

アズマモグラおよびコウベモグラの 舌乳頭の味蕾

世取山結菜*・佐々木剛**†

(令和5年5月18日受付/令和5年9月15日受理)

要約: アズマモグラ (*Mogera imaizumii*) およびコウベモグラ (*Mogera wogura*) は、真無盲腸目モグラ科に属する哺乳類で、主にミミズや昆虫類を捕食する。舌は食物を最初に取り入れる消化器官で、舌乳頭には多くの味蕾が分布する。モグラ科では、味蕾を有する茸状乳頭と有郭乳頭、味蕾を持たない糸状乳頭の3種類の舌乳頭が舌に存在することが報告されており、アズマモグラとコウベモグラでは舌上での茸状乳頭の分布に違いがあるとされている。また、これらの種の舌全体の味蕾の数や大きさなどの特徴は未だ調べられていない。そこで本研究はアズマモグラおよびコウベモグラの舌乳頭の味蕾の形態的特徴を外部形態観察と組織学的観察により調査し、2種の違いおよび他の哺乳類と比較することでモグラ科の味蕾の特徴について検証した。コウベモグラの舌乳頭の外部形態観察を行ったところ、茸状乳頭は舌尖部から舌体部にかけて散在しており、KOBAYASHI *et al.* (1983) で観察されていない舌背の中央部分でも確認された。味蕾数はアズマモグラで796個、コウベモグラでは459個が確認できた。味蕾数は、草食性の哺乳類と比較して非常に少ない結果であった。平均味蕾サイズはアズマモグラで茸状乳頭が $37.9 \times 28.1 \mu\text{m}$ 、有郭乳頭が $48.5 \times 28.5 \mu\text{m}$ 、コウベモグラでは、茸状乳頭が $35.0 \times 24.5 \mu\text{m}$ 、有郭乳頭が $40.1 \times 30.2 \mu\text{m}$ であった。これら2種の味蕾の大きさを比較したところ、有郭乳頭の高さで違いは見られたが、味蕾サイズはほぼ同等といえる結果であった。しかし、マウスの味蕾サイズと比べると本研究のモグラ類2種の味蕾サイズは明らかに小さかったが、味蕾サイズの他にも味蕾内の味細胞の割合も味覚処理の違いを反映すると考えられている。今後は、免疫組織化学染色を用いた味蕾内の味覚受容体の発現や同様な食性を持つ真無盲腸目のトガリネズミ科やハリネズミ科の種との比較研究が必要である。

キーワード: アズマモグラ, コウベモグラ, 舌乳頭, 味蕾

はじめに

アズマモグラ (*Mogera imaizumii*) およびコウベモグラ (*Mogera wogura*) は、真無盲腸目モグラ科ニホンモグラ属に属する哺乳類で、低地から山地まで広く生息しているが、基本的に湿潤で深い土壌をもつ平野部を最も好む^{1,4)}。分布域は、主に本州中部を境に分かれているものの、年々、大型であるコウベモグラが北方へと分布を広げている^{2,4)}。また、食性も似ており、地表付近に採食用のトンネルを掘って、主にミミズや昆虫類を捕食している^{1,5)}。

舌は食物を最初に取り入れる消化器官で、咀嚼の補助などの役割だけでなく、味を感じることができる (図1a)。また、舌は舌尖、舌体、舌根で構成され、舌尖と舌体の境界は舌小帯により、舌体と舌根の境界は mediodorsal lobe の後端で分けられる⁶⁾。舌背面には一般的に、味蕾を有する味蕾乳頭である茸状乳頭、有郭乳頭、葉状乳頭と味蕾を持たない機械乳頭である糸状乳頭の4種類の舌乳頭が分布し、種によって舌上に有する舌乳頭の構成に違いが見られ

る⁷⁾ (図1b)。味蕾とは、甘味やうま味、苦味などを感知する味覚受容器で、ニンニクの鱗茎に似た構造を持ち、中央上部には口腔環境と接する味孔がある (図1c)。哺乳類の味蕾は一般的に、舌乳頭の有郭乳頭や茸状乳頭、葉状乳頭に多く分布しており、喉頭蓋や咽頭などでも確認されている⁸⁾ (図1a, b)。

先行研究によるとモグラ科5種の舌に葉状乳頭は見られず、茸状乳頭と有郭乳頭にのみ味蕾が観察された⁹⁻¹³⁾。先行研究の山下¹⁰⁾ はアズマモグラの舌の比較解剖学的研究を報告している。そこでは茸状乳頭が舌尖部から舌背中央部にかけて散在し、キノコ状の乳頭先端の上皮内に2-3個の味蕾が存在すること、有郭乳頭が舌根部の咽頭移行部付近に1対存在し、側壁上皮内に多数の味蕾があることを報告している。KOBAYASHI *et al.*⁹⁾ ではコウベモグラの舌を走査型顕微鏡で観察した結果、茸状乳頭は舌縁部に、有郭乳頭は舌根部に1対確認されている。また、JACKOWIAK *et al.*¹²⁾ はヨーロッパモグラの舌乳頭の微細構造を調査し、地中で生活するモグラ類は目が退化しているため、地上で生活を

* 東京農業大学大学院農学研究科バイオセラピー学専攻

** 東京農業大学農学部生物資源開発学科

† Corresponding author (E-mail: t4sasaki@nodai.ac.jp)

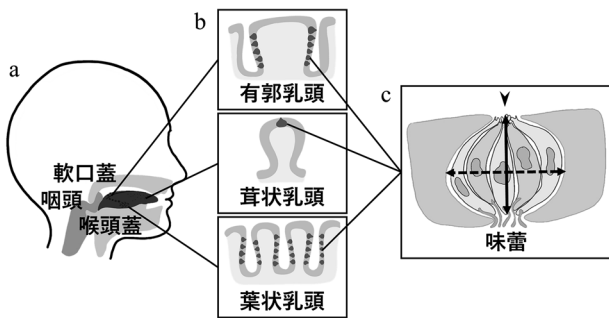


図 1 味蕾の分布図と構造

a: 味蕾が存在する部位. b: 味蕾を有する舌乳頭. c: 味蕾の構造. 矢頭は味孔を示す. 実線両矢印は味孔から基底膜の高さで破線両矢印は高さに対して直角な最大幅を指す. 図に示した味蕾の模式断面図では5つの味細胞が見られる.

している種と比べて味蕾の数が増加し、味蕾の化学受容の能力が向上している可能性を示唆した。このように、これまでいくつかの研究⁹⁻¹¹⁾でアズマモグラおよびコウベモグラの舌乳頭の種類や分布に加えて一部の茸状乳頭や有郭乳頭で味蕾の存在は報告されているが、これらの舌形態を明らかにする上では未だ検証の余地があり、さらに舌全体を網羅した味蕾の大きさや数などの詳細な観察は未だ行われてはいない。

一方で、哺乳類を対象とした先行研究では舌乳頭の基本的形態形質に加えて、舌全体の味蕾数も調べられている。ウシ (*Bos taurus taurus*) は茸状乳頭と有郭乳頭を有し、舌乳頭全体にある味蕾数を2個体で調査したところ、それぞれ14765個と21691個あることが報告された¹⁴⁾。アカゲザル (*Macaca mulatta*) は茸状乳頭、有郭乳頭、葉状乳頭を有し、15個体の調査で舌乳頭の味蕾数を推定したところ、合計で約8000-10000個の味蕾があることが報告された¹⁵⁾。ゴールデンハムスター (*Mesocricetus auratus*) では15個体を用いて茸状乳頭、有郭乳頭、葉状乳頭それぞれの味蕾数を調査し、それらの平均値を合計すると舌乳頭に528個の味蕾が存在することが報告された¹⁶⁾。このように、種によって舌上の味蕾数に違いが見られることに加えて、種内でもその数に個体差がある程度存在することが示唆されている。そのため、モグラ類で舌上に存在する味蕾数やその特徴を観察し、他の哺乳類と比較することでモグラ類の特徴が明らかになると推測される。

そこで、本研究はアズマモグラおよびコウベモグラの舌の味蕾の形態的特徴を外部形態観察、組織学的観察から明らかにし、2種間での違いに加えて、真無盲腸目を中心とした他の哺乳類との比較による2種の味蕾の類似性について検証する。これにより、食虫性の小型哺乳類の生態を解明する重要な知見が得られると期待される。

材料・方法

(1) 動物と組織の準備

舌の外部形態観察のため、東京農業大学富士農場で捕獲した成獣のコウベモグラ1頭(体長159mm, 尾長21mm,

後足長20mm)を用いた。摘出した舌は10%中性緩衝ホルマリンで固定を行い、固定後の舌の長さは19.95mmであった。また、組織学的観察のため、東京農業大学厚木キャンパスで捕獲した成獣のアズマモグラ1頭(体長154mm, 尾長16mm, 後足長20mm)と東京農業大学富士農場で捕獲した亜成獣のコウベモグラ1頭(体長149mm, 尾長22mm, 後足長18mm)を使用した。セボフルランを用いた麻酔薬過剰投与法にて安楽死させ、外部計測を行った後、すぐに舌組織を摘出して10%中性緩衝ホルマリンで固定した。固定後の摘出したアズマモグラおよびコウベモグラの舌の長さはそれぞれ15.15mm, 17.70mmであった。また、種の同定では上顎切歯の並び方を確認した。アズマモグラは上顎切歯がV字型に並びのに対して、コウベモグラはU字型に並びのため、その点で識別した。一方で、材料で用いたアズマモグラとコウベモグラに関して、外部形態および解剖による雌雄判別を試みたが、判別することが困難であったため性別は不明である。本研究でコウベモグラは2頭使用したため、外部形態観察に用いた個体をコウベモグラ1、組織学的観察に用いた個体はコウベモグラ2と表記する。なお、動物の捕獲には、アズマモグラは神奈川県(第10-1号, 第10-2号)、コウベモグラは静岡県(第28-133-1号, 第4-87-3号, 第4-87-4号)から鳥獣捕獲許可を得た。また、すべての実験手順は、東京農業大学動物実験委員会の承認を受けた(2022122)。

(2) 外部形態観察

舌体と舌根を分ける mediodorsal lobe⁶⁾ はアズマモグラ、コウベモグラともに確認できなかったが、糸状乳頭が顕著に大きくなる領域が当該部に存在したため、そこを舌体と舌根の境界とした。

固定したコウベモグラ1の舌は、実体顕微鏡(Olympus SZX7)と蛍光実体顕微鏡(Leica M205 FA)で観察を行った。舌の側面をデジタル一眼レフカメラ(Nikon D5600)とマイクロレンズ(Nikon AF-S DX Micro NIKKOR 40mm f/2.8G)で撮影し、撮影した画像を基にトレス法を用いてスケッチした。舌背面はデジタル一眼レフカメラ(Canon EOS 5D Mark IV)とマイクロレンズ(Canon MP-E65mm F2.8 1-5×マクロフォト)を用いて撮影した。専用ソフト(Helicon Soft Helicon Focus 8)で深度合成を行い、撮影した画像を基にトレス法を用いてスケッチを行なった。

(3) 組織学的観察

組織学的解析によって味蕾を評価するため、組織サンプルはブアン固定液で追加固定後、エタノールで脱水および脱脂を行った。安息香酸メチルとベンゼンによる置換後、組織内にパラフィン浸透させて、包埋をした。冷やし固めたパラフィンブロックは、回転式マイクロトーム(大和光機工業株式会社 RX-860)にて、舌先端の舌尖部から順に喉頭蓋につながる舌根部までを10 μ mの厚さで横断面に薄切し、連続切片を作製した。組織切片は脱パラフィン後、ヘマトキシリン・エオジン染色を施し、観察は生物顕微鏡(Olympus BX43)を用いて行った。

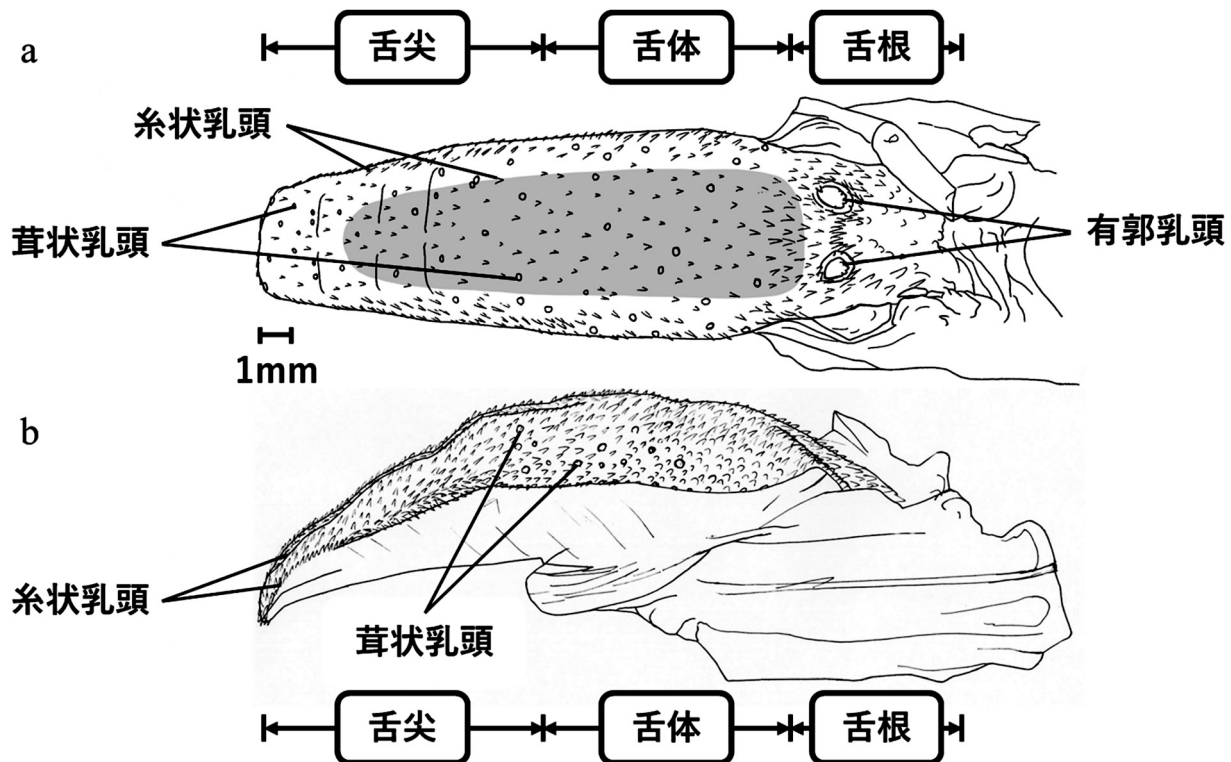


図 2 コウベモグラの舌の模式図

a: 背面, 灰色で示した部分は KOBAYASHI *et al.*⁹⁾ で茸状乳頭が観察されていない範囲を表す. b: 側面.

(4) 味蕾乳頭数の計数および味蕾サイズと味蕾数の計数
外部形態観察のためのコウベモグラ 1 では, 実体顕微鏡 (Olympus SZX7) と蛍光実体顕微鏡 (Leica M205 FA) で観察を行い, 味蕾乳頭の数を実数した。組織学的観察のためのアズマモグラおよびコウベモグラ 2 は, 連続切片を観察して味蕾乳頭の実数をカウントした。

味蕾のサイズ計測と数の計数は, 連続切片を生物顕微鏡に取り付けたデジタルカメラ (Olympus DP22) で撮影して行った。瀬田¹⁷⁾ では, マウスの有郭乳頭の味蕾は, 高さ約 65 μm , 幅約 40 μm , 味孔は 2-3 μm という特徴が示されており, 味蕾の中央上部にある味孔が観察された切片は味蕾の中心と考えられる。そのため, 計測は BARBOZA and LARKIN¹⁸⁾ に従い, 味蕾が一番大きい味孔の確認できる中心で, 味孔から基底膜までの高さに対して直角な線の最大幅を計測した (図 1c)。また, 味蕾数の計数は連続切片を舌尖部から順番に観察し, 数え上げた。10 μm の厚さで薄切した場合, 1つの味蕾は複数の切片にまたがって観察されるため, 同じ味蕾を複数回カウントすることを防ぐ必要がある。そのため, デジタルカメラで撮影した連続切片画像を用いて, 味蕾の位置や大きさを比較して味蕾の識別を行い, 味蕾ごとに番号を振り計数した。

結 果

(1) 味蕾乳頭の観察

外部形態観察の結果, コウベモグラ 1 の舌背面には, 葉状乳頭は見られず, 舌根部に一對の有郭乳頭と, 舌尖部から舌体部にかけて糸状乳頭の間に茸状乳頭が散在していた

(図 2)。本種で見られた味蕾乳頭の構成は KOBAYASHI *et al.*⁹⁾ の結果と同じであった。しかし, 彼らの観察では舌背の中央部分に茸状乳頭は確認されておらず, その点において本研究で観察された特徴と異なっていた (図 2a)。また, 舌の側面から観察したところ, 味蕾乳頭は中間部分まで見られ, 舌下部では確認できなかった (図 2b)。

組織学的観察では, アズマモグラおよびコウベモグラ 2 に味蕾を有する茸状乳頭と有郭乳頭が観察できた (図 3)。茸状乳頭の大きさは, 糸状乳頭と同等もしくはそれ以上で, 先端が丸くドーム状をしていた (図 3a, c)。有郭乳頭は舌乳頭の中で一番大きく, 左右対称な位置にあり, 先端には起伏が見られた (図 3b, d)。また, アズマモグラの舌では, 山下¹⁰⁾ が報告しているように, 舌尖部から舌体部にかけて茸状乳頭が散在し, 舌根部に一對の有郭乳頭が確認できた。

(2) 味蕾乳頭数の計数と味蕾の観察

外部形態観察の結果, コウベモグラ 1 は正中線を境に, 舌背面の右側に 59 個, 左側に 51 個 (表 1), 組織学的観察によるコウベモグラ 2 は右側に 57 個, 左側に 63 個の茸状乳頭が確認できた (表 1)。アズマモグラ舌形態の組織学的観察では正中線を境に, 右側に 75 個, 左側には 67 個の茸状乳頭が確認できた (表 1)。しかし, コウベモグラ 2 では連続切片を作製するため舌尖部から舌根まで約 13.7 mm を薄切したが, 舌尖部の先端から約 0.8 mm の範囲の組織切片を実験過程で消失してしまった。そのため, 本研究のコウベモグラ 2 の舌全体における茸状乳頭の総数およびその味蕾総数は部分的にデータが欠損している。

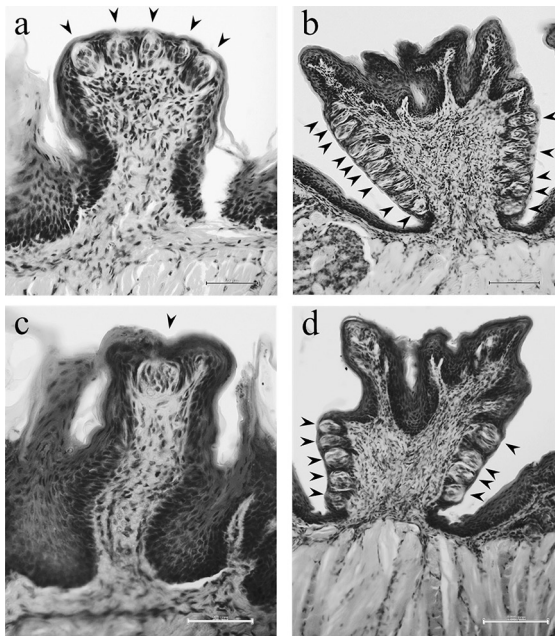


図3 アズマモグラおよびコウベモグラの味蕾乳頭
 a: アズマモグラの茸状乳頭. b: アズマモグラの有郭乳頭. c: コウベモグラの茸状乳頭. d: コウベモグラの有郭乳頭. スケールバーはパネルaとcで50 μ m, パネルbとdでは100 μ mを表す. 矢頭は味蕾を示す.

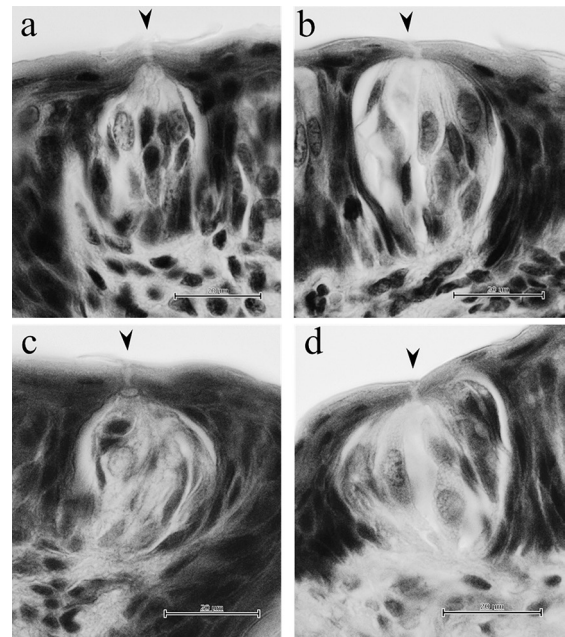


図4 アズマモグラおよびコウベモグラの味蕾
 a: アズマモグラの茸状乳頭の味蕾. b: アズマモグラの有郭乳頭の味蕾. c: コウベモグラの茸状乳頭の味蕾. d: コウベモグラの有郭乳頭の味蕾. スケールバーは20 μ mを表す. 矢頭は味孔を示す.

これまでコウベモグラで味蕾の存在は確認されていなかったが、本研究で初めて茸状乳頭（図3cおよび図4c）と有郭乳頭（図3dおよび図4d）でその存在を確認することができた。これら2つの舌乳頭に味蕾が存在するという結果は先行研究^{10,11)}のアズマモグラの特徴と同様であった。アズマモグラの1つの茸状乳頭先端の上皮内には0-11個の味蕾が見られ、茸状乳頭の約82%が味蕾を有していた（図3a, 図4aおよび表1）。また、コウベモグラ2でも、1つの茸状乳頭に0-10個の味蕾があり、味蕾を有する割合は60%であった（図3c, 図4cおよび表1）。

(3) 味蕾サイズと味蕾数の計数

味蕾のサイズ（味孔から基底膜までの高さ×それに対する直角線の最大幅）計測は味孔が観察された味蕾で行い、アズマモグラの茸状乳頭と有郭乳頭の味蕾からそれぞれ46個と44個、コウベモグラ2の茸状乳頭と有郭乳頭の味蕾からは40個ずつ用いた。平均味蕾サイズはアズマモグラで茸状乳頭が37.9×28.1 μ m, 有郭乳頭が48.5×28.5 μ m, コウベモグラ2では、茸状乳頭が35.0×24.5 μ m, 有郭乳頭が40.1×30.2 μ mであった（図4および表2）。味蕾の大きさでこれら2種を比較したところ、有郭乳頭の味蕾の高さを除き、計測値に大きな差異は見られなかった。アズマモグラの有郭乳頭の味蕾で若干縦方向に大きい傾向が見られたため、両種の茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾の高さと幅それぞれの比率を算出した。その結果、アズマモグラでは茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾の幅が1.0倍とほぼ同じ大きさであったのに対し、高さは茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾が1.3倍の大きさとなっ

た（表2）。一方、コウベモグラ2では茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾の幅が1.2倍の大きさ、高さは茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾が1.1倍の大きさとなった（表2）。比較対象として瀬田¹⁷⁾のマウスでの計測結果を参考に同様の比率を算出したところ、マウスでは茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾の高さも幅ともに1.3倍となった。この結果は、マウスでは有郭乳頭の味蕾の方が茸状乳頭の味蕾よりも高さ・幅ともに大きいのに対し、アズマモグラでは幅が茸状乳頭の味蕾・有郭乳頭の味蕾でほぼ同じであるが、高さは有郭乳頭の味蕾の方が茸状乳頭の味蕾よりも高い特徴があることを示している。コウベモグラ2では、高さ・幅ともに有郭乳頭の味蕾の方がわずかに大きいようであるが、明確なことは言えない。有郭乳頭の味蕾の高さで違いは見られたものの、アズマモグラおよびコウベモグラ2では、味蕾サイズはほぼ同等といえる結果であった（表2）。しかし、マウスの味蕾サイズと比べると本研究のモグラ類2種の味蕾サイズは明らかに小さかった（表2）。

アズマモグラの1対の有郭乳頭の味蕾は、右側の有郭乳頭に206個と左側の有郭乳頭に242個あり、合わせて448個の味蕾が分布していた（表1）。また、アズマモグラの茸状乳頭全体の味蕾数は348個であり、味蕾乳頭における味蕾総数は796個であった（表1）。一方、コウベモグラ2は右側の有郭乳頭に137個と左側の有郭乳頭に117個あり、有郭乳頭全体の味蕾数は254個であった（表1）。コウベモグラ2の茸状乳頭全体には205個の味蕾が観察され、味蕾乳頭における味蕾総数は459個であった（表1）。

表 1 真無盲腸目における茸状乳頭および有郭乳頭の乳頭数と味蕾数の比較.

種	サンプル数	体長 (cm)	舌の全長 (mm)	茸状乳頭		有郭乳頭		引用文献
				乳頭数*	味蕾数**	乳頭数	味蕾数**	
アズマモグラ (<i>Mogera imaizumii</i>)	1	15.4	15.15	142 (116)	0-11 (348)	2	206-242 (448)	本研究
アズマモグラ (<i>Mogera imaizumii</i>)	35	11.0-16.0	15	63-68	2-3	2	複数	山下 (1985)
アズマモグラ (<i>Mogera imaizumii</i>)	12	13-16	18	複数	1-3	2	N.D.	宮田ら (1990)
コウベモグラ1 (<i>Mogera wogura</i>)	1	15.9	19.95	110	N.D.	2	N.D.	本研究
コウベモグラ2 (<i>Mogera wogura</i>)	1	14.9	17.70	120 (72)	0-10 (205)	2	117-137 (254)	本研究
コウベモグラ (<i>Mogera wogura</i>)	2	N.D.	25	複数	N.D.	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1983)
ヨーロッパモグラ (<i>Talpa europaea</i>)	3	N.D.	12-13	複数	6-8	2	N.D.	Jackowiak (2006)
ヒミズ (<i>Urotrichus talpoides</i>)	8	10.2-10.8	N.D.	複数	数個	2	複数	Yoshimura <i>et al.</i> (2013)
ヒメヒミズ (<i>Dymecodon pilirostris</i>)	2	N.D.	13.5	複数	N.D.	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1983)
ヨーロッパトガリネズミ (<i>Sorex araneus</i>)	5	N.D.	6-8	10-12	N.D.	2	N.D.	Jackowiak <i>et al.</i> (2004)
シントウトガリネズミ (<i>Sorex shinto</i>)	3	N.D.	12	複数	1	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1989)
オオアシトガリネズミ (<i>Sorex unguiculatus</i>)	2	N.D.	13	複数	1	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1989)
バイカルトガリネズミ (<i>Sorex caecutiens</i>)	2	N.D.	7	50-55	N.D.	2	N.D.	Park and Lee (2009)
ジャコウネズミ (<i>Suncus murinus</i>)	2	N.D.	20	複数	N.D.	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1983)
ジャコウネズミ (<i>Suncus murinus</i>)	15	N.D.	23	複数	N.D.	2	N.D.	小林ら (1989)
ニホンジネズミ (<i>Crociodura dsinezumi</i>)	4	N.D.	10	複数	N.D.	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1989)
カワネズミ (<i>Chimarrogale platycephalus</i>)	5	N.D.	17	複数	N.D.	2	N.D.	Kobayashi <i>et al.</i> (1989)
ブラントハリネズミ (<i>Paraechinus hypomelas</i>)	2	N.D.	N.D.	複数	確認 ²	3	確認 ²	Goodarzi and Azarhoosh (2016)
ナミハリネズミ (<i>Erinaceus europaeus</i>)	6	N.D.	31.33	複数	数個	3	複数	Akbari <i>et al.</i> (2018)
ヨツユビハリネズミ (<i>Atelerix albiventris</i>)	3	N.D.	30	複数	N.D.	3	複数	Cizek <i>et al.</i> (2022)
オオミミハリネズミ (<i>Hemiechinus auritus</i>)	6	N.D.	24.50	複数	N.D.	3	N.D.	Parchami <i>et al.</i> (2018)
オオミミハリネズミ (<i>Hemiechinus auritus</i>)	5	N.D.	23.74	複数	数個	3	複数	Massoud and Abumandour (2019)

乳頭数*の括弧内は味蕾を有していた乳頭数を示し、括弧内は味蕾の総数を表す。味蕾数**は1つの味蕾乳頭あたりの味蕾数を表す。²は味蕾の存在は報告されていないが数の記載がないことを意味する。ハイフンは範囲、N.D.はデータがないことを示す。

表 2 味蕾乳頭の味蕾サイズ.

種	茸状乳頭		有郭乳頭		茸状乳頭の味蕾に対する有郭乳頭の味蕾の高さと幅それぞれの比率		引用文献
	高さ	幅	高さ	幅	高さ	幅	
アズマモグラ	37.9±5.4	28.1±4.8	48.5±6.5	28.5±4.3	1.3	1.0	本研究
コウベモグラ	35.0±6.4	24.5±4.1	40.1±5.9	30.2±5.1	1.1	1.2	本研究
マウス	50	30	65	40	1.3	1.3	瀬田 (1996)

注1) 本研究の味蕾サイズは平均値±標準偏差であり, 単位は μm で表される.

考 察

本研究は組織学的観察によって初めてコウベモグラの味蕾を確認し, それは舌乳頭の茸状乳頭と有郭乳頭に存在した。また, モグラ類では初めて味蕾サイズを計測し, それらを瀬田¹⁷⁾によるマウスのデータと比較したところ, モグラ類の味蕾サイズはマウスのそれよりも小さいことが明らかとなった。

しかし, 本研究の組織学的観察では, モグラ類の味蕾サイズはマウスより小さかったが, この結果は味蕾の大きさの違いしか明らかにしていないため, モグラ類の味覚の感受性を判断することは難しい。マウスとラットの味蕾を比較した研究では, 5種類のシグナル伝達分子や味細胞マーカーの存在に大きな違いがあること, マウスの味蕾体積はラットよりも小さいが, 多くの味細胞を含むことを報告している。これらの結果は, マウスとラットではシグナル伝達分子を発現する味細胞の割合が大きく異なることを示唆しており, 味細胞のサイズと数の違いを合わせて考えると, マウスとラットは味覚の刺激に対して異なる感受性を持つと推測している²⁸⁾。そのため, 味覚感受性を判断するためには, 先行研究のように複合的な要素を考えていく必要がある。そこで, 味蕾の味細胞数や体積, シグナル伝達分子や味細胞マーカーを発現する味細胞の割合を調べることで, より詳細にモグラ類の味覚が明らかになると期待される。

本研究のコウベモグラ2の舌全体における茸状乳頭の総数およびその味蕾総数は部分的にデータが欠損してしまったが, この欠損部分は解析に用いた全長のおよそ5%に該当する。茸状乳頭が舌全体に均等に分布していたと仮定すると右側で3.0個分, 左側で3.3個分のデータが欠損したことになる。一方で, KOBAYASHI *et al.*⁹⁾によるとコウベモグラの舌の先端部には茸状乳頭が乏しいことが記されており, そのため前述の欠損想定値よりもさらに少なくなると考えられる。実際に, 本研究のコウベモグラ1の先端から0.8mmの茸状乳頭をカウントした結果, 左右で2個ずつの茸状乳頭が見られ, 想定値よりも少なかった。いずれにせよ, 本研究の観察過程で消失した領域の影響は小さいためコウベモグラの舌形態の特徴を見出すことに問題はないと考えた。

アズマモグラの味蕾乳頭にある味蕾数は796個, コウベモグラ2は459個であり, コウベモグラで味蕾数が少なかった。ゴールデンハムスターでは, 有郭乳頭と葉状乳頭の味

蕾は年齢を重ねるにつれて味蕾の数が増加するという報告があり¹⁶⁾, 年齢差による違いが示唆されている。一方で, アカゲザルのように, 味蕾数は年齢に関係なく変化しないという種も報告されている¹⁵⁾。また, ウシの舌乳頭の味蕾は少ないもので14765個, 多いもので21691個とウシではかなりその数に個体差があることが示されている¹⁴⁾。そのため, 本研究で観察されたモグラ2種の味蕾数の違いの意味を理解するため, 個体差と年齢差の両方を踏まえた解析を行うことが有効と考えられる。さらに, 今回の結果は, 雑食性のゴールデンハムスターの舌乳頭の味蕾数528個に近い数であり¹⁶⁾, 雑食性のアカゲザルの味蕾数8000-10000個¹⁵⁾, 草食性のフロリダマナティー (*Trichechus manatus latirostris*) の11534個¹⁸⁾, 草食性のウシの味蕾数14765-21691個よりも非常に少ない結果であった¹⁴⁾。しかしながら, 比較に用いた哺乳類の舌のサイズは異なるため, 舌の大きさが影響している可能性も考えられる。よって, 本研究の観察結果を種の特徴と一概に捉えることはできない。また, BARBOZA and LARKIN¹⁸⁾では, 舌乳頭における味蕾の位置や密度は, 植物性物質を多く含む食性と関係すると考えられているが, その他の食性と味蕾数の関係性については未だによく知られていない。今後, 同様な食性を持つ真無盲腸目のトガリネズミ科やハリネズミ科の種で味蕾を研究し, 比較することで, アズマモグラおよびコウベモグラの食性との関連が明らかになるであろう。また, JACKOWIAK *et al.*¹²⁾は, 地上で生活をしている種と比べて味蕾の数が増加し, 味蕾の化学受容の能力が向上している可能性を示唆したが, 前述の地上性哺乳類との比較で明らかのように, 本研究のモグラ2種では味蕾の数が増加している傾向は見られなかった。

アズマモグラおよびコウベモグラ2の茸状乳頭では, 18%と40%の割合で味蕾を持っていなかった。先行研究のアカゲザルは茸状乳頭の13%¹⁵⁾, ヒトでは茸状乳頭の68%が味蕾を持たないと報告されている²⁹⁾。特に霊長類で, 茸状乳頭に味蕾を持たない種が報告されているが, 本研究の結果, モグラ類でも同様の特徴が見られた。さらに, 舌乳頭の全味蕾数に占める茸状乳頭の味蕾と有郭乳頭の味蕾それぞれの割合を比較すると, アズマモグラで44%と56%, コウベモグラ2では45%と55%であり, 2種の各舌乳頭の味蕾の割合に違いは見られなかった。しかし, ウシでは茸状乳頭と有郭乳頭の味蕾がそれぞれ9%と91%で割合は大きく異なる¹⁴⁾。種によって有する舌乳頭の種類の構成に違いがあれば, 各乳頭に占める味蕾数の割合も種によ

て様々であると考えられる。

本研究は、アズマモグラおよびコウベモグラの舌の味蕾の大きさや数、割合について、組織形態学的に調査した。これまで真無盲腸目では未解明であった味蕾の特徴が明らかにされたことによって、モグラ類の食性や味覚感受性の解明に貢献すると思われる。今後は、免疫組織化学染色を用いたシグナル伝達分子や味細胞マーカーを発現する味細胞の割合と同様な食性を持つ真無盲腸目のトガリネズミ科やハリネズミ科の種との比較研究が必要である。

謝辞：本研究を行うにあたり、捕獲に協力していただいた野生動物学研究室の平戸智也氏、野口晃輝氏、松島知佳氏、尋木ひかる氏をはじめとする学生の皆様、並びに撮影の協力をしていただいた佐伯智哉氏に深く感謝し、厚く御礼申し上げます。

参考文献

- 阿部 永 (1964) 日本の哺乳類 (1) 食虫目 (モグラ属) —アズマモグラ—. 哺乳類科学 **7** : 1-10.
- 阿部 永 (1974) 二種のモグラの分布境界線における14年間の変化. 哺乳動物誌 **6** : 13-23.
- 阿部 永 (2001) モグラ類における遺存個体群とその維持機構. 哺乳類科学 **41** : 35-52.
- 阿部 永 (2010) 2009年本州中部におけるコウベモグラ *Mogera wogura* の分布北東端、特に長野県における北端50年間の変化. 哺乳類科学 **50** : 55-66.
- KASHIMURA A, MOTEKI K, SHINOHARA A, TSUCHIYA K, TAKAHASHI T, MORITA T (2010) Seasonal changes in the diet and diet selectivity of large Japanese moles, *Mogera wogura* (Temminck, 1842). *Jpn. J. Environ. Entomol. Zool.* **21** : 147-153.
- SARAGIH GR, GUNAWAN G, UMARDANI Y, KARNATI S, KUSINDARTA DL, WIHADMADYATAMI H (2020) Morphological and scanning electron microscopic study of the lingual papillae in the Javan Pipistrelle (*Pipistrellus javanicus*). *Anat. Histol. Embryol.* **49** : 718-727.
- IWASAKI S (2002) Evolution of the structure and function of the vertebrate tongue. *J. Anat.* **201** : 1-13.
- 小川 敬 (1987) 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—. 日耳鼻会報 **90** : 240-257.
- KOBAYASHI S, SHIMODA T, SHIMAMURA A (1983) Comparative anatomical observations on the tongue of the Insectivora. *Okajimas Folia Anat. Jpn.* **60** : 211-218.
- 山下恭嗣 (1985) アズマモグラ舌の比較解剖学的研究—主に表面構造と血管鋳型標本の走査型電顕による観察—. 歯学 **73** : 313-343.
- 宮田 建, 岩崎信一, 小林 寛 (1990) アズマモグラの舌乳頭の結合織と上皮細胞に関する微細形態学的研究. 歯学 **78** : 553-574.
- JACKOWIAK H (2006) Scanning electron microscopy study of the lingual papillae in the European mole (*Talpa europea*, L., Talpidae). *Anat. Histol. Embryol.* **35** : 190-195.
- YOSHIMURA K, SHINDO J, KAGEYAMA I (2013) Comparative morphology of the *Papillae Linguales* and their connective tissue cores in the tongue of the greater Japanese Shrew-mole, *Urotrichus talpoides*. *Anat. Histol. Embryol.* **42** : 21-29.
- DAVIES RO, KARE MR, CAGAN RH (1979) Distribution of taste buds on fungiform and circumvallate papillae of bovine tongue. *Anat. Rec.* **195** : 443-446.
- BRADLEY RM, STEDMAN HM, MISTRETTA CM (1985) Age does not affect numbers of taste buds and papillae in adult rhesus monkeys. *Anat. Rec.* **212** : 246-249.
- MILLER IJ, SMITH DV (1984) Quantitative taste bud distribution in the hamster. *Physiol. Behav.* **32** : 275-285.
- 瀬田祐司 (1996) マウスの有郭乳頭ならびに茸状乳頭の味蕾の免疫組織化学的・微細構造的研究—コンピュータによる味蕾の3次元解析—. 九州歯会誌 **50** : 269-286.
- BARBOZA MLB, LARKIN IV (2020) Functional morphology of the taste buds of Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*. *Mar. Mamm. Sci.* **36** : 939-952.
- JACKOWIAK H, GODYNICKI S, JAROSZEWSKA M, WILCZYŃSKA B (2004) Scanning electron microscopy of lingual papillae in the common shrew, *Sorex araneus*, L. *Anat. Histol. Embryol.* **33** : 290-293.
- KOBAYASHI S, ARAI S, TOMO S, SHIMODA T, SHIMAMURA A, YAMADA H (1989) Scanning electron microscopic study on the lingual papillae of the Japanese Insectivora. *Okajimas Folia Anat. Jpn.* **65** : 413-427.
- PARK J W, LEE J H (2009) Morphological study on the dorsal lingual papillae of *Sorex caecutiens* Laxmann. *Korean J. Microscopy.* **39** : 101-106.
- 小林 寛, 宮田 建, 岩崎信一, 高橋啓一 (1989) ジャコウネズミの舌乳頭における固有層乳頭の三次元構築について. 歯基礎医会誌 **31** : 363-371.
- GOODARZI N, AZARHOOSH M (2016) Morphological study of the Brandt's hedgehog, *Paraechinus hypomelas* (Eulipotyphla, Erinaceidae), tongue. *Vestn Zool* **50** : 457-466.
- AKBARI G, BABAEI M, HASSANZADEH B (2018) Morphological study of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) tongue by SEM and LM. *Anat Sci Int* **93** : 207-217.
- CIZEK P, HAMOUZOVA P, GOZDZIEWSKA-HARLAJCZUK K, KLECKOWSKA-NAWROT J, KVAPIL P (2022) Ultrastructure of the tongue in the African pygmy hedgehog (*Atelerix albiventris*), comparison within the family *Erinaceidae*. *Acta Zool.* **103** : 442-452.
- PARCHAMI A, SALIMI M, KHOSRAVI M (2018) Tongue structure in the long-eared hedgehog (*Hemiechinus auritus*): A scanning electron microscopic study. *Vet Res Forum.* **9** : 205-209.
- MASSOUD D, ABUMANDOUR MMA (2019) Descriptive studies on the tongue of two micro-mammals inhabiting the Egyptian fauna; the Nile grass rat (*Arvicanthis niloticus*) and the Egyptian long-eared hedgehog (*Hemiechinus auritus*). *Microsc. Res. Tech.* **82** : 1584-1592.
- MA H, YANG R, THOMAS SM, KINNAMON JC (2007) Qualitative and quantitative differences between taste buds of the rat and mouse. *BMC Neurosci.* **8** : 5.
- CHENG L H H, ROBINSON P P (1991) The distribution of fungiform papillae and taste buds on the human tongue. *Arch. Oral Biol.* **36** : 583-589.

Taste Buds on the Lingual Papillae of the Lesser Japanese Mole and the Large Japanese Mole

By

Yuina SESHUYAMA* and Takeshi SASAKI**†

(Received May 18, 2023/Accepted September 15, 2023)

Summary : Lesser Japanese mole (*Mogera imaizumii*) and large Japanese mole (*Mogera wogura*) are mammals belonging to the family Talpidae of the order Eulipotyphla, which feed mainly on earthworms and insects. The tongue is the first digestive organ to take in food, and many taste buds are distributed on the lingual papillae of the tongue. It has been reported that three types of lingual papillae are present on the tongue of Talpidae: fungiform papillae with taste buds, vallate papillae, and filiform papillae without taste buds. It is said that there is a difference in the distribution of fungiform papillae on the tongue between the lesser Japanese mole and the large Japanese mole. In addition, characteristics such as the number and size of taste buds across the tongue of these species have not yet been investigated. In this study, we investigated the morphological characteristics of the taste buds on the lingual papillae of the lesser Japanese mole and the large Japanese mole by using external morphological and histological observations, and compared the differences between the two species and those of other mammals to verify the characteristics of the taste buds of the Talpidae. Morphological observation of the lingual papillae of the large Japanese mole revealed that the fungiform papillae were scattered from the apex linguae to the corpus linguae, and were also found in the central part of the dorsum linguae, which was not observed by KOBAYASHI *et al.* (1983). The number of taste buds was confirmed to be 796 in the lesser Japanese mole and 459 in the large Japanese mole. The number of taste buds was very small compared to that of herbivorous mammals. The average size of the taste buds of the lesser Japanese mole was $37.9 \times 28.1 \mu\text{m}$ for the fungiform papillae and $48.5 \times 28.5 \mu\text{m}$ for the vallate papillae, while the average size of the taste buds of the large Japanese mole was $35.0 \times 24.5 \mu\text{m}$ for the fungiform papillae and $40.1 \times 30.2 \mu\text{m}$ for the vallate papillae. A comparison of the size of the taste buds of these two species revealed that the height of the vallate papillae was different, but the size of the taste buds was almost the same. However, the taste bud size of the two species in this study was clearly smaller than that of the mouse, but it is thought that the ratio of taste cells in the taste bud as well as the taste bud size reflects differences in taste processing. In the future, it is necessary to investigate the expression of gustatory receptors in the taste buds using immunohistochemical staining, and to compare it with other species of Soricidae and Erinaceidae species that have similar feeding habits.

Key words : lesser Japanese mole, large Japanese mole, lingual papillae, taste buds

* Department of Human and Animal-Plant Relationships, Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture

** Department of Bioresource Development, Faculty of Agriculture, Tokyo University of Agriculture

† Corresponding author (E-mail : t4sasaki@nodai.ac.jp)