

●総説

ヒトの酸味選好性の多様性と役割 —進化の観点から—

深野祐也*

千葉大学大学院園芸学研究科作物学研究室

The diversity and function of human sour taste: an evolutionary perspective

FUKANO, Yuya*

Faculty of Horticulture, Chiba University

Abstract

The sense of taste has been shaped by natural selection in the environment in which the organism lives. Therefore, evolutionary perspective would be important to better understand the characteristics and properties of taste. In this review, I summarize the existing studies on human sour taste preference and discuss its adaptive role from evolutionary perspective. I also review studies that have examined the effects of human sex, life stage, and fatigue on sour taste preference.

Key words : taste, mammal, sex, fatigue, fruit

キーワード : 味覚, 霊長類, 性別, 疲労, 果物

はじめに

味覚は食する物質に応じて知覚される感覚であり、接触による化学受容の1つである。ヒトには、甘味、酸味、塩味、苦味、うま味の五つの基本の味がある。味覚は、外部環境を知覚する他の器官と同じように、その生物が生きている環境・行動・餌資源に最適化され進化した。例えば、アシカやイルカ・クジラ類の多くは塩味を除く味覚受容体の遺伝子をほとんど持っておらず、これは餌を丸呑みする性質が選択圧となって不必要な味覚が失われた結果だと考えられている (Jiang et al. 2012)。また、肉食性の哺乳類は甘味受容体遺伝子の機能が失われており、糖を摂取しない性質を反映しているだろう。一方、植食性哺乳類は肉食性哺乳類よりも苦味受容体の遺伝子が多く、苦味物質である塩酸キニーネに対する閾値が高いことが知られている (Li and Zhang 2014)。これは、草食動物は植物由来の毒性のある化合物を識別でき、それら苦さへの耐性も高いことを示唆している。このように、生物が持つ味覚は、その生物が生きている環境で自然選択を受け形作られてきた。そのため、味覚の特徴や性質をより深く理解するためには、その進化的背景から理解することが重要だろう (Breslin 2013)。本総説では、人間の酸味選好性とその役割について既存の研究を概説し、進化の観点から議論する。

動物の酸味に対する反応とその役割

五つの基本味のうち、酸味はその進化の歴史や役割がほとんどわかっていない味覚である。酸味は、クエン酸、リンゴ酸、酢酸などの有機酸と、塩酸などの無機酸の両方で誘発される。無機酸の場合、酸味を誘発する刺激はプロトンであり、pH (遊離プロトン量) に直接影響を受ける。酸味は、酸度に依って選好 (食物選択実験において好まれる) にも忌避 (好まれない) にもなりうるが、後述するように、選好/忌避される酸度は生物種によるばらつきがかなり大きい。ただし、強すぎる酸度はどんな動物からも好まれない。ある程度の酸を好む動物は、酸度が高くなるにつれ選好性が高くなり、ある最大濃度を超えると減少する。

酸味受容体に関連する遺伝子はOTOP 1 遺伝子が見つまっているが、これは無脊椎・脊椎動物の両方に見られるため、酸味の起源はかなり古いと考えられる (Tu et al. 2018, Liman and Kinnamon 2021)。実際、現代の多くの魚類が酸味物質に敏感に反応する。魚類など水棲動物がもつ酸味は、おそらく水生生物の機能に深刻なあるいは致命的な影響を与える溶存二酸化炭素濃度の上昇 (=炭酸水) を検知し避けるために進化したと考えられている (Frank et al. 2022)。

陸上動物の酸味には、水棲動物とは異なり、腐敗した食べ物を避ける役割があると考えられてきた。しかし、実はこの役割はあまり検証されてない。実際、腐敗による酸度はヒト

責任著者：深野祐也

千葉大学大学院園芸科学研究所, fukano@chiba-u.jp

doi : 10.20776/S18808824-77-P41

が好んで食べる酸味と同程度かそれ以下であり、腐敗の検知は酸味だけではなく苦みや匂いによるものが大きいとされている (Remis 2006). 酸味を忌避するその他の役割に関する仮説としては、酸性の強い食品を避けることで酸による歯へのダメージを回避するというものや、ウシ・ヤギ・カンガルーなど前胃発酵動物が消化器内の細菌叢を維持するために酸性の強い食品を避ける、などが提案されている (Frank et al. 2022). しかしいずれの仮説も検証はされていない。

このように酸味を避ける適応的な意義はよくわかっていないが、その最大の理由は、ほとんどの動物で酸味への選好性/忌避の程度が調べられていないことに起因するかもしれない。2022年の時点で哺乳類5,500種のうち35種、鳥類9,900種のうち6種しか酸味への選好性が調べられていない (Frank et al. 2022). 一方で、数少ない調査例の中では明確なパターンが指摘されている。陸上脊椎動物のうち、ほとんどの動物は弱い酸味物質に対してすら強い忌避を示すが、ヒトを含む霊長類の一部は強い酸味物質には忌避を示すものの、弱い酸味物質には選好性を示す (図1)。つまり、我々が持つ「酸味への好み」は脊椎動物の中では少数派であり、多くの動物は (我々からすると) 弱い酸味の食べ物に対しても強く忌避するようだ。果物や発酵食品など酸っぱい食べ物は我々の食文化の中に深く根付いているが、なぜヒトを含む霊長類が例外的に酸味選好性を獲得したかは全くわかっていない。我々が持つ酸味選好性を理解するためには、ヒトを含む様々な脊

椎動物を対象に、酸味受容体の比較ゲノミクス、行動観察、神経生理学的な研究が必要だろう (Liman and Kinnamon 2021, Frank et al. 2022).

生活史・性別がヒトの酸味選好性に与える影響

ヒトを含む霊長類の一部は酸味選好性が他の脊椎動物よりも強いが、酸味選好性はヒトの生長段階 (ライフステージ) や、性別によっても異なる。種間の比較だけでなく、ヒトの集団内・個体内の変化を検討することは、ヒトの高い酸味選好性を理解する手掛かりになるかもしれない。ここでは、妊娠期の女性の変化、年齢と性による違いの観点からの研究を紹介する。

ライフステージと酸味との関係で最もよく知られているのは、妊娠中の女性における味覚の変化だろう。妊娠中の女性が、レモンや梅干しを好むという現象は、経験談としてもフィクション内での描写としてもよく知られている。しかし、妊娠と酸味選好性の関係は、単純ではないようだ。確かに、日本の女性を対象にした研究では、妊娠すると酸味の感じ方や選好性が変化したと過半数の被験者が答えている (Kuga et al. 2002). しかし、世界の様々な地域を対象にしたより広範なレビュー研究によると、妊娠中の味覚変化は様々な研究で報告されているが、どの味覚がどう変化するかには強いコンセンサスがない (Weenen et al. 2019). 少なくとも妊娠すると酸っぱいものを好む、というのはヒト共通の反応ではなく生まれ育った文化の影響を多分に受けているようだ。例えば、アメリカの調査では、妊娠中の女性はチョコレートなどのお菓子類を最も好むようになる一方、タンザニアでは肉や魚、野菜、果物、穀類が好まれるようである (Orloff and Holmes 2014). つまり、ヒトは妊娠初期になんらかの味覚が変化する反応を持っているようだが、どのように変化するか、どの食べ物を好む/嫌うように変化するかは、文化依存的に決まるのだろう (Orloff and Holmes 2014). この一連の研究は、ヒトの特徴の進化的基盤を考えるとときには、その特徴がある程度普遍的なものか (多くの文化圏で報告されている特徴か) を確認すること、また生得的な反応と文化的な影響の両方を考慮する重要性を示している。

子供は大人よりも酸味の強いものを好む (図2)。このことに最初に言及したのは、ダーウィンである (Darwin 1877). 彼は、自分の子供が、自らが酸っぱすぎると感じたルバーブ (タデ科の野菜) や未熟なスグリを好んで食べていたことを述べている。Liem and Mennella (2003) は、0.0M, 0.02M, 0.08M, 0.25Mのクエン酸を添加したゼラチンを使って子供の酸味選好性を調べた。すると、大人が強く忌避するほどの濃度のクエン酸 (0.02M, 0.08M, 0.25M) であっても半数程度の子供が好むことがわかった。また、酸味を好む子ど

酸味への選好性

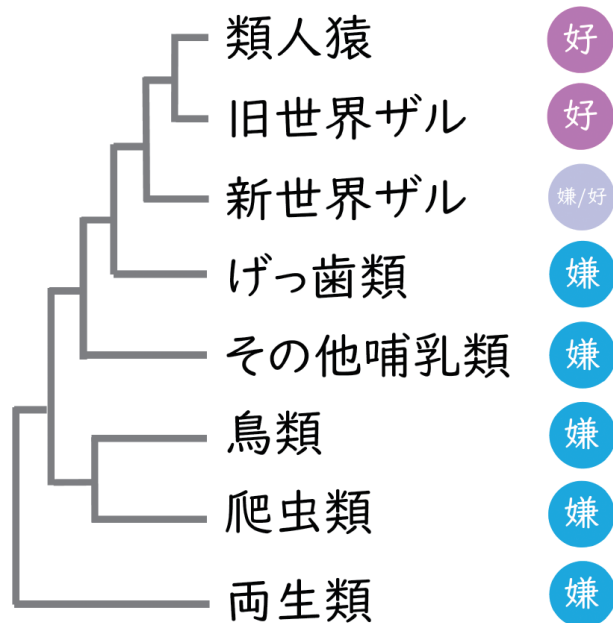


図1 現在わかっている陸上脊椎動物における酸味選好性のパターン。

Frank et al. (2022) を簡略化したうえで改変。

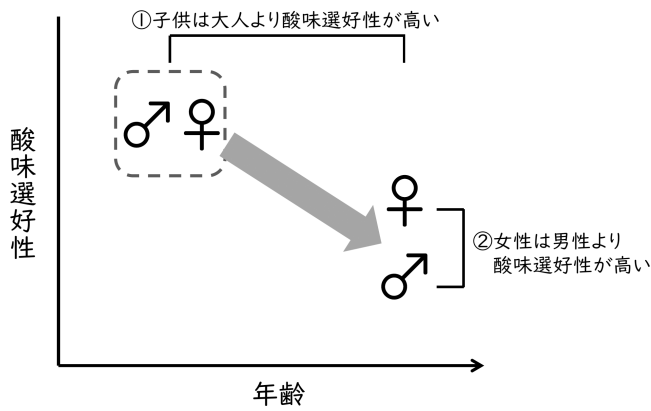


図2 年齢と性別が酸味嗜好性に与える影響について、現在までの研究で分かっているパターン。

もは、明るい色を好み、未知の味のキャンディーを食べたいという意欲が高い傾向にあった (Liem et al. 2004)。さらに、アイルランドの6-18カ月の乳児53名を対象にした研究では、酸味の受容に乳幼児間で差があること、生後15-20ヶ月になると、酸味の強い味 (0.029-0.065M) をはっきりと受け入れる乳幼児がいることがわかった (Blossfeld et al. 2007)。この実験では、酸味嗜好性の強い乳児ほど果物を選好することも示されている。大人では0.01M以上のクエン酸水溶液で非常に好ましくないと答える人の割合が最大になることを考えると、乳児の一部は大人よりはるかに強い酸味嗜好性を持っていることになる。成長に伴う酸味嗜好性の変化に関して学術的な研究は少ないが、食品産業では子供の持つ強い酸味への選好性はおやつの商品開発に利用されているようだ。大人が嫌悪するくらい非常に強い酸味を持った子供向けのおやつが多数開発・発売されている。

酸味嗜好性は性別による違いも報告されている (図2)。例えば、米国で実施された横断的調査 (Beaver Dam Offspring Study, $n = 2,374$) では、男性より女性の方が酸味の感じ方が強いことがわかった (Fischer et al. 2013)。そして、欧州1,020人を対象にした研究で、酸味の知覚が強い女性ほど酸味の嗜好性が高いことも示されている (Barragán et al. 2018)。また、2000年に味の素株式会社が日本の5000人を対象に実施した大規模調査でも、どの年齢層であっても女性の方が、高い酸味嗜好性を持つことがわかったようだ (日本経済新聞 2017)。

なぜ、子供や女性は、成人の男性よりも酸味嗜好性が高いのだろうか。性別や成長に伴う酸味嗜好性の違いの適応的意義は全く分かっていない。狩猟採集社会では女性や子供は餌資源として、男性よりも植物性食料 (根・芋・果物) への依存度が高いことが示唆されている。また、消化されやすく調理が必要ない果物は、進化適応環境において重要な「離乳食」だったかもしれない。現代においても、5-6カ月の乳児が対象の初期離乳食には、リンゴ・イチゴ・ミカンなど多数の酸味を持つ果物が含まれる。このような背景から、女性、乳

幼児や子供では果物を積極的に摂取するため酸味嗜好性が強くなったのかもしれない。女性や子供で酸味嗜好性が強い適応的意義は、これまでまったく検証されていないが、ヒトに近縁で果実食者でもあるが、ヒトのように性的分業がないチンパンジーなどの類人猿を対象に、性や成長に伴う酸味嗜好性の変化を調べることで部分的に検証できるかもしれない。

疲労と酸味嗜好性の関係

酸味は疲労との関連からもよく研究されており、運動疲労によって酸味の感じ方が変化することが知られている。また、酸味物質の1つであるクエン酸が疲労回復につながることは、機能性表示食品としていくつかの商品開発に利用されている。この節では、疲労と酸味の関係調べた研究を紹介する。

運動に伴う疲労によって、味覚の強度・感度・選好性が変化することが様々な研究によって示されている。Gauthier et al. (2020) はシステマティックレビューによって、運動と味覚変化の関係を調べた。その結果、急激な運動によって、甘味の強度・感度・選好性、いずれも上昇することを明らかにした。味強度とは一定の濃度に対して感じる味覚の強さであり、感度とは味覚を感じる最低濃度の低さのことである。一方、酸味に関する研究は少ないものの、強度に関して運動後に低下する一方で、選好性は増加することを示した。例えば、Horio and Kawamura (1988) は、58人の大学生を対象に、エアロバイクによる運動がスクロース、食塩水、クエン酸、カフェイン・グルタミン酸ナトリウム水溶液への選好性に与える影響を調べた。その結果、スクロースとクエン酸水溶液に対してのみ選好性が増加した。

運動に伴う疲労によってクエン酸などの酸味物質への選好性が高まるという事実から、ヒトは疲労に対処する「ため」に酸味物質を選好する、ということが推察されるかもしれない。実際、いくつかの研究で、クエン酸を摂取すると疲労度が回復することを示唆する結果が報告されている。三宅ら (2001) では、レモン/クエン酸の摂取によって、コントロールのグルコースと比べて、運動後の乳酸濃度が有意に低くなっていることを示した。またSugino et al. (2007) では、クエン酸の摂取で主観的疲労度のみが減少することがわかっている。一方、クレアチンホスホキナーゼや乳酸デヒドロゲナーゼなど疲労に関連する物質には影響していなかった。ただし、いずれの研究とも、各処理のサンプルサイズは6であり、クエン酸が疲労回復を促すという明確な証拠とは言えないだろう。クエン酸を含む機能性表示食品の届出情報によると、クエン酸と疲労回復の関係はほぼ日本でのみしか研究が行われておらず、数も少ない。そのためメタ解析などによる検証は行われていない。加えて、報告されている研究のうちいくつかには、製造企業に在籍者が著者として含まれるため、出版

バイアスのリスクがある。まとめると、クエン酸の摂取によって、運動後の乳酸濃度もしくは主観的疲労度が減少することを報告した研究がいくつかある。しかし、研究数自体の少なさ、個々の研究のサンプルサイズの少なさ、また実際の効果量の小ささをみても、現在のところ強い効果があるとは言えないだろう。クエン酸の疲労回復効果は人口に膾炙しているが、それに対応するほどの強い証拠があるとはいえず、より大規模なデータセットでの実証研究や多数の研究を対象としたメタ解析など、より包括的な研究が必要であるだろう。

進化的観点から重要なのは、クエン酸に多少の疲労回復効果があったとしても、クエン酸を摂取して疲労を回復させる「ため」に、運動後に酸味嗜好性が増加する反応が進化したとは言えないことだ。進化適応環境では酸味物質はクエン酸以外にも多くあり、強い効果があるとはいえないクエン酸の疲労回復という適応的意義のために、疲労後に酸味嗜好性を高めるという反応を進化させたとは考えにくいかもしれない。では、疲労に応じて酸味嗜好性が高まる適応的意義は、クエン酸の疲労回復効果以外には、どのようなものが考えられるだろうか。疲労後には、酸味だけではなく甘味に対する嗜好性が上昇することを考えると、果実の摂食を促進することと関連しているかもしれない。例えば、疲労によって素早い栄養摂取が必要になったときに、（これまでは摂食対象から外れていた）少し未成熟な果実を食べるために、酸味嗜好性が高まる反応が進化した可能性があるかもしれない。実際、このような自身のコンディションに応じた採餌レパートリーの変化は、様々な動物で報告されている（Plante et al. 2014）。

おわりに

この総説では、ヒトが持つ酸味の特徴を主に進化の観点から概説した。他の味覚に比べて、酸味に関してはその遺伝的基盤から、進化的意義まで多くのことがわかっていない。一方で、酸味は果実や発酵食品・飲料など、ヒトの食文化や嗜好品に大きくかかわっている。特に、果物は酸味を持つものが多く、甘味と酸味に関連する植物の代謝・生理・分子基盤がかなり解明されている。今後、ヒトだけでなく様々な霊長類・哺乳類が持つ酸味嗜好性と、果物を対象にした植物生理学的な研究が組み合わさることで、ヒトの進化史において果物がどのような重要な役割を果たしてきたかが解明されるだろう。それにより、動物の採餌行動と感覚器の進化など生物学の基礎的知見に新しい光が当たるかもしれない。そのような基礎的知見は、果物の育種や食品のマーケティングなど応用的において重要な情報となるだろう。さらには、人間の食文化・食の多様性を理解する新しい切り口となる可能性も秘めている。

和文抄録

味覚は、他の感覚器官と同じように生物が生活する環境の中で自然淘汰によって形づくられてきた。したがって、味覚の特徴や性質をよりよく理解するためには、進化的な視点が重要であろう。本総説では、ヒトの酸味嗜好性に関する既存の研究を要約し、その適応的役割について進化的観点から考察する。また、酸味嗜好性に及ぼす性別、ライフステージ、疲労の影響を検討した研究についてもレビューする。

引用文献

- Barragán, R., Coltell, O., Portolés, O., Asensio, E. M., Sorlí, J. V., Ortega-Azorín, C., J., González, J., Sáiz, C., Fernández-Carrion, R., Ordovas, J., M. and Corella, D. (2018). Bitter, sweet, salty, sour and umami taste perception decreases with age: Sex-specific analysis, modulation by genetic variants and taste-preference associations in 18 to 80 year-old subjects. *Nutrients*, 10: 1539.
- Blossfeld, I., Collins, A., Boland, S., Baixauli, R., Kiely, M., and Delahunty, C. (2007). Relationships between acceptance of sour taste and fruit intakes in 18-month-old infants. *British journal of nutrition*, 98: 1084-1091.
- Breslin, P. A. (2013). An evolutionary perspective on food and human taste. *Current Biology*, 23 (9), R409-R418.
- Darwin, C. (1877) Biographische skizze eines kleinen Kindes. Kosmos, 367-376.
- Fischer, M. E., Cruickshanks, K. J., Schubert, C. R., Pinto, A., Klein, B. E., Klein, R., Nieto, J., Pankow, J. S., Huang, G. and Snyder, D. J. (2013). Taste intensity in the beaver dam offspring study. *The Laryngoscope*, 123: 1399-1404.
- Frank, H. E., Amato, K., Trautwein, M., Maia, P., Liman, E. R., Nichols, L. M., Schwenk, K., Breslin, P. A. S. and Dunn, R. R. (2022). The evolution of sour taste. *Proceedings of the Royal Society B*, 289: 20211918.
- Gauthier, A. C., Guimaraes, R. D. F., Namiranian, K., Drapeau, V., & Mathieu, M. E. (2020). Effect of physical exercise on taste perceptions: A systematic review. *Nutrients*, 12 (9), 2741. Jiang, P., Josue, J., Li, X., Glaser, D., Li, W., Brand, J. G., Margolskee, R. F., Reed D. R. and Beauchamp, G. K. (2012). Major taste loss in carnivorous mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 4956-4961.
- Horio, T., and Kawamura, Y. (1998). Influence of physical exercise on human preferences for various taste solutions. *Chemical senses*, 23: 417-421.
- Kuga, M., Ikeda, M., Suzuki, K., and Takeuchi, S. (2002). Changes in gustatory sense during pregnancy. *Acta Oto-Laryngologica*, 122: 146-153.
- Liem, D. G., and Mennella, J. A. (2003). Heightened sour preferences during childhood. *Chemical senses*, 28: 173-180.
- Liem, D. G., Westerbeek, A., Wolterink, S., Kok, F. J., and De Graaf, C. (2004). Sour taste preferences of children relate to preference for novel and intense stimuli. *Chemical senses*, 29: 713-720.
- Liman, E. R., and Kinnamon, S. C. (2021). Sour taste: receptors, cells and

- circuits. *Current Opinion in Physiology*, 20: 8–15.
- Li, D., and Zhang, J. (2014). Diet shapes the evolution of the vertebrate bitter taste receptor gene repertoire. *Molecular biology and evolution*, 31: 303–309.
- Major taste loss in carnivorous mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109: 4956–4961.
- 三宅義明・山本兼史・長崎 大・中井直也・村上太郎・下村 吉治 (2001) ヒトにおけるレモン果汁およびクエン酸摂取が運動後の血中乳酸濃度に及ぼす影響. 日本栄養・食糧学会誌 54 : 29–33.
- 日本経済新聞 (2017) 臆病な男性と現実的な女性の嗜好 龍谷大学農学部教授 伏木 亨, 2017年11月18日 URL : <https://www.nikkei.com/article/DGXMZO21696440Z20C17A9MM0000/> (2022年 9 月26日 確認)
- Orloff, N. C., and Hormes, J. M. (2014). Pickles and ice cream! Food cravings in pregnancy: hypotheses, preliminary evidence, and directions for future research. *Frontiers in psychology*, 5: 1076.
- Plante, S., Colchero, F., and Calmé, S. (2014). Foraging strategy of a neotropical primate: how intrinsic and extrinsic factors influence destination and residence time. *Journal of Animal Ecology*, 83: 116–125.
- Remis, M. J. (2006). The role of taste in food selection by African apes: implications for niche separation and overlap in tropical forests. *Primates*, 47: 56–64.
- Sugino, T., Aoyagi, S., Shirai, T., Kajimoto, Y., and Kajimoto, O. (2007). Effects of citric acid and L-carnitine on physical fatigue. *Journal of clinical biochemistry and nutrition*, 41: 224–230.
- Tu, Y. H., Cooper, A. J., Teng, B., Chang, R. B., Artiga, D. J., Tumer, H. N., Mulhall E. M., Ye W., Smith A. D. and Liman, E. R. (2018). An evolutionarily conserved gene family encodes proton-selective ion channels. *Science*, 359: 1047–1050.
- Weenen, H., Olsen, A., Nanou, E., Moreau, E., Nambiar, S., Vereijken, C., and Muhardi, L. (2019). Changes in taste threshold, perceived intensity, liking, and preference in pregnant women: A literature review. *Chemosensory Perception*, 12: 1–17.