

## 変動重力下でのショウジョウバエの飛行行動

最上 善広<sup>1</sup>・堀 友香<sup>2</sup>・林 恵理子<sup>3</sup>・佐々木 香菜<sup>1</sup>・久保田 彩水<sup>1</sup>・和田 祐子<sup>4</sup>・鹿毛 あずさ<sup>1</sup>・木村 由美子<sup>1</sup>・安里 枝利子<sup>1</sup>・細谷 千春<sup>1</sup>・大瀧美珠枝<sup>5</sup>・辻 沙奈絵<sup>5</sup>・近藤るみ<sup>1</sup>・馬場昭次<sup>1</sup>

お茶の水女子大学・大学院・生命科学<sup>1</sup>, 東京大学・大学院・総合文化<sup>2</sup>, 東京大学・大学院・農学生命科学<sup>3</sup>, 中央大学・理工学部<sup>4</sup>, お茶の水女子大学・理学部・生物学科<sup>5</sup>

## Flying behavior of fruit fly under the altered gravity condition

Yoshihiro Mogami<sup>1</sup>, Tomoka Hori<sup>2</sup>, Eriko Hayashi<sup>3</sup>, Kana Sasaki<sup>1</sup>, Ayami Kubota<sup>1</sup>, Yuuko Wada<sup>4</sup>, Azusa Kage<sup>1</sup>, Yumiko Katsu-Kimura<sup>1</sup>, Eriko Asato<sup>1</sup>, Chiharu Hosoya<sup>1</sup>, Mizue Ohtaki<sup>5</sup>, Sanae Tsuji<sup>5</sup>, Rumi Kondo<sup>1</sup> and Shoji, A. Baba<sup>1</sup>

Graduate School of Humanities and Sciences, Ochanomizu University<sup>1</sup>, Graduate School of Arts and Sciences, University of Tokyo<sup>2</sup>, Graduate School of Sciences and Humanities, Ochanomizu University<sup>3</sup>, Faculty of Science and Engineering, Chuo University<sup>4</sup>, Department of Biology, Ochanomizu University<sup>5</sup>

mogami.yoshihiro@ocha.ac.jp

Abstract: The fruit fly *Drosophila melanogaster* responds behaviorally to gravity. It has long been believed that *Drosophila* senses gravity by halteres, rudiment wings found in dipteran insect. Recent study demonstrates that halteres are used to equilibrate the flight posture by sensing the rotational movement rather than the static effect exerted by gravity. A question could, therefore, be raised about the roles of gravity in the flight performance of *D. melanogaster*, which is normally used as the framework for the three-dimensional movement of the organisms on Earth. In order to gain an insight into the effects of gravity on the flight maneuverability, we examined the flying behavior of *D. melanogaster* under altered gravity; i.e. microgravity during parabolic flight, centrifugal hypergravity. *D. melanogaster*, under 1G control, was frequently observed to walk up and then to fly downward along a short straight path. Under short-term microgravity during parabolic flight, *D. melanogaster* was observed to fly randomly for longer period. We frequently observe some flies collided the chamber wall and failed in landing. In addition, it was revealed that some specimens were levitating without wing beating under microgravity. Under hypergravity (3G), *D. melanogaster* flew in much similar way as 1G control, but it tended to fly somewhat randomly after the recovery from the hypergravity. *D. melanogaster* exhibits extraordinary maneuverability, relying on feedback from visual as well as mechanical sensation. Our results strongly suggest that gravity plays important roles for performing the robust flight maneuver, and therefore that the sensory systems for terrestrial gravity should be functional during the flight of *D. melanogaster*.

key words: parabolic flight, altered gravity, flying, *Drosophila melanogaster*

我々は、宇宙環境利用科学委員会研究班ワーキンググループとして「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」をテーマとした研究を提案した。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するところにある。それを通して、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。

地球上に生命が誕生して以来、生物は重力下での生活を続けており、重力を指標とした空間認識が生命活動の発展に重要な役割を果たしてきた。そのために、生物によっては特異的な重力需要機構を発達させてきた。しかし、全ての生物が明確な重力受容器官を持つわけではない。そのような生物でも、自己受容（proprioception）を通して重力ベクトルを同定し、その行動や形態形成に反映させている。自己受容は体制の相対位置に関する情報を与えることが本来の機能であり、そこに及ぼす重力の作用は必ずしも大きいとは言えない。むしろ、個々のセンサーのレベルでは微小な重力の作用を統合し、3次元空間の認識に発展させていることが想定される。

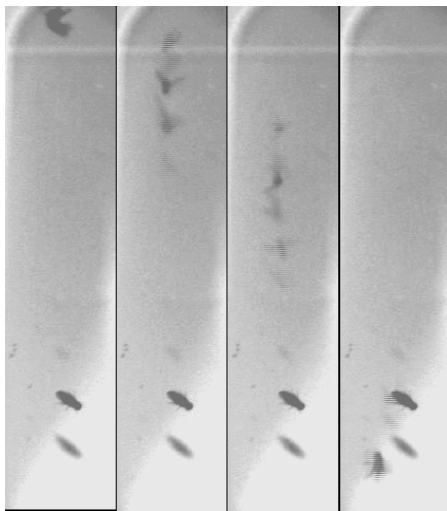


Fig 1 Flying behavior of *Drosophila melanogaster* under normal gravity (1 g) condition. Four sequential frames of video recording (33 ms interval) are shown, with positions at taking off and landing marked by white and black arrows, respectively. Stroboscopic illumination allowed to observe beating wings.

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する。

昆虫の多くは重力センサーを持っていないが、ショウジョウバエを含む双翅目の昆虫は後翅の変形による、平均棍を持ち、これが重力センサーの機能を果たすものと考えられてきた。しかし、Dickinson (1999) によると、平均棍は重力感知センサーではなく、振動運動を通じて飛行に伴う角速度変化を検出するセンサーであるとされている<sup>1</sup>。ショウジョウバエの重力センサーとして最も有力だった平均棍が重力を感知していないとなると、体毛器官による自己受容がその主体となる。しかし、ショウジョウバエの質量からして、自己受容は重力のセンサーになりうるのだろうか。すなわち、「ショウジョウバエは重力を感知して飛んでいるのだろうか」という疑問が生じてくる。ショウジョウバエが示す重力応答の研究は、国際宇宙ステーションでの長期微小重力下でも、スペース・シャトルでの短期微小重力下でも比較的多くなされておられ、パラボリックフライトによる行動解析についても前例はある<sup>2</sup>。しかし、そこでは歩行のみが重力走性行動として取り上げられてきた。そこで本研究では、“自由飛行”しているショウジョウバエの飛行行動を記録し、変動重力に対する応答を解析した。

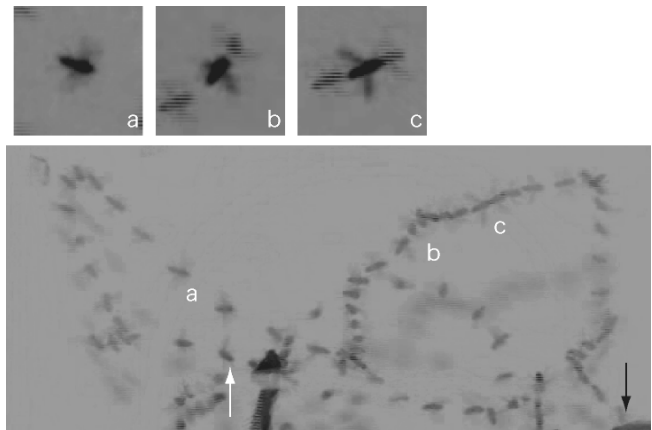


Fig 2 Flying behavior of *Drosophila melanogaster* under microgravity during parabolic flight (ca. 20 s). Superimposed images of the recording for about two seconds are shown, with the positions at taking-off and landing marked by white and black arrows, respectively. Stroboscopic illumination allowed to observe beating wings. Upper three images (a to c) correspond to those marked in the superimposed image.

羽化後2～3日齢の成虫(野生型雌雄の混合)を、奥行き短い容器(84mm×84mm×19mm)に入れ、その中での飛行行動を記録した。その際、翅の様子を明らかにするために、ビデオ信号に同期したLEDストロボ照明(発光時間、2ms)を用いた。ショウジョウバエはそのままでは容器壁面に留まり、その上を歩行移動することが多く、ほとんど飛び立たない。そこで、壁面にスピーカーを介して音響振動を与えることで「離陸」を促した。

1×gのもとでは、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。容器の壁面をよじ登り、そこから下方方向に向かって羽ばたき飛行をするものが大半を占めている(図1)。

一方、微小重力下で離陸したショウジョウバエの行動には明らかに異なる2種類の飛行パターンが見られた。ひとつは羽ばたき飛行である(図2)。羽ばたきの点では1×g下の行動と類似性があるものの、飛行軌跡は図に示したとおり、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」が挙げられる(図3)。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る。この行動は本研究によって始めて明らかにされたものである。Card and Dickinson (2008)によれば、ショウジョウバエの離陸にはふたつのパターンがあり、voluntary take-offでは羽を羽ばたかせて離陸し、

その後、安定な飛行行動をとるが、visually elicited escapes では、肢による跳躍が先行し、その後に羽ばたきが誘発される<sup>3</sup>。今回記録された浮遊飛行は、跳躍から羽ばたきにいたる行動経路が遮断された結果、その後の羽ばたき飛行が誘発されなかった可能性も考えられる。もしそうであれば、重力受容が行動経路の発現機序に重要な機能を持っていることが考えられる。

さらに、微小重力下での羽ばたき飛行では、飛行中に容器壁面に接近し、その近傍で速度を低下させるものの、着地には至らず、場所を変えては再度同様の行動を繰り返すことが観察された。一方、 $1\times g$ のもとでは、飛翔した固体はほぼ一回の試行で着地する場合がほとんどであった。このことは、微小重力では着地行動に何らかの困難が生じる可能性を示唆している。

大型の遠心機を用いて作り出した遠心過重力下では下向きの飛行の傾向が増強され、90%以上が下方への飛行をするようになる。しかし、興味深いことに、過重力から解放された後では、下向き飛行の頻度が過重力付加以前よりも減少し、上方向や横方向への飛行頻度が高まっていた。

これまでに、ショウジョウバエの示す重力走性行動（上下の歩行による移動行動）に影響を及ぼす遺伝子が同定され、その発現部位である弦音器官が重力受容に関わる自己受容器として機能することが指摘されている<sup>4,5</sup>。弦音器官は、重力以外にも、聴覚や風速の受容にも寄与していることが示されている<sup>6</sup>。ショウジョウバエは触覚の物理的応答からこれらの感覚受容を識別する必要があると有り、その処理の過程を明らかにすることで、機械刺激受容の処理機能の解明につながることを期待される。さらに、これまでは「容器の壁面をよじ登る」ことのみで重力依存性行動が評価されてきたが、これとは時間特性や空間認識の上でより高度な調整を要求される飛行行動において同様の感覚受容システムとそれを制御する遺伝子が関与するかどうかは不明である。これらの研究を手がかりとして、重力受容とその統合メカニズムに迫ることができるものと考えている。

#### 引用文献

1. Dickinson, M.H. (1999) Haltere-mediated equilibrium reflexes of the fruit fly, *Drosophila melanogaster*.

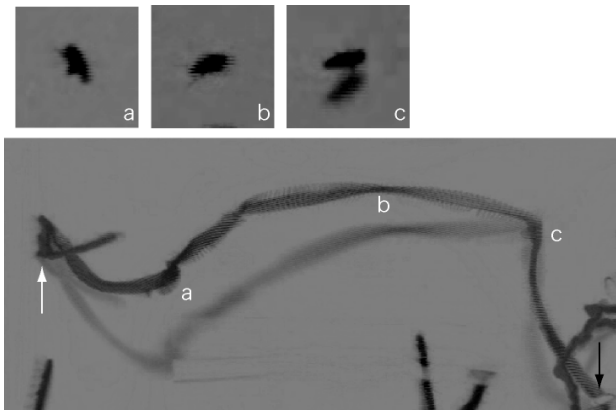


Fig 3 Levitation of *Drosophila melanogaster* under microgravity during parabolic flight. Superimposed images of the recording for about five seconds are shown, with the positions at taking-off and landing marked by white and black arrows, respectively. Stroboscopic recording demonstrated that the fly did not spread its wings during levitation under microgravity. Upper three images (a to c) correspond to those marked in the superimposed image.

Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. May 29;354(1385): 903-16.

2. Miller MS, and Keller TS. (1999) Measuring *Drosophila* (fruit fly) activity during microgravity exposure. *J. Gravit Physiol.* 1999 Jul;6(1): P99-100.
3. Card, G. and Dickinson, M. (2008). Performance trade-offs in the flight initiation of *Drosophila*. *J. Exp. Biol.*, 211, 341-353
4. Armstrong, J. D., Texada, M. J., Munjaal, R., Baker, D. A. and Beckingham, K. M. (2006) Gravitaxis in *Drosophila melanogaster*: a forwardgenetic screen. *Genes, Brain and Behavior* 5: 222 - 239
5. Texada, M. J., Simonette, R.A., Johnson, C.B., Deery, W.J. and Beckingham, K.M. (2008) *yuri gagarin* is required for actin, tubulin and basal body functions in *Drosophila* spermatogenesis. *Journal of Cell Science* 121, 1926-1936.
6. Eatock, R.A. (2009) Up, down, flying around. *Nature*, 458, 156-157