ネコ喉頭知覚受容器に関する生理学的研究

千葉大学医学部耳鼻咽喉科学教室（主任：金子敏郎教授）

千葉大学医学部第一生理学教室（指導：本間三郎教授）

三 浦 巧

PHYSIOLOGICAL STUDY OF MECHANORECEPTORS OF CAT'S LARYNX

TAKUMI MIURA, M.D.

Department of Otorhinolaryngology and Physiology, School of Medicine, Chiba University, Chiba

The purpose of this study is to investigate frequency characteristics of mechanoreceptors of the larynx. Twenty-three adult cats were anesthetized with intraperitoneal injection of 4ml/kg of 10 % urethane and 1 % alpha-chloralose. The recurrent laryngeal nerve was cut through in the lower portion of the neck and the peripheral stump was placed on a pair of silver recording electrodes. Nerve fibers were dissected very carefully until single afferent activity was obtained. Sinusoidal vibratory stimuli were applied to the surface of the subglottic mucosa. Vibratory frequency used in the present study was varied from 10Hz to 500Hz stepwise, and minimum amplitude of sinusoidal stimuli eliciting afferent discharge in a one to one ratio was assessed for each frequency, respectively. In this manner frequency characteristics of afferent fibers were obtained.

In this study, 60 single afferent discharges were obtained. Only two out of 60 receptors examined showed a pattern of slowly adapting one. All the other receptors showed a pattern of rapidly adapting one. Frequency characteristics of 42 mechanoreceptors were obtained. They were classified into three groups. Receptors of the first group were driven by the input frequencies up to 140Hz in a one to one ratio and they were most sensitive to the vibratory stimuli of 20-40Hz. The first group was tentatively called FL group. Receptors of the second group were driven up to 350-500Hz. In most cases, threshold amplitudes were less than 10 micrometers at every frequency investigated. This group was called FH group. Receptors of the third group were driven up to 350Hz and they were the most sensitive to the vibratory stimuli of 50-150Hz. The receptors of this group were driven up to higher frequencies than FL group but lower than FH group. Since frequency characteristics of this group showed intermediate pattern between FH and FL group, they were called FM group.

Receptors of FH and FM group were mostly located in the posterior portion of the larynx. Receptors of FL group were distributed in subglottic area. All afferent discharges in the recurrent laryngeal nerve were abolished by topical anesthesia of 4 % Lidocaine applied to the laryngeal mucosa.

Since vocalization of the cat is known to be approximately 200Hz in pitch, the capability of FH group receptors are considered to be within the range to detect phonatory vibration. This fact suggests that these receptors might play some role in the control mechanism of the phonation.

はじめに

喉頭の機能は、嚥下時の喉頭閉鎖、咳反射などの絞扼機能、気道の一部としての呼吸機能、そして系統発生学的には最も新しく、人間が社会生活を営む上で非常に重要な発声機能の3つに大別されている¹⁾。このうち、特に発声の調節には内喉頭筋による声帯物性の調節の他に、横隔膜、肋間筋などによる呼気圧の調節、舌や軟口蓋などによる声道の形態の調節など極めて複雑な機構が存在し、フィードバック制御が働いている可能性が高いと考えられる。その具体例として以下の4つが挙げられる。

第1は耳から聞こえる音によって発声を調節する聴覚フィードバックである。これは、少し遅れて再生された自分の言葉を聞きながら話すと、ことばが流暢に出なくなり、ことばが引き伸ばされる遅延型聴覚フィードバックと呼ばれる現象や、周囲の音量によって自分の声の大きさが増減するロンバル現象などによってその存在が示唆されている。

第2は筋肉内や腱、関節に存在する知覚受容器を介する固有知覚性フィードバックである。筋肉内に存在する知覚受容器としては筋紡錘があり、肋間筋、内喉頭筋、内舌筋などでその存在が確認されている。また輪状甲状関節よりの求心性発射も確認されており²⁾、これらの受容器からの情報によるフィードバックの存在が考えられている。

第3は舌、軟口蓋、喉頭の粘膜に存在する知覚受容器を介する触覚フィードバックである。第4は中枢神経路内でのフィードバックで、これは実際に運動が起こる以前に運動皮質からの情報が小脳にフィードバックされ、情報の適正化が行われているという説で、確実な証拠は現在までのところ見つかっていない³⁾。

一方、既に多くの形態学者により哺乳類の喉頭に様々な知覚受容器が存在していることが報告されている。そこで前述の3つの喉頭機能のうち、特に発声機能に焦点を絞り、これらの喉頭知覚受容器が発声のフィードバック機構に関与する可能性について検討するため、その第1歩として振動刺激に対する周波数特性を明らかにし、知覚受容器が発声時の振動を感知しうるか否かを考察した。

方 法

実験には2.2～4.0kgの成猫23匹を使用した。麻酔は10%ウレタン、1% α -クロラロスを4ml/kg腹腔内注射にて行った。皮切は前頸部正中に縦切開を置き、

図1 ネコの固定状態

胸骨舌骨筋を除去、第2～3気管輪以下で気管を約4cm除去し、反回神経を露出した。次にネコを東大脳研型脳定位固定装置に仰向けに固定し(図1)、神経の乾燥を防ぐために加温した流動パラフィンのプールを前頸部の皮膚を利用して作り、その中に反回神経を浸した。気管内には直角に屈曲したガラス製カニューレを挿入し、パラフィンの気管内流入を防いだ。輪状軟骨、甲状軟骨を腹側正中で縦断し、輪状軟骨の断端に糸をかけて左右に広げて固定した。これによって喉頭内に腹側から操作が加えられるようにした。右外頸静脈にカニューレーションを行い、随時輸液、麻酔薬の追加を行った。また、直腸内に体温計を留置して、実験中の体温を常にモニターし、保温マットにて一定に保つようにした。

次に手術用顕微鏡下に反回神経を切断し、その末梢端の神経鞘を剝離し、双極銀線電極上に置き記録を行った。ガラス棒にて喉頭粘膜に軽い圧刺激を加え、受容野を検索しつつ、ピンセットを用いて反回神経を単一求心性発射が得られるまで分割した。

単一求心性発射が得られた後、その受容野にバイブレーターを用いて正弦波振動刺激を加えた。振動周波数を10～500Hzまで段階的に変化させ、反回神経より得られる単一求心性発射が振動刺激に1対1に応答する最小の振幅を各周波数ごとに求めた。求心性発射が100Hz内外までしか応答しない時は10Hzごとに、それ以上の応答を示す時は50Hzごとに最小振幅を求めた。

さらに4%キシロカインを含ませた綿球にて受容野に表面麻酔を行い、その効果を調べた。また、von Frey hairを用いて、各受容器が何mgの圧刺激から反応し始めるか記録した。最後にこれらの知覚受容器の喉頭

内における分布も記録した。

実験装置の概略を以下に記す。双極銀線電極で得られた反応をテクトロニクス社 FM122 で増幅し、TEAC 社 MR-30 データレコーダーに記録した。刺激系は EXACT 社 MODEL126 function generator より得られた正弦波をサーボコントロール機構を備えた IMV 社 DSS-04P medical pulser (バイブレーター) へ導き振動刺激を得た。先端に直径約 0.75mm のガラス棒をつけて受容野に刺激を加えた。バイブレーターの軸部分の実際の振動状態をモニターし、これより振幅を記録し、同時にデータレコーダーに記録したが振動刺激を加えるにあたっては、ガラス棒の先端が振動のどの周期においても確実に喉頭粘膜に接触しているように心がけた。従って、この実験における振幅とは、あくまで受容野粘膜に何 μm の振動が加わったかであり、粘膜が無負荷の状態から正確に何 μm 陥凹したかは不明である。

結 果

実験の結果、60個の単一求心性発射が得られた。順応の面からタイプの異なった2種類の受容器が存在し、図2に示したように矩形波刺激に対して on-off 反応のみの順応の速いタイプの受容器と、しばらく応答が持続する順応の遅いタイプの受容器が見られた。しかし、順応の遅いタイプの受容器は2個のみで、残りはすべて順応の速いタイプの受容器であった。この順応の速いタイプの受容器についてその周波数特性を求めた。また、自発放電を示す受容器もいくつか認められたが、刺激と応答との間の対応関係が不明確となるため、これらの受容器は今回の実験からは除外した。

図3に順応の速いタイプの受容器から得られた反回神経の求心性発射を示した。各周波数において振動刺激に1対1に応答しているのが認められる。振動刺激

図2 上段は速順応性、下段は遅順応性の受容器からの求心性発射

図3 速順応性の受容器からの求心性発射の1例。各周波数において、振動刺激に1対1に応答しているのが認められる。

図4 応答様式の違い。

上段は1回の振動刺激に2発ずつ、下段は3発ずつの応答を示している。

の振幅を徐々に小さくしていくと、一定の振幅以下では求心性発射が1対1でなく、2ないし3回の刺激に1回の割合で応答を示すようになる。また図4に示すように振幅を閾値以上に増加させると、1回の振動刺激に対し、2発ずつ、または3発ずつ応答する例もあった。そこで本研究では1対1に応答する最小の振幅

をその周波数における閾値とし、これを10～500Hzまでの各周波数ごとに求めてその受容器の周波数特性とした。これらの受容器の中には500Hzの振動刺激に1対1の応答をするものも見られた。図5に450Hz、10 μ mの振動刺激に1対1の応答をした例を示す。

以上のようにして、各受容器ごとに周波数特性を求め、共通の特性を示すものを集め、3つのグループに分けた。図6のグループは最大140Hzまで1対1の応答をし、それ以上の周波数には応答しきれなかった。20～40Hzの間で閾値が最小となり、その前後の周波数では閾値は上昇した。このグループをFLグループとした。

図7で実線で示したグループは最大350～500Hzまで1対1の応答をし、各周波数ごとの閾値の差がほとんどないか、または非常に小さくさらに閾値そのものもおおよそ10 μ m以下と非常に小さなグループであった。これをFHグループとした。

点線で示したグループは最大350Hzまで1対1の応答をし、50～150Hzの間で閾値が最小でその前後では閾値が大きくなり、高周波数領域で平坦を示した

図5 450Hz、10 μ mの振動刺激に1対1応答を示した1例

FHグループとは異なっていた。また、FLグループより高い周波数まで応答するが、FHグループ程の高周波には応答しきれず、ちょうどFLグループとFHグループの中間の性質を示したので、FMグループとした。

図8は、FHグループ、FMグループ、FLグループの平均閾値を結んだグラフである。これより三者の相違点が次のように明らかとなった。FLグループは最大130～140Hzまで応答し、至適周波数は20～40Hzの間にある。閾値は3グループの中では一番高い傾向にあり、周波数特性のカーブは急峻である。これに対しFHグループは最大350～500Hzまで応答しうるが、周波数特性は平坦であり至適周波数は存在しない。閾値は3グループの中で1番近い値をとっている。FMグループはFHグループとFLグループの中間の性質を示し、最大300～350Hzまで応答する。至適周波数は50～150Hzの間にあり、閾値はFHグループ、FLグループの中間の値を示している。

以下の結果を表1にまとめた。単一求心性発射の得られた60個の知覚受容器のうち、周波数特性まで調べられたものは42個であった。FHグループ13個、FMグループ6個、FLグループ16個、いずれにも分類できないもの7個であった。周波数特性の得られなかったものの中には、反応の消失が早く、刺激と応答の1対1の対応の確認が困難であったものや、1対1に응答する周波数領域がごく限られていて、十分な周波数特性

図6 FLグループの周波数特性

図7 FM, FH グループの周波数特性

実線はFHグループ、破線はFMグループを示す。

図8 FH, FM, FL グループの各周波数における平均閾値

表1 各グループの受容器数

グループ	受容器数
FH	13
FM	6
FL	16
その他	7
	42

のカーブが描けなかったものなどが含まれている。

図9は喉頭内における各グループ受容器の分布を示した。○印はFHグループを示し、声帯突起、披裂部隆起などの喉頭後部に主として分布していた。△印はFLグループを示し、声帯突起から前連合までの声帯膜様部の直下に主として分布していた。□印はFMグループを示し、このグループもFHグループと同様、喉頭後部に分布していた。以上の知覚受容器の受容野は1例を除きすべて記録側と同側に存在していたが、FHグループで1例反対側に受容野が存在している例が見られた。

von Frey hairはある点を押すと一定の圧が加わるように作られた毛が約20種類で1セットになっており、受容器が反応し始める圧を半定量的に知ることができる。このvon Frey hairを用いて、各受容器が何mgの圧に反応するか調べた。FHグループでは4.5～27.5mg、平均16.6mg、FLグループでは4.5～67.6mg、平均25.8mgの圧で反応し始めた。両者の平均値間の有意差は認められなかった。

4%キシロカインを浸した綿球にて受容野に表面麻酔を行うと、これらの受容器からの求心性発射はきわめて速やかに抑制された。(図10)。回復は15分後より始まり、約40分後には完全な回復をみた。

図9 喉頭知覚受容器の分布

ネコの喉頭を前方正中で縦切開し左右に展開したところ

A; epiglottis B; vocal cord
C; arytenoid eminence

図10 表面麻酔の効果

考 察

喉頭に存在する知覚受容器からの求心性発射の記録は Andrew⁴⁾ が甲状喉頭蓋関節の関節受容器から記録したのを初めとして、Boushey⁵⁾ は喉頭の化学受容器からの応答をネコの上喉頭神経より記録している。

Mårtensson⁶⁾ は内喉頭筋の収縮によって誘発される上喉頭神経内枝の求心性発射を報告しており、Sant' Ambrogio, Mathew⁷⁾ は喉頭内の圧力、気流、喉頭筋の活動に反応する喉頭知覚受容器の存在を報告している。さらに、Harding⁷⁾ は、水分に感受性のある喉頭の知覚受容器を、ヤギ、ネコ、サルで発見している。その他にも、Wyke⁹⁾, Falempin¹⁰⁾, Kirchner, Wyke²⁾, Hirose¹¹⁾, Szereda-Przestaszewska¹²⁾, Bianconi¹³⁾, Kirchner¹⁴⁾, Mårtensson¹⁵⁾, Widdicombe¹⁶⁾, Eyzaguirre¹⁷⁾, Shingai¹⁸⁾, らが様々な喉頭知覚受容器からの求心性発射を記録している。

喉頭粘膜に存在する知覚受容器の性質については、まず Storey¹⁹⁾ が、喉頭内の触受容器の分布について、披裂部、喉頭蓋喉頭面の前連合付近に最も多く、95個のうち54個は自発放電なし、37個は自発放電を示し、残りの4個は呼吸に同期した発射を示したと記載している。次に Sampson²⁰⁾ はネコの喉頭粘膜に正弦波振動刺激を加え、上喉頭神経内枝よりその求心性発射を記録している。振幅を一定にして振動周波数を変化させ、求心性発射の頻度を測定しており、また、半定量的な周波数特性も求めているが、1例のみであり、周波数特性を多数求めて分類するまでには至っていない。1対1の応答は200Hzまでのものが示されている。

Suzuki, Kirchner²¹⁾ らは声帯下部の粘膜に加えた振動刺激に400Hzまで1対1の応答を示す求心性発射をネコの反回神経より記録している。さらに反回神経は左右交差支配が見られ受容器は声帯下面の前方と後方に特に多く分布し、遅順応性のものが多かったと報告している。

以上のごとく喉頭粘膜の知覚受容器の特性に関する報告は多数見られるが、周波数特性による受容器の分類を行った報告は見られない。本研究では、各喉頭知覚受容器の振動刺激に対する周波数特性を求め、さらに周波数特性による受容器のグループ分けを試みた。また、発声に対する関与を検討するために、記録する神経は発声時に粘膜波動の起こる声帯下部を支配している、反回神経を特に選んだ。

その結果、喉頭知覚受容器を3つに分類することが

できた。それぞれの特徴を挙げると、まず至適周波数について見ると、FL グループは 20～40Hz の間、FM グループは 50～150Hz の間に存在し、FH グループは周波数特性が平坦なため至適周波数は明らかでなかった。

至適周波数における閾値についてみると、FL グループが平均 45 μ m と 3 つのグループの内でも高く、次が FM グループで平均 20 μ m であり、FH グループが最も低く、全周波数においてはほぼ 10 μ m 以下の値を示した。

1 対 1 に応答する最大の周波数は FL グループが 140Hz、FM グループが 350Hz、FH グループが 500Hz と異なっていた。以上の特徴に基づき、喉頭知覚受容器をその振動刺激に対する周波数特性より 3 つに分類した(表 2)。本研究では速順応性の受容器が多く得られ、遅順応性の受容器はほとんど見られず、Suzuki²¹⁾らの報告とは異なっていた。また FH グループで受容野が記録した反回神経と反対側にある例が 1 例認められたが、これは多くの研究者が指摘するごとく反回神経の交差支配のためと思われる。

本研究では自発放電を示す受容器は除外したため、3 つの分類はあくまで 1 つの基準から見た分類であり、喉頭知覚受容器すべてを含めた分類という訳ではない。また、表面麻酔によってきわめて速やかに抑制されることより、これらの受容器は粘膜または粘膜近くに存在していると考えられた。

次に本研究で得られた喉頭知覚受容器の機能的役割について考察を加えたい。喉頭粘膜知覚受容器の第 1 の役割として、咳反射等の気道防御反射への関与が考えられる。Tomori²²⁾は咳反射の受容器として、遅順応性で自発放電のあるものや速順応性の性質を持つものを挙げている。本研究で記録された多くの受容器が速順応性であったことから、咳反射等の気道防御反射にこれらの受容器からの求心性発射が関与している可能性が高いと思われる。

さらに、喉頭粘膜知覚受容器においては発声に対するフィードバックという役割も考えられる。冒頭に述

べたように聴覚フィードバック、固有知覚フィードバックなどが発声に対するフィードバックとして考えられる中で今回の実験で得られた受容器は触覚フィードバックに分類されると思われる。人間の上喉頭神経内枝をブロックした実験では、ピッチのこまかい動揺はあるが、平均的なピッチには変化がなかった²³⁾と報告されており、上喉頭神経を介するフィードバックは全体的な発声を変化させない程度の微細な範囲でのピッチコントロールに働いている可能性が指摘されている。

一方、Thoms²⁴⁾らはサルの喉頭粘膜の知覚を遮断すると音声のピッチが変化し雑音成分が増加することなどを報告している。そして従来の実験は聴覚フィードバックの影響を完全に除去していないことを指摘し、音声に対する触覚フィードバックの役割をより重視した結論となっている。

Maruyama²⁵⁾らによると、ネコの鳴き声の基本周波数は 200Hz 付近である。声帯は声の基本周波数で振動することより、ネコの声帯は発声時に 200Hz 付近で振動していることになる。よって、本研究で得られた受容器のうち、特に FH グループの受容器は至適周波数、閾値からみてネコの発声時の振動を感知しうると考えられる。音声に対する触覚フィードバックの存在を検討するに際し、喉頭粘膜の知覚受容器が発声時の振動を感知できることが第 1 条件と考えられるが、本研究で得られた受容器はその条件を満たしており、咳反射等の気道防御反射への関与に加えて、発声時の振動を感知してその調節機構に関与している可能性も示唆された。

しかし知覚受容器の分布に関して考察を進めると、発声時に一番振動している声帯膜様部には FL グループに属する知覚受容器が多く分布していた。これらは 140Hz までしか応答せず、ネコの鳴き声の基本周波数である 200Hz までは応答しきれない。これに対し、発声時にはほとんど振動しない披裂部隆起、披裂間部など喉頭後部には 500Hz まで対応しうる、FH グループが多く分布していた。この事実は発声時の振動を感知するという点で不利と思われる。FH グループの受容器は閾値が 10 μ m 以下と非常に鋭敏であり、応答可能な周波数からも、発声時の振動を感知する能力を持っていると考えられるが、実際の発声時において喉頭内に生じる振動を感知しているか否かについてはさらに研究が必要と思われる。

過去の組織学的報告について見ると、Adzaku,

表 2 各グループの特徴

	至適周波数	至適周波数の 閾 値	最大周波数	分 布
FL	20—40Hz	高	140Hz	声帯下部
FM	50—150Hz	中	350Hz	喉頭後部
FH	(—)	低	500Hz	喉頭後部

Wyke²⁶⁾らはネコの喉頭においてルフィニ小体様の構造が認められ、それらは声帯直下、前方に多いと報告している。一方、König, von Leden²⁷⁾らはヒトの喉頭において、声帯の後方1/3から披裂間部にかけて神経ネットワークが発達し、網状小体が多く認められると報告している。Nagai²⁸⁾はヒトの声帯膜様部中央付近でクラウゼ小体に類似の構造を認めている。また、田中²⁹⁾は最近のWGA-HRPを用いた研究において、ネコの喉頭においては喉頭蓋喉頭面、披裂喉頭蓋ヒダ、披裂部に感覚神経の分布密度が高く、声帯では後方に密度が高いと報告している。

一般に今回の実験で得られたような順応の速い受容単位は被覆性終末を持っていると言われている³⁰⁾。しかし、ネコの喉頭の被覆性終末の分布に関する定量的な報告は現在までのところなく、また本研究で得られた3グループの受容器の分布と一致するような組織学的報告も見られなかった。

さらにアカゲザルの手掌部より得られた、正弦波振動刺激に対するマイスナ小体、パチニ小体の周波数特性³¹⁾と今回得られた喉頭粘膜知覚受容器の周波数特性との比較を行った。マイスナ小体の至適周波数は約30~40Hz、パチニ小体の至適周波数は150~300Hzの間にある。FLグループの至適周波数は20~40Hzの間にあり、マイスナ小体のそれと類似しているが、応答可能な周波数はFLグループの140Hzに対し、マイスナ小体は約300Hzと異なっている。パチニ小体と同じ周波数特性を持つものは、喉頭粘膜には認められなかった。このように至適周波数においてFLグループとマイスナ小体の間に類似が認められるが、今日まで哺乳類の喉頭におけるマイスナ小体類似の構造の存在は報告されておらず、今後は喉頭においても構造と生理学的性質を一致させた研究が必要と思われる。

ま と め

ネコ喉頭粘膜知覚受容器より60個の求心性発射を記録した。2個のみが遅順応性で、残りはすべて速順応性を示した。このうち速順応性を示した受容器の正弦波振動刺激に対する周波数特性を測定し、以下の結果を得た。

1. 42個の知覚受容器の周波数特性が得られ、それらは3つのグループに分類できた。
2. FHグループの受容器は500Hzまで1対1の応答を示し、各周波数において約10 μ mの振幅に反応した。FLグループは140Hzまで応答し、20~40Hzに

至適周波数を持っていた。FMグループはFHとFLの中間の性質を示した。

3. FH・FMグループは喉頭後部に、FLグループは声帯下部に多く分布していた。
4. FHグループは4.5~27.5mg、FLグループは4.5~67.6mgの圧に反応したが、両者の平均値の間に有意差はなかった。
5. これらの求心性発射は表面麻酔によって速やかに抑制された。

参 考 文 献

- 1) 廣瀬 肇：喉頭の機能。日気食会報 38：334-335, 1987.
- 2) Kirchner JA, Wyke BD: Articular reflex mechanisms in the larynx. *Annals of Otol Rhinol Laryng* 74: 749-768, 1965.
- 3) Borden GJ, Harris KS, 廣瀬 肇訳：ことばの科学入門。MRCメディカルリサーチセンター、東京、1984、128-136頁。
- 4) Andrew BL: Proprioception at the joint of the epiglottis of the rat. *J Physiol* 126: 507-523, 1954.
- 5) Boushey HA, Richardson PS, Widdicombe JG: The response of laryngeal afferent fibers to mechanical and chemical stimuli. *J Physiol* 240: 153-175, 1974.
- 6) Mårtensson A: Proprioception impulse patterns during contraction of intrinsic laryngeal muscles. *Acta physiol scand* 62: 176-194, 1964.
- 7) Sant' Ambrogio G, Mathew OP et al: Laryngeal receptors responding to transmural pressure, airflow and local muscle activity. *Respiration Physiology* 54: 317-330, 1983.
- 8) Harding R, Johnson P et al: Liquid-sensitive laryngeal receptors in the developing sheep, cat and monkey. *J Physiol* 277: 400-422, 1978.
- 9) Wyke BD: Laryngeal myotatic reflexes and phonation. *Folia phoniat* 26: 249-264, 1974.
- 10) Falempin M, Rousseau JP: Activity of lingual, laryngeal and oesophageal receptors in conscious sheep. *J Physiol* 347: 47-58, 1984.
- 11) Hirose H: Afferent impulses in the recurrent laryngeal nerve in the cat. *Laryngoscope* 71: 1196-1206, 1961.
- 12) Szereda - Przestaszewska M, Widdicombe JG: Reflex changes in the lumen of the cat larynx due to chemical irritation of the upper airways. *J Physiol* 232: 80-81, 1973.

- 13) Bianconi B, Molinari G: Electroneurographic evidence of muscle spindles and other sensory endings in the intrinsic laryngeal muscles of the cat. *Acta otolaryngol* 55: 253-259, 1962.
- 14) Kirchner JA, Wyke BD: Laryngeal articular reflexes. *Nature* 202: 600, 1964.
- 15) Mårtensson A: Reflex responses and recurrent discharges evoked by stimulation of laryngeal nerves. *Acta physiol scand* 57: 248-269, 1963.
- 16) Widdicombe JG: Modes of excitation of respiratory tract receptors. *Progress in brain research* 43: 243-252, 1976.
- 17) Eyzaguirre C, Sampson S et al: The motor control of intrinsic laryngeal muscles in the cat, in Granit R (ed): *Muscular afferents and motor control*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 1966, pp. 209-225.
- 18) Shingai T: Ionic mechanism of water receptors in the laryngeal mucosa of the rabbit. *Jap J Physiol* 27: 27-42, 1977.
- 19) Storey AT: A functional analysis of sensory units innervating epiglottis and larynx. *Experimental neurology* 20: 366-383, 1968.
- 20) Sampson S, Eyzaguirre C: Some functional characteristics of mechanoreceptors in the larynx of the cat. *J neurophysiol* 27: 464-480, 1964.
- 21) Suzuki M, Kirchner JA: Sensory fibers in the recurrent laryngeal nerve. *Annals of Otol Rhinol Laryng* 78: 21-31, 1969.
- 22) Tomori Z: Physiology of the cough reflex, in Kopas J, Tomori Z (ed): *Progress in respiration research* 12, cough and other respiratory reflexes. S Karger, Basel, 1979, pp. 15-80.
- 23) Tanabe M, Kitajima K, Gould WJ: Laryngeal Phonatory reflex. The effect of anesthetization of the internal branch of the superior laryngeal nerve: acoustic aspects. *Annals of Otol Rhinol Laryng* 84: 206-212, 1975.
- 24) Thoms G, Jürgens U: Role of the internal laryngeal nerve in phonation: An experimental study in the squirrel monkey. *Experimental neurology* 74:187-203, 1981.
- 25) Maruyara N et al: Unit responses of the cat's auditory cortex to synthesized formants. *Proc Japan Acad* 55: 413-417, 1979.
- 26) Adzaku FK, Wyke B: Innervation of the subglottic mucosa of the larynx, and its significance. *Folia phoniat* 31: 271-283, 1979.
- 27) König WF, von Leden H: The peripheral nervous system of the human larynx. *Archives of Otolaryngology* 73: 21-34, 1961.
- 28) Nagai T: Encapsulated sensory corpuscle in the mucosa of human vocal cord: An electron microscope study. *Arch histol jap* 45: 145-153, 1982.
- 29) 田中康政: ネコ喉頭および咽頭における感覚神経線維の走行ならびに分布. *耳鼻と臨床* 32: 1018-1044, 1986.
- 30) 市岡正道: 体性感覚, 問田直幹 他編: *新生理学上巻 動物の機能編*, 医学書院, 東京, 1982, 692-736頁.
- 31) Talbot WH, Darian-Smith I et al: The sense of flutter-vibration: comparison of the human capacity with response patterns of mechano-receptive afferents from the monkey hand. *J Neurophysiol* 31: 301-334, 1968.

稿を終えるにあたり、終始懇篤なる御指導と御校閲を賜わった恩師金子敏郎教授に深謝いたします。また実験の場を提供下さり、終始、御指導、御助言を戴いた本学第一生理学教室本間三郎教授、中島祥夫助教授に深甚なる謝意を捧げます。

本論文の要旨は、第16回日本脳波、筋電図学会学術大会、第38回日本気管食道科学会総会、第88回日本耳鼻咽喉科学会総会において発表した。

(原稿受付 昭和62.11.12日)

別刷請求先 〒280 千葉市亥鼻1-8-1

千葉大学医学部耳鼻咽喉科学教室 三浦 巧