ハエはどのようにして味を感じるのか？

昔は食卓を歩き回るハエを観察することもできたが、最近、日本ではハエを見る機会がめっきり少なくなった。ほとんどの人はハエの行動に見入ることなどしないで、追い払うのであるが。

図1は吻を伸ばして糖溶液を吸飲しているキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) の頭部写真である。「ハエがどのようにして味を感じるのか」という問題は、ハエという嫌われものの特殊な問題ではな

く、行動学、生理学における重要な研究課題である。1920年代にドイツの Minnich は、チョウやハエの跗節には味を感じることができる感覚器が存在し、感覚器が刺激されると口吻を伸展させる吻伸展反射が起こることを初めて報告した。その後、アメリカ合衆国の Dethier、九大の森田弘道らの研究グループによって、クロキンバエ、センチニクバエなどを材料として多くの生理学的研究がなされた^(1~3)。これらの研究成果を参考にしながら、ショウジョウバエについての味覚の問題を考えてみたい。

ハエの味覚器はどこにあるか？

ハエの味覚器は口吻の先端部の唇弁、肢の先端の節である跗節のほか、唇弁の内部、口吻の中の咽頭、翅、雌の産卵管付近に存在している(図2)。体表面の味覚器は、毛状の感覚子(感覚毛)の形態をしている。ハエの体表面には多数の剛毛があるが、味感覚子はただの剛毛とは異なっている。味感覚子の先端には孔があいており、感覚子の基部に細胞体をもつ味細胞の神経突起が孔にまで伸びている。

図2-A, B は、走査型電子顕微鏡によって観察した唇弁と翅の感覚子先端の孔である。基部には味細胞以外に機械感覚細胞が存在し、感覚子に加わる機械的刺激を受容している。唇弁の外表面のほとんどの感覚子は味感覚子である(図3-A)。唇弁の内部表面には、ひだ状の擬気管がみられ、その間に間擬気管突起と呼ばれる味覚器がある(図2-C)。これらの味覚器は毛状でなく小さな突起である。咽頭内部の味覚器は表面に出た突起はなく、味細胞は小孔で外界に接している。

このように、ハエは体の様々な場所にある味覚器で味をモニターしている。翅の味感覚子は狭い所を通るときに刺激されると考えられるが、実際に役に立っているかどうかはわかっていない。産卵管の味覚器は産卵場所の選択に関わっている可能性がある。味覚器の役割は食物の選択、摂取が主であるが、ショウジョウバエの雄は求愛行動のときに肢で雌の腹部を触り、また生殖器に吻を伸ばしている。雌の「味」を感じていると思われる。雄の前肢の味感覚子の数は雌より多いことが知られている。

図1 ■ 吻を伸展し唇弁を開いて糖溶液を吸飲しているショウジョウバエ

図 2 ■味感覚子の外部形態の走査型電子顕微鏡像

A: 唇弁の味感覚子の先端は枝分かれしており、一方の先端に孔が観察される。B: 翅の味感覚子の先端には枝分かれがない。C: 唇弁内部の間擬気管突起 (矢印)。D: 翅の前縁部の内側に味感覚子が並んでいる (矢印)。

ハエはどのような味を感じることができるのか?

ヒトの味覚は、心理学的に甘味、苦味、塩味、酸味、旨味の 5 基本味質に

分類されている。脊椎動物では 1 個の味細胞は複数の味質に応答する。また味細胞はシナプスを介して情報を中枢に伝える。一方、昆虫の 1 個の味細胞は単一の味質にのみ応答し、シナプス

を介さずに味細胞の軸索が直接、中枢に投射している。このような昆虫の味細胞は一次感覚細胞と呼ばれている。

1 本の感覚子には通常 4 個の味細胞

図 3 ■唇弁の外部形態の走査型電子顕微鏡像

A: 野生型. 長さが異なる 2 種類の味感覚子が存在する. B: *poxn* 突然変異体では感覚子が機械感覚子に変換している. 全体が細長く先端に枝分かれがない.

が存在するが、それぞれ糖、塩、水に
応答し、糖受容細胞、塩受容細胞、水
受容細胞と呼ばれている。刺激溶液を
満たしたガラス電極で 1 本の感覚子を
刺激すると、高さが異なる 3 種のイン
パルスが記録されるが、これらはそれ

ぞれの受容細胞に由来している。残る
1 個の味細胞の性質についてはよくわ
かっていない。

細胞外記録によって単一味細胞の電
気活動を記録できることにより、ハエ
は電気生理学的な解析に有利な実験材

料となっている。ショウジョウバエの
糖受容細胞を刺激するのは糖（単糖類
および二、三糖類）のみであり、サッ
カリンのような人工甘味料はハエにと
って甘くない。大型のハエでは、糖受
容細胞が一部のアミノ酸、ペプチド、
脂肪酸に応答することがわかっている。

ハエはヒトの苦味物質の味を感じる
ことはできないのだろうか。キニーネ
を糖に混合させるとハエは摂取しなく
なり、キニーネは糖受容細胞の応答を
抑制することがわかった。しかし最近、
筆者らは、跗節にキニーネの味を感じ
ることができる感覚子があることを発
見した (T. Tanimura, 未発表)。

探索行動と味の識別

歩き回っているハエは、跗節の感覚
子で味をモニターしている。ハエは糖
の味を感じると動きを停止し、それが
十分な刺激強度であると吻伸展反射を
起こす。もし、糖溶液が微量にしかな
い場合は、ハエは第一発見場所の周辺
を吻を伸ばしたままダンスをするよう
に探索行動を行なう。唇弁の外部の感
覚子が刺激されると唇弁が開き、内部
の間擬気管突起が刺激されると溶液を
摂取し始める。吻の内部の筋肉の動き
によってポンプのように溶液を吸飲す
る。吸飲が行なわれている間は、吻の

内部の咽頭の味細胞が糖濃度をモニターしている。吻伸展反射から吸飲までの一連の行動がどの程度の強さ、長さで起こるかは、糖濃度とハエの空腹度によって決まる。

筆者らは、ショウジョウバエの摂食行動を調べるために食用色素を利用している^(4,5)。色素で着色した糖溶液をハエに摂取させると、腹部の着色から食べたかどうかを実体顕微鏡下で容易に見ることができる。また、ハエをホモゲナイズした溶液の吸光度測定から摂食量を定量することが可能である。さらに、2種の糖溶液を赤、青の色素で着色してマイクロプレートに交互に配置することによって、2種の溶液の間の識別行動を調べることができる。たとえば、2 mM のショ糖を赤に着色し、他方を青で着色した濃度の異なるショ糖を選択させると、ハエがどれほどの糖濃度差を識別できるかがわかる。その結果、ハエは2 mM と3 mM の差も識別し、ほとんどのハエが3 mM を選択することがわかった。2 mM と3 mM の刺激強度の違いは電気生理学的に調べても差が見いだせなく、ハエの糖濃度の識別能はきわめて高い。

このように、ハエの摂食行動を支配する神経系は合目的につくられている。ところで、最近分離された *poxn* という突然変異体は、体表面のすべての味覚感覚子がないか、あるいは機械

感覚子に置き換わっている⁽⁶⁾。実際、跗節を刺激してもまったく伸展反射は起こらない。しかし、*poxn* のハエは味を感じることができなくて飢え死にすることか、元気である。観察してみると、味覚刺激なしで、吻伸展反射とひき続く一連の行動が起きているのである。さらに糖濃度の識別もある程度できることがわかった (T. Tanimura, 未発表)。

味を感じる分子メカニズム

嗅覚受容体は、G タンパク質共役型の7回膜貫通タンパク質であることが明らかにされている。ヒト、マウスの嗅受容体遺伝子の数は1,000 個にものぼると考えられており、多種の匂い物質に対応していると思われる。味覚の場合も受容体候補としてG タンパク質共役型のタンパク質がクローニングされてはいるが、味覚受容体の実体はまだ最終的には解明されていないといつてよい。

ハエの味細胞には、糖の種類に対応して複数の受容タンパク質が存在すると考えられている。筆者らは、特定の糖に対する感度が低下した突然変異体の遺伝解析と感覚子のプロテアーゼ処理による実験から、ショウジョウバエの糖受容細胞には少なくとも3種の受容物質があると考えている⁽⁷⁾。すなわ

ち、フラノース、トレハロース、ピラノース（グルコースおよびショ糖などのグルコピラノシド）が別の受容体によって認識される。味覚受容体に糖が結合した後、最終的に味細胞が受容器電位を発生するまでのトランスダクション機構には、視覚、嗅覚で明らかにされているように、サイクリックヌクレオチド、IP₃ が関わっていると考えられている。一方、受容体自体がイオンチャンネルとしての働きをもっていることを示唆する実験結果も得られている。

味を感じる分子メカニズムについては未知の部分が多く、今後の研究の展開を待たなければならない。

- 1) V.G. Dethier: "The Hungry Fly", Harvard University Press, 1976.
- 2) H. Morita & A. Shiraishi: in "Comparative Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology", ed. by G.A. Kerkut & L.I. Gilbert, Pergamon Press, 1985, p.133.
- 3) G.S. Pollack & R. Balakrishnan: *Microscopy Res. Tech.*, **39**, 532 (1997).
- 4) T. Tanimura *et al.*: *J. Comp. Physiol.*, **147**, 433 (1982).
- 5) T. Tanimura *et al.*: *Genetics*, **119**, 39 (1988).
- 6) T. Awasaki & K.-I. Kimura: *J. Neurobiol.*, **32**, 707 (1997).
- 7) 谷村禎一: 日本味と匂学会誌, **2**, 3 (1995).

(谷村禎一, 九州大学理学部生物学教室)