

食品の物性の違いが顎舌協調運動に与える影響

井上 誠, 山田好秋

新潟大学歯学部口腔生理学講座

〔受付：平成12年 9月12日〕

Effects of food texture on coordination of jaw and tongue movements during mastication

Makoto Inoue, Yoshiaki Yamada

Department of Oral Physiology, Faculty of Dentistry, Niigata University

〔Received: September 12, 2000.〕

Key Words: chewing, swallowing, coordination of jaw and tongue movements, tongue muscle activity, rabbit

Abstract: To investigate the relationship among jaw movements, jaw, tongue, and hyoid muscle activities during chewing and swallowing, and clarify how physical characteristics of foods affect the coordination of these muscle activities, we recorded jaw movement trajectories and muscle activities in the freely behaving rabbit. The phase duration, gape and excursion sizes of jaw movements as well as the duration and peak values of electromyographic burst activities were obtained and compared among three foods (pellet, bread and banana).

1. Chewing cycles

During chewing, the opening phase duration was most closely related to the total phase duration, suggesting that the opening phase controlled the masticatory cycle duration. The chewing cycles consisted of three phases (fast closing, slow closing, and opening phases) in pellet and bread chewing, however, only two phases (closing and opening phases) were observed in banana chewing. The muscles recorded can be divided into two groups; one muscle group consists of a jaw-closing muscle [masseter muscle (Mass)] and a tongue retracting muscle [styloglossus muscle (SG)], and the other group consisted of a jaw-opening muscle [digastric muscle (Dig)], a suprahyoid muscle [mylohyoid muscle (MH)] and a tongue protrusive muscle [genioglossus muscle (GG)]. The former group appeared to be mainly activated in the jaw-closing phase and the latter in jaw-opening phase, and these patterns were similar among foods. The results suggest that the MH and SG muscles play a critical role in compressing the bolus between the tongue and palate, particularly in banana chewing.

2. Swallowing cycles

The swallowing cycle was found to have longer cycle duration than that of the chewing cycle as if an extra phase (a pause) occurred in the opening phase. The swallowing cycle consisted of five phases (fast closing, slow closing, opening 1, opening 2, and opening 3 phases) in pellet and bread swallowing, however, only three phases (closing, slow opening and fast opening phases) in banana swallowing. Swallow-related activities that began in the middle of the jaw-closing phase were observed in the GG, MH and SG muscles. The MH and SG muscles were thought to participate in a leading complex activity of tongue movements during swallowing. The MH activity in pellet swallowing had a second peak during the jaw-opening phase, and this suggested that the MH muscle plays a critical role of

pulling the laryngeal cartilage and creating a space at the esophagus for food passage. During swallowing the Dig muscle was active as with the Mass muscle in the jaw-closing phase, this may be due to co-activation of the antagonist (the Mass and Dig) muscles which might stabilize the jaw near the rest position.

We concluded that the mechanism underlying the coordination of the jaw and tongue muscle movements might be maintained not only during chewing but also during swallowing and may be modulated depending on the physical characteristics of foods. Particularly in chewing soft foods like banana, the tongue could play a critical role in compressing and transporting the bolus against the palate during the bucco pharyngeal stage of swallowing and this could lead to modulation of jaw movements as well as muscle activities.

抄録 本研究は、自由行動下のウサギを用いて、硬さの大きく異なる飼料（ペレット、パン、バナナ）を咀嚼・嚥下する際の顎運動、顎筋、舌骨筋、舌筋活動を同時記録し、これらの中枢制御機構に関わる感覚情報の役割を検討することを目的とした。各飼料摂取時の咀嚼、嚥下の全周期時間、各相時間、顎開口量、顎側方移動量を求めた。さらに筋電図の解析に関しては、最大開口から各筋筋活動開始、停止およびピークまでの時間、ピーク値を求めて各飼料間で比較した。

1. 咀嚼運動

いずれの飼料咀嚼時においても、開口相時間と全周期時間の間には高い相関が認められ、開口相が全周期時間の決定に携わっていることが示された。しかしその顎運動は各飼料間で大きく異なり、ペレット、パン咀嚼は閉口2相、開口1相を含む3相を呈していたのに対して、最も軟らかい食品であるバナナ咀嚼では開口相、閉口相の2相のみが認められた。筋電図に関しては、閉口筋である咬筋、開口筋である顎二腹筋、主に閉口時に活動する舌牽引筋（茎突舌筋）と開口時に活動する顎舌骨筋、舌突出筋（オトガイ舌筋）の基本的な活動パターンは各飼料咀嚼とも同じであった。さらにバナナ咀嚼時には顎舌骨筋や茎突舌筋の働きにより飼料粉碎のために舌と口蓋との間の押しつぶしが大きく働いている事実を示唆する結果が得られた。

2. 嚥下運動

いずれの飼料の嚥下運動全周期時間とも開口相に一過性の顎運動停止期が挿入されたために咀嚼全周期時間に比べて延長した。ペレット、パンでは開口相にO1, O2, O3の3相が存在する5相の顎運動が認められ、咀嚼に対してO2相の入り込みを示唆する結果が得られたのに対して、バナナ嚥下では閉口相、O1, O2の3相を呈するのみであった。嚥下時の筋活動の特徴は、閉口相の中期で著明な活動を示すオトガイ舌筋および嚥下の leading complex と呼ばれる筋群（顎舌骨筋、茎突舌筋）の活動であった。ことにペレットの顎舌骨筋活動に関しては、開口相の終盤に2つ目のピークをもつ2峰性の活動が見られ、咽頭腔の拡大、喉頭の挙上に関する働きが考えられた。この様な2峰性の活動がパンやバナナには見られなかった。またいずれの飼料においても顎二腹筋が閉口相で小さい活動を開始しているのが観察され、嚥下の口腔咽頭相において顎をバランスのとれた状態に保つために活動していることが推察された。

今回の結果から、咀嚼時のみならず嚥下時にも顎舌協調運動は維持されており、バナナのような軟らかい飼料咀嚼時には中枢でのパターン形成機構が異なり、舌による飼料の押しつぶしと送り込みがより強く働き、顎運動も変調を受けることが示された。

I. 緒 言

食物を口に取り入れてから、咀嚼、嚥下するまでの間、下顎、舌、口唇、頬は様々なパターンの運動を行う。それらは互いに協調性を保ち、食物の物性に応じた運動パターンをもつことが確かめられている¹⁻⁵⁾。このことは咀嚼、嚥下運動が上位中枢のみならず、顎口腔領域に

存在する感覚受容器からの入力情報により、巧みに調節を受けていることを示している。麻酔下の動物を用いて大脳皮質誘発性のリズム性顎運動、顎筋、舌筋筋電図を記録した Liu らは、誘発される顎運動のタイプにより顎舌各筋の活動パターンは異なると報告している⁶⁾。しかしながら、これまでのところ物性の異なる食物に応じた顎運動、顎筋、舌骨筋、舌筋活動を同時記録した報告は

ない。そこで今回我々は、比較的人間に近い顎運動を有する自由行動下のウサギを用いて、様々な物性をもつ食物を咀嚼、嚥下する際の、その制御機構が果たす役割を検討した。

II. 材料と方法

1. 手術

実験動物にはウサギ1羽（日本白色種、雄、2-3 kg）を使用した。ペントバルビツール静注麻酔（30 mg/kg）後、従来の方法に従い下顎運動記録のためのセンサーを左右鼻骨両側に、マグネットを下顎オトガイ正中部に取り付け⁷⁾。咀嚼筋、舌骨筋、舌筋活動の筋電図記録のために右側咬筋、顎二腹筋、顎舌骨筋、オトガイ舌筋、茎突舌筋に双極ワイヤー電極を埋入した。それぞれのワイヤーは皮下を通して頭頂部に出誘導し、同部に取り付けたコネクタに接続した。

2. 記録

術後ウサギが十分に回復した後、自由行動下にて記録を行った。飼料にはペレット、パン、バナナを用いた。ペレットは直径3.5 mm、長さ12 mmの円柱状、パンとバ

ナナは一辺5 mmの立方体に切りそろえて与えた。各飼料咀嚼中の顎運動記録（垂直、水平方向）、各筋電図記録をADコンバータを介してサンプリング速度2 kHzにてコンピュータに取り込み解析を行った。

3. 解析

顎運動の最大開口から次の最大開口までを咀嚼および嚥下運動の1周期（図1）として右側咀嚼40周期、嚥下20周期を各飼料ごとに抽出し、1周期の周期時間（全周期時間）、開口量、下顎側方移動量の平均値を求めた。この際、嚥下発生の指標として、咀嚼周期中に見られる顎舌骨筋の大きな筋活動が見られる下顎運動周期を嚥下の周期と定義した^{8, 9)}。次に、これらの値について、ペレット咀嚼時の値を1として基準化し、各飼料間、咀嚼運動と嚥下運動との間で比較した。また咀嚼、嚥下の1周期を開口、閉口の各相に分けて各相の周期時間を求め、各相周期時間と全周期時間との相関を求めた。各飼料間のデータの比較はANOVA, Tukey法、咀嚼時と嚥下時の運動記録の比較にはT検定を用いた。有意性は危険率1%の有意水準にて決定した。

筋電図の解析に関しては、顎運動の全周期時間が平均の5%以下の誤差である時の波形を対象として抽出し

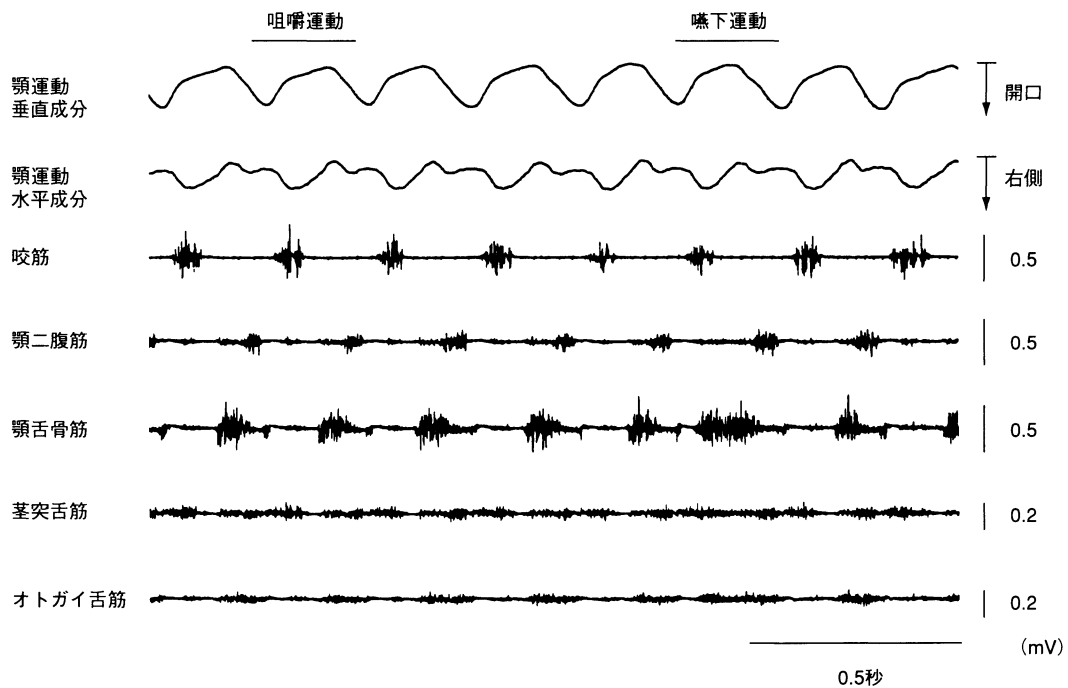


図1 ベレット咀嚼時および嚥下時の顎運動、顎筋、舌骨上筋、舌筋活動

Fig. 1 Jaw movements and jaw, suprahyoid and tongue muscle activities during pellet chewing including swallowing.

た。全波整流の後、最大開口を基準として加算平均を施した波形を用いた。安静時における2秒間の平均値をコントロールとし、平均値+2SDを越えたものを発火の基準として、最大開口から各筋活動開始、停止およびピークまでの時間、ピーク値を求めた。

Ⅲ. 結 果

1. 咀嚼運動

これまで報告されているように、咀嚼運動はその垂直・水平成分から最小開口から最大開口までの opening phase (OP相), OP相に続く fast closing phase (FC相), 食物粉碎・臼磨期である slow closing phase (SC相) の3相に分けることができる^{10, 11)}。各飼料咀嚼中の顎運動軌跡を比べたところ、ペレット、パン咀嚼ではSC相が認められたのに対して、バナナ咀嚼では認められなかった(図2)。筋電図においては、閉口筋である咬筋、開口筋である顎二腹筋、主に閉口時に活動する舌牽引筋(茎突舌筋)と開口時に活動する顎舌骨筋、舌突出筋(オトガイ舌筋)の活動がそれぞれの飼料において以下のような特徴的な活動を示した。

1) 周期時間

全周期時間、開口相時間ともにバナナ、パン、ペレットの順に長かったが、閉口相時間には有意差は見られなかった(表1)。FC相時間は、パンの方がペレットよりも長かった。各相の周期時間と咀嚼周期時間との相関を調べたところ、いずれの飼料においても開口相時間と全周期時間との間に高い相関が見られ、パンとバナナでは閉口相時間と全周期時間との間にも高い相関が見られた(表2)。

2) 開口量, 下顎側方移動量

開口量は飼料間での有意差はなかった。また、ペレットやパンに対してバナナにおける下顎側方移動量は小さかった(表3)。

3) 筋活動量

それぞれの筋活動のパターン、値を図2に示した。

咬筋では、ペレットにおける活動時間がパン、バナナに比べて長く、またピーク値も大きかった。パンにおける活動時間はペレットに次いで長かったものの、ピーク値は小さかった。顎二腹筋では、ペレットにおいてSC相内の咬筋活動のピークに数ms遅れて一過性の小さな活動が見られた。またバナナでの活動時間はペレット、パンに比べて長かったが、開口相の後半にピークをもつという活動様式に関しては類似していた。顎舌骨筋では、ペレット、パンにおいて開口相の前半と終盤にピークを

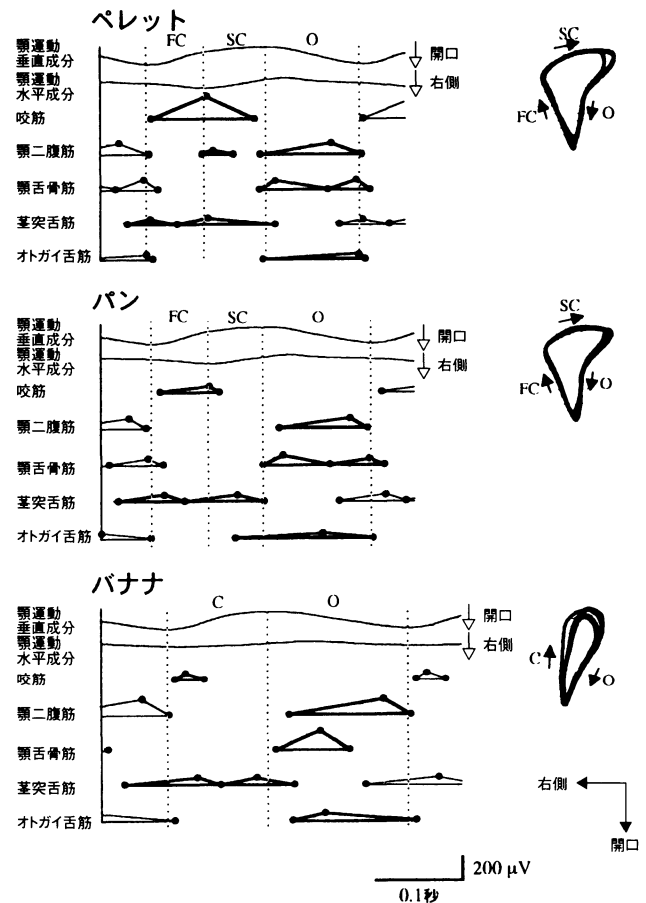


図2 各飼料咀嚼時における各筋活動のタイミングと大きさを再現した略図(左)と顎運動軌跡の前頭断面図(右) 三角形のコーナーは、それぞれ活動開始、ピーク、活動停止時間を示している

Fig. 2 Schematic representation of burst timing and activities of the muscles during pellet, bread and banana chewing (on the left side), and the frontal view of the jaw movement trajectories (on the right side). The corners of each triangle represent mean onset, peak and offset times

もつ2峰性の活動を示したのに対して、バナナにおいては、開口相の前半にピークを迎えた後、開口相後半の活動は見られなかった。またそのピーク値はペレット、パンに比べて大きかった。茎突舌筋は、いずれの飼料においても開口相後半には活動を開始し、閉口相内に二つのピークをもち、閉口相終盤から開口相前半にかけて活動を停止した。ピーク時間やピーク値に関しては飼料間で

表 1 咀嚼時および嚥下時における各相の周期時間
Table 1 Phase duration during chewing and swallowing

	全周期時間	閉口相	FC相	SC相	開口相	O1相	O2相	O3相
咀嚼								
ペレット	243.8±2.1	127.6±1.9	63.7±1.0	63.9±2.0	116.2±2.2			
パン	258.1±2.0*	127.2±1.6	68.7±1.9*	58.5±1.0	131.8±1.9*			
バナナ	271.4±3.9*, **	119.2±2.9			152.1±2.5*, **			
嚥下								
ペレット	266.0±5.6†	131.1±2.4	59.8±1.9	71.3±3.3	134.9±6.5†	35.8±1.2	19.8±1.1	79.8±6.8
パン	288.2±18.3†	124.6±5.4	71.0±4.9	53.6±2.9*	163.6±8.9†	42.6±2.7	27.2±8.9	93.8±11.4
バナナ	335.0±3.6*, **, †	120.7±6.2*			214.3±3.4*, **, †	89.3±2.9	125.1±2.1	

*P<0.01 as compared to pellet, **P<0.01 as compared to bread, †P<0.01 as compared to chewing.

(ms)

表 2 咀嚼時および嚥下時における各相の周期時間と全周期時間との間の相関係数と回帰直線の傾き
Table 2 Correlation coefficient and regression slope to the total cycle duration during chewing and swallowing

	咀 嚼				嚥 下						
	閉口相	FC相	SC相	開口相	閉口相	FC相	SC相	開口相	O1相	O2相	O3相
ペレット											
n	40	40	40	40	20	20	20	20	20	20	20
相関係数	0.49*	0.56**	0.19	0.65**	0.17	0.46	0.17	0.76**	0.21	0.71**	0.56
回帰直線の傾き	0.61	0.53	-0.19	0.7	0.23	0.83	-0.21	0.73	-0.68	0.95	0.69
パン											
n	40	40	40	40	18	18	18	18	18	18	18
相関係数	0.86**	0.21	0.73**	0.73**	0.21	0.36	0.03	0.97**	0.37	0.72**	0.7*
回帰直線の傾き	1.24	0.62	1.03	1.3	-0.82	-1.7	0.14	0.89	0.97	0.92	1
バナナ											
n	40			40	20			20	20	20	
相関係数	0.56**			0.82**	0.62*			0.67*	0.19	0.39	
回帰直線の傾き	0.96			0.98	0.83			0.83	0.18	0.44	

n=the number of samples. *P<0.01, **P<0.001.

差が見られ、ペレットがFC相とSC相の前半に二つのピークを迎えていたのに対して、パンやバナナではそれぞれのタイミングがやや遅れていた。また、バナナにおける活動時間は、ペレットやパンに比べて長かった。オトガイ舌筋は、いずれの飼料においても開口相に活動の中心があったが、開口相内でのピーク時間に差が見られ、ペレットでは終盤に、パンでは中盤に、バナナでは前半にそれぞれピークが見られた。

2. 嚥下運動

ペレットやパンでは、Schwartz らが報告したように閉口相中には咀嚼時同様FCとSC相、開口相中には閉口相に次ぐO1相、次いで下顎の垂直運動が中断するO2相、

さらにO3相という5つの相が観察された¹¹⁾。これに対してバナナではその顎運動軌跡が明らかに異なっており、閉口相は1相、開口相はThexton らが報告した平均開口速度の異なるslow opening phase (O1相), fast opening phase (O2相)¹²⁾の2相を呈するのみであった(図3)。

1) 周期時間

閉口相時間や全周期時間はバナナが長かったが、閉口相に関してはSC相の存在するペレット、パンにおける周期時間が長かった(表1)。また、いずれの飼料においても開口相時間および全周期時間の延長が観察された(表1)。各相の周期時間と全周期時間との相関を調べた

表3 咀嚼時および嚥下時における顎開口量と側方顎移動量

Table 3 Comparison of the gape and excursion sizes during chewing and swallowing

	顎開口量		側方顎運動量	
	咀嚼	嚥下	咀嚼	嚥下
ペレット	1±0.01	0.97±0.01	1±0.01	1.08±0.02†
パン	1.04±0.01	1.02±0.03	0.99±0.01	0.84±0.07*,†
バナナ	1.02±0.02	1.09±0.02*,†	0.47±0.02*,**	0.55±0.03*,**

*P<0.01 as compared to pellet,

**P<0.01 as compared to bread,

†P<0.01 as compared to chewing

ところペレットやパンでは開口相時間と全周期時間との間に高い相関を示し、さらにO2相と全周期時間との間にも高い相関が認められた(表2)。

2) 開口量, 下顎側方移動量

開口量は、バナナにおけるものが最も大きかったが、下顎側方移動量は、最も小さかった(表3)。また咀嚼時の顎運動との比較では、バナナにおける嚥下時の開口量が増加し、ペレットやパンでは下顎側方移動量が減少した(表3)。

3) 筋活動量

それぞれの筋活動のパターン、値を図3に示した。

咬筋では、咀嚼時同様ペレットにおける大きなピーク値、長い活動時間が特徴的であった。顎二腹筋では、ペレットにおいて閉口相でも明らかな活動が観察された。そのピーク時間に数ms先行して咬筋のピークが存在した。またパンやバナナでは閉口相の後半から持続性の小さな活動が見られ、そのまま開口相の活動へとつながった。開口相後半の活動は、いずれの飼料においても次の周期の前半まで延長していた。またペレットのピーク値に比べてパンやバナナのピーク値は大きかった。顎舌骨筋は、全ての飼料において閉口相の前半(ペレット、パンはFC相)から活動を開始し、それは次の周期の閉口相にまで及んだ。ペレットではSC相、O3相に2つのピークをもつ2峰性の活動を示したのに対して、パン、バナナでは閉口相の後半のみにピークをもつ単峰性の活動であった。茎突舌筋は、全ての飼料において閉口相の前半(ペレット、パンはFC相)に活動を開始した。ピーク値はいずれも咀嚼時に比べて大きく、ペレットにおけるピーク時間がFC相に存在したのに対して、パンやバナナではやや遅れていた。また活動時間は咀嚼時に比べて延長し、ペレットにおいてはO2相、パンではO3相、

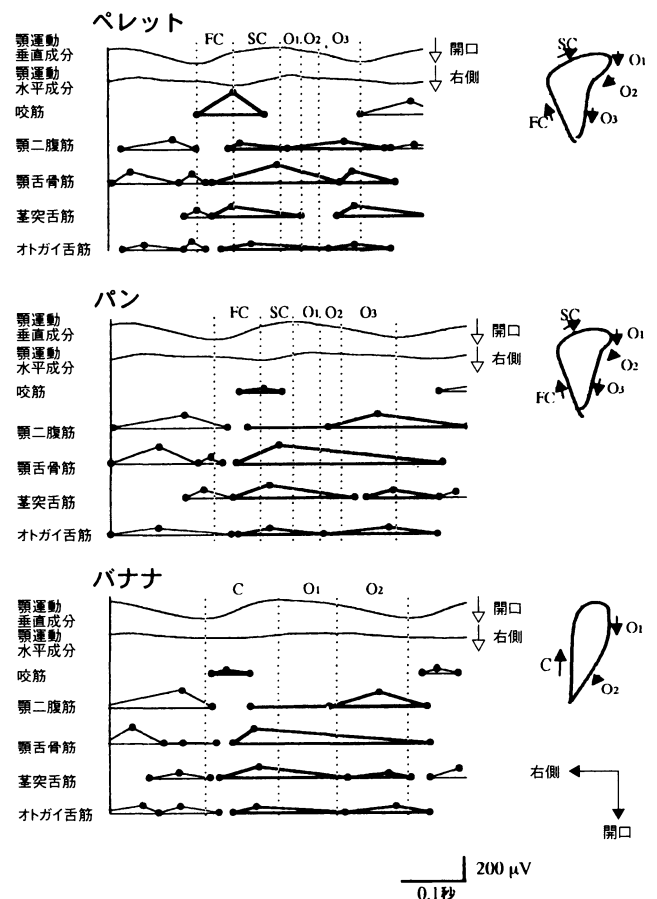


図3 各飼料嚥下時における各筋活動のタイミングと大きさを再現した略図(左)と顎運動軌跡の前頭断面図(右) 三角形のコーナーは、それぞれ活動開始、ピーク、活動停止時間を示している

Fig. 3 Schematic representation of burst timing and activities of the muscles during pellet, bread and banana swallowing (on the left side), and the frontal view of the jaw movement trajectories (on the right side). The corners of each triangle represent the mean onset, peak and offset times

バナナではO2相にまで活動が及んだ。さらにいずれの飼料においても開口相の終盤に小さなピークをもつ別の活動が存在した。オトガイ舌筋は、全ての飼料において閉口相前半(ペレット、パンはFC相)から活動を開始し、閉口相の後半にはピークを迎えた。またその活動は2峰性であり、開口相の終盤にもそれぞれピークをもっていた。

IV. 考 察

1. 咀嚼運動

飼料の違いによって末梢の感覚入力が咀嚼中枢に影響するものの、顎運動や周期時間の変化は少ないことが報告されている^{10, 12, 13)}が、バナナの咀嚼運動にはあてはまらないことは明らかである(表1)。顎運動や筋電図活動の報告から、水平成分をほとんど含まない顎運動は飼料取り込み時の運動と捉えることができるという^{6, 11)}。その全周期時間は他のものより短く、また各相の周期時間との間には相関は見られない。licking 時の顎運動と筋電図活動を記録した Uchida らの結果と比較しても、今回我々が記録した全周期時間や開口相時間は明らかに長い⁹⁾。顎運動のパターンを見る限りにおいては今回我々が記録したバナナ咀嚼に関わる中枢での制御機構は、飼料取り込み時や licking 時、他の2つの飼料咀嚼時とは明らかに別のものであることが考えられる。

飼料間での開口相時間には大きな差が見られ、これが全周期時間にも影響を与えている(表2, 3)。これまでに報告されているように、周期時間を保つための調節機構として開口相が全周期時間の決定に携わっていることは各相の周期時間との相関を比べても明らかである^{10, 14)}。

顎舌骨筋に関して、ペレットやパン咀嚼時に見られた2峰性の活動とは異なり、バナナでは開口相前半の活動は大きく、後半の活動は欠如していた(図2)。顎舌骨筋は咀嚼のリズム運動時と嚥下時に働くことが知られている筋である^{8, 15)}。リズム性顎運動時、顎舌骨筋の1回目の発火が開口の初期に、2回目の発火が開口の後期に起きる。このような2峰性活動は顎二腹筋やオトガイ舌骨筋でも報告されている¹⁶⁾。彼らが示唆するように、最初の発火は開口の初期に舌を押し上げ、2回目の発火は顎を押し下げのために働くと考えれば、顎舌骨筋はバナナ咀嚼時には開口初期時に舌を押し上げて口蓋と舌の間で飼料を押しつぶすのに働くのに対して、顎開口には積極的に働かず、このことが開口相の延長にも関与するのではないかと考えられた。

舌筋活動に関しては、どの飼料においても茎突舌筋は閉口相内に2つのピークをもつ活動を、オトガイ舌筋は開口相でピークをもつ活動を示した(図2)。閉口相の茎突舌筋の活動、開口相のオトガイ舌筋の活動は、顎開口時には舌は前方に向かい、閉口時には後方、そしてSC相で最も低く後方に位置するという舌運動に関する過去の報告^{6, 17)}に一致する。また開口相後半には茎突舌筋の活動が始まり、その際拮抗筋の同時の活動があることに限しては、舌が前後に波打つ動きをすることによ

り臼歯間隆起の上にある食物の動きを見越して働き、咀嚼時の食塊形成と口腔内での維持に寄与しているのではないかと考えられた。

飼料間における茎突舌筋活動の大きさやタイミングの違いを考察する。バナナにおいて活動時間やピーク値がペレットやパンに比べて大きかった。統計学的な検索は行っていないものの、バナナ咀嚼時の口腔内での食塊形成、移動、口腔内での維持に関する茎突舌筋の役割が大きいたことが示唆された。ネコ咀嚼時の顎運動、舌運動を記録した Thexton らによれば、柔らかい飼料(バナナ)咀嚼時は硬い飼料(ペレット)咀嚼時に比べて、飼料粉碎の相であるSC相の持続時間は明らかに減少し、一方で舌運動は前後に大きくなり突出から引っ込めへのタイミングは遅くなったことから、柔らかい飼料咀嚼時には飼料粉碎のために舌と口蓋との間の押しつぶしが大きく働いている事を示唆している⁵⁾。彼らの結果は我々の舌運動に関する知見を支持している。

2. 嚥下運動

いずれの飼料の嚥下運動全周期時間とも咀嚼全周期時間に比べて延長した(表1)。ペレットやパンでは開口相にO1, O2, O3の3相が存在した。周期時間の延長は嚥下の開口時に見られる運動静止期であるO2相が入り込んだことによるものと考えられている⁸⁾。実際我々の結果でも全周期時間からO2相時間を引くことにより、両者の全周期時間は近似する値となった(咀嚼全周期時間/嚥下全周期時間-O2相時間; 243.8/246.2, ペレット; 258.1/261.0, パン)。それぞれの周期時間の相関を調べたところ、嚥下全周期時間と開口相時間および嚥下全周期時間とO2相時間との間に高い相関が見られ、回帰係数も1に近かった(表2)。バナナに関しては同様にO1相の挿入を示唆するものであることが考えられた(咀嚼全周期時間/嚥下全周期時間-O1相時間; 271.4/245.7)もののO1相時間との間には相関は見られなかったこと(表2)やペレット、パンの開口量、側方顎移動量とは明らかに違ったものであること(表3)から、バナナ嚥下に関しては他の飼料嚥下とは異なり、特有の相の挿入による顎運動の変化とは異なる制御機構のもとに形成されていることが示唆された。

嚥下時の筋活動の特徴は、閉口相の中期で著明な活動を示す leading complex と呼ばれる筋群の存在である¹⁸⁾。さらにその中でも顎舌骨筋は他の筋に比べて30-40 ms 先行して活動を開始するとされている。今回の結果でも、顎舌骨筋には閉口相前半から活動を開始し、閉口相終盤にピークを迎えるという嚥下時特有の活動が見られた。さらに、ペレットでは開口相の終盤に2つ目のピークを

もつ2峰性の活動が見られたのに対して、パン、バナナでは閉口相にまで続く単峰性の活動であった(図3)。またペレット嚥下時の開口相後半の顎二腹筋の活動は、パンやバナナ嚥下時のものに比べて小さかった。

ペレット嚥下時に見られた顎舌骨筋の2峰性の活動がもつ意味について考察する。嚥下時の顎舌骨筋や他の舌骨上筋群の活動に関しては、嚥下の初期に舌骨を誘導して舌を挙上するためのものではないかと考えられている^{8, 9, 16)}。また、Anapolらはウサギのペレット嚥下時に舌骨には2回の挙上があることを観察している¹⁹⁾。それはどちらも顎舌骨筋などの舌骨上筋群の収縮によるもので、1回目の収縮は舌の挙上に関する働き、2回目の収縮は喉頭を挙上する甲状舌骨筋に対して安定した基部を与えるためのものではないかと示唆しており、これらの活動はヒトの嚥下時にも観察されている²⁰⁾。このことから、ペレット嚥下時の顎舌骨筋の1回目の収縮により舌が挙上して食塊の奥舌への送り込みを助け、2回目の収縮により、咽頭腔の拡大、喉頭の挙上を促すことが考えられた。このような2峰性の活動がパンやバナナには見られなかった。パンやバナナ嚥下時には咽頭腔拡大や喉頭挙上に関して、顎舌骨筋が他の舌骨上筋群に対してそれほど大きな役割をもっていない可能性や、1回目の舌挙上に対する顎舌骨筋の活動が果たす役割がペレットに比べて大きく、その活動が延長して2回目の活動に重なってしまったという可能性が考えられた。またペレット嚥下時の顎二腹筋の活動が他の飼料嚥下時に比べて小さいことから、この活動を補足し、顎開口を促すためということも考えられたが今回結論を得るには至らなかった。

嚥下関連活動は茎突舌筋にも見られた(図3)。最大開口後ペレットやパンではFC相、バナナでは閉口相の初期に活動を開始し、咀嚼時に比べてそのピーク値はいずれも大きく、活動時間も延長していた。この筋は嚥下に関係した他の筋と関連して leading complex activity に参加し、顎舌骨筋との協調運動の中で舌骨を上を持ち上げる働きをもつようである^{18, 21)}。茎突舌筋の活動開始時間やピーク値に関しては各飼料間で大きな違いがなかった。しかし、ペレット嚥下時の活動時間に対して、パンやバナナでの活動時間は明らかに長かった。パンやバナナ嚥下時には食塊の送り込みに携わる舌の挙上に関する活動時間が長く、これを反映した閉口相の延長を来すO2相(パン)やO1相(バナナ)の存在が示唆された。実際、関連すると思われる顎舌骨筋の活動も同様の傾向を示した(図3)。

オトガイ舌筋の嚥下時の活動に関しては、明らかに見られるという報告や、変動が大きく不確実であるという

報告があり未だ結論を得るには至っていない^{21, 22)}。今回我々は、いずれの飼料においても閉口相の初期から始まり、ペレットとパンにおいてはFC相、バナナにおいては閉口相の後半に1つ目のピーク、開口相の終盤に2つ目のピークを迎える2峰性の活動を記録した(図3)。前半の活動は顎舌骨筋や茎突舌筋などの他の嚥下関連筋と同じタイミングであり、舌の挙上に関係した活動のようである。茎突舌筋やオトガイ舌筋に見られた閉口相終盤の活動が何を意味しているかに関しては確証を得るに至っていないが、この嚥下運動が interposed swallow であることから、すでに次の咀嚼運動に伴う舌の動きであることが考えられた。

いずれの飼料においても顎二腹筋が閉口相で小さい活動を開始しているのが観察された。嚥下時のこのような活動は他の報告でも認められており^{8, 9)}、咀嚼時には見られないことから明らかな嚥下関連活動と見なすことができる。Amriらの指摘するとおり、嚥下の初期に顎舌骨筋や茎突舌筋などは舌を牽引、挙上し、同時に舌骨を上を引き上げる²¹⁾とすれば、その間下顎は安定している必要がある。ウサギの顎二腹筋は前腹のみからなり、舌骨には付着していないため直接の拮抗となるわけではないが、嚥下の口腔咽頭相において顎をバランスのとれた状態にするために活動している可能性が考えられた。

今回の結果から、咀嚼時のみならず嚥下時にも顎舌協調運動は維持されており、バナナのような柔らかい飼料嚥下時には中枢でのパターン形成機構が異なり、舌による飼料の押しつぶしと送り込みがより強く働き、それに伴って顎運動も変調を受けることが示された。

文 献

- 1) Luschei, E.S. and Goodwin, G.M.: Patterns of mandibular movement and jaw muscle activity during mastication in the monkey, *J Neurophysiol*, 37 : 954-66, 1974.
- 2) Inoue, T., Kato, T., Masuda, Y. et al.: Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit, *Exp Brain Res*, 74 : 579-91, 1989.
- 3) Travers, J.B. and Jackson, L.M.: Hypoglossal neural activity during licking and swallowing in the awake rat, *J Neurophysiol*, 67 : 1171-84, 1992.
- 4) Yamada, Y. and Haraguchi, N.: Reflex changes in the masticatory muscles with load perturbations during chewing hard and soft food, *Brain Res*, 669 : 86-92, 1995.
- 5) Thexton, A. and Hiimae, K.M.: The effect of food con-

- sistency upon jaw movement in the macaque: a cineradiographic study, *J Dent Res*, 76 : 552-60, 1997.
- 6) Liu, Z.J., Masuda, Y., Inoue, T. et al.: Coordination of cortically induced rhythmic jaw and tongue movements in the rabbit, *J Neurophysiol*, 69 : 569-84, 1993.
- 7) Yamada, Y., Haraguchi, N., Oi, K. et al.: Two-dimensional jaw tracking and EMG recording system implanted in the freely moving rabbit, *J Neurosci Methods*, 23 : 257-61, 1988.
- 8) McFarland, D.H. and Lund, J.P.: An investigation of the coupling between respiration, mastication, and swallowing in the awake rabbit, *J Neurophysiol*, 69 : 95-108, 1993.
- 9) Uchida, K., Yamada, Y. and Sato, T.: The coordination of rhythmical drinking behavior with swallowing in rabbits, *Physiol Behav*, 55 : 795-801, 1994.
- 10) Morimoto, T., Inoue, T., Nakamura, T. et al.: Characteristics of rhythmic jaw movements of the rabbit, *Arch Oral Biol*, 30 : 673-7, 1985.
- 11) Schwartz, G., Enomoto, S., Valiquette, C. et al.: Mastication in the rabbit: a description of movement and muscle activity, *J Neurophysiol*, 62 : 273-87, 1989.
- 12) Thexton, A.J., Hiiemae, K.M. and Crompton, A.W.: Food consistency and bite size as regulators of jaw movement during feeding in the cat, *J Neurophysiol*, 44 : 456-74, 1980.
- 13) Yamada, Y. and Yamamura, K.: Possible factors which may affect phase durations in the natural chewing rhythm, *Brain Res*, 706 : 237-42, 1996.
- 14) Jemt, T.: Changes in masticatory movement parameters within the chewing period in young dentate persons and patients rehabilitated with bridges supported by implants in the mandible, *J Oral Rehabil*, 13 : 487-95, 1986.
- 15) Meng, Y., Uchida, K., Sato, T. et al.: Difference in the burst patterns of digastric and mylohyoid activities during feeding in the freely behaving rabbit, *Dysphagia*, 14 : 78-84, 1999.
- 16) Thexton, A.J. and McGarrick, J.D.: The electromyographic activities of jaw and hyoid musculature in different ingestive behaviours in the cat, *Arch Oral Biol*, 39 : 599-612, 1994.
- 17) Cortopassi, D. and Muhl, Z.F.: Videofluorographic analysis of tongue movement in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), *J Morphol*, 204 : 139-46, 1990.
- 18) Doty, R.W. and Bosma, J.M.: An electromyographic analysis of reflex deglutition., *Journal of Neurophysiology*, 19 : 44-60, 1956.
- 19) Anapol, F.: Morphological and videofluorographic study of the hyoid apparatus and its function in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), *J Morphol*, 195 : 141-57, 1988.
- 20) Shelton, R.L., Bosma, J.F. and Sheets, B.V.: Tongue, hyoid and larynx displacement in swallowing and phonation., *J Appl Physiol*, 15 : 283-288, 1960.
- 21) Amri, M., Lamkadem, M. and Car, A.: Activity of extrinsic tongue muscles during swallowing in sheep, *Brain Res*, 503 : 141-3, 1989.
- 22) Gerstner, G.E. and Goldberg, L.J.: Genioglossus EMG activity during rhythmic jaw movements in the anesthetized guinea pig, *Brain Res*, 562 : 79-84, 1991.