

嗅覚識別と選択的注意

滝口 昇

注意（アテンション）とは現在の経験の中の一部を能動的に選択・強調して効果的な行動を導くものであり、おもに聴覚および視覚系において解析が行われてきた。筆者らは行動実験により身近な混合臭である酒類に対するマウスのにおい識別行動を解析していくうちに、同一系統のマウスが同一の識別課題を与えられたにも関わらず、特定の識別課題において応答に明確な個体差が生じる事を見いだした¹⁾。この現象が注意による必要な情報の取捨選択によって引き起こされる、すなわち注意による処理に用いられる情報の取捨選択が嗅覚系においてもなされていると考えられるが、実際に嗅覚系において注意の機能に関して行われた研究はほとんど見られない。

本稿では、嗅覚系における注意の存在と、この嗅覚系の注意が学習によって変容すること、さらには形成された注意の個体差によって識別行動に個体差が現れる可能性について、行動学的実験から得られた結果を基に説明する。

注意（アテンション）とは

アテンション（注意）とは現在の経験の中の一部を能動的に選択・強調して効果的な行動を導くものであり、情報処理の進行を制御するメカニズムとしてとらえられている²⁾。Morayは注意の機能として集中的注意、選択的注意、分割的注意、予期、期待の4分類を割り当てている³⁾。なかでも選択的注意については、情報の選択が知覚・認知より前の処理段階で行われるのか、知覚・認知以降の処理段階で行われるのか、また注意の向けられなかった情報はどの程度まで処理されているのかについての議論が聴覚および視覚系を対象に盛んに行われてきた。

聴覚においては、まずCherryが両耳分離微取と追従と呼ばれる手法を用いてカクテルパーティ現象を説明し、きわめて強力な選択機能が存在する事を示した⁴⁾。Broadbentは単一チャンネル限界容量モデルを提唱し、初期の処理段階で物理的特徴を手がかりに情報の選択が行われるとした⁵⁾。その後、物理的特徴に基づく選択モデルや単一チャンネル理論に次々と反証が出され⁶⁻⁹⁾、

Treismanは、物理的分析から意味的分析に至る情報処理の階層構造を仮定し、処理量が限界容量内であるならば注意の向けられていないメッセージも高次の処理が行われる可能性を考える注意の減衰モデルを提唱した¹⁰⁾。これに対してDeutschらやNormanは、情報の選択を知覚的限界に求めるのではなく、複数の反応の統合に求めるものとして反応限界モデルを提唱した^{11,12)}。ここではすべての刺激情報が一度意味レベルまで分析を受けた後、反応選択の段階で初めて選択を受けると仮定されている。

視覚においてはEriksenらの視覚における実験パラダイム（Eriksenパラダイム）¹³⁾を基に、Posnerは選択的注意が視野内を照らすスポットライトのようなものであると提唱し（スポットライト説）¹⁴⁾、Eriksenらはこの説を拡張する形でズームレンズメタファーを提唱した¹⁵⁾。しかしながら、課題無関連刺激を初期選択的に排除することが困難であることが徐々に示され、ネガティブプライミング効果などの視知覚の後期の処理段階で情報が選択されるとする知見¹⁶⁾が得られてきたことから、現在では選択的注意に何らかの後期選択的機能が備わっているというコンセンサスが得られている¹⁷⁾。初期選択説と後期選択説を融合したモデルとして、Lavieは知覚的負荷が注意による選択の位置を決定する主要な役割を果たしているという注意の負荷理論を提唱している¹⁸⁾が、課題負荷や注意資源容量をどのように定義するかといった問題が残っている¹⁹⁾。

嗅覚についても、多種多様に存在するにおい物質を効率的に判断、すなわち多量のおい情報を処理するためには、注意に類する機構が存在することが考えられる。しかしながら、嗅覚系における注意に関する研究は、これまであまり行われていない。

におい識別行動実験から選択的注意を探る

実験対象動物 実験にはC57BL/6Jマウスのオス30個体を用いた。8週齢から実験を開始し、12時間の明暗条件下で、温度、湿度とも一定条件で飼育した。すべて

の学習および検定は明条件のサイクルにおいて行った。学習を開始するまではエサおよび水の摂取に制限は掛けしていない。

学習および識別対象 学習および識別対象としては酒類（3種類の赤ワインと2種類の白ワイン、1種類のロゼワイン、日本酒、梅酒）と純物質（isoamyl acetate (IA), citral (Ci), ethyl butyrate (EB), linalool (Li), L-carvone (Car), (R)-(+)-limonene (Lem), ethyl valerate (EV), geraniol (Ger), methyl caproate (MC))を用いた。識別実験において純物質はミネラルオイルで適宜希釈（通常5% v/v）して用いた。赤ワインの成分分析はガスクロマトグラフィー（Shimadzu GC-2010）を用いて行った。カラムはAgilent Technologies社製のINNOWAXカラム（60 m × 0.53 mm × 1 μm）を使用し、ダイレクトインジェクション法²⁰⁾で測定した。個々のピークの同定はメルシャン株式会社に依頼した。

Y-maze behavioral assay マウスのにおい識別学習および検定にはY-maze behavioral assay^{21,22)}を一部変更して用いた。実験前にマウスは絶水状態にしておき、成功報酬として水を数滴与えた。各マウス1日1セッション、24試行の識別行い、正解のにおい物質の位置は各試行においてランダムに変更した。計30匹のマウスを10匹ずつA、B、Cの3グループに分け、それぞれ赤ワインA、IA、3種類の物質の混合物（IA+Li+Ci）を学習させた。正答率70%以上を学習成立の基準とし、他の物質との識別実験を行った。

マウスによる酒類のにおい識別 マウスが学習によ

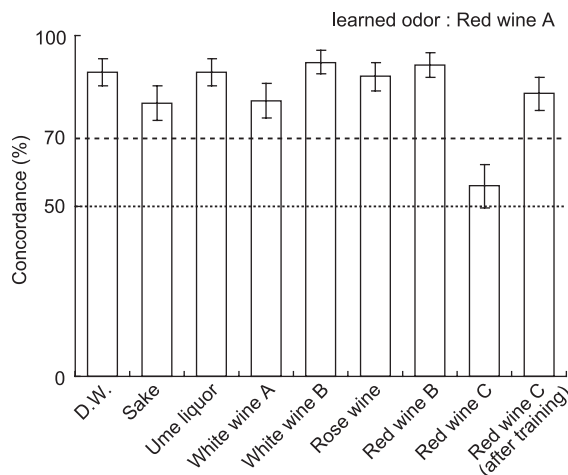


図1. 赤ワインと他の酒類とのにおい識別実験結果

り酒類のにおいを識別することが出来るかどうかを明らかにするため、Y字迷路において2つのにおいを識別する訓練を、オペラント条件付けによって行った。絶水条件下のA群のマウスは、まず識別課題として水を報酬として受け取れる赤ワインAと無報酬の蒸留水のにおいをもちいて訓練された。正答率は訓練開始後徐々に上昇し、 $89.2 \pm 3.9\%$ (means \pm confidence interval; number of trials=240) に達した後、この状態が維持された。5セッション後には赤ワインAを識別していると判断できる正答率70% ($p < 0.05$) 以上の水準に達した事から、学習訓練は5セッション程度で完了しており、また、マウスが赤ワインAを識別することができることが示された。その後、学習させた赤ワインAを他の酒類のにおいと識別することが可能であるか調べた(図1)。その結果、マウスは赤ワインAとにおいが明らかに異なる日本酒、梅酒、2種類の白ワイン、ロゼワインとを確実に識別する事が出来た(>70% concordance)。このことから、マウスは学習により酒類のにおいを識別できることが示された。続いてにおいの比較的近い酒類との識別能を調べるため、赤ワインではあるが、銘柄の異なる赤ワインとの識別を行わせた。赤ワインBに対しては容易に識別することができたにもかかわらず、赤ワインCに対しては初め識別することが出来なかった($55.8 \pm 6.3\%$)。ガスクロマトグラフィーによる解析の結果、赤ワインAに含まれる揮発性成分のクロマトグラムは、赤ワインBよりもCに似ていたが、完全に一致しているわけではなく、全体のおいとしては異なるものだと考えられる。個体ごとの正答率をみると、赤ワインAとCの識別においては、ある2個体は正答率が70%以上であるのに対して、他の2個体は30%以下、残りは50%近辺というように、個々の個体の正答率はひどくばらついていた。これは、似てはいるが完全には同一ではないにおい同士の識別の場合、個体差が現れることを示している。正答率が30%以下の個体については、赤ワインCを正解のにおいと間違えて選択していると、50%近辺の個体については、2

表1. 各個体の酒類におい識別実験の正答率

マウス	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	平均
学習前	75	79	54	58	50	67	67	63	17	29	56 \pm 6
学習後	96	88	79	83	88	88	92	88	71	58	83 \pm 4

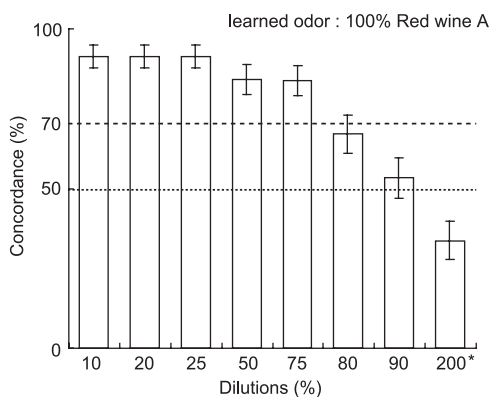


図2. 赤ワインの濃度(におい強度)がにおい識別におよぼす影響. *: 100%濃度の赤ワインを、揮発面積を二倍となるようにしてもちいた.

つのおいの違いを識別できなかったためと考えられる(表1, “Before”). これは各個体においてにおいの違いを識別するために注意を向けている(アテンション)部分が異なっているためであると考えられ、嗅覚における注意の存在を示唆するものである. 赤ワインCに対してさらに5セッションの学習を行ったところ、興味深いことにほとんどの個体が赤ワインAとCの違いを識別する事が可能となった(表1, “After”). このことは一度形成された注意が再学習により変化しうることを示唆している.

におい強度の識別 におい分子は複数の嗅覚受容体群によって異なる感受性で受容されるため、においの質は応答する受容体群の組合せコードとして表現されているという考えが一般に受け入れられている²³⁻²⁶. このことはにおいの強度が異なると、においの質も異なって感じられることをも意味している. 酒類を含む複雑な混合臭の場合は特に、においの強度が微妙に変わることで異なるにおいとして認識される可能性がある. そこで、におい強度の変化によるにおいの質の違いを識別することが出来るかどうかを調べるため、A群に属するマウスに対して、学習させた赤ワインAの濃度を識別することができるかどうか検定を行った. マウスは濃度100%の赤ワインAと10~75%濃度の赤ワインAとを明らかに識別することが出来た(図2). 100%赤ワインAと80%赤ワインAの識別においては正答率が若干低下し(67.1 ± 5.9%), 90%濃度の赤ワインAとの識別では正答率はさらに低下し、マウスがこれら2つを識別する事が出来ていないと考えられる53.3 ± 4.6%となった. マウスが赤ワインAと蒸留水とを識別できることを確かめた

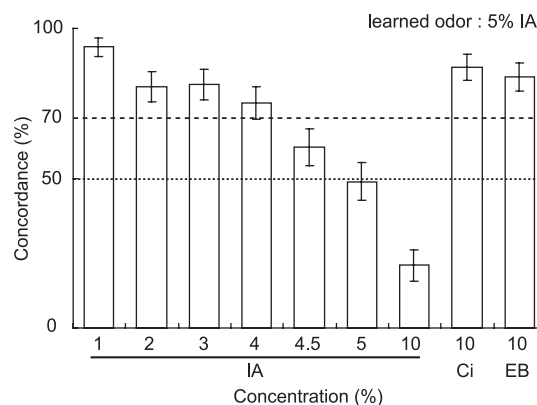


図3. におい強度がにおい識別におよぼす影響 (単一のにおい成分)

後、マウスが100%と200% (odor boxに置く100%赤ワインAの容器の表面積を2倍にしたもの)の赤ワインAとのかぎわけが可能であるかどうかを調べた. 興味深いことに、正答率は50%を大きく下回り(33.8 ± 6.0%), マウスが学習させた100%赤ワインAよりも、よりにおいが強い200%赤ワインAを好む傾向があることを示している. この後さらに数セッション学習を重ねたが、結局マウスは識別することができなかった. 以上のことから、マウスは学習させたワインの濃度よりも80%以上低い濃度のワインに対しては違いを識別可能であるが、濃度が学習させたワインに近いと識別が難しくなる事が明らかとなった. また、学習させたワインよりもにおいの強度が強い場合には、より強いにおいを選択する事が明らかとなった.

単一のにおい成分についても混合臭と同様ににおいの強度を識別可能かどうか明らかにするため、また、単におい強度のみを手がかりに識別を行っているのかどうかを調べるため、以下の実験を行った. B群に属するマウス10匹に対して、まず5% IAとミネラルオイルを識別させるための訓練を行った(図3). 訓練後(正答率>70%達成後)は、マウスは5% IAと1~3% IAとを識別することが可能であった. 5% IAと4%および4.5% IAとの識別においては、それぞれ正答率が低下しており(それぞれ75.0 ± 5.5%, 60.4 ± 6.2%), 学習させた濃度と同じ5% IAとの識別においてはさらに正答率が低下し、五分五分のレベル(48.8 ± 6.2%)にまで下がった. さらに濃度を上げて10% IAとの識別においては、正答率は20.8 ± 5.1%まで落ち込み、明らかに10% IAを選択

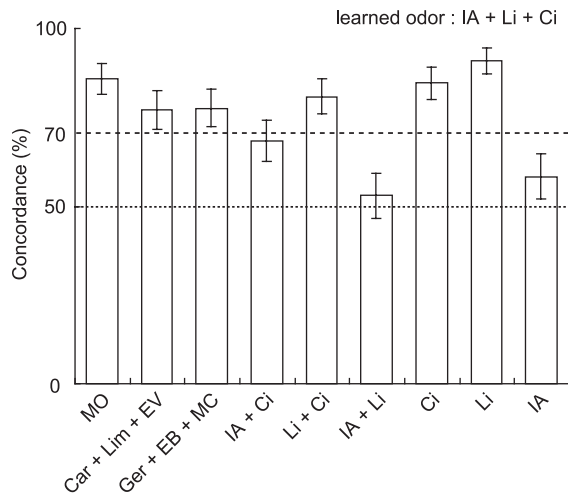


図4. 混合臭を用いたにおい識別実験結果

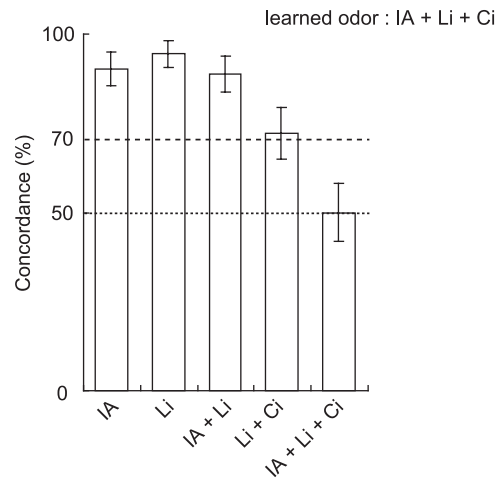


図5. 再学習後の正答率の変化

していた ($p < 0.05$). 一方, 10% CiやEBとの識別においては, それぞれ80%以上 ($p < 0.005$) の正答率で識別が可能であった.

これらの結果から, マウスは同じにおい成分同士の識別においてのみ, より強度の強いにおいを選ぶ傾向にあることが示された. また, 酒類, 純物質どちらを用いた実験においても, 顕著な個体差については認められなかった.

純粋なおい成分の混合物同士のおい識別 赤ワインは複数のにおい成分の混合物であるため, 個々のにおい成分それぞれがにおい識別時においてどのように関与しているのかを明らかにすることは困難である. そこで, におい源となる物質を簡略化するために, 既知の純粋なおい成分の混合物を用いることにした. まず, C群に属するマウス10匹に対して, 3種類のにおい成分の混合物 (IA, Li, Ciをそれぞれ5%ずつ混合したもの (IA+Li+Ci). 合計で15%のにおい成分を溶媒であるミネラルオイルに溶かしたもの) をミネラルオイルから識別するためのトレーニングを行った (図4). 正答率が70%を超え学習が完了した後, マウスは学習した混合臭と他の混合臭 (L-カルボン, リモネン, バニリン酸エチルの混合臭 (Car+Lim+EV), およびゲラニオール, 酪酸エチル, カブロン酸メチルの混合臭 (Ger+EB+MC)) とを識別することが可能であった. 続いて学習に用いた混合臭 (IA+Li+Ci) とその構成成分の内2種類を混合したものとの識別を行った. その結果, 正答率はそれぞ

れ, $68.3 \pm 5.9\%$ (IA+Ci), $80.8 \pm 5.0\%$ (Li+Ci), $52.9 \pm 6.3\%$ (IA+Li) となった. 同様に学習に用いた混合臭 (IA+Li+Ci) とその構成成分それぞれとの識別を行ったところ, シトラールとリナロールに対しては容易に識別することが可能であった (それぞれ $84.6 \pm 4.6\%$; $p < 0.005$ および $90.8 \pm 3.7\%$; $p < 0.001$) が, IAに対しては識別することが出来なかった ($58.3 \pm 6.2\%$). これらの結果は, マウスはIAを含む混合臭に対して識別が出来ないことを示しており, マウスはにおいの識別に特定のにおい成分 (IA) に注意を向けている (IAのにおい情報のみを利用している) ことを示唆している.

学習に用いた混合臭とIAとの識別を可能とするためにさらに訓練を続けたところ, 数セッション後に識別が可能となった (図5). 興味深いことに, この訓練を行うことによって, 以前は明らかに可能であったLi+Ciとの識別能力が低下していた (72.2 ± 7.3). また学習させた混合臭同士での識別をおこない, 正答率が50%レベルに低下する事を ($50.0 \pm 8.2\%$) 確認した. この場合各個体の正答率に明確な個体差は見られなかった.

選択的注意とにおい識別情報処理の変化

今回, われわれはマウスのおい識別行動を解析することで, においがどのようにして識別されているのかを調べた. マウスに特定のにおいを学習させ, そのにおいを対提示する別のにおいから識別させることで, 嗅覚系における情報処理機構を探った. これらの実験の結果か

ら、マウスがにおいを識別する時、におい情報をすべて利用するのではなく、その一部分に“注意”を向けていることが初めて示された。また、この嗅覚系における“注意”は学習によって、変容し得るようである。

複合臭である赤ワイン同士のにおい識別の実験から、同一系統のマウスが、同一のにおい識別課題を課せられているにも関わらず、識別可能な個体、識別不可能な個体、そして誤答し続ける個体と異なる3つの応答がそれぞれ現れた(図1, 表1)。このことから、同じにおいであっても、個体によってその情報処理の仕方に差異があることが示唆された。また、トレーニングを重ねることで、識別困難な課題を克服できるようになったことから、においの情報処理の仕方は変容しうることが示唆された。では、この情報処理の差異は、どのような様式で生じているのであろうか。

既知の3種のにおい物質からなる混合臭を用いた識別実験において、マウスは学習した混合臭 (IA+Li+Ci) をその構成成分であるIAが含まれるにおいから識別出来なかった(図5)。これは、マウスが混合臭を学習する時、IAの情報にのみ注目していたためだと考えられ、マウスがにおいを認識・識別する際、受容したにおいの情報すべてではなく、その一部分に注目していることが示唆された。このような受容した情報の一部に注目し、他の余計な情報を切り捨てるという概念は“注意”と呼ばれ、視覚²⁷⁾や聴覚²⁸⁾の分野ではよく知られている。嗅覚においても、この注意の概念は存在していると考えられている。生物は多種多様なにおいが混在する環境中において、その一部を意味のあるまとまりとして捉えて、特定のにおいとして認識し、知覚していると考えられている²⁹⁾。筆者らの示した結果は、この考えをさらに推し進め、マウスが特定のにおいを認識する時、そのにおいの特徴的な一部分に注意を向けて、それ以外の情報を無視している可能性を示唆している。この注意によって嗅覚系で処理すべき情報量を減らすことで、識別という行動が効率的に行われているのかもしれない。複合臭である赤ワイン同士のにおい識別の実験で示された個体差は、この注意が個体によって異なっていることを示唆している。今回既知の3種のにおい物質からなる混合臭を用いた識別実験においては明確な個体差は見られなかった。筆者らのこれまでの研究では、既知の物質の混合物を用いた実験においても、識別させるにおい成分に構造

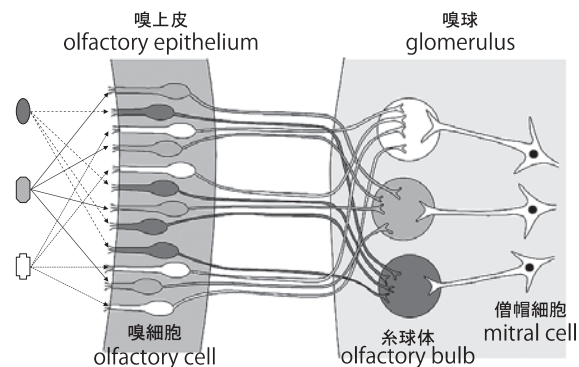


図6. おいを受容と嗅球糸球体への集約

類似物質を用いて識別の難易度を上げることによって個体差が表出してくるという結果も得られており、今回個体差が見られなかったのは、IAがより注意を向けやすい特徴を持っていたのではないかと考えている。におい強度の識別実験の場合は、同じにおい物質同士の識別であり、実際に注意が異なっても注意している部分でのにおい強度の違いを比較することは可能であるため、結果には反映されなかったのではないかと考えている。

筆者らが示したもう一つ重要な結果は、この注意は学習によって変容し得るということである。トレーニングを重ねることで、個体差が生じた赤ワイン同士の識別をほとんどすべての個体が達成できるようになったことがそれを如実に表している(図1, 表1)。既知の3種のにおい物質 (IA+Li+Ci) を用いた実験においても、トレーニングを重ねることで、最初は識別不可能だった、IAが含まれるにおいからの識別が出来なくなったことから、注意がIAからIA以外の特徴 (LiやCi) に移行したと考えられる。この過程には、におい識別に関与する脳領域における神経可塑性のダイナミックな変化が伴っていると考えられる。

では実際にこの注意の基盤となる可塑性の変化は嗅覚系のどの処理段階で起こっているのであろうか。においを嗅覚受容体 (OR) で受容した時、それらの情報は嗅球上の糸球体へ集約される^{25,30,31)} (図6)。その結果、においに対する特定の糸球体応答パターンが嗅球上におい地図として現れることが示されており^{25,32-36)}、Johnsonらは、ラットを用いてにおい物質と嗅球上におい地図の関係について詳細に解析し³⁷⁻³⁹⁾、Web上で

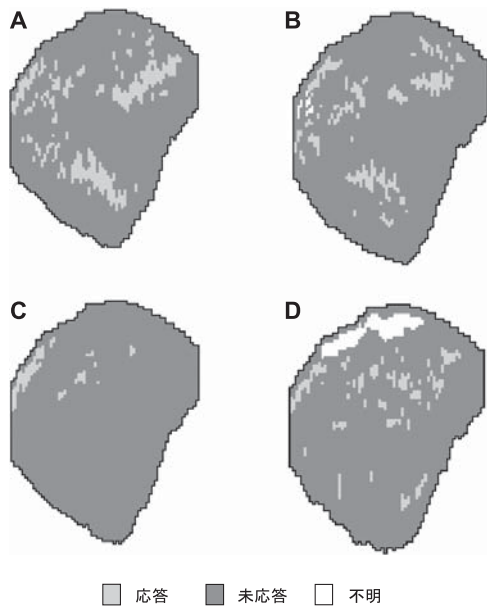


図7. 学習前後の嗅球上の応答パターン変化. A, 学習前IA応答; B, 学習後IA応答; C, 学習前MO応答; D, 学習後MO応答.

公開している⁴⁰⁾. この嗅球上のおい地図は個体間ではほぼ同様であると考えられているため、情報処理の差異は、より高次の嗅皮質と呼ばれる領域で生じている可能性が考えられる。Zouら⁴¹⁾は、嗅皮質において、においによって異なる応答が現れることを示している。そのなかで、梨状皮質前野 (anterior piriform cortex, APC) における応答パターンは、左右の半球と同様に個体間においても同様である一方で、別の嗅皮質の領域では、においに応答するニューロンの数やパターンがわずかに異なると報告されている。これらのことから、同一のにおいは嗅球上で同様の応答パターンとして表現されるが、より高次の嗅皮質において異なる処理が加えられるため、その処理の結果として現れる行動に個体差が生じるという可能性が考えられる。

一方で、上記のさまざまな報告は、何のにおいも学習していないマウス (Native mice) における実験によって得られた結果である。われわれの実験のように、特定のにおいを学習させたマウスにおいては、事情が異なるかもしれない。実際に、Salsedoら⁴²⁾は*c-fos*を標的にした免疫染色法を用いて、特定のにおい (ethyl butyrate) に対する嗅球上の応答パターンが、学習の前後で変容することを報告している。そのため、今回筆者らが報告した複合臭に対する行動レベルにおける個体差が、においの

受容レベルにおける応答パターンの差異によって生じている可能性を無視することはできないだろう。筆者らは現在、IA学習前後の嗅球上の応答パターンを、Salsedoら⁴¹⁾と同様の方法を用いて比較しているが、確かに学習前後でIAに暴露させたマウスの嗅球上の応答パターンが変化することが確認されている (図7-A, B)。ただ、コントロールとして用いているミネラルオイル (無臭物質) に対する応答パターンも変化しているため (図7-C, D)、マウスの嗅球では、選択的注意そのものではなく、より高次領域での選択的注意形成を効率よく行うための前処理を行う機構 (においの特徴をより際立たせる機構) が形成されているのではないかと、現在考えている。その結果として、学習していないにおいの認識にも変化を与えている可能性も考えられる。これらは、学習前後の各領域での応答パターンを、免疫組織化学的手法を用いて比較することで、明らかにしていく必要があるだろう。

今回筆者らが示したように、Y-maze behavioral Assay にはにおい識別行動を詳細に解析できるため、非常に有用であると考えられる。マウスのにおい識別能は感度が高く、同じにおい物質の濃度の違いを識別することができる (図2, 3)。混合臭 (赤ワイン)、純物質 (IA) のそれぞれの場合に共通して、学習したにおいに対して80%の濃度になると識別できなくなった。においは複数の嗅覚受容体群によって異なる感受性で受容されていて、濃度依存的に応答する受容体群が増加することが示されている²²⁻²⁵⁾。またそれに伴って、嗅球における応答パターンも濃度依存的に変化することが示されている^{25, 32-34)}。筆者らの行動レベルからの解析により、20%程度の濃度差では、受容レベルでの応答パターンはほとんど変化しないことが示唆される。

また一方で、純物質 (IA) の識別課題において、識別対象が学習したにおいと同一で濃度が高い場合、有意にそちらを正解だと勘違いして選択した (図3)。学習したにおいとは別のCiやEBの場合、濃度が高くても容易に識別できた。同一のにおい同士の識別課題の場合、マウスは同じにおいに曝され続けるので、嗅覚順応が起こっているのかもしれない。もし1セッション (=24試行) の間に順応が起こるのであれば、前半の12試行に比べて、後半の12試行の方が正答率は下がると考えられるが、実際は、前半後半ともに正答率は変わらず低い (data not shown)。順応だけで説明出来ないとすれば、学習し

たにおいのパターン(さらに言えば,注意を向けたパターン)でより強度の強い方を選択するような情報処理のメカニズムが存在しているのかもしれない。

現在,活発な研究により,においの情報がどのように受容され,コード化されるかが次々に明らかにされている。しかし,においの識別という高次機能が実現されるメカニズムを解明するには,より高次の情報処理過程の詳細な解析が必須である。今回筆者らは,マウスのおい識別行動の解析から,におい識別において注意が存在していて,それが学習によって変化し得ることを示した。この嗅覚系における注意 (olfactory attention) はにおい識別行動を詳細に解析することによって初めて示された概念である。今後ますます,行動レベルの解析によって明らかにされる知見の重要性が高まっていくと思われる。筆者らは,現在活発に研究されている分子レベルの解析から得た知見と,行動レベルの解析から得られる知見の双方を統合的に解析することで,嗅覚系の情報処理のメカニズムがさらに明らかにされていくことを期待している。

文 献

- 1) Takiguchi, N. *et al.*: *Chem. Senses*, **10**, 1093 (2008).
- 2) Norman, D. A.: memory and attention (2nd edition). John Wiley & Sons, San Diego, CA (1976).
- 3) Moray, N.: Attention: Selective progress in vision and hearing. Academic Press, NY (1969).
- 4) Cherry, E. C.: *J. Acoust. Soc. Am.*, **25**, 975 (1953).
- 5) Broadbent, D. E.: Perception and communication. Pergamon Press, London (1958).
- 6) Moray, N.: *Q. J. Exp. Psychol.*, **11**, 56 (1959).
- 7) Gray, J. A. and Wedderburn, A. A. I.: *Q. J. Exp. Psychol.*, **12**, 180 (1960).
- 8) Karlin, L. and Kestenbaum, R.: *Q. J. Exp. Psychol.*, **20**, 160 (1968).
- 9) Gopher, D. and Donchin, E.: Workload: An experimentation of the concept. In Boff, K., Kaufman, L., and Thomas, J. (eds.), Handbook of perception and performance (vol. II), Wiley, NY (1986).
- 10) Treisman, A.: *Psychol. Rev.*, **76**, 282 (1969).
- 11) Deutsch, J. A. and Deutsch, D.: *Psychol. Rev.*, **70**, 80 (1963).
- 12) Norman, D. A.: *Psychol. Rev.*, **75**, 522 (1968).
- 13) Eriksen, B. A. and Eriksen, C. W.: *Percept. Psychophys.*, **16**, 143 (1974).
- 14) Posner, M. I.: *Q. J. Exp. Psychol.*, **32**, 3 (1980).
- 15) Eriksen, C. W. and St. James, J. D.: *Percept. Psychophys.*, **40**, 225 (1986).
- 16) Tripper, S. P.: *Q. J. Exp. Psychol.*, **37**, 571 (1985).
- 17) Luck, S. J.: Neurophysiology of selective attention. In Pashler, H. (ed.), Attention. Psychology Press Ltd., East Sussex, UK, p. 257 (1998).
- 18) Lavie, N.: *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, **20**, 451 (1995).
- 19) Styles, E. A.: The psychology of attention. Psychology Press Ltd., East Sussex, UK, p. 257 (1997).
- 20) Peinado, R. A. *et al.*: *J. Agric. Food. Chem.*, **52**, 6389 (2004).
- 21) Yamaguchi, M. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **78**, 5817 (1981).
- 22) Yamazaki, K. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 1522 (1999).
- 23) Malnic, B. *et al.*: *Cell*, **96**, 713 (1999).
- 24) Touhara, K. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 4040 (1999).
- 25) Buck, L. B.: *Cell*, **100**, 611 (2000).
- 26) Kajiya, K. *et al.*: *J. Neurosci.*, **21**, 6018 (2001).
- 27) Buck, L. and Axel, R.: *Cell*, **65**, 175 (1991).
- 28) Kayser, C. *et al.*: *Curr. Biol.*, **15**, 194 (2005).
- 29) Wilson, D. A. and Stevenson, R. J.: *Trends Neurosci.*, **26**, 243 (2003).
- 30) Mombaerts, P.: *Science*, **286**, 707 (1999).
- 31) Shepherd, G. M. *et al.*: Olfactory bulb. In Shepherd, G.M. (ed.), The synaptic organization of the brain. Oxford UP, New York, p. 165 (2004).
- 32) Mori, K. *et al.*: *Science*, **286**, 711 (1999).
- 33) Rubin, B. D. and Katz, L. C.: *Neuron*, **23**, 499 (1999).
- 34) Uchida, N. *et al.*: *Nat. Neurosci.*, **3**, 1035 (2000).
- 35) Johnson, B. A. *et al.*: *J. Comp. Neurol.*, **393**, 457 (1998).
- 36) Fletcher, M. L. *et al.*: *J. Neurophysiol.*, **102**, 817, (2009).
- 37) Johnson, B. A. *et al.*: *J. Comp. Neurol.*, **449**, 180 (2002).
- 38) Johnson, B. A. *et al.*: *J. Comp. Neurol.*, **483**, 205 (2005).
- 39) Johnson, B. A. and Leon, M.: *J. Comp. Neurol.*, **503**, 1 (2007).
- 40) "Glomerular Activity Response Archive" <http://gara.bio.uci.edu/>
- 41) Zou, Z. *et al.*: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **102**, 7724 (2005).
- 42) Salcedo, E. *et al.*: *Chem. Senses*, **30**, 615 (2005).