

食物嫌悪学習の成立過程における異種感覚情報の統合機構の解析

山脇 兆史

九州大学大学院理学研究院生物科学部門 助教

緒言

我々の食の嗜好性は経験を通して変容し、それには味覚だけでなく視覚・嗅覚などの他の感覚も影響する。例えば、食物を摂取した後に気分が悪くなるなどの体調の悪化を経験すると、二度とその食物を摂取しようとしなくなる。この現象は味覚嫌悪学習と呼ばれ、我々の食べ物に対する好き嫌いや偏食のもとにもなっている。この学習はヒトだけでなく多くの動物種で共通して観察される。

味覚嫌悪学習は、味覚情報と内蔵感覚情報（不快感）の連合学習の結果生じる。しかし、我々が嫌いな食べ物を見た目や匂いからも忌避するように、視覚や嗅覚などの他の感覚情報が嫌悪学習に影響することもある。例えば、嗅覚刺激を単独で提示した場合には不快感との連合学習が成立しにくい、嗅覚刺激と味覚刺激を同時に提示すると、嗅覚刺激のみに対しても嫌悪学習が成立する。これを味覚増強性嗅覚嫌悪学習と呼ぶ。また、捕食性動物が有毒な餌を食べて体調不良を経験すると見かけだけでその餌を回避するようになることから、味覚増強性視覚嫌悪学習も起きると考えられる。

これらの嫌悪学習の成立過程では味覚情報と嗅覚・視覚情報の統合が行われているが、その神経機構に関しては未だ不明な点が多い。そこで本研究では捕食性昆虫であるカマキリに着目した。カマキリは主に視覚で餌を検出するが、嗅覚を利用して餌を検出し摂食する事も報告されている¹⁾。また、毒をもつ餌を摂食するとそれを吐き出し、その後はその餌を無視するという嫌悪学習の成立を示唆する報告もある²⁾。すなわち、カマキリは餌の認識において視覚・嗅覚・味覚の三種の情報を統合し、更にそれらの感覚情報を毒の有無と連合して記憶すると考えられる。この点において、カマキリは嫌悪学習における異種感覚情報の統合機構の解析のための優れたモデルに成り得る。カマキリ視覚系の神経機構は比較的解明が進んでいるものの、嗅覚系などの他の感覚系に関する

知見はほとんどない。そこで、まず多種感覚器官である触角に着目し、主に嗅覚情報の処理機構を解析した。さらに、異種感覚情報の統合機構を調べるための学習実験系の開発を試みた。

実験方法

実験にはオオカマキリ (*Tenodera aridifolia*) を使用した。

1 触角上の感覚子の同定および嗅覚感覚子からの応答の記録

触角には嗅覚・味覚・機械感覚・温度・湿度感覚などを受容する感覚子が分布している。最初に、カマキリ触角上に存在する感覚子を走査型電子顕微鏡で形態学的に同定・分類した。形態学的に同定した嗅覚感覚子について、匂い刺激に対する応答を細胞外記録法により調べた。

2 嫌悪学習の実験系の確立

将来的に異種感覚情報の統合の解析に利用するために、毒の有無と特定の視覚・嗅覚情報を連合学習させる実験系の確立を試みた。まず、カマキリが特定の毒物や苦味物質を拒否して摂食しないことを確認した。毒物としてキニーネを使用し、苦味物質として安息香酸ゲナトニウムを用いた。安息香酸ゲナトニウムは人工的に開発された苦味物質であり、毒性がないことがわかっている。自由摂食により空腹度を揃えたカマキリに対して、毒物または苦味物質の水溶液を注入した餌（ミルワーム）を与えて、カマキリの応答を観察した。各実験には、8-12個体のカマキリ成虫を使用した。

次に、2種類の餌（コオロギ、ミルワーム）を用意して、片方に毒物を注入した。有毒餌と通常の餌を繰り返し提示することで、毒の有無と特定の視覚・嗅覚の手がかりとの結びつきを学習できることを確認した。カマキリが見た目や匂いから有毒餌を嫌悪して、通常の餌のみ

を捕獲するようになれば学習成立と言える。

結 果

1 触角上の感覚子の同定および嗅感覚子からの応答の記録

オオカマキリの触角は頭部側から柄節、梗節そして多数の鞭節からなり、鞭節には多数の感覚子が存在した。それらは形態的特徴から大きく5種類に分類され、それぞれ棘状、窩茸状、錐状、棒状、毛状感覚子³⁾として同定された(図1)。この中で錐状、棒状、毛状感覚子の3つが、匂い分子の受容に必要な孔を備えていたことから、嗅覚に関与すると予想された。

錐状感覚子は窪みの中心に短い突起(5-15 μm)が存在する構造を持ち、突起表面には多数の溝が観察された。各溝に沿って多数の孔があることから、嗅覚の機能を持つ感覚子と考えられた。錐状感覚子の分布には著しい性差がみられ、オスに多く観察された。

棒状感覚子は先端が球状の突起(20-25 μm)を持っていた。その滑らかな表面には多数の孔が観察されたこ

とから、嗅覚に関わると考えられた。棒状感覚子の数は他の感覚子と比べて少なかった。

毛状感覚子は先端が細い毛状の突起(15-50 μm)を持ち、その滑らかな表面には多数の孔が観察されたことから、嗅覚に関わると考えられた。毛状感覚子はそのサイズから更に3つのタイプに分類することができた。毛が最も長いタイプ1は鞭節の遠位部に、長さが中間のタイプ2は鞭節中央に、最も短いタイプ3は鞭節近位部に分布した。

嗅感覚子と予想された錐状、棒状、毛状感覚子に対して、匂い刺激への応答を細胞外記録した結果、それぞれの感覚子は異なる応答特性をみせた(図2)。棒状感覚子はバナナの匂いなどの果実系の匂い物質に応答した。一方、毛状感覚子ではコオロギなどの餌昆虫の匂いへの応答が観察された。錐状感覚子はカマキリのフェロモンと考えられている物質に応答する傾向がみられた。

2 嫌悪学習の実験系の確立

毒(キニーネ)もしくは苦味物質(安息香酸デナトニ

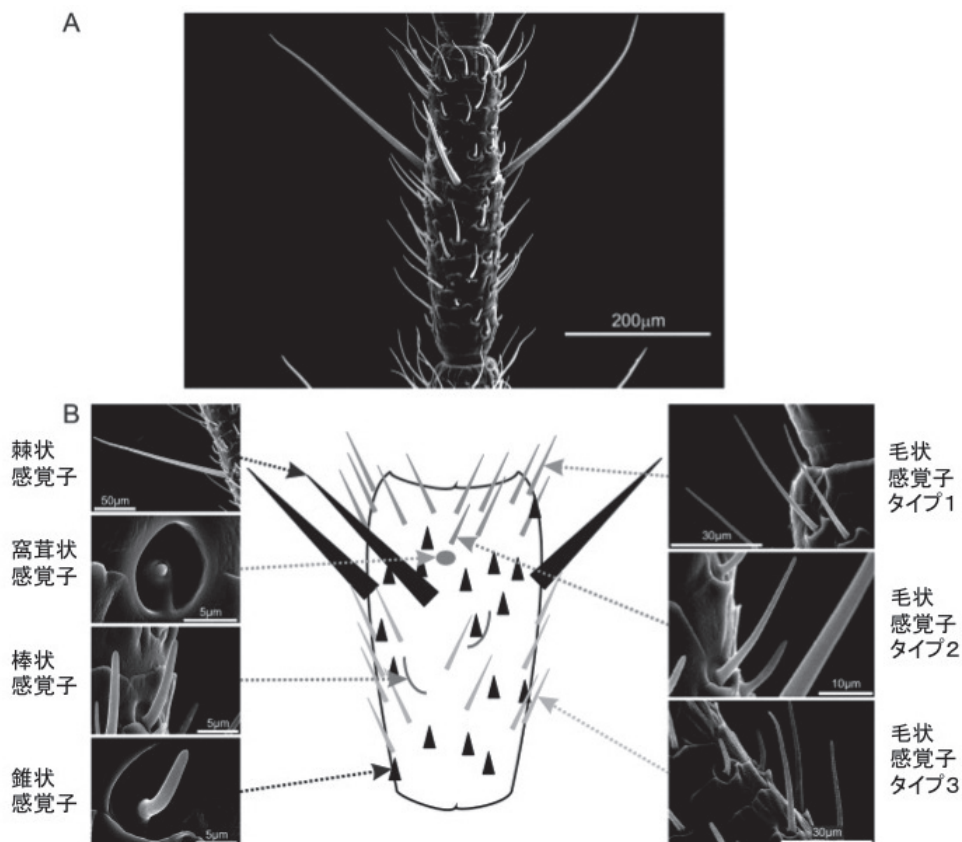


図1 オオカマキリ触角に存在する感覚子

A オオカマキリ触角鞭節の走査型電子顕微鏡写真

B 鞭節に存在する感覚子とその分布。錐状、棒状、毛状感覚子が嗅覚に関わると推測された。

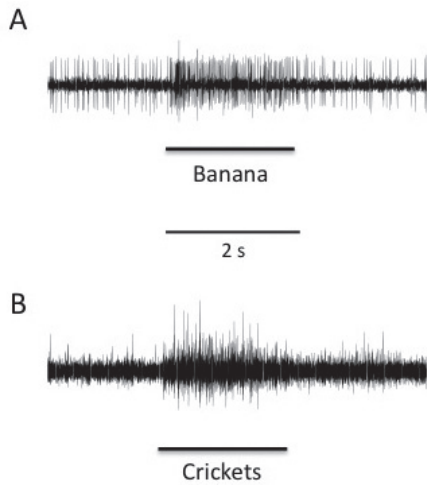


図2 オオカマキリ嗅覚受容子の応答例

A 細胞外記録法で計測した棒状感覚子の応答例。記録の下のバーは匂い刺激の提示タイミングを示す。バナナの匂いに対し高頻度のスパイク発火をみせた。
 B 毛状感覚子の応答例。コオロギの匂いに対し興奮性の応答をみせた。

ウム) を注入したミルワームを摂食した場合、カマキリはよく拒絶行動を示した。この拒絶行動では、ミルワームを齧った後に投げ捨て、口器を床等に押し付けて拭う行動が観察された。無毒な苦味物質も拒否したことから、カマキリは味覚情報に依存して摂食行動を調節すること

が示唆された。

カマキリが毒もしくは苦味物質を含む餌を拒絶せずに摂食する割合は、物質の濃度に依存した。500 mM の水溶液を用いた場合、毒や苦味物質を注入したミルワームに対するカマキリの摂食率は、水を注入した場合と比べて有意に低くなった(図3)。この摂食率の減少は、オスメス共に観察された。濃度が50 mM の場合、オスの摂食率は低くなったがメスでは変化がみられなかった(図4)。

カマキリが500 mM のキニーネ溶液を含む餌を嫌悪することが明らかとなったため、次に毒の有無と餌の特徴を連合学習させる実験を行った。2種類の餌(コオロギとミルワーム)のどちらか片方に毒を注入し繰り返し提示した結果、カマキリは毒を注入した餌を攻撃せずに無視する傾向がみられた。カマキリは、コオロギとミルワームの視覚的特徴の違いや匂いの違いを手がかりに区別することを学習したと考えられる。

考 察

走査型電子顕微鏡による形態観察と匂い刺激への応答の記録から、オオカマキリの触角には3種類の嗅覚受容子が存在することが明らかになった。まず、棒状感覚子は果実の匂いに応答したことから、植物系の匂いを検出す

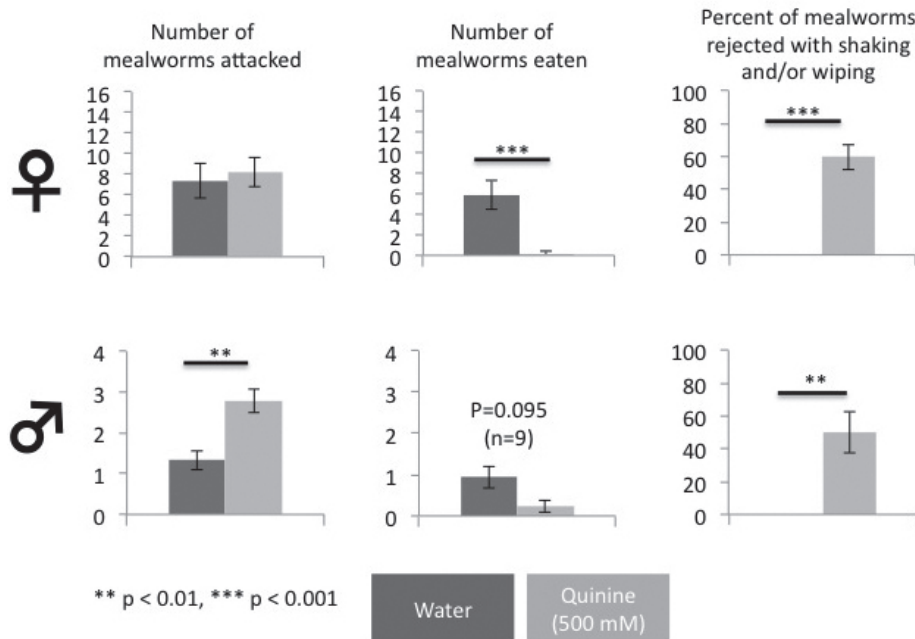


図3 キニーネ(500 mM)を含む餌に対するオオカマキリの応答

500 mM キニーネ水溶液(右)もしくは蒸留水(左)を注入したミルワームをオオカマキリに与え、行動を観察した。左列は捕獲したミルワーム数、中列は摂食したミルワーム数、右列は拒否行動を示した割合を示す。上段はメス成虫、下段はオス成虫の結果。

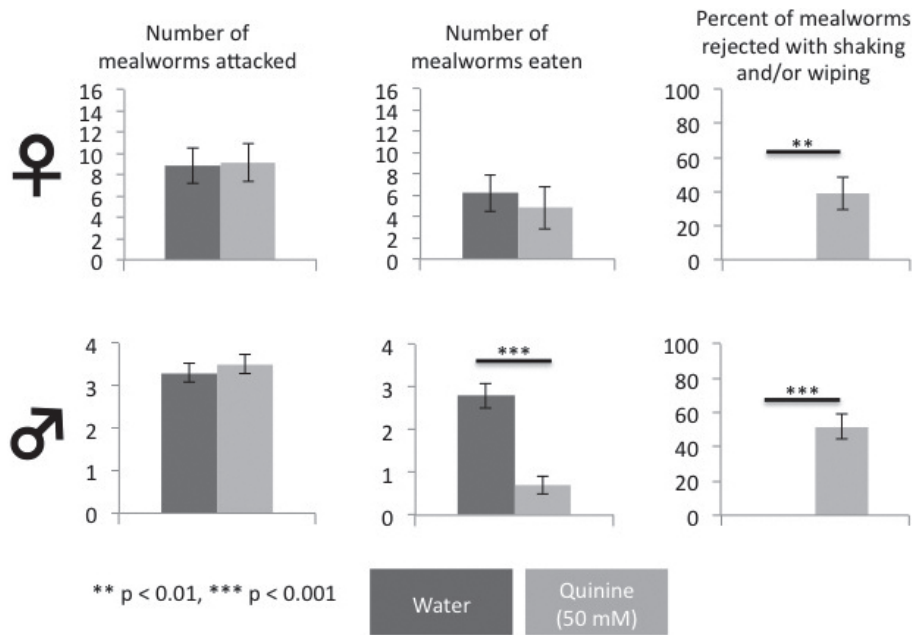


図4 キニーネ (50 mM) を含む餌に対するオオカマキリの応答

ることから、餌場の探索・決定に関与すると推測された。カマキリは基本的に待ち伏せ型の捕食者のため、餌が豊富に存在する場所を選ぶことが重要になる。多数の昆虫が訪れる花や果実は待ち伏せ場所として適しており、それらの場所の探索に棒状感覚子が関わっている可能性がある。次に、毛状感覚子はコオロギの匂いへの応答をみせたことから、餌昆虫の匂いを検出して捕食行動に影響を与えると考えられた。餌の匂いは餌が近くに居ることを意味するため、餌の匂いを利用して待ち伏せ場所を選択することは捕食の効率をあげると予想される。最後に、錐状感覚子はオスに多く存在し、フェロモンと考えられている物質に反応する傾向がみられたことから、オスによるメスの探索に関わると推測された。オオカマキリでは成熟したメスは腹部からフェロモンを放出し、そのフェロモンを手がかりにオスはメスを探しだすと考えられている⁴⁾。しかし、錐状感覚子はメスにも少なからず存在するため、他の機能にも関わる可能性がある。

以上の成果をふまえ、今後はカマキリの嗅覚情報処理の高次過程を明らかにし、さらに異種感覚情報の統合機構の解明にせまる予定である。嗅覚細胞に存在する嗅覚受容細胞は、一次嗅覚中枢である触角葉へと軸索を投射する。この触角葉のニューロンから匂い刺激への応答を記録することにより、嗅覚情報処理の高次過程の解明が期待できる。触角葉の出力ニューロンはキノコ体へと投射しており、このキノコ体において異種感覚情報の統合が

行われると考えられている。キノコ体への嗅覚情報の投射パターンを視覚などの他の感覚情報の投射パターンと比較することで、その統合機構の解明に挑むことを計画している。

行動観察からは、オオカマキリが毒や苦味物質を含む餌を拒否して摂食しないことが明らかになり、嫌悪学習の成立を示唆する結果が得られた。今後はこの学習実験系を利用して、異種感覚情報の統合機構の解明にせまる予定である。カマキリが毒の有無と特定の視覚・嗅覚の手がかりとの結びつきを学習した後、視覚の手がかりと嗅覚の手がかりが相反する条件でテストを行うことで、視覚・嗅覚情報が統合される過程を推測できる。例えば、視覚の手がかりが有毒餌を示唆し嗅覚の手がかりが通常の餌を示唆する状況で、カマキリがその餌を嫌悪するならば、それは視覚の優位を意味する。つまり、視覚情報は嗅覚情報より優先して味覚情報と統合されると考えられる。

要 約

捕食性昆虫であるカマキリは、嫌悪学習における異種感覚情報の統合機構を調べるのに適したモデルと成り得る。カマキリ視覚系は比較的研究が進んでいるが、嗅覚系に関しては知見がほとんどないため、その嗅覚情報処理の初期過程の解明に挑んだ。その結果、カマキリ触角上には3種類の嗅覚細胞が存在し、それらは主に植物の

匂い、餌の匂い、フェロモンの受容に関わると推測された。また、毒の有無と特定の視覚・嗅覚情報を連合学習させる実験系を確立した。この実験系は、異種感覚情報の統合機構を調べるのに役立つと期待される。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、学術研究奨励金を賜りました公益財団法人三島海雲記念財団に深く御礼申し上げます。本研究は、福岡大学理学部の横張文男教授、渡邊英博助教および Carle, Thomas 博士との共同研究によるものです。ご協力に感謝致します。

文 献

- 1) F.R. Prete et al.: *Brain Behav. Evol.* 39, 124-132, 1992
- 2) M. R. Berenbaum and E. Miliczky: *Am. Midl. Nat.* 111, 64-68, 1984
- 3) E. Eguchi and Y. Tominaga: *Atlas of Arthropod Sensory Receptors*, 1999
- 4) F. R. Prete et al. *The praying mantids*, 1999