

総説特集：味覚と食性 4

魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答*

庄司 隆行**

(北海道大学大学院薬学研究科医療薬学講座)

魚類の味覚器は多種類のアミノ酸をきわめて低濃度から受容する。また、陸生動物とは異なり、魚類の嗅覚器はアミノ酸に対してきわめて高い感受性を持っている。アミノ酸は魚類化学感覚器にとっての最大の刺激物質であると言える。このアミノ酸受容は、餌を探したりその餌を摂取するかどうかを判断したりする食行動だけでなく、逃避行動や生殖行動においても重要な役割を果たしていることがわかっている。さらに、アミノ酸はサケが母川へ帰際のニオイの指標になっている可能性もあることがわかった。

キーワード：魚類、嗅覚、味覚、アミノ酸、母川回帰

はじめに

陸生脊椎動物の場合、味物質は水や唾液中に溶けた状態で、ニオイ物質は気体の状態で受容されるため、化学物質はそれらが持つ性質によって味物質とニオイ物質のカテゴリーに明確に区別される場合がほとんどである。例えば、酢酸などは酸味としても酸っぱいニオイとしても受容されるが、ショ糖やグルタミン酸ナトリウムをニオイとして感じることはないし、アンモニアを味として感じることも通常あり得ない。しかし魚類の場合、化学物質はすべて水に溶けた状態で受容されるので、味物質とニオイ物質の区別はあいまいである。すなわち、魚類にとっては同じ物質が味物質であると同時にニオイ物質であることも多い。例えば、アミノ酸は言うまでもなく味物質であるが魚類にとってはニオイ物質でもある。しかし、魚類の味覚器と嗅覚器は他の脊椎動物と同様に異なる化学感覚器として分化しており、末梢から中枢への投射経路も全く異なっている。したがって、同じアミノ酸であっても当然味覚器では味として、嗅覚器ではニオイとして受容されていると考えられる。味覚器、嗅覚器は、それぞれ遠隔受容器、接触受容器として異なる機能を分担していると

考えるのが自然であろう。なお、魚種によっては胸鰭の一部が鰭から独立して化学感覚器に特化しているものがあり、この器官は餌のエキスやアミノ酸類に対して高い感受性を持つことが示されているが^{1,2)}、本稿では味細胞および嗅細胞が分布する味覚器、嗅覚器に絞って言及したい。

これまで、魚類の味覚器、嗅覚器の様々な化学物質に対する応答性について調べられてきた³⁻⁸⁾。その結果わかったことは、魚類は種々の味物質、ニオイ物質を受容するが、それらの種類や感度が哺乳類のそれとは大きく異なっているということである。例えば、糖に対してはほとんどの魚種で味覚器、嗅覚器ともに全く応答しないかきわめて感度が低い。また、陸生動物が受容するニオイ物質の多くは、魚類の嗅覚器にとってはニオイ刺激とはならない。一般に、魚類の化学感覚器、特に嗅覚器が受容する化学物質の数は、ヒトやラットと比べると格段に少ないと言ってよい。しかし一方で、アミノ酸に対する感受性は味覚器、嗅覚器ともにきわめて高い。Gly、L-Ala に対するヒト味覚器の刺激閾値濃度はそれぞれ 7.1×10^{-3} 、 1.8×10^{-2} M であるのに対し^{9,10)}、ウ

*Received April 30, 1999; Accepted May 13, 1999.

Chemosensory responses of fishes to amino acids.

**Takayuki Shoji: Laboratory of Pharmaceutics, Division of Pharmacobiodynamics, Graduate School of Pharmaceutical Sciences, Hokkaido University, Sapporo 060-0812, Hokkaido, Japan; E-mail: shoji@pharm.hokudai.ac.jp, Fax. +81-11-706-4991

ナギ味覚器ではそれぞれ 10^{-9} 、 10^{-8} M 付近である¹¹⁾。味覚閾値濃度が比較的高い魚種の場合でも、アミノ酸に対する感度はヒトよりも100~1000倍は高い。また、嗅覚器のアミノ酸に対する刺激閾値濃度は、味覚器とほぼ同じであるか、またはより低い場合が多い。エイの一種では、種々のアミノ酸の嗅覚器に対する刺激閾値濃度が 10^{-14} M 付近であると報告されている¹²⁾。

以上のように、魚類の化学感覚器はアミノ酸を高感度で受容することができる。ある種のステロイドやFシリーズのプロスタグランジン、胆汁酸塩などもきわめて低濃度からニオイとして受容され、特にステロイドとプロスタグランジンは生殖行動をはじめとする重要な生命活動にフェロモンとして機能していることが示されている^{7,13)}。しかし、通常生命活動においては、魚種の違いに関わらず高感度で受容されるアミノ酸の方が、より重要な味・ニオイ物質であり、このことが魚類の味覚器、嗅覚器の最大の特徴であると言っても過言ではないであろう。

魚類化学感覚器のアミノ酸受容に関する研究は、味細胞、嗅細胞での受容機構や中枢神経系における情報処理機構の電気生理学あるいは分子生物学的研究から誘引、摂餌促進効果の行動学的研究まで多岐にわたっている。特に魚がどのアミノ酸を好むのかについて調べる研究は、養殖における効率良い給餌・肥育を可能にする人工餌料の開発に応用できることから、様々な魚種で数多く行われている。このような研究は、魚種間のアミノ酸に対する嗜好性の違いと食性の違いとの関係を明らかにするという意味からも興味深い。また、摂餌行動だけでなく生殖行動や逃避行動にもアミノ酸受容が関係しているとの報告もある。筆者を含むグループは、サケが回帰する河川の水に含まれるアミノ酸の種類と濃度が川ごとに異なることを確かめ、河川水中のアミノ酸成分が魚にとっては強いニオイとなり得ることを示した。したがって、サケが記憶する母川のニオイはアミノ酸である可能性がある¹⁴⁾。

本稿では、特にアミノ酸受容と魚類の食性や行動との関わりに焦点をあてて、魚類味覚器、嗅覚器のアミノ酸に対する応答に関するこれまでの知見を紹介する。

1. 魚類味覚器・嗅覚器の特徴

1.1 形態的特徴

魚類は、それぞれの生息環境に適応して体形をさまざまな形態に発達させている。したがって、味覚器の形態にも魚種による違いが見られる。口腔や口唇付近の構造は比較的共通であるが、ドジョウ、ナマズ、コイ、ゴンズイなどの魚種ではヒゲにも多数の味蕾が分布している。さらにナマズの仲間では体表にも広く味蕾が分布し、言わば体中が味覚器である¹⁵⁾。また、魚類の特徴として、咽頭や鰓の一部にも味蕾が分布することがあげられる。ただし、味蕾はそれぞれが分布する領域によって支配される神経が異なっている。例えば、体表やヒゲ、口唇と口腔前部の味蕾は顔面神経が、それ以外の内表面や鰓は舌咽と迷走神経が支配している。そして、迷走神経、顔面神経はそれぞれ味覚の一次中枢である延髄の顔面葉、迷走葉に終末する。体表やヒゲの味覚を発達させている魚では顔面葉が、口腔内の味覚を発達させている魚では迷走葉が発達している^{2,16)}。

これに対して、魚類の嗅覚器は頭部の先端近くに左右一対存在し、鼻窩が口と連絡していないことを除けば、他のより高等な脊椎動物と変わらない構造を持っていると言える。嗅覚の一次中枢である嗅球の基本的構造も共通である。さらに、魚種の違いによる嗅覚器の形態の違いも比較的小さい。もちろん、嗅覚への依存度は魚種により違いがあるので、それを反映した嗅覚系の発達の度合いの差は存在する。嗅覚器の構造は、Yamamotoらによってさまざまな魚種について詳細に調べられている¹⁷⁾。ウナギやナマズなどの魚種は、メダカなどの視覚が発達した魚に比べて嗅細胞が分布する嗅粘膜の面積が大きい。

1.2 味・ニオイ物質に対する応答性. なぜアミノ酸に注目するのか

先に述べたように、魚類の味覚器、嗅覚器が生理的条件下で受容することができる物質の種類は、哺乳類のそれとは異なっている。例えば、代表的な甘味物質であるショ糖に対しては、味覚器、嗅覚器ともにほとんど応答しないかきわめて感度が低いと考えられる。数種の淡水魚について味覚応答の閾値濃度が調べられてはいるが、測定された閾値濃度が高い(10^{-3} M 以上)ため、閾値濃度の低い他の物質が混入して刺激物質となっている可能性を否定でき

魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答

ない。また、海産魚の味覚器での糖応答は今までのところ記録されていない^{3,5)}。筆者は種々の糖類をニジマス嗅覚器に与えてみたが、嗅覚応答についても測定できなかった（未発表）。また、陸生動物が受容するニオイ物質の多くは、魚類の嗅覚器にとっては通常ニオイ刺激とはならない。代表的なニオイ物質である酪酸に対する嗅覚閾値濃度をイヌ¹⁸⁾、ブリ¹⁹⁾、コイ²⁰⁾と比較してみると、イヌの $10^{-8.27}$ M に対してブリでは $10^{-3}-10^{-1.82}$ M、コイでは 10^{-3} M と桁違いに高い。以上のように、魚類の味覚器、嗅覚器が、当然低濃度から受容するであろうと予想されるような物質に対してきわめて低い感受性しか持たない一方で、種々のアミノ酸に対しては両器官ともに高い感受性を持っているのである。

アミノ酸が魚類化学感覚器に対して強い味・ニオイ物質となり得ることが広く知られるようになったのは、Suzuki and Tucker²¹⁾がナマズで、Sutterlin and Sutterlin²²⁾が大西洋サケで行なった電気生理学的実験がきっかけである。彼らは、本来ニオイとはなり得ないと思われていたアミノ酸を嗅覚刺激物質として用い、初めてアミノ酸が魚類嗅覚器にとってきわめて低い濃度からニオイとして働くことを示した。さらに、Caprio がやはりナマズの種類を用いて、Kiyohara がヒガンフグを用いて、嗅覚器だけでなく味覚器も同様にアミノ酸を高感度で受容することを示した²³⁻²⁵⁾。これらの報告以降、魚類の化学感覚器にとってのアミノ酸の重要性が認識されるようになり、アミノ酸に注目した数多くの研究が行なわれるようになった。

アミノ酸が味覚器にとっても嗅覚器にとっても強い刺激物質であるということは、取りも直さず魚類の生命活動にとってアミノ酸受容がきわめて重要な役割を担っていることを示している。その重要性を説明するためには、魚がどのような種類のアミノ酸をおいしいと感じ、また好いニオイだと思うのか、という観点からのアプローチが不可欠であろう。したがって、アミノ酸受容と食行動をはじめとするさまざまな行動との関係を明らかにすることが重要となる。

2. 魚類味覚器のアミノ酸応答

2.1 種々のアミノ酸に対する味覚器の応答性と食性との関係

魚類は、全脊椎動物の種数の50パーセント以上を

占めるといわれている。このことは、それだけ魚類がさまざまな環境にうまく適応していることを示しており、食性もそれぞれの種によって異なることが多い。餌となる動植物には当然アミノ酸が含まれるから、魚たちは味覚器で餌に含まれる種々のアミノ酸を味わっていることは疑いない。水槽で金魚や熱帯魚を飼育していると、一度口に入れたものをすぐに吐き出す動作をよく目にする。吐き出された餌のアミノ酸組成が、その魚の口に合わなかったのかもしれない。このような選択行動は、その種の持つ食性に規定された嗜好性によって決定されていると考えられる。それでは、魚種間の食性の違いとそれぞれの種のアミノ酸応答の特性との間にはどのような関係があるのであろうか。

Caprio や Kiyohara らの報告以降、多くの魚種で種々のアミノ酸に対する味覚器が電気生理学的手法により測定されている³⁻⁵⁾。その多くは顔面神経あるいは舌咽神経からの味神経応答であるが、これらのデータから、魚がどのアミノ酸をどのくらい強い味として感じているかを定量的に知ることができる。すなわち、魚種ごとのアミノ酸応答スペクトルを作成することができる。例えば、イサキは Gly、L-Pro、L-Ala、L-Ser などによく応答し、アイゴはイサキが小さな応答しか発現しない L-Glu に対してよく応答する。日高は、このような応答スペクトルを17種の魚と比較している³⁾。それによると、調べたアミノ酸のうちで大きな応答を発現するものの種類は魚種間で大きく異なっている。しかし、近縁種同士で比較してみるとスペクトルはよく似ていることがわかった。近縁の魚種はほぼ同じ食性を持つことから、それぞれの魚種が示すアミノ酸応答スペクトルはそれぞれの食性の特徴を反映したものであると考えて間違いないと思われる。近縁種がよく似たアミノ酸応答性を示すことについては、Caprio も *Ictalurus* の5種で指摘している。さらに、餌となる動植物に含まれる遊離アミノ酸の組成と応答スペクトルとを対比させてみると、このことがよりはっきりする³⁾。すなわち、ゴカイ、アサリ、エビ類などを好んで捕食するイサキ、シマイサキ、クロダイ、マダイ、ヒガンフグの味覚器は、海産無脊椎動物に共通して多く含まれる Gly、L-Pro、L-Ala、L-Arg に対して高い感受性を持ち、一方、海藻類を好むアイゴの味覚器は、藻類に多く含まれる L-Glu に対する感受性が高い。

以上のように、魚類の味覚器はそれぞれの魚種が餌をとる場合の効率を上げる方向に発達していると考えられる。ただし、顔面神経や舌咽神経から記録された応答の大きさが大きいからといって、その魚がそれを好ましいアミノ酸の味であると感じているかどうかはわからないことは言うまでもない。生理学的には、より高次の中枢におけるアミノ酸情報処理機構の解明が待たれるが¹⁶⁾、好ましいと感じているかどうかを確かめるには、行動実験によって摂餌刺激効果の有無、つまり食べるかどうかを調べればよい。次に、アミノ酸の摂餌刺激効果に関する行動実験について紹介する。

2.2 味覚器のアミノ酸受容と摂餌行動

魚類に対して摂餌刺激効果を持つアミノ酸を探索する試みは、配合飼料や釣り餌の開発に直接結びつくことからこれまで盛んに行なわれてきた^{3,27,28)}。行動実験では、試験に用いるアミノ酸をデンプンや寒天、カゼインといった言わば味の無い賦形剤に含ませるかまたはそのまま水溶液で与える方法がとられることが多い。また、その餌に誘引される、自発的についばむ、呑み込むなどの行動や一定時間内の摂取量、あるいは探索行動の誘発などが刺激効果の指標とされる。

伊奈と松井はマダイを用いた実験で、デンプンのみの餌ではほとんどついばみ行動を起こさないが、ゴカイエキス中に含まれる L-Val、L-Ala、Gly、L-Lys、L-Glu、L-Arg を添加すると、それぞれ単独で用いた場合でも盛んについばみを行なうようになることを報告した^{29,30)}。また、Goh and Tamura は、カゼインにアミノ酸を添加する方法で同様の実験を行ない類似の結果を得ている³¹⁾。彼らは同時に、Gly や L-Ala に Gly の N-トリアルキル置換体であるベタインが共存すると刺激効果が増強されることも報告している。ベタインは魚介類エキス中に比較的多く含まれるアミノ酸関連物質である。

橋本らは、ウナギがアサリエキスに強く誘引されることに注目し、アサリエキス中の有効成分をオミッショントテストにより検索した。その結果、アミノ酸画分のみ誘引効果がみられたが、エキス中に存在する濃度では単独の各アミノ酸には効果が無く、誘引効果を発現するためには、L-Arg、L-Ala、Gly のうち少なくとも2種以上が共存する必要がある。アミノ酸同士、あるいはアミノ酸とベタインの協同

作用が確かに味覚器のレベルで起こっていることが、ウナギ¹¹⁾、コイ³³⁾、ヒガンフグ^{34,35)}での電気生理学的研究で明らかにされている。この他にもブリやコイなどの重要な魚種をはじめ多数の行動学的実験の報告があるが、詳しくは日高の総説³⁹⁾を参照していただきたい。

前述したように顔面神経系と舌咽一迷走神経系が支配する部位が異なることから、厳密には餌を選択してくわえる段階と嚥下する段階のアミノ酸受容を区別して実験を行なうべきであり、そのような試みも行なわれている³⁶⁾。しかし魚類の摂餌行動においては、味覚器のアミノ酸受容が餌を摂取するかしないかを決定する最も重要な過程のひとつであることに疑う余地は無いであろう。

3. 魚類嗅覚器のアミノ酸応答

3.1 種々のアミノ酸に対する嗅覚器の応答性と食性との関係

味覚器のアミノ酸応答の場合と同様、多くの魚種でアミノ酸に対する嗅覚応答が記録されている。そのほとんどは、嗅粘膜表面からの Electro-olfactogram (EOG) の記録、嗅神経束あるいは嗅索からの複合インパルスの細胞外記録、嗅球の誘起脳波記録などによるものである^{7,8,15,26,37,38)}。

先に、味覚器は接触受容器として、嗅覚器は遠隔受容器として機能していると書いたが、嗅覚器がアミノ酸に対する遠隔受容器として働き索餌行動に寄与しているならば、味覚よりも高い感度を持ち、しかも味覚の場合と同様に各魚種は食性を反映したアミノ酸嗅覚応答スペクトルを持つと考えるのが自然である。ところが、感度については予想通りであったが、これまで得られている種々の魚の応答スペクトルはどれも非常に似ており魚種ごとの特異性はほとんど見られない^{16,37,38)}。小林と郷は、種々のアミノ酸に対するマダイの嗅覚応答スペクトル、味覚応答スペクトル、および摂餌刺激効果の大小をそれぞれ対比させて、味覚応答の大きさと摂餌刺激効果の大きさには高い相関があるが、嗅覚応答の大きさと摂餌刺激効果の間には相関が無いことを示している³⁸⁾。

魚種間にスペクトルの差がほとんど存在しないということは、嗅覚器が食行動に結びつく機能を持っていないと考えるより、嗅覚器からもたらされるアミノ酸情報はより高次の中枢において処理を受けて

魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答

初めて意味を持つと考える方が妥当かもしれない。また、嗅覚器が索餌行動以外のさまざまな行動を発現するためのセンサーとして働いていて、その行動のトリガーとなる物質がアミノ酸であるとするれば、それぞれの餌に特徴的に含まれるアミノ酸成分以外のさまざまなアミノ酸種に対して高い感受性を持っていても不思議ではない。例えば、魚類は自分が属する系統・系群、あるいは群れなどをニオイで識別していることが示されている³⁹⁾。また、サケ科魚類はニオイをたよりに母川へ帰ることもよく知られている。このようなニオイ成分がアミノ酸で、しかも魚が後天的に多種多様なアミノ酸組成の違いを記憶・識別しなければならないとしたら、嗅覚応答スペクトルがブロードであることも納得できる。

3.2 嗅覚器のアミノ酸受容と食行動

嗅覚の機能を明確にするために嗅覚を遮断する実験は、魚類の鼻の構造が比較的単純で小さいことから容易である。Holland and Teeter は、ナマズを用いた条件付け学習実験を行ない、嗅覚遮断を施したナマズも正常な索餌行動を発現することを示している⁴⁰⁾。したがって、魚種によっては嗅覚が索餌行動に必須の感覚ではないのかもしれない。もちろん、味覚器が嗅覚器と同等かそれ以上の感度を持つナマズのような魚種では嗅覚器が使えない場合に味覚器がその機能を補償し得るということで、嗅覚を使っていないということではないという可能性も考えられる。Valenticic and Caprio は、ニジマスの探索・摂餌行動を観察し、味覚器ではなく嗅覚器に刺激効果のある L-Arg などのアミノ酸が一連の行動を誘発することから、嗅覚からの情報も食行動の発現に寄与していると報告している⁴¹⁾。

3.3 嗅覚器のアミノ酸受容と食行動以外の行動

アミノ酸を受容することで特異的に発現する食行動以外の行動も報告されている。産卵のために魚道を遡るサケは、上流側で手をすすいだ時に遡上の動きを止めることがわかった⁴²⁾。これは、サケに忌避行動をとらせる物質が手から流れ出たのだと考えられた。そこで、皮膚の抽出物を分析してみると L-Ser がその忌避物質の候補であると思われた。つまり、サケは彼らを捕食しようと待ち構える哺乳動物(クマや海獣類)の体表から出るアミノ酸のニオイを感知して遡上を中断すると考えられた^{43,44)}。こ

れは、アミノ酸がサケの生存にとって重要な意味を持つニオイであることを示す一例である。

タナゴがドブガイなどの二枚貝の出水管を通して外套腔に卵を産みつけ、受精させることは広く知られている。川端と会田は、人工ダミー貝でタイリクバラタナゴの産卵行動を発現させることに成功し、卵とともに放出される L-Cys、L-Ser、L-Ala、Gly、L-Lys の刺激が雄の放精を誘起することを証明した⁴⁵⁾。アミノ酸がフェロモンとしても働くことを示す興味深い報告である。

これらの例から言えることは、魚類にとってのアミノ酸のニオイとは単に餌の在りかを示すだけではなく、生命活動に必要な行動を起こすための多くの情報を含んだものである可能性が高いということである。それでは、嗅覚を使って産卵のために正確に母川回帰するといわれているサケがアミノ酸の情報を使っているとは考えられないだろうか。以下にサケの母川回帰と嗅覚との関係についてまとめてみたい。

3.4 サケの母川回帰行動

サケの淡水域での棲息環境は澄んだきれいな水であることがほとんどであるため、彼らは視覚機能をよく発達させている。しかし同時にきわめてよく発達した嗅覚系も持っており、このことはサケの生存に対して嗅覚系が重要な働きをしていることを示している。

サケが嗅覚をたよりに母川へ回帰するという嗅覚仮説が世の中に広く知られるようになったのは Wisby and Hasler の実験以降である。彼らはアメリカ・ワシントン州のイサカクリークとその支流のイーストフォークに回帰してきたギンザケをそれぞれ捕獲して、合流点よりも下流の地点まで運び再び放流した。その際、鼻腔にワセリン付綿を挿入するなどして嗅覚を遮断した実験群と正常なままの対照群の二群に分けて放流した。その結果、対照群はほぼ間違いなく最初に捕獲された支流に回帰したのに対し、嗅覚を遮断されたサケの40%は異なった支流に遡上した。つまり、嗅覚を正常に働かせることができないサケは自分の母川を正確に選択できなくなる傾向がみられた⁴⁶⁾。

その後、多くの研究者が異なる河川、異なる魚種で追試を行ない、その多くは類似の結果を得ている⁴⁷⁻⁴⁹⁾。したがって現在ではこの嗅覚仮説は広く受

け入れられている。Wisby and Haslerの提唱した嗅覚仮説をまとめると次のようになる。サケは、種によって期間の長さは異なるが稚魚期、幼魚期を自分が生まれた川で過ごす。この河川生活期にその河川のニオイの記憶が形成される。そしてその記憶は降海後の数年にわたる外洋生活期の間も維持され、成熟して母川河口付近まで戻ってくるとそのニオイの記憶をたよりに自分の生まれた川、すなわち産卵場に回帰する。一定期間内の経験が不可逆的な記憶を形成するということから、このニオイの記憶はK. Lorenzが名づけたいわゆる刷り込み(imprinting)という現象である。

では、刷り込まれるニオイ(母川物質)とはいったいどんな物質であろうか。Idlerらは、回帰したベニザケを用いて、タンクの中で群の拡散や遊泳速度の変化(母川水に対しては増大する)などを指標として母川物質の性質を明らかにしようとした。実験の結果から、母川物質は揮発性、透析性、中性、しかも熱により変成する成分であると結論した⁴⁴⁾。これ以外にもいくつかの行動実験が行なわれているが、総じて言える問題点は、指標としている行動の変化が必ずしも母川水に対してのみ特異的に起こるものではないということである。例えば、エサの抽出液や先に述べた手のすすぎ水などを与えた場合も同じ行動が観察されることがある。したがって、これらのこのような実験の結果が本当に母川物質の性質であると断言することはできない。このような実験とは別に、サケの遡上行動の生態学的観察や移植放流による研究も行なわれており、それらの中には重要な示唆に富むものも多い。北極イワナはサケと同じように回遊を行なう。70年代の初め、Nordeng⁵⁰⁾やDøvingら⁵¹⁾は回帰行動の観察から、北極イワナは母川に残留している同じ系群に属する同種の若い個体から出るニオイに導かれているのではないかと考えた。母川物質は同種の若い魚から放出されたフェロモンであると考えた立場である。しかし、サケの生活史は種によって異なっており、北極イワナのように遡上する河川に常に同種の若い個体が存在する種もあれば、我々に最も馴染み深いシロザケのように全く棲息しない種もある。したがって、サケ科魚類の母川回帰行動すべてにフェロモン説をあてはめるのは無理である。

Haraらは、ニジマスの嗅球誘起脳波を測定して、魚体表面の粘液が魚にとって強いニオイであること、

粘液中には種々のアミノ酸とその関連物質が含まれること、さらにアミノ酸組成を再現した人工粘液は実際の粘液と同等のニオイ応答を発現することを明らかにしている⁴⁸⁾。Uedaらは、周波数解析の方法を用いて嗅球応答の分析を行なっている⁵²⁾。種々の河川水に対するシロザケやヒメマスの誘起脳波はそれぞれ異なる周波数スペクトルを持つことがわかった。このことは、サケは各河川水を異なるニオイを持つものとして感じていることを示している。彼らは、母川水刺激を行なったときと同じ周波数スペクトルパターンを得られる成分を探すことにより母川物質の検索を試みた。その結果、母川水に特有のスペクトルパターンが得られるのは、活性炭吸着性、石油エーテル不溶性、透析性、非揮発性、および耐熱性の成分であることがわかった。この非揮発性であるという結果は、Cooperらのギンザケ嗅球誘起脳波の測定から得られた母川水中のニオイ成分は非揮発性であるという結果⁵³⁾と一致する。

これらの結果は母川物質がアミノ酸である可能性もあることを示唆している。しかし、実際にサケが遡上する河川水中にアミノ酸が充分な濃度で含まれていなければ母川物質の候補とはなり得ない。また、それぞれの河川が単一の異なるニオイ物質を含むということはおそらくあり得ないので、母川物質は各河川のニオイを特徴づけることができるだけのアミノ酸の種類と濃度のバリエーションを持っていなければならない。そこで筆者らは、実際にサケが遡上する複数の河川の水に含まれるアミノ酸類の定量分析を行なった。さらに、その分析結果にしたがって人工河川水を調製し、それらに対するサクラマスの嗅覚応答を測定した^{14, 54, 55)}。もし、アミノ酸で再構成した人工河川水が自然河川水と同等の応答を引き起こしたら、各河川水のニオイの特徴はアミノ酸によって決められている可能性が高いと考えられる。実験地域として、洞爺湖とその流入河川(ソウベツ川、ポロモイ川、臨湖実験所飼育水)、および石狩川水系(千歳川、漁川、豊平川)を選んだ。また、実験魚として洞爺湖臨湖実験所池産サクラマス(2-3歳魚)を用い、嗅覚応答として嗅神経束から集合インパルスを記録した。この応答は嗅細胞の興奮の度合いをそのまま反映するものなので、サケがそのニオイをどれだけ強く感じているかのよい指標となる。

アミノ酸分析(L-型)の結果、調べた上記6河

魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答

川すべてにおいて Ser、Gly、尿素が多く含まれるなどの大まかな傾向については共通していたが、Tau はポロモイ川、臨湖実験所、千歳川にのみ、Pro や Gln はポロモイ川とソウベツ川にのみ含まれるなど、各河川ごとにアミノ酸の組み合わせと濃度は異なることがわかった。また、冬期間はすべてのアミノ酸濃度が低下することから、河川水中のアミノ酸は河川および河川周辺の動植物由来であると考えられた。以上の分析結果と主要陽イオンの分析結果に基づいて洞爺湖の3河川の人工河川水を調製し、それらに対するサクラマス嗅神経応答を測定した。その結果、アミノ酸と塩のみで再構成した各人工河川水は、自然水の場合とほぼ同じ大きさの応答を発現した。この結果は、サクラマスにとって母川識別に役立っているニオイ成分はアミノ酸である可能性を示している。

おわりに

以上のように、魚類の化学感覚器によるアミノ酸の受容はさまざまな生命活動と深く関わっている。アミノ酸が魚類にとっての味あるいはニオイの最たるものであると言っても過言ではないだろう。

本稿では D-型のアミノ酸に対する応答については触れなかった。一般には、味覚、嗅覚応答ともに D-型は L-型よりも刺激効果が小さいことが知られているが、魚種によっては D-型アミノ酸に対する味覚感受性が高く、しかも餌となる無脊椎動物には D-型アミノ酸が含まれることなどから、今後 D-型アミノ酸の重要性が示されるかもしれない。

また、味細胞、嗅細胞レベルでのアミノ酸受容のトランスダクション機構についても全く触れなかったが、ゼブラフィッシュなどを材料にした近年の分子生物学的研究や電気生理学的研究の成果はめざましく、魚類の化学感覚器のレセプターメカニズムが詳細に解明されるのもそう遠いことではないと思われる。

文 献

- 1) Silver WL and Finger TE: Electrophysiological examination of a non-olfactory, non-gustatory chemosense in the searobin. *J. Comp. Physiol. A* 154, 167-174 (1984)
- 2) Finger TE : Organization of chemosensory systems within the brains of bony fishes. In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (Atema J, Fay RR, Popper AN and Tavalga WN eds.), Springer-Verlag, New York, pp. 339-363 (1988)
- 3) 日高磐夫：味覚. 魚類生理学 (板沢靖男、羽生功編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 489-518 (1991)
- 4) Marui T and Caprio J : Teleost gustation. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 171-198 (1992)
- 5) 清原貞夫：味覚応答. 魚介類の摂餌刺激物質 (原田勝彦編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 23-33 (1994)
- 6) 小林 博、郷 保正：嗅覚. 魚類生理学 (板沢靖男、羽生 功編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 471-487 (1991)
- 7) Hara TJ : Mechanism of olfaction. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 150-170 (1992)
- 8) 山森邦夫：嗅覚応答. 魚介類の摂餌刺激物質 (原田勝彦編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 15-22 (1994)
- 9) 吉田正昭、二宮恒彦、池田真吾、山口静子、吉川知子、小原正美：アミノ酸の呈味に関する研究 (第1報) 各種アミノ酸の刺激閾の測定、*農化* 40, 295-299 (1966)
- 10) 吉田正昭：味覚の心理学的側面. 感覚 (苧阪良二編)、東京大学出版会、東京、pp. 186-201 (1969)
- 11) Yoshii K, Kamo N, Kurihara K and Kobatake Y : Gustatory responses of eel platine receptors to amino acids and carboxylic acids. *J. Gen. Physiol.* 74, 301-317 (1979)
- 12) Nikonov AA, Ilyin YN, Zherelova OM and Fesenko EE : Odour thresholds of the black sea skate (*Raja clavata*). Electrophysiological study. *Comp. Biochem. Physiol. A* 95, 325-328 (1990)
- 13) Sorensen PW : Hormones, pheromones and chemoreception. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 199-228 (1992)
- 14) 庄司隆行、大神敏生、桂木能久、佐藤幸治、上田 宏、山内皓平、栗原堅三：サケ科魚類の河川水識別. 何が川のニオイを決定しているのか? *日本味と匂学会誌* 3, 644-647 (1996)
- 15) Caprio J : Peripheral filters and chemoreceptor cells

- in fishes. In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (Atema J, Fay RR, Popper AN and Tavolga WN eds.), Springer-Verlag, New York, pp. 339-363 (1988)
- 16) 丸井隆之: 魚類味覚中枢. *日本味と匂学会誌* 2, 19-31 (1995)
- 17) Yamamoto M: Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. In *Chemoreception in Fishes* (Hara TJ ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 39-59 (1982)
- 18) Tonosaki K and Tucker D: Olfactory receptor responses of dog and box turtle to aliphatic n-acetates and aliphatic n-fatty acids. *Behav. Neur. Biol.* 35, 187-199 (1982)
- 19) Kobayashi H and Fujiwara K: Olfactory responses in the yellowtail *Seriola quinqueradiata*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53, 1717-1725 (1987)
- 20) Goh Y and Tamura T: Electrical responses of the olfactory tract to some chemical stimulants in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi* 44, 1289-1294 (1978)
- 21) Suzuki N and Tucker D: Amino acids as olfactory stimuli in fresh water catfish, *Ictalurus catus* (Linn.). *Comp. Biochem. Physiol. A* 40, 399-404 (1971)
- 22) Sutterlin AM and Sutterlin N: Electrical responses of the olfactory epithelium of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* 28, 565-572 (1971)
- 23) Caprio J: High sensitivity of catfish taste receptor to amino acids. *Comp. Biochem. Physiol. A* 52, 247-251 (1975)
- 24) Caprio J: Olfaction and taste in the channel catfish: An electrophysiological study of the responses to amino acids and derivatives. *J. Comp. Physiol.* 123, 357-371 (1978)
- 25) Kiyohara S, Hidaka I and Tamura T: Gustatory responses in puffer-II. Single fiber analyses. *Nippon Suisan Gakkaishi* 41, 383-391 (1975)
- 26) Caprio J: High sensitivity and specificity of olfactory and gustatory receptors of catfish to amino acids. In *Chemoreception in Fishes* (Hara TJ ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 109-134 (1982)
- 27) Carr WES: The molecular nature of chemical stimuli in the aquatic environment. In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (Atema J, Fay RR, Popper AN and Tavolga WN eds.), Springer-Verlag, New York, pp. 3-27 (1988)
- 28) Jones KA: Food search behaviour in fish and the use of chemical lures in commercial and sports fishing. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 288-320 (1992)
- 29) 伊奈和夫、松井博司: ゴカイの1種 (*Perinereis vancaurica tetradentata* Imajima) に含まれるマダイ (*Chrysophrys major*) に対する摂餌刺激物質の検索. *農化* 54, 7-12 (1980)
- 30) Fuke S, Konosu S and Ina K: Identification of feeding stimulations for red sea bream in the extract of marine worm, *Perinereis brevicirrus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 47, 1631-1635 (1981)
- 31) Goh Y and Tamura T: Effect of amino acids on the feeding behaviour in red sea bream. *Comp. Biochem. Physiol. C* 66, 225-229 (1980)
- 32) 橋本芳郎、鴻巣章二、伏谷伸宏、能勢健嗣: アサリエキス中のウナギ誘引物質-I. Omission test による有効物質の検索. *日本誌* 34, 78-83 (1968)
- 33) Marui T, Harada S and Kasahara Y: Multiplicity of taste receptor mechanisms for amino acids in the carp, *Cyprinus carpio* L. In *Umami: A Basic Taste* (Kawamura Y and Kare MR eds.), Marcel Dekker, Inc., pp. 185-199 (1987)
- 34) Marui T and Kiyohara S: Structure-activity relationships and response features for amino acids in fish taste. *Chem. Sens.* 12, 265-275 (1987)
- 35) Kiyohara S, Yonezawa H and Hidaka I: Enhancing effects of betaine on the taste receptor responses to amino acids in the puffer *Fugu pardalis*. In *Olfaction and Taste XI* (Kurihara K, Suzuki N and Ogawa H eds.), Springer-Verlag, Tokyo, pp. 734-738 (1994)
- 36) Atema J: Structures and functions of the sense of taste in the catfish (*Ictalurus natalis*). *Brain Behav. Evol.* 4, 273-294 (1971)
- 37) Hara TJ: Structure-activity relationships of amino acids as olfactory stimuli. In *Chemoreception in Fishes* (Hara TJ ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 135-157 (1982)
- 38) 小林 博、郷 保正: 嗅覚. *魚類生理学* (板沢

魚類化学感覚器のアミノ酸に対する応答

- 靖男、羽生 功編)、恒星社厚生閣、東京、pp. 471-487 (1991)
- 39) Olsen KH : Kin recognition in fish mediated by chemical cues. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 229-248 (1992)
- 40) Holland KN and Teeter JH : Behavioral and cardiac reflex assays of the chemosensory acuity of channel catfish to amino acids. *Physiol. Behav.* 27, 699-707 (1981)
- 41) Valentincic T and Caprio J : Visual and chemical release of feeding behavior in adult rainbow trout. *Chem. Sens.* 22, 375-382 (1997)
- 42) Brett JR and Mackinnon D : Some observations on olfactory perception in migrating adult coho and spring salmon. *Fish. Res. Board Can., Progr. Rep. Pacific Coast Stat.* 90, 21-23 (1952)
- 43) Idler DR, Fagerlund UH and Mayoh H : Olfactory perception in migrating salmon. I. L-serine, a salmon repellent in mammalian skin. *J. Gen. Physiol.* 39, 889-892 (1956)
- 44) Idler DR, Macbride JR, Jonas REE and Tomlinson N : Olfactory perception in migrating salmon. II. Studies on a laboratory bioassay for homestream water and mammalian repellent. *Can. J. Biochem. Physiol.* 39, 1575-1584 (1961)
- 45) 川端孝一、会田勝美：アミノ酸：タイリクバラタナゴで同定された新フェロモン。平成11年度日本水産学会春季大会講演要旨集 p.100 (1999)
- 46) Wisby WJ and Hasler AD : Effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 11, 472-478 (1954)
- 47) Cooper JC and Hirsch PJ : The role of chemoreception in salmonid homing. In *Chemoreception in Fishes* (Hara TJ ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 343-362 (1982)
- 48) Hara TJ, Macdonald S, Evans RE, Marui T and Arai S : Morpholine, bile acids and skin mucus as possible chemical cues in salmonid homing: Electrophysiological re-evaluation. In *Mechanisms of Migration in Fishes* (McCleave JD, Arnold GP, Dodson JJ and Neill WH eds.), Plenum Press, New York, pp. 363-378 (1984)
- 49) Stabell OB : Olfactory control of homing behaviour in salmonids. In *Fish Chemoreception* (Hara TJ ed.), Chapman & Hall, London, pp. 249-270 (1992)
- 50) Nordeng H : Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature (Lond.)* 233, 411-413 (1971)
- 51) Døving KB, Nordeng H and Oakley : Single unit discrimination of fish odours released by char (*Salmo alpinus L.*) populations. *Comp. Biochem. Physiol. A* 47, 1051-1063 (1974)
- 52) Ueda K : An electrophysiological approach to the olfactory recognition of homestream waters in chum salmon. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 27, 97-102 (1985)
- 53) Cooper JC and Hasler : Electroencephalographic evidence for retention of olfactory cues in homing coho salmon. *Science (Washington DC)* 183, 336-338 (1974)
- 54) 上田 宏、庄司隆行、帰山雅秀：サケ科魚類の母川回帰機構。日本味と匂学会誌 5, 109-118 (1998)
- 55) 上田 宏、庄司隆行：サケが生まれた川に帰ってくる仕組み。現代化学 335, 42-48 (1999)

〈著者紹介〉

庄司 隆行氏略歴

- 1987年 北海道大学薬学部卒業
- 1991年 北海道大学大学院薬学研究科博士後期課程中退
- 1992年 北海道大学薬学部教務職員
- 1994年 薬学博士（北海道大学）
- 1995年 日本味と匂学会高砂賞受賞
- 1998年 北海道大学大学院薬学研究科助手

