

特集：刺激受容における相互作用の発現機構のメカニズム

昆虫を使ったうま味の行動学的研究：ヌクレオチド受容とグルタミン酸ナトリウムによる甘味増強作用

尾崎まみこ** (大阪大学・大学院理学研究科・生物科学専攻)

尼川 大作*** (神戸大学・発達科学部・自然環境論)

Abstract

Observing a feeding behavior response called proboscis extension reflex (PER) of the blowfly, *Phormia regina*, we showed that the insect was sensitive to 5'-GMP (guanosine monophosphate) and 5'-AMP (adenosine monophosphate) but not to 5'-IMP (inosine monophosphate) and MSG (monosodium glutamate). Although MSG itself did not induce the PER of the fly, it remarkably enhanced the PER to sucrose. Thus, the phagostimulative properties of the umami substances for the blowfly are different from those for human in detail. However, we still consider that the blowfly is an available model animal for studies on umami taste reception and taste enhancing effects of umami substances at the molecular level.

key words: umami, nucleotide receptor, monosodium glutamate, taste enhancement, blowfly.

緒 言

うま味という味質の特殊性はヒトや他の哺乳類において心理行動学的研究と中枢の電気生理学的研究の両面から支持されている。しかしGMP (guanosine monophosphate) やIMP (inosine monophosphate) に代表されるヌクレオチド系の物質と、MSG (monosodium glutamate) に代表されるアミノ酸系の物質が、化学構造的に異なっているにも関わらず、どのようにして同一の味質として認識されるのか。また、うま味物質の特色は互いの味覚を増強する点にあるが、この味覚相乗作用の機構はどうなっているのか。

ハエの味覚器は構造が簡単で各味細胞の機能が

はっきりしている。この利点を生かし、上述の問題を念頭においてうま味の研究を開始した。当面の目的は、行動学的な手法で得た定量的な知見を解析し予見されることを述べ、今後の研究の指針とすることである。今回は、まずハエのヌクレオチド受容体が糖受容細胞上にあつて、糖受容体とは別の分子であることを証明した。また、ハエではMSGはヌクレオチドの味覚感度にほとんど影響を与えず、ショ糖に対する感度を上昇させることがわかった。MSG自体は摂食刺激とはならないので、細胞外から糖受容体に作用しショ糖に対する感度を高めていると推定された。

*平成8年5月10日受付、平成8年6月25日受理

Behavioral studies on umami taste in insect: Reception of nucleotides and enhancement of sweetness by monosodium glutamate.

**Mamiko Ozaki: Department of Biology, Graduate School of Science, Osaka University. Toyonaka, Osaka 560 Japan

***Taisaku Amakawa: Department of Natural Environment, Faculty of Human Development, Kobe University. Nada, Kobe 657 Japan

材料と方法

材料

クロキンバエは羽化後3日目に餌の3%ショ糖溶液を除き水を与えて24時間飢餓状態におく。4日目に50匹を無作為に選り1回の行動実験に用いた。

吻伸展反射実験

ハエ50匹を用意し、自発的な摂水行動が収まるまで蒸留水を飲ませた後、唇弁に試験液をつけて吻伸展反射がおきるかどうかを観察した。

結果

うま味に対する反応

5'-IMPとMSGは濃度をそれぞれ100 mM、1 Mまで上げて吻伸展反射はみられなかった。5'-GMPと5'-AMPについては図-1 Aに示すような濃度-反射関係がみられた。反射を引き起こす効果は何れも100 mM程度で最大となるが、この時5'-GMPでは50匹中17匹、5'-AMPでは50匹中9匹が吻伸展反射を起こした。

ヌクレオチドはハエの味覚感覚毛に含まれる4種類の機能の異なる味細胞のうち糖受容細胞によって受容される¹⁾。そこで、ショ糖などの受容体に結合し

て吻伸展反射を阻害するデンプンと、果糖などの受容体に結合して吻伸展反射を阻害するレバンを用いてその作用を調べた。その結果、両者とも5'-GMPによって引き起こされる吻伸展反射には影響を与えないことがわかった(図-1 B)。これは、ヌクレオチドが糖受容細胞上で既知の糖受容体とは異なる受容蛋白質によって捉えられていることを意味する。

MSG添加による味覚増強効果

5'-GMPに対する吻伸展反射はMSG添加によって次第に抑制された(図-2 A右)。これはNaCl添加により再現できるのでMSGから解離してくるNa⁺に起因すると考えられた。ショ糖に対する吻伸展反射はMSGにより促進され、その効果は50 mM付近で見かけ上最大となった(図-2 A左)。適量のNaClによる甘味の増強はハエでも知られ解離したNa⁺の作用と考えられている²⁾。しかしMSGの甘味増強効果はNaClより強く、Na⁺の作用を差し引いてもなおMSGがショ糖の甘味を増強していることは明かであった。50 mM MSGによりショ糖の濃度-反射曲線は低濃度側に平行移動し、閾値は約1/3に低下した(図-2 B下)。またこれらの実験を通じ、MSGの味覚増強効果がヌクレオチド受容体には及ばず糖受容体に特異的に現れることが示唆され

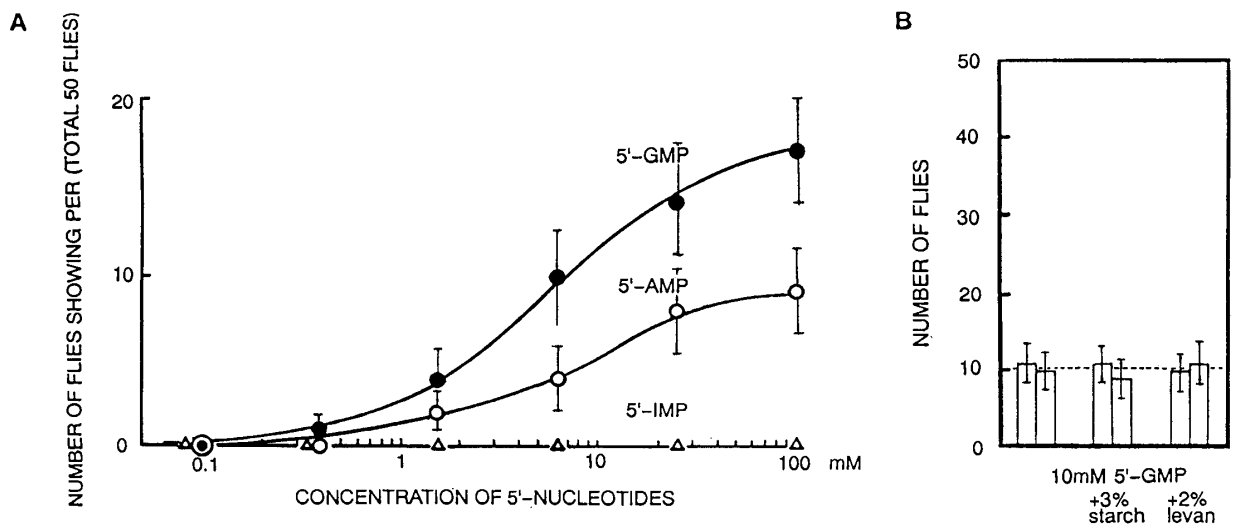


図1 ヌクレオチドに対する吻伸展反射。

A, 50匹ずつのハエを用いて5'-GMP, 5'-AMP, 5'-IMPについて吻伸展反射 (PER; proboscis extension reflex) 実験を行い、反射を示したハエの匹数を対数表記の濃度に対して図示した濃度-反射曲線を表す。B, 糖受容体阻害物質の影響。10mM 5'-GMPとそれに3%デンプン或いは2%レバンを混合したものについて反射を示したハエの匹数を表す。50匹ずつのハエを用いた2回の実験結果を示す。図-1, 2においては標準誤差をバーで示した。

昆虫を使っとうま味の行動学的研究：ヌクレオチド受容とグルタミン酸ナトリウムによる甘味増強作用

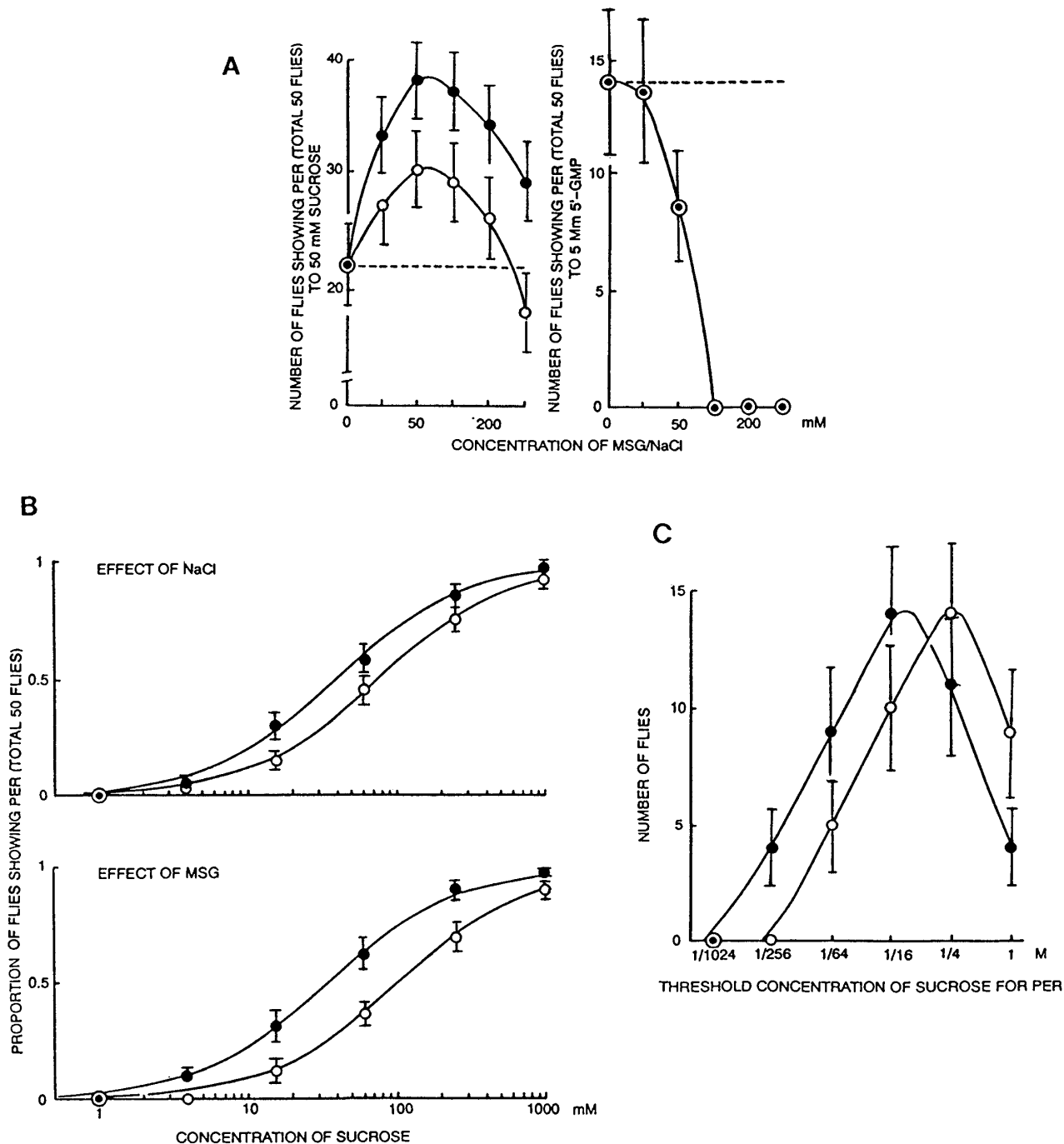


図2 吻伸展反射へのMSGの影響。

A, 50匹ずつのハエを用いて50mMショ糖と5mM 5'-GMPにMSG (黒丸) 或いはNaClを加えていった時 (白丸) の吻伸展反射を示したハエの匹数を表す。MSGとNaClの濃度は対数表示。B, 50匹ずつのハエを用いて50mMのNaCl或いはMSG存在下 (黒丸) と非存在下 (白丸) でのショ糖濃度-反射曲線を描き、最大値に対して規格化して示す。連続曲線は味覚器の等価回路とショ糖分子-受容体間の1:1結合の反応速度量論的な計算⁴⁾に基づく理論曲線を実験値に最も合うように平行移動して引いた (図3-A参照)。C, テストした50匹のハエについて50mM MSG存在下 (黒丸) と非存在下 (白丸) でのショ糖に対する反射行動の閾値分布曲線を示す。閾値はテストしたショ糖濃度のうち吻伸展反射を示した最低の濃度とした。ショ糖濃度は対数表示。

た。

シヨ糖液とそれに 50 mM の MSG を加えた場合とで 50 匹のハエそれぞれの吻伸展反射の閾値を調べた (図-2 C)。閾値分布はシヨ糖濃度の対数に対しておよそ正規曲線を描き、MSG 添加時の曲線は純粋なシヨ糖液で調べた時の曲線を低濃度側に平行移動したものであった。

考 察

ハエにおける糖受容とヌクレオチド受容

クロキンバエの場合は、複数種の受容体を備える糖受容細胞が種々の化学構造の異なる栄養物質を受容して、摂食行動を誘起する信号を中枢に送っている。従って、糖とヌクレオチドの味が甘味とうま味に別々に認識されているとは考えにくい。

クロキンバエでは圧倒的に糖の方が吻伸展反射を引き起こす効果が強いが、ツエツエバエではヌクレオチド類が摂食を誘導する効果が強いとされている³⁾。この様な例をみると、異なる食性を示す種が分化するうちに、摂食行動に寄与する主要な受容体が入り代わってきた可能性が考えられる。甘味物質とうま味物質を味として区別できなくても、これらに対する受容体を別々に持ったことは昆虫の種の分化と維持に少なからぬ影響を与えてきたと思われる。

MSG による味覚相乗効果

図-2 C の様に MSG 添加によって吻伸展反射の閾値分布曲線が形を変えずに低濃度側へ平行移動したことは、集団を構成する各個体の吻伸展反射の閾値が MSG によってほぼ同程度に低下したことを示唆する。この様に、味覚受容器への MSG の作用によって吻伸展反射の閾値が低下した時には受容細胞の感度が上昇したと考えるのが妥当である。この時、受容細胞の電気生理学的な濃度-応答曲線を求めることができればその中央値 (K_b)、の減少が受容細胞の感度上昇の指標となる。 K_b には受容体-刺激物の解離定数 (K_d)、機能的な受容体総数 (s)、受容体 1 分子が刺激を受けた時の受容膜コンダクタンス変化 (g)、静止時の受容膜コンダクタンス (G)、が関与しており、 $K_b = K_d / (1 + sg/G)$ と表せる⁴⁾。理論的な計算によると濃度-応答曲線は K_d の減少によって平行移動するが (図-3 A)、 sg/G の増加によっても最大値を僅かずつ上げながら低濃度側に移行する (図-3 B)。残念ながら現在はまだ電気生理学の実験を準備している段階なので、MSG による甘味増強効果が受容体-シヨ糖間の親和性 ($1/K_d$) の増加によるか、受容細胞のトランスダクション効率 (sg/G) の上昇によるか断定することは難しい。しかし、行動学的知見を電気生理学的な知見の定量的解析と組み合わせて MSG の作用機作を推定するこの様な方法は、他の動物においてうま味の味覚相乗機構を研究する上でも参考となるであろう。

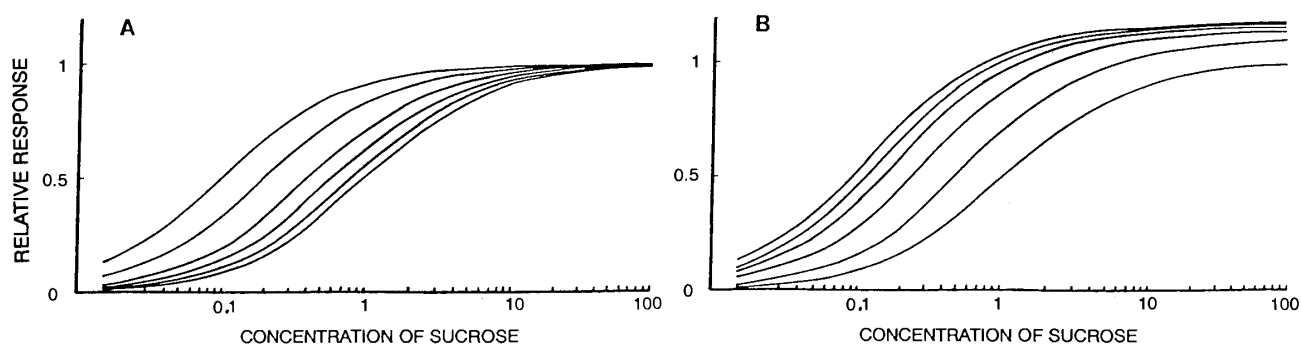


図 3 MSG の影響を再現する理論的な濃度-応答曲線。

応答値は受容器電位または受容器電流に比例する量 (ハエの味覚器ではインパルス数) である。味覚器の等価回路とシヨ糖分子-受容体間の 1:1 結合の反応速度論的な計算⁴⁾ に基づいてもとになる理論的な濃度-応答曲線を描き、 K_d を 1 倍から 0.8, 0.6, 0.4, 0.2, 0.1 倍と減少 (A)、或いは sg/G を 1 倍から 2, 4, 6, 8, 10 倍と増加させて (B) 理論曲線の変化を示した。但し、もとになる曲線の $sg/G = 5$ とした⁵⁾。シヨ糖濃度と応答値はもとになる曲線の K_b 値と最大応答値 (無限大濃度に対する応答値) をそれぞれ 1 として規格化してある。

昆虫を使ったうま味の行動学的研究：ヌクレオチド受容とグルタミン酸ナトリウムによる甘味増強作用

参考文献

- 1) Amakawa T, Kawata K and Ozaki M: Nucleotide receptor-site on the labellar sugar receptor cell of the blowfly, *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.* 5, 365-371 (1992)
- 2) Amakawa T: Effects of cations on the sugar receptor-site of the blowfly, *Phormia regina*. *Chemical Senses and Flavor.* 3, 413-421 (1978)
- 3) Mitchell BK: ATP reception by the tsetse fly, *Glossina morsitans*. *West. Experientia* 192-194 (1976)
- 4) Morita H: Transduction process and impulse initiation in insect contact chemoreceptor. *Zool. Sci.*, 9, 1-16 (1992)
- 5) Ozaki M: A possible sugar receptor protein found in the labellum of the blowfly, *Phormia regina*. *Zool. Sci.* 5, 281-290 (1988)