

昆虫の味覚と摂食行動の神経基盤

誌名	蚕糸・昆虫バイオテック = Sanshi-konchu biotec
ISSN	18810551
著者名	朝岡, 潔 佐々木, 謙
発行元	日本蚕糸学会
巻/号	80巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 151-162
発行年月	2011年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



特集「昆虫の摂食行動制御メカニズム」

昆虫の味覚と摂食行動の神経基盤

朝岡 潔¹・佐々木 謙²

¹ 農業生物資源研究所加害・耐虫機構研究ユニット・² 金沢工業大学人間情報システム研究所

1. はじめに

本特集で取り上げた摂食行動が動物にとって生きるために基本的に重要な行動であることは言うまでもない。そして、昆虫においても、食物選択の最終段階の判断には味覚で得られる情報を用いている。すなわち、口器外部や脚の味覚器官で触れて、あるいは口に入れた後の口内の味覚器官により、食べられるものか、食べない方がよいか、さらには食べ続けてよいものなのかどうかを判断していると考えられる。ヒトでは5つの基本味をもとに食べ物の適否を判断できると言われているが、昆虫でも持っている味覚受容ニューロン（味細胞）の種類または受容体の種類に応じた味が区別できると考えられる。本特集において佐藤が昆虫の味受容体について総説しているように、その遺伝子単離は急速に進展しているが、中枢神経系における味の違いの認識機構とその行動に及ぼす作用に関する神経基盤の理解については、まだ十分に進んでいるとはいえない。味細胞や受容体の昆虫種ごとの多様性は、非常に高いものの、ほ乳類と同様、嗅覚に比べると物質を識別する能力は低いのかかもしれない。これは、基本的には食べるのに適切なものを受容する味細胞と適さないものを受容する味細胞に二分でき、そのバランスを測って意志決定し、摂食行動につなげる中枢神経系での情報処理が行われているためと考えられる。

一方、空腹で食べてはみたものの、味によってあまり食が進まずに食べる早さが違ったり、途中でやめたりす

ることも我々には身に覚えのあることではないだろうか。これも似たような現象が昆虫に見られる。摂食の開始とともに、食べている最中も、食べる早さや終えるタイミング等の調節に味覚情報は感覚フィードバックとしての役割を果たしている。本稿では、昆虫が摂食する際に最も重要な外的情報の1つである味覚の受容から、それに関わる中枢神経系と摂食の運動神経系に至る神経基盤の研究の概要について、味覚情報による摂食行動のフィードバック修飾等に関する筆者らの研究を含めて紹介したい。

2. パターン運動の神経回路

ほ乳類などと比べて非常に少ない神経細胞で生きていく必要のある昆虫を含む無脊椎動物では、味覚と摂食行動の関係の神経基盤を研究することは比較的容易と考えられ、ほ乳類のモデルとしても活用できる。すなわち、食べるか食べないかの択一の選択を司る神経要素とともに、摂食の運動要素にもパターン化された運動を司る神経回路が存在する。また、その基本的な回路を外的、内的な様々な要因が修飾して摂食行動を調節している。基本的にはこれらの神経回路は動物に共通に存在し、それぞれの種の生存に適した適応機構を備えていると考えられる。

定型的な運動プログラムは、動物の様々な運動に関わっている。昆虫が餌を認識して摂食を開始するまでの行動も定型的と言えるが、多くの定型的行動には一連の周期的運動が伴うことが多く、摂食における咀嚼や嚥下（飲み込み）のほか、歩行、飛翔、脱皮、交尾、産卵等々の運動において生きて行くために必要な行動のパターンを形成する。本章では動物一般的な周期的運動プログラ

〒305-8634 茨城県つくば市大わし 1-2

E-mail: asaoka@affrc.go.jp

Tel & Fax: 029-838-6106

ムを形成する神経要素と経路のモデルについて解説する(図1)。

味覚刺激を含む感覚刺激は、行動開始の鍵刺激として重要である。感覚細胞が受容した情報が中枢神経系に伝えられると、一次中枢において、刺激の種類などの情報を統合し、最初の意志決定をする鍵刺激検出処理機構が存在する。その意志決定にしたがって中枢プログラムへ活動の開始を命令するニューロン群が司令要素である。摂食行動では、アメフラシ、モノアラガイ等の軟体動物で司令ニューロンが同定されているが、昆虫では同定された司令ニューロンの例はない。定型的行動における周期的運動には、感覚情報の入力がなくとも独立したパターンを形成する中枢パターン発生器(central pattern generator: CPG)と呼ばれる神経回路が存在する。CPGを構成するニューロンの生理学的性質やその活動パターンを形成する仕組みについても、軟体動物のほか、エビやカニ、ヒルなどの動物でよく研究されている(Marder and Bucher, 2001)。昆虫では、バッタの飛翔や歩行などの研究から、その存在は古くから知られており、現在も研究は進んでいるが、細胞レベルでの研究はまだ不十分である(Ayali and Lange, 2010)。CPGの中に運動ニューロンが含まれる場合があることも知られているが、通常そのパターン形成にしたがって運動ニューロンが活動し、筋肉が収縮・弛緩する。そこで我々の目に行動として観察できるのである。

定型的行動とは言っても、常に一定のパターンで起こるわけではなく、生物である故、環境の外的要因、内的要因によって修飾を受け、巧妙で適応的な行動をとる。飛翔や歩行運動などでは、行動に起因する筋肉等の固有受容器(proprioceptor)からの感覚フィードバックが正常なパターンの形成や修飾に必須である。咀嚼運動にも顎の動きを感知する感覚細胞の存在が知られている(Clissold, 2007)。摂食行動における代表的なフィードバックは、空腹状態から満腹状態へ変化する内的要因による修飾であり、腸や腹部の伸張受容器(stretch receptor)の感覚情報や栄養状態を感知して伝達する内分泌

系の情報が知られている。これにさらに、味覚等の外部の環境情報によるフィードバックも関わるということが分かっている。

3. 味覚受容と摂食行動の関係

昆虫の摂食行動では、味覚と摂食行動との関係についての研究は、長い間味受容と行動観察の研究に限られていた。図1の行動モデルの入り口と出口の部分である。行動により味受容器官を最初に特定したのは、タテハチョウ科のチョウの脚のふ節に味刺激を与えることによって、吻伸展反応が起こることを証明した実験(Minnich, 1921)だと言われている。摂食行動の実験には、摂食個体・行動の頻度、時間解析、摂食量、排泄量、選択試験等々による様々な方法が工夫され用いられてきた。昆虫の味覚受容については、感覚子の先端の穴を利用して刺激と電気的応答の記録を同時に行うチップレコーディング法(Hodgson *et al.*, 1955)が確立されてからは、行動および形態学的な知見と併せて味感覚子を特定し、受容する味の種類や濃度の範囲などの生理的機能を明らかにした報告が急速に増加した。なかでも、Dethier(1976)は、クロキンバエ *Phormia regina* を主に用いた味覚と摂食行動との関係、そして空腹・満腹または栄養状態との関係も含めた研究を「Hungry fly」と題した本にまとめており、現在でもよく引用されている。ハエの脚のふ節と唇弁にある感覚子には、糖受容細胞、水受容細胞、塩受容細胞があり、行動では、糖や低濃度の塩による摂食促進作用、高濃度の塩や苦味物質の混合による摂食抑制作用が見られる。同じ刺激物質を受容しても、ふ節の感覚子の刺激は体の移動と吻の伸展に関与し、唇弁の感覚子の刺激は、その唇弁内の感覚子の種類や位置にもよるが、吻伸展とその正確な位置移動、唇弁先端の唇弁葉の開閉、吸汁の開始に関わることなどがこのときまでに分かっていた。また、唇弁から咽頭にかけての口内3箇所にも味感覚子があり、後にキイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* で詳細な観察が行われた(Stocker and Schorderet, 1981; Nayak and Singh, 1983)。Dethier (1976) もその存

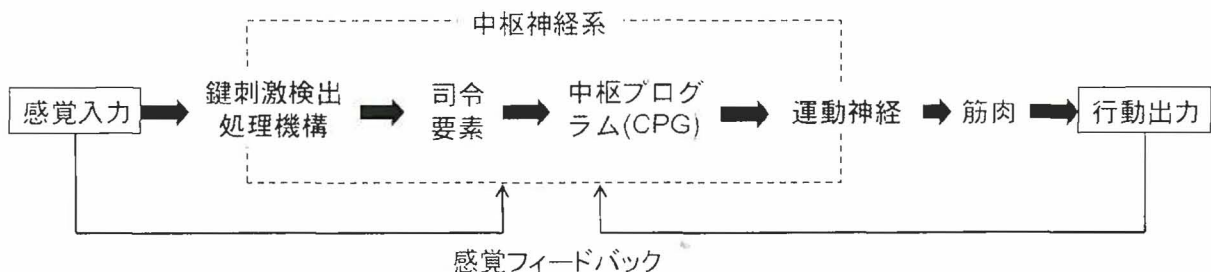


図1. パターン行動の神経要素と経路のモデル

在に触れており、吸汁や飲み込み行動の制御に関わると考えていた。すなわち、味の違いによる行動への寄与とともに、感覚器の場所によって異なる運動に至る神経経路があることを示している。

鱗翅目昆虫の幼虫では、特に単食性、狭食性昆虫の食物選択行動との関連で、植物種に特異的な物質とその受容器官の探索が行われた。アブラナ科植物に特異的なグルコシノレートはシロチョウ類の寄主選択の鍵となる古くから知られた対応関係であるが、その幼虫に味細胞の存在が分かったのは1967年である (Schoonhoven and van Loon, 2002 参照)。カイコにおいては、食性の鍵となるクワに含まれる成分について先駆的研究がなされ (Hamamura *et al.*, 1961, 1962; Mori, 1982 など)、小腸粒状体上の有柄感覚子の味細胞の性質についても詳細に調べられている (Ishikawa, 1963; 石川・平尾, 1963; Ishikawa, 1966; 石川・平尾, 1966 など)。ただし、残念ながら、クワに比較的特異的なモリンやイソケルシトリン、 β シトステロール、n-hexacosanol, n-octacosanol等の物質については、受容体ばかりでなく受容器官・細胞もいまだに分かっていない。

感覚が行動に及ぼす影響を調べる研究では、感覚器官を含む部位や感覚子を切除したり、酸等で不活性化する方法により、感覚情報を遮断して行う行動実験がよく用いられる。鳥居・森井 (1948) は、カイコ幼虫の小腸を切除すると、クワ以外の植物を食べることを報告し、小腸に食べ物を見分ける味覚器官があることを推測している。これに該当する近年の画期的手法として、キイロショウジョウバエでは、Gal4/UAS システムにより、特定の味受容体の発現する細胞にそのプロモーターを使って毒素を発現させて細胞を不活性化し、個体の行動を観察するという方法が用いられた (Thorne *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2004)。その結果、Gr5a (トレハロースがリガンドであることが昆虫では最初に明らかにされた味受容体；その他の Gr とともに本特集佐藤の総説を参照) を発現する細胞は、トレハロースだけでなくシュクロース (ショ糖) やグルコース、あるいは低濃度の塩などを受容し、その細胞の活動が、ふ節への味覚刺激による吻伸展反応の有無や色を付けた餌の選択実験により摂食促進行動を引き起こすこと、Gr66a が発現する細胞は苦味物質を受容し、摂食抑制 (忌避) 行動に結びつくことが分かった。

同様に、味細胞の活動あるいは1遺伝子が行動にダイレクトに反映されることを示した象徴的な実験として、辛みを引き起こす代表的物質であるカプサイシンに応答するチャンネル型受容体を、Gr5a プロモーターで発現させた場合は、ハエは選択実験でカプサイシンの入った寒

天餌を好んで摂食し、Gr66a プロモーターで発現させた場合は、カプサイシン混入餌を忌避する行動が観察された (Marella *et al.*, 2006)。また、ChR2 という青色光にตอบสนองして脱分極するチャンネルを発現させたハエは、青色光で吻伸展を引き起こした (Gordon and Scott, 2009)。ほ乳類でも同様なことが起こる。甘味受容細胞に苦味受容体を発現させたマウスは、その受容体のリガンドとなる苦味物質を好んで食べ、逆に苦味受容細胞に発現させた受容体のリガンドとなる物質を嫌った (Zhao *et al.*, 2003; Mueller *et al.*, 2005)。カイコでは、コナガのフェロモン受容体を発現させた雄蛾が、コナガのフェロモンにตอบสนองして交尾行動を示した研究が最近報告されたが (Sakurai *et al.*, 2011)、この性行動に匹敵するほど堅固な受容と行動の関係が味と摂食行動にも再現されたのである。

このように、好きな味と嫌いな味の区別、すなわち食べるか食べないかの判断材料を味細胞という末梢の細胞レベルにかなりの程度依存することは、当たり前のように感じるかもしれない。しかし、ほ乳類において甘味や苦味などの受容細胞が個々に存在して、味質毎の情報を中枢へ伝達していること (Nelson *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2003; Zhao *et al.*, 2003)、また、キイロショウジョウバエで塩受容細胞とされていたものが苦味の受容を担っていること (Meunier *et al.*, 2003; Hiroi *et al.*, 2004) が分かったのは比較的最近のことである。苦味細胞の存在とその受容する物質が摂食行動の抑制とリンクすることについては、カイコを用いた石川らの研究 (Ishikawa, 1966; 石川・平尾, 1966) ではじめて分かったことであり、その後、鱗翅目の幼虫に普遍的に存在することから deterrent cell (筆者は「摂食阻害物質受容細胞」と訳している) と呼ばれ、その重要性が認識されることになった (Schoonhoven and van Loon, 2002 参照) ことは、あまり知られていないかもしれない。

4. 味覚の中枢神経系

4.1. 味覚の一次中枢領域

味細胞の実態が明らかにされていくなか、それらの情報が中枢でどのように処理されて行動となって現れるのか、その神経基盤に迫る研究が次のターゲットとされるのは当然の流れである。まず、味細胞の情報が中枢神経系のどこに伝えられるのか、味覚の一次中枢領域を調べる研究がなされてきた。ほ乳類の味細胞と異なり、昆虫の味細胞は二極性の神経細胞 (ニューロン) で、細胞体から伸びる一方の突起 (デンドライト) を感覚子の先端に延ばして先端に接触するものを味として受容し、他方の軸索を直接中枢神経系に伸ばしてその味覚情報を活動

電位の頻度情報として伝達する。したがって、この味細胞の軸索の投射形態を調べることによって、味覚の中樞の場所を特定することができる。

まず、10年以上前に筆者が、カイコ *Bombyx mori* やテンサン（ヤママユガ）*Antheraea yamamai* の味細胞の軸索投射を観察したことがあるので、それから紹介させていただきたい。鱗翅目昆虫幼虫の味覚器官は、小腮粒状体上の2対の有柄感覚子 (lateral styloconic sensilla (LS) と medial styloconic sensilla (MS)) と上唇の裏側の犬顎に接した部分にある1対の上咽頭感覚子 (epipharyngeal sensilla: EP) が知られている (図2A)。LSとMSには、それぞれ4個の味細胞と1個の機械感覚細胞が存在し、EPには3個の味細胞が存在する。3つの各感覚子先端にコバルトーリジン複合体溶液を浸して軸索の順行性染

色を行った結果、LSとMSからは、軸索が小腮神経から入って食道下神経節 (subesophageal ganglion: SG) の同側中央部のやや前方に投射して分枝し、脳とSGを繋ぐ食道環連合 (circumoesophageal connective: COC) を通って脳の同側腹側後方に分枝して終末した (Asaoka, 2002) (図3A, B)。LSとMSからの投射の違いはほとんどなかった。EPからの染色では、ほぼその逆経路を辿り、上唇神経から脳～COC～SGの経路を通り、分枝する位置はLS, MSとよく似た領域であった (図3C)。カイコとテンサンでは大きな違いはなく、タバコスズメガの小腮や上唇全体からの神経染色 (Kent and Hildebrand, 1987) ともよく似ており、この脳の腹側後方の樹状突起が分枝する領域は、後大脳 (tritocerebrum) と呼ばれる神経叢の一部である。味細胞と機械感覚細胞の区別はできな

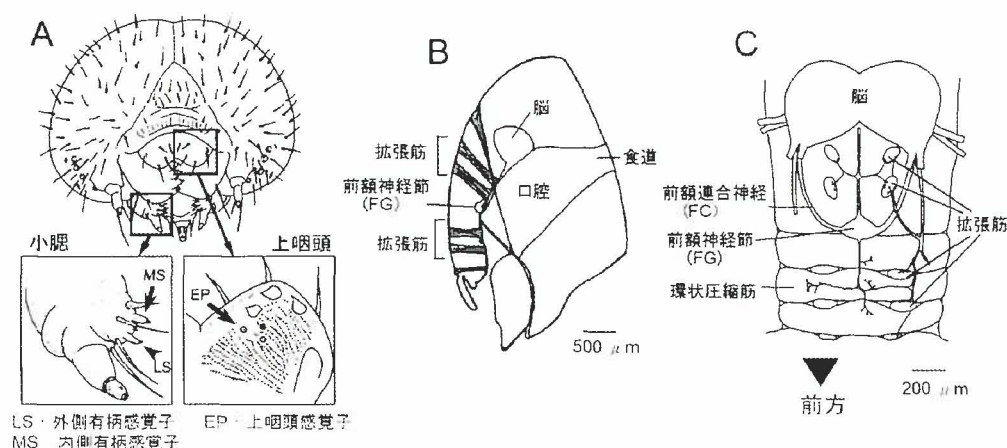


図2. カイコ口器の味覚感覚子、前腸部の筋肉、神経系の形態
A: 頭部と味覚感覚子 B: 頭部垂直断面 C: 前腸部を背側から見た筋肉と神経系

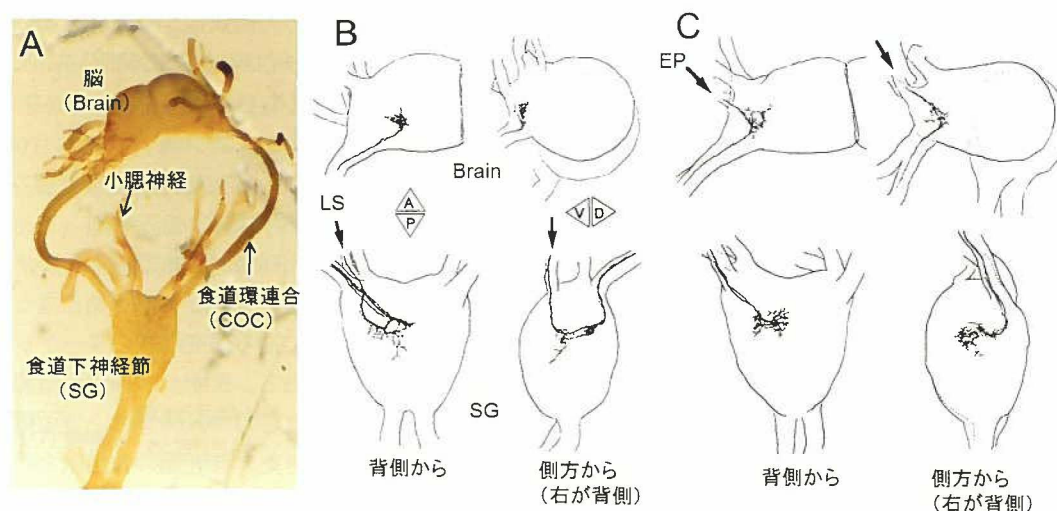


図3. テンサンの味覚感覚子からの神経投射形態
A: 有柄感覚子からコバルトーリジンにより染色した脳-食道下神経節部の全体写真 (取り出して背側から見たところ) B: 外側有柄感覚子 LS からの神経軸索投射の例、背側 (左) および左側方 (右) から見た描写、矢印は小腮から入力する神経束 C: 上咽頭感覚子 EP からの神経軸索投射の例、背側 (左) および左側方 (右) から見た描写、矢印は上咽頭から入力する神経束

かったが、SG～脳へのCOCには4本の軸索が確認できたことから、後大脳へ投射しているのは味細胞であると考えられる。

同様な染色法には、塩化コバルト、塩化ニッケル、西洋わさびペルオキシダーゼ（HRP）、ビオチンのアミノ誘導体であるニューロビオチンなどもよく用いられている。これらの手法を用いた味感覚子から中枢への軸索神経投射の研究は、クロキンバエとキイロショウジョウバエの成虫で特に詳細な観察がなされている（Stocker and Schorderet, 1981; Nayak and Singh, 1985; Yetman and Pollack, 1986; Murphey *et al.*, 1989; Edgecomb and Murdock, 1992; Rajashekhar and Singh, 1994a; Singh, 1997）。また、最近では2種の蚊 *Anopheles gambiae* と *Aedes aegypti* (Ignell and Hansson, 2005) やヤガ科の蛾 *Heliothis virescens* (Jørgensen *et al.*, 2006) の成虫などでも調べられている。昆虫種により、あるいは幼虫と成虫というステージによって脳-SGの形態は異なるが、カイコやテンサンの場合と結果は類似しており、頭部の味感覚子の感覚細胞は、後大脳とSGの特定領域のどちらか、あるいは両方へ投射している場合がほとんどである。ハエは大顎が退化しているため、SG内の大顎の中枢制御領域も退化したと考えられ、さらに脳とSGが融合しているため、後大脳とSGの味細胞の投射領域は隣接している。咽頭部の感覚細胞は3箇所いずれの感覚子からも後大脳に投射して分枝する。唇弁の感覚細胞は、SGの中央と中央側方に主に分枝し、一部後大脳へ投射している。ふ節感覚子は、主に胸-腹部神経節（thoraco-abdominal ganglion）に分枝するが、一部はSGへも投射している。同じ感覚子でも機械感覚細胞は、軸索が太いことから判別できるとされ、味細胞とは隣接するが異なる領域へ投射していると考えられている。味細胞の種類による投射の違いは明瞭でないが、唯一HRPを刺激液に加えて染色することによって細胞別に観察した報告がある（Shanbhag and Singh, 1992）。

キイロショウジョウバエの味受容体の発見以降は、Gal4/UASシステム等を使った受容体のプロモーターと蛍光タンパク質等のレポーターを使った共焦点顕微鏡等による観察、あるいは味細胞とそれに付随する機械感覚細胞を標識するエンハンサートラップシステムを用いてさらに詳細な観察が行われている（Thorne *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2004; Inoshita and Tanimura, 2006; Miyazaki and Ito, 2010）。これらの研究から、同じ受容体であっても、細胞の存在する器官の場所が異なれば、投射領域が重なることはなく、成虫の場合、SGの中でも前方から後方へ向かって咽頭、唇弁、ふ節の感覚子からの投射領域が順

になって区別できることが分かった。幼虫でも、3箇所にある感覚子の場所によって、異なる味細胞の投射領域がSG内に観察されている（Colomb *et al.*, 2007）。これらの結果は、中枢においては、まず味質あるいは機能的情報処理よりはむしろ、場所あるいは空間的情報処理が優先的に行われていることを示す。これは、刺激する感覚子の場所によって特異的な行動につながる前述の過去の知見（Dether, 1976）とも符合する。

一方、同じ感覚子にある細胞でも、受容する物質の違いが投射領域に明瞭に現れていることも分かった。唇弁のGr5aを発現する甘味細胞は、Gr66aを発現する苦味細胞より側方および前方へ多く分枝する投射領域を持ち、それぞれの領域は重ならない。形態的な特徴だけでなく、味細胞の機能は、Gr5aとGr66aのプロモーターにより蛍光カルシウムセンサーG-CaMPを発現させた細胞のカルシウムイメージング法によっても、刺激特異的でSG内の領域特異的な神経活動が観察されている（Marella *et al.*, 2006）。キイロショウジョウバエの甘味受容に関わる味受容体Grは4種類知られている。一方、苦味受容に関わるGrは、少なくとも33種類が唇弁の苦味受容細胞で発現しており、感覚子や細胞による違いがあることが報告されている（Weiss *et al.*, 2011）。これらの異なる受容体を持つ細胞の投射領域は、1つの受容体Gr66aの投射領域内にあるものの、微妙な違いがあることから、苦味の違いは中枢でも空間的に識別されていると考えられる。一方、苦味の中枢と考えられる領域には、Gr66aは発現しないがリガンドが未同定の味細胞からの投射が観察されており、これが酸受容細胞の投射領域である可能性がある（Miyazaki and Ito, 2010）。水受容細胞の投射領域が甘味細胞の投射領域と重なること（Inoshita and Tanimura, 2006）をあわせて考えると、やはり好きな味と嫌いな味を一次中枢の領域で識別している可能性が高いと考えられる。味感覚子に付随する機械感覚細胞の投射領域もより明確に区別されており、SGの味覚の一次中枢と考えられてきた領域は、徐々に細分化した領域として同定されてきている（Miyazaki and Ito, 2010）。しかし、味覚一次中枢における空間的な認識と機能的な認識に関わる領域の機能分担は必ずしもまだ明確ではない。

4.2. 介在ニューロンの同定

味細胞単位で味質を認識し、同じ領域に投射していたとしても、味細胞にシナプス結合する2次ニューロン以降において、複数の味細胞の情報を統合することによって味の違いを検出している可能性は十分にある。さらに、

同じ味細胞でも刺激によって応答の時間的特性が異なるために、これも2次ニューロンによる味の識別がなされていると考えられている (Glendinning *et al.*, 2006; Weiss *et al.*, 2011)。

味細胞と連絡し、中枢神経系内で分枝する介在ニューロンについては、ガラス微小電極による細胞内記録法を用いたハエの研究がある (Mitchell and Itagaki, 1992; Singh, 1997)。最近では、Gal4/UAS システムを用いて、ショウジョウバエの Gr22b.b や Gr22b.c を発現する細胞が介在ニューロンであったという報告もある (Thorne and Amrein, 2008)。また、神経ペプチド遺伝子 *hugin* を発現する SG 内の介在ニューロンが摂食行動の調節を行っていることが分かっている (Melcher and Pankratz, 2005; Bader *et al.*, 2007)。

味細胞の受容機構とその投射経路から得られる知見に比べれば、中枢においてその味覚情報を統合すると考えられる介在ニューロンの形態と機能、後述する運動ニューロンに至る下降性神経経路への伝達、さらには他の感覚情報との統合や栄養状態の検知システムからの情報の伝達・処理、連合学習等に関与する高位中枢との関係についての神経細胞レベルでの解明はまだ先にあるといっていよう。

5. 摂食の運動神経系と味覚情報によるフィードバック

昆虫は、種、あるいは幼虫と成虫というステージの違いによって、摂食行動またはそれに伴う口器の形態から、咀嚼 (口) 型昆虫と吸汁 (口) 型昆虫の2つに分けられる。バッタや鱗翅目の幼虫は咀嚼型、ハエや蚊および鱗翅目の成虫は吸汁型である。

咀嚼型昆虫では、まず食物を大顎で細かく刻んでから口腔内に入れ、それを咽頭や食道の環状筋や拡張筋による飲み込み運動により食道へ食物を送る。咀嚼型昆虫の摂食行動には、咀嚼と飲み込みという、連続的に活動することが多い2つの代表的な周期的運動プログラムが神経基盤として存在する。これは顎の動く方向が違うものの我々ヒトとも共通し、昆虫にはより単純な神経基盤があるはずである。

吸汁型昆虫の摂食行動では、口器の形態とともに吸汁までの運動は様々であるが、共通するのは、主に頭部クチクラと口腔や咽頭をつなぐ拡張筋で形成される吸引ポンプが発達しており、流動性の食物を口腔内に吸引し、咽頭や食道へ送り込む飲み込み運動が起こると考えられる。我々がストローで飲み物を飲むイメージであろうか。

咀嚼、飲み込み運動のいずれに関しても、運動ニュー

ロンの細胞レベルでの生理学的性質や、運動プログラムを形成する神経回路の全貌については昆虫では分かっていない。2種のバッタ (サバクトビバッタ *Schistocerca gregaria* とトノサマバッタ *Locusta migratoria*)、タバコスズメガ *Manduca sexta* が代表的な対象種であり、ハエは意外に多くない。この分野では、特殊な口器をもつアメフラシ等の軟体動物、さらには胃の中で咀嚼を行う甲殻類のエビ、カニの仲間などで圧倒的に研究が進んでいる (Cropper *et al.*, 2004; Marder and Bucher, 2007)。しかし、害虫防除等への応用昆虫学のみならず、生物の多様性、共通性を知る上でも、昆虫の摂食行動を研究する意義は大きいと考えている。カイコは家畜化されて歩行や逃避などの行動が最小限にしか見られず、幼虫期間は消化のための休憩も含めれば、ほとんどの時間を摂食に費やしていると言ってよい。このとき見られる咀嚼運動、飲み込み運動は、関連する筋肉の協調した収縮・弛緩による周期的な運動プログラムの好都合な研究対象と考えている。以下に、筆者らが行ったカイコの研究結果を中心に紹介させていただきたい。

5.1. 咀嚼運動と味覚

咀嚼運動は大顎を開閉して食物を細かく砕き、口内に取り込む運動である。大顎を動かす筋肉は大きく分けて大顎開筋と大顎閉筋があり、その交互の収縮と弛緩によって周期的なリズム運動が形成される。カイコ幼虫の頭部を解剖すると分かるが、これらの筋肉がよく発達し、特に大顎閉筋が頭部の大部分の空間を占めている。運動ニューロンの形態は、筋肉からのコハルトーリジン逆行性染色法により観察し、カイコでは片側で11個の神経細胞があることが分かった (Sasaki and Asaoka, 2005)。また、それらの細胞内記録法と、筋肉からの筋電位の記録を同時に行うことによって、運動ニューロンの生理的な性質を調べた。その結果、比較的小さな刺激に应答して持続的で電位の小さなスパイクを発生する slow type と、大きな刺激で単発的で大きなスパイクを発生させる fast type の少なくとも2種類に分かれることが分かった (図4)。また、大顎を閉じた状態では、slow タイプのニューロンの活動とそれに支配される遅筋の性質を持つ筋電位活動が見られ、大顎を閉じるときの速筋を支配する fast type のニューロンの活動は見られなかった。運動ニューロンと筋肉が対合した少なくとも2種類の使い分けで、大きな力を必要とする場合と、微かな位置を調整する役割の分担があると考えられる。なお、タバコスズメガでは該当するニューロンは12個あり、fast type のみであるとされていた (Griss, 1990)。運動ニューロン

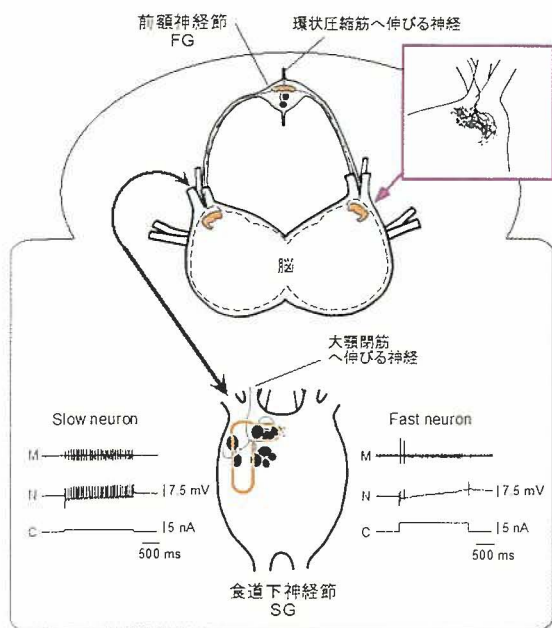


図4. カイコの咀嚼・飲み込み運動に関わる神経系
食道下神経節 SG 内には、咀嚼運動の運動ニューロンの細胞体（黒丸および白丸）およびその入力部である軸索分枝領域（橙色で囲った部分）が存在する。SG の両側には運動ニューロンの slow type と fast type の細胞学的性質の違いを示している。上段（M）が大顎閉筋からの細胞外記録、中段（N）が運動ニューロンからの細胞外記録、下段（C）は運動ニューロンへ通電した電流量である。前額神経節 FG には、口腔を圧縮する環状圧縮筋の運動ニューロンの細胞体（黒丸）と樹状突起（橙色部）が存在し、一部は後大脳に軸索の分枝（脳の橙色部およびピンクの四角囲みの挿絵）を持ち、信号入力を受けている。

の数は種による違いはあるが、1つの運動の筋肉を支配するものとしてはこの数は比較的多く、アリやバッタの大顎閉筋には速筋と遅筋があることも考慮すると、咀嚼の運動ニューロンにも機能分担があると考えた方が妥当である。

咀嚼運動と味覚の関係では、タバコスズメガ幼虫で餌中のショ糖濃度により大顎の開閉速度が変化するとされていたが（Bowdan, 1995）、逆に変化しないとの報告もある（Glendinning *et al.*, 2007）。我々はカイコにおける筋電位活動の測定により、ショ糖による運動リズムの修飾作用を観察し、さらに以前の報告（石川・平尾, 1963）で、ショ糖と混合することによって摂食が促進されるとされていたミオイノシトールによる咀嚼運動の修飾作用もこの実験系で明らかにした（Sasaki *et al.*, 投稿中）。つまり、餌中のショ糖濃度が増すと咀嚼運動が早くなり、イノシトールを混合することによってその作用はさらに強くなることが分かった。

さて、この運動ニューロンの細胞体および樹状突起の存在する場所は、SG の前部であるが、前述の味細胞の投射部位、すなわち味覚の中樞とは非常に近い（図3, 4）。

味覚の情報が、この付近に存在する介在ニューロンを介して、運動ニューロンへ伝達されていることは、この樹状突起の位置からも容易に想像できる。筆者らは、味細胞から運動ニューロンへの直接のシナプス連絡があるかどうかを調べるために、微小電極により細胞内記録した際に味刺激を試みたが、シナプス後電位の応答は得られなかった。

タバコスズメガおよびバッタでは、SG から、脳や他の神経節からの下降性神経や感覚細胞からの求心性神経をすべて除いた状態でも、神経伝達に関わる薬剤投与等によって周期的活動が記録できることから、咀嚼運動を形成する CPG は SG 内にあることが分かっている（Griss *et al.*, 1991; Rohrbacher, 1994a; Bowdan and Wyse, 2000; Rast and Braunig, 2001）。大顎開・閉筋の運動ニューロンと、それにシナプス伝達する介在ニューロンの細胞生理学的な性質も調べられているが（Rohrbacher, 1994b）、CPG の実態については不明である。

5.2. 飲み込み運動と味覚

カイコを用いた筆者らの研究で、幼虫の大顎の前にショ糖溶液の水滴を置くと、水滴は吸い込まれ、その後一定時間継続して飲み込む運動が観察できた（Sasaki and Asaoka, 2006）。このとき、いずれの刺激によっても大顎の咀嚼は起こらないので、飲み込み運動は咀嚼の運動とは異なる CPG により形成され、鍵刺激を受容する味覚器官も異なることが推測できる。さらに、ショ糖溶液の濃度を 5 mM から 50 mM に高めたところ、水滴を口の中に吸い込む速度が増加した（図5）。飲み込み運動は、口腔内に入った食物を咽頭―食道部へ送り込む運動であり、主に口腔―咽頭部の環状圧縮筋と拡張筋の収縮・弛緩によって起こる（図2B, C）。したがって、この環状圧縮筋の細胞内・外からの筋電位活動または興奮性接合部電位（EJP）を記録することによって、飲み込み運動の周期的活動を計測することができる。これにより、ショ糖濃度が増すと環状圧縮筋のバースト活動に見られる個々の収縮はより強くなり（図6A）、収縮のリズムはより規則的で、周期はより早くなることが分かった（図6B）。

タバコスズメガ幼虫では、咽頭部から食道へ、またその後部のそ嚢・中腸へ食物の破片を送り込むには、別の筋肉の運動が連動して起こるとされている（Miles and Booker, 1994）。これらの前腸部の運動を担う主な神経系は、脳や SG とは連絡するが、別個の神経節と神経束からなる口胃神経系（stomatogastric nervous system）である。バッタとタバコスズメガでは、この中でも前額神経

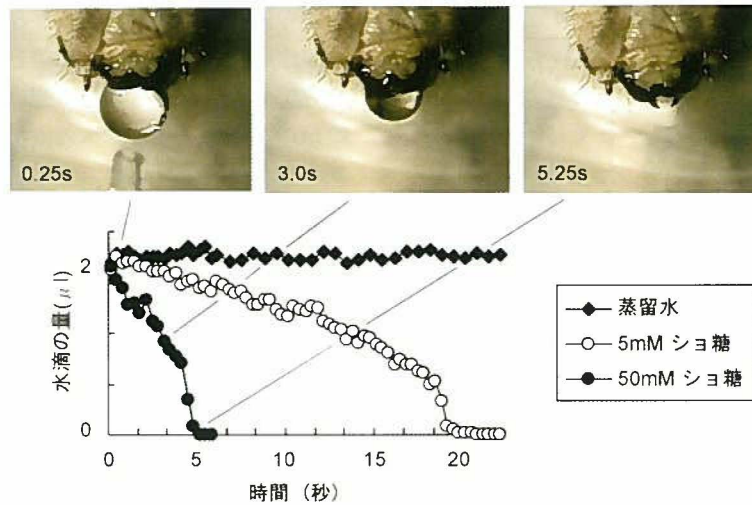


図5. カイコの吸水量の時間変化

口器に蒸留水またはショ糖溶液（5 mM と 50 mM）2 μ l を与えた後に録画し、水滴径の大きさから体積を計算したもの。蒸留水は吸い込まず、ショ糖の濃度が高いと吸い込む速度が早くなることが分かる。

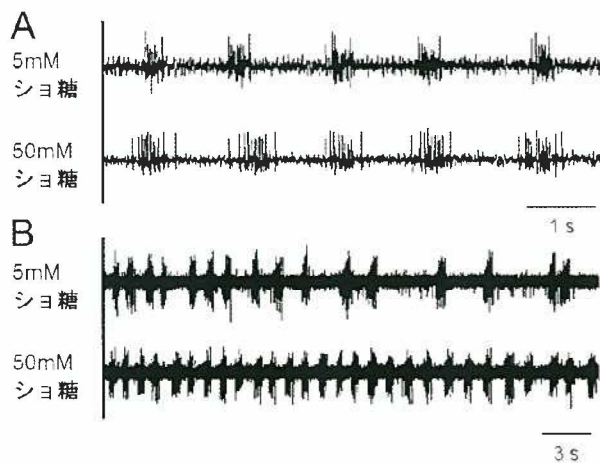


図6. カイコの口腔環状圧縮筋からの細胞外筋電位記録
口器にショ糖溶液（5 mM と 50 mM）2 μ l を与えた後の飲み込み運動の記録。A：各バーストの時間は濃度が高い方が長くなり、収縮が強くなることが分かる。B：バースト間の周期は濃度が高い方が規則的で短くなり、飲み込みが早くなることが分かる。

節(frontal ganglion: FG)に前腸部の運動のCPGが存在し、最も中枢的役割を担うと考えられている (Miles and Booker, 1994; 1998; Ayali *et al.*, 2002; Zilberstein and Ayali, 2002; Ayali, 2004)。カイコのFGは、脳の両側方の後大脳部から前額連合神経(frontal connectives: FC)によりつながり、頭部前方の口腔背側の中央に位置する(図2B, C)。ちなみに、吸汁型昆虫であるタバコスズメガ成虫で報告されている口腔の吸引ポンプによる吸汁運動や、タバコスズメガやバッタが脱皮や羽化する際に空気を吸い込む運動のCPGもこのFGに存在する。

カイコの実験に話を戻すが、コバルト-リジンの逆行性染色により、口腔環状圧縮筋を支配する運動ニューロ

ンは2つあり、いずれもFGに細胞体があることが分かった。そのうち1つは、樹状突起を脳の両側の後大脳に延ばして分枝する形態が観察された(図4)。二重染色等による詳細な重なり具合は見えていないが、この領域は前述のように昆虫に共通する味覚の中枢であり、カイコでは小腮や上咽頭の味細胞からの投射領域とよく一致する(図3)。また、FGと脳をつなぐFCを切断すると、ショ糖刺激によって誘起され変化する規則的な筋電位活動が見られないことから、この領域で受け取った味情報が、飲み込み運動の鍵刺激となり、感覚フィードバックとしての修飾も行っていることが推測できた。ちなみに、FCを切断した状態でも、弱いながら周期的な筋電位活動は見られたが、これはFGにCPGが存在するためである。さらに、咀嚼運動と同様にイノシトールの効果を調べたところ、飲み込み運動においても、ショ糖の存在下で、イノシトールが周期的活動の頻度を促進することが明らかになった (Sasaki *et al.*, 投稿中)。Hamamuraら(1962)は、ショ糖とイノシトールをともに飲み込みの補助因子と位置づけたが、我々の実験からは、ショ糖は飲み込み行動の鍵因子であり、イノシトールは補助因子であると言える。しかし、ショ糖は飲み込み運動を修飾する役割もっており、その意味では補助因子でもある。実験に用いたショ糖やイノシトールの5 mM と 50 mM とでは、味細胞のスパイク応答の強さは明らかに異なり、一方、ショ糖、イノシトールともクワはもちろん広く植物に一般に存在する(石川・平尾, 1963)。また、ショ糖を受容する味細胞はほとんどの動物にあるといってよく、多くの鱗翅目昆虫の幼虫にはイノシトール受容細胞が存在することが分かっている (Schoonhoven and van

Loon, 2002)。ただし、カイコには小腸の有柄感覚子と上咽頭感覚子の両方にイノシトール受容細胞があるが、上咽頭にあると分かっているのは、6種調べられている鱗翅目幼虫の中ではカイコだけである (Asaoka and Shibuya, 1995)。これらの事実は、クワのみを食べるカイコの食性を説明する根拠にはならないが、カイコをはじめとする多くの昆虫は、餌の質を認識し、摂食行動を調節するために、ショ糖とイノシトールを重要な味覚情報源としていることを示している。

なお、小腸の外側有柄感覚子 LS にある糖受容細胞およびイノシトール受容細胞の応答、さらに上咽頭感覚子 EP にあるイノシトール受容細胞の応答における、ショ糖とイノシトールの混合刺激による影響を調べたところ、LS でショ糖応答のスパイク頻度がやや抑制される傾向にはあるが、促進されることはなく、スパイク情報は中枢へ別々に伝えられていることが分かった (Sasaki *et al.*, 投稿中)。また、タバコスズメガ幼虫では、イノシトールを含めて糖の種類の受容範囲が異なる3種類の糖細胞が全て興奮したときに、はじめて摂食時間の増加傾向が顕著に見られた (Glendinning *et al.*, 2007)。このことから、ヒトにとっては甘味を感じる類似の刺激であっても、昆虫では異なる味として感じており、これらの情報が中枢で統合・処理された結果、摂食行動に至る神経回路があることが予想できる。

5.3. ハエの吻伸展・吸汁運動

ハエには大顎がないため咀嚼運動はない。吸汁、飲み込み運動はあるが、その前の行動として吻進展 (反射) 行動がよく知られている。キイロショウジョウバエやクロキンバエなどの唇弁の伸展や唇弁葉の開閉、吸汁等に関与する筋肉は 1950 年頃からの形態学的な記載があり、一部運動ニューロンや筋肉の細胞外記録がなされている (Dethier, 1976)。唇弁の動きに関わる筋肉の運動ニューロンの細胞体は、主に同側の SG 腹側にあり、SG の中央腹側の同側および反対側に樹状突起を分枝させている。また、ハエには FG はなく、吸引ポンプや飲み込み運動に関与する咽頭部の筋肉を支配する運動ニューロンは、同側および反対側の後大脳、さらに SG に樹状突起を分枝している (Rajashekhar and Singh, 1994b)。

最近では、Gal4 エンハンサートラップラインや、酵母リコンビナーゼ (FLP) とその認識配列である FRT を利用して、特定の細胞に毒素や ChR2 を発現させたキイロショウジョウバエの吻伸展行動実験により、唇弁の運動ニューロンの 1 つが SG で同定された (Gordon and Scott, 2009)。G-CaMP を発現させた蛍光観察で調べたと

ころ、このニューロンの活動は、糖の濃度に応じて活動が活発になり、苦味によって抑制されることが明らかになった。このことは、味情報が直接または間接的に運動ニューロンの活動に確実に反映されていることを示している。しかし、彼らは、Gr5a 発現味細胞とこの運動ニューロンの両方に断片の GFP を発現させ、シナプス間連絡があって融合したときに初めて蛍光が感知できる手法を用いて調べた範囲内では、直接シナプスを形成している可能性は低いと結論している。

キイロショウジョウバエの摂食行動に関わる運動ニューロンや中枢神経系の研究はまだ多くはない。しかし、形態・機能解析にも様々な遺伝子操作が有力な研究手段として導入されつつあり、かつ成虫の摂食行動の運動神経系だけでなく、幼虫のそれについても、形態、行動、神経生理学的な解析が行われている (Schoofs *et al.*, 2010) ことから、今後急展開することが期待される。

6. おわりに

甘味と苦味の味細胞の活動が、摂食の受容と拒絶の行動に結びついていることは以前から知られていたが、最近の分子生物学的な手法を用いてより明瞭になった。甘味や苦味はヒトの感覚であって、昆虫がどう感じているかはわからないが、好む味と嫌いな味と似た対応関係にはあると考えられる。しかし、昆虫では、種にもよるが、物質により異なる味として認識している可能性もあり、それによって摂食行動への寄与が変わってくることも考えられる。感覚子の場所による異なる行動への寄与とともに、多様な味細胞の摂食行動における役割と細胞・分子レベルでの生理・形態学的な解析、さらには中枢神経系のネットワークにおける異なる味細胞からの情報の統合・処理の機構解明はこれからの課題である。

昆虫の嗅覚の情報処理は、ほ乳類の嗅葉に相当する触角葉の糸球体構造から、キノコ体や側角等の上位構造への神経回路、さらには交尾行動への下降性ニューロンの神経経路における情報処理の様式まで詳細に明らかにされている (Vosshall and Stocker, 2007; 神崎, 2009)。これまで味覚は、嗅覚に比べるとより単純であろうと言われてきたが、まだ分かっていないだけであって、味覚の一次中枢における情報処理とその上位および下降の神経回路については、今後、嗅覚に近いシステムの存在が解明されていくことも期待できると考えている。

また、繰り返しになるが、摂食行動には、嗅覚・触覚・視覚という味覚以外の感覚に加え、空腹度や栄養状態が最も重要な要因であるし、そのほか光周性のような生体内あるいは環境要因による変化・リズムや、経験・学習

等のようなより高位に位置する情報等、様々な要因が関わっていると考えられる。他の情報との統合・修飾の細胞・分子レベルでの解明はまだ十分ではない。しかし、特に栄養状態の情報等の神経系への伝達や匂いによる連合学習には、ペプチドや生体アミンが重要な役割を果たしているという知見が積み重なっている段階であり、それらが鍵を握っている可能性がある。ペプチドや生体アミンの摂食行動への関わりについては、本特集の永田・諸岡および太田の総説を参照されたい。

カイコでも Gr 遺伝子ファミリーが多数単離されており、遺伝子操作ツールやエンハンサートラップ系統なども充実してきているので、キイロショウジョウバエとは異なる植食性・単食性・咀嚼型・鱗翅目昆虫の食物選択や摂食行動の分子生物学的解明や生理学的手法による解明が期待できる。また、カイコには食性異常系統が多くあることが研究を進めるうえでの利点でもある。沢 J の持つ *pph* は味覚異常である可能性が高いが、その遺伝子はまだ単離されていない (Asaoka, 2000; Iizuka *et al.*, 投稿中)。食性異常の系統の中でも *Np* や *Nps* や *Bt* を持つ系統には味覚応答異常は見出されていないので、中枢神経系での異常も考えられる (石川ら, 1963; Asaoka, 未発表)。カイコの食性異常遺伝子の単離と機能解明もその一端を担っていることを信じている。

引用文献

- Asaoka, K. (2000) Deficiency of gustatory sensitivity to some deterrent compounds in "polyphagous" mutant strains of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Comp. Physiol. A* **186**, 1011-1018.
- Asaoka, K. (2002) Central projections of sensory neurons in the medial and lateral maxillary styloconic sensillum of *Antheraea yamamai* larva. *Int. J. Wild Silkworm & Silk* **7**, 43-46.
- Asaoka, K. and Shibuya, T. (1995) Morphological and electrophysiological characteristics of the epipharyngeal sensilla of the silkworm, *Bombyx mori*. *Entomol. Exp. Appl.* **77**, 167-176.
- Ayali, A. (2004) The insect frontal ganglion and stomatogastric pattern generator networks. *Neurosignals* **13**, 20-36.
- Ayali, A. and Lange, A.B. (2010) Rhythmic behaviour and pattern-generating circuits in the locust: key concepts and recent updates. *J. Insect Physiol.* **56**, 834-843.
- Ayali, A., Zilberstein, Y. and Cohen, N. (2002) The locust frontal ganglion: a central pattern generator network controlling foregut rhythmic motor patterns. *J. Exp. Biol.* **205**, 2825-2832.
- Bader, R., Colomb, J., Pankratz, B., Schröck, A., Stocker, R.F. and Pankratz, M.J. (2007) Genetic dissection of neural circuit anatomy underlying feeding behavior in *Drosophila*: distinct classes of *hugin*-expressing neurons. *J. Comp. Neurol.* **502**, 848-856.
- Bowdan, E. (1995) The effects of a phagostimulant and a deterrent on the microstructure of feeding by *Manduca sexta* caterpillars. *Entomol. Exp. Appl.* **77**, 297-306.
- Bowdan, E. and Wyse, G.A. (2000) Temporally patterned activity recorded from mandibular nerves of the isolated subesophageal ganglion of *Manduca*. *J. Insect Physiol.* **46**, 709-719.
- Clissold, F.J. (2007) The biomechanics of chewing and plant fracture: Mechanisms and implications. In *Advances in Insect Physiology: Insect Mechanics and Control*, ed. by Casas, J., Elsevier Academic Press Inc, San Diego, pp. 317-372.
- Colomb, J., Grillenzoni, N., Ramaekers, A. and Stocker, R.F. (2007) Architecture of the primary taste center of *Drosophila melanogaster* larvae. *J. Comp. Neurol.* **502**, 834-847.
- Cropper, E.C., Evans, C.G., Hurwitz, I., Jing, J., Prockter, A., Romero, A. and Rosen, S.C. (2004) Feeding neural networks in the mollusc *Aplysia*. *Neurosignals* **13**, 70-86.
- Dether, V.G. (1976) *The Hungry Fly: A physiological study of the behavior associated with feeding*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 489pp.
- Edgecomb, R.S. and Murdock, L.L. (1992) Central projections of axons from taste hairs on the labellum and tarsi of the blowfly, *Phormia-regina* Meigen. *J. Comp. Neurol.* **315**, 431-444.
- Glendinning, J.I., Davis, A. and Rai, M. (2006) Temporal coding mediates discrimination of "bitter" taste stimuli by an insect. *J. Neurosci.* **26**, 8900-8908.
- Glendinning, J.I., Jerud, A. and Reinherz, A.T. (2007) The hungry caterpillar: an analysis of how carbohydrates stimulate feeding in *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* **210**, 3054-3067.
- Gordon, M.D. and Scott, K. (2009) Motor control in a *Drosophila* taste circuit. *Neuron* **61**, 373-384.
- Griss, C. (1990) Mandibular motor neurons of the caterpillar of the hawk moth *Manduca sexta*. *J. Comp. Neurol.* **296**, 393-402.
- Griss, C., Simpson, S.J., Rohrbacher, J. and Rowell, C.H.F. (1991) Localization in the central nervous system of larval *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) of areas responsible for aspects of feeding behaviour. *J. Insect Physiol.* **37**, 477-482.
- Hamamura, Y., Hayashiya, K. and Naito, K. (1961) Food selection by silkworm larvae, *Bombyx mori*. *Nature* **190**, 879-881.
- Hamamura, Y., Hayashiya, K., Naito, K., Matsuura, K. and Nishida, J. (1962) Food selection by silkworm larvae. *Nature* **194**, 754-755.
- Hiroi, M., Meunier, N., Marion-Poll, F. and Tanimura, T. (2004) Two antagonistic gustatory receptor neurons responding to sweet-salty and bitter taste in *Drosophila*. *J. Neurobiol.* **61**, 333-342.
- Hodgson, E.S., Lettvin, J.Y. and Roeder, K.D. (1955) Physiology of a primary chemoreceptor unit. *Science* **122**, 417-418.
- Ignell, R. and Hansson, B.S. (2005) Projection patterns of gustatory neurons in the subesophageal ganglion and tritocerebrum of mosquitoes. *J. Comp. Neurol.* **492**, 214-233.
- Inoshita, T. and Tanimura, T. (2006) Cellular identification of water gustatory receptor neurons and their central projection pattern in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **103**, 1094-1099.
- Ishikawa, S. (1963) Responses of maxillary chemoreceptors in the larva of the silkworm, *Bombyx mori*, to stimulation by carbohydrates. *J. Cell. Comp. Physiol.* **61**, 99-107.
- Ishikawa, S. (1966) Electrical response and function of a bitter substance receptor associated with the maxillary sensilla of the larva of the silkworm, *Bombyx mori* L. *J. Cell. Physiol.* **67**, 1-11.
- 石川誠男・田島弥太郎・平尾常男 (1963) 食性異常蚕における糖感覚毛、水感覚毛に分布する化学受容細胞の反応。日

- 蚕雄 32, 125-129.
- 石川誠男・平尾常男 (1963) 家蚕幼虫の味覚に関する電気生理学的研究 小顎の sensilla styloconica の感受性. 蚕糸試験場報告 18, 297-357.
- 石川誠男・平尾常男 (1966) 家蚕の食性に関する研究 (I) 宿主植物選択性特に摂食抑制機構の分析. 蚕糸試験場報告 20, 291-321.
- Jorgensen, K., Kvello, P., Almaas, T.J. and Mustaparta, H. (2006) Two closely located areas in the subesophageal ganglion and the tritocerebrum receive projections of gustatory receptor neurons located on the antennae and the proboscis in the moth *Heliothis virescens*. *J. Comp. Neurol.* **496**, 121-134.
- 神崎亮平 (2009) ロボットで探る昆虫の脳と匂いの世界—ファール昆虫記のなぞに挑む—. 香り選書 10, フレグランスジャーナル社, 142pp.
- Kent, K.S. and Hildebrand, J.G. (1987) Cephalic sensory pathways in the central nervous system of larval *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae). *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **315**, 1-36.
- Marder, E. and Bucher, D. (2001) Central pattern generators and the control of rhythmic movements. *Curr. Biol.* **11**, R986-R996.
- Marder, E. and Bucher, D. (2007) Understanding circuit dynamics using the stomatogastric nervous system of lobsters and crabs. *Annu. Rev. Physiol.* **69**, 291-316.
- Marella, S., Fischler, W., Kong, P., Asgarian, S., Rueckert, E. and Scott, K. (2006) Imaging taste responses in the fly brain reveals a functional map of taste category and behavior. *Neuron* **49**, 285-295.
- Melcher, C. and Pankratz, M.J. (2005) Candidate gustatory interneurons modulating feeding behavior in the *Drosophila* brain. *PLoS Biol.* **3**, 1618-1629.
- Meunier, N., Marion-Poll, F., Rospars, J.P. and Tanimura, T. (2003) Peripheral coding of bitter taste in *Drosophila*. *J. Neurobiol.* **56**, 139-152.
- Miles, C.I. and Booker, R. (1994) The role of the frontal ganglion in foregut movements of the moth, *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A* **174**, 755-767.
- Miles, C.I. and Booker, R. (1998) The role of the frontal ganglion in the feeding and eclosion behavior of the moth *Manduca sexta*. *J. Exp. Biol.* **201**, 1785-1798.
- Minnich, D.E. (1921) An experimental study of the tarsal chemoreceptors of the nymphalid butterflies. *J. Exp. Zool.* **33**, 173-203.
- Mitchell, B.K. and Itagaki, H. (1992) Interneurons of the subesophageal ganglion of *Sarcophaga bullata* responding to gustatory and mechanosensory stimuli. *J. Comp. Physiol. A* **171**, 213-230.
- Miyazaki, T. and Ito, K. (2010) Neural architecture of the primary gustatory center of *Drosophila melanogaster* visualized with GAL4 and LexA enhancer-trap systems. *J. Comp. Neurol.* **518**, 4147-4181.
- Mori, M. (1982) n-Hexacosanol and n-octacosanol: feeding stimulants for larvae of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect. Physiol.* **28**, 969-973.
- Mueller, K.L., Hoon, M.A., Erlenbach, I., Chandrashekar, J., Zuker, C.S. and Ryba, N.J. (2005) The receptors and coding logic for bitter taste. *Nature* **434**, 225-229.
- Murphey, R.K., Possidente, D., Pollack, G. and Merritt, D.J. (1989) Modality-specific axonal projections in the CNS of the flies *Phormia* and *Drosophila*. *J. Comp. Neurol.* **290**, 185-200.
- Nayak, S.V. and Singh, R.N. (1983) Sensilla on the tarsal segments and mouthparts of adult *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **12**, 273-291.
- Nayak, S.V. and Singh, R.N. (1985) Primary sensory projections from the labella to the brain of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **14**, 115-129.
- Nelson, G., Hoon, M.A., Chandrashekar, J., Zhang, Y., Ryba, N.J. and Zuker, C.S. (2001) Mammalian sweet taste receptors. *Cell* **106**, 381-390.
- Rajashekhar, K.P. and Singh, R.N. (1994a) Neuroarchitecture of the tritocerebrum of *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Neurol.* **349**, 633-645.
- Rajashekhar, K.P. and Singh, R.N. (1994b) Organization of motor neurons innervating the proboscis musculature in *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **23**, 225-242.
- Rast, G.F. and Braunig, P. (2001) Feeding-related motor patterns of the locust subesophageal ganglion induced by pilocarpine and IBMX. *J. Insect Physiol.* **47**, 43-53.
- Rohrbacher, J. (1994a) Fictive chewing activity in motor neurons and interneurons of the subesophageal ganglion of *Manduca sexta* larvae. *J. Comp. Physiol. A* **175**, 629-637.
- Rohrbacher, J. (1994b) Mandibular premotor interneurons of larval *Manduca sexta*. *J. Comp. Physiol. A* **175**, 619-628.
- Sakurai, T., Mitsuno, H., Haupt, S.S., Uchino, K., Yokohari, F., Nishioka, T., Kobayashi, I., Sezutsu, H., Tamura, T. and Kanzaki, R. (2011) A single sex pheromone receptor determines chemical response specificity of sexual behavior in the silkworm *Bombyx mori*. *PLoS Genet.* **7**, e1002115.
- Sasaki, K. and Asaoka, K. (2005) Different physiological properties in a pool of mandibular closer motor neurons in a caterpillar, *Bombyx mori*. *Neurosci. Lett.* **374**, 166-170.
- Sasaki, K. and Asaoka, K. (2006) Swallowing motor pattern triggered and modified by sucrose stimulation in the larvae of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect Physiol.* **52**, 528-537.
- Schoofs, A., Niederegger, S., van Ooyen, A., Heinzel, H.G. and Spiess, R. (2010) The brain can eat: establishing the existence of a central pattern generator for feeding in third instar larvae of *Drosophila virilis* and *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* **56**, 695-705.
- Schoonhoven, L.M. and van Loon, J.J.A. (2002) An inventory of taste in caterpillars: each species its own key. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* **48**, 215-263.
- Shanbhag, S.R. and Singh, R.N. (1992) Functional implications of the projections of neurons from individual labellar sensillum of *Drosophila melanogaster* as revealed by neuronal-marker horseradish-peroxidase. *Cell Tissue Res.* **267**, 273-282.
- Singh, R.N. (1997) Neurobiology of the gustatory systems of *Drosophila* and some terrestrial insects. *Microsc. Res. Tech.* **39**, 547-563.
- Stocker, R.F. and Schorderet, M. (1981) Cobalt filling of sensory projections from internal and external mouthparts in *Drosophila*. *Cell Tissue Res.* **216**, 513-523.
- Thorne, N. and Amrein, H. (2008) Atypical expression of *Drosophila* gustatory receptor genes in sensory and central neurons. *J.*

- Comp. Neurol.* **506**, 548-568.
- Thorne, N., Chromey, C., Bray, S. and Amrein, H. (2004) Taste perception and coding in *Drosophila*. *Curr. Biol.* **14**, 1065-1079.
- 鳥居一男・森井謙介 (1948) 蚕児の食性に関する研究. *蚕研彙報* **2**, 38-42.
- Vosshall, L.B. and Stocker, R.E. (2007) Molecular architecture of smell and taste in *Drosophila*. *Annu. Rev. Neurosci.* **30**, 505-533.
- Wang, Z.R., Singhvi, A., Kong, P. and Scott, K. (2004) Taste representations in the *Drosophila* brain. *Cell* **117**, 981-991.
- Weiss, L.A., Dahanukar, A., Kwon, J.Y., Banerjee, D. and Carlson, J.R. (2011) The molecular and cellular basis of bitter taste in *Drosophila*. *Neuron* **69**, 258-272.
- Yetman, S. and Pollack, G.S. (1986) Central projections of labellar taste hairs in the blowfly, *Phormia regina* Meigen. *Cell Tissue Res.* **245**, 555-561.
- Zhang, Y., Hoon, M.A., Chandrashekar, J., Mueller, K.L., Cook, B., Wu, D., Zuker, C.S. and Ryba, N.J. (2003) Coding of sweet, bitter, and umami tastes: different receptor cells sharing similar signaling pathways. *Cell* **112**, 293-301.
- Zhao, G.Q., Zhang, Y., Hoon, M.A., Chandrashekar, J., Erlenbach, I., Ryba, N.J. and Zuker, C.S. (2003) The receptors for mammalian sweet and umami taste. *Cell* **115**, 255-266.
- Zilberstein, Y. and Ayali, A. (2002) The role of the frontal ganglion in locust feeding and moulting related behaviours. *J. Exp. Biol.* **205**, 2833-2841.