

令和 4 年 6 月 9 日現在

機関番号：32404

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06877

研究課題名(和文) 脳内相互作用によるフレーバー形成機構の解明

研究課題名(英文) Mechanisms of flavor formation through interactions between the olfactory and gustatory cortical areas in mice

研究代表者

村本 和世 (MURAMOTO, Kazuyo)

明海大学・歯学部・教授

研究者番号：10301798

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：in vivoフラビン・イメージング法により、風味の形成時と獲得後の皮質応答領域の比較を行い、風味が皮質領域でどのように表現されるのかについて明らかにした。マウスを学習訓練し、嗜好味である甘味または嫌悪味である苦味ににおいを条件付け、その前後でのニオイまたは味に対する皮質応答を計測した。学習獲得過程では、味またはニオイの単独刺激はそれぞれの感覚野で応答が見られるのみであったが、条件付け後は、どちらの化学刺激単独で味覚野と梨状皮質の両皮質領域が活性化される変化が認められた。風味学習の基盤として、味とにおいの連合により特定の感覚皮質領域が本来とは異なる感覚刺激にも応答性を獲得すること考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

食事を摂る際に、我々は多くの情報を総合して味を判断している。風味と呼ばれる味の感覚は、主に味覚と嗅覚の統合によって形成されるが、形成の前後での脳内応答を比較することで、風味が脳内でどのように表現されるのかについて明らかにした。従前は個々の感覚領域の単一評価が主であったが、脳内応答を総合的に評価した点に特徴がある。風味の脳内表現は、摂食行動の基盤でもあり、その異常の診断・評価、治療法の開発に資する可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Using an in vivo flavin imaging technique, we compared between cortical responsive areas during flavor formation and after flavor acquisition to determine how flavors are expressed in cortices. Mice were trained conditioning an odor with either sweet, a preferred taste, or bitter, an aversive taste, and then cortical responses to the odor or taste were measured before and after the conditioning. During the learning acquisition process, taste or odor alone elicited responses only in the respective sensory cortices, but after conditioning, single modal stimulus activated simultaneously both the gustatory and piriform cortices. The associative learning between taste and odor information may be the basis of flavor learning, in which specific sensory cortical areas become responsive to different sensory stimuli.

研究分野：神経科学

キーワード：島皮質 梨状皮質 風味 嫌悪学習 嗜好学習 in vivo蛍光イメージング法 マウス フラビン

1. 研究開始当初の背景

食事を摂る際に我々が感じる食物の「味」は、味覚だけで形成されるのではなく、食物のもつニオイや舌触りなどの口腔の知覚までも統合した総合感覚である。これは「風味=フレーバー」と呼ばれ、食物の美味しさの基礎的情報として摂食行動のあり方にも関わる重要な感覚である。超高齢社会となった我が国では、特に高齢者が味覚障害から食欲不振、さらには生き甲斐の喪失を招くなどの問題も生じているため、「摂食行動の意欲・動機づけ」と密接に関連する風味の形成機構の解明は、QOL 向上の面から社会的にも重要な意義がある。風味情報は摂食者の摂取量や肥満度にも影響することも知られており、食のあり方が社会問題としても捉えられてきている現代社会において、食に関わる諸感覚情報がどのようにして統合されるのか、その形成機構を解明することは、摂食行動の制御への応用も視野に入れた基盤研究として医学上重要な課題であると考えられる。

風味形成の場として、従来の教科書的な説明では二次味覚野である眼窩前頭皮質 (OFC) が感覚統合領域として重要であると考えられてきた。しかし、既報¹⁾の通り、我々は、島皮質 (IC) 内の一領域である無顆粒島皮質 (aI) が、味覚刺激のみならず嗅覚刺激にも応答すること、さらに2つの異なる化学感覚経路を同時に刺激すると応答する領域面積や強度(振幅)が、それぞれを単独に刺激した場合よりも有意に増大することを見いだした。IC 内の別の領域である不全顆粒島皮質 (dI) と顆粒島皮質 (gI) には、一次味覚野 (GC) が内含されるとされるが、aI は GC と投射連絡しているだけでなく、嗅覚野である梨状皮質 (PirC) や一次体性感覚野 (sI)、扁桃体 (Amg) など、多くの皮質領域と線維連絡していることも知られ、二次味覚野である OFC とも相互連絡する投射が存在している。これらの点から、aI は味覚と嗅覚の情報を統合し、さらに情動や他の感覚情報をも加えて総合的に風味形成に重要な役割を果たしている可能性が考えられた。

近年、摂食時、すなわち風味を体感している際には、脳内の多岐に渡る領域で共活動のみられることがヒトの fMRI イメージング計測などで解ってきた。その中には上述の領域が全て含まれている。しかし、これらの領域間相互作用など神経基盤の詳細は未だ不明である。風味形成の場は、おそらく単独の領域によって担われているのではなく、これら多数の領域で同期した共活動を生じることが風味の形成には重要であるとも考えられた。風味形成時の脳内多領域活動連関を明白にするには、動物実験が欠かせないが、従前の問題点として、個々の領域単独、もしくは近傍の領域間の相互作用については解析可能であっても、総合的に多数の領域間の関係を網羅的に検討することは、手技的にも非常に困難であった。そこで、本研究課題では、以下の研究目的で述べるような核心的命題を掲げ、その問題について検討することとした。すなわち、食物からの種々の感覚情報が入力して風味形成がなされる時、脳内のどのような領域が共に活動し、情報の統合がどこでどのようにして行われるのか？脳領域間での役割分担はあるのか？と云う点について明らかにしようとの試みである。

2. 研究の目的

本研究の当初の目的は以下の2点とした。

- (1) 味物質あるいはニオイ物質をそれぞれ単独で実験動物を刺激した場合と、両化学刺激を同時に提示した場合とで、皮質応答がどのように異なる(変化する)かについて、*in vivo* フラビン蛋白イメージング法によって計測し、風味に関する複数の皮質領域間相互作用について明らかにする。
- (2) 風味形成に関与すると考えられる皮質領域のそれぞれの役割について、味とニオイの嗜好、または嫌悪条件付け学習を成立させた前後での皮質応答をイメージング法により観察し、刺激に対する応答性の違いについて検討する。

食の感覚である風味がどのような機構で形成されるのかについて注目されている。GC や PirC 等、さまざまな皮質領域が風味形成の責任領域として示唆されてきているが、実験動物を用いた研究報告では、各報告間で注目される脳領域は異なっており、領域間相互作用を総合的に評価することが困難であった。一方、ヒトを被検者とした機能的核磁気共鳴法 (fMRI) によるデータは、様々な示唆に富んでいるが、遺伝学的なアプローチや薬剤投与などの実験的干渉が倫理的に不可能であり、詳細なメカニズムの解明には不向きである。我々が用いている実験手法・*in vivo* イメージング法は、広範な脳表領域を同時に計測することが可能であり、皮質間相互作用の解析には適していると考えた。しかし、*in vivo* イメージング法は脳表層の計測には適しているが、脳深部の観察は行えない。風味の形成には、皮質下の多領域の関与も考えられ、総合的に脳応答を評価する計測系が必要であった。本研究は、脳深部を観察するために「レンズ材質の内部の屈折率を連続して変化させる Gradient Index (GRIN)-rod レンズ」の応用使用を計画に含め、総合的に

脳の応答を計測することを目指して立案された。GRIN-rod レンズは焦点距離が 100 μm 程度であり、非観察面レンズ終端で観察像が結像するので、終端部に既存の観察装置の対物レンズの焦点を合わせることで撮像することができる。レンズ直径 1 mm と微細であり、長さも 1 cm と短小であるため、事前の手術で目的の脳内領域に留置することができ、脳深部であったとしても、観察可能となる。また、レンズは脳内に埋め込まれて留置されることから、動物に実験操作を加えた前後での脳活動の変化を同一個体で連続して観察することも可能である。in vivo イメージング法に、このような埋め込み型（内視鏡的、あるいはプローブ的）レンズを併用することで、脳表に留まらずに広範な領域での味/におい応答を捉え、味とニオイの条件付け学習の成立前後での応答領域の比較によって、特定の味質におい情報が付加された場合（これを我々は風味形成過程と捉えた）に、脳のどの領域がどのように関与しているのかを明らかにすることを研究目的とした。

3. 研究の方法

(1) 観察野の設定と動物の手術

実験には、8~12 週齢のマウス（オス）を用いた。マウスでは、味覚刺激に応答する味覚野を含む島皮質（IC）と、ニオイ刺激に応答する梨状皮質（PirC）が側頭部の脳表で隣接しており、両領域が同時に観察できるように視野を設定した。すなわち、これら 2 つの皮質領域を観察野に含めるべく、側頭部からアプローチし、開頭術を行った。ウレタンによる麻酔を行い、麻酔下のマウスを脳定位固定装置に設置して、観察野を経頭蓋で観察できるように側頭部の皮膚を切開した。使用年齢のマウスでは、頭蓋骨が薄く、経頭蓋での脳表部の観察が可能であった。頭蓋骨上にミネラルオイルを滴下することで、経頭蓋での観察はより明瞭となった。観察野を開窓したマウスを、以下の in vivo イメージングで観察するため、光学計測システム（MiCAM 02-HR, Brain Vision）のステージ上に固定した。なお、体温低下を避けるため、ステージ上に保温パッドを設置し、マウスの体温を 37 $^{\circ}\text{C}$ に維持するようにした。

(2) 味、ニオイ、口腔粘膜刺激に対する皮質領域の応答性の計測

我々は、以前より既設の実体顕微鏡に高速 CCD カメラを搭載した光学計測システム（MiCAM 02-HR, Brain Vision）を用いて、膜電位感受性色素や内因性フラビン蛍光による in vivo イメージング法によって、麻酔下のマウス・ラットの感覚刺激に対する脳内応答を計測してきた^{1,2)}。この方法を踏襲し、麻酔下のマウスで頭側部の一部を開窓し、マウスの薄い頭蓋骨を通して（経頭蓋的に）皮質応答を観察した。in vivo イメージングの手法として、内在性フラビン蛋白の自家蛍光を応用した「in vivo フラビン蛋白・蛍光イメージング法」を用いた。このイメージング手法は、刺激に対してニューロンが応答、すなわち興奮する際に、興奮活動に伴いミトコンドリアでの代謝も亢進することを原理とする。すなわち、代謝の亢進により、ミトコンドリアに含まれる内在性のフラビンで酸化型フラビンの割合が高くなるが、フラビンは酸化型になると蛍光特性が変化する。このようなニューロンの興奮を契機にフラビンの自家蛍光の蛍光強度が変化する現象を応用した手法である。励起光（488 nm）を経頭蓋骨で脳表に照射し、刺激に対する脳の特定部位の応答を蛍光強度の変化として計測することが可能となる。

麻酔下のマウスに対して、味質として甘味（嗜好味：スクロース使用）、または苦味（嫌悪味：塩酸キニーネ使用）を、ニオイとしては amyl acetate（バナナ臭：AA）、benzaldehyde（柑橘系果実のニオイ）や isovaleric acid（汗などの不快なニオイ）等を提示し、それぞれ単独刺激の場合と、同時刺激の場合の応答を計測した。観察視野領域での撮影画像から応答のマッピングを行い、観察される応答の時空間パターンを比較検討した。なお、味刺激・ニオイ刺激共に、刺激には自作の味溶液舌上刺激系と鼻尖へのニオイ刺激装置をそれぞれ使い、刺激時間はいずれも 1 分間とした。

(3) 神経活動上昇マーカーを用いた風味形成回路の免疫組織化学的解析

麻酔下で、(1) と同じニオイ、または味物質を刺激提示したマウス脳を灌流固定し、神経活動上昇マーカー（c-Fos、pErk）に対する抗体を用いた免疫組織化学的染色を行い、化学感覚刺激によって神経活動が上昇する領域を同定することを試みた。染色結果より、組織学的に味、またはにおいによる単独刺激の場合と、味とにおいの同時刺激の場合との応答領域を比較した。組織学的方法により、風味形成に関わる脳領域をより網羅的に解析し、結果を(1)の機能的方法にフィードバックすることで、機能面と組織面の両者を有機的に組合せた解析を行うことを計画した。神経活性化後の発現上昇には、c-Fos が 2 時間程度後になるのに対して、pErk のリン酸化上昇の発現は 30 分以内と時間差があることを利用し、両感覚の刺激時間をずらすことで統合領域を検索することを試みた。

(4) 味とニオイの連合学習・条件付け系の確立

上記(1)と(2)の解析では、味とニオイの刺激間に直接的な関連はなく、動物はそれぞれの刺激を中立的に捉えている可能性がある。そこで、味覚と嗅覚の刺激を条件付けによって連合させる訓練をマウスに施すことによって、同時刺激した際の応答の時空間パターンが学習前後で可塑的に変化する可能性を検討した。嗜好学習は、スクロース含有飲料液に AA を混ぜてニオイ

付けし、24 時間絶水後のマウスに飲ませることを 2 日おきに繰り返した。また、嫌悪学習では、嫌悪味（苦味）であるキニーネ液に、同じようにニオイを混合して同様に行った。学習効果の確認には 2 瓶テスト法を用いた。2 瓶テストでは、純水と AA のニオイだけを付加した水の 2 種類の飲料を用意し、それぞれ別の瓶に入れてマウスに呈示した。15 分間でどちらの水を多く飲んだかの飲水量を測り、嗜好比を計算して嗜好性の指標とした。嗜好比は、(純水の飲水量 + ニオイの付いた水の飲水量) ÷ 総飲水量、によって求めた。

未学習と学習成立マウスに対して、(1) の方法 (*in vivo* フラビン蛋白・蛍光イメージング法) を適用し、味刺激、ニオイ刺激に対する皮質応答を計測した。

4. 研究成果

(1) マウスへの味またはニオイ単独刺激に対する皮質応答

麻酔下のマウスに対して舌上に味溶液を流して味刺激、鼻尖からニオイを含む気流を提示してニオイ刺激とした。これまでに、ラットを用いて、味覚情報の伝導経路である鼓索神経とニオイ情報の伝導経路上にある主嗅球に電気刺激をそれぞれ与えて、その応答を記録することで、味やニオイに対する応答皮質領域を同定している¹⁾。さらに、2 種の化学感覚情報経路に対して同時に電器刺激を行うことにより、共入力で島皮質 (insular cortex: IC) 内の無顆粒島皮質 (agranular IC: aI) の応答活性が単独刺激に比べて有意に上昇することも報告している¹⁾。本研究では、使用動物がマウスに変更となったこともあり、電気刺激から本来の刺激物である味溶液やニオイを含む気流による刺激に変更して、皮質応答が同じように計測されるかどうかを確認した。味刺激としてスクロース (甘味) あるいはキニーネ (苦味) を含有する水溶液を舌上に流して刺激した場合、電気刺激の場合と同様に、IC 内で蛍光強度の増大、すなわち味応答が出現することを確認した。ニオイ刺激も同様で、揮発した AA を含む気流を麻酔下マウスの鼻尖に呈示してニオイ刺激とすると、嗅裂溝の下部に位置する梨状皮質 (piriform cortex: PirC.) で応答が観察された。さらに、AA 含有気流と味溶液の同時刺激を行ったところ、それぞれを単独で刺激した場合と比較して IC 内にある aI 領域での刺激応答 (蛍光強度変化) が有意に増大した。これらの結果は、いずれも既報のラットへの電気刺激による実験結果と一致するものであった。

ここで重要と考えられたのは、aI の応答性であり、すなわち、aI は単独 modality での刺激に対する応答に比べて、同時刺激によって有意な応答 (蛍光) 強度上昇が観察されたという点である。既報の電気刺激に対する応答でも、鼓索神経と主嗅球への同時電気刺激によって、同様に有意な応答 (蛍光) 強度の上昇が観察されており、本研究でも、本来の適刺激である味刺激、ニオイ刺激によっても同様の上昇が見られることを確認した。aI には GC、PirC 共に双方向性の線維連絡が存在していることが報告されており、これらの経路によって味覚・嗅覚の両情報が入力することは明らかである。両者の情報統合に aI が関与していることが本研究からも強く示唆された。すなわち、aI が風味形成において、何らかの重要な役割を演じている可能性がある。

(2) 味とニオイの連合学習 (ニオイの嫌悪または嗜好条件付け)

IC には味覚野 (GC) が存在しており、IC が風味情報 (味とニオイ) の統合に何らかの役割を果たしていることは既にいくつもの報告がある。しかし、これまでの問題点は、実験動物にたいして刺激呈示したニオイと味質には本来何の関連もなく、特にニオイ刺激に食としての意味が付与されていなかったことである。実験用マウスは食経験が貧弱であり (誕生後、ほとんど特定の飼育用餌しか食していない)、ニオイを食と結びつけて学習させること、それによって皮質応答が変化するかどうか、と云う点に興味もたれた。このような問題点を受けて、マウスに呈示するニオイに食との関連 (意味づけ) を持たせるために、マウスの飼育ゲージ内で動物が嫌悪する味質である苦味 (キニーネ) とバナナ臭 (AA) を同時呈示することによって、AA に対する嫌悪学習を成立させ、IC および PirC での刺激応答について検討を行った。1 週間中に 2 回の AA + キニーネの共に含む飲料水と純水の 2 瓶提示訓練により、マウスは AA 臭に対して嫌悪行動を採ることを 2 瓶嗜好性テストで確認した。未学習のマウスでは、ニオイ刺激に対しては PirC、味刺激に対しては IC 内の GC がそれぞれ応答し、刺激に対応した感覚責任領域での応答が見られるのみであった。ところが、苦味と AA の間で嫌悪学習が成立したマウスでは、ニオイ刺激に対しては PirC のみならず GC も共応答し、同様にキニーネ (苦味) 刺激によって GC だけでなく PirC も活性化されることを観察した。嫌悪学習によって感覚刺激に対する皮質応答に変化が現れ、関連づけられた異なる modality に対しても応答するように皮質応答が可塑的に変化することを新たに見出した。

さらに、キニーネの代わりにマウスが嗜好性を示すスクロースを用いて、AA に対して嗜好学習を成立させた場合にどのような変化が現れるのかについても検討した。嗜好学習でも嫌悪学習と同様に、学習成立によってニオイ刺激に対して PirC だけでなく GC にも応答が現れること、スクロースに対しては GC のみならず PirC 応答も計測された。すなわち 2 種類の異なる modality の化学感覚刺激に対して、両者が関連づけられていない場合にはそれぞれの責任応答皮質領域のみが応答を示すが、同時提示などでニオイが特定の味質と連合されるように訓練すると、例え

単一 modality での刺激であっても, 2 種類の modality に対応する皮質領域が共活性化されることが解った。ニオイの情報が味情報に結びついて学習される過程は, 風味形成過程の一部であると考えられ, すなわち, 風味という食感覚が形成されると, それに関連する刺激が例え単一の者であっても皮質内での応答領域が拡張することが示唆される。嫌悪/嗜好いずれの学習でも, 味とニオイの間に連合学習が成立することで, 単一 modality の責任皮質領域が本来とは異なる modality の刺激にも応答性を獲得することが明らかとなり, これが風味学習の基本である可能性を得るに至った。学習訓練には用いていない味質やニオイでは, このような応答皮質領域の拡張は認められないことも確認しており, 観察された条件付けによる皮質応答領域の拡張は, 刺激に用いた味とニオイに特異性を示すことも解った。

本研究では, 嫌悪学習と嗜好学習の比較で皮質応答に違いがあるかどうか解析を行ったが, 残念ながら顕著な差異は検出できなかった。

文献

- 1) Mizoguchi, N., Muramoto, K., Kobayashi, M.: Olfactory signals from the main olfactory bulb converge with taste information from the chorda tympani nerve in the agranular insular cortex of rats. *Pflü. Arch. – Eur. J. Physiol.* 472, 721-732 (2020)
- 2) Mizoguchi, N., Kobayashi, M., Muramoto, K.: Integration of olfactory and gustatory chemosignals in the insular cortex. *J. Oral Biosci.* 58, 81-84 (2016)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Naoko Mizoguchi, Kazuyo Muramoto, Masayuki Kobayashi	4. 巻 472
2. 論文標題 Olfactory signals from the main olfactory bulb converge with taste information from the chorda tympani nerve in the agranular insular cortex of rats	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Pflugers Archive- European Journal of Physiology	6. 最初と最後の頁 721-732
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00424-020-02399-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 村本和世	4. 巻 39
2. 論文標題 味と匂いを統合する脳内機構	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 歯科薬物療法	6. 最初と最後の頁 1-7
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 村本和世	4. 巻 288
2. 論文標題 食の風味形成に関わるニオイ受容機構とその構造的基盤	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 香料	6. 最初と最後の頁 27-35
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Shino Oikawa, Yuko Kai, Asuka Mano, Shuei Sugama, Naoko Mizoguchi, Masayuki Tsuda, Kazuyo Muramoto, Yoshihiko Kakinume	4. 巻 81
2. 論文標題 Potentiating a non-neuronal cardiac cholinergic system reinforces the functional integrity of the blood brain barrier associated with systemic anti-inflammatory responses	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Brain, Behavior, and Immunity	6. 最初と最後の頁 122-137
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.bbi.2019.06.005	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 村本和世
2. 発表標題 脳における味と匂いの統合～味覚異常の薬物療法の確立を目指して～
3. 学会等名 第40回日本歯科薬物療法学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 小峰雄介, 溝口尚子, 坂下英明, 村本和世
2. 発表標題 風味形成におけるマウス大脳皮質での味およびニオイ情報処理領域の変化
3. 学会等名 Neuro 2019（第42回日本神経科学大会・第62回日本神経化学学会大会 合同大会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小峰雄介, 溝口尚子, 坂下英明, 村本和世
2. 発表標題 マウス島皮質の神経活動は味とニオイの連合学習により変化する
3. 学会等名 日本味と匂学会第53回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 村本和世
2. 発表標題 口の中から考える健康～食の味と健康
3. 学会等名 城西健康市民大学講座（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 小峰雄介, 溝口尚子, 坂下英明, 村本和世
2. 発表標題 フラビン蛋白蛍光イメージングによる味およびニオイ呈示に対する皮質応答の解析
3. 学会等名 第95回日本生理学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小峰雄介, 溝口尚子, 坂下英明, 村本和世
2. 発表標題 味とにおいの連合学習によるマウス島皮質神経活動の変化
3. 学会等名 日本味と匂学会第52回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 村本和世
2. 発表標題 食と味覚：その機能評価方法について
3. 学会等名 日本咀嚼学会第32回大会（招待講演）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計5件

1. 著者名 村本和世	4. 発行年 2020年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 772
3. 書名 動物の事典（末光隆志（編））1節のみ執筆：村本和世「感覚制御」：8.4.2節）	

1. 著者名 村本和世	4. 発行年 2020年
2. 出版社 医歯薬出版	5. 総ページ数 476 (343 - 355)
3. 書名 第17章嗅覚 in "基礎歯科生理学 (岩田幸一, 井上富雄, 船橋誠, 加藤隆史 (編))"	

1. 著者名 村本和世	4. 発行年 2018年
2. 出版社 医歯薬出版	5. 総ページ数 170
3. 書名 歯科国試パーフェクトマスター：生理学・口腔生理学	

1. 著者名 村本和世	4. 発行年 2022年
2. 出版社 医歯薬出版	5. 総ページ数 140
3. 書名 第3編-15. 嗅覚 in " 歯科生理学実習 (第2版) (岩田 幸一、井上 富雄、船橋 誠、加藤 隆史、重村 憲徳、篠田 雅路、小野 堅太郎 (編)) "	

1. 著者名 村本和世	4. 発行年 2022年
2. 出版社 医歯薬出版	5. 総ページ数 316
3. 書名 編2章- 嗅覚 in " 歯科衛生学シリーズ 歯・口腔の構造と機能 口腔解剖学・口腔組織発生学・口腔生理学 (一般社団法人全国歯科衛生士教育協議会、前田 健康、増田 裕次、山根 瞳、遠藤 圭子、水上 美樹 (編)) "	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	横須賀 誠 (YOKOSUKA Makoto) (90280776)	日本獣医生命科学大学・獣医学部・教授 (32669)	

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 協力者	溝口 尚子 (MIZOGUCHI Naoko) (00548919)	明海大学・歯学部・講師 (32404)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関