アホロートルの摂餌行動に与える餌の味質と硬さの影響

竹内浩昭・岡田洋子・谷津香織・大庭つき恵・長井孝紀

Effects of Taste Quality and Hardness of Food on the Feeding Behavior of Axolotls
HIRO-AKI TAKEUCHI, YOUKO OKADA, KAORI TANITSU, TSUKIE OHBA,
AND TAKATOSHI NAGAI

Abstract: The behavioral responses of axolotls to chemical stimuli representing the four basic taste qualities (sweetness, saltiness, sourness, and bitterness) were quantified by measuring the ratio of rejection and the number of bites of gel pellets that contained various concentrations of sucrose, NaCl, citric acid, or quinine hydrochloride. A simplified method to measure the hardness of gel (gel strength) was devised and the feeding responses towards various hardnesses of gel pellets were also quantified by measuring the rejection ratios. Rejection ratios towards chemical stimuli other than sweet gels tended to increase with concentration and the degree of rejection was different depending on the quality of taste. These results showed good correspondence to those of a previous study, suggesting that axolotls distinguish the salty, sour, and bitter tastes, but not sweet tastes. The number of bites was dependent on the concentrations as well as the taste qualities, and bites on sour and bitter gels showed a different type of biphasic concentration dependency. When the hardness of gel pellets was changed at a constant concentration of chemical stimuli, the rejection ratios tended to increase with gel strength. The potential of salty taste to induce swallowing (a preference for salty taste) was suggested by reductions in the rejection ratios when gel pellets included NaCl but not sucrose.

Key words: Salamander; *Ambystoma mexicanum*; Feeding behavior; Taste; Food Hardness

動物にとって摂食行動は、最も基本的な本能行動の一つである。動物は栄養物を摂取する一方、毒物はその味質を手がかりとして吐き出し、個体を維持している。この味質に関しては、甘味を基本味とする立場（四基本味説）から哺乳類（ヒト・サル・ラット）や両生類（カエル）、魚類（ナマズ）などで多くの研究があるが、これらの動物における味覚識別能を電気生理学的手法と行動学的手法の両者を駆使して調べた研究例は少ない（栗原，1990；佐藤，1991）。その数少ない研究例のひとつが、サンショウウオの味覚識別能についての研究である（Bowerman and Kinnamon, 1994；長井，1996；長井・竹内，1995；Takeuchi et al., 1994）。Takeuchi et al. (1994) は味覚神経の応答特性と摂餌行動応答の解析から、アホロートル（メキシコサンショウウオ，*Ambystoma mexicanum*）が四基本味のうち塩味・酸味・苦味を認識するが甘味

はほとんど知覚せず、また塩味を低濃度で好むことを示唆している。

一方、味覚情報には味質以外にいわゆる「口当たり・歯ごたえ・歯ざわり・舌ざわり・のどごし」など、口腔内機械感覚系に依存する感覚（触感）が知られている（栗原，1990；佐藤，1991）。このような機械感覚は我々ヒトだけでなく、サンショウウオにも存在することが報告されているが、食物の硬さと摂食行動の関連については確認されていない（Nagai, 1993；Nagai and Koyama, 1994；Nagai and Matsushima, 1990；Samanen and Bernard, 1981；Takeuchi et al., 1994, 1997）。

本実験では、餌の味質と硬さがアホロートルの摂食行動に与える影響を調べる目的で二種類の行動実験を行った。第一の実験では、最近確立された味覚行動実験系（長井・竹内，1995；Takeuchi et al., 1994）を用いて、さまざまな濃度の四基本味を含むゲルペレット（餌モデル）に対する行動応答を、吐き出し率と咀嚼回数に

着目して定量化した。第二の実験では、ゲル化剤（寒天）の濃度を変化させることによりゲルペレットの硬さ（ゲル強度）を変え、餌の硬さと吐き出し率の関係を調べた。

材料と方法

1. 実験動物

行動実験には23個体のアホロートル（メキシコサンショウウオ *Ambystoma mexicanum*）を用いた。これらは、野生系統11個体と白色系統12個体で、いずれも全長12.5–21.0 cm、体重18.0–50.0 g、孵化後2年以上の成体である。実験動物は、Indiana University Axolotl Colony U. S. A. (Director: Dr. G. M. Malacinski) より入手後、静岡大学および常葉学園大学の飼育室（室温：17–23°C；水温：17–22°C）で維持した。飼育ケージには、半透明のプラスチック製コンテナ（44.5×29.0×16.0 cm）を用い、汲み置き水を水深約10 cm まで満たした。1 ケージ当たりの動物数は4 個体とし、エアーストーンを用いて常時エアレーションを行った。飼育水は3 日毎に交換し、行動実験の後にイトミミズまたはドッグフードの給餌を行った（Armstrong and Malacinski, 1989; 武市・久保田, 1981; Takeuchi et al., 1994, 1997）。

なお、すべての実験動物を、四肢および外鰓の形態や体色によって個体識別した。これは、どの動物にも均等に行動実験を負荷するためと、健康状態の悪い個体やデータ再現性の低い個体、無効データ（「5. 行動応答の計測」を参照）の多い個体などからのデータを一律に削除するためである。

2. 味質の異なるゲルペレットの作製方法

ゲルペレットの作製は、Takeuchi et al. (1994) の方法に従い、以下の手順で行った。（1）蒸留水（DW）を溶媒とし、ビーカー内で化学刺激液を調整する。（2）予め混合したゲル化剤（3 種）をビーカーに入れ、溶液に一樣に分散するように常温でよくかき混ぜる。（3）ビーカーをウォーターバス（80°C 以上）の中で湯煎し、ゲル化剤を溶解させる。（4）溶液を

シャーレに入れ冷蔵庫で冷却静置する。（5）ゲル化後、ストロー（直径3.6 mm）を用いて、高さ約3 mm のゲルペレットを成型する。

なお、甘味・塩味・酸味・苦味の化学刺激として、ショ糖（0.1 M, 0.5 M, 1.0 M, 1.5 M）、塩化ナトリウム（0.1 M, 0.5 M, 1.0 M, 2.0 M）、クエン酸（0.001 M, 0.01 M, 0.1 M, 0.15 M）、塩酸キニーネ（0.001 M, 0.01 M, 0.1 M, 0.3 M）を用いた。ゲル化剤には、寒天（和光純薬）、Locust bean gum (Sigma)、Xanthan gum (Sigma) の3 種をそれぞれ最終濃度3 %、1 %、1 % で混合使用した。なお、これらのゲル化剤で DW だけを固めたもの（化学刺激物を含まないゲル）を無味の対照とした。

3. 硬さ（ゲル強度）の異なるゲルペレットの作製方法

味質の効果を調べる場合とは異なり、ゲル化剤に寒天1 種類のみを用いて、7 種の濃度（0.4%, 1.0%, 1.5%, 2.0%, 3.0%, 4.0%, 6.0%）で硬さの異なるゲルペレットを作成した。味質には、過去の報告（長井・竹内, 1995; Takeuchi et al., 1994）において最も吐き出し率の低かった、ショ糖0.1 M または塩化ナトリウム0.1 M、DW のみの3 種類を用いた。ゲル化の手順は前項と同様である。

4. 寒天の硬さ（ゲル強度）の測定方法

フィルムケース（内径約30 mm、高さ約50 mm）に、溶解した寒天液（DW のみまたはショ糖0.1 M 添加、塩化ナトリウム0.1 M 添加の3 種）をそれぞれ深さ30 mm まで満たし、冷蔵庫で冷やしてゲル化させた。寒天ゲルをケースごと秤の上に乗せ、アクリルの筒（外径10 mm、内径6.9 mm、面積40.9 mm²）を垂直に立てて徐々に力をかけ、ゲルに穴があく瞬間の秤の目盛を読み取った。この値を圧力（gw/mm²）に換算してゲル強度とした。

5. 行動応答の計測

アホロートルを落ちつかせるために、1 個体ずつ実験水槽（横6 cm、縦22 cm、高さ8 cm、水深5 cm）に入れ、1 時間以上静置してから、行動実験を始めた。成型したゲルペレットを動

物の口先に投下すると、アホートルは水面の振動を感知して摂食行動を始める（長井, 1995; 長井・竹内, 1995; Takeuchi and Namba, 1993; Takeuchi et al., 1994）。その後、口腔内に取り込んだゲルペレットを飲み込んだか、吐き出したかを記録した。アホートルは、口腔内物質を飲み込むときには、カエルと同様に眼球をへこませて喉の奥へ押し込む動きを示す。そこで、ゲルペレットを口腔内へ取り込んだ後に小片がこぼれた場合、この眼球の動きを飲み込みの判断基準にした。また、飲み込んだ場合には眼球をへこませる動きが終わるまで、吐き出した場合には口腔内に入った物質を吐き出すまでの咀嚼回数を計測した。

ゲルペレットを吐き出した場合はすぐにドッグフードの小片を与え、それを飲み込まなかった場合には満腹による吐き出しと判断して、直前のデータは無効とした。また、落下させたゲルペレットに摂食行動を示さなかった場合も無効とし、有効なデータのみで定量解析した。動物の空腹状態を一定に保つために、行動実験は3日おきに1回行った。1日の行動実験では、一種類の味質で濃度の異なる5種類（例えばシロ糖0.1 M, 0.5 M, 1.0 M, 1.5 M と DW）、または、硬さの異なる7種類のゲルペレットをテストした。

6. 行動応答の定量化とその比較

吐き出し率は、有効な全試行を積算して、 $[(\text{吐き出し応答を示した試行数}) / \{(\text{飲み込み応答を示した試行数}) + (\text{吐き出し応答を示した試行数})\}]$ をパーセント表示した（Bowerman and Kinnamon, 1994; 長井, 1996; 長井・竹内, 1995; Takeuchi et al., 1994）。咀嚼回数は、各試行でゲルペレットを口腔内に取り込んでから吐き出すか飲み込むかの応答を示すまでに咀嚼が何回見られるかをカウントし、個体ごとにその平均値を求めた。

統計解析には、Macintosh 用の統計解析ソフトウェア In Stat version 2.03 (Graph Pad Software, U. S. A) を使用した。

結 果

1. 四基本味（甘味・塩味・酸味・苦味）刺激に対する吐き出し応答

図1に、4種類の味刺激の濃度とゲルペレットの吐き出し率との関係を示した。23個体でそれぞれ4回繰り返し、延べ92試行中の無効データを除く82試行から算出した吐き出し率をプロットしてある。

無味の対照では、吐き出し率は20%未満だった。シロ糖または塩化ナトリウムを添加したゲルペレットは、添加した濃度範囲で吐き出し率の有意な変動は見られなかった（シロ糖: $p=0.241$; 塩化ナトリウム: $p=0.584$, χ^2 検定）が、高濃度の塩化ナトリウムペレットで、やや吐き出し率が上昇する傾向を示した。クエン酸ペレットでは、最も低濃度（0.001 M）の吐き出し率は対照と同程度だったが、高濃度になるほどその割合は増加し、最高濃度（0.15 M）ではおよそ60%に達した。塩酸キニーネペレットでは、最も低い濃度（0.001 M）で30%を超え、0.01 M で80%以上、0.1 M では、ほとんどすべての個体で吐き出し応答が観察された。

FIG. 1. Relationship between concentration of taste stimuli and rejection ratio of sapid gel pellets. The rejection ratios are calculated from 82 trials of 23 animals at each point. solid triangles: sucrose; open squares: NaCl; open diamonds: citric acid; solid diamonds: quinine hydrochloride

FIG. 2. Relationship between concentration of taste stimuli and number of bites of sapid gel pellets. Data are shown as Mean $\pm$ 1 SE (vertical bar) calculated from 22 or 23 animals. solid triangles: sucrose; open squares: NaCl; open diamonds: citric acid; solid diamonds: quinine hydrochloride

2. 四基本味（甘味・塩味・酸味・苦味）刺激に対する咀嚼応答

図2に、4種の味物質の濃度と咀嚼回数との関係を示した。22個体または23個体でそれぞれ2回繰り返して、個体ごとに平均咀嚼回数を求め、さらにゲルペレットの種類ごとに22個体または23個体の平均値と標準誤差（SEM）を求めてプロットしてある。

無味のゲルペレットの咀嚼回数は15–20回だったが、吐き出しを誘発しにくい味質（甘味・塩味）のショ糖と塩化ナトリウムでは、どの濃度でも対照と同程度でその濃度に関わらず咀嚼回数はほぼ一定であった（ショ糖: $p=0.229$; 塩化ナトリウム: $p=0.122$, Friedman 検定）。吐き出しを誘発しやすい味質（酸味・苦味）の塩酸キニーネとクエン酸では、濃度の上昇に伴って咀嚼回数が大きく変化した（塩酸キニーネ: $p<0.0001$; クエン酸: $p<0.0001$, Friedman 検定）。塩酸キニーネでは、0.01 M までは咀嚼回数は増加し、実験1において吐き出し率が90%を超えた0.1 M 以上では著しく低下した。クエン酸では、濃度の上昇に伴って徐々に吐き出し率が増加したが、咀嚼回数も増加する傾向にあり、0.1 M では約40回だった。しかし、50%以上が吐き出した最高濃度の0.15 M で、咀嚼回

数は減少した。

また、個体ごとのバラツキに着目すると、吐き出しを誘発しやすい味質（酸味・苦味）の塩酸キニーネとクエン酸で、ショ糖と吐き出しを誘発しにくい味質（甘味・塩味）のショ糖と塩化ナトリウムよりバラツキ（SEM）が大きくなる傾向が見られた。

3. 寒天濃度とゲルの硬さの相関関係

図3に、寒天濃度とゲルの硬さの関係を示した。3種（対照、ショ糖添加、塩化ナトリウム添加）とも、寒天濃度0.4%では、非常に柔らかくストローによる成型が困難であった（ゲル強度1.0–1.9 gw/mm²）。1.0%から成型が可能となる硬さとなり（ゲル強度6.9 gw/mm²以上）、4.0%以上では消しゴムのような弾性があった（ゲル強度33.5 gw/mm²以上）。Spearman の順位相関の検定を行った結果、それぞれの寒天の濃度とゲルの硬さには、有意な正の相関が認められた（対照: $r=0.991$, $p<0.0001$; ショ糖添加: $r=0.989$, $p<0.0001$; 塩化ナトリウム添加: $r=0.988$, $p<0.0001$ ）。

なお、実験期間中に餌として与えたドッグフードの硬さは、ゲルペレットと類似の方法で測定すると、2–3 %寒天ゲル相当（ゲル強度が

FIG. 3. Relationship between concentration of agar and hardness of sapid gel pellets (gel strength). Solid, dotted, and broken lines indicate regression lines calculated by the least square method. open circles, broken line: controls (N=4); open triangles, dotted line: 0.1 M Sucrose (N=4); open squares, solid line: 0.1 M NaCl (N=8).

約20–30 gw/mm²)であった。

4. 寒天ゲルペレットの硬さと吐き出し率との関係

図4に、0.1 M シュ糖または0.1 M 塩化ナトリウムが添加されたペレットの、ゲル強度と吐き出し応答との関係を示した。ゲル強度を5 gw/mm² から36 gw/mm² の範囲で変化させると、吐き出し率は5%未満から50%程度まで増加し、ゲル強度と吐き出し率の間に有意な正の相関が認められた(シュ糖添加: $r=0.893$, $p=0.012$; 塩化ナトリウム添加: $r=0.964$, $p=0.003$, Spearman 順位相関検定)。対応するゲル強度で比較すると、10 gw/mm² から27 gw/mm² の範囲で吐き出し率はシュ糖よりも塩化ナトリウムの方が有意に低かった(図4)。

考 察

1. 四基本味(甘味・塩味・酸味・苦味)刺激に対する吐き出し応答

アホロートルは甘味をほとんど感知せず、低濃度の塩味を好むことが知られている(長井, 1996; 長井・竹内, 1995; Takeuchi et al., 1994)。本実験においても、シュ糖、塩化ナトリウムを

FIG. 4. Relationship between gel strength and rejection ratio of sapid gel pellets. The rejection ratios are calculated from 66 trials of 23 animals at each point. Asterisks show significant differences between sucrose gel and NaCl gel at equivalent gel strength (*: $p<0.05$, **: $p<0.001$; Fisher's exact probability test, two-tailed). solid triangles: 0.1 M sucrose; open squares: 0.1 M NaCl.

それぞれ添加したペレットでは、吐き出しはほとんど観察されず、味物質の添加によってむしろ飲み込みが誘発される傾向があった(図1)。また、一般に酸味、苦味は腐敗や毒物のサインとされるが、クエン酸または塩酸キニーネ入りのペレットでは、その濃度の上昇に従って吐き出し率が著しく増加した。特に苦味に対しては、低濃度から高率で吐き出し応答が観察された。

さらに、今回のような実験スケジュール(3日毎の実験を4回以上繰り返す)では、苦味刺激や酸味刺激に対する忌避学習で摂食反応自体が減少するという傾向は実験期間中に認められなかった。また、1日の実験内でも、高濃度の酸味あるいは苦味のゲルペレットで吐き出しが起こった時でさえ、直後に落下させたドッグフードの小片に対して積極的な摂食行動が誘発された。従って、ラットやヒヨコ、カエルなど他の動物に見られるような摂食忌避学習や条件づけ味覚嫌悪(佐藤, 1995)は、アホロートルでは起こりにくいのかも知れない。

これらの実験結果は、いずれも過去の研究結果(Takeuchi et al., 1994)とほぼ同様で、アホロートルが四基本味のうち塩味・酸味・苦味を識別し、酸味と苦味は忌避するが、塩味は嗜好する傾向が確認された。

Bowerman and Kinnamon (1994)は、同じ水棲有尾両生類のマッドパピー(*Necturus necturus*)で同様の味覚行動実験の結果を報告している。それによると、マッドパピーは酸味や苦味は同様に忌避するが、アホロートルのような塩味に対する嗜好性を示さないという。この嗜好性の違いは、塩味受容機構の違い(アミロライド感受性ナトリウムチャネルの有無)によるものと考えられている(Bowerman and Kinnamon, 1994; 長井, 1996; 長井・竹内, 1995; Takeuchi et al., 1994)。

無尾両生類に関しては、定量的な味覚行動実験は未報告であるが、味神経応答と受容器電位の応答プロファイルを見る限り、アホロートルやマッドパピーと類似点が多い(Akaike et al., 1976; Bowerman and Kinnamon, 1994; 佐藤,

1995; Takeuchi et al., 1994).

また、同じ水棲動物である魚類（ナマズ）では、アホロートルと同様に、四基本味の中で苦味に対する神経応答の閾値が一番低いが、その値はアホロートルの 10^{-3} M 付近に対して3~6桁低い 10^{-6} ~ 10^{-9} Mと報告されている (Kanwal and Capirio, 1983; Takeuchi et al., 1994). 一般に、魚類は旨味成分であるアミノ酸に対して高感度な味覚器を持つが、アホロートルはアミノ酸への感度が低い点も大きな相違点と言える (Capirio, 1988; Takeuchi et al., 1994).

2. 四基本味（甘味・塩味・酸味・苦味）刺激に対する咀嚼応答

吐き出しを誘発しにくい味（甘味・塩味）に対しては、その濃度に関わらず咀嚼回数はほぼ一定であるが、吐き出しを誘発しやすい味（酸味・苦味）では、濃度の上昇に伴って咀嚼回数が大きく変化した（図2）。最も多い咀嚼回数が観察された0.1 M のクエン酸では、ペレットを飲む込むか吐き出すか、躊躇する様子が顕著に観察された。その躊躇反応が、最も多い咀嚼回数の平均値として表れているのかもしれない。塩酸キニーネ、クエン酸とも、高頻度の吐き出し応答を誘発する濃度で咀嚼回数は減少したが、これは吐き出しの判断が速やかに行われたことを意味するのかもしれない。つまり、吐き出しを誘発しやすい味質では、ある濃度までは飲み込むか吐き出すかの判断に迷う様子が咀嚼回数の増加となって表れ、高濃度になると即座に吐き出す行動が咀嚼回数の減少として表れたと考えられる。

また、個体ごとのバラツキに着目すると、吐き出しを誘発しやすい味質の塩酸キニーネとクエン酸で、シロ糖と吐き出しを誘発しにくい味質のシロ糖と塩化ナトリウムよりバラツキ (SEM) が大きくなる傾向が見られた。これは、吐き出しを誘発しやすい味質では個体ごとに躊躇する度合い、つまり、吐き出すか飲み込むかの判断を下すまでに要する時間が異なることを反映しているのかもしれない。このように咀嚼回数を測定することによって、味の違いが吐き

出し率だけでなく咀嚼パターンにも影響を及ぼすことがわかった。

両生類や魚類では咀嚼に関する定量的な解析は皆無であるが、哺乳類（ラット）では味質濃度と口唇運動の関係がビデオ解析によって調べられている (佐藤, 1991)。その解析によると、ラットに塩味や甘味の溶液を与えると、律動的な口の動きや舌の運動など溶液を摂取しようとする応答が誘発されるが、苦味溶液の場合には、口を開ける、頭を振るなどの忌避応答が誘発された (Grill, 1985; Grill and Norgren, 1978)。しかし、酸味溶液を与えると、始めに口の運動など摂取応答が起こり、引き続いて忌避応答が起こり、摂取応答と忌避応答が交代で繰り返されたという (Grill, 1985; Grill and Norgren, 1978; Schwartz and Grill, 1984)。また、酸味溶液では、ある範囲内で味質濃度が上がるに連れて接種量は低下するが、交代で繰り返し現れる摂取応答と忌避応答の両者が濃度依存的に増加する傾向が見られ、酸味を単純な忌避刺激と考えにくいことを示唆している (Schwartz and Grill, 1984)。このラット口唇運動で見られた酸味応答と苦味応答の違いは、アホロートルの咀嚼回数で見られた酸味応答と苦味応答の違いと何らかの関係があるのかもしれない。

3. 寒天濃度とゲルの硬さの相関関係

本実験で用いた3種（対照、シロ糖添加、塩化ナトリウム添加）の寒天ゲルでは、寒天濃度0.4~6.0%の範囲で、寒天濃度とゲルの硬さにきれいな正の相関関係が認められた（図3）。0.1 M シロ糖または0.1 M 塩化ナトリウムを添加したゲルは対照より柔らかくなる傾向がみられたが、寒天濃度とゲルの硬さの関係は味質によらずほぼ同じであった。したがって、ゲル化剤に寒天のみを用いた場合、寒天濃度0.4~6.0%の範囲内でゲル強度をほぼ直線的に変化させることができ、また、ほぼ同じゲル強度の甘味（アホロートルにとっては無味）ゲルと塩味ゲルに対する吐き出し率が比較できると考えられる。

4. 寒天ゲルペレットの硬さと吐き出し率との関係

シヨ糖0.1 M ゲルと塩化ナトリウム0.1 M ゲルのいずれにおいても、吐き出し率は5%未満から50%程度までゲル強度 (5 gw/mm²–36 gw/mm²) に応じて増加し、それ以上のゲル強度で吐き出し率がほぼ一定かやや減少する傾向が見られた (図4)。ゲル強度10 gw/mm² から27 gw/mm² の範囲での吐き出し率は、シヨ糖よりも塩化ナトリウムの方が有意に低かったが、これはアホートルの味質嗜好性と関係するのかも知れない。Takeuchi et al. (1994) は、苦味ゲル (塩酸キニーネ0.001 M ゲル) に塩味を加える (塩酸キニーネ0.001 M + 塩化ナトリウム0.1 M 混合ゲル) と吐き出し率が有意に低くなるという実験結果から、アホートルが塩味を好むことを示唆している。したがって、今回のゲル強度-吐き出し率曲線 (図4) でみられた塩味ゲルと甘味ゲルとの差は、アホートルに好まれる塩味が味質感知されない甘味よりも硬さによる吐き出し促進効果を軽減したことを示すと考えられる。

5. 餌の味質・硬さと摂餌行動

本実験より、味質は吐き出し率だけでなく咀嚼パターンにも影響を及ぼすこと、また、吐き出し率はゲルの硬さによっても大きく変動することが明らかになった。電気生理学的な研究および解剖学的な研究から、アホートルの舌は主に舌咽神経に支配されていること、また、この舌咽神経には化学刺激に応じる繊維と機械刺激に応じる繊維が含まれることが報告されている (Nagai, 1993; Nagai and Matsushima, 1990; Nagai and Koyama, 1994; 長井・竹内, 1995; Takeuchi et al., 1994, 1997)。したがって、この舌咽神経は餌の味質だけでなく硬さに関する情報も脳へ伝え、これらの感覚情報が運動出力としての摂食行動を制御する上で非常に重要な役割を担うと考えられる。

野生のアホートルについての生態学的報告は少ないが、原産地のメキシコではイトミミズや水棲昆虫など小型の無脊椎動物のほか、小魚、

両生類の幼生など動物性の餌を食べていると考えられる (Armstrong and Malacinski, 1989; Scott, 1981; 武市・久保田, 1981)。飼育下のアホートルは、通常はイトミミズや養殖魚用ペレット、ドッグフード、牛レバーなどを食べるが、メダカや小型のキンギョなどと一緒に水槽に入れておくと、それらの小魚を捕食する行動も見られる。このドッグフードは、硬さが2–3%寒天ゲル (ゲル強度: 約20–30 gw/mm²; 吐き出し率: 約15–50%) に相当するものの、はるかに吐き出される頻度は低い (吐き出し率: ほとんど0%)。したがって、ドッグフードには、塩味や甘味の他に嗜好性の高い味質が含まれるか、または、味質以外の何らかの高嗜好性の特徴を兼ね持つと考えられる。餌が口腔内でかみ砕かれるとき、餌に含まれるアミノ酸などは水に溶けて、嗅粘膜を刺激する可能性がある。一般に、水棲動物の嗅覚系は各種のアミノ酸に対して高感度であることから、ドッグフードに含まれるアミノ酸がアホートルの嗅覚系を刺激して高嗜好性に寄与しているのかもしれない。

また、小魚などの生き餌はゲルペレットやドッグフードよりはるかに固いにも関わらず積極的に摂食されることから、味質や硬さ以外にも摂食行動の制御に関わる感覚情報の存在が示唆される。この感覚情報は、口腔内で生き餌が不規則に動くことに起因する機械感覚情報なのか、あるいは、嗅覚情報なのか、それら以外のものなのだろうか。この疑問に答えるためには、更なる研究が必要である。

謝辞 本研究を進めるにあたり有益なご助言をいただいた海野くに子教授 (常葉学園大学)、吉永光一教授 (静岡大学)、実験動物アホートルを供給いただいた Dr. G. M. Malacinski (Indiana University) の諸氏に拝謝する。この研究の一部は、日本科学協会笹川科学研究助成金および實吉奨学会研究助成金の援助によって遂行された。ここに付記して謝意を表する。

引用文献

- AKAIKE, N., A. NOMA, AND M. SATO. 1976. Electrical responses of frog taste cells to chemical stimuli. *J. Physiol.* 254: 87–107.

- ARMSTRONG, J. B. AND G. M. MALACINSKI. 1989. *Developmental Biology of the Axolotl*. Oxford University Press, New York. xi + 320 p.
- BOWERMAN, A. G. AND S. C. KINNAMON. 1994. The significance of apical K^+ channels in mudpuppy feeding behavior. *Chem. Senses* 13: 115–121.
- CAPRIO, J. 1988. Peripheral filters and chemoreceptor cells in fishes. In: J. Atema, R. R. Fay., A. N. Popper, W. N. Tavolga (eds.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*. p. 312–338. Springer-Verlag, New York.
- GRILL, H. J. 1985. Physiological mechanisms in conditioned taste aversions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 433: 67–88.
- GRILL, H. J. AND R. NORGREN. 1985. Taste aversion test I. Mimetic responses to gustatory stimuli in neurologically normal rats. *Brain Res.* 143: 263–279.
- KANWAL, J. S. AND J. CAPRIO. 1983. An electrophysiological investigation of the oro-pharyngeal (IX-X) taste system in the channel cat fish, *Ictalurus punctatus*. *J. Comp. Physiol. A* 150: 345–357.
- 栗原堅三. 1990. 味覚・嗅覚. 化学同人, 東京, 171 p.
- NAGAI, T. 1993. Transcellular labeling by diI demonstrates the glossopharyngeal innervation of taste buds in the lingual epithelium of the axolotl. *J. Comp. Neurol.* 331: 122–133.
- 長井孝紀. 1995. アホロートルの感覚神経系—両生類と魚類との類縁—. 遺伝 49(4): 50–55.
- 長井孝紀. 1996. サンショウウオの味覚受容機構. 比較生理生化学 13(1): 14–23.
- NAGAI, T. AND H. KOYAMA. 1994. Ultrastructure of Merkel-like cells labeled with carbocyanine dye in the non-taste lingual epithelium of the axolotl. *Neurosci. Lett.* 178: 1–4.
- NAGAI, T. AND T. MATSUSHIMA. 1990. Morphology and distribution of the glossopharyngeal nerve afferent and efferent neurons in the Mexican salamander, axolotl: A cobaltic-lysine study. *J. Comp. Neurol.* 302: 473–484.
- 長井孝紀・竹内浩昭. 1995. サンショウウオの味覚. イマージ 6(7): 82–93.
- SAMANEN, D. W. AND R. A. BERNARD. 1981. Response properties of the glossopharyngeal taste system of the mud puppy (*Necturus maculosus*). I. General organization and whole nerve responses. *J. Comp. Physiol. A* 143: 143–150.
- 佐藤昌康. 1991. 味覚の生理学. 朝倉書店, 東京. 204 p.
- 佐藤俊英. 1995. ウシガエルの味覚. イマージ 6(7): 40–51.
- SCHWARTZ, G. J. AND H. J. GRILL. 1984. Relationship between taste reactivity and intake in the neurologically intact rat. *Chem. Senses* 9: 249–272.
- SCOTT, P. W. 1981. *Axolotls*. T. F. H. Publications, Neptune, New Jersey. 96 p.
- 武市哲郎・久保田洋. 1987. アホロートル. 遺伝 41(1): 48–53.
- TAKEUCHI, H.-A., T. MASUDA, AND T. NAGAI. 1994. Electrophysiological and behavioral studies of taste discrimination in the axolotl (*Ambystoma mexicanum*). *Physiol. Behav.* 56: 121–127.
- TAKEUCHI, H.-A., S. IDO, Y. KAIGAWA, AND T. NAGAI. 1997. Taste disks are induced in the lingual epithelium of salamanders during metamorphosis. *Chem. Senses* 22: 535–545.
- TAKEUCHI, H.-A. AND H. NAMBA. 1993. Afferent and efferent components of the lateral line nerve in the axolotl *Ambystoma mexicanum*: A cobaltic lysine study. *Rep. Fac. Sci. Shizuoka Univ.* 27: 43–58.

(422-8529 静岡市大谷836 静岡大学理学部生物地球環境科学科 (竹内)・420-0911 静岡市瀬名1-22-1 常葉学園大学教育学部 (岡田・谷津・大庭)・173-8605 東京都板橋区加賀2-11-1 帝京大学医学部生理学教室 (長井))

(Department of Biology and Geosciences, Faculty of Science, Shizuoka University, Ohya 836, Shizuoka, 422-8529 JAPAN (HT), Faculty of Education, Tokoha Gakuen University, Sena 1-22-1, Shizuoka, 420-0911 JAPAN (YO, KT, TO), Department of Physiology, Teikyo University School of Medicine, Kaga 2-11-1, Itabashi-ku, Tokyo, 173-8605 JAPAN (TN))