原著論文

咀嚼運動機能の生後発達に対する長期の粉末飼料飼育の影響

森田 匠¹⁾, 藤原琢也²⁾, 高須寛貴²⁾
齋藤恵介²⁾, 後藤滋巳²⁾, 平場勝成¹⁾

¹⁾ 愛知学院大学歯学部生理学講座

²⁾ 愛知学院大学歯学部歯科矯正学講座

〔受付：平成23年5月9日〕

Effects of long term raising on soft diet on the functional developments of mastication

Takumi Morita¹⁾, Takuya Fujiwara²⁾, Hiroki Takasu²⁾
Keisuke Saito²⁾, Shigemi Goto²⁾, Katsunari Hiraba¹⁾

¹⁾ Department of Physiology, School of Dentistry, Aichi Gakuin University

²⁾ Department of Orthodontics, School of Dentistry, Aichi Gakuin University

[Received: May 9, 2011]

Key words: masseter, mastication, soft diet, EMG, functional developments

Abstract: It may be expected that experience of the different kind food during postnatal development, such as milk (liquid) at preweaning stage, weaning food (semi-liquid) at weaning stage and pellet (solid) at postweaning stage, should be crucial for development of ability to adapt mandibular movement and masticatory muscle activities to physically different food. Two groups of rabbits were raised on pellet and powder diet from 6-weeks old (just after weaning) to 33-weeks old during postnatal development, respectively. Around 31-32 weeks old, short term recordings of jaw movements and EMGs of the masseter muscle were made not only during mastication of the primary diet, but also during mastication of the diet which was used in the other group. The data obtained from the two groups during mastication of the same diet were compared to examine effects of the long term raising on soft food on functional developments of mastication. It was found that the rabbits of the powder-raised group were able to masticate pellet with no difficulty and no hesitance, even though this was the first time for the rabbits to masticate pellet at all. Mandibular movement pattern of the powder-raised group during pellet mastication was found to be of grind type, which was similar to those observed in the pellet-raised group during the same diet, pellet mastication. There was no significant difference in a number of chewing cycles consisting of a chewing sequence and in duration of jaw-closing phase between the two groups during mastication of 1-g pellet. These findings suggest that long term powder raising would not necessarily lead to impairment of the masticatory function to adapt masticatory apparatus to physically different diet, especially to hard diet. However, not fundamental but notable functional differences between the two groups were found; 1) duration of the jaw-opening phase was shorter in the powder-raised group compared with the

pellet-raised group and 2) the masseter muscle activities appeared in the jaw-opening phase in the powder-raised group and the corresponding difference in the trajectories of the jaw movement was found between the two groups.

抄録 咀嚼運動機能の生後発達において、発育時期に応じて適切な食品を咀嚼することによる運動学習の側面があると推測される。そこで本研究では、ウサギを用いて離乳後（6週齢）から成獣（33週齢）に至るまでの生後発達の過程で、固形飼料で長期間飼育した群と粉末飼料で長期間飼育した群の2群を用いて、咀嚼器官の特に咀嚼運動機能面に及ぼす影響を検討した。各群においては、離乳後から与えてきた本来の飼料を摂取している時の下顎運動や咀嚼筋筋電図を記録することに加えて、固形飼料飼育群にはこれまで咀嚼経験のない粉末飼料を、粉末飼料飼育群には固形飼料を実験終了時に短期間咀嚼させて、下顎運動パターンや咀嚼筋筋電図を比較検討した。その結果、粉末飼料飼育群のウサギは固形飼料を全く躊躇することなく咀嚼し、その時の下顎運動はグラインド運動が主体であった。さらに、咀嚼回数が増加する、あるいは咬合相の持続時間が延長するなどの咬合力の負荷補償機序の発達不良を示唆する所見は、粉末飼料飼育群では認められなかった。以上のことから、固形飼料を咀嚼するのに適しているグラインドタイプを選択し、且つ実行する基本的な咀嚼機能は、長期の粉末飼料飼育によっても大きく阻害されないことが判明した。しかしながら、両群の咀嚼機能は全く同一ではなく、以下に示す機能的相違点も存在した。1) 粉末飼料飼育群では、開口相の持続時間が固形飼料飼育群に比して短かった。2) 固形飼料飼育群ではみられない咬筋の開口相での活動が粉末飼料飼育群では存在し、この咬筋活動に対応して両群では下顎運動軌跡が一部分異なっていた。

キーワード：咬筋，咀嚼運動，粉末飼料，筋電図，生後発達

I. 緒 言

近年、柔らかい食品が好まれる傾向にあり、軟性食品を幼少期から大人に至るまでの長期間にわたって摂取する事が及ぼす顎口腔系への影響が強く懸念されている。このような影響を検討する目的で、粉末飼料や液状飼料を長期間摂取させた場合の動物実験がなされ、顎顔面の骨格形態的観察や、咀嚼筋の形態的あるいは組織化学的解析が行われている¹⁻¹⁰⁾。食品の硬さや大きさなどの物性だけでなく、液状か粉末かといった性状の違いが下顎運動パターンや咀嚼筋活動に大きな影響を与えることは周知のことであるが¹¹⁻¹³⁾、物性や性状が大きく異なる飼料を長期にわたって摂取し続けた場合の顎口腔系の機能に対する影響はあまり検討されていない。

また、咀嚼の過程で食品の性状が経時的に変化し、その変化に対して咀嚼運動は瞬時に対応しながら営まれている。このような瞬時の適応機構については、古くは開口反射に始まり、近年明らかにされてきた咬合力の負荷補償機序^{14, 15)}など多くの機序が明らかになりつつある。固形飼料に代表される、硬さと厚み（大きさ）を持った飼料を咀嚼する場合、食品を粉砕して小さくする必要がある。この機能と密接に関係するのが臼摩運動（グラインド運動）である。歯根膜並びに閉口筋の筋紡錘からの

感覚入力に閉口筋の興奮性を高める事が明らかにされている^{14, 16-19)}。従って、グラインド運動中の上下臼歯に飼料が介在する事は、歯根膜の機械受容器を刺激するだけでなく、顎間距離を増加させる事で筋紡錘由来の感覚入力を増加させる¹⁸⁾。グラインド運動中に強い咬合力が発生し、硬い食品の粉砕を容易にしているのは、上記のような歯根膜並びに閉口筋の筋紡錘からの感覚入力が必要な役割を果たしていると考えられている^{14, 15, 20-22)}。もし離乳後の固形飼料咀嚼の経験が、このような咬合力の負荷補償機序の生後発達に重要であるならば、固形飼料咀嚼の経験がない場合には、咬合力の負荷補償機序が十分発達していない可能性が考えられる。

以上の様に下顎運動パターン並びに咀嚼筋活動や咀嚼器官の各種適応機序は、生後の母乳の吸啜運動から始まり、離乳食などの液状食さらには離乳後の固形食と言うように、発育時期に応じて適切な食品を咀嚼することによる運動学習の側面があると推測される。そこで本研究では、ウサギを用いて固形飼料で長期間飼育した群と粉末飼料で長期間飼育した群の2群を用いて以下の検討を行った。各群においては、幼少期から与えてきた本来の飼料を摂取している時の下顎運動や咀嚼筋筋電図を記録することに加えて、固形飼料飼育群にはこれまで咀嚼経験のない粉末飼料を、粉末飼料飼育群には固形飼料を実

験終了時に短期間咀嚼させて、下顎運動パターンや咀嚼筋筋電図を比較検討することによって、離乳後から成獣に至るまでの過程で粉末飼料を長期間摂取させた場合の咀嚼器官の生後発達、特に咀嚼運動機能面に及ぼす影響を検討した。

具体的には、粉末飼料飼育群のウサギは1) 固形飼料を咀嚼できるのか否か、2) できるとした場合、固形飼料を咀嚼するときの下顎運動パターンはチョップタイプかグラインドタイプか、3) 固形飼料を咀嚼できる場合、咬合力の負荷補償機序の発達の指標と考えられる、固形飼料単位 g 当たりの咀嚼回数や咬合相の持続時間に両群で違いが無いのかと言った点について検討した。

II. 試料と方法

1. 外科処置

雄の日本白色家ウサギを固形飼料飼育群 (7羽)、粉末飼料飼育群 (5羽) に分け、離乳直後 (約6週齢) から33週齢まで飼育した。飼料は、固形飼料としてペレット状CR-3 (日本クレア) を用い、粉末飼料としてはCR-3を粉末状にすり潰したものを使用した。咀嚼時の顎運動および咬筋筋電図 (以下 EMG) を記録するため、28週齢時に外科処置を行った。ケタミン (75 mg/kg, ケタラル 50, 三共) を筋肉内注射後、耳静脈よりウレタン (1000 mg/kg) 麻酔を行った。下顎切歯点の運動を記録する為にオトガイ部に磁石を歯科用接着性レジメンメントにて接着し、この磁石の動きを検出する為の磁気センサーを鼻骨に取り付けた²³⁻²⁵⁾。咬筋 EMG 記録の為にテフロンコートしたステンレススチール線 (φ 0.25 mm) の先端に、直径約 2 mm のリング状にした銀線 (φ 0.3 mm) を取り付けた電極を、左右咬筋表層の前方部に縫合した。縫合した電極は皮下を通し、頭部に設置したコネクタに接続した。1週間の回復期間と1週間のトレーニング期間 (29週齢、後述) の後、無拘束自由摂食時の顎運動および咬筋 EMG 記録を行った (30~33週齢)。これらの外科的処置ならびに実験は愛知学院大学歯学部動物実験指針に則って行った。

2. 記録環境とプロトコール

外科処置からの回復後に、半透明のプラスチック製の箱 (幅41 cm, 奥行55 cm, 高さ36 cm) の中で摂食を行うようトレーニングを行った (図1)。各個体は1日当たり10~30分間 (固形飼料飼育群は5~10 g の固形飼料のみ、粉末飼料飼育群では3~5 g の粉末飼料のみ) を顎運動記録と EMG 記録を行いながら摂取させた。

図1 実験概況

無拘束自由摂食時の顎運動と咬筋 EMG の同時記録を行った。顎運動は下顎骨オトガイ部に取り付けた磁石の運動を、鼻骨に設置した磁気センサーを用いて計測した。ウサギはポリプロピレン製の箱の中で箱前方の引き出しから固形あるいは粉末の飼料を与えた。

Fig. 1 Schematic illustration of the experimental setup Rabbit was in a semi-transparent box and fed with pellet or powder diet in a tray. To record the movement of the lower incisal point, a magnet was attached to the mentum and a magnetic sensor was fixed to the nasal bone to detected the movement of the magnet. Jaw movements and EMGs of the masseter muscle during mastication were recorded under freely moving condition.

トレーニングの前日は絶食をした。各個体は日を変えて2~3回トレーニングを行った。

本実験では本来の飼料に加えて、固形飼料飼育群には粉末飼料を、粉末飼料飼育群には固形飼料を無拘束状態で摂取させ、その時の顎運動および咬筋 EMG を記録した。記録の前日は終日絶食とした。固形飼料咀嚼の場合、あらかじめ約1 g に計量したペレットを摂食している時の記録を、1日に数回から十数回繰り返した。粉末飼料咀嚼の場合、10 g 以上の粉末飼料の入った容器を箱の中に入れて自由摂食させた。飼料をいれた容器の重量を咀嚼の前後で計測し、実際に食べた粉末飼料の重量を計測した。このような記録を、午前10時頃から午後3時頃までの時間帯の中で1回当たり約30分 (固形飼料飼育群)、あるいは20分 (粉末飼料飼育群) の記録を日を変えて各個体で3~5回繰り返した。本来の飼育飼料とは異なる飼料 (固形飼料飼育群では粉末飼料、粉末飼料飼育群では固形飼料) 摂取に際しては、新たな運動学習が成立しない様に留意して、本来の飼料の約半分程度の量にした。

実験後、動物を飼育ケージに戻し、固形飼料飼育群に

は固形飼料のみを、粉末飼料飼育群には粉末飼料のみを与えて自由に摂食させた。1日当たりの飼料の総重量は120 gとした。飼育ケージでの水の摂取制限は行わず自由に飲水できる状態で飼育した。

3. 顎運動および筋電図記録

筋電図は増幅器（2000倍，low cut 50Hz，high cut 3kHz; AB-610J，日本光電）で増幅した後，顎運動記録と伴にA/Dコンバーター（PCI-MIO-16 XE-1，National Instruments, USA）を用いて，コンピュータに取り込んだ（2 kHz サンプリング，12ビット分解能）。咀嚼運動中の最大開口位から次の最大開口位までを1咀嚼サイクルとして咀嚼回数を計測した。また，顎運動タイプを大きく以下の3タイプに分類した。1）咀嚼側に大きく下顎が側方偏位（咬合滑走）するグラインドタイプ，2）大きな側方運動が見られず単純な開閉口運動のチョッパータイプ，3）前者2タイプ以外のタイプ（その他のタイプ）。

咬筋筋電図は全波整流したのち最大開口位の時点を中心に切歯点の運動記録と伴に加算平均処理を行った。筋活動量は，加算平均記録の数値を基に咀嚼1周期当たりの累積和（ Σ ），すなわち面積を計算した。

以上のデータ処理は，全て計測制御汎用ソフト（Lab VIEW ver.7.1，National Instruments, USA）をベースにした自作ソフトにて行った。

4. データ解析と統計処理

顎運動記録から以下の項目を解析した。

1）1咀嚼サイクルに要した時間（time/cycle），2）飼料1 gを摂取するのに要した咀嚼回数（cycle/g），3）飼料1 gを摂取するのに要した時間（time/g），4）開口相，閉口相，咬合相の持続時間，5）全咀嚼サイクルに占めるグラインドタイプ，チョッパータイプ，その他のタイプの割合。

上記の項目について，固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群の2群の間で平均値をMann-Whitneyの検定（ノン・パラメトリック）を用いて統計処理を行った。有意水準は5%に設定し，統計解析ソフト（Stat View ver.5.0 Macintosh版，Abacus Concepts Inc., USA）を用いた。

Ⅲ. 結 果

1. 摂食行動

飼料を提示してから摂食を開始するまでの時間や行動を目視で観察した結果，粉末飼料より固形飼料を好む傾

向がみられた。記録前日は絶食を終日行っているため，ウサギは飼料が提示されるとすぐに摂食を開始した。しかし，固形飼料飼育群の中には粉末飼料を提示しても摂食を開始しないウサギが4羽認められた。このようなウサギには数回繰り返し飼料を提示したが摂食しないばかりか，飼料の入ったトレーを前歯でくわえてひっくり返すような行動をとるウサギも存在した。このようなウサギの場合でも，固形飼料が提示された場合はすぐに摂食を開始した。一方，粉末飼料飼育群のウサギに固形飼料を提示した場合，躊躇することなくすぐに摂食を開始した。また，飼料を提示してから摂食を開始するまでの時間は固形飼料の方が粉末飼料よりも短い傾向が明らかであった。

以上のような行動所見から，固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群の区別なく30～33週齢では粉末飼料より固形飼料を好む傾向が認められた。

1日当たりの実験中に摂取した飼料の重量ならびに要した時間は，固形飼料飼育群（n=7）の場合，固形飼料が 13.1 ± 7.0 g（9m27s $\pm$ 4m15s），粉末飼料が 5.1 ± 1.7 g（9m54s $\pm$ 1m40s），粉末飼料飼育群（n=5）の場合，固形飼料が 2.7 ± 1.3 g（2m04s $\pm$ 1m08s），粉末飼料が 5.2 ± 1.2 g（10m18s $\pm$ 2m51s）であった。

2. 固形飼料および粉末飼料咀嚼時の顎運動と筋活動

固形飼料飼育群のウサギに固形飼料を無拘束自由摂食させた場合，摂食初期には数回のチョッパー運動と軌跡の乱れた不規則な運動や，分類不可能な不定形顎運動を認めた。これらの運動が出現した後に，後述の典型的なグラインド運動に混ざって変形したグラインド運動が数回出現した（図2，区間②*印）。このタイプの運動はグラインド運動に類似するが，閉口相後期から咬合相中期にかけて下顎運動軌跡が変形しており，固形飼料が粉碎される時に一致して認められた。従って，この下顎運動軌跡の変形は，固形飼料が破碎される時の振動を反映したものであると考えられた。このような運動は，その他の運動として分類した。さらに咀嚼が進行するにつれて，グラインドタイプに分類した運動が飼料を食べ終わるまで安定的に続いた（図2③-⑥）。グラインドタイプの運動経路は，上下臼歯が咬合接触した時の滑走運動経路とほぼ近似した経路を示したことから，上下臼歯の間には塊状態の固形飼料は介在せず，飼料がある程度粉碎されて小片あるいは細粒状態になった時期と思われる。

粉末飼料飼育群のウサギに粉末飼料を無拘束自由摂食させた場合，摂食の初期，中期といった時期による違

図2 固形飼料咀嚼時の筋電図と顎運動 (固形飼料飼育群)

咀嚼の初期から嚥下が発生した時点までの一連の咀嚼運動を①～⑥の区間に分けて、各区間での切歯部の運動をBに示す。また、区間①と②については、EMGと顎運動を時間軸を拡大してCに示す。固形飼料咀嚼の初期 (A, B ①の区間) には、数回のチョッパー運動と不規則なグラインド運動ならびにチョッパーやグラインド運動いずれにも分類できない不定形な顎運動が混在した。中期 (A, B ②～④の区間) の安定した時期では、典型的なグラインド運動が主体であったが、臼歯部に固形飼料が介在したと思われる時 (A, B ②の区間) には、(*)印で示す変形したグラインド運動が発散的に出現した (C②)。上記の固形飼料咀嚼では1.01 gの固形飼料を41.6秒かけて、165回の咀嚼運動によって摂取していた。165回の咀嚼運動の内訳は、グラインドタイプが132回、チョッパーが11回、それ以外の不定形な顎運動が22回であった。

Fig. 2 Jaw movements and the masseter muscle activities during pellet mastication (pellet-raised group)

A masticatory sequence was divided into six subdivisions and jaw movements in each of the subdivisions were individually presented in a frontal view (B). The records in subdivision #1 and #2 were presented in a time scale expanded (C). A few cycles of chopper type, irregular grind type and unclassifiable movements were observed in the initial stage of pellet mastication (subdivision #1). Afterword, grind type movements with typical trajectories were steadily repeated in the middle stage of the mastication (subdivision #2 - 4), but atypical jaw movements of which trajectories in the occlusal phase were deformed possibly due to intervention of the pellet between the upper and lower molars (indicated by “*” in B ② and C ②) were sporadically happened. In this case, for example, it took 41.6 s and 165 cycles of jaw movement for the rabbit to masticate pellet of 1.01 g. The cycles consisted of 132 cycles of grind type, 11 cycles of chopper type and 22 cycles of other type movements.

いは殆どなく、主体となる運動はチョッパー運動であった。その他には、グラインド運動が散発的に出現した (図3)。グラインド運動は、側方への偏位量に対応して咬筋活動に違いが認められたため、二つのタイプに細分した。一つは大きな側方偏位と強い咬筋活動をともなう

典型的なグラインド運動で、これは固形飼料咀嚼の時に認められたものと類似していた (図3 B②, C②)。もう一つは、咬筋活動が弱く小さな側方偏位量を示すグラインド運動 (図3 B③, C③) で、その他の運動として分類した。このほかにも不定型な下顎運動が存在し

図3 粉末飼料咀嚼時の筋電図と顎運動（粉末飼料飼育群）

咀嚼運動の主体はチョッパー運動であるが、散発的にグラインド運動が出現した。チョッパータイプの運動（A ①の区間）をBの①とCの①に示す。チョッパー運動の場合、咬筋活動は最大開口位付近でピークが出現した（C ①点線）。Aの区間②と③ではグラインド運動が出現したが、この部分の顎運動をBの②、③に、またEMGと顎運動を時間軸を拡大してCの②、③に示す。区間②で出現した大きな側方偏位を伴う典型的なグラインド運動時の咬筋活動（*印部分）と③の区間で見られた側方偏位が小さなグラインド運動時の咬筋活動（*印部分）とは筋活動の大きさが異なっていた。従って、区間③の様なグラインド運動に類似した運動はその他に分類した。上記の粉末飼料咀嚼では1.00gの粉末飼料を96.0秒かけて、377回の咀嚼運動によって摂取していた。377回の咀嚼運動の内訳は、グラインドタイプが72回、チョッパーが296回、それ以外の不定形な顎運動が9回であった。

Fig. 3 Jaw movements and the masseter muscle activities during powder mastication (powder-raised group)

Jaw movements during powder mastication mainly consisted of chopper type movements and a few cycles of grind type movements were sporadically happened. Examples of chopper type movements in the period A ① is also presented in B ① (frontal view) and C ① (expanded in time scale and with EMG records). The master muscle was found to be active around maximally jaw opened position in the case of chopper type movements (C ① dotted line). The grind type movements occurred in the period A ② and ③ were also presented in B ② and C ②, and B ③ and C ③, respectively. When the jaw widely deviated laterally at beginning of occlusal phase on the working side, EMG amplitude of the masseter muscle was much larger (C ②*) than that found in the jaw movements with smaller lateral deviation (C ③*). Because of such differences in lateral deviation and associated EMG amplitude, jaw movements with smaller lateral deviation were classified as other type, not as grind type. In this case, for example, it took 96.0 s and 377 cycles of jaw movement for the rabbit to masticate powder diet of 1.00 g. The cycles consisted of 72 cycles of grind type, 296 cycles of chopper type and 9 cycles of other type movements.

図4 グラインド運動時の咬筋活動

固形飼料で飼育したウサギの場合、粉末飼料を咀嚼している場合であっても、固形飼料を咀嚼している場合（図2）と同様に咬合相に一致して大きな筋活動が単峰性に出現した（上段）。一方、粉末飼料で飼育したウサギでは、作業側の咬筋において咬合相後期から開口相に及ぶ小さな筋活動が追加され、二峰性の活動を示した。この所見は、粉末飼料咀嚼時と固形飼料咀嚼時のいずれの場合にも共通して認められた（下段●印部分）。固形飼料飼育群（点線）と粉末飼料飼育群（実線）の下顎運動を重ね合わせて示す（C）。矢印で示す開口相初期から中期にかけての運動軌跡が両群で異なっていた。

Fig. 4 The masseter muscle activities during grinding movements

It was found that grind type jaw movements were happened even when the rabbits of the pellet-raised group were fed with powder diet. During this jaw movement, the masseter showed mono-phasic burst activity in the occlusal phase (A). In contrast, two-phasic activity was found in the rabbits of powder-raised group. The main activity in the occlusal phase was followed by the second activity with lower amplitude in the opening phase (marked with ● in B). This type of muscle activities was specific to the masseter on the working side, but not on the balancing side (B). This two-phasic masseter activities unique to the powder-raised group were appeared not only during powder mastication, but also during pellet mastication (B). Jaw movements of the two groups were superimposed (C). Trajectories appeared in the first half of the opening phase were quite different between the two groups(indicated by arrow in C).

たが、それらもその他に分類した。従って、粉末飼料咀嚼時のその他に分類した下顎運動はグラインドタイプとチョッパータイプに分類されなかった複数の異なる運動が含まれる。従って、後述の持続時間の解析では対象から除外した。

典型的なグラインド運動での咀嚼筋活動において、飼育飼料の違いを反映した特徴が認められた（図4）。固形飼料飼育群においてはグラインド運動の咬合相に咬筋活動のピークが出現し、単峰性のバースト活動を示したが（図2, 4 A）、粉末飼料飼育群では、この活動に

表1 咀嚼運動の分析項目

Table 1 Parameters analyzed on mastication during pellet and powder ingestion

固形飼料咀嚼時			
	time/cycle	cycle/g	time/g
固形飼料飼育群 (n=7)	0.24±0.02 (s)	190±44 (回)	46.5±12.0 (s)
粉末飼料飼育群 (n=5)	0.23±0.01 (s)	188±59 (回)	43.7±12.0 (s)
	n.s.	n.s.	n.s.

time/cycle: 1 咀嚼サイクルに要した時間 (s)

cycle/g: 1 g の飼料を咀嚼するのに要した咀嚼サイクル (回)

time/g: 1 g の飼料を咀嚼するのに要した時間 (s)

粉末飼料咀嚼時			
	time/cycle	cycle/g	time/g
固形飼料飼育群 (n=3)	0.27±0.01 (s)	419±82 (回)	111.7±27.1 (s)
粉末飼料飼育群 (n=5)	0.24±0.01 (s)	496±64 (回)	118.0±12.9 (s)
	p<0.05	n.s.	n.s.

time/cycle: duration of one cycle (in s)

cycle/g: number of cycles required to masticate 1-g diet

time/g: time required to masticate 1-g diet (in s)

加えて、咬合相終期から開口相に及ぶ小さな活動が存在し、二峰性の活動が特徴であった。この所見は作業側咬筋で認められ、固形飼料咀嚼時だけでなく、粉末飼料咀嚼時にも認められた (図4 B)。

このような固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群での咬筋活動の違いがグラインド運動の経路に及ぼす影響を検討するため、両群の運動経路を重ね合わせて示す (図4 C)。咬合相終期では下顎は正中を超えて平衡側にまで変位するが、その後の開口相初期における下顎の運動経路が両群で異なっていた。固形飼料飼育群では、正中付近まで下顎が戻るのに対して、粉末飼料飼育群では、正中に戻ることなく開口相、特に前半では平衡側へ変位したままの状態が継続していた (図4 C 矢印部分)。

3. 咀嚼運動各相の持続時間

各飼育群のウサギが、固形飼料あるいは粉末飼料を咀嚼した時の time/cycle, cycle/g, time/g を表1に示す。固形飼料を咀嚼する場合、固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群との間には上記3つのパラメーターに関しては有意な差は認められなかった。即ち、1咀嚼サイクルの持続時間は230～240 msであり、固形飼料を1g摂取するのに43.7～46.5秒の時間をかけて188～190回の咀嚼運動を行っていた。

しかし、粉末飼料咀嚼の場合は、time/cycle については2群の間で有意差が認められ、固形飼料飼育群の方が30 ms 長かった。それ以外のパラメーターに関しては、有意差はなく、粉末飼料を1g摂取するのに111～118秒の時間をかけて、419～496回の咀嚼運動を行っていた。

咀嚼の1周期を開口相、閉口相、咬合相の3相 (粉末飼料では開口相と閉口相の2相) に分けて持続時間を検討した。咬合相は、下顎運動の側方成分を基にして、最

も外側に変位した時点から、最も内側に変位した時点までの区間とした。固形飼料咀嚼時のグラインド運動では、開口相の持続時間が、固形飼料飼育群の方が粉末飼料飼育群のそれより有意に長かった。しかし、閉口相、咬合相については2群の間で有意差は認められなかった (図5 上段左)。同様に固形飼料咀嚼時のその他の運動でも両群の間で有意な差が認められたのは開口相の持続時間だけで、閉口相と咬合相は有意な差は認められなかった (図5 上段右) しかし、固形飼料咀嚼時のチョッパー運動では全ての相について2群間で有意差は認められなかった (図5 上段中央)。

一方、粉末飼料咀嚼時のグラインド運動では、開口相だけでなく全周期も固形飼料飼育群で粉末飼料飼育群より有意に長かった (図5 下段左)。しかし、チョッパー運動では全ての相について2群間で有意差は認められなかった (図5 下段中央)。

同一群の中での咀嚼飼料の違いの影響を、各相の持続時間の観点から解析した。その結果、固形飼料飼育群では、同じグラインド運動でありながら、粉末飼料咀嚼時の開口相と全周期は固形飼料咀嚼時のそれらより有意に延長するのにに対して、閉口相、咬合相では有意な変化は見られなかった。このような変化は粉末飼料飼育群では認められず、固形飼料飼育群に特有のものであった (図5 左列)。

一方、チョッパー運動については両群とも開口相と全周期が固形飼料咀嚼時より粉末飼料咀嚼で有意に延長していた。しかし、閉口相については両群において有意な変化は認められなかった (図5 中央列)。

以上の様に、グラインド運動とチョッパー運動、その他の運動に分けて分析した場合、飼育飼料の影響と咀嚼飼料の影響は主として開口相に出現する傾向が強く、閉口相、咬合相への影響は少ないことが判明した。特に、

図5 咀嚼運動の各相の持続時間に対する飼育飼料の影響

咀嚼運動の全周期、開口相、閉口相、咬合相の持続時間を固形飼料咀嚼時（上段）、粉末飼料咀嚼時（下段）、グラインド運動時（左列）、チョッパー運動時（右列）に分けて示す。標準偏差をエラーバーで示す。

*：固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群との間で有意差を認めた。 $p < 0.05$

a, b, c, d, e, f：同一文字で示すペア間で固形飼料咀嚼時と粉末飼料咀嚼時との間に有意差が認められた。

Fig. 5 Effects of long term feeding on duration of three masticatory phases

Durations of one masticatory cycle and its constituent three phases, opening, closing and occlusal phases, were separately presented for pellet mastication (upper panel) and powder mastication (lower panel), and for grind type movement (left panel) and chopper type movement (right panel).

Error bar: standard division (S.D.)

*: statistically different at $p < 0.05$.

"a", "b", "c", "d", "e" and "f": statistically different between paired conditions marked with the same alphabet.

グラインド運動の開口相は、固形飼料咀嚼、粉末飼料咀嚼いずれの場合にも飼育飼料の違いを反映して有意な変化が認められた。

4. 下顎運動のタイプ別出現頻度

図6に、飼料1gを摂取するのに要した咀嚼回数を下顎運動の3タイプに分けて示す。固形飼料を咀嚼する場合、3タイプの下顎運動の回数とその割合は固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群では有意な違いは認められず、咀嚼運動の主体はグラインドタイプで（145～138回、77.9～70.9%）であった。その他のタイプの運動は（25.0～27.7回、13.0～16.0%）であり、臼歯部で固形飼料を粉砕するときの咬合相での不規則な振動が出現する下顎

運動であった。チョッパータイプの運動は19.4～22.5回（9.1～13.1%）で、3つのタイプの中では出現度数は最も小さかった（図6左列）。

一方、粉末飼料を摂取する場合、チョッパータイプの運動が粉末飼料飼育群では384回（78.6%）で、固形飼料飼育群（257回、62.5%）より有意に多かった。グラインドタイプとその他のタイプの運動については両群の間に有意な差は認められなかった（図6右列）。

5. 咬筋活動量

咬筋の筋活動量を2群で比較した。固形飼料飼育群では4羽が粉末飼料を摂取しなかったため、3羽を対象とし、また粉末飼料飼育群においても筋電図記録が安

図 6 咀嚼運動回数とタイプ

固形飼料 1 g を食べるのに要する咀嚼回数は、固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群の間に有意な差は認められなかった (A)。一方、粉末飼料 1 g を食べるのに要する咀嚼回数は粉末飼料飼育群においてチョッパータイプの運動のみ有意に増加した (B)。1 g の飼料を食べるのに必要な総咀嚼回数に占める各咀嚼運動パターンの割合には有意差は認められなかった (C, D)。* $p < 0.05$

Fig. 6 Number of chewing cycles and jaw movement types

The numbers of cycles required to masticate diet of unit weight, 1-g weight, were presented for the pellet mastication (left) and the powder mastication (right). Statistical significant difference was not found between the pellet- and powder-raised groups for the pellet mastication (A). However, in the case of powder mastication number of chewing cycles of the chopper type were significantly higher in the powder-raised group than in the pellet-raised group (B). There was no significant difference in a percentage of the total number between the two groups for all types of jaw movement. This was the case for both pellet and powder mastications (C, D). * $p < 0.05$

定していた 3 羽を対象とした。グラインドタイプの時とチョッパータイプの時の筋活動量を筋電図の加算平均記録から算出し、固形飼料咀嚼時と粉末飼料咀嚼時とで比較した。グラインドタイプについてはさらに作業側の場合と平衡側の場合に分けて解析した。

最も強い筋活動が記録されたのはいずれの群の場合も固形飼料咀嚼時の作業側の場合であった。この時の筋活動量 (面積) を 100% とした場合、固形飼料咀嚼時の平衡側での活動量は固形飼料飼育群が 67.1%, 粉末飼料飼育群が 65.1%; 粉末飼料咀嚼時の作業側での筋活動量は固形飼料飼育群が 51.4%, 粉末飼料飼育群が 59.9%; 粉末飼料咀嚼時の平衡側での筋活動量は固形飼料飼育群が 24.7%, 粉末飼料飼育群が 30.9%; 固形飼料咀嚼時のチョッパー運動での筋活動量は、固形飼料飼育群が 13.0%, 粉末飼料飼育群が 14.4%; 粉末飼料咀嚼時のチョッパー運動での筋活動量は、固形飼料飼育群で

9.9%, 粉末飼料飼育群で 11.3% であった。

以上の様に咬筋筋活動量は、固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群の間で著しい差は認められず、固形飼料咀嚼時の作業側 > 固形飼料咀嚼時の平衡側 > 粉末飼料咀嚼時の作業側 > 粉末飼料咀嚼時の平衡側 > 固形飼料咀嚼時のチョッパー > 粉末飼料咀嚼時のチョッパーの順であった。

筋活動量には 2 群の間に著しい差が認められなかったが、グラインド運動時の作業側の筋活動パターンが 2 群間で異なった。図 4 で示したように、固形飼料飼育群では咬筋は閉口相にのみ単峰性の活動を示したが、粉末飼料飼育群においては、開口相においても弱い活動が認められ、二峰性の活動を示した (図 7 * 印)。このような活動は固形飼料咀嚼と粉末飼料咀嚼の両方で出現した。

切歯点の前頭面観の運動経路を図 7 の下段に示す。チョッパー運動を固形飼料咀嚼と粉末飼料咀嚼で比較す

図7 固形飼料咀嚼と粉末飼料咀嚼での筋活動量の変化

固形飼料咀嚼と粉末飼料咀嚼とで筋活動量の変化を比較した。左側と右側については、作業側と平衡側という観点からまとめた。すなわちグラインド運動時の咀嚼側が左側の場合、左側咬筋筋電図を作業側筋電図として、一方右側咬筋筋電図を平衡側筋電図として扱った。また、チョッパー運動時は、下顎の側方への偏位が少ないことから、左右の咬筋を区別せず、同一筋として取り扱った。顎運動は便宜的に右側顎運動として表した。各個体のデータ（細い実線）と3羽の平均値（太い実線）を重ね合わせて示す。図中の%数字は最大の筋活動が見られた作業側での活動量を100%とした時の筋活動量を表す。コンピュータに取り込んだ顎運動の記録を最大開口位を手掛かりに咀嚼運動の1サイクルを自動認識させて、筋電図と顎運動を加算平均した。筋電図の1羽当りの加算平均回数は、グラインド運動については固形飼料飼育群では、2639回（固形飼料咀嚼）、1108回（粉末飼料咀嚼）、粉末飼料飼育群では744回（固形飼料咀嚼）、1163回（粉末飼料咀嚼）である。また、チョッパー運動については固形飼料飼育群では853回（固形飼料咀嚼）、5151回（粉末飼料咀嚼）、粉末飼料飼育群では138回（固形飼料咀嚼）、6314回（粉末飼料咀嚼）である。

Fig. 7 Changes in EMG activity of the masseter muscle between pellet and powder mastications

Amount of EMG activity was compared between pellet and powder mastications. EMG activities of the bilateral masseter were treated as follows; for example, EMG of the left side masseter recorded during left-side mastication and that of the right side masseter recorded during right-side mastication was gathered into one group and treated as working side EMG, and EMG of the right side masseter and that of the left side masseter recorded in the same situation described above was gathered into another group and treated as balancing side EMG. For convenience, frontal view of jaw movements was presented as right-side mastication. Data from three rabbits were individually indicated by thin lines and mean value of these data was shown with a thick line. Figures in % were a percentage of the maximum EMG activity recorded for the working-side masseter during pellet mastication. The maximum jaw opened position was detected automatically with computer program and EMGs and jaw movements were averaged using the maximum jaw opened position as a time reference. For the grind type movement, mean number of averaged data was 2639 (pellet mastication) and 1108 (powder mastication) per one rabbit in the pellet-raised group, and 744 (pellet mastication) and 1163 (powder mastication) per one rabbit in the powder-raised group. For the chopper type movement, mean number of averaged data was 853 (pellet mastication) and 5151 (powder mastication) per one rabbit in the pellet-raised group, and 138 (pellet mastication) and 6314 (powder mastication) per one rabbit in the powder-raised group.

ると、固形飼料咀嚼時のチョッパー運動は粉末飼料咀嚼時のそれより上下的振幅が小さい。この所見は固形飼料飼育群と粉末飼料咀嚼群に共通して認められた。

IV. 考 察

1. 下顎運動パターン

食品の硬さが増加すると下顎運動の垂直性分が大きくなり、嚥下までに要する咀嚼の回数が増加する、さらには筋活動量が増加するなど様々な影響を及ぼす^{11, 13, 15, 26, 27)}。また、食品の寸法も同様に下顎運動を規定する因子であることが多くの研究で示されてきた^{12, 26-28)}。Foster et al.¹¹⁾ は同じ物理的寸法で4段階の硬さに調整した嚥下可能な食品を用いて、咀嚼運動時の下顎運動や咀嚼筋活動をヒトで検討している。試験した食品は異なる物性を持つ2種類で、一つはジェリーを用いて成形した弾性要素の強いお菓子であり、もう一つはカラメルを用いて成形した可塑性要素の強いお菓子である。それによると、硬さと物理的寸法が同じでありながら物性の異なる二種類のお菓子では、グラインド運動時の側方変位量並びに最大開口量などが大きく異なることが示されている。これらの研究結果は、食品の硬さ、大きさだけでなく、物性の違いも下顎運動パターンを規定する重要な規定因子である事を示している。

本研究では、硬さだけでなく寸法（形状：粉末状態と固形状態）、性状（粉碎性）などを含めて物性が極めて異質な2種類の飼料を用いた。そして、飼料に応じて特有の咀嚼運動パターンが観察された。固形飼料咀嚼ではグラインド運動が主体で粉末飼料咀嚼ではチョッパー運動が主体であった。この様に、咀嚼機能は飼料の物性の違いに対して特有の運動パターンで対応している。

本研究では離乳後の幼若期から固形飼料を経験しないで成長した粉末飼料飼育群のウサギにおいて、固形飼料に対してグラインド運動で咀嚼する能力が存在するのかどうかという観点で固形飼料咀嚼時の運動パターンを比較検討した。その結果、生後33週齢まで経験したことのない固形飼料に対して、粉末飼料飼育群のウサギは全く躊躇せず固形飼料を咀嚼した。この時の下顎運動の主体は基本的にはグラインド運動であり、単位g当たりの飼料を摂取するのに要した運動回数や運動パターンの比率も固形飼料飼育群と全く変わらないことが明らかになった。以上のように粉末飼料飼育群においても食品の物性の違いに適応して特有の運動パターンで対応する能力は損なわれていないことから、この様な咀嚼能力の生後発達は、後天的な「学習」ではなく、生来備わってい

る可能性が示唆された。

ウサギを含めて野生の動物が子を出産する時期は、餌が豊富な春の時期と考えられる。餌は季節によって変化する。春は柔らかな若草があるが、秋になると草は枯れて堅い干し草状態になる、さらに季節が進むと草はなくなり木の実あるいは木の皮などの堅い餌しか摂取できなくなる。この様な季節の変化によって必然的に摂取できる餌の種類（物性）が変化し、この変化に対応できるように咀嚼能力が発達することが動物の生命維持・種の保存に不可欠な事と考えられる。

ウサギは通常環境では、6週齢頃までは母親からの母乳で育てられる²⁹⁾が、その後離乳して草や人参さらには干し草へと咀嚼する餌が変化する。Langenbach et al.²⁹⁾ は、離乳（6週齢）前の時期のウサギが、生の草、人参や干し草などを与えた場合にどのような摂食行動を取るかを観察している。それによれば、ウサギは生後13日齢で生の草を口に入れるが、この時期では嚥下をせずに吐き出す。一方干し草は、口にに入れること自体を拒絶する。これより約2日後には、人参を口に入れてモグモグするがやはり嚥下をしないで吐き出す。この様な一旦口に入れた食物を嚥下しないで吐き出す時期は生後16日齢まで続く。しかしながらこの様な行動を2～3日繰り返すことで、生の草や人参を咀嚼して嚥下するようになる。干し草は全てのウサギが咀嚼をして嚥下するようになるのは生後22日齢であり、生の草や人参より6日ほど遅れる。口腔内に食物を入れて噛んではみるが嚥下をせずに吐き出すという咀嚼の真似事の様な行動は、食物の物性を、歯根膜感覚を代表とする口腔感覚受容器を頼りに感じとり、それに適した咀嚼運動パターンを模索し学習していると推測される。この様に、通常環境では口にすることがない餌でありながら、早い時期に人為的に餌の摂取を強いた実験では、それに適した咀嚼運動パターンを学習する能力が、離乳前の段階で備わっていることが示されている。

通常環境では季節の推移によって起こる餌の変化が、咀嚼運動パターンを学習する能力を刺激して、餌の物性に適した咀嚼運動パターンが順次形成されると考える。この様な、発育の早い時期に備わっている潜在的な能力が、適切な時期に適切な刺激を受けて最終的な機能に発達する事は、視覚の臨界期に関わる研究で明らかにされている³⁰⁾。

Weijs et al.³¹⁾ は離乳前（3～4週齢）のウサギを対象に、固形飼料の摂取を訓練して、下顎運動と咀嚼筋筋電図の記録を行っている。このことは、固形飼料を咀嚼する能力も通常環境より早い離乳前の時期にす

でに備わっていることを示している。もし固形飼料に対してグラインド運動を選択し実行するという機能の獲得に対して、臨界期なるものが存在し、離乳後のある時期に固形飼料を咀嚼するという経験が必須であるならば、粉末飼料飼育群のウサギの固形飼料咀嚼時の下顎運動は大きく変化すると推測されるが、本実験の結果はこの考えを支持するものではなかった。

以上のことから本実験結果は、食品の物性の違いに適応して特有の運動パターンで対応する能力は、後天的な「学習」によって発達するのではなく生来備わっていると考えられるものであった、しかし、粉末飼料飼育群のウサギの粉末飼料咀嚼の場合でもグラインド運動がかなりの割合で出現することから、粉末飼料飼育群のウサギがグラインド運動そのものを実行する能力が無かった訳ではない。従って、固形飼料咀嚼に特有なグラインド運動を実行する能力の獲得に対して、固形飼料の咀嚼経験が必須でない可能性も否定できない。以上のことから、食品の物性の違いに適応する能力の生後発達が後天的な「学習」ではないと結論するには、今後のさらなる検討が必要と考える。

ウサギを含む多くの野生動物では、春に生まれた出生児は餌が無くなる冬までに個体としてのある程度の成長を終えておく必要がある、成長のために必要な栄養摂取のための咀嚼機能の発達も急務と考えられる。しかし、ヒトの場合には、母乳による栄養摂取の期間がウサギなどと比べて非常に長い。したがって、季節による食物の変化の影響と、冬までに個体としてのある程度の成長を終えなければならないという時間的逼迫性が弱い。したがって、本実験結果をヒトに当てはめるにはこのような動物との違いを考慮する必要があると考える。

2. 咬合力の負荷補償機序

離乳後の固形飼料咀嚼の経験が、咬合力の負荷補償機序の生後発達に重要であるならば、粉末飼料飼育群では、負荷補償機序の発達不良を示唆する所見、例えば咀嚼回数が増加する、あるいは咬合相の持続時間が延長するなどが観察されると推定し解析した。

1) 咀嚼回数と持続時間

固形飼料単位 g 当たりの咀嚼回数は、固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群とで有意差はなく、さらには、グラインドタイプ、チョッパータイプ、その他のタイプの回数にも有意な差が認められなかった。その他のタイプは、咀嚼運動の比較的初期に散見される運動で、塊の状態の固形飼料が粉碎されている事を推測させる下顎運動の振

動が咬合相に見られることから、咬合力の負荷補償機序が重要な役割を果たしている状況と考えられる。そのようなタイプの運動の咬合相の持続時間においても固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群とで有意差は認められなかった。同様に、グラインドタイプの運動において咬合相の持続時間には有意な差は存在しなかった。これらの所見は予測した粉末飼料飼育群での咬合力の負荷補償機序の発達不良を支持するものではなかった。

2) 咬合相持続時間

前述した離乳前（3～4 週齢）のウサギを対象に、固形飼料の摂取を訓練して、下顎運動と咀嚼筋筋電図の記録を行った研究³¹⁾では、固形飼料咀嚼時の 1 周期の持続時間並びに、開口相、FC 相（閉口相の前半で運動速度が速い区間）、咬合相の持続時間を計測して、成獣（3～6 月齢）期のそれらと比較している。それによると、幼若期と成獣期では、1 周期が 230 ms と 281 ms であり、開口相の持続時間は 72.9 ms と 119.0 ms で成獣期の方が延長する。一方閉口相と咬合相は 5 ms 以内の違いしか認められていない。

相の持続時間は、下顎の移動量（開口量）と速度の影響を受けるが、上記の研究では、この 2 つのパラメーターも幼若期と成獣期とで有意な違いがないことが示されている。これらの結果から、離乳前の幼若なウサギであっても、成獣と変わらない速度で固形飼料を粉碎する能力をすでに持っていたことが強く示唆される。従って本研究結果は、このような潜在的な能力は離乳後に固形飼料を咀嚼するという経験が無い粉末飼料飼育群においても消失すること無く維持されていた事を示すと考えられる。

3. 開口相持続時間

咀嚼の 1 周期の持続時間は粉末飼料飼育群が固形飼料飼育群より有意に短縮していたが、それは粉末飼料を咀嚼する場合であり、固形飼料を咀嚼している場合には両群に差はみられなかった。さらに、咀嚼の 1 周期を開口相、閉口相、咬合相（チョッパータイプではみられない）に細分して持続時間を検討した結果、粉末飼料咀嚼時のグラインドタイプの運動において、開口相の持続時間が両群の間で有意な違いが認められた。閉口相と咬合相は両群ではほぼ同じであり、咀嚼 1 周期の持続時間の両群での違いは開口相での違いを反映した結果である事が明らかとなった。固形飼料飼育群の個体数が粉末飼料咀嚼時では 3 個体と少数であるため統計的有意差はみられなかったが、同様の傾向は粉末飼料咀嚼時のチョッ

パーティタイプの開口相でも認められた。このような両群での違いは、粉末飼料咀嚼時のみならず固形飼料咀嚼時のグラインドタイプの運動と、その他のタイプの運動の開口相の持続時間においても認められた。以上のことから、飼育飼料の違いが及ぼす長期的な影響は、粉末飼料咀嚼だけでなく固形飼料咀嚼にも及んでいると考えられた。

先に紹介した Weijs et al.³¹⁾ の報告では、ウサギの固形飼料咀嚼の1周期は、幼若期 (230 ms) から成獣期 (281 ms) にかけて 51 ms 延長する。一方閉口相と咬合相は 5 ms 以内の違いしか認められていないことから、1周期の持続時間の延長の主な原因は、開口相の持続時間が幼若期 (72.9 ms) から成獣期 (119.0 ms) で 46.1 ms 延長する事であるとしている。

この所見は、離乳後から成獣に至るまでの期間において固形飼料を摂取できる環境下で飼育された通常の生後発達の場合は、主として開口相の持続時間が延長することを意味している。本研究でも、固形飼料飼育群と粉末飼料飼育群との間で有意な違いがみられたのは1周期と開口相の持続時間だけであった。そして、粉末飼料飼育群での固形飼料咀嚼時のグラインド運動の開口相持続時間は 79.0 ms であった。この値は、上記の幼若グループの値と近似している。以上のことから固形飼料飼育環境下での生後発達の場合には認められる開口相の持続時間の延長を長期の粉末飼料飼育は妨げる結果になったと解釈できる。

Thextton et al.¹²⁾ は、肝臓を3段階の大きさと3段階の硬さに調理した延べ9種の飼料に加えて、ミルクと軟性の市販缶詰飼料を摂取させた時のネコの下顎運動をレントゲン透視撮影により研究している。彼らは、咀嚼1周期を下顎運動速度の違いから、4つの相 (FC, 速い閉口相; SC, 遅い閉口相; SO, 遅い開口相; FO, 速い開口相) に細分して、食品の物性に対する各相の持続時間、開口量や運動速度の違いを詳細に分析している。それによると、SO相の持続時間が咀嚼周期中に占める割合は40%前後で他のどの相よりも大きい事、そしてSO相の持続時間が長くなるとかなり密接に咀嚼周期も延長する事が示されている。さらには、飼料にバリウムでレントゲン造影性を付与していることから、口腔内での飼料の位置と状態を4つの相との関連で検討している。その結果、肝臓飼料をグラインド運動で咀嚼している期間のSO相より、肝臓飼料を嚥下のために舌根部後方から咽頭に移送している期間でのSO相の持続時間がかなり延長する事、さらには飼料の移送のみが行われるミルクを摂取している時の下顎運動では、FO相、FC相がみられずSO相とSC相のみである事が報告されている。以

上のことから、SO相の重要な機能的役割は、咀嚼している飼料の咽頭方向への移送と深い関係があると結論している。

本研究では、摂取させた飼料が粉末飼料でありミルクとは物性が若干異なる事、また、開口相をSO相とFO相に細分しないで検討している事、さらに用いた動物がウサギである事など、上記のThextton et al.¹²⁾ らの結果をそのまま当てはめるには、さらなる検証の余地があると考えられる。しかしながら、ウサギにおいても開口相の持続時間が咀嚼1周期の持続時間の変動と最も高い相関を示すこと、また開口相の持続時間が咀嚼周期中に占める割合は45%前後で他のどの相よりも大きい事などが報告されている²⁸⁾。さらには統計的有意な差こそ認められなかったものの、ミルクと同様に飼料を口腔の後方に移送するのが主体と考えられる粉末飼料咀嚼時のチョッパータイプの運動において、粉末飼料飼育群と固形飼料飼育群との間で大きな違いが見られる事が、本研究で明らかになった。

以上の事を総合的に考えると、粉末飼料飼育群においては、出生後からのミルク摂取で培われていた口腔内での飼料の移送機能は、離乳後に粉末飼料に変わっても、基本的には受け継がれ退化せず維持し続けているのに対して、固形飼料飼育群では、離乳後の固形飼料咀嚼により咀嚼機能の主体が固形物の粉碎に変化し、それによって飼料の移送機能が減弱したと推察する。そのような機能的相違が開口相の持続時間の違いとして現れたと解釈している。

1) 固形飼料咀嚼時と粉末飼料咀嚼時のチョッパー運動
チョッパー運動の重要な機能の一つが口腔内での食物の後方への移送である事は、粉末飼料咀嚼時の下顎運動の大半がチョッパー運動であったことから支持され则认为する。しかし、統計的な有意差が無いものの粉末飼料咀嚼時のチョッパー運動では、開口相の持続時間に粉末飼料飼育群と固形飼料飼育群の間に差がみられたのに対して、同じチョッパー運動でありながら固形飼料咀嚼時では開口相の持続時間に両群で全く違いが見られなかった。

固形飼料咀嚼時の場合には、チョッパー運動は一連の咀嚼運動の最初の数ストロークでみられた。この時期は、切歯付近で固形飼料を把持または小片に切断し、臼歯部に飼料を移送している時期に相当すると考えられる。一方、粉末飼料咀嚼の場合、飼料が移送されるのは、新たな粉末飼料の取り込みに伴う口腔前方部に加えて、嚥下のための舌根部後方から咽頭にかけての移

送である。これらの観点から、固形飼料咀嚼時の場合のチョッパー運動と粉末飼料咀嚼にみられるチョッパー運動は、機能的には異質であると考えられる。事実、チョッパー運動の持続時間の統計的に有意な変化が、同一の群の固形飼料咀嚼時と粉末飼料咀嚼時の間で観察されており、固形飼料咀嚼の場合のチョッパー運動と粉末飼料咀嚼の場合のチョッパー運動が本質的に違う事を強く示唆していると考ええる。

従って、同じチョッパー運動でありながら固形飼料咀嚼時では開口相の持続時間に両群で全く違いが見られなかったのは、粉末飼料咀嚼時と固形飼料咀嚼時のチョッパー運動が本質的に異なることが原因の根底にあると推測する。すなわち、切歯付近で固形飼料を把持して小片に切断する能力は長期の粉末飼料飼育にもかかわらず影響されなかったと考えられる。

4. 咬筋活動パターン

本研究では、グラインド運動時の開口相に咬筋活動が粉末飼料飼育群において認められた。そして、この筋活動がみられる時期に一致して、下顎が正中を超えて平衡側に大きく変位しており、運動経路が固形飼料飼育群とかなり異なっていた。Morita et al.²⁴⁾はウサギ皮質咀嚼野の電気刺激で誘発される咀嚼様下顎運動時の外側翼突筋活動と咬筋活動を、下顎頭運動と同時に記録して下顎運動における外側翼突筋の役割を検討している。それによると、平衡側の外側翼突筋は咬合相の終期から活動を開始するのに対して、作業側の外側翼突筋はそれより遅れて、開口相の開始時点から活動する。このような作業側と平衡側の外側翼突筋の活動の時間的ずれは、正中を超えて平衡側に変位した下顎を正中（内側）に戻す働きがあると結論している。

今回記録した、粉末飼料飼育群と固形飼料飼育群とのグラインド運動軌跡の違いは、正中を超えて平衡側に変位した下顎が正中（内側）に戻る開口相の初期から中期にかけての区間で顕著であった。この時期に一致して咬筋活動が粉末飼料飼育群で認められた。咬筋は多くの層で構成されており解剖学的には複雑な構造をしている。しかし筋線維の走行は基本的には斜め前方であることから、いずれの層であっても筋力ベクトルは上下方向（閉口運動）の成分だけでなく前後の（前方運動）な成分も備えている³²⁾。この様な下顎骨の前方運動成分をもつ咬筋が作業側でしかも開口相で活動した場合、平衡側に変位した下顎を正中（内側）に戻す平衡側外側翼突筋の機能を相殺し、下顎の正中（内側）への戻りを阻害すると考えられる。

ウサギの咀嚼筋活動の生後発達をワイヤー電極を用いて検討したLangenbach et al.²⁹⁾は、咬筋前方の深層において、幼若期のウサギでは散発的に開口相で活動がみられること。また、この時の下顎運動は正常とは異なり、大きく平衡側に変位していることを報告している。この咬筋前方の深層は成獣期においては、開口相の活動は必ず閉口相での活動も伴う2峰性であることも報告されている³³⁾。しかし、この様な活動は散発的に出現することから、その機能的意味については深く言及されていない。さらに、同じ研究グループの報告では、咬筋表層後方は離乳前の幼若期では、ミルクの吸啜運動時の最大開口位付近をまたいで開口相でも大きな活動を示す事から、吸啜運動時の下顎の前方運動に関与していることが明らかにされている³⁴⁾。以上のように、発育時期や咀嚼する飼料並びに下顎運動パターンによっては、開口相で活動を示す層が咬筋に存在することが報告されている。

本研究では、咬筋の比較的前方部の筋膜上にリング状の電極を縫い付けて、咬筋の前方部から筋電図を記録した。従ってワイヤー電極を用いた上記の研究の場合より広い範囲の筋活動を記録した可能性がある。事実、Weijs and Dantuma³²⁾の報告によると、咬筋筋膜表面の電極での記録には電極の前後的位置に関わりなく、咬筋表層後方の活動が反映されることが示されている。また、本研究で記録した筋電図に、前方部の深層の活動を間接的に記録した可能性は否定できない。今回粉末飼料飼育群で記録された閉口相の活動と開口相での活動が同一の部位由来なのか、あるいは閉口相の活動を示した層と開口相で活動を示した層が異なるのかも含めて、この様な2峰性の活動がどの部位に由来するのかについては今後の研究課題と考える。しかし、以上のことを考慮すると、幼若期での吸啜運動の際にみられる開口相での下顎前方移動運動に関わる咬筋活動が、粉末飼料飼育群では成獣になっても残存していたのではないかと推察している。

5. まとめ

1. 離乳期から長期の粉末飼料飼育したウサギは、咀嚼経験のない固形飼料を全く躊躇することなく咀嚼した。その時の下顎運動パターンや、固形飼料単位 g 当たりの咀嚼回数、咬合相の持続時間から判断して、固形飼料を咀嚼するのに適したグラインド運動で対応するという能力や、咬合力の負荷補償機序は長期の粉末飼料飼育によっても阻害されるものでは

なかった。

2. 上記の結果は、咀嚼機能が生後発達の中での後天的な運動学習の側面を持つのではないかという仮説を支持するものではなく、本質的な部分は生来的に備わっている可能性を示唆していると思われた。
3. しかしながら、粉末飼料飼育群と固形飼料飼育群の咀嚼機能は全く同一では無く、母乳摂取のための吸啜機能が離乳後に粉末飼料に変わっても維持継続されたと推察される機能が粉末飼料飼育群では残存していた。すなわち、開口相の持続時間が固形飼料飼育群より有意に短かった。また、開口相に咬筋活動が出現し下顎運動経路の一部が固形飼料飼育群と異なった。

文 献

- 1) Maeda N, Kawasaki T, Osawa K, et al. Effects of long-term intake of a fine-grained diet on the mouse masseter muscle. *Acta Anat (Basel)* 1987; 128: 326-333.
- 2) Maeda N, Sato M, Osawa K, et al. Postnatal development of the mouse temporal muscle and effects of a fine-grained diet on the muscle spindle. *Anat Anz* 1988; 165: 177-192.
- 3) 三枝木泰丈. 顎筋の特性. *神経進歩* 1993 ; 37 : 845-851.
- 4) Mizutani M, Saruwatari L, Ohno N. Analysis of postnatal differentiation of histochemical fiber types in the superficial portion masseter muscle of rat. *Aichi-Gakuin Dent Sci* 1999; 12: 19-31.
- 5) 伊藤関門, 平場勝成, 根来武史, 他. 粉末飼料飼育によるウサギ咬筋筋線維直径と筋線維タイプ構成比率の変化. *歯科基礎誌* 2002 ; 44 : 7-18.
- 6) 藤原琢也, 森田匠, 根来武史, 他. ウサギ咬筋筋線維タイプの成長発育に関する組織化学的研究. *日矯誌* 2006 ; 65 : 24-35.
- 7) Kitagawa Y, Mitera K, Ogasawara T, et al. Alterations in enzyme histochemical characteristics of the masseter muscle caused by long-term soft diet in growing rabbits. *Oral Dis* 2004; 10: 271-276.
- 8) Kawai N, Sano R, Korfage JA, et al. Adaptation of rat jaw muscle fibers in postnatal development with a different food consistency: an immunohistochemical and electromyographic study. *J Anat* 216: 717-723.
- 9) Kiliaridis S, Engstrom C, Thilander B. Histochemical analysis of masticatory muscle in the growing rat after prolonged alteration in the consistency of the diet. *Arch Oral Biol* 1988; 33: 187-193.
- 10) Langenbach G, van de Pavert S, Savalle W, et al. Influence of food consistency on the rabbit masseter muscle fibres. *Eur J Oral Sci* 2003; 111: 81-84.
- 11) Foster KD, Woda A, Peyron MA. Effect of texture of plastic and elastic model foods on the parameters of mastication. *J Neurophysiol* 2006; 95: 3469-3479.
- 12) Thexton AJ, Hiimae KM, Crompton AW. Food consistency and bite size as regulators of jaw movement during feeding in the cat. *J Neurophysiol* 1980; 44: 456-474.
- 13) van der Bilt A, Engelen L, Pereira LJ, et al. Oral physiology and mastication. *Physiol Behav* 2006; 89: 22-27.
- 14) Morimoto T, Inoue T, Masuda Y, et al. Sensory components facilitating jaw-closing muscle activities in the rabbit. *Experimental Brain Research* 1989; 76: 424-440.
- 15) Hidaka O, Morimoto T, Masuda Y, et al. Regulation of masticatory force during cortically induced rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. *Journal of Neurophysiology* 1997; 77: 3168-3179.
- 16) Cody FW, Harrison LM, Taylor A. Analysis of activity of muscle spindles of the jaw-closing muscles during normal movements in the cat. *J Physiol* 1975; 253: 565-582.
- 17) Cody FW, Lee RW, Taylor A. A functional analysis of the components of the mesencephalic nucleus of the fifth nerve in the cat. *J Physiol* 1972; 226: 249-261.
- 18) Masuda Y, Morimoto T, Hidaka O, et al. Modulation of jaw muscle spindle discharge during mastication in the rabbit. *J Neurophysiol* 1997; 77: 2227-2231.
- 19) Lavigne G, Kim JS, Valiquette C, et al. Evidence that periodontal pressoreceptors provide positive feedback to jaw closing muscles during mastication. *J Neurophysiol* 1987; 58: 342-358.
- 20) Inoue T, Kato T, Masuda Y, et al. Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. *Exp Brain Res* 1989;

- 74: 579-591.
- 21) Ottenhoff FA, van der Bilt A, van der Glas HW, et al. Peripherally induced and anticipating elevator muscle activity during simulated chewing in humans. *J Neurophysiol* 1992; 67: 75-83.
 - 22) Ottenhoff FA, van der Bilt A, van der Glas HW, et al. Control of elevator muscle activity during simulated chewing with varying food resistance in humans. *J Neurophysiol* 1992; 68: 933-944.
 - 23) Yamada Y, Haraguchi N, Oi K, et al. Two-dimensional jaw tracking and EMG recording system implanted in the freely moving rabbit. *Journal of Neuroscience Methods* 1988; 23: 257-261.
 - 24) Morita T, Fujiwara T, Negoro T, et al. Movement of the mandibular condyle and activity of the masseter and lateral pterygoid muscles during masticatory-like jaw movements induced by electrical stimulation of the cortical masticatory area of rabbits. *Archives of Oral Biology* 2008; 53: 462-477.
 - 25) 森田匠, 藤原琢也, 根来武史, 他. ウサギ大脳皮質咀嚼野電気刺激により誘発された咀嚼様顎運動時の作業側下顎頭運動と咬筋・外側翼突筋の活動. *日矯誌* 2008 ; 66 : 123-133.
 - 26) Woda A, Foster K, Mishellany A, et al. Adaptation of healthy mastication to factors pertaining to the individual or to the food. *Physiol Behav* 2006; 89: 28-35.
 - 27) Woda A, Mishellany A, Peyron MA. The regulation of masticatory function and food bolus formation. *J Oral Rehabil* 2006; 33: 840-849.
 - 28) Morimoto T, Inoue T, Nakamura T, et al. Characteristics of rhythmic jaw movements of the rabbit. *Arch Oral Biol* 1985; 30: 673-677.
 - 29) Langenbach GEJ, Weijs WA, Brugman P, et al. A longitudinal electromyographic study of the postnatal maturation of mastication in the rabbit. *Archives of Oral Biology* 2001; 46: 811-820.
 - 30) 渡辺 修. 視覚. 本郷 利, 廣重 力, 豊田 順, editors. *標準生理学*. 東京: 医学書院; 2005, 270-293.
 - 31) Weijs WA, Brugman P, Grimbergen CA. Jaw movements and muscle activity during mastication in growing rabbits. *Anatomical Record* 1989; 224: 407-416.
 - 32) Weijs WA, Dantuma R. Functional anatomy of the masticatory apparatus in the rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Neth J Zool* 1981; 31: 99-147.
 - 33) Weijs WA, Sugimura T, van Ruijven LJ. Motor coordination in a multi-muscle system as revealed by principal components analysis of electromyographic variation. *Exp Brain Res* 1999; 127: 233-243.
 - 34) Langenbach GEJ, Brugman P, Weijs WA. Prewaning feeding mechanisms in the rabbit. *Journal of Developmental Physiology* 1992; 18: 253-261.