

総 説

摂食の行動生理学～何を食べるかを脳はどう決めているか？

裕 哲 崇

Behavioral Physiology of Feeding —How Do Our Brains Choose Our Daily Diet?

SAKO NORITAKA

私たちは、今身体が必要としている栄養素をどう瞬時に見分け、選択し、摂取しているのでしょうか。あまたある物質の中には、食物のようなフリをしているが、毒物を含んでいるものもあるかもしれない。その毒物を避けるためには、新奇性恐怖や食物嫌悪学習が役にたつだろう。さらには、味覚では検知できないような、非常に微量であるが生体にとって必要な栄養素をどのように検知しているのでしょうか。

本総説では、普段何気なく行っている食物選択行動が、体内の不足栄養素を勘案しながら非常に精密に行われていること、さらには、いわゆる「食わず嫌い」や「食べ物の好き嫌い」が極めて合理的な脳での判断のもとに行われている現象であることなどを、筆者らの研究成果を中心に解説する。

キーワード：摂食行動、食物選択、味覚、新奇性恐怖、食物嫌悪学習

How do humans make daily diet choices? For example, certain types of Japanese foods may not be acceptable to foreigners, and certain types of foreign cuisine may not be acceptable to Japanese. This situation (to be cautious towards the news) is called "neophobia". This attitude defends an organism from potential danger elicited by the intake of unfamiliar food. When a poison is taken by mistake, the mechanism called conditioned taste aversion will be working. This mechanism is important with respect to refraining from ingesting food with the same taste again. Recently, we found that the physical properties as well as the taste of food can function as conditioned stimuli for acquiring a conditioned food aversion. We also identified mechanisms by which animals managed their deficient nutrition. This paper reviews the behavioral mechanisms of food choice and food intake including the results of our recent study.

Key words: Feeding behavior, Food choice, Taste, Neophobia, Conditioned food aversion

1. はじめに

今日の夕食のメニューを何にするかに悩んでいる市民は少なくないようである。また、一流のシェフが一流の食材を用いて調理した複数のメニューから、ただひとつだけを選びなさいと言われると判断に迷うことがある。私たち動物、特にヒトのような雑食性の動物にとって、栄養素の摂取は、まずはあまたある食べ物の中から何を食べるのかという判断をするところから始まる。この判断は、どのようなメカニズムで行わ

れているのだろうか。従来のサイエンスの俎上にはのせることが困難であった、ある意味非常に俗物的なこの疑問に対して、近年、筆者らの行動生理学および神経生理学的な研究が答えを出しつつある。本総説では、「何を食べるかを脳はどのように判断しているか？」という、この非常に単純な疑問に対して生理学の立場から考察したい。

2. 味覚を手がかりとした食物選択

ヒトを含め多くの霊長類は、甘味・酸味・塩味・苦

味・うま味の5つを基本味として感じる事が知られているが¹⁾、このうち、甘味はおいしく好ましい味と感じるのに対して、酸味や苦味はまずくて忌避すべき味とを感じる。塩味やうま味は、特定の濃度範囲はおいしく感じるが、一定濃度以上になるとむしろまずく感じる²⁻⁴⁾。これは、甘味が、炭水化物(糖)のようなエネルギーのシグナルであり積極的に摂取するのが合理的であり、逆に、酸味と苦味はそれぞれ、腐敗物と毒物(アルカロイド)を含有しているシグナルであることを理解すれば、非常に理にかなった選択をしていることがわかる。塩味とうま味は、それぞれ無機塩とアミノ酸のシグナルであり、これらは一定量の摂取は生体にとって必要であるが、逆に過剰摂取は害となることを考え合わせると、特定の濃度範囲のみおいしく感じるのはこれまた非常に合理的である。進化論的には、このように感じる事ができた動物だけが、生存競争に打ち勝ってきたため、現在も地球に存在し得ると考えられている^{5,6)}。

この味覚による食物選択判断の原則は、食性の異なる動物においても成立する。例えば、肉食獣であるネコの味覚神経は、その栄養源となる肉に含まれるアミノ酸に対しては大きな応答を示すのにもかかわらず、われわれヒトが甘いと感じるショ糖に対してはほとんど反応を示さない⁵⁾。また、筆者らは、ラットやある種のマウスが、ヒトではほとんど味として認識できない Polycose などの長鎖炭水化物を強く嗜好し、かつ、この溶液を舌に作用させると大きな味覚神経応答の現れられることを発見した⁷⁻⁹⁾。これは、齧歯類が本来主食としている穀物の主成分がでんぷんなどの長鎖炭水化物であり、この味を感じる事が生存に有利であると考えれば説明がつく。

このように味覚は、その動物の食性に依じて極めて合理的にコントロールされているが、どのような食性の動物であっても、その食物選択上の原則は、体にとって必要なものをおいしく感じ、不要なものをまずく感じるということが基盤になっているのがおわかり頂けると思う。

3. 新奇性恐怖による食物選択のコントロール

「食わず嫌い」という言葉がある。これは、一般的には、実際に食べてもいないのに当該の食物を“まずそうだと感じて”忌避することを指しているようである。実際に、私たちが、見知らぬ町に旅行に出かけ、見たことも嗅いだこともないような色や匂いを呈するメニューを提供されたら、簡単に摂取するのは困難であろう。同様に我が国を初めて訪れた外国人が、刺身や納豆を食するのに躊躇している様子は日常的にも

経験する。この現象は、新奇性恐怖(neophobia)と呼ばれ、多くの動物が有する機能である。例えば、ラットにとっては本来甘くておいしく感じるはずのサッカリンやショ糖であっても、初めて与えられた時の摂食量は、極端に少ないことが知られている¹⁰⁾。

筆者ら(未発表)は、離乳直後(3週令)のラットに苦いキニーネを混入した餌を与えつづけ、このラットが8週令になった時に、キニーネ含有の苦い餌とサッカリン含有の甘い餌の選択実験を行った。その結果驚いたことにラットは、甘い餌が摂取できる状態にあるにも関わらず、今まで自分が経験してきた苦い餌に対して高い嗜好を示し、苦い餌の方を積極的に摂取した。これは、この苦い餌で育ってきたラットが、他の味質に対しては、新奇性恐怖を有しているものと考えれば説明がつく。この新奇性恐怖は、従来食べ慣れてきた食物は安全であるから積極的に摂取するように、初めての餌には、毒物が含まれている可能性があるから注意して食べるように、動物を行動づけるように働いており、食物選択にとって非常に合理的な行動であるといえよう。

しかしながら、この新奇性恐怖は、食物の化学的性状(味覚)には、影響を受けるものの、物理的性状には影響をほとんど受けない。筆者ら¹¹⁻¹³⁾は、離乳直後のラットを2群にわけ、それぞれ成分が同じ固形食と粉末食で5週間飼育した。6週目に両群のラットに形状と成分が同じで、硬さだけが異なる硬い餌と軟らかい餌を提示して両者の摂食量を測定したところ、固形食を摂食してきたラットは、自らが経験してきた餌と同じ硬さの硬い餌よりも軟らかい餌を好んで摂取することを発見した(図1-A)。この事実は、このラットが少なくとも食物の硬さに対しては新奇性恐怖を持たなかったことを意味する。反対に、軟らかい餌を摂取してきたラットは、硬い餌と軟らかい餌の摂取量がほぼ同程度であった(図1-B)。その後の研究で、これは摂食の嗜好性の問題ではなく、軟らかい餌の持続的摂食により、ラットが硬さの弁別を行えなくなったために、結果的に両餌の摂取量が同じになったものであることがわかった。しかし、この硬さ弁別能の障害は、数日のトレーニングで回復するようである¹²⁾。

4. 欠乏栄養素をおいしく感じさせる機能

生体には、欠乏した栄養素をおいしく感じさせる能力がそなわっている。特に、この能力は生体では合成できない必須アミノ酸やビタミンを摂取するのに有効な機能となる。

Torii らのグループ^{14,15)}は、必須アミノ酸のひとつであるリジンを含まない飼料を与え続けたりジン欠乏

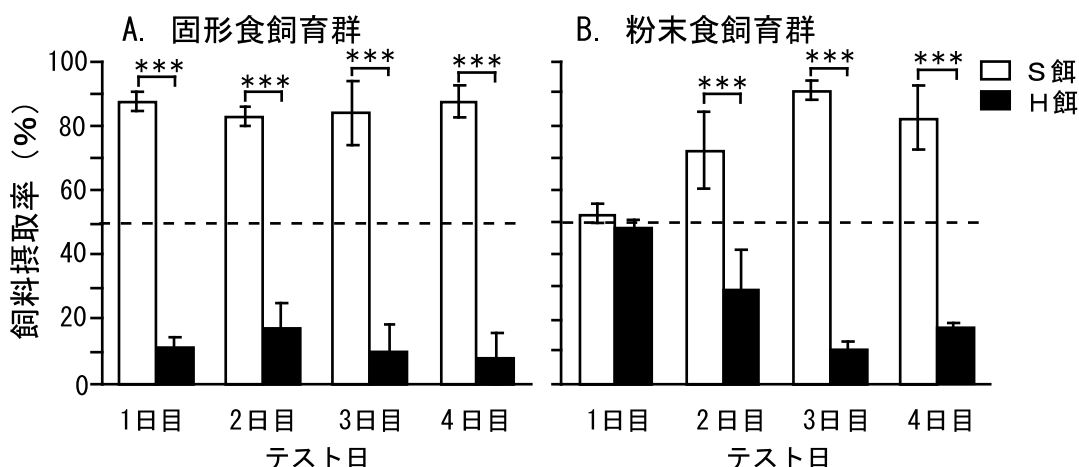


図1

固形食飼育群 (A) と粉末食飼育群 (B) に対して成分と形状が同じ軟かい餌 (S 餌) と硬い餌 (H 餌) を与えた時の摂取率。両餌を同量摂取した場合には50%となる。固形食飼育群のラットは実験初日からS 餌を好んで摂取した。粉末食飼育群のS 餌とH 餌に対する摂取率は実験当初はほぼ同じであったが、実験を重ねるとS 餌に対する嗜好を増加させた。Sako ら (2002)¹⁹⁾より引用。

ラットを作成し、これらの動物にリジンを含んださまざまな溶液を呈示して、どの溶液を好んで選択するかを調べた。その結果、リジン欠乏食摂取から数日もたつと、ラットはリジン溶液のみを選択的に摂取するようになった。本来リジンは苦味を有するので、正常なラットはこれを選択しようとはしない。この実験結果は、動物には自身が欠乏状態にある栄養素を察知し、それを選択的に摂取しようとする機能が存在することを示唆する。

リジンのように味覚を手がかりとできる栄養素が欠乏した場合には、その欠乏栄養素の味質を手がかりに食物探索行動を起こせばよいが、生体には、必須栄養素ではあるもののその必要量が、極めて微量であり、味覚閾値以下という物質も存在する。例えば、必須微量無機塩である亜鉛、カルシウム、鉄などの必要量は味覚では検知できないほど微量である。このような必須微量栄養素が欠乏した時に、動物はどのようにこれを見つけ出し摂取するのであろうか。この疑問に答えるべく行った筆者らの実験を紹介する。

離乳直後 (3週令) のラットを2群にわけ、1群には亜鉛欠乏餌を (欠乏群)、もう1群には正常餌を (正常群) 与えて5週間飼育した。もちろん、両餌の成分は亜鉛が含有しているかないかの違いだけで、他の成分はまったく同じである。この動物に味溶液選択テストを行わせたところ、不思議なことに、欠乏群は、正常群よりも食塩水に対して高嗜好を示した。特にコントロール群が忌避して摂取しない高濃度 (0.3M) の食塩水を非常に嗜好することがわかった (図2)。

動物がある特定の溶液を非常に好んで飲むというこ

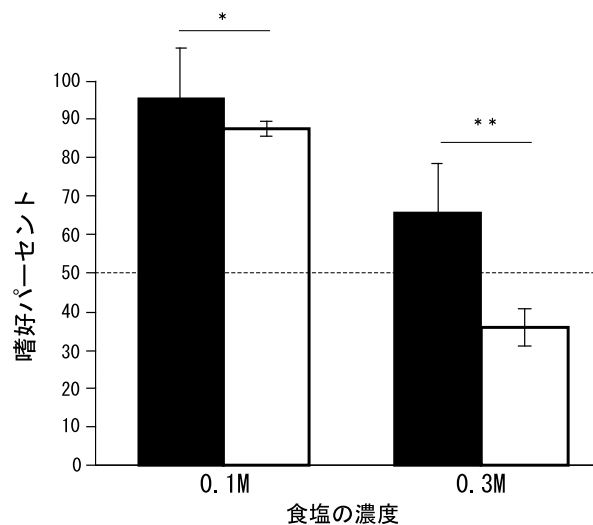


図2

48時間の二瓶選択実験 (食塩水 vs 蒸留水) による食塩水に対する嗜好パーセント。いずれの濃度も低亜鉛餌飼育群 (黒塗り) の食塩嗜好は正常餌飼育群 (白ヌキ) より有意に高い。特に、正常動物は忌避する0.3Mの食塩水を亜鉛欠乏群が好んで摂取していることに注目されたい。麩谷ら (2005)¹⁶⁾より引用。

とは、大きく二つの理由を考えなければならない。ひとつは、味覚受容器およびそこで受容した情報を脳に伝えるまでの末梢神経レベルになんらかの事情がある場合である。例えば、味覚器やそれにつながる神経の反応性が低下していたならば、本当はその溶液を飲みたくないのに、味がわからないから結果的に飲んでしまう場合がこれにあたる。

もうひとつの理由は、味覚受容器や末梢神経系は正

常であっても、生体がその成分（ここでは食塩）を必要としているという食後効果の要請によって、その溶液を飲んでしまう場合である。例えば、前述のリジン欠乏食飼育ラットが、本来苦い味のリジンを嗜好するような場合は、これにあたる。そこで、著者らは、本実験で示された低亜鉛飼育ラットが高濃度食塩水を嗜好する原因が味覚受容器レベルにあるのか、食後効果によるものかを切り分けるため、一連の実験を試行した¹⁶⁻²⁰。

最初に計画したのは、10分間という短時間の二瓶選択法である。この実験のミソは、以下のところにある。すなわち、もし、特定の味溶液に対する嗜好性がその味溶液そのものの質の違い、すなわち、味覚受容器レベルの異常にもとづくのであれば、味質の判断は、神経系を通じて秒レベルの判断で行われるはずであるから、短時間の二瓶選択法でも、低亜鉛飼育ラットは、高濃度食塩水を嗜好するはずである。しかし、その原因が食後効果によるものであれば、食塩水の摂取→消化管での吸収→体内異常の回復→内分泌系を初めとする液性情報の変化→脳部位での嗜好性亢進反応、という一連の反応がおこる必要があり、とても10分程度の短時間での嗜好測定では、変化を見つけることは困難なはずである。

はたして、その結果は、図3に示したとおりであった。すなわち、10分間という短時間で二瓶選択法を行った場合、48時間の二瓶選択法では見られていた0.1Mと0.3Mの食塩水に対する正常飼育動物と低

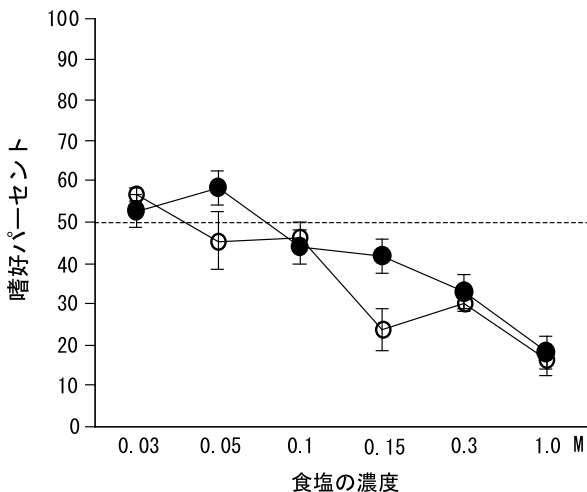


図3

短時間（10分間）の二瓶選択実験（食塩水 vs 蒸留水）による食塩水に対する嗜好パーセント。いずれの濃度においても、低亜鉛飼育群（黒塗り）と正常飼育群（白ヌキ）の食塩嗜好に有意差は見られない。この結果は、亜鉛欠乏動物に見られる食塩高嗜好は、食後効果によるものであることを示唆する。麩谷ら（2005）¹⁶より引用。

亜鉛飼育動物の嗜好パーセントの有意差は認められなくなり、低亜鉛飼育動物も正常飼育動物とまったく同様に高濃度食塩に対して忌避反応を示したのである。

この実験結果から、少なくとも亜鉛欠乏による高濃度食塩の嗜好の原因は、味覚受容器レベルにあるのではなく、食後効果にあることが示唆される。そこで、さらにこの示唆を確定するために、味覚神経切断動物を用いた行動学的実験を試行した。つまり、前述の亜鉛欠乏による食塩嗜好亢進の原因が味覚になく、すべて食後効果によるものであるとすれば、味覚神経を切断された亜鉛欠乏動物も正常動物と同様に、長時間の嗜好試験においては、高濃度食塩を好むはずであるからである。その実験結果を図4に示した。明らかに味覚神経を切断された動物でも、正常な神経をもつ動物と同様に亜鉛欠乏下におかれると高濃度食塩に対する嗜好を亢進させたのである。

食事性ナトリウム欠乏によりナトリウム摂取増加のみられる場合には、その代謝ホルモンであるアンギオテンシンIIおよびアルドステロン^{21,22}が関与していることは、すでに明白な事実であることから、筆者らは亜鉛欠乏群の高濃度食塩嗜好は、これらナトリウム代謝関連ホルモンの異常に起因するのではないかと考え、血中ナトリウムそのものに加え、アンギオテンシンおよびアルドステロンの血中濃度を測定した。その結果、血中ナトリウム濃度は、欠乏群動物の血中濃度はコントロール群のものと差はなかったものの、著し

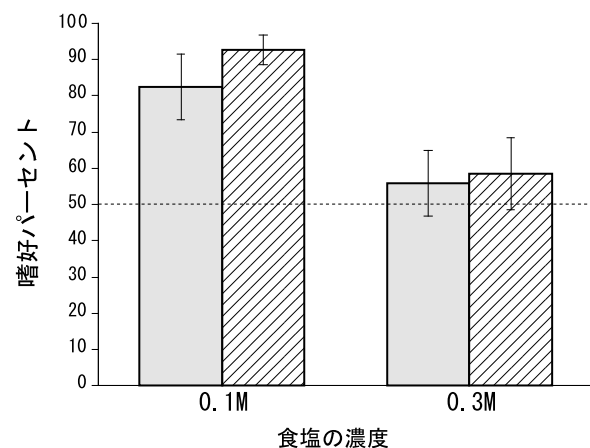


図4

味覚神経切断した亜鉛欠乏動物（シヤドウ）と疑似手術のみを行った亜鉛欠乏動物動物（斜線）の二瓶選択実験（48時間）による食塩に対する嗜好パーセント。いずれの濃度でも、味覚神経切断による影響は見られず、食塩に対して高嗜好を示している。この結果も、亜鉛欠乏動物に見られる食塩高嗜好が、食後効果によるものであることを示唆している。麩谷ら（2005）¹⁶より引用。

く大きな分散を示すことを見つけた¹⁷⁾。また、血中アルドステロンは亜鉛欠乏群が正常群の約2倍の量にまで増加しており、亜鉛の欠乏によりナトリウム代謝に重大な障害が発生していることが示唆された¹⁷⁾。

これらの事実を踏まえ、筆者らは、微量無機塩欠乏動物が食塩に対して高嗜好を示す理由を下記のように考えている。すなわち、動物が微量無機塩（ここでは亜鉛）を欠乏したとしても、その必要量は味覚閾値以下であるので、味覚での検知は不可能である。そこで動物は、“本来充足しているはずの”ナトリウムをわざと尿中に排泄して、自らをナトリウム欠乏状態に追いやる。その結果、ナトリウム代謝ホルモンであるレニン-アンギオテンシン-アルドステロン系が活性化されることになる。実験的に脳室内にアンギオテンシンIIを投与すると食塩嗜好性の上昇とアルドステロン分泌が抑制されることが知られている^{23,24)}ことからわかるように、この動物は、結果的に食塩を探索し、摂取する行動にでることになる。これが、前述の行動実験の結果見られた、亜鉛欠乏動物が高濃度食塩水を高嗜好する理由であろう。

さて、自然界においては、ナトリウムは亜鉛やカルシウムなどに比べると高濃度に分布しており、かつ、亜鉛やカルシウムなどの微量無機塩類の存在する場所にナトリウムも同時に混在している確率が非常に高いので、動物にとっては、食塩を探索し、食塩を摂取することに成功すれば、結果的に、同じ場所に存在している亜鉛やカルシウムなどの必須無機塩を摂取することとなり、亜鉛の欠乏から開放されることになるのである。

亜鉛以外の必須微量無機塩欠乏の場合にも動物は食塩に対して高嗜好を示すことが、筆者ら²⁵⁾やTordoffら^{26,27)}の報告からも明らかであり、確かに、微量無機塩の欠乏が、動物にナトリウムに対する高嗜好を惹起させることは事実のようである。

5. 味覚嫌悪学習による危険回避

新奇性恐怖は、毒物を摂取する可能性を減少させることができるが、それでもなお、誤って毒物を摂取する可能性は否めない。この危険を回避するために多くの動物は味覚嫌悪学習とよばれる能力を有している。この学習は、実験により容易に観察することが可能である。以下に、その一例を述べる。

飲料水として蒸留水のみを与えて飼育してきたラットに、サッカリンを与えると、新奇性恐怖により呈示初日は通常の蒸留水の飲量よりも少ないものの、若干量は摂取する。その直後に、内臓不快感を呈する塩化リチウムを腹腔内に投与してやると、ラットは、直前に摂取したサッカリンの味と内臓不快感を連合して記憶し、翌日、サッカリンを与えてもほとんど摂取しない。対象として、塩化リチウムのかわりに生理食塩水を投与されたラットでは、サッカリンは本来甘くておいしいので、新奇性恐怖も徐々に消滅し、日ごとにサッカリンに対する摂取量を増加させ、やがては蒸留水の摂取量よりも増加する(図5)。この味覚嫌悪学習は、一度誤って摂取してしまった毒物を再び摂取することを避けるのに合理的な行動である。

近年、筆者らは、味覚ではなく食物の温度²⁸⁻³⁰⁾や硬さ^{11,12)}を条件刺激とした嫌悪条件づけが可能であるか

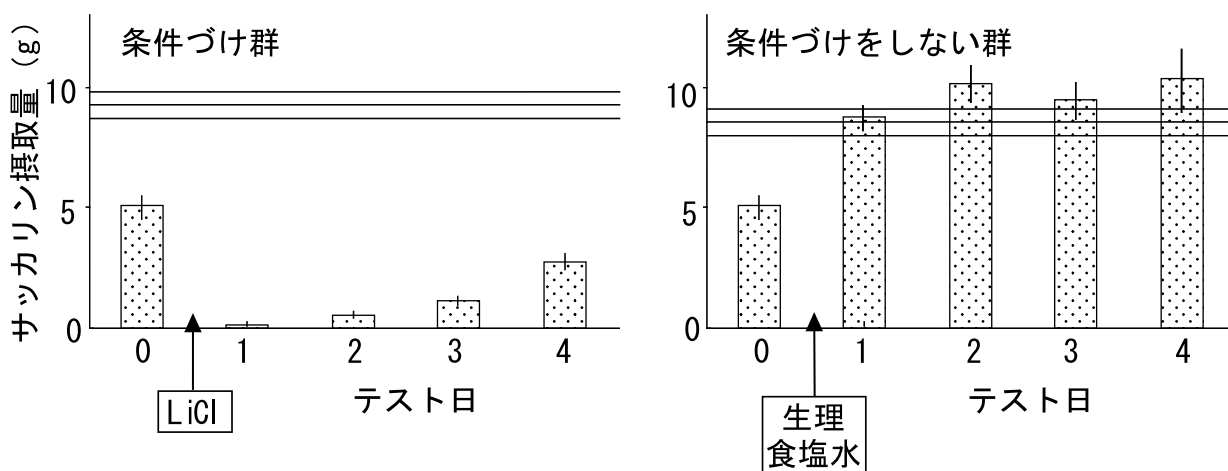


図5

サッカリンに対して味覚嫌悪条件づけを行った群(左)と行わなかった群(右)のサッカリン摂取量。横実線は、通常の蒸留水摂取量の平均および標準偏差を示す。両群とも新奇性恐怖は示すものの、条件づけをしない群は徐々にサッカリンに対する嗜好性を増加させるのに比べ、条件づけ群はサッカリンを忌避していることがわかる。Yamamotoら¹⁷⁾より改変して引用。

どうかを調べるとともに、それらの獲得に関与する脳部位、ならびに、それらの学習の特徴を検討した。その結果、5℃や40℃の蒸留水の摂取を条件刺激、その直後の内臓不快感（LiClの腹腔内投与）を無条件刺激とした場合にも、条件づけが獲得できることを明らかとした²⁸⁻³⁰。しかし、この条件づけは、条件刺激と同じ温度の味溶液には般化しなかった。また、5℃や40℃のショ糖を条件刺激とした場合には、すべての温度のショ糖溶液に般化した（図6）。反対に条件刺激を5℃または40℃のショ糖溶液とした場合は、温度ではなく、味質に般化し、その溶液がどんな温度であるかには関わらずショ糖の混入されている溶液をすべて忌避した^{28,30}。これらの事実は、動物が食物嫌悪を獲得する際に、温度よりも味覚を優先して処理していることを示唆しており、食物嫌悪条件づけにおいて、その条件刺激の選択に priority が付与されることを意味する。

この条件づけに関与する脳部位を探るため、FOS蛋白質を指標とした免疫組織学的実験および脳局所破壊実験を行ったが、その結果、この条件づけにおいても、味覚嫌悪条件づけと同様に、扁桃体にFOS様蛋白質活性が認められること、この部位を両側破壊するとこの条件づけの獲得が阻害されることを明らかにしており²⁹、扁桃体とその周辺領域は、食物嫌悪学習の獲得に対して全般的に関与している可能性が非常に高い。

同様に、食物の硬さに対しても嫌悪条件づけを獲得させることができるかどうかを検討してきた^{11,12}。ラットを2群にわけ、一方には硬い餌を、もう一方には、

軟かい餌を摂食させ、その直後に、腹腔内に塩化リチウムを投与した。もちろん、両餌の形状も成分もまったく同じである。翌日から、それぞれのラットに2種類の硬さの餌を同時提示して、どちらをより多く摂取するかを観察した。その結果、いずれのラットも塩化リチウム投与直前に摂取した硬さの餌を忌避することがわかった。また、この条件づけを繰り返すことによって、より強固な条件づけを獲得させることも可能であった。この事実は、動物には、食物の硬さを条件刺激とした嫌悪条件づけ獲得能力のあることを意味する（図7）。

6. おわりに

われわれ動物は、外界から栄養素を食物という形で摂らねば生きていくことができない。これが、いわゆる食行動を形成するのであるが、この行動には常に、

(1) 誤って毒物を摂取しないこと、(2) 欠乏している栄養素を効率良く摂取することが求められている。普段何気なく行っている食物の選択であるが、このように非常に複雑かつ、多くの情報を手がかりにして、脳が瞬時に行っている行動であることを御理解頂ければ幸いである。

謝 辞

本稿を終えるにあたり、研究に御協力頂いた朝日大学歯学部口腔機能修復学講座口腔生理学分野、朝日大学歯学部化学教室、および大阪大学大学院人間科学研究科行動生理学分野教室員各位に篤く御礼申し上げます。また、実際の実験は、神戸松蔭女子学院大学人間

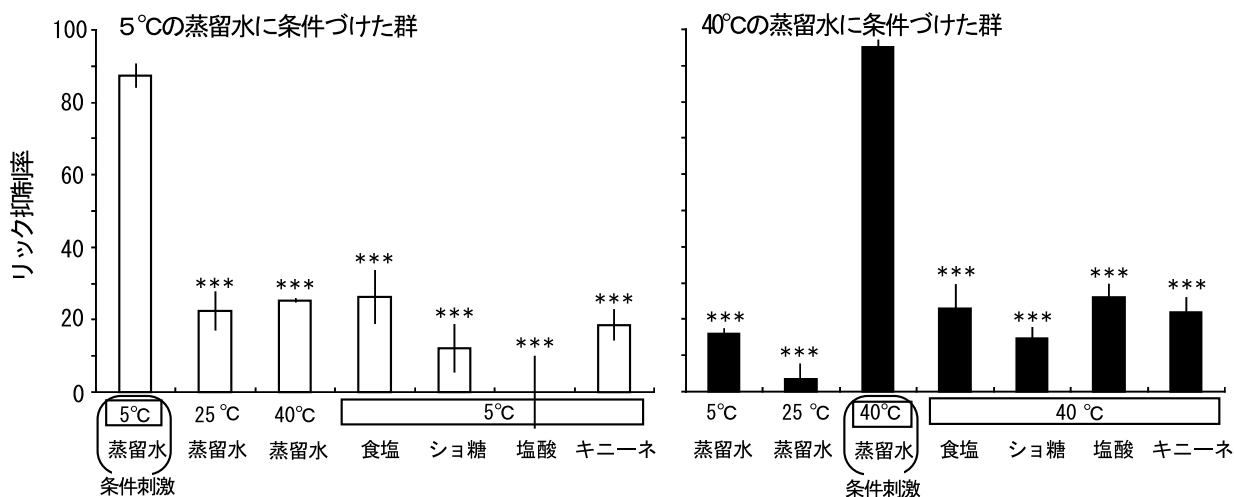


図6

5℃（左）または40℃（右）の蒸留水を条件刺激として嫌悪条件づけを獲得させたラットのリック抑制率。バーが長い溶液ほど嫌悪したことを示す。いずれの温度の蒸留水に対しても味覚嫌悪を獲得させることができたが、条件刺激と同じ温度であっても、味質情報が含まれている溶液には般化しないことがわかる。Sakoら³⁰より改変して引用。

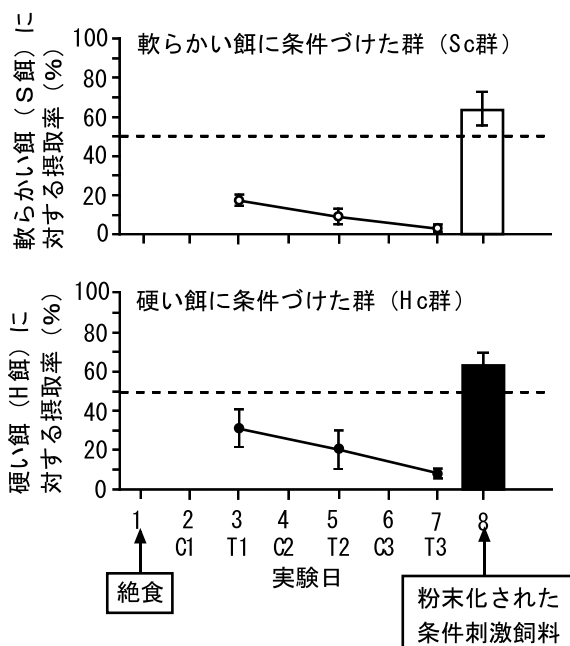


図 7

成分が同じ硬い餌 (H 餌) に条件づけられたラット (Hc 群) あるいは軟らかい餌 (S 餌) に条件づけられたラット (Sc 群) が両餌を同時に与えられたときに条件刺激 (すなわち Hc 群では H 餌, Sc 群では S 餌) を摂食した割合を示す。棒グラフで示すように、呈示される両餌を粉末状にクラッシュして与えた場合、いずれの群も粉末化餌に対する嗜好率が同程度であることから、ラットには食物の硬さを条件刺激とした食物嫌悪条件づけ獲得能のあることがわかる。横軸の C は条件づけ操作を繰り返した日であることを、T は測定日であることを示す。Sako ら¹²⁾より改変して引用。

科学部坂井信之准教授, 岡本香元京都大学大学院生, 大橋梨津子元朝日大学 PD, 麩谷嘉一元朝日大学大学院生らの尽力より行われたものであり, ここに感謝の意を表します。

文 献

- 1) 山本 隆. 脳と味覚—おいしく味わう脳のしくみ. 東京: 共立出版: 1996.
- 2) Engel R. Experimentelle Untersuchungen über die Abhängigkeit der Lust und Unlust von der Reizstärke beim Geschmacksinnes. *Archive für die Gesamte Psychologie*. 1928; 64: 1-36.
- 3) Moskowits HR, Kumraiah V, Sharma KN, Jacobs HL and Sharma SD. Effects of hunger, satiety and glucose load upon taste intensity and taste hedonics. *Physiol Behav*. 1976; 16: 471-475.
- 4) Yamaguchi S. Basic properties of Umami and its effects on food flavor. *Food Reviews International*. 1998; 14: 139-176.

- 5) 林由佳子; 日本味と匂学会編. 味のなんでも小事典. 東京: 講談社: 2004: 108-110.
- 6) 林由佳子; 日本味と匂学会編. 味のなんでも小事典. 東京: 講談社: 2004: 111.
- 7) 裕 哲崇, 小牟礼まゆみ, 望月隆一, 原田秀逸, 志村剛, 山本 隆. 甘味抑制物質によるラット炭水化物レセプターの検索. 味と匂のシンポジウム論文集. 1992; 26: 21-24.
- 8) Sako N, Kikuchi T, Shimura T and Yamamoto T; Kurihara K, Suzuki N and Ogawa H, ed. Olfaction and Taste XI. Tokyo: Springer-Verlag; 1994: 89.
- 9) Sako N, Shimura T, Komure M, Mochizuki R, Matsuo R and Yamamoto T. Differences in taste responses to Polycose and common sugars in the rat as revealed by behavioral and electrophysiological studies. *Physiol Behav*. 1994; 56: 741-745.
- 10) Yamamoto T, Fujimoto Y, Shimura T and Sakai N. Conditioned taste aversion in rats with excitotoxic brain lesions. *Neurosci Res*. 1995; 22: 31-49.
- 11) 岡本 香, 裕 哲崇, 森 友彦, 山本 隆. 食物の味, 匂い, 物理的性状が食物選択に与える影響. 日本味と匂学会雑誌. 1999; 6: 683-686.
- 12) Sako N, Okamoto K, Mori T and Yamamoto T. The hardness of food plays an important role in food selection. *Behav Brain Res*. 2002; 133: 377-382.
- 13) 裕 哲崇, 杉村忠敬, 山本 隆. 食物の選択行動はいかに制御されているか? 日本咀嚼学会雑誌. 2003; 12: 65-144.
- 14) Torii K, Mimura T and Yugari Y; Kawamura Y and Kare MR, ed. Umami: A basic taste. New York and Basel: Marcel Dekker; 1987: 513-563.
- 15) 近藤高史, 田淵英一, 小野武年, 鳥居邦夫. リジン欠乏ラットのリジン選択摂食行動学習における味神経の役割. 日本味と匂学会雑誌. 1994; 1: S167-S170.
- 16) 麩谷嘉一, 裕 哲崇, 中島清人, 勝川秀夫, 但野正朗, 山本宏治, 杉村忠敬. 亜鉛欠乏食飼育ラットの食塩嗜好亢進に味覚は関与するか? 日本味と匂学会雑誌. 2005; 12: 409-412.
- 17) 勝川秀夫, 麩谷嘉一, 中島清人, 裕 哲崇, 江口公人, 山本宏治, 杉村忠敬. 亜鉛欠乏ラットの塩嗜好へのアンギオテンシンおよびアルドステロンの関与. 日本味と匂学会雑誌. 2005; 12: 415-418.
- 18) 裕 哲崇, 勝川秀夫, 中島清人, 麩谷嘉一. 亜鉛欠乏と味覚. 日本味と匂学会雑誌. 2006; 13: 17-28.
- 19) 麩谷嘉一, 裕 哲崇, 中島清人, 中橋章泰, 勝川秀夫, 山本宏治, 杉村忠敬. 亜鉛欠乏食で一週間飼育したラットにおける食塩嗜好の亢進. 日本味と匂学会雑誌. 2006; 13: 399-402.
- 20) 勝川秀夫, 裕 哲崇, 麩谷嘉一, 中島清人, 小林倫也, 山本宏治, 杉村忠敬. 亜鉛欠乏ラットの内トリウム嗜好と脳内ホルモン. 日本味と匂学会雑誌. 2006; 13: 395-398.

- 21) Fregly MJ and Rowland NE. Preference threshold for NaCl solutions and sodium homeostasis in hypophysectomized rats. *Physiol Behav.* 1989; 145: 825-829.
 - 22) Hazon N and Henderson IW. Effects of altered dietary sodium intake on hormonal profiles in salt-sensitive hypertensive rats. *J Endocrinol.* 1990; 27: 243-248.
 - 23) Fitzsimons JT and Wirth JB. Renin-angiotensin system and sodium appetite. *J Physiol.* 1978; 274: 63-80.
 - 24) Stellar E. Salt appetite: its neuroendocrine basis. *Acta Neurobiol Exp.* 1993; 53: 475-484.
 - 25) 裕 哲崇, 勝川秀夫, 中島清人, 中橋章泰, 小林倫也, 杉村忠敬. カルシウム欠乏食飼育ラットの食塩嗜好. 日本味と匂学会雑誌. 2007 ; 14 : 345-348.
 - 26) Tordoff MG, Ulrich MG and Schulkin J. Calcium deprivation increases salt intake. *Am J Physiol.* 1990; 259: R 411-R419.
 - 27) Tordoff MG, Pilchak DM and Hughes RP. InFdependence of salt intake by calcium deprivation from the renin-angiotensin-aldosterone system. *Am J Physiol.* 1993; 264: R492-R499.
 - 28) 裕 哲崇, 大橋梨津子, 坂井信之, 楊 坤憲, 杉村忠敬. 摂取溶液温度に対する嫌悪条件づけの獲得とその特徴. 日本味と匂学会雑誌. 2001 ; 8 : 543-546.
 - 29) 大橋梨津子, 裕 哲崇, 坂井信之, 矢谷憲一郎, 杉村忠敬. 摂取溶液温度嫌悪条件づけに關与する脳部位の免疫組織化学的検討. 日本味と匂学会雑誌. 2002 ; 9 : 495-498.
 - 30) Sako N, Ohashi R, Sakai N, Katsukawa H and Sugimura T. Conditioned food aversion elicited by the temperature of drinking water as a conditioned stimulus in rats. *Physiol Behav.* 2004; 83: 93-98.
-