

## 特集：うま味発見100周年記念公開シンポジウム-7

## うま味の神経科学的研究—過去から未来へ—\*

山本 隆\*\*

(畿央大学・健康科学部・看護医療学科)

足立明先生は河村洋二郎先生との共同研究で、うま味に関する神経生理学の研究を行った世界のパイオニアである。ネコの鼓索神経の単一神経活動の記録と分析を行い、グルタミン酸ナトリウムにのみ応じる単一神経が存在することを1962年に報告し、その後数年にわたって報告された論文では、神経応答としてうま味の相乗効果が認められるなど、先駆的な知見を報告している。一方、時を同じくして、熊本大学の佐藤昌康先生のグループからは、ラットを用いて、うま味物質の神経応答に関する報告が出され、うま味研究に関するホットな競争が繰り広げられた。佐藤研からは、ショ糖など甘味刺激によく応じる線維において相乗効果は明確に認められるが、うま味に特異的に応じる線維の存在は報告されなかった。その後、ハムスター、マウス、イヌなどで神経応答の研究が進められた。今後の展望として、味細胞膜におけるうま味受容体に関する分子生物学的研究の進展は著しいものがあり、遠からずうま味の受容機構の本態、相乗効果のしくみなども、解明されるものと思われる。また、別の展開として、消化管にも存在するうま味受容体の食機能における役割の解明は、うま味研究の次のステップとして重要である。池田菊苗のうま味の発見は、昆布を含む伝統的な日本食という食文化に基づくものであった。同じく日本の食では、「こく」(kokumi)という表現がある。こくの定義を明確にした上で、うま味に次ぐ日本発のオリジナルな研究としてその本態を科学的に解明すべきである。

キーワード：うま味、神経応答、種差、消化管、こく

## 1. うま味から umami へ

知名度が高いが最後まで読んだことのない本の代表に、紫式部の「源氏物語」とマルクスの「資本論」が挙げられると聞いたことがある。ところで、長編でも難解でもない科学論文の「新調味料に就て」を読んだ人はどれくらいいるだろうか。これは池田菊苗が1909年に東京化学会誌に発表した論文<sup>1)</sup>である。味覚に携わる人なら、「昆布のおいしさの成分としてグルタミン酸を抽出し、その味に対してうま味と名付けた」ことが報告されている論文であることを知らない人はいない。とはいっても、実際に読みたくても100年前の論文ともなると入手する

ことはそう容易ではない[(注)現在、この論文はうま味研究会のホームページ <http://www.srut.org/index2.asp> から入手できる]。しかし、味覚の領域で仕事をするとこの貴重な論文はまさにバイブルである。決して古くてカビの生えた内容と思っではない。現代の味覚研究の最前線にいる人にとっても、池田博士の考え方、情熱、実験の進め方などから示唆されるものには感嘆せざるを得ないはずである。たかだか16ページほどの縦書きの文章には、当時の漢字、文体など、日本語の素晴らしさに感じ入りつつ、随筆か物語を読むようにのめりこむことができる。緒言、方法、結果、考察などはっきり

\*Received June 16, 2008; Accepted July 5, 2008

Neurophysiological studies on umami - from past to future -

\*\*Takashi Yamamoto, Dept. Nursing and Medical Care, Fac. Health Sci., Kio Univ., Nara 635-0832; ta.yamamoto@kio.ac.jp, Fax:+81-745-54-1600

した区分もない。このような論文が現在でも書ければ楽しいだろうなとやらやましくなる。

池田博士は、その研究成果を1912年にニューヨークで開催された学会(The 8<sup>th</sup> International Congress of Applied Chemistry)にて発表した。ただし、彼自身は参加せず代理の人が発表したとのことであるが、彼の手になる発表用の原稿が現存しており、その美しい手書きの英文に感嘆しつつ目を通すと、格調高い文章でグルタミン酸の味を第5番目の基本味とすべきことなど、先の邦文論文の内容を手際よくまとめている。意外なことに、彼はここでは“umami”ということばは使わず、“glutamic taste”と表現している。ところが、この発表は残念ながら必ずしも聴衆の関心と呼んだとは限らなかったようで、真偽のほどは定かではないが、“more nap-taking than note-taking”であったということである<sup>2)</sup>。

その後、英文の学術論文において、グルタミン酸ナトリウム(MSG)の味を delicious taste、meaty taste、savory taste と表記したり、これらの言葉の後に(‘umami’ in Japanese) と注釈をつけて記述した時期を経て、umami ということばを積極的に使ったパイオニアは、筆者の知る限り、山口静子先生で、1971年の論文<sup>3)</sup>、1979年にハワイで開催された日米合同化学会のシンポジウム‘Food Taste Chemistry’での発表<sup>4)</sup>がその端緒ではないかと思う。Umami を世界の共通語にするうえで、当時味の素(株)の研究所におられた山口先生の研究と発表の貢献度はきわめて大きかったものといわざるを得ない。その後、1985年のハワイでの第1回うま味の国際シンポジウム<sup>5)</sup>を皮切りに、いくつかの国際シンポジウムや学術論文を通じてうま味は第5番目の基本味であるとの世界的なコンセンサスが得られていったことは周知の通りである。

## 2. 味覚神経からの応答記録

感覚に関する初期の神経科学的研究では、末梢受容器が受け取った感覚刺激の情報が感覚神経を興奮させ、その興奮(活動電位、インパルス)の発火パターンが認知的な感覚といかに対応しているのに関心がおかれた。その実験法は、感覚神経を細かく分けて得られる個々の単一神経線維からのインパルスを電氣的に記録するという技術、いわゆる、電気生理学的方法によるものであった。英国ケンブリッ

ジ大学の Adrian は、その研究のパイオニアともいえる人で、ネコの皮膚の知覚神経やカエルの筋の張力受容器支配の神経のインパルスを記録し、その発火頻度は刺激の強さの対数値に比例する、 $F = K \log P$  ( $F$ は発火頻度、 $K$ は比例定数、 $P$ は張力などの刺激の強さ)、という、いわゆる、Adrianの法則を見出した。一方、心理学者 Weber と Fechner による Weber-Fechner の法則では、感覚の強さ  $E$  は刺激強度  $I$ 、比例定数  $K$ 、定数  $C$  を用いて、 $E = K \log I + C$  として表される。つまり感覚の大きさが刺激強度の対数に比例するという法則である。両法則を比較すると Adrian の法則における張力の大きさが Weber-Fechner の法則の刺激の強さに対応しており、感覚の強さは活動電位の発火頻度に対応していることができる。Adrian はさらに、単一神経から記録されるインパルスの大きさは刺激の強度を増しても一定の大きさであるとか、応答閾値が神経線維ごとに異なるから、刺激の強さを強めていくにつれて、興奮に参加する線維数が増加する、などの基本原則を初めて実験的に明らかにした。そして、これらの業績に対して Adrian に1932年のノーベル生理学・医学賞が授与された。

このような長い前置きになったというのは、Adrian のために直接の実験データを出したのが、スウェーデンから留学してきた若き研究者 Zotterman であることを言いたかったからである<sup>6)</sup>。彼は、帰国後の1935年、ネコの味覚神経(鼓索神経と舌咽神経)より味刺激に応じる単一神経線維活動を記録し、これが世界初の味覚の電気生理学的研究となった<sup>7)</sup>。その後、彼の専門はカエル、ネコ、イヌ、ヒトなどの舌神経や味覚神経から温度や味の刺激に対するインパルスを記録し、味覚の神経科学的研究に大きな足跡を残した。

その後まもなく同じく Adrian に師事していたアメリカの心理学者 Pfaffmann は、1941年、ネコの単一味覚神経線維の応答を詳細に分析し、各線維は、四基本味のいずれか1つに応じるのではなく、複数に応じることを見出し、味の質の情報伝達は、複数の神経の興奮状態のパターンとして伝えられると唱えた<sup>8)</sup>。

1953年、アメリカの生物物理学者 Beidler は、単一神経線維活動の記録も行ったが、神経束全体の活動を積分計を介して積分応答曲線としてペンレコー

ダーに記録する方法を考案した<sup>9)</sup>。この方法は、数多くの味受容器の活動の総和を神経束積分応答曲線の基線からの高さとして計測することで簡便にかつ定量的にとらえることができるといった大きな利点を有している。その後今日にいたるまでこの方法は味覚神経応答解析法の1つとしてルーチンのものとなっている。

これら世界の三大巨匠と独立して肩を並べる研究を行なったのは熊本大学の佐藤昌康教授で、1958年にはカエルの味覚神経の応答記録を報告している<sup>10)</sup>。その後、門下生とともに行った味細胞からの細胞内記録や味覚神経応答の詳細な分析は高く評価されている。

我が国における味覚研究のもう一方の旗頭は大阪大学の河村洋二郎教授であった。河村先生は歯科界にあっては口腔生理学という学問領域を確立し、口の多様な働きについて神経科学的な側面から幅広く研究を進めた。味覚の研究は口の働きの一つとして当然研究のターゲットとなり、その研究を立ち上げたのは足立明先生（岡山大学名誉教授）であった。足立先生の研究テーマは「化学調味料」の味覚作用であった。河村先生の研究に対する信条は「人がまだやっていないことをする」ことであることを思えば、すでに基本味に関する研究は先行していたわけであるから、まだ誰もやっていなかった「化学調味料」の味をターゲットにしたのは自然の流れであった。ちなみに、その後、ビールの味、渋味、金属味（筆者の学位論文のテーマ）と続き、筆者には、末

梢は皆がやっているから味覚の中樞（とくに、当時ほとんど行われていなかった大脳皮質味覚野）の研究をしてはどうかと勧められた。

筆者が大阪大学大学院歯学研究科に入学し、河村先生のもとで味覚の研究を始めたのは1968年であった。私の9学年先輩の足立先生はすでに教室を出ておられ、私は当時、助手であった笠原泰夫先生（鹿児島大学名誉教授、Zottermanの研究室に留学）から鼓索神経からの電気活動記録法など味覚の実験法の基本を教えていただいた。

さて、話を元に戻すと、足立先生は河村先生との共同研究で、うま味に関する神経生理学的研究を行った世界のパイオニアである。最初の論文<sup>11)</sup>は、日本生理学雑誌に単著で発表した「化学調味料の味覚作用に関する神経生理学的研究」で、ネコの鼓索神経の単一神経活動の記録と分析であった。グルタミン酸ナトリウム（論文ではグルタミン酸ソーダ）にのみ応じる単一神経が存在することをいち早く報告し、その後数年にわたって発表された論文では、MSGをイノシン酸ナトリウム（IMP）やグアニル酸ナトリウム（GMP）に混合することにより、1960年に国中明博士が報告<sup>12)</sup>したばかりの相乗効果を神経応答として最初に確認した<sup>13)</sup>（図1）。

一方、熊本大学の佐藤研からは、ラットを用いて、同じようにMSG、IMP、GMPなどに関する報告が矢継ぎ早に出され、うま味研究に関するホットな競争が繰り広げられた。佐藤研からは、ラットの味覚神経の応答でも相乗効果は明確に認められるが、それ

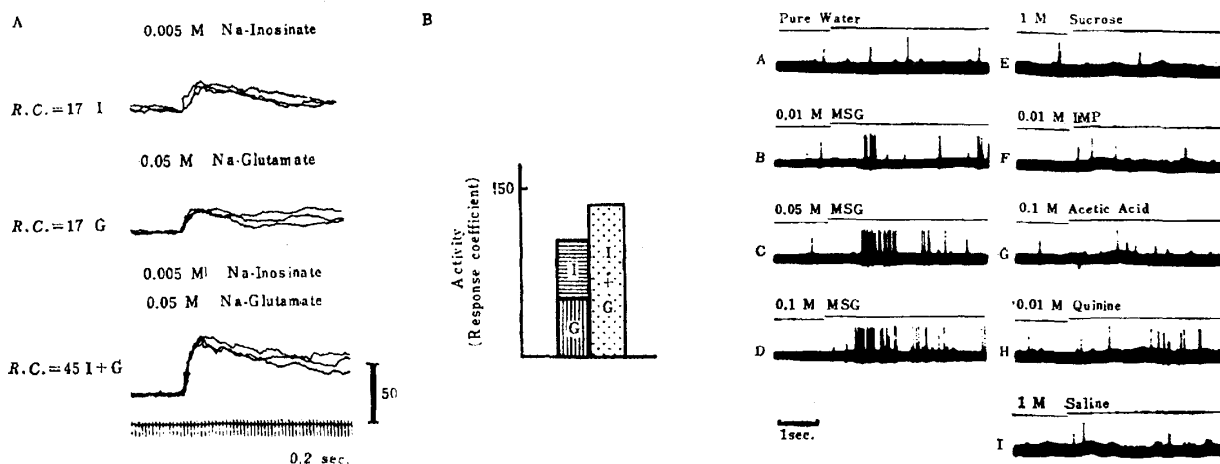


図1 ネコの鼓索神経の味応答。左の図は鼓索神経の積分応答量からみた相乗効果を示し、右の図はMSGに特異的に応じる神経線維を示す。河村ら<sup>13)</sup>より。

は蔗糖など甘味刺激によく応じる線維において認められるという報告が出された<sup>14)</sup>。しかし、うま味に特異的に応じる線維が存在するか否かは曖昧なままであった。

### 3. ハムスター、ラットでの実験

アメリカの Frank らはハムスターを用いて、味覚の電気生理学的研究や、行動学的研究を行っていた。ハムスターの鼓索神経は、ラットの場合と異なり、甘味や苦味の刺激に対して大きな応答を示すことがハムスターを使う理由の1つであった。筆者は、ハムスターでのうま味応答の詳細が十分に分析されていなかったことから、ひょっとすればこの動物種では、うま味に対する特異的な応答が得られるのではないかと推測した。我々は、1985年にハワイカウアイ島で開かれる第1回うま味の国際シンポジウムでの発表のためにハムスターにおいて、味覚神経や大脳皮質味覚野のニューロンからうま味を含む味刺激に対する応答を記録した。また、味覚嫌悪条件づけ法によりハムスターがうま味物質の味をどのように感じているのかを検討した。

しかし、ハムスターはMSGやIMPなどのうま味物質に対して、4基本味とは異なる特徴的な応答を明確に示さないという残念な結果になった<sup>15,16)</sup>。同シンポジウムで二ノ宮裕三氏が報告したマウスの舌咽神経におけるうま味ベスト線維の発見とうま味が他の味とは独立した味質であることを示した結果<sup>17)</sup>とは好対照であり、うま味応答には動物種差があることも同シンポジウムでの結論のひとつとなった。

ハムスターをあきらめた筆者はもう一度ラットに戻り、より詳しく分析し、その結果を1990年にシシリー島で開催された第2回うま味の国際シンポジウムにて発表した<sup>18)</sup>。味覚嫌悪学習のパラダイムを利用して、うま味はラットにとって他の基本味とは異なった独特の味かどうかを調べた。その結果、MSG, IMPの水溶液に嫌悪条件づけをすると食塩に汎化することがわかった(図2)。つまり、食塩の摂取を拒否するようになったということは、Naイオンに大きな神経応答を示すラットは、MSGやIMPに含まれているNaイオンの味を覚えたことを意味している。そこで、Naイオンの作用をブロックするアミロライドを溶液に加えてNaイオンの刺激効果をなくし、MSG, IMPあるいは両者の混合液

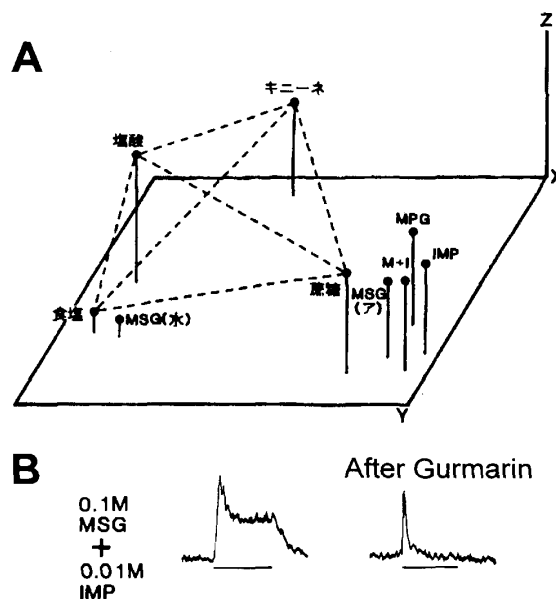


図2 ラットのうま味応答。Aは行動実験の結果に対して多次元尺度構成法により示された味の類似度。MSG(水)はMSGの水溶液、MSG(ア)はMSGの水溶液にアミロライドを加えたもの。BはMSGとIMPの混合液(アミロライドを含む)に対する鼓索神経応答がグルマリンの作用でほぼ消失することを示す。Yamamotoら<sup>18)</sup>より改変。

に嫌悪条件づけを行うと、今度は蔗糖に汎化した(図2)。意外にも、ラットはグルタミン酸の味を蔗糖の味と区別できないことが明らかになった。図2に示すように、うま味刺激に対する神経応答も、甘味抑制剤のグルマリンの作用でほぼ消失することから、ラットでは、うま味物質は主に甘味受容体を刺激することが示唆された。図2に示すようにMSGなどうま味物質と蔗糖はやや離れたところに位置していることから想像できるように、ラットにもうま味受容体が存在しないことはないであろうが、明確に表現形として自己主張をしていないようである。この点、同様にアミロライド処理をした場合、イヌの味覚神経は特徴的なうま味の応答を示すようになるという知見<sup>19)</sup>とは対照的である。

### 4. 摂取後効果

筆者らは、従来の麻酔動物での脳活動ではなく、無麻酔自由行動下の動物の脳細胞の味応答を調べたいと思った。ひとつの方法は慢性記録電極をラットの脳に埋め込んで電気生理学的にニューロン活動を記録することであった<sup>20)</sup>。もうひとつの方法は、味

応答ニューロンの脳内分布を調べるために、ラットが種々の味溶液を摂取したときに活性化するニューロンの *c-fos* が発現する FOS タンパク質を免疫組織化学的に染色し、機能解剖学的に脳全体を網羅的に検索することであった。

行動中の動物における問題点は、味刺激だけを与えるのが難しいということである。忌避的な味でない限り、食べ物、飲み物を味わった後は必ず飲み込むからである。腹部消化管に入った後の刺激作用に関しては不明な点が多く、脳細胞活動にどの程度影響を及ぼすのかは明確ではない。我々は、先ずこの点を明らかにすべきと思い、ラットに種々の味溶液を経口的に摂取させた場合と、味の刺激効果を除外するためにカニューレにより直接胃内に投与した場合の下位脳幹部における FOS 発現を調べた。結果の詳細は紙面の都合でここでは省略するが、胃内投与により活動する細胞は確かに存在し、その情報の多くは迷走神経を介して脳に送られることが明らかになった<sup>21,22)</sup>。

図3は結果の一部を示すもので、20種類の味溶液それぞれを胃内に投与した時の FOS 発現を調べると、0.1 M MSGにより興奮する細胞は0.1 M NaClで興奮する細胞以上に数が多く、0.01 M IMPではほとんど興奮する細胞が認められず、味応答で認められる MSG と IMP の相乗効果も認められなかった。以上のことから、消化管からグルタミン酸の情報を中枢神経系に伝える何らかのしくみが存在することが示唆された。なお、この実験では、刺激開始後90分の FOS 発現を調べたので、消化管のどの部位を刺激したのか、あるいは、吸収後の作用で生じたのかなどの詳細は不明であった。胃内にグルタミン酸の受容体が見出されたとの報告<sup>23)</sup>は、われわれの示した脳幹部での MSG 応答が胃から迷走神経を介して送られた情報によるものであることを示唆している。

MSG が消化管を刺激し、神経情報として脳に送られるとすれば、それはどのような情報だろうか？ 筆者らはこの点を明らかにするための実験を行っ

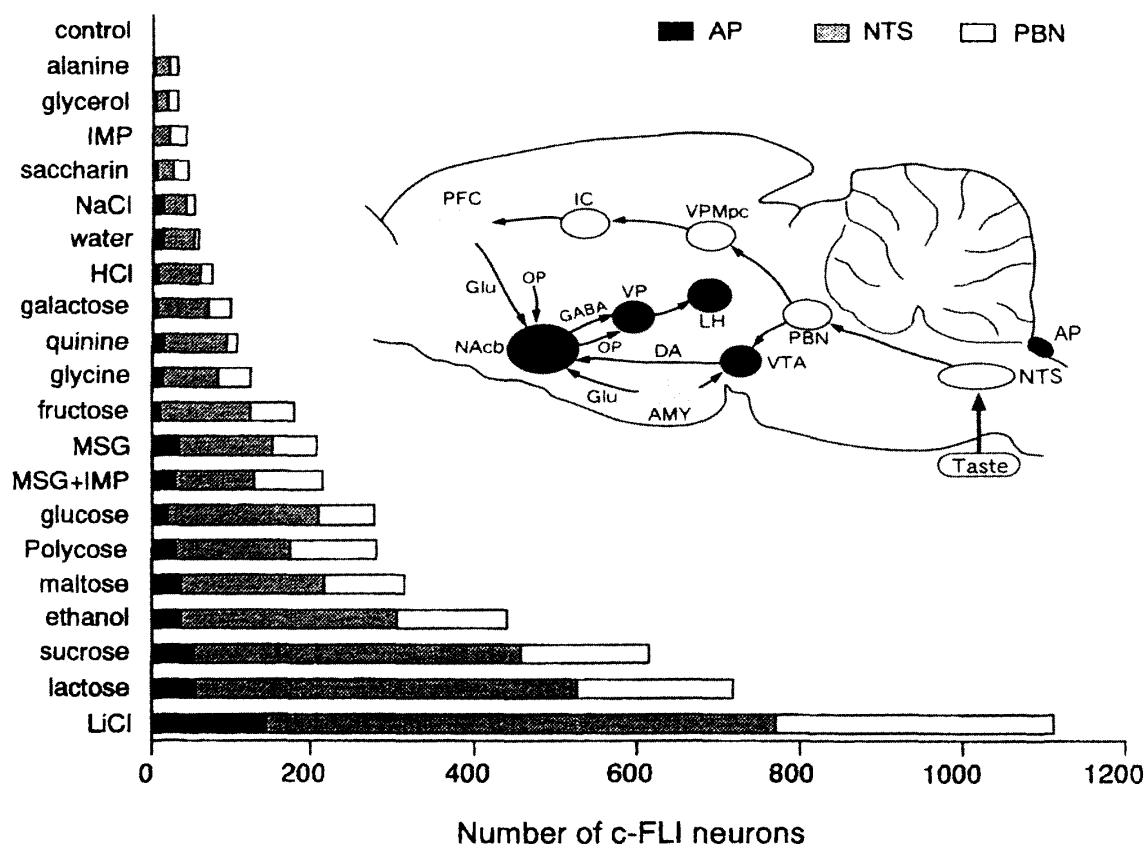


図3 ラットの胃内にグラフの縦軸に示す各種水溶液を7ml注入した後のAP(最後野)、NTS(孤束核)、PBN(結合腕傍核)における FOS 発現ニューロン数。Yamamoto ら<sup>21)</sup>より改変。

た。ラットを2群に分け、1群 (MSG群) にはデキストリンとMSGの混合液、もう1群 (NaCl群) にはデキストリンとNaClを混合した溶液を1日1時間与えることにして、その摂取量を経日的に記録した。図4に示すように、2日目から13日まで両溶液とも初日の水に比べて摂取量が多く、好んでいることが分かるが、MSGを入れた方が有意に摂取量が多くなる。14日から17日は両群にデキストリンだけを与えたところ、MSG群はNaCl群に比べて摂取量が多い傾向になった。ここでは、省略するが、迷走神経胃枝を切断して胃からの求心性情報を遮断すると、2-13日間で生じるMSG群の摂取量増大効果は減弱することがわかった。また、デキストリンは経口的に飲ませるが、MSGとNaClはカニューレにより非経口的に胃内に投与することにより味覚情報を遮断した場合も減弱した。ただし、14-17日目のデキストリン単独摂取に対しては、胃からの情報を遮断した場合は、MSG群の摂取量増大効果はみられなくなったが、味覚情報遮断群には認められた。以上の結果から、MSGによる味覚情

報と胃からの情報は共に好ましい方向に作用し、摂取量増大効果に寄与するが、どちらが好きになるかという学習効果は胃からの情報のほうが大切だということが分かった。すなわち、胃内のMSG受容体が刺激されるとその求心性情報は味覚情報と連合学習し、嗜好性が高まる (好きになる) 方向に作用すると考えられる。

## 5. こ く

うま味を有するグルタミン酸ナトリウムやイノシン酸ナトリウムをそのまま口にしても甘味物質を口にしたときほどのおいしさはない。むしろ、調理に際し、うま味物質を添加することにより各食材の持つおいしさを増強し、全体の調和を計る作用、いわゆる調味料効果であり、あたかもオーケストラの指揮者のような役割である。グルタミン酸は、カニやトマトのような天然の食材、納豆やチーズなどの発酵食品のおいしさのもとをなす。また、日本料理のおいしい味つけの基本は昆布やかつお節からの「だし」、すなわち、そこに多く含まれるうま味物質が

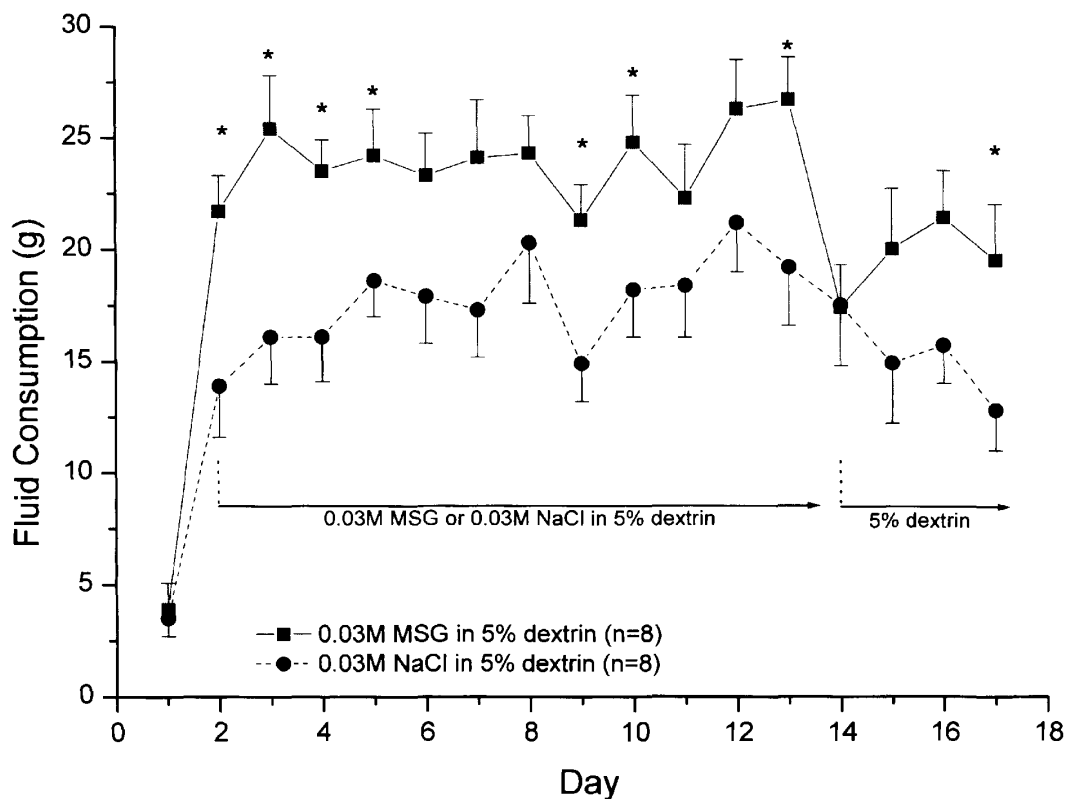


図4 5%デキストリンを溶媒として作成したMSG溶液とNaCl溶液に対する1時間の摂取量(2-13日)と5%デキストリン単独溶液に対する摂取量(14-17日)。1日目は水の摂取量で両群に差がない。\* $P < 0.05$  (それぞれの日におけるMSG群とNaCl群の比較)。Yamamotoら(未発表)。

基本をなす。

おいしさの評価では、味や香りの他に、「こく」(kokumiあるいは kokumi flavor)が重要な位置をしめる。こくはおいしさの厚み(thickness)、広がり(mouthfulness)、芳醇性(richness)といった要素に関わるとされている。また、立ち上がりの速さ(punch)、奥深さ、幅の広がり、強さを増強する(amplify)とともにその持続性を高めるといった作用(continuity、後味)、さらには、いやな味を抑えて好ましい味を強めるといった滑らかさ(smoothness、まろやかさ)、バランスのよさ(harmony)も含む(図5)。

こくはおいしく食べるための1つの要因である。「これはこくがあっておいしい」という表現がある

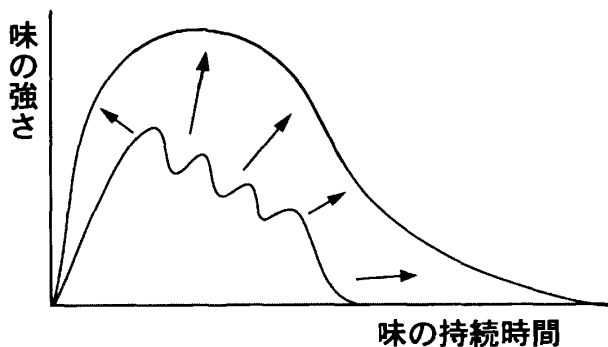


図5 こくの概念図。

ように、乱暴ではあるがこくとは食材にある物質を添加することによって、その食材本来のおいしさを格段に増強する作用のことである、とここでは考えたい(図6)。

こくを生じさせる物質としていくつか挙げられているが食材との相性、適合性がある。「こく物質」(kokumi compounds, kokumi flavor enhancers)にはグルタミン酸ナトリウムのように独自の呈味性を有する場合もあるが、ごく薄い味のもの、油のように明確な味を呈しないもの、すなわち、主役を際立たせる脇役のような存在であり、俗に「隠し味」と称して使われるものも含まれる。

こくの実感は味覚、触覚、温度覚、痛覚などの口腔感覚情報が脳に送られて統合されてたちどころに生じるもので、内臓感覚や学習効果は本質的には必要としない。各種感覚情報の相互作用、統御作用の末梢性、中枢性のしくみは今後の研究課題であるが、形態学的、生理学的、行動学的観点からの類似性を考えれば、ラットなどの実験動物においてもヒトと同じように「こくがあっておいしい」と感じることはできるはずである。うま味溶液や肉汁にグルタミン酸を添加するとこくが出てよりおいしくなることが示されている<sup>24)</sup>が、我々の予備実験においてラットもグルタミン酸入りのコンソメスープをより好む

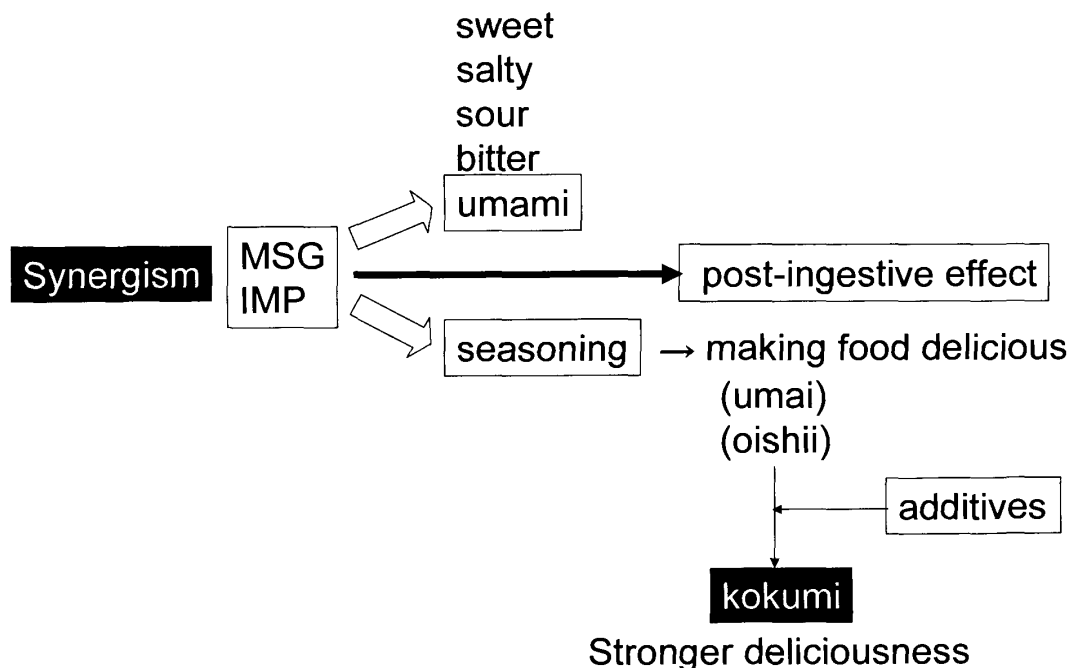


図6 5基本味、うま味物質の作用、こくの発現などを示すチャート。

ことを確かめている。

一般的には、ベースとなる食物に何らかの物質を加えることにより、よりおいしさが増強され、深みを増し、重厚感が出る時こくがあるという表現をする。こくを出すために添加する物質として、1) グリコーゲン、2) 脂肪、3) アリイン、S-プロペニルシステインスルホキシド、グルタチオンなどの含硫物、4) 各種のペプチド（大豆由来のペプチド、酵母由来のペプチド、牛肉由来のペプチド、糖ペプチド、メイラードペプチドなど）、5) 各種の遊離アミノ酸の混合物（かつおだしなどには多くの遊離アミノ酸が含まれている）といったものが示唆されている。

筆者らは、こくとはおいしさを増強させるための要因であると解釈し、こくを生じさせる物質として報告されているものの中からグルタチオン(L- $\gamma$ -Glutamyl-cysteinylglycine, GSH)を取り上げ、グルタチオンがどのようなしくみでこくを生じさせるのか、その基本的メカニズムを明らかにしたいと思い、マウスを用いて実験を行った<sup>25)</sup>。グルタチオンはグルタミン酸、システイン、グリシンの3種類のアミノ酸から構成されるトリペプチドである。含硫化合物であるグルタチオンは、種々の料理に調味素材として用いられるニンニクやたまねぎに含まれるだけでなく、食品中に広く存在している。

まず二ビン選択実験を行い、グルタミン酸カリウム(MPG)、IMPといったうま味物質にグルタチオンを添加した溶液を実際に好むかどうかを確認した。更に、舌前方部と舌後方をそれぞれ支配する味覚神経である鼓索神経と舌咽神経の活動を電気生理学的に記録し、グルタチオンの添加の有無による応答の違いを調べた。結果から言えることは、ヒトでもマウスでも、うま味物質であるグルタミン酸やイノシン酸の嗜好性は高いが、そのうま味溶液に「こく」を呈するとされている物質であるグルタチオンを添加したところ、嗜好性は更に高くなった。これは、グルタチオンがうま味の風味を増強したためだと考えられる。グルタチオンはヒトではこくを生じるとされているが、ヒト以外の動物がこくを感じているのかどうかを明確に判断することは困難であり、グルタチオンの添加によってマウスがこくを感じていると断定することはできない。しかし我々の研究から、グルタチオンは、マウスにおいてもうま

味嗜好性増強効果を持つ物質であることが確認された。また、その増強効果は、グルタミン酸に対してではなくイノシン酸に対して強いことが行動実験と神経活動記録実験からも明らかとなった。グルタチオンの構成成分であるグルタミン酸がイノシン酸との間でうま味の相乗効果を引き起こした可能性がある。

池田菊苗のうま味の発見は、昆布だしを含む伝統的な日本食という食文化に基づくものであった。同じく日本の食では、「こく」という表現が日常的に使われる。こくの定義を明確にした上で、umamiに次ぐ日本発のオリジナルな研究としてその本態を科学的に解明すべきであろう。kokumiということばは1990年の上田らによるニンニクのおいしさ増強効果に関する英論文<sup>25)</sup>の中ですでに使われている。英語にはrichnessなどの類語があるように思うが、kokumiにはもっと大きな概念があるように思える。昨年(2007年)の農学関係の英文誌にドイツのDunkelらが発表している論文<sup>27)</sup>のタイトルにkokumi tasteという言葉が使われていることから、kokumiが世界の共通語になることもそれほど先のことではなさそうである。

## 謝 辞

本研究の一部は、科学研究費補助金、21世紀COEプログラム「フロンティアバイオデンティストリーの創生」、IGTC、味の素(株)食品カンパニーの援助により行われた。また、実際の研究遂行にあたっては、筆者が大阪大学大学院人間科学研究科に所属していたときの共同研究者諸氏に感謝します。

## 文 献

- 1) 池田菊苗: 新調味料に就て. 東京化学会誌 30, 820-836 (1909)
- 2) Kasabian D and Kasabian A: The Fifth Taste. Universe, New York, pp. 16 (2005)
- 3) Yamaguchi S, Yoshikawa S, Ikeda S and Ninomiya T: Measurement of the relative taste intensity of some L- $\alpha$ -amino acids and 5'-nucleotides. *J. Food Sci.* 36, 846-849 (1971)
- 4) Yamaguchi S: The umami taste. (Boudreau JC ed.):



- In Food Taste Chemistry*, Washington D.C., American Chemical Society, pp. 33-51 (1979)
- 5) Kawamura Y and Kare MR (eds.): *Umami: A Basic Taste*, Marcel Dekker, New York (1987)
  - 6) Adrian ED and Zotterman Y: The impulses produced by sensory nerve endings. Part 2. The response of a single end organ. *J. Physiol.* 61, 151-171 (1926).
  - 7) Zotterman Y: Action potentials in the glossopharyngeal nerve and in the chorda tympani. *Skand. Arch. Physiol.* 72, 73-77 (1935)
  - 8) Pfaffmann C: Gustatory afferent impulses. *J. Cell. Comp. Physiol.* 17, 243-258 (1941)
  - 9) Beidler LM: Properties of chemoreceptors of tongue of rat. *J. Neurophysiol.* 16, 595-607 (1953)
  - 10) Kusano K and Sato M: Perception of fungiform papillae in frog's tongue. *Jpn. J. Physiol.* 7, 324-333 (1957)
  - 11) 足立 明: 化学調味料の味覚作用に関する神経生理学的研究. *日本生理誌* 24, 607-613 (1962)
  - 12) 国中 明: 核酸関連化合物の呈味作用に関する研究. *日本農芸化学会誌* 34, 489-492 (1960)
  - 13) 河村洋二郎, 足立 明, 小原正美, 池田真吾: 化学調味料の味覚作用に関する神経生理学的研究. *発酵と代謝* 10, 168-178 (1964)
  - 14) 佐藤昌康, 山下 智, 小川 尚: 核酸関連物質の呈味作用に関する電気生理学的研究. *発酵と代謝* 13, 62-69 (1966)
  - 15) Yamamoto T, Asai K and Kawamura Y: Studies on responses of cortical taste neurons to umami substances. *In Umami: A Basic Taste* (Kawamura Y and Kare MR eds.), Marcel Dekker, New York, pp. 441-460 (1987)
  - 16) Yamamoto T, Matsuo R, Kiyomitsu Y and Kitamura R: Taste effects of 'umami' substances in hamsters as studied by electrophysiological and conditioned taste aversion techniques. *Brain Res.* 451, 147-162 (1988)
  - 17) Ninomiya Y and Funakoshi M: Qualitative discrimination among 'umami' and the four basic taste substances in mice. *In Umami: A Basic Taste* (Kawamura Y and Kare MR eds.), Marcel Dekker, New York, pp. 365-385 (1987)
  - 18) Yamamoto T, Matsuo R, Fujimoto Y, Fukunaga I, Miyasaka A and Imoto T: Electrophysiological and behavioral studies on the taste of umami substances in the rat. *Physiol. Behav.* 49, 919-925 (1991)
  - 19) Nakamura M and Kurihara K: Canine taste nerve responses to monosodium glutamate and disodium guanylate: differentiation between umami and salt components with amiloride. *Brain Res.* 541, 21-28 (1991)
  - 20) Yamamoto T, Matsuo R, Kiyomitsu K and Kitamura R: Taste responses of cortical neurons in freely ingesting rats. *J. Neurophysiol.* 61, 1244-1258 (1989)
  - 21) Yamamoto T and Sawa K: c-Fos immunoreactivity in the brainstem following gastric loads of various chemical solutions in rats. *Brain Res.* 866, 135-143 (2000)
  - 22) Yamamoto T and Sawa K: Comparison of c-Fos-like immunoreactivity in the brainstem following intraoral and intragastric infusions of chemical solutions in rats. *Brain Res.* 866, 144-151 (2000)
  - 23) San Gabriel AM, Maekawa T, Uneyama H, Yoshie S and Torii K: mGluR1 in the fundic glands of rat stomach. *FEBS Lett.* 20, 1119-1123 (2007)
  - 24) Ueda Y, Yonemitsu M, Tsubuku T, Sakaguchi M and Miyajima R: Flavor characteristics of glutathione in raw and cooked foodstuffs. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 61, 1977-1980 (1997)
  - 25) 渡辺宇乃, 山本 隆: マウスにおけるグルタミン酸の味覚効果. *日本味と匂誌* 10, 523-526 (2003)
  - 26) Ueda Y, Sakaguchi M, Hirayama K, Miyajima R and Kimizuka A: Characteristic flavor constituents in water extract of garlic. *Agric. Boil. Chem.* 54, 163-169 (1990)
  - 27) Dunkel A, Koster J and Hofmann T: Molecular and sensory characterization of  $\gamma$ -glutamyl peptides as key contributors to the kokumi taste of edible beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Agric. Food Chem.* 55, 6712-6719 (2007)

< 著者紹介 >

山本 隆 (やまもと たかし) 氏略歴

1968年 大阪大学歯学部卒業

1972年 大阪大学大学院歯学研究科博士課程修了

1972年 大阪大学歯学部助手

1974年 モネル化学感覚研究所研究員

1977年 大阪大学歯学部講師

1986年 大阪大学歯学部助教授

1991年 大阪大学人間科学部教授

2000年 大阪大学大学院人間科学研究科教授

2007年 大阪大学定年退職

2007年 大阪大学大学院歯学研究科 COE 特任教授

2008年 畿央大学健康科学部看護医療学科教授

