

博士論文

風味システムの可塑性に関する研究

東北大学大学院文学研究科
人間科学専攻 心理学専攻分野

大沼 卓也

目次

第1章 序論 1

- 1.1. 風味とは 1
- 1.2. 味覚のしくみとはたらき 3
 - 1.2.1. 味覚情報の受容と伝達 3
 - 1.2.2. 味知覚における基本味の意義 7
 - 1.2.3. 混合味の知覚とその特徴 10
- 1.3. 嗅覚のしくみとはたらき 12
 - 1.3.1. 嗅覚情報の受容と伝達 12
 - 1.3.2. 混合臭の知覚とその特徴 18
- 1.4. 風味の選好および知覚の可塑性 24
 - 1.4.1. 風味の選好の変容 24
 - 1.4.2. 風味の知覚の変容 28
- 1.5. 本論文の目的 32

第2章 味と匂いの学習の構造：モデル動物を対象とした行動学的研究 34

- 2.1. 背景と目的 34
- 2.2. 味と匂いの学習の再現（実験1） 37
 - 2.2.1. 方法 37
 - 2.2.2. 結果 40
 - 2.2.3. 考察 42

2.3.	高次条件づけを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討（実験2）	45
2.3.1.	方法	47
2.3.2.	結果	49
2.3.3.	考察	54
2.4.	感性予備条件づけの成否に対する文脈嫌悪条件づけの影響の検討1（実験3）	57
2.4.1.	方法	58
2.4.2.	結果	61
2.4.3.	考察	65
2.5.	感性予備条件づけの成否に対する文脈嫌悪条件づけの影響の検討2（実験4）	68
2.5.1.	方法	68
2.5.2.	結果	71
2.5.3.	考察	75
2.6.	食塩欠乏パラダイムを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討1（実験5）	77
2.6.1.	方法	78
2.6.2.	結果	81
2.6.3.	考察	84
2.7.	食塩欠乏パラダイムを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討2（実験6）	85
2.7.1.	方法	85
2.7.2.	結果	88
2.7.3.	考察	91
2.8.	総合考察	93

第3章 味と匂いの相互作用による塩味増強効果のメカニズム	98
3.1. 背景と目的	98
3.2. VAS法による主観評定とNIRSによる脳活動計測1（実験7）	102
3.2.1. 方法	102
3.2.2. 結果	109
3.2.3. 考察	112
3.3. VAS法による主観評定とNIRSによる脳活動計測2（実験8）	114
3.3.1. 方法	114
3.3.2. 結果	116
3.3.3. 考察	124
3.4. TI法による経時的評定とNIRSによる耳下腺活動計測（実験9）	126
3.4.1. 方法	126
3.4.2. 結果	131
3.4.3. 考察	134
3.5. 総合考察	136
第4章 食物の視覚的選択における情報処理過程	142
4.1. 背景と目的	142
4.2. 食品画像の視覚的選択における情報処理過程の検討（実験10）	147
4.2.1. 方法	147
4.2.2. 結果	151
4.2.3. 考察	156

- 4.3. 顔画像の視覚的選択における情報処理過程の検討（実験 11） 158
 - 4.3.1. 方法 158
 - 4.3.2. 結果 159
 - 4.3.3. 考察 162
- 4.4. 総合考察 163

第5章 視覚的手がかりへの学習による風味の選好への影響 168

- 5.1. 背景と目的 168
- 5.2. ブランドの学習による風味の選好への影響の検討（実験 12） 172
 - 5.2.1. 方法 172
 - 5.2.2. 結果 176
 - 5.2.3. 考察 180

第6章 総合論議 185

- 6.1. 風味システムの可塑的なはたらきに関する考察 185
 - 6.1.1. 味覚から嗅覚への拡張 185
 - 6.1.2. 味覚・嗅覚から視覚への拡張 191
- 6.2. 風味システムのはたらきに関する応用的視点 194
- 6.3. おわりに 198

要旨 200

引用文献 203

謝辞 219

第1章 序論

1.1. 風味とは

現代は豊食の時代である。巷にはコンビニエンスストアや飲食店が立ち並び、お金さえあれば、好きなものを好きな時に好きなだけ食べることができるようになった。しかしながら、そうした物質的豊かさの裏側で、塩分や糖分の過剰摂取など、不適切な食行動を遠因とする健康リスクが世界的に問題となっている (WHO, 2012)。現代を生きる我々ヒトにとって、食べることは単なる栄養摂取の手段ではなく、楽しみや満足感を得るための心理的な営みとしての側面が大きい (坂井・大沼, 2016)。そのため、食と健康の問題を理解し解決していくためには、我々がどのようにして食物を味わい、「食べる/食べない」の選択を行なっているのかを明らかにすることが必要不可欠であると言える。

日常生活において我々が食物の性質や経験を語る時、しばしば「あじ」という表現を用いる。また、自分がその食物を経験していないとしても、その「あじ」がどのようなものであったかを他人から聞くことで、それがどのような経験であるかを想像することもできる。日常生活において、こうした食物の「あじ」は、しばしば「味 (taste)」として暗黙のうちに理解されていることが多い。この場合の「味」とは、食物中の化学物質が我々の舌上の味蕾に発現している味覚受容器によって受容されることで生じる感覚、すなわち味覚 (gustation) によるものである。つまり、食物の「あじ」は舌で感じているというのが我々の一般的な通念であるが、それは誤りであることがわかっている。たとえば、風邪を引くなどして鼻が詰まってしまっているときに食物を食べ

ると、普段よりもずっと味気なく感じたという経験は誰にでもあるだろう。もちろん、風邪によって味覚の感受性が低下している可能性も否定しきれないが、健常な時に鼻をつまんだ状態で食物を食べても同様のことがおこるため、鼻詰まりによる匂いの感受性の低下が主要な要因であることがわかる。こうした例からも、我々が普段何気なく感じている食物の「あじ」は、舌で感じる純粋な「味」とは異なるものであることがわかる。

食物の味や匂い、食感、見た目などの情報が統合されることで生じる複合感覚的な「あじ」は、心理学の研究領域においては風味 (flavor) と呼ばれている (Stevenson, 2009; 坂井, 2009)。風味あるいはフレーバーというと、食品香料のことや、口腔を経由して鼻腔に伝わる香りのことを指す場合もあるが、本論文では前述した心理学の研究領域における定義に従うこととする。日常生活において、食物の味や匂いなどの情報が独立して感じられることはほとんどなく、食物の経験のほとんどが風味の経験として生じている。そしてその風味の経験をもとに、我々は「食べる/食べない」の選択を行っている。そのため、複合感覚としての食物の風味を認識し、適応的な食物選択を導き出すしくみである「風味システム」を理解することは、我々の日常生活における豊かな食の経験の実態の解明に加え、肥満や塩分の過剰摂取など、食行動と関連する諸問題の解決にもつながると考えられる。

化学物質により生じる化学感覚である味覚と嗅覚は、風味システムにおいてとりわけ重要な役割を担っていると考えられている。そこで、はじめに味覚と嗅覚の生物学的なしくみについて概観するとともに、心理学的な研究により明らかになってきたそのはたらきについて論じる。

1.2. 味覚のしくみとはたらき

1.2.1. 味覚情報の受容と伝達

味覚 (gustation) とは、生体が持つ味覚受容器 (味細胞) に外界の化学物質が接触することで生じる感覚である。味細胞は、口腔内に散在する味蕾という組織 (幅 40~50 μm 、長さ 60~80 μm) の中に多数格納されている。咀嚼により分解され唾液に溶けだした食物中の化学物質 (味物質) が味細胞に到達することで、味細胞はこれを受容し活動電位を発生させ、味覚神経を通して脳へと情報を伝達する。味蕾の数は、ヒトの成人であれば 5000~7000 個ほどであるが、他の肉食動物であれば約 500 個、草食動物であれば 15000~25000 個ほど存在するという。もちろん、動物種によって実際の数字は異なるところではあるが、食性によりこれほどまで異なる理由として、肉食動物はその場で獲物を殺して食べるため毒見をする必要がない一方で、草食動物は生い茂っている様々な種類の植物の中から餌となるものと毒となるものを区別しなければならないためであると考えられている (斎藤, 2013)。

舌上には乳頭と呼ばれる 4 種類の組織があり、味蕾の多くはこれらの組織内に存在している (図 1-1)。まず、最も数が多い糸状乳頭は、ピロードのように舌表面を覆っているものの、味蕾を備えてはいない。キノコのような形をした茸状乳頭は、糸状乳頭の上に散在しており、その頭部に味蕾が埋め込まれている。茸状乳頭はキノコのような凸構造をしているのに対し、舌の正中部にある有郭乳頭および両側部にある葉状乳頭は、凹んだ溝状の構造をしており、その溝の中に味蕾が埋め込まれている。有郭乳頭は、マウスやラットでは舌の後半分に一個だけ存在しているが、ヒトの場合、中央奥から両側にかけて 8~10 個ほど存在している。また、舌以外の場所でも、口腔後方の天井面にあたる軟口蓋や、口腔から食道および気管への入り口にあたる咽頭にも、

味蕾が多数存在していることがわかっている。茸状乳頭の味蕾からの味覚情報は鼓索神経を、有郭乳頭と葉状乳頭、咽頭からの味覚情報は舌咽神経を、軟口蓋からの味覚情報は大錐体神経を介して脳へと送られることとなる。

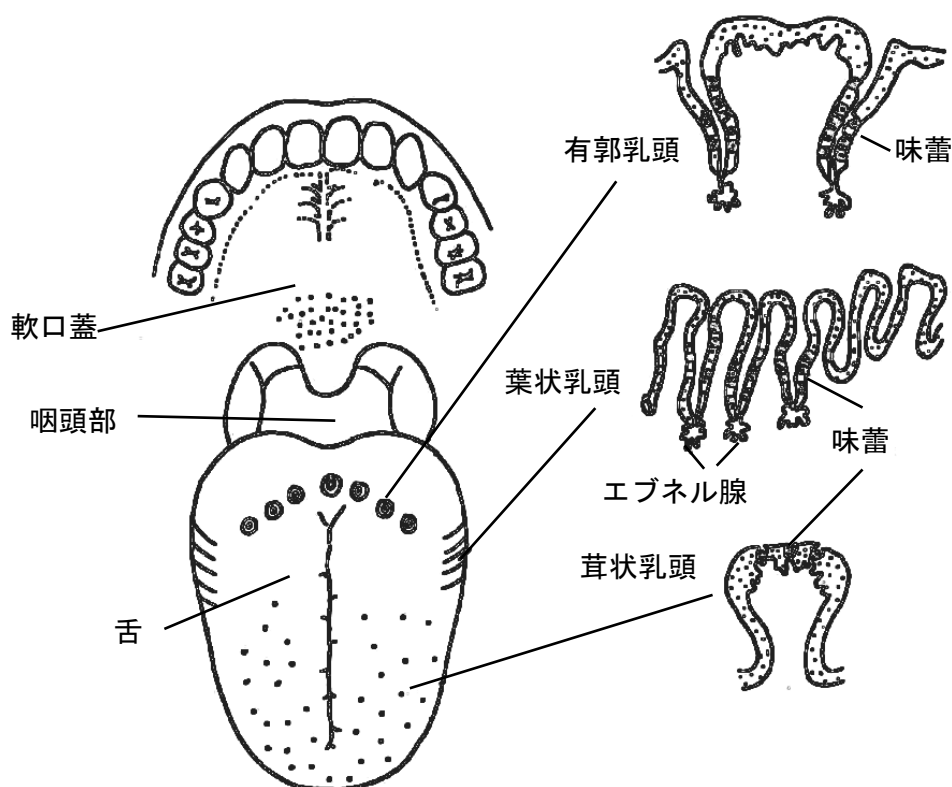


図 1-1 口腔内の味蕾存在部位および味蕾断面 (山本, 1996 をもとに作成).

味覚情報が味細胞から味覚神経へと伝わった後、味覚神経がどのようにしてその情報を脳へと伝えるかについては、古くから対立する二つの考え方が存在していた。一つは、「特定のタイプの味繊維の活動が特定の味質を表す」というラベルドライン説で、もう一つは「複数の味繊維の活動のパターンが特定の味質を表す」というアクロスファイバーパターン説である。主にチンパンジーの鼓索神経繊維を用いた研究によってラベルドライン説が支持される傾向にあるものの、そのような特定の味質によく応答

する神経繊維は、アクロスファイバーパターン説の特殊な例であると考えればよいという主張もあり、合意は得られていないのが現状である。神経繊維の活動の符号化を基本味に限定して検討していることが議論を迷走させているという指摘もあり(斉藤, 2011)、今後のさらなる研究が待たれるテーマであると言える。

味覚神経へと伝えられた味覚情報は、延髄にある孤束核へと伝わる。孤束核からの経路は大きく二つに分かれることとなる(図 1-2)。一方は、味覚に基づく顔面表情変化や唾液、消化液、インシュリンの分泌といった反射性の活動に関する経路であり、もう一方は、味覚情報のさらなる分析のための視床へと向かう経路である。視床を経由した味覚情報は、大脳皮質味覚野や前頭連合野、扁桃体、視床下部へと伝えられる。大脳皮質味覚野では味の質的な分析を、前頭連合野では味に関する認知や学習を、扁桃体では味による快不快情動の惹起や味の評価を、視床下部では摂食の開始・継続・停止に関わる調節をおこなっていると考えられている。他方で、ラットやマウスなどのような、サルやヒト以下の哺乳動物では、孤束核から橋の結合腕傍核を経由した後、大脳皮質味覚野へ投射する背側路と、視床下部や扁桃体などへ投射する腹側路に分かれることとなる。ヒトの場合と同様に、背側路は味の強度や質の分析に関与する一方で、腹側路は味による快不快の情動や食欲に関与するという違いがある。

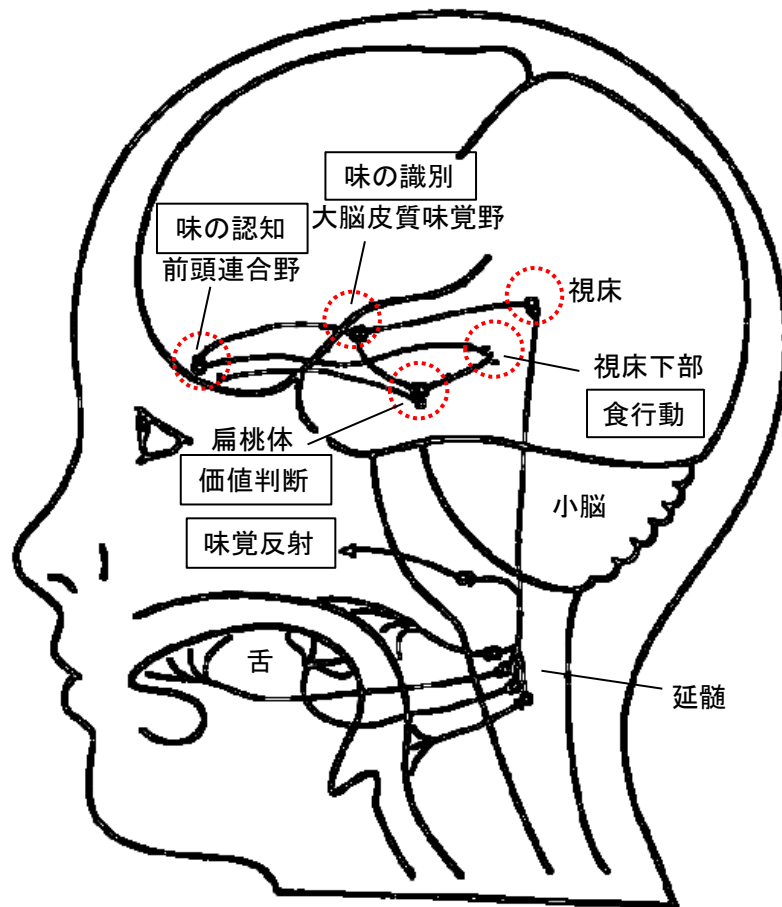


図 1-2 脳内における味覚情報の流れと各部位の機能的役割 (山本, 1999 をもとに作成).

さらに、近年の研究により、舌上の味細胞だけでなく腸の一部の細胞にも味覚受容体が発現していることがわかっている (Shirazi-Beechey, Moran, Batchelor, Daly, & Al-Rammahi, 2011)。腸の内腔に面している細胞の大部分は円柱形で微絨毛を持つ吸収上皮細胞であるが、数百個に 1 個の割合で、基底顆粒細胞と呼ばれる細胞が混ざっている。この基底顆粒細胞には様々な種類のものがあるが、そのうちの少なくとも一つが、糖による甘味を感受できる受容体を備えているという。食物中に含まれる糖が腸まで運ばれ、基底顆粒細胞の受容体に結合すると、その細胞は興奮し、基底側に蓄え

ている顆粒内の分泌物を分泌する。この分泌物は、腸の基底部にある神経細胞の受容体に結合し、腸内の神経を興奮させる。すると、腸内の神経網を通じて他の吸収上皮細胞にもその興奮が伝わり、糖の吸収のための準備が促される。もちろん、口腔内の味細胞で受容する場合のように、我々の意識として「甘い」と感じるができるかは定かではないが、口だけではなく腸でも食物中の化学物質を認識することで、より効率の良い栄養吸収をおこなうことができると考えられている。

1. 2. 2. 味知覚における基本味の意義

このような味覚による「味」を、いくつかの基本的な味として分類しようとする試みが古くからなされてきた。その代表的なものとして、ドイツの心理学者である Henning による四基本味説がある。これはすなわち、基本的な味知覚は甘味 (sweetness)、苦味 (bitterness)、酸味 (sourness)、塩味 (saltiness) の四つに分類されるというものである (Henning, 1916)。これらの四基本味に、池田菊苗が昆布から抽出したグルタミン酸ナトリウムに代表されるうま味 (umami) が加わり、現在では五基本味として広く受け入れられている。甘味は、エネルギー源の信号であると考えられ、一般的に快である。甘味を呈する甘味物質は各種糖類のほか、グリシンやアラニンなどのアミノ酸や、サッカリンなどの人工甘味物質、ステビアやグリチルリチンなどの天然甘味物質など、多様である。苦味は、生体にとって有害な物質を検出し、その摂取を防止するための信号であると考えられ、アルカロイドやアミノ酸などの多種の疎水性物質により生じる。当然ながら、苦味は不快である。酸味は、水素イオンの刺激作用により生じ、低濃度では快、高濃度では不快となる。酸味を呈する有機酸は体内の代謝過程を活性化するという利点もある一方で、酸は腐敗の信号でもあるため、濃度や文脈による快・

不快の差異がみられると考えられる。塩味はミネラルの信号であり、塩化ナトリウムなどにより生じる。酸味と同様に低濃度では快、高濃度では不快となる。うま味はタンパク質の信号であり、昆布などに含まれるグルタミン酸ナトリウムや鰹節などに含まれるイノシン酸ナトリウムにより生じる。

分子生物学的研究の発展により、2000年に初めて味覚受容体が同定されることとなった。こうした研究により、上述した五つの基本味の受容様式は大きく二つに分かれることがわかった（図 1-3）。一つは、甘味・苦味・うま味物質群であり、これらの物質は味細胞膜上の G タンパク質共役七回膜貫通型受容体 (GPCR) により受容されることで情報が伝達される。なお、光受容体である網膜上のロドプシンや嗅覚受容体も同様の GPCR であることがわかっている。もう一つの受容様式は、酸味・塩味物質群であり、これらの物質は味細胞膜上のイオンチャネルに作用することで情報が伝達される。また、甘味とうま味については受容体が味物質と結合する場所が複数個所存在することや、苦味には 25 種類の受容体が存在することなども明らかになっている。味蕾を構成する細胞は I 型から IV 型までで 4 種類あることが知られているが、そのうちの II 型細胞にのみ味覚受容体が発現している。それにもかかわらず、II 型細胞はシナプスを持たず、味覚神経との直接的なつながりを持たない。それとは対照的に、味覚受容体を持たない III 型細胞はシナプスを持ち、味覚神経との直接的なつながりを持つ。シナプスを持たない II 型細胞によってどのように味覚情報の伝達がおこなわれるのかが、これまで盛んに議論されてきたが、現在のところ、複数の味細胞による細胞間コミュニケーションによって情報伝達がおこなわれている可能性が有力になっている（日下部・斉藤・河合，2011）。まず、II 型細胞の受容体が味物質と結合すると、神経伝達物質である ATP を分泌する。II 型細胞により分泌された ATP は、近傍の III 型細胞

にセロトニンの放出を促すように働きかけ、それにより味覚神経へと情報が伝わることとなる。このような細胞間コミュニケーションを通して、味細胞は様々な味物質への広い応答をおこなっていると考えられている。

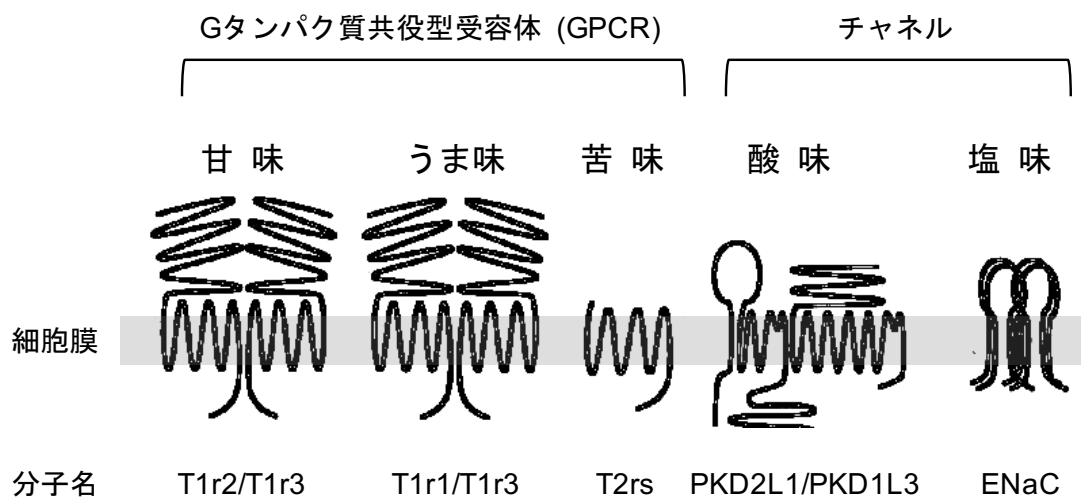


図 1-3 基本味の受容体構造の模式図（日下部ほか，2011 をもとに作成）。味質によって受容体の構造は様々であり、とりわけ苦味受容体は視覚や嗅覚の受容体と類似している。

さらに近年では、これらの五基本味に加えて、脂肪酸やアルコールなどが第六、第七の基本味である可能性があるとして広く注目されている。現に、味蕾中に存在する CD36 や GPR120 という受容体が脂肪酸分子を受容することや、これらの受容体の量によって脂肪酸の感受性が異なることがわかり、第六の基本味の有力候補として注目されている。

また、しばしば味覚に含まれると誤解されがちなのが、唐辛子に含まれるカプサイシンによる辛味や、紅茶やワインに含まれるタンニンなどによる渋味（収斂味）であ

る。辛味を生じさせる物質は様々あり、それぞれ独特な感覚を伴うが、基本的にはどれも嗅覚や口腔粘膜における痛覚や温覚の複合的な感覚であると考えられている。また、渋味は、タンニンなどの物質により口腔粘膜上のタンパク質が変容することで生じる触覚のような感覚であることがわかっている。味覚の定義が「食物中の化学物質が味細胞の受容体に結合することで生じる感覚」である以上、これらの感覚は味覚には含まれない。また、一般的にこれらの感覚そのものは不快であるが、エスニック料理やワイン、紅茶などの実際の食物という文脈の中ではむしろ快に感じられ、その風味にとって必要不可欠であると考えられる (Prescott, 2012a)。

1. 2. 3. 混合味の知覚とその特徴

味知覚は、その受容機構の違いと知覚される質の違いという点から、前述した少なくとも5つの基本味へと分類されることを述べてきた。しかし、日常生活において我々は、これらの基本味のどれか一つだけを単独で味わうということはほとんどない。そのため、単独の基本味に対する生理学および精神物理学的な応答を検討するだけでは、我々の味覚系の現実的なはたらきを理解することにはつながらない(坂井, 1996)。こうした理由から、いくつかの基本味が混合された混合味 (e.g., 甘味と苦味) を用いた研究もおこなわれている (e.g., Bartoshuk, 1975; Kroeze & Bartoshuk, 1985)。これらの研究により、複数の異なる味物質が混合で提示されたとき、我々の味知覚において少なくとも三つの効果が生じることが明らかになった (Stevenson, 2009)。第一に、混合味の全体としての知覚強度は、要素それぞれの知覚強度の合計以下となる。第二に、混合味として提示された状態での要素それぞれの知覚強度は、それらの要素が単体で提示された状態での知覚強度よりも弱い。第三に、これらの抑制効果は非対称的であ

り、混合味中のある味質に対する抑制効果は、同じ混合味中の他の味質に対する抑制効果より大きい（あるいは小さい）場合がある。

混合味における抑制効果が末梢性の現象なのか、あるいは中枢性の現象なのかを検討するために、舌分離法 (split-tongue procedure) がしばしば用いられてきた。この方法では、専用の道具を用いることで舌の表面を左右に分離する。このように分離することで、舌の片側に提示した味物質と反対側に提示した味物質が物理的に接触することを防ぐだけでなく、複数の味物質が同一の味蕾に対し同時に接触することを防ぐこともできる。舌表面を左右に分離され、複数の味物質を同じ側で提示した場合でしか抑制効果がみられないならば、その現象は末梢性であると推測され、味物質をそれぞれ異なる側に提示した場合でも同様に抑制効果がみられるならば、その現象は中枢性であると推測される。このような方法を用いた Kroeze & Bartoshuk (1985) により、混合味における抑制効果は末梢性と中枢性の両方の性質を備えており、なおかつ混合味によってその配分が異なることが示唆されている。具体的には、キニーネ（苦味）と塩化ナトリウム（塩味）の混合による苦味の抑制効果は末梢性と中枢性の両者であるが、キニーネ（苦味）とスクロース（甘味）の混合による苦味の抑制効果は主に中枢性であることがわかった。

どのような混合味の場合に抑制効果が生じるのか、そしてその効果は末梢および中枢のどのレベルで生じているのかについて、今のところ一貫した結果は得られていない。とはいえ、このような混合味における味知覚の共通の特徴として、複数の味質が混合されたとしても、それによってある味質が完全に消失してしまったり、それらの要素とは異なる新たな味質が生じたりすることはないという点である (Stevenson, 2009)。Bartoshuk (1975) はヒトを対象に、スクロース（甘味）と塩酸（酸味）、キニー

ネ（苦味）、塩化ナトリウム（塩味）の4つの味物質からなる混合味を用いた精神物理学的な実験をおこなった。その結果、酸味を除く全ての味質は混合されることでその知覚強度が弱まることと、そのような抑制効果が生じていても、各味質は混合味の中から容易に検出されうるということがわかった。また、ラットを対象とした坂井(1996)の実験では、スクロースと塩化ナトリウムの混合味に対し嫌悪条件づけを施した後、それぞれの味物質単体に対する嫌悪行動の般化の程度を検討した。その結果、テスト方法によるばらつきはあるものの、混合味からその要素単体への般化がみられ、ラットは混合味の中の要素を検出できていることが示唆された。このように、複数の味物質が混合されると、ある味質の知覚強度が抑制されることがあるが、それでもある味質が消失したり全く異なる質として知覚されたりすることはない。このような味知覚の特徴は、後に述べる匂い知覚の特徴とは大きく異なるものではあるが、個体の生存にとって有利にはたらくと考えられる。たとえば、様々な味物質の混合からなる食物を口に入れ、苦味（i.e., 毒物）や酸味（i.e., 腐敗）を素早く検知できれば、有害なものとして素早く吐き出すことができる。また、反対に、うま味（i.e., タンパク質）や甘味（i.e., エネルギー源）、塩味（i.e., ミネラル）を検知することができれば、その食物を必要に応じて摂取することができる。このように、味知覚の要素分析的な性質は、適切な食物選択を導くという意味で適応的であると考えられる（Stevenson, 2009）。

1.3. 嗅覚のしくみとはたらき

1.3.1. 嗅覚情報の受容と伝達

嗅覚（olfaction）とは、生体が持つ嗅覚受容器（嗅細胞）に外界の化学物質（匂い分子）が接触することで生じる感覚である。厳密には、嗅覚系には主嗅覚と副嗅覚があ

り、それぞれが解剖学的に異なる神経経路を形成している。揮発性の化学物質により生じる主嗅覚は、嗅上皮と主嗅球によって大脳皮質へと連絡される系であり、我々ヒトや動物が食物を食べるなどして意識的に匂いを感じる際に関与している。一方で、フェロモンなどによる副嗅覚は、鋤鼻器と副嗅球によって視床下部へと連絡される系であり、動物に匂いが意識されなくても何らかの行動や生理反応を引き起こすことで知られている。我々ヒトにはそもそも鋤鼻器が存在しないということと、本論は食物の風味知覚を中心的に扱っているという理由から、これ以降は「嗅覚」という用語を副嗅覚ではなく主嗅覚を指して扱うこととする。

空気中に漂う匂い分子が鼻腔に入り、その奥にある嗅上皮と呼ばれる構造に到達する。匂い分子が嗅上皮表面の粘液層に溶解し、嗅細胞上の受容体と結合することで細胞内に電位変化が生じ、化学的な情報は電気的な情報へと変換され、脳の中核へと伝達されていく。嗅上皮は、嗅細胞（嗅覚受容細胞）と支持細胞、基底細胞という 3 種類の細胞によって構成されている。嗅細胞は双極型であり、細胞体のほぼ中央に核が位置し、核は上皮の中ほどに並んでいる。支持細胞は円柱型であり、嗅細胞の隙間を埋める形で並んでいる。核は上皮上面に並んでいる。基底細胞は小型円形あるいは小型三角形であり、上皮底面に並んでいる。核は上皮底面に沿う形で並んでいる。また、嗅上皮を覆う粘液層は、ボウマン腺により分泌される粘液によって形成されている。

嗅細胞には、GPCR をコードする数十から数百の遺伝子によって表現される 1000 種類ほどの受容体が存在している。無脊椎動物では一つの嗅細胞に複数種類の受容体遺伝子が発現しているが、哺乳類では一つの嗅細胞には一種類の受容体遺伝子しか発現していない。このような嗅覚受容体に対し、匂い分子の構造全体がリガンドとなる

わけではない。たとえば、ある受容体は匂い分子の特定の炭素鎖により選択的に活性化されたり、特定の位置の官能基により活性化されたりするように、匂い分子の分子下レベルの構成要素や特徴がリガンドとなる。このようにして、匂い分子と嗅覚受容体はちょうど鍵と鍵穴のように選択的に結合する。まとめると、嗅覚情報処理の開始点ともいえる嗅覚受容体のレベルでは、匂いの分子下レベルの構造や特徴に基づいた要素分析的な処理がなされている。

嗅細胞によって電気信号へと変換された匂いの情報は、嗅神経（第Ⅰ脳神経）によって嗅球へと送られる。この際に、特定の嗅細胞の軸索が嗅球の糸球体の特定の位置へと正確に収束することで、ある匂いにより活性化された受容体の組み合わせがそのまま空間的パターンへと変換されることとなる（図 1-4）。それぞれの糸球体は、同種の受容体遺伝子を発現している同種の嗅細胞から入力を受けており、同種の糸球体同士でクラスターを形成している。嗅球においては、ある糸球体が活動するとその周辺にある糸球体の活動が抑制されることが知られている（側方抑制）。側方抑制によって、似通った匂い同士の特徴の違いを際立たせるだけでなく、伝達すべき信号とノイズの区別をおこなうことが可能になるが、これは類似した匂いの特徴を符号化するニューロンが空間的にクラスターを形成するという嗅球の構造的特徴により成り立っている（Guthrie, Anderson, Leon, & Gall, 1993）。

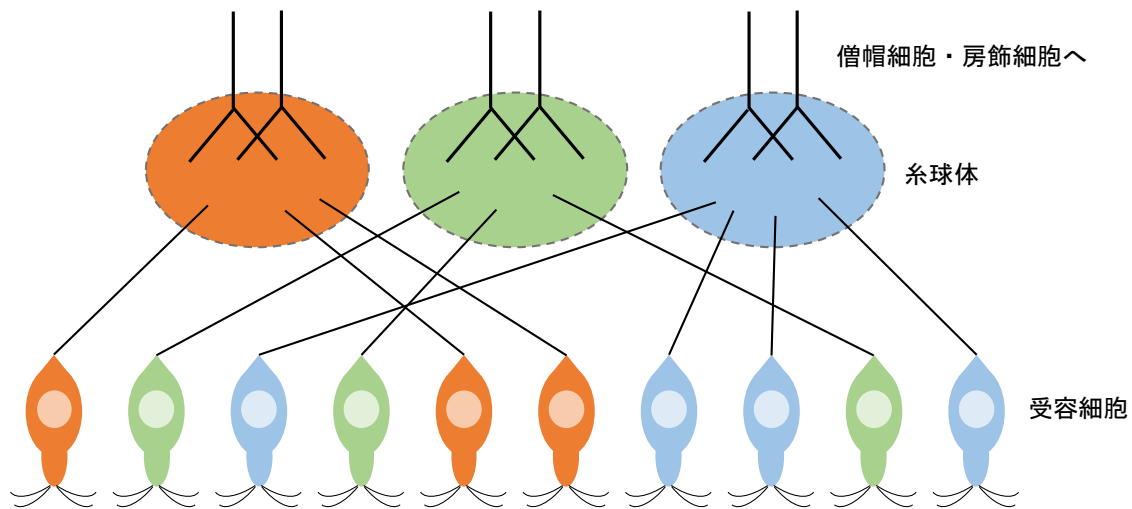


図 1-4 嗅細胞（受容細胞）から糸球体への入力（Delcomyn, 1998 をもとに作成）。それぞれの糸球体は、同種の受容体遺伝子を発現している同種の嗅細胞から入力を受け、独自のクラスターを形成している。

嗅細胞の軸索は、嗅球の糸球体内で3種類のニューロンと結合する。これらのうち僧帽細胞と房飾細胞は嗅球からの出力繊維として働く。もう一つの傍糸球体細胞は、嗅細胞からの入力を受けると、隣の糸球体の僧坊細胞に対し軸索を通して抑制性出力を送る。糸球体の外部にあり、嗅細胞との直接の結合を持たない顆粒細胞も、僧帽細胞と房飾細胞からの興奮性出力を受けて、抑制性出力を返す。このように、前述した側方抑制による出力の精緻化は、抑制性介在ニューロンである傍糸球体細胞と顆粒細胞によって実行されていると考えられている。さらに、顆粒細胞は僧帽細胞および房飾細胞の出力スパイク列の時間的パターンの同調をおこなうと同時に、嗅球への遠心性フィードバックの標的であることも知られている。このことから、嗅球内での符号化に対する注意や予期の影響は、顆粒細胞を通じた遠心性フィードバックによるものである可能性があるといえる。また、経験依存的なニューロン再生とニューロン死を

通して、親近性が高く重要な意味を持つ匂いの符号化をおこなう領域の顆粒細胞以外は淘汰されていく可能性もあり、よく知っている匂いの符号化において重要である可能性も示唆されている。ここまですべてをまとめると、嗅細胞ではじまる匂いの特徴検出処理の結果が嗅球内で空間的パターンに変換され、傍糸球体細胞や顆粒細胞による側方抑制を中心とした精製化の過程を経ることで、活性の空間的パターンは特定のスパイク列による時間的パターンへと変換され、中枢へと伝達されることとなる。

嗅球で精製化された嗅覚情報は、大脳辺縁系に含まれる梨状皮質へと送られることとなる。ここで重要なのは、これまでは匂いの要素分析的な処理がおこなわれていたのに対し、梨状皮質ではそれらの情報の統合がおこなわれるという点である。具体的には、前述した嗅球では、一つの受容体遺伝子を発現する嗅覚受容体の情報は特定の僧帽細胞へと収斂しており、匂い物質の特徴検出に基づいた要素分析的な処理がおこなわれていた。一方で、梨状皮質では、一つの皮質錐体細胞に対して複数種の異なる僧帽細胞からの入力が同時におこる。つまり、複数の異なる受容体により検出された様々な匂いの特徴が、梨状皮質内で収束しているのである。さらにこれらの皮質錐体細胞は、皮質内で連合繊維を広く形成しているだけでなく、嗅球や他の皮質の間にもつながりを形成している。このように梨状皮質では、皮質内—皮質間の広い連合繊維系を通して、検出された要素の集合を一つのまとまりである匂いオブジェクトとして統合する処理をおこなっていると考えられる（図 1-5）。

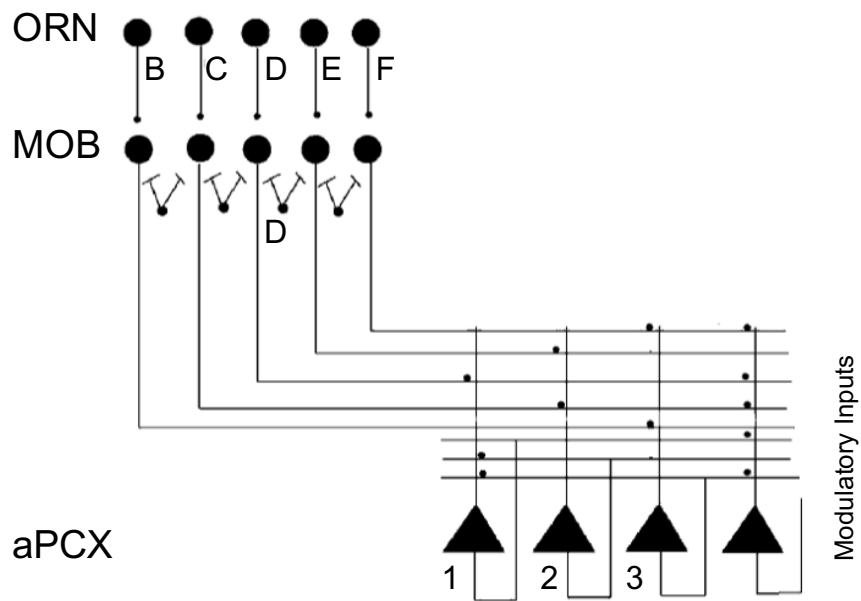


図 1-5 脊椎動物における主嗅覚の情報伝達経路のスキーマ。匂い物質は複数の特徴 (B, C, D, E, F) を持っており、それらは異なる受容体遺伝子を持つ嗅覚受容体ニューロン (ORN) によって検出される。それらの特徴は主嗅球 (MOB) による収束や側方抑制を受け、精製化される。それらの特徴は前梨状皮質 (aPCx) にて、時間的同期や解剖学的収束を通して一つの匂いオブジェクトに統合される。またこの際に、他の皮質による前梨状皮質への調節的な入力もおこる (Wilson & Stevenson, 2003 をもとに作成)。

梨状皮質にて統合的な処理を受けた嗅覚情報は、大脳辺縁系の扁桃体や中脳の視床背内側核などに伝達されていく。これらの高次な領野では、これまでの匂いの質的な分析を踏まえた上で、その匂いが自分にとってどのような意味を持っているかについての生物学的な意味分析がおこなわれていると考えられている。また、嗅覚情報は眼窩前頭皮質にも伝達される。眼窩前頭皮質は味覚情報が伝達される領野でもあり、ここで味覚情報と嗅覚情報の統合がおこなわれ、食物の風味知覚が形成されると考えられている。さらに、眼窩前頭皮質は空腹感や摂取欲によりその活動を変えることが知

られており、眼窩前頭皮質で統合された食物の風味情報は視床下部外側野や視床下部腹内側核などの食行動関連部位を調節しながら、その時々適切な食行動を導出していると考えられる。

1.3.2. 混合臭の知覚とその特徴

前述したように、匂い知覚の開始点とも言える嗅細胞や嗅球などの末梢レベルでは、匂い物質の特徴検出に基づく要素分析的な処理がおこなわれている。たとえば、我々がコーヒーの匂いを嗅いでいるとき、末梢レベルではその匂いに含まれる数十から数百もの多様な分子が要素に分けられ処理されている。しかし、そのような要素分析的な処理がおこっているにもかかわらず、結果として我々が知覚するのは「コーヒーの匂い」という一つのまとまった匂いであり、分子それぞれの異なる匂いの集合を知覚することはない。さらに言えば、我々がコーヒーの匂いを嗅いでいるとき、嗅細胞に吸着するのはコーヒーに含まれる匂い分子だけではなく、周りの環境臭に含まれる匂い分子も絶えず吸着している。しかしながら、どのような場所においても同じコーヒーの匂いは同じものとして安定的に知覚されるように、我々は背景となる環境臭から対象となる匂いを、その意味あるまとまりを保ったまま切り取ることができるようである。このように、我々の匂い知覚の最大の特徴は、複数の分子の集合からなる匂いを意味あるまとまり、すなわち匂いオブジェクトとして統合し、ノイズとなる背景から切り取ることであると考えられる。しかしながら、このような匂いの全体的処理 (configural processing) の具体的なメカニズムについて現在わかっていることは決して多くない (Wilson & Stevenson, 2003; Thomas-Danguin et al., 2014)。

もしも匂い知覚が全体的で要素に還元できない性質のものであれば、複数の匂いが

混合された混合臭の要素を同定することはできないと予測される。そこで、このような予測を検討した研究例をいくつか紹介する。まず、ヒトを対象としたものとして、Laing & Francis (1989) の研究がある。実験参加者は初めに、ラベルづけされた7つの匂い（いずれも単一分子からなる）とその名前に慣れてもらった。参加者が匂いとその名前に十分に慣れた後、これらの匂い物質が単体あるいは2~5つの匂いからなる混合臭として提示された。いずれの場合であれ参加者は、提示されていると感じる全ての匂いを過不足なく正確に同定するよう教示された。その結果、匂い単体の場合は正答率が55%であり、2つの混合臭では12%、3つでは6%、4つでは3%まで落ち込み、5つの混合臭では0%となった。この結果は、複数の匂いからなる混合臭では要素の同定が困難であるという予測を支持すると考えられるが、単に課題が難しかっただけで、混合臭の知覚様式を正しく反映していない可能性もある。この点を検討するため、Laing & Glemarec (1992) はほぼ同様の課題を用いて実験をおこなった。唯一異なる点として参加者は、テスト刺激が提示される前にある1つの匂いを嗅ぎ、その匂いがテスト刺激の中に含まれているかどうかを判断するよう教示された。このような教示によって選択的注意を誘導したものの、得られた成績はLaing & Francis (1989) のものほとんど変わらないことがわかった。これらの結果から、2つか3つ以上の匂いからなる混合臭の要素を同定できないのは、単に実験で用いた課題の問題ではなく、匂い知覚の全体的な性質による限界のためであると考えられている。

さらに、Livermore & Laing (1998) は、それ自体は独特であるが複数の匂い物質からなる匂い（e.g., チョコレート、チーズ、ラベンダーなど）をそれぞれ要素として用い、混合された場合の要素の同定の精度について検討をおこなった。参加者がおこなった課題は前述したものと同様で、要素単体あるいは2~8つの要素からなる混合臭が

提示され、提示されていると感じる全ての匂いを過不足なく正確に同定するというものであった。結果は前述の先行研究 (Laing & Francis, 1989) と同様に、要素単体の場合は正答率が 50%であり、2つの混合臭では 15%、3つでは 5%、4つでは 3%まで落ち込み、5つ以上では 0%となった。このことは、複数の匂い物質の混合による複雑な匂い (e.g., チョコレート) も、単一分子による匂いと同様に、一つの独特な匂いオブジェクトとして脳内で処理されている可能性を示唆している。もう一つ重要な点として、彼らの研究で提示された匂いはどれも参加者にとって日常的に馴染み深いものであった。このことから、複数の匂い物質の混合からなる複雑な混合臭であっても、日常生活で繰り返し経験されることによって、一つの匂いオブジェクトとして記憶・処理されるようになると考えられている。

このような匂い知覚の全体的な性質が生得的なものであるならば、混合臭の要素同定の能力は経験や専門知識によって大きく変わらないと予測される。Livermore & Laing (1996) は、これまで述べてきたような要素同定課題を用いて、この予測に関する検討をおこなった。これまでの研究と異なる点は、実験参加者が専門のパフューマーやフレイバリストからなる群と、5日間だけ訓練された素人からなる群で構成されていたという点である。その結果、どちらの群であれ、混合臭に含まれる要素が4つ以上になるとほとんど正確に同定できなくなることがわかった。その一方で、要素が2~3つであれば、専門家の方が素人よりもわずかに成績が良いことがわかった。これらの結果から、専門的な知識や経験は、要素を同定する能力の上限 (3~4つ) そのものを上げることはできないものの、上限以下であれば同定の正確さを高めることができると考えられる。

次に、決して数は多くないが、混合臭の要素同定に関する予測を動物実験により検

討した研究をいくつか紹介する。そのような研究の多くは、一つの要素 (e.g., 匂い A) に対して獲得された学習がその要素を含む混合臭 (e.g., 匂い A と匂い B の混合臭 AB) にも般化するかどうか (あるいは逆に、混合臭に対する学習が要素単体にも般化するかどうか) を検討することで、動物における混合臭の要素同定の能力を推測している。

Staubli, Fraser, Faraday, & Lynch (1987) の実験では、ラットは絶水処置を施された後、放射状迷路に入れられた。飲み水があるアームからは混合臭 ABC+ (3 つの匂い A, B, C の混合) が漂っており、一方で飲み水がないアームからは混合臭 ABD- (3 つの匂い A, B, D の混合) が漂っていた。つまり、ラットは、混合臭 ABC+ は報酬の存在を予測し、一方で混合臭 ABD- は報酬の不在を予測することを学習させられた。すると、ラットは ABC+ のアームに対し選択的に接近するようになる。この学習が十分に獲得された後のテストセッションでは、単体の匂い C- が報酬の不在を予測し、単体の匂い D+ が報酬の存在を予測するという新たな状況におかれた。この場合の正しい行動は D+ のアームに接近することであるが、前のセッションで混合臭に対して獲得された学習 (ABC+ のアームへの接近) が単体の匂いに対して般化するのであれば (C- のアームへの接近)、D+ のアームへ選択的に接近するという学習の獲得は遅延されると考えられる。しかし、ラットはあたかも新奇な課題を学習するかのよう、D+ のアームへ接近するという学習を獲得したため、3 つの要素からなる混合臭から匂い単体への般化はおこらないことがわかった。一方で、前半のトレーニングで 2 つの要素からなる混合臭を学習させた場合は (i.e., AB+ vs. AC-)、新しい学習の獲得に遅延が見られ、匂い単体に対する般化がおこることがわかった。

ラットにおいては、2 つの要素からなる混合臭であれば要素に分解して処理できている可能性がある。Linster & Smith (1999) の実験では、空腹状態のラットは特定の匂

いのするカップから食餌を掘り当てるという学習をおこなった。その結果、2要素の混合臭に対する学習が、そこに含まれていた匂い単体に対して般化することが示された。それと同時に、ある匂い単体に対する学習が、その匂いを含む2要素の混合臭に対して般化することも示された。これらの結果から、ヒトの場合と同様にラットでは、3つ以上の要素からなる混合臭は要素に分解して処理できない一方で、2つの要素からなる混合臭であれば要素に分解して処理できる可能性が示唆されている。

とはいえ、動物を対象として混合臭の要素同定能力を検討する場合、学習の般化を通して間接的に推測することしかできないという問題がある。当然ながら、般化の有無やその程度は、学習課題の種類などの手続き的な要因によって影響されるため、結果の解釈には慎重さが求められると言える (Wilson & Stevenson, 2003)。また、2つの要素からなる混合臭に対して学習した行動がその要素単体に般化した (あるいは要素単体から混合臭に般化した) とはいえ、混合臭を完全に要素に分けて処理・知覚しているのか、あるいは要素に分けると同時にそれらの要素とは異なる独特な質も知覚している (i.e., 要素的処理と全体的処理の併存) のかはわからない。現に、幼体のウサギを用いた Coureaud, Thomas-Danguin, Le Berre, & Schaal (2008) の研究では、2つの要素からなる匂いを要素的にも全体的にも処理している可能性が示唆されている。また、どちらの処理が優勢になるかは、混合臭の濃度比などの性質 (Coureaud, Hamdani, Schaal, & Thomas-Danguin, 2009) や経験 (Sinding, Thomas-Danguin, Crepeaux, Schaal, & Coureaud, 2011) により変化する可能性が示唆されている。

ヒトおよび動物における混合臭の要素同定能力を検討した以上の研究より、ヒトと動物のどちらの場合でも、匂い知覚においては全体的処理が強く働いていると考えられる。特に、3つ以上の匂いからなる混合臭においてはその要素となる匂いをほとん

ど同定できないことから、数十や数百の匂い物質の混合からなる日常的な匂いについては全体的処理が働いていると考えられる。これは、要素分析的な性質を示す味知覚とは大きく異なる点である。味覚においては、5つの基本味それぞれに生態学的な意味 (e.g., 苦味=毒、うま味=タンパク質、など) があるため、それぞれの味質を要素に分けて処理できることには適応的意義がある (Stevenson, 2009)。しかし、嗅覚の場合は必ずしもそうではない。たとえば、フェロモンや一部の匂い物質を除き、ほとんどの匂い物質はそれ単体で生態学的な意味を持つことはない。実際のところ、食物や捕食者あるいは同族個体の匂いなどのように、重要な意味を持つ匂いのほとんどは数十から数百の匂い物質からなる混合臭である (Thomas-Danguin et al., 2014)。さらに、それらの対象から発せられる匂いだけでなく、その時の環境に漂う匂いも混ざった状態で鼻腔に入ってくる。そのため、自らにとって重要な匂いを素早く知覚し、それに応じて適切な行動を導出するためには、複数の匂い物質の混合からなる匂いを意味あるオブジェクトとして統合し、ノイズとなる背景から切り取ることが重要となる。このような意味で、匂い知覚の統合的で全体処理的な性質は適応的な意義を持つと考えられている (Wilson & Stevenson, 2003)。

当然ながら、どちらか一方の処理だけがおこなわれるのではなく、要素的処理と全体的処理が同時並行的におこなわれている可能性もある。たとえば、混合臭 AB を提示されたとき、その要素となる匂い A と匂い B の情報が要素に分けて符号化されると同時に、まとめ全体としての AB という情報も符号化されている可能性がある。そして、これらの処理の配分は、混合臭における要素の数や濃度比、さらには経験などによって絶えず変化していると考えられる (Wilson & Stevenson, 2003; Thomas-Danguin et al., 2014)。この点については今後さらに検討していかなければいけない。

1. 4. 風味の選好と知覚の可塑性

ここまでは、風味システムにおいてとりわけ重要であると考えられる味覚と嗅覚の個別のしくみとそのはたらきについて、生物学や神経科学、心理学などの様々な領域で得られている知見を概観してきた。これらの知見から明らかなように、味覚と嗅覚は、同じ化学感覚であり共通点は多いとはいえ、しくみもはたらきも異なる別個のメカニズムによって成り立っていることがわかる。それにもかかわらず、我々は日常的に味と匂いを混同してしまっているように、味覚と嗅覚の間の結びつきが非常に強いことがわかる。実際に、このような風味システムのはたらきは、味覚と嗅覚の間の学習によって可塑的に変容するということが、心理学を中心とした多くの研究によって報告されている。

1. 4. 1. 風味の選好の変容

1. 4. 1. 1. 風味-風味学習

ある味により生得的に生じる快不快の情動が、繰り返し対提示された匂いと連合されることで、匂いの情動的価値や選好が変容するという学習がある。学習理論を中心としたこれまでの心理学的研究では、味と匂いの刺激はともに風味刺激と呼ばれ、厳密に区別されることが少なかったため、風味-風味学習 (flavor-flavor learning) という名前で報告されている。この学習現象が初めて報告された Zellner, Rozin, Aron, & Kulish (1983) の研究では、参加者はある紅茶の匂い (e.g., マンダリン) が添加されたスクロース溶液と、他の紅茶の匂い (e.g., ジンジャー) が添加された水の二種類を繰り返し経験した。その後、二種類の紅茶の匂いがそれぞれ添加された水を提示され、参加者はそれらのサンプルに対する好ましさを評定した。その結果、どちらのサンプルもよ

り好ましく評定されるようになることがわかったが、スクロース溶液に添加されていた匂い (i.e., マンダリン) サンプルに対する好ましさの変化は、水に添加されていた匂い (i.e., ジンジャー) サンプルに対する好ましさの変化よりも大きいことがわかった。これらの結果は、生得的に好ましい甘味物質と繰り返し対提示されたことで、その紅茶の匂いがより好ましくなったことを示している。

Baeyens, Eelen, Van den Bergh, & Crombez (1990) では、生得的に忌避される味物質 (i.e., 苦味) を用いた風味-風味学習が報告されている。参加者は、ある匂い (e.g., オレンジ香料) が添加された苦味飲料と、他の匂い (e.g., アプリコット香料) が添加された水の二種類を繰り返し経験した。その後、参加者は二種類の匂いがそれぞれ添加された水を提示され、匂いの好ましさを評定した。その結果、苦味飲料に添加されていた匂いに対する好ましさは、水に添加されていた匂いよりも低くなることがわかった。興味深いことに、事後のテストでは、参加者は匂いと味の組み合わせについての正確な認識を持っていないことがわかった。これらの結果から、生得的に忌避される苦味物質と繰り返し対提示された匂いが忌避されるようになったこと、そしてその学習には、刺激同士の組み合わせについての意識的な自覚は必要でないことが示された。また、この研究では、無味無臭の着色料を用いて、特定の色 (e.g., ピンク/イエローなど) と苦味飲料の対提示も同様におこなっているが、飲料の色に対する好ましさはほとんど変化しないことがわかった。この結果は、味により生じる情動は匂いとは容易に連合されるものの、視覚的な刺激とは連合されにくいという選択的連合の性質を示していると考えられる。

後続する研究により、風味-風味学習の基本的な性質が明らかにされてきた。たとえば、ある匂いと苦味飲料の対提示を繰り返し行い、その匂いへの忌避の形成を確認

した Baeyens, Combez, Hendrickx, & Eelen (1995) では、対提示を行っていたときの飲料の色とテスト時の飲料の色が異なっているにもかかわらず、学習による匂いへの忌避がみられることがわかった。この結果から、風味-風味学習においては、視覚的な文脈 (e.g., 飲料の色) によらず、味と匂いとの間の連合が獲得される可能性が示された。また、匂いと苦味飲料の対提示後に、その匂いが添加された無味の水を数回提示した後でも (i.e., 消去手続き)、変わらずに同程度の忌避がみられることがわかった。この結果から、風味-風味学習においては、匂いが味の存在を単に予期させるようになるのではなく、むしろ、匂いが味の情動的価値や表象そのものを喚起するようになるという可能性が示された。

学習理論的な立場による一連の研究から、風味-風味学習は、ある刺激の情動的価値が他の刺激と連合される評価条件づけ (evaluative conditioning) の一種であると考えられている (De Hower, Thomas, & Baeyens, 2001)。

1.4.1.2. 風味-栄養学習

ここまでは、甘味や苦味を呈する味物質によって引き起こされた快不快の情動が、匂いと連合されるという前提であった。しかしながら、動物およびヒトを対象とした研究により、スクロースなどに含まれるカロリーの摂取によって生じる快の情動が、匂いを中心とした風味と連合されるという風味-栄養学習 (flavor-nutrient learning) の存在も報告されている (ヒトを対象とした研究の総説として、Yeomans, 2012)。そのため、前述した研究においてみられた好ましさの変化、とりわけスクロースのようにカロリーと甘味を併せ持つ味物質による学習が、どの程度まで風味-風味学習により説明できるのか、明らかではない。

我々の日常生活においては、これら二つの学習は同時に起こっており、その区別は困難であるが、両者がそれぞれ独立して起こるといった報告がある。たとえば、Mobini, Chambers, & Yeomans (2007) の研究において参加者は、高濃度のスクロース（高カロリー・甘味強）、アスパルテーム（低カロリー・甘味強）、あるいは低濃度のスクロース（低カロリー・甘味弱）のいずれかが添加されたピーチジュースを繰り返し経験した後、ジュースの風味に対する好ましさを評定した。その結果、ジュースの風味に対する好ましさは、低濃度スクロースの添加を経験した条件（i.e., 統制条件）では変化しなかったものの、他の条件では好ましさが有意に高まることがわかった。興味深いことに、高カロリーでなおかつ強い甘味を呈する高濃度スクロースの添加を経験した条件（i.e., 風味-風味学習 + 風味-栄養学習）における好ましさの変化は、低カロリーだが同程度に強い甘味を呈するアスパルテームの添加を経験した条件（i.e., 風味-風味学習のみ）と比べ、有意に大きいことがわかった。また、高濃度スクロースの添加を経験した条件における好ましさの変化は、参加者が空腹時に条件づけを経験した場合のみみられた。これらの結果は、風味-風味学習と風味-栄養学習による効果が、それぞれ独立したメカニズムにより加算的に生じている可能性を示している。

同様に、風味-風味学習と風味-栄養学習の区別を試みた Capaldi & Privitera (2007) の研究において、参加者は、苦味を呈するおいしくないクラッカーを繰り返し経験した（i.e., クラッカーの風味に対するネガティブな風味-風味学習）。その際に、半数の参加者は、クラッカーに高脂肪のクリームチーズが添加され（i.e., 風味-栄養学習）、残り半数の参加者は、低脂肪のクリームチーズが添加された（i.e., 統制条件）。その後、参加者は苦味を呈さないが同様の風味を呈するクラッカーを提示され、その風味の好ましさを評定した。その結果、どちらの参加者もクラッカーの風味を比較的ネガティ

ブに評定したが、高脂肪クリームチーズの添加を経験した参加者は、低脂肪クリームチーズの添加を経験した参加者と比べ、クラッカーの風味を相対的に好ましく評定することがわかった。この結果も、風味-風味学習と風味-栄養学習がそれぞれ独立して起こる可能性を示していると考えられる。

このように、味物質による快不快の情動と、匂いを中心とした食物の風味の間の連合学習においては、風味-風味学習と風味-栄養学習とがそれぞれ並行して起こっていると考えられている。しかしながら、両者のメカニズムの具体的な違いや、両者の間の相互作用について明らかなことはいまだ少なく (Yeomans, 2012)、今後のさらなる研究が求められている。

1.4.2. 風味の知覚の変容

これまでの学習現象は、いずれも匂い（あるいは匂いを中心とした風味刺激）の情動的価値や選好が変容するというものであった。一方で、ヒトを対象とした研究により、匂いの知覚が変容するという学習現象も報告されている。たとえば、Stevenson, Prescott, & Boakes (1995) では、参加者にとって新奇な匂いをスクロース溶液あるいはクエン酸溶液と繰り返し対提示し、その匂いに知覚される質がどのように変化するかを検討した。その結果、スクロース溶液と対提示された匂いは、対提示前よりも感じられる甘さの評定値が高まり、一方でクエン酸溶液と対提示された匂いは、対提示前よりも感じられる酸っぱさの評定値が高まることがわかった。この結果から、味と匂いが対提示されることで両者の間に連合が生じ、匂い単体でも味の質 (i.e., 甘い・酸っぱい) が知覚されるようになったと考えられている。

Stevenson et al. (1995) の実験では、匂いをただの水と対提示する条件が含まれてい

なかった。そのため、匂いを単純に複数回経験することで感じられる質が変わり、その結果として甘さや酸っぱさの変化が生じたという可能性は否定できない。そこで、Stevenson, Boakes, & Prescott (1998) では、ある匂いはスクロース溶液と対提示され、他の匂いはただの水と対提示された。その結果、スクロース溶液と対提示された匂いは、対提示前よりも感じられる甘さの評定値が高まったものの、ただの水と対提示された匂いにおいては、そのような甘さの評定値の変化はみられなかった。この結果から、Stevenson et al. (1995) でもみられた匂いの質の変化は、単純に匂いの経験を重ねたことによるものではなく、味と匂いを対提示されたことによる変化であることがわかった。また、Stevenson et al. (1998) のもう一つの実験では、対提示セッションにおける刺激の提示方法を操作することで、味と匂いを同時にしか経験することができない条件 (i.e., ストローでコップから吸い上げる) と、味よりも前に匂いを経験することができる条件 (i.e., 口の開いたコップから飲む) を設け、条件間で比較をおこなった。その結果、どちらの条件であっても、スクロース溶液との対提示によって匂いが甘さを獲得するようになった。なお、甘さ評定値の変化の程度に条件間で差はみられなかった。これらの結果から、この種の学習の獲得においては、匂いの後に味を経験するという順番は重要ではなく、むしろ、口腔を通して二つの感覚を同時に経験することが重要であると考えられている。

この種の学習の特徴として、(1) その獲得が容易で意識的な労力を必要としないこと、(2) 一度獲得されると消去されたり干渉を受けたりしにくいこと、(3) 匂いの質の変化と快不快の変化は独立して生じることが挙げられている (Stevenson, 2009)。たとえば、Stevenson et al. (1995) と Stevenson et al. (1998) では、ある味と匂いが対提示されたことを参加者が自覚していなくても、学習は問題なく獲得されることがわかって

いる。また、Prescott, Johnstone, & Francis (2004) は、たった一回の対提示でも学習が獲得されることを示している。このことから、味と匂いの間の学習は、対提示に関する顕在的な自覚を必要としない潜在的なプロセスによって迅速に獲得されると考えられる。

この種の学習の頑健性を示した研究もある。Stevenson, Boakes, & Wilson (2000a) では、学習が獲得されてから1か月たった後にもう一度テストをおこなった。その結果、1か月後であっても学習は保持されており、スクロースと対提示された匂いは甘く、クエン酸と対提示された匂いは酸っぱく感じられていることがわかった。加えて、彼らのもう一つの実験では、学習が獲得された後、匂いを味覚溶液ではなく単なる水と対提示し続けたものの (i.e., 消去の手続き)、学習が消去されることはなかった。一方で、同様の消去手続きを味と色の間の学習に対しておこなったところ、学習は消去されることがわかった。さらに、Stevenson, Boakes, & Wilson (2000b) では、反対条件づけパラダイムを用い (i.e., スクロースと対提示されていた匂い (あるいは色) をクエン酸と対提示する)、味と色の間の学習は干渉を受ける一方で、味と匂いの間の学習は干渉を受けにくいことを示した。これらのことから、味と匂いの間の学習は他のモダリティ同士の学習とは異なり、消去や干渉が生じにくい頑健なものであることが示唆されている。

とはいえ、ヒトの参加者が匂いの質を評定する場合、快い匂いは甘い匂いで不快な匂いは酸っぱい匂いというように、匂いの快不快の変化を質の変化と混同してしまっている可能性がある (Stevenson & Boakes, 2004)。この点を検討するため、Yeomans, Mobini, Elliman, Walker, & Stevenson (2006) は、参加者のスクロースに対する好みを事前に測定し、スクロースを好む群 (like 群) と嫌う群 (dislike 群) とに分けて実験をお

こなつた。その結果、スクロースと対提示された匂いに対する好みは、like 群においてのみ上昇し、dislike 群では変化がみられなかった。一方で、スクロースと対提示された匂いの甘さ評定値は、like 群および dislike 群の両者において上昇した。これらの結果から、この学習においては、匂いの質の変化と快不快の変化がそれぞれ独立して同時並行的に起こっていることが示唆されている。

他にも、匂いが獲得した味の質は、実際の味の質と同じようなはたらきを示すようになるという報告がある。Prescott & Wilkie (2007) では、5°Cの冷水の中に耐えられる限り腕を浸し続けるという課題を参加者におこなわせた。このような痛みを耐える課題においては、甘味を味わうことでその耐性が高まることがわかっている。「甘い」と感じられる匂いが実際の甘味と同様の性質を持つならば、甘い匂いを嗅ぐことによって冷水による痛みへの耐性が高まると予測される。結果として予測は支持され、甘い匂いを嗅ぐことによって冷水に腕を浸し続ける時間が伸長した。一方で、快であるが甘くはない匂いや、快でもなく甘くもない匂いを嗅いでいる場合にはそのような効果はみられなかった。この結果から、甘いと感じられる匂いは、実際の甘味と同様に痛みへの耐性を高めることがわかった。その他にも、ストループ課題を化学感覚用に改変して用いた White & Prescott (2007) では、甘い匂いの同時提示によってスクロースによる甘味の同定が、酸っぱい匂いが同時提示されることでクエン酸による酸味の同定がそれぞれ促進されることがわかった。これらの報告からも、匂いによって感じられる味の質は、快不快の情動的な側面とは独立して、実際の味と同様のものとして脳内で表象されていると考えられる。

以上のように、風味システムの主要な感覚である味覚および嗅覚の刺激を一緒に経験することで、匂いやそれを中心とした風味への選好および知覚が変容することがわ

かっている。本論文では、味覚と嗅覚の間の学習について論じる上で、従来のような「風味の学習」という区別のない呼称を避け、「味と匂いの学習」として呼ぶこととする。

1.5. 本論文の目的

本論文では、複合感覚的な食物の風味を認識し、適応的な食物選択を導き出すしくみである風味システムの可塑的なはたらきについて、モデル動物からヒトまでを対象とした包括的な研究により明らかにすることを目的とした。

はじめに第1章では、風味システムの可塑的なはたらきを概観するために、味と匂いの学習に関するヒトを対象とした研究について論じてきた。しかしながら、学習現象の研究においてヒトを対象とすることには一定の限界がある。第一に、ヒトの参加者は、実験に参加する以前から独自の食経験を様々に積んでおり、純粋な学習の効果を検討することは困難である(坂井, 2009)。第二に、参加者が学習による匂いの知覚の変化を報告したとしても、メタファーなどを原因として、匂いの情動的価値の変化と混同して報告してしまっている可能性もある(Stevenson & Boakes, 2004)。そこで第2章では、食経験の厳密な統制が可能で高次認知機能による弊害のないモデル動物(ラット)を対象とし、ヒトと同様に味と匂いの学習が生じるかどうか、そしてその学習の連合構造はどのようなものであるかについて、行動学的な検討を行なった。

味と匂いの学習により、匂いが味のような質を知覚されるようになることの副作用として、味と匂いの間に相互作用が生じるようになる。その現象論として、匂いによる味の増強効果が知られているが、その現象論的・神経科学的メカニズムについて明らかなことは多くない。そこで第3章では、ヒトを対象とした官能評価実験により、

味と匂いの相互作用による塩味増強効果の現象論的メカニズムの検討を行うとともに、非侵襲的脳機能計測による神経科学的メカニズムの検討を行なった。

我々は食物を口にする前であっても、その食物の見た目や色、形などの視覚的手がかりをもとに、「食べる/食べない」の選択を行なうことができる。第4章では、食物の視覚的選択の情報処理過程について、アイトラッカーを用いた視線計測による検討を行なった。また、そもそも視覚的な食物選択が可能であるのは、視覚的手がかりへの学習によってその食物の風味を予測できるようになるからだと考えられる。そこで第5章では、食物の視覚的手がかりへの学習と風味の選好への影響について、炭酸飲料のブランドを用いた検討を行なった。

最後に第6章では、本論文で得られた研究成果をまとめ、風味システムの可塑的なはたらきについて考察を行なうとともに、今後の展望や研究成果の応用的意義について論じた。

第2章 味と匂いの学習の構造：

モデル動物を対象とした行動学的研究

2.1. 背景と目的

食物の風味を認識する風味システムのはたらきは、味覚と嗅覚の間の学習によって可塑的に変容することがわかってきている。たとえば、ヒトを対象とした研究では、ある紅茶の匂いと甘くて好ましいスクロース溶液を繰り返し一緒に味わうと、その匂いの好ましさの評価が高まることが報告されている (Zellner et al., 1983)。これは、新奇で中性的な匂いを条件刺激 (conditioned stimulus; CS)、元から好ましいスクロースを無条件刺激 (unconditioned stimulus; US) とする古典的条件づけであると言える。つまり、スクロースと匂いを繰り返し対提示されることで両者の間の連合が形成され、その後匂いを嗅ぐだけで、スクロースに対して生じていた快の情動が喚起されるようになったと考えられる。さらに、同様の対提示によってその匂いが「甘い」匂いとして感じられるようになるという報告もある (Stevenson et al., 1995)。この場合は、スクロースと匂いの連合によって、スクロースが持つ「甘い」という質的情報が匂いにより喚起されるようになったと考えられる。このように、味覚と嗅覚の刺激の対提示を経験することで、両者の間に情動あるいは質的情報の連合が形成されることが示唆されている。

我々ヒトは食経験が多様で個人差が大きく、学習の効果を厳密に明らかにしようとする研究には不適切な部分がある (坂井, 2009)。また、「甘い思い出」や「苦い経験」というメタファーがあるように、「甘い/苦い」の質的情報と「快/不快」の情動とを混

同して誤報告してしまう危険性もある (Stevenson & Boakes, 2004)。そのため、食経験の厳密な統制が可能で、なおかつ言語やメタファーによる弊害のないモデル動物を対象とした研究も必要となる。

動物を用いた研究では、ラットはある匂いを甘くて好ましいサッカリン溶液と混合で経験し、別の匂いを苦くて嫌いなキニーネ溶液と混合で経験する。その後、それぞれの匂いがするが無味である水を提示されると、ラットはサッカリン溶液をキニーネ溶液よりも多く摂取するのと同じように、サッカリンと混合経験した匂いがする水をキニーネと混合経験した匂いがする水よりも多く摂取するようになる (Fanselow & Birk, 1982; Sakai & Yamamoto, 2001)。このような選好の獲得は、古典的条件づけの手続きにもとづく味と匂いの対提示を経験したことで、ラットもヒトと同じように味と匂いの連合を形成したことを示している。

これらの先行研究では、匂い刺激として1つか2つの香料を用いているのみであり、報告された行動が本当に学習にもとづいているのか、あるいは用いた匂い刺激に特異的な行動を反映しているのか、明らかではない部分がある。そこで実験1では、先行研究で報告されているような味と匂いの学習を、4種類の匂い刺激を用いて再現するとともに、今後の実験で使用する匂い刺激の選定することを目的とした。

味と匂いの学習により匂いの選好が獲得された理由として、味による「快/不快」の情動が匂いと連合されたからなのか、あるいは味の持つ「甘い/苦い」の質的情報が匂いと連合されたからなのか、言語報告ができないラットでは明らかでない。そこで続く実験2では、ラットを対象とした味と匂いの学習において、情動あるいは質的情報のどちらの連合が主に形成されるのかを、古典的条件づけの発展型である高次条件づけパラダイムを用いることで行動学的に検討した。続く実験3と実験4では、実験2

で得られた結果が、条件づけ手続きそのものの成立しにくさによるものである可能性について、文脈嫌悪条件づけによる学習の促進効果を用いた検討を行なった。

実験 1 から実験 4 では、味刺激として甘味物質および苦味物質を用いた。実験 5 および実験 6 では、塩味物質である NaCl を味刺激とする食塩欠乏パラダイムを用い、味と匂いの学習の連合構造を行動学的に検討した。

なお、実験 1 および実験 2 の結果については、すでに国際誌に掲載されている (Onuma & Sakai, 2016)。

2.2. 味と匂いの学習の再現（実験1）

実験1では、先行研究 (Fanselow & Birk, 1982; Sakai & Yamamoto, 2001) で報告されているような味と匂いの学習を、4種類の匂い刺激を用いて再現するとともに、今後の実験で使用する匂い刺激の選定することを目的とした。

2.2.1. 方法

2.2.1.1. 被験体

16週齢のWistar系雄性ラット12匹（300～360g）を用いて実験をおこなった。室温22-24℃、湿度55-60%の飼育室において、すべてのラットが個別のケージで飼育されていた。明暗サイクルは12:12で、Pre-trainingセッションが開始するまでは固形餌および飲み水を自由に摂取できた。Pre-trainingセッションが始まる3日前から、ラットは17時間の絶水下に置かれていた。なお、本実験は、東北大学環境・安全委員会動物実験専門委員会の審査および承諾を受け、同委員会規定のマニュアルに基づいた環境および手続きで実施した。

2.2.1.2. 刺激

先行研究 (坂井・山本, 1997; Sakai & Yamamoto, 2001) と同様に、サッカリンナトリウム (0.005 M) およびキニーネ塩酸塩 (0.02 M) を味刺激として用いた。匂い刺激として、メロン (0.05%)、レモン (0.1%)、バニラ (0.1%)、アーモンド (0.1%) の4種類の食用香料 (ナリヅカコーポレーション, Japan) を用いた。匂い刺激の濃度については、ヒトを対象とした予備試験の結果に基づき、知覚される強度が概ね等しくなるように調整した。Trainingセッションでは、ある匂い (A) はサッカリン溶液と混合で提

示され、一方である匂い (B) はキニーネ溶液と混合で提示された (表 2-1)。なお、4種類の香料がそれぞれどの匂いとして提示されるかは、被験体間でカウンターバランスを取った。

表 2-1 セッションの流れと提示された刺激.

Pre-training	Training (5 days)	Test (5 days)
w	As vs. Bq	A vs. B

w: 水, As: 匂いA添加のサッカリン溶液, Bq: 匂いB添加のキニーネ溶液,
A: 匂いA添加の水, B: 匂いB添加の水.

2. 2. 1. 3. 実験課題

ラットは円形の実験装置 (直径 63.5 cm・高さ 28 cm のプラスチック製タライ) の中に移され、2 ml の溶液が入ったガラス皿 (直径約 2 cm) 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した (図 2-1)。この課題は 1 日 1 回、午前中に行なった。なお、後述のセッションによる違いは提示される溶液の種類のみであり、課題の手続きは実験を通して同様であった。

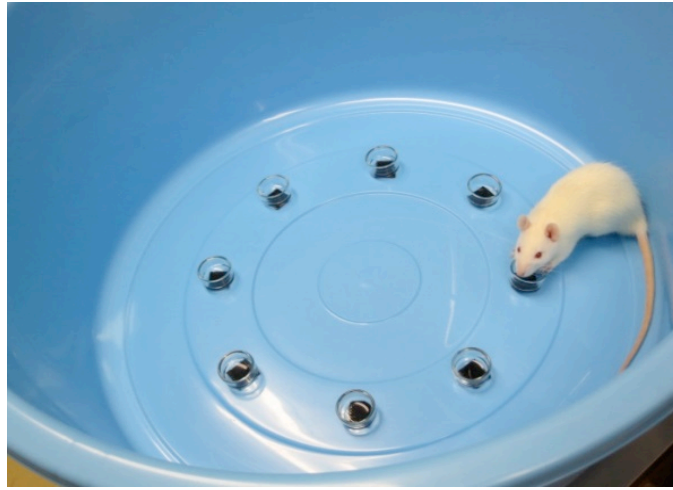


図 2-1 実験装置内（直径 63.5 cm・高さ 28 cm）で溶液を摂取する被験体。装置内には刺激が入ったガラス皿（直径約 2 cm）が 8 つ設置されていた。

2. 2. 1. 4. Pre-training セッション

はじめに、実験装置内で溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、ただの水を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安定して摂取できるようになるまでセッションを続けた。

2. 2. 1. 5. Training セッション

匂い A とサッカリン、匂い B とキニーネを対提示するため、匂い A が添加されたサッカリン溶液と、匂い B が添加されたキニーネ溶液をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Training セッションは 5 日間繰り返された。

2. 2. 1. 6. Test セッション

匂い A と匂い B への行動をテストするため、匂い A が添加された水と、匂い B が

添加された水をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Test セッションは 5 日間繰り返された。

2.2.1.7. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。それらのデータをもとに、Training セッションでは匂い A が添加されたサッカリン溶液、Test セッションでは匂い A が添加された水の選好率 (preference ratio: PR) を被験体ごとに算出した： $PR (\%) = (\text{ターゲットとなる溶液の摂取量} / \text{セッション中の全溶液の摂取量}) \times 100$ 。

2.2.2. 結果

匂い A が添加されたサッカリン溶液 (As) および匂い A が添加された水 (A) の被験体ごとの選好率の推移を表 2-2 に示した。Training セッションの Day 1 における As の選好率は被験体間で差が大きく、いずれの溶液も全く摂取しないものもいた (No. 5, 7, 11, 12)。しかし、Day 2 からはほぼすべての被験体が As を 100%に近い比率で摂取するようになり、Day 3 以降はすべての被験体がほぼ 100%の比率で As を選択的に摂取していた。また、Test セッションでは、Day 6 から Day 10 まで一貫してすべての被験体がほぼ 100%の比率で A を選択的に摂取していた。これらの結果は、用いた匂い刺激の組み合わせによらず同様であった。

表 2-2 Training セッションにおける As および Test セッションにおける A の被験体ごとの選好率の推移. 空欄は課題中にいかなる溶液も摂取しなかったことを示す.

Subject #	Odor A	Odor B	Training: As vs. Bq					Test: A vs. B				
			Day 1	Day 2	Day 3	Day 4	Day 5	Day 6	Day 7	Day 8	Day 9	Day 10
1	バニラ	アーモンド	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
2	メロン	バニラ	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	97.7	84.5	100.0	88.7
3	アーモンド	レモン	0.0	100.0	100.0	100.0	97.9	100.0	96.5	100.0	100.0	100.0
4	レモン	メロン	90.0	100.0	98.4	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
5	メロン	アーモンド		100.0	98.4	100.0	100.0	98.4	100.0	100.0	98.6	100.0
6	レモン	アーモンド	100.0	98.0	98.0	100.0	100.0	95.7	100.0	100.0	98.1	100.0
7	バニラ	メロン		98.5	100.0	100.0	96.5	100.0	97.9	100.0	100.0	100.0
8	レモン	バニラ	50.0	0.0	100.0	100.0	100.0	96.8	98.4	98.5	100.0	100.0
9	バニラ	レモン	50.0	100.0	98.5	100.0	100.0	94.3	100.0	100.0	100.0	100.0
10	メロン	レモン	75.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
11	アーモンド	バニラ		100.0	100.0	100.0	100.0	98.2	98.0	100.0	100.0	100.0
12	アーモンド	メロン		97.5	98.2	100.0	100.0	100.0	94.3	100.0	98.1	97.1
		M	70.6	91.2	99.3	100.0	99.5	98.6	98.6	98.6	99.6	98.8
		SD	35.5	8.3	0.3	0.0	0.3	0.6	0.5	1.3	0.2	1.0

Training セッションにおける As および Test セッションにおける A の選好率の平均値を図 2-2 に示した。Training セッションの Day 1 では、提示された As および Bq が共に新奇な刺激であったためか、As の選好率はそれほど高くない。しかし、As の選好率は Day 2 から上昇し、Day 3 以降はほぼ 100% で漸近値となった。これらの変化が統計的に有意なものであるかどうかを検討するため、各試行における As の選好率とチャンスレベル (PR = 50%) の比較 (両側 Z 検定) を行なった。なお、この場合のチャンスレベルとは、被験体が 2 種類の溶液を偏りなく摂取していることを表す。その結果、Day 2 から Day 5 において、As の選好率はチャンスレベルよりも有意に高く ($p < .001$)、被験体は As を Bq よりも多く摂取するようになることがわかった。

Test セッションにおける A の選好率の平均値は、Day 6 からほぼ 100% の漸近値であり、Day 7 以降も持続していた。チャンスレベルとの比較の結果、セッションを通し

て A の選好率はチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($p < .001$)。この結果から、被験体は A を B よりも多く摂取すること、そしてその行動は 5 日間にわたり持続することがわかった。

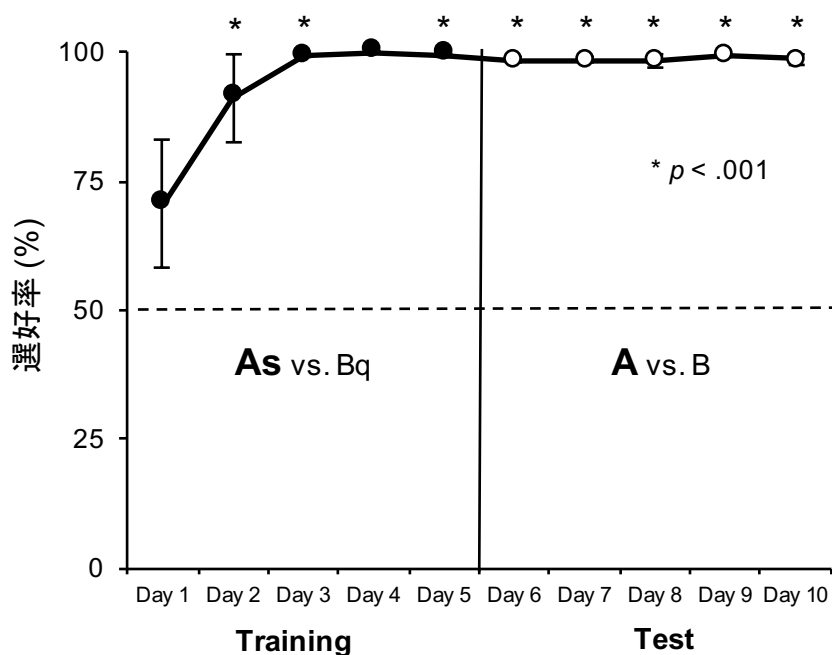


図 2-2 Training セッションにおける As の平均選好率および Test セッションにおける A の平均選好率の推移。エラーバーは標準誤差を、破線はチャンスレベル (PR = 50%) を表す。* はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$)。なお、Day 4 は分散が 0 であったため、統計的検定を実施していない。

2.2.3. 考 察

本実験では、先行研究 (Fanselow & Birk, 1982; Sakai & Yamamoto, 2001) で報告されている味と匂いの学習を、4 種類の匂い刺激を用いながら再現することを目的とした。そのために、サッカリンおよびキニーネからなる 2 種類の味刺激に対し、メロン、レ

モン、バニラ、アーモンドという質的に異なる 4 種類の匂い刺激を、被験体ごとに異なる組み合わせで混合経験させた。その結果、どの組み合わせを用いた場合であっても、サッカリンと混合経験した匂いがする水は、キニーネと混合経験した匂いがする水よりも多く摂取されるようになることがわかった。このことは、我々ヒトにとっては「甘い」バニラやメロン、「酸っぱい」レモン、「香ばしい」アーモンドの匂いであっても、それらを初めて経験するラットにとっては、甘味や苦味の刺激と等しく連合させることができることを示している。

匂い刺激によっては、初回提示時に全く摂取されない傾向がみられ (e.g., アーモンド)、匂い刺激間でももとの好まれやすさが十分に統制されていなかった可能性がある。しかしながら、どの匂い刺激を用いた場合でも、同様の行動がみられるようになったことから、匂い刺激のももとの好まれやすさを上書きできるほどに、味と匂いの学習が強固なものであることが示唆されたといえる。

こうした性質を同様に示唆する結果として、学習の消去のされにくさが挙げられる。5 日間の Test セッションにおいて、US となる味刺激がもはや提示されていないにもかかわらず、ラットはキニーネと混合経験した匂いがする水を避け、サッカリンと混合経験した匂いがする水を好み続けた。通常の古典的条件づけにおいては、US と CS が対提示されない、つまり CS が US の到来を予測しなくなると、CS による CR は容易に消去されることとなる (メイザー, 1999)。しかし、本実験においてはそのような消去はみられなかった。このことは、味と匂いの学習が獲得されやすく消去されにくい、生物学的に準備されたものであるという仮説 (Seligman, 1970; 坂井, 2009) を支持すると考えられる。他にも、ヒトを対象とした先行研究では、味と色 (視覚) の学習は反対条件づけによる干渉を容易に受けるのに対し、味と匂いの学習の場合はその

ような干渉を受けにくいことを示している (Stevenson et al., 2000b)。こうした性質が味と匂いの学習に特異的なものなのか、あるいは他のモダリティにおける学習でもみられるのかは、ヒトや動物を対象とした研究によって今後さらに検討していく必要がある。

2. 3. 高次条件づけを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討（実験 2）

古典的条件づけにより形成される連合の構造として、US により喚起される動機づけ状態や情動と CS の間の連合と、US の知覚的表象や質的情報と CS の間の連合がある (Konorski, 1967)。そのため、実験 1 において、味と匂いの学習によって匂いの選好が獲得された理由として、サッカリンおよびキニーネにより喚起されていた「快・不快」の情動が匂いと連合されたからなのか、あるいはサッカリンおよびキニーネが持つ「甘い・苦い」という質的情報が匂いと連合されたからなのか、それともその両者なのか、明らかでない。脳破壊手続きを用いた先行研究では、味の質的情報の処理に関わる島皮質 (Yamamoto, Yuyama, Kato, & Kawamura, 1985; Yamamoto & Ueji, 2011) を破壊されたラットは匂いの選好を正常に獲得した一方で、味による情動の処理に関わる扁桃体 (Scott et al., 1993) を破壊されたラットは選好を獲得できなかった (Sakai & Yamamoto, 2001)。このことから、先行研究や本研究のように、甘味物質と苦味物質を用いた味と匂いの学習においては、味による情動と匂いの間の連合が主として形成される可能性が示唆されている。しかし、扁桃体を破壊されたことによって情動以外の他の認知機能が阻害され、その結果として学習が獲得されなかった可能性もあるほか、動物福祉的な観点からも、動物を傷つけることなく行動の神経基盤を探ることが望ましい。

ある学習において生じている連合の種類やその神経基盤を行動学的に推測する上で、古典的条件づけの発展型である高次条件づけ (higher order conditioning) パラダイムが有益であることが近年提案されている (Gewirtz & Davis, 2000)。高次条件づけパラダイムは二次条件づけ (second-order conditioning: SOC) と感性予備条件づけ (sensory preconditioning: SPC) の二つの条件づけ手続きにより構成される (表 2-3)。SOC では、

はじめに US と CS1 の対提示を行い、その後 CS1 と別の CS2 の対提示を行う。SPC では、その逆の順序で対提示を行う。いずれにせよ、条件づけが成功すると、一度も US と対提示されていない CS2 が CR を誘発するようになる。しかし、その背景にあるプロセスには違いがあると考えられている。具体的には、SOC では、報酬や罰となる US の予期による動機づけ状態が CS2 により喚起されることで CR が誘発されるのに対して、SPC では、CS2 によって CS1 の知覚表象が喚起され、さらにそれを通して US の知覚表象が喚起されることで CR が誘発されるという違いがあると考えられている (Rizley & Rescorla, 1972; Holland & Rescorla, 1975; Holland, 1977; Gewirtz & Davis, 2000)。言い換えれば、SOC では US の情動を中心とした連合が生じているのに対し、SPC では US の質的情報を中心とした連合が生じていると考えられる。これらのことから、味と匂いの学習が、情動の連合を中心とする SOC と、質的情報の連合を中心とする SPC のどちらにおいてよく成立するかを検討することで、味と匂いの学習の連合構造を明らかにできる可能性がある。

表 2-3 古典的条件づけと高次条件づけの手続きの違い。

	Phase 1	Phase 2	Test
古典的条件づけ (一次条件づけ)	CS-US		CS ?
高次条件づけ			
二次条件づけ (SOC)	CS1-US	CS2-CS1	CS2 ?
感性予備条件づけ (SPC)	CS2-CS1	CS1-US	CS2 ?

本実験では、高次条件づけパラダイムを用いることで、味と匂いの学習の連合構造を行動学的に明らかにすることを目的とした。味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるのであれば、SOC を用いた場合に学習が成立すると予測される。一方で、味刺激の質的情報が主として匂いと連合されるのであれば、SPC の場合に学習が成立すると予測される。また、味刺激による情動と質情報の両者が等しく並行して匂いと連合されるのであれば、SOC と SPC の両者において学習が成立すると予測される。

2.3.1. 方法

2.3.1.1. 被験体

8 週齢の Wistar 系雄性ラット 24 匹 (170~210 g) を用いて実験をおこなった。これらの被験体を SOC 群 ($n = 12$) あるいは SPC 群 ($n = 12$) にランダムに割り振った。なお、飼育環境や絶水スケジュールは実験 1 と同様であった。

2.3.1.2. 刺激

実験 1 と同様に、サッカリンナトリウム (0.005 M) およびキニーネ塩酸塩 (0.02 M) を味刺激として、メロン (0.05%)、レモン (0.1%)、バニラ (0.1%)、アーモンド (0.1%) の 4 種類の食用香料を匂い刺激として用いた。4 種類の香料がそれぞれどの匂い (A~D) として提示されるかは、被験体間でカウンターバランスを取った。

2.3.1.3. 実験課題

実験 1 と同様の時間帯および方法で、被験体は円形の実験装置の中で 1 ml の溶液が入ったガラス皿 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した。各セッションによる違いは

提示される溶液の種類のみであり（表 2-4）、課題の手続きは実験を通して同様であった。

表 2-4 セッションの流れと提示された刺激.

	Pre-training	Phase 1 (Days 1~5)	Phase 2 (Days 6~10)	Test 1 (Days 11, 15)	Test 2 (Days 12, 16)	Test 3 (Days 13, 17)	Test 4 (Days 14, 18)
SOC		As vs. Cq	AB vs. CD				A vs. B vs. AB vs.
	w			B vs. D	AB vs. CD	A vs. C	C vs. D vs. CD vs.
SPC		AB vs. CD	As vs. Cq				w

w: 水, As: 匂いA添加のサッカリン溶液, Cq: 匂いC添加のキニーネ溶液, AB: 混合臭AB添加の水, CD: 混合臭CD添加の水, A-D: 匂いA-D添加の水.

2. 3. 1. 4. Pre-training セッション

はじめに、実験装置内で溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、ただの水 (w) を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安定して摂取するようになるまでセッションを続けた。

2. 3. 1. 5. Phase 1 セッション

SOC 群には、匂い A が添加されたサッカリン溶液 (As) と、匂い C が添加されたキニーネ溶液 (Cq) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC 群には、匂い A と匂い B が混合で添加された水 (AB) と、匂い C と匂い D が混合で添加された水 (CD) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 1 セッションは 5 日間繰り返された。

2.3.1.6. Phase 2 セッション

SOC 群には AB と CD をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC 群には As と Cq をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 2 セッションは 5 日間繰り返された。

2.3.1.7. Test セッション

SOC と SPC の両群に対し、同様のスケジュールで 4 種類のテストを実施した。Test 1 では匂い B が添加された水 (B) と匂い D が添加された水 (D) を、Test 2 では AB と CD を、Test 3 では匂い A が添加された水 (A) と匂い C が添加された水 (C) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Test 4 では A、B、AB、C、D、CD および w を 1 皿ずつ、それぞれランダムな並びで提示した。Test 1~4 を 4 日間で順番に実施した後、さらにもう一度 Test 1~4 を順番に実施した。

2.3.1.8. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。それらのデータをもとに、ターゲットとなる溶液の選好率を被験体ごとに算出した。なお、各 Test セッションにおいては、2 試行全体での摂取量をもとに選好率を算出した。

2.3.2. 結果

2.3.2.1. Phase 1 および Phase 2 セッション

Phase 1 における群ごとの平均選好率を図 2-3A に示した。As と Cq が提示された SOC

群では、Day 1 の As の平均選好率は 58.3%だったが、Day 2 以降になるとほぼ 100%で持続していた。片側 Z 検定の結果、Day 2 から Day 5 において、As の平均選好率はチャンスレベル (PR = 50%) よりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、SOC 群は、サッカリン溶液である As をキニーネ溶液である Cq よりも多く摂取するようになることがわかった。一方で、AB と CD が提示された SPC 群では、AB の平均選好率はセッションを通して 50%前後であった。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、AB の平均選好率とチャンスレベルとの間で有意な差はみられなかった ($ps > .10$)。この結果から、SPC 群は、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB と CD を偏りなく摂取することがわかった。

Phase 2 における群ごとの平均選好率を図 2-3B に示した。AB と CD がそれぞれ提示された SOC 群では、AB の平均選好率はセッションを通して 80%前後であった。片側 Z 検定の結果、セッションを通して、AB の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、Phase 2 の SOC 群は、Phase 1 の SPC 群とは異なり、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB を CD よりも多く摂取するようになることがわかった。また、As と Cq が提示された SPC 群では、Day 6 の As の平均選好率は 57.7%だったが、それ以降はほぼ 100%で持続していた。片側 Z 検定の結果、Day 7 から Day 10 において、As の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、Phase 2 の SPC 群は、Phase 1 の SOC 群と同様に、サッカリン溶液である As をキニーネ溶液である Cq よりも多く摂取するようになることがわかった。

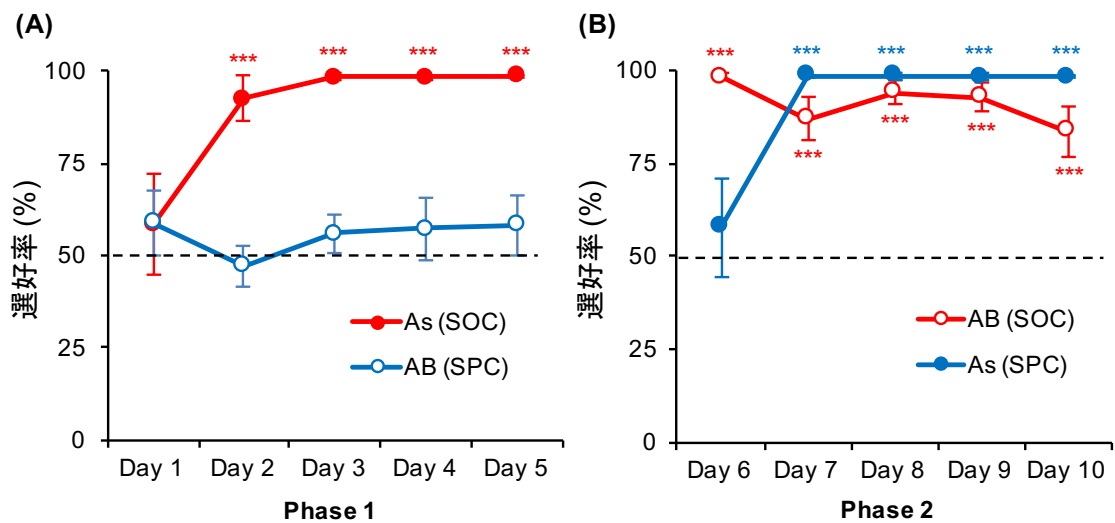


図 2-3 (A) Phase 1 および (B) Phase 2 における群ごとの平均選好率。エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す。* はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$)。

2.3.2.2. Test 1 セッション

Test 1 セッションでは、両群ともに B と D が提示された。高次条件づけが成立し、B と D の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの B の平均選好率を算出した (図 2-4A)。片側 Z 検定の結果、SOC 群における B の平均選好率 ($M = 72.7\%$) はチャンスレベルよりも有意に高いものの ($p < .001$)、SPC 群 ($M = 42.9\%$) においては有意差がみられないことがわかった ($p = .781$)。これらの結果から、SOC 群は B を D よりも多く摂取したものの、SPC 群は両者を偏りなく摂取したことがわかった。

2.3.2.3. Test 2 セッション

Test 2 セッションでは、両群ともに AB と CD が提示された。匂いの混合溶液であ

る AB と CD の間の選好を検討するため、群ごとの AB の平均選好率を算出した (図 2-4B)。片側 Z 検定の結果、AB の平均選好率は SOC 群 ($M = 86.0\%$) および SPC 群 ($M = 78.4\%$) の両者において、チャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($p < .001$)。これらの結果から、両群ともに AB を CD よりも多く摂取したことがわかった。

2.3.2.4. Test 3 セッション

Test 3 セッションでは、両群ともに A と C が提示された。一次条件づけが成立し、A と C の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの A の平均選好率を算出した (図 2-4C)。片側 Z 検定の結果、A の平均選好率は SOC 群 ($M = 88.3\%$) および SPC 群 ($M = 95.2\%$) の両者において、チャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($p < .001$)。これらの結果から、両群ともに A を C よりも多く摂取したことがわかった。

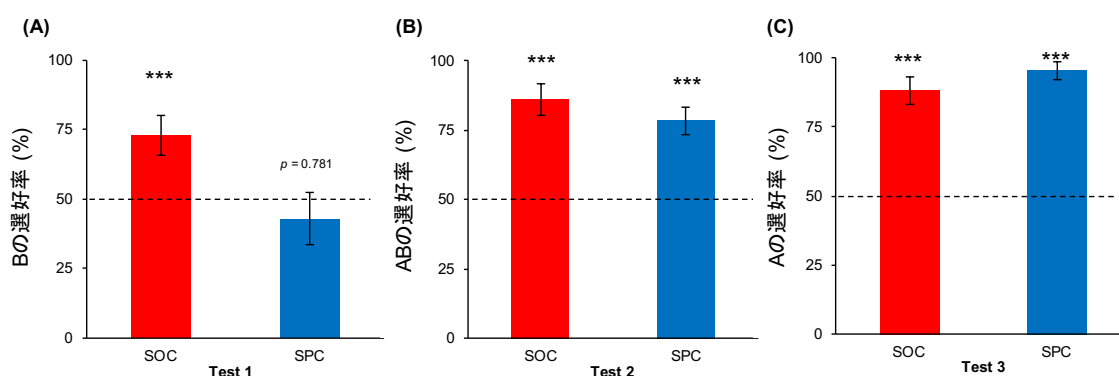


図 2-4 (A) Test 1、(B) Test 2 および (C) Test 3 における群ごとの平均選好率。エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す。* はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$)。

2.3.2.5. Test 4 セッション

Test 1~3 のような一対比較法では、サッカリンと関連する匂いの溶液 (A, B, AB) が好まれたのか、キニーネと関連する匂いの溶液 (C, D, CD) が避けられたのか、あるいはその両者なのかはわからない。そこで Test 4 では、実験で用いられた 6 種類の匂い溶液 (A, B, AB, C, D, CD) と、コントロールとなる w を一度に提示し、各溶液に対する選好率を算出した (図 2-5)。2 要因 (群: SOC vs. SPC, 溶液: A vs. B vs. AB vs. C vs. D vs. CD vs. w) の分散分析の結果、溶液の有意な主効果のみがみられた [$F(6, 132) = 18.98, p < .001$]。w の選好率を基準とした Dunnett 法による多重比較の結果、A の選好率は w よりも有意に高く ($p < .05$)、また B、C、D および CD の選好率は w よりも有意に低いことがわかった ($ps < .01$)。これらの結果から、両群ともに、A をただの水である w よりも多く摂取する一方で、B、C、D および CD は w よりも少なく摂取することがわかった。

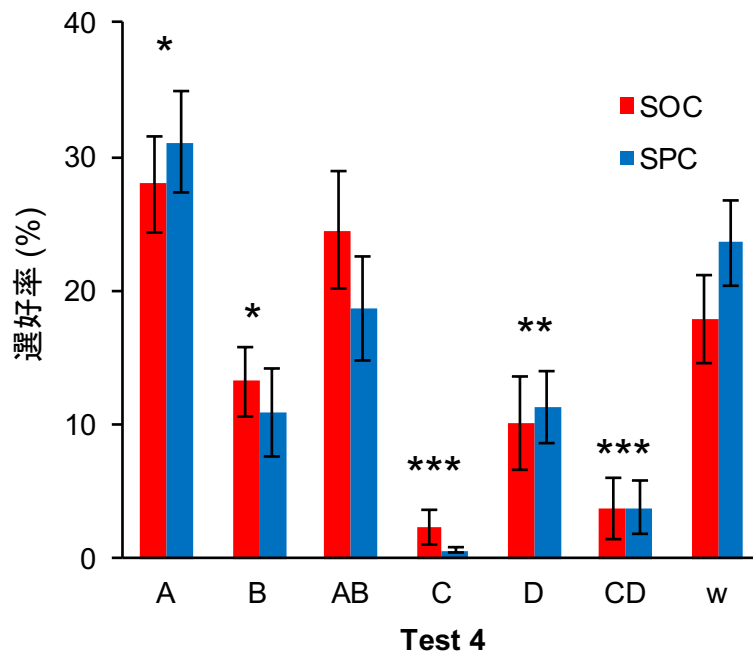


図 2-5 Test 4 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を表す. * は w の選好率との間で有意差がみられたことを表す ($*p < .05$, $**p < .01$, $***p < .001$).

2.3.3. 考察

本実験では、高次条件づけパラダイムを用いることで、味と匂いの学習の連合構造を行動学的に明らかにすることを目的とした。味と匂いの学習において、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるのであれば、SOC を用いた場合に学習が成立し、一方で、味刺激の質的情報が主として匂いと連合されるのであれば、SPC を用いた場合に学習が成立すると予測した。

これらの予測を検討するため、Phase 1 および Phase 2 セッションでは、匂い A とサッカリン、匂い C とキニーネ、匂い A と匂い B、および匂い C と匂い D をそれぞれ混合で対提示した。一度も味刺激と対提示されていない匂い B が匂い D よりも好まれるようになるかをテストすることで、高次条件づけによる味と匂いの学習の成立の有

無を検討することができる。Test 1 の結果、SOC 群は匂い B がする水を匂い D がする水よりも好んだが、SPC 群ではそのような選好はみられなかった。すなわち、SOC による味と匂いの学習は成立したものの、SPC による味と匂いの学習では不成立であることがわかった。この結果は、脳破壊手続きを用いた先行研究 (Sakai & Yamamoto, 2001) と同様に、甘味物質と苦味物質を用いた味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されることを示唆している。

とはいえ、SPC が不成立であったのは、条件づけ手続きの何らかの違いにより、味刺激と匂い刺激の直接の対提示である一次条件づけ自体がうまくいっていなかったからである可能性もある。このことを検討するため、Test 3 ではサッカリンと対提示された匂い A がする水と、キニーネと対提示された匂い C がする水が提示された。その結果、SOC 群と SPC 群の両群がともに、匂い A がする水を匂い C がする水よりも好むことがわかった。このことは、高次条件づけ成立のための大前提である一次条件づけは両群において同様に成立しており、一次条件づけの不成立によって SPC の不成立を説明することはできないことを示している。

また、Test 2 では、混合臭 AB がする水と、混合臭 CD がする水が提示された。その結果、SOC 群と SPC 群の両群がともに、混合臭 AB がする水を混合臭 CD がする水よりも好むことがわかった。このことは、混合臭の要素となる匂いそれぞれを被験体は何らかの形で知覚できていることを示している。これは、二つの匂いからなる混合臭であれば、要素となる匂いに対する学習がそれを含む混合臭にも引き継がれることを示した先行研究とも一致している (Staubli et al., 1987; Linster & Smith, 1999)。

Test 4 では、サッカリンと関連する匂いの溶液 (A, B, AB) が好まれたのか、キニーネと関連する匂いの溶液 (C, D, CD) が避けられたのか、あるいはその両者なのかを検

討することを目的とし、ただの水を含む全ての溶液が一度に提示された。その結果、コントロールとなる水と比較し、匂い A がする水は好まれ、匂い C および混合臭 CD がする水は避けられることがわかった。このことは、サッカリンと対提示された匂い A への接近行動と、キニーネと対提示された匂い C への回避行動の両者が獲得されたことを示している。また興味深いことに、匂い B と匂い D がともに、わずかに避けられることもわかった。これは、高次条件づけによる学習効果ではなく、新奇性による回避であると考えられる。Phase 1 あるいは Phase 2 セッションですでに繰り返し提示されている匂い A とや匂い C、混合臭 AB や混合臭 CD と比べて、匂い B と匂い D がそれら単体で提示されるのは Test 1 がはじめてであった。そのため、特に SOC 群では匂い B と匂い D の間の選好が獲得されてはいたものの、他の匂い刺激と比べるとどちらも新奇性が高かったため、Test 4 では匂い B と匂い D がともにわずかに避けられたと考えられる。

2.4. 感性予備条件づけの成否に対する文脈嫌悪条件づけの影響の検討1 (実験3)

実験2では、SOCによる味と匂いの学習は成立したものの、SPCによる味と匂いの学習は成立しなかったことから、甘味物質や苦味物質を味刺激とする味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるという可能性が示唆された。しかし、SPCが成立しなかった理由として、Phase 1におけるCS-CS連合が単に形成されなかったからであるという可能性がある。というのも、SOCでは、はじめにCS1とUSが対提示され、CS1の生物学的価値が高まった状態でCS1とCS2が対提示される。そのため、生物学的に大きな意味を持たないCS1とCS2をはじめに対提示されるSPCでは、SOCと比較して、これらCSへの注意が向きにくく、CS-CS連合も形成されにくいと考えられる (Mackintosh, 1975)。つまり、SPCのPhase 1におけるCS-CS連合を何らかの方法で促進することで、SPCによる味と匂いの学習が成立するようになる可能性がある。

恐怖条件づけを用いた最近の研究により、危険であることを学習した文脈（環境）では、CS-CSの連合学習が促進されることが報告されている (Holmes, Parkes, Killcross, & Westbrook, 2013; Holmes & Westbrook, 2017)。たとえば、SPCによる恐怖条件づけでは、Phase 1で光と音が対提示され、Phase 2で音と電気ショックが対提示されると、光によっても恐怖反応が生じるようになる (i.e., SPCの成立)。通常では、Phase 1で光と音が20秒もの長い間隔を空けて対提示されると、光と音の間の連合が生じず、SPCは成立しない。しかし、事前に電気ショックとの対提示を受けた文脈で条件づけを行うと、そのような遅延手続きであってもSPCが成立することがわかった (Holmes & Westbrook, 2017)。このような促進効果の詳細なメカニズムはまだわかっていないが、危険であることを学習した文脈では生体の覚醒度が高まり、提示される刺激への注意

も促進されるため、大きな意味を持たない CS-CS の連合学習も促進されると考えられている。

また、SPC ではないものの、食行動の領域では、内臓不快感の発生は食物と関連した記憶痕跡を強化すると考えられている (Kwok & Boakes, 2015)。そこで本実験では、LiCl の投与による内臓不快感と文脈への暴露を繰り返し対提示する文脈嫌悪条件づけ (Rodriguez, Lopez, Symonds, & Hall, 2000) の手続きを採用する。文脈嫌悪条件づけにより嫌悪状態との連合を形成された文脈では、その後の CS-CS 連合が促進され、SPC による味と匂いの学習が成立するようになる可能性を検討した。

2.4.1. 方法

2.4.1.1. 被験体

8 週齢の Wistar 系雄性ラット 25 匹 (180~200 g) を用いて実験をおこなった。これらの被験体を Ctx+群 ($n = 13$) あるいは Ctx-群 ($n = 12$) にランダムに割り振った。なお、飼育環境や絶水スケジュールはこれまでの実験と同様であった。

2.4.1.2. 刺激

これまでの実験と同様に、サッカリンナトリウム (0.005 M) およびキニーネ塩酸塩 (0.02 M) を味刺激として、メロン (0.05%)、ローズ (0.1%)、ストロベリー (0.1%)、アーモンド (0.1%) の 4 種類の食用香料を匂い刺激として用いた。4 種類の香料がそれぞれの匂い (A~D) として提示されるかは、被験体間でカウンターバランスを取った。

2.4.1.3. 実験課題

これまでの実験と同様の時間帯および方法で、被験体は円形の実験装置の中で 2 ml の溶液が入ったガラス皿 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した。文脈条件づけセッションを除き、各セッションによる違いは提示される溶液の種類のみであり（表 2-5）、課題の手続きは実験を通して同様であった。

表 2-5 セッションの流れと提示された刺激.

	Pre-training	Context conditioning (Days 1-4)	Phase 1 (Days 6-10)	Phase 2 (Days 11-15)	Test 1 (Days 16, 20)	Test 2 (Days 17, 21)	Test 3 (Days 18, 22)	Test 4 (Days 19, 23)
Ctx+	w	i.p. LiCl → context exposure	AB vs. CD	As vs. Cq	B vs. D	AB vs. CD	A vs. C	A vs. B vs. AB vs. C vs. D vs. CD vs. w
Ctx-		i.p. Saline → context exposure						

w: 水, As: 匂いA添加のサッカリン溶液, Cq: 匂いC添加のキニーネ溶液, AB: 混合臭AB添加の水, CD: 混合臭CD添加の水, A-D: 匂いA-D添加の水.

2.4.1.4. Pre-training セッション

はじめに、実験装置内で溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、ただの水 (w) を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安定して摂取するようになるまでセッションを続けた。

2.4.1.5. 文脈条件づけセッション

Ctx+群は 0.15M LiCl を、Ctx-群は生理食塩水を腹腔内注射（2% b.w.）された後 (Rodriguez et al., 2000)、実験装置内に 30 分間放置された。なお、この際に水あるいは

溶液の提示はされなかった。この手続きを 4 日間にわたり繰り返した後、安静日を 1 日設け、Phase 1 に移った。

2. 4. 1. 6. Phase 1 セッション

両群ともに、匂い A と匂い B が混合で添加された水 (AB) と、匂い C と匂い D が混合で添加された水 (CD) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示された。Phase 1 セッションは 5 日間繰り返された。

2. 4. 1. 7. Phase 2 セッション

両群ともに、匂い A が添加されたサッカリン溶液 (As) と、匂い C が添加されたキニーネ溶液 (Cq) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示された。Phase 2 セッションは 5 日間繰り返された。

2. 4. 1. 8. Test セッション

Test 1 では匂い B が添加された水 (B) と匂い D が添加された水 (D) を、Test 2 では AB と CD を、Test 3 では匂い A が添加された水 (A) と匂い C が添加された水 (C) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Test 4 では A、B、AB、C、D、CD および w を 1 皿ずつ、それぞれランダムな並びで提示した。Test 1~4 を 4 日間で順番に実施した後、さらにもう一度 Test 1~4 を順番に実施した。

2. 4. 1. 9. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。

それらのデータをもとに、ターゲットとなる溶液の選好率を被験体ごとに算出した。
なお、各 Test セッションにおいては、2 試行全体での摂取量をもとに選好率を算出した。

2.4.2. 結果

2.4.2.1. Phase 1 および Phase 2 セッション

Phase 1 における群ごとの平均選好率を図 2-6A に示した。片側 Z 検定の結果、Ctx+ および Ctx- の両群ともに、セッションを通して AB の平均選好率とチャンスレベルとの間に有意差はみられなかった ($p_s > .10$)。この結果から、両群ともに、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB と CD を偏りなく摂取することがわかった。

Phase 2 における群ごとの平均選好率を図 2-6B に示した。片側 Z 検定の結果、両群ともにセッションを通して、As の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に高かった ($p_s < .001$)。この結果から、両群ともに、サッカリン溶液である As をキニーネ溶液である Cq よりも多く摂取することがわかった。

また、Phase 1 および Phase 2 における溶液の平均摂取量を図 2-6CD に示した。Phase 1 および Phase 2 のどちらにおいても、Ctx+ 群のほうが Ctx- 群よりも溶液を多く摂取する傾向にあることがわかる。Phase 1 における 2 要因（群: Ctx+ vs. Ctx-、試行: Day 1 vs. Day 2 vs. Day 3 vs. Day 4 vs. Day 5）の分散分析の結果、群と試行の有意な交互作用がみられた [$F(4, 92) = 3.768, p < .01$]。単純主効果検定の結果、Day 2、Day 3 および Day 4 において有意な群の単純主効果がみられ、この試行において Ctx+ 群は Ctx- 群よりも溶液を多く摂取したことがわかった。また、Phase 2 における同様の分散分析の結果、群の有意な主効果 [$F(1, 23) = 7.537, p < .05$] がみられ、Ctx+ 群は Ctx- 群よりも溶液を多

く摂取したことがわかった。

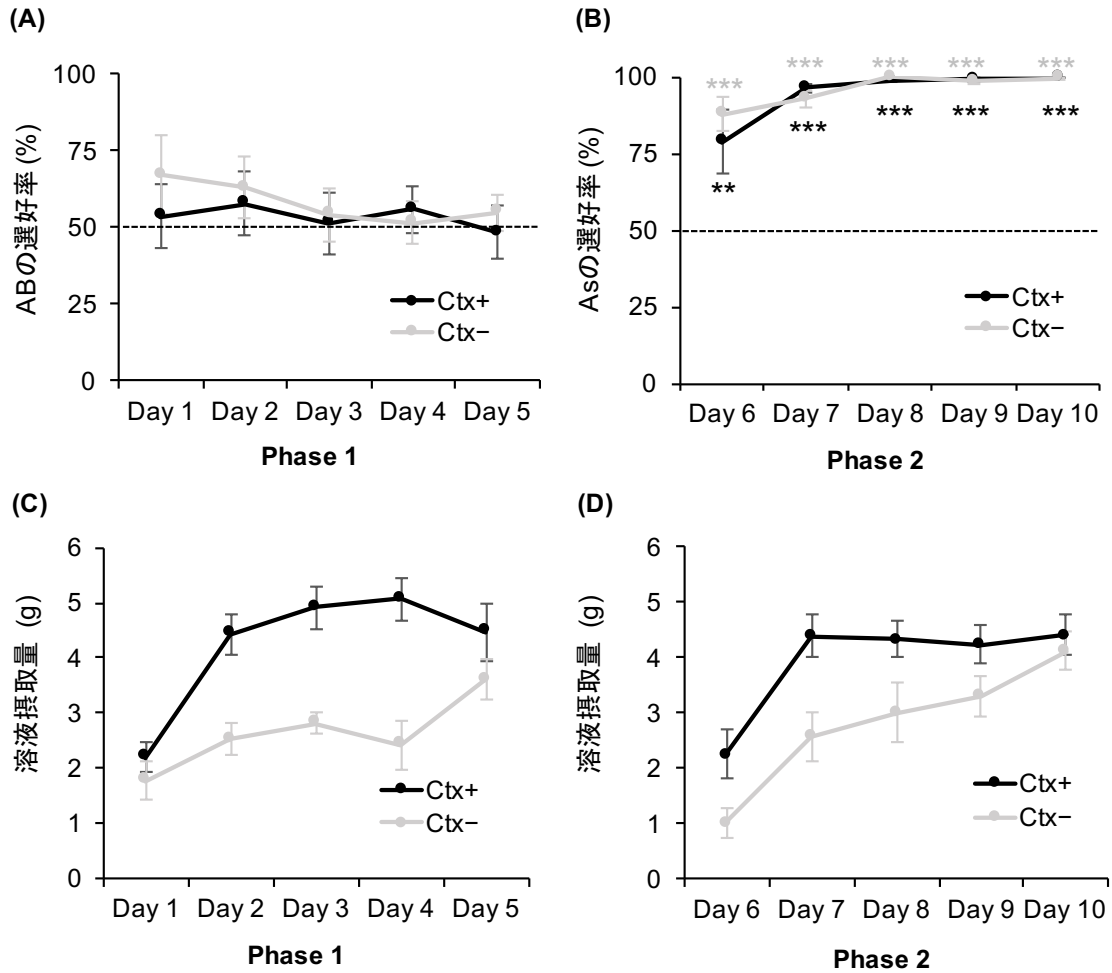


図 2-6 (A) Phase 1 および (B) Phase 2 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す. * はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す (** $p < .01$, *** $p < .001$). (C) Phase 1 および (D) Phase 2 における群ごとの溶液の平均摂取量.

2.4.2.2. Test 1 セッション

Test 1 セッションでは、B と D が提示された。高次条件づけが成立し、B と D の間

の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの B の平均選好率を算出した(図 2-7A)。片側 Z 検定の結果、Ct+群 ($M = 51.7\%$) および Ctx-群 ($M = 53.9\%$) の両群において、B の平均選好率とチャンスレベルとの間で有意差はみられないことがわかった ($ps > .10$)。これらの結果から、両群ともに、B と D の両者を偏りなく摂取したことがわかった。

2. 4. 2. 3. Test 2 セッション

Test 2 セッションでは、AB と CD が提示された。匂いの混合溶液である AB と CD の間の選好を検討するため、群ごとの AB の平均選好率を算出した(図 2-7B)。片側 Z 検定の結果、AB の平均選好率は Ctx+群 ($M = 83.8\%$) および Ctx-群 ($M = 78.1\%$) の両者において、チャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。これらの結果から、両群ともに AB を CD よりも多く摂取したことがわかった。

2. 4. 2. 4. Test 3 セッション

Test 3 セッションでは、A と C が提示された。一次条件づけが成立し、A と C の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの A の平均選好率を算出した(図 2-7C)。片側 Z 検定の結果、A の平均選好率は Ctx+群 ($M = 87.1\%$) および Ctx-群 ($M = 87.9\%$) の両者において、チャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。これらの結果から、両群ともに A を C よりも多く摂取したことがわかった。

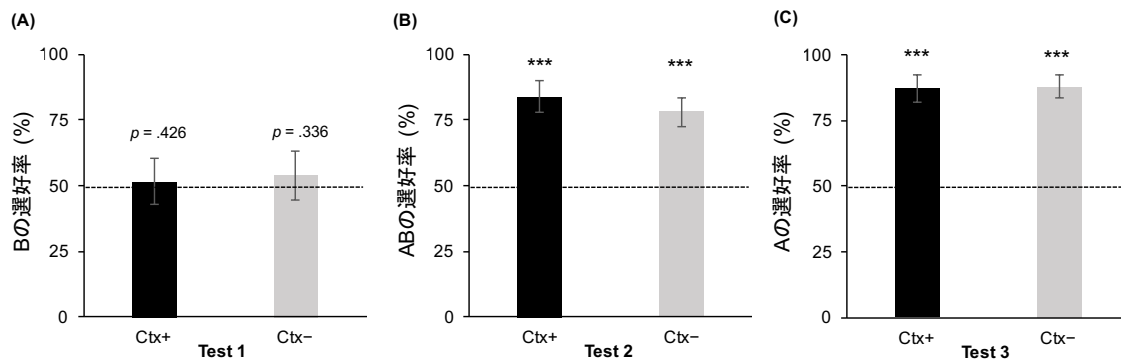


図 2-7 (A) Test 1、(B) Test 2 および (C) Test 3 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す. * はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$).

2. 4. 2. 5. Test 4 セッション

Test 4 では、実験で用いられた 6 種類の匂い溶液 (A, B, AB, C, D, CD) と、コントロールとなる w を一度に提示し、各溶液に対する選好率を算出した (図 2-8)。2 要因 (群: Ctx+ vs. Ctx-, 溶液: A vs. B vs. AB vs. C vs. D vs. CD vs. w) の分散分析の結果、溶液の有意な主効果のみがみられた [$F(6, 138) = 16.26, p < .001$]。w の選好率を基準とした Dunnett 法による多重比較の結果、B、C、D および CD の選好率は、w よりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。このことから、両群ともにコントロールとなる w を B、C、D および CD よりも多く摂取することがわかった。

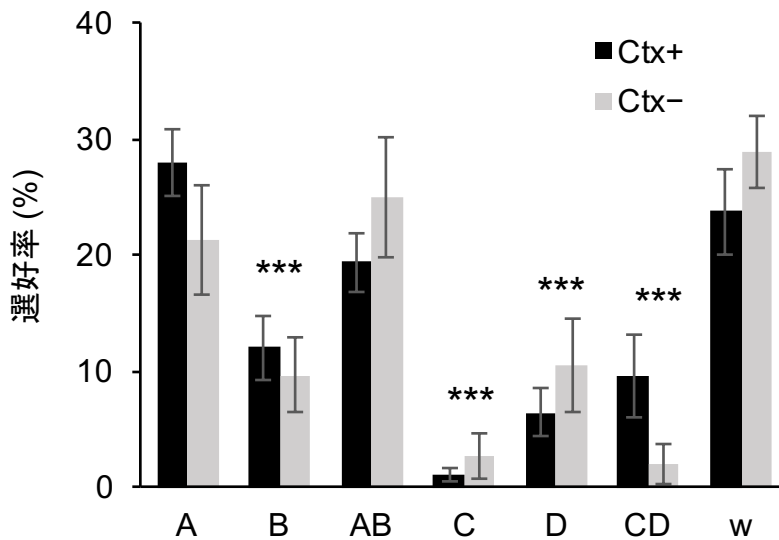


図 2-8 Test 4 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を表す. * は w の選好率との間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$).

2.4.3. 考察

本実験では、文脈嫌悪条件づけによる CS-CS 連合の促進効果により、SPC による味と匂いの学習が成立するようになるかどうか検討することを目的とした。そのために、Ctx+群は、内臓不快感を引き起こす LiCl の投与と文脈への暴露を繰り返し対提示された後、その文脈内で、SPC による味刺激と匂い刺激の対提示を受けた。一方で、Ctx-群は、生理的変化を特に引き起こさない生理食塩水の投与と文脈への暴露を繰り返し対提示された後、その文脈内で一連の刺激の対提示を受けた。

SPC の成立の有無を検討する Test 1 の結果、両群ともに、匂い B がする水と匂い D がする水を偏りなく摂取することがわかった。また、両群ともに、Test 2 では混合臭 AB がする水を混合臭 CD がする水よりも好み、Test 3 では匂い A がする水を匂い C がする水よりも好むことがわかった。これらの結果は、味刺激と匂い刺激の直接の対提

示である一次条件づけは成立し、また混合臭に対する選好も獲得されているものの、SPC による味と匂いの学習は、文脈嫌悪条件づけの有無にかかわらず不成立であることを示している。

しかしながら、本実験では、文脈と嫌悪状態の連合の形成を明確に確認することができなかった。先行研究によれば、LiCl の投与と文脈への暴露を繰り返すことで、文脈と嫌悪状態の間の連合が形成され、その文脈内での溶液の摂取行動は抑制されるといふ (Rodriguez et al., 2000)。その報告とは反対に本実験では、文脈条件づけ後の Phase 1 および Phase 2 における実験装置内での溶液の摂取量は、文脈嫌悪条件づけを経験した Ctx+群のほうが Ctx-群よりも多いことがわかった。Ctx+群では、LiCl の連続投与に伴う生理的变化(e.g., 脱水症状)により水分の希求状態が過度に高まり、その後の Phase 1 および Phase 2 セッションでは、文脈と嫌悪状態の連合の有無にかかわらず、溶液を積極的に摂取した可能性がある。この点を明らかにするためには、文脈条件づけセッション内に適宜安静日を設けることに加え、文脈条件づけセッション後にも十分な回復セッションを設けることで、被験体の水分の希求状態を安定させてから Phase 1 へと移る必要がある。

文脈内での溶液摂取行動の抑制がみられなかったことのもう一つの説明として、文脈となる実験装置に対し、Pre-training セッションの時点ですでに何度も暴露されていたことで潜在制止 (latent inhibition) がはたらき、文脈と嫌悪状態の連合がうまく形成されなかった可能性もある。この点を明らかにするためには、Pre-training セッションで用いる文脈 (訓練文脈) と、その後のセッションで用いる文脈 (実験文脈) とで異なる環境を用意し、潜在制止がはたらかないように留意する必要がある。

また、コントロールである水との比較を行なった Test 4 の結果、キニーネと対提示

された匂い C および混合臭 CD がする水は避けられた一方で、実験 2 とは異なり、サッカリンと対提示された匂い A が好まれることはなかった。そのため、本実験においては、キニーネに対する回避行動の学習が主として獲得されていた可能性がある。また、実験 2 と同様に、匂い B と匂い D も避けられることがわかったが、これは SPC による学習効果ではなく、他の匂いに比べて新奇性が比較的高いことによると考えられる。

2.5. 感性予備条件づけの成否に対する文脈嫌悪条件づけの影響の検討2（実験4）

実験3では、文脈嫌悪条件づけによるCS-CS連合の促進効果により、SPCによる味と匂いの学習が成立するようになるかどうかを検討した。その結果、文脈嫌悪条件づけの有無にかかわらず、SPCによる味と匂いの学習は成立しないことがわかったものの、文脈と嫌悪状態の連合形成の証拠となる溶液摂取行動の抑制がみられなかった。そこで実験4では実験3の手続きを改良し、文脈嫌悪条件づけを行うことでSPCによる味と匂いの学習が成立するようになるかどうかを再検討した。

2.5.1. 方法

2.5.1.1. 被験体

8週齢のWistar系雄性ラット12匹（180～200g）を用いて実験をおこなった。これらの被験体をCtx+群（ $n=6$ ）あるいはCtx-群（ $n=6$ ）にランダムに割り振った。なお、飼育環境や絶水スケジュールは実験3と同様であった。

2.5.1.2. 刺激

実験3と同様に、サッカリンナトリウム（0.005 M）およびキニーネ塩酸塩（0.02 M）を味刺激として、メロン（0.05%）、ローズ（0.1%）、ストロベリー（0.1%）、アーモンド（0.1%）の4種類の食用香料を匂い刺激として用いた。4種類の香料がそれぞれどの匂い（A～D）として提示されるかは、被験体間でカウンターバランスを取った。

2.5.1.3. 実験課題

Pre-trainingセッションでは、訓練文脈として角形の実験装置が、それ以降のセッシ

ョンでは、実験文脈として円形の実験装置が用いられた。これらの装置の中で、被験体は 1 ml の溶液が入ったガラス皿 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した（表 2-6）。

表 2-6 セッションの流れと文脈の種類、および提示された刺激。

	Pre-training	Context conditioning	Recovery	Phase 1	Phase 2	Test 1	Test 2	Test 3	Test 4
	(Days 1, 3, 5, 7)	(Days 9-11)	(Days 13-17)	(Days 18-22)	(Days 23, 27)	(Days 24, 28)	(Days 25, 29)	(Days 26, 30)	
	@Pre- Ctx	@Exp Ctx	@Home cage	@Exp Ctx	@Exp Ctx	@Exp Ctx	@Exp Ctx	@Exp Ctx	@Exp Ctx
Ctx+	w	i.p. LiCl → context exposure	w	AB vs. CD	As vs. Cq	B vs. D	AB vs. CD	A vs. C	A vs. B vs. AB vs. C vs. D vs. CD vs. w
Ctx-		i.p. Saline → context exposure							

w: 水, As: 匂いA添加のサッカリン溶液, Cq: 匂いC添加のキニーネ溶液, AB: 混合臭AB添加の水, CD: 混合臭CD添加の水, A-D: 匂いA-D添加の水。

2. 5. 1. 4. Pre-training セッション

はじめに、溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、訓練文脈の中でただの水 (w) を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安定して摂取するようになるまでセッションを続けた。

2. 5. 1. 5. 文脈条件づけおよび回復セッション

文脈条件づけセッションは、2 日間で一つのセッションとなっていた。一日目の午前中に、Ctx+群は 0.15M LiCl を、Ctx-群は生理食塩水を腹腔内注射（2% b.w.）された後、実験文脈内に 30 分間放置された。その後ホームケージへと戻され、飲み水を提示した状態で一日目の残りとお二日目を過ごした。このセッションを 4 回、合計 8 日間にわたり繰り返した。その後、3 日間の回復セッションでは、ホームケージ内で 2 時間の飲み水が提示された。さらに安静日を一日設けた後、Phase 1 へ移った。

2.5.1.6. Phase 1 セッション

両群ともに、匂い A と匂い B が混合で添加された水 (AB) と、匂い C と匂い D が混合で添加された水 (CD) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示された。Phase 1 セッションは 5 日間繰り返された。

2.5.1.7. Phase 2 セッション

両群ともに、匂い A が添加されたサッカリン溶液 (As) と、匂い C が添加されたキニーネ溶液 (Cq) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示された。Phase 2 セッションは 5 日間繰り返された。

2.5.1.8. Test セッション

Test 1 では匂い B が添加された水 (B) と匂い D が添加された水 (D) を、Test 2 では AB と CD を、Test 3 では匂い A が添加された水 (A) と匂い C が添加された水 (C) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Test 4 では A、B、AB、C、D、CD および w を 1 皿ずつ、それぞれランダムな並びで提示した。Test 1~4 を 4 日間で順番に実施した後、さらにもう一度 Test 1~4 を順番に実施した。

2.5.1.9. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。それらのデータをもとに、ターゲットとなる溶液の選好率を被験体ごとに算出した。なお、各 Test セッションにおいては、2 試行全体での摂取量をもとに選好率を算出した。

2.5.2. 結果

2.5.2.1. Phase 1 および Phase 2 セッション

Phase 1 における群ごとの平均選好率を図 2-9A に示した。片側 Z 検定の結果、Ctx+ および Ctx- の両群ともに、セッションを通して AB の平均選好率とチャンスレベルとの間に有意差はみられなかった ($p_s > .10$)。この結果から、両群ともに、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB と CD を偏りなく摂取することがわかった。

Phase 2 における群ごとの平均選好率を図 2-9B に示した。片側 Z 検定の結果、両群ともにセッションを通して、As の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に高かった ($p_s < .001$)。この結果から、両群ともに、サッカリン溶液である As をキニーネ溶液である Cq よりも多く摂取することがわかった。

また、Phase 1 および Phase 2 における溶液の平均摂取量を図 2-9CD に示した。Phase 1 および Phase 2 のどちらにおいても、Ctx+ 群のほうが Ctx- 群よりも溶液を少なく摂取する傾向にあること、特に Phase 1 の初回においてその差が顕著であることがわかる。Phase 1 における 2 要因（群: Ctx+ vs. Ctx-, 試行: Day 1 vs. Day 2 vs. Day 3 vs. Day 4 vs. Day 5）の分散分析の結果、群と試行の交互作用が有意傾向であったが [$F(4, 40) = 2.331, p = .072$]、群の有意な主効果はみられなかった [$F(1, 10) = 2.962, p = .116$]。一方で、試行の有意な主効果がみられ [$F(4, 40) = 15.07, p < .001$]、多重比較の結果、Phase 1 の初回にあたる Day 1 の溶液摂取量は、Phase 1 において最も少ないことがわかった。また、Phase 2 における同様の分散分析の結果、試行の有意な主効果 [$F(4, 40) = 24.83, p < .001$] のみがみられ、Phase 2 の初回である Day 6 の溶液摂取量は、Phase 2 において最も少ないことがわかった。。

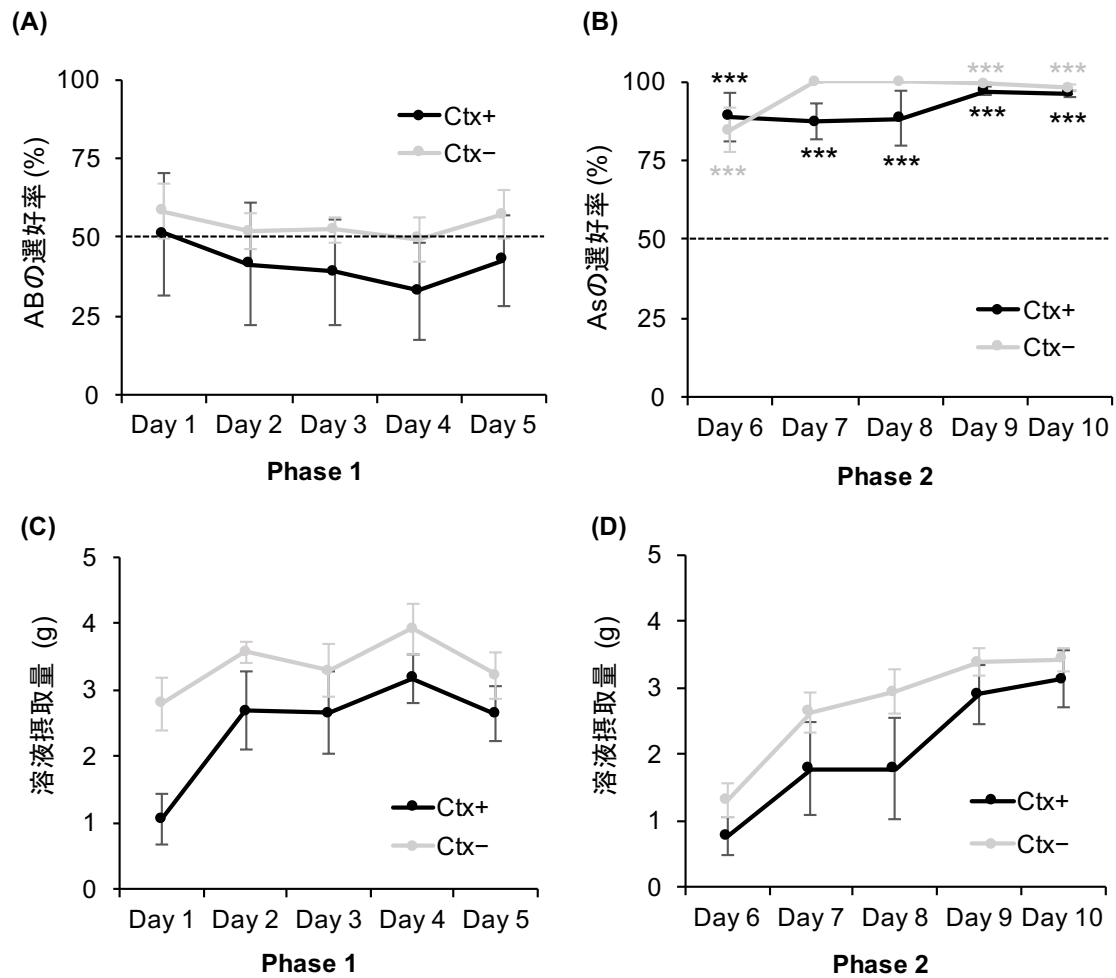


図 2-9 (A) Phase 1 および (B) Phase 2 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す. * はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$). なお、Phase 2 の Days 2-3 における Ctx-群の選好率は分散が 0 であったため、統計的検定を実施していない. (C) Phase 1 および (D) Phase 2 における群ごとの溶液平均摂取量.

2. 5. 2. 2. Test 1 セッション

Test 1 セッションでは、B と D が提示された。高次条件づけが成立し、B と D の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの B の平均選好率を算出した(図

2-10A)。片側 Z 検定の結果、Ct+群 ($M = 43.6\%$) および Ctx-群 ($M = 30.1\%$) の両群において、B の平均選好率とチャンスレベルとの間で有意差はみられないことがわかった ($ps > .10$)。これらの結果から、両群ともに、B を D よりも多く摂取するようにはならないことがわかった。

2.5.2.3. Test 2 セッション

Test 2 セッションでは、AB と CD が提示された。匂いの混合溶液である AB と CD の間の選好を検討するため、群ごとの AB の平均選好率を算出した (図 2-10B)。片側 Z 検定の結果、Ctx+群における AB の平均選好率 ($M = 67.6\%$) とチャンスレベルとの間の差は有意傾向であり ($p = .058$)、また Ctx-群における AB の平均選好率 ($M = 69.6\%$) はチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($p < .05$)。これらの結果から、両群ともに AB を CD よりも多く摂取したことがわかった。

2.5.2.4. Test 3 セッション

Test 3 セッションでは、A と C が提示された。一次条件づけが成立し、A と C の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの A の平均選好率を算出した (図 2-10C)。片側 Z 検定の結果、A の平均選好率は Ctx+群 ($M = 90.6\%$) および Ctx-群 ($M = 91.0\%$) の両者において、チャンスレベルよりも有意に高いことがわかった ($ps < .001$)。これらの結果から、両群ともに A を C よりも多く摂取したことがわかった。

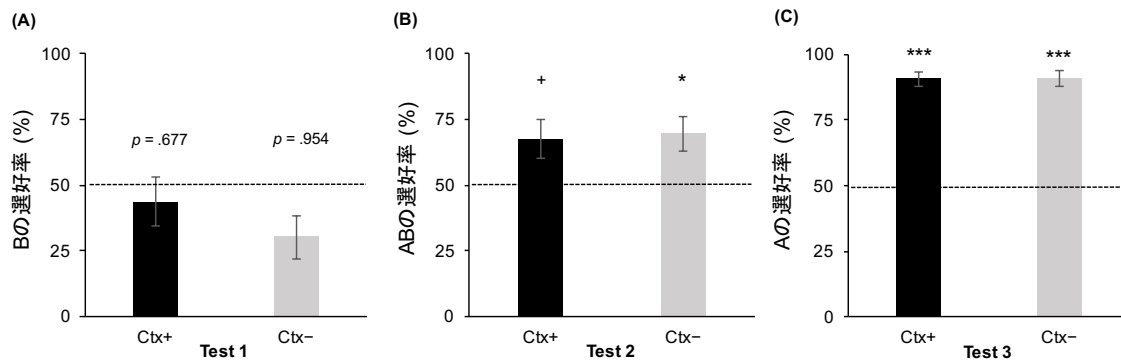


図 2-10 (A) Test 1、(B) Test 2 および (C) Test 3 における群ごとの平均選好率。エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す。* はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($+p < .10$, $*p < .05$, $***p < .001$)。

2. 5. 2. 5. Test 4 セッション

Test 4 では、実験で用いられた 6 種類の匂い溶液 (A, B, AB, C, D, CD) と、コントロールとなる w を一度に提示し、各溶液に対する選好率を算出した (図 2-11)。2 要因 (群: Ctx+ vs. Ctx-, 溶液: A vs. B vs. AB vs. C vs. D vs. CD vs. w) の分散分析の結果、溶液の有意な主効果のみがみられた [$F(6, 138) = 16.26, p < .001$]。w の選好率を基準とした Dunnett 法による多重比較の結果、B、C、D および CD の選好率は、w よりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。このことから、両群ともにコントロールとなる w を B、C、D および CD よりも多く摂取することがわかった。

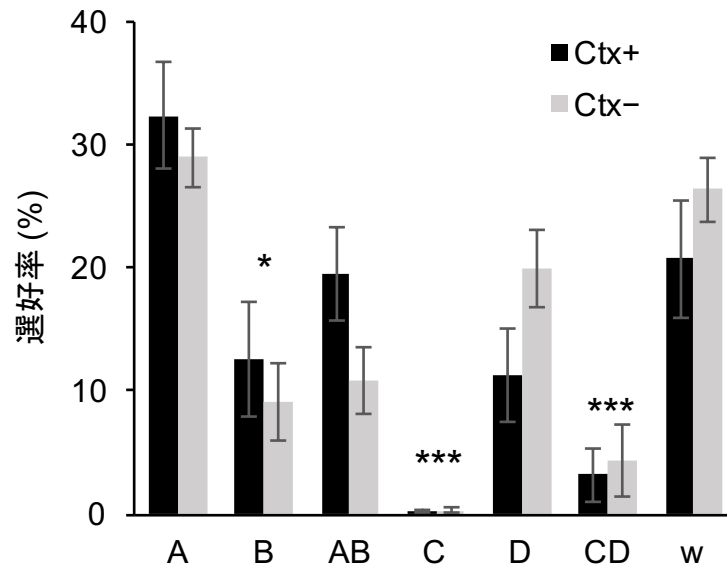


図 2-11 Test 4 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を表す. * は w の選好率との間で有意差がみられたことを表す (* $p < .05$, *** $p < .001$).

2.5.3. 考察

本実験では、実験 3 と同様に、文脈嫌悪条件づけによる CS-CS 連合の促進効果によって、SPC による味と匂いの学習が成立するようになるかどうかを検討した。Phase 1 および Phase 2 では、統計学的な有意差には至らなかったものの、Ctx+群は Ctx-群に比べて溶液を少なく摂取することがわかった。この結果は、LiCl の投与と文脈への暴露を繰り返すことで、文脈と嫌悪状態の連合を示した先行研究 (Rodriguez et al., 2000) の結果と一致しており、本実験における Ctx+群が、文脈と嫌悪の連合を形成していた可能性を示している。

しかし、SPC の成立の有無を検討する Test 1 の結果、Ctx+群であっても、匂い B がする水を匂い D がする水よりも好むようにはならないことがわかった。また、両群ともに、Test 2 では混合臭 AB がする水を混合臭 CD がする水よりも好み、Test 3 では匂

い A がする水を匂い C がする水よりも好むことがわかった。これらの結果は実験 3 と同様に、SPC による味と匂いの学習は、文脈嫌悪条件づけの有無にかかわらず不成立であることを示している。

危険であることを学習した文脈では、覚醒度が高まるとともに刺激への注意が促進され、その後の CS-CS の連合形成が促進されることが報告されている (Holmes et al., 2013; Holmes & Westbrook, 2017)。本実験では、食行動の領域における危険信号である内臓不快感および嫌悪状態を文脈と対提示し、その文脈において SPC を行なったにもかかわらず、SPC による味と匂いの学習は依然として不成立であった。この結果は、実験 2 において SPC による味と匂いの学習が不成立であったのは、単に CS-CS 連合が形成されなかったからではないという可能性を示している。むしろそうではなく、甘味物質や苦味物質を味刺激とする味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるため、刺激の質的情報の連合がとりわけ必要とされる SPC ではうまく学習されなかったことを示していると考えられる。

また、コントロールである水との比較を行なった Test 4 の結果、キニーネと対提示された匂い C および混合臭 CD がする水は避けられた一方で、サッカリンと対提示された匂い A が好まれることはなかった。そのため、実験 3 と同様に本実験においても、キニーネに対する回避行動の学習が主として獲得されていた可能性がある。

2. 6. 食塩欠乏パラダイムを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討 1 (実験 5)

これまでの実験により、甘味物質と苦味物質を用いた味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂い刺激と連合されることを示してきた。一方で、同じくラットを対象とした他の研究では、味刺激による質的情報と匂い刺激の連合の形成を示す報告もある。たとえば、忌避的に高い濃度の NaCl 溶液とある匂いを混合で対提示されると、その後ラットはその匂いがする水を避けるようになる。しかし、利尿剤の投与により食塩欠乏状態を引き起こし、一時的に NaCl への欲求が高まったラットは、そうでない通常のラットと比べて、その匂いがする水を多く飲むことがわかっている (Coldwell & Tordoff, 1993; Sakai & Imada, 2003)。この結果は、味刺激による不快情動の連合では説明ができず、「塩辛い」という質的情報が匂いと連合された証拠であると考えられている。

これまでの実験では、SPC による味と匂いの学習は一貫して不成立であったが、食塩欠乏パラダイムのような、味刺激による情動だけでなく質的情報が際立つ手続きを用いれば、SPC による味と匂いの学習も検出できる可能性がある。はじめに本実験では、SOC および SPC の手続きを用いながら、一次条件づけに相当する先行研究 (Sakai & Imada, 2003) の結果を再現することを目的とした。一次条件づけである匂い (CS1) と NaCl (US) の直接の対提示によって獲得される行動は、SOC と SPC の間で違いはないと考えられる。そのため、SOC あるいは SPC を行なった群の両者において、食塩欠乏状態になったラットは、そうでない通常のラットと比べて、NaCl の匂いと対提示された匂いがする水を多く飲むようになると予想される。

2.6.1. 方法

2.6.1.1. 被験体

8週齢の Wistar 系雄性ラット 24 匹 (180~300 g) を用いて実験をおこなった。これらの被験体を SOC-SA 群、SOC-CO 群、SPC-SA 群、SPC-CO 群に 6 匹ずつランダムに割り振った。なお、飼育環境や絶水スケジュールはこれまでの実験と同様であった。

2.6.1.2. 刺激

塩化ナトリウム (NaCl 0.3 M) を味刺激として、レモン (0.1%)、ローズ (0.1%)、ストロベリー (0.1%)、バニラ (0.1%) の 4 種類の食用香料を匂い刺激として用いた。4 種類の香料がそれぞれの匂い (A~D) として提示されるかは、被験体間でカウンターバランスを取った。

2.6.1.3. 実験課題

各セッションは一日につき 2 試行、午前と午後にそれぞれ行われた。これまでの実験と同様の方法で、被験体は円形の実験装置の中で 1 ml の溶液が入ったガラス皿 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した。Injection セッションを除き、各セッションによる違いは提示される溶液の種類のみであり (表 2-7)、課題の手続きは実験を通して同様であった。

表 2-7 セッションの流れと提示された刺激.

	Pre-training	Phase 1 (Days 1-3)	Phase 2 (Days 4-6)	Injection (Day 7)	Test 1 (Day 8)	Test 2 (Day 8)
SOC-SA				i.p. Furosemide		
		A+ vs. C	AB vs. CD			
SOC-CO				i.p. Saline		
	w				A vs. C	NaCl vs. w
SPC-SA				i.p. Furosemide		
		AB vs. CD	A+ vs. C			
SPC-CO				i.p. Saline		

w: 水, A+: 匂いA添加のNaCl溶液, C: 匂いC添加の水, AB: 混合臭AB添加の水, CD: 混合臭CD添加の水, A: 匂いA添加の水, NaCl: NaCl溶液.

2. 6. 1. 4. Pre-training セッション

はじめに、実験装置内で溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、ただの水 (w) を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安定して摂取するようになるまでセッションを続けた。

2. 6. 1. 5. Phase 1 セッション

SOC-SA 群および SOC-CO 群には、匂い A が添加された NaCl 溶液 (A+) と、匂い C が添加された水 (C) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC-SA 群および SPC-CO 群には、匂い A と匂い B が混合で添加された水 (AB) と、匂い C と匂い D が混合で添加された水 (CD) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 1 セッションは 3 日間で 5 試行繰り返された。

2. 6. 1. 6. Phase 2 セッション

SOC-SA 群および SOC-CO 群には、AB と CD をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC-SA 群および SPC-CO 群には、A+と C をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 2 セッションは 3 日間で 5 試行繰り返された。

2. 6. 1. 7. Injection セッション

Phase 2 セッションが終了した翌日の午前に、薬剤の投与による食塩欠乏の導入を行なった。SOC-SA 群および SPC-SA 群には、利尿剤であるフロセミド (Lasix, 7.5 mg/0.75 ml) を 2 時間の間隔を空けて 2 回にわたり腹腔内注射し、体内のナトリウムを尿とともに強制的に排出させた。一方で、SOC-CO 群および SPC-CO 群には、そのような薬理作用のない生理食塩水を同様の方法で腹腔内注射した。その後、すべてのラットに対しホームケージ内で 4 時間の給水を行なった。また、食餌によるナトリウムの摂取を防ぐために、普段の飼料の代わりにナトリウムが含まれていない食餌（無塩アーモンド）を与えた。

2. 6. 1. 8. Test セッション

Injection セッションの翌日、すべての群に対し、同様のスケジュールで 2 種類のテストを実施した。Test 1 では匂い A が添加された水 (A) と匂い C が添加された水 (C) を、Test 2 では NaCl 溶液とただの水 (w) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。食塩欠乏状態を必要以上に維持することには動物福祉的問題があることや、一度でも食塩欠乏状態を経験すると、それ以降 NaCl への嗜好性が変容することなどから (Sakai, Frankmann, Fine, & Epstein, 1989)、本実験ではこれらのテストを一日の中で実施

した。

2.6.1.9. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。それらのデータをもとに、ターゲットとなる溶液の選好率を被験体ごとに算出した。

2.6.2. 結果

2.6.2.1. Phase 1 および Phase 2 セッション

Phase 1 および Phase 2 セッションの時点では、食塩欠乏の導入は行われておらず、結果とは関係がないと考えられるため、SOC 群および SPC 群の 2 群としてそれぞれの平均選好率を算出した。はじめに、Phase 1 における群ごとの平均選好率を図 2-12A に示した。A+と C が提示された SOC 群では、A+の平均選好率は一貫して著しく低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、A+の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に低いことがわかった ($p < .001$)。この結果から、SOC 群は、NaCl 溶液である A+を C よりも少なく摂取することがわかった。一方で、AB と CD が提示された SPC 群では、AB の平均選好率はセッションを通して 50%前後であった。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、AB の平均選好率とチャンスレベルとの間で有意な差はみられなかった ($p > .10$)。この結果から、SPC 群は、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB と CD を偏りなく摂取することがわかった。

Phase 2 における群ごとの平均選好率を図 2-12B に示した。AB と CD がそれぞれ提示された SOC 群では、AB の平均選好率はセッションを通してわずかに低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、Trial 5 を除き、AB の平均選好率はチャンスレベルよりも有

意に低いことがわかった ($ps < .01$)。この結果から、Phase 2 の SOC 群は、Phase 1 の SPC 群とは異なり、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB を CD よりも少なく摂取するようになることがわかった。また、A+と C が提示された SPC 群では、A+の平均選好率は一貫して著しく低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、A+の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、Phase 2 の SPC 群は、Phase 1 の SOC 群と同様に、NaCl 溶液である A+を C よりも少なく摂取することがわかった。

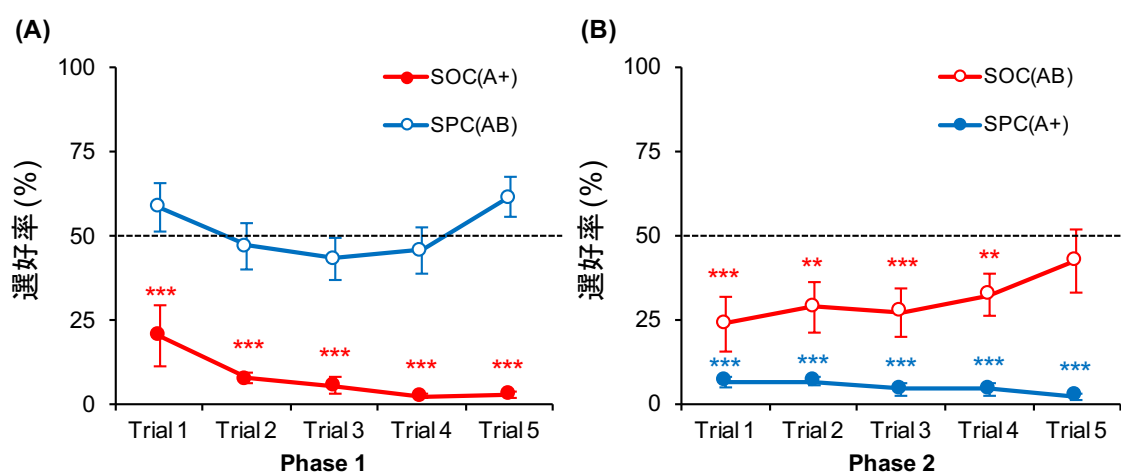


図 2-12 (A) Phase 1 および (B) Phase 2 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す. * はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す (** $p < .01$, *** $p < .001$).

2. 6. 2. 2. Test 1 セッション

Test 1 セッションでは、すべての群に対し A と C が提示された。一次条件づけが成立し、A と C の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの A の平均選好率を算出した (図 2-13A)。2 要因 (条件づけ: SOC vs. SPC, 食塩欠乏: SA vs. CO)

の分散分析の結果、食塩欠乏の有意な主効果がみられたものの [$F(1, 20) = 17.30, p < .001$]、条件づけの主効果 [$F(1, 20) = 0.230, p = .637$] および交互作用 [$F(1, 20) = 0.804, p = .381$] はみられなかった。この結果から、SOC-SA 群および SPC-SA 群における A の平均選好率は、SOC-CO 群および SPC-CO 群よりも有意に高いことがわかった。

2.6.2.3. Test 2 セッション

Test 2 セッションでは、すべての群に対し NaCl と w が提示された。食塩欠乏の導入が成功したかどうかを検討するため、群ごとの NaCl の平均選好率を算出した (図 2-13B)。分散分析の結果、食塩欠乏の有意な主効果がみられたものの [$F(1, 20) = 54.35, p < .001$]、条件づけの主効果 [$F(1, 20) = 0.849, p = .368$] および交互作用 [$F(1, 20) = 0.456, p = .507$] はみられなかった。この結果から、SOC-SA 群および SPC-SA 群における NaCl の平均選好率は、SOC-CO 群および SPC-CO 群よりも有意に高いことがわかった。

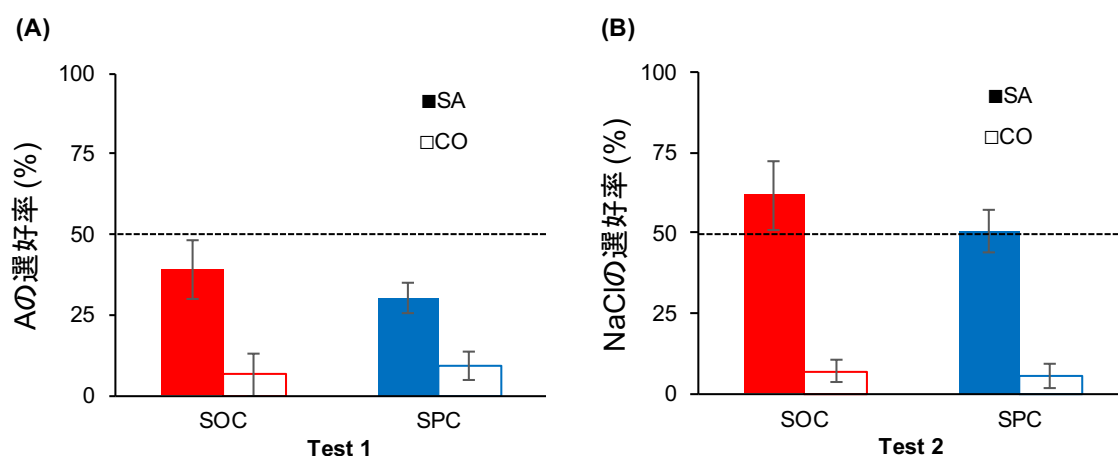


図 2-13 (A) Test 1 および (B) Test 2 における群ごとの平均選好率。エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す。

2.6.3. 考察

本実験では、SOC および SPC の手続きを用いながら、一次条件づけによる NaCl と匂いの連合学習 (Sakai & Imada, 2003) を再現することを目的とした。NaCl 溶液とただの水が提示された Test 2 において、Test セッションの前に生理食塩水を投与された SOC-CO 群および SPC-CO 群は、NaCl 溶液をほとんど摂取しないことがわかった。これは、溶液の NaCl 濃度が体液よりも高く忌避的であったためであると考えられる。一方で、Test セッションの前に利尿剤を投与された SOC-SA 群および SPC-SA 群は、CO 群と比べて、NaCl 溶液を多く摂取することがわかった。これは、利尿剤の投与による食塩欠乏状態の導入が成功し、SOC-SA 群および SPC-SA 群においては、一時的に NaCl への欲求が高まっていたと考えられる。

最も重要なことに、匂い A がする水と匂い C がする水を提示された Test 1 において、SOC-SA 群および SPC-SA 群は、CO 群と比べて、NaCl 溶液と対提示された匂い A がする溶液を多く摂取することがわかった。これは、一次条件づけによる先行研究の結果 (Sakai & Imada, 2003) と一致している。忌避的な NaCl 溶液と匂いの対提示により、両者の間に情動の連合が形成されたのであれば、食塩欠乏状態かどうかにかかわらず、匂い A がする水は避けられるはずであり、この結果は情動の連合では説明ができない。

また、先行研究では、味による情動の処理に関わる扁桃体を破壊されたラットは、このような匂いの選好を正常に獲得した一方で、味の質的情報の処理に関わる島皮質を破壊されたラットは選好を獲得できなかった (Sakai & Imada, 2003)。これらのことから、先行研究と同様に本実験においても、NaCl 溶液と匂いの対提示によって、NaCl の持つ「塩辛い」という質的情報が匂いと連合されたため、NaCl への欲求が一時的に高まったラットはその匂いがする水を比較的多く摂取したと考えられる。

2.7. 食塩欠乏パラダイムを用いた味と匂いの学習の連合構造の検討2（実験6）

実験5では、SOCおよびSPCの手続きを用いながら、一次条件づけに相当する先行研究 (Sakai & Imada, 2003) の結果を再現した。より具体的には、NaCl溶液と匂いの対提示によって、NaClの持つ「塩辛い」という質的情報が匂いと連合される可能性を示した。

本実験では、引き続き食塩欠乏パラダイムを用い、SOCだけでなくSPCによる味と匂いの学習の検出を目的とした。SOCの手続きでは、NaClによる不快情動が主として匂いと連合されるため、CS2の匂いがする水への選好率は、食塩欠乏状態かどうかによらず低くなると予想される。一方で、SPCの手続きでは、NaClによる「塩辛い」という質的情報が主として匂いと連合されるため、CS2の匂いがする水への選好率は、食塩欠乏状態のラットのほうがそうでないラットに比べて高くなると予想される。

2.7.1. 方法

2.7.1.1. 被験体

8週齢のWistar系雄性ラット24匹（180～200g）を用いて実験をおこなった。これらの被験体をSOC-SA群、SOC-CO群、SPC-SA群、SPC-CO群に12匹ずつランダムに割り振った。なお、飼育環境や絶水スケジュールはこれまでの実験と同様であった。

2.7.1.2. 刺激

実験5と同様に、塩化ナトリウム (NaCl 0.3 M) を味刺激として、レモン (0.1%)、ローズ (0.1%)、ストロベリー (0.1%)、バニラ (0.1%) の4種類の食用香料を匂い刺激として用いた。4種類の香料がそれぞれどの匂い (A～D) として提示されるかは、被

験体間でカウンターバランスを取った。

2.7.1.3. 実験課題

実験 5 と同様に、各セッションは一日につき 2 試行、午前と午後にそれぞれ行われた。これまでの実験と同様の方法で、被験体は円形の実験装置の中で 1 ml の溶液が入ったガラス皿 8 つから溶液を 5 分間自由に摂取した。なお、実験 5 との違いは、Test 1 において提示された溶液の種類のみであり、それ以外の手続きは全て同様であった (表 2-8)。

表 2-8 セッションの流れと提示された刺激。

Pre-training	Phase 1 (Days 1-3)	Phase 2 (Days 4-6)	Injection (Day 7)	Test 1 (Day 8)	Test 2
SOC-SA			i.p. Furosemide		
	A+ vs. C	AB vs. CD			
SOC-CO			i.p. Saline		
w				B vs. D	NaCl vs. w
SPC-SA			i.p. Furosemide		
	AB vs. CD	A+ vs. C			
SPC-CO			i.p. Saline		

w: 水, A+: 匂いA添加のNaCl溶液, C: 匂いC添加の水, AB: 混合臭AB添加の水, CD: 混合臭CD添加の水, B: 匂いB添加の水, NaCl: NaCl溶液.

2.7.1.4. Pre-training セッション

はじめに、実験装置内で溶液を摂取するという行動を被験体に学習させるため、ただの水 (w) を 8 皿提示した。全ての被験体が 5 分間の制限時間内に十分な量の水を安

定して摂取するようになるまでセッションを続けた。

2.7.1.5. Phase 1 セッション

SOC-SA 群および SOC-CO 群には、匂い A が添加された NaCl 溶液 (A+) と、匂い C が添加された水 (C) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC-SA 群および SPC-CO 群には、匂い A と匂い B が混合で添加された水 (AB) と、匂い C と匂い D が混合で添加された水 (CD) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 1 セッションは 3 日間で 5 試行繰り返された。

2.7.1.6. Phase 2 セッション

SOC-SA 群および SOC-CO 群には、AB と CD をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。一方で SPC-SA 群および SPC-CO 群には、A+と C をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。Phase 2 セッションは 3 日間で 5 試行繰り返された。

2.7.1.7. Injection セッション

Phase 2 セッションが終了した翌日の午前、薬剤の投与による食塩欠乏の導入を行なった。SOC-SA 群および SPC-SA 群には、利尿剤であるフロセミド (Lasix, 7.5 mg/0.75 ml) を 2 時間の間隔を空けて 2 回にわたり腹腔内注射し、体内のナトリウムを尿とともに強制的に排出させた。一方で、SOC-CO 群および SPC-CO 群には、そのような薬理作用のない生理食塩水を同様の方法で腹腔内注射した。その後、すべてのラットに対しホームケージ内で 4 時間の給水を行なった。また、食餌によるナトリウムの摂取を防ぐために、普段の飼料の代わりにナトリウムが含まれていない食餌（無塩アーモ

ンド) を与えた。

2.7.1.8. Test セッション

Injection セッションの翌日、すべての群に対し、同様のスケジュールで 2 種類のテストを実施した。Test 1 では匂い B が添加された水 (B) と匂い D が添加された水 (D) を、Test 2 では NaCl 溶液とただの水 (w) をそれぞれ 4 皿ずつ、ランダムな並びで提示した。これらのテストを一日の中で実施した。

2.7.1.9. データ分析

各試行の開始前後で各皿の重さを測り、それぞれの溶液の摂取量 (g) を計測した。それらのデータをもとに、ターゲットとなる溶液の選好率を被験体ごとに算出した。

2.7.2. 結果

2.7.2.1. Phase 1 および Phase 2 セッション

Phase 1 における群ごとの平均選好率を図 2-14A に示した。A+と C が提示された SOC 群では、A+の平均選好率は一貫して著しく低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、A+の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、SOC 群は、NaCl 溶液である A+を C よりも少なく摂取することがわかった。一方で、AB と CD が提示された SPC 群では、AB の平均選好率はセッションを通して 50%前後であった。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、AB の平均選好率とチャンスレベルとの間で有意な差はみられなかった ($ps > .10$)。この結果から、SPC 群は、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB と CD を偏

りなく摂取することがわかった。

Phase 2 における群ごとの平均選好率を図 2-14B に示した。AB と CD がそれぞれ提示された SOC 群では、AB の平均選好率はセッションを通してわずかに低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、AB の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、Phase 2 の SOC 群は、Phase 1 の SPC 群とは異なり、味刺激が含まれない匂いの混合溶液 AB を CD よりも少なく摂取するようになることがわかった。また、A+と C が提示された SPC 群では、A+の平均選好率は一貫して著しく低い傾向にある。片側 Z 検定の結果、いずれの試行においても、A+の平均選好率はチャンスレベルよりも有意に低いことがわかった ($ps < .001$)。この結果から、Phase 2 の SPC 群は、Phase 1 の SOC 群と同様に、NaCl 溶液である A+を C よりも少なく摂取することがわかった。

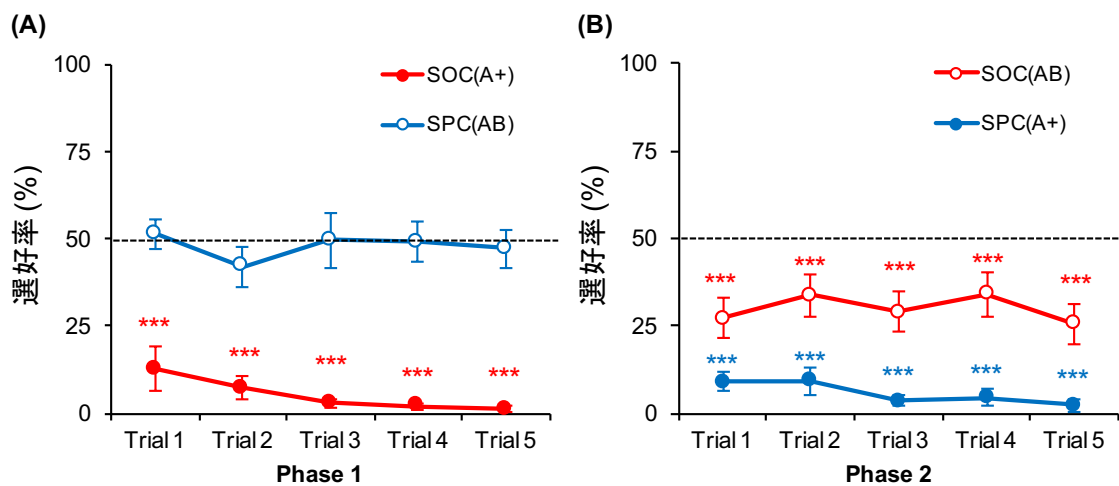


図 2-14 (A) Phase 1 および (B) Phase 2 における群ごとの平均選好率. エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す. * はチャンスレベルとの間で有意差がみられたことを表す ($p < .001$).

2.7.2.2. Test 1 セッション

Test 1 セッションでは、すべての群に対し B と D が提示された。高次条件づけが成立し、B と D の間の選好が獲得されたかどうかを検討するため、群ごとの B の平均選好率を算出した (図 2-15A)。2 要因 (条件づけ: SOC vs. SPC, 食塩欠乏: SA vs. CO) の分散分析の結果、条件づけの主効果が有意傾向であったが [$F(1, 42) = 3.940, p = .054$]、食塩欠乏の主効果 [$F(1, 42) = 0.151, p = .699$] および交互作用 [$F(1, 42) = 0.185, p = .670$] はみられなかった。この結果から、SOC-SA 群および SOC-CO 群における B の平均選好率は、SPC-SA 群および SPC-CO 群よりも低い傾向にあることがわかった。

得られた結果をさらに検討するため、各群における B の平均選好率とチャンスレベルの比較を行なった。両側 Z 検定の結果、SPC-SA 群の平均選好率とチャンスレベルとの間の差が有意傾向であったが ($p = .069$)、その他の群では有意な差はみられなかった ($ps > .10$)。この結果から、SPC-SA 群は、B を D よりも多く摂取する傾向にあることがわかった。

2.7.2.3. Test 2 セッション

Test 2 セッションでは、すべての群に対し NaCl と w が提示された。食塩欠乏の導入が成功したかどうかを検討するため、群ごとの NaCl の平均選好率を算出した (図 2-15B)。分散分析の結果、食塩欠乏の有意な主効果がみられたものの [$F(1, 40) = 15.56, p < .001$]、条件づけの主効果 [$F(1, 40) = 0.778, p = .383$] および交互作用 [$F(1, 40) = 0.062, p = .805$] はみられなかった。この結果から、SOC-SA 群および SPC-SA 群における NaCl の平均選好率は、SOC-CO 群および SPC-CO 群よりも有意に高いことがわかった。

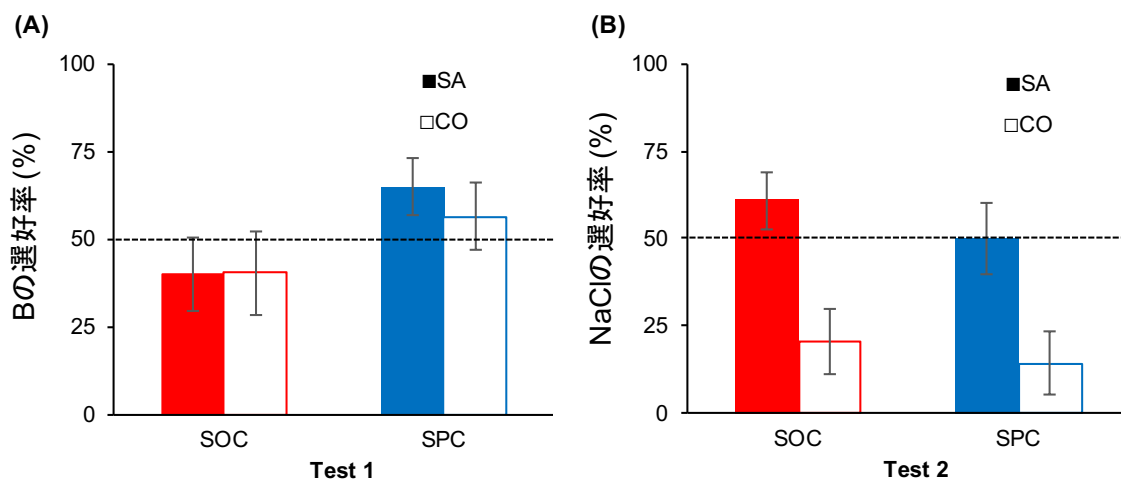


図 2-15 (A) Test 1 および (B) Test 2 における群ごとの平均選好率。エラーバーは標準誤差を、破線は選好率のチャンスレベル (PR = 50%) を表す。

2.7.3. 考察

本実験では、食塩欠乏パラダイム (Sakai & Imada, 2003) を用い、SOC および SPC による味と匂いの学習が成立するかどうかを検討することを目的とした。Test 1 では、匂い B がする水と匂い D がする水を提示された。SOC の手続きでは、NaCl による不快情動が主として匂いと連合されるため、匂い B がする水への選好率は、食塩欠乏状態かどうかによって変わらず、ともに低くなると予想された。一方で、SPC の手続きでは、NaCl による「塩辛い」という質的情報が主として匂いと連合されるため、匂い B がする水への選好率は、食塩欠乏状態の SA 群のほうがそうでない CO 群に比べて高くなると予想された。

Test 1 の結果、条件づけの主効果が有意傾向であり、SOC-SA 群および SOC-CO 群は、SPC-SA 群および SPC-CO 群と比べて選好率が低く、匂い B がする水を少なく摂取する傾向にあることがわかった。また、SOC-SA 群および SOC-CO 群における選好

率とチャンスレベルとの間に有意差はなかったものの、これらの群では、匂い B がする水よりも匂い D がする水の方が多く摂取される傾向にあった。すなわち、SOC の手続きでは、食塩欠乏状態かどうかにかかわらず、匂い B は避けられるという予想が部分的に支持されたと言える。

SPC-SA 群の選好率は SPC-CO 群よりも高かったものの、条件づけと食塩欠乏の交互作用として明確に確認することはできなかった。しかし、群ごとに選好率とチャンスレベルの比較を行ったところ、SPC-SA 群においてのみ、チャンスレベルとの間の差が有意傾向であり、SPC-SA 群は、匂い B がする水を匂い D がする水よりも多く摂取する傾向にあることがわかった。すなわち、SPC の手続きでは、匂い B への選好は食塩欠乏状態において高まるという予想を部分的に支持していると言える。

なお、NaCl 溶液とただの水が提示された Test 2 では、セッションの前に利尿剤を投与された SOC-SA 群および SPC-SA 群は、生理食塩水を投与された SOC-CO 群および SPC-CO 群と比べて、NaCl 溶液を多く摂取することがわかった。このことから、実験 5 と同様に、利尿剤の投与による食塩欠乏状態の導入は成功していたと考えられる。

本実験において、SOC の手続きでは、CS2 である匂いは食塩欠乏状態であるかどうかにかかわらず避けられる傾向にあった。このことは、味刺激の NaCl による不快情動が主として匂いと連合されたためであると考えられる。一方で、SPC の手続きでは、CS2 である匂いへの選好は食塩欠乏状態であるラットにおいて特に高い傾向にあった。このことは、NaCl の質的情報が主として匂いと連合されたためであると考えられる。以上のように本実験の結果は、食塩欠乏パラダイムのような、味刺激による情動だけでなく質的情報が際立つ手続きを用いれば、SPC による味と匂いの学習も検出できることを示している。

2.8. 総合考察

本章では、ヒトを対象とした研究で報告されているような味と匂いの学習 (Zellner et al., 1983; Stevenson et al., 1995) がモデル動物のラットにおいてもみられるかどうか、そしてその学習の連合構造はどのようなものであるかを明らかにすることを目的とした。実験 1 では、ラットを対象とした先行研究 (Fanselow & Birk, 1982; Sakai & Yamamoto, 2001) で報告されている味と匂いの学習を、4 種類の匂い刺激を用いて再現することを目的とした。その結果、どのような味と匂いの組み合わせを用いた場合であっても、サッカリンと対提示された匂いがする水は、キニーネと対提示された匂いがする水よりも多く摂取されるようになることがわかった。このことは、味と匂いの学習が刺激の組み合わせによらず成立するものであることを示しており、このような刺激非特異性こそが、その環境における柔軟かつ適応的な食物選択を可能としていると考えられる。

実験 2 では、高次条件づけパラダイムを用いることで、ラットにおける味と匂いの学習の連合構造を行動学的に明らかにすることを目的とした。その結果、US による情動の連合を必要とする SOC では味と匂いの学習は成立したものの、US による質的情報の連合を必要とする SPC では成立しなかったことから、甘味物質や苦味物質を味刺激とする味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるという可能性が示唆された。この結果は、脳破壊実験により情動の連合の優位性を示した先行研究と一致しており (Sakai & Yamamoto, 2001)、甘味物質や苦味物質のような快不快の情動が際立つ味刺激を用いた場合は、情動の連合が形成されやすいことを示している。

しかし、SPC が不成立であったことの理由として、Phase 1 における CS-CS 連合が

単に形成されなかったからであるという可能性がある。そこで実験 3 および実験 4 では、危険であることを学習した文脈では CS-CS の連合学習が促進されるという先行研究の知見をもとにし (Holmes et al., 2013; Holmes & Westbrook, 2017)、LiCl の投与による嫌悪状態と対提示された文脈では、その後の CS-CS 連合が促進され、SPC による味と匂いの学習が成立するようになる可能性を検討した。その結果、SPC による味と匂いの学習は、文脈嫌悪条件づけの有無にかかわらず不成立であることがわかった。この結果から、SPC による味と匂いの学習が不成立であったのは、単に CS-CS 連合が形成されなかったからではなく、甘味物質や苦味物質を味刺激とする味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されるため、刺激の質的情報の連合を必要とする SPC ではうまく学習されなかったと考えられる。

自然界においては、甘味物質はエネルギー源であり、また苦味物質は毒物であることがほとんどであり、どちらも生存にとって直接的な影響を及ぼす刺激である。そのため、自然界では、感覚システムによる詳細な分析を必要とする味刺激の質的情報を匂いと結びつけるよりも、情動システムにより素早く処理できる快不快の情動を匂いと結びつけるほうが、より適応的な食物選択を可能にできると考えられる。このような意味で、特に甘味物質と苦味物質による味と匂いの学習において、味刺激の質的情報よりも味刺激による情動が匂いと優先的に連合されることは、生態学的にも理にかなっていると言える。

実験 2 から実験 4 では、SPC による味と匂いの学習が一貫して不成立であるというネガティブデータのみが得られた。そのため、SPC が成立しなかったことが、本章で論じてきたように、味と匂いの学習の連合構造と SPC が必要とする連合構造が適合しなかったことを示しているのか、あるいは実験 3 および実験 4 でも述べたように、単

に SPC に関する手続き的な問題やその他の要因による条件づけの失敗を示しているのか、明らかではない。そのため、味刺激による質的情報が匂いと連合されることがわかっているような条件を用い、そのような条件であれば、たしかに SPC による味と匂いの学習が成立するというを示す必要がある。

食塩欠乏パラダイムを用いた研究では、NaCl の持つ「塩辛い」という質的情報が匂いと連合される可能性が示されている (Coldwell & Tordoff, 1993; Sakai & Imada, 2003)。そこで実験 5 および実験 6 では、味刺激の質的情報が際立つ食塩欠乏パラダイムを用いることで、SOC だけでなく SPC による味と匂いの学習も成立するかどうかを検討した。その結果、SOC の手続きでは、CS2 である匂いは食塩欠乏状態であるかどうかにかかわらず避けられる傾向にあったのに対し、SPC の手続きでは、CS2 である匂いへの選好は食塩欠乏状態であるラットにおいて高い傾向にあることがわかった。この結果は、SOC と SPC の両者が成立し、SOC では味刺激の NaCl による不快情動が主として匂いと連合され、SPC では NaCl の「塩辛い」という質的情報が主として匂いと連合されたことを示唆している。

以上のことから、ラットにおいては、甘味物質や苦味物質のような快不快の情動が際立つ味刺激を用いた場合は、情動の連合が優先的に形成され、塩味物質のようにその質的情報も際立つ味刺激を用いた場合は、情動の連合だけでなく質的情報の連合も並行して形成されることが示された。このような情動あるいは質的情報の二種類の連合学習が、状況に応じて使い分けられることで、より適応的な食物選択が可能になると考えられる。

実験 2 から実験 4 では、サッカリンと対提示された匂いが好まれたのか、キニーネと対提示された匂いが避けられたのか、あるいはその両者なのかを検討することを目

的とし、匂いがしないただの水をコントロールとする Test 4 を行なった。その結果、実験 2 では、サッカリンと対提示された匂い A への接近行動と、キニーネと対提示された匂い C への回避行動の両者がみられたが、実験 3 および実験 4 では、キニーネと対提示された匂い C への回避行動のみがみられた。これらの一致しない結果は、Test 4 における接近行動の検出力の低さによる可能性がある。具体的には、ある匂いに対する回避行動が学習されていれば、絶水処置を受けたラットであっても、その匂いがする水をほとんど摂取せずに他の水を摂取しようとする。そのため、ある匂いに対する回避行動は、その匂いがする水への著しく低い選好率として検出される。一方で、絶水状態のラットは、たまたま目の前にある水の匂いが忌避的なものでさえなければ、その匂いに対する接近行動が学習されていなかったとしても、その水を積極的に摂取すると考えられる。

加えて Test 4 では、それまでの Test 1~3 とは異なり、それぞれの匂いがする水が 1 皿で 1 ml (あるいは 2 ml) ずつしか提示されなかった。そのため、接近行動の学習の結果として「好んで飲んだ」溶液 (i.e., 匂い A がする水) の選好率と、そのような学習はされていないが「嫌いではない」溶液 (i.e., 匂いがしない水) の選好率の間に有意な差がみられなかったと考えられる。以上のことから、甘味物質と苦味物質を用いた味と匂いの学習では、実験 2 で示されたように、甘味物質と対提示された匂いへの接近行動および苦味物質と対提示された匂いへの回避行動の両者が獲得されることが考えられるが、手続きを改良した研究によって今後さらに検討していく必要があるだろう。

今後の課題として、匂い刺激を混合せずに連続で対提示する研究も必要となると考えられる。一般的な高次条件づけパラダイムでは、2 つの CS は混合刺激としてではなく連続する 2 つの別個な刺激 (e.g., ベル→光) として対提示される (Brogden, 1939;

Rizley & Rescorla, 1972; Bond & Harland, 1975; Lavin, 1976; Pfautz, Donegan, & Wagner, 1978)。これに対し本実験では、CS である二つの匂い刺激 (e.g., 匂い A と匂い B) を混合提示 (e.g., 混合臭 AB) することで対提示を行なった。これは、CS を混合提示 (e.g., スクロースとクエン酸の混合溶液) した場合でも高次条件づけは成立することや (Rescorla & Cunningham, 1978; Rescorla & Freberg, 1978; Rescorla, 1980)、二つの匂いからなる混合臭であれば、要素となる匂いに対する学習がそれを含む混合臭にも引き継がれること (Staubli et al., 1987; Linster & Smith, 1999) などを示した先行研究にもとづいている。

現に、実験 2 から実験 4 では、サッカリンと対提示された匂い A がキニーネと対提示された匂い C よりも好まれたように、混合臭 AB が混合臭 CD よりも好まれており、これらの混合臭が要素的に処理されていたと考えることもできる。しかしながら、この結果だけでは、混合臭が要素的に処理され、含まれる匂い刺激そのもの (e.g., 匂い A / 匂い C) が知覚されたために選好が生じたのか、あるいは含まれる要素と類似した一つのまとまった匂い (e.g., 匂い A と似た匂い X / 匂い C と似た匂い Y) として処理されたために選好が般化したのか、明らかではない。もしも後者の場合であれば、CS である匂い刺激を混合ではなく連続で対提示することで、CS-CS の対提示がより効果的に作用し、高次条件づけによる味と匂いの学習をより明確に検出できる可能性がある。最近では、サッカリン溶液と匂い刺激を混合ではなく連続で対提示した場合でも、刺激間の間隔が 0~5 秒程度であれば匂い刺激への選好が形成されることが報告されており (Onuma & Boakes, 2017)、このような手続きを応用した研究が今後必要となるだろう。

第3章

味と匂いの相互作用による塩味増強効果のメカニズム

3.1. 背景と目的

モデル動物を対象とした第2章で論じたように、ある味と匂いを一緒に経験すると、味により喚起される快不快の情動が匂いと連合されるだけでなく、味が持つ「甘い/苦い/塩辛い」などの質的情報も匂いと連合されることとなる (e.g., バニラの「甘い」匂い)。このようにして、味覚と嗅覚の間の質的な連合学習が成立すると、ある味の知覚が、その味と連合された匂いの提示により影響を受けるようになる。

このような味と匂いの相互作用の現象論として、匂いによる味の増強効果が知られている。たとえば、Frank & Byram (1988) により、甘味を連想させるイチゴの香料を添加することで、スクロース溶液やホイップクリーム of 甘味の知覚強度が増強されることがわかった。同様に、スクロース溶液にキャラメル of 香料を添加したり (Stevenson, Prescott, & Boakes, 1999)、牛乳にバニラの香料を添加したりすることで (Lavin & Lawless, 1998)、それらの甘味の知覚強度が増強されることもわかっている。

さらに最近では、匂いによる塩味の増強効果も報告されている。Lawrence, Salles, Septier, Busch, & Thomas-Danguin (2009) では、塩味を連想させるサーディンやベーコン、ハムの香料を NaCl 溶液に添加することで塩味の知覚強度が増強されることや、ニンジンやトマトの香料の添加ではそのような効果がみられないことがわかった。また、匂いによる塩味増強効果と NaCl 溶液濃度の関係を検討した Nasri, Beno, Septier, Salles, & Thomas-Danguin (2011) により、サーディンの香料による塩味増強効果は、0.04 M の

比較的高濃度な NaCl 溶液ではみられないが、0.01 M や 0.02 M の比較的低濃度な NaCl 溶液ではみられることがわかった。

食塩の日常的な過剰摂取は高血圧や心臓病などの遠因となるため、しっかりとした味わいやおいしさを保った減塩食の開発が急務となっている。そこで、匂いによる塩味の増強効果の産業・臨床場面への応用が期待されているが、甘味などの味質に比べて、塩味の増強効果に関する研究はいまだ少なく、その現象論的なメカニズムはほとんど明らかでない。そこで本章では、塩辛さを連想させる醤油香による塩味増強効果の現象論的なメカニズムを、味と味の相互作用-うま味物質 MSG (グルタミン酸ナトリウム) による塩味増強効果 (Yamaguchi & Takahashi, 1984)-との比較を通して明らかにすることを第一の目的とした。

匂いによる味の増強効果が末梢性の現象なのか、あるいは中枢性の現象なのかは、近年までほとんど明らかでなかった。というのも、これらの現象を報告した研究のほとんどが、味溶液に香料を直接添加するという方法を取っていたからである。この提示方法では、味溶液に添加された香料が何らかの形で口腔内の味細胞を刺激し、結果として味知覚に影響を及ぼしている可能性がある。つまり、先行研究でみられたような現象が、口腔中の味細胞のような末梢レベルで生じているのか、あるいは脳の感覚皮質や高次連合野などの中枢レベルで生じているのか明らかでなかった(坂井, 2009)。この点を検討するため、Sakai, Kobayakawa, Gotow, Saito, & Imada (2001) は、味刺激と匂い刺激を混合せずに別々に提示する方法を用いて実験を行なった。具体的には、参加者の舌上に味刺激であるアスパルテーム溶液を提示し、それと同時に匂い刺激であるバニリン (バニラの匂い) を、鼻孔経由で鼻腔内に提示 (前鼻腔提示) するか、あるいは口腔経由で鼻腔内に提示 (後鼻腔提示) した。匂いによる味の増強効果が末梢

性のものであるならば、匂いが味細胞を刺激しうる前鼻腔提示の場合にのみ増強効果がみられると予測され、逆に増強効果が中枢性のものであるならば、前鼻腔提示と後鼻腔提示の両者において増強効果がみられると予測された。その結果、前鼻腔提示と後鼻腔提示の両者において同程度の増強効果がみられ、匂いによる味の増強効果は末梢性ではなく中枢性の現象であることが示唆された。

このように、匂いによる味の増強効果が中枢性の現象であることが示唆されているものの、その神経科学的メカニズムについて、明らかなことはいまだ少ない。数少ない報告としては、機能的核磁気共鳴画像法 (functional magnetic resonance imaging: fMRI) を用いた脳機能イメージング研究により、NaCl 溶液と一緒にベーコンの匂いが提示された場合、イチゴの匂いあるいは無臭の空気が提示された場合と比べて、前頭弁蓋部の活動が高まることがわかっている (Seo et al., 2013)。なお、前頭弁蓋部は、単純な塩味の刺激に対して活動を示すことが知られており、一次味覚野の一部であると考えられている (Ogawa et al., 2005)。このことから、匂いによる塩味の増強効果には、味覚の情報処理に関わる比較的低次の脳領域が関与している可能性がある。

しかし、fMRI による計測では、参加者は装置内で横臥した状態で、チューブから口内に運ばれてくるサンプルを味わうこととなる。このような状況は日常的な飲食場面と乖離しているだけでなく、不自然な体勢での飲食に伴う認知的な負荷が、行動や脳活動を歪めてしまう可能性は否定できない (Okamoto et al., 2006)。そのため、空間分解能が非常に高いが不自然な状況での飲食を強いる fMRI だけでなく、より自然な状況での飲食を可能とする脳機能イメージング法を用いた研究を行う必要がある。

近赤外分光法 (Near-infrared spectroscopy: NIRS) は、血液中のヘモグロビンの光学的な特性を利用し、脳内の酸素供給の度合いを調べることで、間接的に脳活動を推測

する脳機能イメージング法である。NIRS は、fMRI などの他の方法と比べて空間的な分解能は決して高くないものの、参加者に対する肉体的負担が少なく、椅子に着席した自然な体勢で計測ができ、また飲食の動作も許容することができるため、食行動や風味知覚のメカニズムの研究への応用が益々期待されている (Okamoto et al., 2006)。そこで本章では、NIRS を用いた非侵襲的脳機能計測により、MSG あるいは醤油香による塩味の増強効果に関わる脳領野を明らかにすることを第二の目的とした。

はじめに実験 7 では、いくつかの濃度の NaCl 溶液と、それらに MSG あるいは醤油香を添加したものをサンプルとして参加者に提示し、感じられる塩味の強さを VAS (Visual Analogue Scale) 法により評定してもらった。また、サンプルの摂取に伴う側頭部の脳活動を NIRS により計測した。続く実験 8 では、NIRS による側頭部の計測をしながら、塩味の強さだけでなくサンプルの様々な特性について VAS 法で評定してもらった。最後に実験 9 では、大唾液腺の一つである耳下腺の活動を NIRS により計測しながら、感じられる塩味の強さのリアルタイムでの変化について、TI (Time-intensity) 法により評定してもらった。

なお、これらの結果はすでに国際誌への掲載が決定している (Onuma, Maruyama, & Sakai, in press)。

3.2. VAS 法による主観評定と NIRS による脳活動計測 1（実験 7）

本実験では、いくつかの濃度の NaCl 溶液と、それらに MSG あるいは醤油香を添加したものをサンプルとして参加者に提示した。参加者には、感じられる塩味の強さを VAS 法により評定してもらいながら、サンプルの摂取に伴う側頭部の脳活動を NIRS により計測した。

3.2.1. 方法

3.2.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 12 名（うち女性 6 名、平均年齢 20.3 歳）が個別に実験に参加した。参加者は、実験に関する説明と参加者の権利について口頭と書面にて説明を受け、自発的に実験に参加する旨を表明した。本実験は、東北大学川内南地区「人を対象とする医学系研究」倫理審査委員会の審査および承認を受け、規定のマニュアルに基づいた環境および手続きで実施した。

全ての参加者が右利きであり、実験参加時には味覚や嗅覚の異常を報告しなかった。また、これらの参加者は全て、味覚の感受性にもとづくパネル選定テスト（古川, 1994）を合格した者であった。

3.2.1.2. 溶液サンプル

3 種類の濃度（0%, 0.58%, 0.80%）の NaCl 溶液と、0%（水）および 0.58%NaCl 溶液に 0.10%MSG あるいは醤油香を添加した計 7 種類を溶液サンプルとして用いた。このうち、添加のない 0.58%NaCl 溶液と 0.80%溶液のみ 2 回ずつ提示したため、計 9 個のサンプルが提示された。これらのサンプルを 5 ml ずつ、紙コップに入れて提示した。

MSG は NaCl 溶液に溶かすことで提示した。醤油香は、市販の醤油（本醸造しょうゆ、キッコーマン）4 ml を染み込ませたコットンをカップの蓋の裏側に貼り付けることで、醤油そのものを溶液中に混ぜることなく提示した（図 3-1）（Sakai, Fujimoto, & Murata, 2011）。



図 3-1 サンプルの提示法. コップの蓋の裏に貼り付けたコットンに醤油を染み込ませることで、醤油を NaCl 溶液中に溶かすことなく香りのみを提示した。

3. 2. 1. 3. 主観評定法

サンプルの主観評定法として VAS 法を用いた。参加者は、左端を「全く感じない」、右端を「非常に強い」とする 100 mm の線分上の最も当てはまる位置に斜線を記入することで、サンプルの塩味の強さを評定した。なお、各線分の左端から参加者が記入した斜線までの距離 (mm) を評定値 (0~100) として用いた。

3. 2. 1. 4. NIRS 計測

脳活動の計測装置として、マルチチャネル型 NIRS (FOIRE-3000, Shimadzu, Japan) を

用いた。国際 10/20 法を参照しながら、両側頭部に計 12 対の送受光プローブが配置され、計測点として左右それぞれに 17 のチャンネル (Ch) が配置された (図 3-2AB)。これにより、各チャンネルにおける酸素化ヘモグロビン (oxy-Hb) の相対的な濃度変化を 100 ミリ秒ごとに計測した。また、各プローブの 3 次元座標を 3D デジタイザ (FASTRAK, Polhemus, USA) により記録し、推定されたチャンネル座標の参加者間平均を求めた。座標の参加者間平均を求め、NIRS-SPM ソフトウェア (Singh, Okamoto, Dan, Jurcak, & Dan, 2005; Ye, Tak, Jang, Jung, & Jang, 2009) を用い Montreal Neurological Institute (MNI) 標準脳に当てはめることで (図 3-2C)、各チャンネルに対応する脳領域 (ブロードマン領域: BA) の推定を行なった。

各サンプルに対する oxy-Hb 濃度変化の信号波形について、記録期間における刺激オンセットの信号値が 0 となるようなベースライン補正を行なった。その後、各波形上の半値全幅 (full width half maximum: FWHM) 区間における信号の平均値を求め (図 3-3)、参加者ごとに標準化し、各サンプルの撮取に伴う脳活動の指標として用いた (Sato et al., 2011)。

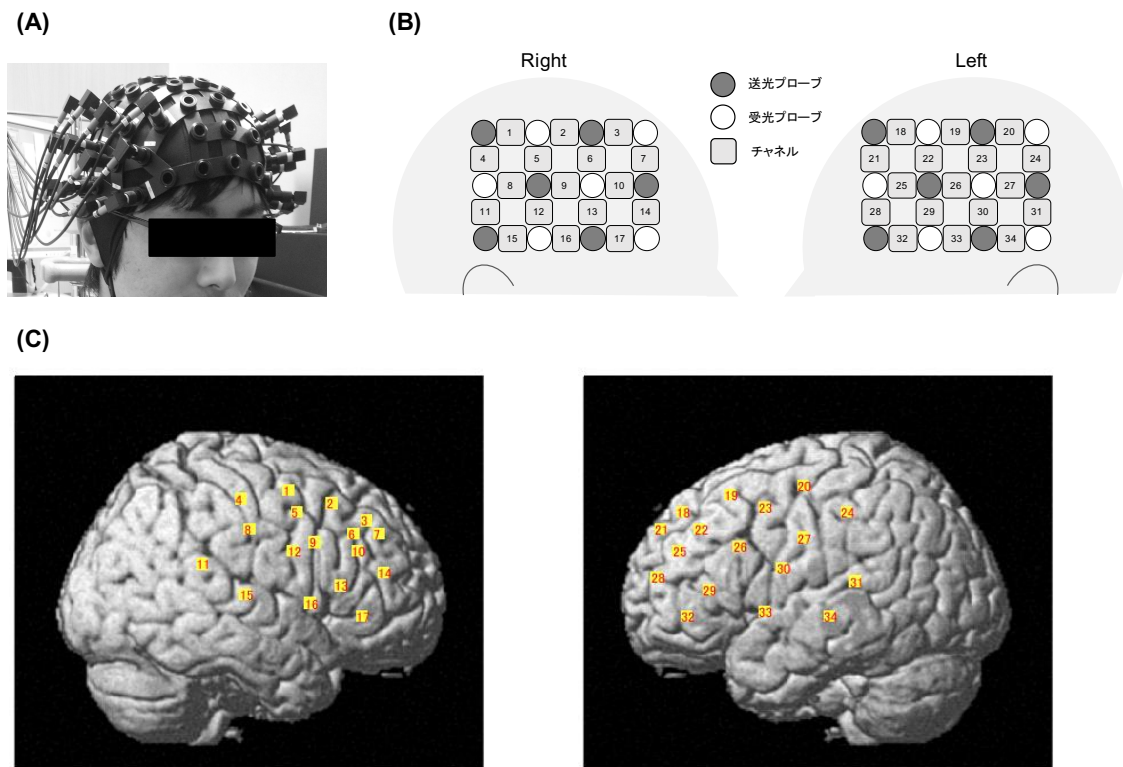


図 3-2 (A) NIRS プローブ装着後の様子. (B) 左右半球における送受光プローブおよびチャンネル位置の模式図. (C) MNI 標準脳上に推定されたチャンネル位置.

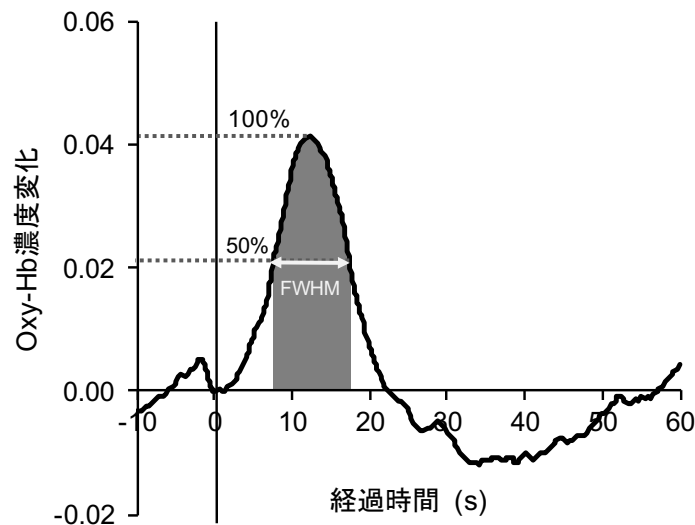


図 3-3 サンプル摂取に伴う oxy-Hb 濃度変化の信号波形の典型的な例。波形の半値全幅 (FWHM) 区間における信号平均値を求め、脳活動の指標として用いた。

3. 2. 1. 5. 手続き

参加者は防音の実験室 (23-25°C) に入室し、口頭および書面による説明を受けた。その後、実験者によって NIRS プロブの装着を行なった。実験中において参加者は、コンピュータ (PCG-81411N, Sony, Japan) により制御されていた PPT2TTL ソフトウェア (WAWON DIGITECH, Japan) が画面上に表示する教示に従い課題を行なった。

本実験は、30 秒のレスト期間と 160 秒のタスク期間からなるブロックにより構成されていた (図 3-4)。レスト期間において、参加者はミネラルウォーターで口ゆすぎをし、指示があるまで安静に待機した。タスク期間においては、はじめにサンプルの入ったコップを口元へと持ち上げた (5 秒間)。その後、サンプルを口に含み (3 秒間)、すぐに飲み込んだ (2 秒間)。本実験では、サンプルを飲み込む旨の教示が提示された 2 秒後の時点を刺激オンセットとし、オンセットの前 10 秒間および後 60 秒間におけ

る NIRS 信号の変化を記録した。NIRS 信号の記録の後、参加者は VAS 法によるサンプルの評定を行なった。これらのレスト-タスク・ブロックにもとづく手続きを、9 個のサンプルに対して繰り返し行なった。

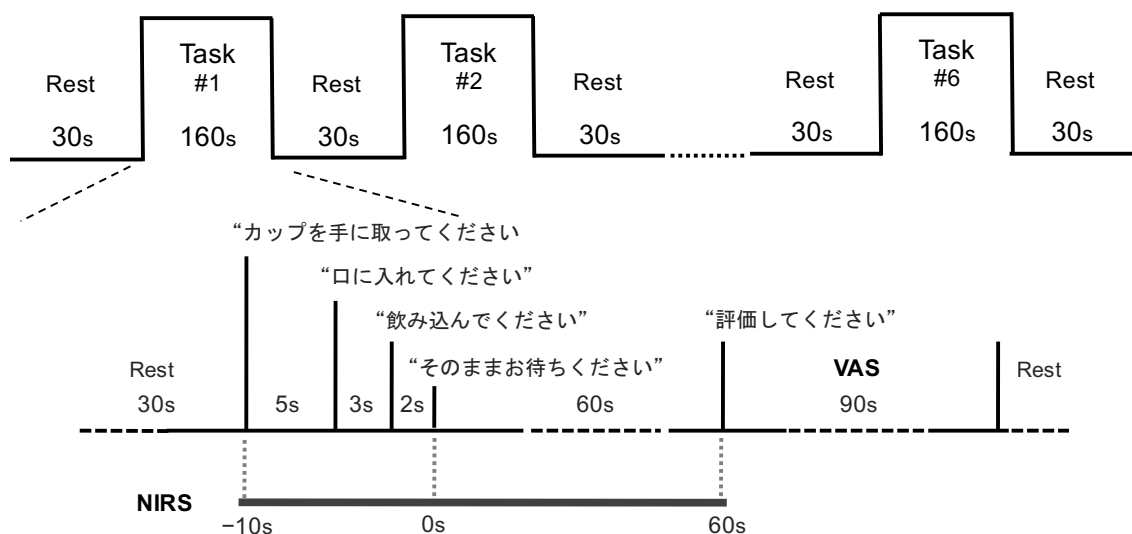


図 3-4 レスト-タスク・ブロックの流れ. 刺激オンセットの前 10 秒および後 60 秒における NIRS 信号の変化が記録された. 信号の記録の後、VAS 法によるサンプルの主観評定が行われた. これら一連の流れが 9 個のサンプルに対して繰り返し行われた.

3. 2. 1. 6. データ分析

NaCl 濃度および MSG/醤油香添加の効果を検討するため、得られた主観評定データおよび NIRS データを参加者全体で標準化し、ダミー変数を用いた重回帰分析を行なった (te Grotenhuis et al., 2017)。具体的には、NaCl 濃度は 2 個のダミー変数 ($D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$) を用い、水を $D_{0.58\%} (0) D_{0.80\%} (0)$ 、0.58%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (1) D_{0.80\%} (0)$ 、0.80%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (0) D_{0.80\%} (1)$ とするコーディングを行なった。MSG/醤油香添加

の種別についても、2 個のダミー変数 (D_{MSG} および D_{odor}) を用い、添加なしのサンプルを $D_{MSG} (0) D_{odor} (0)$ 、MSG が添加されたサンプルを $D_{MSG} (1) D_{odor} (0)$ 、醤油香が添加されたサンプルを $D_{MSG} (0) D_{odor} (1)$ とするコーディングを行なった。これらの主効果に加え、NaCl 濃度と MSG/醤油香添加の交互作用を組み込んだ本実験の重回帰モデルは、以下のように表される。

$$Y = a + b_1 D_{0.58\%} + b_2 D_{0.80\%} + b_3 D_{MSG} + b_4 D_{odor} + b_5 D_{0.58\%} D_{MSG} + b_6 D_{0.58\%} D_{odor} + e$$

なお、 Y は被説明変数、 a は切片、 b は回帰係数 (標準化回帰係数 β)、 e は誤差項を表す。

塩味の増強効果に関わる脳部位を明らかにするため、NIRS データの分析に際しては以下の手順を設けた。はじめに、ある脳領域が塩味の増強効果に関わっているならば、サンプル摂取に伴うその領域の活動は、主観評定による塩味の強さと相関を示すと考えられる。そこで、塩味の強さ評定値と各チャンネルにおける NIRS 信号平均値の間でピアソンの積率相関係数を算出し、有意な相関を示すチャンネルのみをターゲットチャンネルとした。その後、各ターゲットチャンネルについて前述した重回帰分析を個別に行なったが、ターゲットチャンネルの数だけ分析を繰り返すことで、第 1 種のエラー率が高まるという問題が生じる。このような多重検定の問題を解消するために、False Discovery Rate (FDR) 調整法を用い、各ターゲットチャンネルで得られた重回帰モデルのモデル p 値を調整した (Benjamini & Hochberg, 1995; $p < \text{FDR } 0.05$)。その後、重回帰モデルが有意であったターゲットチャンネルについてのみ、NaCl 濃度および MSG/醤油香添加の効果の検討を行なった。

3.2.2. 結果

3.2.2.1. 主観評定データ

塩味の強さ評定値は、NaCl濃度に依存して高まり、またMSGの添加によっても高まる傾向がみられた(図3-5)。重回帰分析の結果(表3-1)、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ 、および D_{MSG} の有意な主効果がみられたが、 D_{odor} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、感じられる塩味の強さはサンプルのNaCl濃度に依存して高まること、またMSGの添加により増強されることがわかったが、醤油香の添加では増強されないことがわかった。

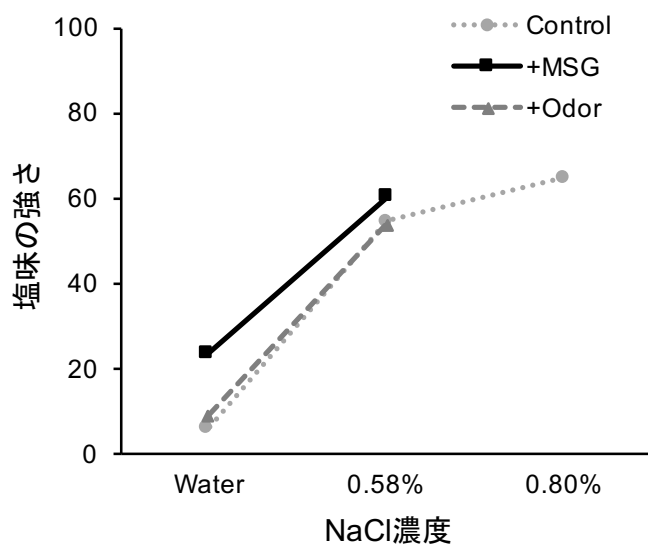


図3-5 各サンプルに対する塩味の強さ評定値の参加者間平均値.

表 3-1 VAS データおよび NIRS データに対する重回帰分析の結果.

	塩味の強さ				信号平均値							
					Ch 25				Ch 28			
	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p
主効果												
Intercept (a)	0.01	0.05	0.20		0.02	0.09	0.19		0.00	0.09	-0.02	
0.58% (β_1)	0.85	0.06	13.27***		0.24	0.11	2.12*		0.18	0.11	1.61	
0.80% (β_2)	0.96	0.08	11.57***		0.55	0.15	3.71***		0.46	0.15	3.10**	
MSG (β_3)	0.23	0.06	3.61***		0.30	0.11	2.68**		0.13	0.11	1.17	
Odor (β_4)	0.00	0.06	-0.01		0.03	0.11	0.29		-0.01	0.11	-0.11	
交互作用												
0.58% × MSG (β_5)	-0.11	0.06	-1.69		-0.18	0.11	-1.64		0.03	0.11	0.31	
0.58% × Odor (β_6)	-0.03	0.06	-0.50		-0.05	0.11	-0.48		-0.03	0.11	-0.29	

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

3. 2. 2. 2. NIRS データ

はじめに、ターゲットチャンネルを定めるため、塩味の強さ評定値と 34 のチャンネルにおける信号平均値の間の相関係数を算出した (表 3-2)。その結果、塩味の強さ評定値と Ch 5、8、22、25、28、32、および 33 における信号平均値との間に有意な正の相関がみられた。これらのターゲットチャンネルにおける信号平均値について重回帰分析を行なったところ、Ch 25 および 28 においてのみ、有意な重回帰モデルが得られた ($p < \text{FDR } 0.05$) (図 3-6A)。

有意な重回帰モデルが得られたチャンネルの信号平均値を図 3-6B に、重回帰分析の結果を表 3-1 に示した。脳領野推定の結果、Ch 25 は BA45 (左下前頭回三角部) からの信号を含むことがわかった。Ch 25 の信号平均値は、NaCl 濃度に依存して高まり、また MSG の添加によっても高まる傾向がみられた。重回帰分析の結果、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ 、および D_{MSG} の有意な主効果がみられたが、 D_{odor} の主効果および交互作用はみられな

かった。すなわち、Ch 25 における脳活動はサンプルの NaCl 濃度に依存して高まること、また MSG の添加により増強されることがわかったが、醤油香の添加では増強されないことがわかった。

同じく BA45 からの信号を含むと推定された Ch 28 においても、同様の傾向がみられた。しかし、重回帰分析の結果、 $D_{0.80\%}$ の有意な主効果のみがみられ、 D_{MSG} および D_{odor} の主効果あるいは交互作用はみられなかった。すなわち、Ch 28 における脳活動はサンプルの NaCl 濃度に依存して高まるものの、MSG あるいは醤油香の添加により増強されないことがわかった。

表 3-2 塩味の強さ評定値と各チャンネルにおける信号平均値の間の相関係数.

	信号平均値 (Right)																
	Ch 1	Ch 2	Ch 3	Ch 4	Ch 5	Ch 6	Ch 7	Ch 8	Ch 9	Ch 10	Ch 11	Ch 12	Ch 13	Ch 14	Ch 15	Ch 16	Ch 17
塩味の強さ	0.08	0.10	0.09	-0.10	0.19*	0.15	0.03	0.25**	0.16	0.11	0.08	0.08	0.14	0.00	0.14	0.18	0.09

	信号平均値 (Left)																
	Ch 18	Ch 19	Ch 20	Ch 21	Ch 22	Ch 23	Ch 24	Ch 25	Ch 26	Ch 27	Ch 28	Ch 29	Ch 30	Ch 31	Ch 32	Ch 33	Ch 34
塩味の強さ	0.05	0.05	0.12	0.03	0.27**	0.17	-0.01	0.25**	0.18	0.16	0.26**	0.17	0.18	0.17	0.20*	0.20*	0.06

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$

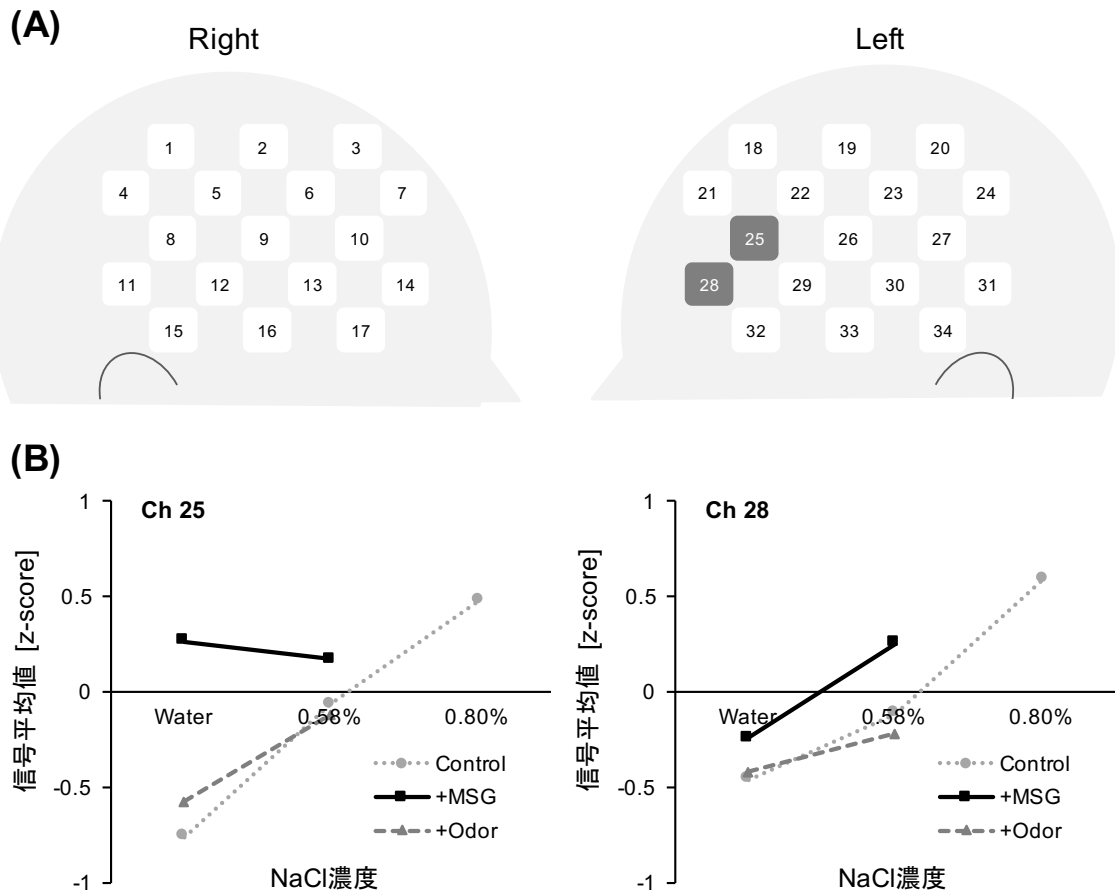


図 3-6 (A) ターゲットチャンネルのうち、重回帰モデルが有意 ($p < \text{FDR } 0.05$) であったチャンネル. (B) Ch 25 および 28 における信号平均値の参加者間平均値.

3.2.3. 考察

サンプルの主観評定の結果、感じられる塩味の強さは MSG の添加により増強されるものの、醤油香の添加では増強されないことがわかった。重要なことに、MSG 単体に相当する「水に MSG を添加したサンプル」に対しても塩味が感じられていることがわかった。このことから、MSG による塩味の増強効果は、MSG の提示により NaCl 溶液の塩味知覚が変容したというよりは、MSG そのものに感じられる塩味が NaCl 溶液の塩味に加算されたことで生じたと考えられる。

サンプルの摂取に伴う脳活動を NIRS により計測した結果、いくつかのチャンネルにおいて、信号平均値と塩味の強さ評定との間に有意な相関がみられた (Ch 5, 8, 22, 25, 28, 32 および 33)。これらのターゲットチャンネルに対する重回帰分析の結果、BA45 に相当する Ch 25 および Ch 28 での脳活動は、サンプルの NaCl 濃度に依存して高まることがわかった。BA45 は前頭弁蓋部の一部であり、単純な塩味の刺激に対して活動を示すことがわかっている (Ogawa et al., 2005)。さらに Ch 25 における脳活動は、MSG の添加により増強されることがわかった。NaCl を含まない水に対する脳活動も、MSG を添加することで増強されたことから、MSG による脳活動の増強は、MSG そのものへの脳活動が NaCl 溶液への脳活動に加算されたことで生じたと考えられる。

3.3. VAS 法による主観評定と NIRS による脳活動計測 2 (実験 8)

実験 7 では MSG による塩味増強効果がみられたものの、醤油香による増強効果はみられなかった。その理由の一つとして、醤油香の強さが増強効果を生じさせるには十分でなかった可能性がある。そこで本実験では、醤油香の提示のために用いる醤油の量を 8 ml へと増やした上で、醤油香の添加による効果を再検討することとした。

また、MSG はそれ自体が微量ながら Na⁺を含んでおり、MSG の添加によりみられた塩味増強効果が、添加された Na⁺による塩味の知覚によるのか、あるいは MSG から感じられるうま味を塩味と一体化して知覚したことによるのか、明らかでない。実験 7 では、サンプルから感じられる塩味の強さのみを評定してもらったが、このように食物の一つの特性のみに注意が向けられると、類似していると感じられる特性 (e.g., 塩味とうま味) はしばしば一体化して知覚される (Prescott, 2012b)。その一方で、サンプルの複数の特性に対し分析的に注意が向けられると、そのような一体化は起こらなくなる (Clark & Lawless, 1994)。そこで本実験では、サンプルから感じられる塩味の強さだけでなく、うま味の強さなどの特性も同時に評定してもらい、複数の特性に分析的に注意が向いた状況でも MSG による塩味増強効果がみられるかどうかを検討することとした。MSG による塩味増強効果が、物理的に添加された Na⁺による塩味の知覚によるものならば、複数の特性に注意が向いていても、塩味増強効果は変わらずみられると予想される。一方で、MSG による塩味増強効果が、MSG から感じられるうま味を塩味と一体化して知覚することによるならば、複数の特性に注意が向くことでそのような一体化が起こらなくなり、塩味増強効果は消失すると予想される。

さらに、本実験では MSG および醤油香の添加による効果の検出力をさらに高めるために、それぞれの効果を実験 8A・実験 8B として別個に検討することとした。

3.3.1. 方法

3.3.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 20 名のうち、9 名（うち女性 6 名、平均年齢 21.6 歳）が実験 8A に、11 名（うち女性 7 名、平均年齢 21.3 歳）が実験 8B に参加した。参加者への説明や同意取得、実験実施の条件などは実験 7 と同様であった。

3.3.1.2. 溶液サンプル

3 種類の濃度（0.18%, 0.58%, 0.80%）の NaCl 溶液に加え、それらに 0.10%MSG を添加したもの（実験 8A）あるいは醤油香を添加したもの（実験 8B）を含む計 6 種類を溶液サンプルとして用いた。醤油香の提示のために 8 ml の醤油を用いたことを除き、サンプルの提示法は実験 7 と同様であった。

3.3.1.3. 主観評定法

実験 7 と同様に VAS 法を用い、塩味の強さ、うま味の強さ、甘味の強さ、香りの強さ、刺激感の強さ、および好ましさについて評定を行なった。なお、サンプルの質の強さについては、左端を「全く感じない」、右端を「非常に強い」とする線分を、サンプルの好ましさについては、左端を「全く好きでない」、右端を「非常に好き」とする線分を用いた。

3.3.1.4. NIRS 計測

実験 7 と同様の方法により脳活動の計測を行なった。

3.3.1.5. 手続き

実験 8A および実験 8B それぞれにおいて、実験 7 と同様の手続きを 6 個のサンプルに対して繰り返し行なった。

3.3.1.6. データ分析

NaCl 濃度および MSG/醤油香添加の効果を、実験 7 と同様の重回帰分析により検討した。具体的には、NaCl 濃度は 2 個のダミー変数 ($D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$) を用い、0.18%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (0)$ $D_{0.80\%} (0)$ 、0.58%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (1)$ $D_{0.80\%} (0)$ 、0.80%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (0)$ $D_{0.80\%} (1)$ とするコーディングを行なった。MSG/醤油香添加の種別は、実験 8A および 8B それぞれで 1 個のダミー変数 ($D_{MSG/odor}$) を用い、添加なしのサンプルを $D_{MSG/odor} (0)$ 、MSG/醤油香が添加されたサンプルを $D_{MSG/odor} (1)$ とするコーディングを行なった。これらの主効果に加え、NaCl 濃度と MSG/醤油香添加の交互作用を組み込んだ本実験の重回帰モデルは、以下のように表される。

$$Y = a + b_1 D_{0.58\%} + b_2 D_{0.80\%} + b_3 D_{MSG/odor} + b_4 D_{0.58\%} D_{MSG/odor} + b_5 D_{0.80\%} D_{MSG/odor} + e$$

NIRS データの分析に際しては、実験 7 と同様の手順を設けた。

3.3.2. 結果

3.3.2.1. 主観評定データ (実験 8A)

得られた主観評定データを図 3-7 に、それらに対する重回帰分析の結果を表 3-3 に示した。はじめに、塩味の強さ評定値は、MSG の添加によりわずかに増強される傾向

がみられるものの、 $D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$ の有意な主効果のみがみられ、 D_{MSG} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、感じられる塩味の強さはサンプルのNaCl濃度に依存して高まるものの、MSGの添加により増強されないことがわかった。

うま味の強さ評定値に対しては、 D_{MSG} の有意な主効果がみられたが、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、感じられるうま味の強さはサンプルのNaCl濃度に関係なく、MSGが添加されることで増強されることがわかった。

刺激感の強さ評定値に対しては、 $D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$ の有意な主効果がみられたが、 D_{MSG} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、刺激感の強さはサンプルのNaCl濃度に依存して高まるものの、MSGの添加により増強されないことがわかった。

一方で、甘味の強さ、匂いの強さ、および好ましさ評定値に対しては、いずれの主効果および交互作用もみられず、サンプルのNaCl濃度やMSGの添加に関係がないことがわかった。

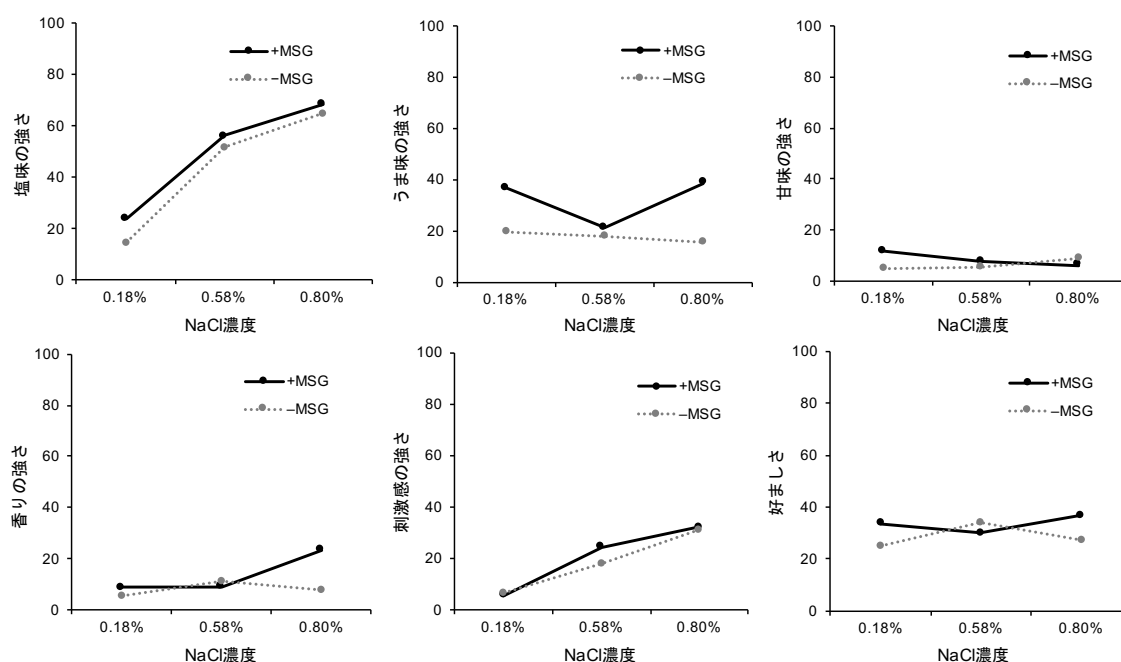


図 3-7 実験 8A における主観評定データ. 左上から順に、塩味の強さ、うま味の強さ、甘味の強さ、香りの強さ、刺激感の強さ、および好ましさの参加者間平均値.

表 3-3 実験 8A の主観評定データに対する重回帰分析の結果.

	塩味の強さ				うま味の強さ				甘味の強さ				香りの強さ				刺激感の強さ				好ましさ			
	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p
主効果																								
Intercept (a)	0.00	0.09	0.00		0.00	0.13	0.00		0.00	0.14	0.00		0.00	0.13	0.00		0.00	0.12	0.00		0.00	0.14	0.00	
0.58% (β_1)	0.62	0.11	5.83***		-0.19	0.15	-1.23		-0.08	0.16	-0.48		0.08	0.16	0.53		0.34	0.14	2.38*		0.07	0.16	0.46	
0.80% (β_2)	0.85	0.11	7.92***		-0.02	0.15	-0.15		-0.03	0.16	-0.20		0.25	0.16	1.60		0.58	0.14	4.05***		0.07	0.16	0.46	
MSG (β_3)	0.11	0.09	1.17		0.33	0.13	2.48*		0.10	0.14	0.71		0.17	0.13	1.30		0.05	0.12	0.39		0.13	0.14	0.91	
交互作用																								
0.58% × MSG (β_4)	-0.05	0.11	-0.42		-0.14	0.15	-0.94		-0.09	0.16	-0.57		-0.07	0.16	-0.46		0.09	0.14	0.60		-0.17	0.16	-1.02	
0.80% × MSG (β_5)	-0.05	0.11	-0.47		0.07	0.15	0.43		-0.20	0.16	-1.22		0.19	0.16	1.20		0.02	0.14	0.17		0.01	0.16	0.07	

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

3.3.2.2. 主観評定データ (実験 8B)

得られた主観評定データを図 3-8 に、それらに対する重回帰分析の結果を表 3-4 に示した。はじめに、塩味の強さ評定値に対しては、 $D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$ の有意な主効果

がみられたが、 D_{odor} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、感じられる塩味の強さはサンプルの NaCl 濃度に依存して高まるものの、醤油香の添加により増強されないことがわかった。

うま味の強さ、甘味の強さ、匂いの強さ、および好ましき評定値に対しては、 D_{odor} の有意な主効果がみられたが、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、感じられるうま味、甘味、匂いの強さおよび好ましきはサンプルの NaCl 濃度に関係なく、醤油香が添加されることで増強あるいは高まることがわかった。

刺激感の強さ評定値に対しては、 $D_{0.80\%}$ の有意な主効果がみられたが、 $D_{0.58\%}$ 、 D_{MSG} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、刺激感の強さはサンプルの NaCl 濃度に依存して高まるものの、醤油香の添加により増強されないことがわかった。

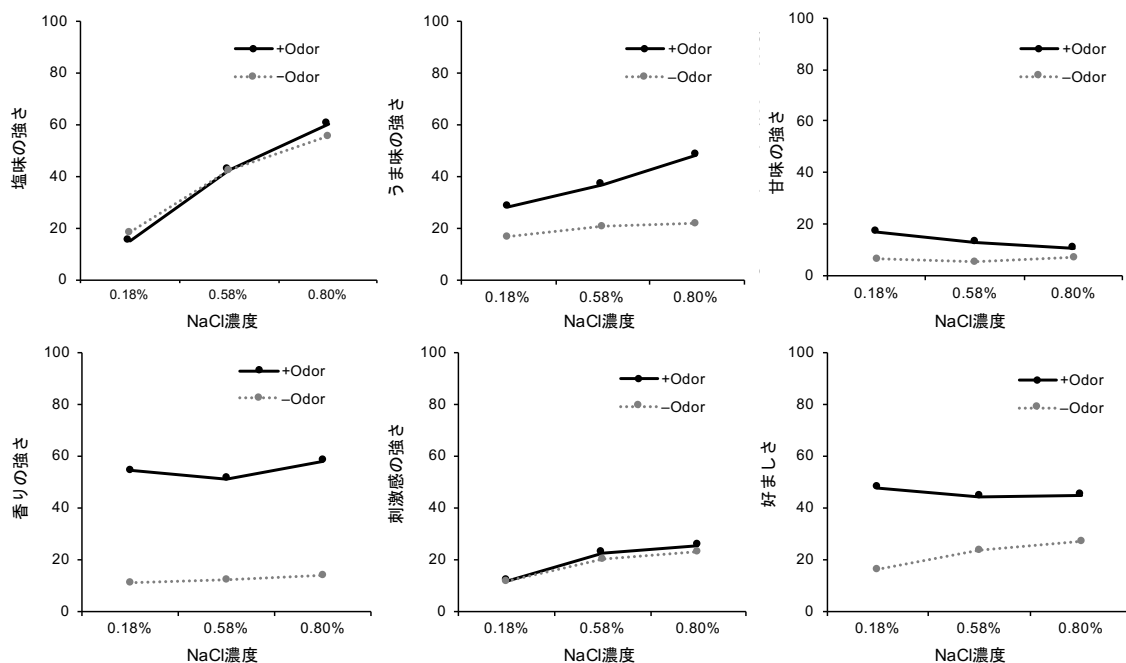


図 3-8 実験 8B における主観評定データ. 左上から順に、塩味の強さ、うま味の強さ、甘味の強さ、香りの強さ、刺激感の強さ、および好ましきの参加者間平均値。

表 3-4 実験 8B の主観評定データに対する重回帰分析の結果.

	塩味の強さ				うま味の強さ				甘味の強さ				香りの強さ				刺激感の強さ				好ましさ							
	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p				
主効果																												
Intercept (a)	0.00	0.09	0.00		-0.01	0.11	-0.05		0.00	0.12	-0.01		0.00	0.09	-0.01		0.00	0.12	0.00		0.00	0.11	0.00		0.00	0.11	0.00	
0.58% (β_1)	0.46	0.11	4.23***		0.16	0.13	1.19		-0.05	0.14	-0.32		-0.02	0.10	-0.15		0.24	0.14	1.65		0.06	0.13	0.50		0.06	0.13	0.51	
0.80% (β_2)	0.78	0.11	7.14***		0.20	0.13	1.48		-0.16	0.14	-1.17		0.06	0.10	0.61		0.30	0.14	2.13*		0.06	0.13	0.51		0.06	0.13	0.51	
Odor (β_3)	0.00	0.09	0.01		0.36	0.12	3.12**		0.30	0.12	2.44*		0.73	0.09	8.28***		0.04	0.12	0.33		0.52	0.11	4.73***		0.52	0.11	4.73***	
交互作用																												
0.58% × Odor (β_4)	0.05	0.11	0.45		0.01	0.13	0.07		-0.11	0.14	-0.81		-0.04	0.10	-0.36		0.03	0.14	0.22		-0.14	0.13	-1.08		-0.14	0.13	-1.08	
0.80% × Odor (β_5)	0.05	0.11	0.42		0.19	0.13	1.38		-0.08	0.14	-0.54		0.00	0.10	0.01		0.02	0.14	0.16		-0.12	0.13	-0.98		-0.12	0.13	-0.98	

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

3.3.2.3. NIRS データ (実験 8A)

ターゲットチャンネルを定めるため、塩味の強さ評定値と 34 のチャンネルにおける信号平均値の間の相関係数を算出した (表 3-5)。その結果、塩味の強さ評定値と Ch 2、6、23、27、30、31 および 34 における信号平均値との間に有意な正の相関がみられた。これらのターゲットチャンネルにおける信号平均値について重回帰分析を行なったところ、Ch 2 および 6 においてのみ、有意な重回帰モデルが得られた ($p < \text{FDR } 0.05$) (図 3-9A)。

有意な重回帰モデルが得られたチャンネルの信号平均値を図 3-9B に、重回帰分析の結果を表 3-6 に示した。脳領域推定の結果、Ch 2 は BA44 (右下前頭回弁蓋部) からの信号を含むことがわかった。Ch 2 の信号平均値は、NaCl 濃度に依存して高まり、また MSG の添加によっても高まる傾向がみられた。同様に、BA44 と BA45 からの信号を含むと推定された Ch 6 の信号平均値も、NaCl 濃度に依存して高まり、また MSG の添加によっても高まる傾向がみられた。重回帰分析の結果、 $D_{0.80\%}$ および D_{MSG} の有意な主効果が両チャンネルにおいてみられた。すなわち、これらのチャンネルにおける脳活動は NaCl 濃度に依存して高まること、また MSG の添加により増強されることがわかった。

表 3-5 実験 8A における塩味の強さ評定値と各チャンネルの信号平均値の間の相関係数.

信号平均値 (Right)																	
	Ch 1	Ch 2	Ch 3	Ch 4	Ch 5	Ch 6	Ch 7	Ch 8	Ch 9	Ch 10	Ch 11	Ch 12	Ch 13	Ch 14	Ch 15	Ch 16	Ch 17
塩味の強さ	0.12	0.31*	-0.05	0.01	0.15	0.31*	0.01	0.15	0.25	0.21	-0.19	0.14	0.11	0.07	-0.09	0.16	0.06
信号平均値 (Left)																	
	Ch 18	Ch 19	Ch 20	Ch 21	Ch 22	Ch 23	Ch 24	Ch 25	Ch 26	Ch 27	Ch 28	Ch 29	Ch 30	Ch 31	Ch 32	Ch 33	Ch 34
塩味の強さ	-0.05	0.23	0.18	-0.10	0.10	0.33*	0.10	0.12	0.16	0.29*	0.14	0.07	0.29*	0.37**	0.24	0.26	0.28

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$

表 3-6 実験 8A の NIRS データに対する重回帰分析の結果.

	信号平均値							
	Ch 2				Ch 6			
	coef	SE	<i>t</i>	<i>p</i>	coef	SE	<i>t</i>	<i>p</i>
主効果								
Intercept (a)	0.00	0.11	0.00		0.00	0.12	0.00	
0.58% (β_1)	0.20	0.13	1.50		0.19	0.13	1.41	
0.80% (β_2)	0.40	0.13	3.02**		0.40	0.13	2.95**	
MSG (β_3)	0.47	0.12	4.06***		0.48	0.12	4.17***	
交互作用								
0.58% \times MSG (β_4)	-0.14	0.13	-1.07		-0.01	0.14	-0.04	
0.80% \times MSG (β_5)	-0.13	0.13	-0.95		-0.02	0.14	-0.17	

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

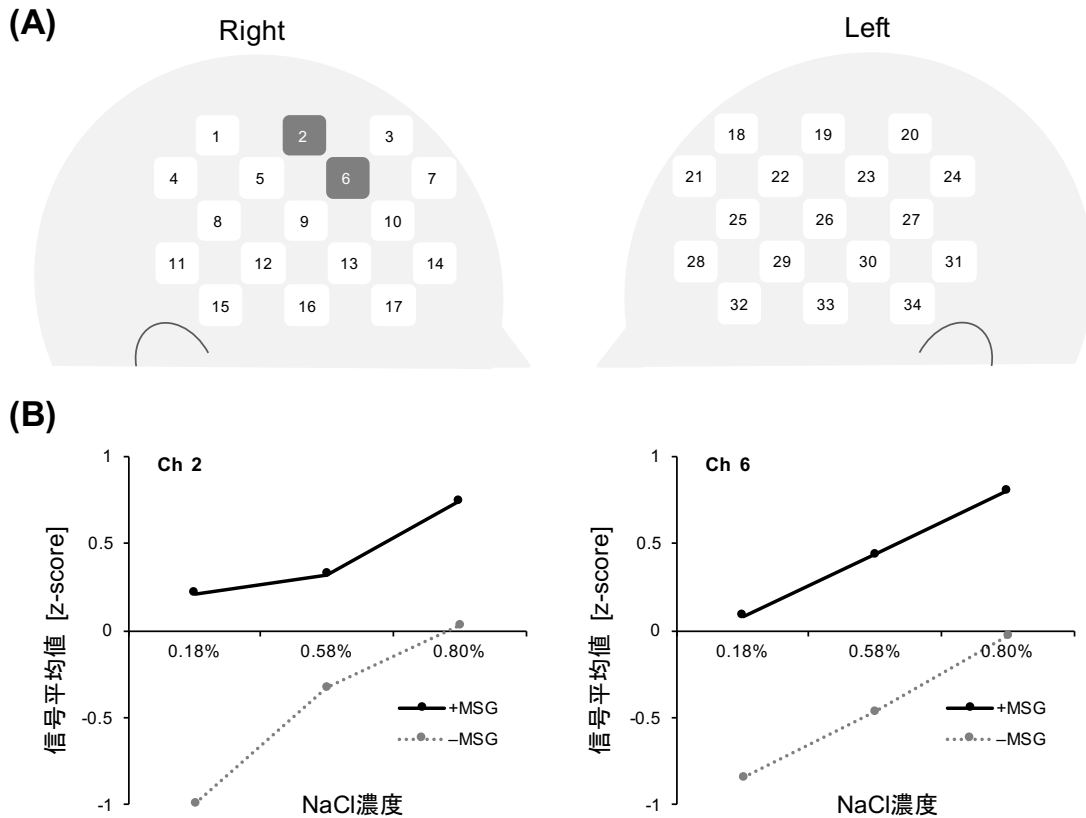


図 3-9 (A) 実験 8A におけるターゲットチャンネルのうち、重回帰モデルが有意 ($p < \text{FDR } 0.05$) であったチャンネル. (B) Ch 2 および 6 における信号平均値の参加者間平均値.

3.3.2.4. NIRS データ (実験 8B)

相関分析の結果、塩味の強さ評定値と Ch 6、10 および 18 における信号平均値との間に有意な相関がみられた (表 3-7)。これらのターゲットチャンネルにおける信号平均値について重回帰分析を行なったところ、Ch 6 および 10 においてのみ、有意な重回帰モデルが得られた ($p < \text{FDR } 0.05$) (図 3-10A)。

有意な重回帰モデルが得られたチャンネルの信号平均値を図 3-10B に、重回帰分析の結果を表 3-8 に示した。BA44 と BA45 からの信号を含むと推定された Ch 6 の信号平均値は、NaCl 濃度に依存して高まり、また醤油香の添加によっても高まる傾向がみら

れた。しかしながら、重回帰分析の結果、 $D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$ の有意な主効果がみられたが、 D_{odor} の主効果および交互作用はみられなかった。同じく BA44 と BA45 からの信号を含むと推定された Ch 10 においても、同様の傾向がみられた。重回帰分析の結果、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ および D_{odor} の有意な主効果がみられた。すなわち、Ch 10 における脳活動は NaCl 濃度に依存して高まること、また醤油香の添加により増強されることがわかった。

表 3-7 実験 8B における塩味の強さ評定値と各チャンネルの信号平均値の間の相関係数.

信号平均値 (Right)																	
	Ch 1	Ch 2	Ch 3	Ch 4	Ch 5	Ch 6	Ch 7	Ch 8	Ch 9	Ch 10	Ch 11	Ch 12	Ch 13	Ch 14	Ch 15	Ch 16	Ch 17
塩味の強さ	0.05	0.13	0.09	0.11	0.17	0.29*	-0.05	0.12	0.20	0.36**	0.09	0.12	0.15	0.16	0.12	-0.04	0.14
信号平均値 (Left)																	
	Ch 18	Ch 19	Ch 20	Ch 21	Ch 22	Ch 23	Ch 24	Ch 25	Ch 26	Ch 27	Ch 28	Ch 29	Ch 30	Ch 31	Ch 32	Ch 33	Ch 34
塩味の強さ	-0.25*	-0.11	0.08	-0.09	-0.03	-0.07	0.22	-0.05	0.03	0.12	0.07	0.04	0.14	0.09	0.13	0.11	0.22

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$

表 3-8 実験 8B の NIRS データに対する重回帰分析の結果.

	信号平均値							
	Ch 6				Ch 10			
	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p
主効果	Ch 6				Ch 10			
Intercept (a)	0.00	0.11	0.03		0.00	0.11	0.04	
0.58% (β_1)	0.35	0.13	2.66**		0.29	0.13	2.18*	
0.80% (β_2)	0.42	0.13	3.16**		0.42	0.13	3.19**	
Odor (β_3)	0.22	0.11	1.94		0.23	0.11	2.00*	
交互作用								
0.58% × Odor (β_4)	0.15	0.13	1.13		0.14	0.13	1.03	
0.80% × Odor (β_5)	0.02	0.13	0.19		-0.02	0.13	-0.16	

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

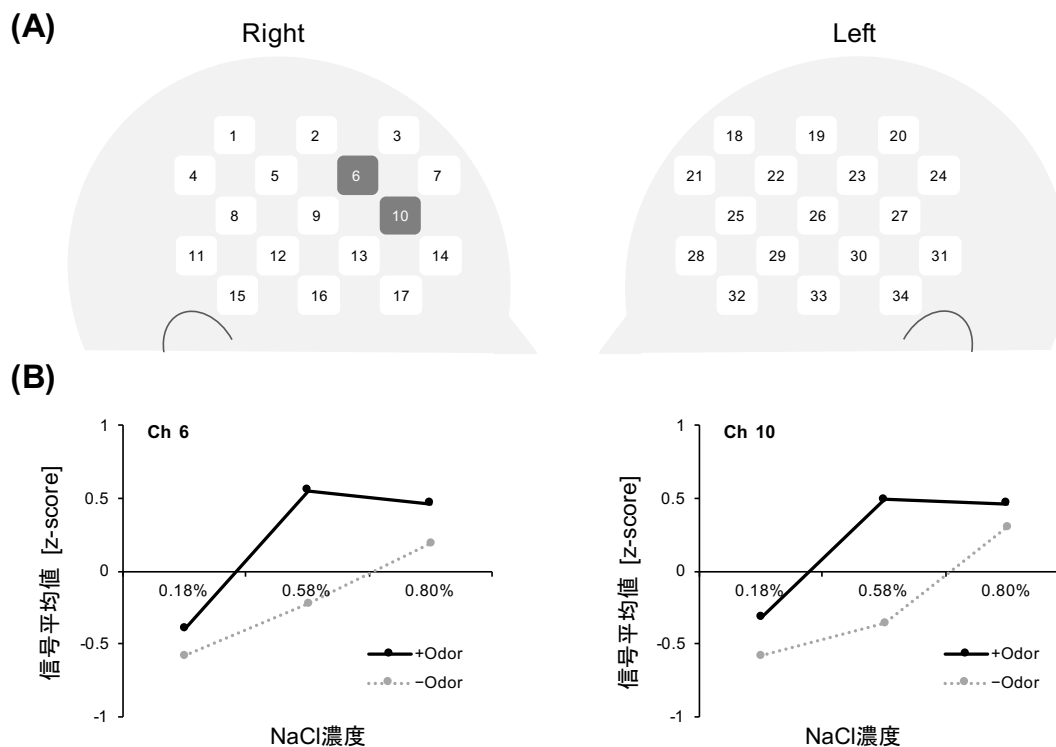


図 3-10 (A) 実験 8B におけるターゲットチャンネルのうち、重回帰モデルが有意 ($p < \text{FDR } 0.05$) であったチャンネル. (B) Ch 6 および 10 における信号平均値の参加者間平均値.

3.3.3. 考察

サンプルの主観評定の結果、感じられる塩味の強さは MSG の添加によりわずかに増強される傾向がみられたが、統計学的に有意な効果ではなかった。また、感じられる塩味の強さは、醤油香の添加によってほとんど増強されないことがわかった。本実験では、感じられるうま味の強さは MSG の添加により、感じられる匂いの強さは醤油香の添加によりそれぞれ有意に増強されたことから、塩味の増強効果がみられなかったことの原因が、添加刺激そのものが感じられていなかったからではないと考えられる。

塩味の強さのみを評定してもらった実験 7 では、MSG による塩味増強効果がみられたものの、塩味の強さだけでなく複数の特性を評定してもらった本実験ではみられなかった。このような注意による調整効果の存在は、MSG による塩味増強効果が、MSG に含まれる Na⁺により生じるのではなく、MSG から感じられるうま味を塩味と一体化して知覚することで生じるということを示している。

サンプルの摂取に伴う脳活動を NIRS により計測した結果、いくつかのチャンネルにおいて、信号平均値と塩味の強さ評定との間に有意な相関がみられた(実験 8A: Ch 2, 6, 23, 27, 30 および 31, 実験 8B: Ch 6, 10 および 18)。これらのターゲットチャンネルに対する重回帰分析の結果、BA44 および BA45 に相当する Ch 2、Ch 6 および Ch 10 での脳活動は、サンプルの NaCl 濃度に依存して高まることがわかった。BA44 および BA45 はともに前頭弁蓋部の一部であり、単純な塩味の刺激に対して活動を示すことがわかっている (Ogawa et al., 2005)。さらに、Ch 2 および Ch 6 における脳活動は MSG の添加により増強され、Ch 10 における脳活動は醤油香の添加により増強されることがわかった。すなわち、塩味の知覚を表象する脳領野では、MSG だけでなく醤油香の添加によっても増強効果が生じているものの、注意の調整効果などの理由により、感じられる塩味の増強効果としては表出されなかったと考えられる。

3.4. TI 法による経時的評定と NIRS による耳下腺活動計測（実験 9）

実験 8 の側頭部 NIRS 計測により、MSG あるいは醤油香の添加により、サンプルの摂取に伴う脳活動が増強することがわかった。しかし、側頭部で計測されたそのような NIRS 信号の増強が、実際に脳活動の増強を反映しているかどうかは明らかでない。たとえば、NIRS および fMRI を用いた先行研究では、味覚刺激に伴う側頭部の NIRS 信号の一部が脳ではなく、大唾液腺の一つであり左右こめかみ部に位置する耳下腺から生じていることを報告している (Sato et al., 2011)。そのため、実験 7 および実験 8 でみられた MSG あるいは醤油香による NIRS 信号の増強が、脳活動に由来するものなのか、あるいは耳下腺活動に由来するものなのか、明らかにする必要がある。そこで本実験では、耳下腺活動の計測を目的として開発された NIRS 装置を用い、MSG あるいは醤油香の添加による活動の増強がみられるかどうかを検討した。

また、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果を詳細に検討するため、感覚強度のリアルタイムでの変化を計測できる TI 法 (Dijksterhuis & Piggott, 2001) を用い、感じられる塩味の強さを評定してもらった。

3.4.1. 方法

3.4.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 12 名（うち女性 7 名、平均年齢 21.3 歳）が実験に参加した。参加者への説明や同意取得、実験実施の条件などは実験 7 および実験 8 と同様であった。

3.4.1.2. 溶液サンプル

3種類の濃度（0.18%, 0.58%, 0.80%）の NaCl 溶液に加え、それらに 0.10%MSG あるいは醤油香を添加したものを含む計 9 種類を溶液サンプルとして用いた。サンプルの提示法は実験 8 と同様であった。

3.4.1.3. 主観評定法

サンプルの塩味の強さの経時的な変化について、TI 法を用いた評定を行なった。参加者は、21.5 インチのタッチパネルディスプレイ (S2240T, Dell Inc., USA) に表示された線分（左端を「味がしない」、右端を「かなり強い」とする）上で指を左右に動かすことで、口に含んだ時点で感じ始める塩味の強さとその経時変化をリアルタイムに評定した（80 秒間）（図 3-11）。評定値は線分の左端を 0、右端を 100 として、50 ミリ秒ごとに集計された。TI 法の実施およびデータ収集は、コンピュータ (Dynabook Satellite B254/K, TOSHIBA, Japan) 上で実行された FIZZ ソフトウェア (Biosystemes, France) により行なった。なお、参加者は TI 法について、他の研究への参加を通じて事前に訓練を受けていた。

TI 法に関する先行研究 (Dijksterhuis & Piggott, 2001) に従い、得られた塩味強度評定曲線から最大強度、曲線下面積 (AUC)、知覚時間の 3 つのパラメータを抽出し、塩味の知覚の指標として用いた（図 3-12）。

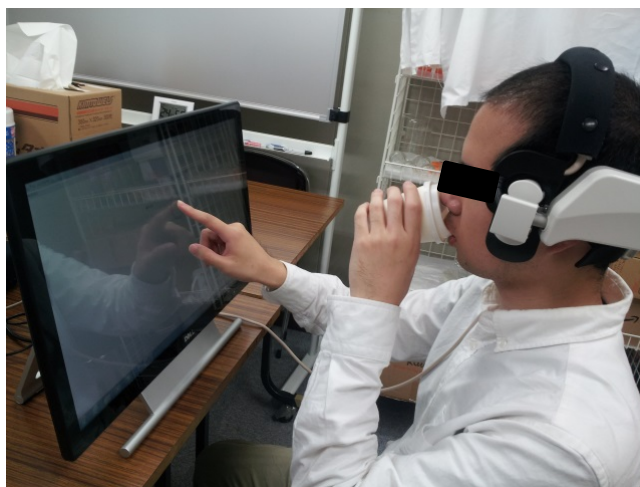


図 3-11 タッチパネルディスプレイを用いた TI 法および耳下腺の NIRS 計測の様子.

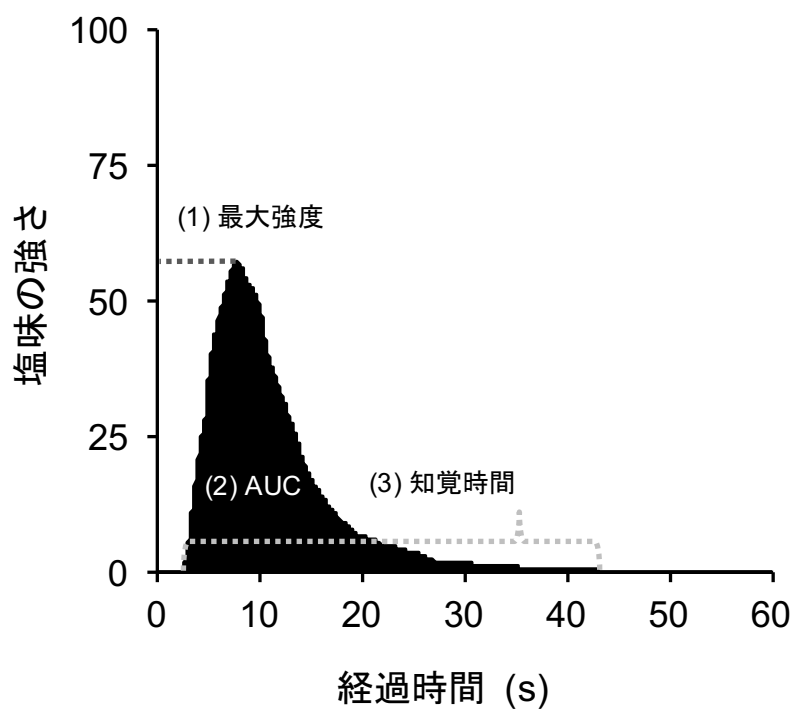


図 3-12 TI 法による塩味強度評定曲線の典型例. 最大強度、曲線下面積 (AUC)、知覚時間の 3 つのパラメータを抽出し、塩味知覚の指標として用いた.

3.4.1.4. NIRS 計測

耳下腺活動の計測装置として、2 対の送受光プローブからなるヘッドセット型 NIRS (WOT-S20, Hitachi High-Technologies Corporation, Japan) を用いた (図 3-11)。送受光プローブが参加者の左右のこめかみ部を覆うように、慎重に装着を行なった。これにより、左右のチャンネルにおける oxy-Hb の相対的な濃度変化を 200 ミリ秒ごとに計測した。なお、得られた NIRS 信号波形の処理および活動の指標の抽出法は、実験 7 および実験 8 と同様であった。

3.4.1.5. 手続き

参加者は防音の実験室 (23-25°C) に入室し、口頭および書面による説明を受けた。その後、実験者がヘッドセットの装着を行なった。実験中において参加者は、FIZZ ソフトウェアがタッチパネルディスプレイ上に表示する教示に従い課題を行なった。

本実験は、任意の長さのレスト期間と 85 秒のタスク期間からなるブロックにより構成されていた (図 3-13)。レスト期間において、参加者はミネラルウォーターで口ゆすぎをし、指示があるまで安静に待機した。その間、実験者は口ゆすぎ後の NIRS 信号を注意深く観察し、信号が落ち着くまで待った (最低 60 秒間)。タスク期間では、参加者はサンプルの入ったコップを口元へと持ち上げ (5 秒間)、サンプルを口に含みすぐに飲み込んだ。その後、感じられる塩味の強さについて、画面の線分上で指を左右に動かすことで評定した (80 秒間)。本実験では、サンプルを飲み込む旨の教示が提示された時点を刺激オンセットとし、オンセットの前 10 秒間および後 80 秒間における NIRS 信号の変化を記録した。これらのレスト-タスク・ブロックにもとづく手続きを、9 個のサンプルに対して繰り返し行なった。

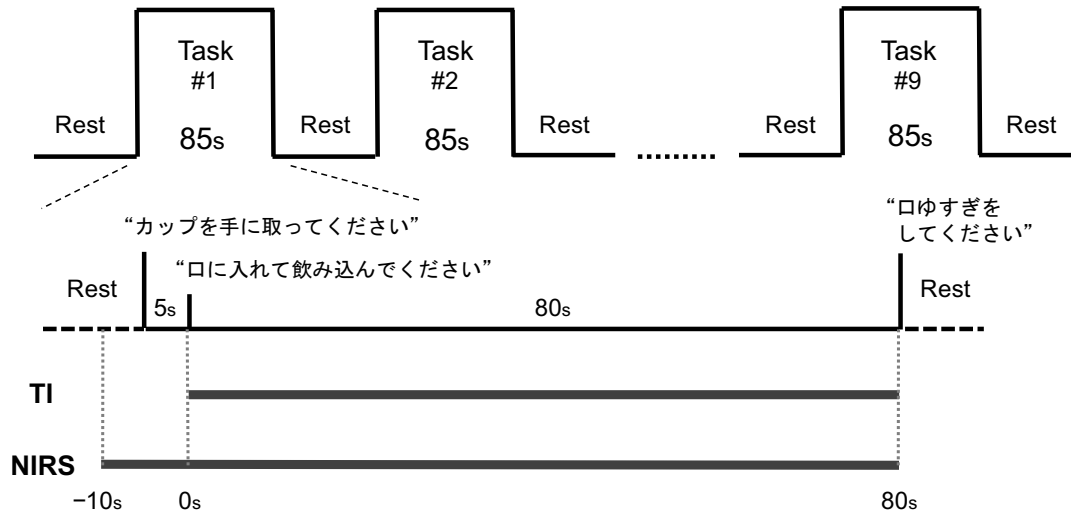


図 3-13 レスト-タスク・ブロックの流れ. 刺激オンセットの前 10 秒および後 80 秒における NIRS 信号の変化が記録された. また、刺激オンセット後の NIRS 信号の記録と並行して、TI 法によるサンプルの主観評定が行われた. これら一連の流れが 9 個のサンプルに対して繰り返し行われた.

3.4.1.6. データ分析

NaCl 濃度および MSG/醤油香添加の効果を、実験 7 および実験 8 と同様の重回帰分析により検討した. 具体的には、NaCl 濃度は 2 個のダミー変数 ($D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$) を用い、0.18NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (0) D_{0.80\%} (0)$ 、0.58%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (1) D_{0.80\%} (0)$ 、0.80%NaCl 溶液を $D_{0.58\%} (0) D_{0.80\%} (1)$ とするコーディングを行なった. MSG/醤油香添加の種別についても、2 個のダミー変数 (D_{MSG} および D_{odor}) を用い、添加なしのサンプルを $D_{MSG} (0) D_{odor} (0)$ 、MSG が添加されたサンプルを $D_{MSG} (1) D_{odor} (0)$ 、醤油香が添加されたサンプルを $D_{MSG} (0) D_{odor} (1)$ とするコーディングを行なった. これらの主効果に加え、NaCl 濃度と MSG/醤油香添加の交互作用を組み込んだ本実験の重回帰モデルは、以下のように表される.

$$Y = a + b_1D_{0.58\%} + b_2D_{0.80\%} + b_3D_{MSG} + b_4D_{odor} + b_5D_{0.58\%}D_{MSG} + b_6D_{0.80\%}D_{MSG} + b_7D_{0.58\%}D_{odor} + b_8D_{0.80\%}D_{odor} + e$$

なお、 Y は被説明変数、 a は切片、 b は回帰係数（標準化回帰係数 β ）、 e は誤差項を表す。

3.4.2. 結果

3.4.2.1. 主観評定データ

得られた主観評定データを図 3-14 に、それらに対する重回帰分析の結果を表 3-9 に示した。はじめに、塩味強度曲線の最大強度に対しては、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ 、 D_{MSG} および D_{odor} の有意な主効果がみられた。すなわち、塩味の最大強度はサンプルの NaCl 濃度に依存して高まること、また MSG あるいは醤油香の添加により増強されることがわかった。

続いて、塩味強度曲線の曲線下面積に対しては、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ 、および D_{odor} の有意な主効果がみられたものの、 D_{MSG} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、塩味強度曲線の曲線下面積はサンプルの NaCl 濃度に依存して増大すること、また醤油香の添加により増大することがわかったが、MSG の添加では増大しないことがわかった。

最後に、塩味の知覚時間に対しては、 $D_{0.58\%}$ 、 $D_{0.80\%}$ 、 D_{MSG} および D_{odor} の有意な主効果に加え、 $D_{0.80\%}$ と D_{MSG} の交互作用がみられた。すなわち、塩味の知覚時間はサンプルの NaCl 濃度に依存して伸長すること、また MSG あるいは醤油香の添加によっても

伸長するものの、0.80%NaCl 溶液の知覚時間に対する MSG 添加の効果 $[(a + \beta_2 + \beta_3 + \beta_6) - (a + \beta_2) = \beta_3 + \beta_6 = 0.06]$ は、0.18% $[(a + \beta_3) - a = \beta_3 = 0.25]$ および 0.58% $[(a + \beta_1 + \beta_3) - (a + \beta_1) = \beta_3 = 0.25]$ NaCl 溶液の知覚時間に対する効果よりも有意に小さいことがわかった。

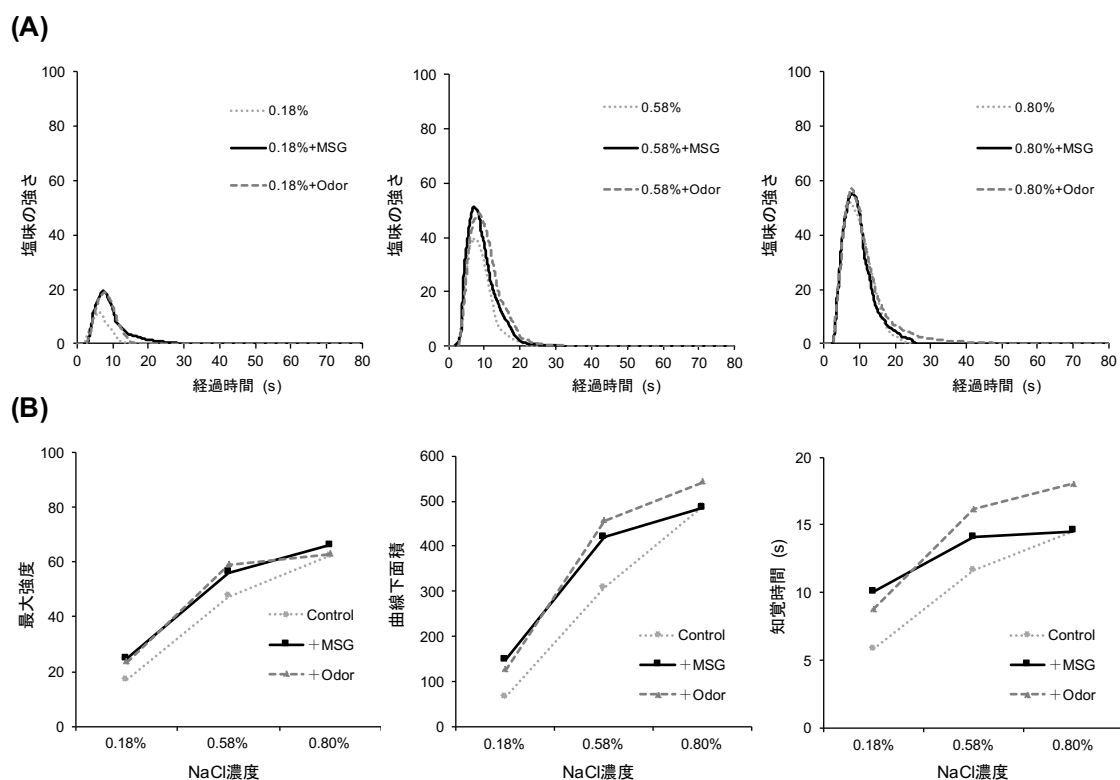


図 3-14 (A) 各サンプルに対する塩味強度評定曲線の参加者間平均化曲線。(B) 塩味強度評定曲線から抽出されたパラメータ。左から順に、最大強度、曲線下面積、および知覚時間の参加者間平均値。

表 3-9 主観評定データおよび NIRS データに対する重回帰分析の結果.

	最大強度				曲線下面積				知覚時間				信号平均値 (R)				信号平均値 (L)				
	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	coef	SE	t	p	
主効果																					
Intercept (a)	0.00	0.04	0.00		0.00	0.05	0.00		0.00	0.06	0.00		0.00	0.09	0.00		0.00	0.09	0.00		
0.58% (β_1)	0.75	0.05	15.25***		0.70	0.05	12.96***		0.62	0.07	8.98***		0.27	0.11	2.53*		0.23	0.11	2.09*		
0.80% (β_2)	0.99	0.05	20.01***		0.96	0.05	17.62***		0.80	0.07	11.62***		0.34	0.11	3.15**		0.29	0.11	2.60*		
MSG (β_3)	0.13	0.05	2.57*		0.10	0.05	1.91		0.25	0.07	3.63***		-0.02	0.11	-0.14		-0.19	0.11	-1.72		
Odor (β_4)	0.14	0.05	2.78**		0.18	0.05	3.32**		0.36	0.07	5.19***		-0.01	0.11	-0.08		-0.02	0.11	-0.21		
交互作用																					
0.58% × MSG (β_5)	0.00	0.06	0.01		0.01	0.06	0.19		-0.08	0.08	-1.03		0.09	0.13	0.74		0.01	0.13	0.05		
0.80% × MSG (β_6)	-0.05	0.06	-0.88		-0.10	0.06	-1.66		-0.19	0.08	-2.37*		-0.08	0.13	-0.62		-0.01	0.13	-0.07		
0.58% × Odor (β_7)	0.06	0.06	0.99		0.10	0.06	1.56		0.03	0.08	0.43		0.08	0.13	0.66		-0.04	0.13	-0.34		
0.80% × Odor (β_8)	-0.06	0.06	-0.99		-0.04	0.06	-0.66		-0.08	0.08	-0.95		-0.12	0.13	-0.96		0.01	0.13	0.10		

Notes: * $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

3. 4. 2. 2. NIRS データ

得られた NIRS データを図 3-15 に、それらに対する重回帰分析の結果を表 3-9 に示した。左右のチャンネルにおいて、 $D_{0.58\%}$ および $D_{0.80\%}$ の有意な主効果がみられたものの、 D_{MSG} あるいは D_{odor} の主効果および交互作用はみられなかった。すなわち、左右チャンネルにおける耳下腺活動はサンプルの NaCl 濃度に依存して高まるものの、MSGあるいは醤油香の添加によって増強されないことがわかった。

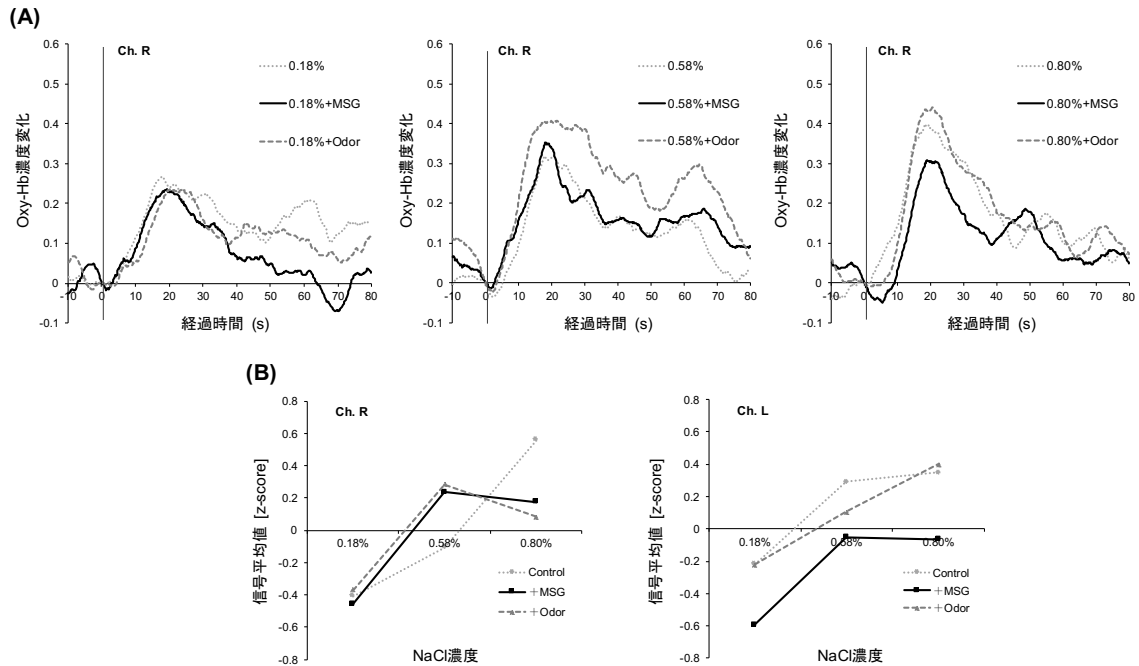


図 3-15 (A) 各サンプルに対する NIRS 信号波形の参加者間平均化波形. (B) 左右チャンネルにおける信号平均値の参加者間平均値.

3.4.3. 考察

TI 法によるサンプルの主観評定の結果、塩味知覚は MSG だけでなく醤油香の添加によっても増強されることがわかった。具体的には、感じられる塩味の最大強度は、どちらの添加によっても同程度に増強されることがわかった (MSG: $\beta = 0.13$, 醤油香: $\beta = 0.14$)。一方で、塩味知覚の時間的な特性については、両者において異なる効果がみられ、塩味強度曲線の曲線下面積は、醤油香の添加により有意に増大することがわかったが、MSG の添加では増大しないことがわかった。さらに、塩味の知覚時間はどちらの添加によっても有意に伸長するものの、醤油香の添加による効果 ($\beta = 0.36$) は MSG の添加による効果 ($\beta = 0.25$) よりも大きいことがわかった。また、MSG の添加による塩味の知覚時間の伸長効果は、醤油香の添加による効果とは異なり、0.18%およ

び 0.58%の低・中濃度の NaCl 溶液のみ限定して生じることがわかった。これらの結果から、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果は、感じられる塩味の最大強度を同程度に増強するものの、塩味知覚の時間的特性に対しては、醤油香による増強効果が特に大きいことが示された。

サンプルの摂取に伴う耳下腺活動を NIRS により計測した結果、耳下腺活動はサンプルの NaCl 濃度に依存して高まることがわかった。これは、耳下腺から分泌される唾液の量が、摂取した NaCl 溶液の濃度に依存して増えることを示した先行研究と一致している (Froehlich, Pangborn, & Whitaker, 1987; Hodson & Linden, 2006)。なお、NIRS により耳下腺活動を計測した先行研究では、酸味刺激の濃度に依存した活動はみられたものの、塩味刺激の濃度に依存した活動はみられなかった (Hoshi et al., 2014)。そのため、NaCl のような塩味刺激への耳下腺活動を示したのは本実験が初めてである。

その一方で、計測された耳下腺活動は、MSG あるいは醤油香の添加によって増強されないことがわかった。この結果から、実験 7 および実験 8 の側頭部計測でみられた、MSG あるいは醤油香による NIRS 信号の増強が、少なくとも耳下腺活動に由来するものではないことが示された。

3.5. 総合考察

本章では、味と味の相互作用および味と匂いの相互作用による塩味の増強効果について、その現象論的メカニズムおよび神経科学的メカニズムを明らかにすることを目的とした。側頭部の NIRS 計測を行いながら、感じられる塩味の強さのみを VAS 法により評価してもらった実験 7 では、MSG による塩味および脳活動の増強効果がみられたものの、醤油香による増強効果はみられなかった。同様に側頭部の NIRS 計測を行いながら、塩味の強さだけでなく複数の特性について VAS 法により評価してもらった実験 8 では、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果はともにみられなかったが、脳活動の増強効果はともにみられた。最後に、耳下腺の NIRS 計測を行いながら、感じられる塩味の強さのリアルタイムでの変化を TI 法により評価してもらった実験 9 では、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果は共にみられたものの、耳下腺活動の増強効果はともにみられなかった。

実験 7 では、MSG による塩味増強効果は、NaCl を含まないただの水に対しても生じたことから、MSG に含まれる微量の Na⁺への塩味が単に加算されることで増強が生じる可能性が示された。これに対し、サンプルの複数の特性について分析的に注意を向けさせた実験 8 では、添加による脳活動の増強効果は変わらずみられたものの、主観評価における塩味増強効果はみられなくなることがわかった。これらの結果から、MSG による塩味増強効果は、MSG に含まれる微量の Na⁺への塩味が単に加算されるのではなく、MSG から感じられるうま味を NaCl による塩味と一体化して知覚することで生じることが示唆された。

一方で、醤油香による塩味増強効果は実験 7 ではみられなかった。実験 7 では、醤油香の添加による脳活動の増強さえもみられなかったことから、単に醤油香の刺激強

度が十分でなかった可能性がある。現に、醤油香提示に用いた醤油の量を増やした実験 9 では、感じられる塩味の最大強度が醤油香の添加により増強されることがわかった。また、サンプルの複数の特性について分析的に注意を向けさせた実験 8 では、MSG 同様に添加による脳活動の増強はみられたものの、主観評定における塩味増強効果はみられなかった。これらの結果は、醤油香による塩味増強効果は MSG と同様に、醤油香から感じられる匂いを NaCl による塩味と一体化して知覚することで生じる可能性を示唆している。

しかし、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果の間には違いがみられた。TI 法を用いた実験 9 では、MSG あるいは醤油香の添加により、感じられる塩味の最大強度は同程度に増強されるものの、塩味強度曲線の面積や塩味知覚時間の増強・伸長効果は、醤油香のほうが MSG よりも大きいことがわかった。すなわち、塩味知覚の時間的特性に対する効果は、醤油香のほうが MSG よりも大きいことがわかった。これらの結果から、醤油香による塩味増強効果は、塩味を連想させる匂いを味覚による塩味と一体化して知覚することに加え、口腔内に提示された NaCl による塩味知覚の時間的特性にも影響を及ぼすことで生じると考えられる。

匂いの提示による味知覚の時間的特性への影響は、味物質の検出力の向上による可能性がある。たとえば、いくつかの先行研究により、甘味を連想させる匂いを提示することで、口腔内に提示された甘味物質の検出精度が高まることが報告されている (Djordjevic, Zatorre, & Jones-Gotman, 2004; Prescott, 2004)。その他にも、ストループ課題を化学感覚用に改変して用いた White & Prescott (2007) では、イチゴの匂いが同時提示されることでスクロースによる甘味の同定が促進され、グレープフルーツの匂いが同時提示されることでクエン酸による酸味の同定が促進されることに加えて、イチゴの

匂いが同時提示されることでクエン酸による酸味の同定が妨害されることもわかった。本実験の場合、塩味を連想させる醤油香が提示されたことで、口腔内の NaCl による塩味の検出力が高まった結果、より長い時間塩味を感じ続けることができたと考えられる。以上のように、味と味の相互作用とは異なり、味と匂いの相互作用による味の増強効果は、特性間の一体化だけでなく、味知覚の時間的特性の変容によっても生じている可能性が示唆された。

側頭部の NIRS 計測の結果、サンプルの NaCl 濃度や感じられる塩味の強さに依存して BA44 や BA45 の脳活動が高まることがわかった。BA44 および BA45 はともに、一次味覚野の構成部位である前頭弁蓋部に相当し、単純な塩味の刺激に対して活動を示すことがわかっている (Ogawa et al., 2005)。重要なことに、これらの脳領域の活動は、MSG あるいは醤油香の添加により増強されることがわかった。この結果は、NaCl 溶液と一緒にベーコンの匂いを提示された場合に前頭弁蓋部の活動が高まることを示した fMRI 研究と一致している (Seo et al., 2013)。以上のように、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果には、味覚の情報処理に関わる比較的低次の脳領域が関与しているということを示すことを、NIRS を用いた研究としては初めて示すことができた。

fMRI による計測では、参加者は装置内で横臥した状態で、チューブから口内に運ばれてくるサンプルを味わうこととなる。このような状況は日常的な飲食場面と乖離しているだけでなく、不自然な体勢での飲食に伴う認知的な負荷が、行動や脳活動を歪めてしまう可能性は否定できない。一方で、NIRS による計測では、fMRI ほどの空間分解能は期待できないものの、参加者は椅子に着席した自然な体勢で飲食を行うことができるため、食行動や風味知覚のメカニズムの研究への応用が期待されている (Okamoto et al., 2006)。このような意味で、風味知覚の研究における NIRS の有用性を

示した本章の研究には大きな意義があると言える。

味と匂いの相互作用の神経科学的メカニズムを検討した他の先行研究では、主として高次連合野である眼窩前頭皮質の関与が示されてきた。たとえば、fMRI を用いた de Araujo, Rolls, Kringelbach, McGlone, & Phillips (2003) では、イチゴの匂いとスクロース溶液を同時提示された場合の眼窩前頭皮質前部の活動は、イチゴの匂いおよびスクロース溶液を単体で提示された場合の活動の和よりも大きいことがわかった。また、同様に fMRI を用いた Small et al. (2004) でも、バニラの匂いとスクロース溶液を同時提示された場合の眼窩前頭皮質の活動は、バニラの匂いおよびスクロース溶液を単体で提示された場合の活動の和よりも大きいことがわかった。

これらの知見から、味と匂いの相互作用は、眼窩前頭皮質などの高次連合野のトップダウン的な作用により生じていると従来は考えられてきた。しかしながら、より最近では、それらの高次連合野の作用を待たずとも、一次味覚野などの低次脳領野でボトムアップ的に生じている可能性が示唆されている (e.g., Welge-Lussen, Drago, Wolfensberger, & Hummel, 2005; Maier, Wachowiak, & Katz, 2012; Small, Veldhuizen, & Green, 2013)。本章の醤油香による塩味増強効果においても、一次味覚野の構成部位である前頭弁蓋部の関与がみられたが、それが一次味覚野でのボトムアップ的な作用を反映しているのか、あるいは高次連合野によるトップダウン的な作用を反映しているのかまでは明らかではない。NIRS と fMRI はどちらも、脳の神経細胞の活動の後に生じる血流動態反応を計測しているため、それぞれの脳領野の活動の時間的な順序を正確に推測することはほとんど不可能である。そのため、今後の研究では、脳磁図 (magnetoencephalography: MEG) のように時空間的な解像度が高い脳機能イメージング法を組み合わせたり、モデル動物を対象とした電気生理学的あるいは神経解剖学的

手法を用いることで、味と匂いの相互作用の神経科学的メカニズムを詳細に検討していく必要があるだろう。

MSG あるいは醤油香による塩味増強効果は、塩味の強さのみを評定する場合には表れるが、複数の特性を同時に評定する場合には表れなくなる。このような調整効果の存在から、観察された塩味増強効果が単なる評定バイアスあるいはエラーであると考えられる (Clark & Lawless, 1994)。すなわち、実験 7 や実験 9 において参加者は、塩味の強さの評定のみを求められていたために、うま味や匂いの強さを「誤って」塩味の強さの評定に混同させてしまったと考えることもできる。このような場合、増強されているのは塩味の強さ「評定」であり、塩味の知覚自体は一切変容していないことになる。

しかしながら、このような考え方にはいくつかの点で問題がある。第一に、風味知覚の本質は特性間の一体化であるということが近年提案されている (Prescott, 2012b)。たとえば第 1 章で論じたように、嗅覚の場合、2 つ以上の匂いが混合されると、それらの要素とは全く異なる新たな質が知覚され、その要素となる匂いを知覚することは困難になる。一方で、味覚や嗅覚、触覚など、多感覚的な特性からなる風味の場合、これらの特性の集合を一つの風味として一体化して知覚しながらも (e.g., スープの風味)、注意を向けさえすれば、特性それぞれを分析的に知覚することもできる (e.g., 塩味、うま味、だしの香り、さっぱりとした舌触りなど)。すなわち、塩味増強効果に対する注意の調整効果は、注意次第では特性が一体化されも分解されもするという風味知覚の性質を示しているのであり、どちらかが正しくどちらかがエラーであるという考え方には問題があると言える。

第二に、我々の日常生活における食事場面では、「このスープの塩味は強く、うま

味はほどほどで、香りは強い」などのように、風味の特性に対し分析的に注意が向くことは少なく、「塩辛いスープの風味」などのように、風味全体に対し注意が向くのが普通である (Frank, van der Klaauw, & Schifferstein, 1993)。そのため、日常生活との関連性という点では、風味全体への注意により複数の特性が一体化される状況が自然であり、分析的な注意により特性が分解される状況はむしろ不自然であると考えられることができる。以上のことから、MSGあるいは醤油香による塩味増強効果は単なる評価バイアスあるいはエラーなどではなく、我々の食生活と密接に関わる確かな現象であり、その現象論的および神経科学的メカニズムを解明することには意義があると言える。

第4章

食物の視覚的選択における情報処理過程

4.1. 背景と目的

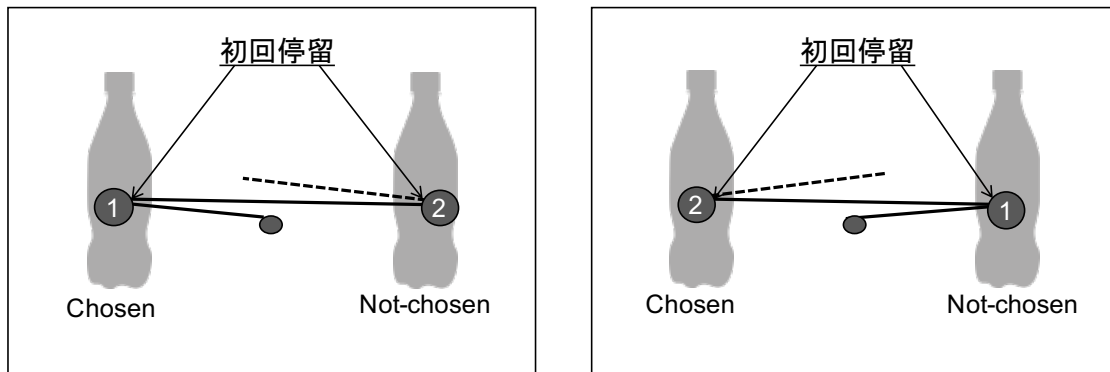
第1章から第3章までは、風味システムの主要な感覚である味覚と嗅覚のはたらきや、両者の間の学習にもとづく相互作用について論じてきた。これらは主として、食物を口にし味わう際の風味システムのはたらきである。その一方で、我々は食物を口にする前から、その食物の見た目や色、形などの視覚的手がかりをもとに、どのような風味がしそうかをあらかじめ予期し、その上で「食べる/食べない」の選択を行なうのが普通である。こと現代社会においては、自然環境から食物を自力で調達するということは稀であり、スーパーマーケットやコンビニエンスストア、飲食店などにおける選択が我々の食物選択の大部分を占めていると言える。現に、消費者の食物選択においては、食物の見た目やパッケージなど、視覚的手がかりが重要であることがわかっており (Zhang & Seo, 2015; Vu, Tu, & Duerrschmid, 2016)、食物の視覚的選択がどのようにしてなされるかを理解することには大きな意義があると言える。

近年、視覚的な選択を行なっている際の視線をアイトラッカーにより記録することで、選択の情報処理過程を明らかにしようとする動きが広まってきている (Glaholt & Reingold, 2011; Orquin & Mueller-Loose, 2013)。たとえば、参加者に顔画像のペアを提示し、どちらが好きかを選ぶ選好判断を行なってもらった研究では、最終的に選ぶこととなる刺激（選択刺激）はそうでない刺激（非選択刺激）よりも、選択がなされる前の時点で長く頻繁に見られることが報告されている (Shimojo, Simion, Shimojo, &

Scheier, 2003; Simion & Shimojo, 2006)。また、そのような視線の偏りは、刺激に対する初めての注視のまとまりである初回停留の段階ですでにみられることや、選好判断だけでなく知覚的な判断でもみられることが、自然風景画像を用いた研究により報告されている (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter, Berry, McKenzie, & Rayner, 2010)。これらの知見から、視覚的な選択において我々は、最終的に選ぶこととなる選択刺激とそうでない非選択刺激の見極めを選択の初期段階で瞬時に行ない、有力候補となる刺激の符号化を優先的に行なっていると考えられている (選択的符号化) (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b)。本研究では、食品画像を用いた選択課題においても、先行研究と同様の初回停留の偏りがみられるかどうかを検討することを第一の目的とした。

これまでの先行研究では、各刺激に対する初めての注視のまとまりを初回停留として定義するだけで、その順序は考慮していない (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter et al., 2010)。より具体的には、二肢選択課題の場合、参加者ははじめに一方の刺激を注視し (first look: FL)、その後もう一方の刺激を注視する (second look: SL)。そのため、選択刺激への初回停留が FL で生じる場合と、SL で生じる場合があるが、先行研究ではこの視線の順序を考慮していない (図 4-1)。

(A) 視線の順序を区別しない場合



(B) 視線の順序を区別する場合

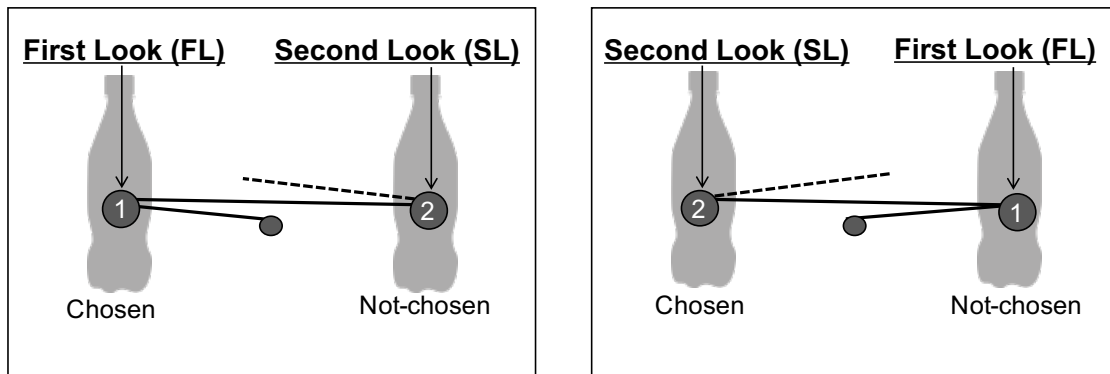


図 4-1 (A) 先行研究 (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter et al., 2010) における二枝選択課題時の初回停留の定義と (B) 本研究における定義.

二枝選択課題における FL と SL は、それぞれ異なる情報処理過程を反映している可能性があり、これらを区別してこなかった先行研究の知見だけでは不十分である。たとえば、近年の神経科学的研究により、我々の選択（意思決定）は、刺激の個別の符号化と評価を行う過程と、刺激間の比較を行う過程により構成されていることが示されている (Kable & Glimcher, 2009; Luoie & Glimcher, 2010; Levy, Lazzaro, Rutledge, & Glimcher, 2011)。二枝選択課題においては、FL の時点ではその刺激の符号化はできても、他の刺激の符号化を行う前であるために、刺激間の比較は行うことができない。

一方で、SL の時点ではその刺激の符号化だけでなく、FL で符号化した刺激の表象と
の間の比較を行うことができる。すなわち、FL と SL はどちらも同じ初回停留ではあ
るものの、FL は刺激の符号化の過程のみを、SL は刺激の符号化の過程と刺激間の比
較の過程を反映しているという違いがあると考えられる。言い換えれば、選択的符号
化に起因する選択刺激への初回停留の偏りは、刺激間の比較が初めて可能となる SL
においてのみ生じる可能性があるが、今のところ明らかでない。

この予測は、刺激を見る順序と選択の結果の間の交互作用を示した脳波計測研究の
知見とも一致する (Lindsen, Jones, Shimojo, & Bhattacharya, 2010)。この研究では、参加
者は顔画像のペアに対し選好判断を行なったが、顔画像は二つ同時に提示されるので
はなく、一つずつ順番に入れ替わる形で提示された。ここで、一つ目の刺激を見てい
る状況は本研究でいう FL に相当し、二つ目の刺激を見ている状況は SL に相当する。
二つ目の刺激を提示した直後で、選択がなされる前の脳波成分を分析したところ、ま
さにその時に見ている刺激が選択される場合には (i.e., 選択刺激が SL で注視される場
合)、作業記憶の負荷と関連する前頭部 θ 帯域の活動 (Klimesch, Schack, & Sauseng,
2005) の増強がみられた。一方で、その前に見た一つ目の刺激が選択される場合には
(i.e., 非選択刺激が SL で注視される場合)、視覚表象の再起や記憶検索と関連する後
頭部 γ 帯域の活動 (Jensen, Kaiser, & Lachaux, 2007) の増強がみられた。ところが、こ
のような選択の効果は、一つ目の刺激の提示直後の脳波にはみられなかった。これら
の結果から、FL はその刺激の符号化の過程のみを反映しているため、選択の効果があ
らわれないのに対し、SL はその刺激の符号化の過程だけでなく刺激間の比較の過程も
反映しているため、選択の効果があられるということが示唆されている。

本研究では、選択的符号化に起因する選択刺激への初回停留の偏りは、刺激間の比

較が可能となる SL においてのみ生じるという可能性を検討することを第二の目的とした。実験 10 では、視線の順序が初回停留の偏りに及ぼす影響について、食品画像を用いた選択課題による検討を行なった。その後、実験 10 で得られた結果の刺激一般性を確認するため、実験 11 では顔画像を用いた選択課題による検討を行なった。

なお、これらの結果はすでに国際誌に掲載されている (Onuma, Penwannahakul, Fuchimoto, & Sakai, 2017)。

4.2. 食品画像の視覚的選択における情報処理過程の検討（実験 10）

実験 10 では、視線の順序が初回停留の偏りに及ぼす影響について、食品画像を用いた選択課題により検討することを目的とした。具体的には、参加者に二肢選択課題として食品画像を提示し、選好判断や知覚的判断を行なっている際の視線を計測した。FL は刺激の符号化の過程のみを反映している一方で、SL は刺激の符号化と刺激間の比較という複数の過程を反映していると考えられる。そのため、本実験における第一の仮説として、SL は FL よりも長い時間を要すると予想される。また、選択的符号化による初回停留の偏りは、刺激間の比較が可能となる SL でのみ生じると考えられる。そこで第二の仮説として、FL ではなく SL の場合にのみ、選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いと予想される。

4.2.1. 方法

4.2.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 22 名（うち女性 11 名、平均年齢 22.5 歳）が個別に実験に参加した。参加者は、実験に関する説明と参加者の権利について口頭と書面にて説明を受け、自発的に実験に参加する旨を表明した。すべての参加者が正常な視力（矯正含む）を有していた。なお本実験は、東北大学川内南地区「人を対象とする医学系研究」倫理審査委員会の審査および承認を受け、規定のマニュアルに基づいた環境および手続きで実施した。

4.2.1.2. 実験装置

参加者の視線は Eye Tech TM3 アイトラッカー（30 Hz, EyeTech Digital Systems, Mesa,

AZ, USA) により記録され、記録されたデータは QG-Plus ソフトウェア (DITECT, Tokyo, Japan) により分析された。視覚刺激は 17 インチで解像度 1280 × 1024 のモニター (Iiyama ProLite E1706S) 上に提示された。視距離は約 57 cm であった。視覚刺激の提示および参加者の反応取得は E-prime 2.0 ソフトウェア (Psychology Software Tools, Sharpsburg, PA, USA) により行なった。

4.2.1.3. 視覚刺激と実験デザイン

本実験は 2 つのブロックにより構成されていた。ワインブロックでは、市販の赤ワインのボトル 6 種類の画像 (視角 $5.3 \times 18.3^\circ$) を、スナックブロックでは市販のスナック菓子のパッケージ 6 種類の画像 (視角 $8.7 \times 11.6^\circ$) を視覚刺激として用いた。それぞれのブロックにおいて、視覚刺激は二つ一組のペアとして提示された。刺激のペアは合計で 30 組であり、それぞれの画像が 10 回、異なるペアおよび異なる位置 (左右) で提示された。視覚刺激間の間隔は視角 5° であった。

参加者はこれらの刺激ペアについて、選好判断課題 (i.e., どちらがより好きですか) と明るさ判断課題 (i.e., どちらがより明るいですか) を別々のブロックで行なった。各選択課題を 30 組の刺激ペアについて行なったため、ワインブロックおよびスナックブロックのそれぞれにおいて、参加者は合計で 60 試行の選択を行なった。なお、選択課題の順序や刺激ペアの提示順序については、参加者間でカウンターバランスをとった。

4.2.1.4. 手続き

各試行の初めには、注視点が画面中央に 2000 ms 提示され、その後刺激ペアが提示

された (図 4-2)。参加者は刺激ペアをいかなる順序・回数でも自由に見ることができ、選択が決まったら速やかにキー押しをするように教示を受けていた。刺激ペアのうち、左側に提示された刺激を選ぶ場合は 1 キーを、右側に提示された刺激を選ぶ場合は 3 キーを押した。参加者がキー押しをしたら、再度注視点が提示され、次の試行へと進んだ。各選択課題において、この手続きが 30 組の刺激ペアについて繰り返された。

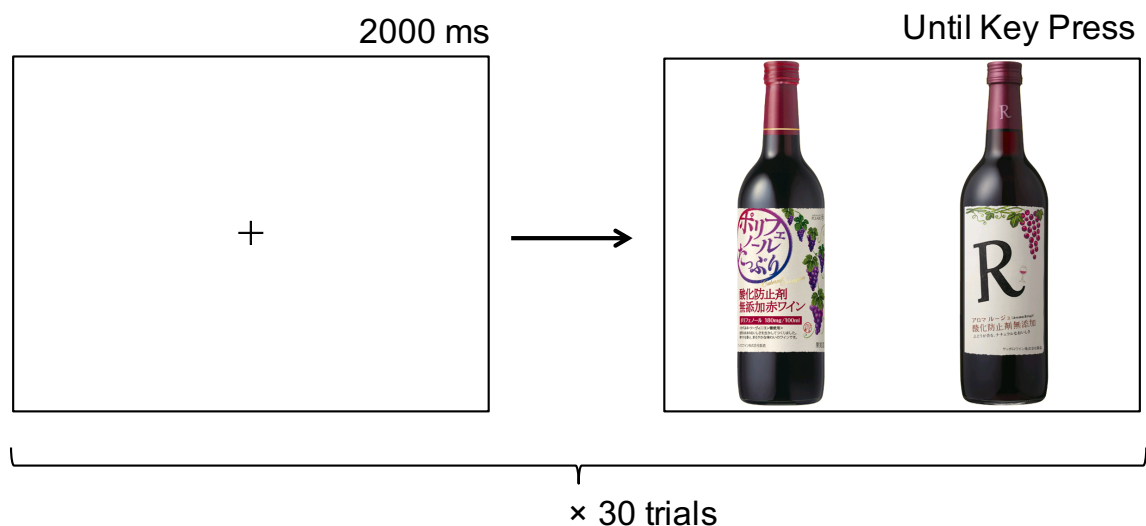


図 4-2 ワインブロックにおける一試行の例。画面中央に注視点が提示された後 (2000 ms)、視覚刺激のペアが提示された。参加者によるキー押しの後、再度注視点が提示され、次の視覚刺激のペアが提示された。各選択課題において、この手続きが 30 試行繰り返された。

4.2.1.5. データ分析

記録された視線データをもとに、各刺激に対する初めての注視のまとまりである初回停留時間 (ms) を算出した。ワインブロックおよびスナックブロックでは、それぞ

れ 2640 個のデータが得られた（参加者 22 人 × 選択課題 2 種類 × 30 試行 × 刺激左右 2 個）。先行研究（Schotter, Gerety, & Rayner, 2012）の基準に従い、有効な視線が一切記録されなかった試行や、参加者が片方の刺激しか注視しなかった試行におけるデータは除外した（ワインブロック 8.1%、スナックブロック 10.6%）。また、停留時間の分布の歪度が高かったため（歪度：ワインブロック 3.12、スナックブロック 4.03）、対数変換による歪度の補正を行なった（補正後歪度：ワインブロック -0.42、スナックブロック -0.45）。

得られた初回停留時間に対する各種要因の効果を検討するため、一般化線形混合モデル (GLMM) による解析を行なった。GLMM の長所として、本実験のようなネストデータ (e.g., 1 試行につき 2 つの初回停留時間) をうまく扱える点や、参加者ごとの反応傾向の違いなどの変量効果をモデルに組み込むことができる点がある。現に、近年のアイトラッキング研究においても、視線データの分析に GLMM が用いられている (Cornelissen, Hancock, Kiviniemi, George, & Tovée, 2009; Nuthmann & Einhäuser, 2015; Stoll, Thrun, Nuthmann, & Einhäuser, 2015)。本実験では統計ソフトウェア R を用い、*lmerTest* パッケージの *lmer* 関数により GLMM を行なった。

本実験の GLMM では、初回停留時間に対する固定効果として、Task（選択課題：選好判断 vs. 明るさ判断）、Look（その刺激に対する停留の順序：FL vs. SL）、Choice（その刺激に対する選択の結果：選択 vs. 非選択）およびそれらの交互作用をモデルに組み込んだ。これらの固定効果の水準をそれぞれバイナリ変数として表現した（Task: 選好判断(0) vs. 明るさ判断(1), Look: FL(0) vs. SL(1), Choice: 選択(0) vs. 非選択(1)）。また、刺激の繰り返し提示により生じうる効果を検討するため、Trial（各選択課題における試行番号）も固定効果として組み込んだ。なお、それぞれの固定効果

の平均値が 0 となるよう中心化を行なった。

また、本実験の GLMM では、参加者ごとの反応傾向の違いや各種要因への感受性の違いなどを考慮するために、変量切片としてだけでなく、全ての固定効果に対する変量傾きとして Participant（参加者番号）を組み込んだ。なお、このように変量効果を最大限に組み込むモデルは、仮説検証のための GLMM においては最も望ましいということが示されている (Barr, Levy, Scheepers, & Tily, 2013)。

GLMM による結果として、効果量を表す回帰係数 (b)、標準誤差 (SE)、 t 値 (t) を算出した。なお、GLMM は対数変換後のデータに対し行なったものの、結果として示すグラフにおいては、変換前の生データの参加者平均を示した。

4.2.2. 結果

4.2.2.1. ワインブロック

初回停留時間の参加者平均値を図 4-3 に示した。SL は FL よりも長いことや、SL においては選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いものの、FL においてはそのような傾向がみられないことが見て取れる。GLMM の結果(表 4-1)、Look、Choice、および Look と Choice の交互作用の固定効果が有意であった。また、Trial の固定効果も有意であり、試行が進むごとに初回停留時間が短くなることがわかった。

Look と Choice の交互作用の事後検定の結果、Look の有意な固定効果は選択刺激 ($b = 0.397$, $SE = 0.054$, $t = 7.390$, $p < .001$) および非選択刺激 ($b = 0.217$, $SE = 0.056$, $t = 3.850$, $p < .001$) の両者においてみられ、SL は FL よりも有意に長いことがわかった。一方で、Choice の有意な固定効果は SL ($b = -0.192$, $SE = 0.041$, $t = -4.740$, $p < .001$) ではみられたものの、FL ($b = -0.021$, $SE = 0.040$, $t = -0.520$, $p = .603$) ではみられず、SL にお

いてのみ、選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いことがわかった。

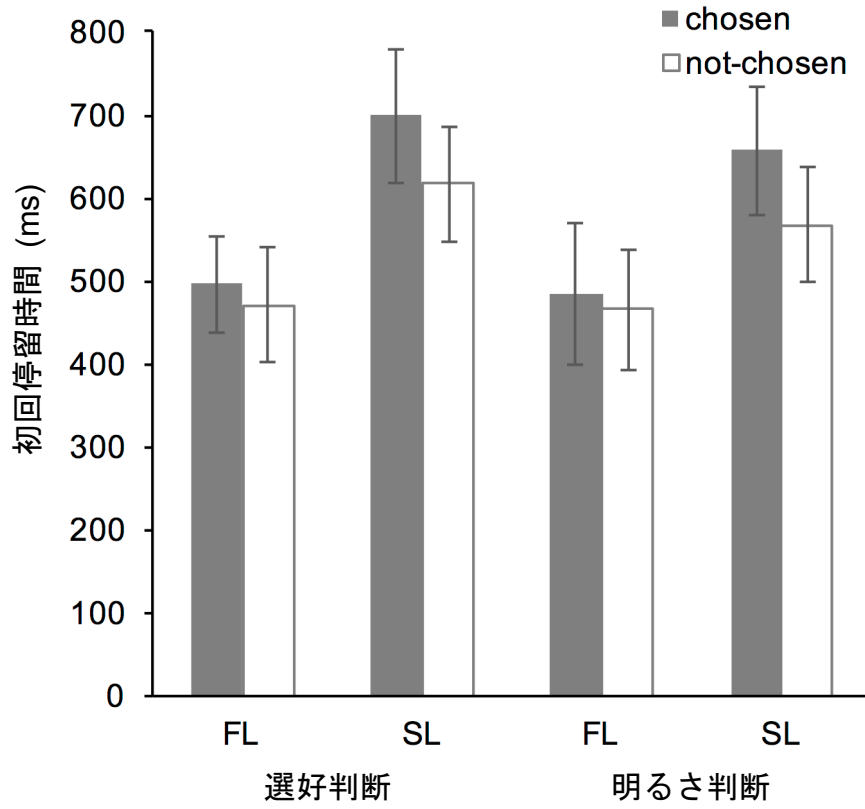


図 4-3 ワインブロックにおける初回停留時間の参加者平均値. エラーバーは標準誤差を表す.

表 4-1 ワインブロックにおける初回停留時間の GLMM.

要 因	固定効果				変量効果
	<i>b</i>	SE	<i>t</i>		By-participants
Intercept	6.023	0.091	65.900	***	0.180
Task	-0.054	0.078	-0.690		0.118
Look	0.303	0.055	5.510	***	0.052
Choice	-0.111	0.037	-2.980	**	0.016
Trial	-0.012	0.002	-4.930	***	0.000
Task×Look	-0.061	0.081	-0.750		0.085
Task×Choice	-0.031	0.150	-0.210		0.439
Look×Choice	-0.177	0.078	-2.280	*	0.072
Task×Trial	-0.001	0.004	-0.170		0.000
Look×Trial	-0.005	0.005	-1.010		0.000
Choice×Trial	0.004	0.004	1.010		0.000
Task×Look×Choice	-0.100	0.126	-0.790		0.112
Task×Look×Trial	-0.009	0.010	-0.960		0.001
Task×Choice×Trial	-0.003	0.008	-0.360		0.001
Look×Choice×Trial	-0.002	0.007	-0.210		0.000
Task×Look×Choice×Trial	-0.003	0.014	-0.240		0.001

* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

4.2.2.2. スナックブロック

初回停留時間の参加者平均値を図 4-4 に示した。ワインブロックと同様に、SL は FL よりも長いことや、SL においては選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いものの、FL においてはそのような傾向がみられないことが見て取れる。しかしながら、GLMM の結果 (表 4-2)、Task および Look の固定効果は有意であったものの、Choice の固定効果は有意でなく ($p = .114$)、Look と Choice の交互作用の固定効果は有意傾向であった ($p = .093$)。また、Trial の固定効果は有意であり、試行が進むごとに初回停留時間が短くなることがわかった。

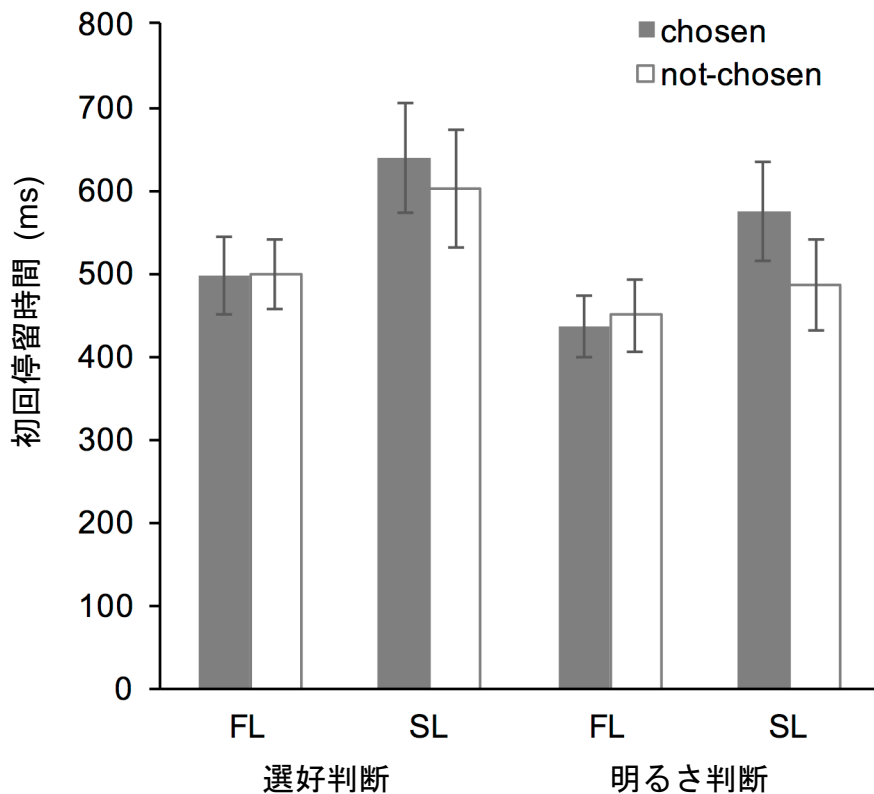


図 4-4 スナックブロックにおける初回停留時間の参加者平均値. エラーバーは標準誤差を表す.

表 4-2 スナックブロックにおける初回停留時間の GLMM.

要 因	固定効果				変量効果
	<i>b</i>	SE	<i>t</i>		By-participants
Intercept	6.000	0.105	57.380	***	0.237
Task	-0.138	0.062	-2.250	*	0.068
Look	0.165	0.056	2.950	**	0.054
Choice	-0.067	0.043	-1.580		0.025
Trial	-0.005	0.002	-2.690	**	0.000
Task×Look	-0.049	0.107	-0.460		0.192
Task×Choice	-0.021	0.080	-0.260		0.080
Look×Choice	-0.143	0.085	-1.680		0.099
Task×Trial	0.002	0.004	0.480		0.000
Look×Trial	-0.004	0.006	-0.690		0.001
Choice×Trial	-0.006	0.004	-1.660		0.000
Task×Look×Choice	-0.035	0.167	-0.210		0.369
Task×Look×Trial	0.004	0.010	0.360		0.002
Task×Choice×Trial	0.008	0.008	1.020		0.001
Look×Choice×Trial	0.008	0.007	1.140		0.000
Task×Look×Choice×Trial	0.027	0.015	1.780		0.002

* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

4.2.3. 考察

ワインブロックでは、Look と Choice の交互作用の有意な固定効果がみられた。その後の検定の結果、選択刺激か非選択刺激かにかかわらず、SL は FL よりも有意に長いことがわかった。スナックブロックでは Look の有意な固定効果がみられ、ワインブロックと同様に SL は FL よりも有意に長いことがわかった。これらの結果は、FL は刺激の符号化のみを反映している一方で、SL は刺激の符号化と刺激間の比較という複数の過程を反映しているという仮説を支持していると言える。

重要なことに、ワインブロックにおける Look と Choice の交互作用から、FL ではなく SL においてのみ、選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも有意に長いことがわかった。この結果は、選択的符号化による初回停留の偏りは、刺激間の比較が可能となる SL でのみ生じるという仮説を支持している。また、これらの結果について、選好判断課題と明るさ判断課題の間で違いはみられなかったことから、選択的符号化とそれによる初回停留の偏りは、視覚的な選択における一般的な特性であることを示唆している。

一方でスナックブロックでは、ワインブロックと同様の結果がみられたものの、Look と Choice の交互作用の固定効果は有意傾向であり、また Choice の固定効果も有意でなかった。統計学的に有意な結果がスナックブロックで得られなかったことの一つの説明として、刺激の親近性の高さや刺激に関する既存の知識が選択的符号化の必要性を低めた可能性がある。たとえば、直接的に調査はしていないものの、20代前半の若い日本人参加者にとって、視覚刺激として用いたスナック菓子はワインに比べて親近性が高く慣れ親しんだものであったかもしれない。また、先行研究により、消費者は既存の知識を活用することで、選択をより効率的に行うことがわかっている

(Bialkova & van Trijp, 2010, 2011)。そのため、刺激の親近性が高いスナックブロックにおいては、参加者にとって刺激の情報を新たに符号化する必要性は低く、選択的符号化が十分に行われなかったため、選択的符号化とそれによる初回停留の偏りが統計学的に有意な結果として確認できなかったと考えられる。

本実験では、ワインあるいはスナック菓子の画像 6 種類を繰り返し参加者に提示した。そのため、試行が進むにつれて刺激の親近性が高まるとともに、前述したように選択的符号化の必要性が低くなっていた可能性がある。現に、ワインブロックおよびスナックブロックの両者において、Trial の有意な固定効果がみられ、試行が進むにつれて初回停留時間が短くなることがわかった。しかしながら、Trial と他の要因の間の交互作用はみられなかった。このことから、参加者のサンプリング行動である視線は画像の繰り返し提示により効率的にはなっていたものの、選択的符号化の必要性は大きく変化しなかったものと考えられる。

4.3. 顔画像の視覚的選択における情報処理過程の検討（実験 11）

本実験では、実験 10 で得られた結果の刺激一般性を検討することを目的とした。そのため、二肢選択課題として参加者に人間の顔画像を提示し、選好判断や知覚的判断を行なっている際の視線を計測した。

4.3.1. 方法

4.3.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 21 名（うち女性 11 名、平均年齢 22.1 歳）が個別に実験に参加した。参加者への説明や同意取得、実験実施の条件などは実験 10 と同様であった。

4.3.1.2. 実験装置

実験装置や環境は実験 10 と同様であった。

4.3.1.3. 視覚刺激と実験デザイン

ATR データベースから選出した日本人顔画像 6 種類（視角 $3.9 \times 5.3^\circ$ ）を視覚刺激として用いた（ATR-Promotions, Osaka, Japan）。視覚刺激は二つ一組のペアとして提示された。刺激のペアは合計で 30 組であり、それぞれの画像が 10 回、異なるペアおよび異なる位置（左右）で提示された。視覚刺激間の間隔は視角 7° であった。

参加者はこれらの刺激ペアについて、選好判断課題（i.e., どちらがより好きですか）と丸さ判断課題（i.e., どちらがより丸いですか）を別々のブロックで行なった。各選択課題を 30 組の刺激ペアについて行なったため、参加者は合計で 60 試行の選択を行

なった。なお、選択課題の順序や刺激ペアの提示順序については、参加者間でカウンターバランスをとった。

4.3.1.4. 手続き

実験手続きは実験 10 と同様であった。

4.3.1.5. データ分析

実験 10 と同様に、初回停留時間を算出した。本実験では 2520 個のデータが得られた（参加者 21 人 × 選択課題 2 種類 × 30 試行 × 刺激左右 2 個）。先行研究（Schotter et al., 2012）の基準に従い、有効な視線が一切記録されなかった試行や、参加者が片方の刺激しか注視しなかった試行におけるデータは除外した（1.5%）。また、停留時間の分布の歪度が高かったため（2.04）、対数変換による歪度の補正を行なった（補正後歪度：-0.58）。その後、実験 10 と同様に GLMM による解析を行なった。

4.3.2. 結果

初回停留時間の参加者平均値を図 4-5 に示した。SL は FL よりも長いことや、SL においては選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いものの、FL においてはそのような傾向がみられないことが見て取れる。GLMM の結果（表 4-3）、Task、Look、Choice、Task と Look の交互作用、および Look と Choice の交互作用の固定効果が有意であった。Task と Look の交互作用の事後検定の結果、Look の有意な固定効果は選好判断 ($b = 0.530$, $SE = 0.055$, $t = 9.56$, $p < .001$) および丸さ判断 ($b = 0.402$, $SE = 0.046$, $t = 8.670$, $p < .001$) の両者においてみられ、選好判断課題および丸さ判断課題の両者にお

いて、SLはFLよりも有意に長いことがわかった。一方で、Taskの有意な固定効果はSLではみられたものの ($b = -0.151, SE = 0.032, t = -4.690, p < .001$)、FLではみられず ($b = -0.017, SE = 0.046, t = -0.380, p = .704$)、選好判断課題におけるSLは丸さ判断課題よりも有意に長いことがわかった。

LookとChoiceの交互作用の事後検定の結果、Lookの有意な固定効果は選択刺激 ($b = 0.520, SE = 0.050, t = 10.45, p < .001$) および非選択刺激 ($b = 0.411, SE = 0.052, t = 7.930, p < .001$) の両者においてみられ、SLはFLよりも有意に長いことがわかった。一方で、Choiceの有意な固定効果はSL ($b = -0.159, SE = 0.033, t = -4.820, p < .001$) ではみられたものの、FL ($b = -0.047, SE = 0.027, t = -1.720, p = 0.086$) ではみられず、SLにおいてのみ、選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも長いことがわかった。

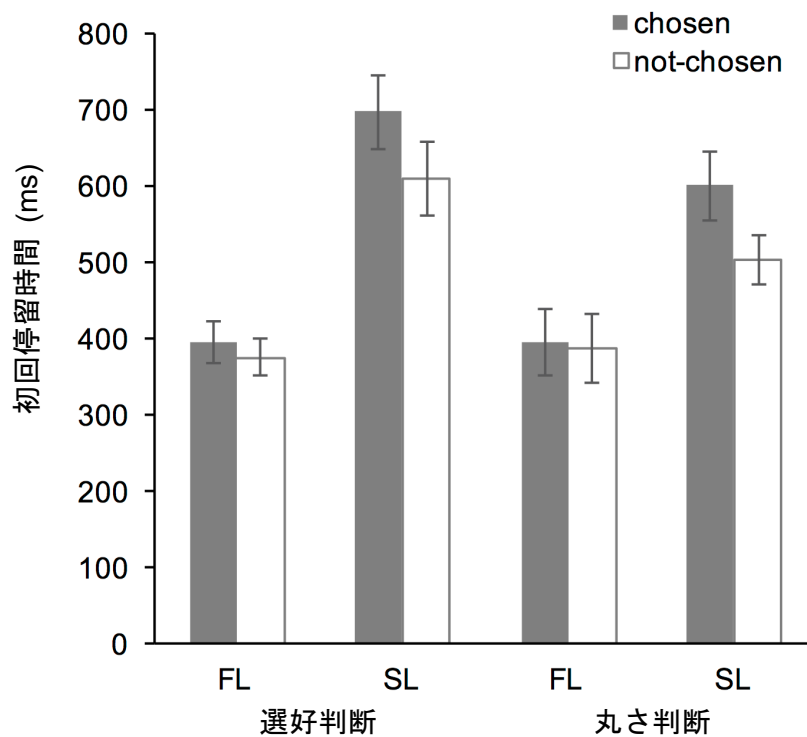


図 4-5 初回停留時間の参加者平均値。エラーバーは標準誤差を表す。

表 4-3 初回停留時間の GLMM.

要 因	固定効果				変量効果
	<i>b</i>	SE	<i>t</i>		By-participants
Intercept	6.029	0.059	101.560	***	0.072
Task	-0.084	0.029	-2.880	**	0.010
Look	0.465	0.042	11.050	***	0.030
Choice	-0.104	0.022	-4.730	***	0.003
Trial	-0.002	0.002	-0.810		0.000
Task×Look	-0.129	0.045	-2.860	**	0.013
Task×Choice	-0.029	0.048	-0.600		0.018
Look×Choice	-0.112	0.046	-2.430	*	0.014
Task×Trial	0.005	0.004	1.270		0.000
Look×Trial	-0.004	0.003	-1.240		0.000
Choice×Trial	0.004	0.003	1.370		0.000
Task×Look×Choice	-0.028	0.107	-0.260		0.117
Task×Look×Trial	-0.009	0.007	-1.290		0.001
Task×Choice×Trial	0.001	0.005	0.210		0.000
Look×Choice×Trial	-0.003	0.006	-0.570		0.000
Task×Look×Choice×Trial	-0.003	0.013	-0.190		0.002

* $p < .05$, ** $p < .01$, *** $p < .001$

4.3.3. 考察

顔画像を用いた本実験においても、実験 10 と同様に、Look と Choice の交互作用の有意な固定効果がみられた。その後の検定の結果、選択刺激か非選択刺激かにかかわらず、SL は FL よりも有意に長いことがわかった。この結果は、FL は刺激の符号化のみを反映している一方で、SL は刺激の符号化と刺激間の比較という複数の過程を反映しているという仮説を支持していると言える。

さらに重要なことに、FL ではなく SL においてのみ、選択刺激への初回停留時間は非選択刺激よりも有意に長いことがわかった。この結果は、選択的符号化による初回停留の偏りは、刺激間の比較が可能となる SL でのみ生じるという仮説を支持している。また、これらの結果について、選好判断課題と丸さ判断課題の間で違いはみられなかったことから、選択的符号化とそれによる初回停留の偏りは、視覚的な選択における一般的な特性であることを示唆している。

また本実験では、Task と Look の交互作用の有意な固定効果がみられ、選好判断課題における SL は、丸さ判断課題における SL よりも有意に長いことがわかった。このような差がみられたことの一つの説明として、SL に反映される刺激間の比較の過程が、選好判断課題と丸さ判断課題とは異なっていた可能性がある。具体的には、顔画像の物理的な特性の知覚にもとづく丸さ判断課題よりも、顔画像の主観的な好ましさにもとづく選好判断課題のほうが刺激間の比較がより困難であったために、選好判断課題における SL は、丸さ判断課題における SL よりも長かったと考えられる。いずれにせよ、この結果は、FL と SL がそれぞれ異なる認知過程を反映しているという仮説をさらに支持していると言える。

4. 4. 総合考察

視覚的な選択の情報処理過程を明らかにしようとするこれまでの先行研究により、選択の初期段階であっても、我々は選択刺激と非選択刺激の見極めを瞬時に行ない、有力候補となる刺激に対し選択的符号化を行なっていると考えられている (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter et al., 2010)。しかしながら、これまでの先行研究では、各刺激に対する初めての注視のまとまりを初回停留として定義するだけで、その順序は考慮していなかった。同じ初回停留であっても、初めに見た刺激への初回停留である FL と、その次に見た刺激への初回停留である SL とでは、異なる情報処理過程が関与している可能性があるが、視線の順序の違いによる選択的符号化や初回停留の偏りへの影響は明らかでない。そこで本研究では、視線の順序が初回停留の偏りに及ぼす影響について、食品画像 (実験 10) および顔画像 (実験 11) を用いた検討を行なった。

FL は刺激の符号化の過程のみを反映している一方で、SL は刺激の符号化と刺激間の比較という複数の過程を反映していると考えられる (Lindsen et al., 2010)。そのため、本研究の第一の仮説として、SL は FL よりも長い時間を要すると予想された。実験 10 および実験 11 の結果から、課題の対象 (i.e., 食品画像あるいは顔画像) および課題の種類 (i.e., 選好判断あるいは知覚的判断) によらず、SL は FL よりも長いことがわかった。この結果は第一の仮説を支持しており、FL に比べ SL はより多くの情報処理過程を反映していることが示唆された。

本研究の第二の仮説として、選択的符号化による選択刺激への初回停留の偏りは、刺激間の比較が可能となる SL においてのみ生じると予想された。実験 10 (ワインブロック) および実験 11 の結果から、参加者は FL ではなく SL においてのみ、選択刺激を非選択刺激よりも長く見ること、そしてこの傾向は課題の対象や種類によらず同

様にみられることがわかった。この結果は第二の仮説を支持しており、選択的符号化は刺激間の比較が可能となる SL でのみ生じること、そしてこの現象は選択の対象や課題によらない視覚的な選択の一般的特性であることが示唆された。

これらの結果から提案される、選択的符号化の新たなモデルを図 4-6 に示した。試行の開始とともに、参加者はある刺激を注視する (FL)。この時点では、参加者はその刺激の符号化を行なうのみであり、どちらの刺激を選ぶことになるかはわからない。FL における一定時間の符号化の後、参加者はもう一方の刺激を注視する (SL)。この時点では、参加者はその刺激の符号化を行なうだけでなく、その刺激と前に注視した刺激の視覚的表象との間で比較を行なうことができるようになる。そこで、現在注視している刺激が前の刺激よりも (選択課題の基準にもとづき) 良いものである場合は、参加者はその刺激をさらに注視する (SL の伸長)。一方で、現在注視している刺激よりも前の刺激のほうが良いものである場合は、参加者はその刺激の注視を切り上げ、前の刺激を注視するようになる (SL の短縮)。以上のような理由から、初回停留の偏りは、FL ではなく SL においてのみ生じると考えられる。

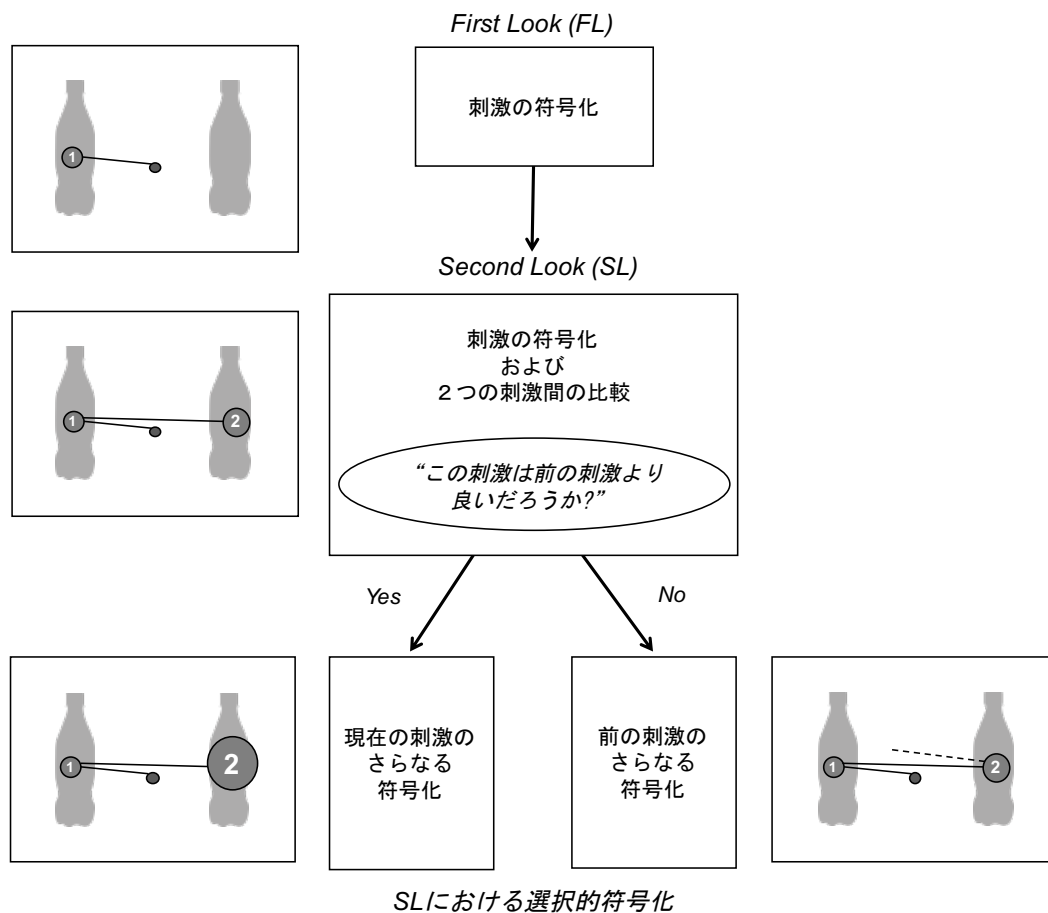


図 4-6 本研究により提案された、二枝選択課題における選択的符号化のモデル。FLの時点では、参加者は自分がどちらの刺激を選ぶことになりそうかを知ることができない。一方で、SLの時点では、二つの刺激の符号化が済んでいるため、参加者はどちらの刺激を選ぶことになりそうかを知ることができる。そのため、選択的符号化とそれによる初回停留の偏りは、SLにおいてのみ生じると考えられる。

実験 10 のスナックブロックでは、ワインブロックと同様に予測された初回停留の偏りがみられたものの、統計学的に有意な結果ではなかった。参加者にとって、視覚刺激として提示されたスナック菓子はワインに比べて親近性が高く慣れ親しんだものであったため、刺激の情報を新たに符号化する必要性は低く、選択的符号化が十分に

行われなかったと考えられる。日常生活の食物選択においては、目新しい新奇な食物あるいは慣れ親しんだ食物のどちらかだけでなく、これらが同時に提示されることが普通である。そのため、刺激の新奇性や親近性が、選択的符号化や視線の偏りにどのように影響を及ぼすかを明らかにすることには意義があるため、今後の研究での検討が必要となるだろう。

購買場面などにおいて、消費者の選択をどのようにして迅速かつ正確に予測することができるかという問いは、選択と視線の関係性に関する一つの重要な課題である。これまでの先行研究にもとづけば (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter et al., 2010)、初回停留においてより長く注視された刺激が、最終的に選ばれることとなると予測することができる。しかしながら、本研究によってこの予測は部分的にのみ正しいということがわかった。具体的には、初回停留の長さはその順序、すなわち FL であるか SL であるかによって決定される部分が大きく、また選択刺激への視線の偏りは初回停留の中でも SL においてのみ生じることがわかった。そのため、それぞれの刺激に対する初回停留の長さだけでなく、その順序の情報も組み込むことで、消費者の選択を迅速かつ正確に予測できるようになることが示唆された。この点については、今後の研究においてさらに検討していく必要があるだろう。

本研究では、参加者は二つの選択肢からなる二肢選択課題を行なったが、このような少数の選択肢からなる選択は、我々の日常生活においてはむしろ稀である。たとえば、スーパーマーケットなどでは、棚に陳列された数十から数百の商品から選択を行なうこととなる。しかしながら、三つ以上の複数の選択肢からなる選択課題においても、参加者はサブセットとして選択肢のペアを作り、その中での一対比較を行なうということがわかっている (Orquin & Mueller-Loose, 2013; Russo & Leclerc, 1994)。そのた

め、本研究の知見は、そのようなサブセット内での比較にもとづく選択に当てはめることができる。とはいえ今後の研究では、三つ以上の選択肢からなる選択課題において、参加者の中でサブセットがどのようにして作られ、選択的符号化が生じていくかを明らかにする必要があるだろう。そうすることにより、我々の日常生活におけるダイナミックで複雑な食物選択のメカニズムについて、さらに理解を深めることができると考えられる。

第5章

視覚的手がかりへの学習による風味の選好への影響

5.1. 背景と目的

第4章では、食物の視覚的選択に関する情報処理過程の検討を行なった。その結果、刺激提示後 1~2 秒の間に生じる注視のまとまり（初回停留）の段階で、その後選ばれることとなる刺激に対し視線が偏ることがわかった。つまり、我々の食物選択は、視覚的手がかりにもとづく非常に素早い判断であると言える。このような素早い判断が可能であるのは、その食物を口にせずとも、食物の視覚的手がかりをもとにその風味を迅速に予期することができるからであろう。

視覚的手がかりにもとづく風味の予期は、学習によって形成されるようになることがわかってきている。Stevenson et al. (2000a) では、参加者は赤色に着色されたスクロース溶液と緑色に着色されたクエン酸溶液を数回提示された。その後、赤色の溶液と緑色の溶液を提示され、どのような味がしそうかの予期を尋ねられたところ、赤色の溶液に対しては甘さを、緑色の溶液については酸っぱさを予期するようになることがわかった。この結果から、色と味の対提示により両者の間に連合が獲得されることで、色が特定の味を予期させるようになると考えられる。

とはいえ、味と匂いの学習によって匂いが味の質を知覚されるようになるのとは異なり、視覚的手がかりとしての色が味の質を知覚されるようになるわけではない。このことは我々の日常的な経験からも明らかなように、赤色のイチゴジュースを見て、「甘そう」という予期はするとしても、その色を見ただけで実際に甘さを感じるわけ

ではない。すなわち、味と視覚的手がかりの間の学習は、通常の古典的条件づけのように、対提示によってある刺激（e.g., 赤色）が他の刺激（e.g., 甘味）の到来を予期するようになるというタイプの学習であると言える。現に、味と匂いの学習とは異なり、味と色の間の学習は簡単に消去され（Stevenson et al., 2000a）、また反対条件づけによる影響も受けることがわかっている（Stevenson et al., 2000b）。

学習によって視覚的手がかりの知覚そのものが変化することはないが、視覚的手がかりによって風味の予期が生じると、その予期に沿うような特徴に注意が向きやすくなり、結果として風味の知覚が変容することがある。たとえば、大人と子どもの参加者を対象とした Lavin & Lawless (1998) の実験では、濃い赤色に着色されたフルーツジュースのほうが薄い赤色に着色されたものよりも甘さの知覚強度が高く評定された。また、この効果は大人の参加者のみにみられ、8～10 歳の子どもの参加者ではみられなかったことから、食経験にもとづく風味と色の間の学習が背景にあると解釈されている。

視覚的な予期による風味知覚への影響は、その風味に関する専門的な訓練を受けた人であっても生じる。Morrot, Brochet, & Dubourdieu (2001) の実験では、ボルドー大学のワイン醸造学部の学生たちにワインの匂いを嗅いでもらい、その特徴を言語記述してもらった。その結果、参加者は当然ながら白ワインには白ワイン特有の記述用語を、赤ワインには赤ワイン特有の記述用語を多く用いたが、着色料によって赤色に着色された白ワインに対しても、赤ワイン特有の記述用語を多く用いることがわかった。この結果から、ワインの色という視覚的な要素によって生じた予期が匂いの知覚に影響を及ぼすこと、そして視覚的な予期による影響は、その匂いや風味の専門家であっても生じる頑健なものであるということが示唆された。

現代社会においては、我々が食べる食物の多くは加工食品として市場に流通しており、それらの食品にはそのブランドを示す手がかりが付与されているのが普通である。そのため、我々の日常生活での風味の予期や食物選択においては、食物そのものの視覚的特徴だけでなく、視覚的手がかりとしてのブランドも大きな意味を持つ。現に、ポジティブな価値を学習されたブランドが、食物の風味の選好に影響を及ぼすことがわかっている。たとえば、McClure et al. (2004) の研究では、ブランドを明示せずにコカ・コーラとペプシ・コーラを飲み比べてもらう場合と、ブランドを視覚的に明示した状態で飲み比べてもらう場合とでは、参加者の選好判断に違いが見られることがわかった。ブランド非明示で飲み比べた場合では、コカ・コーラとペプシ・コーラの両者が等しく好まれたのに対し、ブランド明示で飲み比べた場合では、コカ・コーラの方が好まれることがわかった。また、これらの飲料をブランド明示で飲んでいる際の参加者の脳活動を fMRI で計測したところ、過去の感情体験の参照に関わりがある海馬と前頭前皮質背外側部に活動の増加がみられた。重要なことに、これらの脳の反応は、コカ・コーラの缶の画像を見ながらコカ・コーラを飲んでいるときのみにみられた。これらの結果から、コカ・コーラのブランドにより想起された記憶 (e.g., クリスマスの思い出) とポジティブな情動を、参加者はコカ・コーラのおいしさとして誤帰属をしたために、ブランド明示下ではコカ・コーラの方がペプシ・コーラよりも好まれたと考えられている。

また、ブランドによる風味の選好への影響は大人だけでなく子どもにもみられることがわかっている。3~5 歳の未就学児童を対象におこなわれた Robinson, Borzekowski, Matheson, & Kraemer (2007) の実験では、マクドナルドの包み紙に包まれたハンバーガーと、無地の包み紙に包まれたハンバーガー (中身はどちらも全く同じハンバーガー)

を食べ比べてもらい、どちらがおいしいかを尋ねた。その結果、子どもたちはマクドナルドの包み紙に包まれていた方をより好むことがわかった。また、この傾向はハンバーガー以外の食物 (e.g., 牛乳、ニンジン) に対してもみられた。これらの結果から、大人と同じように子どもにおいても、ブランドの存在によって風味への選好が変化することや、ブランドを利用することで子どもたちが嫌がる食材 (e.g., 野菜) を積極的に食べさせることができる可能性が示唆された。

このように、あらかじめ学習されたブランドによる風味の選好への影響について論じた研究は多いが (e.g., McClure et al., 2004; Robinson et al., 2007)、視覚的手がかりとしてのブランドがどのような過程で学習され、我々の風味の選好に影響を及ぼすかについてはほとんど明らかではない。そこで実験 12 では、参加者にとって新奇なブランドを視覚的手がかりとする古典的条件づけ様の手続きにより、ブランドに対するネガティブな学習が風味の選好に及ぼす影響について検討を行なった。

なお、この結果はすでに国際誌に掲載されている (Onuma, Fuchimoto, & Sakai, 2013)。

5.2. ブランドの学習による風味の選好への影響の検討（実験 12）

本実験では、参加者にとって新奇なブランドを視覚的の手がかりとして用い、ブランドに対するネガティブな学習が風味の選好に及ぼす影響について検討することを目的とした。具体的には、古典的条件づけ様の手続きを用い、ブランドロゴとおいしくない飲料を対提示することで、ブランドと不快情動の連合が形成され、その後そのブランドロゴを付する他の飲料がネガティブに評価されるようになるかどうかを検討した。

5.2.1. 方法

5.2.1.1. 参加者

仙台市在住の大学生および大学院生 81 名（うち女性 32 名、平均年齢 20.9 歳）を対象に実験をおこなった。参加者は、実験に関する説明と参加者の権利について口頭と書面にて説明を受け、自発的に実験に参加する旨を表明した。ここで、実験の本当の目的が明らかになってしまうことを避けるために、参加者には「飲料の味やおいしさの感じ方の個人差を調べる実験である」という名目で実験に参加してもらった。実験終了後、参加者は実験の真の意図について説明を受け、再度実験への協力について同意書をもって参加の意思を表明した。

参加者は、飲料サンプルのブランドロゴを一切提示されない「ブランドなし (NB) 群」($n=26$)、それぞれ別のブランドロゴを提示される「別ブランド (DB) 群」($n=29$)、同じブランドロゴを提示される「同ブランド (SB) 群」($n=26$) のいずれかにランダムに割り振られた。

5.2.1.2. 提示刺激

A&W ルートビアおよび A&W クリームソーダを、それぞれ先行飲料およびターゲット飲料として用いた。なお、VAS (0~100) を用いた予備試験において、A&W ルートビア($M = 26.8$) は A&W クリームソーダ ($M = 56.3$) よりもおいしさが有意に低いことを確認している [$t(12) = 2.89, p < .01$]。実験では、これらの飲料サンプル 60 ml が 90 ml サイズのプラスチックカップに注がれた状態で提示された。また、ブランドロゴ刺激として A&W ルートビア、A&W クリームソーダ、DAD's ルートビアの計 3 種類の缶 (335 ml 缶タイプ) を用いた。

5.2.1.3. 手続き

はじめに参加者は VAS 法による評定の練習をおこなった。その後、DB 群には DAD's ルートビアの缶が、SB 群には A&W ルートビアの缶が提示された (図 5-1)。DB 群および SB 群は、提示されたブランドロゴ刺激を見ながら、これらから飲む (とまっている) その飲料のおいしさや風味についての予期にもとづく摂取前評定を行なった。その後、先行飲料がカップに注がれた状態で提示され、参加者はそれを飲みながら、実際の経験にもとづく摂取後評定を行なった。なお、NB 群にはいずれのブランドロゴ刺激も提示されなかったため、摂取前評定は行わず摂取後評定のみを行なった。先行飲料の摂取後評定が終わった後、参加者はミネラルウォーターにより口ゆすぎをした。

続いて、DB 群および SB 群ともに A&W クリームソーダの缶が提示され、ブランドロゴ刺激を見ながら摂取前評定を行なった。その後、ターゲット飲料がカップに注がれた状態で提示され、飲料を飲みながら摂取後評定を行なった。なお、先行飲料の時と同様に、ブランドロゴ刺激を提示されなかった NB 群は、摂取前評定は行わず摂取

後評価のみを行なった。

どの群であっても、参加者が摂取・評価する飲料サンプルは同じであり、A&W ルートビア（先行飲料）および A&W クリームソーダ（ターゲット飲料）の 2 種類であった。なお、DB 群および SB 群については、これらの飲料ブランドを知っているかどうかを口頭で尋ね、全ての参加者が提示されたブランドに馴染みがないことを確認した。

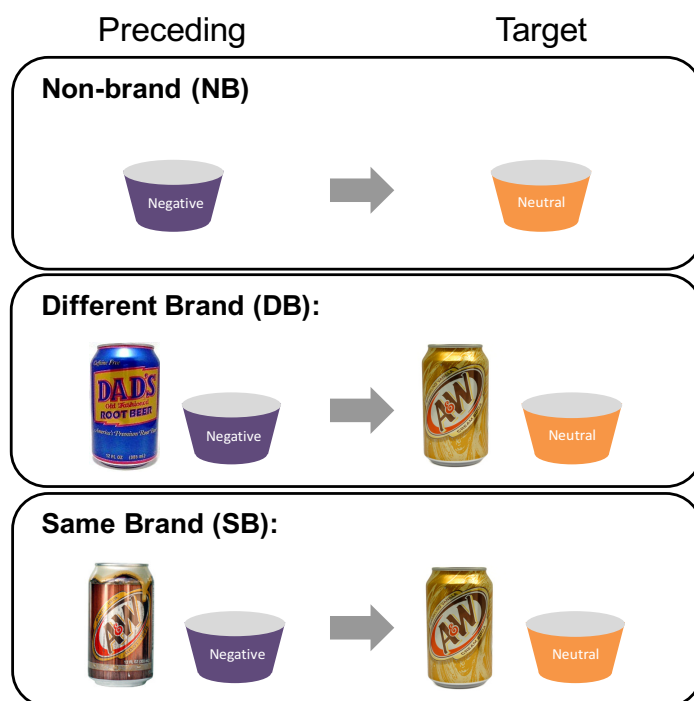


図 5-1 各群におけるブランド情報の操作. ブランドなし (NB) 群にはブランドロゴ刺激は一切提示されなかった. 別ブランド (DB) 群には DAD's ルートビアと A&W クリームソーダの缶が、同ブランド (SB) 群には A&W ルートビアと A&W クリームソーダの缶が、それぞれ先行飲料およびターゲット飲料とともに提示された.

5.2.1.4. 主観評定

100 mm の VAS を用い、飲料サンプルのおいしさ、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さ、および好ましさについて、摂取前の予期および摂取後の経験にもとづく評定を行なった。サンプルのおいしさについては左端を「全くおいしくない（全くおいしくなさそう）」、右端を「非常においしい（非常においしそう）」とする線分を、好ましさについては左端を「全く好きでない」、右端を「非常に好き」とする線分を、質の強さについては左端を「全く感じない（全くなさそう）」、右端を「非常に強い（非常に強そう）」とする線分をそれぞれ用いた。なお、サンプル摂取前の評定はブランドロゴ刺激を提示されない NB 群では行わず、またいずれの群でも、好ましさの評定についてはサンプル摂取後にのみ行なった。各線分の左端から参加者が記入した斜線までの距離 (mm) を評定値 (0~100) として用いた。

5.2.1.5. データ分析

先行飲料の摂取後のおいしさあるいは好ましさ評定値が 50 以上であった参加者は、そもそもネガティブな先行飲料による操作を受けたと言えないため、以降の分析からは除外した ($n = 11$)。また、ターゲット飲料に対する極端な嗜好や忌避が外れ値となって表れる恐れがあるため、ターゲット飲料の摂取後のおいしさあるいは好ましさ評定値が各群における「平均値 (M) \pm $2SD$ 」の範囲を超える参加者のデータも、以降の分析からは除外した ($n = 4$)。

摂取前の各評定値については、対応のない t 検定 (DB vs. SB) を、摂取後の各評定値については、群 (NB vs. DB vs. SB) を要因とする一元配置分散分析を行なうことで、各評定値の群間の差について検討した。

5.2.2. 結果

5.2.2.1. 先行飲料

先行飲料に対する DB 群および SB 群の摂取前評定のデータを図 5-2 に示した。t 検定の結果、いずれの評定値についても群間で有意な差はみられなかった ($ps > .10$)。すなわち、先行飲料を摂取する前の予期にもとづく評定は、群間でほとんど変わらないことがわかった。

続いて、先行飲料に対する NB 群、DB 群および SB 群の摂取後評定のデータを図 5-3 に示した。分散分析の結果、いずれの評定値においても群の有意な主効果はみられなかった ($ps > .10$)。すなわち、先行飲料を摂取した後の経験にもとづく評定は、群間でほとんど変わらず、おいしさと好ましさはともに低く評定されることがわかった。

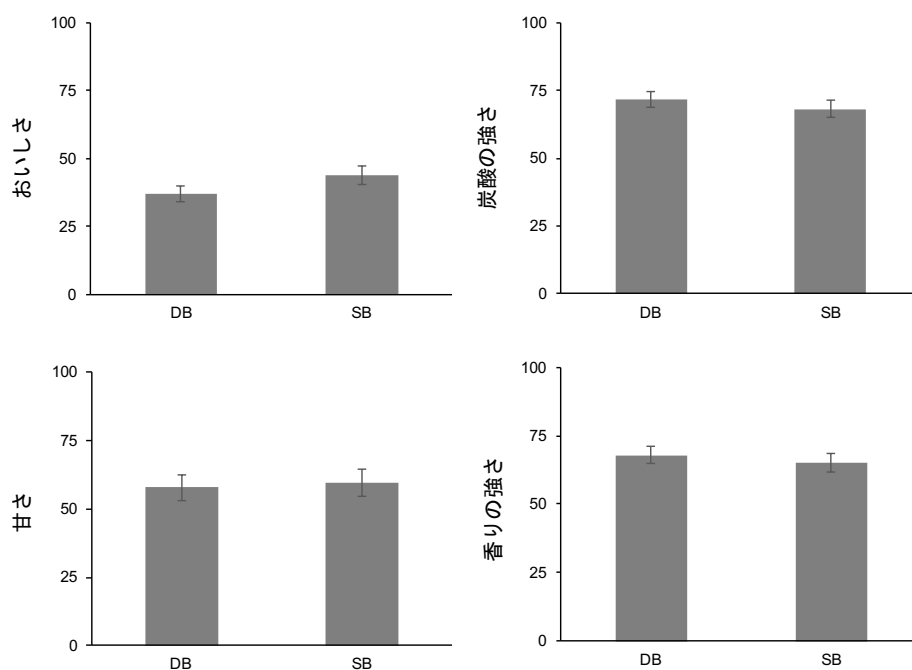


図 5-2 先行飲料に対する摂取前評定データ。左上から順に、おいしさ、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さの参加者間平均値。エラーバーは標準誤差を表す。

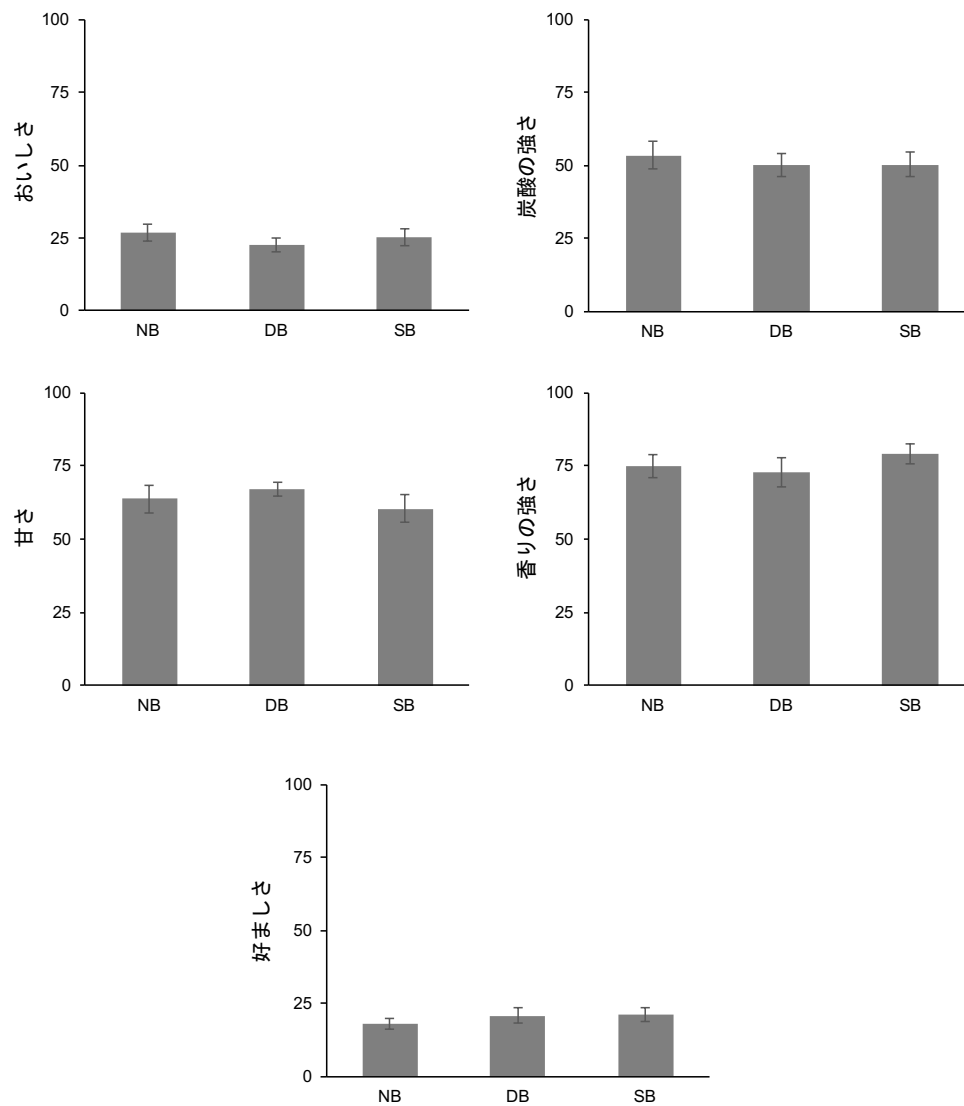


図 5-3 先行飲料に対する摂取後評価データ。左上から順に、おいしさ、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さ、好ましさの参加者間平均値。エラーバーは標準誤差を表す。

5.2.2.2. ターゲット飲料

ターゲット飲料に対する DB 群および SB 群の摂取前評価のデータを図 5-4 に示した。t 検定の結果、いずれの評価値についても群間で有意な差はみられなかった ($p > .10$)。すなわち、先行飲料を摂取する前の予期にもとづく評価は、群間でほとんど変

わからないことがわかった。

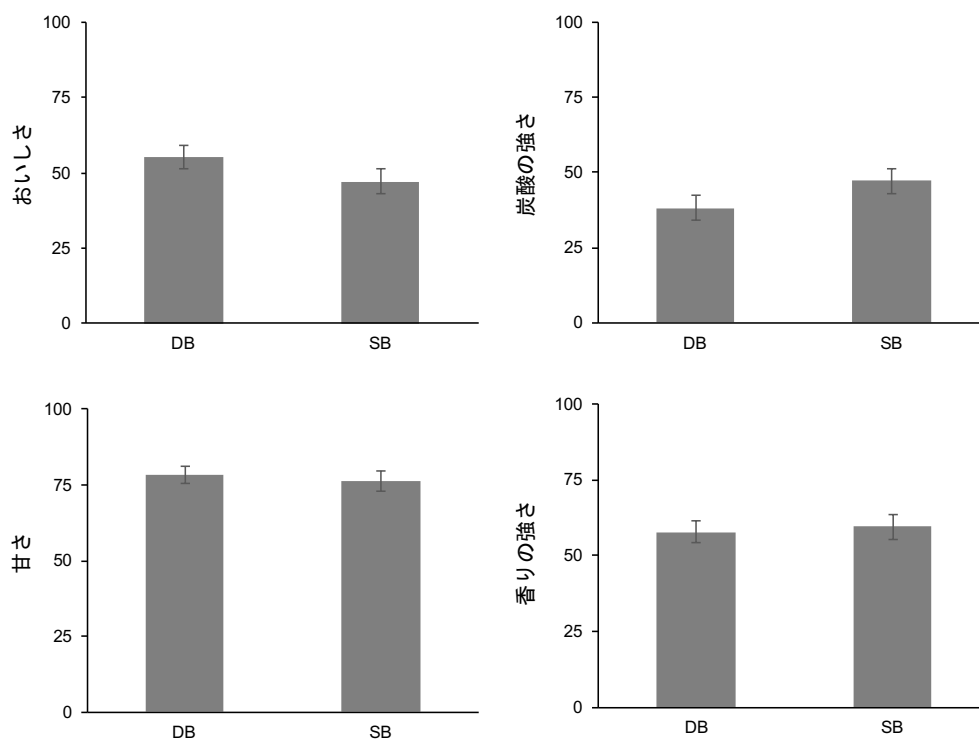


図 5-4 ターゲット飲料に対する摂取前評定データ。左上から順に、おいしさ、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さの参加者間平均値。エラーバーは標準誤差を表す。

続いて、ターゲット飲料に対する NB 群、DB 群および SB 群の摂取後評定のデータを図 5-5 に示した。分散分析の結果、おいしさ評定値において群の有意な主効果がみられ $[F(2, 63) = 3.61, p < .05]$ 、Shaffer 法による多重比較の結果、SB 群におけるおいしさ評定値 ($M = 50.8$) は、DB 群 ($M = 64.3$) よりも有意に低く ($p < .05$)、また NB 群 ($M = 60.6$) よりも低い傾向にあることがわかった ($p < .10$)。加えて、好ましさ評定値においても群の有意な主効果がみられ $[F(2, 63) = 4.29, p < .05]$ 、多重比較の結果、DB 群における好ましさ評定値 ($M = 62.4$) は、SB 群 ($M = 46.3$) よりも有意に高く ($p < .05$)、

また NB 群 ($M=51.7$) よりも高い傾向にあることがわかった ($p < .10$)。一方で、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さ評定値においては群の有意な主効果はみられなかった ($ps > .10$)。

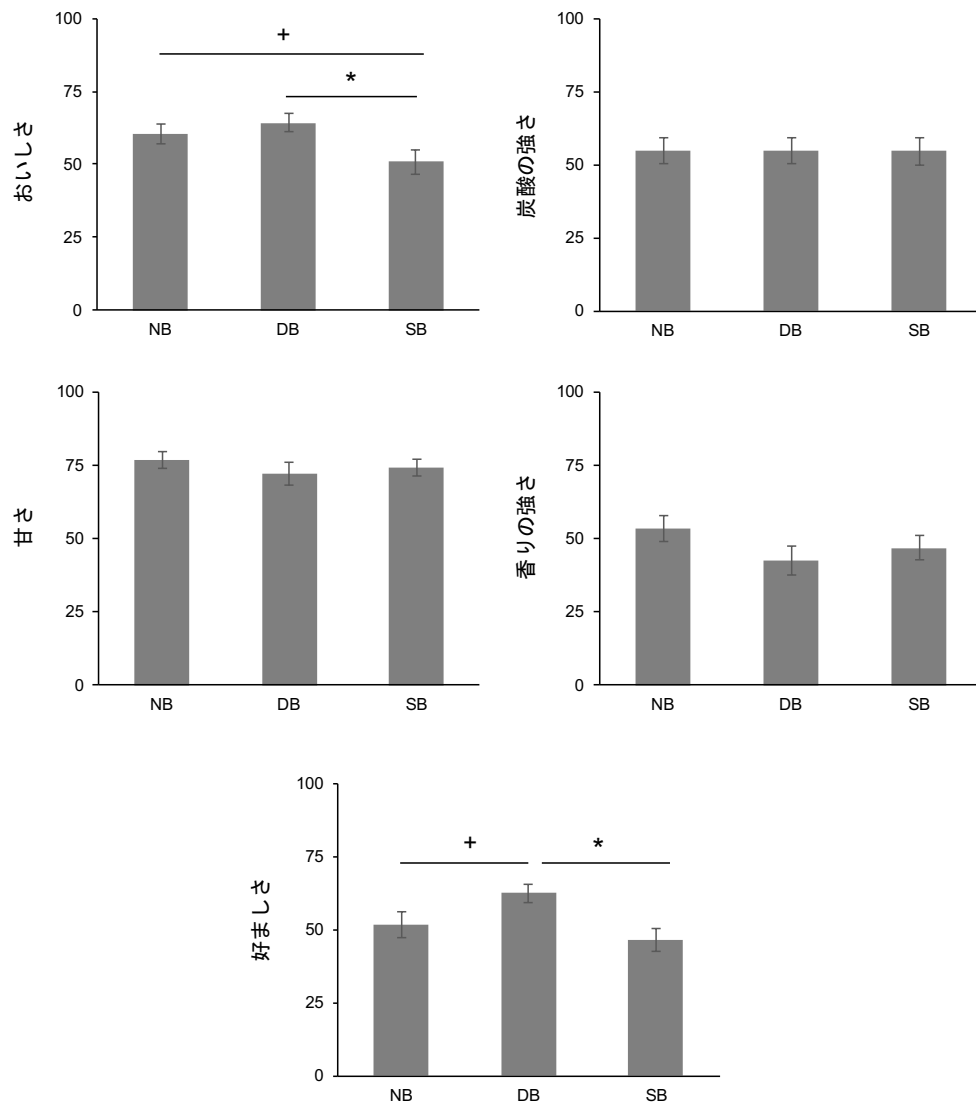


図 5-5 ターゲット飲料に対する摂取後評定データ。左上から順に、おいしさ、炭酸の強さ、甘さ、香りの強さ、好ましさの参加者間平均値。エラーバーは標準誤差を表す。

*は多重比較による群間の有意差を表す ($+p < .10$, $*p < .05$)。

5.2.3. 考察

本実験では、新奇なブランドを視覚的手がかりとして用い、ブランドに対するネガティブな学習が風味の選好に及ぼす影響について検討した。DB 群および SB 群の参加者は、あるブランドロゴ (A&W) とターゲット飲料を提示され、ターゲット飲料に関する評定を行なった。その結果、ターゲット飲料の前に、おいしくない先行飲料とそのブランドロゴ (A&W) を対提示されていた SB 群の参加者は、別のブランドロゴ (DAD's) を対提示されていた DB 群と比べて、ターゲット飲料のおいしさを有意に低く評定することがわかった。また、実験を通してブランドロゴを一切提示されなかった NB 群と比べて、ターゲット飲料のおいしさを低く評定する傾向にあることもわかった。この結果は、ブランドロゴとおいしくない先行飲料の対提示により、先行飲料により喚起された不快情動がそのブランドと連合されたこと、そしてそのブランドの提示により喚起された不快情動が、そのブランドを付するターゲット飲料のおいしさを変容させたことを示している。

あらかじめ価値を学習されたブランドによる風味の選好への影響について論じた先行研究は多いが (e.g., McClure et al., 2004; Robinson et al., 2007)、ブランドの学習がどのようになされて風味の選好に影響を及ぼすようになるかは明らかでなかった。そのため、ブランドが古典的条件づけ様のプロセスによって風味の選好に影響を及ぼすということが、本実験により初めて実証的に示された。特に本実験では、ネガティブな経験をたった一度でも条件づけられたブランドは、そのブランドロゴを付する他の飲料の風味の選好までも低めるようになるということがわかった。これは、ポジティブな経験はネガティブな経験に比べて学習されやすく、また我々の認知や行動への影響も大きいという知見から解釈することができる (Rozin & Royzman, 2001)。この点は、

おいしいポジティブな先行飲料を提示する実験により検討することができるため、今後さらなる検討が必要である。

ネガティブな先行飲料によるターゲット飲料のおいしさ評定への影響の他の説明として、気分一致効果が挙げられる (Schwarz & Clore, 1983)。気分一致効果とは、我々はそのときの気分・感情状態に一致する情報に注意を向けやすくなるため、物事の判断や認知はポジティブな気分状態ではポジティブに、ネガティブな気分状態ではネガティブになるという現象のことである。すなわち、おいしくない先行飲料によりネガティブな気分状態になった参加者は、その後のターゲット飲料もネガティブに評定したと考えることもできる。しかし、気分一致効果では、ブランドロゴ刺激の提示の有無や種類によらず、すべての群の参加者がターゲット刺激を同様に低く評定すると予想されるため、SB 群のおいしさ評定が DB 群および NB 群と比べ低かったという結果を説明することはできない。そのため、本実験でみられた結果は、古典的条件づけ様の手続きによるブランドへの学習によるものであると考えられる。

本実験では、風味の選好の指標として、おいしさ評定と好ましさ評定の二項目を設けていたが、興味深いことに、両者の間で異なる結果が得られた。おいしさ評定では、前述したように、SB 群が DB 群および NB 群と比べてターゲット飲料のおいしさを低く評定したが、好ましさ評定では、DB 群が SB 群および NB 群と比べてターゲット飲料の好ましさを高く評定したことがわかった。DB 群においてターゲット飲料の好ましさが最も高かったという結果は、ブランドロゴに対する不快情動の条件づけでは説明することができない。

この結果の一つの説明として、好ましさ評定では同化・対比効果が生じたと考えることができる (Kamenetzky, 1959; Sakai, Kataoka, & Imada, 2001)。すなわち、ネガティ

ブな先行飲料の経験により、後続するターゲット飲料の好ましさが NB 群および SB 群では同様に低くなった（負の同化効果）、あるいは DB 群において対比的に高くなった（正の対比効果）と考えることができる。Sakai et al. (2001) によれば、食物のおいしさ評定と好ましき評定は異なるものであり、おいしさ評定はその食物による快不快の感情体験を反映している一方で、好ましき評定はその食物に関する認知的判断を反映しているという。つまり、負の同化効果の場合は、おいしくない先行飲料とターゲット飲料がどちらも同じ炭酸飲料であるという NB 群の判断、およびどちらも同じブランドの飲料であるという SB 群の判断から、これらの群では先行飲料と同様にターゲット飲料の好ましさが低く評定された可能性がある。一方で、正の対比効果の場合は、二つの飲料が異なるブランドの飲料であるという DB 群の判断から、DB 群ではターゲット飲料が対比的により好ましく評定された可能性がある。本実験のデータだけでは、好ましき評定において同化・対比効果のどちらが生じていたかを明らかにすることはできない。しかしながら、食物の選好を調べるための指標として、おいしさと好ましきを用いる際には両者を明確に使い分ける必要があることが本実験により示唆された。

また、おいしさ評定や好ましき評定とは異なり、ターゲット飲料の風味の質に関する評定 (i.e., 炭酸の強さ、甘さ、香りの強さ) は、群間で差がみられないことがわかった。このことから、視覚的手がかりとしてのブランドによる風味への影響は、ブランドに条件づけられた情動による風味の選好への影響としてはみられるものの、風味の質の知覚への影響としてはみられにくいということが示唆された。とはいえ、先行研究により報告されているように、視覚的手がかりによる風味の知覚への影響も存在はするものの (Lavin & Lawless 1998; Morrot et al., 2001)、そのような影響は、ジュース

やワインの色などのように、風味と直接的に関係があると判断されやすい食物そのものの特徴によってのみ生じるのであろう。一方で近年では、食物そのものとは一切関係のない抽象的シンボルによっても食物の匂いの知覚が変容することがわかってきているため (Seo et al., 2010)、抽象的シンボルとしてのブランドが風味の知覚に及ぼす影響についても、今後明らかにしていく必要があるだろう。

今後の課題として、ブランドへの学習がその後どの程度の期間持続し、食品の風味の選好に影響を及ぼし続けるかを検討する必要がある。特に、先行研究で報告されているようなブランドによる風味の選好へのポジティブな影響と (McClure et al., 2004; Robinson et al., 2007)、本実験で示したようなネガティブな影響とで、学習のされやすさや消去のされにくさを比較する必要があるだろう。

また、我々の日常生活においては、二次条件づけのメカニズムによってブランドが風味の選好に影響を及ぼす可能性もある。つまり、あるブランド (CS1) とおいしい/おいしくない食品 A (US) が対提示され、その後そのブランド (CS1) と別の食品 B (CS2) が対提示されると、もはやブランドが明示されていなくても、その食品 B (CS2) の風味自体の選好が変容するかもしれない。本実験では、これと同様の条件づけ手続きを用いていたが、ブランド (CS1) とターゲット飲料 (CS2) の対提示時の評定を条件づけのテストとして用いている。そのため、ターゲット飲料のおいしさ評定値が SB 群において最も低かったという結果は、二次条件づけによってターゲット飲料の風味そのもののおいしさ評定が低下したというよりも、ブランドに対し条件づけられた不快情動がターゲット飲料のおいしさとして誤帰属されたと解釈すべきであろう。いずれにせよ、本実験と同様の条件づけ手続き後に、ブランドを明示しない状態でターゲット飲料を提示し、そのおいしさ評定をテストすることで (i.e., CS2 単体のテスト)、

ブランドの二次条件づけによる風味の選好への影響を明らかにすることができる。今後の研究によりこれらの点を検討していくことで、我々の日常生活における風味の選好が、ブランドなどの視覚的手がかりをもとにどのようにして形成されていくかを、より深く理解することができると考えられる。

第6章 総合論議

6.1. 風味システムの可塑的なはたらきに関する考察

我々がどのようにして食物を味わい、「食べる/食べない」の選択を行なっているのかを明らかにすることは、人間の行動の理解を目指す心理学の発展に貢献できるだけでなく、現代における食と健康の問題を解決し、我々の食生活をより豊かにしていくことにつながるという意味で、大きな意義がある。本論文では、食物の味わいである風味を認識し、適応的な食物選択を導き出すしくみである風味システムの可塑的なはたらきについて、モデル動物からヒトまでを対象とした包括的な研究により明らかにすることを目的とした。

6.1.1. 味覚から嗅覚への拡張

風味システムの主要な感覚である味覚と嗅覚の刺激を一緒に経験すると、匂いを中心とした風味への選好や知覚が可塑的に変容するということが、ヒトを対象とした研究により明らかになってきている。しかしながら、学習現象の研究においてヒトを対象とすることには一定の限界がある (Stevenson & Boakes, 2004; 坂井, 2009)。そこで第2章では、食経験を厳密に統制でき、言語やメタファーによる弊害がないラットをモデル動物として用い、ヒトと同様に味と匂いの学習が生じるかどうか、そしてその学習の連合構造はどのようなものであるかについて、行動学的な検討を行なった。

実験1の結果、甘くて好ましいサッカリンと対提示された匂いがする水は、苦くて忌避的なキニーネと対提示された匂いがする水よりも多く摂取されるようになること、

そしてそれはどのような味と匂いの組み合わせでも同様にみられることがわかった。つまり、我々にとっては「甘い」バニラの匂いと「酸っぱい」レモンの匂いであっても、それらの匂いを経験したことがないラットにとっては、どちらも等しく甘味物質および苦味物質と連合することができるということを示している。

続く実験2では、二次条件づけ (SOC) と感性予備条件づけ (SPC) からなる高次条件づけパラダイムを用いることで、ラットにおける味と匂いの学習の連合構造を行動学的に検討した。その結果、USによる情動の連合を必要とするSOCでは味と匂いの学習は成立したものの、USによる質的情報の連合を必要とするSPCでは成立しないことがわかった。また、実験3および実験4では、文脈嫌悪条件づけによりCS-CSの連合学習を促進した状態であっても、SPCによる味と匂いの学習が成立しないことがわかった。これらの結果から、脳破壊実験により情動の連合の優位性を示した先行研究と同様に (Sakai & Yamamoto, 2001)、ラットにおいて、甘味物質や苦味物質を味刺激とする味と匂いの学習では、味刺激による快不快の情動が主として匂いと連合されることが示された。

一方で、NaClを味刺激として用いる食塩欠乏パラダイム (Sakai & Imada, 2003) を採用した実験5および実験6では、統計学的に明確な結果ではなかったものの、SOCとSPCの両者が成立し、SOCでは味刺激のNaClによる不快情動が主として匂いと連合され、SPCではNaClの「塩辛い」という質的情報が主として匂いと連合されたことを示唆する結果が得られた。

これらの結果から、ラットにおける味と匂いの学習では、味刺激の種類に依存して、異なる種類の連合が形成される可能性が示唆された。具体的には、甘味物質や苦味物質のような接近・回避行動に直結する味刺激の場合には、味刺激による快不快の情動

と匂いの連合が優先的に形成される。野生環境においては多くの場合、甘味物質はエネルギー源、苦味物質は毒物であり、どちらも生存にとって直接的な影響を及ぼす味刺激である。そのため、味刺激の質的情報を匂いと結びつけ、匂いの情報を感覚システムによる詳細な分析に供するよりも、味刺激による快不快の情動を匂いと結びつけ、匂いの情報を情動システムにより素早く処理するほうが、その食物への接近・回避行動を素早く正確に選択できるようになると考えられる。一方で、ミネラルである塩味物質のように、生体の状態（e.g., ミネラルバランス）によってその価値が変わる味刺激の場合には、味刺激による情動と匂いの連合だけでなく、味刺激の質的情報と匂いの連合も並行して形成される。匂いの情報を感覚システムによる詳細な分析にも供することで、その食物への接近・回避行動を、生体の状態に応じて柔軟かつ適切に選択できるようになると考えられる。以上のように、情動あるいは質的情報の二種類の連合学習が状況に応じて使い分けられることで、より適応的な食物選択が可能になると考えられる。

第1章で論じたように、味覚には、生存にとって重要な意味を持つ食物中の栄養素あるいは毒物を検出し、「食べる/食べない」の選択を導くというきわめて重要な役割がある。しかしながら、味覚は近受容性感覚であり、食物中の化学物質を身体（i.e., 口腔）に入れなければ受容することができない。その食物が食べるべきものか否かを、自らの身体に入れなければ判断することができないというのは、摂取すべき栄養素への接近という点では非効率的であり、また毒物の回避という点ではリスクが大きいとも言える。そのため、食物を口にせずとも、その味を匂いによって先取りできるようになる味と匂いの学習には、安全かつ適切な食物選択を導くという意味で、大きな適応的意義があると言えるだろう。

なお、ラットを対象とした第2章の知見は、ヒトを対象とした先行研究と一致せず興味深い。ヒトを対象とした研究では、スクロース溶液とのたった数回の対提示によって匂いは甘さを知覚されるようになり、さらに一度獲得された学習はほとんど消去されないことが報告されている (Stevenson et al., 1995; Stevenson et al., 1998; Stevenson et al., 2000a, 2000b; Presocott et al., 2004)。すなわち、ヒトにおいては、本論文で対象としたラットとは異なり、甘味物質の質的情報と匂いの間の連合が簡単に獲得される可能性がある。このような甘味の学習に関するラットとヒトの間の違いが、学習の能力に関する種の違いを示しているのか、あるいはそれぞれの研究における学習の検出力の違いを示しているのか、本論文だけでは結論づけることはできない。とはいえ近年、ヒトは他の動物に比べ、鼻腔から伝わる匂いを認識する能力（前鼻腔性嗅覚）は劣っているが、口腔から伝わる匂いを認識する能力（後鼻腔性嗅覚）は優れていることがわかってきている (Shepherd, 2004)。すなわち、甘味の学習に関するラットとヒトの間の違いは、口腔を通じて一緒に経験した味と匂いの質的情報を結びつける学習が、ヒトで特に発達した能力である可能性を示しているのかもしれない。ラットとヒトの間の学習能力の違いを明らかにすることは、ヒトをヒトたらしめる「人間らしさ」を理解することにつながるという意義があるため、今後も研究を行なっていく必要があるだろう。

味と匂いの学習により、匂いに対し味の質を知覚するようになることの副作用として、味と匂いの相互作用が知られている。たとえば、ある味を知覚させる匂い (e.g., 「甘い」バニラの匂い) を一緒に提示することで、味物質による味 (e.g., スクロース溶液の甘味) の知覚強度が増強される (Frank & Byram, 1988; Lavin & Lawless, 1998; Stevenson et al., 1999; Lawrence et al., 2009; Nasri et al., 2011)。第3章では、ヒトを対象

とした官能評価実験により、味と匂いの相互作用による塩味増強効果の現象論的メカニズムの検討を行うとともに、非侵襲的脳機能計測による神経科学的メカニズムの検討を行なった。

実験7および実験8におけるVAS法官能評価の結果、醤油香による塩味増強効果(味と匂いの相互作用)は、うま味物質MSGによる塩味増強効果(味と味の相互作用)と同様に、参加者の注意をサンプルの複数の特性に対し分析的に向けることで消失することがわかった。この結果から、醤油香あるいはMSGによる塩味増強効果はともに、醤油香による「塩辛い」匂いあるいはMSGによるうま味を、NaClによる塩味と一体化して知覚するために生じるということが示された。このように、食物の風味の類似した特性を一体化して知覚することは、古くは参加者の評定バイアスやエラーであると考えられてきたが(Clark & Lawless, 1994)、最近ではこのような特性の一体化こそが、複合感覚的な風味の知覚の本質であると考えられている(Prescott, 2012b)。

また、TI法によって塩味の知覚強度をリアルタイムに評定してもらった実験9の結果から、MSGとは異なり醤油香は、サンプルに対し塩味を感じていられる時間を延長させる効果があることがわかった。これは、提示された匂いによって口腔内の味物質の検出力が向上したことによる可能性がある(Djordjevic et al., 2004; Prescott, 2004; White & Prescott, 2007)。いずれにせよ、味と匂いの相互作用の場合は、類似した味と匂いを一体化して知覚することだけでなく、匂いが味知覚の時間的特性を変容することによっても生じるという可能性が示された。

NaCl溶液の摂取に伴う側頭部脳活動をNIRSにより計測した実験7および実験8の結果から、一次味覚野の構成部位であり、単純な塩味の刺激に対して応答を示す前頭弁蓋部(Ogawa et al., 2005)の活動が、MSGあるいは醤油香の添加により増強されるこ

とがわかった。これにより、MSG あるいは醤油香による塩味増強効果には、味覚の情報処理に関わる比較的低次な脳領域が関与しているということを、NIRS を用いた研究としては初めて示すことができた。

従来の研究により、味と匂いの相互作用は、眼窩前頭皮質などの高次連合野のトップダウン的な作用により生じていると考えられてきた (de Araujo et al., 2003; Small et al., 2004)。しかしながら、より最近では、それらの高次連合野の作用を待たずとも、一次味覚野などの低次脳領域でボトムアップ的に生じている可能性が示唆されている (Welge-Lussen et al., 2005; Maier et al., 2012; Small et al., 2013)。本章の醤油香による塩味増強効果においても、一次味覚野の構成部位である前頭弁蓋部の関与がみられたが、それが一次味覚野でのボトムアップ的な作用を反映しているのか、あるいは高次連合野から一次味覚野へのトップダウン的な作用を反映しているのかまでは明らかではない。そのため、今後の研究では、MEG のように時空間的な解像度が高い脳機能イメージング法を組み合わせたり、モデル動物を対象とした電気生理学的あるいは神経解剖学的手法を用いることで、味と匂いの相互作用の神経科学的メカニズムを詳細に検討していく必要があるだろう。

以上のように、食物の風味を認識し、適切な食物選択へと導く風味システムのはたらきは、経験と学習によって、近受容性感覚である味覚から、近受容性感覚と遠受容性感覚の間である嗅覚にまで拡張される。第 2 章で示したように、食物を口にして味わい、味と匂いを一緒に経験することでその後、味により喚起される情動や味の知覚そのものを、匂いによって先取ることができるようになる。また、そのような学習の副作用として、第 3 章で示したように、ある味の知覚がその味の質を知覚させる匂いの提示によって増強されるようになる。このような風味システムの可塑的なはたら

きによって、味覚だけによらない適応的な食物選択が可能になるとともに、我々の日常生活における豊かな風味の世界が形作られているのであろう。

6.1.2. 味覚・嗅覚から視覚への拡張

我々は食物を口にする前であっても、その食物の見た目やパッケージなどの視覚的手がかりをもとに、「食べる/食べない」の選択を行なうことができる。第4章では、食物の視覚的選択の情報処理過程について、アイトラッカーを用いた視線計測による検討を行なった。食品画像を刺激として用いた実験10の結果、刺激を提示した直後の初回停留の時点で、我々は最終的に選択されることとなる刺激（選択刺激）とそうでない刺激（非選択刺激）の見極めを瞬時に行ない、選択刺激ばかりを注視することがわかった (Glaholt & Reingold, 2009a, 2009b; Schotter et al., 2010)。ただし、選択刺激に対する初回停留の偏りは、選択刺激を非選択刺激の後に注視した場合にのみ生じることがわかった。また、この結果は選好判断だけでなく知覚的判断でもみられ、さらに顔画像を刺激として用いた実験11でも同様にみられた。これらの結果から、食物選択を含む我々の視覚的選択においては、刺激間の比較が可能となった段階で速やかに潜在的な選択がなされ、選択刺激に対する選択的符号化とそれによる初回停留の偏りが生じ、やがて顕在的な選択行動に至るということが示された。

また、実験10では、若い日本人参加者にとって見慣れたスナック菓子のパッケージ画像を提示した場合は、見慣れないワインボトルの画像を提示した場合と異なり、選択刺激への初回停留の偏りが統計学的に有意な結果として表れなかった。この結果は、親近性が高い見慣れた刺激の場合には、そもそも刺激の情報を新たに符号化する必要がないため、選択的符号化が十分に行われなかったことを示している可能性がある

る。スーパーマーケットでの購買場面など、実際の食物選択においては、目新しい新奇な食品と慣れ親しんだ食品が同時に提示されることが普通である。我々の日常生活における視覚的な食物選択のメカニズムをより深く理解するために、今後の研究では、刺激の新奇性や親近性が、選択的符号化や視線の偏りにどのように影響を及ぼすかを明らかにしていく必要があるだろう。

第4章で示したように、食物の選好判断を目で見ただけでも素早く行うことができるのは、食物の視覚的手がかりへの学習の結果として、その食物の風味を視覚で予想できるようになるからだと考えられる。そこで第5章では、食物の視覚的手がかりへの学習と、学習による風味の選好への影響について、炭酸飲料のブランドを用いた検討を行なった。実験12の結果、ターゲットとなる飲料の評定の際に、おいしくない先行飲料と対提示されたブランドロゴを提示された参加者は、異なるブランドロゴを提示された参加者あるいはブランドロゴを一切提示されなかった参加者と比べて、ターゲット飲料のおいしさを低く評定することがわかった。この結果は、ブランドロゴとおいしくない先行飲料の対提示により、先行飲料により喚起された不快情動がそのブランドと連合されたこと、そしてそのブランドの提示により喚起された不快情動が、ターゲット飲料のおいしさを変容させたことを示している。

あらかじめ価値を学習されたブランドによる風味の選好への影響について論じた先行研究は多いが (e.g., McClure et al., 2004; Robinson et al., 2007)、ブランドの学習がどのようになされ、風味の選好に影響を及ぼすようになるかは明らかでなかった。そのため、ブランドが古典的条件づけ様のプロセスによって風味の選好に影響を及ぼすということが第5章の研究により初めて実証的に示された。

このように第5章では、食品の視覚的手がかりとしてのブランドにより、飲料の風

味の嗜好が変容することを示したが、飲料の甘さや炭酸感など、風味の知覚は変容しないことがわかった。これは、食品そのものの視覚的特徴（e.g., 色や形）とは異なり、パッケージ上のブランドロゴは風味の知覚的な特性を予期させないからであろう。

ところが他の先行研究では、食品そのものの視覚的特徴だけでなく (Lavin & Lawless, 1998; Morrot et al., 2001)、食品そのものとは関連がないパッケージデザインや抽象的シンボルまでもが、風味の知覚を変容させることが示されている。たとえば、全く同じレモンヨーグルトを試食する場合でも、そのパッケージが円形である場合よりも角形である場合のほうが、全体としての風味の強度が高く評定される (Becker, van Rompay, Schifferstein, & Galetzka, 2011)。また、チーズの匂いを提示する際に、その匂いとイメージが一致していると判断された抽象的シンボルと一緒に提示することで、その匂いの知覚強度や好ましさが上昇する (Seo et al., 2010)。このように、風味の知覚的な特性とは直接的に結びつかない視覚の手がかりによっても、食物の風味知覚は影響を受けることが示唆されており、その学習メカニズムについては現在も研究の途上である (Stevenson, 2009; Spence, 2012)。

以上のように、食物の風味を認識し、適切な食物選択へと導く風味システムのはたらかきは、経験と学習によって、味覚・嗅覚から遠受容性感覚である視覚にまで拡張される。第5章で示したように、食物を目で見て口にし、食物の味や匂い、視覚の手がかりと一緒に経験することで、その後、味や匂いにより喚起される情動を視覚で先取りすることができるようになる。また、本論文では示されなかったが、視覚の手がかりによって風味の知覚的特性に関する予期をすることもできるようになる。知覚的特性に関する予期が生じると、予期と関連した風味の特徴に対し注意が促進あるいは抑制され、結果として風味の知覚そのものを変容することもある。いずれにせよ、この

ような風味システムの可塑的なはたらきがあるゆえに、第 4 章で示したように、我々は目でみただけで「食べる/食べない」の食物選択を迅速に行うことができるのである。

6.2. 風味システムのはたらきに関する応用的視点

現代社会が抱える食と健康の問題として、食塩の過剰摂取とそれによる生活習慣病の蔓延が、我が国に限らず世界規模で問題となっている (WHO, 2012)。この問題に対し、単に食品中の食塩含有量を減らすだけでは、食品の味わいが著しく損なわれてしまい、それを食べることによる満足感が失われてしまう。本論文の冒頭でも述べたように、我々は栄養摂取のためだけに食物を食べるのではなく、心理的な満足感を求めて食物を食べるのである (坂井・大沼, 2016)。そのため、減塩によって味わいが損なわれた食事を続け、たとえ身体的な健康が維持されるようになったとしても、心理的な満足感は損なわれるばかりであり、そのような状況では QOL が高まったとは言えない。このような理由から、減塩でありながらもしっかりと味わいを持つおいしい食事の開発と普及が求められており、第 3 章で示したような、匂いによる塩味増強効果の応用が期待されている。

第 3 章では、日本人を参加者とした場合、塩味を知覚させる醤油の香りを添加することで、NaCl 溶液から感じられる塩味の強さが増強されること、特にその増強効果は低濃度の NaCl 溶液において顕著であることがわかった。また、醤油香による塩味増強効果は、うま味物質の MSG による塩味増強効果 (Yamaguchi & Takahashi, 1984) と比べ、塩味をより長い時間に渡って感じさせる効果があることもわかった。つまり、醤油香のように塩味を知覚させる匂いを適切に用いることで、食品全体に対し感じられ

る塩味の強さと長さを補うことができ、減塩でもおいしい食事の開発と普及に貢献することができると考えられる。

なお、第3章で扱ったうま味と醤油は、どちらも日本の伝統的食文化としての和食には欠かせない要素である。今後、うま味や醤油香による減塩効果を科学的に明らかにしていくことで、和食が秘める健康効果を再評価するとともに、和食文化の保護・発信に対して学術の立場から貢献できるものと考えられる。

また、我が国はいまだかつてない超高齢社会となっている。超高齢化を迎えた現代では、高齢者の心身両面の健康を維持し QOL を高めるだけでなく、急増する医療費・介護費用を削減していかなければならない。このような中、高齢者における味覚障害患者の増加が問題となっている（佐藤，2010, 2013）。口腔疾患や精神的ストレス、全身疾患の治療薬による副作用など、多くの因子が複雑に絡み合うことで味覚障害が発症すると考えられるが、いずれにせよ、高齢者における味覚感受性の低下は食欲低下や体重減少、体調不良などを引き起こし、結果として QOL を著しく低下させることにつながる（佐藤，2010）。高齢者の味覚感受性の低下が、唾液分泌量の低下などの末梢性の不調によるものであるならば、中枢性の現象である匂いによる味の増強効果の応用が期待される。つまり、末梢レベルで感じられる味の強度が弱まっていたとしても、匂いによる中枢性の味の増強効果でそれを補うことで、しっかりとした味わいを感じてもらえることができるかもしれない。このような知見を高齢者医療や介護の現場に応用することができれば、食事による満足感という面から高齢者の QOL を高めていくことができると言える。そのためにも今後は、匂いによる味の増強効果を病院食などに応用し、身体的・心理的な健康に対する効果を調べる実践的な介入研究が必要となるだろう。

第5章で明らかにしたように、食品の視覚的手がかりとしてのブランドにより、食品の風味の選好を変容させることができる。その応用的な視点として、たとえば、健康的だが受け入れられにくい食品に対し好ましい食品ブランドのロゴを付すことで、その食品をより受け入れられやすくすることができるかもしれない。また、本論文では示されなかったが、食品のパッケージデザインやロゴなどの視覚的手がかりも、風味の知覚を変容させることがわかっている (Seo et al., 2010; Becker, et al., 2011)。そのため、食品の作り手としてパッケージやロゴをデザインする際は、その目立ちやすさやデザインとしての良さだけを考慮するのではなく、その食品の風味に関する適切な予期を生じさせるよう入念にデザインする必要があるだろう。そのような試みにより、消費者に対してより豊かな風味体験を提供することができるかもしれない。

なお、何度も述べているように、風味知覚の変容現象は基本的には学習性のものであると考えられる。そのため、どのような匂いがどのような味を増強するか、あるいはどのような視覚的手がかりがどのような風味を予測させるかという組み合わせは、世代や文化によって大いに異なる可能性がある。たとえば、味と匂いの相互作用の場合、匂いと味の組み合わせが不適切であると (e.g., バニラと酸味、ニンジンと塩味など)、味の増強効果はみられないどころか、反対に抑制効果がみられる場合もある (Frank & Byram, 1988; Schifferstein & Verlegh, 1996; Stevenson et al., 1999; 坂井・石原・斉藤, 2002; Lawrence et al., 2009; Nasri et al., 2011)。そのため、これらの現象を産業や臨床の場面に応用する場合には、対象とする人々ほどどのような風味の結びつきを獲得しているのか、その食文化的背景を十分に調査したうえで、適切な組み合わせを用いる必要があるだろう。

近年では、食物の咀嚼音という聴覚的な情報が、その食物の風味の知覚に影響を及

ぼすこともわかってきている。Zampini & Spence (2004) では、参加者にポテトチップスを食べてもらい、そのサクサク感や風味の新鮮さを評定してもらった。その際に、参加者が咀嚼する音をマイクで拾い、「音の全体的な大きさ」と「高周波数の帯域」を調整した音をリアルタイムで参加者のヘッドフォンに流すという操作を行なった。その結果、音の全体的な大きさを上げて高周波数の帯域を増幅すると、サクサク感や新鮮さの評定が高まることがわかった。このことから、ポテトチップスを咀嚼する際の音を操作することで、サクサク感の知覚が変容するだけでなく、新鮮さといった風味の全体的な知覚までもが変容することが示唆された。このような知見は、食物の食感をさらに楽しむための技術の開発につながるだけでなく、我が国のような超高齢社会にとっては大きな意味がある。たとえば、食物を嚙むための筋肉が衰えてしまった高齢者は、通常の食事を食べるのが難しいため、流動食や柔らかい食を中心とした食事を余儀なくされている。食物の食感を聴覚的に補う技術を開発することができれば、そのような食事に対してしっかりとした食感を取り戻すことができ、結果として高齢者の食に関わる QOL を向上させることにつながるかもしれない。

このような科学的エビデンスをもとに、味や匂いという化学感覚的な要素だけでなく、視聴覚的な要素も十分に考慮した食品を設計・開発することで、我々の食事体験をより楽しく豊かでかつ健康的なものにできるかもしれない。そのためにも、風味知覚の複合感覚的な性質や、その背後にある学習のメカニズムを解明していくことが、今後ますます必要となるだろう。

6.3. おわりに

本論文では、動物実験からヒトを対象とした心理学実験、官能評価、脳機能・生理計測までを含む包括的な研究を行い、風味システムのはたらきが、学習によって味覚から嗅覚、視覚へと拡張されていくことを明らかにした（図 6-1）。加えて、そのような風味システムの可塑的なはたらきによって、味覚だけでは捉えきれない我々の豊かな風味の世界が形作られることや、素早く適切な食物選択が導き出されることを示した。

「食」は、食品の化学や栄養、生理などの理系的学問から、食の歴史や文化、社会、人々の営みとしての食行動など、文系的学問にまでまたがる広大なテーマであり、一つの学問領域のみによるアプローチには限界がある。そのため、心理学の理論や方法論をベースとしながら、食品科学的な官能評価法や脳機能・生理計測を組み込んだ本論文のように、文理を問わず関連領域を巻き込んだ融合領域的な研究が、世界的にも今後ますます求められていくだろう。食に関する融合領域研究が発展していくことで、近い将来、我々の食が本当の意味で豊かになる日が来るものと信じている。

遠受容性感覚

近受容性感覚

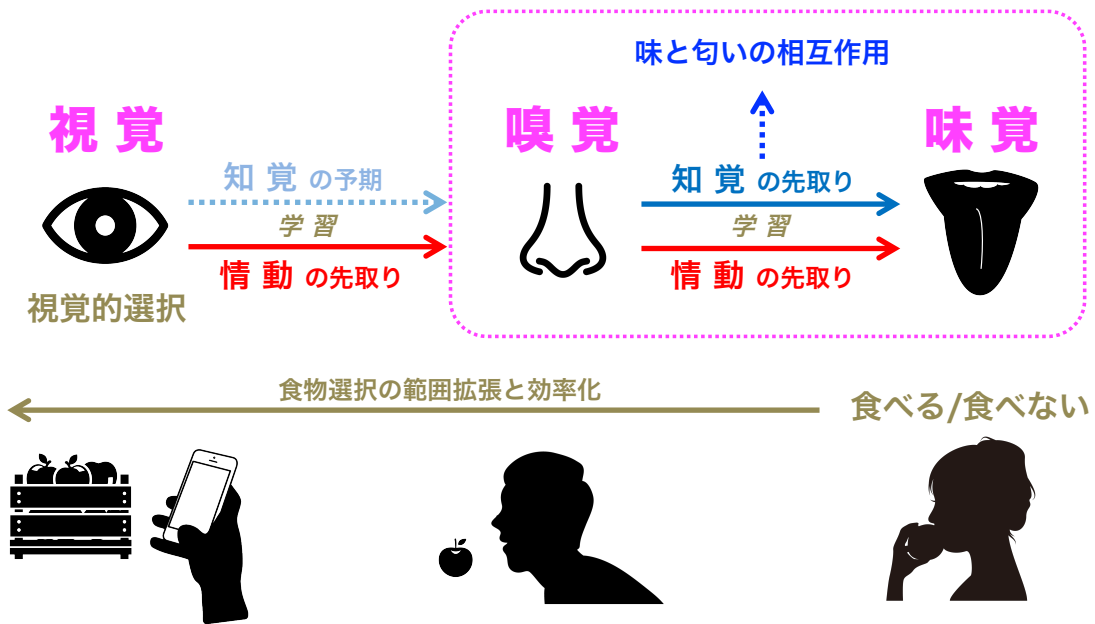


図 6-1 本論文により明らかにした風味システムの可塑性なはたらきの概念図. 食物への接近・回避を導く味覚のはたらきは、経験と学習によって嗅覚にまで拡張され、味覚による情動や知覚を嗅覚によって先取りすることができるようになる. 嗅覚によって味知覚を先取りすることの副作用として、味と匂いの相互作用が生じるようになり、匂いが特定の味の知覚を増強することとなる. さらに、これらの味覚・嗅覚のはたらきは、経験と学習によって遠受容性感覚である視覚にまで拡張され、視覚によって味覚・嗅覚の情動を先取りすることができるようになる. また、本論文では示されなかったが、視覚によって味覚・嗅覚の知覚を予期することもできる. このような情動の先取り経験や知覚の予期ができるため、食物を口にせず目で見ただけであっても、迅速な食物選択を行なうことができる.

要 旨

本論文では、食物の味わいである風味を認識し、適応的な食物選択を導き出すしくみである風味システムの可塑的なはたらきについて、動物実験からヒトを対象とした心理学実験、官能評価、脳機能・生理計測までを含む包括的な研究により明らかにすることを目的とした。第1章では、風味システムの主要な感覚である味覚と嗅覚のそれぞれのしくみとはたらきについて概観した。加えて、味覚と嗅覚の刺激を一緒に経験することで、匂いを中心とした風味への選好や知覚が可塑的に変容する現象である味と匂いの学習について、ヒトを対象とした先行研究の知見を概観した。

第2章では、食経験を厳密に統制でき、言語やメタファーによる弊害がないラットをモデル動物として用い、ヒトと同様に味と匂いの学習が生じるかどうか、そしてその学習の連合構造はどのようなものであるかについて、高次条件づけパラダイムを用いた行動学的な検討を行なった。その結果、ラットにおいても味と匂いの学習が生じること、そして味刺激の種類に依存して、異なる種類の連合が形成されることが示唆された。具体的には、甘味物質や苦味物質のような、接近・回避行動に直結する味刺激の場合には、味刺激による快不快の情動と匂いの連合が優先的に形成される一方で、塩味物質のように、生体の状態によってその価値が変わる味刺激の場合には、味刺激による情動と匂いの連合だけでなく、味刺激の質的情報と匂いの連合も並行して形成される可能性が示唆された。

味と匂いの学習による質的連合の副作用として、味と匂いの相互作用が生じるようになる。第3章では、ヒトを対象とした官能評価実験により、味と匂いの相互作用による塩味増強効果の現象論的メカニズムの検討を行うとともに、近赤外分光法 (NIRS) を用いた非侵襲的脳機能計測による神経科学的メカニズムの検討を行なった。その結

果、塩味を知覚させる醤油香を NaCl 溶液に添加することで、塩味の知覚強度や知覚時間が増強・伸長されることがわかった。醤油香による塩味増強効果は、参加者の注意をサンプルの複数の特性に対し分析的に向けることで消失したことから、醤油香の「塩辛い」匂いと NaCl の塩味を一体化しながら知覚することで生じる中枢性の現象であることが示唆された。また、参加者の側頭部 NIRS 計測の結果、醤油香による塩味増強効果には、一次味覚野を構成する前頭弁蓋部が関与していることが示された。

我々は食物を口にする前であっても、その食物の見た目やパッケージなどの視覚的手がかりをもとに、「食べる/食べない」の選択を行なうことができる。第 4 章では、食物の視覚的選択の情報処理過程について、アイトラッカーを用いた視線計測による検討を行なった。食品画像を刺激として用いた二肢選択課題の結果、刺激を提示した直後の初回停留の時点で、参加者は最終的に選択することとなる刺激（選択刺激）とそうでない刺激（非選択刺激）の見極めを瞬時に行ない、選択刺激ばかりを注視することがわかった。また、選択刺激に対する初回停留の偏りは、選択刺激を非選択刺激の後に注視した場合にのみ生じることがわかった。これらの結果から、食物選択を含む我々の視覚的選択においては、刺激間の比較が可能となった段階で速やかに潜在的な選択がなされ、選択刺激に対する選択的符号化とそれによる初回停留の偏りが生じ、やがて顕在的な選択行動に至るということが示された。

食物の選好判断を目で見ただけでも素早く行うことができるのは、食物の視覚的手がかりへの学習の結果として、その食物の風味を視覚で予期できるようになるからだと考えられる。第 5 章では、食物の視覚的手がかりへの学習と、学習による風味の選好への影響について、炭酸飲料のブランドを用いた検討を行なった。その結果、ターゲットとなる飲料の評定の際に、おいしくない先行飲料と対提示されたブランドロゴ

を提示された参加者は、ターゲット飲料のおいしさを低く評定することがわかった。この結果は、ブランドロゴとおいしくない先行飲料の対提示により、先行飲料により喚起された不快情動がそのブランドと連合されたこと、そしてそのブランドの提示により喚起された不快情動が、ターゲット飲料のおいしさを変容させたことを示している。

第6章では、本論文の研究成果をもとに、風味システムの可塑的なはたらきについて考察を行なった。食物への接近・回避行動を決定づける味覚のはたらきは、味と匂いの学習によって嗅覚にまで拡張され、さらにそのような味覚・嗅覚のはたらきは、視覚的手がかりへの学習によって視覚にまで拡張される。このような風味システムの可塑的なはたらきにより、味覚だけでは捉えきれない我々の豊かな風味の世界が形作られているとともに、素早く適切な食物選択が導き出されているのだろう。

引用文献

- Baeyens, F., Combez, G., Hendrickx, H., & Eelen, P. (1995). Parameters of human evaluative flavor-flavor conditioning. *Learning and Motivation, 26*, 141–160.
- Baeyens, F., Eelen, P., Van den Bergh, O., & Crombez, G. (1990). Flavor-flavor and color-flavor conditioning in humans. *Learning and Motivation, 21*, 434–455.
- Barr, D. J., Levy, R., Scheepers, C., & Tily, H. J. (2013). Random effects structure for confirmatory hypothesis testing: Keep it maximal. *Journal of Memory and Language, 68*, 255–278.
- Bartoshuk, L. M. (1975). Taste mixtures: Is mixture suppression related to compression? *Physiology & Behavior, 14*, 643–649.
- Becker, L., van Rompay, T. J. L., Schifferstein, H. N. J., & Galetzka, M. (2011). Tough package, strong taste: The influence of packaging design on taste impressions and product evaluations. *Food Quality and Preference, 22*, 17–23.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society, 57*(1), 289–300.
- Bond, N., & Harland, W. (1975). Higher order conditioning of a taste aversion. *Animal Learning & Behavior, 3*, 295–296.
- Brogden, W. J. (1939). Sensory pre-conditioning. *Journal of Experimental Psychology, 25*, 323–332.
- Capaldi, E. D., & Privitera, G. J. (2007). Flavor–nutrient learning independent of flavor–taste learning with college students. *Appetite, 49*, 712–715.

- Clark, C. C., & Lawless, H. T. (1994). Limiting response alternative in time-intensity scaling: An examination of the halo-dumping effect. *Chemical Senses*, *19*(6), 583–594.
- Coldwell, S. E., & Tordoff, M. G. (1993). Learned preference for the flavor of salted food. *Physiology & Behavior*, *54*, 999–1004.
- Cornelissen, P. L., Hancock, P. J. B., Kiviniemi, V., George, H. R., & Tovée, M. J. (2009). Patterns of eye movements when male and female observers judge female attractiveness, body fat and waist-to-hip ratio. *Evolution and Human Behavior*, *30*, 417–428.
- Coureaud, G., Thomas-Danguin, T., Le Berre, E., & Schaal, B. (2008). Perception of odor blending mixtures in the newborn rabbit. *Physiology & Behavior*, *95*, 194–199.
- Coureaud, G., Hamdani, Y., Schaal, B., & Thomas-Danguin, T. (2009). Elemental and configural processing of odor mixtures in the newborn rabbit. *The Journal of Experimental Biology*, *212*, 2525–2531.
- de Araujo, I. E., Rolls, E. T., Kringelbach, M. L., McGlone, F., & Phillips, N. (2003). Taste-olfactory convergence, and the representation of the pleasantness of flavor, in the human brain. *European Journal of Neuroscience*, *18*, 2059–2068.
- De Houwer, J., Thomas, S., & Baeyens, F. (2001). Associative learning of likes and dislikes: A review of 25 years of research on human evaluative conditioning. *Psychological Bulletin*, *127*(6), 853–869.
- Delcomyn, F. (1998). *Foundation of Neurobiology*. New York: W. H. Freeman & Company.
- (デルコミン, F. 小倉明彦・富永恵子 (訳) (1999). ニューロンの生物学 南江堂)
- Dijksterhuis, G. B., & Piggott, J. R. (2001). Dynamic methods of sensory analysis. *Trends in*

Food Science & Technology, 11, 284–290.

Djordjevic, J., Zatorre, R. J., & Jones-Gotman, M. (2004). Effects of perceived and imagined odors on taste detection. *Chemical Senses*, 29, 199–208.

Fanselow, M. S., & Birk, J. (1982). Flavor-flavor associations induce hedonic shifts in taste preference. *Animal Learning and Behavior*, 10, 223–228.

Frank, R. A., & Byram, J. (1988). Taste-smell interactions are tastant and odorant dependent. *Chemical Senses*, 13, 445–455.

Frank, R. A., van der Klaauw, N. J., & Schifferstein, H. N. J. (1993). Both perceptual and conceptual factors influence taste-odor and taste-taste interactions. *Perception & Psychophysics*, 54, 343–354.

Froehlich, D. A., Pangborn, R. M., & Whitaker, J. R. (1987). The effect of oral stimulation on human parotid salivary flow rate and alpha-amylase secretion. *Physiology & Behavior*, 41, 209–217.

古川秀子 (1994). おいしさを測る——食品官能検査の実際—— 幸書房

Gewirtz, J. C., & Davis, M. (2000). Using Pavlovian higher-order conditioning paradigms to investigate the neural substrates of emotional learning and memory. *Learning & Memory*, 7, 257–266.

Glaholt, M. G., & Reingold, E. M. (2009a). Stimulus exposure and gaze bias: A further test of the gaze cascade model. *Attention, Perception and Psychophysics*, 71, 445–450.

Glaholt, M. G., & Reingold, E. M. (2009b). The time course of gaze bias in visual decision tasks. *Visual Cognition*, 17, 1228–1243.

Glaholt, M. G., & Reingold, E. M. (2011). Eye movement monitoring as a process tracing

- methodology in decision making research. *Journal of Neuroscience, Psychology, and Economics*, 4, 125–146.
- Guthrie, K. M., Anderson, A. J., Leon, M., & Gall, C. (1993). Odor-induced increases in c-fos mRNA expression reveal an anatomical “unit” for odor processing in olfactory bulb. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 90, 3329–3333.
- Henning, H. (1916). Quallitanreihe des Geschmacks. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, 74, 203–219.
- Hodson, N. A., & Linden, R. W. A. (2006). The effect of monosodium glutamate on parotid salivary flow in comparison to the response to representatives of the other four basic tastes. *Physiology & Behavior*, 89, 711–717.
- Holland, P. C. (1975). Conditioned stimulus as a determinant of the form of the Pavlovian conditioned response. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, 3, 77–104.
- Holland, P. C., & Rescorla, R. A. (1975). The effect of two ways of devaluing the unconditioned stimulus after first- and second-order appetitive conditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, 1, 355–363.
- Holmes, N. M., Parkes, S. L., Killcross, A. S., & Westbrook, R. F. (2013). The basolateral amygdala is critical for learning about neutral stimuli in the presence of danger and the perirhinal cortex is critical in the absence of danger. *Journal of Neuroscience*, 33, 13112–13125.
- Holmes, N. M., & Westbrook, R. F. (2017). A dangerous context changes the way that rats

- learn about and discriminate between innocuous events in sensory preconditioning. *Learning & Memory*, 24, 440–448.
- Hoshi, A., Aoki, S., Kouno, E., Ogasawara, M., Onaka, T., Miura, Y., & Mamiya, K. (2014). A novel objective sour taste evaluation method based on near-infrared spectroscopy. *Chemical Senses*, 39, 313–322.
- Jensen, O., Kaiser, J., & Lachaux, J. P. (2007). Human gamma-frequency oscillations associated with attention and memory. *Trends in Neuroscience*, 30, 317–324.
- Kable, J. W., & Glimcher, P. W. (2009). The neurobiology of decision: Consensus and controversy. *Neuron*, 63, 733–745.
- Kamenetzky, J. (1959). Contrast and convergence effects in ratings of foods. *Journal of Applied Psychology*, 43, 47–52.
- Klimesch, W., Schack, B., & Sauseng, P. (2005). The functional significance of theta and upper alpha oscillations. *Experimental Psychology*, 52, 99–108.
- Konorski, J. (1967). *Integrative activity of the brain: An interdisciplinary approach*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kroeze, J. H. A., & Bartoshuk, L. M. (1985). Bitterness suppression as revealed by split-tongue taste stimulation in humans. *Physiology & Behavior*, 35, 779–783.
- 日下部裕子・斉藤幸子・河合崇行 (2011). 味の生理と知覚 (味、味覚) 日下部裕子・和田有史 (編) 味わいの認知科学——舌の先から脳の向こうまで—— (pp. 23–48) 勁草書房
- Kwok, D. W., & Boakes, R. A. (2015). Taste aversion learning despite long delays: How best explained? *International Journal of Comparative Psychology*, 28(1), 1–15.

- Laing, D. G., & Francis, G. W. (1989). The capacity of humans to identify odors in mixtures. *Physiology & Behavior, 46*, 809–814.
- Laing, D. G., & Glemarec, A. (1992). Selective attention and the perceptual analysis of odor mixtures. *Physiology & Behavior, 52*, 1047–1053.
- Lavin, M. J. (1976). The establishment of flavor-flavor associations using a sensory preconditioning training procedure. *Learning and Motivation, 7*, 173–183.
- Lavin, J. G., & Lawless, H. T. (1998). Effects of color and odor on judgments of sweetness among children and adults. *Food Quality & Preference, 9*, 283–289.
- Lawrence, G., Salles, C., Septier, C., Busch, J., & Thomas-Danguin, T. (2009). Odour-taste interactions: A way to enhance saltiness in low-salt content solutions. *Food Quality & Preference, 20*(3), 241–248.
- Levy, I., Lazzaro, S. C., Rutledge, R. B., & Glimcher, P. W. (2011). Choice from non-choice: Predicting consumer preferences from blood oxygenation level-dependent signal obtained during passive viewing. *Journal of Neuroscience, 31*, 118–125.
- Lindsen, J. P., Jones, R., Shimojo, S., & Bhattacharya, J. (2010). Neural components underlying subjective preferential decision making. *Neuroimage, 50*, 1626–1632.
- Linster, C., & Smith, B. H. (1999). Generalization between binary odor mixtures and their components in the rat. *Physiology & Behavior, 66*, 701–707.
- Livermore, A., & Laing, D. G. (1996). Influence of training and experience on the perception of multicomponent odor mixtures. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 22*, 267–277.
- Livermore, A., & Laing, D. G. (1998). The influence of chemical complexity on the perception

- of multicomponent odor mixtures. *Perception & Psychophysics*, *60*, 650–661.
- Luoie, K., & Glimcher, P. W. (2010). Separating value from choice: Delay discounting activity in the lateral intraparietal area. *Journal of Neuroscience*, *30*, 5498–5507.
- Mackintosh, N. J. (1975). A theory of attention: variations in the associability of stimuli with reinforcement. *Psychological Review*, *82*(4), 276–298.
- Maier, J. X., Wachowiak, M., & Katz, D. B. (2012). Chemosensory convergence on primary olfactory cortex. *The Journal of Neuroscience*, *32*, 17037–17047.
- Mazur, J. E. (1998). *Learning and Behavior*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc. (メイザー, J. E. 磯博行・坂上貴之・川合伸幸 (訳) (1999). *メイザーの学習と行動* 二瓶社)
- McClure, S. M., Li, J., Tomlin, D., Cypert, K. S., Montague, L. M., & Montague, P. R. (2004). Neural correlates of behavioral preference for culturally familiar drinks. *Neuron*, *44*, 379–387.
- Mobini, S., Chambers, L. C., & Yeomans, M. R. (2007). Effects of hunger state on flavour pleasantness conditioning at home: Flavour–nutrient learning vs. flavour–flavour learning. *Appetite*, *48*, 20–28.
- Morrot, G., Brochet, F., & Dubourdieu, D. (2001). The color of odors. *Brain & Language*, *79*, 309–320.
- Nasri, N., Beno, N., Septier, C., Salles, C., & Thomas-Danguin, T. (2011). Cross-modal interactions between taste and smell: Odour-induced saltiness enhancement depends on salt level. *Food Quality & Preference*, *22*(7), 678–682.
- Nuthmann, A., & Einhäuser, W. (2015). A new approach to modeling the influence of image features on fixation selection in scenes. *Annals of the New York Academy of Sciences*,

1339, 82–96.

Ogawa, H., Wakita, M., Hasegawa, K., Kobayakawa, T., Sakai, N., Hirai, T., Yamashita, Y., & Saito, S. (2005). Functional MRI detection of activation in the primary gustatory cortices in humans. *Chemical Senses*, *30*(7), 583–592.

Okamoto, M., Dan, H., Singh, A. H., Hayakawa, F., Jurcak, V., Suzuki, T., ...Dan, I. (2006). Prefrontal activity during flavor difference test: Application of functional near-infrared spectroscopy to sensory evaluation studies. *Appetite*, *47*, 220–232.

Onuma, T., & Boakes, R. A. (2017). Sequential flavour-flavour learning in rats. *Paper presented at the Australian Learning Group Christmas Workshop* (Sydney, Australia).

Onuma, T., Fuchimoto, J., & Sakai, N. (2013). Brand categorization and hedonic transfer: Negative evaluations of a beverage transfers to a novel beverage from the same brand. *Tohoku Psychologica Folia*, *72*, 46–62.

Onuma, T., Maruyama, H., & Sakai, N. (in press). Enhancement of saltiness perception by monosodium glutamate taste and soy sauce odor: A near-infrared spectroscopy study. *Chemical Senses*.

Onuma, T., Penwannahkul, Y., Fuchimoto, J., & Sakai, N. (2017). The effect of order of dwells on the first dwell gaze bias for eventually chosen items. *PLoS ONE*, *12*(7), e0181641. doi: 10.1371/journal.pone.0181641

Onuma, T., & Sakai, N. (2016). Higher-order conditioning of taste-odor learning in rats: Evidence for the association between emotional aspects of gustatory information and olfactory information. *Physiology & Behavior*, *164*(A), 407–416.

Orquin, J. L., & Mueller-Loose, S. (2013). Attention and choice: A review on eye movements

- in decision making. *Acta Psychologica*, *144*, 190–206.
- Pfautz, P. L., Donegan, N. H., & Wagner, A. R. (1978). Sensory preconditioning versus protection from habituation. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *4*, 286–295.
- Prescott, J. (2004). Psychological processes in flavor perception. In Taylor, A. J., & Roberts, D. (Eds.), *Flavor perception* (pp. 256–277). London: Blackwell Publishing.
- Prescott, J. (2012a). *Taste matters: Why we like the foods we do*. London: Reaktion Books.
- Prescott, J. (2012b). Chemosensory learning and flavor: Perception, preference and intake. *Physiology & Behavior*, *107*, 553–559.
- Prescott, J., Johnstone, V., & Francis, J. (2004). Odor-taste interactions: effects of attentional strategies during exposure. *Chemical Senses*, *29*, 331–340.
- Prescott, J., & Wilkie, J. (2007). Pain tolerance selectively increased by a sweet-smelling odor. *Psychological Science*, *18*(4), 308–311.
- R Development Core Team (2011). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: The R Foundation for Statistical Computing [ISBN: 3-900051-07-0].
- Rescorla, R. A. (1980). Simultaneous and successive associations in sensory preconditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *6*, 207–216.
- Rescorla, R. A., & Cunningham, C. L. (1978). Within-compound flavor associations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *4*, 267–275.
- Rescorla, R. A., & Freberg, L. (1978). The extinction of within-compound flavor associations. *Learning and Motivation*, *9*, 411–427.
- Rizley, R. C., & Rescorla, R. A. (1972). Associations in second-order conditioning and sensory

- preconditioning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 1–11.
- Robinson, T. N., Borzekowski, D. L. G., Matheson, D. M. M., & Kraemer, H. C. (2007). Effects of fast food branding on young children's taste preferences. *Archives of Pediatrics & Adolescent Medicine*, 161, 792–797.
- Rodriguez, M., Lopez, M., Symonds, M., & Hall, G. (2000). Lithium-induced context aversion in rats as a model of anticipatory nausea in humans. *Physiology & Behavior*, 71, 571–579.
- Rozin, P., & Royzman, E. B. (2001). Negativity bias, negativity dominance, and contagion. *Personality and Social Psychology Review*, 5, 296–320.
- Russo, J. E., & Leclerc, F. (1994). An eye-fixation analysis of choice processes for consumer nondurables. *Journal of Consumer Research*, 21, 274–290.
- 齊藤幸子 (2011). 味わいの階層的分類 日下部裕子・和田有史 (編) 味わいの認知科学——舌の先から脳の向こうまで—— (pp. 1–22) 勁草書房
- 斎藤徹 (2013). 味と匂いをめぐる生物学 アドスリー
- 坂井信之 (1996). ラットにおける混合味と基本味との弁別 日本味と匂学会誌, 3, 391–394.
- 坂井信之 (2009). 食における学習性の共感覚 日本味と匂学会誌, 16, 171–178.
- Sakai, R. R., Frankmann, S. P., Fine, W. B., & Epstein, A. N. (1989). Prior episodes of sodium depletion increase the need-free sodium intake of the rat. *Behavioral Neuroscience*, 103(1), 186–192.
- Sakai, N., Fujimoto, M., & Murata, M. (2011). Interactions between flavor and taste: Using dashi soup as a taste stimulus. *i-Perception*, 2(8), 870.
- Sakai, N., & Imada, S. (2003). Bilateral lesions of the insular cortex or of the prefrontal cortex

- block the association between taste and odor in the rat. *Neurobiology of Learning and Memory*, 80, 24–31.
- 坂井信之・石原裕子・斉藤幸子 (2002). ニオイによる味覚増強効果はニオイに対する味覚イメージの影響を受ける 日本味と匂学会誌, 9, 423–426.
- Sakai, N., Kataoka, F., & Imada, S. (2001). Contrast effect in evaluating palatability of beverages. *Perceptual and Motor Skills*, 93, 829–842.
- Sakai, N., Kobayakawa, T., Gotow, N., Saito, S., & Imada, S. (2001). Enhancement of sweetness ratings of aspartame by a vanilla odor presented either by orthonasal or retronasal routes. *Perceptual & Motor Skills*, 92, 1002–1008.
- 坂井信之・大沼卓也 (2016). 風味の快樂 基礎心理学研究, 35(1), 21–24.
- 坂井信之・山本隆 (1997). 嗅覚の連合学習と弁別 日本味と匂学会誌, 4, 597–600.
- Sakai, N., & Yamamoto, T. (2001). Effects of excitotoxic brain lesions on taste-mediated odor learning in the rat. *Neurobiology of Learning and Memory*, 75, 128–139.
- 佐藤しづ子 (2010). 味覚障害・高齢者における“うま味感受性” 日本味と匂学会誌, 17, 117–126.
- 佐藤しづ子 (2013). 高齢者の味覚障害に対する口腔内科学的診断および治療の重要性 日本味と匂学会誌, 20, 97–109.
- Sato, H., Obata, A. N., Moda, I., Ozaki, K., Yasuhara, T., Yamamoto, Y., ... Koizumi, H. (2011). Application of near-infrared spectroscopy to measurement of hemodynamic signals accompanying stimulated saliva secretion. *Journal of Biomedical Optics*, 16(4), 04002-1–8.
- Schiffstein, H. N. J., & Verleghe, P. W. J. (1996). The role of congruency and pleasantness in

- odor-induced taste enhancement. *Acta Psychologica*, 94, 87–105.
- Schotter, E. R., Berry, R. W., McKenzie, C. R. M., & Rayner, K. (2010). Gaze bias: Selective encoding and liking effects. *Visual Cognition*, 18, 1113–1132.
- Schotter, E. R., Gerety, C., & Rayner, K. (2012). Heuristics and criterion setting during selective encoding in visual decision making: Evidence from eye movement. *Visual Cognition*, 20, 1110–1129.
- Schwarz, N., & Clore, G. L. (1983). Mood, misattribution, and judgments of well-being: Informative and directive functions of affective states. *Journal of Personality and Social Psychology*, 45(3), 513–523.
- Scott, T. R., Karadi, Z., Oomura, Y., Nishino, H., Plata-Salaman, C. R., Lenard, L., ...Aou, S. (1993). Gustatory neural coding in the amygdala of the alert macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 69, 1810–1820.
- Seligman, M. E. P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406–418.
- Seo, H. S., Arshamian, A., Schemmer, K., Scheer, I., Sander, T., Ritter, G., & Hummel, T. (2010). Cross-modal integration between odors and abstract symbols. *Neuroscience Letters*, 478, 175–178.
- Seo, H. S., Iannilli, E., Hummel, C., Okazaki, Y., Buschhuter, D., Gerber, J., ...Hummel, T. (2013). A salty-congruent odor enhances saltiness: Functional magnetic resonance imaging study. *Human Brain Mapping*, 34, 62–76.
- Shepherd, G. M. (2004). The human sense of smell: Are we better than we think? *PLoS Biology*, 2(5), e146.

- Shimojo, S., Simion, C., Shimojo, E., & Scheier, C. (2003). Gaze bias both reflects and influences preference. *Nature Neuroscience*, *6*, 1317–1322.
- Shirazi-Beechey, S. P., Moran, A. W., Batchelor, D. J., Daly, K., & Al-Rammahi, M. (2011). Glucose sensing and signaling; regulation of intestinal glucose transport. *Proceedings of Nutrition Society*, *70*, 185–193.
- Simion, C., & Shimojo, S. (2006). Early interactions between orienting, visual sampling and decision making in facial preference. *Vision Research*, *46*, 3331–3335.
- Sinding, C., Thomas-Danguin, T., Crepeaux, G., Schaal, B., & Coureaud, G. (2011). Experience influences elemental and configural perception of certain binary odour mixtures in newborn rabbits. *The Journal of Experimental Biology*, *214*, 4171–4178.
- Singh, A. K., Okamoto, M., Dan, H., Jurcak, V., & Dan, I. (2005). Spatial registration of multichannel multi-subject fNIRS data to MNI space without MRI. *Neuroimage*, *27*(4), 842–851.
- Small, D. M., Veldhuizen, M. G., & Green, B. (2013). Sensory neuroscience: Taste responses in primary olfactory cortex. *Current Biology*, *23*, R157–R159.
- Small, D. M., Voss, J., Mak, Y. E., Simmons, K. B., Parrish, T., & Gitelman, D. (2004). Experience-dependent neural integration of taste and smell in the human brain. *Journal of Neurophysiology*, *92*, 1982–1903.
- Spence, C. (2012). Managing sensory expectations concerning products and brands: Capitalizing on the potential of sound and shape symbolism. *Journal of Consumer Psychology*, *22*, 37–54.
- Staubli, U., Fraser, D., Faraday, R., & Lynch, G. (1987). Olfaction and the “data” memory

system in rats. *Behavioral Neuroscience*, *101*, 757–765.

Stevenson, R. J. (2009). *The Psychology of Flavor*. Oxford: Oxford University Press.

Stevenson, R. J., & Boakes, R. A. (2004). Sweet and sour smells: Learned synesthesia between the senses of taste and smell. In Calvert, G., Spence, C., & Stein, B. (Eds.), *The Handbook of Multisensory Processes* (pp. 69–83). Cambridge, MA: MIT Press.

Stevenson, R. J., Boakes, R. A., & Prescott, J. (1998). Changes in odor sweetness resulting from implicit learning of a simultaneous odor-sweetness association: An example of learned synesthesia. *Learning and Motivation*, *29*, 113–132.

Stevenson, R. J., Boakes, R. A., & Wilson, J. P. (2000a). Resistance to extinction of conditioned odor perceptions: Evaluative conditioning is not unique. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *26*, 423–440.

Stevenson, R. J., Boakes, R. A., & Wilson, J. P. (2000b). Counter-conditioning following human odor-taste and color-taste learning. *Learning and Motivation*, *31*, 114–127.

Stevenson, R. J., Prescott, J., & Boakes, R. A. (1995). The acquisition of taste properties by odors. *Learning and Motivation*, *26*, 433–455.

Stevenson, R. J., Prescott, J., & Boakes, R. A. (1999). Confusing tastes and smells: How odours can influence the perception of sweet and sour tastes. *Chemical Senses*, *24*, 627–635.

Stoll, J., Thrun, M., Nuthmann, A., & Einhäuser, W. (2015). Overt attention in natural scenes: Objects dominate features. *Vision Research*, *107*, 36–48.

te Grotenhuis, M., Pelzer, B., Eisinga, R., Nieuwenhuis, R., Schmidt-Catran, A., & Konig, R. (2017). A novel method for modeling interaction between categorical variables.

International Journal of Public Health, 63, 427–431.

Thomas-Danguin, T., Sinding, C., Romagny, S., Mountassir, F. E., Atanasova, B., Le Berre, E., ...Coureaud, G. (2014). The perception of odor objects in everyday life: A review on the processing of odor mixtures. *Frontiers in Psychology*, 5, 1–18.

Vu, T. M. H., Tu, V. P., & Duerrschmid, K. (2016). Design factors influence consumers' gazing behaviour and decision time in an eye-tracking test: A study on food images. *Food Quality & Preference*, 47, 130–138.

Welge-Lussen, A., Drago, J., Wolfensberger, M., & Hummel, T. (2005). Gustatory stimulation influences the processing of intranasal stimuli. *Brain Research*, 1038, 69–75.

White, T. L., & Prescott, J. (2007). Chemosensory cross-modal stroop effects: Congruent odors facilitate taste identification. *Chemical Senses*, 32, 337–341.

WHO (2012). *Guideline: Sodium Intake for Adults and Children*. Geneva: World Health Organization (WHO).

Wilson, D. A., & Stevenson, R. J. (2003). Olfactory perceptual learning: the critical role of memory in odor discrimination. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 27, 307–328.

Yamaguchi, S., & Takahashi, C. (1984). Interactions of monosodium glutamate and sodium chloride on saltiness and palatability of a clear soup. *Journal of Food Science*, 49(1), 82–85.

山本隆 (1996). 脳と味覚——おいしく味わう脳のしくみ—— 共立出版

山本隆 (1999). おいしさの脳科学 科学基礎論研究, 27, 1–8.

Yamamoto, T., Yuyama, N., Kato, T., & Kawamura, Y. (1985). Gustatory responses of cortical neurons in rats. II. Information processing of taste quality. *Journal of Neurophysiology*, 53,

1356–1369.

- Yamamoto, T., & Ueji, K. (2011). Brain mechanism of flavour learning. *Frontiers in Systems Neuroscience, 5*, 76.
- Ye, J. C., Tak, S., Jang, K. E., Jung, J., & Jang, J. (2009). NIRS-SPM: Statistical parametric mapping for near-infrared spectroscopy. *Neuroimage, 44*, 428–447.
- Yeomans, M. R. (2012). Flavour-nutrient learning in humans: An elusive phenomenon? *Physiology & Behavior, 106*, 345–355.
- Yeomans, M. R., Mobini, S., Elliman, T. D., Walker, H. C., & Stevenson, R. J. (2006). Hedonic and sensory characteristics of odors conditioned by pairing with tastants in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes, 32*, 215–228.
- Zampini, M., & Spence, C. (2004). The role of auditory cues in modulating the perceived crispness and staleness of potato chips. *Journal of Sensory Studies, 19*, 347–363.
- 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.
- Zhang, B., & Seo, H. S. (2015). Visual attention toward food-item images can vary as a function of background saliency and culture: An eye-tracking study. *Food Quality & Preference, 41*, 172–179.

謝 辞

本論文の執筆にあたり、心理学研究室の先生方には、多くのご指導とご協力をいただきました。指導教員の坂井信之先生には、学部生の頃から今日にいたるまでの7年間、非常に多くの面でご指導を賜りました。ヒトを対象とした心理学実験や脳機能・生理計測、ラットを用いた動物実験など、ほとんど何も知らなかった私に対し、手間を惜しまず熱心にご指導くださり誠にありがとうございました。

行場次朗先生には、研究の中身に関するだけでなく、動物実験室の運営や管理など、研究遂行に必要な部分でも大変お世話になりました。阿部恒之先生には、味覚・嗅覚や食をテーマとする心理学研究の奥深さと面白さについて、いつも斬新な視点からご教授いただきました。辻本昌弘先生には、研究室でお会いする度に、温かいお言葉と気さくな冗談でお心遣いをいただき、いつも励まされておりました。この場をお借りして、心理学研究室の先生方には厚く御礼を申し上げます。

東北大学大学院農学研究科栄養学講座の駒井三千夫先生には、食行動研究における栄養学や食品科学の視点について、ご多忙にもかかわらず多くのことをご教授いただきました。心より御礼申し上げます。

朝日大学歯学部口腔生理学講座の裕哲崇先生には、味覚の生理学の基礎や研究法についてご教授いただきました。全くの素人であった私に対しても、嫌な顔一つせずにご指導をいただき、誠にありがとうございました。

シドニー大学理学部心理学科の Robert Boakes 先生には、半年間の研究留学を快く受け入れていただき、学習心理学の研究手法や最新の知見についてご指導をいただきました。シドニーで得た経験やつながりは、この先も大きな助けになると信じており

ます。誠にありがとうございました。

最後になりましたが、心理学研究室の在学生や卒業生の皆様との日々の何気ないやりとりのおかげで、大学院での研究生生活を明るく前向きに過ごすことができました。

本当にありがとうございました。

2018年1月4日

大沼 卓也