

人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)¹⁾

今田 純雄・坂井 信之

(受付 1998年5月26日)

食物と飲料は、口腔と鼻腔内のすべての感覚(味覚, 嗅覚, 触覚, 温度感覚, 痛覚)を興奮させる。驚くべきことに, こういった感覚を記述する言葉の使い方は混乱している。専門家が定義する味(狭義の味)²⁾とは, 舌と口蓋部に存在するレセプター³⁾で生み出される感覚のみを意味する。一方, 日常の会話において, 味は, 専門的にいうならば, 風味の知覚(perception of flavor)という意味で用いられている。ここでいう風味とは, 狭義の味と匂い(smell)の複合体である。また英語には, 風味を知覚するという意味の動詞は存在しない⁴⁾。Rozinは, 口腔内の諸感覚が統合されたものを意味する言葉として「口腔感覚(mouthsense)」という新語を用いる

- 1) 本稿は, Valerie B. Duffy and Linda M. Bartoshuk による Sensory factors in feeding (Why we eat what we eat: The psychology of eating/edited by Elizabeth D. Capaldi, 1996, Washington, DC: American Psychological Association, chapter 6, pp. 145-171) を訳出したものである。本章は, 味覚・嗅覚を中心に, 食行動の生起に対する感覚要因の重要性を, 最新の研究成果に言及しつつ概説したものである。訳出にあたっては, 記述されている内容をわかりやすく, 読みやすい日本語に置き換えるということに重点をおいた。その為, 翻訳としての厳密性に欠ける箇所や実際の文章以上に説明的な箇所が生じた。
- 2) 原文では, 真の味(true taste)と表記している。以下, true taste を強調する場合は「狭義の味」という表記を行う。
- 3) 感覚受容器あるいは受容器と訳されることがおおい。本稿ではレセプター(receptor)とする。
- 4) Rozin (1982) によれば, ハンガリー語など一部の言語には存在するようである。

ことを提案した (Rozin からの私信による)。本章では, Rozin にならって, 味と匂いが口腔感覚にどのような貢献をしているかという議論からはじめていきたい⁵⁾。次に, 味と匂いの病理に触れ, 味と匂いが, 食物の感覚経験にどのような潜在的影響を与えるかについて述べていく。続いて, 狭義の味についての遺伝的変動⁶⁾を概括し, この遺伝的変動が, 研究者達が当初考えていた以上に, 食物の感覚処理 (sensory processing) に重要な役割を果たしていることを示す最近の研究を紹介していく。最後に, 味と匂いの栄養上の機能について論じる。

1. 味覚と嗅覚

1-1. 味 覚

一般的に, 味覚は, 甘味, 塩味, 酸味, 苦味に分類される。それら以外の味質⁷⁾ (金属味, アルカリ味, さらにグルタミン酸の味であるうま味など) のとりあげられることもあるが, すべての人に受け入れられてはいない。甘味, 塩味, 酸味, 苦味は重要な特徴を共有している。つまり, それらの快属性 (hedonic attributes) は, 味とは直接関係のない場面で, 何らかの価値を表現するメタファーとして用いられることである。例えば, 「世間を甘く見るな」「人生ののがさ」といった表現が意味することは明白である⁸⁾。

5) 日本語においても同様な問題を指摘できよう。例えば, 「味わう」という言葉は, 舌で感じる「真の味 (狭義の味)」だけを問題としているのではなく, 匂い, 熱, 歯触り, くちあたりといった口腔と鼻腔の全体で感じる感覚を意味している。

6) 原文は, genetic variation である。味 (特に苦味) に対する感受性は個人差が大きい。遺伝的変動とは, 遺伝によってもたらされる, このような個人 (個体) 間の変動を意味する。

7) 味覚の質的差異を強調する場合に用いられる用語 (taste qualities) である。甘味, 塩味, 酸味, 苦味を4基本味質とよぶこともある。嗅覚の場合は, 嗅質 (olfactory qualities) という (後出)。

8) 原文で挙げられている例は「Shirley Temple is sweet」「Scrooge is bitter」である。

1-2. 嗅覚 (olfaction)

嗅質 (olfactory qualities) の名称もまた重要な特徴を共有している。匂いの名称は、その匂いを生み出す物質にちなんで名付けられることが多い (例えば、ミント臭, バニラ臭, レモン臭, チョコレート臭など)。一つの匂いと思っているもの (ベーコンの匂い, 常緑樹の匂い, ピザの匂いなど) は、実際には、匂い物質 (odorant) の混合物である。Cain (1987) は、人はこれらの混合物を認識するための雛型 (templates: テンプレート) をもつと述べた。すなわち、人は、実際に匂いの混合物であるものを、全体として (holistically) 認識する。それ故に、複数の物質が、何らかの匂いを共有していても、それらは個別の匂いをもつ物質として区別され、認識されるのである。要約すれば、嗅覚系 (the olfactory system) は、数多くの匂い分子を感受することができ、人々は、それぞれの生活の中で、これらの分子がさまざまに組み合わせられたものを経験し、認識し、命名していくのである。嗅覚系で感受される分子の数は膨大であるが (実験的には検証されていないが、しばしば言及される数は10,000である)、認識され命名されるに至るものはかなり少ない (Engen, 1982)。

匂いに対する好悪の獲得には条件づけ (conditioning) が関係する。吐き気 (nausea) が匂いと結びつくと、その匂いは嫌われるようになる (Pelchat, Grill, Rozin, and Jacobs, 1983; Pelchat and Rozin, 1982)。ポジティブな経験 (カロリー, 甘味, 気分高揚, 社会的報酬など) と匂いが結びつくと、その匂いは好まれるようになる (Birch, McPhee, Steinberg and Sullivan, 1990; Zellner, Rozin, Aron, and Kulish, 1983)。これらのことは人類が料理というものを生み出すことになぜ熱中してきたかを説明する。我々が料理 (すなわち種々の食物を要素とする複雑な混合物) を作り出すとき、その料理の匂いは全体として学習される。条件づけによってその料理は好まれるようになる。嗅覚系は新奇な食物に対して明瞭な感覚ラベル (sensory labels) を与える。このようにして、快をもたらせる食物 (料理) の範囲が広がっていくのである。

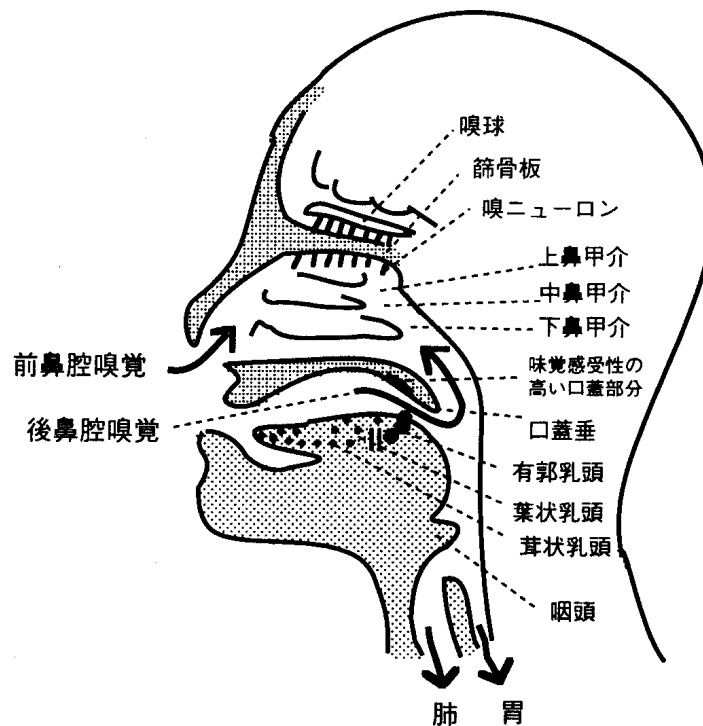


Figure 1. 前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚において臭い物質が通過する経路。味乳頭の位置，味覚感受性の高い口蓋部分の位置も同時に示している。

2. 口腔感覚 (mouthsense)

味と匂いは混合して知覚され，口内に風味の感覚 (flavor sensations) を生じさせる。Figure 1は，前鼻腔嗅覚 (orthonasal olfaction) と後鼻腔嗅覚 (retronasal olfaction) の違い，味乳頭 (taste papillae) が舌上のどこにあるか，また硬口蓋 (hard palate) と軟口蓋 (soft palate) の境界部にある味に敏感な部位を示している。味蕾 (taste buds) は，味乳頭だけでなく，口蓋垂 (uvula)⁹⁾ と咽喉 (咽頭)¹⁰⁾ にもある。匂いをかぐと，匂い物質 (odorants) は，外鼻孔 (nostrils)¹¹⁾ を通過して鼻腔 (nasal cavity) に入ってくる (これを前鼻腔嗅覚という)。匂い物質をはこぶ空気は，甲介骨 (turbinate bones) を通過するときに乱流化する。このことによって，その空気の一部が鼻腔

9) 俗に「のどちんこ」「のどびこ」と呼ばれる部位である。

10) 原文ではthroatとある。味蕾は，舌の後方やのどの奥にも存在する。

11) いわゆる鼻の穴のことである。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より) の頂上に位置する嗅粘膜 (olfactory mucosa) に到達する。鼻腔の頂上とは、中隔 (septum: 鼻の左右二つの穴を分けている組織) と上鼻甲介 (superior turbinate) の交差する部分でもある。匂い分子 (odor molecules) が、レセプターに到達するために通過する小さな空間を嗅裂 (olfactory cleft) と呼ぶ。嗅ニューロンは小さな束を形成し、篩骨板 (cribriform plate) にある穴をとおるぬけ、嗅粘膜からの信号を嗅球 (olfactory bulb) へ伝達する。

匂い物質は、口の奥からも嗅粘膜に到達する (これを後鼻腔嗅覚という)。咀嚼、嚥下の動作により、匂い物質は口蓋の後部から鼻腔へ達する。摂食中、味覚は後鼻腔嗅覚とあわさり、風味を生じさせる。風味の知覚においては後鼻腔嗅覚が重要な役割を果たしているのであるが、人々は通常、食物を「味わう (tasting)」とのみ表現する。このことは、知覚の局在性は接触 (touch) によってもたらされるという事実を示すものである。外鼻孔から嗅がれる匂いは鼻に局在性をもち、咀嚼・嚥下により鼻腔に達する匂いは口に局在性をもつのである。

2-1. 前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚

前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚は同質の経験をもたらせるだろうか？ 食物の匂いを嗅ごうが食べようがいずれにせよ、匂い物質は嗅粘膜に到達する。しかしながら、後鼻腔嗅覚の場合は、咀嚼・嚥下という口腔内の動作により、匂い物質が口から鼻腔へ運搬される必要がある (Burdach and Doty, 1987)。幾つもの要因 (口の渇き具合、総入れ歯の人の場合はその装着の具合、口の中に滞在する食物の時間など) が、揮発成分 (volatile) の放出と運搬を妨げ、後鼻腔嗅覚経路による匂い物質の知覚強度を弱める。横隔膜性呼吸の活性化は揮発成分の運搬の程度をつよめ、後鼻腔嗅覚を増大させる (Pierce and Halpern, 1995)。

匂いと同時に経験する (狭義の) 味は、風味の経験に影響を与える (レビューとして Hornung and Enns, 1987 を参照のこと)。例えば、主に匂い物質からなり、味物質をほとんどかあるいはまったく含有しないテスト溶

液を口に含ませても、「味」が報告されることはよくある (Murphy and Cain, 1980; Murphy, Cain, and Bartoshuk, 1977)。他方、味 (狭義の味) が後鼻腔嗅覚経路による嗅覚を抑制することもある。コーヒーに砂糖を加えると、コーヒーの風味のつよさは弱まる (Calvino, Garcia-Medina, and Cometto-Muniz, 1990)。後者の事例は、本章の後半でとりあげる甘味の遺伝的変動を論じる上で、興味深いものである。例えば、砂糖により強い甘味を感じる人々がいるが、このような人々は、より強くコーヒーの風味を抑制しているのかもしれない。この可能性は検討する価値がある。

Rozin (1982) は、前鼻腔嗅覚経路により知覚された場合は好まれなくても、後鼻腔嗅覚経路により知覚されると好まれる匂いがあると論じた。Rozin は大学生を対象に調査をおこない、匂いのきついチーズ (strong cheese)、魚、卵などについて、それらの匂い (smell) は嫌いだがその味 (taste) は好きだという人の多いことを見いだした。これらの食物の「味」のかなりの部分は後鼻腔嗅覚により生み出されるものであることから、前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚ではその知覚に質的な違いのあることが示唆された。Rozin は続く研究で、被験者に、4種類のジュースと4種類のスープ (それらは新奇なものが用いられた) の匂いをかがせ、それらに割り当てられた番号と匂いの関係を覚えさせた。前鼻腔嗅覚経路における匂い学習ができたのち (学習の基準は連続2試行が正解であること)、それらのジュースとスープを、シリンジを用いることにより直接に口に含ませ (前鼻腔嗅覚経路による嗅覚を避けるため)、後鼻腔嗅覚経路による嗅覚によって回答させた。チャンスレベルより高かったとはいえ、その正解率は悪かった (Rozin, 1982)。この結果は、後鼻腔嗅覚経路による場合は、嗅粘膜に達する匂い物質の濃度が低くなっており、それ故に知覚される強度が低くなったためであると説明されるかもしれない。しかし、Rozin の研究は、前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚とではその経験の質が同一ではないという可能性を示唆するものである。

2-2. 前鼻腔嗅覚と後鼻腔嗅覚の分断

嗅粘膜, 嗅ニューロン, また嗅覚に関係する中枢になんらかの障害があると, 匂い物質がいずれの経路 (すなわち前鼻腔嗅覚経路か後鼻腔嗅覚経路) をとおってレセプターに達したとしても, 匂いの知覚を困難にする。しかしながら, 揮発成分の放出のされ方¹²⁾ や鼻腔への運搬のされ方が変化するという障害の場合, 後鼻腔嗅覚は影響を受けるが前鼻腔嗅覚は影響を受けない。高齢者の女性グループを対象とした, 前鼻腔経路による知覚と後鼻腔経路による知覚の比較において, このことを支持する結果が得られた。この研究 (Duffy, 1992) において, 被験者の約33%は, 前鼻腔嗅覚においては正常な知覚を示したが, 後鼻腔嗅覚ではその閾値が高くなった¹³⁾。総入れ歯をつけた人々においても同様に, 後鼻腔嗅覚の閾値がより高くなる傾向にあった。今後の研究において, うまく適合しない入れ歯が, 咀嚼・嚥下の動作に影響を与え, 後鼻腔嗅覚における感受の程度を低めるかどうか調べられるべきである。

上記とは逆に, 前鼻腔嗅覚に問題は生じるが後鼻腔嗅覚には問題が生じないということが, 咽頭部切除の患者においてみられる。咽頭を切除された患者は, しばしば匂いの消失を訴えるが, 風味の消失を訴えることはほとんどない (Ritter, 1964)。正常な状態で人が息をすると, 空気は鼻や口を通過し, 気管を経て肺に達する。咽頭部切除はこの経路を中断させるので, 患者は, 鼻や口から息をすることができず, 喉の部分に作られた開口部から直接, 気管に空気を入れる。匂い消失の主たる原因は, 匂い物質を運搬する空気が呼吸の際に通過しないことである (Doty and Frye, 1989; Mozell

12) 咀嚼, 嚥下という動作中, 匂い物質 (分子) を含有する揮発成分が, 食物より生成される。揮発成分が嗅粘膜に達することにより, 食物の匂いの知覚 (後鼻腔嗅覚) が可能となる。

13) 同レベルの知覚を得るためにより強い刺激を必要としたということ, すなわち絶対閾が高かったという意味である。日常的な表現をすれば, 「感受性がにぶい」ということになる。(原文における記述は明確でない。)

et al. 1986)。しかしながら食事中、匂いは、後鼻腔嗅覚経路によって鼻腔に達するので、これらの患者は食物の風味を知覚する能力を喪失しないのである。

2-3. ひりひり感, 触感, 冷温感など¹⁴⁾

口腔感覚には、触感 (touch), ひりひり感 (irritation) や刺激性熱感 (burn), 痛感, 温感といった感覚も含まれる。これらの感覚は、舌の動かすことのできる部分¹⁵⁾ においては三叉神経 (V)¹⁶⁾ を、また舌の後方においては舌咽神経 (IX) を経由し中枢へ伝わる。本章の後半において、我々は口腔内のひりひり感についての遺伝的変動についてふれる。ひりひり感¹⁷⁾ と冷温感は鼻腔でも生み出され、同様に、三叉神経 (V) を経由していく。ひりひり感は味・匂いと交互作用を営む (Cain and Murphy, 1980; Lawless and Stevens, 1984)。さらに、触感は、先に述べたように味覚と嗅覚の局在性を決定する際に重要な役割を果たす (Todrank and Bartoshuk, 1991)。

3. 味覚と嗅覚の障害

味や匂いがわからなくなるということは、人にとって重要な情報 (例えば、天然ガスに付加された臭いは、危険を警告している) の消失を意味し、危険なことである。同様に、味や匂いの消失は快をもたらす源を消失することになり、生活の質を損なう。

14) 原文では、chemesthesis, touch, and thermal sensations とある。chemesthesis については適当な訳語が見いだせず、また本文の内容から判断して「ひりひり感」とした。トウガラシの辛味成分等、特定の化学物質によって生み出される感覚である。

15) 日常的に、「舌」とは口中で自由に動かすことのできる部分を意味する。厳密には、この部分は舌全体の前方部分である。

16) 触覚は三叉神経 (V), 舌咽神経 (IX) 等を通じて中枢へ情報を伝えられる。V, IX とは脳神経を区別する番号である。

17) 原文は irritation (e.g., pungency) である。トウガラシやコショウなど刺激性のつよいものを口にしたらピリピリ感, ひりひり感をさす。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)

3-1. 味 覚

嗅覚系に障害を受けた患者は、嗅覚だけでなく味覚の消失も訴える。これは患者自身が、狭義の味と後鼻腔嗅覚とを混同させているためである。実際のところは、狭義の味を消失することは、あまりみられない (Deems et al., 1991; Goodspeed et al., 1986; Smith, 1991)。このことは興味深い謎である。患者自身が、自らの味覚系の障害を認識している場合でも、味の感じ方が変わったという経験を報告しないということもしばしばみられる。これらの謎に対する答えを得るためには、味覚系の解剖学的知識を必要とする。3種類の脳神経が味覚系を支配しており、それらの第一は顔面神経 (VII) である。これは、舌の前方にある茸状乳頭 (鼓索枝: chorda tympani branch) と口蓋部にある味蕾 (上喉頭枝: greater superficial petrosal branch) を支配している。第二の舌咽神経 (IX) は、舌の後方にある葉状乳頭 (VII も同じようにこの乳頭を支配しているのではないかという論争は続いている; Catalanotto, Lecadre, Robinson, and Bartoshuk, 1992; Tomita, Ikeda, and Okuda, 1986) と舌の背面にある有郭乳頭を支配している。第三の迷走神経 (X) は、咽頭部にあるレセプターを支配している。生理学の本の味覚の章には、甘味は舌の先端で、苦味は背部で感じるといったことの本書かれていることは多いが、これらは誤りである。4つの基本味質はすべて、上述した脳神経のすべてを介して知覚される (Bartoshuk, 1993a, 1993b; Collings, 1974)。

175年ほど前、ブリヤ＝サバラン (Brillat-Savarin) は、舌 (厳密には、舌前方の動く部分であり、VIIによって支配されている部分) を切り落とされた男が、舌がないにもかかわらず味わうことができたと記している (Brillat-Savarin, 1825)。最近では、プファッフマン (Pfaffmann)¹⁸⁾ が、味覚神経¹⁹⁾の一部にダメージを受けた自らの経験を述べている (Pfaffmann and

18) 味・匂いに関する研究で著名。先頃、80才の高齢で死去した。

19) すでに説明された3種類の神経 (V, IX, X: 三叉神経, 舌咽神経, 迷走神経) のことである。

Bartoshuk, 1989, 1990)。彼は70才を過ぎてから、水痘をもたらすウイルスの再活性化によって耳帯状ヘルペス (herpes zoster oticus) を患った。耳帯状ヘルペスは、脳神経に広範なダメージを及ぼす。プファッフマンの場合、口の左にあるⅦ、Ⅸの両方が損傷を受けた。ダメージはひどく、舌の左側と口蓋における味覚機能のほとんどは機能しなかった。このようなダメージにも関わらず、プファッフマンは、自らの味覚世界に変化があったとは思えなかった。

Harpern and Nelson (1965) は、広範なダメージにもかかわらず味覚が維持される理由を、ⅦとⅨの交互作用によって説明した最初の研究者である。鼓索神経 (Ⅶ) は脳へ入る途上、鼓膜と交差する部分を通過する。彼らは、その部分で (ラットの) 鼓索神経に麻酔を打った。このことにより、舌の後部 (Ⅸによる支配を受けている部分) の刺激によって (脳幹に) 生じる神経反応が増大した。彼らは、Ⅶは通常、Ⅸを抑制しているという仮説をたてた。Ⅶが麻酔されれば、Ⅸは抑制から解放され、Ⅸの反応が増大する。この仮説は人間を用いた研究でも支持され、一般化された (Bartoshuk, Kveton, Yanagisawa, and Catalanotto, 1994; Catalanotto, Bartoshuk, Ostrum, Gent, and Fast, 1993; Lehman, Bartoshuk, Catalanotto, Kveton, and Lowlicht, 1995; Yanagisawa et al., 1992)。すなわち、ⅦとⅨは、中枢神経系 (CNS) でのそれぞれの投射領域間で互いに抑制しあっており、それ故に、一方に対するダメージは他方をその抑制から解放するのである。かくして、抑制からの解放は、ダメージによって引き起こされた消失を補償することになる。興味深いことは、患者はこのような補償的作用に気づいていない。これは、匂いや温度感覚の空間局在性と同じように (B. G. Green, 1977), 味覚経験の空間局在性が接触によってもたらされる為である (L. Green, 1991; Todrank and Bartoshuk, 1991)。触覚が正常である限り、口腔内のいずれの場所であっても、味覚はその接触部位で生じるようである。

味覚障害の生じるもっとも大きな原因は頭部外傷 (Bartoshuk, Catalanotto,

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より) Scott, and Solomon, 1989; Castanzo and Zasler, 1991; Schecheter and Henkin, 1974; G. M. Solomon, 1991, G. M. Solomon, Catalanotto, Scott, and Bartoshuk, 1991; Sumner, 1967) や上位呼吸器の感染である (Deems et al., 1991; Duncan, Seiden, Paik, and Smith, 1991; Goodspeed et al., 1986; Henkin, Larson, and Powell, 1975; Smith, 1991; G. M. Solomon, 1991; G. M. Solomon et. al., 1991)。上位呼吸器の感染と中耳炎を併発すると、鼓索神経は特にダメージを受けやすくなる。これは、鼓索神経は、脳へ入る途中に中耳を通るためである (DiLisio, 1990; Urbantschitsch, 1876; Williams, 1995)。

イエール大学で行われた味覚遺伝のテストの被験者となった健康な青年 (N=147) の中にも味覚障害はみられた。被験者は、味覚を仲介している脳神経の作用を調べるテストを含む、味覚の空間定位テストを受け (Kveton and Bartoshuk, 1994), また頭部外傷や中耳炎についての事項を含む質問紙への回答が求められた。慢性的な中耳炎を報告した参加者は、舌の前半分で感じる味の強さが上昇し、その一方で、ひどい頭部外傷の病歴をもつ人は、舌の前半分で感じる味の強さが抑えられる傾向にあることがわかった。このような味覚障害は、味覚の遺伝的基礎に基づく分類²⁰⁾ に影響を与えると思われる。味覚の遺伝的基礎を調べるテスト (6-n-propylthiouracil; PROP を染み込ませた濾紙の苦さの程度の測定) に参加した366人の被験者において、このことは実証された。中耳炎の病歴を有するものは、PROP を強く評定する (すなわち高位味感受者²¹⁾ と分類される) 傾向にあり、頭部外傷の病歴を報告したものは、味がしないと評価する (すなわち味不感受者²²⁾ と分類された) 傾向にあった (Bartoshuk, Duffy, Reed, and Williams, 1995)。

高齢者は、若年者よりも高い味覚閾値をもつ傾向にある (Grzegorzky, Jones, and Mistretta, 1979; Moore, Nielsen, and Mistretta, 1982; Murphy, 1986; Schiffman, Hornack, and Reilly, 1979; Weiffenbach, 1989; Weiffenbach, Baum,

20) 本稿「4. 味覚の遺伝的変動」で詳しく述べられる。

21) 脚注27を参照。

22) 脚注27を参照。

and Burghauer, 1982)。閾上値²³⁾については、さまざまな方法で測定され、その一部は不適切な方法であったりするために、解釈をより以上に困難にさせている (Bartoshuk and Duffy, 1995)。研究全体をきびしくみていくと、年齢にともなって味覚消失が生じることはほとんどなく、生じたとしても、酸味と苦味に限定的な傾向にある、といえる。加齢にともなう味覚消失は、加齢に直接起因する消失 (もしそれがあるとしてではあるが) と病理²⁴⁾に起因する消失とが複合したものであるにちがいない。科学者は、年齢に起因する消失を病理に起因する消失からきちんと分離する手段をもっていないが、病理に関する部分を慎重に見極めることにより違いをみることはできる。

加齢による味覚消失は、苦味の知覚における性差と関連づけることによって別の説明をおこなうこともできよう。もし苦味の感受性が、出産可能な女性で上昇するのであれば、高齢者の女性に見られる味覚の消失は、初潮時にはじまった余分な味覚能力の消失を、少なくとも部分的には、反映しているかもしれない。

3-2. 嗅 覚

嗅覚の消失でもっとも多い原因は、頭部外傷、ウイルス感染、鼻の病気である (Deems et al., 1991; Goodspeed et al., 1986; Smith, 1991)。頭部外傷は中枢にダメージを与えるが、末梢レベルにも影響を与え、そのことにより嗅覚が消失される場合もある。前述したように、嗅ニューロンは、嗅球に入る途中で篩骨板を通過する。頭部への一撃が篩骨板を骨折させ、嗅ニューロンを切断するかもしれない。ウイルス感染は、嗅ニューロンに侵入し、破壊するので、嗅覚にダメージを与えると信じられている。鼻の病気は、単なる妨害によって嗅覚を消失させる。嗅裂付近の組織の腫れは、間

23) 原文では、suprathreshold data とある。ここでは、絶対閾にあたる刺激値以上の刺激に対する強度知覚をとりあげている。

24) 上述したような病理すなわち中耳炎、頭部外傷などを意味している。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)

隔を閉じ、におい物質が嗅覚レセプターへ到達するのを妨げる。

嗅覚の知覚は、加齢によって低下するが、病気や環境による嗅覚系の損傷を反映しているのかもしれない (例えば、頭部外傷、呼吸器系のウイルス感染、鼻孔内の病気など; Ship and Weiffenbach, 1993)。高齢者は、若い世代と同程度の嗅覚を示す人から、完全に嗅覚を消失している人まで、嗅覚機能における範囲は広い。ひどい消失のみられる場合は、なんらかの病理によるものであることが示唆される。

高齢者は概して前鼻腔嗅覚が鈍くなる。閾上にある匂い物質の強度を知覚させると、より弱いものとして知覚する (D. A. Stevens and Lawless, 1981; J. C. Stevens and Cain, 1985, 1987; C. Stevens, Plantinga, and Cain, 1982)。論争の一つは、すべての匂いが同様に消失するのかということである。120万人を対象に、6種の匂い物質をしみこませた濾紙を用いて、それを引っかけてその匂いを嗅ぐというテストを行った全国匂い調査 (National Geographic Smell Survey) では、加齢にともなう嗅覚の消失は、すべてのにおい物質について同様におこるわけではないことを示した (Gilbert and Wysocki, 1987)。前述したように、嗅覚系にそれほどのダメージを受けていない人でも、食物を嚙んだり飲み込んだりする時に、揮発物質が正常に放出されなければ、後鼻腔嗅覚がうまく機能しない。高齢者は匂うことがうまくできなくなり、それ故に食物の「味」²⁵⁾ がしなくなったというのである (Cain, Reid and Stevens, 1990; Schiffman, 1977)。

4. 味覚の遺伝的変動

人々は、その遺伝的変動の故に、様々な味覚世界²⁶⁾ をもつ (Bartoshuk, Duffy, and Miller, 1994)。偶然に発見された、フェニルチオカルバミド (PTC) に対する遺伝的味盲についての家系研究 (Fox, 1931; Blakeslee and

25) 原文では food flavors とある。意味的には、狭義の味ではない、日常的に用いられる意味での「味」のことである。

26) 原文では taste worlds とある。

Fox, 1932; Snyder, 1931) により, PTC の味がわかる／わからないの能力は優性遺伝をすることが確認された。味不感受者²⁷⁾ は, 二つの劣性遺伝子 (tt) をもち, 味感受者は1つ (tT, Tt) か2つ (TT) の優性遺伝子をもっている。初期の研究では, PTC の結晶やその濃縮溶液を被験者に味見させていた (Fernberger, 1932)。Harris and Kalmus (1949) が閾値法を開発し, その後, それが「もっとも標準的な」評定法となった。PTC 濃度の関数として, Harris-Kalmus の閾値を図示すると, 二つの正規分布が部分的に重なる二峰性の曲線が得られ, 味不感受者が全体の25%をしめる関数となる。他の苦味物質についても調べられ, N-C=S という分子グループを有する苦味物質のみが, このような二峰性の分布を示すことがわかった。こういった化合物の一つである PROP は, PTC にみられるような硫黄臭をもたないために, その後の研究でよく使われるようになった (Fischer and Griffin, 1964)。PROP を用いるのは安全性の為でもある (Lawless, 1980)。PROP は, 甲状腺機能亢進症の治療に用いる薬品であり, 薬理的にみて安全な範囲で投与していくことができる。味覚テストで使用される PROP の量は, 内科医の処方によって患者が摂取する量よりもはるかに少量である。

これまでに行われてきた研究の全体を展望してみると, 不幸なことに, PROP の感受性を調べるためにその閾値しか用いられてこなかった。つまり, 味物質の濃度が上がるに従い, 知覚される味の強度も高くなるが, きわめて低い閾値をもっている人でも, その上昇は緩やかで, 最大の濃度においても弱い知覚しか生じないということが考えられる (Bartoshuk, 1987; Pangborn, 1980)。逆に, 閾値は高くとも, 濃度が上がるに従い, 知覚強度が急激に上昇し, 最大の濃度において強い知覚を生じるということも考え

27) 原文では, nontaster, taster を区別し, さらに後半では taster を supertaster と median taster に区別している。これらの区分は, PTC や PROP に対して苦味を感じるか／感じないかによって区分されていたが, 後半で紹介される最近の研究では PTC-PROP 味に限定的なものではないことが示されている。以上のことより, 本稿では, nontaster を「味不感受者」, taster を「味感受者」と訳し, さらに supertaster を「高位味感受者」, medium taster を「中位味感受者」と訳す。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)
 られる。その為に、個人の遺伝的な状態を正確に調べるためには、閾値より高い濃度の PROP を評定させることが必要となる。Figure 2 は、被験者に、種々の濃度の食塩水と PROP とを数値で評定するように求めた実験の結果である。先行研究より、食塩水の強度の評定は、ほとんどの人において同様であることが示されている (Marks et al., 1988)。そこで食塩水の塩味評定値を基準として用いた。Figure 2 から容易にわかるように、味不感受者は、食塩水の塩味評定に比べ、PROP の苦味をより弱く報告した。しかし、味感受者はかなりのばらつきを示した。すなわち、味感受者の中には、最高濃度の PROP でもやや苦いと感じる程度の人もおれば、相当に苦いと感じる人もいたということである。この差異を数値化するために、われわれは PROP 比というものを設定した。これは、

$$\text{PROP 比} = [(\text{0.001M PROP に対する強度評定値} / \text{0.32M 食塩に対する強度評定値}) + (\text{0.00032M PROP に対する強度評定値} / \text{1M 食塩に対する強度評定値})] / 2$$

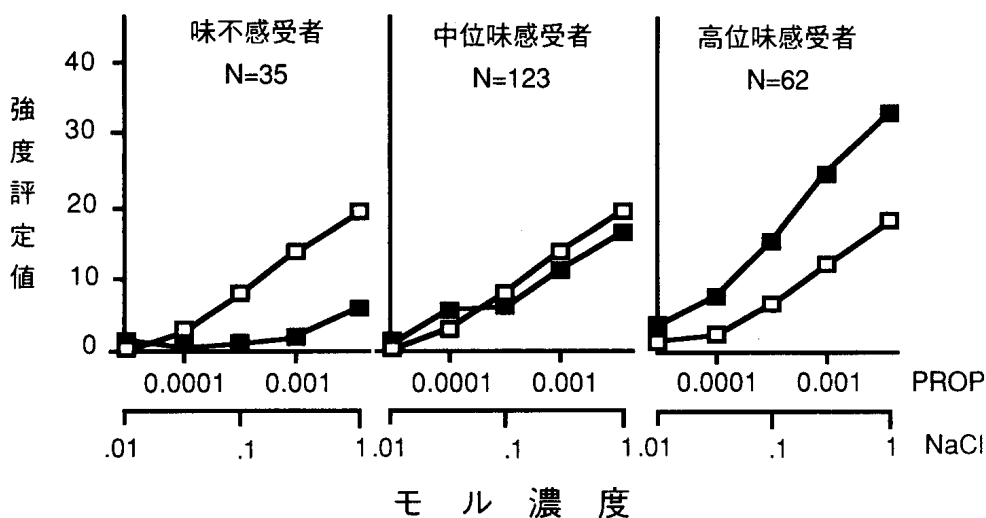


Figure 2. 味不感受者、中位味感受者、高位味感受者における食塩 (□) と PROP (■) に対する味覚強度の強度評定値。食塩と PROP は比較を容易にするために重ねて描いた。味不感受者、中位味感受者、高位味感受者の PROP 比は、それぞれ、PROP 比 < .04, 0.4 ≤ PROP 比 < 1.2, PROP 比 ≥ 1.2 である。

という式で表される。われわれは、PROP比を、苦味の中程度の感受者（中位味感受者）と高程度の感受者（高位味感受者）とを区別する為に用いた（Figure 2を参照のこと）。われわれは、未だ証明はできていないが、中位味感受者は優性遺伝子を一つもっており（tTあるいはTt）、高位味感受者はそれを二つもっている（TT）のではないかと予想している。何年もの間、PROP味に対する味盲²⁸⁾は、味に関する不思議な現象にすぎなかった。PROP味盲の人達は、PTCやPROP、またそれらに似た化合物に対する適切なレセプターをもっていないのであって、他の味すべてに対する感受性については、正常であると考えられてきた。しかしながら、閾値上尺度法の進歩と、その応用によって、この見解は劇的に変化した。これらの研究のもっとも初期のものは、苦味感受者らが、N-C=S結合をもたない苦味化合物であるカフェイン（Hall, Bartoshuk, Cain, and Stevens, 1975）や塩化カリウム（Bartoshuk, Rifkin, Marks, and Hooper, 1988）に強い苦味を感じることを示した。さらに、味感受者と味不感受者の違いは甘味化合物にまで拡大した。すなわち高位味感受者ちは、サッカリン（Bartoshuk, 1979）や蔗糖（Gent and Bartoshuk, 1983）に対して甘味を強く知覚したのである。PROP感受者を、高位PROP味感受者と中位PROP味感受者とに分けると、高位PROP味感受者はもっとも高い強度で味を感じたのである（Bartoshuk, 1993a, 1993b）。

Miller and Reedy (1990) は、舌上にある特定の構造をもつ組織のみを染め出すことのできる色素（メチレンブルーや一般に用いられる青色食物着色薬）を用いた染色法で、PROP味の知覚の多様性を解剖学的に説明できることを発見した。この色素は、（味蕾をもたない）糸状乳頭は染めるが、（味蕾をもつ）茸状乳頭は染めない。それ故に、茸状乳頭は、ブルーを背景としたピンクの輪に見える。茸状乳頭を顕微鏡で見ると、小さな点が見える。これらは味孔であり、味蕾に通じる導管である。Miller and Reedy は、

28) 原文では taste-blind とある。味不感受者らが相当する。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)
 多くの味蕾をもつ人は、PROP 味を強く感じることを発見した。われわれは彼らと共同で、高位味感受者について調べた (Reedy et al., 1993)。高位味感受者は、もっとも多くの味蕾をもっており、味不感受者はもっとも少なかった (Figure 2)。注目すべきことに、茸状乳頭とそこに存在する味蕾の密度が高くなると、PROP 比で表わされる PROP 味の感受力も増加した (Figure 3)。

4-1. PROP 味覚の性差

Figure 3 は、PROP 比、茸状乳頭の数、味孔密度を性別に図示したものである。これらは、女性の方が高い値を示す (Bartoshuk, Duffy, and Miller, 1994)。PROP の苦味知覚を性別に図示したものが Figure 4 である。PROP 試験用紙は、Whatman #1 濾紙を PROP の飽和溶液 (沸点近くの温度) に浸し、乾燥させ、1 cm 正方形の大きさに切って作る。用紙が乾燥するに従い、飽和した PROP 結晶が紙に残る。PROP 用紙は、結晶が被験者にとってどの程度の強さを感じさせるかを測定する簡便な方法である (PROP 試験用紙 1 枚あたり、約 1.2 mg の PROP を含有している)。甲状腺亢進症の治療用に

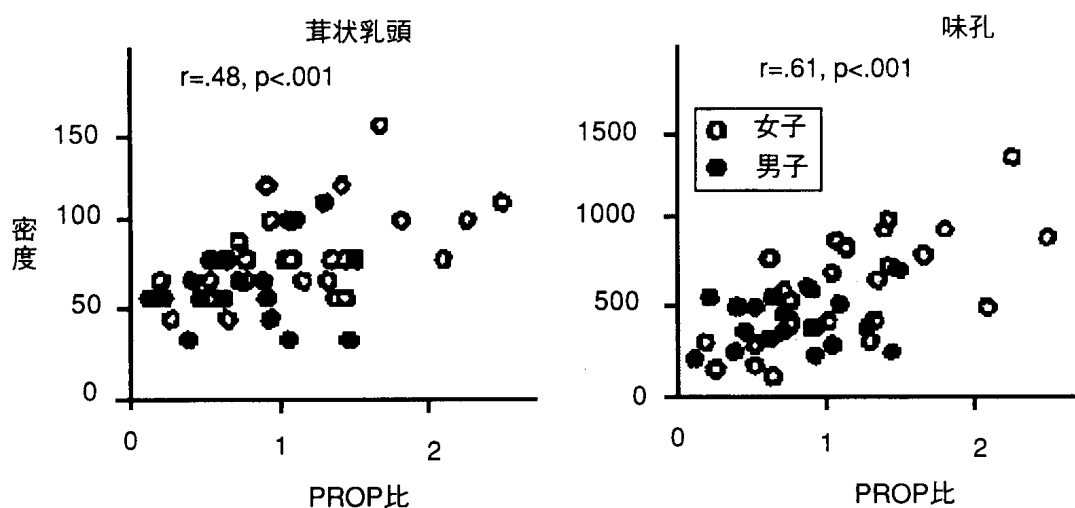


Figure 3. PROP 比と茸状乳頭、味孔との関係。被験者らは、中耳炎、頭部外傷の経験を有しない。味不感受者らを除外しても、相関の有意性は変わらない (茸状乳頭： $r=.38$, $p<.05$, 味孔： $r=.57$, $p<.001$)。

市販されている錠剤は50 mgのPROPを含有しており、この治療で継続的に摂取される量は、50~200 mgである (D. H. Solomon, 1986)。すなわち、PROP 試験用紙は、薬理作用をもたらすにはほど遠い量のPROPしか含有していないということである。被験者は、口の中に試験用紙を入れ、唾液で湿らせ、もっとも強く感じた時の味を9件法 (1 = ととても弱い, 5 = 中程度, 9 = ととても強い) で報告するように教示された。初期の研究によって得られた閾値と閾値上値を、現在の統計処理のレベルで再分析しても、性差が認められる (Bartoshuk, Duffy, and Miller, 1994)。

なぜ性差があるのか、その理由はまだわかっていない。自然界において毒物は苦味をもつことが多いが故に、女性の苦味検出力が優れているということは、健康な妊娠を可能とするために必要なことなのかもしれない。妊娠の初期、苦味感受性は高まり (J. Rodin の研究室で得られた未公開資料)、また性周期によっても変化する (Aaron, 1975; Bhatia, Sharma, and Mehta, 1981; Glanville and Kaplan, 1965a, 1965b; Parlee, 1983; Than, Delay, and Maier,

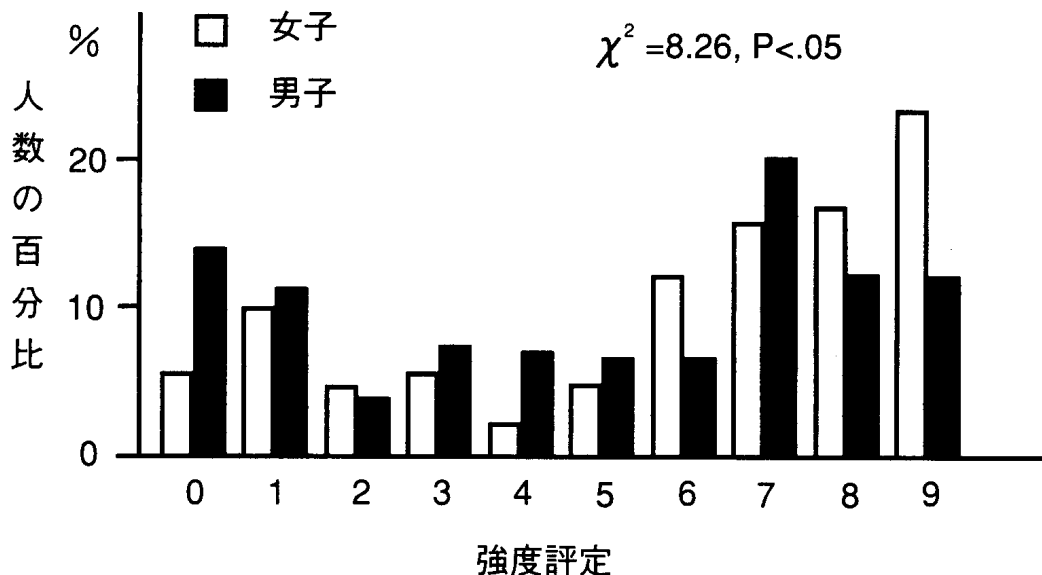


Figure 4. PROP 試験用紙に対する強度評定の男女別分布 (男子81名, 女子90名)。縦軸は、男女別に算出した百分率 (%) である。被験者らは中耳炎, 頭部外傷の経験を有しない。カイ二乗検定は4ブロックでおこなった (0-5, 6, 7, 8-9)。

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より) 1994)。女性の苦味感受性は加齢とともに弱まっていく。これは、性ホルモンが作り出されなくなる為であると思われる。甘味の渴望は性周期に連動しているという逸話も多い。PROP 味と性ホルモンとの関連は、甘味嗜好の変動性と連動させて研究される必要がある。

4-2. 他の口腔内の感覚と PROP 味覚

カプサイシン (トウガラシに含有される) が舌におかれると、刺激性熱感が生じる。中位味感受者と高位味感受者との違いが見いだされる以前の段階で、カプサイシンは (舌の前半分にあたえられると)、味不感受者と比較して、味感受者により強い刺激を与えることが調べられた (Karrer and Bartoshuk, 1991)。最近では、高位味感受者についても調べられ (Karrer et al., 1992)、またカプサイシン以外の刺激物質についても調べられた。ここでは、まず被験者は、閾値と閾値上値 (Figure 2 参照) を用いて、高位味感受者、中位味感受者、味不感受者に分けられた²⁹⁾。高位味感受者は、カプサイシン (トウガラシ)、ピペリン (黒コショウ)、ショウガ、エタノールによる刺激性熱感を、他の2グループとくらべ、もっとも強いものと評定した。Whiteheadらは (Whitehead, Beeman, and Kinsella, 1985; Whitehead and Kachele, 1994)、茸状乳頭の味蕾が三叉神経によって囲まれていることを示した。高位味感受者は、より多くの味蕾をもっており、それ故に、より多くの三叉神経をもち、痛み感受性も強いのであろう。この仮説は、舌上の味蕾のあるところとないところに、100 ppm のカプサイシンを投与するというテストにより確かめられた。高位味感受者は、多くの味蕾のある場所で刺激性熱感をより強く感じたことから、この仮説は支持された (Karrer et al., 1992)。女性の方が男性よりも高位味感受者が多く、また平均的に見て、男性よりも多くの味蕾をもつことから、あくまでも平均的に見て、男性よりもカプサイシンによる口腔の刺激性熱感を強く経験するの

29) 上述した PROP 比によって分類された。「味不感受者」を「低位味感受者」と読みかえると理解しやすい。ここでは原文に対応させた。

である (Bartoshuk et al., 1995)。

高位味感受者は、食物中の脂肪に対して敏感であるかもしれない。脂肪は味や匂いをもっていないが触覚を生じさせる。触覚は、口腔内での刺激性熱感と同様に、三叉神経に媒介されることから、高位味感受者にとってより顕著に感じられる可能性がある。最近の研究では、高位 PROP 味感受者は、高脂肪ミルクのクリーミーさをもっとも高く評価することが示された (Duffy, Bartoshuk, Lucchina, Snyder, Tym, 印刷中)。問題は、脂肪の知覚が、脂肪の嗜好と相関しているかどうかということである。高脂肪食物に対する嗜好は、PROP 感受性の違いと性の違いにより異なる。すなわち、女性では、PROP の感受性が上昇するに従い高脂肪食物への嗜好が低下し、男性では、PROP の感受性が上昇するに従い高脂肪食物への嗜好の上昇する傾向が見られる。高齢の女性においては、PROP の感受性は、体脂肪値と血漿脂肪酸値に関係していた。すなわち、PROP に対して、より高い反応性を示す高齢の女性は、より痩身であり、血漿脂肪酸の量からみると、心臓血管系の疾病のリスクがより少ないことが示されたのである (Lucchina, Bartoshuk, Duffy, Marks, and Ferris, 1995)。

5. 味覚・嗅覚と栄養素の関係

味覚と嗅覚は、栄養学的にきわめて異なった役割を果たしている。この事実は、栄養素の味と匂いを調べてみればはっきりとする。三大栄養素とは、蛋白質、炭水化物 (デンプンと糖)、脂肪のことである。一般に信じられていることに反するが、それらの中で、味あるいは匂いによって検出できるものは糖 (甘味をもつ) だけである。蛋白質、デンプン、脂肪の分子は、味レセプターや匂いレセプターを刺激するには大きすぎる。蛋白質 (ベーコンやチキン) や脂肪 (オリーブ油やゴマ油) の中には明瞭な風味をもっているものもあるように思えるが、これらは蛋白質あるいは脂肪が混ぜ合わされて生じる揮発成分によるものである。微量栄養素とは、ビタミン (食物中に含有されている量はあまりにも少量すぎて、その味・匂いを

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より) 感受することはできない) とミネラルである。分子構造が食塩のかたちをもつもの (NaCl) は塩味がし、陽イオンがナトリウムイオンよりも大きければ (例えば, KCl や CaCl_2), 塩味に苦味が付け加わる。摂取を回避しなければならぬという意味で重要な栄養素である毒物の多くは、苦味をもつ。

匂いによっては、いかなる栄養素も同定できないが、一部の栄養素は味によって同定できる。これらは、ナトリウム (塩味), 砂糖 (甘味), そして毒 (苦味) である。ナトリウムと砂糖に関しては、それらの身体内での必要度が変化することにより、それらに対応する味³⁰⁾ への嗜好が変化するという証拠がある。例えば、食塩を欠乏させるとNaClに対する嗜好が増加し (Richter, 1942-43), インシュリンを注射することにより血糖を低下させると甘味に対する嗜好が増加する (Mayer-Gross and Walker, 1946)。

5-1. 味 覚

PTC や PROP に関する初期の文献によると、苦味を強く感じる人ほど嫌いな食物が多い (レビューとして Drewnowski, 1990 がある)。ある種の苦味野菜には、PTC 様の化合物が含まれるので、初期の研究では、味感受者と味不感受者の間で野菜への嗜好の評定に違いがあるかどうかに関心が向けられた。わずかな効果はみられたが、PROP-PTC 閾値と苦味野菜への嗜好との間に明確な関係性をみることはできなかった (Jacobs, 1958; Jerzsa-Latta, Kronl, and Coleman, 1990)。高位味感受者の存在が明らかになった現在、これらの研究をやり直す必要があるだろう。さらに、食物の好みは、食物によって喚起される感覚を統合的に評価し決められるべきである。すなわち、高位味感受者と味不感受者は、苦味に対してだけでなくそれ以外の味についても異なった感覚を経験していることが考えられるためである。

30) すなわち塩味と甘味である。

苦味は、乳製品の重要な味質である。PROP-PTC 味感受者は、チェダーチーズなど幾つかの乳製品に対して、より強い苦味を知覚したという研究 (Marino et al., 1991) がある一方で、これらの味感受者らは、匂いのきついチーズ、カッテージチーズ、バターミルク、ホイップクリームはあまり嗜好しないという研究がある (Forrai and Bankovi, 1984)。子どもを用いた研究 (Anliker, Bartoshuk, Ferris, and Hooks, 1991) では、Birch (1979) の方法によって、食物と飲料の嗜好順位が調べられた。そこでは、子ども達は、興味をそそられる食物を味見し、それらの中から一番好きなものを選ぶように頼まれた。その一番好きなものをリストから外し、残りの中から再び一番好きなものを選ぶ。このことをくり返していく。さて、食物リストの中にはチェダーチーズが用意されていた。リストは、8種類の食物・飲料から構成されていたが、チェダーチーズの順位は、味不感受者で1.4、中位味感受者で3.2、高位味感受者で5.4であった。

PROP に対する高位味感受者は、中位味感受者や味不感受者と比べ、エタノールに対して、より強い苦味と刺激性熱感を感じる事が調べられた (Bartoshuk et al., 1993)。アルコール中毒者は味不感受者である傾向がつよい (Pelchat and Danowski, 1992) というデータから見て、このことは興味深い。アルコールの感覚特性が高位味感受者にとっては嫌悪的であることから、高位味感受者らはアルコール中毒に陥りにくいという可能性が示唆される。

PTC-PROP 味覚に関する初期の研究では苦味に焦点があてられていたが、後続する精神物理学的研究においては、味感受者らは甘味に対してもより強い感受性を示すことが調べられた (Bartoshuk, 1979; Gent and Bartoshuk, 1983)。以前には予想もされていなかったことであるが、最近の研究は、PROP 味に対する感受性と甘味嗜好の間に関係性の存在することを示唆している。Looy and Weingarten (1992) は、PROP 閾値に基づき、高位味感受者と味不感受者に分類された青年 (主として女子) を対象に研究をおこなった。味不感受者らは蔗糖を好んだが、高感受者らは蔗糖を好まない傾

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より) 向にあった。Weingarten と共同で研究をおこなうことにより、われわれは彼らの実験を拡大し、甘味と PROP 味に対する嗜好の間に関連性があるかどうかを、味不感受者、中位味感受者、高位味感受者の男女を用いて調べた。結果は、性と PROP 味感受性との間で交互作用を示した。Figure 5 は、12種類の甘味食物・飲料（キャンデー、甘味乳製品、焼き菓子、甘味料、甘味炭酸飲料など）に対する嗜好得点だが、女性においては、PROP に対する味覚感受性が強くなるほど下降していくことを示している (Looy and Weingarten, 1992 の研究結果を確かなものとする)。正反対の傾向が、男性においてみられる (Duffy, Weingarten, and Bartoshuk, 1995)。性差は、女性の高位高感受者が甘味を強く感受しすぎ、あまり快とは感じないが故に生じたのかもしれない。あるいは、女性の高位味感受者がより以上に体重に関心があり、甘味とカロリーとの関連性故に甘味を拒否したのかもしれない。

5-2. 嗅 覚

すでに述べたように、嗅覚は栄養素に同調していない。嗅覚は、食物のラベルであり、快の重要な源泉となる。嗅覚は、味覚と比べて、より以上

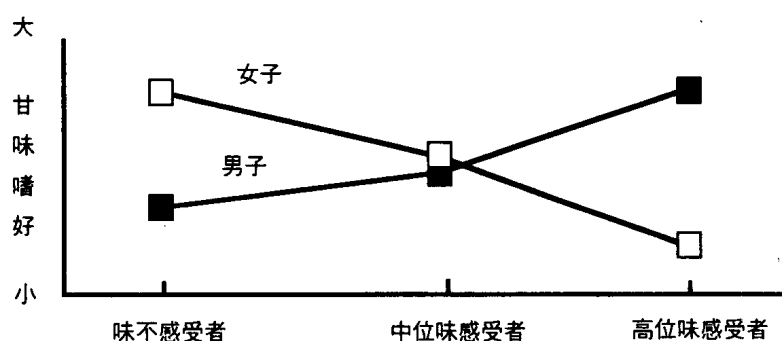


Figure 5. 味不感受者、中位味感受者、高位味感受者に分類された男女（年齢18-35才）の甘味食物・甘味飲料に対する嗜好。下位検定の結果は、女子味不感受者と女子高位味感受者間に ($P < .01$), また女子高位味感受者と男子高位味感受者間に ($P < .05$) 有意な差異が見られた。

に消失しやすいが故に、この消失が食行動にどのような結果をもたらすかという疑問がでてくる。健康を志向する一群の人々にとっては、嗅覚の機能不全が栄養不良をもたらせることはない (Ferris and Duffy, 1989; Mattes and Cowart, 1994)。しかし、これらの人々にとって、食べることによって得られる快の程度は低くなり、一部の人達は味への注意を高めることにより、その不足を補っているようである。事実、嗅覚が機能不全にある人、特に高齢の女性は、慢性疾患を患うリスクの高い食事をとっている (Duffy, Backstrand, and Ferris, 1995)。嗅覚の低下は、果物と野菜に対する嗜好の低下、高脂肪甘味食の摂取増加、脂肪の高摂取とむすびついている。このことは、高齢者が食事を通じて慢性疾患をコントロールすることの困難さを高める。特に施設で生活する高齢者にとっては、食物のにおい物質の濃度を上げたり (Schiffman and Warwick, 1993)、見た目を変えたり、食事の順序や回りの雰囲気を変えたりすることにより、食べることの楽しみを高めるべきであろう。

6. 結 論

食物は、口腔と鼻腔にあるレセプターと接触し、質的に異なったいくつもの感覚を生じさせる。人は、これらの感覚の何れかに注意を集中させることもできるが、通常は、これらが統合されたものをもって食物を知覚する。神経系は、アイスクリーム、ピザ、トウガラシといったものを認識するが、これは、レセプターから流入してくる味、匂い、触感、刺激性熱感といった感覚の洪水から作り出されるものである。味から得られる快は、生物学的に固定された神経メカニズムを反映している (人は生まれながらにして、甘味を好み、苦味を嫌う) が、匂いから得られる快は、経験を反映している (人は学習によって、チョコレートを好み、糞尿を嫌うようになる)。病理障害は、食物から生じる感覚を変化させることがある。味や匂いは快をもたらすものであるが故に、その障害は生きる喜びを損なわせる。遺伝的変動は、味の経験を個体間で相当に異なるものとさせ、その結果、食べる

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)
ことによってもたらされる快, 食物の選択, 最終的には栄養に影響をあたえる。

REFERENCES

- Aaron, M. (1975). Effect of the menstrual cycle on subjective ratings of sweetness. *Perceptual and Motor Skills*, 40, 974.
- Amoore, J. E., Johnston, J. W., & Rubin, M. (1964). The stereochemical theory of odor. *Scientific American*, 210, 42-49.
- Anliker, J. A., Bartoshuk, L. M., Ferris, A. M., & Hooks, L. D. (1991). Children's food preferences and genetic sensitivity to the bitter taste of PROP. *American Journal of Clinical Nutrition*, 54, 316-320.
- Bartoshuk, L. M. (1978). The psychophysics of taste. *American Journal of Clinical Nutrition*, 31, 1068-1077.
- Bartoshuk, L. M. (1979). Bitter taste of saccharin: Related to the genetic ability to taste the bitter substance 6-n-propylthiouracil (PROP). *Science*, 205, 934-935.
- Bartoshuk, L. M. (1993a). The biological basis of food perception and acceptance. *Food Quality and Preference*, 4, 21-32.
- Bartoshuk, L. M. (Ed.) (1993b). *Genetic and pathological taste variation: What can we learn from animal models and human disease?* New York: Wiley.
- Bartoshuk, L. M., Catalanotto, F. C., Scott, A. E., & Solomon, G. M. (1989). Spatial taste losses associated with head trauma, upper respiratory infection and nasal symptoms [abstract]. *Chemical Senses*, 14, 684.
- Bartoshuk, L. M., Conner, E., Karrer, T., Kochenbach, K., Palcso, M., Snow, D., Pelchat, M., & Danowski, S. (1993). PROP supertasters and the perception of ethyl alcohol [abstract]. *Chemical Senses*, 18, 526-527.
- Bartoshuk, L. M., & Duffy, V. B. (1995). Taste and smell in aging. In E. J. Masoro (Eds.), *Handbook of Physiology: Section II: Aging* (pp. 363-375). New York: Oxford University Press.
- Bartoshuk, L. M., Duffy, V. B., Berger, A., Karrer, T., Snyder, D. & Sasaki, C. (1995). Women perceive greater oral burn from capsaicin: Clinical implications for oral pain. [abstract]. *Chemical Senses*, 20, 663-664.
- Bartoshuk, L. M., Duffy, V. B., & Miller, I. J. (1994). PTC/PROP tasting: Anatomy, psychophysics, and sex effects. *Physiology and Behavior*, 56, 1165-1171.
- Bartoshuk, L. M., Duffy, V. B., Reed, D., & Williams, A. (1995). Supertasting, earacjes, and head injury: Genetics and pathology alter our taste worlds. *Neuroscience and*

- Biobehavioral Reviews*, 20, 79–87.
- Bartoshuk, L. M., Kveton, J., Yanagosawa, K., & Catalanotto, F. (1994). Taste loss and taste phantoms: A role of inhibition in taste. In K. Kurihara, N. Suzuki, & H. Ogawa (Eds.), *Olfaction and Taste. XI*, (pp. 557–560). New York: Springer-Verlag.
- Bartoshuk, L. M., Rifkin, B., Marks, L. E., & Hooper, J. E. (1988). Bitterness of KCl and benzoate: Related to PTC/PROP [abstract]. *Chemical Senses*, 13, 517–528.
- Bhatia, S., Sharma, K. N., & Mehta, V. (1981). Taste responsiveness to phenylthiocarbamide and glucose during menstrual cycle. *Current Science*, 50, 980–983.
- Birch, L. (1979). Dimensions of preschool children's food preferences. *Journal of Nutrition Education*, 11, 77–80.
- Birch, L. L., McPhee, L., Steinberg, L., & Sullivan, S. (1990). Conditioned flavor preferences in young children. *Physiology and Behavior*, 47, 501–505.
- Blakeslee, A. F., & Fox, A. L. (1932). Our different taste worlds. *Journal of Heredity*, 23, 97–107.
- Brillat-Savarin, J. A. (1825). *The physiology of taste* (M. F. K. Fisher, Trans.). New York: Knopf.
- Burdach, K., & Doty, R. (1987). The effects of mouth movements, swallowing and spitting on retronasal odor perception. *Physiology and Behavior*, 41, 353–356.
- Cain, W. S. (1987). Taste vs. smell in the organization of perceptual experience. In J. Solms, D. A. Booth, R. M. Pangborn, & O. Raunhardt (Eds.) *Food acceptance and Nutrition* (pp. 63–77) San Diego, CA: Academic Press.
- Cain, W. S., & Murphy, C. L. (1980). Interaction between chemoreceptive modalities of odour and irritation. *Nature*, 284, 255–257.
- Cain, W., Reid, F., & Stevens, J. (1990). Missing ingredients: Aging and the discrimination of flavor. *Journal of Nutrition for the Elderly*, 9, 3–15.
- Calvino, A., Garcia-Medina, M., & Cometto-Muniz, J. (1990). Interactions in caffeine-sucrose and coffee-sucrose mixtures: Evidence of taste and flavor suppression. *Chemical Senses*, 15, 505–519.
- Catalanotto, F. A., Bartoshuk, L. M., Östrum, K. M., Gent, J. F., & Fast, K. (1993). Effects of anesthesia of the facial nerve on taste. *Chemical Senses*, 18, 461–470.
- Catalanotto, F., Lecadre, Y., Robinson, M., & Bartoshuk, L. (1992). Effects of 7th cranial nerve anesthesia on taste [abstract] *Chemical Senses*, 17, 602.
- Collings, V. B. (1974). Human taste response as a function of locus of stimulation on the tongue and soft palate. *Perception and Psychophysics*, 16, 169–174.
- Costanzo, R. M., & Zasler, N. D. (1991). Head trauma. In T. Getchell, R. L. Doty, L. M. Bartoshuk, & J. B. Snow (Eds.), *Smell and taste in health and disease* (pp. 711–

- 今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)
730). New York: Raven Press.
- Deems, D. A., Doty, R. L., Settle, R. G., Moore-Gillon, V., Shaman, P., Mester, A. F., Kimmelman, C. P., Brightman, V. J., & Snow, J. B. (1991). Smell and taste disorders: A study of 750 patients from the University of Pennsylvania Smell and Taste Center. *Archives of Otolaryngology-Head and Neck Surgery*, 117, 519–528.
- DiLisio, G. J. (1990). *Taste alteration in subjects with acute otitis media or middle ear fluid/taste preservation in otolaryngologic patients*. Unpublished medical school thesis, Yale University School of Medicine, New Haven, CT.
- Doty, R. L., & Frye, R. (1989). Influence of nasal obstruction on smell function. *Otolaryngologic Clinics of North America*, 22, 397–411.
- Drewnowski, A. (1990). Genetics of taste and smell. *World Review of Nutrition and Dietetics*, 63, 194–208.
- Duffy, V. B. (1992). *Olfactory dysfunction, food behaviors, dietary intake, and anthropometric measures in single-living, elderly women*. Unpublished doctoral dissertation, University of Connecticut, Storrs.
- Duffy, V. B., Backstrand, J., & Ferris, A. (1995). Olfactory dysfunction and related nutritional risk in free-living, elderly women. *Journal of the American Dietetic Association*, 95, 879–884.
- Duffy, V. B., Bartoshuk, L. M., Lucchina, L. A., Snyder, D. J., Tym, A. (in press). Supertasters of PROP (6-n-propylthiouracil) rate the highest creaminess to high-fat milk products [abstract]. *Chemical senses*.
- Duffy, V. B., Weingarten, H. P., & Bartoshuk, L. M. (1995). Preference for sweet in young adults associated with PROP (6-n-propylthiouracil) genetic taster status and sex. *Chemical Senses*, 20, 688.
- Duncan, H. J., Seiden, A. M., Paok, S. I., & Smith, D. V. (1991). Differences among patients with smell impairment resulting from head trauma, nasal disease, or prior upper respiratory infection [abstract]. *Chemical senses*, 16, 517.
- Engen, T. (1982). *The perception of odors*. San Diego, CA: Academic Press.
- Fernberger, S. W. (1982). A preliminary study of taste deficiency. *American Journal of Psychology*, 44, 322–326.
- Ferris, A. M., & Duffy, V. B. (1989). The effect of olfactory deficits on nutritional status: Does age predict individuals at risk? In C. Murphy, W. S. Cain, & D. Hegsted (Ed.), *Annals of The New York Academy of Sciences*, 561, (pp.113–123). New York: New York Academy of Sciences.
- Fischer, R., & Griffin, F. (1964). Pharmacogenetic aspects of gustation. *Drug Research*, 14, 673–686.

- Forrai, G., & Bankovi, G. (1984). Taste perception for phenylthiocarbamide and food choice: A Hungarian twin study. *Acta Physiologica Hungarica*, 64, 33–40.
- Fox, A. L. (1931). Six in ten “tastebblind” to bitter chemical. *Science News Letter*, 9, 249.
- Gent, J. F., & Bartoshuk, L. M. (1983). Sweetness of sucrose, neohesperidin dihydrochalcone, and saccharin is related to genetic ability to taste the bitter substance 6-n-propylthiouracil. *Chemical Senses*, 7, 265–272.
- Gilbert, A. N., & Wysocki, C. J. (1987). The smell survey results. *National Geographic*, 172, 515–525.
- Glanville, E. V., & Kaplan, A. R. (1965a). The menstrual cycle and sensitivity of taste perception. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 92, 189–194.
- Glanville, E. V., & Kaplan, A. R. (1965b). Taste perception and the menstrual cycle. *Nature*, 206, 930–931.
- Goodspeed, R. B., Catalanotto, F. A., Gent, J. F., Cain, W. S., Bartoshuk, L. M., Leonard, G., & Donaldson, J. O. (1986). Clinical characteristics of patients with taste and smell disorders. In H. L. Meiselman & R. S. Rivlin (Eds.), *Clinical measurement of taste and smell* (pp.451–466). New York Macmillan.
- Green, B. G. (1977). Localization of thermal sensation: An illusion and synthetic heat. *Perception and Psychophysics*, 22, 331–337.
- Green, L. (1991) *Taste illusion: A partial explanation of unperceived taste loss*. Unpublished medical school thesis, Yale University School of Medicine, New Haven, CT.
- Grzegorzczak, P. B., Jones, S. W., & Mistretta, C. M. (1979). Age-related differences in salt acuity. *Journal of Gerontology*, 34, 834–840.
- Hall, M. J., Bartoshuk, L. M., Cain, W. S., & Stevens, J. C. (1975). PTC taste blindness and the taste of caffeine. *Nature*, 253, 442–443.
- Halpern, B. P., & Nelson, L. M. (1965). Bulbar gustatory responses to anterior and to posterior tongue stimulation in the rat. *American Journal of Physiology*, 209, 105–110.
- Harris, H., & Kalmus, H. (1949). The measurement of taste sensitivity to phenylthiourea (P.T.C.). *Annals of Eugenics*, 15, 24–31.
- Henkin, R. I., Larson, A. L., & Powell, R. D. (1975). Hypogeusia, dysgeusia, hyposmia, and dysosmia following influenza-like infection. *Annals of Otolaryngology and Laryngology*, 84, 672–682.
- Hornung, D. E., & Enns, M. P. (1987). Odor-taste mixtures. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 510, 86–90.
- Jacobs, H. L. (1958). Studies on sugar preference: I. The preference for glucose

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)

- solutions and its modification by injections of insulin. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51, 304–310.
- Jerzsa-Latta, M., Kronl, M., & Coleman, P. (1990). Use and perceived attributes of cruciferous vegetables in terms of genetically-mediated taste sensitivity. *Appetite*, 15, 127–134.
- Karrer, T., & Bartoshuk, L. (1991). Capsaicin desensitization and recovery on the human tongue. *Physiology and Behavior*, 49, 757–764.
- Karrer, T., Bartoshuk, L. M., Conner, E., Fehrenbaker, S., Grubin, D., & Snow, D. (1992). PROP status and its relationship to the perceived burn intensity of capsaicin at different tongue loci [abstract]. *Chemical Senses*, 17, 649.
- Kveton, J. F., & Bartoshuk, L. M. (1994). The effect of unilateral chorda tympani damage on taste. *Laryngoscope*, 104, 25–29.
- Lawless, H. T. (1980). A comparison of different methods used to assess sensitivity to the taste of phenylthiocarbamide (PTC). *Chemical Senses*, 5, 247–256.
- Lawless, H., & Stevens, D. A. (1984). Effect of aral chemical irritation on taste. *Physiology and Behavior*, 32, 995–998.
- Lehman, C. D., Bartoshuk, L.M., Catalanotto, F. C., Kveton, J. F., & Lowlicht, R. A. (1995). The effect of anesthesia of the chorda tympani nerve on taste perception in humans. *Physiology and Behavior*, 57, 943–951.
- Looy, H., & Weingarten, H. P. (1992). Facial expressions and genetic sensitivity to 6-n-propylthiouracil predict hedonic response to sweet. *Physiology and Behavior*, 52, 75–82.
- Lucchina, L., Bartoshuk, L. M., Duffy, V. B., Marks, L. E., & Ferris, A. M. (1995). 6-n-propylthiouracil perception affects nutritional status of independent-living older females [abstract]. *Chemical Senses*, 20, 735.
- Marino, S., Bartoshuk, L. M., Monaco, J., Anliker, J. A., Reed, D., & Desnoyers, S. (1991). PTC/PROP and the tastes of milk products. *Chemical Senses*, 16, 551.
- Marks, L. E., Stevens, J. C., Bartoshuk, L. M., Gent, J. G., Rifkin, B., & Stone, V. K. (1988). Magnitude matching: The measurement of taste and smell. *Chemical Senses*, 13, 63–87.
- Mattes, R., & Cowart, B. (1994). Dietary assessment of patients with chemosensory disorders. *Journal of the American Dietetic Association*, 94 (1), 50–56.
- Mayer-Gross, W., & Walker, J. W. (1946). Taste and selection of food in hypoglycaemia. *British Journal of Experimental Pathology*, 27, 297–305.
- Miller, I. J., & Reedy, F. E. (1990). Variations in human taste bud density and taste intensity perception. *Physiology and Behavior*, 47, 1213–1219.

- Moore, L. M., Nielsen, C. R., & Mistretta, C. M. (1982). Sucrose taste thresholds: Age-related differences. *Journal of Gerontology*, 37, 64-69.
- Mozell, M. M., Schwartz, D. N., Youngentob, S. L., Leopold, D. A., Hornung, D. E., & Sheehe, P. R. (1986). Reversal of hyposmia in laryngectomized patients. *Chemical Senses*, 11, 397-410.
- Mozell, M. M., Smith, B., Smith, P., Sullivan, L., & Swender, P. (1969). Nasal chemoreception in flavor identification. *Archives of Otolaryngology*, 90, 367-373.
- Murphy, C. (1986). Taste and smell in the elderly. In H. L. Meiselman & R. S. Rivlin (Eds.), *Clinical measurement of taste and smell* (pp. 343-371). New York: Macmillan.
- Murphy, C., & Cain, W. S. (1980). Taste and olfaction: Independence vs interaction. *Physiology and Behavior*, 24, 601-605.
- Murphy, C., Cain, W. S., & Bartoshuk, L. M. (1977). Mutual action of taste and olfaction. *Sensory Processes*, 1, 204-211.
- Pangborn, R. M. (1980). *A critical analysis of sensory responses to sweetness*. San Diego, CA: Academic Press.
- Parlee, M. B. (1983). Menstrual rhythms in sensory processes: A review of fluctuations in vision, olfaction, audition, taste and touch. *Psychological Bulletin*, 93, 539-548.
- Pelchat, M. L., & Danowski, S. (1992). A possible genetic association between PROP-tasting and alcoholism. *Physiology Behavior*, 51, 1261-1266.
- Pelchat, M. L., Grill, H. J., Rozin, P., & Jacobs, J. (1983). Quality of acquired responses to tastes by *Rattus norvegicus* depends on type of associated discomfort. *Journal of Comparative Psychology*, 97, 140-153.
- Pelchat, M. L., & Rozin, P. (1982). The special role of nausea in the acquisition of food dislikes by humans. *Journal of Comparative Psychology*, 3, 341-351.
- Pfaffmann, C., & Bartoshuk, L. M. (1989). Psychophysical mapping of a human case of left unilateral ageusia [abstract]. *Appetite*, 14, 738.
- Pfaffmann, C., & Bartoshuk, L. M. (1990). Taste loss due to herpes zoster oticus: An update after 19 months. *Chemical Senses*, [abstract] 15, 657-658.
- Pierce, J., & Halpern, B. P. (1995). Orthonasal and retronasal identification of common substances presented as vapor phase stimuli [abstract]. *Chemical Senses*, 20, 757-758.
- Reedy, F. E., Bartoshuk, L. M., Miller, I. J., Duffy, V. B., Lucchina, L., & Yanagisawa, K. (1993). Relationships among papillae, taste pores, and 6-n-propylthiouracil (PROP) suprathreshold taste sensitivity [abstract]. *Chemical Senses*, 18, 618-

今田・坂井：人はなぜ食べるのか(1)：味覚と嗅覚 (Duffy and Bartoshuk, 1996 より)

619.

Richter, C. P. (1942-43). Total self regulatory functions in animals and human beings. *Harvey Lecture Series*, 38, 63-103.

Ritter, F. N. (1964). Fate of olfaction after laryngectomy. *Archives of Otolaryngology*, 79, 169-171.

Rozin, P. (1982). "Taste-smell confusions" and the duality of the olfactory sense. *Perception and Psychophysics*, 31, 397-401.

Schechter, P. J., & Henkin, R. I. (1974). Abnormalities of taste and smell after head trauma. *Journal of Neurology*, 37, 802-810.

Schiffman, S. S. (1977). Food recognition by the elderly. *Journal of Gerontology*, 32, 586-592.

Schiffman, S. S., Hornack, K., & Reilly, D. (1979). Increased taste thresholds of amino acids with age. *American Journal of Clinical Nutrition*, 32, 1622-1627.

Schiffman, S. S., & Warwick, Z. S. (1993). Effects of flavor enhancement of foods for the elderly on nutritional status: Food intake, biochemical indices, and anthropometric measures. *Physiology and Behavior*, 53, 395-402.

Ship, J., & Weiffenbach, J. (1993). Age, gender, medical treatment and medication effects on smell identification. *Journal of Gerontology*, 48, M26-M32.

Smith, D. V. (1991). Taste and smell dysfunction. In M. M. Paparella, D. A. Shumrick, J. L. Gluckman, & W. L. Meyerhoff (Eds.), *Otolaryngology: head and neck* (pp. 1911-1934). Philadelphia: Saunders.

Snyder, L. H. (1931). Inherited taste deficiency. *Science*, 74, 151-152.

Solomon, D. H. (1986). Treatment of Graves' hyperthyroidism. In S. H. Ingbar & L. E. Braverman (Eds.), *The thyroid: A fundamental and clinical text* (pp. 987-1014). Philadelphia: Lippincott.

Solomon, G. (1991). *Patterns of taste loss in clinic patients with histories of head trauma, nasal symptoms, or upper respiratory infection*. Unpublished medical school thesis, Yale University School of Medicine, New Haven, CT.

Solomon, G. M., Caralanotto, F., Scott, A., & Bartoshuk L. M. (1991). Patterns of taste loss in clinic patients with histories of head trauma, nasal symptoms, or upper respiratory infection. *Yale Journal of Biology and Medicine*, 64, 280.

Stevens, D. A., & Lawless, H. T. (1981). Age-related changes in flavor perception. *Appetite*, 2, 127-136.

Stevens, J. C., & Cain, W. S. (1985). Age-related deficiency in the perceived strength of six odorants. *Chemical Senses*, 10, 517-529.

Stevens, J. C., & Cain, W. S. (1987). Old-age deficits in the sense of smell as gauged by

- thresholds, magnitude matching, and odor identification. *Psychology and Aging*, 2, 36–42.
- Stevens, J. C., Plantinga, A., & Cain, W. S. (1982). Reduction of odor and nasal pungency associated with aging. *Neurobiology of Aging*, 3, 125–132.
- Sumner, D. (1967). Post-traumatic ageusia. *Brain*, 90, 187–202.
- Than, T. T., Delay, E. R., & Maier, M. E. (1994). Sucrose threshold variation during the menstrual cycle. *Physiology and Behavior*, 56, 237–239.
- Todrank, J., & Bartoshuk, L. M. (1991). A taste illusion: Taste sensation localized by touch. *Physiology and Behavior*, 50, 1027–1031.
- Tomita, H., Ikeda, M., & Okuda, Y. (1986). Basis and practice of clinical taste examinations. *Auris Nasus Larynx* (Tokyo), 13 (Suppl. I), S1–S15.
- Urbantschitsch, V. (1876). *Beobachtungen über anomalien des geschmacks der tastempfindungen und der speichelsecretion in folgr von crkrankungen der paukenhöhle*. Stuttgart: Verlag von Ferdinand Enke.
- Weiffenbach, J. M. (1989). Assessment of chemosensory functioning in aging. In C. Murphy, W. S. Cain, & D. M. Hegsted (Eds.), *Nutrition and the chemical senses in aging: Recent advances and current research needs* (pp. 56–64). New York: New York Academy of Sciences.
- Weiffenbach, J. M., Baum, B. J., & Burghauer, R. (1982). Taste thresholds: Quality specific variation with human aging. *Journal of Gerontology*, 37, 372–377.
- Whitehead, M. C., Beeman, C. S., & Kinsella, B. A. (1985). Distribution of taste and general sensory nerve endings in fungiform papillae of the hamster. *American Journal of Anatomy*, 173, 185–201.
- Whitehead, M. C., & Kachele, D. L. (1994). Development of fungiform papillae, taste buds, and their innervation in the hamster. *Journal of Comparative Neurology*, 340, 515–530.
- Williams, A. (1995). *Effects of otitis media on taste in children*. Unpublished senior thesis, Yale University School of Medicine, New Haven, CT.
- Yanagisawa, K., Bartoshuk, L. M., Karrer, T. A., Kveton, J. F., Catalanotto, F. A., Lehman, C. D., & Weiffenbach, J. M. (1992). Anesthesia of the chorda tympani nerve: Insights into a source of dysgeusia [abstract]. *Chemical Senses*, 17, 724.
- Zellner, D. A., Rozin, P., Aron, M., & Kulish, C. (1983). Conditioned enhancement of human's liking for flavor by pairing with sweetness. *Learning and Motivation*, 14, 338–350.