ラットの顎運動を伴う日常行動の筋電図学的研究

平川 輝行*, 本田 栄子*, 原 巖**
中村 修一*, 中原 敏*

*九州歯科大学生理学講座 (主任: 中原 敏教授)

**九州歯科大学口腔外科学第1講座 (主任: 山田長敬教授)

平成2年8月27日受理

An Electromyographic Study of Daily Behavior Accompanied with Jaw Movement in the Rat

Teruyuki Hirakawa*, Eiko Honda*, Iwao Hara**
Shuichi Nakamura* and Satoshi Nakahara*

*Department of Physiology (Chief: Prof. Satoshi Nakahara)

**First Department of Oral Surgery (Chief: Prof. Nagayoshi Yamada)
Kyushu Dental College, Kitakyushu, Japan

Daily behaviors accompanied with jaw movements were investigated on the EMG patterns of both masseter muscles in rats. Nine wistar white rats, males weighing from 400 to 500 g, were used. Monopolar electrodes of the stainless steel wires coated with Teflon[®] (a diameter of 50 μ) were placed subcutaneously on the left and right masseter muscles and led to a connector pedestal on the rat's head. A ground electrode of a bare stainless steel wire (a diameter of 200 μ) was placed subcutaneously near a connector pedestal. The connector pedestal was attached to the skull with the dental cement. Activities of both masseter muscles were recorded on a data recorder for 24 hours per experiment. This experiment was conducted with freely-moving rats on solid food and water. Correspondence of EMG pattern with the behavior was confirmed by the practical observation of the behavior and by recording the sound of biting a solid food.

The summary of the results is as follows.

1. Both masseter muscles showed characteristic EMG patterns at feeding, drinking and grooming.
2. Both masseter muscles often generated characteristic EMG patterns even with the rat at rest.
3. Total time of feeding, drinking and grooming each per day was an hour and forty four minutes, fifteen minutes and eighteen seconds, and seven hours and four minutes on the average, respectively.
4. Feeding, drinking and grooming behaviors took place mainly in the night and showed circadian rhythm in which the period of activity was prolonged at night.

5. Increase in time of feeding in the night was caused by repeated feeding with a short duration.

6. Chewing with chewing strokes of sixteen times and less accounted for more than seventy per cent of all chewing series.

7. Feeding, drinking and grooming behaviors were accompanied with rhythmical jaw movement. Cycles of the chewing, drinking and three kinds of grooming were 5.1, 6.6, and 4.0, 5.1 and 10.4 Hz, respectively.

8. Durations of EMG bursts in the chewing strokes were shortened and intervals were prolonged in the latter half of a series of feeding behavior.

9. In grooming, EMG activities of left and right masseter muscles responding to head rotation to left or right increased on ipsilateral side and decreased on contralateral side.

From these results, it is supposed that daily behaviors accompanied with jaw movements are interpreted by EMG patterns of both masseter muscles in rats.

Key words : Daily behavior / Feeding / EMG / Masseter muscle / Rat

緒 言

生体活動には種々のリズムが存在する。このような個体における生物学的過程として規則的に繰り返される量的または定性的変化を生体リズムというが、これらのリズムには環境に依存する外因性リズムと生後獲得された学習リズムや固有の自律性リズムなどの内因性リズムがある。これらの中で行動におけるリズムや生理学的リズムについては多くの研究が行なわれている¹⁻¹⁴⁾。とくに外因性リズムを誘発する明暗リズムと動物の生理的活動の関係についてはこれまでに多くの報告がある⁶⁻¹⁴⁾。夜行性、昼行性を問わず、覚醒時に摂食、摂水を行ない、種々の行動を演じ、睡眠によって行動に伴う疲労を回復させるというパターンは多くの動物に共通する昼夜のリズムである。その変化が定量的に捉えられるものとしては、自発運動量、摂食行動、摂水行動、交尾行動、各種内分泌器官の分泌活動などがあり、従来から、そのものの量が直接計測されていた。しかし、動きを伴う活動について、筋電図をもとに、その活動の昼夜のリズムや日常の行動の特徴を調べた報告はほとんどない。小さな動きである顎運動について、昼夜リズムが存在するのかどうか、さらに、その変化の定量的把握は、行動結果そのものを測定する従来の方法ではとくに困難であり、今だになされていないようである。

本実験ではラットの咬筋の筋電図を24時間連続記録し、種々の行動時に咬筋がどのような活動をするのか、

摂食、摂水行動などを含む顎の自発運動がどのようなパターンで繰り返されるのかについて筋電図学的に検討した。その結果、ラットの日常行動が咬筋筋電図によってある程度解析することが可能であることが分かった。また、種々の顎運動は夜行性のサーカディアンリズムを有するとの結論を得た。

実験方法

実験には週令9週から1年未満の成体期の雄のwistar系ラットを用いた。筋電図記録用電極には、テフロンで被覆された直径50 μ mのステンレス撚り線を使用した。動物に6%抱水クロラール水溶液を腹腔内投与(10 cc/kg)し麻酔した後、頭部皮膚を剥離し、露出した頭蓋骨に電極固定装置を歯科用セメントで接着した。記録電極を電極固定装置から両側の浅部咬筋筋腹中央部まで顔面皮下に貫通させ、その断端を咬筋筋膜上に固定した。不関電極を電極固定装置の近傍の皮下に埋設した。術後、1週間経過した後、両側咬筋筋電図を単極誘導で24時間連続記録した。実験用ケージの環境条件を飼育室と同一にするために、温度は24 $\pm$ 2 $^{\circ}$ C、湿度は50 $\pm$ 5%に設定した。餌はCE-2(日本クレア製)を用いた。照明条件は明期が8時から20時まで、暗期が20時から8時までとなるようにセットした。また、ラットの運動をできるだけ束縛しないようにリトラクタブルなリード線を電極固定装置に装着した。筋電図の記録時間は午後12時から翌日の午後12時までの24

時間とした。なお、実験装置に馴れさせるために、実験の数時間前にラットにリード線を装着し実験用ケージに入れた。ラットの行動を隣室から観察し、その解説とラットが摂食するときに生じる音と種々の行動時の筋電図を同時記録した。ラット A から F までの 6 匹について、計 9 回の記録を行なった。C, E, F については 2 回記録した。筋電図の収録はデータレコーダ（ソニー、NFR 3000）で行ない、テープ速度を 19 cm/sec とし、1 時間ごとにテープ交換した。再生にはサーマルアレイレコーダ（日本光電、WS-641 G）を用い、同じテープ速度で記録紙に描かせた。

この記録をもとに日常行動とくに摂食、摂水、毛づくろいと休息時の咬筋筋電図の特徴や、これらの行動時間、さらにその日内変動、一連の摂食行動の継続時間、摂食行動と摂食行動の間隔、連続咀嚼回数、種々の行動時の顎運動のリズムなどを検討した。

実験結果

1. 種々の行動時の咬筋筋電図

ラットが摂食、摂水、毛づくろい行動を行うとき、また、しばしば休息中にも咬筋筋電図が記録された。しかし、ケージの中を動き回るようなときにはほとんど放電は生じなかった。Fig. 1 から 4 はラットの種々の行動時の両側咬筋の筋電図である。

1) 摂食行動

Fig. 1 は摂食時の咬筋筋電図である。固型飼料を切歯で咬断する音と同時に、持続時間の長い比較的振幅の小さい放電（Fig. 1 の矢印）が発生した。さらに、1

秒ないし数秒後、持続時間の短い振幅の大きいリズムミカルな放電が数秒、時には 10 秒前後続いた。このとき、ラットが餌を臼歯で噛むために頬のリズムミカルな小さな動きが認められた。この振幅の大きいリズムミカルな放電は両側であまり差異が認められなかった。餌を切歯で咬断し、臼歯で粉碎するときに見られるこのような摂食時の筋電図のパターンは一連の摂食行動で 10 数回から数 10 回繰り返され、その時間は 10 数秒から約 10 分続いた。摂食の開始から終了にかけて咀嚼リズムやチューイングストロークの持続時間に若干の変化が認められた。また、このような一連の摂食行動は 1 日では約 20 回から 30 回行なわれた。

2) 摂水行動

Fig. 2 は摂水時の咬筋筋電図である。摂水時には振幅の非常に小さい放電が短いサイクルでリズムミカルに発生した。この放電も両側の振幅に差異はほとんど認められなかった。一連の摂水行動の途中にしばしば 1 秒前後の筋活動のほとんどない期間（Fig. 2 の矢印）が認められた。この一連の摂水行動は数秒から 1 分程度続き、1 日では約 5 回から 30 回行なわれた。

3) 毛づくろい行動

Fig. 3 は毛づくろい時の種々の咬筋筋電図である。毛づくろい時の筋電図はリズムミカルな場合（Fig. 3-1 ~ 6, 8, 9）とそうでない場合（Fig. 3-7, 10, 11）とがあった。また、左右の筋電図の形や振幅に差異が見られる場合が多かった（Fig. 3-3 ~ 8）。毛づくろい時に発生するリズムミカルな放電には数種のパターンが見られた。また、頭部を左右に曲げて、毛づくろいし

Fig. 2 EMG patterns of the left and right masseter muscles in drinking. Arrows indicate the resting period that there is no EMG activity in. Others are same as in Fig. 1.

Fig. 1 EMG patterns of the left and right masseter muscles in feeding. Upper two records, 1 and 2 show EMG patterns in the beginning of feeding, and lower two records, 3 and 4 indicate those in the middle and last in feeding respectively. A series of feeding is in progress in number order. L and R show EMG patterns of the left and right masseter muscle respectively. An arrow indicates EMG activity in biting by the incisor.

Fig. 3 EMG patterns of the left and right masseter muscles in grooming.

Record 1 shows EMG patterns in grooming the tail with turning the head to the left. Record 2 ; in grooming the central portion of the abdomen. Records 3 and 4 ; the left and right backs with turning the head to the left and right respectively, record 5 ; the left side of the abdomen with turning the head to the left, records 6 and 7 ; the right hind limb with turning the head to the right, record 8 ; the left fore limb with turning the head to the left, record 9 ; the both fore limbs, records 10 and 11 ; in licking the fore hand and in touching on the face. Others are same as in Fig. 1 .

Fig. 4 EMG patterns of the left and right masseter muscles in resting. Burst discharges generated at times in a rest (record 1). Record 2 and 3, and 4 and 5 continued respectively. In these records, unit discharges generated following the burst discharge. In record 6, unit discharges elicited before the burst discharge. Others are same as in Fig. 1.

ているときには、頭部を向けた側の咬筋筋電図が大きくなった。

2. 安静時の咬筋筋電図

Fig. 4 はラットが安静にしているときに見られる咬筋筋電図である。通常、安静時には放電はあまり認められないが、バースト放電やユニット放電がしばしば発生した。バースト放電はバースト終了間際に急激に大きくなって消失した (Fig. 4-1)。また、この放電は不規則に発生するのが特徴である。バースト放電の発生時にラットは大きな開口動作をすることが多かった。バースト放電に続いてユニット放電が発生する場合があった (Fig. 4-2)。このユニット放電は時間経過とともに、その放電間隔がしだいに長くなり、やがて消失した (Fig. 4-3)。また、バースト放電に続いて振幅の異なる数種のユニット放電が発生する場合 (Fig. 4-4, 5) や、まれにユニット放電に続いてバースト放電が発生する場合 (Fig. 4-6) があった。これらのユニット放電は短いもので数秒、長いもので数分続いた。

3. 顎運動の時間

Fig. 5 は6匹9実験例の筋電図から得られた1日当たりの摂食行動、摂水行動、毛づくろい行動の時間、およびそれらの合計である全顎運動時間を示したものである。

摂食行動時間は個体で異なり、約1時間10分から約2時間20分の間であった。9実験例の平均は1時間44分±22分であった。

摂水行動時間は個体でかなり異なり、約4分20秒から約26分30秒の間であった。その平均は15分18秒±5分30秒であった。

毛づくろい行動時間は短いもので約5時間40分、長いもので約9時間40分であった。その平均は7時間4分±1時間23分であった。

全顎運動時間は短いもので約7時間、長いもので約12時間であった。その平均は9時間3分±1時間34分であった。

4. 顎運動の日内変動

Fig. 6 は咬筋活動を伴う種々の行動の時間を2時間刻みで集計したものである。これらの行動時間はいずれも夕方18時から翌朝6時の間、主にいわゆる夜間に増加し、朝6時から夕方18時の間、主にいわゆる日中では減少し、本実験の明期と暗期のサイクルに完全には一致しなかった。9実験例すべてにこの傾向は見られた。各データのそれぞれの標準偏差が大きいのは個体間で顎運動の時間の差異が大きいことを示している。

Fig. 5 Total durations of feeding, drinking and grooming in a day.

A, B, ·· indicate the name of rats used in experiments. Av. is the average of nine experimental results. Rats, C, E and F was tested in twice.

一日の摂食行動時間に対する暗期の摂食行動時間の割合、つまり夜間摂食率は約66.1%であった。摂食行動が最も少なかったのは午前10時から12時の間で、その摂食行動時間は4分10秒±3分6秒であった。また、摂食行動が最も多かったのは深夜0時から2時の間で、その摂食行動時間は13分48秒±6分0秒であった。

一日の摂水行動時間に対する暗期の摂水行動時間の割合、つまり夜間摂水率は約77.3%であった。摂水行動が最も少なかったのは正午の12時から14時の間で、その摂水行動時間は6秒±18秒であった。また、摂水行動が最も多かったのは午前4時から6時の間で、その摂水行動時間は2分24秒±1分48秒であった。

一日の毛づくろい行動時間に対する暗期の毛づくろい行動時間の割合、つまり夜間毛づくろい率は約61.5%

Fig. 6 Durations of feeding, drinking and grooming in a day.

These durations indicate at intervals of two hours. Light period is the time from 8 to 20 o'clock, dark period is the time from 20 to 8 o'clock. All durations prolonged at twelve hours from six in the evening to six in the next morning.

であった。毛づくろい行動が最も少なかったのは午後14時から16時の間で、その毛づくろい行動時間は20分12秒±13分42秒であった。毛づくろい行動が最も多かったのは午前4時から6時の間で、その毛づくろい行動時間は47分42秒±11分12秒であった。

一日の全顎運動時間に対する暗期の全顎運動時間の割

Fig. 7 Duration of a series of feeding.

Each histograms show the number of each durations during six hours indicated in the figure. The abscissa indicates the duration of a series of feeding. The ordinate indicates the number at the duration of 50 sec. The number of the ordinate is total of 9 cases.

Fig. 8 Interval between a series of feeding and the next one.

Each histograms show the number of each intervals during six hours indicated in the figure. The abscissa indicates the interval between a series of feeding and the next one. The ordinate indicates the number at the interval of 100 sec. Others are same as in Fig. 7.

合, つまり夜間全顎運動率は約 63.1% であった。全顎運動が最も少なかったのは午後 14 時から 16 時の間で, その全顎運動時間は 26 分 12 秒 $\pm$ 15 分 12 秒であった。また, 全顎運動が最も多かったのは午前 2 時から 4 時の間で, その全顎運動時間は 63 分 24 秒 $\pm$ 10 分 30 秒であった。

5. 摂食行動の継続時間

Fig. 7 は一連の摂食行動の継続時間を度数分布で示したものである。暗期では, 継続時間の短い摂食行動がとくに増加していた。継続時間の短いもので 6 秒, 長いものでは 13 分 35 秒であった。

6. 摂食行動の間隔

Fig. 8 は一連の摂食行動と次の摂食行動との時間間

隔を度数分布で示したものである。暗期では摂食行動は短い間隔で頻繁に起こった。日中での摂食行動回数は少なく, その間隔は一定の傾向を持たず, 分散していた。間隔の短いもので約 10 秒, 長いものでは約 6 時間であった。1 日当たりの摂食行動回数はラットによって大きく異なっていた。少ないもので 14 回, 多いもので 39 回であった。

7. 連続咀嚼回数

Fig. 9 は一連の摂食行動において一定のリズムを有する咀嚼運動の連続する回数を度数分布で示したものである。午前 8 時, 午後 4 時, 午前 0 時頃の一連の摂食行動のいずれもで連続咀嚼回数の少ない咀嚼運動が多かった。それらの傾向についてはそれぞれの時間帯ではとく

Fig. 9 The number of chewing strokes in a series of chewing.

EMG record in the histogram is a part of a series of feeding and has two series of chewing (A and B), ten and four chewing strokes respectively. The abscissa indicates the number of chewing strokes which separates every four times in a series of chewing. The ordinate indicates per cent of frequency of the series of chewing which has same number of chewing strokes to total number of series of chewings in a day.

に差異はなかった。連続咀嚼回数 16 回以下のものの一連の咀嚼運動の総数に対する割合は 7 割以上であった。この中で連続咀嚼回数の少ないものは 2 回、多いものは 94 回であった。

8. 種々のリズムカルな顎運動

Fig. 10 は筋電図をもとに種々のリズムカルな顎運動のサイクル、チューイングストロークの持続時間、サイクルから持続時間を差し引いたインターバルを比較したものである。一連の行動の中頃のリズムについて、平均値をもとに検討した。

摂食行動時の咀嚼運動のサイクルは 196.0 ± 16.1 msec (約 5.1 Hz), チューイングストロークの持続時間は 102.0 ± 15.5 msec, インターバルは 94.0 msec であった。

摂水行動時の顎運動のサイクルは 151.2 ± 11.8 msec (約 6.6 Hz), チューイングストロークの持続時間は

32.5 ± 5.1 msec, インターバルは 118.7 msec であった。

毛づくろい行動時の顎運動には 3 種類の異なるリズムがあった。毛づくろい行動時のリズムカルな顎運動の中でサイクルの短いものは 96.4 ± 7.3 msec, 中間のものは 194.4 ± 22.3 msec, 長いものは 252.0 ± 20.9 msec であった。チューイングストロークの持続時間では短いものは 39.5 ± 2.4 msec, 中間のものは 82.8 ± 21.3 msec, 長いものは 120.0 ± 12.6 msec であった。リズムカルな顎運動の中でサイクルの変異係数が 7.6% と最も小さかったものは毛づくろい行動時の短いサイクルのタイプであった。

9. 咀嚼運動のリズム変化

Fig. 11 は咬筋筋電図をもとにリズムカルな咀嚼運動が一連の摂食行動の初期, 中頃, 終了間際でどのように変化するかを示したものである。午前 0 時頃の一連の摂食行動の初期, 中頃, 終了間際のそれぞれのサイクル,

チューイングストロークの持続時間, インターバルを比較した. サイクル, チューイングストロークの持続時間, インターバルは実験例によって, 大きく変動した. また, 一連の摂食行動中でも大きく変動した. サイクルについては短いもので 166.8 ± 10.8 msec, 長いものでは 239.6 ± 19.2 msec であった. サイクルは一連の摂食行動の過程では変化に一定の傾向がなかった. しかし, チューイングストロークの持続時間やインターバルについては一連の摂食行動の過程で, その変化に一定の傾向が認められた. 摂食行動の進行とともに, チューイングストロークの持続時間は短くなり, インターバルは長くなる傾向が認められた.

10. 安静時の放電の持続時間と間隔

Fig. 12 は安静時に見られるバースト放電とユニット放電の持続時間と間隔を度数分布で示したものである. 縦軸は3実験例 (A, B, C) の合計数である. バースト放電の持続時間は平均で 4.5 ± 1.8 sec であった. また, その発生間隔は平均で 126.7 ± 103.7 sec であった. ユニット放電の持続時間は平均で 39.9 ± 37.6 sec であった.

考 察

本実験には慢性実験が比較的行ないやすく, ヒトと同様に咀嚼に際して, 臼磨様の顎運動を行なうラットを用いた. ラットやマウスからヒトに至るまで, 哺乳類にも広く昼夜のリズムが見られる. 動物の活動と休止の時間

Fig. 10 Rhythms of jaw movements.

C indicates a series of chewing in feeding, D ; drinking, G ; three kinds (1, 2 and 3) of grooming.

Each histograms show rhythms of five types of the jaw movement. Cycle is the interval between the beginning of a burst and the beginning of the next burst, duration is the duration of a burst, interval is the interval between the ending of a burst and the beginning of the next burst.

Fig.11 Cycle, duration and interval of EMG burst in a series of chewing in feeding. Beginning indicated in the histogram is the first stage of a series of feeding, middle ; the middle stage, end ; the last stage.

は通例、日周変動を示し、摂食、摂水、性行動、攻撃行動、発声、授乳、巣作り、それに脳内自己刺激行動などに昼夜リズムが存在することが明らかにされている¹⁻¹⁴⁾。行動とは動物が外界に向かって行なう動きであるが、リズムに関する従来の研究は行動そのものや行動の結果生じる変化を直接測定することによって検討したものである。例えば、行動量は動物が動くことによって生じる磁界の変化量やケージの振動量として、また、摂食量、摂水量は餌や給水瓶の水の変化量として調べたものである^{3, 6, 10, 11)}。

しかし、顎運動のような小さい動きをこのような方法

Fig.12 Duration and interval of EMG burst and duration of unit discharge in resting time.

The number in the ordinate is total of three cases.

で捉えることは難しく、また、摂食行動や摂水行動等は行動の結果としての餌や水分の量的変化として把握するのみで行動の過程として捉えることは困難であった。このような運動量の小さい顎の動きなどは従来からX線撮影法^{15, 16)}や筋電図法¹⁷⁻¹⁹⁾などによって調べられていた。しかし、X線撮影法では長時間にわたって観察することはできない。筋電図の研究はCarlsöö (1952)²⁰⁾によってヒトに応用されて以来、種々の動物について筋電図による筋の活動状態が研究されてきた。ラットについては、Funakoshiら (1973)²¹⁾やWeijsら (1975)¹⁷⁾が先駆的研究を行なっている。しかし、今までのほとんど

の筋電図学的研究は特定の動きを長くて数時間の連続記録によって分析しようとするものであった。

筋電図によって、わずかな動きあるいは体全体の移動を伴わない動きを24時間以上にわたって記録し、特定器官の働き方によって筋電図がどのようなパターンを呈するか、さらに、その筋電図から筋活動つまり特定器官の動きがどのような様式で繰り返されるのかを調べた報告はないようである。

本研究では、ラット咬筋の筋電図を24時間以上連続で導出し、その筋活動からラット顎運動のパターン、顎運動時間、顎運動のリズム特性などを調べ、顎運動を伴う日常の行動を定性的、定量的に検討した。

1. 種々の行動時の咬筋筋電図

顎運動を伴う行動には摂食、摂水、毛づくろい行動などがある。これらの行動の中で摂食、摂水行動時に両側咬筋の筋電図がどのようなパターンを呈するかについては、従来より皮下に記録電極を埋め込み、自由行動下で筋電図を導出することによって分析した報告がある^{19, 22-26)}。これらの研究は摂食時や摂水時の筋活動が咀嚼筋の種類によってどのように異なるのか、また、そのリズムの特徴について調べたものであり、一連の摂食行動や摂水行動の過程の一部について短時間の記録をもとに検討したものである。

本実験でも、このような行動時には咬筋筋電図は、これらの報告と同様の特有のリズミカルな波形を呈した。しかし、本実験では24時間連続して咬筋筋電図を記録したため、一連の摂食行動や摂水行動が1日の中でどのように繰り返されるのか、毛づくろい行動まで含めた行動がどの程度の時間行なわれるのかが分かった。

摂食行動では、まず切歯で餌を咬断するときに生じる音と同時に持続時間の長い振幅の比較的小さい放電が生じ、1秒ないし数秒後に持続時間の短い振幅の大きいリズミカルな放電が約5.1 Hzの頻度で数秒ときには10秒前後続いた。リズミカルな放電が発生するときに、ラット頬部がリズミカルに膨らむことから、このとき臼歯部で小さくなった餌を粉碎していることが分かった。しかし、このときの咀嚼する音は小さく記録することができなかった。このように切歯で咬断するときと臼歯で粉碎するときでは、咬筋活動のパターンに差異があった。摂食行動では両側咬筋の筋電図の振幅にほとんど差異が認められなかった。

Thomas ら (1983)¹⁹⁾ はラットの摂食時の咬筋筋電図をもとに、食物の硬さや大きさの違いによって咀嚼リズムが変化すること、餌を切歯で咬断するときは臼歯で粉

砕するときに比べ放電の持続時間が約2倍長いことを報告している。また、Thexton ら (1975)²²⁾ は咀嚼筋の筋電図のパターンが1回の咀嚼シリーズの中で食物の粉碎過程とともに変化すると述べている。さらに、Ahlgren (1967)²⁷⁾ や Morimoto ら (1985)²⁶⁾ は食物の種類によって咀嚼筋筋電図のパターンに差異があることを報告している。

摂水行動では、かなり小さい振幅のリズミカルな放電が発生したが、一連の過程で所々放電が発生しない期間があった。この長さは1秒前後で、このとき息継ぎを行なっているものと思われる。摂水行動時の筋電図も両側でほとんど差異は認められなかった。山本ら (1981)²⁸⁾ も摂水行動時の咬筋、側頭筋、顎二腹筋の筋電図を記録し、摂水時のそれぞれの筋の活動様式の差異を検討し、リズミカルな摂水運動が1～2秒間休止する間欠的なパターンが摂水時の特徴であると述べている。咀嚼筋の筋電図をもとにした今までの報告は、いずれもそのリズム様式や種々の咀嚼筋の作用の差異について検討したもので、行動様式の特徴を筋電図から解釈しようとするものではなかった。

ラットの毛づくろい行動も顎運動を伴うもので、咬筋筋電図は種々の特徴ある波形を示した。また、この波形にはリズミカルなものとうでないものがあり、毛づくろい行動が多様であることが筋電図から明らかになった。しかし、いずれの毛づくろい行動も口吻部を毛づくろいする部位にもっていくために、頭部の回転を伴うのが通常である。このような頭部の回転を伴う毛づくろい行動の場合、両側咬筋の活動の大きさに明らかな差異が認められた。例えば、左側の胴部や尾部あるいは前肢、後肢を毛づくろいする場合、左側咬筋の筋電図は右側に比べ明らかに増大していた。頭部を前後に屈曲させると咀嚼筋筋電図が変化することはすでに報告されている²⁹⁻³⁰⁾。Funakoshi ら (1973)²¹⁾ は除脳した両側迷路破壊のラットの頭部を左右に回転させると、回転側の咀嚼筋筋電図が増加し反対側が減少すること、さらに、このような反応は両側の第1～第3頸神経切断によって消失すること、また頸神経の電気刺激により同側閉口筋から潜伏約20～40 msecの誘発筋電図が記録されることなどから、ラットに緊張性頸反射が存在することを報告している。このことから毛づくろい側の咬筋活動が増大したのは頭部の回転によって緊張性頸反射が起こったためであると考えられる。

このように咬筋の筋電図は顎運動を伴う行動の特徴を示しており、筋電図をもとに行動の質的、量的変化をと

らえることは可能であると考え.

2. 安静時の咬筋筋電図

安静時にも、しばしば特徴あるバースト放電が発生した. このときラットは開口運動している場合が多かった. いわゆる「あくび」ではないかと考えられる. このバースト放電の前後にユニット放電がしばしばあらわれたが、ユニット放電の間隔は時間経過とともに変化した. このユニット放電は咬筋の緊張に関係しているものとする. このように安静時にも顎運動や顎筋の緊張調節が不定期に行なわれていることが分かった.

3. 顎運動の時間

顎運動を伴う種々の行動にはそれぞれ特徴ある筋電図が生じる. この筋電図をもとにそれぞれの行動の1日当たりの積算時間の平均値を算出した. 摂食行動は1時間44分、摂水行動は15分18秒、毛づくろい行動は7時間4分であった. これらを合計した、いわゆる全顎運動では9時間3分であった. このことから、顎が何らかの動きを行なっている時間は1日の約38%であること、毛づくろい行動のための顎運動時間が全顎運動時間に占める割合がもっとも大きいこと、また、摂食行動に1日の約7.2%の時間を割いていることなどが分かった. 本研究では摂食、摂水、毛づくろい行動量を筋電図のパターンから判断した行動時間で検討したが、従来の研究は摂食、摂水による餌や水の量の変化を測定し、その結果から日リズムなどを論じたもの^{11,14)}がほとんどで、1日のどれくらいの時間が各種の行動に費やされているのかという点について言及したものはないようである.

4. 顎運動の日内変動

筋電図のパターンから判断した各種の行動時間を2時間単位で累計してみると、いずれの行動時間も夕方6時から翌朝6時までの間で増加し、朝6時から夕方6時までの間で減少することが分かった. 本実験では明期を朝8時から夜8時までとし、暗期を夜8時から朝8時までとしていることから、各行動量の変化と明暗リズムとは約2時間のずれがあった. 夜間摂食率は約66.1%、夜間摂水率は約77.3%、夜間毛づくろい率は約61.5%であった. 摂水行動は他の行動に比べ、とくに夜間の行動の割合が大きかった. 夜間顎運動率は約63.1%であった. このことから顎運動を伴う種々の行動にも日内変動リズムが存在することが分かった. 明暗リズムと動物の生理活動の関係についてはこれまで多くの研究が行なわれてきた⁶⁻¹⁴⁾. しかし、本研究のように筋電図の波形をもとに明暗リズムと筋活動の関係を論じた報告はない. 西尾ら(1980)¹⁴⁾は給餌、給水量の変化からラットなど

の夜行性動物は暗期に主として摂食、摂水行動を行なうことを報告している. この中で正常成熟ラットは暗期に1日の総摂食量の約80~90%、総摂水量の約90%を摂取すると述べている. また、Ikedaら(1987)⁶⁾は光センサーを用いてマウスの摂食、摂水行動の時間をしらべ、マウスは暗期に1日の総摂食量の79.6%、総摂水量の84.0%を摂取すると述べている. これらの夜間摂取率が本実験の測定結果と異なることの要因として、西尾らは摂食量、摂水量の変化を測定するという、いわゆる行動の結果を評価しているのに対し、また、Ikedaら⁶⁾はマウスを用いてはいるが給餌器や給水器に動物が接近したときのシグナルで行動を評価しているのに対し、本実験では行動中の筋電図を記録し、摂食や摂水行動の過程における運動を評価したことが考えられる. しかし、顎運動が夜間において増大するということは咬筋筋電図の24時間記録によって、はじめて明らかになったことである. このように咬筋活動にサーカディアンリズムが存在することが分かった.

5. 摂食行動の継続時間

一連の摂食行動の継続時間は行動ごとに異なり、短い行動が多く、長いものが少ないという傾向があった. とくに夜間では一連の摂食行動の継続時間の短いものが増加していることから、夜間の摂食行動時間の増加は一連の摂食行動が長くなることよりも行動の回数が増加しているためと考えられる.

6. 摂食行動の間隔

摂食行動と次の摂食行動との間隔は一定ではなく、10秒前後という短い間隔で摂食行動を再開するものもあれば、約6時間という長い間隔で再開するものもあった. また、1日当たりの摂食行動の回数はラットの個体によって大きく異なっていた. しかし、夜間では摂食行動の間隔は短く、行動が頻繁に起こることが分かった. このような摂食行動回数や、その間隔時間について調べることは従来の方法では困難である. ただ、摂水行動については、その回数や間隔を摂水時の電気抵抗の変化で調べ、夜間に回数が増加し、行動の間隔が短くなるとの報告³¹⁾がある.

7. 連続咀嚼回数

一連の摂食行動において一定のリズムで繰り返される咀嚼運動の回数は少ないもので2回、多いもので94回と大きく変動した. しかし、16回以下のものの頻度が全体の7割以上を占めていることから、ラットの咀嚼運動は少ない回数の連続運動が多いと考えられる. この傾向は摂食行動の時間帯では、ほとんど変化がなかった.

8. 種々のリズムカルな顎運動

リズムカルな顎運動は摂食、摂水、毛づくろい行動時にみられた。これらのリズムは若干変動するが、おおむねそれぞれ一定の特徴を有していた。咀嚼運動のサイクルは約 5.1 Hz, 摂水行動時の顎運動では約 6.6 Hz で、毛づくろい行動では約 4.0 Hz, 約 5.1 Hz, 約 10.4 Hz の 3 通りあった。

筋電図をもとに咀嚼運動のサイクルを調べた報告は多くある。Weijs ら (1975)¹⁷⁾ はラットの咀嚼筋の筋電図から咀嚼サイクルを調べ、その中で咀嚼運動は 192 ± 23 msec のサイクルで繰り返されると述べている。これは約 5.2 Hz に相当し、本実験の結果とほぼ同じであった。

摂水行動時の顎運動のリズムについては Yamamoto ら (1982)²⁴⁾ が筋電図をもとに調べ、摂水行動時の顎運動は約 7 Hz で繰り返されると述べている。この結果は本実験の結果と少し異なっていた。毛づくろい行動のリズムに関する報告はないようである。この毛づくろい行動にはリズムの異なるものがあり、毛づくろい行動が一樣でなく、場合によって異なった行動をしていることがうかがえる。

9. 咀嚼運動のリズム変化

咀嚼運動のリズムが一連の摂食行動の過程で変化するものかどうかを検討した。サイクルについては摂食行動の過程で変化するが、その傾向は一樣ではなかった。しかし、咬筋活動の持続時間やインターバルについては一連の摂食行動が進行するにつれて、持続時間は短くなり、インターバルは長くなるという一様な変化傾向が認められた。Thexton ら (1975)²²⁾ もラット咀嚼筋の筋電図のパターンが、一連の咀嚼過程で食物が粉碎されるにつれて変化することを報告している。Thomas ら (1983)¹⁹⁾ はラット咬筋の咀嚼時の筋電図を調べ、餌の硬さや大きさによって、サイクル、チューイングストロークの持続時間、インターバルが変化することを報告し、サイクルは小さなペレット状の餌を咀嚼した場合では 5.3 Hz, 大きなペレット状の餌では 5.5 Hz, パンのような柔らかいものでは 6.4 Hz, さらにプリンのようなものでは 10.5 Hz であったと述べている。また、持続時間は、ペレット状の餌の場合、 99 ± 6 msec であるのに対し、パンやプリンのような餌の場合、それぞれ 78 ± 7 msec, 43 ± 7 msec であったと述べている。食塊が軟らかくなると咀嚼運動における噛み締め時の放電持続時間は短くなるようである。このことから、本実験で得られた摂食行動の一連の過程でのチューイングストローク

の持続時間の短縮と、インターバルの延長は、おそらく食塊の粉碎による食塊の性状の変化によるものと考えられる。

10. 安静時の放電の持続時間と間隔

安静時にも筋活動はしばしば認められた。これらは顎の動きを伴う場合もあったが、伴わない場合もあった。バースト放電の時は開口動作を伴い、ユニット放電の時は顎の動きは認められなかった。バースト放電の持続時間は他の種々の行動時の顎運動における放電に比べ、平均 4.5 ± 1.8 sec とかなり長かった。これは安静時の顎運動が種々の行動時の顎運動と全く性質の異なるものであることを示していると考えられる。

以上のことから、顎運動のような小さな動きも長時間の筋電図記録によって、その特徴を捉えることができ、咬筋筋電図をもとに顎運動を伴う行動の解析が可能であると思われる。

結 論

ラットの顎運動を伴う種々の行動を、両側咬筋筋電図の 24 時間の記録をもとに解析した。

その主な結果は次の通りである。

1. 摂食、摂水、毛づくろい行動時に、咬筋筋電図はそれぞれ特徴あるパターンを示した。
2. 安静時にも、しばしば特徴ある咬筋筋電図が記録された。
3. 1 日当たりの摂食行動時間は平均 1 時間 44 分であった。摂水行動時間は平均 15 分 18 秒であった。毛づくろい行動時間は平均 7 時間 4 分であった。
4. 摂食、摂水、毛づくろい行動は夜間に行動時間が増大するサーカディアンリズムを有していた。
5. 夜間に摂食行動時間が増大するのは、継続時間の短い摂食行動が多数繰り返されるからであった。
6. チューイングストロークが 16 回以下の連続咀嚼運動の頻度は連続咀嚼運動の全回数の 7 割以上を占めていた。
7. 摂食、摂水、毛づくろい行動は一定の特徴あるリズムを有する顎運動であった。そのサイクルは摂食行動では約 5.1 Hz, 摂水行動では約 6.6 Hz, 毛づくろい行動では約 4.0 Hz, 約 5.1 Hz, 約 10.4 Hz の 3 通りであった。
8. 咀嚼運動時のチューイングストロークの持続時間は一連の摂食行動の進行に伴って短縮し、逆にインターバルは延長した。
9. 毛づくろい行動時に頭部を左右に曲げた場合、曲げた側の咬筋活動が増大した。

以上のことからラット咬筋の筋電図をもとに、ラットの顎運動を伴う日常行動の解析は可能であると考ええる。

引用文献

- 1) 龍味哲夫：実験動物の体温と活動のリズム。ラボラトリーアニマル 4：37-41, 1987.
- 2) 斉藤 徹：IVCS系雌マウスにおける自発運動の日周期および性周期リズムについて。実験動物技術 15：105-107, 1980.
- 3) 栗原 久：F 344 / DuCrj (Fischer) 系ラットの行動特性、自発運動および条件回避反応習得過程について。Exp. Anim. 29：327-333, 1980.
- 4) 佐藤徳光：動物実験の基本。西村書店、新潟、1986, 22-25.
- 5) Richter, C. P. : Sleep and altered states of consciousness. Proc. Res. Assoc. Nerv. Ment. Dis. Baltimore, 1967, 8-29.
- 6) Ikeda, T. : An actograph for small laboratory animals controlled by a personal computer. Exp. Anim. 36：453-457, 1987.
- 7) 辻敬一郎：齧歯類の行動と遺伝—マウスを中心に—。代謝 17：495-508, 1980.
- 8) 斉藤 徹, 高橋和明：タッチリミットスイッチによる実験小動物の飲水行動量測定装置について。Exp. Anim. 28：405-407, 1979.
- 9) 中山昭男：続バイオリズムその機構（須田正巳他編）。講談社サイエンティフィック、東京、1979.
- 10) 斉藤 徹, 勝山慎, 海老野耕一, 高橋和明：雄マウスにおける飲水行動量（リッキング回数）パターンの日周期リズムについて。Exp. Anim. 29：359-363, 1980.
- 11) 鳥居隆三, 下田和孝, 花田耕一, 高橋清久：照明可変装置付新型ラット用クリーンラックの有用性—ラット摂水量および血中の corticosterone 値の日内変動による検討。Exp. Anim. 34：57-62, 1985.
- 12) 川上正澄, 高坂睦年：生体リズムの発現機構。理工学社、東京、1984.
- 13) 川村 浩：新生理学大系第13巻—生体リズムの生理学（鳥居鎮夫, 川村 浩編）。医学書院、東京、1988, 1-25.
- 14) 西尾卓司, 中川八郎：摂食、摂水リズムと時刻学習。代謝 17：631-645, 1980.
- 15) Weijs, W. A. : Mandibular movements of the albino rat during feeding. J. Morph. 145：107-124, 1975.
- 16) Hiiemae, K. and Ardran, G. M. : A cinefluorographic study of mandibular movement during feeding in the rat (*Rattus norvegicus*). J. Zool. 154：139-154, 1968.
- 17) Weijs, W. A. and Dantuma, R. : Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat. J. Morph. 146：1-34, 1975.
- 18) O'Dell, N. L., Todd, G. L. and Bernard, G. R. : Muskuloskeletal arrangements for lateral mandibular movements in the rabbit and the rat : electromyographic and other analyses. J. Dent. Res. 49：1111-1117, 1970.
- 19) Thomas, N. R. and Peyton, S. C. : An electromyographic study of mastication in the freely-moving rat. Archs Oral Biol. 28：939-945, 1983.
- 20) Carlssö, S. : Nervous coordination and mechanical function of the mandibular elevators. Acta Odont. Scand. 10：1-132, 1952.
- 21) Funakoshi, M. and Amano, N. : Effects of the tonic neck reflex on the jaw muscles of the rat. J. Dent. Res. 52：668-673, 1973.
- 22) Thexton, A. J. and Hiiemae, K. M. : Masticatory electromyographic activity as a function of food consistency. J. Dent. Res. 54 (special issue A) : 193, 1975.
- 23) Hiiemae, K. M. : Mammalian mastication : a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. In : Development function and evolution of teeth (ed. by Butler, P. M. and Joysey, K. A.) . Academic Press, London, 1978, 339-398.
- 24) Yamamoto, T., Matsuo, R., Fujiwara, T. and Kawamura, Y. : EMG activities of masticatory muscles during licking in rats. Physiol. Behav. 29：905-913, 1982.
- 25) Yamada, Y. and Shimada, K. : Masticatory muscle activities during rhythmic jaw movement associated with tooth contact in lightly anesthetized rats. Exp. Neurol. 85：169-177, 1984.
- 26) Morimoto, T., Inoue, T., Nakamura, T. and Kawamura, Y. : Characteristics of rhythmic jaw movements of the rabbit. Archs Oral Biol. 30：673-677, 1985.
- 27) Ahlgren, J. : Kinesiology of the mandible. An EMG study. Acta Odont. Scand. 25：593-611, 1967.
- 28) 山本 隆, 松尾龍二, 東 智, 河村洋二郎：溶液摂取時の licking pattern と咀嚼筋活動の分析。味と匂のシンポジウム論文集 15：141-144, 1981.
- 29) Kawamura, Y. and Fujimoto, J. : Some physiologic considerations on measuring rest position of the mandible. Med. J. Osaka Univ. 8：247-255, 1957.
- 30) Halbert, R. : Electromyographic study of head position. J. Canad. Dent. Assoc. 24：11-23, 1958.
- 31) Mori, T., Nagi, K. and Nakagawa, H. : Dependence of memory of meal time upon circadian biological clock in rats. Physiol. Behav. 30：259-265, 1983.