

総説特集：食べ物のおいしさ 2

食べ物のおいしさと脳の科学*

山本 隆・志村 剛・裕 哲 崇**

(大阪大学・人間科学部・行動生理学講座)

おいしさとは何かを探るため学生を対象に調べたところ、体が必要としているものを摂取したときの快感、好ましい口腔感覚（とくに味覚）を感じたときの快感の2つの要因が得られた。この事項を含め、より広くおいしさにかかわる要因をまとめれば、生得的、獲得性、体内欲求性、および観念的なものが考えられ、それぞれについて具体例をあげて解説した。脳内でいかにおいしさが発現するのかを、脳における味覚情報の流れと脳内物質の役割の観点から考察した。最近の知見として、おいしさの発現や食物摂取の動機づけに関与する脳内のドーパミン、ベンゾジアゼピン、麻薬様物質の働きについても述べた。

1. はじめに

おいしいとはどういうことですか？と質問されても即座には答えにくい。食物を食べておいしいと思ったりまずいと思うことは日常誰もが経験するが、改めて真正面から聞かれると考え込まざるを得ない。この質問に対する調査結果は次項で述べるが、中には「おいしいものはおいしいのであって特に理由があるわけではない」と一蹴する者すらいる。おいしさを感じるのは脳の働きである。脳に送り込まれた食物の味の神経情報がどのような脳内プロセスを経ておいしい・まずいといった感情を生み、最終的に食べたい・食べたくないといった行動に結びつくのかを最近の神経科学的実験結果をもとに考えてみたい。

2. おいしさの調査

筆者の一人（山本）が非常勤で講義をしている大阪大学歯学部2年次の学生51人（女性23、男性28）に次のような質問紙を配って自由に記述してもらった。

「あなたにとって『おいしい』とはどういうことで

すか？あなた自身の『おいしさ』の定義を思いつくだま述べて下さい。」

表1はその結果を筆者が整理し、分類したものである。「理屈抜き」というのは、先に述べたように、おいしさ（感情）をことば（理性）では表現できないとか、理屈では分析できないという立場の学生で、右脳の発達が強いか左脳の発達の弱いことを反映しているのであろうか。

この調査結果から判断すればおいしさは2つに分けて考えた方がよさそうである。1つは、体が必要としているものを摂取したときの快感であり、他の1つは、口腔感覚とくに好ましい味覚を感じたときの快感である。前者は、空腹感やのどがかわいたときに水やジュースなどを飲んだり、寒いときに暖かいスープやお茶を飲んだときである。この調査には出てこないがもう少し広く考えれば、食塩欠乏時に食塩を摂取したときや、必須アミノ酸欠乏時にその欠乏アミノ酸を摂取したときも同様の快感が生じる。これは体が要求しているときにのみ好ましく、摂取により要求が満たされたあとは原則としておいしい

*Received May 12, 1997; Accepted May 23, 1997.
Palatability of food and brain science.

**Takashi Yamamoto, Tsuyoshi Shimura and Noritaka Sako: Faculty of Human Sciences, Osaka University, 1-2 Yamadaoka, Suita, Osaka 565, Japan, E-mail: yamamoto@hus.osaka-u.ac.jp

表1 おいしさの調査結果

| | (人数) |
|-----------------------------|------|
| 理屈抜き | 2 |
| 体内状態 | |
| ① 空腹・のどが乾いたとき | 17 |
| ② 気分がいいとき | 5 |
| ③ 寒いとき・暑いとき | 3 |
| ④ 疲れたとき | 1 |
| ⑤ そのとき食べたいものを食べたとき | 1 |
| 外部環境 | |
| ① よい雰囲気(家族や友人と) | 8 |
| ② よい食環境(トイレの中はダメ) | 1 |
| 食べ物に対して | |
| ① 好きなものを食べたとき | 8 |
| ② 五感のバランスがよいもの | 6 |
| ③ 温度(冷たいもの・熱いもの) 食物に適した温度あり | 3 |
| ④ 甘いものを食べたとき | 1 |
| ⑤ 母の手作り | 1 |
| 体に対して | |
| ① 気分がよくなる・精神的に満足する | 5 |
| ② 幸せな気分になる | 4 |
| ③ 飽きることなく食べたい | 4 |
| ④ 満腹時でも食欲をおこす | 3 |
| ⑤ 思い出して食べたくなる・後日また欲しくなる | 3 |
| ⑥ (食べた瞬間に) 満足感 | 1 |

とは思わなくなるものである。それに対して、後者の好ましい (palatable) 感覚を生じさせる食べ物は「甘いもの」「五感のバランスのよいもの」であり、「飽きることなく食べたい」と思い、「満腹時でも食欲をおこす」ものである。

3. おいしさを生む諸要因

上記の調査結果には表われなかった事柄も含め、おいしさの発現に関与するいくつかの要因をまとめてみよう。

1) 生得的

すべての動物にとって、体に必要な糖、塩、アミノ酸(蛋白質)などは適当な濃度であれば、とくにそれらが欠乏状態であればあるほどおいしく感じられ、毒物、腐敗物などはつねにいやな味としてとらえられ、それに応じて唾液、消化液、ホルモンなどの分泌、顔面表情などに摂取性あるいは嫌悪性の生体反応が生じる。このように生得的に獲得されている基本的な反射活動は、延髄や橋などの下位脳幹部の機能である。そのために、ある特定の味質に選択的に応じるニューロンや、味の嗜好性・嫌悪性(好き嫌い)に応じるニューロンが解剖学的に一定の部位に集合して¹⁾、効果器支配ニューロンと連結した反射回路が形成されている。

2) 獲得性

ある食べ物、食品を好ましく思い、好きになるプ

ロセスは学習効果とよんでもさしつかえない。コーヒー、ビール、キムチなどを最初に経験する子供の頃は誰もが嫌がったはずであるが、大人になると中毒状態のようにこれらを手放せなくなる人も少なくない。しかし、このような人でもコーヒーの中のカフェイン、ビールの中のフムロン、キムチの中のカプサイシンを純化学物質として口に入れてもなおかつおいしいという人はいないであろう。つまり、このような物質も入り、他の幾多の種類の化学物質も混じり合って混然一体とした味覚効果、嗅覚効果、いわゆるフレーバーとしてのおいしさを評価できるようになったのである。子供の頃は、これらの苦味や刺激性に対する本能的な忌避反応として避けたものと考えられる。このような各種の嗜好性の飲食物にはやみつきになる要素が含まれるが、脳内の快感を生じさせる物質あるいは快感発現部位の働きを特異的に増強させる性質を有することに基づくもので、そのしくみの解明は今後の興味深い研究テーマである。

このような常習性、中毒性、麻薬性といった特殊な薬理効果を生じさせる物質(食べ物)とは違って、同じハンバーグでも母親の手作りがいいとか、カレーライスも家で食べるのが一番おいしいなどの好みがある。これは、子供の頃から折りにつけ食べさせてもらった母親の手料理に慣れて、その味を学習したことによる。母親の手料理がどれ位好きかは親子の愛情がいかにかを推測するバロメーターといっても過言ではない。女房の手料理がいいという人は夫妻仲の良い証拠でもあろう。単なる繰り返しによる慣れといった単純なものではなく、愛情を食べているといってもいい。楽しい思い出、暖かい家庭で育った人ほど「おふくろの味」の種類も多様で思い入れにも深いものがあるはずである。この領域は、まさに個人的体験の領域であり、私にとっておいしい「おふくろの味」も他の人には何とも思わなくても不思議ではない。次に述べるおいしさの評価に及ぼす情報や先入観念の影響とともにラットなどを使った動物実験がほぼ不可能なことから、この脳内機序を科学的に明確にするのは一筋縄ではいかない。

初めての食物を食べたあとで、体の調子が悪くなれば、その食べ物の味や匂いを長く記憶に留め、二度と同じものを口にしない。この現象は、1回の食経験により獲得される学習効果である。我々の調査研究では、約20%の人が幼児期あるいは学童期(学

食べ物のおいしさと脳の科学

校の給食にまつわる経験)に食後の吐き気や下痢などの胃腸障害を経験して嫌いになった食物のあることを報告している。実験動物においても、この学習を獲得させることができる。例えば、ラットにサッカリン溶液を飲ませた後、塩化リチウムを腹腔内に注射し、内臓不快感を伴った体調不全状態にすると、ラットは、翌日以降、サッカリンを嫌がって飲まなくなる。サッカリンを摂取すると体の具合が悪くなることを学習したからである。以上述べたような学習行動を味覚嫌悪学習という。

逆に、ある食物を摂取したあと具合が悪かった体調が好転したような場合はその物質の味を手がかりにして好んで摂取するようになる。これを味覚嗜好学習という。動物はこのような学習を通じて食べていいもの悪いもののレパトリーを増やしていくのである。われわれ、人間の場合は、このような学習がもとになって各人固有の食べ物に対する嗜好性の違いや好き嫌いが生じると考えられる。

3) 体内欲求性

同じ味の物質でも、おいしさ・まずさは体内の栄養状態により変化する。とくに、ホメオスタシス維持に必要な物質が欠乏した場合には、その効果は顕著である。たとえば、体内のナトリウムが何らかの原因で欠乏した場合には、動物は食塩を多量に含んだ飲食物を探索し摂取する。ナトリウム欲求あるいは食塩欲求と呼ばれる現象である。副腎萎縮のために、ナトリウム貯留ホルモンであるアルドステロン分泌が障害された少年が手づかみで食塩を多量に摂取したという臨床報告²⁾は有名である。このようなナトリウム欠乏時には、ヒトの場合、食塩の塩からさはあまり感じられず、好ましい味として知覚されるという³⁾。動物でも、ナトリウム欠乏時にはふだんは忌避するような高濃度の食塩水(0.5M)を短時間のうちに大量に摂取し、不足したナトリウムを補充する。Grill & Norgren⁴⁾が開発した味覚応答テストにより口部を中心とした運動パターンを調べると、通常のナトリウム充足時にはラットは高濃度食塩水に対して口を大きく開くなどの嫌悪応答を示すが、ナトリウム欠乏時には舌をリズムカルに動かすなどの摂取応答を示す⁵⁾。しかし、塩味以外の味質に対する応答は変化しない。このことから、ナトリウム充足時には高濃度食塩水は動物にとっては不快であるが、ナトリウム欠乏時には同じ濃度の食塩水が快に感じられていることがわかる。また、必須ア

ミノ酸の一つであるリジン欠乏のラットは、本来は苦くて嫌悪性の味であるリジン溶液を好んで摂取するようになる⁶⁾など、一般にある栄養素が体内に欠乏した場合には、一時的にその物質に対する嗜好性が高まり、不足物質の補給に有利に作用していると考えられる。

4) 観念的

この観念的要因とは先入観念とか情報操作によっておいしさ・まずさは影響を受けるということである。つまり、おいしいと思えばおいしい、まずいと思えばまずいという何とも非科学的なニュアンスの漂う要因である。もちろん明らかな味(好み)の違いがあれば話は別であるが、どの銘柄のビール、ジュース、日本茶、ウーロン茶、紅茶がおいしいかといった判断は銘柄間の味の違いが微妙なときほど観念的要因の影響を受けやすい。消費者がどれに手を出すかは、上手な宣伝がもっとも有効である。すでに他誌で述べたことであるが⁷⁾、S社のコマーシャルに次のようなものがある。「日本ではオレンジジュースであればすべて、『バレンシアオレンジジュース』と表記できます。しかし、一口にオレンジジュースといっても、バレンシア種だけでなく、ハムリン、パイナップル、ペラ、福原オレンジ等々、たくさんの種類があります。原材料からおいしさにこだわるS社は、このうち、ジュースに最もふさわしいとされるバレンシア種だけを贅沢に100%使ってジュースにしました。そのピュなおいしさ、まずは一度、お試してください」。類似のオレンジジュース間の違いを区別するのは難しく、このような宣伝広告なしに黙って店頭に並べておくだけで消費者に味の評価を期待するのは無理であろう。

このような宣伝効果の他に、同じ紅茶なのに英国御用達の紅茶と言っておく方がケニア産の紅茶と言っておく場合よりおいしいと答える人が多いという実験事実(ブランド指向に訴えた情報操作)や情報誌に載ったり、人が多く集まる店のハンバーグがおいしいと思う心理(うわさ、思い込み)も観念的要因によるものである。この要因をもっと拡大解釈すれば、食行動に及ぼす地域的、文化的、宗教的影響なども含めることができよう。筆者の一人(山本)が阪大名誉教授の河村洋二郎先生からずいぶん以前に伺った話であるが、先生のお宅にイランからの留学生を夕食に招いたとき、うかつにもイスラム教ではご法度の豚肉の入った料理を出されたそうで、知ら

ずに食べた学生はあとでトイレで吐いたり下したり大変だったそうである。「えらいもんやなー」と言われたことばが今でも思い出される。この学生は、まず豚肉というものを全く食べたことがなかったのであるか？そして豚肉を消化する能力を持たない体質になっていたのだろうか？しかし、われわれでも海外旅行をすればその土地の珍しい料理を初めて経験することがあるが、その都度吐き下しなどはしない。想像ではあるが、学生は豚肉（の味）を実は知っていて、強力な宗教的規律により、この味は避けるものとしていたのであるが、まさかと思うものが口の中に入り、吐き出すわけにもいかず飲み込んだのではなからうか。規律にそむいた罪悪感が亢じて、嘔吐、下痢に結びついたと考えるのは穿ち過ぎだろうか。不謹慎ながらイスラム教の人に豚肉料理を出して実験してみたいところである。

このような観念的要因は動物にはみられない。ヒトのヒトたる由縁は、大脳皮質連合野の発達にあるわけだから、高次の精神活動の座と考えられる大脳皮質連合野にこの食べ物はおいしいのだという観念が外発的あるいは内発的に植え込まれることにより、嗜好性ならびにそれに基づく食行動が影響を受けるものと考えられる。われわれの脳は、特に食べ慣れていない食物に対する微妙な味・おいしさの違いを即座には判断できない性質をもち、皮質下の快・不快の評価中枢はあまりに発達しすぎた大脳皮質連合野から強力な影響を受けるのである。

4. 脳における味覚情報の流れ

食物の嗜好性にかかわる感覚要素のうち、口腔粘膜に存在する味蕾からの味覚情報は、味覚神経を通過して脳に送り込まれる。そして、味覚神経→延髄孤束核→視床味覚野→大脳皮質味覚野の順に味覚情報は上行し、さらに大脳皮質前頭連合野を介して視床下部や扁桃体にも味覚情報は送られる。

食物の摂取、咀嚼、嚥下に際しての味覚、嗅覚、口腔粘膜、顎関節や歯の感覚、視覚、聴覚などの感覚情報は、大脳皮質の各感覚野で分析される。例えば、味覚野は前頭弁蓋部とこれに隣接する島皮質に存在し、この部で味の質や強さの情報処理がなされる。従って、この部が損傷を受けると味覚が障害されることになる。

大脳皮質の各感覚野で処理された情報は次に大脳皮質の連合野に運ばれ、ここで各感覚は統合される。

連合野というのは、感覚野や運動野のようにその働きが明確で各動物に共通にみられる領域とは異なり、高次の情報処理をするところで、特にヒトで大きく発達している部位である。前頭葉の眼窩皮質は、先に述べた摂食時の各種感覚を受け、統合し、食物のフレーバーや嗜好性の評価、食行動の総合的判断、認識、例えば、食物の認知、獲得行動への意志決定、報酬価の認知などに関与する。食べ物の嗜好性は地域、文化、慣習、宗教、教育、広告、宣伝などの影響も受ける。このような要因も前頭連合野での情報処理過程において大きな影響を及ぼすものと考えられる。

摂取食物に対する生体側からの価値判断とそれにもとづく行動発現に最も重要な部位は、情動の中核といわれる扁桃体を中心とした大脳辺縁系とこの部と密な神経連絡をもつ間脳の視床下部である。各種感覚情報が集まってくる扁桃体では、食対象物がもつ複雑な感覚情報を統合し、過去に経験した食べ物に対しては、記憶情報との照合により、その価値評価を行ない、自分にとって都合のよいものか否か、摂取してもよいか避けるべきかを判断する。そして、視床下部は、扁桃体からの入力を受け、情動行動の表出(食欲、摂食行動の発現、自律神経、内分泌の調節など)に関係する。一方、扁桃体の情報は海馬体や大脳皮質連合野にも運ばれ、食物の風味、食事の際の場面、環境、そのときの快・不快感などの記憶形成にも使われる。

5. 脳内物質の役割

摂食行動には種々の脳内物質が関与するが、現在知られている限り、食べ物のおいしさと関係する物質はその中のごく一部に過ぎない。

抗不安薬として広く用いられているベンゾジアゼピン骨格を有する薬物（ベンゾジアゼピン誘導体）には、抗不安作用や鎮静作用の他に摂食を促進する作用がある⁸⁾。ベンゾジアゼピン誘導体の1つである Ro16-6028 を用いると、鎮静作用は得られず、摂食促進作用だけが生じるので、摂食量が増加するのは抗不安や鎮静などの二次的効果ではないことがわかる。また、前述の味覚応答テストを用いた行動実験から、ベンゾジアゼピン誘導体は飲食物の好ましさを (palatability) を増強するため、摂取量が増加するのだと解釈されている⁹⁾。ベンゾジアゼピン誘導体を投与すると、ショ糖やサッカリンなど本来好ま

食べ物のおいしさと脳の科学

しい溶液に対する摂取応答が著明に増加し、キニーネなどのいやな味溶液に対する嫌悪応答は変化しない。つまり、ベンゾジアゼピン誘導体はおいしいものをよりおいしく感じさせるように作用するというのである。ベンゾジアゼピン誘導体が結合する受容体は脳内に比較的広範に存在するが、上丘レベルで離断した除脳動物では palatability 増強効果はむしろ促進されるので、前脳ではなく下位脳幹にベンゾジアゼピン誘導体の直接の作用部位があると示唆されている⁹⁾。

モルフィンに代表される麻薬様物質(オピオイド)は陶酔状態を生み、嗜癖性、連用後の遮断による禁断症状などを生じさせる。おいしさの発現からやみつきに至る過程も類似の現象とみなされることから、体内の麻薬様物質の関与が示唆される。最近の我々の研究で、図1の下段のグラフに示すように、体内に存在する強力な麻薬様物質である β -エンドルフィン(β-endorphin)は絶水などのストレス下でその血中濃度が増大すること、絶水の後で水を飲ませても血中の β -エン

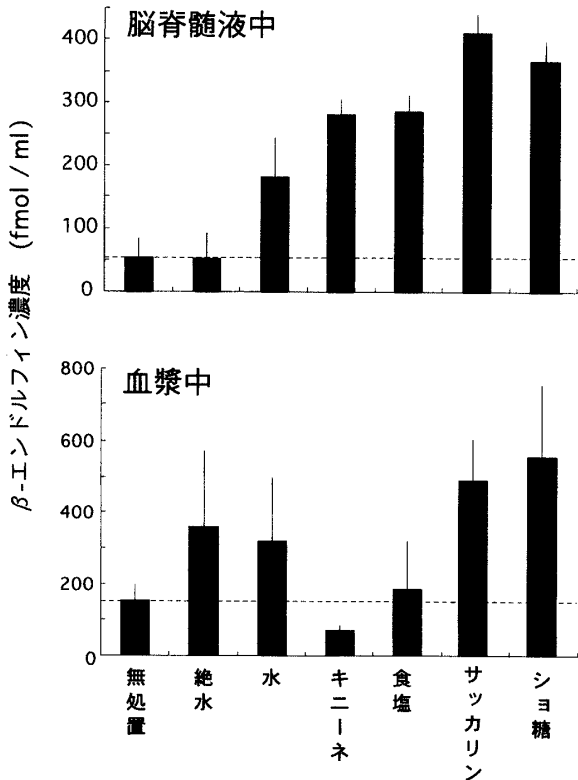


図1 絶水ラットが水や各種味溶液を自由に摂取したとき、90分後に採取した脳脊髄液および血漿中の β -エンドルフィンの量(山本ら、未発表)。

ドルフィン(β-endorphin)は変化しないが、キニーネのような味で減少し、サッカリンや糖などの甘味物質を摂取すると増大することが明らかとなった。この結果は、麻薬様物質の体内分泌特性の二面性を示している。すなわち、絶水負荷などのストレス下では、そのストレス状態を緩和させるために麻薬様物質の分泌亢進が生じることと、好ましい味で麻薬様物質の分泌が促進され、いやな味で抑制されるということである。一方、図1上段のグラフに示すように脳脊髄液中の β -エンドルフィン(β-endorphin)は、味質間で差はあるものの、液体を摂取して絶水状態が改善されるとその量が増加し、血液中の β -エンドルフィン(β-endorphin)の振舞と異なることから、その起源、作用機作が異なると思われるが、今後の検討課題である。

麻薬様物質は摂食を促進し、その阻害剤は摂食を抑制する。全身性に麻薬様物質を投与すると、約1時間経過してから1-3時間にわたって摂食量が増加するという¹⁰⁾。側坐核、視床下部室旁核、扁桃体などに麻薬様物質を微量注入した場合にも、摂食促進効果が生じる¹¹⁾。このような促進の原因として、上述のベンゾジアゼピン同様、麻薬様物質に palatability 増強効果があるという仮説が提唱されており、これら前脳部位の受容体の関与が示唆されている。

ドーパミンも飲食物の摂取に関与する重要な物質の一つである。たとえば、通常の飼料よりも嗜好性の高いビスケットを摂取している時に側坐核のドーパミン放出量は高い¹²⁾。また、ドーパミン阻害剤を脳内報酬系の各部位に微量注入すると、本来嗜好性の高い溶液の摂取量が減少する¹³⁾。筆者らも中脳辺縁ドーパミン系の起始核である腹側被蓋野を破壊すると、ショ糖溶液など本来好ましい味溶液の摂取量が正常動物に比べて有意に減少することを報告した¹⁴⁾。これらの結果は、中脳を起始核とするドーパミン投射系が palatability と関連することを示唆している。しかし、ドーパミンは palatability そのものよりもむしろ、報酬を得ようとする欲求や期待に関係するという報告も多い。すなわち、やや嫌悪的な条件味刺激を摂取したら自動的に胃の中に栄養物が注入されるような条件づけをラットに獲得させると、側坐核のドーパミンは条件味刺激の摂取だけで有意に増加するようになる¹⁵⁾。しかし、条件味刺激後に栄養物ではなく水を胃内に注入した場合には、そのような増加は見られない。したがって、味刺激その

ものがドーパミン放出の原因なのではなく、その味刺激が生体に報酬を予告することが重要な要因であると考えられる。

最近、筆者らは好ましい味溶液の摂取に際してドーパミンとベンゾジアゼピンが協調的に作用していることを見いだした(図2)。すなわち、絶水下の正常動物にベンゾジアゼピン作動薬のミダゾラムを投与すると、0.1Mショ糖溶液の2時間摂取量は用量依存性に増加するのに対し、6-hydroxydopamineで中脳腹側被蓋野のドーパミン細胞を破壊した動物では、ショ糖溶液の摂取量は変化しない。また、嫌悪性の味刺激であるキニーネ溶液($3 \times 10^{-4}M$)の摂取に関しては、両群ともミダゾラムの効果は見られない。これらの結果から、palatabilityの上昇に基づく摂取量の増加には中脳辺縁ドーパミン系が役割を果たしていることが示唆される。

6. 脳細胞の可塑性

前述の獲得性と体内欲求性の要因によるおいしさ・まずさの発現の背後には、脳細胞活動の可塑性変化がある。可塑性とは粘土細工のように、ある型が形づくられるとその型をいつまでも保ち続ける性質の

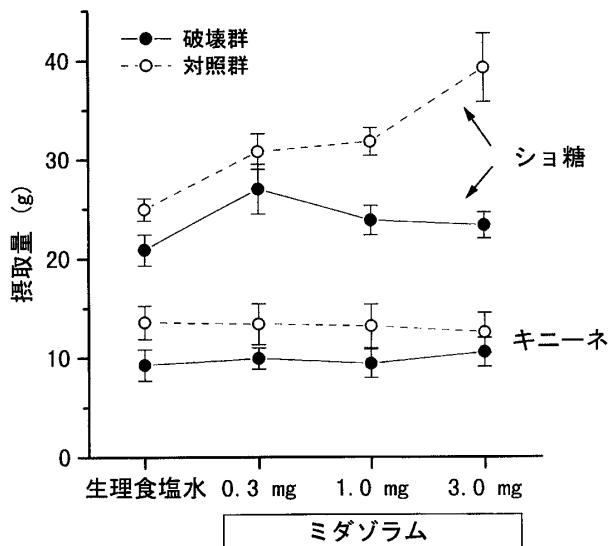


図2 ベンゾジアゼピン作動薬(ミダゾラム)による palatability の増強と中脳腹側被蓋野ドーパミン細胞破壊の効果。対照群ではミダゾラム投与により用量依存性にショ糖溶液(0.1M)の摂取量が増加するが、破壊群では変化しない。キニーネ溶液($3 \times 10^{-4}M$)摂取に関しては両群ともミダゾラムの効果はない(志村ら、未発表)。

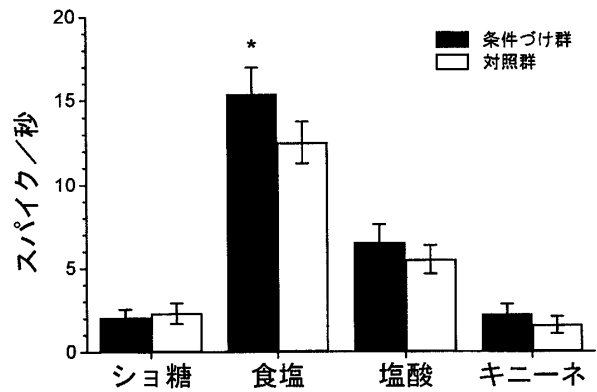


図3 嫌悪条件づけ群とコントロール群の結合腕傍核ニューロンの味応答²²⁾。あらかじめ0.1M食塩水に対して味覚嫌悪を条件づけたラットから得られた51個のニューロンの平均応答量をコントロール群から得られた53個のニューロンの平均応答量と比べると、食塩応答のみが有意に増強されていることがわかる。

ことをいう。味応答性に関するこれまでの可塑性変化の例を挙げると、まず、すいかを経験し好きになったサル扁桃体には、すいかを食べたときにだけ特異的に大きく興奮する「すいかニューロン」が出現するようになる¹⁶⁾。ラットの大脳皮質味覚野にはふだん食べ慣れている固型飼料の味に対してよく応じる細胞が存在する¹⁷⁾。食塩欠乏にするとラットの結合腕傍核では食塩に対する応答性が減少する細胞がみられる¹⁸⁾。また、必須アミノ酸のリジンを欠如した飼料(リジン欠乏症)をラットに与えると、リジンに応じる内臓支配迷走神経の応答が亢進したり¹⁹⁾、視床下部ニューロンのリジンに対する応答性が増強する²⁰⁾。一方、味覚嫌悪学習に関しては条件味刺激に対する可塑的な応答性変化が大脳皮質¹⁷⁾、扁桃体²¹⁾、結合腕傍核²²⁾で報告されている。図3は食塩に嫌悪条件づけを獲得させたとき、食塩の応答性が高まることを示している。

7. おわりに

今年度からすでに動き出している国の大型研究プロジェクト「脳科学の時代」では、何年後に何を明らかにするかといった戦略目標を設定している。これによると「情動の解明」は10年後を目指すことになっている。現在、上記のようにおいしさに関わる脳内の主要な部位、つまりハードな面はかなり明らかになってきたが、複雑な食情報を統御し、最終的

食べ物のおいしさと脳の科学

においしさを実感する作動原理つまりソフトの面の全容解明はうまくいっても10年後になる可能性があることを最後につけ加えさせて頂きたい。

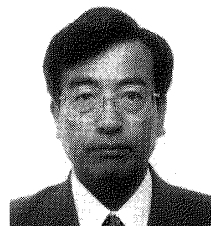
参考文献

- 1) Yamamoto T, Shimura T, Sakai N and Ozaki N : Representation of hedonics and quality of taste stimuli in the parabrachial nucleus of the rat. *Physiol. Behav.* 56, 1197-1202 (1994)
- 2) Wilkins L and Richter CP : A great craving for salt by a child with cortico-adrenal insufficiency. *JAMA* 114, 866-868 (1940)
- 3) Beauchamp GK, Bertino M, Burke D and Engelman K : Experimental sodium depletion and salt taste in normal human volunteers. *Am. J. Clin. Nutr.* 51, 881-889 (1990)
- 4) Grill HJ and Norgren R : The taste reactivity test. I. Mimetic responses to gustatory stimuli in neurologically normal rats. *Brain Res.* 143, 263-279 (1978)
- 5) Berridge KC and Schulikn J : Palatability shift of a salt-associated incentive during sodium depletion. *Q. J. Psychol.* 41B, 121-138 (1989)
- 6) Torii K, Mimura T and Yugari Y : Biochemical mechanism of umami taste perception and effect of dietary protein on the taste preference for amino acids and sodium chloride in rats. In *Umami : A Basic Taste* (Kawamura Y and Kare MR eds.), Dekker, New York, pp. 513-563 (1987)
- 7) 山本 隆、志村 剛 : 食品の嗜好と脳生理. *日本食品工業会誌* 41, 311-318 (1994)
- 8) Cooper SJ : Bidirectional control of palatable food consumption through a common benzodiazepine receptor : theory and evidence. *Brain Res. Bull.* 15, 397-410 (1985)
- 9) Berridge KC and Pecina S : Benzodiazepines, appetite, and taste palatability. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 19, 121-131 (1995)
- 10) Doyle TG, Berridge KC and Gosnell BA : Morphine enhances hedonic taste palatability in rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 46, 745-749 (1993)
- 11) Berridge KC : Food reward: brain substrates of wanting and liking. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 20, 1-25 (1996)
- 12) Martel P and Fantino M : Mesolimbic dopaminergic system activity as a function of food reward : a microdialysis study. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 53, 221-226 (1996)
- 13) Schneider LH : Orosensory self-stimulation by sucrose involves brain dopaminergic mechanisms. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 575, 307-319 (1989)
- 14) 志村 剛、国重陽子、山本 隆 : ラットの味覚行動に及ぼす中脳腹側被蓋野破壊の効果. *日本味と匂学会誌* 3, 492-495 (1996)
- 15) Mark GP, Smith SE, Rada PV and Hoebel BG : An appetitively conditioned taste elicits a preferential increase in mesolimbic dopamine release. *Pharmacol. Biochem. Behav.* 48, 651-660 (1994)
- 16) Nishijo H, Ono T and Nishino H : Single neuron responses in amygdala of alert monkey during complex sensory stimulation with affective significance. *J. Neurosci.* 8, 3570-3583 (1988)
- 17) Yamamoto T, Matsuo R, Kiyomitsu Y and Kitamura R : Taste responses of cortical neurons in freely ingesting rats. *J. Neurophysiol.* 61, 1244-1258 (1989)
- 18) Shimura T and Yamamoto T : Parabrachial unit responses to taste stimuli in acutely sodium-deficient rats. *Neurosci. Res. Suppl.* 20, S222, (1996)
- 19) Niiijima A : Effect of L-lysine on afferent activity of the hepatic branch of the vagus nerve in normal and lysine deficient rats. *Neurosci. Res., Suppl.* 19, S 224 (1994)
- 20) Tabuchi E, Ono T, Nishijo H and Torii K : Amino acid and NaCl appetite, an LHA neuron responses of lysine-deficient rat. *Physiol. Behav.* 49, 951-964 (1991)
- 21) Yasoshima Y, Shimura T and Yamamoto T : Single unit responses of the amygdala after conditioned taste aversion in conscious rats. *NeuroReport* 6, 2424-2428 (1995)
- 22) Shimura T, Tanaka H and Yamamoto T : Salient responsiveness of parabrachial neurons to the conditioned stimulus after the acquisition of taste aversion learning in rats. *Neuroscience* (1997) (in press)

<著者紹介>

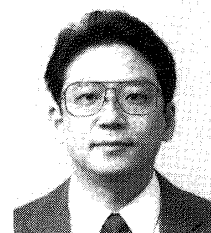
山本 隆氏略歴

昭和43年3月 大阪大学歯学部卒業
昭和47年3月 大阪大学大学院歯学研究科博士課程修了
昭和47年4月 大阪大学歯学部助手
昭和52年7月 大阪大学歯学部講師
昭和61年1月 大阪大学歯学部助教授
平成3年4月 大阪大学人間科学部教授



志村 剛氏略歴

昭和51年3月 大阪大学人間科学部卒業
昭和55年11月 大阪大学大学院人間科学研究科博士課程中退
昭和55年11月 大阪大学人間科学部助手
平成7年5月 大阪大学人間科学部講師



裕 哲崇氏略歴

昭和62年3月 朝日大学歯学部卒業
平成3年3月 朝日大学大学院歯学研究科修了
平成3年12月 大阪大学人間科学部行動生理学講座助手

