

脊椎動物的化學感覺

五



心理學叢書

脊椎動物的化學感覺

帕 刻 著

臧 玉 海 譯

商務印書館發行

民國二十一年一月二十九日
 敝公司突遭國難總務處印刷
 所編譯所書棧房均被炸燬附
 設之涵芬樓東方圖書館尙公
 小學亦遭殃及盡付焚如三十
 五載之經營墮於一旦迭蒙
 各界慰問督望速圖恢復詞意
 懇摯銜感何窮敝館雖處境艱
 困不敢不勉爲其難因將需用
 較切各書先行覆印其他各書
 亦將次第出版惟是圖版裝製
 不能盡如原式事勢所限想荷
 鑒原謹布下忱統祈垂鑒

上海商務印書館謹啓

版 權 所 有 翻 印 必 究

中華民國十七年四月初版
 民國廿二年三月
 行國 難 後 第 一 版

(四 五 八)

心理學叢書
 脊椎動物的化學感覺一册

Snell, Taste and Allied Sense
 in the Vertebrates

每册定價大洋壹元肆角

外埠酌加運費匯費

原 著 者 G. H. Parker

譯 述 者 臧 玉 海

發 行 兼 印 刷 者 上 海 河 南 路 商 務 印 書 館

發 行 所 上 海 及 各 埠 商 務 印 書 館

著者原序

感覺器官(sense organs)向爲人所注意，因爲他們是人心的門戶。若沒有感官，我們的智能生活就要歸於烏有，從聾人和瞎人就可知缺乏一副感官是怎樣的利害了。

雖然耳目最爲學者注意，別的感官，如嗅官和味官，也一樣值得研究。這些感官之所以重要，在於警告我們以環境中特別關於食物之不利的情形，他們不只是有這保護的作用，并能引起一串活動，結果使機體得到完滿的營養。營養管(alimentary canal)中消化液(digestive juices)的分泌和其他類似的活動對於食物的消化和吸收是必要的，其引起與助進這種活動者都是那些感官的作用，所以他們的活動和我們精神狀態的關係雖比耳目較淺，但是對於機體的健康很是要緊，實在和所謂高等感覺(higher senses)者同樣爲我們所必需。

嗅覺味覺，和幾個普通不很知道的感觉，差不多自成一類；他們有些機能上的交互關係和發生上的接近，本書就是從這個觀點來講這些感覺，講明的原則也適用於他類感官。這些原則較舊觀念有動性，因爲舊觀念未能把機能和構造緊緊連串起來。

著者很感謝本叢書(譯者按，本書是實驗生物學叢書之一)的編

者，由他們的啓迪，使本書有許多改善。著者又感激他的妻給他細心校訂手稿。他也要致謝許他採用著作上的圖的那許多人。圖的出處都在書中注明。未注明的即是著者的創作。一切的圖全是 E. N. Fisher 先生畫的。

著者。

哈佛大學。

一月，1922。

目 錄

第一章	感官的性質	1
第二章	嗅官的解剖	9
第三章	嗅覺的生理	27
第四章	鋤鼻器官或 Jacobson 氏器官	72
第五章	普通化學感覺	82
第六章	味官的解剖	89
第七章	味覺的生理	110
第八章	各種化學感覺的交互關係	142

附錄 英漢名詞對照表

附 圖

1. 人的右鼻腔之側壁·····	10
2. 人的右鼻腔之橫剖面·····	11
3. 小豬鼻腔內的呼吸上皮·····	12
4. 人的嗅瓣·····	13
5. 豬的胎兒之嗅覺上皮·····	14
6. 小鼯鼠的嗅覺上皮·····	15
7. 人的嗅覺細胞和支持細胞·····	16
8. 蛙的嗅覺細胞和支持細胞·····	17
9. 梭魚的嗅覺細胞，示纖絲·····	17
10. 雞的胎兒之嗅覺上皮·····	20
11. 鮫頭的腹面·····	21
12. 人的右鼻腔的圖解，示吸入的氣流之方向·····	30
13. 單嗅覺計·····	33
14. 複嗅覺計·····	34
15. 雙髻鮫頭的腹面·····	47
16. 嗅覺疲勞曲線·····	50
17. 嗅覺稜柱·····	54

-
18. 各類芳香體(嗅覺刺激)的分子構造之圖解.....58
19. 人的胎兒頭, 示鋤鼻器官的氣孔.....73
20. 人的左鼻腔之裏面.....73
21. 小蛙鼻喙的橫剖面.....74
22. 蛇的胎兒頭之橫剖面.....75
23. 小貓鼻中隔的橫剖面.....76
24. 綿羊的鋤鼻器官之上皮.....77
25. 人舌的背面.....91
26. 蕈狀乳頭的縱剖面.....91
27. 輪廓乳頭的縱剖面.....92
28. 鯰魚的側面, 示顏面神經的味枝.....93
29. 一個單純味蕾.....94
30. 一個複合味蕾.....94
31. 家兔的味蕾.....98
32. 貓的味蕾.....99
33. 歐洲鯉魚的味蕾..... 100
34. 人舌的圖解, 示神經分布..... 101
35. 人的味神經的通路之圖解..... 102
36. 人舌的圖解, 示四種味覺的分布..... 125
37. 脊椎動物化學接受器的各系之圖解..... 152

第一章

感官的性質

目次：—— 1 對於感官的舊觀念。 2 由反射動作說修正了的見解。
3 接受器的發生。 4 參考書。

1 對於感官的舊觀念

在流行的教科書中，普通以為感官 (sense organs) 是把構成人的精神生活的神經印象供給於腦的器官。這些器官尋常不住的活動，把連續的衝動灌輸於中樞神經器，從此使我們知道環境中繁複的變化。耳目所接的變化，綿連不斷，我們非但由此適應環繞我們的物質世界，並且適應以語言文字為元素的觀念世界。

從構造上看來，感官乃是細胞經過高度的分化，只受特別一類外界變化的刺激之器官。恰如 Keith Lucas 的話，感覺細胞 (sense cells) 已近於一種單一機能的狀態。引起感官活動的環境變化，依性質的不同，而分為數種。化學變化影響嗅官和味官，壓力變化影響觸官和聽官，放射能 (radiant energy) 的變化影響視官。這幾類環境變化，對於所激動的感官，叫作特有的或適當的刺激 (adequate stimuli)。

尋常以爲感官有五種，每種各有適當的刺激，各生特殊的感覺。所謂五種，即嗅官，味官，觸官，聽官，和視官。

經驗已經告訴我們，生而有一感官全無功用的人，必然缺乏某種精神元素，這是其他感官的活動所不能補救的。有這樣情形的人就有某種精神的缺陷。對於生而盲者，無論怎樣用言語形容，決不能讓他有外界給常人的各種色覺。盲目者起於後天，從前的色覺的記憶，和此時的失明相較，缺陷的情形就更明顯了。有些稀見的人只有一眼色覺有缺陷，其他方面視覺完好，他就可以把缺陷和常態兩下裏的情形作一個最清切的比較。這類的情形非只見於視覺，別種感覺中亦常遇見；他們對於博物學家關於下等動物的情形所下的解釋，有很大的影響。

普通有一個假定且列出不少的理由，說一個動物只要有耳目等類的一個感官，他必然和人一樣，也有和那一個感官相連帶的一切中樞神經活動，如感覺等（於此只受此器官的發展程度的限制）。根據這種推理的結論，幾十年前的學者率皆認爲正確（Lubbock, 1882; Graber, 1884）；那時的教科書通常也按舊人體生理學的五項去講下等動物的感官（Jourdan, 1889）。從這種見地看來，因爲下等動物的感覺活動不及常態的人，他好像是一個有缺陷的人，也可說他像一個感覺發展不均齊，和環境發生關係，非藉一切，乃藉有限的幾種感覺的人。

動物的構造，大體雖然比人簡單，但他的某種感覺力上可以超過人類，至少在這一點他是在人以上的。如狗的嗅覺比人敏銳的多，貓

也可聽見人所不能聽見的高音。我們從這類的事例可以知道，雖然下等動物的感覺大都不如人，偶然也有相反的事實。

有些下等動物還有人所沒有的感官，如魚於人的五種感官以外，另有所謂側線器官 (lateral-line organs)，這完全是一種新的感官。關於這種感官所生的感覺，人絕不能有直接的觀念，因為這是完全出乎人的經驗範圍以外的。所以發現這些部分的感覺性者，Leydig，把他們叫作第六種感官。在往日的學者看來，下等動物的感覺等於人的感覺受了剪裁或擴張（甚至於拒絕或全受各類的刺激）。在這種感覺部分的數目和種別的問題以外，以前大多數的學者都以為下等動物的感官的主要作用，就是把代表環境中的重要變化的一簇感覺供給於腦或相當的器官。

2 由反射動作說修正了的見解

以為感官的主要職務在於供給組成精神生活的原素於腦的學說，從生理學家的研究受了一個重大的限制。此限制即生於反射動作 (reflex action) 觀念的發展。從十七世紀 Descartes 時起，反射動作的觀念逐漸成了解釋神經活動的重要原理。最初反射動作只是稱動作上的表現很有一定的，機械的（和意識 consciousness 無關的）那一種神經活動。以後範圍擴張，又兼稱含有意識的活動。到了現在，反射動作通常稱任何一串神經活動：於此感官的刺激發生神經衝動，傳過中樞神經器發為動作。

其初學者相信許多反射和意識無關，這個見解後來雖遭反對，反

射的觀念也引伸而指含有感覺分子的神經活動，但是實在有許多反射是無關於意識的。起於人耳前庭部 (vestibular portion)，在保持身體的平衡 (equilibrium) 上最爲重要的神經衝動，并不能喚起顯明的感覺；從肌肉傳向脊髓，對於調和身體的運動很爲緊要的那諸多求心的 (offerent) 神經活動，也不喚起感覺。由此可知反射和涉及感覺的時候，是同樣多的——就用這個名詞 (反射) 的最特殊的意義，也是這樣。

反射的第一步是感官接受刺激，而許多反射和意識無關，所以那叫作感官的，也不必永久和感覺有關。有許多感官和這種精神狀態的確是毫不相干的。在我們的肌肉和腱裏邊的感覺末梢的通常的活動是否發生感覺實屬疑問。因此學者對於感官這個名詞起了一個合理的反對；Bethe (1897) 提議拿接受器 (receptor) 這個名詞替代他。這個反對的理論雖未能永久邀人信從，然接受器一名已爲學者通用；此名暗示感官是環境的變化的收納器 (receivers)，而不是喚起感覺的衝動之發生器 (originators)：這實在是一大進步。

人類的接受器共有兩類。一類只管引起反射動作，和感覺的發生無干。這一類可叫作發動器 (activators)。一類同時喚起爲智能生活之原素的感覺。這一類正該叫作感官。一切的接受器，不屬於這一類，便屬於那一類，不過也有時暫時不易分別。我們可以說這兩類代表兩種接受機能 (receptive functions)，一種爲這一類所有，一種爲那一類所有。至於這兩種機能有什麼關係，研究接受器的發生史就可明瞭。

3 接受器的發生

視聽嗅味等類的接受器，和皮膚內散漫的感覺組織，構造較複雜的動物都有。脊椎動物 (vertebrates)，軟體動物 (mollusks)，節肢動物 (arthropods)，和些蠕形動物 (worms)，都有這幾種器官，就是腔腸動物 (coelenterates)，如水母 (jelly fishes)，也可說具有這些器官；不過他們的接受器大半是散漫的，近似於脊椎動物皮膚內的接受器，而不像他的視官和聽官。這種散漫的情形似是簡單的無脊椎動物 (sessile invertebrates) 的接受器之特徵。構造較複雜，能活潑運動的動物，差不多一定有專精的感官。

說到無脊椎動物的神經肌肉系 (neuromuscular system)，下等如環蟲類 (annelid worms) 似已有了脊椎動物之神經肌肉系的要素。這些動物可有專精的接受器，如眼等構造常是很複雜的。他們有一個分化得很好的中樞神經系 (central nervous system)，這便是他們的腦和腹部神經節連鎖 (ventral ganglionic chain)。他們的各樣肌肉，腺 (glands) 和發光器 (luminous organs) 裏邊還有多種專精的動作器 (effectors)。他們的接受器，中樞神經器和肌肉互相關聯，我們能從他們指示出怎樣反射，正和從脊椎動物的標品上指示出怎樣反射，同樣的容易。換句話說，他們有一副神經肌肉的機制，很為全備，惟較單簡，和高等脊椎動物所有的大致相似。

但是一考察腔腸一類的動物，就見珊瑚蟲 (coral animals)，海葵 (sea-anemones)，水螅 (hydroids) 等殆無中樞神經器的任何痕迹。

他們有些很專精的感覺面 (sensory surfaces), 面的神經纖維或直接和下邊的肌肉相連接, 或由神經網 (nerve-net) 和肌肉相連接。他們的接受器和肌肉是直接相通的, 並沒有中樞器介於其間。這種構造可以發生簡單的反射, 接受面一受刺激, 動物即立刻以相當的肌肉運動作反應。如以肉汁射在海葵的觸手上, 觸手即發生蠕動, 口也張開。若把他的腳邊觸一下, 他即全身收縮。肉汁不能刺激腳邊, 觸他的觸手只可喚起輕微的局部活動, 這可證明海葵的表面雖然全有接受性, 也是經過局部分化的。這種表面, 在分化的程度上, 介乎散漫的接受面 (如脊椎動物的皮膚) 和專精的感官 (如耳目) 之間。

海葵的表面雖富有接受性, 但實在不是感覺的。我們沒有理由說這種動物的接受面能發出喚起感覺的衝動。他們和肌肉直接相連, 顯然是鎗機性質的器官, 肌肉即由他們發起動作。詳細考察海葵的活動, 未能找出證據 (如從組織較複雜的動物所得者) 證明這些簡單的動物也有中樞的神經機能 (central nervous functions)。他們的動作中顯然沒有這種機能參加其間。所以他們的接受器不發出喚起感覺的衝動, 只能刺激肌肉, 作出最機械的反射。腔腸動物之有視點 (eye spots), 嗅坑 (olfactory pits), 體位均衡囊 (statocysts) 等特殊接受器官, 並不是證明他們也有相當的感覺 (舊日許多學者以為如此); 我們從此只是知道他們特能接受特別的一種刺激而已。動物有視點, 並非即有視覺, 不過是易受光的刺激而動作罷了。接受器的二種機能: 喚起動作的能力, 和發出喚起感覺的衝動的能力, 前者分布的範圍較大, 一定是比較原始的。

海綿(sponges)有肌肉而無神經組織(nervous tissue),他或者代表一種構造,在時代上他是早於具有神經原素的構造的。神經原素隨肌肉的分化而發生,是喚起肌肉收縮的特別資具。這種最初的神經質(nervous material)一定是接受性的,且必為更專精的接受器官之根源。所以必須把接受器看作神經構造的初形,他起初只喚起簡單的肌肉活動(發動器),等中樞器發展以後,更供給組成智能生活的原素的神經衝動(感官)。

一類接受器經過分化,而仍保持相互的關係,這究可到什麼程度,最好就化學接受器(chemical receptors, 即嗅味等感官)加以說明。以下幾章即由此觀點去研究這些接受器的構造和機能。

4 參考書

- Beer, T., A. Bethe, und J. von Uexküll. 1899. Vorschläge Zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems.
Biol. Centralbl., Bd. 19, pp. 517-521.
- Bethe, A. 1897. Das Nervensystem von *Carcinus maenas*. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 50, pp. 460-546.
- Graber, V. 1884. Grundlinien zur Erforschung des Helligkeitsund Farbensinnes der Tiere. Prag & Leipzig, 322 pp.
- Jourdan, E. 1889. Les sens chez les animaux inférieurs. Paris, 314 pp.

-
- Lubbock, J. 1882. *Ants, Bees, and Wasps*. New York, 448 pp.
- Parker, G. H. 1910. The Reactions of Sponges, with a Consideration of the Origin of the Nervous System, *Jour. Exp. Zööl.*, Vol. 8, pp. 1-41.
- Parker, G. H. 1917. The Sources of Nervous Activity, *Science*, Vol. 45, pp. 619-626.
- Parker, G. H. 1919. *The Elementary Nervous System*. Philadelphia, 229 pp.

第二章

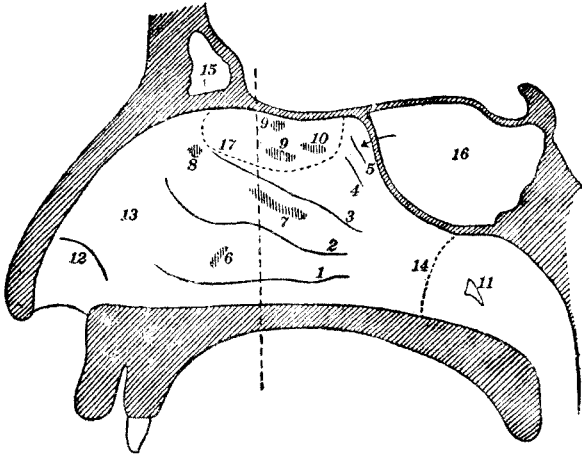
嗅官的解剖

- 目次：—— 1 人的鼻腔。 2 鼻膜。 3 嗅覺上皮。
4 中帶。 5 異形的細胞。 6 感覺帶。
7 遊離神經末梢。 8 嗅神經的發展。 9 嗅官的比較解剖。
10 參考書。

1 人的鼻腔

人的嗅官 (olfactory organs) 是成對的，每個嗅官在一個鼻腔 (nasal cavity) 裏邊。每個鼻腔有一個外口，叫作前鼻孔 (anterior naris)；又有一個和咽頭相通的內口，叫作後鼻孔 (posterior naris or choana) (第一圖)。兩個鼻腔被鼻中隔 (nasal septum) 分開。鼻中隔是他們中間的一個半硬骨，半軟骨的平滑板壁。鼻腔的側壁橫出為幾個略呈水平的皺襞，叫作鼻甲介 (nasal concha)。通常每個鼻腔有三個甲介，有時只有兩個，也有時有四個，五個以至六個。常有的三個甲介之中，最下邊的叫作下甲介 (inferior concha)，他是那一個最大的，和鼻腔底面差不多平行。緊在下甲介之上的是略小一點

的中甲介(middle concha),再上便是更小的上甲介(superior concha)。只有兩個甲介的時候,那兩個乃是下甲介和中甲介,上甲介就不見了。能看見第四個甲介的時候,他是在上甲介的後上方,叫作第一最上甲



第一圖。——人的右鼻腔之側壁。1,下甲介; 2,中甲介; 3,上甲介; 4,第一最上甲介; 5,第二最上甲介; 從 6 到 10 的各口被甲介遮住,但他們的位置用垂直線指出; 6,通於下鼻道(inferior meatus)的鼻淚管(nasolacrimal duct)口; 7,上顎竇(maxillary sinus)口(中鼻道); 8,前頭竇(frontal sinus)口(中鼻道); 9,和 10,是篩骨蜂窠(ethmoid cells)口, 9 通於中鼻道, 10 通於上鼻道(superior meatus); 11, Eustachian 氏管口; 12,前庭(vestibule); 13,前房(atrium); 14,後鼻孔; 15,前頭竇; 16,蝶竇(sphenoidal sinus),其口以矢指出; 17,嗅覺部,其界限以虛線標出。垂直虛線示第二圖的剖切面。

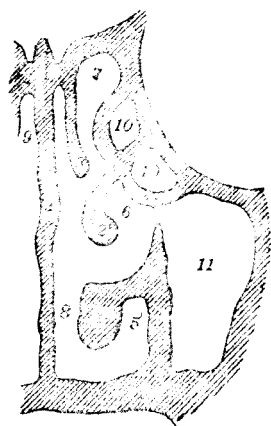
介(the first supreme concha)。在他以上,有時還有第二個以至於第三個最上甲介。據 Schaeffer (1920) 說,成人之有第一最上甲介者,大約占百分之六十。

常有的三個甲介,從鼻腔的側壁凸出來,把每個鼻腔分作三個略

呈水平的道路：下鼻道在下甲介的下邊，中鼻道在中甲介的下邊，上鼻道在上甲介的下邊(第二圖)。外鼻孔直通前庭，前庭差不多是直接的和下鼻道相通，不很直接的和上鼻道相通，又經過所謂前房(atrrium)和中鼻道相通。在鼻中隔和位於側面的幾個甲介之間，有一個很大的空隙，叫作公共鼻道(common meatus)。這個空隙的上部和一個狹小的裂罅相接。裂罅叫作嗅罅(olfactory cleft)，位於上甲介和鼻中隔之間。這些通路和空隙多少都是直接的，自由的由後鼻孔和咽頭相通。

在人鼻周圍的骨內，有成對的大氣穴(或叫作竇 sinuses)，由

鼻腔和外界相通。這些空隙，Schaeffer (1916) 曾詳述之。他們是很大的，並且敷有黏液上皮(mucous epithelium)，和鼻的黏液上皮連成一氣。他們的數目和連絡是不很一致的，不過大概可分成四種，即上顎竇，前頭竇，蝴蝶竇，和篩骨蜂窠。每個上顎竇是一個大空隙，在牙上邊的上顎骨裏邊，他由一大裂口通於中鼻道的前部(第一圖和第二圖)。前頭竇在前頭骨裏邊，也通於中鼻道，開口處在上顎竇口之前上方。蝴蝶竇開口於嗅罅後端叫作蝴蝶篩骨竇(spheno-



第二圖。——人的右鼻腔之橫剖面，即第一圖垂直虛線所示之剖切面。1. 下甲介；2. 中甲介；3. 上甲介；4. 鼻中隔；5. 下鼻道；6. 中鼻道；7. 上鼻道；8. 公共鼻道；9. 嗅罅(左邊)；10. 篩骨蜂窠；11. 上顎竇。

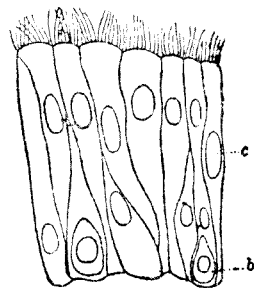
ethmoidal recess) 的地方。篩骨蜂巢則有的是在上顎竇口以上由數口通於中鼻道,有的是只由一口通於上鼻道。此外鼻淚管(乃把眼淚輸送到鼻腔裏去的導管)也開口於下鼻道前端側壁上的一對唇狀物中間。

2 鼻膜

鼻前庭的嫩皮爲外面皮膚的絡餘。鼻腔深處的壁上則敷有黏液膜(mucous membrane)。黏液膜可分作兩部:狹小的嗅覺部(olfactory region)在鼻腔的上部;呼吸部(respiratory region)很大,掩有腔內其餘的部分。

呼吸部的黏液膜呈淡紅色,是一層假性上皮,含有纖毛細胞(ciliated cells)和基礎細胞(basal cells),底面有固有膜(tunica propria)(第三圖)。此部的纖毛都是向着後鼻孔。敷在上皮表面的分泌液是來自許多分枝的胞管狀腺(alveole-tubular glands)。這種腺含有黏液細胞(mucous cells)和漿液細胞(serous cells)。

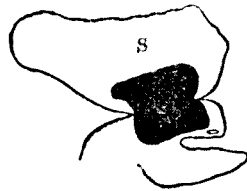
呼吸部的甲介是脈管最多的,並且有類似勃起性組織(erectile tissue)的一種構造,尤以邊緣爲然。他們可以由刺激而膨脹,完全閉塞住呼吸的通路。現在以爲



第三圖。——小豬鼻腔內的呼吸上皮。b,基礎細胞;c,纖毛細胞。據 Alcock, 1910, 第二圖。

呼吸部之多脈管，乃是所以濕潤和溫暖呼吸的氣流的；呼吸部之分泌液，乃是所以抵抗病原菌，以防疾病之侵入內部的。

人的鼻腔之嗅覺部是淡黃色的，和小牛與綿羊的一樣，狗的和家兔的則稍偏於褐色。舊日的解剖學家說人的嗅覺部占據了鼻腔的上半部，或不止此。但是據 von Brunn (1892) 的研究，則嗅覺上皮比原來所想的的小的多。他以為每個鼻腔裏邊，僅有上甲介的一小部分，和鼻中隔的一小部分，是嗅神經的分布區域。這一個區域，有一個人有 257 方耗，又有一個人有 238 方耗。按 Read (1908) 的最近結果，嗅覺纖維的分布，自嗅罇的上部而下，在這一面差不多到上甲介的游離緣 (free edge)，在那一面大約到鼻中隔全長三分之一的地方(第四圖)。神經前後的分布長度，約有他在甲介上或鼻中隔上向下分布的兩倍。所以每個嗅神經所分布的全區，假若平着鋪開，必定略呈方形，每個邊在 25 耗左右，要超過 von Brunn 所說的範圍之兩倍。



第四圖。——人的嗅罇，將鼻中隔(s)翻上去而展開之圖；黑的區域示嗅神經的分布。據 Read, 1908, 插圖第十一幅，第三十一圖。

3 嗅覺上皮

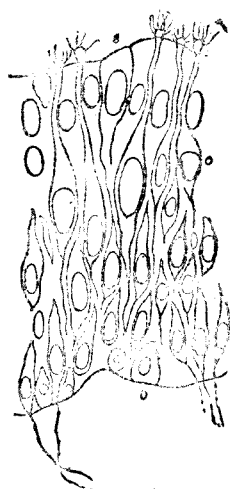
嗅覺上皮久已為一般組織學家之有趣味的對象。Eckhard 於 1855 年就說過蛙的嗅覺上皮成自兩種原素，即長的上皮細胞(epithelial cells)和有核的纖維(nucleated fibers)。至於那一種是嗅神經

的末梢，他就知道了，在這一年，Ecker 又在嗅覺上皮的裏面發見了一種第三類的細胞，後來 Krause (1876) 叫他作基礎細胞 (第五圖)，Schultze (1856, 1862) 又從許多脊椎動物見着這三種細胞。

他相信有核的纖維就是感覺細胞 (sense cells)，也就是嗅神經之真正的末梢，雖然他不能找出這些細胞和嗅神經的連絡。

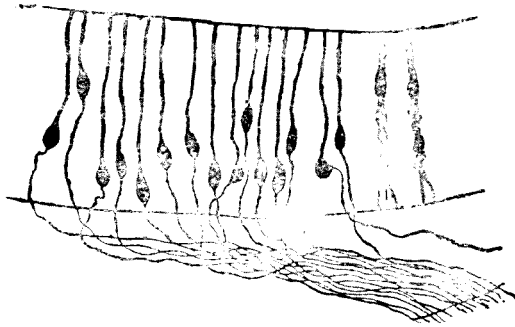
所謂嗅覺細胞 (olfactory cells) 和嗅神經纖維的連絡，大概是於 1872 年首為 Babuchin 所見。他說，在氫化金標品 (gold-chloride preparation) 中可以看出嗅神經和 Schultze 所謂感覺細胞相連絡的纖維。1886 年，Ehrlich 在 methylen-blue 標品中證明了這種連絡，他的結果次年又被 Arnstein 證實了。

因為 methylen-blue 標品不能持久，於是 Ehrlich 和 Arnstein 的結果不免惹起懷疑，不過這些結果以後又經多人在 Golgi 法標品中證明：如 Grassi 和 Castronovo (1889) 之於狗，Ramón y Cajal (1890) 之於哺乳類的胎兒，Van Gehuchten (1890) 之於家兔，von Brunn (1892) 之於人，Retzius (1892a, 1892b, 1894) 之於魚類，兩棲類 (amphibians)，爬蟲類 (reptiles) 和哺乳類 (mammals)，與其他



第五圖。——一個六寸半長的豬胎之嗅覺上皮。b, 基礎細胞；o, 嗅覺細胞；s, 支持細胞。據 Alcock, 1910, 第十圖。

晚近學者之於各種脊椎動物（第六圖）。最近的學者研究的結果，也以爲脊椎動物的嗅覺上皮至少是成自三種細胞：基礎細胞，尋常的上



第六圖。——一個小鼯鼠的嗅覺上皮，示嗅覺細胞和兩個支持細胞(右邊)。Golgi 法標品。據 Retzius, 1892a, 插圖第十幅, 第二圖。

皮細胞或支持細胞(substantacular cells), 和嗅覺纖維所發源的感覺細胞。所以 Schultze 的意見總算是無疑的, 十足的證實了。

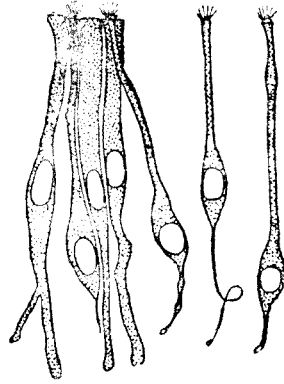
支持細胞是嗅覺上皮之主要的支持原素。這種細胞各有圓柱形的外端部(distal portion), 含有嗅覺部所特有的淡黃或淺褐色素。他們又有卵形的核, 乃上皮的最外核帶(zone of nuclei)之所由成。他們的內端部(proximal portions)互相糾纏而有分枝, 所以形狀是參差不齊的。

基礎細胞爲嗅覺上皮裏面(proximal face)一層塊狀的原素, 他們那短而分枝的突起向外伸入於上皮的別種細胞間。

嗅覺細胞在上皮的三種細胞中是最多的。他們的核微圓而有顯明的仁(nucleoli), 在外面的支持細胞核帶和不很清楚的內面基礎細

胞核帶中間，形成一個廣大的核帶。每個嗅覺細胞核都是在一個卵形的細胞體 (cell-body) 裏邊。細胞體向內驟變尖細而成一嗅神經纖維，終入於大腦之嗅神經球 (olfactory bulb)。細胞體向外伸張，為一粗桿狀物，直到嗅覺上皮的表面，

而終於一個小胞。Van der Stricht (1909) 把這個小胞叫作嗅胞 (olfactory vesicle)，以為他是由中央體 (centrosome。譯者按，細胞體內除核外，常又有一個小體，當細胞分裂時，為分裂運動之中心；此即曰中央體) 轉變而成，相信他在嗅覺的接受上占重要的位置。嗅胞上有一叢蛋白質的纖維，叫作嗅



第七圖。——人的嗅覺細胞和支持細胞。據 von Brunn, 1892, 插圖第三十幅, 第四圖。

毛 (olfactory hairs) (第七圖)。這種細毛是極嬌嫩而易損壞的，所以有許多學者未能見着他們。大概 1855 年 Eckhard 就在蛙的嗅覺細胞上看見他們，不過到 Schultze (1856, 1862) 才在許多脊椎動物中認出他們，加以通徹的研究。他們顯然不是很多的。Schultze (1862) 發見每個蛙的嗅覺細胞有嗅毛五至六個 (第八圖)，von Brunn (1892) 和 Kallius (1905) 則謂人有六至八個。此外 Retzius (1894) 發見蛇 (snake *Tropidonotus*) 有二至五個，Ballowitz (1904) 發見 *Petromyzon* 有十至十二個，Alcock (1910) 發見豬有五至八個。因為嗅毛極屬嬌嫩，大概不易見着他的全長。Schultze (1856) 以為蛙的嗅毛和



第八圖。——蛙的嗅覺細胞和支持細胞。據 Schultze, 1862, 插圖第一幅, 第四圖。



第九圖。——一個梭魚的嗅覺細胞之 Golgi 法標品。在上邊非但可看見細胞體和基部神經纖維突起，並可看見長的末梢嗅覺纖絲。據 Jagodowski, 1901, 第八圖 c。

嗅覺細胞的本身一般長，Jagodowski (1901) 則以為梭魚 (pike) 的嗅毛可有嗅覺細胞本身的兩倍長 (第九圖)。嗅毛可從細胞的外端一直通過上面的黏液質 (slime)。Jagodowski 因嗅毛外端部之特別柔嫩，把他們叫作嗅覺纖絲 (olfactory flagella) 或鞭毛 (lashes)。他以為所謂嗅毛，只是他們的內端部，外端部已於預備標品時失去了。嗅毛可用 Golgi 法或鑷酸 (osmic acid) 表出，他們是嗅覺細胞的真正接受部分。他們所棲止，所穿過的分泌液是自許多嗅腺 (olfactory glands)

或 Bawman 氏腺來的，這種腺有很多的導管開口於嗅覺上皮的表面。

4 中帶

大多數脊椎動物的呼吸上皮和嗅覺上皮中間有一個很顯明的界限。有些哺乳動物中兩種上皮間有一個居中的區域，叫作中帶 (intermediate zone)。Grassi 和 Castronovo (1889) 首先發見狗的中帶，後來 Alcock (1910) 又找出豬的中帶。豬的中帶之上皮比呼吸上皮厚，比嗅覺上皮薄。於基礎細胞以外，他還有兩種上皮細胞。一種是纖毛細胞，和呼吸上皮之纖毛細胞相似；一種是無纖毛的支持細胞，和嗅覺上皮之支持細胞相似。他也有許多嗅覺細胞，不過沒有在嗅覺部的那樣多。嗅覺部的嗅覺細胞約有細胞全數的百分之七十。據此，中帶是嗅覺部與呼吸部的過渡區域，這是很明白的。

5 異形的細胞

脊椎動物嗅覺細胞的構造大都是一致的。但是據 Dogiel (1887) 說，魚的嗅覺細胞是有變形的。於尋常的紡錘形細胞外，又有圓柱形和圓錐形的細胞。Morrill (1898) 和 Asai (淺井，日本學者) (1913) 於鮫，Jagodowski (1901) 於梭魚，都見着這三種嗅覺細胞。在別種脊椎動物中細胞的變形到什麼程度，他在明瞭嗅官的作用上有怎樣的重要，此刻還不知道。

6 感覺蕾

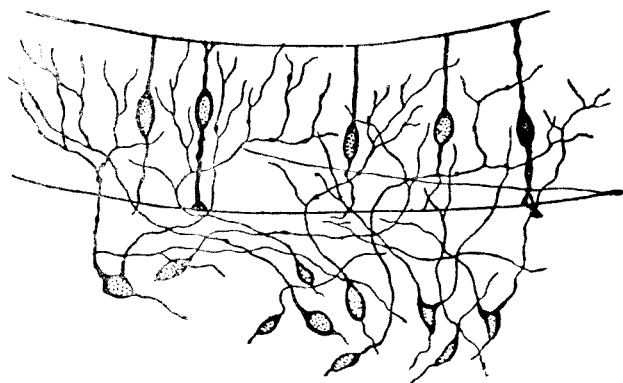
Blaue(1884) 相信某種魚類和兩棲類的嗅覺上皮上有一種感覺蕾(sense buds)。近來的學者並沒有證實這話，誠如 Retzius(1892b)的話，所謂感覺蕾并非真正的蕾，不過是從橫斷面所見的嗅覺上皮之皺褶和帶狀物。以後 Disse (1896b)又在小牛的鼻內發見一種感覺蕾，并謂和游離神經末端(free-nerve terminations)相連。但是他以為這是司味覺的，而不是司嗅覺的。Kamon (1904)以為這都不是真正的蕾，不過是由 Bowman 氏腺口所成的蕾狀物而已。若是如此，脊椎動物的嗅覺上皮是沒有任何種的感覺蕾的了。

7 游離神經末梢

1889年，Grassi 和 Castronovo 在狗的中帶上皮裏邊發見游離神經末梢(free-nerve endings)。至於這些是不是嗅神經纖維(olfactory nerve-fibers)的末梢器(end-organs)，他們還不能決定。1892年，von Brunn 在人的呼吸部之邊緣上發見相似的末梢。他以為這些是三叉神經(trigeminal nerve)的末端，惟誤以 Ramón y Cajal 為他們的發見者。後來 Retzius (1892b)於鼯鼠和蛙，von Lenhossék(1892)於家兔，Morrill (1898)於鮫，Jagodowski (1901)於梭魚，Kallius (1905)於小牛，Read (1908)於小貓，都在嗅覺部發見游離神經末梢。Morrill 對於鮫的觀察，最近為 Asai (1913)所證實，所以脊椎動物的嗅覺上皮裏邊，除嗅覺細胞外，還有游離神經末

梢，這似乎是沒有疑問的了。

關於嗅覺上皮游離神經末梢的來源，現在還沒有確定。因為這些末梢可貼近嗅覺上皮的表面，所以他們并非如 Van Gehuchten (1890) 所說，由於嗅覺細胞的纖維發展的不完全而成。呼吸部也有同樣的游離末梢，此處的末梢只能說是來自三叉神經；所以嗅覺部的游離末梢或者也可以說是來自三叉神經。Rubaschkin (1903) 的研究是贊助這個意見的。他證明在正發育的小雞的嗅覺上皮上幾個地方從嗅神經來的和從三叉神經來的兩種纖維所走的路不同，三叉神經的纖維是發生游離末梢的纖維(第十圖)。所以這些證據贊助 von Brunn 所首先主張，許多學者所隨而附和的說：嗅覺部的游離神經末梢是來自三叉神經。所以脊椎動物的嗅覺上皮有兩種神經末端：嗅覺細胞是嗅神經所獨有的末端，游離神經末梢或就是三叉神經所



第十圖。——雞的胎兒(第九天)之嗅覺上皮，示嗅覺細胞，支持細胞，和遊離神經末梢(來自三叉神經的神經節細胞之纖維)。據 Rubaschkin, 1903, 第三圖。

獨有的末端。

8 嗅神經的發展

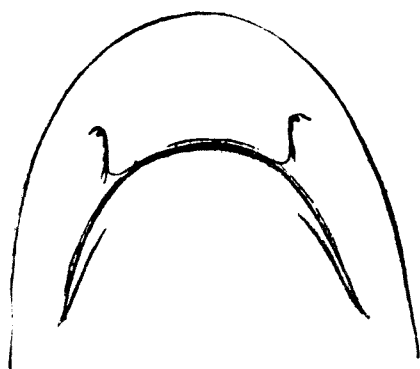
發自嗅覺細胞的纖維就成嗅覺神經纖維，直達於嗅神經球 (olfactory bulb) 而終止，不直接接觸任何別的細胞，所以嗅覺上皮的嗅覺細胞必是這些纖維的發源細胞，如 Disse (1896a, 1897) 用小雞所證明的。近又有人證明嗅覺神經纖維實在是發於嗅覺上皮細胞而入於嗅神經球，上皮細胞在各方面恰似神經胎胞 (neuroblasts. Bedford, 1904)。三叉神經纖維一定是發於三叉神經節細胞 (trigeminal ganglion cells)，入於嗅覺上皮為游離神經末梢。不過關於這一點現在還沒有直接的證據。

9 嗅官的比較解剖

下等脊椎動物的嗅官和人的大不相同。蛭螭魚 (Amphioxus) 有一個單個的感覺坑 (sensory pit)，略偏於頭部中央脊線的左邊，和神經管髓 (nerve-tube) 的前端相連。普通以為這個感覺坑就是一個嗅官。假若這是真的，他大概可以和圓口魚 (cyclostomes) 之單一的中央嗅囊 (single median olfactory sac) 相當，不過囊的内部仍舊是一個兩重的器官 (double organ)。蛭螭魚和圓口魚因為只有一個鼻孔，叫作單鼻類 (monorhine)。他們在這一點和別種魚類，和一切別種脊椎動物，截然不同。那些嗅官顯然成對的動物都叫作雙鼻類 (amphirhine)。

鯊(sharks)和鱈魚(rays)

的成對的嗅覺坑通常在鼻喙(snout)的腹面(第十一圖)。每個坑的單孔被一疊皮膚分成一個前入口和一個後出口，出口有時通在嘴裏。這種魚在水裏游泳的時候，特別是於呼吸時將水吞在口裏的時候，每個嗅囊裏都有水流經過。嗅官和呼吸水流的關係



第十一圖。——鯊(shark Scyllium) 頭的腹面，嗅覺坑(olfactory pits)和口的關係。

就是如此。這種情形於肺魚(lung-fishes)更較顯明，因為肺魚的前口生在外邊，形成了真正的前鼻孔；後口生在嘴裏，相當高等脊椎動物的後鼻孔。再高等的硬骨魚(bony fishes)，則成對的嗅坑差不多一定在頭部的背面，和嘴相離很遠。每個坑都有完全分隔的兩個口，一個前入口和一個後出口。水流即藉着這兩個口出入於每個嗅坑。水流的引起，或是由於坑內纖毛的作用(Amiurus)，或是由於和顎，腮相連的肌肉的作用(Fundulus)。所以硬骨魚的嗅坑純乎是接受性的(receptive)，不像鯊，鱈，肺魚的嗅坑和呼吸水流有直接的關係。

陸棲脊椎動物(air-inhabiting vertebrates)的每個嗅囊有一個外入口，即前鼻孔(anterior naris)；又有一個和嘴或咽頭相通的後出口，即後鼻孔(choana)。兩棲類的嗅囊比較的簡單，爬蟲類和鳥類就漸漸的複雜起來，到了哺乳類就極其複雜了。哺乳類的囊面因為

側褶或甲介的發展而大加擴張；甲介上若再生皺襞，嗅囊必要更加複雜。下邊那幾個附着於上顎骨的甲介完全在鼻腔的呼吸部，和嗅覺顯然無關。上邊那附着於篩骨 (ethmoid bone) 的甲介才有嗅覺面 (olfactory surfaces)。有些哺乳動物，如土豚 (*Orycteropus*)，有十個以上的嗅覺甲介 (olfactory conchae)。凡是有多數嗅覺甲介的動物都是嗅覺靈敏的，因此稱作善嗅的 (macromatic) 動物。嗅覺甲介少的 (四個或再少) 動物，如海豹 (seals)，鯨，猿和人，嗅覺都不很銳敏，因此稱作鈍嗅的 (microsmatic) 動物。他如有齒鯨 (toothed whales)，海豚 (porpoises) 等，他們的嗅官差不多完全退化了，通常以為他們缺乏嗅覺作用，這叫作無嗅的 (anosmatic) 動物。這些動物的鼻腔已經喪失了他們原來的感覺機能，現在只有呼吸的作用了。

10 參考書

- Alcock, N. 1910. The Histology of the Nasal Mucous Membrane of the Pig. *Anat. Rec.*, Vol. 4, pp. 123-138.
- Arnstein, C. 1887. Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. *Anat. Anz.*, Bd. 2, pp. 125-135.
- Asai, T. 1913. Untersuchungen über die Structur der Riechorgane bei *Mustelus laevis*. *Anat. Hefte, Arb.*, Bd. 49, pp. 441-521.
- Babuchin, A. 1872. Das Geruchsorgan. *Stricker, Handb. Lehre den Geweben*, Bd. 2, pp. 964-976.
- Ballowitz, E. 1904. Die Riechzellen des Flussneunauges. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 65, pp. 78-95.
- Bowden, H. H. 1901. A Bibliography of the Literature on the

- Organ and Sense of Smell. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 11, pp. i-xl.
- Bedford, E. A. 1904. The Early History of the Olfactory Nerve in Swine. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 14, pp. 390-410.
- Blaue, J. 1884. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. *Arch. Anat. Physiol., anat. Abt.*, 1884, pp. 231-309.
- von Brunn, A. 1892. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. 39, pp. 632-651.
- Disse, J. 1896a. Ueber die erste Entwicklung des Riechnerven. *Sitzb. Gesd. Naturwiss. Marburg*, 1896, pp. 77-91.
- Disse, J. 1896b. Ueber Epithelknospen in der Regio olfactoria der Säuger. *Anat. Heft*, Abt. 1, Bd. 6, pp. 21-58.
- Disse, J. 1897. Die erste Entwicklung des Riechnerven. *Anat. Heft*, Abt. 1, Bd. 9, pp. 255-300.
- Disse, J. 1901. Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbeltieren. *Ergeb. Anat. Entwickl.*, Bd. 10, pp. 487-523.
- Disse, J. 1902. Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbeltieren. *Ergeb. Anat. Entwickl.*, Bd. 11, pp. 407-436.
- Dogiel, A. S. 1887. Ueber den Bau des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochen-fischen und Amphibien. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. 29, pp. 74-139.
- Ecker, A. 1855. Ueber das Epithelium der Riechschleimhaut und die wahrscheinliche Endigung des Geruchsnerven. *Ber. Gesell. Beford. Naturwiss., Freiburg*, (*Zeit. wiss. Zool.*, Bd. 8, pp. 303-306.)
- Eckhard, C. 1855. Ueber die Endigungsweise des Geruchsnerven. *Beiträge Anat. Physiol.*, Bd. 1, pp. 77-84.

- Ehrlich, P. 1886. Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. *Deutsche med. Wochenschr.*, Bd. 12, pp. 49-52.
- Grassi, V. und A. Castronovo. 1889. Beitrag zur Kenntniss des Geruchsorgans des Hundes. *Arch. mikr. Anat.*, Bd. 34, pp. 385-390.
- Jagodowski, K. P. 1901. Zur Frage nach der Endigung der Geruchsnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. 19, pp. 257-267.
- Kallius, E. 1905. Geruchsorgan. *Bardleben, Handb. Anat. Menschen*, Bd. 5, Abt. I, Teil 2, pp. 115-241.
- Kamon, K. 1904. Ueber die "Geruchsknospen." *Arch. mikr. Anat.*, Bd. 64, pp. 653-664.
- Krause, W. 1876. Allgemeine und microscopische Anatomie, Hannover, 581 pp.
- von Lenhossék, M. 1892. Die Nervenursprünge und Endigungen im Jacobson'schen Organ des Kaninchens. *Anat. Anz.*, Bd. 7, pp. 628-635.
- Morrill, A. D. 1898. Innervation of the Olfactory Epithelium. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 8, pp. 180-182.
- Peter, K. 1901. Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Hertwig, *Handb. Entwickl. Wirbeltiere*, Bd. 2, Teil. 2, pp. 1-82.
- Peter, K. 1911. Entwicklung des Geruchsorgans. *Ergeb. Anat. Entwickl.*, Bd. 29, pp. 43-95.
- Ramón y Cajal, S. 1890. Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. *Gaceta sanitaria, Barcelona*.
- Read, E. A. 1908. A Contribution to the Knowledge of the

- Olfactory Apparatus in Dog, Cat, and Man. *Amer. Jour. Anat.*, Vol. 8, pp. 17-47.
- Retzius, G. 1892a. Die Endigungsweise des Riechnerven. *Biol. Unters.*, N. F., Bd. 3, pp. 25-28.
- Retzius, G. 1892b. Zur Kenntniss der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. *Biol. Unters.*, N. F., Bd. 4, pp. 62-64.
- Retzius, G. 1894. Die Riechzellen der Ophidier. *Biol. Unters.*, N. F., Bd. 6, pp. 45-51.
- Rubaschkin, W. 1903. Ueber die Beziehungen des Nervus trigeminus zur Riechschleimhaut. *Anat. Anz.*, Bd. 22, pp. 407-415.
- Schaeffer, J. P. 1916. The Genesis, Development, and Adult Anatomy of the Nasofrontal Region in Man. *Amer. Jour. Anat.*, Vol. 20, pp. 125-146.
- Schaeffer, J. P. 1920. The Nose, Paranasal Sinuses, Nasolacrimal Passageways, and Olfactory in Man. Philadelphia, 370 pp.
- Schultze, M. 1856. Ueber die Endigungsweise des Geruchs-nerven. *Monatsber. Akad. Wissen. Berlin*, 1856, pp. 504-514.
- Schultze, M. 1862. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. *Abh. naturf. Gesell. Halle*, Bd. 7, pp. 1-100.
- Van der Stricht, O. 1909. Le Neuro-épithélium olfactif et sa membrane limitante interne. *Mém. Acad. Roy. Méd. de Belgique*, tome, 20, 45 pp.
- Van Gehuchten, A. 1890. Contributions à l'Étude de la Muqueuse olfactive chez les Mammifères. *La Cellule*, tome, 6, pp. 393-407.

第三章

嗅覺的生理

- 目次：——1 嗅覺的神經。 2 空氣在鼻腔中的經過。
3 最小量刺激。 4 刺激的物理狀態，氣體或溶液？
5 魚類的嗅覺。 6 疲勞。
7 氣味的種類。 8 氣味的化學關係。
9 不適當的和適當的刺激。 10 嗅官刺激所引起來的反射。
11 參考書。

1 嗅覺的神經

我們已經知道，脊椎動物的嗅覺部有嗅覺細胞和游離神經末梢，前者是嗅神經的末端，後者大概是三叉神經的末端。謂嗅覺藉嗅神經末梢而起，此說由來已久，不過對於這個主張也有反對的人。Magendie 從 1824 年起，發表了許多文字，他斷定三叉神經是司嗅覺的，所謂嗅神經者，他的機能我們完全不知道。他的主張一部分是根據他用狗作的實驗。把狗的嗅神經切斷以後，他仍能反應醋酸醇精 (acetic ether) 和銨 (ammonia; 譯者按，或譯音作阿摩尼亞)。就是把

切斷嗅神經的狗的眼蔽上，他還能攫取乳餅和肉，但是不吃灑上煙草的肉，批評 Magendie 的人，以為他所用的刺激物，如錘等，有許多并非只有氣味，同時也是對於黏液面 (mucous surfaces) 的戟發品 (irritants)，所以不必涉及嗅覺，就可喚起有力的反應，但是 Magendie 說，他的結果并不完全是靠這些東西，還可用非戟發品 (non-irritants)，如薰衣草油 (lavender oil)，來證明。

Magendie 說三叉神經是司嗅覺的，自始即爲人反對，1825 年 Eschricht 舉出多人的例，他們都是因嗅神經的缺乏或衰退而失去嗅覺的，1833 年 Bishop 敘述過一個人，他的三叉神經麻痺，而嗅覺完全無恙，Picht (1829) 和 Dugès (1838) 都是沒有嗅覺的，但是醋酸醇精或錘的氣體很容易刺激他們的鼻膜，Valentin (1839) 發見，常態的家兔必要嗅死家兔的屍體，但是切斷嗅神經的家兔就不作這樣的反應了，Schiff (1859) 用五個小狗作實驗，把四個的嗅神經切斷，留下一個不切，讓他作一個對證者 (control)，切斷神經的四個小狗，從手術復元以後，雖然對於錘或醇精能掉頭，打噴嚏，但是找不到母親的乳頭，並且辨不清一個人和他們的母親，醋酸只當他的死體濃度很大的時候，纔能刺激他們，這些和其他相似的結果把 Magendie 的學說完全推翻，並且證明三叉神經末梢雖司戟發品的接受，而真正的嗅覺只由於嗅神經末梢，他們司細微的香氣之接受，就中有許多是和食物相連的。

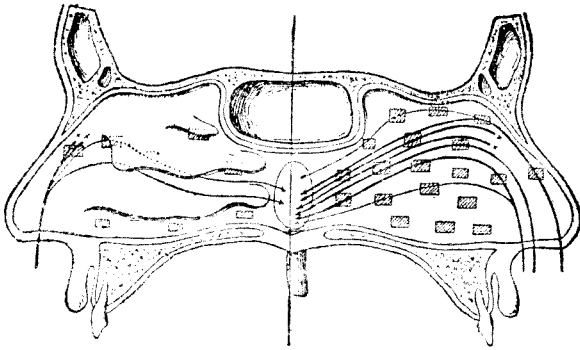
鼻腔的刺激物共有兩類，即刺激三叉神經末端的戟發品 (irritants)，和刺激嗅神經末端的真正氣味 (true odors)，這件事實是根本重要的。

關於嗅覺刺激的著作中的混亂，至少有一部分是起於未能認清這個分別。Fröhlich 於 1851 年即指出這個區別，又發見戟發品或第五神經（即三叉神經）的刺激常引起有力的反射，而真正的氣味，性質緩和的多，很少喚起強烈的反應。也有些物質可以刺激兩類的神經末端，如煙草的煙不只有真正的氣味，還有戟發品的作用。這兩種作用或可由於煙裏邊不同的化學物質。他如芥子油 (oil of mustard) 或罈也可以刺激兩種的接受器，表現戟發品和真正氣味的兩種特性。我們應當從這個觀點去把所謂嗅覺的刺激查考一下。

2 空氣在鼻腔中的經過

平常呼吸時，空氣經過鼻腔不一定立刻喚起嗅覺。人先微微的感出氣味，於此每繼之以深呼吸，而得到充分的感覺。

在平靜的呼吸時，氣流通過鼻腔所經的道路，曾經用數種方法研究過。Paulsen 於 1882 年發表他用人屍實驗的結果，他靠近屍頭的正中線 (median plane) 把鼻腔鋸開，把紅色石蕊紙 (litmus-paper, 或譯作試驗紙) 的小塊散於鼻腔面的各處，再把兩半個頭合在一起。於是用一個風箱和死屍的氣管 (trachea) 相接，就把通過活人鼻腔的氣流做造出來了。把罈加在這種人造的氣流裏邊，就可從由紅變藍的石蕊紙小塊之所在，定出氣流所到的地方。試驗的結果，知道吸入的空氣從前鼻孔到後鼻孔所走的路是一個弧線（第十二圖）。弧線最高的地方已接近鼻腔的中部，但絕不能達到嗅罈的地方。若把氣流反轉過來，使他從後鼻孔入，從前鼻孔出，恰如呼氣時一樣，則氣流



第十二圖——人的右鼻腔之剖開圖，以矢示吸入的氣流在鼻中膈上的方向（右半圖）和在側壁上的方向（左半圖）。採自 Paulsen, 1882.

所走的方向仍和吸氣相同，不過路線略低一點罷了。所以無論呼氣或吸氣，氣流都不出乎通常所謂鼻腔的呼吸部以外，嗅覺部是不受影響的。

Paulsen 的結果完全被晚近的學者如 Franke, Zwaardemaker, Danziger, Rethi 等證實了。他們拿死動物和死人作實驗，用的方法也和 Paulsen 所用的差不多。Franke 把人屍的頭從正中線鋸開，把一塊玻璃放在鼻中膈所在的地方，由此發見當煙 (smoke) 隨人造的呼吸氣流通過鼻腔的時候，只在所謂呼吸部。他又發見，無論呼氣或吸氣，在流動的空氣中都有強烈的迴旋 (eddies)。Kayser (1890) 把很輕的氮化鎂 (magnesia) 粉末放在平靜呼吸的常態人之呼吸氣流裏邊，再用一個鼻鏡 (rhinoscope) 查看鼻腔面。氮化鎂的質點只積聚在呼吸部的濕面上，而不積聚在嗅覺部的濕面上，於是又把 Paulsen 的結果證實了，不過所用的方法絕不像旁人所用的那樣人工氣。所

以在平靜呼吸時，通過鼻腔的氣流只限於非嗅覺部 (non-olfactory portion)，這件事實可算是已經確定了。據 Paulsen 和 Zwaardemaker 的意見，就是借迴旋的力量，氣流也不能高過中甲介的下緣；據 Franke 的意見，最多也不能高過上甲介的下緣。這個限制，大概呼氣時比吸氣時還要顯著一點。

雖然實驗的結果，呼吸氣流不能達到嗅覺面，但是無論如何，有氣味的質點 (odorous particles) 必須達到這個地方，纔能發生嗅覺。於是 Zwaardemaker (1895) 相信擴散作用 (diffusion) 在這個歷程上有大關係。不過擴散作用比較的遲緩，使有氣味的物質達到嗅覺面，他是否是一個重要的原因，還屬疑問。此外隨呼吸和迴旋而生的壓力改變倒許可以使嗅罇裏邊的空氣逐漸變動。這種變動或極輕微，不易為考查氣流所用的方法所發覺，但是他已足夠引起平靜呼吸時所發生的嗅覺了。嗅覺一經引起，就可自然的喚起深嗅 (sniffing)；嗅罇裏邊的空氣可因深嗅而發生急劇的改變，以使嗅覺達到最高度。所以把有氣味的質點輸送到嗅膜 (olfactory membranes)，氣流即非惟一的原因，也是主要的原因。

有氣味的物質在嗅覺面上的積聚可因鼻腔內水氣之縮合 (condensation) 而增進。Zwaardemaker 說，鹽溶液化成的氣體，包含有氣味的物質時，迥不若不含時之安定 (stable)。現在以為這種情形乃由於質點上帶有電荷 (electric charges) 之故。最近 Durand (1918a, 1918b) 說嗅覺的引起多少由於鼻腔裏的空氣有某種適當的濕度；凡促進水氣之縮合者都利於引起嗅覺。

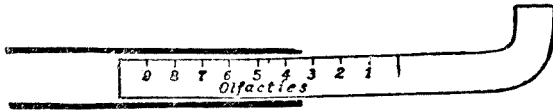
舊日的生理學家中，Bidder (1844) 主張吸氣時能發生嗅覺，呼氣時不能發生嗅覺。據 Paulsen 的研究，此說實不足信。把有氣味的空氣由口吸入，由鼻呼出，所作的實驗，已經證明這個說法的錯誤了。由呼氣發生的嗅覺顯然弱於由吸氣發生的嗅覺。大概這有一部分是由於呼出的氣在鼻腔內所走的路較低，也有一部分由於當空氣來到鼻腔時，已經有許多有氣味的物質附着在他們所經過的口，咽頭，和他部的濕膜上邊，有氣味的物質未免少了許多。然而 Nagel (1904) 說，咀嚼時所得食物的氣味，是來自後鼻孔，而不是來自前鼻孔。這些氣味對於發動各種肌肉的腺的等消化反射(digestive reflexes)之重要，早為大家所承認了。

3 最小量刺激

普通相信嗅覺刺激(olfactory stimulus)是浮游於嗅官氣流裏邊的極小質點，氣味可由一個方向隨風出去許多哩，可為這話的證據。氣味和聲光不同，他不是從一個中心發出，向四方分散的。又有許多物質，如砒(arsenic)，平常是沒有氣味的，當加熱而揮發(volatilize)的時候，就可發出氣味。1917年，Woodrow 和 Karpman 發見嗅覺的順應時間(adaptation time)，即是等嗅覺完全消滅所需的時間和氣味物質的蒸氣張力(vapor tension)直接成比例。由此可知嗅覺的發生乃由於氣體質點(gaseous particles)的活動。從這類的研究遂得出這個公認的結論：嗅官的適當刺激是物質小點，並不是某種非物質的(non-material)騷動。

有些氣味物質，如麝香 (musk)，他們發散小質點雖經過很長的時間，而重量上沒有什麼變化，可知嗅覺之喚起只需極小量的物質。關於這個問題，有些測量證實這個結論。

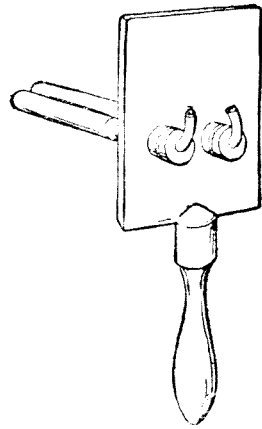
測量的方法有許多種，一種是在一定體積的空氣中蒸發一定重量的氣味物質，再嗅這種空氣以作試驗。用這種方法固可作出絕對測量 (absolute measurements)，不過不易於作氣味的比較。Zwaardemaker 為測量嗅覺銳度，尤其是為比較氣味，作出一個機巧的器具，叫作嗅覺計 (olfactometer) (第十三圖)。這個器具有兩個管子，這一個可以在那一個裏邊滑動；內管的一頭，并可按在鼻孔上。氣味物



第十三圖。——單的橡皮嗅覺計。採 Zwaardemaker, 1895, 第十四圖。

質即放在外管的裏面。內管是刻有度數的，把他放進外管且完全掩住外管裏面的時候，雖然把空氣從管中通到鼻孔裏去，因為有氣味的面被掩，所以他發不出質點，人也覺不出有什麼氣味。若把內管抽出一點，使含氣味的面稍稍露出，氣味質點即可飛入氣流中而喚起嗅覺。抽送內管以定氣味面露出的多少，就可漸漸找到最小量刺激 (minimum stimulus)，此時散入氣流中的氣味物質之總量，Zwaardemaker 叫他一個嗅度 (olfactie)，即嗅覺刺激的單位。決定一種物質一個嗅度所需的面積以後，再將內管作適當的移動，以得到兩倍的面積，即可找出兩個嗅度的刺激，往下由此類推。於是很容易依次得出嗅覺刺

激的各級度數來。若用所帶氣味物質不同的各種外管，就可以嗅度作出各樣的比較。此外又可把兩個單嗅覺計合併，作成一個複嗅覺計 (double olfactometer) (第十四圖)。於是帶有這一種一定濃度 (concentration) 的氣味物質之氣流可以通在這一個鼻孔，帶有那一種一定濃度的氣味物質之氣流可以通在那一個鼻孔；或是聯合兩個氣流，把氣味混合而通於一個鼻孔。各樣的比較從此都很容易作。



第十四圖。——複嗅覺計。
採 Zwaardemaker, 1895, 第十五圖。

Van Dam (1917b) 修改 Zwaardemaker 的器具，把氣味物質放在一個細桿上，而不塗在

管子的裏面。細桿是由地蠟 (paraffin) 作成的，按一定的比例和氣味物質相混合。從他在嗅覺計管內所露出的多少，以定氣流中氣味質點的濃度。鉑 (platinum)，金，鋅等的金屬桿也曾用過。用時先在氣味物質的氣體中浸入一定的時間，然後再作試驗。氣味質點先積聚在他們的表面上，隨後即離桿而飛散。這個方法的成功，可以使我們知道，若用原先的蒸發法 (evaporation method)，氣味物質總不免有不發生作用的，因為一定有許多質點附着於氣味在蒸發的容器的壁上。

為免除這些和其他的困難起見，Allison 和 Katz (1919) 最近

用一種氣味計(odimeter)去試驗臭氣(stenches)。這個氣味計在精確方面大都勝過其他的方法。他爲多個 venturi 式的流動計(flow-meters)所組成。他的裝置可使一定體積的空氣按均勻的率經過化學藥品，然後這種空氣又和別一種一定體積，按均勻速率流動的純空氣相混合。化學藥品的濃度，則於一定體積的空氣經過之後，視其所失去的重量之多少而定。從失去的重量和同化學藥品混合的空氣之總體積中，可定出每呎(liter)空氣內有多少鈺(milligrams)化學藥品。空氣和化學藥品的混合物最終通過一個管子，管口有一個玻璃漏斗。漏斗放在鼻子的上方，人即可吸一次氣以試驗這種混合物。氣味可隨意分成可辨(detectable)，微(faint)，顯(quite noticeable)，強(strong)，與更強(very strong)的幾等。由此可得出極精確的測量。

試驗嗅覺銳度大多數學者所用的方法都是在一定體積的空氣中，蒸發一定重量的物質。Valentin(1848)用此法發見，2,000,000分之一鈺的玫瑰油(oil of rose)，在一立方呎(cubic centimeter)的空氣中是有氣味的。假設混合體有100立方呎，則所需玫瑰油的總量爲20,000分之一鈺。Valentin又發見，含有當他自己重量1/2,000,000,000的麝香丁幾(tincture of musk；譯者按，tincture亦有譯作藥酒者，此處從巨人的譯音)之水，我們可以覺出他的氣味；至於只含有這種丁幾1/3,300,000,000的水，就和平常的水分辨不出來了。--克(gram)的混合物只含有2,000,000分之一鈺麝香丁幾，已有麝香丁幾所特有的氣味。

Fischer 和 Penzoldt(1886)又用氫代氯苯輪質(Chlorphenol)

和硫醇(mercaptan)作出更重要的測量。他們把一麩氫代氫鎂輪質蒸發於容量有 230 立方呎(cubic meters)的室中,使其和空氣相混合。這種稀釋物即可喚起嗅覺。按這種濃度,每個立方呎的空氣中,有氫代氫鎂輪質 1/230,000,000 麩。假定發生嗅覺所需空氣之最小量為 50 立方呎,則所含氫代氫鎂輪質的總量應為 1/4,600,000 麩。硫醇是一種有劇烈的大蒜氣味之液體。用同樣的方法,證明他每 1/23,000,000,000 麩在一個立方呎的空氣中,即可使人辨出氣味;若是在 50 立方呎的空氣中,可有硫醇 1/460,000,000 麩。這個分量雖是極小,但是據 von Frey (1904) 的估計,其中大約有 200,000,000,000 硫醇分子(molecules of mercaptan)。

Passy (1892a, 1892b) 也測量過許多物質。他以爲人造麝香(artificial musk)可強過自然麝香一千倍,大概是氣味物質中之最劇烈者。他又發見,若以每呎空氣中有若干千分麩(thousandths of a milligram)的物質計算濃度,人的嗅覺銳度從樟腦(camphor)的 5 到香蘭精(vanillin)的 0.005 至 0.0005。香蘭精的濃度等於每立方呎空氣中有 1/2,000,000,000 麩。這種稀度(dilution)已經很大了,不過仍不如 Fischer 和 Penzoldt 所說硫醇的稀度。

Passy 測量的重要結果有如下表。嗅覺銳度(以刺激物的最小量測得),以刺激物在每呎空氣中所有的千分麩表出之。

第一表

嗅覺的最小濃度，以千分起計算每呎空氣中所有的物質 (Passy, 1892b).

物 質	千 分 類
樟腦 (camphor).....	5
醇精 (ether).....	1
氯化檸檬油精 (citral).....	0.5 至 0.1
向日葵精 (heliotropin).....	0.1 至 0.05
香豆精 (coumarin).....	0.05 至 0.01
香蘭精 (vanillin).....	0.005 至 0.0005

Passy (1892c) 又測定許多醇類 (alcohols) 發生嗅覺所需的最小濃度 (minimum concentration)，濃度以每呎空氣中所有的兆分克 (millionths of a gram) 表出，如第二表。

第二表

嗅覺的最小濃度，以兆分克計算每呎空氣中所有之醇 (Passy, 1892c).

醇	第一類	第二類	第三類
一烷醇.....	1000		
二烷醇.....	250		
三烷醇.....	10 至 5	40	
正四烷醇.....	1		20 至 10
異性四烷醇.....	1		
正五烷醇.....			40 至 20
左旋光性的五烷醇.....	0.6		
無旋光性的異性五烷醇.....	0.1		
八烷醇.....		0.005	

(醇類的英文原名: methyl alcohol, 一烷醇; ethyl a., 二烷醇; propyl a., 三烷醇; normal butyl a., 正四烷醇; isobutyl a., 異性四烷醇; normal amyl a., 正五烷醇; active sinistral amyl a., 左旋光性的五烷醇; inactive isoamyl a., 無旋光性的異性五烷醇; caprylic a., 八烷醇。)

從 Passy 的測量可以知道,低級醇(lower alcohols)的氣味比較微弱,至於高級醇(higher alcohols),就和揮發油(essential oils)差不多了。Parker 和 Stabler 於 1913 年測量二烷醇,以為他的濃度須到每呎空氣中有 5.75 尅,纔能生出氣味。他們以為 Passy 的測量數(每呎空氣中有 0.25 尅)之所以較小者,是由於有氣味的雜質之故。他們曾在某種二烷醇中找出這樣雜質,以為 Passy 所試驗的二烷醇中就許有這種東西。

今將 Allision 和 Katz (1919)的精確測量列於第三表。

第三表

以每呎空氣中所有化學藥品的尅數計算濃度。

化學藥品	氣味的強度				
	可辨	微	顯	強	更強
二烷醇精.....	5.833	10.168	14.944	17.667	60.600
迷蒙精.....	3.300	6.800	12.733	28.833	46.666
醋酸二烷基.....	0.686	1.224	2.219	4.457	6.733
二烷醇醇.....	0.946	0.988	0.186	0.357	0.501
五炭一氫異輪質.....	0.032	0.146	0.391	2.265	5.710
薄荷油.....	0.024	0.032	0.109	0.332	0.348

Iodoform	0.018				
異性硫磺酸一烷基...	0.015	0.039	0.067	0.108	0.144
酪酸.....	0.009	0.021	0.066	0.329	0.589
異性硫磺酸三炭羰基	0.008	0.012	0.024	0.039	0.241
三烷硫醇.....	0.006	0.020	0.028	0.043	0.054
五烷硫醇精.....	0.001	0.007	0.011	0.012	0.015
人造麝香.....	0.00004				

(化學品的英文原名: ethyl ether, 二烷醇精; chloroform, 迷蒙精; ethyl acetate, 酪酸二烷基; ethyl mercaptan, 二烷硫醇; pyridine, 五炭一氮異輪質; oil of pepperment, 薄荷油; iodoform, 此字尚無相當譯名, 其分子式為 CHI_3 ; methyl isothiocyanate, 異性硫磺酸一烷基; butyric acid, 酪酸; allyl isothiocyanate, 異性硫磺酸三炭羰基; propyl mercaptan, 三烷硫醇; amyl thioether, 五烷硫醇精; artificial musk, 人造麝香。)

於此有可注意者, 則所試驗的最強的硫醇, 即三烷硫醇, 可於每坪空氣有 0.006 尅之濃度辨出。這種濃度等於每立方裡有 6/1,000,000 尅。這個數目決非如 Fischer 和 Penzoldt 所得的那樣極端, 他們以為每立方裡有 1/23,000,000,000 尅。至於這種不同的結果是由於所用的化合物不同(因為 Fischer 和 Penzoldt 並沒有說他們所試驗的是那一種硫醇), 或是由於所用的方法不同, 我們就不知道了。Allison 和 Katz 的結果也和別人的測量一樣, 人造麝香是最有刺激性的物質。可以說他是居嗅覺刺激之首。

各種測量的結果雖多不甚一致, 然嗅覺乃由於極小量的物質, 是

無可疑的，不過這樣少的物質裏邊，仍有無量數的分子 (molecules)。

4 刺激的物理狀態，氣體或溶液？

普通以為陸棲脊椎動物的嗅覺刺激是氣體狀態中的物質小點，而不是一種溶液。

早先這個意見由 Tourtual (1827) 和 Weber (1848) 的實驗得了一層保障，他們說我們可以證明物質為蒸氣時若可感出氣味，把他的溶液放入鼻內，我們就感不出來，Weber 曾以經水稀釋 (diluted) 過的香水 (cologne water) 注入他自己的鼻腔裏，結果辨不出香水的氣味，他就因此斷定，我們雖易覺香水蒸氣的氣味，但覺不出香水溶液的氣味；所以物質的氣體狀態是嗅官的刺激所必具的。許多學者，如 Nagel (1894, 1904), Zwaardemaker (1895), Haycraft (1900) 等都認可這個結論。

Aronsohn 於 1884 年指出水和溫度對於嗅官的影響，把尋常冷水放在鼻子裏，就可使嗅覺暫時失去，因為冷水可引起黏液的增進，黏液即可掩蔽嗅覺而為嗅覺的阻礙，在陸棲脊椎動物的嗅官中，若是水的作用再延長些時候，據說嗅毛就要損壞，Schultze 1862 說過，把兩棲動物的嗅膜上放上水，上邊的纖毛還可以繼續支持一時，至於那長而重的嗅毛就差不多立刻消滅了，Aronsohn 為極度減少這種損害的效力起見，不把溶解於尋常之水的，而把溶解於生理的鹽溶液 (physiological salt solution) 的物質放在鼻子裏，並且用一種適當的溫度，他說由此即很容易辨出丁香油 (clove oil) 的弱溶液之

氣味。Vaschide 於 1901 年證實了 Aronsohn 的結果，又以為要作出有結果的試驗，溫度的關係比溶媒 (solvent) 的關係還屬重要。

這些結果正和 Weber 的結果相反，Zwaardemaker (1895) 和 Veress (1903) 對他們都有批評。他們說，Aronsohn 的成功或由於未能把溶液布滿嗅罇。Veress 以為除非是格外小心，空氣極容易存留在嗅罇以內，所試驗的溶液亦因以永不能真正達到嗅覺末端 (olfactory terminals)。在這樣情況之下，氣味質點勢必從溶液飛出而入於充滿嗅罇的空氣中，由此即可達到嗅覺末端，和平常的嗅覺作用一樣。所以要作出有結果的試驗，非設法使所試驗的溶液完全布滿嗅罇不可。Veress 用人屍作過實驗之後，得出一種方法。他用此法把氣味溶液放在活人的鼻腔中，發見這些溶液可以刺激嗅官，不過所生的感覺和尋常不同。人雖然不久即可從一個一定的嗅覺認出一個特殊的物質，但是這并非藉着他的真正氣味。Veress 因此斷定，氣味物質的溶液雖可刺激嗅官，但是并非適當的刺激，乃是不適當的刺激。所以陸棲脊椎動物的嗅官雖似能受尋常溶液的刺激 (和 Weber 的結果相反)，但這種刺激不能算是適當的。

不承認人和其他相近的脊椎動物之嗅官可受溶液的刺激，如以上許多學者所主張的，乃由於未能明瞭嗅覺末端的實在環境。所謂嗅覺末端者就是投入於嗅膜上之黏液層中的嗅毛。這些嗅毛似乎完全被黏液所掩蓋，就是他們的睫毛狀末梢有可達到黏液層的表面者，然以太柔嫩之故，絕不能投入於面外的空氣中。他們不能出乎黏液層以外，是永久在這種水狀黏液 (watery mucous) 裏邊的。黏液的表

面纔和帶有氣味質點空氣相接觸。從前已經說過，這些質點必然是大批的附着在粘液面上 (Zwaardemaker 以爲是被吸收, 1918b); 又因爲他們是氣體或蒸氣狀的質點，大概他們即立刻在水狀黏液中成爲溶液，而由此和嗅毛相接觸。所以從環境的性質看起來，嗅覺末端的刺激物絕不能不是溶液。這種意見已得着最近學者的贊助，因爲近幾年來，Backmann (1917a), Durand (1918b), 和 Henning (1916) 所發表的文字，已經把他說得很明白了。

我們說過，用氣味物質的溶液刺激嗅覺上皮所遇的困難大概是由於溶媒對於嗅毛的影響，并非由於嗅毛不能受溶液的刺激。嗅毛顯然是很融洽的和黏液相適合。黏液很難由實驗的方法重新作出一層，然而試驗若求成功，這又似是不可少的。Aronsohn, Vaschide, 和 Veress 對於溫度和溶媒中鹽溶質的注意，僅是這方面的初步。

物質的溶解度 (solubility) 對於他刺激嗅官的效力之關係近來會爲 Backman (1917a) 所研究。他以爲非但要注意嗅毛的水狀環境，還要顧及嗅毛的本質。他相信嗅毛的本質是脂肪性的。鏹酸 (osmic acid) 最易將嗅毛顯示出來，這件事實，足以贊助他的意見。假若黏液層是水性的，嗅毛是油性的，那麼任何可進入嗅毛體中的物質，必須先在水中溶解，後在油中溶解。Backman 即本此見地去測驗嗅覺刺激的效力和他們在水中和油中的溶解度是否有何種關係。他用在百度表 30 度的水和橄欖油 (olive oil) 作試驗溶媒 (test solvents)。試驗的結果，一烷醇和二烷醇 (他們是沒有劇烈氣味的) 無限的在水中溶解，但是僅微微的在油中溶解。可知他們雖可大量

的溶解於黏液中，而其得入於嗅毛中者當不多，因此他們的刺激效力，按 Backman 的意思，也必然是很微弱的，又如正四烷醇（有劇烈氣味）則可溶解於水至百分之 8.3，溶解於油至無限量，他的刺激效力之大，即由於此，別種物質也有與此不甚一致的，如氫代輪質 (chlorbenzol) 在每呎空氣中有 6.7×10^{-8} 克分子 gram-molecules。譯者按，克分子即分子量之以克單位表示者，如氫之分子量為 32，其一克分子即 32 克， $10^{-8} = 1/10^8$ 時，就可顯出氣味；他之溶解於水者可到百分之 0.25，而其溶解於油者可至無限，溴代輪質 (brombenzol) 則於每呎空氣中有 1.1×10^{-8} 克分子時，我們即可感出氣味；不過他之溶解於油者雖屬無限，而溶解於水者（百分之 0.045）比氫代輪質還少，這兩種物質在水中的溶解度和刺激效力的關係，適得其反，這也許即如 Larquier des Bancel (1912) 所說，在油中的溶解度，於嗅覺刺激上，比在水中的溶解度重要的多，假若人的嗅毛也有纖絲 (flagella)，和 Jagodowski (1901) 所述梭魚的一樣，纖絲的末端可通過黏液層而和鼻中空氣相接，那麼氣味質點就可直接和他們相遇合，而溶解於其脂肪性的資料中，不必再經過一個中間的水狀層了，如果這樣，能在脂肪中溶解就是引入有效的刺激所需之惟一的溶解性，近來 Kremer (1917) 以為有許多氣味物質在脂肪中比在水中易於溶解，他發見氫化檸檬油精 (citral)，硬木樹脂質 (guaiacol)，五炭一氫異輪質 (pyridine)，以至於迷蒙精 (chloroform) 和醇精 (ether)，其溶解於 lecithin (此字尚無相當譯名，其分子式為 $C_{15}H_{90}NPO_9$) 的飽和水溶液 (saturated aqueous solution) 者，比溶解於純水者為多。

物質對於嗅毛質料的溶解力，和他的刺激作用，當然有大關係；氫代輪質和溴代輪質之不同處，也許就在這一點。不過無論如何，嗅覺之由於某種溶液，似乎是沒有疑問了。

嗅覺刺激不是放射性的(radio-active)，所以溶解於嗅毛質料中的物質當然要對於嗅覺接受器發生化學作用，而不能發生放射作用。有人說有一種生理放射性 (physiological radio-activity)——近來 Zwaardemaker (1915a, 1920) 說鉀 (potassium) 有，或也可說刺激嗅覺的物質有——但據 R. F. Loeb (1920) 和 J. Loeb (1920) 的研究，這話似極不近實。況說由放射性的刺激解釋各種嗅覺也很困難，若說刺激物對於接受器的質料發生化學作用便和各種的嗅覺經驗相合了。

5 魚類的嗅覺

我們已經說過，魚類多半具有成對的嗅囊 (olfactory sacs)，嗅囊的構造和神經分布都和陸棲脊椎動物相當的部分大體相同。不過嗅囊為水流所經過，所受的刺激也是來自水流而已。Nagel (1894) 是反對嗅覺刺激為溶液最力的人，他相信氣體或蒸氣是惟一真正的刺激。所以他斷定，所謂魚類的嗅官者，和陸棲脊椎動物的嗅官根本不同；在高等動物的感官中，他們大概和味官相近。他的主張純乎是一種理論，並沒有任何觀察或試驗的根據。

但是在 Nagel 發表這種意見以前，已經有了一些關於魚類嗅覺的實驗。這些實驗都是初步的，沒有結論的，不過他們已經開了前進

之路了。如 Aronsohn (1884a) 發見，金魚(goldfish) 本是喜吃蟻蛹的，但若把蟻蛹塗上少許丁香油，他就不去吃了。這還不足以證明魚可嗅出油味，因為這滿許是由於油刺激了魚的鼻喙的皮，而完全未曾刺激他的嗅覺器。又如 Steiner(1888)的實驗，把鮫(shark *Scyllium*) 的大腦葉 (cerebral lobes) 除去，或只把葉和嗅神經球 (olfactory bulbs) 的連絡切斷，他就不攫取食物了。這也不足證明所謂魚的嗅覺器底確是嗅官，而不是味官，或某種連屬的感官。據 Nagel (1894) 的報告，*Barbus*(歐洲產淡水大鯉魚)頭的前部，於切斷嗅道(olfactory tracts) 之後，和未行手術之先，同樣能感有香味的物質。Sheldon (1919) 研究角鮫 (dogfish)，也說這種魚的鼻孔對於丁香油，胡薄荷油(oil of pennyroyal)，麝香草油(oil of thyme) 等類的弱溶液之明顯的感受性，不因切斷嗅神經而受影響，但切斷了三叉神經的上下顎聯合枝時，就不存在了。由此可知魚的鼻面也和高等脊椎動物一樣，也有三叉神經纖維的分布。實驗者通常用的刺激物質所刺激的是這一個神經，不是真正的嗅神經。1909 年，Baglioni 發見失明的魚亦可感出食物的存在。不過這些實驗沒有一個能確實證明這種感官是嗅官，而不是味官，或其他連屬的感官。

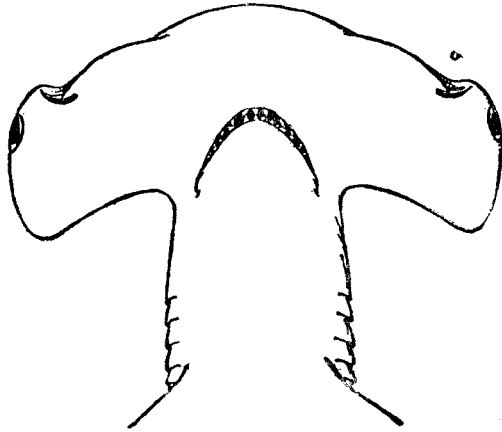
1895 年，von Uexküll 發見除去嗅膜的角鮫感不出食物的存在，但是常態的角鮫於食物放入水池三五分鐘後，就熱烈的趨附他。作這個實驗時，并未排除視覺的影響，或確定手術的效果。我於 1901 年作的實驗，設法尋求更確鑿的證據。實驗時使五個常態的鯰魚 (catfishes *Amiurus*) 在一個玻璃缸裏游泳，再在缸裏懸上兩個甲粗

鬆棉布作的小團，其一隱藏蚯蚓，其一純乎是布。在一小時內，雖然兩小團時時互易位置，而藏蟲之團共被魚襲捕十一次。在同一時間內，魚雖經過不藏蟲之團多次，但是並沒有明顯的反應。

於是又以十個鯰魚作再進一步的實驗，把其中五個的嗅道切斷，把其餘五個的觸鬚（主要的外部味官所在處）除去。等他們從手術復元後，就把他們放在一個玻璃缸裏，缸裏懸有一小布團，團內含有切碎的蚯蚓。在第一小時之內，小團被無觸鬚而有嗅官的魚襲捕 34 次；雖然切斷嗅道的魚也屢次經過布團，但是並沒有魚襲捕他，僅有一次一個魚以鼻喙探之。缸內另有一個無蟲的小布團，但是沒有一個魚注意他。如是反復試驗，得到一致的結果，於是據以斷定：鯰魚的嗅官能遠在味覺所能發生作用的距離以外感覺食物；換言之，鯰魚真能嗅出他們的食物。

用 killifish (*Fundulus*, 美洲產黑色小鯉魚) 作的實驗也得到同樣的結果 (Parker, 1911)。不過這一次用的方法，不是切斷嗅道，而是封閉前鼻孔。經過手術的魚，對於隱藏的食物沒有反應，但是於前鼻孔再開之後，就立刻又有反應了。Sheldon (1911) 用角鯪作的實驗和 Copeland (1912) 用河豚 (*sweefish* *Spheroides*) 作的實驗都把這個結果證實。Sheldon 塞鼻孔所用的是棉塞。據我 1914 年的實驗，若是用棉塞塞住魚的一個鼻孔，他就單向未塞的鼻孔那一邊轉動。從這種反應可以知道，角鯪在尋常的情形尋求食物必是向氣味濃厚的那一邊轉動。其他的魚恐怕也是如此。魚的兩個鼻孔左右相隔愈遠，實驗的確實性亦隨而增加。兩鼻孔相隔之遠，再沒有過於雙鬚鯪

(hammerhead shark)的了。他的頭之兩側各有一橫出的大突起，鼻孔和眼部分在兩個突起上(第十五圖)。



第十五圖。——雙髻鯊頭的腹面，示遠相間隔的嗅坑(o)。依Garman, 1913, 插圖第一幅, 第二圖。

第 四 表

三個角鯊在下列連續的各情形之下，左右轉動的百分比：1，尋常時；
2，左鼻孔閉塞；3，右鼻孔閉塞；4，兩鼻孔都放開(Parker, 1914)。

魚 的 情 形	轉 動 的 百 分 比	
	向 左	向 右
尋常時.....	50	50
左鼻孔閉塞.....	11	89
右鼻孔閉塞.....	87	13
兩鼻孔都放開.....	44	56

角鯊在上段所說的情形下的轉動，和下等動物轉應性反應(tropic

reaction) 中的旋轉運動(circus movements)很相像;設非魚有那樣高等的構造,我們就要立刻認為那是這一類的反應了。角鮫反應的詳細情形見第四表。

從以上所得的證據看來,可知許多魚能嗅出他們的食物,和陸棲脊椎動物一樣,所以我們必須承認他們具有和高等動物差不多的嗅覺力。這個意見正和 Nagel 等人的主張相反。捕魚時可用惡氣味的誘餌,或研碎而投入水中的油膩死魚把魚(尤其是鮫)從遠處引來,這件事實完全和我們的意見相合。得出這些結果所需的物質極少,也如於陸棲脊椎動物的嗅覺。Olmsted (1918) 用鮫魚證明,所需物質的數量可至無限的小。

兩棲動物在水棲期(water-inhabiting stages) 的嗅覺作用一定也和魚一樣。Copeland (1913) 用水蜥(newt *Diemyctylus*) 作的實驗和 Rissler (1914) 用蝌蚪(tadpoles) 作的實驗已經把這一點證明了。

說魚有似陸棲脊椎動物的嗅覺力,舊日許多學者雖反對這話,但近來 Baglioni (1913) 和 Luciani (1917) 則採取這個意見。魚的嗅官之刺激物含在水流裏邊,這是沒有疑問的。因為陸棲脊椎動物的嗅覺刺激物是落在嗅覺面的水狀黏液(watery mucous) 上,所以正如 Durand (1918b) 的話,一切脊椎動物的嗅覺刺激都是溶液,不僅是一種氣體或蒸氣。這個結論正和許多年前 Johannes Müller 所發表的意見相合。Henning (1916) 曾謂氣味物質和嗅覺黏液所合成的恐怕是一種乳狀液(emulsion),不是真正的溶液。不過這個說法就是對於他自己也似乎不關重要,因為他屢次說嗅覺刺激是溶液。實

在也沒有好的理由可以設想其不然。

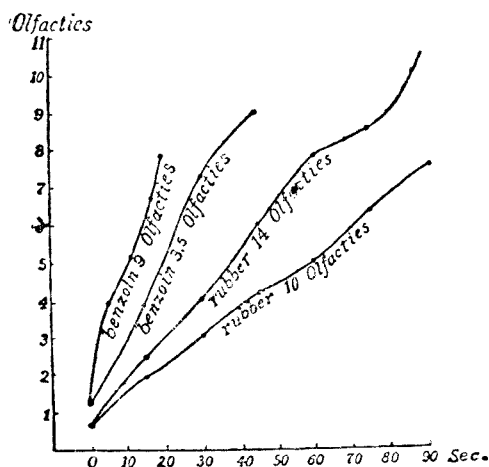
6 疲勞

人的嗅官若連續的嗅氣味物質很容易得到疲勞(fatigue)。因為職業的關係而在惡劣氣味中工作的人不久就覺不出氣味來了。病人對於自己身上所發出來的惡劣氣味也是感覺不出來的。這些情形，雖然可說一部分是由於中樞神經狀態(central nervous states)，如缺乏注意等，但是還有一部分是由於末梢的疲勞(peripheral exhaustion)。惡劣氣味對於豚鼠(guinea pigs)生長的影響，最近曾經 Winslow 和 Greenberg (1918) 試驗過。他們用一對不透風的箱子，每分鐘給每個受試驗的豚鼠通入箱內 1.5 立方呎的空氣，即等於 4 升(liters)的空氣。這一個箱子通過的是純潔的空氣，那一個箱子通過的是經過新的溼糞而帶有強糞味的空氣。一共試驗了 15 組，凡 261 個正長的豚鼠。試驗的第一星期，在糞味空氣中的不如對證的豚鼠(controls)生長的快，但是第二星期他們的體重就趕上對證者，從此以後就和他們分辨不出來了。所以豚鼠和人一樣，雖然起初反應惡劣的氣味，以後就似乎完全不感受這種刺激了。

Aronsohn (1894a) 為試驗繼續嗅氣味物質的影響，曾測定幾種嗅覺刺激在最強度時可以繼續喚起感覺的時間。他使九個人嗅檸檬油(oil of lemon)和橙油(oil of orange)，直到這些物質的氣味不再為人所覺得。結果所需的時間為 2.5 分鐘至 11 分鐘，平均數為 5 分鐘。香豆精(coumarin)百分之 0.2 的水溶液，自 1.75 至 2.3 分鐘可

以爲人所嗅出，從此以後就嗅不出來了，可知嗅覺受了強的刺激，很少的幾分鐘就可得到疲勞，感覺力的恢復顯然也是同樣的快，有自 1 至 3 分鐘的短時間即可得到，不過要完全恢復也許要一個稍長的時間。

Zwaardemaker (1895) 用另一種方法試驗疲勞，他用他的嗅覺計測定當嗅官漸近疲勞時最小量刺激的增進，當刺激物在一定的強度連續刺激時，隨時把最小量刺激測量出來，結果知道他是穩定的增進，他用安息香和橡皮各在兩種不同的強度作試驗(第十六圖)，安息香引起疲勞比橡皮快的多，但於每種的兩樣強度中，較強的喚起疲



第十六圖。——嗅覺疲勞曲線。9 和 3.5 嗅度(olfactics)的安息香(benzoin)和 14 和 10 嗅度的橡皮(rubber)在不同時間所喚起的疲勞。覺閾值(threshold values)的嗅度數標在縱距(ordinate)上，刺激時間的秒數標在橫距(abscissa)上。依 Zwaardemaker, 1895, 第 22 圖。

勞比較弱的快的多。

有些人絕對缺乏真正的嗅覺。我們已經說過，這叫作嗅覺消失 (anosmia)，乃由於嗅覺器有某種缺陷。這種狀態有生而有的，也有後天的；後天的嗅覺消失有永久的，也有暫時的。有幾種嗅覺消失和色盲一樣，或許是可遺傳的 (Glaser, 1918)。在理論上最感興趣的是部分的嗅覺缺陷。Winkler 謂有一人一點嗅不出安息香，但易於嗅出麝香；又有一人恰恰和這個人相反。Blakeslee (1918) 記述這樣的人，乃是關於馬鞭草花 (verbena flower) 氣味的。照這樣說，恐怕有許多人是具有嗅覺缺陷的，不過他們的缺陷不很利害，不易於引起注意罷了。

暫時的部分嗅覺消失有的是隨某種疾病同來，有的是由於在嗅覺面敷上麻醉藥 (anesthetizing drugs)。許多人，如 Zwaardemaker，用古柯鹼 (cocaine) 作這種藥，不過沒有明確的結果。據 Zwaardemaker 的試驗，由此發生嗅覺消失以前，每有片刻的感覺力增進或嗅覺過敏 (hyperosmia)。後來 Reuter (1900) 也發見用古柯鹼後，嗅覺過敏也隨之發生。Rollett (1899) 曾用基本乃米酸 (gymnemic acid) 引起完全的嗅覺消失，此後不同的嗅覺在不同的時間內復現。

7 氣味的種類

氣味的種類似乎是沒有數的。我們給氣味命名的時候，差不多永遠是就氣味物質所從出的物體給他定名稱，如向日花 (heliotrope) 味，葱味，橡皮味等。若滋味 (tastes) 則不然，我們以後就可知道，至

少有甜，酸，苦，鹹四種顯著的滋味。前三種是通名，并不一定和某種物質相關連；我們隨時可以找出新的物質，他的滋味就是三者中的一種。至於新物質的氣味，則差不多一定是單獨的(individual)，新的(novel)，不過略略的和已知的氣味相彷彿。所以各種氣味都有一種歷史的意義，直到和他們相連合的物質爲人採用以後，纔有他們的名稱。當煤油未曾通用以前，他的氣味還不爲人所共知。假若他爲商業上所屏棄，他的氣味就要不成爲人類普通感覺之一部。經濟改變的結果，人類感覺中去了許多商品，食品等等的氣味，又添了許多新的氣味。但是雖然嗅覺方面有這樣比較疾速的變化，嗅官則似乎是依然如故；他能隨氣味的變換而生不同的感覺。因爲嗅官有這種特點，氣味的分類就成了一個很難的問題。現在所有的分類似乎都是極勉強的。

Haller, 特別是 Linnaeus, 曾提出氣味的系統，爲許多晚近的分類之基礎，如 Zwaardemaker (1895) 的分類便是根據他們的。Zwaardemaker 把氣味分成九大類，每類又分成兩個以上的小類。所分的九類約略如下：

1. 醇精的氣味；三個小類：菓實，蜂蠟，和醇精類(ethers)的氣味。
2. 芳香的氣味；五個小類：樟腦，丁香，薰衣草(lavender)，檸檬，和苦杏仁的氣味。
3. 香脂的氣味；三個小類：花，紫羅蘭(violet)，和香蘭(vanilla)，香豆精(coumarin)的氣味。

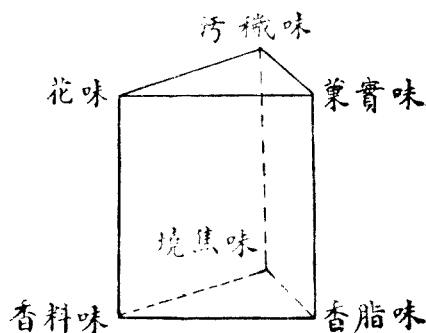
4. 馨香的氣味；兩個小類：琥珀和麝香的氣味。
5. 葱蒜的氣味；三個小類：硫化氫，砒化氫，和氫的氣味。
6. ⁽⁴⁾ 燒焦的氣味；兩個小類：燻咖啡和輪質 (benzole) 的氣味。
7. 腥膻的氣味；兩個小類：乳餅和腥油的氣味。
8. 逆人的氣味；兩個小類：龍葵 (nightshade) 和臭蟲氣味。
9. 發嘔的氣味；兩個小類：死獸和糞的氣味。

一察看這個分類就知道他是主觀的，勉強的。因為有些氣味，對於這個人是可厭的，對於那個人就許相反。所以 Henning (1916) 等想完全屏棄這種分類，再把氣味從頭至尾重新試驗過，作成一個客觀的，合理的分類。Henning 重新試驗的結果，以為氣味可分成下列根本的六類：

1. 香料的氣味，例如小茴香 (fennel)，黃樟油 (sassafras oil)，大茴香 (anise)，和丁香的氣味。
2. 花的氣味，例如向日葵，香豆精，和風呂草油 (geranium oil) 的氣味。
3. 菓實的氣味，例如橙油，山椒 (citronella)，香梨油 (oil of bergamot)，和醋酸醇精 (acetic ether) 的氣味。
4. 香脂的氣味，例如松節油 (turpentine)，加拿大香樹脂 (Canada balsam)，和番石榴油 (eucalyptus oil) 的氣味。
5. 燒焦的氣味，例如松脂和五炭一氫異輪質 (pyridine) 的氣味。
6. 污穢的氣味，例如二硫化炭和硫化氫的氣味。

據 Henning 的意思，雖然六類中每一類包含許多的氣味，但是每一類和其餘各類並沒有絕對的分界，任兩類間都有無數居中的氣味。不過這六類在一切的氣味中占極卓越的地位，不是平列在一般氣味中間的。

Henning 爲弄明白他對於六類相互關係的意思起見，曾想像每一類位於三面稜柱體的一個角上。這個稜柱，他叫作嗅覺稜柱(olfactory prism; 第十七圖)。我們想像從稜柱的一個角上可以畫出許多線到其他各角，這些線經過稜柱的邊緣或他的面，即由此標出一切居中氣味的位置。所以一切的氣味，無論是基本的或居中的，在稜柱面上都有他們的地位。在稜柱體內連接稜柱面上任兩個點的許多線，只指示混合的氣味。



第十七圖。——嗅覺稜柱。依 Henning, 1916, 第四圖。

所以 Henning 用了一個立體的圖形，就把他認爲存在於基本的，居中的，和混合的氣味中間的各種關係表現出來。一說到氣味的分類，Henning 的簡明分類是最動人的，不過也是最可疑的。

8 氣味的化學關係

氣味分類的科學價值全在於他是否能確定各種有氣味的刺激物質和接受器的關係。一個滿意的分類應當把嗅覺原素或成分的數目

弄清楚。嗅覺成自許多成分之說雖證實尚遠，但是所謂嗅覺的複合說 (component theory) 者已為大多數的學者所採取 (Zwaardemaker, 1895)。Zwaardemaker 的分類未曾作到這一點，就是他自己也承認。姑勿論他的分類可以同樣的包括着載發品 (irritants) 和真正的氣味物質，單就他所分出來的幾類說，也禁不起實地的試驗。Nagel (1897) 曾用香蘭精和香豆精試驗這個問題。這兩種物質，按 Zwaardemaker 的分類，不但同屬於香脂氣味的大類，並且同屬於香蘭氣味的小類。所以他們在嗅覺上應該大相類似。Nagel 所用的方法是考查這一種物質所引起嗅官的暫時疲勞，是否能影響嗅官對於那一種物質的接受能力 (receptive capacity)。他把這兩種物質配成一種水溶液，兩者的比例，以僅能嗅出香蘭精的氣味為度。他於是長時間的嗅香蘭精的純溶液以使嗅官疲勞。這時候再試驗含有混合物質的溶液，只能嗅出香豆精。是則嗅覺而對於香蘭精的疲勞不能阻止香豆精的刺激。所以把這兩種物質放在同一個小類裏顯然是勉強的。

從研究患部分嗅覺消失的人也曾得到類似的證據足以證明 Zwaardemaker 的分類之勉強。無論從這方面或是從部分嗅覺疲勞方面的研究，都未曾得到任何特別的證據，可以證明流行的嗅覺分類為有理。

現在學者都承認嗅覺作用根本是一種化學的過程 (chemical process)。在探求化學構造和嗅覺的關係上也實在有些進步。這不必是一種通性，似乎只在某種範圍內是如此的。Passy (1892c) 在醇類中發現：從一烷醇到五烷醇，嗅覺力 (olfactory potency) 依次增進，如

第五表。

第五表

對於醇類之估計的嗅覺力, Passy (1892c).

醇	估計的嗅覺力
一烷醇 (methyl)	1
二烷醇 (ethyl)	4
三烷醇 (propyl)	100
四烷醇 (butyl)	100
五烷醇 (amyl)	100

Backman (1917c) 也曾測出：在一烷基代輪質族 (methylbenzene series) 裏，對於六炭輪質 (benzene)，七炭輪質 (toluene，按或稱一烷基代輪質 methyl benzene)，八炭輪質 (xylence，或稱二個一烷基代輪質 dimethyl benzene)，九炭輪質 (cumene，或稱三個一烷基代輪質 trimethyl benzene)，和十炭輪質 (durene，或稱四個一烷基代輪質 tetramethyl benzene) 的嗅覺銳度隨更代的一烷基之加多而增進。

氣味的性質常漸隨自然的有機化合物族 (series of organic compounds) 以俱改。如 Haycraft (1900) 所舉下列的醇精鹽類 (etherial salts)：

醋酸二烷基 (ethyl acetate) 有酸的醇精味。

醋酸三烷基 (propyl acetate) 有醋味和輕的香味。

醋酸四烷基 (butyl acetate) 有輕的醋味和波羅蜜味。

醋酸五烷基 (amyl acetate) 沒有醋味而有很顯著的波羅蜜味。

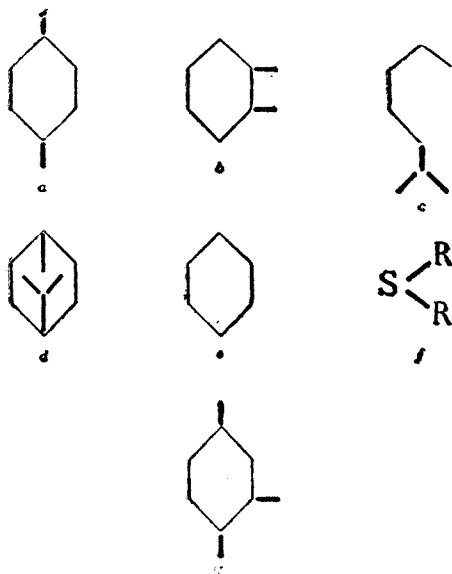
醋酸二烷基和醋酸五烷基的氣味完全不同，不過把醋酸三烷基和醋酸四烷基加入之後，這四種化合物即成爲一組，組內各化合物的氣味依化學構造的改變而漸生變化。不過其他的同基族 (series of homologues)，如 Huyer (1917) 所試驗的氫氫基代六炭輪質 (aniline)，隣連式，隔連式，與對連式氫氫基代七炭輪質 (o-, m-, and p-toluidine)，即 ortho-, meta-, and para-toluidine)，氫氫基代八炭輪質 (xylydine)，和氫氫基代九炭輪質 (cumilidine)，並沒有這種關係。

有不少的學者以爲許多物質的氣味依靠氣味分子 (odorous molecule) 所含某種化學基 (chemical radicals) 的數目和排列。這種化學基通常叫作氣味基 (osmophoric groups)。Cohn (1904) 的研究或者就是這方面的重要研究之一，不過並沒有相當的結果。最近且最精到的要屬 Henning 的研究，他的氣味分類法我們已經說過了。

Henning 研究氣味和化學構造的關係，差不多完全是限於芳族化合物 (aromatic compounds)，不過沒有理說，他的結論若是對的，不能推及脂族 (aliphatic series)。他不取特殊氣味和特殊氣味基相聯的觀念。這些基在氣味中之所以重要，不是由於他們本身的構造，而是由於他們在輪質輪 (benzene ring) 上所占的地位。氣味基即是氫氧基 (hydroxyl group)，醛基 (aldehyde group)，酮基 (keton group)，完基鹽基 (ester group)，氫氮基 (nitro group)，氫炭基 (nitril group) 等等。這其中並沒有有一個和一種特殊的氣味相聯合，不過任一個都可爲氣味的原因，設若他在輪質輪上占一個適當的地位。按 Henning 的意思，決定氣味的因子 (factor) 是輪質輪上的地

位,不是特殊的化學基。

Henning 又以為他所能夠區別的六類氣味的化學構造的基型 (types) 可以大概指出 (第十八圖)。香料味一類的化合物,其中的



第十八圖。——六類芳香體 (Henning 所認為嗅覺刺激的) 的分子構造之圖解: a. 香料味; b. 花味; c. 菓實味; d. 香脂味; e. 燒焦味; f. 污穢味; g. 在香料味和花味之間的一種居中氣味。

氣味基在輪質輪上是對連的 (第十八圖 a, 如大茴香醛 (anisaldehyde) 是。花味的氣味基在輪上是隔連的或隣連的 (第十八圖 b), 如月下香精 (tuberose) 是。菓實味的氣味基是分叉的 (第十八圖 c), 如氯化檸檬油精 (citral) 是。香脂味的氣味基在輪內 (第十八圖 d), 如松油精 (pinene) 是。燒焦味的輪形是光面的 (第十八圖 e), 如五炭一氫異輪質 (pyridin) 是。污穢味的輪形是不全的 (第十八圖 f), 如砒完基

質 (cacodyl) 是，每類氣味就是這樣的和特殊的一種分子構造相聯合，雖然不必和特殊的一種氣味基相聯合，居中的氣味乃由於氣味基的併合，這種氣味基具有居中氣味所間隔的兩類氣味之性質，如香蘭精的氣味在香料味和花味之間，他的三個氣味基（第十八圖 g）之連結可以代表對連（香料味）和隣連（花味）兩種形式，Henning 用這個機巧的系統使氣味和化學構造相連貫，雖然這的確是破碎不全的，還須大加修改，不過向來最難措手之問題，從此就可望解決了。

9 不適當的和適當的刺激

不適當的嗅覺刺激顯然是很少的，我們所知道的也不很清楚，給嗅官以熱的刺激 (thermal stimuli)，據說不能喚出嗅覺，Valentin 以爲機械的刺激 (mechanical stimuli) 可引起不快的嗅覺，也未曾證實，Aronsohn (1854 b) 於使溫的生理鹽溶液 (physiological salt solution) 充滿鼻腔之後，以直電流 (direct electric current) 通過鼻腔，看內腔內的是陽極 (anode) 或陰極 (cathode)，引起某些模糊的感覺，鼻內若是陽極，於通電流時喚出感覺；若是陰極，於斷電流時喚出感覺，不過還沒有證據證明這不是由於三叉神經末梢 (trigeminal endings) 之受刺激，而是由於嗅神經末梢 (olfactory endings) 之受刺激，按 1869 年 Althaus 之記載，有一個患兩重三叉神經麻痺的人，受電刺激之結果，覺出一種似燐的氣味，據此電流顯然是嗅官的一種不適當的刺激，不過他的特質我們知道的極少，除去電流和 Veress 所述溶液的作用以外，似乎就沒有不適當的嗅覺刺激了。

兼爲水棲的和陸棲的脊椎動物之適當的嗅覺刺激是一種溶液，這種溶液和嗅毛(olfactory hairs)相接觸，有一部分或者即合成於其中。那溶媒(solvent)大概起首是嗅覺黏液，他從經過他的表面的水流或氣流中接受溶質(solute)，這個水狀溶媒的溶解力差不多是無限的。他把溶質傳送給嗅毛。嗅毛之接受器的功能大概爲他那脂肪的成分(lipoid composition)所限制，只有那些溶解於脂肪的物質纔可爲嗅毛所容納。嗅神經衝動即從此發生。任何物質都可爲溶質，只要他非但能溶解於水，並且能溶解於油中。發生嗅覺所需物質之量，就是氣味最小的物質，也是很少的。若是氣味最大的物質，則所需之量少的出奇。通常所估計發生嗅覺的物質量即是含在我們所信爲刺激所需之最小體積的水或空氣中的數量。但是在這樣少的氣味物質中，只有很小的一部分可以接觸嗅毛，必定有許多隨氣流而去，或落在鼻面的非嗅覺部上。嗅毛是否能集合這種物質還是待決的問題，不過就是假定他能够，而實際的集合力也必是極其薄弱的。

喚起嗅覺的神經變化(nervous changes)即爲由溶液入於嗅毛中的物質所發動。所以這些物質和感覺應該有一種關係。通常以爲刺激物質可以分爲幾類，各與相當的一類嗅覺相聯合。我們已經說過，這個觀念就叫作嗅覺的複合說。譬如我們假定 Henning 所區別的六類氣味是各不相屬的(這種意見就是 Henning 也反對)，那末這幾類就可代表久爲生理學家所尋求的嗅覺原素了。

部分嗅覺消失(partial anosmia)的存在暗示各項嗅覺的原素，部分的缺陷即起於一個原素無有作用。但是關於這種事例我們知道

的很少，還不能作明白的解釋，如 Aronsohn (1886) 的試驗，鼻子由硫化銻引起部分嗅覺消失後，只感應揮發油 (etherial oils) 而不感應硫化氫 (hydrogen sulphide)，鹽酸 (hydrochloric acid)，和溴 (bromine)。這許是真正氣味 (嗅神經末梢) 和戟發品 (三叉神經末梢) 的一種差異作用，恐不是各類真正氣味的差異作用。不過一般的嗅覺問題之實驗的分析，還必須按這條路走纔能進步。

從這個觀點看來，混合氣味所表現的情形是很重要的。我們至少要把氣味的混合物分成兩類，一類是假的，一類是真的。假的混合氣味，乃是氣體或蒸氣互起化學作用而生出一種第三者的物質，這種物質另有，或沒有，他自己的一種氣味。如銻 (ammonia) 和醋酸同能刺激鼻子，但是把他們混合在一起，就沒了氣味，因為他們已化合成沒氣味的醋酸銻 (ammonium acetate) 了。確切的說，這些顯然不是混合氣味的例。此外更有許多對氣味物質，各對中這一個對於那一個不起化學作用，所以兩種物質可以各自獨立的在嗅覺接受器上發生作用。這兩重刺激 (double stimuli)，從複合說的觀點看來，可以期望他喚起兩個感覺，不過這顯然不是一定如此的。假若在這樣的一對氣味中，這一個比那一個強的多，就要完全顯出這一個的氣味。假若這兩個氣味幾乎平衡，就可生出另一個真的氣味，在性質上和這兩個都不一樣。據 Aronsohn (1886) 的意思，這種新的氣味可生於香水 (cologne water) 和橙油，香水和檸檬油，香梨油和橙油這一類的併合。生出新氣味的均衡狀態是很不穩定的。假若兩個中之一疲勞較甚，即可歸於消亡，而讓那一個疲勞較輕的喚出他獨有的感覺。一對

刺激所生新的感覺，和他們自己的感覺各不相同，這個情形似是反乎複合說的。不過要知道，在視覺上複合的觀念雖然是基本的。也有這樣的情形，把純橙光和純綠光混合，可生出黃色的感覺，他和未併合時兩種光所生的感覺都完全不同，實際上更和純黃光所生的黃色感覺沒有分別。所以承受感覺活動的複合說時，必須承認兩個刺激可以共同刺激一個接受器，正和一個第三者完全不同的刺激一樣。所以兩個獨立的刺激同時活動之能生新的嗅覺并不是爲這個學說的重大障礙。

方纔所說的兩重嗅覺刺激的情形絕不可和又一種兩重刺激相混。據 Valentin 的觀察，同時嗅醇精和秘魯香樹脂(balsam of Peru)，一個在這個鼻孔，一個在那個鼻孔，他們的氣味非可一齊嗅出，而是輪換出現的。Valentin 相信這是一種感覺競爭(sensory conflict)，和視覺上一個眼石這個顏色，一個眼石那個顏色時一樣。Aronsohn (1886) 曾說樟腦的氣味和檸檬油的氣味有這樣的競爭。他又發見在同樣的情形，這個氣味可以戰勝那個氣味。如樟腦的氣味可被石油，香水，杜松子油(oil of juniper) 等的氣味所抵消。這個問題曾經 Zwaardemaker (1895) 用他的複嗅覺計作更充分的研究。用這個器具，較易於使氣味平衡，然後把這一個引入這個鼻腔，把那一個引入那個鼻腔。由此就可準確的得到氣味完全中和(neutralization)。第六表是一個對對中和的氣味的單子，并有發生中和時按嗅度(olfactics) 計算的強度。

既然這樣的兩重刺激，是把這一個刺激放在這一個嗅官，把那一

第六表

成對相消的氣味(Zwaardemaker, 1895, 第 168 頁)。

各對的氣味體	按嗅度計算的相消強度
柏木和橡皮.....	2.75 : 14
安息香和橡皮.....	3.5 : 10
地蠟(paraffin) 和橡皮.....	8.5 : 14
橡皮和蜂蠟.....	14 : 28
橡皮和多魯(Tolu) 香樹脂.....	14 : 70
蜂蠟和多魯香樹脂.....	40 : 90
地蠟和蜂蠟.....	10 : 20

個刺激放在那一個嗅官，不用說中和的現象不是由於這個氣味對於那個氣味所起的化學作用，因為兩種氣味物質並沒有混合在一起。兩種氣味物質分別刺激兩個接受器，這件事實即表示這種競爭和中和的作用必有一個中樞的根源。

10 嗅官刺激所引起來的反射

Fröhlich 於討論兩種鼻的刺激(載發品和真正的氣味)之關係時，謂反射動作(reflex action)生自載發品，非生自真正的氣味。其實說的也對，載發品差不多永久喚出有力的呼吸反應，如噴嚏，而真正氣味則鮮能引起顯著的反動。但是 Pawlow 又發現真正氣味於引起和支配全部消化的分泌上之重要。這種作用正和噴嚏同樣是反射，不過不是那樣顯而易見。所以兩類的刺激都可引出許多重要的反射，

不過這一類所引出者易於看出，那一類所引出者隱而不顯罷了。

雖然人的嗅官確是司咀嚼的食物之氣味的，他們更是司環境的氣味的，嗅官即因此列入隔離接受器 (distance receptors)，或感受環境中遠處來的刺激之接受器。我們的嗅覺好像是投射在外界，我們由氣味以尋找，避免，或辨認遠處的物體。鼬鼠 (skunk) 的氣味是一種保護味 (protective odor)，因為他可為他種動物所嗅出而避免之。高等動物可以嗅出獵人的氣味，他們的嗅覺之銳敏，也是我們所知道的。其他的氣味又有和兩性活動 (sexual activities) 大有關係的，這一性的藉他尋找那一性的，或由他喚起別種活動。但是嗅覺的原始職務還是探訪食物的。從魚類到哺乳類，嗅覺是一個尋覓隱伏或遠處的食物之工具。在這一點，他於行動的指導上，是一個極重要的感覺。人和其他鈍嗅覺的動物，嗅覺的銳敏性已大半消滅。但是我們祖宗的嗅覺是很發展的，尚留下深切的印象在我們中樞神經的組織上，以致我們常驚訝我們的嗅覺聯合力。

11 參考書

A. 專著

- Bidder, F. 1844. Riechen. *Wagner, Handwörterbuch Physik.*, Bd. 2, pp. 916-926.
- Haycraft, J. B. 1900. The Sense of Smell. *Schäfer, Textbook of Physiology*, Vol. 2, pp. 1246-1258.
- Henning, H. 1915-1916. Der Geruch. *Zeitschr. Psychr.*, Bd.

73, pp. 161-257, Bd. 74, pp. 305-434, Bd. 75, pp. 177-230,
Bd. 76, pp. 1-127.

Henning, H. 1916. *Der Geruch*. Leipzig, 533 pp.

Larguier des Bancels, J. 1912. *Le Goût et l'Odorat*. Paris, 94 pp.

Luciani, L. 1917. *Human Physiology*, Vol. 4, London, 667 pp.

Nagel, W. 1904. Der Geruchssinn. *Nagel, Handb. Physiol. Menschen*, Bd. 3, pp. 589-620.

Sternberg, W. 1906. *Geschmack und Geruch*. Berlin, 149 pp.

Von Vintschgau, M. 1880. Physiologie des Geruchssinnes. *Hermann, Handb. Physiol.*, Bd. 3, Teil 2, pp. 225-286.

Zwaardemaker, H. 1895. *Die Physiologie des Geruchs*. Leipzig, 324 pp.

B. 特殊貢獻

Allison, V. C., and S. H. Katz. 1919. An Investigation of Stenches and Odors for Industrial Purposes. *Jour. Industr. Engineer. Chemistry*, Vol. II, pp. 336-338.

Althaus, J. 1869. On Certain Points in the Physiology and Pathology of the Fifth Pair of Cranial Nerves. *Med. Chir. Trans.*, Vol. 52, pp. 27-42.

Aronsohn, E. 1884a. Beiträge zur Physiologie des Geruchs. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1884, pp. 163-167.

Aronsohn, E. 1884b. Ueber electrische Geruchsempfindung. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1884, pp. 460-465.

Aronsohn, E. 1886. Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1886, pp. 320-357.

Backman, E. L. 1917a. Note sur la puissance des odeurs et leur solubilité dans l'eau et dans l'huile. *Jour. Physiol. Pathol. Gen.*, Tome 17, pp. 1-4.

- Backman, E. L. 1917b. Ueber die Verstaubungselektricität. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 168, pp. 351-371.
- Backman, E. L. 1917c. Olfactology of the Methyl-benzene Series. *Proc. Akad. Wetensch., Amsterdam*, Vol. 19, pp. 943-956.
- Baglioni, S. 1909. Contributions expérimentales à la physiologie du sens olfactif et du sens tactile des animaux marins. *Arch. Ital. Biol.*, Tome 52, pp. 225-230.
- Baglioni, S. 1913. Die niederen Sinne. *Winterstein, Handb. vergl. Physiol.*, Bd. 4, pp. 520-554.
- Bishop, J. 1833. Observations on the Physiology of the Nerves of Sensation, illustrated by a case of paralysis of the fifth pair. *Proc. Roy. Soc., London*, Vol. 3, pp. 205-206.
- Blakeslee, A. F. 1918. Unlike Reactions of Different Individuals to Fragrance in Verbena Flowers. *Science*, Vol. 48, pp. 298-299.
- Cohn, G. 1904. Die Riechstoffe. Braunschweig, 249 pp.
- Copeland, M. 1912. The Olfactory Reactions of the Puffer or Swellfish. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 12, pp. 463-368.
- Copeland, M. 1913. The Olfactory Reactions of the Spotted Newt, *Diemyctylus viridescens* (Rafinesque). *Jour. An. Behavior*, Vol. 3, pp. 260-273.
- Dugés, A. 1838. *Traité de physiologie*, Tome 1, Montpellier, 526 pp.
- Durand, A. 1918a. Sur l'olfaction. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Paris, Tome 166, pp. 129-130.
- Durand, A. 1918b. Corrélation entre les phénomènes de condensation. *Compt. rendu Acad. Sci.*, Paris, Tome 166, pp. 532-535.

- Durrans, T. H. 1919. Odor and Chemical Constitution. *Perf. Ess. Oil Rec.*, Vol. 10, pp. 104-136.
- Eschricht, D. F. 1825. De functionis nervorum faciei et olfactus organi. *Hafniae*, 82 pp.
- Fischer, E. und F. Penzoldt. 1886. Ueber die Empfindlichkeit des Geruchssinnes. *Sitzb. phys.-med. Soc. Erlangen*, Bd. 18, pp. 7-10.
- Franke, G. 1893. Experimentelle Untersuchungen ueber Luftdruck, Luftbewegung und Luftwechsel in der Nase und ihren Nebenhöhlen. *Arch. Laryng. Rhinol.*, Bd. 1, pp. 230-249.
- Von Frey, M. 1904. Vorlesungen über Physiologie. Berlin, 392 pp.
- Frohlich, R. 1851. Ueber einige Modificationen des Geruchssinnes. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl.*, Bd. 6, pp. 322-338.
- Garman, S. 1913. The Plagiostomia. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, Vol. 36, pp. 1-515.
- Glaser, O. 1918. Hereditary Deficiencies in the Sense of Smell. *Science*, Vol. 48, pp. 647-648.
- Huyer, C. 1917. De Olfactologie van aniline en homologen (Thesis, Utrecht).
- Jagodowski, K. P. 1901. Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. 19, pp. 256-267.
- Kayser, R. 1890. Ueber den Weg der Athmungsluft durch die Nase. *Zeitschr. Ohrenheilk.*, Bd. 20, pp. 96-109.
- Kremer, J. H. 1917. Adsorption de matières odorantes et de narcotiques odorants par les lipoides. *Arch. néerl. physiol.*, Tome 1, pp. 715-725.

- Loeb, J. 1920. Chemical Character and Physiological Action of the Potassium Ion. *Jour. gen. Physiol.*, Vol. 3, pp. 237-245.
- Loeb, R. F. 1920. Radioactivity and Physiological Action of Potassium. *Jour. gen. Physiol.*, Vol. 3, pp. 229-236.
- Magendie, F. 1824. Le nerf olfactif est-il l'organe de l'odorat. *Jour. physiol. expér. pathol.*, Tome 4, pp. 169-176.
- Nagel, W. 1897. Ueber Mischgerüche und die Komponentengliederung des Geruchssinnes. *Zeit. Psych. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 15, pp. 82-101.
- Olmsted, J. M. D. 1918. Experiments on the Nature of the Sense of Smell in the Common Catfish, *Amiurus*. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 46, pp. 443-455.
- Parker, G. H. 1910. The Olfactory Reactions in Fishes. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 8, pp. 535-542.
- Parker, G. H. 1911. The Olfactory Reactions of the Common Killifish. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 10, pp. 1-5.
- Parker, G. H. 1914. The Directive Influence of the Sense of Smell in the Dogfish. *Bull. U. S. Bureau Fisheries*, Vol. 33, pp. 61-68.
- Parker, G. H., and R. E. Sheldon. 1913. The Sense of Smell in Fishes. *Bull. U. S. Bureau Fisheries*, Vol. 32, pp. 33-46.
- Parker, G. H., and E. M. Stabler. 1913. On Certain Distinctions between Taste and Smell. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 32, pp. 230-240.
- Passy, J. 1892a. Note sur les minimums perceptibles de quelques odeurs. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Paris, Tome 44, pp. 84-88.
- Passy, J. 1892b. Sur la perceptions des odeurs. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Paris, Tome 44, pp. 239-243.
- Passy, J. 1892c. Les propriétés odorantes des alcools de la série

- grasse. *Compt. rend. Acad. Sci.*, Paris, Tome 114, pp. 1140-1143.
- Paulsen, E. 1882. Experimentelle Untersuchungen über die Strömung der Luft in der Nasenhöhle. *Sitzb. Akad. Wiss., Wien, math.-nat. Cl.*, Bd. 85. Abt. 3, pp. 352-373.
- Picht, F. 1829. De Gustus et olfactus nexu, praesertim argumentis pathologicis et experimentis illustrato. Berolini, 31 pp.
- Prins, H. J. 1917. Relation between Odor and Constitution. *Perf. Essent. Oil Record*, Vol. 8, pp. 222-223.
- Reuter, C. 1900. Onderzoekingen gedaan in het physiol. labor. Utrechtsche Hoogeschool. Quoted from Luciani, *Human Physiology*, Vol. 4, p. 190.
- Risser, J. 1914. Olfactory Reactions in Amphibians. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 16, pp. 617-652.
- Rollett, A. 1899. Beiträge zur Physiologie des Geruchs, des Geschmacks, der Hautsinne und der Sinne im Allgemeinen. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 74, pp. 383-465.
- Schiff, M. 1859. Der erste Hirnnerv ist der Geruchsnerf. *Moleschott, Untersuch.*, Bd. 6.
- Schultze, M. 1862. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. *Abh. naturf. Gesel. Halle*, Bd. 7, pp. 1-100.
- Sheldon, R. E. 1909. The Reactions of Dogfish to Chemical Stimuli. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 19, pp. 273-311.
- Sheldon, R. E. 1911. The Sense of Smell in Selachians. *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 10, pp. 51-62.
- Steiner, J. 1888. Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Braunschweig, 127 pp.
- Tourtual, C. T. 1827. Die Sinne des Menschen in den wech-

- selseitigen Beziehungen ihres Psychischen Lebens. *Münster*.
- Von Uexküll, J. 1895. Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. *Zeitschr. Biol.*, Bd. 32, pp. 549-566.
- Valentin, G. 1839. De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici. *Bernae et Sangalli Helvetiorum*, 161 pp.
- Valentin, G. 1848. Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2, Abt. 2, 731 pp.
- Van Dam, C. 1917a. Adsorption de matières odorantes. *Arch. néerl. Physiol.*, Tome 1, pp. 666-677.
- Van Dam, C. 1917b. Un nouvel olfactomètre. *Arch. néerl. Physiol.*, Tome 1, pp. 660-665.
- Vaschide, N. 1901. L'expérience de Weber et l'olfaction en milieu liquide. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Paris, Tome 53, pp. 165-167.
- Veress, E. 1903. Ueber die Reizung des Riechorgans durch directe Einwirkung riechende Flüssigkeiten. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 95, pp. 368-408.
- Weber, E. H. 1847. Ueber den Einfluss der Erwärmung und Erkältung der Nerven auf ihr Leitungsvermögen. *Arch. Anat. Physiol.*, 1847, pp. 341-356.
- Winslow, C. E. A. and D. Greenberg. 1918. The Effect of the Respiration of Putrid Gases upon the Growth of Guinea Pigs. *Proc. Soc., Exp. Biol. Med.*, Vol. 15, pp. 123-124.
- Woodrow, H. and B. Karpman. 1917. A New Olfactometric Technique and Some Results. *Jour. Exp. Psych.*, Vol. 2, pp. 431-447.
- Zwaardemaker, H. 1917. Le phénomène de la charge des brouillards de substances odorantes. *Arch. néerl. Physiol.*, Tome 1, pp. 347-373

- Zwaardemaker, H. 1918a. Acquiradio-activity. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 45, pp. 147-156.
- Zwaardemaker, H. 1918b. Le sens de l'adsorption des substances volatiles. *Acta Otolaryngologica*, Tome 1, pp. 54-73.
- Zwaardemaker, H. 1920. On Physiological Radio-activity. *Jour. Physiol.*, Vol. 53, pp. 273-289.

第四章

鋤鼻器官或 Jacobson 氏器官

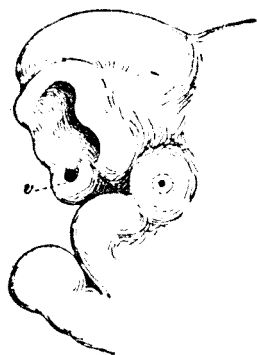
- 目次：—— 1 人的鋤鼻器官。 2 比較的解剖。 3 組織。
4 連接的部分。 5 機能。 6 參考書。

1 人的鋤鼻器官

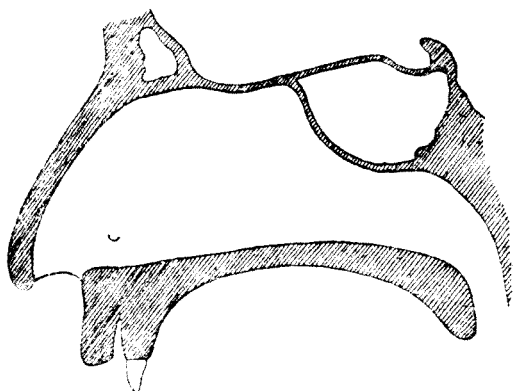
在幼穉期，凡人都顯有一對器官的痕跡，這一對器官一定即是和
下等脊椎動物的鋤鼻器官(vomero-nasal organ)相當的。初生的嬰
兒，每個鋤鼻器官為一個短管狀的組織，長自半個至兩個半耗 (milli-
meters)，位於鼻中隔(nasal septum)的前下部。這個器官由中隔的
游離面(free surface)上一個小氣孔通於鼻腔，氣孔離中隔的下緣不
遠，離外鼻孔(external naris)也很近。此器官的管狀部從這個小氣
孔向後伸張，不開口而終於比氣孔本身略高的一點。

於初期的人的胎兒，可以在前鼻孔(anterior naris)內，鼻室
(nasal chamber)的裏面(median face)找得鋤鼻器官的氣孔(第十
九圖)。這個器官雖然常為成人所有，也有時完全消失。有他的時候，
即在鼻中隔的前緣左近(第二十圖)。Kölliker (1877)以為他的長度

可有二至七耗，Anton (1895)則以 2.2 耗和 5.4 耗當作兩個極限。從橫剖面看，他好像一個管子，平臥在鼻中隔內。他的側壁敷有一層上皮 (epithelium)，在組織上和鼻腔的呼吸上皮相似，側壁上皮也有生出纖毛的。這個器官的裏壁所敷的上皮很像鼻腔的嗅覺上皮，不過顯然沒有分化出來的嗅覺細胞。他的空腔有時為過量



第十九圖。——人的胎兒的頭部之側面，示鋤鼻器官的氣孔 (v)。依 His, 1885, 第 29 圖。



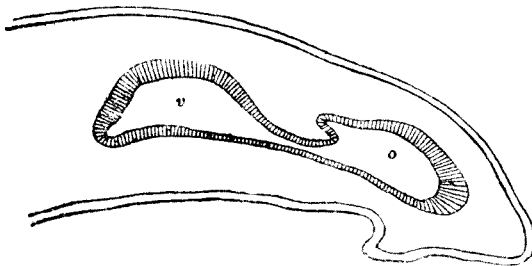
第二十圖。——人的左鼻腔的裏面 (median face) 之圖解；小圈標出鋤鼻器官在鼻中隔上的地位。

的上皮新生物 (epithelial growth) 所閉塞，石灰質的結石也有時見於他的壁上。因為他似乎沒有神經連接，所以人的鋤鼻器官完全是不發展的。

2 比較的解剖

以前，除魚類外，學者在各類的脊椎動物中都找出鋤鼻器官，但是據 Gawrilenko (1910) 的意思，我們也必須承認魚類至少有這個器官的端倪，就是再低等的動物如鮫和鰩魚 (rays)，每個嗅囊 (olfactory sac) 都分爲兩部，各有獨立的神經；可以說這一部相當鋤鼻器官，那一部相當嗅官本身。此種嗅器的複性，也見於其他魚類，在鮭魚 (salman) 的嗅囊發育期中，Gawrilenko 指出這個器官包含兩個感覺顆粒，一個裏面的 (median)，一個側面的 (lateral)。這兩個顆粒直到鮭魚長成後還可看出，據說在這時候他們即成爲一個裏嗅域和一個側域。現在以爲裏域相當高等脊椎動物的鋤鼻器官，側域相當真正的嗅覺接受器。

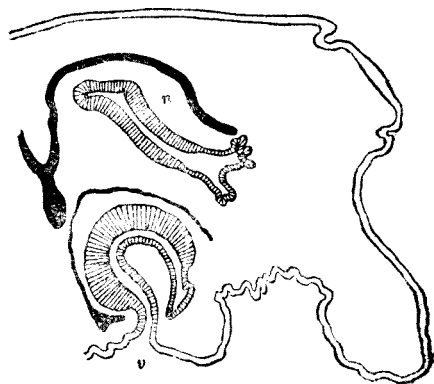
在一些兩棲動物中，側面和裏面器官的區別更要比魚類顯明的多 (第二十一圖)。側面器官把新成的氣流從外鼻孔傳到後鼻孔，所以和嗅官的本身相當。裏面器官不很和氣流相連貫，所以和鋤鼻器



第二十一圖。——小蛙鼻腔的橫剖面，示鼻腔之不完全的分部，一個是側部或嗅覺部(o)，一個是裏部或鋤鼻部(v)。

官相當。

在擬蜥類 (sauropsida) 如
 鱷 (alligators) 和龜, 鋤鼻
 器官據說極不發展, 不過只說
 到龜, 最近一位學者 McCotter
 (1917) 還不承認這話。鳥類據
 說完全沒有這個器官。但是於
 蜥蜴 (lizards) 和蛇, 他是極發
 展的 (第二十二圖), 他們的嗅
 覺器分爲兩部: 一部是很發展
 的嗅官, 位於呼吸通路; 一部是
 完全獨立的鋤鼻器官。鋤鼻器



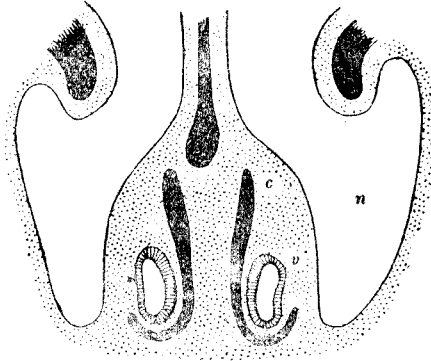
第二十二圖,——一個蛇的胎兒頭
 之橫剖面, 示鼻管 (nasal canal) 本身
 (n) 和在口蓋上開口的鋤鼻器官。

E. B. Manning 的標品。

官形似盲囊 (blind sac), 開口於口腔。這種特性大概是由於爬蟲類
 硬口蓋有新生物, 因此鼻腔和口腔之間即生出一個新的適應來。

哺乳類的鋤鼻器官的情形也很不一致。在較下等如澳洲鴨嘴獸
 (Australian duckbill Ornithorhynchus), 他顯然是極發展的; 在靈
 長 (primates) 等類, 他還是不發展的。大體說來, 他形似盲囊, 尋常由
 鼻口蓋管 (nasopalatine duct) 通於口腔。這個關係大概是他原來
 和原始的后鼻孔相連接的一個餘跡。我們可以把鼻口蓋管當作原始
 后鼻孔的一個遺跡。他也有時由自己的管通於鼻腔, 不過這不很普
 通。有這樣情形的是些齧齒類 (rodents) 如家兔, 豚鼠 (guinea pigs),
 鼠 (rat), 麩鼠 (mouse), 和一些靈長類 (人也包含在內)。在這些高等

脊椎動物中，嗅官本身相當下等脊椎動物側面那一個器官，鋤鼻器官相當裏面那一個器官(第二十三圖)。



第二十三圖。——一個小貓的鼻中隔之橫剖面，示鋤鼻器官(v)，他的顴骨(c)，和鼻腔(n)。

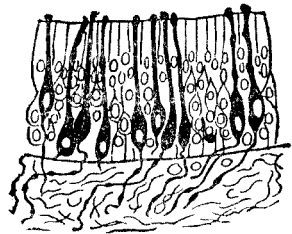
3 組織

狗和貓的鋤鼻器官，如 Read (1908)所述，是管狀的。他的橫剖面，在近口處是環形的，大部分是月牙形或腎形的。他的裏壁之厚可以當側壁二至三倍。這個厚的部分曾為許多學者見於各樣的哺乳動物，他的細胞組織和側面的薄壁大不相同。厚壁的細胞組織和鼻的嗅覺上皮相似，薄壁則和鼻的呼吸上皮相似。Read 以為貓和狗的鋤鼻器官的神經纖維有兩個來源，一個是嗅神經，一個是三叉神經。在這一點他和鼻的嗅覺部是一樣的。

1892年，von Brunn 即發見羊的鋤鼻器官的感覺細胞 (sense cells)，和神經纖維相連接，恰如嗅覺本部的感覺細胞一樣。他以為

這些纖維屬於嗅神經，這大概是不錯的（第二十四圖）。後來的學者都把這個觀察證實，如 von Lenhossék (1892) 於家兔，Retzius (1894) 於蛇，Ramón y Cajal (1895) 於鼠，Read (1908) 於小貓。Retzius 發見蛇之和鋤鼻器官的感覺細胞相連接的神經纖維，和來自鼻內嗅覺部的纖維束相參雜，於是證實了 von Brunn 的假定，即鋤鼻纖維是真的嗅覺纖維。

von Lenhossék 以為感覺細胞不限於鋤鼻器官的厚面，如前此所主張，在對向的薄面上也同樣可以找出來，至少家兔是如此的。這個意見於數年後被 Ramón



第二十四圖。——綿羊的鋤鼻器官之上皮，示接受細胞(receptive cells)，用 Golgi 氏法染色。依 von Brunn, 1892, 插圖第 30 幅, 第十二圖。

y Cajal 用鼠證實。有許多學者尋求鋤鼻感覺細胞上之毛狀末端，如在嗅覺細胞上所發見者，不過僅可找得他們的痕跡 (von Brunn, Retzius, Read)。這大概是因為他們於調製組織 (tissue) 時易於受損傷的原故。

von Lenhossék 於 1892 年不但證實了 von Brunn 的觀察，即鋤鼻感覺細胞直接和神經纖維相連接，并指出在兔的胎兒之 Jacobson 氏器官中有游離神經末端。這些游離末端有時達到上皮的接受面，就在那裏以小球終結。Ramón y Cajal (1895) 曾見鼠的同樣末梢。von Lenhossék 不能確定這些末端是屬於嗅神經或是屬於三叉神經。這個問題現在還沒有解決；雖然從在嗅官中所見的情形去判斷，很可

以相信他們屬於三叉神經，有如 Read 的結論。若承認這是真的，鋤鼻器官的神經分布就完全和嗅官本身的神經分布一致了。從 Brooker (1917) 對於末端神經的研究和 Larsell (1918) 的研究看來，這個神經對於鋤鼻器官的關係不過是偶然的，末端神經絕不是專和 Jacobson 氏器官相連接的。

4 隣接的部分

在許多高等脊椎動物中，鋤鼻器官位於一個軟骨囊(即 Jacobson 氏軟骨)中(參看第二十三圖)。據 Read 的意思，貓的軟骨囊在前邊是完全的，在後邊是不完全的；狗的囊從頭至尾是不完全的。這種動物的鋤鼻器官通常有和他相聯合的多量海綿組織(cavernous tissue)。這種組織 Klein (1881a, 1881b) 早就見於鼻中，他連同四周的軟骨并其他部分，可使這個器官的體積大起改變。

5 機能

關於鋤鼻器官的機能我們差不多一點也不知道。von Mihalkovics (1898) 發見於烙去貓和家兔的鼻口蓋管并多少把鋤鼻器官烙去一點之後，和食物的攫取並沒有妨礙。不過這樣粗的實驗，我們簡直不能希望他生出重要的結果。Kölliker 以為鋤鼻器官和外界的連接既是那樣的狹窄且間接，似乎不能有物質從外界入於這個器官之內，和發生嗅覺作用時一樣，至少在哺乳動物是如此的。所以他以為鋤鼻器官是檢驗動物自己的汁液(如此器官的分泌物)的。但是鋤鼻器

官緊和許多海綿狀組織相締結，海綿狀組織的體積改變一定和他的空滿有關係。所以鋤鼻器官很可以吸入口腔或鼻腔的汁液，再把他們放出來，如近來 Broman (1918) 所主張。Henning (1916) 以爲這個器官不司氣嗅覺(air olfaction)而是司水嗅覺(water olfaction)的。不過據 H. E. Hamlin 未發表過的研究，在新殺的哺乳動物之鋤鼻器官中，常常找出空氣。合觀這種研究和 Broman 的主張，即可知鋤鼻器官是輔助的嗅覺接受器(subsidiary olfactory receptors)，正和 P. and F. Sarasin (1890), Seydel (1895), Gaupp (1900) 等人的假定相同。這種意見雖說還沒有實驗的證明，觀此器官各部分之精細的構造，也可以相信他大概是對的。

6 參考書

- Anton, W. 1895. Beiträge zur Kenntnis des Jacobson'schen Organes bei Erwachsenen. *Zeitschr. Heilk.*, Bd. 16, pp. 355-372.
- Broman, I. 1918. Om Jacobsonska Organets konstruktion om funktion. *Lunds Univ. Årsskrift, N. F.*, Avd. 2, Vol. 14, No. 4, 40 pp.
- Brookover, C. 1917. The Peripheral Distribution of the Nervus Terminalis in an Infant. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 28, pp. 349-360.
- Von Brunn, A. 1892. Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jacobson'schen Organe des Schafes. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 39, pp. 651-652.
- Gaupp, E. 1900. Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. *Anat. Hefte, Arb.*, Bd. 15, pp. 433-595.

- Gawrilenko, A. 1910. Die Entwicklung des Geruchsorgan bei *Salmo salar*. *Anat. Anz.*, Bd. 36, pp. 411-427.
- His, W. 1885. Anatomie Menschlicher Embryonen. III Zur Geschichte der Organe. Leipzig, 260 pp.
- Henning, H. 1916. Der Geruch. Leipzig, 533 pp.
- Kallius, E. 1905. Geruchsorgan. *Bardleben, Handb. Anat. Menschen*, Bd. 5, Abt. 1, Teil. 2, pp. 115-242.
- Klein, E. 1881a. Contribution to the Minute Anatomy of the Nasal Mucous Membrane. *Quart. Jour. Mic. Sci.*, Vol. 21, pp. 98-113.
- Klein, E. 1881b. A Further Contribution to the Minute Anatomy of the Organ of Jacobson in the Guinea-pig. *Quart. Jour. Mic. Sci.*, Vol. 21, pp. 219-230.
- Kölliker, A. 1877. Ueber des Jacobsonsche Organ des Menschen. *Grat. Schrift. Rinecker*.
- Von Lenhossék, M. 1892. Die Nervenursprünge und Endigungen im Jacobson'schen Organ des Kaninchens. *Anat. Anz.*, Bd. 7, pp. 628-635.
- Larsell, O. 1918. Studies on the Nervus Terminalis: Mammals. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 30, pp. 1-68.
- McCotter, R. E. 1917. The Vomero-nasal Apparatus in *Chrysemys punctata* and *Rana Catesbiana*. *Anat. Rec.*, Vol. 13, pp. 51-67.
- Von Mihalkonics, V. 1898. Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. *Anat. Hefte. Arb.*, Bd. 11, pp. 1-107.
- Ramon y Cajal, S. 1895. Les nouvelles Idées sur la Structure du Système Nerveux. Paris, 201 pp.
- Read, E. A. 1908. A Contribution to the Knowledge of the Olfactory Apparatus in the Dog, Cat, and Man. *Amer. Jour. Anat.*, Vol. 8, pp. 17-47.

- Retzius, G. 1894. Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobson'schen Organ. *Biol. Unters. N. F.*, Bd. 6, pp. 48-51.
- Sarasin, P. und F. Sarasin. 1890. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus* L. *Ergeb. naturw. Forsch. Ceylon*, Bd. 2, pp. 1-263.
- Seydel, O. 1895. Ueber die Nasenhöhle und das Jacobsonsche Organ Der Amphibien. *Morph. Jahrb.*, Bd. 23, pp. 453-543.
- Symington, J. 1891. On the Nose, the Organ of Jacobson and the Dumb-bell-shaped Bone in *Ornithorhynchus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1891, pp. 575-584.
- Zuckerkandl, E. 1910. Das Jacobsonsche Organ. *Ergeb. Anat. Entwickl.*, Bd. 18, pp. 801-843.

第五章

普通化學感覺

- 目次：—— 1 人的普通化學感覺。 2 下等脊椎動物的普通化學感覺。
3 神經末端。 4 和別種感覺的關係。
5 參考書。

1 人的普通化學感覺 (Common Chemical Sense)

Fröhlich 老早就證明人的鼻腔面 (nasal surfaces) 上有兩系接受器可受氣體物質的刺激：嗅覺細胞代表嗅神經，他的刺激是氣味，很少喚出顯著的反應；游離神經末端大概是代表三叉神經，他的刺激大都是戟發品 (irritants)，通常可喚出有力的反應，如噴嚏等。這個區別已為一般生理學家所承認，但普通還不知道鼻腔以外的身體各部也有戟發品的接受器，他們自成一類；這類感官即若不如味官和嗅官的判然獨立，然其自為一類也和熱，冷，和痛的接受器相仿。這類感官所在的區域很易認出，如銻 (ammonia) 的蒸氣不只刺激鼻腔，并可刺激眼，使他出水，也可刺激口腔和上邊的呼吸部，引起發生咳嗽和閉氣 (choking) 的衝動。這種戟發品還可以刺激肛門和生殖器

孔(genital apertures),實在凡由黏液面(mucous surface)多少和外界相接觸的部分都可受他們的刺激。所以人的乾發品接受器在身上的分布比嗅覺接受器的範圍大的多,一切外露或半露的黏液面上差不多都有。

2 下等脊椎動物的普通化學感覺

人以外的哺乳動物,鳥類,和爬蟲類的乾發品接受器之分布,大概和在人身上的分布一樣,也是限於外露或半露的黏液面。不過在兩棲類和魚類,這系接受器的區域又大展拓,而見於這些動物全身的表面。因此用各種酸溶液和其他相類的物質以刺激蛙腿,就可以得出反應。蛙和別種兩棲動物和魚類的皮膚之感受性,如 Nagel(1894), Parker(1908a, 1908b, 1912), Sheldon(1909), Cole(1910), Crozier(1915, 1916) 等人研究所得者,明示對於化學品的溶液之感受性是這些水居脊椎動物的皮膚的普通性質。

1894年, Nagel 即發見角鮫(dogfish Scyllium)的皮膚對於許多種化學物質之感受性極大。他又發見琵琶魚(goosefish Lophius)和蜆魚(lancetfish Amphioxus)的皮膚也都易於受化學刺激。

Nagel 對於蜆魚的觀察於 1908 年就證實了。那時已經知道這種魚的皮膚易感應酸類(acids),鹼類(alkalis),酒精,醇精,迷蒙精(chloroform),松節油(turpentine),香梨油(oil of bergamot)和迷迭香油(oil of rosemary)的溶液,但不感應糖的溶液(solutions of sugar)。又證明鮎魚(catfish Amiurus)的皮膚易感應酸,鹹,和鹼味

的溶液，八目鰻 (lamprey eel *Ammocoetes*) 的幼兒也有這種情形 (Parker, 1905b, 1912)。1909年, Sheldon發表了一個關於角鮫的皮膚感受化學刺激的報告，是一個最精博的研究。他發見這種魚的全身表面都易感應酸類和鹼類，稍感應鹽類和苦物質，絕不感應糖溶液，這在大體上已證明了以前諸人的結果。Crozier (1915) 研究鈉，鉀，和鈣的鹽類當放在蛙皮上時之相互的關係，結果證明了游子的反對作用 (ionic antagonism)，他因此斷定尋常受刺激時，接受器的表面必為戟發品所穿入。

從這些研究我們可以斷定，大多數的魚類和兩棲類的表面都能受戟發性緩和的化學物質的刺激。這個機能或者也為陸棲脊椎動物所保有，不過是有限的，局部的，即只在那些外露或半露的黏液面上，這些面的嬌柔和溼潤仍具有水棲動物表面的特性。由此可知陸棲脊椎動物的化學感覺力 (chemical sensitivity) 限於局部是他們的祖先從水移陸，皮膚乾燥的結果。

3 神經末端

脊椎動物的皮膚中司化學戟發品之接受的那一種神經末端，於鮫魚見得最清。將一片肉餌接近此魚的脊腹部，他每急轉身去攫噬他。這並不是一個可驚的反應，因為有味蕾 (taste-buds) 生在這種魚的兩側。他又具有側線器官 (lateral-line organ)。這兩類器官都可消除。我們若切斷供應體側的味蕾的顏面神經枝 (branch of the facial nerve)，再切斷供應體側的側線器官的側線神經 (lateral-line

nerve), 這兩系器官都可免除。魚從手術復元以後, 即不再反應接近脅腹部的食餌, 但是此處的皮膚仍舊受酸, 鹼, 和鹼味溶液的刺激。因為經過上項手術以後, 所餘下之惟一的接受器是脊神經 (spinal nerves) 的游離神經末端, 所以這種末端必定是化學戟發品的接受器。這個推斷正合乎這個事實: 角鯪皮膚的許多部分上, 蛙的腿上, 高等脊椎動物的半露的黏液面上, 如口和鼻的黏液面等, 只有這種神經末端。若切斷這些末端的神經幹, 使他們失去作用, 如 Sheldon 於角鯪和許多學者於哺乳動物的鼻腔所作的, 戟發物即不復有效。所以脊神經或腦神經 (cranial nerves) 的游離神經末梢定是司化學戟發品之接受的神經末梢。

4 和別種感覺的關係

以前有些學者, 講到化學戟發品的接受器和別種感官的關係時, 以為這些接受器類似味覺接受器 (Parker 1908a; Herrick, 1905)。近來 Coghill (1914) 見某些兩棲類幼兒之觸覺的和化學的感覺力一齊發展, 他於是說化學激發力實在是觸覺性的。這些接受器又有和痛覺接受器酷似的地方, 這也是十分明顯的。

味官永久有專精的末梢器 (specialized end-organs), 如味蕾, 化學戟發品的接受面則有時只有游離神經末梢, 由此可知這兩類接受器的關係并不算深。Parker 和 Stabler (1913) 的研究贊助這個結論。他們以為刺激人的戟發品接受器所需二烷醇 (ethyl alcohol) 的最小濃度, 5 至 10 漠爾 (按即謂一坩溶液中有 5 至 10 個克分子或漠爾

mol 溶質的濃度)，顯然是大於刺激人的味官所需的最小濃度，3 漠爾。

載發品接受器和觸覺，痛覺接受器的關係，可以從疲勞和麻醉藥的實驗結果看出來。把鮎魚尾用弱硝酸 (0.025 漠爾) 急速刺激約二十次，他即不反應這種刺激。但是魚尾對於這種刺激發生疲勞後，仍感應駝毛的接觸。若把另一個魚尾用力連續約三十次，他即不反應這個機械刺激 (mechanical stimulation)，但是皮膚的疲勞部分仍感應弱酸。所以機械刺激和化學刺激似乎有兩副末端器，這一種的疲勞不能牽連那一種。

Sheldon 用百分之二的古柯鹼 (cocaine) 溶液刺激角鮫皮膚的一部，結果於十至二十分鐘後，即不受觸覺刺激，但是仍可受化學刺激。若繼續用古柯鹼溶液刺激魚的皮膚，則化學載發品的接受性也要終歸消失。Cole (1910) 將百分之一的古柯鹼溶液刺激斷脊蛙的後腿。直到蛙不再反應針的刺搔，和鑷子的夾捏時，還能對鹽溶液作很強的反應。Crozier 於 1916 年把這些結果證實。他用百分之 0.5 的鹽酸古柯鹼 (cocaine hydrochloride) 溶液刺激蛙腿。把蛙腿浸入溶液二十分鐘以後，對於蟻酸 (formic acid) 0.05 漠爾的反應時間 (reaction time) 約當尋常蛙腿的兩倍。浸入一小時至一小時半之後，蛙腿即不再反應夾捏，但是對於酸仍舊反應，其反應時間為十至十五秒鐘，約當未浸入的蛙腿之兩倍。由此可知化學載發品在脊椎動物天然溼潤的皮膚上所喚出的感覺，不是由於刺激觸覺或痛覺器官，而是由於刺激另一種接受器，即所謂普通化學感覺的末梢器。

正如 Crozier 的話，人的普通化學感覺和嗅，味，觸，痛的感覺一定是**有區別**的。蒸氣刺激眼，鼻，或口所引起的奇異感覺，和觸，嗅，味毫無關係，僅僅稍似痛覺。但是痛覺和普通化學感覺易於用古柯鹼分別出來。所以我們有充足理由可以斷定，普通化學感覺是一種真正的感覺，有一副獨立的接受器，完全有他自己的覺性。魚類和兩棲類皮膚的全部都有這種感覺。爬蟲類，鳥類，和哺乳類則限於天然孔穴之半露的黏液膜上。這個限制即因於脊椎動物從水棲變為陸棲而起。

5 參考書

- Braeuning, H. 1904. Zur Kenntniss der Wirkung chemischer Reize. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 102, pp. 163-184.
- Coghill, G. E. 1914. Correlated Anatomical and Physiological Studies of the Growth of the Nervous System of Amphibia, I. The Afferent System of the trunk of Amblystoma. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 24, pp. 161-253, 1919. II. The Afferent System of the head of Amblystoma. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 26, pp. 247-340.
- Cole, L. W. 1910. Reactions of Frogs to Chlorides of Ammonium, Potassium, Sodium, and Lithium. *Jour. Comp. Neurol. Psychol.*, Vol. 20, pp. 601-614.
- Crozier, W. J. 1915. Ionic Antagonism in sensory Stimulation. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 39, pp. 297-302.
- Crozier, W. J. 1916. Regarding the Existence of the "Common Chemical Sense" in Vertebrates. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 26, pp. 1-8.

- Herrick, C. J. 1908. On the Phylogenetic Differentiation of the Organs of Smell and Taste. *Jour. Comp. Neurol. Psychol.*, Vol. 18, pp. 159-166.
- Loeb, J. 1905. On the Production and Suppression of Muscular Twitchings and Hypersensitiveness of the Skin by Electrolytes. *Studies in General Physiology*, Vol. 2, pp. 748-765.
- Nagel, W. 1894. Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. *Bibl. Zool.*, Heft 18.
- Parker, G. H. 1908a. The Sense of Taste in Fishes. *Science*, Vol. 27, p. 453.
- Parker, G. H. 1908b. The Sensory Reactions of Amphioxus. *Proc. Amer. Acad. Arts. Sci.*, Vol. 53, pp. 415-455.
- Parker, G. H. 1912. The Relation of Smell, Taste, and the Common Chemical Sense in Vertebrates. *Jour. Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia, Vol. 15, pp. 221-234.
- Parker, G. H. and E. M. Stabler. 1913. On Certain Distinctions between Taste and Smell. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 32, pp. 230-240.
- Sheldon, R. E. 1909. The Reactions of the Dogfish to Chemical Stimuli. *Jour. Comp. Neurol. Psychol.*, Vol. 19, pp. 273-311.

第六章

味官的解剖

- 目次：——1 味蕾在人的口腔中之分布。 2 味蕾的比較分布。
3 味蕾的形狀。 4 味蕾的細胞組織。
5 蕾內和別處的空隙。 6 味蕾的神經分布。
7 味神經。 8 味神經纖維和味蕾的關係。
9 參考書。

1 味蕾在人的口腔中之分布

人的味官位於口內。味官就是所謂味蕾(taste-buds)，爲 Lovén (1867) 和 Schwallb (1867) 同年發見。成人舌的上面(除去中部以外)，會厭軟骨(epiglottis)的前後面，喉頭(larynx)的披裂軟骨突起(arytenoid process)的內面，懸壺垂(uvula)上方的軟口蓋(soft palate)上，咽喉(fauces)的前柱(anterior pillars)上，咽頭(pharynx)的後壁(posterior wall)上，都有味蕾。其餘的口腔表面上，如唇，齒齦(gums)，兩頰，舌的下面，硬口蓋(hard palate)，懸壺垂，和扁桃腺(tonsils)，都沒有這個器官。

兒童，嬰孩和胎兒的味蕾，分布的範圍比成人大。Tuckerman (1890a, 1890b) 和 Gräberg (1898) 以為在胎兒期中之第三月起始時味蕾就出現了。Stahr (1902) 發見胎兒舌背的中部有味蕾，Ponzo (1905) 又見於口蓋扁桃腺 (palatine tonsils) 上，硬口蓋上及食道的頸部上。在這些地方成人是沒有味蕾的。1875 年，Hoffmann 發見，在胎兒和新生嬰孩之輪廓乳頭 (vallate papillae) 的游離面 (free surface) 上，普通都有味蕾。在這個地方以後就沒有味蕾了。Tuckerman (1889) 和 Hermann (1885) 都把這個觀察證實，祇是 Hermann 所研究的是家兔。所以人和別的哺乳動物的味覺器絕不是始終不變，自後胎兒期至成人期是有一番減縮的。在人的舌上，減縮大都在外端三分之二的中部。恰如 Stahr (1902) 的話，味覺中心隨人的生長而從舌尖附近遷移到輪廓乳頭附近。這句話正和 Heiderich (1906) 的研究相合，他以為下生以後，輪廓乳頭的味蕾差不多是沒有改變的。

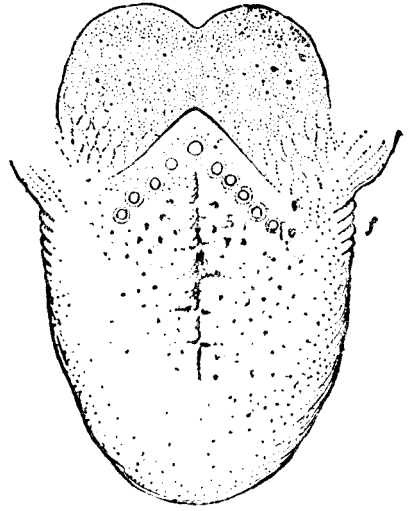
人的不在舌上的味蕾，都是單純的伏於所在部分黏液膜的上皮裏邊。但是舌上的味蕾，差不多一定是在某種乳頭上。舌上的乳頭共有數種，因為形狀的關係而有圓錐狀 (conical)，絲狀 (filiform)，蕈狀 (fungiform)，葉狀 (foliate)，輪廓 (vallate) 之稱。舌背的粗面是無數纖細的圓錐狀和絲狀乳頭所造成。不過這些乳頭上幾乎是永遠沒有味蕾。他種乳頭，如蕈狀，葉狀，和輪廓的，則普通都有味蕾 (第二十五圖)。

蕈狀乳頭是比較大的球狀突起，散在於舌的背部。我們很容易用肉眼把他們指定。他們的游離表面 (free outer surfaces) 的上皮中

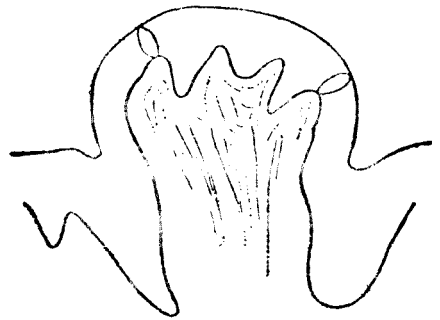
常有幾個味蕾，從這種乳頭頂端的橫斷面看，可以找得三四個或再多的味蕾，但是有六至八個的時候很少。從縱斷面看，可知道味蕾不是胡亂散在乳頭的游離面上，而是位於含在乳頭本身內之第二層皮的乳頭上；味蕾例要從內乳頭的隆起經過表皮 (epidermis) 而直達外乳頭的游離表面 (第二十六圖)。這種穿過表皮的伸展似乎是味蕾的一個通性，因為從魚類到人類都是如此的。這是區別味蕾和別種蕾狀接受器的一個簡便方法。如側線器官的細胞，在上皮中只伸展在半路裏。

葉狀乳頭在兩側靠近舌根處的邊緣上，每邊成為三至八個的一列垂直平行的隆脊 (ridges)，每個隆脊有很多的

味蕾，味蕾不在隆脊的游離面上而在兩側，即開口於他們所在的隆脊和次一個隆脊所成的溝中。橫斷隆脊，從溝的兩側可以看見三至



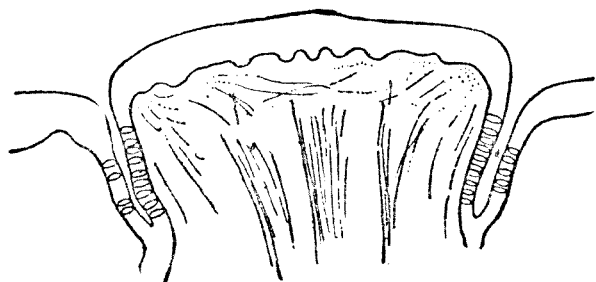
第二十五圖。——人舌的背面，示葉狀乳頭(f)和輪廓乳頭(v)。



第二十六圖。——葉狀乳頭的縱剖面，示兩個味蕾。

十個味蕾。家兔的葉狀乳頭特別發展，味蕾也最多，據近來 Heidenhain (1914) 的最精密的研究，味蕾在每個乳頭摺襞 (papillar fold) 上排成略呈垂直的行列，他們大概由分裂作用以增加數目。

人的輪廓乳頭，平常是六至十二個，在舌後部排成一個 V 字形，其角正對食道（參看第二十五圖）。每個乳頭是一個低而圓的突起，圍以比較深窄的溝，味蕾即在溝壁上，並且大都是在屬於乳頭的那一個溝壁上。從輪廓乳頭的縱斷面看，在屬於乳頭的溝壁上，平常可看見十至十二個味蕾，在那一個溝壁上可看見四至六個味蕾（第二十七圖）。但是 Schwalbe (1868) 說過，這其間有很大的個別差異，所



第二十七圖。——輪廓乳頭的縱剖面。示味蕾。

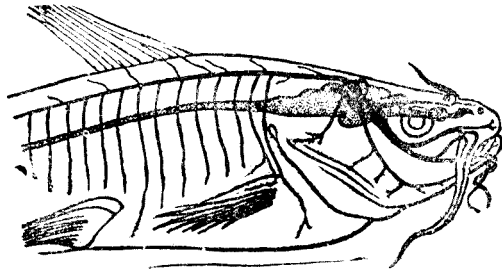
以一個乳頭所有味蕾的總數，很難作準確的估量，W. Krause (1876) 相信每個乳頭有 2500 之多，但是 von Wyss (1870) 則以為只有 400 個。就是這個數目 Gräberg (1899) 還覺太大，他以為最多有 100 至 150 個，最少有 40 至 50 個。Heiderich (1906) 細心的數過 92 個乳頭的味蕾，從一歲到二十歲人的乳頭都有。結果最大的味蕾數是

508, 最小的數目是 33, 平均數差不多是 250.

2 味蕾的比較分布

味蕾和嗅覺接受器一樣，也需要一個溼潤的表面。無怪乎陸棲脊椎動物的味蕾都在口腔裏邊。哺乳類味蕾的分布曾經 Tuckerman (1892), Münch (1896), 和 Haller (1909) 作過詳細的研究。

兩棲類雖然不乏具有永久溼潤的皮膚的，味蕾也是限於口部。Leydig 於 1851 年最先看見魚類的味蕾，後來 Schulze (1863) 也敘述過。魚類的味蕾不是只限於口部的。Johnston (1906) 以為圓口魚 (cyclostomes) 的頭上和硬鱗魚 (ganoids) 的頭上 (Dogiel 1897 的研究) 都有味蕾。Herrick (1918) 以為有些硬骨魚，如鮎魚 (catfishes),



第二十八圖。——鮎魚 (catfish, *Amiurus melas*) 的側面，以重黑線示顏面神經 (facial nerve) 的味枝 (gustatory branches)。採 Herrick, 1903, 第三圖。

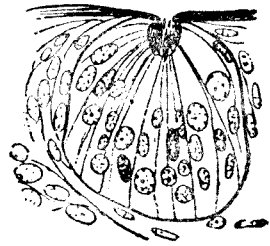
鯉魚 (carps), 和鯽魚 (suckers), 全身的表面都有味蕾。他又說 (1903) 鮎魚脅腹上的味蕾，於尋求食餌上，和口部的味蕾有同樣的重要 (第二十八圖)。

3 味蕾的形狀

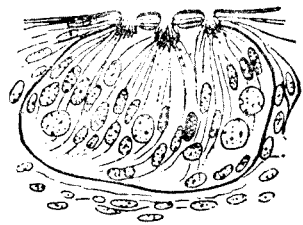
味蕾的形狀，自鐮形以至紡錘形，很不一致。普通為單純的蕾狀體，由一小孔通於外界(第二十九圖)。此外還有一種複蕾(compound buds)，其中蕾體是變的，小孔也有兩個。近來 Heidenhain (1914) 以為這個情形，於家兔的葉狀乳頭可達到極度的複雜。在這種乳頭上已經找得有六個小孔的複蕾。各樣孔數的味蕾之多寡，可以從 Heidenhain 的研究知之。他發見於 509 個家兔葉狀乳頭的味蕾中，365 個有一孔，100 個有兩孔，29 個有三孔，7 個有四孔，1 個有五孔，4 個有六孔。複蕾的小孔大略成一直行。因為每孔代表複合體中一個單元，所以全體好像一行熔合的味蕾(第三十圖)。我們相信複蕾乃成自不完全的分裂作用。

有些味蕾直接開口於他們所在的口腔表面。其他的味蕾則有

一外味孔(outer taste-pore)和一個短管相通，短管才和味蕾外端所



第二十九圖。——家兔葉狀乳頭的一個單純味蕾。採 Heidenhain, 1914, 插圖第十九幅, 第五圖。



第三十圖。——家兔葉狀乳頭的一個複合味蕾(compound taste-bud)。採 Heidenhain, 1914, 插圖第二十三幅, 第二十七圖。

形成的內味孔 (inner taste-pore) 相接。Von Ebner (1897) 說有些味蕾的短管在蕾上方膨脹成一個小室或壺腹 (ampulla)。Gräberg (1899) 雖不能在人體上證實這句話，但是 Kallius (1905) 於人，Heidenhain (1914) 於家兔都已重新看見這種情形了。

4 味蕾的細胞組織

組成味蕾的細胞之排列，恰使每蕾略成一個未開的花蕾或葉芽形。我們已經說過，Leydig 於 1851 年即敘述過魚類皮膚上的這樣未梢器，後來 Lovén (1867) 和 Schwalbe (1867) 又同時在高等脊椎動物的口裏把他們發見了。以前的學者每把味蕾的細胞分成兩種。一種是味細胞 (taste cells)，他們以為大都是在蕾的中部。一種是支持細胞 (supporting cells)，大半是在外部。

每個味細胞是一個纖小的構造，他的長核使細胞體的中部稍形膨脹(參看第三十一圖 a)。細胞的外端漸狹，成爲一個纖細的突起，叫作味毛 (taste hair)。味毛或由小孔突出於外界；有短管時，亦或入於管中。味細胞自核以下，深入於蕾內，通常終止於一個圓形小球上。每蕾所有味細胞的數目，可以從兩個以至十個以上，和所有的支持細胞同多。

除去固有的味細胞以外，Schwalbe (1867) 又以為還有第二種的接受細胞 (receptive cell)，他稱他作桿狀細胞 ("Stabzelle" 或 rod cell)。據說這種細胞沒有味毛，和尋常的味細胞不同。以後的學者未能確切見到這種細胞。

關於味蕾的支持細胞，各家的意見大不相同。舊日的學者相信這種細胞只在蕾的外部，但是 Merkel (1880) 以為內部也有，Ranvier (1888) 則說有內外兩種支持細胞。Hermann (1889) 斷定這兩種支持細胞，非只位置不同，構造也有不同。他所叫作柱狀細胞 (pier cells 或 Pfeilerzellen) 的外部細胞，呈較大的稜錐形，核在下邊，上端終止於一個有垂直細紋的帶狀物。Hermann 把 Schwalbe 所謂桿狀細胞的名字給了內部的支持細胞，不過並不以他們為有覺性的。據說這種細胞之所以和柱狀細胞不同，在於沒有末梢的紋帶。Hermann 又指出基礎支持細胞 (basal supporting cells)，這種細胞可以在味蕾下部找出二至四個。Von Lenhossék (1893b) 懷疑基礎細胞的存在，而列述界限不很清楚的四類支持細胞。Gräberg (1899) 又於人見着 Hermann 所發見的基礎細胞。他把其餘的支持細胞分作中央的和邊緣的兩類，兩者的分別，在地位不在構造。

關於味蕾中支持細胞的種類問題之紛擾被 Kolmer (1910) 消除了大半。他以為在味細胞和所謂支持細胞之間可有各種的過渡細胞。所以分別各種支持細胞和分別支持細胞和味細胞實是一個大錯。Kolmer 相信一切味蕾中的長形細胞都是味細胞，其所以不同乃由於各在不同的生長期中。這個意見有味蕾神經的分布贊助他，近來的學者如 Retzius (1912)，和 Heidenhain (1914)，都已把他承受了。假若這個意見是對的，可知味蕾的構造比歷來所設想的單純的多，立刻就破除了關於味蕾細胞的種類之紛擾。

基礎細胞顯然不是一種接受細胞，但是在某種情形，例有這種細

胞，其職司在味蕾的分裂。至少 Heidenhain 的意見是如此的。

緊挨着味蕾的表皮細胞 (epidermal cells)，常順着蕾形而平臥在外面。這些細胞被 Gräberg (1899) 喚作蕾外細胞 (extrabulbar cells)。我們雖然不能把他們當作味蕾本身的一部，但是因為他們和味蕾的關係也很應該在此處提一句。

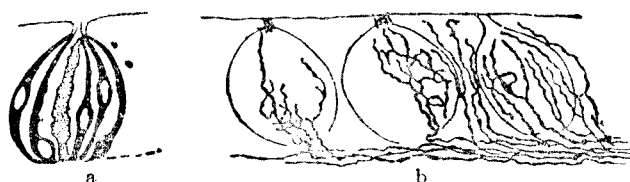
Hermann (1889) 早已說過，味蕾的細胞大概時時在變化之中。舊細胞隨時衰滅，新細胞隨時形成。新細胞即取舊細胞而代之。Ranvier (1888)，von Lenhossék (1893b) 等人發見蕾內有在各種生長期中的細胞，又有很多的白血球 (leucocytes)。從此可看出衰敗的過程 (degenerating process)。味蕾的基底每有細胞核分裂時之纖維 (mitotic figures)，這便是該處細胞分裂的明證 (Hermann, 1889)。從此可看出再生的過程 (regenerative process)。

5 蕾內和別處的空隙

Gräberg (1899) 以為味蕾不是實體的，其間有空隙把細胞一個一個的分開；味蕾周圍的組織中也有空隙。他相信這種蕾內，蕾外，蕾下的 (intra-, peri-, and subgemmal) 空隙并非由手術所致，因為用各種調製法都可找得。他又以為各隙互相連貫，由味孔 (taste pore) 以通於外界。他們或有沖洗味蕾之用，因為液體或能從裏邊慢慢的流出來。

6 味蕾的神經分布

味蕾的神經分布，對於昔日的學者是一個疑難的問題。有人以為味神經纖維(gustatory nerve-fibers)直接和味蕾的細胞相連接，有人以為不直接相連接。最早用專門的神經學方法解決這個問題的人是 Fusari 和 Panasci (1890)。他們以為用 Golgi 氏調製法可以看出味細胞直接和神經纖維相連接。兩年以後，Retzius (1892a) 發表了一篇文章，專講哺乳類和兩棲類味蕾的神經分布。他證明在用 Methyleneblue 或 Golgi 氏法染色的標品中，可看出神經纖維并非直接和味細胞連接，不過是很接近的(第三十一圖)。這些結果於 1893

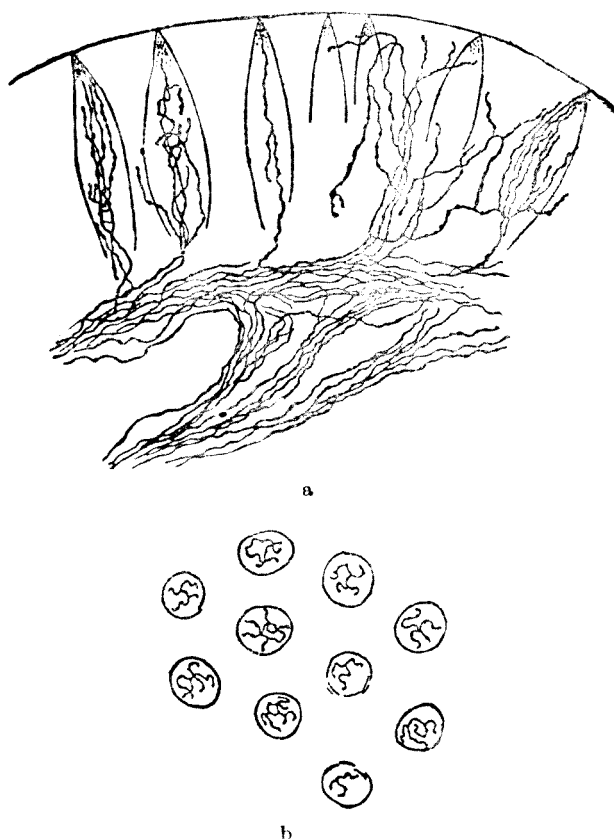


第三十一圖。——家兔的味蕾之 Golgi 法標品。a, 示細胞(採 von Lenhossék, 1866a, 第一圖 a); b, 示神經末端(採 Retzius, 1892a, 插圖第八幅, 第四圖)。

年被 von Lenhossék, Arnstein, Jacques, 和 Retzius 自己先後證實了。對於這四個人同年得到的這個結論，我們似乎沒有理由懷疑他。

這幾個學者所指出的解剖上的關係很是單簡。神經纖維從味蕾附近之上皮下的神經叢(subepithelial nerve plexus)以入於表皮。這些纖維的游離末端或在外圍繞味蕾，於此叫作蕾外纖維(perigemmal or peribulbar fibers);或入於蕾內而游離於細胞間，於此叫作蕾內纖維(intragemmal or intrabulbar fibers)(第三十二圖)。按 Retzius, Arnstein 等人的圖，蕾內的神經纖維同樣的緊貼着味細胞

和所謂支持細胞，顯見得這兩種細胞的區分是很荒謬的。

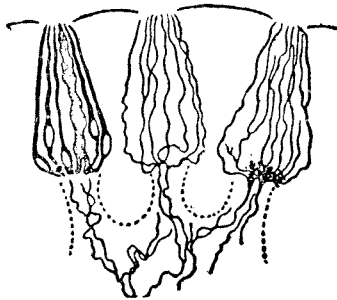


第三十二圖。——貓的味蕾之 Golgi 法標品。a, 縱斷面, 示神經末端; b, 橫斷面, 示蕾內神經纖維 (intragemmal nerve fibers)。採 Retzius, 1892a, 插圖第七幅, 第一和第四圖。

蕾內和蕾外的神經纖維，因為和味蕾有密切的關係，可叫作蕾神經纖維 (gemmal or bulbar fibers)；此外又有入於蕾間之普通上皮中的纖維，終於靠近表面的游離神經末端，叫作蕾間神經纖維 (inter-

gemmal fibers)。苦間纖維是否和味覺有關係，還是一個疑問。他們或者和別種感覺，如普通化學感覺，痛覺等有關係。若果如此，給他們和味蕾有牽連的名稱就很不適當了。

以上所說的這樣的味蕾為許多種脊椎動物所共有。味蕾不只見於哺乳動物(味蕾和神經纖維的關係已經過 Retzius (1892a) 研究)，魚類也有這樣的味蕾，這由 Retzius (1892a, 1893), von Lenhossék (1893a), Dogiel (1897) 等先後發現(第三十三圖)。所以只就要點而論，一切脊椎動物的味蕾之神經分布大概是一致的。



第三十三圖。——普通歐洲鯉魚的味蕾之 Golzi 法標品，示細胞和神經纖維。採 von Lenhossék, 1893a, 第二圖。

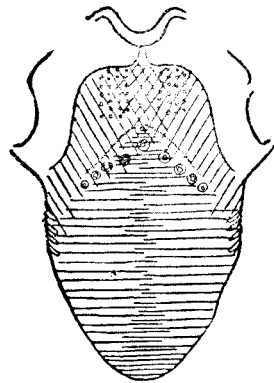
7 味神經

脊椎動物沒有和聽神經，視神經一樣的獨立的味神經。味纖維來自幾個腦神經(cranial nerves)，各處的味蕾所有的神經纖維全是這幾個神經的分枝。魚類司味覺的神經主要的是迷走神經(vagus)，舌咽神經(glossopharyngeal)，和顏面神經(facial)。腮部的味蕾和

迷走神經，舌咽神經相連接。口內或體外的味蕾和顏面神經相連接。鯨魚（參看第二十八圖）全身的外皮都有味蕾，顏面神經也就格外發達，觸鬚上和脊腹部都有粗大的分枝（Herrick, 1903）。

人和其他哺乳類的味蕾之神經分布不像魚類那樣簡單。這些高等脊椎動物恐怕有四個腦神經含有味纖維。四神經即迷走神經，舌咽神經，顏面神經，和三叉神經。這幾個神經在人舌上的分布，Zander (1897) 已經研究出來。迷走神經散布於喉頭和會厭軟骨上，也散布在舌的最後部，大概就分布神經於此等地方的味蕾（第三十四圖）。舌咽神經分布於舌後部三分之一的

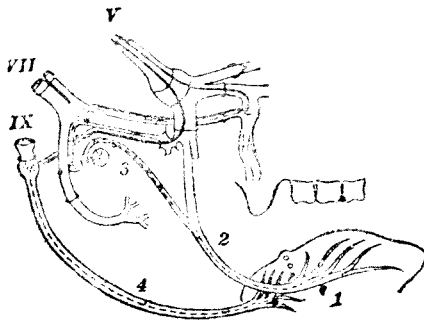
地方，葉狀乳頭和輪廓乳頭上都有他的末端；因為 von Vintschgan 和 Hönigschmied (1876) 說過，若把第九神經（即舌咽神經）切斷，此處的味蕾不久就消滅了。這個結果雖不為 Baginsky (1894) 承認，但有許多學者，如 Drasch (1887)，Ranvier (1888)，Sandmeyer (1895)，Meyer (1897) 等，都把他證實，現在已成為公認的



第三十四圖。——人舌的圖解，示舌神經的分布區域（橫線），舌咽神經的分布區域（斜線），和迷走神經的分布區域（小圈）。採 Zander, 1897。

事實了。舌咽神經的左右兩枝都分布在正中輪廓乳頭（median vallate papilla）上，而在其下成一味神經交叉（gustatory chiasma）（Vastirini-Cresi, 1915）。人舌前部三分之二的地方為舌神經 lingual

nerve) 所分布。舌神經是三叉神經的舌枝 (lingual branch) 和顏面神經的鼓索神經 (chorda tympani) 之聯合神經。此處的味纖維到底是屬於三叉神經，顏面神經，或竟屬於舌咽神經，是一個待決的問題，因為這些神經近根處的細枝成一神經叢 (plexus)，他們由此互相交通。F. Krause (1895) 試驗完全除去三叉神經的神經節對於味覺的影響，結果舌上前部的味覺，有時完全消滅，有時不過遲鈍一點。以後 Cushing (1903) 又作通徹的研究，結果並沒有這種差別；若有充分的時間，於除去三叉神經節以後，味覺可以完全恢復。Krause 以為味覺障礙是永久的，Cushing 則以為是暫時的。他以為這種障礙是由於正就衰敗的三叉神經纖維對於鄰近味神經纖維的影響；於衰敗完竣以後，影響就沒有了。所以他斷定舌前部的味神經纖維不是



第三十五圖。——以圖顯示人的味神經纖維自舌至腦之可能的通路。舌的前部(1)為舌神經(2)所分布。舌神經的味纖維由鼓索神經(3)而入於腦。此神經索是顏面神經(VII)的一個分枝。舌的後部為舌咽神經(4)所分布。經過顏面神經(VII)和舌咽神經(IX)的味覺通路，是定而無疑的。圖上以虛線表出。經過三叉神經(V)的通路是普通所構想的，以有箭頭的粗黑線表出。從 Cushing, 1903, 的圖加以修改。

三叉神經的分枝。若果如此，味神經纖維必是屬於顏面神經，或舌咽神經(第三十五圖)。這種纖維在顏面神經的鼓索神經中顯然是很多的。因為直接刺激耳鼓附近的鼓索神經，普通可喚出味覺。不過味神經纖維走到顏面神經以後，是由這個神經根入於腦，或由舌咽神經根入於腦，現在還沒有確定。所以哺乳類的三叉神經，雖然許多人疑他有味神經纖維，大概他是沒有的。顏面神經，舌咽神經，和迷走神經，至多可說是有味神經纖維，但沒有一個是專司味覺的。

8 味神經纖維和味蕾的關係

味神經纖維敗壞以後，和他們相連接的味蕾也必至於消滅，這是一件有趣而且重要的事情。我們早就知道哺乳類有這種情形，近來 Olmsted (1920a, 1920b) 又發見魚類也是如此。Meyer (1897) 發見切斷家兔的舌咽神經，於三十小時以後，味蕾即顯出改變；到第七天末了，味蕾就大半消滅了。據 Olmsted 的研究，鮪魚口部觸鬚上的味蕾，於切斷相連接的神經方過十天之後，衰敗就開始，到第十三天末了味蕾就完全消滅。Ranvier (1888) 相信哺乳類的味蕾是為游走細胞(wandering cells)所破壞，Sandmeyer (1895) 和 Meyer (1897) 則主張味細胞乃是由退化而變成尋常的上皮細胞。Olmsted 在鮪魚上發見了確鑿的證據，證明味蕾的細胞是食細胞(phagocytes, 或譯作食菌細胞)所破壞的，於是又贊助 Ranvier 原來的意見。

Olmsted 又發見，把鮪魚觸鬚上的神經切除以後，味蕾雖然全歸消滅，但是新神經一生出來，新味蕾也就出現。觸鬚於神經敗壞，味

蕾消滅以後，即失去對於有滋味的物質之接受力，在味蕾復生以前這個能力是不會再來的，因為味蕾隨神經的敗壞而消滅，新蕾隨神經的再現而發生，所以味蕾顯然是有賴於神經的。Olmsted 說過，恐怕是神經的小枝到了上皮內一個定點，即發出一種動液 (hormone) 性的物質，可使該處的上皮細胞成爲味蕾；恰如脊椎動物的胎兒眼杯 (embryonic eye cup) 在隣接的外胚板 (ectoderm) 上引起一個水晶體一樣。我們至少可如此解釋味蕾非待神經再現不能發生的原故，從 Landacre (1907) 對於味官發生的研究看來在發展上也可用同樣的解釋。

9 參考書

- Arnstein, C. 1893. Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 41, pp. 195-218.
- Baginsky, B. 1894. Ueber das Verhalten von Nervenendorganen nach Durchschneidung der zugehörigen Nerven. *Arch. path. Anat. Physiol., kl. Méd.*, Bd. 137, pp. 389-404.
- Cushing, H. 1901. The Taste Fibers and their Independence of the N. trigeminus. *Johns Hopkins Hosp. Bull.*, Vol. 14, pp. 71-78.
- Dogiel. 1897. Ueber die Nervendigungen in den Geschmacksendknospen der Ganoideen. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 49, pp. 769-790.
- Drasch, O. 1887. Untersuchungen ueber die Papillae folliatae et circumvallatae des Kaninchen und Feldhasen. *Abh. math.-phys. Cl. Säch. Gesell. Wiss.*, Bd. 14, pp. 229-266.

- Von Ebner, V. 1897. Ueber die Spitzen der Geschmacksknospen. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl.*, Bd. 106, (3), pp. 73-83.
- Fusari, R., et A. Panasci. 1890. Les terminations des nerfs dans la muqueuse et dans les glandes séreuses de la langue des mammifères. *Arch. Ital. Biol.*, tome 14, pp. 240-246.
- Gräberg, J. 1898. Beiträge zur Genese des Geschmacksorgans des Menschen. *Morph. Arb.*, Bd. 8, pp. 117-134.
- Gräberg, J. 1899. Zur Kenntnis des cellulären Baues der Geschmacksknospen beim Menschen. *Anat. Hefte, Arb.*, Bd. 12, pp. 339-368.
- Haller, B. 1909. Die phyletische Entfaltung der Sinnesorgane der Säugetierzunge. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 74, pp. 368-466.
- Heidenhain, M. 1911. Ueber die Sinnesfelder und die Geschmacksknospen der Papilla foliata des Kaninchens. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 85, pp. 365-479.
- Heiderich, F. 1906. Die Zahl und die Dimension der Geschmacksknospen der papilla vallata des Menschen in den verschiedenen Lebensaltern. *Nachr. Gesd. Wiss. Göttingen, math. phys. Cl.* 1906, pp. 54-64.
- Hermann, F. 1885. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Geschmacksorgans beim Kaninchen. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 24, pp. 216-229.
- Hermann, F. 1889. Studien ueber den feineren Bau des Geschmacksorgans. *Sitzb. math.-nat. Cl. Akad. Wiss. München*, Bd. 18, pp. 277-318.
- Herrick, C. J. 1903. The Organ and Sense of Taste in Fishes. *Bull. United States Fish Comm.*, Vol. 22, pp. 237-272.
- Herrick, C. J. 1918. An Introduction to Neurology, Philadelphia and London, 394 pp.

- Hoffmann, A. 1875. Ueber die Verbreitung der Geschmacksknospen beim Menschen. *Arch. path. Anat. Physiol. klin. Med.*, Bd. 62, pp. 516-530.
- Jacques, P. 1833. Terminations nervenses dans l'organe de la gustation. *Bibliog. Anat.*, tome 1, pp. 200-202.
- Johnston, J. B. 1906. The Nervous System of Vertebrates. Philadelphia, 370 pp.
- Kallius, E. 1905. Geschmacksorgan, *Bardleben, Handb. Anat. Mensch.*, Bd. 5, Abt. 1, Teil 2, pp. 243-270.
- Kolmer, W. 1910. Ueber Strukturen im Epithel des Sinnesorgane. *Anat. Anz.*, Bd. 36, pp. 281-299.
- Krause, F. 1895. Die Physiologie des Trigemini nach Untersuchungen an Menschen bei denen das Ganglion Gasseri entfernt worden ist. *München med. Wochenschr.*, Bd. 42, pp. 577-581, 602-604, 628-631.
- Krause, W. 1876. Allgemeine und microscopische Anatomie. Hannover, 581 pp.
- Landaere, F. L. 1907. On the Place of Origin and Method of Distribution of Taste-buds in *Ameiurus melas*. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 19, pp. 1-66.
- Von Lenhossék, M. 1893a. Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. *Anat. Anz.*, Bd. 8, pp. 121-127.
- Von Lenhossék, M. 1893b. Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen des Kaninchenzunge. *Verh. Phys.-med. Gesell. Würzburg, N. F.* Bd. 27, pp. 191-206.
- Leydig, F. 1851. Ueber die Haut einiger Süßwassertische. *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. 3, pp. 1-12.

- Lovén, C. 1867. Bidrag till Kännedomen om tungans smak-papiller.
- Lovén, C. 1868. Beiträge zur Kenntniss vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 4, pp. 96-110.
- Merkel, F. 1880. Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. *Rostock*, 214 pp.
- Meyer, S. 1897. Durchschneidungsversuche am Nervus Glosso-pharyngeus. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 48, pp. 143-145.
- Münch, F. 1896. Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der Säugethiere. *Morph. Arb.*, Bd. 6, pp. 605-690.
- Olmsted, J. M. D. 1920a. The Nerve as a Formative Influence in the Development of Taste-buds. *Jour. Comp. Neurol.*, Vol. 31, pp. 465-468.
- Olmsted, J. M. D. 1920b. The Results of Cutting the Seventh Cranial Nerve in *Amiurus nebulosus* (Lesueur). *Jour. Exp. Zool.*, Vol. 31, pp. 369-401.
- Ponzo, M. 1905. Sur la présence de bourgeons gustatifs dans quelques parties de l'arrière-bouche et dans la partie nasale du pharynx du fœtus humain. *Arch. Ital. Biol.*, Tome 43, pp. 280-286.
- Ranvier, L. 1888. *Traité technique d'Histologie*. Paris, 1109 pp.
- Retzius, G. 1892a. Die Nervenendigungen in dem Geschmackorgan der Säugetiere und Amphibien. *Biol. Unters., N. F.* Bd. 4, pp. 19-32.
- Retzius, G. 1892b. Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenbügeln der Fische und Amphibien. *Biol. Unters., N. F.*, Bd. 4, pp. 33-44.

- Retzius, G. 1893. Ueber Geschmacksknospen bei Petromyzon. *Biol. Unters., N. F.*, Bd. 5, pp. 69-70.
- Retzius, G. 1912. Zur Kenntniss des Geschmacksorgans beim Kaninchen. *Biol. Unters., N. F.*, Bd. 17, pp. 72-80.
- Sandmeyer, W. 1895. Ueber das Verhalten der Geschmacksknospen nach Durchschneidung des N. glossopharyngeus. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1895, pp. 269-276.
- Schulze, F. E., 1863. Ueber die becherförmigen Organe der Fische. *Zeitschr. wiss. Zööl.*, Bd. 12, pp. 218-222.
- Schwalbe, G. 1867. Das Epithel der Papillae vallatae. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 3, pp. 504-508.
- Schwalbe, G. 1868. Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 4, pp. 154-187.
- Stahr, H. 1902. Ueber die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. *Zeitschr. Morph. Anthrop.*, Bd. 4, pp. 199-260.
- Tuckerman, F. 1889. On the Development of the Taste-organs of Man. *Jour. Anat. Physiol.*, Vol. 23, pp. 559-582.
- Tuckerman, F. 1890a. Further Observations on the Development of the Taste-organs of Man. *Jour. Anat. Physiol.*, Vol. 24, pp. 130, 131.
- Tuckerman, F. 1890b. On the Gustatory Organs of the Mammalia. *Proceed. Boston Soc. Nat. Hist.*, Vol. 24, pp. 470-482.
- Tuckerman, F. 1892. Further Observations on the Gustatory Organs of the Mammalia. *Jour. Morph.*, Vol. 7, pp. 69-94.
- Vastarini-Cresi, G. 1915. Chiasma gustativo (periferico) nella lingua dell'uomo e di alcuni mammiferi. *Intern. Monatschr. Anat. Physiol.*, Bd. 31, pp. 380-410.

- Von Vintschgan, M. 1880. Beobachtungen ueber die Veränderungen der Schmeckbecher nach Durchschneidung des N. Glossopharyngeus. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 23, pp. 1-13.
- Von Vintschgau, M. und J. Hönigschmied. 1876. Nervus glossopharyngeus und Schmeckbecker. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 14, pp. 443-448.
- Von Wyss, H. 1870. Die beckerförmigen Organe der Zunge. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 6, pp. 237-266.
- Zander, R. 1897. Ueber des Verbreitungsgebiet Gefühls- und Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut. *Anat. Anz.*, Bd. 14, pp. 131-145.

第七章

味覺的生理

- 目次：——
- | | |
|---------------|---------------|
| 1 味覺的部位。 | 2 味覺的刺激。 |
| 3 味覺的種類。 | 4 酸味。 |
| 5 鹹味。 | 6 苦味。 |
| 7 甜味。 | 8 不適當的刺激。 |
| 9 各種味覺在舌上的分布。 | 10 藥品對於味覺的影響。 |
| 11 有兩種味的物質。 | 12 味覺的潛伏。 |
| 13 味覺的轉變；餘味。 | 14 味覺的對比。 |
| 15 味覺的抵消和混合。 | 16 各種的味覺。 |
| 17 比較的研究。 | 18 參考書。 |

1 味覺的部位

人的味覺雖然不是嚴格的以口中爲限。幾個鄰近的腔內也有，不過主要的是在口腔以內，他特別是舌的一種機能。用有味物質的溶液試探常態成人的口腔可以發見許多地方，如唇，齒齦，底面，舌的下面，兩頰的裏面，和硬口蓋等，都沒有味覺。就是懸壺垂，許多舊日的學者以爲是有味覺的，Kiesow 和 Hahn (1901) 也斷定他沒有這種

機能。以上所說的這幾個地方都是沒有味蕾。至於咽喉柱 (pillars of the fauces) 和扁桃腺是否有味覺還在爭論。Hänig (1901) 相信這些地方有味覺機能，Kiesow 和 Hahn (1901) 以爲他們通常是沒有這種作用。食道的頂端，喉頭內披裂軟骨 (arytenoid cartilages) 部，會厭軟骨 (epiglottis)，和軟口蓋 (soft palate) 這幾部分的黏液膜 (mucous membranes) 上都有味覺機能，尤以舌上爲最。這幾個地方都有味蕾。在成人的舌上，味覺只限於舌尖，兩邊，和舌根的背面。寬大的中部是沒有味覺的。兒童則和成人不同，舌的上面全部，連中部也包括在內，都有味覺機能。兩頰的裏面也是有味覺的。

2 味覺的刺激

味覺的刺激是許多種物質的水溶液。不溶解於水的物質是沒有味的。不過能成水溶液的物質也不盡有味。如氮氣，氫氣，和氫氣，雖然在水中易於溶解，也沒有滋味。Piutti (1886) 早就發見，雖然右旋天冬精 (dextro-asparagine) 是甜的，他的立體異性體 (stereoisomer; 按即分子式相同，性質相同，惟旋光性不同者) 左旋天冬精 (laevo-asparagine) 便是沒有味的。其他的有機化合物，如碳水化合物 (carbohydrates) 中之棉質糖 (rallinose) 和 alpha-galactite (一種分解乳糖)，差不多都是沒有味的。

固體和半固體在口中咀嚼時，不只和唾液混合以使多種成分溶解，並且鋪在舌面，和味蕾接觸。舌的運動或即可促進這種溶液之入於味蕾的小孔 (pores)。對於舌上的溶液，特別是在根部，當舌運動時，

至少比靜止時感味感得確切。

3 味覺的種類

滋味和氣味不同，只有不多的幾類，各有各的名字，即是：酸 (sour)，鹹 (saline)，苦 (bitter)，甜 (sweet)。食物的滋味和由食物引起的其他感覺一定互相混合，裏邊有觸覺，熱覺，冷覺，普通化學感覺，特別是嗅覺。若把兩鼻孔閉上，再把和口中溫度相當的弱溶液放在舌上，就可除去別的感覺，只剩下味覺。Zenneck (1839)，Valentine (1845)，Duval (1872)，和 Sternberg (1898) 只承認甜和苦這兩類味覺。Stich (1857) 則發見，刺激口腔面之一部可以發生酸的感覺。又據 Schiff (1867) 的重要研究，酸 (acid) 的溶液若弱得不能刺激普通的黏液面，把他放在味覺部，仍可喚出酸 (sour) 的感覺。Von Vintschgau (1880) 同樣的研究過鹹味。研究的結果，氫化鈉 (sodium chloride；即食鹽)，碘化鉀 (potassium iodide)，和氫化銦 (ammonium chloride) 的溶液，若是弱得充分，就可刺激味官；若是很強，就不只刺激味官，也可刺激口腔一般的神經末梢。因為以上這幾種研究，現在把酸鹹和苦甜同列為真正的滋味。

這四種滋味以外，還有幾種不確定的，如金屬味 (metallic) 和鹼味 (alkaline)。這些滋味，最初為 Wundt (1887) 等所承認。重金屬 (heavy metals) 如銀，汞等的鹽類 (salts) 之溶液可以喚起所謂金屬味 (Kahlenberg, 1898)。硝酸銀 (silver nitrate) 的 0.0005 分子量溶液 (molar solution；或譯作莫爾溶液，乃表示濃度者，說見前)，金屬

味是很顯明的；就是在 0.0002 這樣大的稀度也可辨得出來。因為硝酸游子(nitrate ions)，在濃度那樣小的時候，不能喚起味覺，所以味覺之發生，一定是由於銀游子 (silver ions)，氯化第二汞(mercuric chloride)的 0.01 至 0.0005 當量溶液 (normal solution；溶液一坩中，有溶質一克當量 gram equivalent 者，叫作一當量溶液) 中之汞游子，證明可喚出所謂金屬味。不過有人以為這種滋味是別的滋味，如酸甜等，所合成。Herlitzka (1898) 甚至於說他不是真正的滋味，而是一種嗅覺作用。

把氫氧化鈉(sodium hydrate)，氫氧化鉀 (potassium hydrate) 等苛性鹼類(caustic alkalis)的稀溶液放在舌上，就可喚出所謂鹼味。Kahlenberg(1898)證明其中的刺激物是氫氧游子 (hydroxyl ion)；溶液弱到 0.0025 漢爾，這種游子也是有作用的。對於鹼味，和金屬味一樣，也有各樣的解釋。Oehrwall (1891)以為所謂鹼味是一種感覺的混合物，起自幾種味覺和觸覺的同時併合。Häber 和 Kiesow (1898)發見弱鹼可引起微微的甜味。Frey (1910) 則以為這些試藥(reagents) 在舌上起作用，可以生出有氣味的物質，從此即可喚起所謂鹼味。所以他把這個假定的滋味歸之於嗅覺。

淡薄(insipidity)如蒸餾水，大概是真正的無味 (tastelessness)。Oehrwall (1891) 以為這是由於水中缺乏少許的二氧化炭(carbon dioxide)。這話大約是對的，因為放入一些這樣氣體，淡薄水就有了味了。Henle (1880) 發見，含鹽比唾液少的液體，有淡薄的特性，淡薄或者就是一種缺乏的現象(deficiency phenomenon)，可由於幾類

物質的缺乏而發生。不過不要忘記，把少許苛性鹼放在水裏（從此即生出氫氧游子），也可得到平淡乏味的情形，實際上和淡薄（insipidity）沒有分別（Kiesow, 1894-1896）。

4 酸味

酸味是酸性物質（acid substances）所有的特性，或者只有酸類（acids），酸性鹽類（acid salts），和生酸的物質可以引起這個味覺。這些物質，於成水溶液時，都可由酸分子的解離（dissociation）而生成氫游子（hydrogen ions）。溶液若是很強，還可有一些不解離的酸分子。Richards（1898）說過，因為這些溶液都有酸味，他們共同所有的成分是氫游子，所以氫游子必定是酸味的原因。Kahlenberg（1898）又用別的方法得到這個結論。鹽酸（hydrochloric acid）的0.0025 莫爾溶液可完全解離成氫游子和氯游子（chlorine ions），他的酸味是很顯明的。同樣濃度的氯化鈉溶液大概也完全解離成鈉游子（sodium ions）和氯游子，不過并沒滋味。因為每個單位體積（unit volume）內，鹽溶液和酸溶液所有的氫游子相等，鹽溶液又是沒有滋味的，所以酸溶液的酸味必不是生於氯游子，而是生於氫游子。Kahlenberg 因此斷定氫游子是酸味的原因。

一切酸溶液的酸味是一樣的，我們從味覺上分別不出鹽酸和硝酸（nitric acid）或硫酸（sulphuric acid）來，這件事實足以贊助上述的見解。就感覺上說，這些物質可生出同一的結果，就是酸味。有人想把酸（sourness）和澀（astringency）分開，不過普通都承認澀只是

最低度的酸味。鹽酸和其他無機酸 (mineral acids) 的溶液，大約在 0.00125 至 0.001 莫爾時，可以發生濇味。稀度再大，酸溶液和純水就分別不出來了。

這樣看來，可以說酸味直接生於氫游子；酸的強弱，則賴乎這種游子的濃度。不過問題沒有這麼簡單。酸度和氫游子濃度的關係雖然大多數的無機酸溶液都是如此，有機酸 (organic acids) 則不必然。許多有機酸，在水中的解離，遠不如無機酸；所以在當量溶液 (normal solution) 中，每單位體積所含的氫游子，也比無機酸為少。但是 Richards (1895) 發見酒石酸 (tartaric acid)，枸橼酸 (citric acid)，尤其是醋酸，所有的酸度，較其溶液中氫游子濃度所當有的還要大。他以為濃度相當鹽酸溶液三分之一的醋酸，酸度大概和鹽酸相等。且醋酸之解離，只當鹽酸的四分之一。所以按游子的數目計算，醋酸溶液實在比鹽酸溶液的酸度大。Kahlenberg (1898) 也得到這個結果。他估計 0.005 莫爾的醋酸，酸度約當其中氫游子該有的酸度之四倍。這種差別以後又經 Becker 和 Hertzog (1907) 證實。

說明醋酸等酸度過大的原故，絕不是一件容易事。Richards 以為這是不解離分子 (undissociated molecules) 的作用。這些分子，當酸溶液和接受面間所起的反應把原有的氫游子用盡時，可以再生氫游子，以為接應之用。近來 Harvey (1920) 的研究，是贊助這個意見的。Cezier (1916, 1915a, 1915b) 的主張便不同。他以為這個問題大概是兩方面的，一方是穿過作用 (penetration)，一方是酸味的發生。由天然的指標 (indicators)，如彩海牛 (chromodoris) 皮膚上的藍色

素 (blue pigment), 可知酸類能夠穿過活細胞。這可以作為酸覺的第一步。不過這種穿過作用比味覺作用慢的多, 所以穿過作用只能在味細胞的最外層。醋酸和別的酸之所以不同, 就在是否易於和這外層相化合。不同的酸(acids)由不同的速度穿過味細胞的表面, 此後所同有的酸味乃生自他們共同的解離產物, 即氫游子。何以發生酸味, Crozier 以為是酸覺的第二步。酸味有賴於氫游子, 是定而無疑的。至於這些游子怎樣發生效力還是一個問題。

5 鹹味

鹹味可以食鹽的滋味為代表。不過有鹹味的并非只有食鹽, 還有一大批化合物具有這種性質。鉀 (potassium) 鋰 (lithium) 銨 (ammonium) 和鎂 (magnesium) 的氯化物 (chlorides), 一個一烷基氫氨基質 (monomethylamine) 和二個二烷基氫氨基質 (diethylamine) 的鹽酸鹽 (hydrochlorides), 鈉和鉀的溴化物 (bromides) 和碘化物 (iodides) 以及硫酸鹽 (sulphates) 和硝酸鹽 (nitrates), 多少都有一點鹹味。

這幾種鹽類在水溶液中的解離度大概都是很高。所以除不解離的分子以外, 溶液中的陽游子 (cations) 和陰游子 (anions) 為鹹味之可能的刺激。Höber 和 Kiesow (1895) 研究過這個問題, 結果以為刺激味官的是游子, 不是不解離的分子。Kahlenberg (1898) 也得到同樣的結果。據他的實驗, 0.02 莫爾的氯化鈉溶液和純水的味差不多沒有分別。到 0.04 莫爾時, 就略有鹹味了。同樣濃度的醋酸鈉

(sodium acetate), 差不多沒有味, 更沒有一點鹹味。所以氫化鈉的鹹味是由於氫游子而不是由於鈉游子, 這是很顯然的。0.04 莫爾的氫化鉀和氫化鋰的溶液也是鹹的, 更足以證明這個結論。他如銦和鎂的氫化物, 也是有鹹味的。

鹹味并非僅生於氫游子。溴化鈉的 0.02 莫爾溶液也稍有鹹味, 到 0.04 莫爾時, 鹹味就很顯了。所以溴游子(bromine ions)也必是鹹味的刺激。Kahlenberg (1898) 以為這種游子不如氫游子有力。碘化鈉的 0.04 莫爾或稀到 0.02 莫爾的溶液, 雖然就和水有分別, 但是非到 0.16 莫爾的濃度, 不能有顯明的鹹味。同樣濃度的溴化鉀溶液也是鹹的, 不過稍帶苦味。這樣看來, 碘游子(iodine ions)也是鹹味的刺激, 不過不如氫游子和溴游子的有力罷了。鈉和鉀的硫酸鹽和硝酸鹽都有鹹味, 這種鹹味乃生自硫酸游子(sulphate ions)和硝酸游子(nitrate ions)。所以一切鹹味的刺激都是游子, 并且永遠是陰游子, 恰合乎 Kahlenberg (1898) 和 Höber 和 Kiesow (1898) 的主張。近來 Herlitzka (1908) 的研究也贊助這個結論

6 苦味

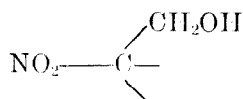
苦味差不多是一切植物鹼類(alkaloids)的特性, 又有些不屬於此類的物質也是苦的, 如右旋甘露蜜糖(dextro-mannose), 生糖質(glucosides), 苦味酸(picric acid), 醇精(ether), 和一些無機鹽類如硫酸鎂(magnesium sulphate)和瀉鹽(Epsom salt)。

鎂的鹽類若溶液的濃度適合就有苦味。這種味乃生自鎂游子

(magnesium ion). 鈉和鉀的游子大概是沒味的，和鎂游子大不相同。鎂和鈣 (calcium) 的游子也是苦的。苦味酸中之氫游子的酸味大概是讓苦味酸陰游子 (picric anion) 的苦味完全蒙蔽住了。不過這種物質和醇精，甘露蜜糖，生糖質，以及其他這類物質的滋味似未經過詳細的研究。

特別有苦味的物質還是植物鹼類。內有這些化合物：嗎啡 (morphine; 卽十七炭罌粟鹼)，古柯鹼 (cocaine)，芸香鹼 (pilocarpine)，治瘧鹼 (quinine; 卽金雞納)，菸鹼 (nicotine)，和最苦的馬前霜鹼 (strychnine)。這些物質的水溶液是極苦的。Gley 和 Richet (1885) 測定一氫化馬前霜 (strychnine monochloride)，每坪水中有 0.0006 克，就可覺出味來。他們試驗時是用那樣濃度的溶液 5 立方厘，其中只有 0.000005 克的苦物質，但是仍可生出很顯明的苦味。鹽酸金雞納 (quinine hydrochloride) 的溶液，雖稀到 0.00004 莫爾，也可嘗出味來 (Parker 和 Stabler, 1913)。所以苦物質在稀度很高時的刺激能力，是遠駕乎氫游子之上的。

苦味有機物之所以有苦味，有什麼化學上的特點，關於這個我們知道的還很少。Henry (1895) 以爲苦味物質中每有



這一個根基 (group)。Cohn (1914) 證實了他的結論。Cohn 對於有味的有機化合物作過精博的研究，結果斷定有數種根基，化合物內只要有其中的任一種，就可生出苦味。染料中的顏色根 (color-radicals)

早有色基(chromophores)之名；味的根基也就從而叫作味基(saprophores)。氫氧基(hydroxyl group)和氫氨基(amine group)都是味基。氮氧基(nitro group, NO_2)也常和苦味有關係，特別在芳族化合物(aromatic compounds)中如此。有三個 NO_2 基的化合物永久是苦的。若有兩個，平常也有苦味，不過并非一定是苦的；若只有一個，就沒有苦味了。所以 NO_2 基的數目對於苦味的發生似乎很關重要。

我們由此可知喚出苦味的物質共有數種，其一便是游子。除苦味酸的陰游子是個例外，其餘顯然都是陽游子(Herlitzka, 1908)，如鎂，鋅，和鈣的游子是。其次是一些有機物質，特別是植物鹼類。這些物質，或由分子(molecules)發生作用，或由某種原子團(atomic groups)即所謂味基者發生作用。

7 甜味

可生甜味的有脂族(aliphatic series)化合物中之二價醇(diatomic alcohol)和多價醇(polyatomic alcohols)，這些醇的誘導體醛類(aldehydes)和酮類(ketons)，尤其是六炭糖類(hexoses)。六炭糖類的疊合體(polymerization products)，二糖類(disaccharides)和多糖類(polysaccharides)，於此特關重要。除去這些炭水化物(carbohydrates)以外，別的可機化合物如迷蒙精，右旋天冬精，和糖精(saccharine)，也有甜味。無機化合物中通常叫作鉛糖(sugar of lead)的中性醋酸鉛，和錫(glucinum)的鹽類，都是甜的。鹼(alkalis)的溶液，若稀度適當，也有甜味。

醋酸鎂何由生出甜味現在還未確定。把氫化鎂和硫酸鎂放在水裏，可解離而成游子，Höber 和 Kiesow (1898) 以爲這兩種物質的甜味，乃生自他們的共同成分，鎂游子，所以游子是一種可生甜味的東西。

甜味和苦味一樣，有此味者以有機化合物爲多，甜多見於醇類和糖類，猶苦多見於植物鹼類，雖然氫代炭氫化物之迷蒙精和芳香化合物之糖精都是甜的，糖精的甜度可當蔗糖之 500 倍，但是大多數的甜物是非芳香醇類和他們的分化品，二燒醇(ethyl alcohol)和甘油(glycerol) 都微有甜味，不過甜物的代表還是蔗糖(cane sugar or sucrose)，蔗糖約在 0.01 漢爾的水溶液裏可以辨出滋味；濃度再小，就和純水分別不出來了，要感出二燒醇的滋味，溶液不能比 3 漢爾再稀，所需的濃度比較高一點(Parker 和 Stabler, 1913)。

炭水化物何以有甜味，到現在並沒有解決，不過甜味的有無，顯然是由於細微的差別，有時是因爲立體異性(stereoisomeric，說見前)的關係，如右旋天冬精是甜的，左旋天冬精就沒有滋味，甘露蜜糖(dextro-mannose)是甜的，他的立體異性體葡萄糖(dextro-glucose)就是苦的，此外這樣的例子還有，有時成分稍有變換，滋味亦隨以俱改，Thoms 和 Nettlesheim (1920) 以爲 dulcin ($C_8H_{12}N_2O_2$) 的輪質輪(benzene nucleus)裏若加入酸性或鹽基性的代替品(substitutes)，他就失去甜味，在甜味分子(sweet molecule)中加入任何重要的根基，尤其是芳香基，大概就從甜味變成苦味。

Cohn (1914) 照他比較苦物的樣子，細心比較甜物分子的構造，

結果以為甜物也特有規定甜味的原子團，他把他們叫作甜素 (glucogenes)。如醇類中有一個氫氧基 (hydroxyl)，就稍有甜味；有四、五個氫氧基，甜味就很重了。雖然 Cohn 有這樣精博的比較，Oertly 和 Myers (1919) 還以為他的結論不恰當，而假定每個甜味分子中有兩個原子團。這兩種原子團也做照染料的命名法，一個叫作甜基 (glucophore)，一個叫作助甜基 (auxogluce)。他們精密的比較過糖類，氨基酸類 (amino acids)，和炭氫化物的鹵族分化品 (halogen derivatives) 以後，相信至少能找出六個甜基，九個助甜基。甜基是 (1) $\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-$ ，(2) $-\text{CO}-\text{CHOH}-\text{H}$ ，(3) $\text{CO}_2\text{H}-\text{CHNH}_2-$ ，(4) $-\text{CH}_2\text{ONO}_2$ ，(5) $\text{C} \begin{matrix} \text{H}_3 \\ | \\ \text{H} \end{matrix} -$ ，和 (6) $\text{C} \begin{matrix} \text{H}_3 \\ | \\ \text{H} \end{matrix} - \text{C} \begin{matrix} \text{H}_2 \\ | \\ \text{H} \end{matrix} -$ 。

助甜基是 (1) $\text{H}-$ ，(2) CH_3- ，(3) CH_2CH_2- ，(4) $\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}_2-$ ，(5) $(\text{CH}_3)_2\text{CH}-$ ，(6) $\text{CH}_2\text{OH}-$ ，(7) $\text{CH}_3\text{CHOH}-$ ，(8) $\text{CH}_2\text{OH}-\text{CH}_2-$ ，和 (9) 正多價醇類 (normal polyhydric alcohols) 的 $\text{C}_n\text{H}_{2n-1}\text{O}_n$ 根。

Oertly 和 Myers 的學說怎樣應用於甜味物質有如下表。表內列出些甜味化合物所分解成的甜基和助甜基。

第七表

甜味有機化合物(脂族)表。示化合物的成分和他所分解成的甜基

和助甜基。採自 Oertly 和 Myers (1919)。

名稱	成分	甜基	助甜基
二炭二價醇	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CH}_2\text{OH}$	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}$	H—
甘油	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{OH}$	$\text{CH}_2\text{OH}-\text{CHOH}$	$\text{CH}_2\text{OH}-$
果糖	$\text{CH}_2\text{OHCO}-\text{CHOH}-\text{CH}_2\text{OH}$	$-\text{COCHOH}-\text{(H)}$	$\text{C}_n\text{H}_{2n+1}\text{O}_n-$
糖膠	$\text{CH}_2\text{NH}_2-\text{COOH}$	$-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$	H—
硝酸二烷基	$\text{C}_2\text{H}_5\text{ONO}_2$	$-\text{CH}_2\text{ONO}_2$	CH_3-

(甜物質英文原名: glycol, 二炭二價醇; glycerol, 甘油; fructose, 果糖; glycine, 糖膠; ethyl nitrate, 硝酸二烷基.)

雖然有 Cohn 的和 Oertly 和 Myers 的苦心的研究, 想闡明甜物的化學接受作用 (Chemoreception), 我們仍須承認這個問題雖解決尚遠, 現在可以確言的, 只是甜味也和苦味一樣, 可兼為游子和有機物的分子所喚起。至於他們的作用的詳情還沒有完全研究出來。

8 不適當的刺激

味覺之不適當的刺激很少, 這好像是他的一個特點。舌頭雖易感溫度的高低, 但是這些變化似不能刺激味官。至於機械的刺激 (mechanical stimulation), 如舊日生理學家對舌所施之輕擊, 是否能喚出味覺, 還是一個疑問。味官之真正不適當的刺激似乎只有電流。Sulzer 於 1752 年發見, 把兩種不同的金屬同時放在舌上, 可發生一種奇異的感覺。Volta 於 1792 年也發見這種情形。他相信這種感覺的發生乃由於味官受了電的刺激, 因為他將舌通上電流, 也得到同樣的結果。但是五年以後, Humboldt 以為所謂電味 (electric

taste) 之真正刺激物，不是電流本身，而是由電解 (electrolysis) 所生成之物質，此電解作用即發生於電流由電極 (electrode) 入舌之處。關於電味於是有了兩個相反的意見。

將人體通上電流，使陽極在舌上，陰極在他部，陽極附近就發生酸味。若把電極的位置掉換一下，陰極附近即發生鹼味。把電流通過鹼性溶液，如唾液，則氫游子現於陽極，氫氧游子現於陰極，和上述的情形并無二致。那麼，氫游子和氫氧游子何以不是發生特殊的滋味的刺激呢？

據 Rosenthal (1860) 和他以前 Volta 的研究，若使弱鹼性溶液作陽極，把舌尖蘸入溶液裏，此時氫游子雖可立刻和氫氧游子中和，但仍然可起酸味。Rosenthal 又說，若把電流通過兩個人的身體，使兩個人的舌尖相接，這兩個人可以得着不同的感覺，一個是酸味，一個是鹼味。Rosenthal 由這類的實驗，斷定刺激物是電流本身，不是由電解生出的物質。

我們要知道，味官受了電的刺激所生的感覺非只一種。1798年，Ritter 發見，把電流通過舌頭片刻之後，陽極的酸味先變成苦味，次變成鹼味；陰極的鹼味則變成酸味。Hofmann 和 Bunzel (1897) 證明當電流通過時陰極有一種烈性的苦味；電流一斷即變成酸的金屬味。他們相信開初的滋味是生於電解的產物。Von Zeynek (1898) 也用此說解釋電味。Gertz (1919) 則以為交電流 (alternating current) 實比直電流 (direct current) 更能喚出味覺，所以發生電味的當然為電解產物以外的東西。我們未嘗不可以說味官可受兩種刺激：

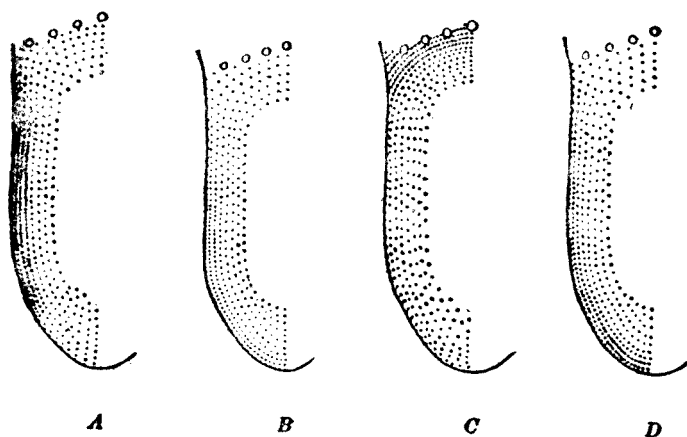
一種是電解的產物，一種是電流，不過電流，至少在味細胞裏邊若不能引起一種化學變化，他何以能刺激味官，是我們難於設想的。

味官之極易受電的刺激，非但於人為然，大概凡脊椎動物全有這種特性。魚類中鯰魚顯然是易受這種刺激的。鯰魚的頭上富有味蕾，他的八個觸鬚上味蕾更多。這個器官，和人舌上的器官一樣，對金屬極易感出。這大概是由於此等金屬所引起的微弱電流之故，因為魚類對於來自乾電池(dry cell)之弱的不變電流(constant current)是易起反應的。用一個有水充滿的玻璃管，把乾電池的電流通入盛魚的水槽，再由一同樣的玻璃接出電流，以水為傳導體，將玻璃管持向鯰魚時他們立即感受刺激。若電流弱得充分(比一 microampere 略低)，魚即趨近有口的管端，向電流吮嘔，好像那是食餌，從此可以證明受刺激的器官是味官(Parker and Van Heusen, 1917)。所以電的刺激，處處類似味官的適當刺激，即是有滋味的物質的溶液。

9 各種味覺在舌上的分布

前幾節所說的四種味覺，通常為很不相同的刺激所喚起。酸味的刺激是一種陽游子，即氫游子。鹹味的刺激是幾種陰游子，即氯，溴，碘，硫酸和硝酸游子。苦味的刺激是植物鹼類，和鎂，鋅，鈣等陽游子，和苦味酸的陰游子。甜味的刺激是糖類，醇類，糖精，醋酸鉛等有機化合物，和氫氧游子和鋅游子。所以四種味覺的刺激是各不相同的。此外他們還有什麼不同，是一個重要的問題。關於這一點，我們可以從他們在舌上的分布去研究。

我們說過，普通成人的舌頭只有一部分有味覺，舌的下面和上面的中部，都是沒有味覺的，有味覺的地方只有舌尖，兩側，和舌根的后部。關於各種味覺在人舌味覺部的分布，生理學家研究了已逾百年，結果頗相一致，尤以近日學者的結果為然，Shore (1892)，Kiesow (1894-1896)，和 Hänig (1901) 都是近來對於這個問題最有貢獻的人，據他們的研究，四種味覺在舌上各有明顯的分布區域，酸味在兩側最發達，自此向頂端，底部和中央之無知覺區漸漸泯沒（第三十六圖，A），鹹味在舌尖和兩側最顯明，漸漸向底部泯沒；其向中部，則終止甚驟（第三十六圖，B），苦味在舌之底部，尤以輪廓乳頭處為主，自此向中部迅即泯沒，又越兩側以止於頂端（第三十六圖，C），甜



第三十六圖。——人舌右半的圖解，示四種味覺的分布；小點表示一種味覺的區域和密度：A，酸味，集中於邊緣；B，鹹味，集中於頂端和邊緣；C，苦味，集中於底部；D，甜味，集中於頂端。從 Hänig (1901) 的圖加以修改。

味以舌尖爲最，由此沿兩側以止於底部(第三十六圖，D)。酸味以兩側爲主，鹹味以頂部之馬蹄鐵形爲主，苦味以底部爲主，甜味以頂端爲主。各種味覺的分布，何以有這樣的分別，是很難解釋的，除非是給每種味覺都假定一種獨立的感官。

對於味覺這個解釋，因爲局部刺激(local stimulation)舌頭的結果而愈覺合理。Oehrwall (1891) 在舌尖附近找出許多蕈狀乳頭而施以個別的研究，其法將一個帶有某物質之強溶液的細毛，以尖端觸每個乳頭以刺激他。他所用的物質是百分之 2 的洒石酸 (tartaric acid)，百分之 20 的食鹽，百分之 2 的鹽酸金雞納(guinine hydrochloride)，和百分之 40 的糖。因爲用鹽所喚起的感覺不很清楚，以後又把他棄置不用。一共試驗了 125 個乳頭。他們都感應觸，熱，冷三種刺激，感應那幾種溶液的則只有 98 個。試驗的結果，就其有關味覺者說，有如下表。

試驗所用的物質	酸	金雞納	糖
能感應此物質的乳頭之數.....	91	71	71
只感應此物質的乳頭之數.....	12	0	3

觀表可知有 12 個乳頭感應洒石酸而不感應金雞納和糖，有 3 個乳頭感應糖而不感應洒石酸和金雞納。這件事實至少可證明酸，甜兩種味覺是各自獨立的。Oehrwall 又由他的局部刺激法發見乳頭間的舌面沒有味覺。

這個結果可謂證實了 Goldscheider 和 Schmidt (1890) 早先的

研究。他們說過，若以糖和金雞納的混合溶液刺激乳頭有時可喚出甜味，有時可喚出苦味。

Kiesow (1898) 又把這個問題徹底的研究過一次，用以試驗的物質是鹽酸，食鹽，硫酸金雞納，和糖的溶液，一共試驗了 39 個乳頭，其中有 4 個是沒有反應的，其餘 35 個的試驗結果如下。

試驗所用的物質	酸	鹽	金雞納	糖
能感應此物質的乳頭之數·····	18	18	13	26
只感應此物質的乳頭之數·····	3	3	0	7
不感應此物質的乳頭之數·····	17	17	22	9

這些結果證實並且擴充 Oehrwall 的發見，他們證明酸，鹹，甜三種味覺是各自獨立的。記錄上所以沒有只感應金雞納的乳頭，大概由於試驗的地域近於舌尖，而苦味在此處最不發達。Kiesow 又發見每個乳頭不是只感應一種滋味；有的於四種之中可感應二種，有的感應三種，也有對於四種全有反應的。我們已經知道，每個乳頭上有許多味蕾。在感應兩種滋味以上的乳頭之內是否含有與滋味數目相當的幾種味蕾，一種感應這個味，一種感應那個味，我們還不能決定，因為這也許是由於每個味蕾中之味細胞的原故。不過我們敢斷言，在只反應一種味的乳頭內之一切味蕾，和味蕾內之一切細胞，他們的性質必是只受一類有味物質的刺激，而不受其他各類的刺激。如只反應酸 (acid) 的乳頭，在他的一切味蕾內的味細胞之原形質 (protoplasm)，必是只反應酸而不反應鹹味，苦味，和甜味的刺激。這個結論可算是完全證實了生理學中 Müller 的感覺神經特能說 (theory of

the specific energy of sensory nerves-), 亦可說是成了應用在味覺上的複合說 (component theory).

10 藥品對於味覺的影響

有些藥品可以使味覺暫時減弱或消失, Edgeworth 發見人咀嚼印度 asclepiad *Gymnema sylvestre* 的葉子以後, 就嘗不出糖味. Hooper (1887) 從這種植物的葉子提出一種化合物, 喚他作基本乃米酸 (gymnemic acid), 以爲這就是影響味覺的物質. 他又以爲基本乃米酸可使甜味和苦味消失, 但是對於鹹味和酸味并無影響. Shore (1892) 研究 *gymnema* 的煎出物對於味覺的影響, 結果易於消除甘油的甜味和金雞納的苦味, 而硫酸味和食鹽味所受之影響則甚微. 這些結果大抵都被 Kiesow (1894) 證實了. 所以基本乃米酸至少把味覺分成了兩類, 一類包含甜味和苦味, 一類包含酸味和鹹味.

Stovaine ($C_{11}H_{21}NOHCl$) 也可以消除甜和苦而不能消除鹹和酸 (Ponzo, 1909), eucaine-B ($C_{15}H_{21}NO \cdot HCl + H_2O$) 特能減弱苦味 (Fontana, 1902). 硝酸鉻 (chromium nitrate) 的 0.02 當量溶液可減弱甜味和鹹味, 并可輕度的減弱苦味 (Herlitzka, 1909).

古柯鹼 (cocaine) 對於味覺的影響是很大的. 據 von Anrep (1880) 和 Knapp (1884) 的研究, 這種麻醉藥能完全消除一切味覺. Aducco 和 Mosso (1886) 以爲他對於苦味的作用, 比對於別種味覺更爲有力. Shore (1892) 發見, 施用古柯鹼時, 口內各種感覺的消失有一定的次序, 即由痛覺, 苦味, 甜味, 鹹味, 酸味, 以到觸覺. 這種次

序又被 Kiesow (1894) 證實，所以舌柯鹼之分別影響味覺，更甚於基木乃米酸，從此就把四種味覺都分出來了。

11 有兩種味的物質

有許多物質，因在舌上的部位不同而有不同的滋味。許多鹽類有這種特性 (Herlitzka, 1908)。硝酸鉀和硫酸鎂，在舌尖都是甜的，在舌根都是苦的。不過這種作用，大概不是由於鹽類分子的原故，而是由於游子的原故。在舌尖時，陰游子可刺激此處最發達的鹹味感官；在舌根時，陽游子可刺激此處最發達的苦味感官。Herlitzka 以為兩種游子間有一種競爭，在這裏戰勝的是陰游子，在那裏戰勝的是陽游子。

但是這樣的解釋不適用於 parabrombenzoic sulphinide 等類的物質。據 Howell 和 Kastle (1887) 的研究，把這種物質放在舌尖上，有顯明的甜味；把他放在舌背上，有濃厚的苦味。Dulcamarin，即從毒籐 (bitter-sweet，其漿果先甜後苦) 得來的生糖質 (glucoside)，也有這個特性。Sternberg (1898) 曾把這類物質的名字一一列出。這些物質之所以有二味，大概不是由於游子之故，但是每種物質兼為甜苦兩種感官的刺激。我們要解釋雙味，除給這些味假定獨立的接受器以外似乎沒有旁的方法。從來沒聽說有能喚起三種味覺的物質，雖然我并不知道何以沒有那樣的物質。

12 味覺的潛伏

測量自施刺激於舌上味覺部到得出受驗者的反應中間所隔的時間大概 von Wittich (1868) 是第一個人。他用電流作刺激，所得的平均時間為 0.167 秒。von Vintschgau 和 Hönigschmid (1875-1877) 以各種物質的溶液作刺激，結果時間因滋味而有不同，需時最短者為鹹味，次為甜味，次為酸味，最長者為苦味。他們又發見時間亦因舌尖，舌根而有不同。他們的結果大概都為 Beannis (1884)，Henry (1895)，和 Kiesow (1903) 證實。Kiesow 所得舌尖的反應時間如下：

食鹽.....	0.308 秒
糖.....	0.416 秒
鹽酸.....	0.526 秒
金雞納.....	1.082 秒

這些結果恰和 Schirmer 的研究相合。據他的實驗，若把備具四種味的溶液放在舌上，則受驗者依次感出鹹，甜，酸，和苦的滋味。由這些結果，也可證明四種味覺是各自獨立的。

味覺潛伏的問題也和溫度有關係。假若味官的興奮是一種化學作用，這種作用必和溫度有很大的關係，可因溫度而使潛伏期的長短生變化。不過據我所知的，還沒有人作過這種研究。

13 味覺的轉變；餘味

有許多物質，他們的溶液可使舌的感味能力為暫時的改變，而喚起所謂餘味 (aftertastes)。能變換的滋味只有甜味，且永為感覺力的

增進。Aducco 和 Mosso (1886) 發見，把舌放入稀硫酸中五至十分鐘，對蒸餾水即可感出很濃的甜味。治瘡驗的溶液在舌尖也是甜的，不過在舌根還是苦的。別種酸類，如醋酸，枸橼酸(citric acid)，蟻酸(formic acid)等，并不能生出這種變化。Frentzel (1896) 也發見，用硫酸銅的弱溶液漱口以後，吸煙亦可感出甜味。據 Zuntz (1892) 的研究，百分之一的食鹽溶液可增加糖的甜度。Heymans (1889) 證實這個結果。用氫酸鉀漱口之後，亦可使舌對蒸餾水感出甜味(Nagel, 1896)。從這些結果看來，甜味的感官，於第一種溶液放上去之後，大概經過一種變化，由此可以過敏的感應正常刺激，如糖；或更能感受新刺激，如蒸餾水。

我們已知味覺消失(ageusia)伴隨協識脫離的(hysterical)和別種變態的神經狀態發現。這有時是暫時的，也有時因某種疾病而成永久的。

14 味覺的對比

雖然有幾種酸類可增進甜味感覺的敏度，而引起一種味覺對比(gustatory contrast)的現象，至於這等對比是否如舊日的學者所相信的那樣多，仍有問題。普通都以爲喝過甜水之後，覺酸味愈加濃厚。不過 Oehrwall (1891) 的實驗不能證實這話，也不能證明苦味能增進感覺甜味的敏度。Haycraft (1900) 發見，把鹽塗在舌的這邊，那邊對糖即感應加敏，但是這種對比顯然起於中樞部，不是起於末梢部。其他的對比也許可作同樣的解釋。

15 味覺的抵消和混合

有味溶液的混合物所生的滋味，不一定異於各溶液原來所有的滋味。汽水也有他所含的糖之甜味，也有他所含的枸橼酸之酸味，把糖加在咖啡裏邊，雖然愈覺可口，并不能消除咖啡的苦味。尋常食物的味道是真正滋味和氣味的一種混合體，并雜有口內各種的物質引起的各項感覺，渾然達入中樞神經器。但是於複雜之中，仍可覺出感覺之各異，我們似乎只能說這是競爭(competition)，不能說這是抵消(compensation)。Kiesow (1894-1896) 說糖和鹽的弱溶液所有的滋味不是甜，也不是鹹，分明是一種淡味。Kremer (1918) 也說，弱至不能喚出鹹味的食鹽溶液，仍可使蔗糖溶液的甜度大為增進。他又以為鹽酸金雞納可使甜度減低。這些結果也可算作味覺對消的證據，不過這更可由於甜味官的感覺力受了食鹽或金雞納的加敏(sensitizing)或加鈍(desensitizing)而起。是否有真正的味覺抵消是極可懷疑的(Oehrwall, 1891)。Crozier (1915) 在蛙腿對鹽溶液的反應裏所發見的游子的反作用(ionic antagonism)，在味覺上並沒有見着。

16 各種的味覺

把所謂味覺者統體考察一下，最可注意的便是酸，鹹，苦，甜四者的獨立。他們的刺激之種類不同，可證其所隸屬之感官不同，所受各種藥品的影響亦不同，此外更有許多特點，非由器官的分立去解釋不

可。Oehrwall (1891, 1901) 由這些特點，遂說他們實是四種各別的感官，其說等於味覺上的複合說。雖然此說有一點過激，未能邀主張味覺單一性 (unitary nature of taste) 者，如 Kiesow, Nagel, Luciani, Henning 等人之認許，但謂此說何以不能成立也是很難的。有人以為味覺對消和 Oehrwall 的假定不合。這也許是真的。不過味覺抵消仍為未定的事實，以之與贊助 Oehrwall 的假定之確鑿的證據相較，這個反對並沒有何等力量。Henning (1916) 以為各樣物質的滋味，即是同屬於一種味覺的，也未必完全一樣，如氫化鈉，碘化鈉，和溴化鈉的鹹味，可算是很相同的了，但是也有不同的特徵。他更進一步，以為所謂混合味不能從真的混合物得出來，如氫化鎂的苦而鹹的滋味，他說不能從食鹽和蘆薈 (aloes) 苦汁的混合物中得出。以上這些見解，都隱謂味覺分立的觀念即含有一個味覺刺激只屬於一種味官的意思。不知有些物質，如 parabrombenzoic sulphinide，已證明可刺激兩種味官。雖然大多數的刺激物只可顯著的刺激一種味官，他們滿許都可刺激其他各種，至少亦可微微的刺激。那麼任何物質的滋味并不必然僅是四種滋味之一，也稍有一點別的滋味，即此物質同時所輕輕喚起的。所以任何物質，如氫化鈉或溴化鈉，可以有一種獨具的滋味而不破壞四味分立的假定。所謂混合滋味，若技術精，到也可得出，這並不是無望的事情。

味覺實在是一種很統一的作用，不過把這個統一性考察一下，就知道他全賴作用之并起，不賴活動的互依。嗅覺對於味覺的關係正和這個味對於那個味的關係一樣。通體看來，我們說酸覺，鹹覺，甜

覺，和苦覺比說味覺更與事實相合。正如皮膚的感覺含有觸，痛，熱，冷四種，味覺也必看作至少含有四種感覺。他們共同活動，在日常經驗中給我們以統一的影響，這不是把他們視作一類感覺的理由，正和皮膚感覺的事例一樣，所以必須把味覺看作一個類名 (generic term)，所含的至少有四種真正的感覺，即酸，鹹，苦，甜 (Oehrwall, 1891, 1901)。

所謂味覺雖於此失了些原有的實在性，但是屬於他的四樣感覺大概有一種發生上的統一，這并非是不關重要的，那四種感覺滿許是代表從一個單純的原始感覺分化出來的四支。他們的構造的一致即可使我們生出這種見解。設若那四種感覺真有這樣一個來源，味覺一名就可用於四種味覺所自出的那個原始感覺。現今一些下等脊椎動物的味覺或者就是這種感覺。

17 比較的研究

脊椎動物的味覺之比較生理似還沒人研究過。我們從脊椎動物的味蕾分布可知下等如兩棲類，口部就有味覺。在魚類裏邊，Herrick (1903) 舉出三十五種以上，他們的表面上和口裏都有味蕾。此點於鯰魚最顯，因為他的混身表面都有味蕾，在觸鬚上的味蕾更多。若拿一片肉接觸這種魚的觸鬚，他即攫取吞食。若把肉片接觸他的脇部，也有這種結果。Herrick 把這種急速的攫吞食餌叫作味覺的反應 (gustatory response)。若拿一個小棉團接觸鯰魚的觸鬚或脇腹，他也轉向棉團，不過一定不吞他。Herrick 把這個叫作觸覺的反應 (tactile response)。若把棉花上浸以肉汁，再接觸鯰魚的脇腹，即可

得出急速的味覺反應。用量管 (pipette) 把肉汁射在鯰魚的脇腹上，也可得到這種反應。Herrick 從這類的試驗斷定：鯰魚的味覺反應可為不伴觸覺的純粹味覺刺激所喚起；鯰魚的味覺伴有部位符號 (local sign)，和觸覺一樣。若把鯰魚的第七神經分布於脇腹味蕾上的神經枝切斷，就沒有味覺反應了 (Parker, 1912)。由此可知這些反應實是味覺反應。

Herrick 又試驗了許多鯪魚 (gadoid fishes)，也得到同樣的結果。可見味覺是許多魚類的一種普通的皮膚機能。至於他們的味蕾在酸，鹹，苦，甜這幾種感覺上分化到什麼程度，我們還不知道。不過凡是我們試驗過的魚，無論在體面或在口中，對於糖差不多都沒有反應 (Parker, 1912)。所以甜覺大概是高等脊椎動物所獨有的。

18. 參考書

A. 專著

- Gley, E. 1886. Gustation. *Dict. Encyc. Sci. Med.*, Tome 11, pp. 569-653.
- Haycraft, J. B. 1900. The Sense of Taste. *Schäfer, Textbook Physiol.*, Vol. 2, pp. 1237-1245.
- Hollingsworth, H. L. and A. T. Poffenberger. 1917. The Sense of Taste, New York, 200 pp.
- Larguier des Bancels, J. 1912. Le Goût et l'odorat, Paris, 94 pp.
- Luciani, L. 1917. Human Physiology, Vol. 4, London, 667 pp.
- Marchand, L. 1903. Le Goût, Paris, 331 pp.
- Nagel, W. 1904. Der Geschmackssinn. *Nagel, Handb. Physiol. Menschen*, Bd. 3, pp. 621-646.

- Sternberg, W. 1906. Geschmack und Geruch. Berlin, 149 pp.
- Vaschide, N. 1906-1907. Goût. *Richet, Diet, Physiol.*, Tome. 7, pp. 570-709.
- Von Vintschgau, M. 1880. Physiologie des Geschmackssinns. Hermann. *Handb. Physiol.*, Bd. 3, Theil 2, pp. 115-224.
- Zwaardemaker, H. 1903. Geschmack. *Ergb. Physiol.*, Jahrg. 2, Abt. 2, pp. 699-725.

B. 特殊貢獻

- Adness, V. et U. Messo. 1886. Recherche sopra la fisiologia del gusto. *Giorn. Accad. Med., Torino*, Vol. 34, pp. 39-42.
- Von Anrep, B. 1880. Ueber die physiologische Wirkung des Cocain. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 21, pp. 38-77.
- Barral, F. et A. Ranc. 1920. Le Chimie de la Sapidité. *Jour. Psych.*, Ann. 17, pp. 16-30.
- Beaunis, H. 1884. Recherches expérimentales sur les conditions de l'activité cérébrale et sur la physiologie des nerfs. Paris.
- Becker, C. T. und R. O. Hertzog. 1907. Zur Kenntniss des Geschmackes. *Zeitschr. Physiol. Chem.*, Bd. 52, pp. 496-505.
- Cohn, G. 1914. Die organischen Geschmacksstoffe. Berlin, 936 pp.
- Crozier, W. J. 1915. Ionic Antagonism in Sensory Stimulation. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 39, pp. 297-302.
- Crozier, W. J. 1916. The Taste of Acids. *Jour. Comp. Neurol.* Vol. 26, pp. 453-462.
- Crozier, W. J. 1918a. Sensory Activation by Acids. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 45, pp. 323-341.
- Crozier, W. J. 1918b. Cell Penetration of Acids. IV. Note on

- Penetration of Phosphoric Acid. *Jour. Biol. Chem.*, Vol. 33, pp. 463-470.
- Duval. 1872. Goût. Nouveau Dict. Médecine Chirurgie. Paris, Vol. 16, pp. 530-552.
- Fontana, A. 1902. Ueber die Wirkung des Eucain B auf die Geschmacksorgane. *Zeitschr. Psych. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 28, pp. 253-260.
- Frentzel, J. 1896. Notiz zur Lehre von den Geschmacksempfindungen. *Centralbl. Physiol.*, Bd. 10, pp. 3-4.
- Von Frey, M. 1910. Der laugige Geruch. *Arch. ges. Physiol.*, Bd. 136, pp. 275-281.
- Gertz, H. 1919. Une expérience critique relative à la théorie du goût électrique. *Acta otolaryngologica*, Vol. 1, pp. 551-556.
- Gley, E. et C. Richet. 1885. De la sensibilité gustative pour les alcaloïdes. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Tome 37, pp. 237-239.
- Goldscheider, A. und H. Schmidt. 1890. Bemerkungen über den Geschmackssinn. *Centralbl. Physiol.*, Bd. 4, pp. 10-12.
- Hänig, D. P. 1901. Zur Psychophysik des Geschmackssinns. *Philosoph. Studien*, Bd. 17, pp. 576-623.
- Harvey, R. B. 1920. The Relation between the Total Acidity, the Concentration of the Hydrogen Ion, and the Taste of Acid Solutions. *Jour. Amer. Chem. Soc.*, Vol. 42, pp. 712-714.
- Henle, J. 1880. Anthropologische Vorträge. Hefte 2. Braun-schweig, 139 pp.
- Henning, H. 1916. Die Qualitätenreihe des Geschmacks. *Zeitschr. Psych.*, Bd. 74, pp. 203-219.
Also in Henning, Der Geruch, pp. 497-513.
- Henry, C. 1894. Le Temps de réaction des impressions gus-

- tives mesuré par un compteur a secondes. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Paris, Tome 46, p. 682.
- Henry, L. 1895. Formation synthétique d'alcools nitrés. *Comp. rend. Acad. Sci.*, Paris, Tome 121, pp. 210-213.
- Herlitzka, A. 1908. Sul "Sapore metallico," sulla sensazione astringente e sul sapore dei sali. *Arch. Fisiol.*, Vol. 5, pp. 217-242.
- Herlitzka, A. 1909. Contributo all'analisi fisicochimica del sapore dei sali. *Arch. Fisiol.*, Vol. 7, pp. 557-578.
- Herrick, C. J. 1903. The Organ and Sense of Taste in Fishes. *Bull. United States Fish Comm.*, 1902, pp. 237-272.
- Heymans, G. 1899. Untersuchungen über psychische Hemmung. *Zeitschr. Psych. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 21, pp. 321-359.
- Höber, R. und F. Kiesow. 1898. Ueber den Geschmack von Salzen und Laugen. *Zeitschr. Phys. Chemie.*, Bd. 27, pp. 601-606.
- Hofmann, F. und R. Bunzel. 1897. Untersuchungen über den elektrischen Geschmack. *Arch. Ges. Physiol.*, Bd. 66, pp. 215-232.
- Hooper, D. 1887. An Examination of the Leaves of *Gymnema Sylvestre*. *Nature*, Vol. 35, pp. 565-567.
- Howell, W. H. and J. H. Kastle. 1887. Note on the Specific Energy of the Nerves of Taste. *Studies Biol. Lab. Hopkins Univ.*, Vol. 4, pp. 13-17.
- Kahlberg, L. 1898. The Action of Solutions on the Sense of Taste. *Bull. Univ. Wisconsin, sci. ser.*, Vol. 2, pp. 1-31.
- Kiesow, F. 1894. Ueber die Wirkung des Cocain und der Gymnemasäure auf die Schleimhaut der Zunge und des Mundraums. *Philosoph. Studien.*, Bd. 9, pp. 510-527.

- Kiesow, F. 1894-1896. Beiträge zur physiologischen Psychologie des Geschmackssinnes. *Philosoph. Studien*, Bd. 10, pp. 329-368, 523-561, Bd. 12, pp. 255-278, 464-473.
- Kiesow, F. 1898. Contribution à la psycho-physiologie de la cavité buccale. *Arch. Ital. Biol.*, Tome 39, pp. 377-398.
- Kiesow, F. 1903. Ein Beitrag zur Frage nach den Reaktionszeiten der Geschmacksempfindungen. *Zeitschr. Psych. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 33, pp. 453-461.
- Kiesow, F. und R. Hahn. 1901. Beobachtungen über die Empfindlichkeit der hinteren Theile des Mundraums für Tast-, Schmerz-, Temperatur- und Geschmacksreize. *Zeitschr. Psych. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 26, pp. 383-417.
- Knapp, H. 1884. Hydrochlorate of Cocaine. *Med. Record*, Vol. 26, pp. 461-463.
- Kremer, J. H. 1918. Influence de sensations du goût sur d'autres spécialement différentes. *Arch. néerland. Physiol.*, Tome 1, pp. 624-634.
- Nagel, W. A. 1896. Ueber die Wirkung des Chlorsauren Kali auf den Geschmackssinn. *Zeitschr. Psychol. Physiol. Sinnesorg.*, Bd. 10, pp. 235-239.
- Oehrwall, H. 1891. Untersuchungen über den Geschmackssinn. Skandinavisches. *Arch. Physiol.*, Bd. 2, pp. 1-69.
- Oehrwall, H. 1901. Die Modalitäts- und Qualitätsbegriffe in der Sinnesphysiologie und deren Bedeutung. *Skandinavisches Arch. Physiol.*, Bd. 11, pp. 245-277.
- Oertly, E. and R. G. Myers. 1919. A New Theory Relating Constitution to Taste. *Jour. Amer. Chem. Soc.*, Vol. 41, pp. 858-867.

- Parker, G. H. 1912. The Relation of Smell, Taste, and the Common Chemical Sense in Vertebrates. *Jour. Acad. Nat. Sci.* Philadelphia, Vol. 15, pp. 221-234.
- Parker, G. H. and E. M. Stabler. 1913. On Certain Distinctions between Taste and Smell. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 32, pp. 230-240.
- Parker, G. H. and A. P. van Heusen. 1917. The Responses of the Catfish, *Amiurus nebulosus*, to metallic and non-metallic Rods. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 44, pp. 405-420.
- Piutti, A. 1886. Sur une nouvelle espèce d'asparagine. *Compt. rend. Acad. Sci.*, Paris, Tome 103, pp. 134-137.
- Ponzo, M. 1909. Ueber die Wirkung des Stovains auf die Organe des Geschmacks, der Hautempfindung, des Geruchs und des Gehörs. *Arch. Ges. Psych.*, Bd. 11, pp. 385-436.
- Richards, T. W. 1898. The Relation of the Taste of Acids to Their Degree of Dissociation. *Amer. Chem. Jour.*, Vol. 20, pp. 121-126.
- Rosenthal, J. 1860. Ueber den elektrischen Geschmack. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.*, Jahrg. 1860, pp. 217-223.
- Schiff, M. 1867. Leçon sur la Physiologie de la Digestion. Florence and Turin, Tome 1, III pp.
- Schirmer, R. 1859. Einiges zur Physiologie des Geschmacks. *Deutsche Klinik*, Bd. 11, pp. 131-132, 156-158, 184-186.
- Shore, L. E. 1892. A Contribution to Our Knowledge of Taste Sensations. *Jour. Physiol.*, Vol. 13, pp. 191-217.
- Sternberg, W. 1898. Beziehungen zwischen dem chemischen Bau der süß und bitter schmeckenden Substanzen und ihrer Eigenschaft zu schmecken. *Arch. Anat. Physiol. Abt.*, Jahrg. 1898, pp. 450-483.

- Stich, A. 1857. Ueber die Schmeckbarkeit der Gase. *Ann. Charit.-Krankenhauses*, Berlin, Jahrg. 8, pp. 105-115.
- Thoms, H. and K. Nettlesheim. 1920. Alteration in the Taste of Dulcin as a Result of Chemical Change. *Ber. Deutsch. Pharm. Ges.*, Bd. 39, pp. 227-250. (*Physiol. Abstr.*, Vol. 5, p. 286.)
- Urbantschitsch, V. 1876. Beobachtungen ueber Anomalien des Geschmacks, der Tastempfindungen und der Speichelsecretion in Folge von Erkrankungen der Paukenhöhle. Stuttgart.
- Valentin, G. 1848. Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2, Abt. 2, 713 pp.
- Von Vintschgau, M. and J. Hönigschmied. 1875-1877. Versuche über die Reactionszeit einer Geschmacksempfindung. *Arch. Ges. Physiol.*, Bd. 10, pp. 1-48, Bd. 12, pp. 87-132, Bd. 14, pp. 529-592.
- Von Wittich, W. 1868. Ueber die Fortleitungsgeschwindigkeit in Menschlichen Nerven. *Zeitschr. Rat. Med.*, Bd. 31, pp. 87-125.
- Wundt, W. 1887. Grundzüge der physiologischen Psychologie. Auf. 3, Bd. 1, p. 411.
- Zenneck. 1839. Die Geschmackerscheinungen. Buchner; *Repertorium für die Pharmacie*, 65.
- Von Zeynek, R. 1898. Ueber den elektrischen Geschmack. *Centrallbl. Physiol.*, Bd. 12, pp. 617-621.
- Zuntz, N. 1892. Beitrag zur Physiologie des Geschmacks. *Arch. Anat. Physiol., physiol. Abt.*, 1892, p. 556.

第八章

各種化學感覺的交互關係

- 目次：—— 1 化學接受器在刺激上的同點。 2 各種化學接受器的異點。
3 化學接受器的分組。 4 一般接受器的分類。
5 化學接受器之發生上的關係。 6 參考書。

1 化學接受器在刺激上的同點

本書所已討論的感官，即嗅官，鋤鼻器官，普通化學感官，和味官，大體上自成一類，隸於化學接受器 (chemical receptors or chemoreceptors) 這個總名之下。我們所以給他們這個名稱因為他們受刺激時有幾個共同的要點。他們永為溶液所刺激。此點以味覺為最顯。從魚類到哺乳類，味覺刺激都是溶液中的物質，或是在來到口中的水裏，或是在和嚼碎了的食物相參雜的唾液裏。水溶液也是普通化學感官的刺激。魚類的嗅覺刺激也是溶液，他們的鼻腔為繼續不斷的水流所沖灌，水流即把刺激物挾至嗅覺面 (olfactory surfaces) 上。至於陸棲脊椎動物，我們已經說過，他們的嗅覺末端大概也不是直接和挾有刺激物的空氣相接，而是隱沒在黏液裏邊；刺激物須通過黏液，才能

發生作用。嗅覺刺激不僅須能在水中溶解，并須能在油中溶解，因為嗅覺刺激既要穿過掩蓋接受器的水狀層，於入接受器時還要經過他們的脂肪(lipoid)的成分。我們對於嗅覺所說的，對於鋤鼻器官大概也對。所以所謂化學接受器的一切適當的刺激可說都是溶液中的物質。

不過可溶解的物質并非都能刺激化學接受器。如氫，氮，氫等氣體都沒有氣味和滋味，還有許多有機物質對於這些感官沒有刺激力。有刺激力的物質，如我們所舉的刺激味覺的，共有數類，各類的特性都是化學的，而非物理的。雖然關於嗅覺還不能作那樣確切的分析，但是我們說過，各種的氣味只可從化學的基礎去說明。所以化學接受器的刺激不單是溶液中的物質，而是溶解的物質之化學作用(chemical activity)。從這個假定自然可以期望，一定有些物質，若在這些接受器上不能起化學作用，也就因此不能作他們的刺激。才說的那幾種氣體大概可算這類物質的代表。

化學接受器的刺激還不僅是能起化學作用的物質的溶液，而更是直接加於末梢器官的溶液。這個特性和觸官，壓官，聽官等機械接受器(mechanoreceptors)的特性大不相同。那些感官的適當刺激是生自衝撞的或振動的物質的改形壓力(deforming pressure)。生壓力的物質不必接觸末梢器本身，可隔着不少居間的組織發生作用。所以機械接受器不是和化學接受器一樣，必須直接和通常所謂刺激者相接，他是可間接受刺激的。因此我們的觸官和聽官可深居皮膚或頭的內部，對於他們的效能不至有怎樣的妨害。至於一切的化學接受

器，若不在身體的裸露面上，就有小孔從裸面直通到接受器的本身。從我們關於化學的刺激所說的話去看，這是當然的情形，因為嗅官，味官等的適當刺激的作用如果是化學作用，這些刺激就必須直接和末梢器相接觸。

2 各種化學接受器的異點

化學接受器在刺激的一般性質上是一致的，他們的刺激是直和接受器本身相接的溶液中有化學作用的物質，所以他們的不同總在他們對於環境中各種化學物質所有的分化的程度上，不過關於這官體的分化(organic differentiation)的程度，研究的結果很不圓滿，對於鋤鼻器官的刺激差不多一點也不知道，對於普通化學感覺的刺激所知道的也很少，對於嗅覺和味覺，我們知道的自然清楚的多，把他們的刺激一比較，就知道他們是不同類的物質；有氣味的大概沒有滋味，有滋味的大概沒有氣味。

這兩類物質可以作比較嗅味的一個重要的基礎，我們可以從兩種接受器之刺激物的最小濃度(minimum concentrations)下手，苦物質顯然是味覺中最有力的刺激，治瘧鹼(金雞納) 0.00004 莫爾的稀溶液就可使人感出滋味，不過他的感覺閾(threshold)還不如那最苦的物质馬前霜鹼(strychnine)，據 Gley 和 Richet (1885) 的研究，可辨出馬前霜鹼的苦味之最稀的溶液，每呎水中只有 0.0004 克馬前霜鹼，這差不多等於百萬分之 1.5 莫爾 (1.48×10^{-6} molar)，其效力遠駕乎治瘧鹼之上，硫醇(mercaptan)的氣味為最強的氣味之一，據

Fischer 和 Penzoldt (1886) 的研究, 0.01 克的硫醇蒸發於 230 立方呎的空氣中就可使人辨出氣味, 假定他們所用的是一烷硫醇 (methyl mercaptan), 那樣稀度就大約等於兆分之一漢爾 (9×10^{-13}), 或較馬前霜鹼可感出滋味的最弱溶液更稀 1.5 兆倍。所以嗅官刺激的濃度比味官刺激的濃度小的多。

人或可說這個論證的理由不充分, 因為所測量的物質, 一個是屬於味覺的, 一個是屬於嗅覺的, 所得的數目不能相比。但是測量同一物質的結果, 也是贊助這話的。二烷醇既可溶解於水, 也可溶解於油, 他是兼有滋味和氣味的物質, 實在他也可刺激普通化學感覺, 所以我們很可以用他比較這三種感官。試驗的結果, 可以感出氣味的酒精蒸氣之最小濃度大約為 0.000125 漢爾, 可以感出滋味的酒精水溶液之最小濃度為 3 漢爾。拿二烷醇的水溶液刺激普通化學感覺, 所需的濃度為 5 至 10 漢爾。所以就二烷醇而言, 可以說嗅覺比味覺靈敏 24000 倍, 比普通化學感覺靈敏 60000 倍, 所以從測量同一物質的結果看來, 必須承認嗅覺的效能遠過於味覺和普通化學感覺, 味覺和普通化學感覺在這一點是很接近的 (Parker and Stabler, 1913)。可惜鋤鼻器官的刺激還沒有研究出來, 所以他在這方面的能力我們也不知道。不過從他的構造看來, 他的接受效能恐怕和嗅官不相上下。如果這樣, 脊椎動物的化學接受器就可分成兩類, 一類是效能高的嗅官和鋤鼻器官, 一類是效能較低的普通化學感官和味官, 這兩類器官在這一點正好和天秤相比。味官和普通化學感官有如只稱重東西的尋常天秤, 嗅官和鋤鼻器官有如稱輕東西的化學天秤。

因為嗅覺可對付極小量的物質，味覺只對付較大量的物質，所以有些物質因在水中或氣中向外擴散而致稀度很高時雖不能刺激味官，他的濃度仍够刺激嗅官。這種細微的氣味是動物的所以尋食，求偶，避敵的媒介。所以嗅官該列在離隔接受器 (distance receptor) 或外受器 (exteroceptor, Sherrington 所定的名詞, 1906) 中，因為他喚起的衝動通常是教動物向遠處去或離去的。

味覺和普通化學感覺 (至少是高等脊椎動物的普通化學感覺)，只有比較濃厚的溶液，如由食物所發生者，可以刺激他們。他們所喚起的反應也無非是吞嚥食物，撥棄入諸口的物質，咀嚼，唾液等等。所以應把他們列在內受器 (interoceptors) 中，不過我們要知道有些魚 (如鯰魚) 的味蕾兼有尋訪和攫噬食物之用，可謂多少有點外受器的性質 (Herrick, 1918)。雖說嗅覺能嗅探配偶或敵人和毒物，職能和味覺截然不同，味覺也有和嗅覺不同的職能，但這兩種感覺在吃東西上是互相關聯的。食物的尋得，與消化液的喚出全賴嗅覺，食物的嚥下與分泌的增進，通常全賴味覺。嗅覺引起肌肉和腺的進食反射 (feeding reflexes)，味覺加強和完成這些反射。有些魚類，如鯰魚和角鮫 (Parker, 1914)，除非由嗅覺反射 (olfactory reflexes) 引起進食的過程，即在飢餓而食物當前時亦不作進食的活動。嗅覺反射對於達到咽下食物的結果那一串活動似屬必要，由此可知嗅味兩種感覺在脊椎動物的組織上關係是怎樣密切了。

嗅覺和味覺雖在進食反射上共同作用，仍舊是完全不同的。1821年，Cloquet (Larguier des Bancelles, 1912) 發見，捏住鼻空使不透氣，

就可除去嗅覺而只餘味覺。從此可知由食物所引起的感覺只有一小部分屬於味覺，大部分是屬於嗅覺。若沒有作過這個試驗的人，驟見這種情形，必是要驚訝的。傷風時，也常排出嗅覺而留下味覺。患者每覺不出食物的香味，因為此時只能感出酸，鹹，甜，苦的滋味；大葱也只有和蘋果一樣的甜味。嗅覺和味覺的分別一定即在已說的情形上。嗅覺的刺激是這一類物質；味覺的刺激是那一類物質。嗅覺只需很弱的溶液；味覺則需較強的溶液。這兩種感覺在刺激他們的溶液之性質上也許有不同之處；味覺感應溶解於水的物質，嗅覺感應溶解於油的物質。普通相信細胞面 (cell surface) 是複性的，以為他成自一種油狀物質和一種水狀物質的混合物。味毛上水狀成分或可是刺激物進來的通路；嗅毛上的油狀成分或可是刺激物進來的通路。若是如此，這一點也是嗅覺和味覺一個重要的差別。

3 化學接受器的分組

味覺和嗅覺是尋常以為人的五種感覺之二。但是把人的感覺詳加研究就知道沒有一種沒有機能上的區分，由此可證明他不是一個單純的感覺。其初生理學家以為內耳 (internal ear) 純是一個聽官，1828 年 Flourens 就說他和身體的平衡有極大的關係。從此看來，耳實是一個雙感官 (double sense organ)。這個雙性在些魚類中特別顯明。這些魚的膜質迷路 (membranous labyrinth) 由上述的機能的分化 (functional differentiation) 完全分為二部：一部是橢圓囊 (utricle) 和三半規管 (three semicircular canals)，司平衡；一部是正圓

囊(sacculus)和 lagena (蝸牛殼的上端)，司聽覺，就是人眼那樣單一的感官也是由兩個接受域交錯而成；網膜的棒狀細胞 (rods) 司暗光中的無色視覺，而錐狀細胞 (cones) 司明光中的有色視覺，Shultze (1866) 首先的提出此說，經 von Kries (1904) 的研究遂完全成立，所以眼亦經分化而有兩種視覺，一種是在晚上的，一種是在白天的，皮膚感覺原來也被視為單一感官，1884 年 Blix 才說他至少含有三種感覺，即是冷覺，溫覺，和壓覺，1896 年 von Frey 又在這上邊加上了第四種的感覺，即是痛覺，這樣看來，謂人有五種感覺的觀念顯然是不對的，用數目標指人類或任何動物的感官或非最好的方法，但是一述 Herrick (1918) 的意見也很有趣，他說人類的感官據我們所知道的已經在二十種以上了。

化學接受器，從前以為只有味官和嗅官，後來也有數目的增加，和其他感官一樣，鋤鼻器官似乎是一種嗅覺的副接受器 (accessory receptor)；普通化學感官似是味官的雛形，在這種輔助的接受器以外，真正的嗅覺面和味覺域也不是單性的 (homogeneous)，實有局部的接受分化 (local receptive differentiation)，此點於所謂味覺特顯，前章說過，味覺實在不是一個單純的感覺，必須把他當作一個類名 (正和 Oehrwall 的意見相合，1901)，他至少含有三種或四種感覺，即是：酸覺，鹹覺，苦覺，和甜覺，這幾種感覺是獨立的，他們各有獨立的接受器，可喚起不相混淆的感覺，以為他們在味覺一名下有一種聯合實是一個誤解，這一定起於四種味覺普通是同時活動的，於是假想他們有些機能上的聯合，味覺不是一個單純感覺的名字，而是

一組感覺的名字，或者嗅覺也是如此，不過除非關於嗅覺的知識再有進步，組成嗅覺的元素是不能指出來的，由此可知，化學感覺也和別種感覺一樣，也有隨研究的精進而增加數目的趨向。

4 一般接受器的分類

把化學接受器詳加研究，就見他的分子加多，和其他的接受器系 (receptor systems) 一樣，且引出這個問題：單性官能 (unitary sense) 何由構成，諸單性官能間有什麼關係，一個或一個以上構造相同的接受器受單純的一類刺激而活動，並生出同樣的感覺，我們就以爲這是一個官能。把壓力加於皮膚的任何部分，觸覺接受器受了刺激，我們就要受爲觸覺所特有的印象，又如有聲音入於耳中，我們就有聽的經驗，聽覺刺激 (各種聲音) 較觸覺刺激 (壓力) 繁夥，所生的感覺更屬複雜。但是我們仍然可把聽覺當作一種官能，因爲他的刺激可依次融合，和他所生的感覺一樣，味覺便不然了，外面酸 (acid) 的刺激既和別種味覺刺激完全不同，內面酸 (sour) 的感覺也和別種味覺不相連屬，這種刺激和感覺的各異是四類味覺的特性，可以證明他們是分立的官能，這種獨立性是聽覺所沒有的，所以要作成一個單純的官能，刺激，接受器，和感覺三方面都須有相當的近似。

但是引起感覺之機能只見於人類的少數接受器，許多接受器的活動完全和感覺無涉，說他們代表一個官能，似屬不合，接受器 (receptor) 這個名詞若因沒有感覺的含義所以比感官 (sense organ) 的名詞好，我們也可以據同一理由把感覺 (sense) 代以別個名詞，例

如接受(recept)。(註) 接受於此指反射弧(reflex arc)的接受端於有正常的活動時所有的那些動作，不管活動能否生出感覺。所以接受包括自刺激的接受以至衝動入中樞神經器時中樞的變化(包含感覺的發生，假若有感覺出現)之一切的作用。

接受能生感覺的時候，我們可把這個看作是他的末一步，所以感覺即是中樞神經器中一個特別部分或地點的活動，此點是反射弧的接受部在中樞的頂端。我們已經知道，不管怎樣刺激這個中樞的地點，只可喚出一種感覺。這也可以說是重述 Müller 的神經特能說(theory of specific energy of nerves)；按這個學說，無論怎樣刺激一個感官，或傳達神經幹，或神經中樞，只有一種感覺發生。換句話說，感覺的性質不是由末梢器官規定，只是一種中樞的作用；感覺的不同不是由於衝動的來源不同，而是由於受刺激的中樞地點不同。從解剖上看來，每個接受器總是和一個特別的中樞地點相連，可知接受器即由此和一個一定的感覺相聯合。所以有感覺發生的時候，就可用感覺區分接受器；但是對於許多和感覺無涉的接受(recepts)，自然就不能拿這個作分別的方法了。

雖然有許多接受器和感覺絕不相干，但是沒有接受器是不受刺激的，所以依刺激區分接受器比依感覺更能通行。以前常提到化學接受器和機械接受器這兩類，由此可見這個分類法是怎樣的根本，這兩類代表我們的物質環境之熟知的兩種活動；這兩類又和放射接受

(註) 我知道心理學家已由適異的意義去用這個名詞，不過他們既把語言中的名詞幾乎全拿去以為己用，我也就毫不躊躇的把這個名詞拿來以應目前的需要。

器 (radioreceptors; 熱和冷的器官與眼皆屬之) 大不相同, 放射接受器的刺激是放射能 (radiant energy)。

這三類是接受器的基本類別, 每個接受器必屬於其中的一類。在本書討論的化學接受器中或可加入胃壁上的化學接受器, Carlson (1916) 以為這是和食慾 (appetite) 有關的, 痛的接受器所受的刺激也或是變態的組織汁液的化學作用, 渴的末梢器也或是受這樣的刺激 (Cannon, 1918), 雖說二者皆可屬於機械接受器一類的 (Müller, 1920), 屬於機械接受器者為受壓力刺激的那些末梢器, 如觸覺, 壓覺, 聽覺, 和平衡的器官皆是。大概壓力也是肌肉, 腱, 關節的感覺和腔中的充滿感覺之刺激。由胃壁肌肉的收縮而生的壓力似乎是餓的刺激 (Cannon and Washburn, 1912)。魚類和兩棲類的側線器官 (lateral-line organs) 可以從各方面證明是機械接受器。放射接受器則為受放射能刺激的那些器官, 如熱官, 冷官, 和視官。

要決定一個接受器屬於三類中的那一類必須知道他受什麼刺激。知道這個以後, 歸類就簡便了。

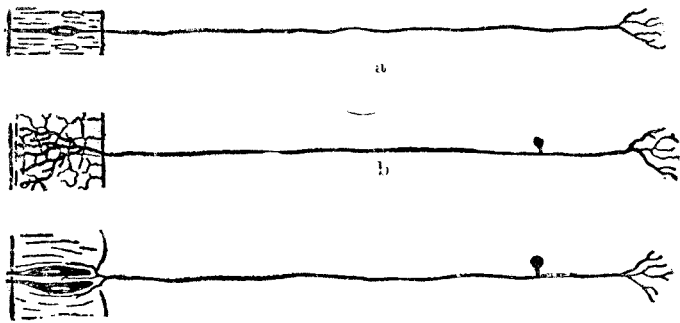
依刺激類分接受器雖說是永久圓滿的, 但這個方法也不是全無難點。最主要的難點就是同一刺激可刺激不同的 (從別的觀點上看) 接受器, 如 parabrombenzoic sulphinide 既可刺激甜官, 又可刺激苦官; 強烈的物質振動既可刺激觸官, 又可刺激聽官。不過這些情形似是只見於關係密切的接受器間, 甜官和苦官關係密切, 有許多人以為屬於同類感官, 聽覺和觸覺一定也是很接近的。Henrick (1918) 曾研究過接受器的界說和分類, 以為於此須用四個標準: 感覺, 刺激,

感官，和反應的格式，不過他以爲四個之中沒有一個是十分滿意的，因爲辨別和分類只當有充分知識時才能成功。但是我們的經驗殆不贊助這話，因爲現今用我們關於接受器之一切知識去尋求那二十種或再多的人類接受器的交互關係，比只對於原先那五種作這個研究更困難了。真正的難點，就在這上邊：現在所承認的許多接受器已經各樣程度的分化，彼此接近的情形因此極爲雜亂。由此使我們立轉到這一方面一個問題，即是各種接受器之發生上的關係。

5 化學接受器之發生上的關係

上節所說的三類接受器，即化學接受器，機械接受器，和放射接受器，并不僅是爲方便而作的組合；這都是自然的類，每類的接受器都有一種發生上的特性。此點可由化學接受器證明。

把脊椎動物的幾種化學接受器的構造比較一下，就知道他們的構造共有三種（第三十七圖）。這三種構造在組成他們的神經原



第三十七圖。——以圖解示下列的脊椎動物化學接受器之接受器系統 (receptor systems): a, 嗅官和動鼻器官; b, 普通化學感官; c, 味官。據 Parker, 1912。

(neurons) 上最易辨別。嗅官和鋤鼻器官的神經原，細胞體 (cell bodies) 在接受上皮 (receptive epithelium) 裏邊，軸索突起 (axons) 即從細胞體伸入中樞神經器。普通化學感覺的接受器是口，鼻，眼，和其他此類孔穴的黏液上皮 (mucous epithelium) 裏邊之游離神經末梢，細胞體深在身體內部，軸索突起即從胞體伸入中樞神經器。味官的味蕾或自接受上皮細胞 (receptive epithelial cells)，這些細胞和好像游離末梢的神經末端 (其細胞體深在身體內部) 相接合，神經原的軸索突起即從此入於中樞神經器。這三類構造可包括我們所知道的一切脊椎動物的化學接受器。對於一個共同的刺激，如二烷醇 (ethyl alcohol)，嗅覺類的感覺閾特低；味覺類和普通化學感覺類則依次增高，這兩類在這一點是很接近的。

把這三類和別種動物的接受器相比較，嗅覺類差不多恰和許多無脊椎動物皮膚上的接受器一樣，其餘兩類則為脊椎動物所特有，就是構造簡單的動物如海葵 (sea-anemones) 的皮膚上也有很多的接受細胞，完全和脊椎動物的嗅覺神經原相似。構造簡單的動物不只在皮膚的細胞上有這構造上的相似，並且能反應水中從遠處的食物飄來的微量物質，因此早有人以為他們有嗅覺 (Pollock, 1883)，所以脊椎動物的嗅覺上皮 (olfactory epithelium) 酷似水棲無脊椎動物的皮膚。

脊椎動物的祖先的皮滿許就是一種如同海葵所有的上皮，因為要給這慢慢變化的動物以必須的保護，體外大部分的皮膚加厚，後來所有的嗅覺部 (olfactory region) 則留而未改，仍保存原來無脊椎動

物的特性。此處即是高等脊椎動物之嗅覺上皮，乃這一類動物最原始的化學接受器。

脊椎動物化學接受器的第二類是普通化學接受器。這些器官的神經原乃自原始無脊椎動物皮膚的神經原分化而來，細胞體漸漸向內遷移，直到他們成為脊神經節 (spinal ganglia) 的一部，而把游離神經末端遺留於皮膚中以爲接受器。這一類化學接受器普通見於魚類和兩棲類的皮膚上，陸棲脊椎動物的口，鼻腔，和其他溼潤的空腔裏邊。

再次爲味官。這一類的傳導的神經原和普通化學感官的神經原相似，所差的不過他的神經末端不游離於皮膚中，而上皮的味蕾相聯合而已。這一類接受器大概是從第二類生出來的，即由上皮別成味蕾而成。由此可知這三類脊椎動物的化學接受器似乎有發生上的關係。嗅官可代表分化的第一期，普通化學感官可代表第二期，味官可代表第三期 (Parker, 1912)。

但是每類裏邊還有更細的分化。若不假定嗅覺區域內諸接受器間有一種分化，似乎決不能解釋各樣的嗅覺。普通化學感覺中，眼的溼面上的接受器，從所生的感覺看來，和口，鼻的上皮上的接受器也不相同。這種特殊的分化尤以味官爲最顯著。味覺至少含有很分明的三種或四種感覺，即酸，鹹，甜，和苦。這四種感覺之分立的接受器從構造方面雖還沒有區別出來，而機能方面的分立已是沒有疑問的了。

這種再三的分化非但是化學接受器的演進的特點，其他相似的

各種器官的演進也是如此，接受器難於類分，甚且難於枚舉，就是因爲這一點。他們既不是可數的單位原素，像手上的指也不是充分的整飭，可使分類簡便而且自然。他們表現演進過程上特有的那種紛雜的情形，和機體的本身一樣。

6. 參考書

- Blix, M. 1884-1885. Experimentelle Beiträge zur Lösung der Frage über die spezifische Energie der Hautnerven. *Zeitschr. Biol.*, Bd. 20, pp. 141-156, Bd. 21, pp. 145-160.
- Cannon, W. B. 1918. The Physiological Basis of Thirst. *Proc. Roy. Soc., London, B*, Vol. 90, pp. 283-301.
- Cannon, W. B. and A. L. Washburn. 1912. An Explanation of Hunger. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 29, pp. 441-454.
- Carlson, A. J. 1916. The Control of Hunger in Health and Disease, Chicago, 319 pp.
- Fischer, E. und F. Penzoldt. 1886. Ueber die Empfindlichkeit des Geruch-sinnes. *Sitzb. phys.-med. Soc., Erlangen.*, Heft 18, pp. 7-10.
- Flourens, M. P. 1828. Expériences sur les canaux semi-circulaires de l'oreille chez les oiseaux. *Ann. Sci. Nat.*, Tome 15, pp. 113-124.
- Von Frey, M. 1896. Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschlichen Haut. *Abh. Sächs. Gesell. Wissensch., math.-phys., Cl.*, Leipzig, Bd. 23, pp. 169-266.
- Gley, E. et C. Richet. 1885. De la sensibilité gustative pour les alcaloides. *Compt. rend. Soc. Biol.*, Paris, Tome 37, pp. 237-239.

- Herrick, C. J. 1918. An Introduction to Neurology. Philadelphia and London, 394 pp.
- Von Kries, J. 1904. Die Gesichtsempfindungen. *Nagel. Handb. Physiol., Menschen*, Bd. 3, pp. 109-282.
- Larguier des Bancels, J. 1912. Le Goût et l'Odorat. Paris, 94 pp.
- Müller, L. R. 1920. Ueber den Durst und ueber die Durstempfindung. *Deutsch. med. Wochenschr.*, Bd. 46, pp. 113-116.
- Ohrwall, H. 1901. Die Modalitäts- und Qualitätsbegriffe in der Sinnesphysiologie und deren Bedeutung. *Skandinavisches Archiv. Physiol.*, Bd. 11, pp. 245-272.
- Parker, G. H. 1912. The Relation of Smell, Taste, and the Common Chemical Sense in Vertebrates. *Jour. Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia, Vol. 15, pp. 221-234.
- Parker, G. H. 1914. The Directive Influence of the Sense of Smell in the Dogfish. *Bull. United States Bur. Fish.*, Vol. 33, pp. 63-68.
- Parker, G. H. and E. M. Stabler. 1913. On Certain Distinctions between Taste and Smell. *Amer. Jour. Physiol.*, Vol. 32, pp. 230-240.
- Pollock, W. H. 1883. On Indications of a Sense of Smell in Actiniae. *Jour. Linn. Soc., Zool.*, Vol. 16, pp. 474-476.
- Ribot, T. 1920. Le Goût et l'Odorat. *Jour. Psych.*, ann. 17, pp. 5-15.
- Schultze, M. 1866. Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. mik. Anat.*, Bd. 2, pp. 165-286.
- Sherrington, C. S. 1906. The Integrative Action of the Nervous System, New York, 411 pp.

附 錄

英 漢 名 詞 對 照 表

A

<p>Accessory receptor, 副接受器</p> <p>Acetic acid, 醋酸</p> <p>Acetic ether, 醋酸醇精</p> <p>Acids, 酸類</p> <p>Acid salts, 酸性鹽類</p> <p>Activator, 發動器</p> <p>Active sinistral amyl alcohol, 左旋 光的五烷醇</p> <p>Adaptation time, 順應時間</p> <p>Adjust, 適應</p> <p>After-taste, 餘味</p> <p>Agkistroden, 蛇</p> <p>Air-inhabiting vertebrate, 陸棲脊椎 動物</p> <p>Alcohol, 醇</p> <p>Aldehyde, 醛</p> <p>Aldehyde group, 醛基</p> <p>Aliphatic series, 脂族 (即非芳族之有 機化合物)</p> <p>Alkaline taste, 鹼味</p> <p>Alkalis, 鹼類</p> <p>Alkaloids, 植物鹼類</p> <p>Alligator, 短吻鱷</p> <p>Allyl isothiocyanate, 異性硫磺酸三 炭羰基</p> <p>Aloes, 蘆薈汁</p> <p>Alternating current, 交電流</p> <p>Alveolo-tubular gland, 胞管狀腺</p>	<p>Amber, 琥珀</p> <p>Amine group, 氨基</p> <p>Amino acids, 氨基羧酸類</p> <p>Ammonia 銨 (阿摩尼亞)</p> <p>Amphibian, 兩棲動物</p> <p>Amphirhine, 雙鼻類</p> <p>Amyl thioether, 五烷硫醇精</p> <p>Aniline, 氨基基代六炭輪質</p> <p>Anesthetizing drug, 麻醉藥</p> <p>Anion, 陰游子 (游子即所謂伊洪)</p> <p>Anisaldehyde, 大茴香醛</p> <p>Anise, 大茴香</p> <p>Annelid worms, 環蟲類</p> <p>Anode, 陽極</p> <p>Anosmatic, 無嗅覺</p> <p>Anosmia, 嗅覺消失</p> <p>Anterior naris, 前鼻孔</p> <p>Anus, 肛門</p> <p>Aqueous solution, 水溶液</p> <p>Aromatic compounds, 芳族化合物</p> <p>Arsenic, 砒</p> <p>Arthropods, 節肢動物</p> <p>Artificial musk, 人造麝香</p> <p>Arytenoid cartilage, 披裂軟骨</p> <p>Arytenoid process, 披裂軟骨突起</p> <p>Atrium, 前房</p> <p>Auxogluce, 助甜基</p> <p>Axon, 軸索突起</p>
--	--

B

Balsam of Peru, 秘魯香樹脂
 Balsam of Tolu, 多魯香樹脂
 Basal cell, 基礎細胞
 Benzene, 六炭輪質, 或簡稱輪質
 Benzene ring or nucleus, 輪質輪
 Benzoin, 安息香
 Benzole 卽 benzene
 Bitter almond, 苦杏仁
 Blind sac, 盲囊
 Bony fishes, 硬骨魚
 Brombenzol, 溴代輪質
 Bromine, 溴
 Butyric acid, 酪酸

C

Cacodyl, 砒完基質
 Calcareous concretions, 石灰質結石
 Camphor, 樟腦
 Canada balsam, 加拿大香樹脂
 Cane sugar or sucrose, 蔗糖
 Caprylic alcohol, 八烷醇
 Capsule of cartilage, 軟骨囊
 Carbohydrates, 炭水化物
 Carp, 鯉魚
 Catfish *Amiurus*, 鯰魚
 Cathode, 陰極
 Cation, 陽游子
 Cavernous tissue, 海綿組織
 Central nervous system, 中樞神經系
 Centrosome, 中央體
 Cerebral lobes, 大腦葉
 Chemical radicals, 化學基
 Chemicals, 化學品
 Chemoreceptor, 化學接受器
 Chlorbenzol, 氯代輪質
 Chloroform, 迷蒙精
 Chlorphenol, 氯代氫醌輪質
 Chromodoris, 彩海牛

Chromophore, 色基
 Ciliated cell, 纖毛細胞
 Circus movement, 旋轉運動
 Citral, 氫化檸檬油精
 Citric acid, 枸橼酸
 Clove oil or oil of cloves, 丁香油
 Cocaine, 古柯鹼
 Coelenterates, 腔腸動物
 Common meatus, 公共鼻道
 Compensation, 抵消
 Component theory, 複合說
 Compound buds, 複蕾
 Concentration, 濃度
 Concha, 鼻甲介
 Condensation, 縮合
 Conical papilla, 圓錐狀乳頭
 Control, 對證者
 Coral animals, 珊瑚蟲
 Cranial nerve, 腦神經
 Coumarin, 香豆精
 Cumene, 九炭輪質
 Cumioline, 氫氫基代九炭輪質
 Cyclostome, 圓口魚

D

Dextro-asparagine, 右旋天冬精
 Dextro-glucose, 葡萄糖
 Dextro-mannose, 右旋甘露糖
 Diethylamine, 二個二烷基氫基質
 Dilution, 稀釋, 稀度
 Direct current, 直電流
 Disaccharides, 二糖類
 Dissociation, 解離
 Dissolve, 溶解
 Distance receptor, 距離接受器
 Distilled water, 蒸餾水
 Dogfish, 鮫
 Double olfactometer, 複嗅覺計
 Double organ, 複器官
 Dry cell, 乾電池

Duckbill Ornithorhynchus, 鴨嘴獸
Durene, 十炭輪質

E

Ectoderm, 外胚板
Effectors, 動作器
Electric charges, 電荷
Electric taste, 電味
Electrode, 電極
Electrolysis, 電解
Emulsion, 乳狀液
Endings, 末梢
End-organ, 末梢器
Epidermis, 表皮
Epiglottis, 會厭軟骨
Epithelium, 上皮
Epsom salt, 瀉鹽
Esophagus, 食道
Essential oils, 揮發油
Ester, 完基鹽基
Ether, 醇精
Ethereal oils 卽 essential oils
Ethmoid bone, 篩骨
Ethmoid cells, 篩骨蜂巢
Ethyl acetate, 醋酸二烷基
Ethyl alcohol, 二烷醇
Ethyl ether, 二烷醇精
Ethyl mercaptan, 二烷硫醇
Ethyl nitrate, 硝酸二烷基
Eucalyptus oil, 番石榴油
Evaporate, 蒸發
Extrabuilar cells, 管外細胞

F

Facial nerve, 顏面神經
Fauces, 咽喉
Fennel, 小茴香
Filiform papilla, 絲狀乳頭
Flowmeter, 流動計
Fold, 皺裂

Foliate papilla, 葉狀乳頭
Free space, 游離空隙
Free surface, 游離面
Frontal sinus, 前頭竇
Fructose, 果糖
Fungiform papilla, 蕈狀乳頭

G

Gadoid fish, 鯨魚
Ganglion cell, 神經節細胞
Ganoids, 硬鱗魚
Gaseous particles, 氣體質點
Genital apertures, 生殖器孔
Geranium oil, 風呂草油
Glossopharyngeal, 舌咽神經
Glucophore, 甜基
Glucoside, 生糖質
Glycerol, 甘油
Glycine, 糖膠
Glycol, 二炭二價醇
Goosefish Lophius, 琵琶魚
Gram-molecules, 克分子(克分子卽分子量之以克單位表示者, 如氧之分子量为32, 其一克分子卽32克, 克分子亦略稱漢術 mol.)
Guaiacol, 硬木樹脂質
Guinea pig, 豚鼠
Gums, 齒齦
Gustatory chiasma, 味神經交叉
Gustatory hair 卽 taste hair
Gustatory nerve-fibers, 味神經纖維
Gymnemic acid, 基木乃米酸

H

Hammer-head shark, 雙髻鯨
Hard palate, 硬口蓋
Heliotropin, 向日葵精
Hexoses, 六炭糖類
Higher alcohols, 高級醇
Hormone, 動液

Hydrochloric acid, 鹽酸
Hydroids, 水螅
Hydroxyl group, 氫氧基
Hyperosmia, 嗅覺過敏

I

Illuminating gas, 煤油
Inactive isoamyl alcohol, 無旋光性的異性五烷醇
Insipidity, 淡薄
Intensity, 強度
Intergemmal, 帶間的
Intermediate zone, 中帶
Interoceptor, 體內接受器
Intragemmal, 帶內的
Ionic antagonism, 游子的反作用
Irritant, 刺激品

J

Jelly fishes, 水母

K

Keton, 酮
Keton group, 酮基
Killifish, 美洲產黑色小鯉魚

L

Laevo-asparagine, 左旋天冬精
Lampreyeel Ammocoetes, 八目鰻
Lancetfish Amphioxus, 蛞蝓魚
Larynx, 喉頭
Lateral-line, 側腺 (就是魚類體旁的長線)
Lateral-line nerve, 側腺神經
Lateral-line organ, 側腺器官
Lateral wall, 側壁
Lavender oil, 薰衣草油
Leucocytes, 白血球
Lingual nerve, 舌神經

Lipoid, 類脂肪體
Liter, 升
Litmus paper, 石蕊紙 (即試驗紙)
Lizards, 蜥蜴
Lower alcohols, 低級醇
Luminous organs, 發光器
Lung-fish, 肺魚

M

Macrosmatic, 鈍嗅覺
Mandibular, 下顎
Maxillary, 上顎
Maxillary sinus, 上顎竇
Meatus, 鼻道
Mechanical stimuli, 機械刺激
Mechanoreceptor, 機械接受器
Mercaptan, 硫醇
Metallic taste, 金屬味
Methyl alcohol, 一烷醇
Methyl isothiocyanate, 異性硫腈酸一烷基
Microsmatic, 鈍嗅覺
Milligram, 毫
Minimum stimulus, 最小量刺激
Molar (molar solution 之略)
Molar solution 分子量溶液, 或莫爾溶液 (一升溶液中含有溶質一克分子 gram-molecule 或莫爾 mol 者, 叫作一莫爾溶液)
Mollusks, 軟體動物
Monomethylamine, 一個一烷基氫基質
Monorhine, 單鼻類
Morphine, 嗎啡
Mouse, 鼯鼠
Mucous cell, 粘液細胞
Mucous epithelium, 粘液上皮
Mucous membrane, 粘液膜
Musk, 麝香

N

Nasal cavity, 鼻腔
 Nasal septum, 鼻中隔
 Naso-lacrimal duct, 鼻淚管
 Naso-palatine duct, 鼻口蓋管
 Nerve net, 神經網
 Neuroblast, 神經胎胞
 Neuromuscular system, 神經肌肉系統
 Neurone, 神經原
 Neutralization, 中和
 Newt *Diemyctylus*, 水蜥
 Nicotine, 菸鹼
 Nightshade, 龍葵
 Nitril group, 羧炭基
 Nitro group, 硝基
 Non-olfactory portion, 無嗅覺部
 Normal amyl alcohol, 正五烷醇
 Normal butyl alcohol, 正四烷醇
 Normal solution, 當量溶液 (溶液一坩中, 有溶質一克當量 gram equivalent 者, 叫作一當量溶液。)
 Nucleolus, 仁
 Nucleus, 核

O

Oil of bergamot, 香梨油
 Oil of juniper, 杜松子油
 Oil of lemon, 檸檬油
 Oil of mustard, 芥子油
 Oil of orange, 橙油
 Oil of pennyroyal, 胡薄荷油
 Oil of peppermint, 薄荷油
 Oil of rose, 玫瑰油
 Oil of rosemary, 迷迭香油
 Oil of thyme, 麝香草油
 Olfactie, 嗅度
 Olfactometer, 嗅覺計
 Olfactory bulb, 嗅神經球

Olfactory cell, 嗅覺細胞
 Olfactory cleft, 嗅罅
 Olfactory epithelium, 嗅覺上皮
 Olfactory flagellum, 嗅覺纖絲
 Olfactory gland, 嗅腺
 Olfactory hair, 嗅毛
 Olfactory mucous, 嗅覺粘液
 Olfactory nerve, 嗅神經
 Olfactory pit, 嗅坑
 Olfactory prism, 嗅覺稜柱
 Olfactory region, 嗅覺部
 Olfactory stimulus, 嗅覺刺激
 Olfactory surface, 嗅覺面
 Olfactory tracts, 嗅道
 Olfactory vesicle, 嗅胞
 Olive oil, 橄欖油
 Onion, 葱
 Organic acids, 有機酸
 Orycteropus, 土豚
 Osmic acid, 鎳酸
 Osmophoric groups, 氣味基

P

Palatine tonsils, 口蓋扁桃腺
 Paraffin, 地蠟
 Partial olfactory defects, 部分嗅覺缺陷
 Perigemmal, 蕾外的
 Petroleum, 石油
 Phagocytes, 食細胞, 或食菌細胞
 Pharynx, 咽頭
 Physiological radio-activity, 生理放射性
 Physiological salt solution, 生理鹽溶液
 Pieric acid, 苦味酸
 Pigment, 色素
 Pike, 梭魚
 Pilocarpine, 芸香鹼
 Pinene, 松油精

Pipette, 量管, 移液管
 Platinum, 鉑
 Polymerization products, 疊合體
 Polymorphism, 多形性
 Polysaccharides, 多糖類
 Porpoise, 海豚
 Posterior naris, or choana, 後鼻孔
 Potassium, 鉀
 Pressure, 壓力
 Primates, 靈長類
 Propyl alcohol, 三烷醇
 Propyl mercaptan, 三烷硫醇
 Pyridine, 五炭- 鼠異輪質

Q

Quinine, 治瘧鹼 (金雞納)

R

Rabbit, 家兔
 Radiant energy, 放射能
 Radioactivity, 放射性
 Radioreceptor, 放射接受器
 Raffinose, 棉質糖
 Rat, 鼠
 Rays, 鱈魚
 Reagent, 試藥
 Receptive area, 接受域
 Receptive cell, 接受細胞
 Receptive function, 接受機能
 Receptive surface, 接受面
 Receptor, 接受器
 Reflex action, 反射動作
 Reflex channels, 反射路
 Respiratory region 呼吸部
 Rhinoscope, 鼻鏡
 Rodents, 齧齒類

S

Saccharine, 糖精
 Salmon, 鮭魚

Salt solution, 鹽溶液
 Saprophytes, 味基
 Sassafras oil, 黃樟油
 Saturated aqueous solution, 飽和水
 溶液
 Sauropsida, 擬蜥類
 Sea-anemone, 海葵
 Sense buds, 感覺蕾
 Sense cell, 感覺細胞
 Sense organ, 感官
 Sensory ending, 感覺神經末梢
 Sensory pit, 感覺坑
 Sensory surface, 感覺面
 Series of homologues, 同基族
 Series of organic compounds, 有機
 化合物族
 Serous cell, 漿液細胞
 Shark, 鯨
 Single median olfactory sac, 單一的
 中央嗅囊
 Skunk, 鼬鼠
 Slime, 粘液質
 Soft palate, 軟口蓋
 Solubility, 溶解度
 Solute, 溶質
 Solution, 溶液
 Solvent, 溶媒
 Spheno-ethmoidal recess, 蝴蝶篩骨
 窩
 Sphenoidal bone, 蝴蝶骨
 Sphenoidal sinus, 蝴蝶竇
 Spinal ganglia, 脊神經節
 Spinal nerve, 脊神經
 Sponges, 海綿
 Statocyst, 體位均衡囊
 Stenches, 臭氣
 Stereoisomer, 立體異性體
 Strychnine, 馬前霜鹼
 Subgemmal, 蕾下的
 Sucker, 鮒魚

Sugar of lead, 鉛糖
 Sustentacular cell, 支持細胞
 Swellfish Spheroides, 河豚

T

Tadpole, 蝌蚪
 Tartaric acid, 酒石酸
 Taste, 滋味
 Taste cell, 味細胞
 Taste hair, 味毛
 Taste pore, 味孔
 Threshold, 感覺閾
 Tincture, 丁幾 (即藥酒)
 Tobacco, 煙草
 Toluene, 七炭輪質
 Toluidine, 氫基代七炭輪質
 Tonsil, 扁桃腺
 Toothed whale, 有齒鯨
 Trachea, 氣管
 Trigeminal nerve, 三叉神經
 Tropic reaction, 轉應性反應
 Taberon, 月下香精
 Tunica propria, 固有膜
 Turpentine, 松節油
 Turtle, 龜

U

Uvula, 懸壺垂

V

Vagus, 迷走神經
 Vallate papilla, 輪廓乳頭
 Vanillin, 香蘭精
 Vaporize, 氣化
 Vapor-tension, 蒸氣張力
 Ventral ganglionic chain, 腹部神經
 節連鎖
 Verbena flower, 馬鞭草花
 Violet, 紫羅蘭
 Volume, 體積
 Vomero-nasal organ, 鋤鼻器官

W

Wandering cell, 游走細胞
 Water-inhabiting stage, 水棲期
 Watery mucous, 水狀黏液
 Worms, 蠕形動物

X

Xylidine, 氫基代八炭輪質

Z

Zinc, 鋅
 Zone of nuclei, 核帶

