

Drosophila melanogaster の飛翔行動における重力応答の解析

大瀧美珠枝¹、酒井真美²、櫻田文²、郷原優花²、細谷千春¹、鹿毛あずさ¹、近藤るみ¹、馬場昭次¹、*最上善広¹

お茶の水女子大学・大学院・人間文化創成科学研究科¹，お茶の水女子大学・理学部・生物学科²

Analysis on the responses to the altered gravity in the flying behavior of *Drosophila melanogaster*

Mizue Otaki¹, Mami Sakai², Aya Sakurada², Yuka Gohara², Chiharu Hosoya¹, Azusa Kage¹, Rumi Kondo¹, Shoji A. Baba¹, *Yoshihiro Mogami¹

Graduate School of Humanities and Sciences, Ochanomizu University¹, Department of Biology, Ochanomizu University², Otsuka 2-1-1, Tokyo 112-8610, Japan

E-Mail: *Corresponding author. mogami.yoshihiro@ocha.ac.jp

Abstract: We previously reported the flight behavior of *Drosophila melanogaster* characteristically found under microgravity during parabolic flight; “flying” in random orientations with ordinary wing-beating, in which flies were frequently observed to have difficulties for routine touch-down, and “levitation” without wing-beating. These interesting observations of microgravity-dependent behavior, however, were not easily reproduced, largely because of the much limited frequency of voluntary flying of *D. melanogaster* especially grown in a laboratory. In order to increase the frequency of voluntary flying, we introduced the stimulation of vinegar odorant in combination with the stimulation of sonic vibration. A resultant protocol of the stimulation, which includes a short-period exposure to darkness and starvation prior to odorant stimulation, increased the frequency of voluntary flying more than 30 times greater than the frequency in the previous observations. In the parabolic flight experiments using the stimulation protocol, we confirmed both the “flying” and the “levitation” under microgravity, and quantitatively identified the frequency of the levitation as 10 to 20 % of the flight behavior of *D. melanogaster* under microgravity.

Key words; parabolic flight, altered gravity, flying, levitation, *Drosophila melanogaster*

我々は、「生体要素間の共同作用に基づく重力効果の増幅発現機構解明への研究展開」をテーマとした宇宙環境利用科学委員会研究班ワーキンググループにおいて、宇宙環境利用を見据えた研究活動を行っている。ワーキンググループのメンバー(所属)は以下の通りである。最上善広、宮本泰則、清本正人、奥村 剛、森 義人、近藤るみ(お茶の水女子大学)、奥野 誠(東京大学)、上村慎治、和田祐子(中央大学)、岩本裕之(スプリング8)、狐崎 創(奈良女子大学)、吉武裕美子(東京電機大学)。

本研究の目的は、個々の構成要素のレベルでは極微弱な重力応答が、要素間の協同作用と、その産物である動的不安定性を通じて、集団としての「思いもよらない特性」が発現されるという、新しい概念を確立しようということにある。それをもとに、地球重力環境と生命との関わり(発生・進化)を見通す新たな概念を形成し、重力が生体システムとの協同作用を通じて全く新しい能力(特性)を創出できる可能性を提示したい。

これまでに我々は、重力作用の増幅発現を目指す研究の新たなツールとして、ショウジョウバエの飛行行動を取り上げ、微小な自己受容器応答を統合・増幅し、飛行という高度な空間認識を必要とする行動にまで発展させるシステムに注目してきた。

地球上の生物は、常に1Gの重力下で生活をしている。重力を感知することがわかっている生物もいるが、ショウジョウバエでは現在まで、重力の感知に特化した器官は同定されていない。しかし、飛翔行動には重力受容を統合し、3次元空間を認識する、といった高度なプロセスが必要であると考えられる。そこで、重力に対する飛翔行動の調節機構を明らかにすることを目指し、重力変動下でのショウジョウバエの“自由飛行”を記録、解析することを試みた。

これまでの研究において、ショウジョウバエの飛翔行動における重力応答を調べるために、航空機を使用したパラボリックフライトによる微小重力下での飛翔行動の解析を試みてきた。その結果、 μ G(微小重力)中に2種類

の興味深い飛翔行動が観察された¹。ひとつは「羽ばたき飛行」である。1×g 下では、羽ばたいて飛び立ったショウジョウバエはほとんどまっすぐに着地点を目指し、直線軌跡を描く飛行をすることが多いが、微小重力下での飛行は直線的ではなく、多数の方向転換を含む複雑な軌道を描いていた。これに加えて、微小重力下での特徴的な行動として、「浮遊飛行」が観察された。これは、離陸直後から羽をたたんだ状態で空間を漂う行動であり、我々による一連の研究によって始めて明らかにされたものである。我々は、「羽ばたき飛行」を flying、「浮遊飛行」を levitation と名付けた。

この特徴的な飛翔行動、特に levitation 行動を再現し、定量的に解析することを目指したが、その後のパラボリックフライト実験では、十分な再現性が得られなかった。このことは、実験室で継代飼育されてきたショウジョウバエは、ほとんど飛ぶことがないためではないかと考えられた。行動記録用の狭い容器内では、適当な刺激を加えない限り、飛行の頻度は低いままであり、偶然に頼った記録しか望めない。そこで、再現性よくショウジョウバエの飛翔行動を誘発する刺激条件の探索を行った。

ショウジョウバエの自発的な飛翔を促す条件を探索するために、記録チャンバーに野生型 OregonR 系統のハエを20匹(雌雄混合)入れ、様々な条件を組み合わせながら飛翔頻度を測定した。このチャンバーは裏側にスピーカーが直についていて、ハエに音の振動刺激を与えることができる。これまでの実験では、振動刺激のみでハエを飛ばそうとしていたが、自由飛行の誘発には不十分であった。一方、Becher 等により、酢の香気成分がハエの飛翔の誘導に有効であることが示されている²。そこで、従来からの振動との組み合わせ刺激を試みたところ、ショウジョウバエの飛翔行動の活性化には、酢の香気成分による嗅覚刺激と、振動刺激などの条件を組み合わせることが有効であるとわかった(Fig1 a)。これをもとに、パラボリックフライト実験を想定して、実験方法を工夫した。

その結果、恒明条件で生育させたショウジョウバエについて、羽化直後から1日間の飢餓状態を経て、1時間程度の暗処理を行い、その後5分程度、チャンバー内に酢の香気成分を添加することで、時間経過とともに飛行頻度が30倍以上にまで増大することがわかった(Fig1 b)。頻度の増大は、香気成分添加から約20分ほど続き、その後ほぼ一時間にわたって高い頻度が維持されることがわかった。

上記の刺激プロトコルを採用したパラボリックフライト実験(2011年10月)では、以前の実験の再現である2種類の特徴的な飛翔行動(levitation 及び、頻繁な方向転換を繰り返しながらなかなか着地しない flying)を確実に再現できた。加えて、ハエが飛翔途中に、levitation や flying へと飛翔パターンを切り替えるという現象も数例観察された。

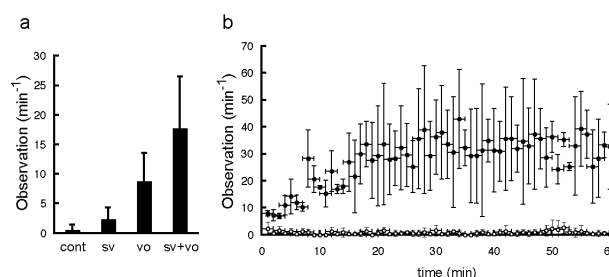


Fig. 1 Stimulation protocol for increasing the frequency of voluntary flying of *D. melanogaster*. The frequency is shown as the observation of the voluntary flying from 20 flies confined in the observation chamber. a, stimulatory effect of sonic vibration (sv) and vinegar odorant (vo) on the frequency of voluntary flying (mean $\pm$ S.D. from six separate measurements). Stimulation by vinegar odorant was effective when it was used in combination with the sonic vibration (sv+vo). b, time course of the increase in the frequency of voluntary flying after the stimulation following the protocol shown in the text (filled circle) and that of control (open circle) are shown (mean $\pm$ S.D. from three separate measurements).

さらに、重力による飛翔行動の違いを比較するために、飛行軌跡を調べたところ、明らかな違いを発見した。1G 下と過重力下では、下向きから横向きの、直線的な飛行が多く見られた(Fig2 a, b)のに対して、 μ G では、全方向への飛行がみられ、頻繁な方向転換を含む飛行も多く見られた(Fig2 c, d)。また、levitation についても定量的な解析が可能となりこのような特徴的な行動が μ G 中に10%~20%程度は見られるということもわかった。

翅を羽ばたかせる flying 行動は変動重力下でも観察される。ただし、1xg ではショウジョウバエは重力走行行動で上に登り、ほとんどの場合、下に向かって真っ直ぐにダイブし、確実に着地する。これに対して微小重力では、飛行方向はランダムで、盛んに方向点を繰り返し、なかなか着地しない。飛行行動では、重力と釣り合うようにして揚力を発生する。これは流体との相互運動で生まれるものだから、無重力でも発生する。従って、無重力ではこれらのバランスがとれていないために、飛行行動が乱れることが想定される。

ハエを含めて昆虫は視覚により空間認識をしていると考えられている。一方で、翅の動きは飛翔筋と外骨格との間のフィードバックによって制御されていると考えられる。この運動制御機構に視覚による空間認識の情報が投射されて初めて、3次元での正しい位置取りができるものと思われる。おそらくこのシステムに、重力受容も含まれていて、それからの情報がなくなることで正しい3次元行動ができなくなることが推定される。

ショウジョウバエは小さく、その飛行行動のレイノルズ数は200程度である。これは、流体の粘性が飛行行動に影響を及ぼすことを示唆している。実際、ショウジョウバエの飛行は、鳥とは違って、粘性力をうまく使って飛ぶと言うことが、シミュレーションなどで示されている³。これまでに確認されてはいないが、ショウジョウバエの行動のレパートリーの中に、「翅を畳んだまま、風に運ばれて移動する」というパターンが含まれている可能性が考えられる⁴。その上で、無重力を経験したことでそのレパートリーが引き出され、levitationとして記録された可能性が示唆される。

参考文献

- 1) 最上善広 他, 変動重力下でのショウジョウバエの飛行行動 宇宙利用シンポジウム, 2011, 27, 115-117.
- 2) Becher, P.G. et al., *Flying the fly: long-range flight behavior of Drosophila melanogaster to attractive odors*. *J. Chem. Ecol.*, 2010; 36:6, 599-607.
- 3) James M. Birch & Michael H. Dickinson, H.M. and Birch, J.M. Spanwise flow and the attachment of the leading-edge vortex on insect wings., 2011 *Nature* 412, 729-733,
- 4) Gatehouse AG.; Behavior and ecological genetics of wind-borne migration by insects. *Annu Rev Entomol.* 1997;42:475-502.

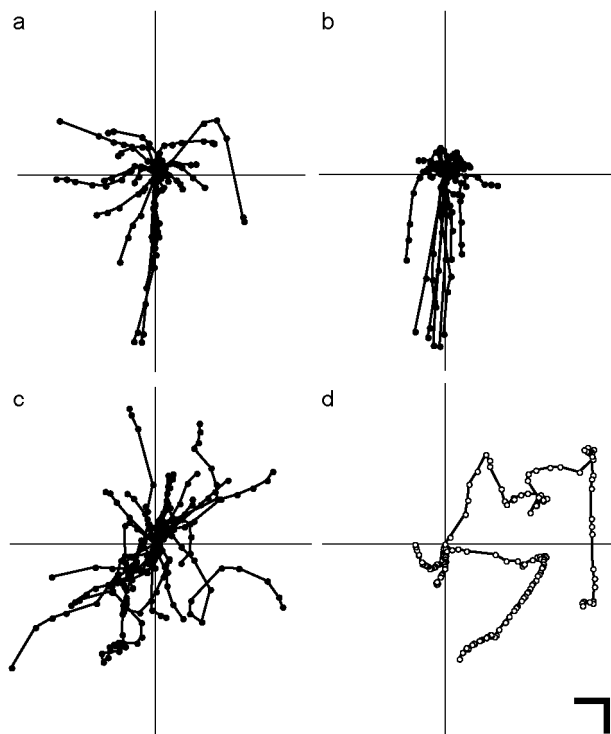


Fig. 2 Flying trajectories of *D. melanogaster* under 1xg (a), hypergravity (2xg, b) and microgravity (c and d). Each trajectory is shown by a series of coordinates in the vertical plane measured successively in every 0.67 seconds (20 NTSC video-frames). Trajectories of flying with wing beating (filled circle) and those of levitation without wing beating (open circle) are shown with locating the start at the origin of the vertical and horizontal axes. Scale bars, 10 mm.