ると幽門部にある G 細胞からガストリンが分泌され、胃液の分泌が始まる (胃相)。そして、食塊は、胃壁には強力な平滑筋の働きによって胃液と混じり合って食塊は粥状にされる。

小腸

消化管の中で最も長く 6 ~ 8 m に達する。一般的に、十二指腸・空腸・回腸の三部に分けるが、粘膜の基本的な構造は同じである。つまり管腔壁は、畝状の隆起 (輪状ヒダ) とそこで密生する小さな突起 (絨毛) からなる (図 21)。粘膜の表面を被うのは、単層で円柱状の上皮細胞である。

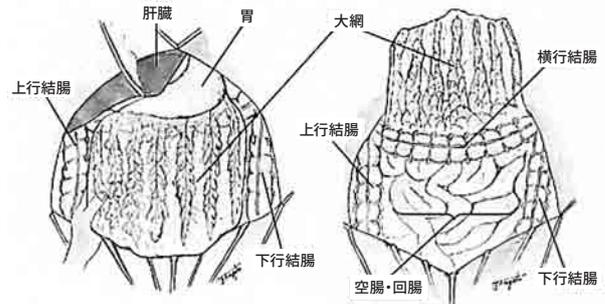


図 19 腹部の消化器官と大網

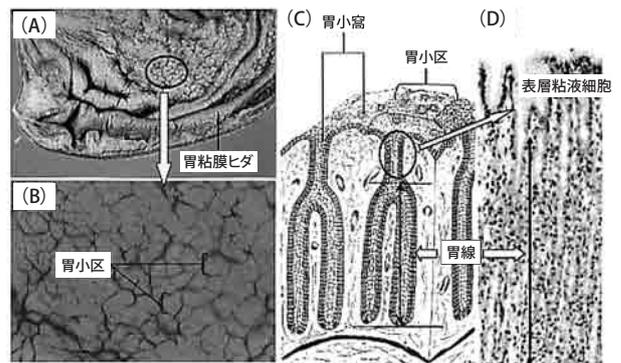


図 20 胃粘膜の構造

(長戸康和、串田つゆ香、臨床的ファーマシーのための解剖学 (12) 腹部の内臓 (2)、医薬ジャーナル、1994; 30 (5) より改変) (A) : 胃粘膜、(B) : 胃の粘膜を拡大し、胃小区を示す。(C) : 胃小区に含まれる胃小窩と胃腺、(D) : 胃粘膜の光学顕微鏡像



図 21 小腸の断面

十二指腸以外は腸間膜があるので、これを指標として十二指腸と空腸を分ける(十二指腸空腸曲)(図22)。また、輪状ヒダは空腸の方が発達しているため、空腸と回腸は、輪状ヒダの密度によって区別される(通常、上部2/5を空腸、下部3/5を回腸とする)(図23)。

小腸では、炭水化物・タンパク質および脂質が低分子に分解されて吸収される。その活動の最前線は粘膜上皮であり、その主役は円柱状の吸収上皮細胞である(図24)。この細胞からは、管腔面に微小な突起(微絨毛)が伸び、吸収面積が飛躍的に増加している。この微絨毛の表面で消化が完了し、単糖やアミノ酸に分解され(膜消化)、ただちに吸収される。吸収上皮細胞に挟まれて杯細胞が点在する。この細胞は粘液を分泌し、粘膜表面を被う糖衣(グリコカリックス)を作る。これによって単糖やアミノ酸の吸収が促進される。

絨毛の基底部(腸陰窩)には、内分泌細胞やパネート細胞が未分化の吸収上皮細胞とともに存在する。内分泌細胞が分泌するホルモンは、消化管ホルモンと総称され、胆汁や膵液の分泌を調節する。十二指腸にある内分泌細胞から分泌されるホルモンは、胃液の分泌を抑制する(腸相)。パネート細胞には、亜鉛を含む特徴的な顆粒が存在するが、その機能はよくわかっていない。

大腸

大腸は、盲腸・結腸・直腸に分ける。回腸は盲腸に続く。

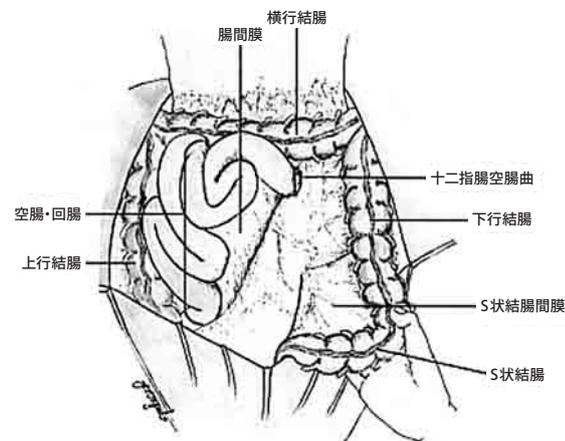


図22 十二指腸空腸曲と間膜(長戸康和・解剖実習マニュアル. 東京: 日本医事新報社; 2009)

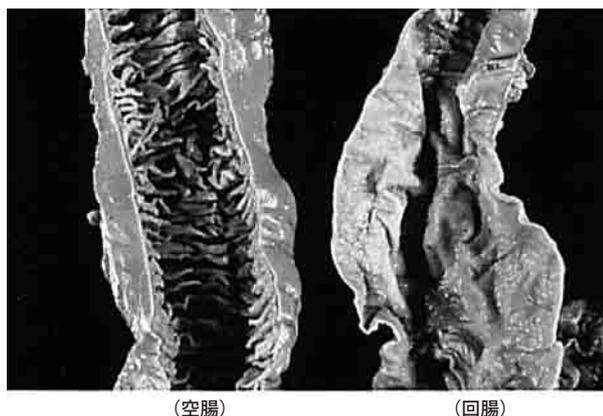


図23 空腸と回腸

この間には回盲弁が存在し、食物が胃に入ると反射的に回盲弁が開き、回腸の内容物は盲腸に送られる(胃回腸反射)。盲腸は短く痕跡的であり、結腸に続く。

結腸(図19・22)は、1.5 m程で大腸の大部分を占め、4部に分ける。上行結腸・横行結腸・下行結腸・S状結腸である。粘膜には輪状ヒダや絨毛はなく、縦走筋層の束である結腸ヒモと脂肪塊(腹膜垂)が特徴的である(図25)。粘膜上皮には、多数の杯細胞が存在し、大量の粘液が分泌される。水分を吸収された食塊は粘液の上をゆっくりと通過し、その間、腸内細菌の働きでその一部は発酵し、腸内ガスや酪酸・乳酸が発生し、吸収される。いわゆる結腸発酵型である。

食物が胃に入ると、反射的に横行結腸からS状結腸が運動し、S状結腸に滞留していた糞塊が直腸に送られる(胃結腸反射)。直腸(図26)は、仙骨の前を鉛直方向に下行する15 cm程の管であり、肛門挙筋(骨盤隔膜)によって骨盤壁に固定される。

4) 腹部消化管の血管支配

腹部消化管は、その発生由来から前腸・中腸・後腸に分けられ、胎生期の腹大動脈から1本ずつの動脈がそれぞれに分布する。前腸には腹腔動脈、中腸には上腸間膜動脈、後腸には下腸間膜動脈である。それぞれの動脈から分かれる枝は、すべてそれぞれの領域から分化する器官

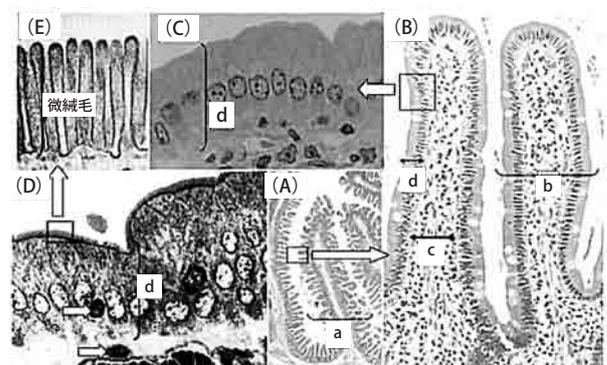


図24 小腸粘膜上皮の組織像

光学顕微鏡像(A・B・C)と電子顕微鏡像(D・E)で小腸粘膜上皮を示す。a: 輪状ヒダ, b: 絨毛, c: 粘膜固有層, d: 粘膜上皮, 粘膜上皮にリンパ球の浸潤が認められる(矢印)。

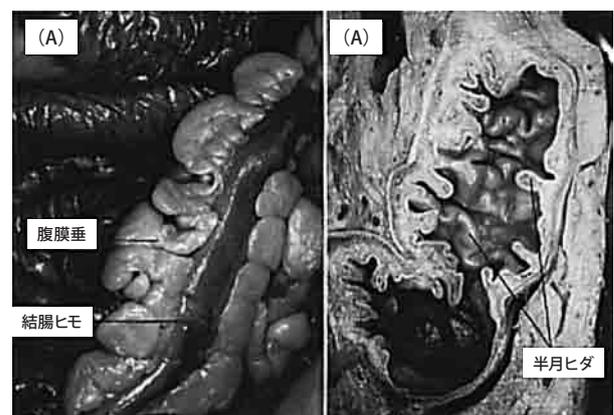


図25 結腸の構造

S状結腸の外面(A)と縦断面(B)

に分布する (図 27)。

腹腔動脈は、まず左胃動脈・脾動脈・総肝動脈にわかれる。左胃動脈は、胃の小弯で噴門側に分布する。脾動脈は、胃の大弯に枝を送ったり (左胃大網動脈・短胃動脈)、膵臓に枝を出したりしながら脾臓に入る。総肝動脈は、右胃動脈・固有肝動脈・胃十二指腸動脈に分かれる。右胃動脈は胃の小弯で幽門側に、固有冠動脈は肝臓と胆嚢に、そして胃十二指腸動脈は、胃の大弯 (右胃大網動脈)・十二指腸と膵臓 (上膵十二指腸動脈) に分布する (図 28)。

上腸間膜動脈は、腹腔動脈のすぐ下から分岐する。膵臓の後方を通り、膵臓や十二指腸に枝を出した後、腸間膜根から腸間膜の中に入って分岐し、空腸から横行結腸までの領域に分布する (図 29)。下腸間膜動脈は、後腸領域から発生した下行結腸・S状結腸・直腸上部に分布する (図 30)。上・下腸間膜動脈の枝は、腸間膜の中を扇の骨のように分岐し、腸管壁に達するところで隣り合う枝が吻合したアーチ状の構造をつくる。

5) 腹部消化管の神経支配

消化管の機能調節には、自律神経系が関わる。胃や腸は「心の鏡」といわれ、心理状態が反映されやすい器官である。強いストレスを受けると交感神経が興奮するため、胃や腸での粘液分泌の抑制がかかったり、下痢や便秘を周期的に繰り返したりする (過敏性腸症候群)。胃で粘液の分泌抑制が起こると、胃粘膜が消化され損傷を受ける

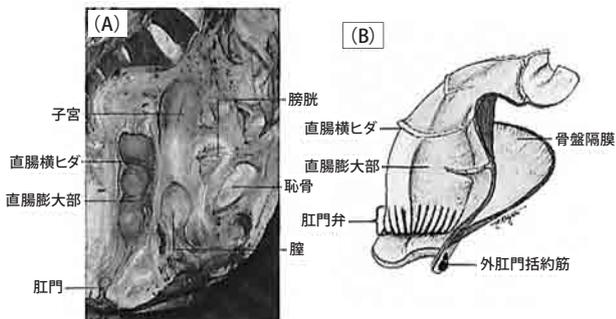


図 26 直腸の構造 (A): 女性骨盤の正中矢状断面、(B): 摘出した直腸の内腔

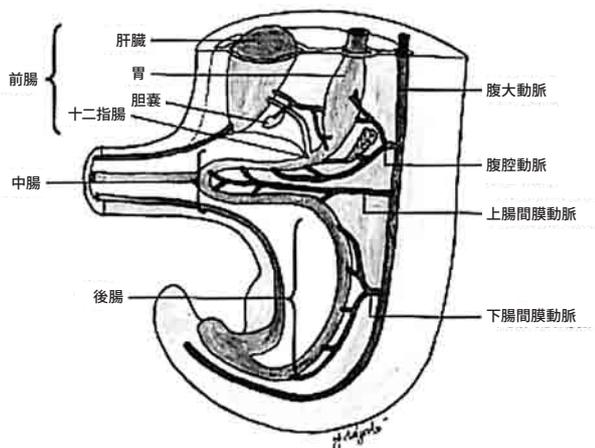


図 27 腹部消化管の血管支配 (長戸康和, 解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009 より改変) 腹大動脈の枝と腹部消化管の関係を示す。

(胃潰瘍)。十二指腸腺の分泌抑制では、十二指腸潰瘍が発生する。十二指腸腺のアルカリ性の分泌液による酸性消化物の中和作用が抑制され、粘膜が損傷を受けるためである。

迷走神経は、消化活動を促進する神経として重要である

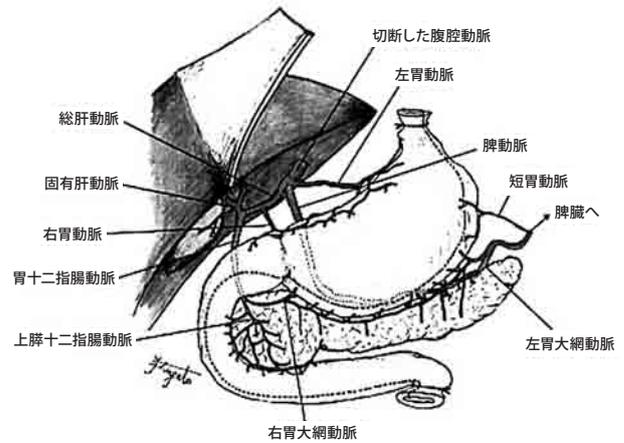


図 28 腹腔動脈の支配領域 (長戸康和, 解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009 より改変)

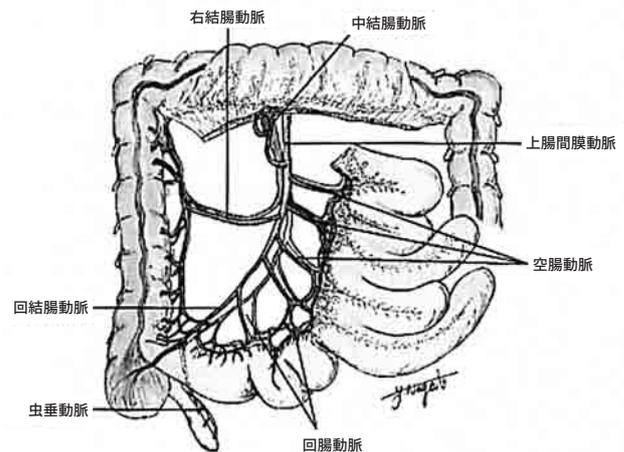


図 29 上腸間膜動脈の支配領域 (長戸康和, 解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009 より改変)

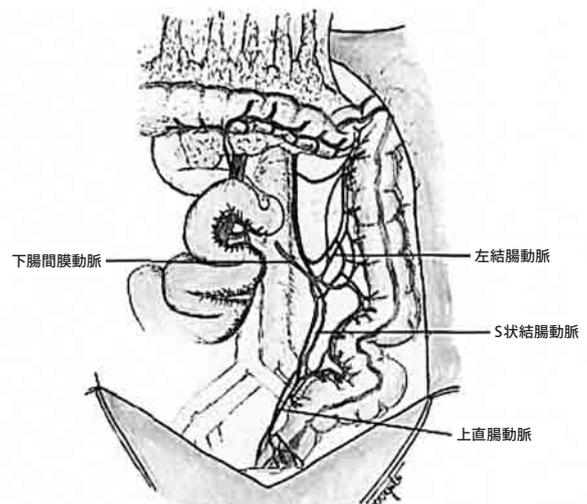


図 30 下腸間膜動脈の支配領域 (長戸康和, 解剖実習マニュアル, 東京: 日本医事新報社; 2009 より改変)

(図31)。延髄から出て咽頭・喉頭の両側から食道壁の前後を下行した迷走神経は、肝臓や胃へ枝を分岐するとともに腹腔動脈や上腸間膜動脈が腹大動脈から分岐する部位に集合する。ここには、交感神経幹からの大内臓神経も入り、両者の神経線維が混合した神経叢(腹腔神経叢・上腸間膜神経叢)を形成する(図32)。そして、ここから出た神経線維は腸間膜の中を動脈壁に沿って腸管壁に入り、筋や粘膜の活動を調節する。

後腸領域の消化管や肛門の活動は、骨盤内臓神経の支配を受ける。前腸と中腸領域を支配する迷走神経の起始核が延髄に存在するのに対し、骨盤内臓神経は、仙髄から出る。この神経は、排便・排尿・勃起などの自律神経反射を担っている。

4. 消化管に託した人類の基本戦略

1) 美食家への道を進んだ人類 [17]

ヒトの祖先は直立二足歩行を採用した。「人はひとつの理由によって物事をなしえない」という言葉をカエサルは残しているが、直立二足歩行への進化の要因も様々な仮説が提唱されているが[18、19、20]、解剖学的には直立二足歩行によって脳の収容部位(脳頭蓋)の容積が拡大し、また、脳へ供給される動脈血の温度が下がり、高温に弱いという脳機能の弱点が克服された。歩行に関しては、筋への負担が少なくなり、エネルギーの減少効果も生まれた(草原や林をゆっくり移動する場合、二足歩行のほうがエネルギー消費は少ない)。直立二足歩行の採用によって、脳機能の拡大への道が開けたのである。

脳機能の拡充に欠かせないのは、食糧問題である。脳が大きくなるためには、消化管を「省エネ設計」にしなければならない。このため、多少労力がかかっても肉や果実

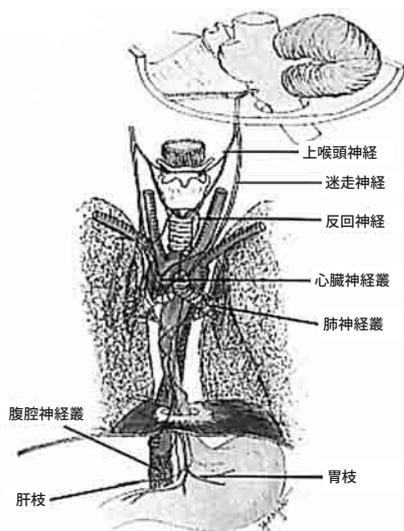


図31 迷走神経の走行と分布

(長戸康和・解剖実習マニュアル。東京：日本医事新報社；2009より改変) 迷走神経は、延髄から出て喉頭への上喉頭神経と反回神経を分岐し、胸腔に入る。ここで肺と心臓への枝を分岐し、食道壁に沿って横隔膜の食道裂孔を通過して胃や肝臓に枝を送るとともに腹腔神経叢に入る。

など希少で高カロリーのご馳走を探すほうがよい。栄養学的に同じ重量で比較すると、動物性食物は植物性食物に比べてはるかに高カロリーであり、動物性食物にはたくさんの栄養素が含まれ、消化も簡単なためである。

初期人類の中には、硬くて質の低い植物性食物を中心に生活していた頑丈型アウストラロピテクスも生存していたが、現生人類の祖先とされるホモ属では、消化がしやすく高カロリーの動物性食物を選んでいたと考えられている。頑丈型アウストラロピテクスが重厚な顎と巨大な臼歯を持っていたのに対し、ホモ属の初期人類は、華奢な顎と小さな臼歯を持っていたという形態的な違いがそれを物語っている。

ホモ属の人類は脳の巨大化に向かって進化した[21]。直立二足歩行の利便性を生かし、草原を歩き回って肉食動物の食べ残しや草食動物を殺して動物性食物を入手する機会を増やし、狩猟採集経済生活を営んでいった。肉食系の生活が始まると、脳は発達し、消化管は縮小するという傾向が加速される。大きくなった脳は、複雑な社会行動を生み出し、それが食物の獲得戦略を進歩させ、食物の質の向上へ進み、食事時間は短くなり、消化機能への負担は減少する。

調理(火の使用)は、植物性食物の質を大幅に向上させ、咀嚼への負担を軽くした。ダーウィンはその著書「人類の起源」の中でヒトの特徴として、下顎骨の縮小と第3大臼歯の退縮傾向を指摘している。狩猟採集行動もより効率的組織的に展開される。農業の発明によって、野生植物をより生産性に優れ、栄養価の高い食物にした。小麦やコメなどの栽培植物は精製技術の開発によって炭水化物をより吸収しやすくした。家畜化動物から高タンパク・高脂質食物も入手しやすくなり肉食への依存度は加速した。チンパンジーが動物性食物から得るエネルギーは、全体の5~7%程度であるが、ヒトでは狩猟採集民族のイヌイットの96%を最高に、先進工業国のアメリカ合衆国や日本で22~23%程度である。

エネルギー供給量も増加した。生存エネルギーが増加すると身体も大きくなる。身体が大きくなると脳も大きく

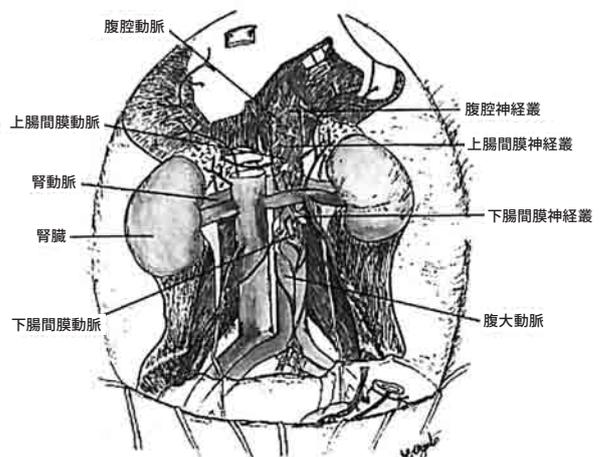


図32 腹部の自律神経叢

(長戸康和・解剖実習マニュアル。東京：日本医事新報社；2009より改変)

できるが、脳は大量エネルギー消費器官である。成人の脳の基礎代謝量は総エネルギーの20～25%に達している(霊長類で8～10%、一般の哺乳類で3～5%)。そこで、ヒトはさらに美食を求め、エネルギー供給を確保して脳の巨大化を支えてきた。

生物が生き残っていくためには、生存エネルギーと繁殖エネルギーが必要である。獲得したエネルギーをどのように振り分けるのかという問題も重要である。人類の戦略は、脳を巨大化する一方で消化管を縮小することである。より効率的にエネルギーを獲得できるようになると、余ったエネルギーを脂肪として蓄積するようになった。「倭約遺伝子仮説」では、このエネルギー備蓄能力を獲得したことによって、食料の供給が不安定な時代を生き延びたと考えている。ヒトの祖先の中で効率よくエネルギーを備蓄できたヒト(太ったヒト)だけが生き残り、厳しい環境を克服し、生息地域を拡大することができたという(1kgの脂肪で4～6日間の基礎代謝が賄われ、10kgであればほぼ1ヶ月の生存が可能になる)。

妊娠・出産・育児という役割の大部分を担う女性にとって、この備蓄能力は有利である。こうして、皮下脂肪を繁殖エネルギーとして配分できる女性が、繁殖や豊穡を願う古代の人々のシンボルとして敬われ、神格化されていたのかもしれない(図33)。



図33 古代のヴィーナス像
レーヴェンドルフのヴィーナス
(ウィーン自然史博物館蔵)

2) 美食を求めた人類が支払う代償

現在、次々と柔らかく食べやすい食品が開発されている。先進工業国には、様々な食品があふれ、飽食気味である。それでも食品企業は、次から次へと新しい食材・食品を生み出す。マスコミは、グルメ番組を放映し、人々は行列してまで美味しいものを求めつづける。一見異常とも思える現象であるが、人類の進化からみると、このような実態は、我々の祖先がご馳走を求めて歩んできた道を継承しているだけにすぎないといえよう。

また、地球の人口は飛躍的に増加し、先進工業国を中心に平均寿命は大きく延びた。これも高カロリーで栄養豊富な食物を獲得し、脳機能を発達させるという人類の戦略が成功した結果である。しかし、その一方、現代人は肥満や糖尿病や高血圧など食生活に関わる生活習慣病に悩まされているが、このような健康問題の原因も人類進化の道筋の上に位置している。つまり、高カロリー食材の摂取を進める一方、消費エネルギーを省エネ化するという戦略によって、エネルギーの収支が歳入超過であるという事実を示しているに過ぎないのである。

解決策は、摂取エネルギーを少なくし、消費エネルギーを増やすことである。そこで悪者にされたのが脂質である。ところが脂質は、脳の60%を占める重要な構成要素であり、とくに不飽和脂肪酸はリン脂質の構成要素として欠かせない物質である。リン脂質が神経伝導の絶縁体をつくっているためである。また、栄養価の低い食物繊維の摂取ももてはやされるが、我々の消化管はもはや大量の食物繊維を収容することも消化することもできない。消化管を草食動物のように改造することも不可能である。

徒然草には、「飲食・便利(排泄)・睡眠・言語(会話)…止むを得ずして、多くの時を失う」と記され、食事が人間の行動のトップにあげられている。人類は飢餓に備え、豊かな食生活を求め続けてきた。ヒトの身体は、「内なる外」である消化管で異物を排除しつつ高カロリー食の摂取を推進し、巨大な脳を作り上げる一方、エネルギーの備蓄に努め、無駄遣いを避けて出来上がった傑作である。進化の方向に逆らわず、消化管に過重な負担をかけず、カロリー収支バランスを狂わせない解決策は、巨大な脳に期待できるのだろうか。

<参考文献>

- [1] Romer AS, Parsons TS. The vertebrate body, 5th ed.; 1977 / 平光厲司訳. 脊椎動物のからだ(第5版). 東京:法政大学出版局; 1983. pp.411-413.
- [2] Romer AS, Parsons TS. The vertebrate body, 5th ed.;1977 / 平光厲司訳. 脊椎動物のからだ(第5版). 東京:法政大学出版局;1983. pp.269.
- [3] 片桐千明. リン脂質の発生と分化. 西川伸一、本庶佑. 免疫と血液の科学. 東京:岩波書店;1999. pp.23-44.
- [4] Hume JD. 消化管の比較生物学. 科学. 1987; 57(2): 77-83.
- [5] Allello L & Wheeler P. The expensive-tissue hypothesis. Current Anthropology. 1995; 36:199-221.
- [6] Szalay FS. Approaches to Primate Paleobiology. Contrib. Primat. 1975; 5:267.
- [7] Milton K. Diet and Primate Evolution. Scientific American. 1993/ 岩本俊孝訳. 食べ物と霊長類の進化. 日経サイエンス. 1993; 10: 82-92.
- [8] Allman JM. Evolving Brains; 1999 / 養老猛司訳. 進化する脳. 東京:日経サイエンス;2001. pp.98-127.
- [9] Moore KL. The Developing Human-Clinical Oriented Embryology;1973 / 星野一正訳. 人体発生学. 東京:医歯薬出版;1977. pp.207-222.
- [10] Sadler TW. Langman's Medical Embryology, 7th ed.; 1995 / 安田峰生、沢野十蔵訳. ラングマン人体発生学(第7版). 東京:メディカルサイエンスインターナショナル;2001. pp.219-244.
- [11] 藤田尚勇、藤田恒夫. 標準組織学各論(第3版). 東京:医学書院;1999. pp.76-79.
- [12] 清野宏. 粘膜免疫. 西川伸一、本庶佑. 免疫と血液の科学. 東京:岩波書店;1999. pp.154-17.
- [13] Fasano A. Surprises from Celiac Disease. Scientific American. 2009 / 中澤英之訳. 知られざる自己免疫疾患 セリアック病. 日経サイエンス. 2009; 11: 58-68.
- [14] 長戸康和、串田つゆ香. 腹部の内臓(2) -消化管の構造. 医薬ジャーナル. 1994; 30(5): 7-12.
- [15] 小川鼎三、山田英智、養老猛司. 分担解剖学(11版). 東京:金原出版;1982. pp.182-216.
- [16] 伊藤隆(高野廣子改訂). 解剖学講義(改訂2版). 東京:南山堂; pp.341-365.
- [17] Leonard WR. Food for Thought. Scientific American. 2002 / 馬場尚男訳. 美食が人類を進化させた. 日経サイエンス. 2003;3:42-52.
- [18] Lovejoy OW. The origin of man. Science. 1981; 211: 341-350.
- [19] Langdon JH. Umbrella hypotheses and parsimony in human evolution: A critique of the aquatic ape hypothesis. J. Human Evolution. 1997; 479-494.
- [20] Stanford C. The Evolutionary Key to Becoming Human; 2003 / 長野敬、林大訳. 直立二足歩行 進化への鍵. 東京:青土社; 2005. pp.148-168.
- [21] Pilbeam D, Gould SJ. Size and Scaling in Human Evolution. Science. 1974; 186: 892-901.