

1. 高グリアジン画分単独のクッキーは、やわらかいがショートネスに欠けて砕けにくく、高グルテニン画分単独のクッキーは、硬いがショートネスがあり、砕けやすかった。両者より構成されるクッキーは、これらの中間的性質を示した。これらの結果より、グリアジンとグルテニンの比率を変化させることにより、クッキーの物性改変は可能であることが判明した。
2. 官能検査では、高グリアジン画分単独のクッキーは、硬くて粘着性が低く、高グルテニン画分単独のクッキーは、脆くて粘着性が高いと評価された。グリアジンとグルテニンの比率が1:2のクッキーは、1:1のものよりも砕けやすく、唾液と混ざると滑らかであり、食塊形成も容易であることから、高齢者食や介護食として適していると評価された。
3. 高グリアジン画分単独のクッキーは、吸水性が低いため、モデル食塊は硬く、付着性と凝集性が低かった。高グルテニン画分単独のクッキーは、吸水性が高いため、モデル食塊は付着性と凝集性が高かった。両者より構成されるクッキーのモデル食塊は、これらの中間的な性質を示した。
4. 以上の結果より、高齢者食や介護食として適した物性を有するクッキーを調製するためには、グリアジンとグルテニンの比率を、市販小麦粉の比率に近い1:1から1:2にするとよいことが明らかとなった。
5. クッキーの物性改変要因としては、グリアジンとグルテニンの吸水性の差異が、でんぷんの糊化状態に影響を与えたことが示唆された。

(引用文献)

- 1) 倉賀野妙子・木村宏樹・和田淑子(1991)
: クッキーの物性に対するグリアジンとグルテニンの役割, 家政誌, 42, 45-52.
- 2) 赤羽ひろ・和田淑子(1987): クッキーの性状に及ぼす小麦粉中のグルテン含量の

影響, 日食工誌, 34, 474-480.

- 3) 川添節江・石間紀男・吉川誠次(1971)
: クッキーの材料配合比と食味の関係について, 家政誌, 22, 41-47.

F. 研究発表

1. 論文発表

新井映子・山村千絵・江川広子・城斗志夫・島田久寛・山田好秋: クッキーの咀嚼・嚥下特性に与えるグルテン構成たんぱく質組成の影響, 日本摂食・嚥下リハ学会誌, 投稿中.

G. 知的財産権の出願・登録状況

なし

表1 再構成小麦粉の組成

	小麦たんぱく質		小麦でんぷん
	高グリアジン画分	高グルテニン画分	
A	12	0	148
B	8	4	148
C	6	6	148
D	4	8	148
E	0	12	148

(g)

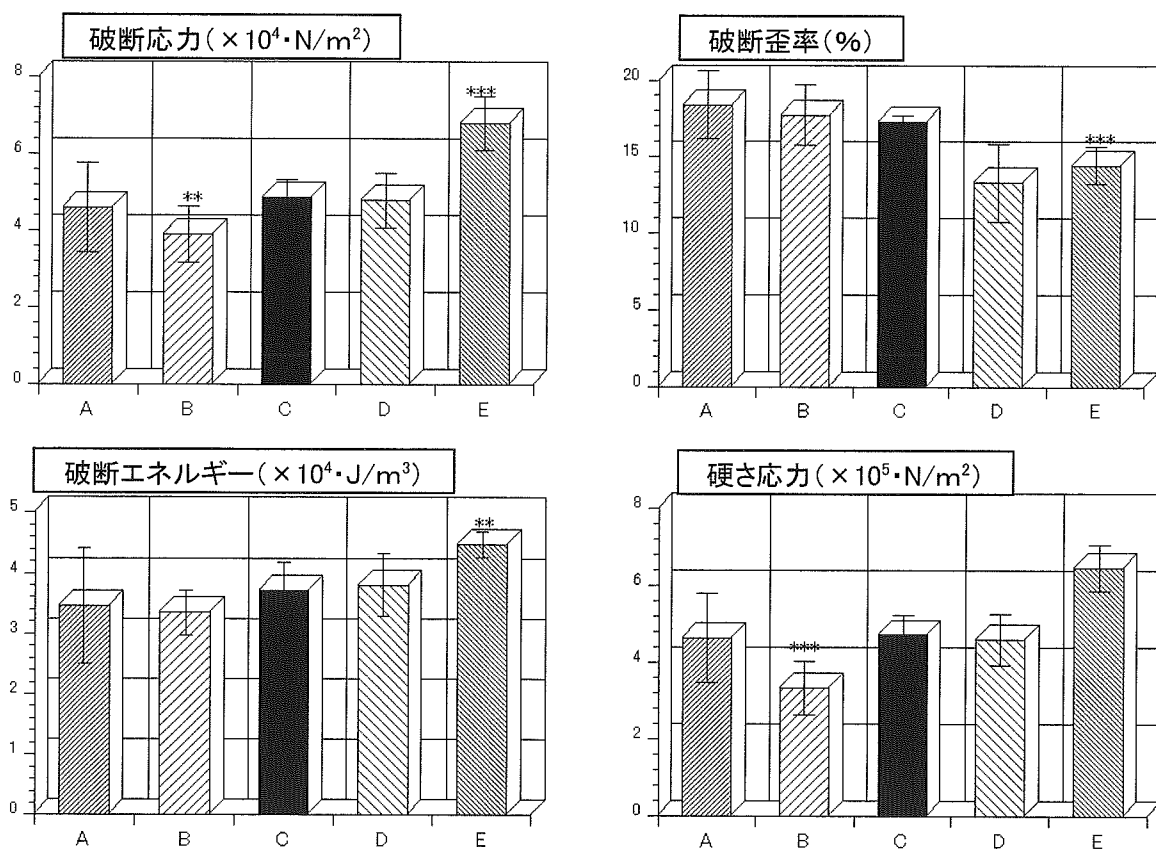


図1 クッキーの破断特性値

*, **および***は、クッキーCに対して5% ($p < 0.05$), 1% ($p < 0.01$) および0.1% ($p < 0.001$) 水準で有意差が認められたことを表す。

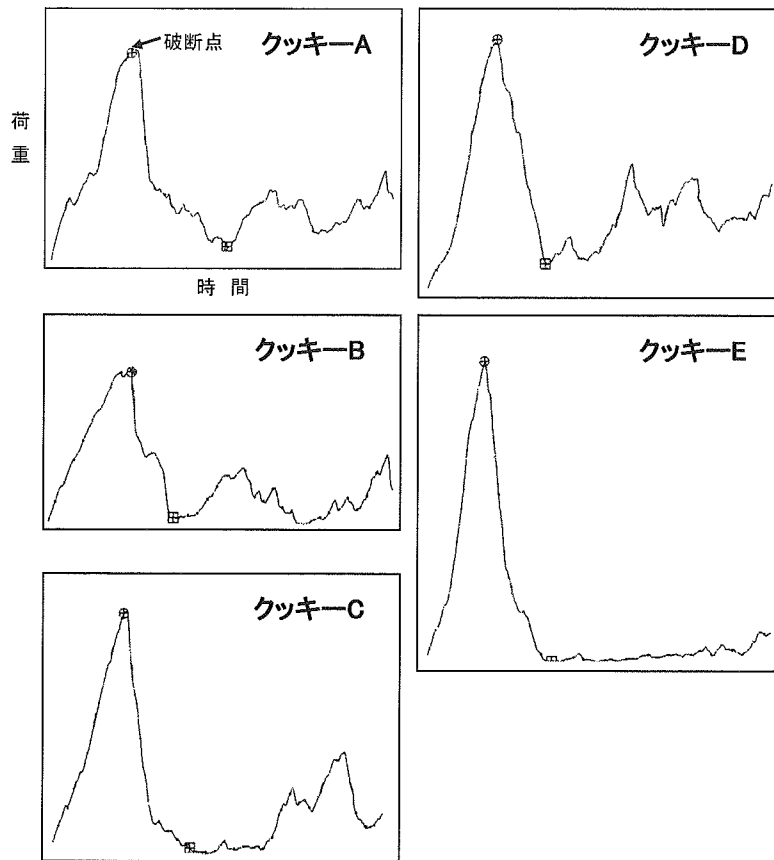


図2 クッキーの代表的な荷重-時間曲線

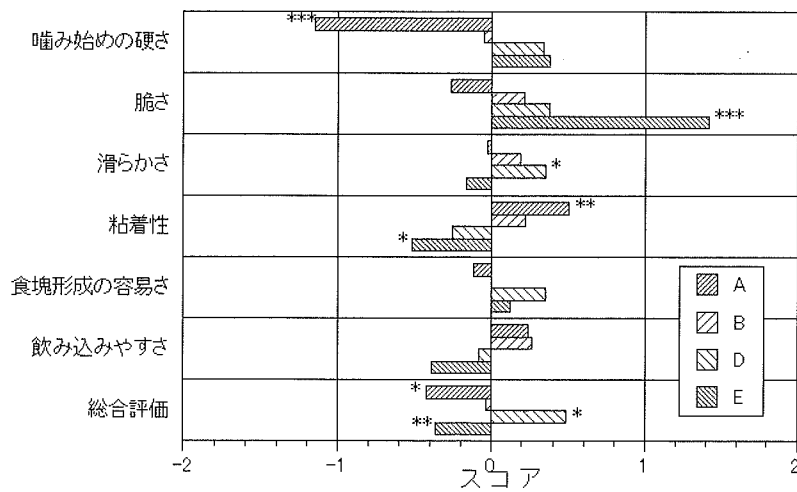


図3 クッキーの官能スコア

クッキーCを基準(0)とした。
 噛み始めの硬さ, +: 柔らかい; -: 硬い
 脆さ, +: 砕けやすい; -: 砕けにくい
 滑らかさ, +: 滑らか; -: ざらつく
 粘着性, +: 歯に付きにくい; -: 歯に付きやすい
 食塊形成の容易さ, +: 容易; -: 困難
 飲み込みやすさ, +: 飲み込みやすい; -: 飲み込みにくい
 総合評価, +: 適する; -: 適さない
 *, **および***は、クッキーCに対して5% ($\alpha=0.05$), 1% ($\alpha=0.01$)
 および0.1% ($\alpha=0.001$)水準で有意差が認められたことを表す。

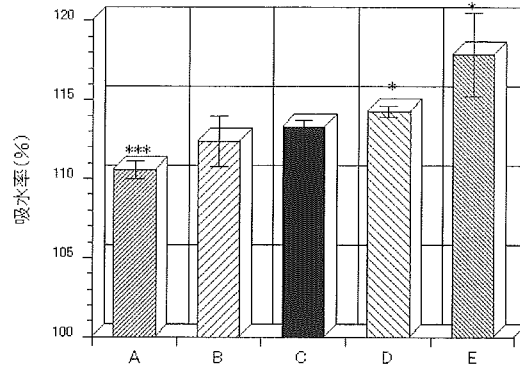


図4 クッキーの吸水率

*および***は、クッキーCに対して5% ($p < 0.05$) および0.1% ($p < 0.001$)水準で有意差が認められたことを表す。

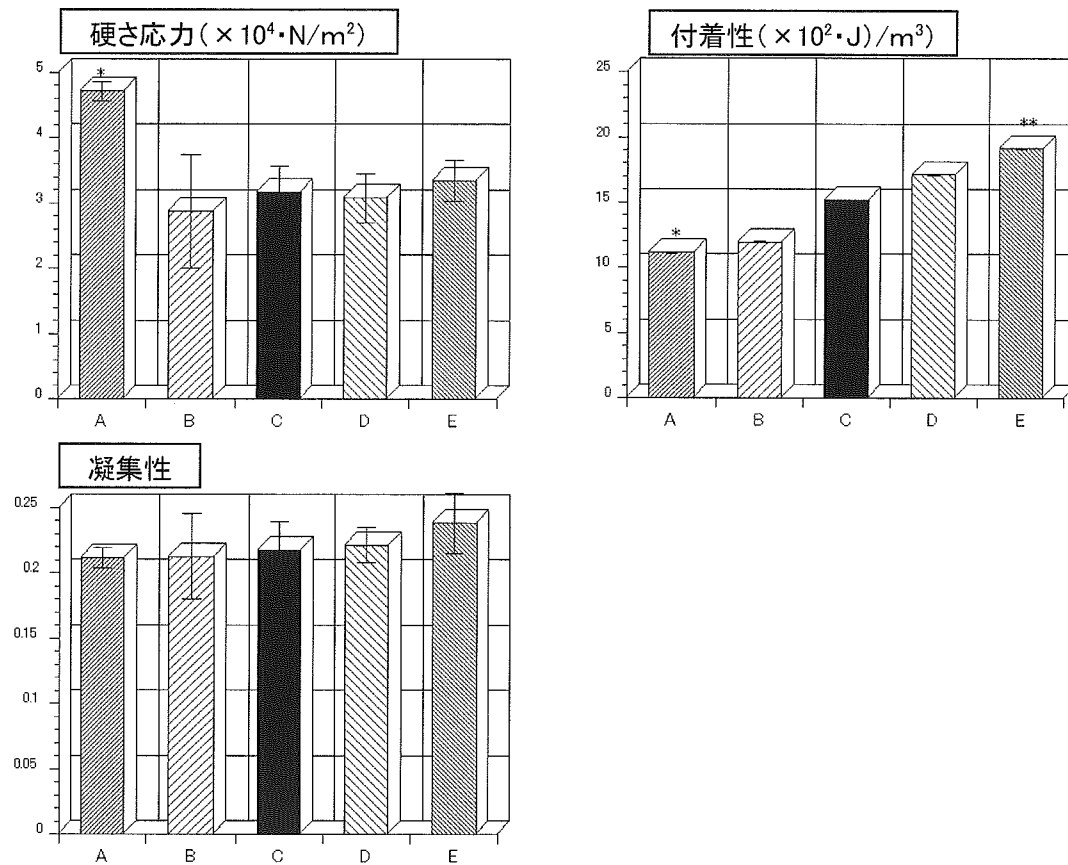


図5 クッキーモデル食塊のテクスチャー特性値

*および**は、クッキーCに対して5% ($p < 0.05$) および1% ($p < 0.01$)水準で有意差が認められたことを表す。

研究成果の刊行に関する一覧表

学会誌等

- 1) 山田好秋: 基礎医学領域 (咀嚼・嚥下の神経生理学). 日摂食嚥下リハ会誌, 9(1), 23-26, 2005.
- 2) 山田好秋: 咀嚼・嚥下運動とその神経機構. 日本全身咬合学会雑誌, 11(2), 36-38, 2005.
- 3) 山田好秋: G. 摂食・嚥下障害 up to date 咀嚼の科学. Monthly Book MEDICAL REHABILITATION No. 57, 摂食・嚥下障害 リハビリテーション実践マニュアル, 212-221, 2005.

出版物

- 1) 山田好秋 (分担執筆): 「摂食・嚥下の生理学」. リハビリテーション M00K 12 言語障害・摂食嚥下障害とリハビリテーション, 金原出版(株), 2005年9月 p72-80

添布別刷・資料



基礎医学領域(咀嚼・嚥下の神経生理学)

Neurophysiology of Mastication and Swallowing: a historical overview

山田 好秋

Yoshiaki YAMADA

1. はじめに

摂食・嚥下の基礎研究は口腔生理学の分野で精力的に行われてきた。これまでの研究成果の多くは電気生理学的な手法を用いて行われてきたが、近年functional MRI¹⁾, PET²⁾, MEG³⁾といった脳機能を視覚的にとらえる手法の出現により新たな局面を迎えている。ここでは生理学的な基礎研究に関して咀嚼と嚥下に分けて紹介する。

2. 咀嚼

咀嚼は食物を粉砕し唾液と混ぜることで嚥下可能な食塊を形成する動物に共通の周期的な運動である。ヒトは食物を手で口に運び、これを口腔内に取り込む。その際大きな食物はまず前歯で適当な大きさにちぎり(咬断)、これを舌背に乗せ、硬い食物であればそのまま臼歯部に運ぶ⁴⁾。ここで食物は舌と頬によって上下の歯列間に保持され粉砕される⁵⁾。この時、食物は唾液と混ぜられ、やがて適度な大きさや物性になると食塊として舌により咽頭に運ばれここに貯留される。これまではこの過程がすぐに嚥下に移行し、咀嚼と嚥下が独立した運動であると考えられてきたが、動物実験で提唱されてきたStage I and II transportの概念⁶⁾がヒトの場合にも当てはま

ることが広く認められるようになってきた^{7, 8)}。口腔内に残った食物はさらに咀嚼過程を経て少しずつ中咽頭に移送され、やがてその量が十分になると嚥下が誘発される。動物実験を通して基礎研究者は咀嚼運動を咀嚼準備期・粉砕期・嚥下準備期に分けて研究してきた⁹⁻¹¹⁾。その中であって、咀嚼準備期は摂取した食物を咀嚼しやすい大きさに咬断し、舌により臼歯部に運ばれるまでの過程を含む。運動の特徴としては下顎開閉運動が主体で、閉口筋(特に咬筋)活動はほとんどみられない。すなわち、咀嚼力をほとんど必要としない運動である。続く粉砕期は臼歯部で下顎の側方運動を伴った特徴的なパターン(臼磨運動)を持つ周期的な運動である。この周期運動は過去においては開口反射と閉口反射の組み合わせで説明されてきたが¹²⁾、1970年代に下位脳の切断実験を通して咀嚼中枢と名付けられた脳幹にある神経回路でその基本的な運動パターンが形成されることが証明され¹³⁾、現在ではリズムを形成する部分と筋発火パターンを形成する部分など、複数の神経回路により実行されると考えられている^{14, 15)}。咀嚼中枢のおかげで咀嚼に際し下顎開閉運動のタイミングなどを逐一意識しなくても、我々ヒトであれば新聞を読みながらでもこれを遂行できる。食物が口腔内に入るとこの咀嚼中枢が活性化され、ヒトの場合約2Hzのリズミカルな顎運動(咀嚼運動)が開始される。咀嚼運動は下顎の開閉運動だけではなく、舌、頬さらには唾液腺などの多くの器官が協調して遂行される複雑な運動である。例えば、食物を粉砕するため下顎が開くとき、舌と頬は食物を上下の歯列に保持するように働くが、どちらもバランスが崩れると舌および頬それ自身を歯列の間に押し込み嚥下してしまう。そのようなことが起こらないように口腔内には多くの感覚受容器が配置され、食物の量・物性、そして口腔内のどの位置に食物があるかなどを検知し、これらの情報を中枢神経系に送っている。中枢はこれらの情報をもとに各筋の動きを適切に調節し、咀嚼筋・舌筋・舌骨上筋群・顔面筋は協調し

〈所属〉

新潟大学大学院医歯学総合研究科 口腔生命科学専攻
摂食環境制御学講座 口腔生理学分野

Division of Oral Physiology, Department of Oral Biological
Science, Niigata University Graduate School of Medical and
Dental Sciences

〈連絡先〉

〒951-8514 新潟県新潟市学校町通2-5274 新潟大学大学院
医歯学総合研究科口腔生理学分野

山田 好秋

TEL 025-227-2821 FAX 025-225-0281

e-mail address : yamada@dent.niigata-u.ac.jp

て活動する¹⁶⁻¹⁹⁾。

咀嚼は負荷としての食物が歯列間に介在し、食物の物性も均一でなく、さらに食物による負荷は咀嚼の進行に伴い変化する。このため咀嚼中枢は負荷としての食物の物性変化に対処するため咀嚼力を調節している²⁰⁾。咀嚼力の調節機構には脳幹部にある介在神経や運動神経のレベルで反射性に行われる末梢性の調節と、大脳皮質の関与する中枢性調節機構が知られている。たとえば歯根に配置された圧や触を感知する機械受容器^{21, 22)}や、閉口筋の中であって筋の収縮状況を検出する筋紡錘²³⁾は食物を粉砕するときの咀嚼力を発生する重要な反射(閉口反射)を誘発する。一方、舌や頬粘膜を噛んだり予想以上に硬い食品が混じていた場合には、口腔内の危険を感知する受容器(侵害受容器)がこれを検出し、閉口筋の活動を弱める反射を誘発する(開口反射)。また、硬い食品を咀嚼する際には、大脳皮質が事前(すなわち歯列で食物を噛む前)から閉口筋を強く作動させ咀嚼を効率的に行っている^{24, 25)}。

3. 嚥 下

嚥下は、多くの筋が関与し複雑な構造を持つ嚥下関連器官が短時間に決められた順序で運動し、口腔内に取り込まれた食物や飲料水を、咽頭・食道を経て胃に送り込む反射性の運動である。また、機能的な面では、食塊の通路と気道の通路という2面性を持つ咽頭の切り換え機構として重要な働きを持っている。しかも、食塊の物性や食塊の大きさなどが各器官の運動と複雑に関連しているため、生体の運動機能を計測しただけでは咀嚼・嚥下機能を評価できない。このため、神経生理学的にも動作学的にも興味を集め、基礎的な研究が精力的に行われてきた²⁶⁻²⁹⁾。この複雑な運動をMagendie³⁰⁾は、口腔相・咽頭相・食道相に分けて説明した。以来、この分類が広く使われてきた。しかし最近、嚥下は摂食行動の一部であり、食物を視覚的・嗅覚的情報により認知する時期より始まっているとの考え方が広く認められるようになってきた³¹⁾。

嚥下の神経生理に関する現在の知見は動物実験結果をヒトに当てはめたもので、脳幹の嚥下中枢や大脳皮質の島・前頭弁蓋部を連続して電気刺激すると嚥下が誘発できるという事実に基づいたものである。要約すると神経制御機構は通常3つの構成要素に分けられる。①末梢性入力 ②脳幹の嚥下中枢 ③皮質下行性入力。これら3つの要素が統合されることで正常な嚥下が誘発される。例えば、迷走神経、舌咽神経、三叉神経の求心線維を刺激することで嚥下を直接誘発したり、誘発閾値を修飾す

ることができる³²⁻³⁴⁾。一方、随意的な嚥下誘発には大脳皮質及び皮質下の種々の部位が重要な役割を担っている。Martinら³⁵⁾は、サルの大脳皮質を微細な電極で刺激した結果、嚥下を誘発できる部位として顔面運動野、顔面感覚野、皮質咀嚼野、前頭弁蓋部を同定している。興味あることには刺激する際、単発的な電気刺激では効果がなく、連続した刺激で初めて嚥下が誘発できている。この事実は上喉頭神経を電気刺激して嚥下を誘発する際にも連続刺激でないと有効でないという実験結果と一致している。Naritaら³⁶⁾は、これらの部位のうち、皮質咀嚼野を冷却することで嚥下誘発に障害を認め、嚥下の誘発および実行に重要な役割を持つ部位であるとしている。Yamamuraら³⁷⁾は、顔面運動野を冷却した際に観察される咀嚼・嚥下の運動障害を詳細に観察し、この部位が嚥下準備期に重要な役割を持つが、嚥下反射自体には影響しないことを示している。

ヒトの場合、軟口蓋・口蓋垂・舌背・喉頭蓋の咽頭面・口蓋ヒダ・舌喉頭蓋溝・咽頭後壁・そして咽頭食道接合部に触刺激や軽い圧が加わると、嚥下が誘発されると報告されている³⁸⁾。軟口蓋・口蓋垂・口峽柱などの嚥下誘発閾は、刺激の質や強さに対応してそれぞれ異なる感受性を持ち、同一個体内でも感受性の分布に違いがある。しかし、BastianとRiggs³⁹⁾は、口腔・中咽頭・下咽頭・喉頭を麻酔して、嚥下時にはこれらの部位の皮膚感覚は必須ではないと結論している。

嚥下を誘発する受容部位は多様であり、嚥下誘発時には多くの感覚神経が興奮している。三叉神経上顎枝・舌咽神経・迷走神経の枝である上喉頭神経(SLN)の刺激実験より、これらの感覚神経が嚥下を誘発する受容器を支配していることが分かる。中枢のレベルではこれらの感覚情報はまず孤束と三叉神経脊髄路の2つの系に伝えられる。この2つの系のうち孤束と孤束核が嚥下を誘発する主な部位であると考えられている。特に上喉頭神経を経由する感覚神経が嚥下誘発にはもっとも有効である。CiampiniとJean^{40, 41)}によれば、嚥下誘発に関与すると考えられる感覚神経のうち、上喉頭神経だけが単独で嚥下を誘発できるが、舌咽神経は嚥下誘発を促進することはあっても、舌咽神経の刺激だけで嚥下を誘発することはできない。しかし、最近の我々の研究室の実験結果から、舌咽神経の感覚枝を選択的に刺激すれば、舌咽神経刺激だけでも嚥下が誘発できることが分かった³²⁾。しかし、Jafariら⁴²⁾は、上喉頭神経内枝の嚥下における役割をヒトで検索し、喉頭閉鎖促進に必要な感覚情報を提供するが嚥下誘発には必須ではないと報告し、いまだに統一した見解は出ていない。

ほとんどの哺乳動物では咽頭は嚥下と呼吸の共通路である。この形態は食塊が咽頭を通過する際、これが気道に入り込む、いわゆる誤嚥の危険性を生む⁴³⁾。そこで誤嚥のリスクを低減させるためのいくつかの機構が備わっている。機械的防御機構の一つとして声門閉鎖があり、嚥下に伴い呼吸を制御している。声門閉鎖のタイミングは誤嚥防止に重要なパラメータであり、Paydarfarら⁴⁴⁾は、声門閉鎖が嚥下の初期に誘発され、食塊の咽頭通過後まで声門閉鎖は持続することを見いだしている。しかし、麻酔下に挿管された患者でも声門閉鎖は記録されている⁴⁵⁾ので声門閉鎖は嚥下性無呼吸には必須ではないと結論している。McFarlandとLund⁴⁶⁾は、呼吸と嚥下の関係だけでなく咀嚼運動についてもヒトを対象に研究している。呼吸周期と嚥下のタイミングは臨床的にも基礎的にも興味ある点である。Saitoら⁴⁷⁾は、嚥下と呼吸運動の神経性制御機構を明らかにするため除脳ラットで延髄にある嚥下に関与する呼吸細胞活動を細胞外記録し、嚥下に伴い呼吸周期をリセットする呼気関連神経細胞の存在を示唆している。しかし、中枢間の相互作用には議論があり、Feroahら⁴⁸⁾は羊を使った自然嚥下の実験から、嚥下中枢と呼吸中枢の相互関係は動物種により様々であり、その原因がこれらの中枢が動物種により異なるというより、末梢性フィードバック機構および末梢情報を統合する中枢機構が多様であることが原因であると推察している。

以上、咀嚼・嚥下に関するこれまでの研究を簡単に紹介したが、嚥下の神経性制御に関してはまだ多くの議論があり、形態学も含めさらなる基礎研究が必要である。

文 献

- 1) Martin RE, Goodyear BG, Gati JS, et al.: Cerebral cortical representation of automatic and volitional swallowing in humans. *J Neurophysiol.*, 85 (2): 938-950, 2001.
- 2) Hamdy S, Rothwell JC, Brooks DJ, et al.: Identification of the cerebral loci processing human swallowing with H₂(15) O PET activation. *J Neurophysiol.*, 81 (4): 1917-1926, 1999.
- 3) Watanabe Y, Abe S, Ishikawa T, et al.: Cortical regulation during the early stage of initiation of voluntary swallowing in humans. *Dysphagia*, 19 (2): 100-108, 2004.
- 4) Arai E, Yamada Y: Effect of the texture of the food on the masticatory process. *Jpn J oral Biol.*, 35: 312-322, 1993.
- 5) Adb-el-Malek S: A contribution to the study of the movements of the tongue in animals, with special reference to the cat. *J.Anat.*, 73: 15-30, 1938.
- 6) Franks HA, German RZ, Crompton AW, et al.: Mechanism of intra-oral transport in a herbivore, the hyrax (*Procavia syriacus*). *Arch Oral Biol.*, 30 (7): 539-544, 1985.
- 7) Palmer JB, Rudin NJ, Lara G, et al.: Coordination of mastication and swallowing. *Dysphagia*, 7 (4): 187-200, 1992.
- 8) Hiiemae KM, Palmer JB: Food transport and bolus formation during complete feeding sequences on foods of different initial consistency. *Dysphagia*, 14 (1): 31-42, 1999.
- 9) Schwartz G, Enomoto S, Valiquette C, et al.: Mastication in the rabbit: a description of movement and muscle activity. *J Neurophysiol.*, 62 (1): 273-287, 1989.
- 10) Morimoto T, Inoue T, Nakamura T, et al.: Characteristics of rhythmic jaw movements of the rabbit. *Arch Oral Biol.*, 30 (9): 673-677, 1985.
- 11) Yamada Y, Yamamura K: Possible factors which may affect phase durations in the natural chewing rhythm. *Brain Res.*, 706 (2): 237-242, 1996.
- 12) Sherrington C: Reflexes elicitable in the cat from pinna, vibrissae and jaws. *J Physiol.*, 51: 404-431, 1917.
- 13) Dellow PG, Lund JP: Evidence for central timing of rhythmical mastication. *J Physiol.*, 215 (1): 1-13, 1971.
- 14) Nakamura Y, Katakura N, Nakajima et al.: Rhythm generation for food-ingestive movements. *Prog Brain Res.*, 143: 97-103, 2004.
- 15) Scott G, Westberg KG, Vrentzos N, et al.: Effect of lidocaine and NMDA injections into the medial pontobulbar reticular formation on mastication evoked by cortical stimulation in anaesthetized rabbits. *Eur J Neurosci.*, 17 (10): 2156-2162, 2003.
- 16) Inoue M, Ariyasinghe S, Yamamura K, et al.: Extrinsic tongue and suprahyoid muscle activities during mastication in freely feeding rabbits. *Brain Res.*, 1021 (2): 173-182, 2004.
- 17) Inoue M, Harasawa Y, Yamamura K, et al.: Effects of food consistency on the pattern of extrinsic tongue muscle activities during mastication in freely moving rabbits. *Neurosci Lett.*, 368 (2): 192-196, 2004.
- 18) Ariyasinghe S, Inoue M, Yamamura K, et al.: Coordination of jaw and extrinsic tongue muscle activity during rhythmic jaw movements in anesthetized rabbits. *Brain Res.*, 1016 (2): 201-216, 2004.
- 19) Ootaki S, Yamamura K, Inoue M, et al.: Activity of peri-oral facial muscles and its coordination with jaw muscles during ingestive behavior in awake rabbits. *Brain Res.*, 1001 (1-2): 22-36, 2004.
- 20) Verdier D, Lund JP, Kolta A: Synaptic inputs to trigeminal primary afferent neurons cause firing and modulate intrinsic oscillatory activity. *J Neurophysiol.*, 92 (4): 2444-2455, 2004.

- 21) Yamada Y, Haraguchi N: Reflex changes in the masticatory muscles with load perturbations during chewing hard and soft food. *Brain Res.*, 669 (1): 86-92, 1995.
- 22) Lavigne G, Kim JS, Valiquette C, et al.: Evidence that periodontal pressoreceptors provide positive feedback to jaw closing muscles during mastication. *J Neurophysiol*, 58 (2) : 342-358, 1987.
- 23) Morimoto T, Inoue T, Masuda Y, et al.: Sensory components facilitating jaw-closing muscle activities in the rabbit. *Exp Brain Res.*, 76 (2) : 424-440, 1989.
- 24) Hidaka O, Morimoto T, Kato T, et al.: Behavior of jaw muscle spindle afferents during cortically induced rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. *J Neurophysiol.*, 82 (5) : 2633-2640, 1999.
- 25) Komuro A, Morimoto T, Iwata K, et al.: Putative feed-forward control of jaw-closing muscle activity during rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. *J Neurophysiol.*, 86 (6) : 2834-2844, 2001.
- 26) Miller AJ: Deglutition. *Physiol Rev.*, 62 (1): 129-184, 1982.
- 27) Martin RE, Sessle BJ: The role of the cerebral cortex in swallowing. *Dysphagia*, 8 (3): 195-202, 1993.
- 28) Jean A: Brain stem control of swallowing: neuronal network and cellular mechanisms. *Physiol Rev.*, 81 (2): 929-969, 2001.
- 29) Ertekin C, Aydogdu I: Neurophysiology of swallowing. *Clin Neurophysiol.*, 114 (12) : 2226-2244, 2003.
- 30) Magendie F: *Precis Elementaire de Physiologie*. Paris: Mequignon-Marvis, 1825. pp 63-72.
- 31) Leopold NA, Kagel MC: Swallowing, ingestion and dysphagia: a reappraisal. *Arch Phys Med Rehabil.*, 64 (8) : 371-373, 1983.
- 32) Kitagawa J, Shingai T, Takahashi Y, et al.: Pharyngeal branch of the glossopharyngeal nerve plays a major role in reflex swallowing from the pharynx. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.*, 282 (5) : R1342-1347, 2002.
- 33) Amarasena J, Ootaki S, Yamamura K, et al.: Effect of cortical masticatory area stimulation on swallowing in anesthetized rabbits. *Brain Res.*, 965 (1-2) : 222-238, 2003.
- 34) Takagi M, Noda T, Yamada Y: Comparison of SLN-evoked swallows during rest and chewing in the freely behaving rabbit. *Brain Res.*, 956 (1) : 74-80, 2002.
- 35) Martin RE, Kemppainen P, Masuda Y, et al.: Features of cortically evoked swallowing in the awake primate (*Macaca fascicularis*). *J Neurophysiol.*, 82 (3) : 1529-1541, 1999.
- 36) Narita N, Yamamura K, Yao D, et al.: Effects of functional disruption of lateral pericentral cerebral cortex on primate swallowing. *Brain Res.*, 824 (1) : 140-145, 1999.
- 37) Yamamura K, Narita N, Yao D, et al.: Effects of reversible bilateral inactivation of face primary motor cortex on mastication and swallowing. *Brain Res*, 944 (1-2) : 40-55, 2002.
- 38) Pommerenke WT: A study of the sensory areas eliciting the swallowing reflex. *Am J Physiol.*, 84: 36-41, 1928.
- 39) Bastian RW, Riggs LC: Role of sensation in swallowing function. *Laryngoscope*, 109 (12) : 1974-1977, 1999.
- 40) Ciampini G, Jean A: Role of glossopharyngeal and trigeminal afferents in the initiation and propagation of swallowing. I- Glossopharyngeal afferents. *J Physiol (Paris)*, 76 (1) : 49-60, 1980.
- 41) Ciampini G, Jean A: Role of glossopharyngeal and trigeminal afferents in the initiation and propagation of swallowing. II- Trigeminal afferents. *J Physiol (Paris)*, 76 (1) : 61-66, 1980.
- 42) Jafari S, Prince RA, Kim DY, et al.: Sensory regulation of swallowing and airway protection: a role for the internal superior laryngeal nerve in humans. *J Physiol.*, 550 (Pt 1) : 287-304, 2003.
- 43) Laitman JT, Reidenberg JS: Specializations of the human upper respiratory and upper digestive systems as seen through comparative and developmental anatomy. *Dysphagia*, 8 (4) : 318-325, 1993.
- 44) Paydarfar D, Gilbert RJ, Poppel CS, et al.: Respiratory phase resetting and airflow changes induced by swallowing in humans. *J Physiol.*, 483 (Pt 1) : 273-288, 1995.
- 45) Nishino T, Sugimori K, Hiraga K, et al.: Effects of tracheal irritation and hypercapnia on tracheal smooth muscle in humans. *J Appl Physiol.*, 69 (2) : 419-423, 1990.
- 46) McFarland DH, Lund JP: Modification of mastication and respiration during swallowing in the adult human. *J Neurophysiol.*, 74 (4) : 1509-1517, 1995.
- 47) Saito Y, Ezure K, Tanaka I, et al.: Activity of neurons in ventrolateral respiratory groups during swallowing in decerebrate rats. *Brain Dev.*, 25 (5) : 338-345, 2003.
- 48) Feroah TR, Forster HV, Fuentes CG, Lang IM, Beste D, Martino P, Pan L, Rice T: Effects of spontaneous swallows on breathing in awake goats. *J Appl Physiol.*, 92 (5) : 1923-1935, 2002.

咀嚼・嚥下運動とその神経機構

新潟大学大学院医歯学総合研究科口腔生理学分野

山田好秋



I. はじめに

顎・口腔・顔面領域では栄養摂取（摂食）機能やコミュニケーション機能など生活に欠くことのできない重要な機能が営まれている。咀嚼・嚥下などの機能運動時には運動をモニターするための感覚情報が重要であるが、感覚機能は独立した重要性をもっている。たとえば、生まれて間もない乳児は近くのものを手当たり次第に舐め、口に入れて認識している。この行動は口腔感覚器官を通して脳の発育に大きな意義をもつと考えられている。また、口腔感覚は本来動物にとって食物の安全を確認するために発達した。しかし、現代人にとってはおいしさを追求する手段となり、その本来の意義が忘れ去られてきたが、摂食・嚥下機能回復を目指した臨床では口腔感覚の重要性が再認識されている。高齢社会を迎え、身体機能の衰えた老人を対象とした看護・介護の現場では、これらの点を十分に理解して対処する必要がある。摂食・嚥下機能障害はその原因が神経系（脳機能）の障害にあることが多く、口腔運動に伴う感覚刺激は編み物などの細かな作業同様、脳のリハビリテーションにも有効である。

II. 認知期

動物は栄養が不足すると空腹感（食欲）を生じ、逆に十分な栄養が摂取されると満腹感を感じる。空腹感や満腹感はすべて脳で認知され、空腹であれば「食物を求め」といった意味のある行動が引き起こされる。この認知過程には大脳皮質連合野と大脳辺縁系が関与している。一方、運動の側面からみると、ヒトは上手に手を使い細かな動作ができる。この動作は大脳皮質が大きく関

与し、随意的な動作としては高度であるが、手の動きだけでは意味のある行動とはいえない。その点、栄養不足を認知し、（ときには危険を伴うが）食物を探し、これを口にするまでの行動「摂食行動」は動物固有の行動であり、このなかでは食物を口にするなどの手の動きは意味をもってくる。摂食行動の引き金（動機付け）は、本能や情動を司る大脳辺縁系と呼ばれる発生学的に古い脳で実行される。したがって、高齢者や脳卒中で倒れた人が体の自由を失っても食べることに對する欲求は意外に強い。

食欲やおいしさといった情動が生じるとき、食物を目で見て、匂いを嗅ぎ、その食物がおいしかったという「楽しい記憶」と一致することが重要である。食卓上の食物が見慣れた物であり、食事の環境もいつもと変わらなければ、人はこれを安心して口に運び、食べ始める。しかし、見たことのない食物は匂いを嗅ぎ、注意深く調べ、食物の硬さや温度などを確かめ、安全を確認した後に口に運び、噛んで味わう。しかも、食事する環境がいつもと異なっていれば、食行動はさらに慎重に行われる。このような理由から看護・介護の場での食事にも見ためや食事環境に注意が必要である。

III. 咀嚼期

食事に際して、ヒトは視覚や嗅覚によりその食物を評価し、口腔内に取り込むべきか否かを判断する（認知期）。安全で食べる価値がある（すなわち食欲を満たす）と判断された食物は口腔内に取り込まれる。開口と同時に舌は食物を口腔内にガイドするかのよう切歯間まで突出する。適量の食物が口腔内に取り込まれると閉口し、食物は上下の切歯で切り取られ、舌により受け取られる。このときその物性が評価され、プリンのような軟らかな食物であれば舌と口蓋で圧縮して咀嚼する。ある程度硬い食物であれば臼歯部に移送され（この過程を stage I 移送と呼ぶ）、その後上下の歯列により粉碎処

本論文の要旨は第6回認定研修セミナー（平成16年11月27日、東京）において発表した。

理すなわち咀嚼される。この間、咀嚼された食物の一部は中咽頭に送られ嚥下反射が誘発されるまでここに溜められる (stage II 移送)。従来の見解では、咀嚼中、食塊は口峡で境される口腔内で処理され、食塊が少しでも咽頭に送り込まれればこれが刺激となって嚥下反射が誘発されると考えられてきた。しかし、この概念は主に液体をコップから口腔内に摂取する際の嚥下を想定したもので、現在では咀嚼の途中でも食塊の物性によってはその一部は中咽頭まで達しており、咀嚼運動が口腔だけでなく咽頭腔を含む広い範囲を使って実行されることが明らかとなっている。

咀嚼は歩行や呼吸運動と同様、特に意識しなくても実行できる運動であり、その基本的な運動プログラムは脳幹部にあるパターン発生器で制御されている。しかし、パターン発生器で作られる基本的な開閉運動だけでは、歯列の間に食物を移動させ、軟らかな食物や硬い食物など物性の異なる食物を適切な力で粉碎し、さらに唾液と混ぜて食塊を形成するまでの咀嚼運動は複雑すぎてとうてい遂行できない。現在では、パターン発生器は基本的な咀嚼リズムを作る部分と各筋の発火タイミングや発火頻度を制御する筋収縮パターン発生器で構成され、末梢の状況に応じて筋の発火パターンを調節していると考えられている。

IV. 嚥 下

嚥下は口腔内に取り込まれた食物や飲料水を咽頭・食道を経て胃に送り込む複雑な運動である。この運動は、食物の移送だけでなく分泌物や微粒子を上気道から排除する機能ももち、結果として気道を食物片の進入から防御している。嚥下時には口腔・咽頭・喉頭・食道の筋が短時間に決められた順序で活動し、複雑な運動を遂行する。この複雑な運動を Magendie は口腔・咽頭・食道期に分けて説明した。以来、この分類が広く使われてきた。いわゆる嚥下反射は舌が口腔内に残った食塊をすくい上げ、咽頭に移送することから始まると定義されているが、咀嚼に続く嚥下の場合、口腔期と咽頭期の区別は困難であり、咀嚼中にも stage II 移送によって食塊の一部は咽頭に送り込まれていることを強調しておきたい。

V. 口 腔 期

嚥下口腔期では、細かく粉碎され唾液とよく混ぜられた食物が舌背上に食塊として集められ、舌によって口腔から咽頭まで送り込まれる。口腔期は咀嚼時には反射的に実行されるが、随意的に食塊を咽頭に送り嚥下を誘発したり、途中で止めたりすることも可能である。ただ

し、口腔期がこれに続く咽頭期と明確に分けられるのは、嚥下を意識したときだけである。口腔期では、歯列や歯槽骨は舌が食塊を形成する際の側方ガイドとして働いている。この時期の口腔を側方から観察すると、舌前方がもち上がり舌根部に向け斜面を形成し、その上を食塊が勢いよく咽頭に向け移送される。口腔期では食塊を形成するため舌が重要な役割をもち、舌を口蓋に押しつけるため舌骨は引き上げられ、食塊量が少ない場合には下顎は閉口位を保つ必要が生じる。

VI. 咽 頭 期

咽頭期は食物が咽頭から食道入口部まで移送される時期で、食物が咽頭・口峡柱・軟口蓋・喉頭蓋の粘膜にふれることで誘発されると考えられている。多くの筋が順序よく収縮する反射運動で、一度誘発されると随意的に制御することはできない。口腔から下咽頭に送られた食塊は、食道入口部が開大するまで喉頭蓋や梨状陥凹に溜められ喉頭の挙上とともに食道へ流れ込む。食塊が口腔から勢いよく咽頭に押し出されると、食塊は喉頭蓋に行く手を阻まれ喉頭蓋の左右にある側路である梨状陥凹を通って食道に入る。食塊を押し込む力が弱い場合には、喉頭蓋と食塊の通過のタイミングが取れずに食塊は重力に引かれ喉頭に入りやすくなる。食塊が喉頭・気管に入り込むことを誤嚥と呼ぶ。

口腔は咽頭で鼻腔と連絡しており、安静時や咀嚼時には呼吸気はここを通過する。しかし、舌が食塊を咽頭に移送するとすぐに軟口蓋が挙上し、咽頭後壁と強く接することでこの通路をふさぎ、食物が鼻腔へ漏れるのを防ぐ (鼻咽腔閉鎖)。続いて喉頭蓋による喉頭口の閉鎖と食道開大のためのスペースを確保するため喉頭を前上方に引き上げる運動が起こる。この結果、喉頭とともに喉頭蓋も上方にせり上がるが、喉頭蓋の先端部はそのままの位置を保とうとするので、喉頭蓋は折れ曲がり喉頭口に覆いかぶさる形で蓋をすることになる (喉頭口閉鎖)。同時に声帯も閉じることで食物が気管に進入するのを防ぐ。したがってこの時期呼吸は停止し (嚥下性無呼吸)、声は出せない。喉頭のあたりに手をそっと当てて唾液を飲み込むと、嚥下時の喉頭の動きが理解できる。

VII. 食 道 期

食道期は食物が食道入口部から胃に達するまでの時期で、やはり反射的に実行される。しかし、咽頭期のように複雑な運動ではなく、食物を単純に胃に送り込むだけで、筋が順次食物を絞り出す蠕動運動が主体である。

VIII. 嚥下時の食塊移動

健常者であれば、嚥下中枢にプログラムされたとおりに食物が移動するため障害は発生しにくい。しかし、嚥下障害のある患者では、この嚥下中枢のプログラムどおりに食物が移動してくれないところに問題がある。筋力が低下した場合には、食塊を動かす原動力である圧差が作れない。また、筋力の低下に加え、腱や靭帯が弾性を失って咽頭や喉頭の挙上が十分でない場合、食塊の通過時間が予定より延びることも起こりうる。筋力の低下はリハビリを通して少しは回復できる。しかし、リハビリで回復できない場合、姿勢や食物の物性に注意を払い、少しでも食塊の流れを良くする工夫が必要である。

食物には硬さや壊れやすさ（破断性）などの物性のほかに、凝集性や粘着性といった、いろいろな物性がある。寒天は軟らかく、壊れやすいが、つぶすと一つ一つはバラバラで、食塊を形成しにくい。一方、同じゼリー状の食物でも、たとえばゼラチンはつぶしても破片は互にくっつきやすく、容易に団子状の食塊が形成できる。嚥下障害者に水が飲み込みにくく、誤嚥しやすいと訴える例が多い。水は凝集性が小さくかつ流動性が大きいので、重力によって喉頭蓋と喉頭口の隙間を通して喉頭に流入しやすいことが考えられる。症状によっては増粘剤を添加することで食物の凝集性を高め、誤嚥を防止することが可能である。

IX. 嚥下の神経機構

食塊が口腔から胃へスムーズに移動するためには、筋の収縮と弛緩が順序だてて正確に制御されなければならない。この順序だった運動の流れは嚥下中枢と呼ばれる延髄にある神経回路（孤束核の周辺）にプログラムされている。さらに、延髄の周辺（脳幹）には顔面領域の運動核・感覚核・植物機能を司る神経機構や咀嚼・嚥下などの摂食に関連した運動中枢がある。したがって、この部位が障害されると咀嚼や嚥下に（ときには呼吸まで）致命的な障害、球麻痺を引き起こす。誤嚥の起こる原因は、運動プログラムどおりに食塊が動かないことにある。また、嚥下は食物の認知から始まる摂食機能の一部であり、たとえ軟らかな食品を食べさせる場合でも、視覚・嗅覚・口腔感覚による食物認知を十分に行わせることが、誤嚥を防ぐうえで重要である。

嚥下の3期（口腔・咽頭・食道期）を制御している神経機構は感覚神経、介在神経（いわゆる嚥下中枢）、運動神経で構成される。大脳皮質または皮質下にあるいくつかの部位が延髄にある嚥下中枢に影響し、嚥下を誘発

または抑制しているが、特に“島”の周囲と“帯状皮質”は随意的な嚥下誘発に強く関与しているようである。

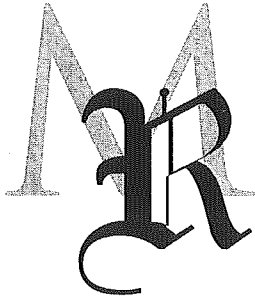
嚥下に関連する脳幹の神経は主に孤束核近傍の背側部および疑核周辺の背側部に広く分布している。嚥下中枢は脳幹の両側に独立して2つ存在し、広範に相互連絡することでどちらの部位でも嚥下咽頭期および嚥下食道期を制御できる。嚥下中枢の運動指令は、種々の脳神経運動核と一部の脊髄頸部運動神経から関連する筋に送られる。嚥下口腔期と咽頭期は口腔および咽頭からの感覚入力（三叉神経・舌咽神経・迷走神経）により促進され、嚥下を正常に遂行するためには食塊移動に伴う口蓋と舌背への触・圧刺激が不可欠である。ヒトは嚥下咽頭期を随意的に起動できるが、咀嚼に伴う嚥下は咽頭への触・圧・液体刺激により誘発され、舌咽神経および迷走神経支配領域からの感覚入力が必要である。随意的な嚥下でさえ、口腔内に何も無い状態で実行すると（空嚥下）一度や二度は可能であるが、連続して繰り返すことは困難である。そのようなときに水などを口に含むと嚥下はふたたび容易に誘発できる。

X. おわりに

咀嚼または咀嚼運動を議論する際、食物の粉碎に重きが置かれてきた。しかし、運動は感覚を伴い、多くの筋を制御する過程で脳の広い範囲が活動する。しかも、咀嚼には食物認知機構も大きく関与しており、発育の過程で培われた食文化（食に関する記憶）が咀嚼に影響を与える。咀嚼中枢が脳幹にあり、咀嚼リズムや涙滴状の咀嚼運動パターンは基本的にはここで制御されるが、咀嚼中枢を駆動する上位中枢の働きも重要である。

嚥下は咳・くしゃみ・吐き気・嘔吐同様、脳幹に存在する神経回路いわゆる嚥下中枢で制御されているが、嚥下の口腔期・咽頭期・食道期は大脳皮質で統合されている。したがって、中枢神経系の障害は嚥下にさまざまな影響を及ぼす。しかもこれらの神経制御のもとに口腔・咽頭・食道の筋、すなわち、呼吸と消化に関連する多くの筋が決められたタイミングでかつ両側性に活動し、この結果消化管の各部位に圧差を生じ、この圧差に従って食物や液体は胃に送られる。当然重力も作用するので、寝たきり者では食事の姿勢も重要であり、上体を起こして食塊に重力が作用し下方への補助的推進力が得られるような体位をとることが求められる。食塊の移動に伴い末梢感覚がこの情報を中枢にフィードバックし、食塊の流れを調節しているが、高齢者では運動制御が十分機能しないため誤嚥を引き起こすことが多くなる。したがって、医学的な知識だけでなく食物の物性にも注意を払ってほしい。

特集：摂食・嚥下障害リハビリテーション実践マニュアル



G. 摂食・嚥下障害 up to date 咀嚼の科学

山田好秋*

Abstract 咀嚼は栄養摂取過程のなかで食物を粉碎して唾液と混ぜ、嚥下しやすい食塊に形成するまでの処理過程として捉えられている。咀嚼運動は手指を使った随意運動に匹敵する繊細な神経制御機構を備え、歩行や呼吸同様、脳幹に運動中枢を備えている点でユニークな運動でもある。本稿では運動制御を主体に最新の知識を紹介するが、咀嚼はその過程においては鋭敏な感覚機構を通して、食物の安全を確認し、“おいしさ”という脳内報酬系に直結する重要な運動でもある。また、最近では家庭で調理し、家族で食卓を囲むことが少なくなっている。外食・中食による食事では栄養が偏るということで、サプリメントによる栄養補給も行われているが、我々はすべての栄養素を明らかにできたわけではなく、特に微量必要な栄養素はサプリメントでの補給が過剰摂取という新たな問題も引き起こす。天然食材をまんべんなく咀嚼して摂取する従来の栄養摂取法を守る必要性を強調しておきたい。

Key words 咀嚼中枢(chewing center), 顎・舌協調運動(jaw-tongue coordination), 顎反射(jaw reflexes), 脳磁図計(magnetoencephalogram), 栄養摂取(nutrition)

顎・口腔・顔面・咽喉頭領域には生活に欠くことのできない重要な機能が集まっている。なかでも食べること(摂食)は体に栄養を取り入れる機能の一部として特に重要である。口腔は呼吸器としての機能を進化させ発話というコミュニケーション機能も獲得してきた。しかし、実はこの他に感覚器としても重要な機能を持っている。通常我々は視覚や聴覚を使って環境を把握する。しかし、ひとたび口腔内に取り込まれるとそこでは視覚は使えない。このため、口腔内には機械受容器・温度受容器・化学受容器が密に配置されている。生まれて間もない乳児は視覚が発達していないので近くの物を手当たり次第に口に入れてこれを認識している。

咀嚼筋(図1)

咀嚼は上顎骨と下顎骨に馬蹄形状に配列された歯(歯列)で食物を粉碎処理する運動である。この時上顎と下顎は顎関節を中心に多くの筋が協調して複雑な咀嚼運動を遂行する。下顎骨に直接作用し、顎の開閉に関与する筋を咀嚼筋と呼ぶ。生理学的には閉口筋には咬筋・側頭筋・内側翼突筋(咬筋の内側にあり、図1には示していない)が、開口筋には外側翼突筋・顎二腹筋が分類される(外側翼突筋も下顎骨の内側にある筋で図1には示していない)。咬筋は頬部にあり皮膚表面より容易に触れる大きな筋で、一般的に噛む力の強い人はこの筋が大きく、顎が角張っている。内側翼突筋は咬筋とほぼ並行して下顎内部に付着する筋で、作用も咬筋と類似している。側頭筋は主に会話時や、負荷の小さな閉口時にも働く筋で、イライラしたときなど、無意識のうちに噛みしめを行うと、この筋

* Yoshiaki YAMADA, 〒951-8510 新潟県新潟市
学校町通り2番町 新潟大学大学院医歯学総合研
究科口腔生理学分野, 教授

が強く働き、疲れて痛みが出ることがある。緊張した場面ではこめかみの部分がヒクヒク動くが、これは噛みしめにより側頭筋の前部が強く働くためである。したがってイライラして疲れたときにこめかみをマッサージすると気持ちが良い。外側翼突筋は下顎骨と関節円板を動かすことで下顎の開閉口に伴う顎関節の安定に寄与する重要な筋である。関節円板は下顎を円滑に動かすベアリングのような役割を持っているので、この筋が疲労すると開口障害を生じる一因となり得る。

咀嚼時にはわずかではあるが頭部が咀嚼運動と同期して前後に動く¹⁾。頭部を前屈させる筋として胸鎖乳突筋が重要な働きを持っており、この筋は首を傾けると表面からも見える。図2に動物実験で記録した咀嚼時の下顎運動(開閉, 側方), 頭運動, 閉口筋(咬筋)筋電図ならびに頸筋(頭半棘筋, 板状筋, 胸鎖乳突筋)筋電図を示す。胸鎖乳突

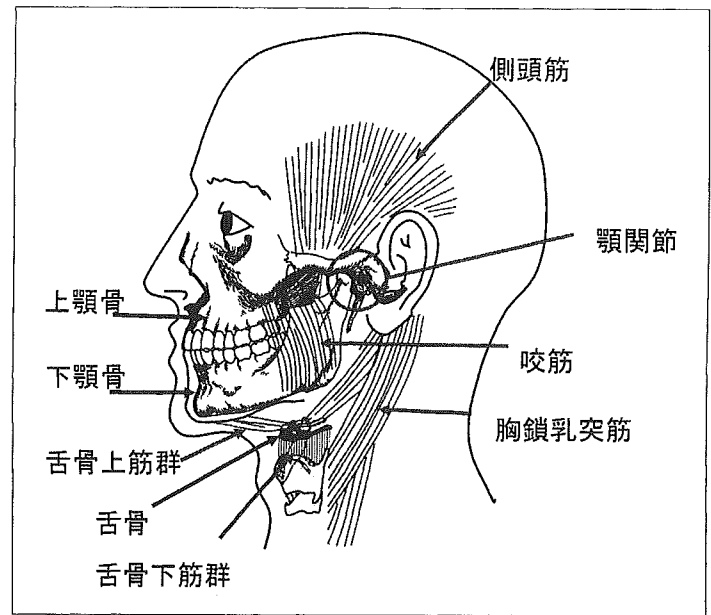


図 1. 咀嚼に關与する筋・骨・関節

筋は閉口相・開口相に2峰性の活動をする(図2-矢印)。加えて胸鎖乳突筋は閉口筋(咬筋)同様、硬い食品咀嚼時には軟らかな食品咀嚼時より大きな活動を示す。

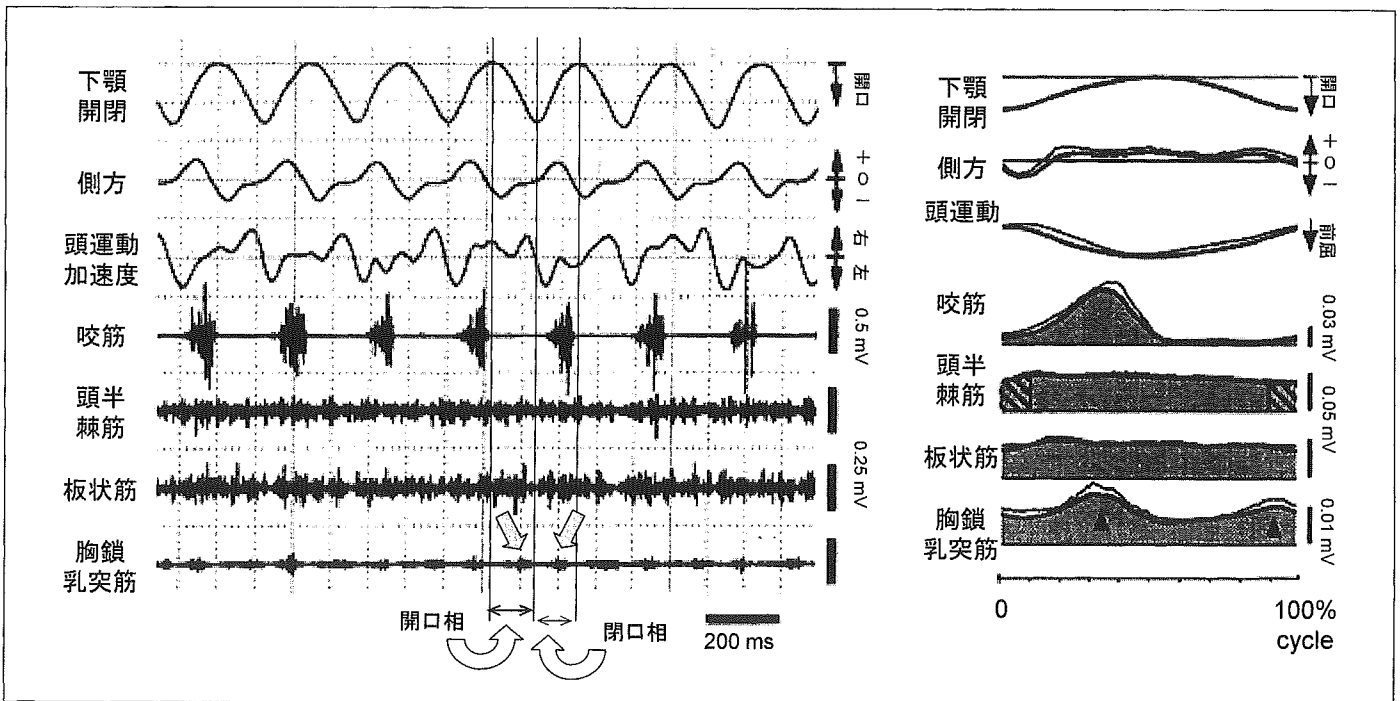


図 2. 咀嚼時の下顎・頭部運動ならびに咀嚼筋・頸筋活動(文献1より引用)

上段より下顎開閉運動, 下顎側方運動, 頭部運動加速度, 咬筋, 頭半棘筋, 板状筋, 胸鎖乳突筋筋活動の原波形(図-左)ならびに7羽のウサギの記録を加算処理(図-右)したもの。閉口相には咬筋(閉口筋)ならびに板状筋(頸筋)に活動の増加が記録されている。胸鎖乳突筋には開口相・閉口相それぞれに活動の増加が見られる。頸部の筋に観察される咀嚼時の周期的な活動は(図-右の細い実線)硬いものを噛ませた場合増加する(図-右の太い実線)。本論文で初めて咀嚼時に頸筋の能動的活動により頭部に前屈運動が生じることが明らかとなった。

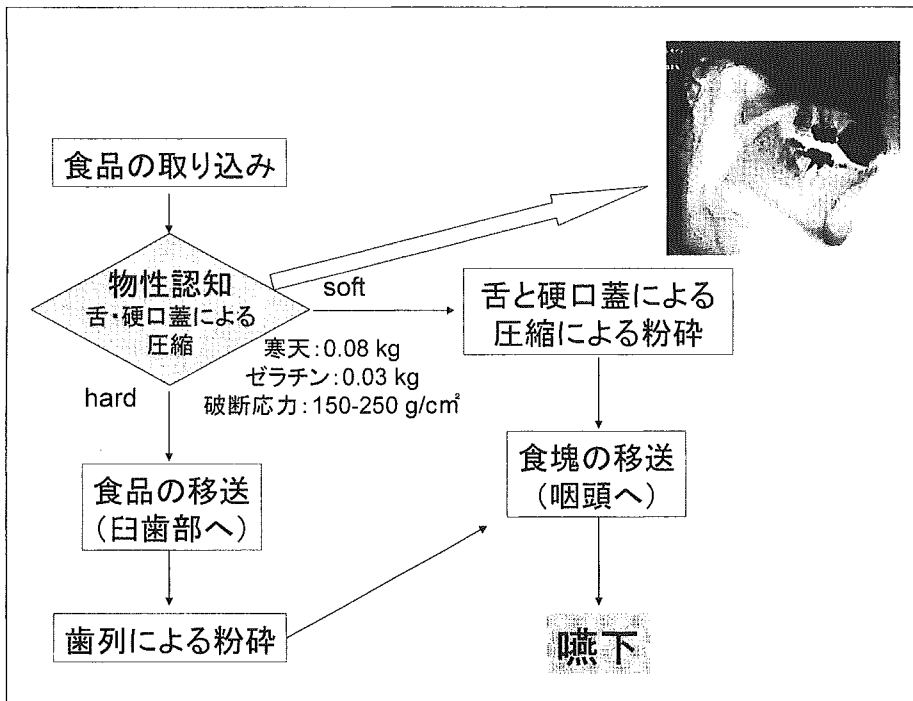


図 3. 軟らかな食品の口腔内処理(文献2より引用)

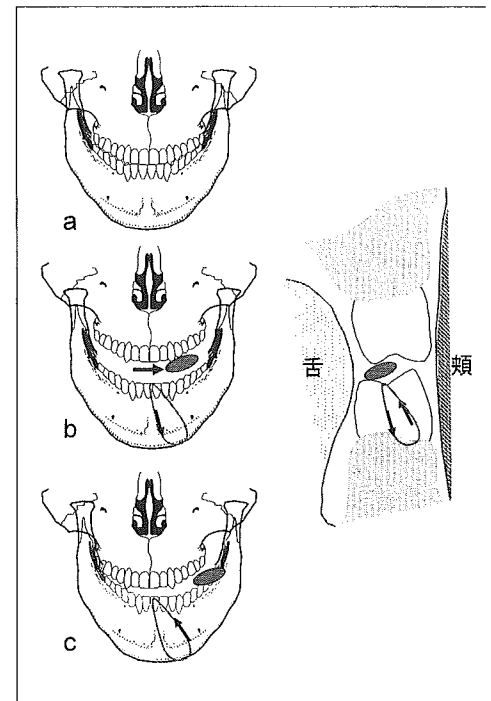


図 4. 咀嚼に伴う下顎と食塊の動き

咀嚼運動

食事に際してヒトは視覚や嗅覚によりその食物を評価し、口腔内に取り込むべきか否かを判断する。安全で食べる価値がある、すなわち食欲を満たすと判断された食物は口腔へ摂取されるが、このとき舌は開口と同時に食物を口腔内にガイドするのよう切歯間まで突出する。その後、舌は後退しながら食物を口腔内まで引き入れ、適量の食物が口腔内に取り込まれると顎は閉じ、上下の切歯でこれを切り取る。そして食物は舌により受け取られ、素早くこれを舌で口蓋に押しつけその物性を評価する。プリンや卵豆腐のように柔らかい食物であれば舌と口蓋で圧縮して咀嚼するが、ある程度硬い食物であれば舌により臼歯部に移送され(stage I 移送)、その後上下の歯列(臼歯部)により粉碎処理される(図3)²⁾。このとき食物は唾液と混ぜられ適度の大きさに粉碎されると食塊が形成される。やがて食塊は舌により咽頭まで移送され、嚥下される。食物を自由に摂取・咀嚼する場合には、口腔内に摂取された一口量は2回または3回の嚥下を経てすべてが食道に送り込まれる。この間、咀嚼された食物の一部は咽頭に送られ嚥下反射が誘発されるまでここに溜められる

(stage II 移送)。この一連の過程(咀嚼過程)には歯やその周囲の組織(歯周組織)、咀嚼筋、顎関節、舌、顔面筋など多くの器官が関与するので、これらの器官の1つでも障害されると咀嚼に大きな影響が出る。

咀嚼に際し下顎は開閉運動だけでなく側方運動を伴い、前頭面からみると開口相・閉口相・咬合相で構成される涙滴状の運動軌跡を描く(図4)。この3相で構成される咀嚼運動は一定のリズム(約2 Hz)を持った運動であり、そのリズムは脳幹にある咀嚼中枢で作られ、食物が口腔内に入ると活性化され咀嚼に必要な筋活動パターンがそれぞれの運動神経を介して筋に送られる。

1回の咀嚼運動では、下顎は閉じた状態(歯列間に食物が挟まっていなければ咬頭嵌合位と呼ばれる上下の歯列が最も緊密に噛み合う状態(図4-a)からスタートし、最大開口位の半分程度まで開口する(開口相)。このとき、下顎はまっすぐ開口しないで少し咀嚼側に偏って開口する(図4-b)。続いて下顎は咀嚼側に向かって閉口し始め、図4-cに示すように咀嚼側に膨らんだ涙滴様の軌跡を描きながら閉口する(閉口相)。上下の歯列が接近すると食物は圧縮され粉碎されるが、下顎は食物を粉碎しながら咬頭嵌合位に向け閉口する(咬合

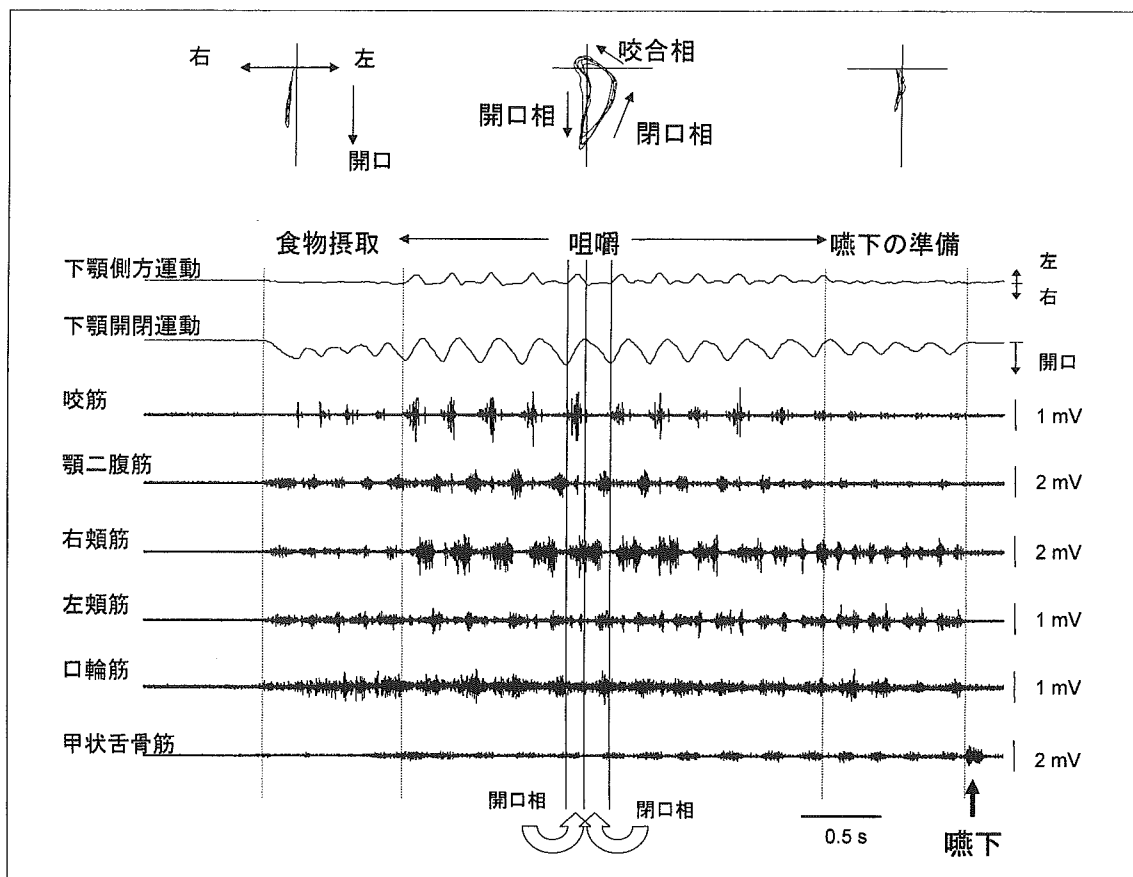


図 5. 一連の咀嚼過程記録例(ウサギ)(文献 3 より引用)

上段より下顎運動水平成分, 下顎運動垂直成分, 咬筋・顎二腹筋・両側頬筋・口輪筋, 甲状舌骨筋筋電図が記録されている。咀嚼過程は大きな開口により食塊が摂取され, 下顎の開閉運動を主とする食物摂取(stage I 移送が含まれる), 続いて閉口筋である咬筋が活動し, 下顎の水平運動を伴った咀嚼期, 嚥下準備期(stage II 移送)に続いて甲状舌骨筋の大きな活動の特徴とする嚥下が最後に記録されている。それぞれの運動の特徴は下顎の水平・垂直運動から前頭面の運動軌跡として最上段に再構築してある。

相)。しかし, 通常食物が少し歯列間に残り, 咀嚼中上下の歯列が接触することはほとんどない。食物粉碎の際, 上下の歯は接近するが, このときの互いの運動経路は, その人の歯の形, 特に咬合面と呼ばれる食物をすりつぶす面の形に影響される。

舌・頬・口唇の協調運動

咀嚼運動は咀嚼筋だけでなく, 舌・頬・口唇などの多くの器官が協調して行うことではじめて完結できる複雑な運動である。例えば, 食物を粉碎するために下顎は閉口し上下の歯は食物を圧縮するが, このとき食物が歯列からこぼれないように舌と頬が適度に活動し, 食物を歯列上に保持している(図 4-右)。当然, 舌または頬のいずれかが強

く作動し歯列上に入り込めば, 咀嚼に伴いこれを歯で噛んでしまう。

動物で記録した食物摂取から嚥下までの咀嚼過程(すなわち stage I 移送を伴う食物摂取, 咀嚼, 嚥下の準備としての stage II 移送, そして嚥下)を図 5 に示す³⁾。下顎を大きく開口し食物を口腔内に取り込んだ後 stage I 移送により食物を臼歯部に移送している。このとき下顎は開閉運動を主体とした運動(図 5, 最上段の前頭面から見た下顎運動軌跡参照)で閉口筋と頬筋活動は小さくりズミカルな活動を示すが, 口輪筋は持続した活動を示す。咀嚼時にはすべての筋でリズムカルな協調運動が記録される。閉口筋である咬筋は閉口時に活動し, 開口筋である顎二腹筋は開口時に活動する。頬筋活動には左右差が明確に表れており, 咀嚼側

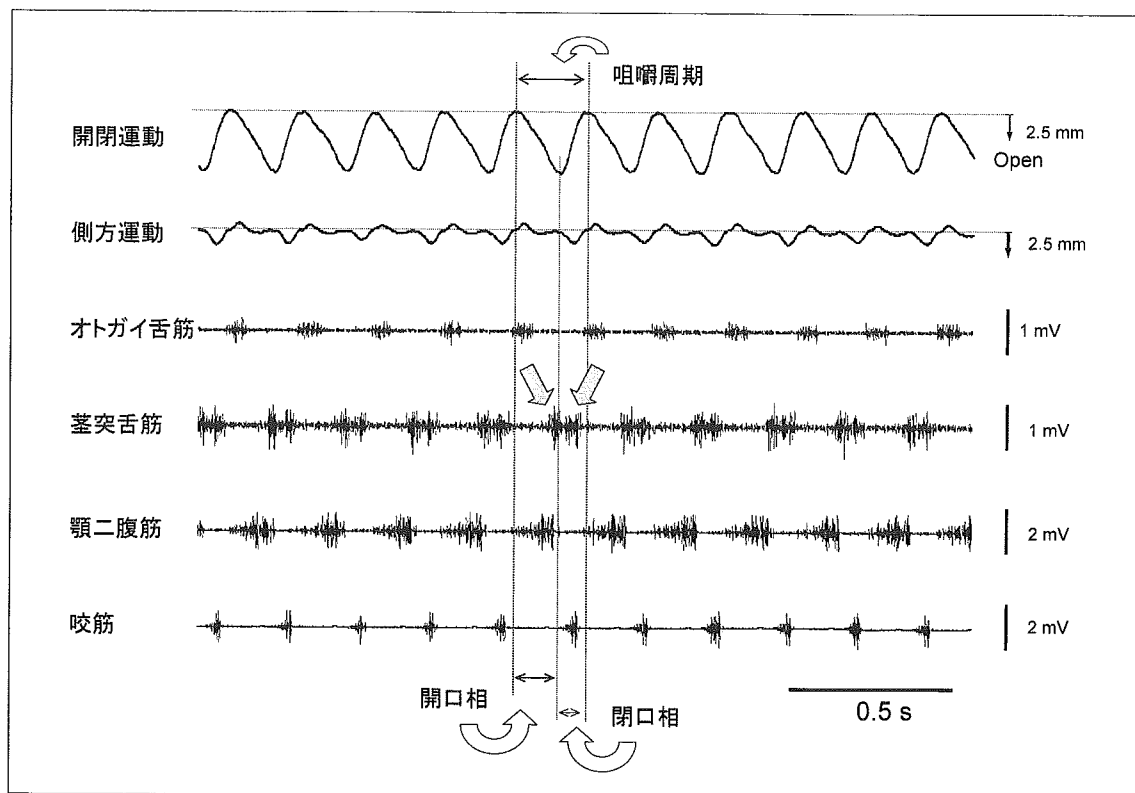


図 6. 咀嚼時の咀嚼筋および舌筋活動(文献7より引用)

咀嚼に伴い、外舌筋であるオトガイ舌筋(舌突出筋)ならびに茎突舌筋(舌引っ込め筋)には咀嚼筋と協調した活動が記録された。オトガイ舌筋は開口相に、茎突舌筋は開口末期と閉口初期に2相性の活動(矢印)が記録され、咀嚼時に舌が食塊を形成するために咀嚼筋と協調運動することが示されている。

と同側(図5では左頬筋)では閉口相の中期から開口相末期まで活動し、反対側の頬筋(図5では右頬筋)は開口相初期から閉口相末期まで活動している。この結果を踏まえて筆者らは咀嚼側の頬筋活動が閉口相で食塊を歯列間に保持し、開口相では口腔前庭を小さくして食塊が歯列間から漏れるのを防ぎ、咀嚼側とは反対の頬筋活動が十分咀嚼された食塊を舌とともに咽頭に移送する stage II 移送に関与していると推察している。口輪筋もリズム性が観察できるが、安静時に比較して持続的な活動自体が増強されており、咀嚼時に食塊を口腔内に保持するための口唇閉鎖機能の重要性を明確に示している。

舌運動もリズムカルに調節され、下顎の開口に伴い舌は突出し、下顎が閉口するときには舌を引っ込めるように協調運動がプログラムされている^{4)~8)}。図6に咀嚼時の下顎運動(開閉・側方)ならびに外舌筋(オトガイ舌筋・茎突舌筋)、咀嚼筋(顎二腹筋・咬筋)筋電図を示す。リズムカルな下顎の

開閉に伴い舌筋が咀嚼筋と協調して活動している様子がわかる。舌突出筋であるオトガイ舌筋は開口時に顎二腹筋より少し早く活動し始める。このとき舌尖は開口時、口蓋側より下降しながら突出し、閉口相に入る前に活動を休止する。これにより舌尖は閉口を待たずに再び口蓋側に向かって後退しながら上昇すると考えられる。一方、舌牽引筋である茎突舌筋は閉口時だけでなく開口相末期にも活動する。したがって舌根部も開口相後半には後退を始める。この活動は咀嚼時に食塊がこぼれ落ちないように一定の場所に保持するためのものであると推測できる。

このように舌は下顎の開閉運動と協調して運動している。下顎の開閉運動に伴う外舌筋の活動は、簡単に言えば舌突出筋は開口時に活動し、牽引筋は閉口時に活動する。閉口時に舌が突出すればこれを噛むことになるので、理にかなった神経性制御機構が作動しているといえる。

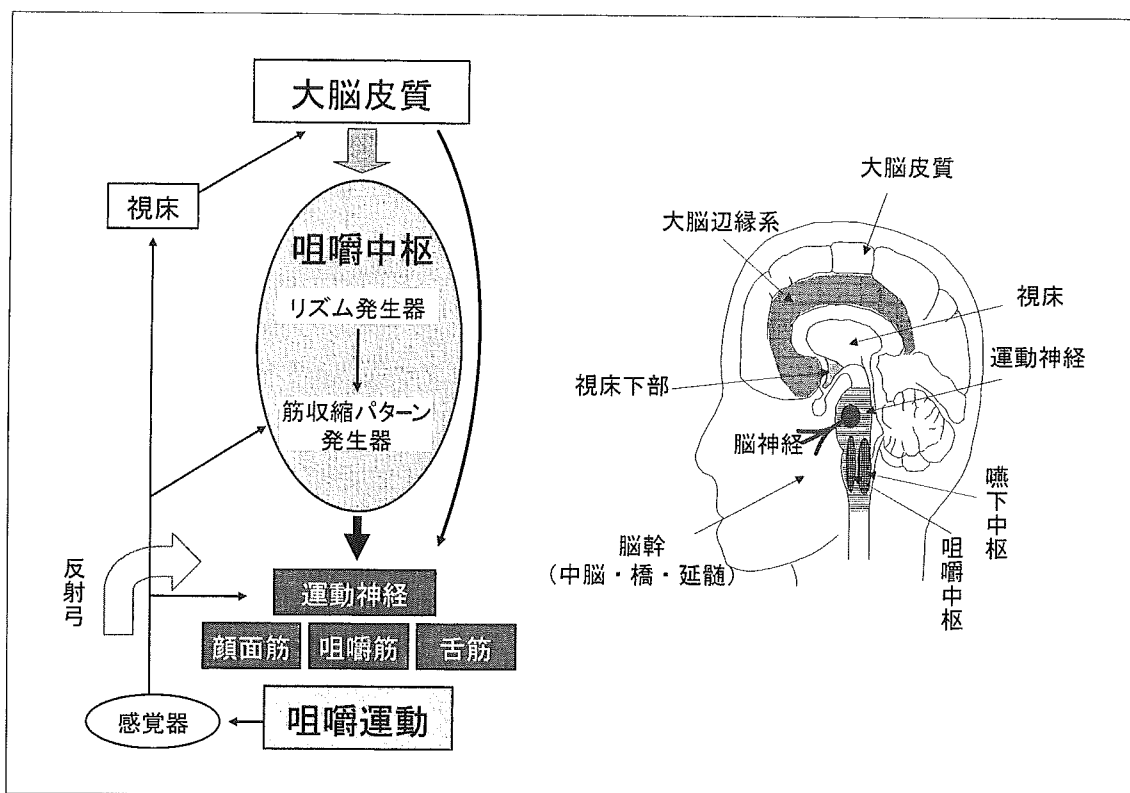


図 7. 咀嚼中枢の概念と存在部位

咀嚼中枢は嚥下中枢や呼吸中枢とともに脳幹にあり、リズムを発生する部位と咀嚼に関与する多くの筋の収縮パターンを作り出す部位からなると考えられている。しかし、咀嚼中枢は解剖学的に限局した部位ではなく、多くの神経が機能的に咀嚼中枢を形成している。咀嚼運動は咀嚼中枢だけで遂行できるものではなく、口腔感覚を主とする末梢感覚情報、そして大脳皮質を中心とする上位脳からの制御を受けて物性の異なる食物を上手に咀嚼している。

咀嚼の神経機構

この分野の研究は動物を使った電気生理学的研究が主流であるが、近年切り出し脳標本を使って、より詳細な研究が進められている⁹⁾。運動は大別すると無意識のうちに実行される反射運動、リズムを持ち、特に意識しなくとも実行可能な半自動運動、目的を達成するために意識して行う随意運動とに分類される。咀嚼運動は新聞を読みながらでも特に意識しなくとも遂行できる、半自動運動の典型的なものである。この他、半自動運動には歩行運動・呼吸運動などが知られており、これらに共通するのはいずれの運動も開始・停止が自由にコントロールできる一方、運動自体はリズムを持った周期運動である。しかも、そのリズム運動は空間的・時間的に異なった発火パターンを持った多くの筋が協調することで遂行される。しかも各々の筋は負荷が変化するのに伴いその発火パ

ターンを刻一刻変化させる必要がある。半自動運動は咀嚼中枢・呼吸中枢・歩行中枢などのパターン発生器にプログラムされた基本的な運動プログラムに従って実行されると考えられている。

咀嚼運動を制御する咀嚼中枢(図7-楕円)は脳幹部にその神経回路が推定されており、動物ではリズムカルな顎の開閉運動が橋・延髄の神経回路だけで持続できることが証明されている¹⁰⁾。しかし、食物は食パンのように柔らかで均一な物性を持つものばかりではなく、硬い食品から液体まで様々である。咀嚼中枢で作られる基本的な開閉運動だけでは歯列間に食物を移動させ、軟らかな食物や硬い食物など物性の異なる食物を適切な咀嚼力で粉碎し、唾液と混ぜて食塊を形成するまでの咀嚼運動は複雑すぎて到底遂行できない。現状では咀嚼中枢は基本的な咀嚼リズムを作る部分(リズム発生器)と各筋の発火タイミングや発火頻度を調節する筋収縮パターン発生器で構成され、末

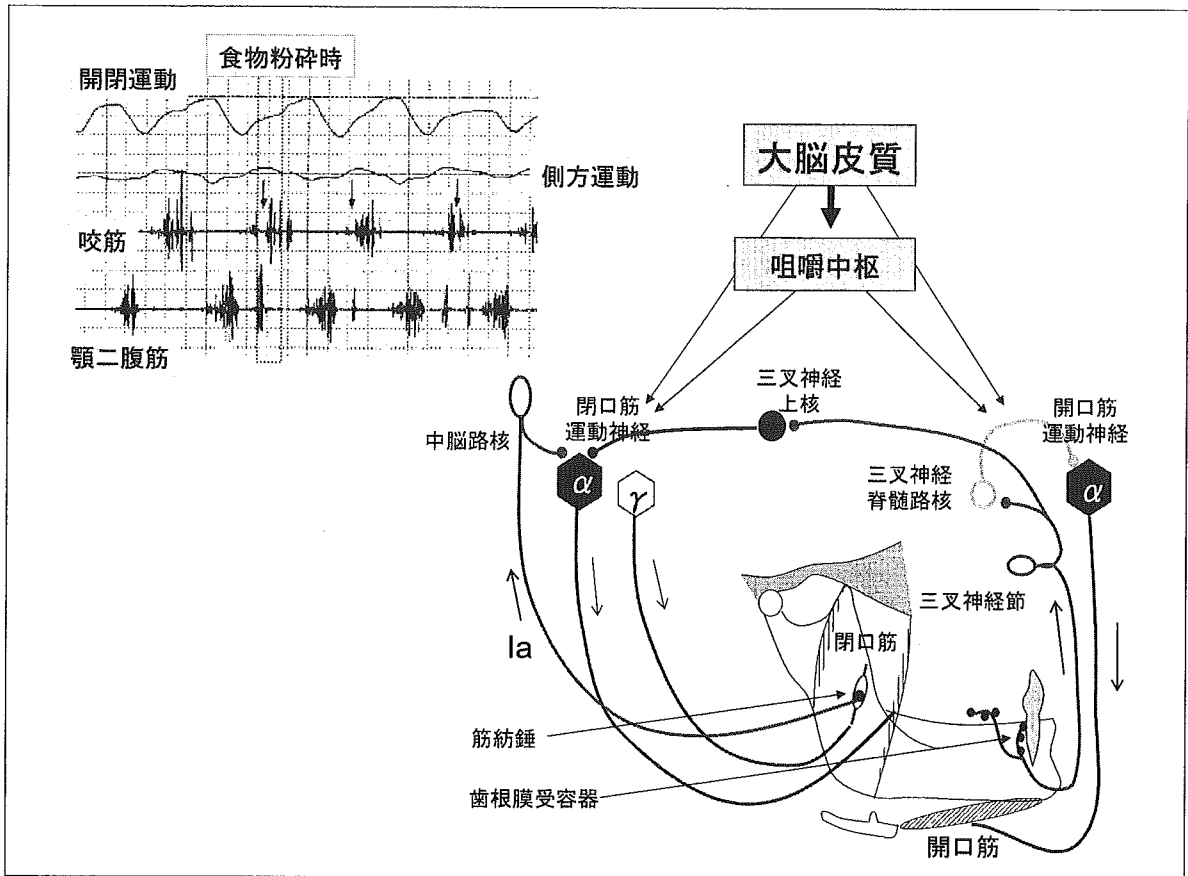


図 8. 顎反射の反射経路と、硬い食品咀嚼時の筋活動および下顎運動(文献 11 より引用)
 無麻酔・無拘束動物の咀嚼運動を観察し、咀嚼力の調節機構には歯根膜に咀嚼荷重が加わる以前から食物の物性に従って予測的に生じる活動と、歯根膜に荷重が加わった結果反射的に生じる活動変化(抑制・促通)が確認され、脱負荷反射の関与は否定された。反射的活動増加には歯根膜機械受容器と閉口筋筋紡錘が推定されてきたが、少なくとも両者が関与することも確認できた。

梢の状況に応じて筋の発火パターンを調節していると考えられている。このため口腔内には機械受容器が敏感と言われる指先以上に密に配置され、食物の形、量、物性、そして食塊の口腔内における位置情報を逐一上位脳に伝達している。中枢はこれらの感覚情報をもとに各筋の活動を適切に調節している。調節機構には脳幹部や運動神経のレベルで反射性に行われる末梢性調節と、大腦皮質が関与する中枢性調節機構が知られている(図 8)。例えば、歯根膜に配置された機械受容器や閉口筋のなかにあつて筋の収縮状況を受容する筋紡錘は食物を粉碎するとき、咀嚼圧を調節する重要な反射(閉口反射)を誘発する。一方、舌や頬粘膜を噛んだり、予想以上に硬い食品が混じていた場合には、口腔内の危険を感知する受容器、侵害受容器がこれを感知して閉口筋の活動を抑制し、開口筋を作動させることで咀嚼圧を減弱したり、

開口運動を誘発する(開口反射)。また、硬い食品咀嚼時には大腦皮質が食品と歯が遭遇し歯根膜受容器が刺激される以前から閉口筋を強く作動させ咀嚼力を事前に発揮できるフィードフォワード機構が存在する¹¹⁾。

個々の反射経路やその特性は少しずつ明らかになってきてはいるが、同時に機能的意義を追求すると従来考えられていたよりずっと複雑であることがわかってきた。例えば開口反射は口腔内に侵害性の刺激が加わった時下顎を下制する逃避反射の一種であると考えられてきた。事実、動物では口腔内に電気刺激や機械刺激または痛み刺激を加えると容易に開口筋活動と下顎の下制が観察できる。しかし、開口反射はいつでも同じ程度に誘発できるわけではない。刺激の強さが一定に保たれても、咀嚼時には安静時に比較してこの反射は抑制され、さらに咀嚼の開口相と閉口相ではその抑