総 説

発声・嚥下を司る中枢神経支配

——疑核を中心として——

吉田 義一

要 約：発声，嚥下を司る疑核について，その運動ニューロンの局在，細胞構築，疑核への投射，樹状突起展開を著者らの研究成績と関連文献を紹介した．研究は一貫してネコで形態学的に行われた．疑核は大きく3つの群に分けられ，その細胞柱は上オリブ核尾側端から下オリブ核尾側端の高さの間に存在した．吻側1/6は細胞密度は粗で茎突咽頭筋支配ニューロンがあり，吻側半で中部2/6は密なる部で咽頭収縮筋，食道筋，前筋，中程に口蓋帆挙筋，尾側半3/6は粗で反回神経支配の4筋のものが認められ体部位局在，分節の支配があった．疑核へは反対側の疑核，両側の孤束核，同側の腕傍核，両側の中脳中心灰白質から直接投射がみられた．各咽頭収縮筋，頸部食道筋，各内喉頭筋支配運動ニューロンの樹状突起展開は各々上位中枢からの情報を受けるべく関連介在ニューロンに向っていて機能を反映しているのが伺えた．

索引用語：疑核，細胞の構築，細胞局在，投射，樹状突起

Central Nervous System Participation in Phonation and Deglutition

——Focus on the Nucleus Ambiguus——

Yoshikazu Yoshida

Abstract : To assess the participation of the nucleus ambiguus (AMB) in phonation and swallowing, localization of motoneurons, cytoarchitecture, projections to AMB and dendritic arborizations were reviewed on the basis of our studies. Our investigations were consistently performed morphologically using cats. The AMB cell column was divided into three parts cytoarchitecturally, and was located between the level of the caudal end of the superior olivary nucleus and the level of the caudal end of the inferior olivary nucleus. The rostral one-sixth was loose and contained mostly stylopharyngeal motoneurons. The next two-sixths were compact and innervated the pharyngeal constrictor, the cervical esophageal and the cricothyroid muscles. The levator veli palatini motoneurons were situated in the middle of the AMB cell column. The caudal half was loose and involved motoneurons for the recurrent laryngeal nerve. The arrangement of the motoneurons indicated somatotopic and segmental supply. Direct projection to AMB was determined as follows: from the contralateral AMB, bilaterally the nucleus of solitary tract, ipsilaterally the

parabrachial nucleus, and bilaterally the periaqueductal gray. Dendrites for each pharyngolaryngeal motoneuron extended to the related interneurons in a reticular formation to receive suitable information from the central nervous system. These dendritic arborizations are thought to reflect specific properties for laryngeal functions.

Key words : nucleus ambiguus, localization, cytoarchitecture, projection, dendrite

はじめに

発声・嚥下の運動には多くの神経筋系機構が係わる。その仕組みは複雑、巧緻で解明のための研究が17世紀後半から幾多となされて来た。しかし未だその糸口がみえに過ぎない。発声・嚥下を遂行する上で咽頭、喉頭が最も重要な役を担う。その中枢神経支配の運動系は下部延髄の疑核が司る。疑核が存在する網様体には呼吸リズムならびに嚥下運動を調節するニューロンの細胞集団があり、疑核細胞と密接な関係を有している。本稿ではこの疑核について従来系統的に行ってきた著者らの形態学的観察を中心に紹介したい。なお、研究には一貫してネコを用い horseradish peroxidase (HRP), wheat germ agglutinin (WGA)-HRP, cholera toxin B subunit (CTB) 軸索輸送法による組織化学ならびに免疫組織化学を用いたが実験法の詳細は文献に記してある。

疑核の概念

成書によれば疑核 (Nucleus ambiguus) は舌咽迷走神経核として延髄網様体の奥深く、すなわち迷走神経背側運動核の腹側、腹外側に、また吻側では三叉神経脊髄路ならびに脊髄路核の内側に位置しその最吻側は後顔面神経核 (Retrofacial nucleus) にある。疑核は三叉神経、顔面神経、副神経運動核とともに運動脳神経核外側群に属し鰓弓由来の横紋筋を支配する特殊内臓遠心性神経線維 (special visceral efferent fibers) を出す。疑核はヒトでは皮質と線維連絡が直接あり、多くの中枢とも結ばれている。核の最吻側に茎突咽頭筋、吻側は咽頭収縮、軟口蓋、食道筋、尾側は副神経延髄根支配の細胞がある。さらに尾側に心筋を抑制する副交感節前線維を送るニューロングループがある。この核は複雑な形をとり周囲網様体との境界も明瞭でない^{1,2)}。

疑核の運動ニューロン

前述のごとく成書には疑核内運動ニューロンの分布に触れているがその詳細な記載がない。以下著者らの結果をもとに述べる。

1. 茎突咽頭筋

3つの咽頭挙筋の一つで舌咽神経の唯一の運動線維に支配される。他の口蓋咽頭筋、耳管咽頭筋は迷走神経咽頭枝の咽頭神経叢の枝の支配である³⁾。本筋は第3咽頭弓 (鰓弓) 由来の唯一の横紋筋で同じ咽頭弓からの神経 (舌咽神経) に支配される⁴⁾。

本筋の運動起始細胞は同側の Nucleus retrofacialis に局在し、上オリーブ核の尾側端の高さから下オリーブ核の吻側部までの高さに分布。顔面神経核の中程の高さでは核外の背側と腹側に分かれて散在性であったが顔面神経核の直下の Nucleus retrofacialis では最も腹側部にまとまった集落を形成した。

従来の研究では疑核の吻側部にあるとしたが局在を明確に示していなかった⁵⁻⁹⁾。1982年に著書らが初めて局在を報告したが、Loveren^ら¹⁰⁾も WGA-HRP 法によるネコの成績を発表しほぼ同じ結果を得ている。その後もトレーサーの研究で疑核の吻側部と Nucleus retrofacialis に運動ニューロンの存在が確かめられた¹¹⁻¹⁵⁾。

2. 咽頭収縮筋

咽頭収縮筋はすべて迷走神経咽頭枝の咽頭神経叢からの分枝によって運動支配がなされる。

上咽頭収縮筋ならびに中咽頭収縮筋：運動ニューロンは同側の顔面神経核の中程の高さ、茎突咽頭筋のものの吻側端より尾側から始まり上咽頭収縮筋のものは下オリーブ核の主核が最も発達した高さの尾側に、中咽頭収縮筋のものはさらにそれより尾側寄りに細胞柱の尾側端がみられた。横断面では吻側部は顔面神経核の外側に、下オリーブ核の吻側の高さでは疑核の背内側部に、さらに下オリーブ核の主核が発達した位置では同部位にまとまった細胞集落を形成した。この部では上咽頭収縮筋のものが中咽頭収縮筋のものより背内側の狭い範囲にまとまっていた。

甲状咽頭筋ならびに輪状咽頭筋：両筋の起始細胞は同側の顔面神経核下極に吻側端があり、尾側端は甲状咽頭筋のものは舌下神経核の吻側部に、輪状咽頭筋のものはさらに尾側まで延びていた。横断面では下オリーブ核の吻側の高さで疑核の背内側部から一部中央部に存在し、下オリーブ核の主核が最も発達した高さで

は疑核の背内側部と腹外側部に広がって分布していた。この高さでは輪状咽頭筋のものが甲状咽頭筋のものよりさらに腹外側部に分布が著しかった。

著者らの報告以前は変性法による核の細胞構成をみて咽頭の運動ニューロンは吻側に位置するとされた^{5,6,8,9)}。1981年著者らは各筋の局在を明らかにし、その後イヌで中咽頭収縮筋と甲状・輪状咽頭筋にHRPを注入し、同側の後顔面神経核を含む疑核吻側と介在核に標識細胞を認めた報告があるが局在には触れていない¹⁶⁾。またネコで咽頭にHRPを直接注入し疑核のdorsal groupに出現した報告もある¹⁷⁾。ラットではdorsal divisionのsemicompact groupに起始細胞が存在したとの発表がある^{14,18,19)}。以上の報告の中でBiegerとHopkinsはdorsal groupには吻側にcompact, 中間にsemicompactがあり、甲状咽頭筋のものはその吻側半を占め、中咽頭収縮筋はsemicompactの全長にわたっていたとした¹⁴⁾。さらにトレーサーが反対側にも出現した成績もみられるが、これらの点は著者等の成績と異なる^{16,19)}。

3. 食道筋

ネコの食道は頸部では内、外筋層とも横紋筋、尾側1/4から内筋層が平滑筋に、外筋層は横隔膜部より尾側噴門部で平滑筋になる²⁰⁾。

頸部食道筋の運動ニューロンは同側の後顔面神経核と疑核の吻側に出現、すなわち吻側端は顔面神経核の下極に尾側端は下オリーブ核の主核が最も発達した高さより尾側まで延びていた。横断面では下オリーブ核の吻側部の高さでは咽頭収縮筋のものより腹外側にやや散在性に、下オリーブ核の主核が最も発達したレベルでは細胞数が減少し、疑核内の腹外側部とその背側に認めた。なおごく少数例で反対側に出現したのがあった。胸廓内の中部ならびに下部食道筋は両側の後顔面神経核、疑核の吻側部、迷走神経背側核内側核に認め同側優位の出現であった。支配運動ニューロンの吻側端は中部食道筋では顔面神経核の尾側で未だ下オリーブ核が出現していないレベル、下部食道筋においては下オリーブ核の吻側部の高さであった。尾側端は前者では頸部食道筋の尾側端より尾側で、後者はそれよりさらに尾側より舌下神経核の吻側部のレベルであった。横断面における局在は下オリーブ核の吻側部のレベルでは中部下部食道筋のものが頸部食道筋のものよりそれぞれ背外側に位置した。また細胞数も頸部、中部、下部の順で少なく認められた。この局在と細胞数減少傾向は尾側に行くに従っても続き、下オリーブ核の主核が最も発達した高さで顕著にみられた。迷走神経背側核内側核では出現ニューロンの多くは吻側部で

核内の腹側部にあり尾側部では細胞数は著しく減少した。一方下部食道筋の運動ニューロンの数は中部食道筋より上まわっていた。

食道筋に関して著者らの研究までは疑核の吻側部に運動ニューロンが存在するとだけいわれていた^{5,6,8,9)}。その後、後顔面神経核と疑核の吻側部に局在するとの報告がある^{14,17,21)}。なかでもBiegerとHopkins¹⁴⁾はdorsal divisionの吻側にあるcompact groupの中で最も吻側部の背側に沿って存在するとした。HudsonとCummings²¹⁾はcompact column(後顔面神経核)と迷走神経副交感神経核(背側運動核)の吻側と尾側にHRP標識細胞を認め、食道内層の粘膜と粘膜下組織は副交感神経核の吻側部、筋層は同核の尾側部と疑核の吻側部から支配されるとした。さらにその後トレーサーによる研究でBiegerとHopkinsと同じ成績の報告がある^{18,19,22)}。一方、Collmanら(ネコ)²³⁾は蛍光色素において頸部食道のものは疑核の吻側と尾側では腹外側と背内側の二つに分かれ両側性にあり、さらに8%のものが迷走神経背側核に散在性にみられたという。その上胸部平滑筋と下部食道括約筋はほぼ同じ分布状態で両側の迷走神経背側核にありobexの吻側部と尾側部の二つのグループと疑核にも支配ニューロンが存在したと報告している。従来の成績と著者らの結果とはほぼ同じであったがCollmanの成績には同意出来ない部がある。

4. 口蓋帆挙筋

運動ニューロンは同側の疑核の吻側よりの中央部に存在した。吻側端は下オリーブ核が最も発達した高さより吻側よりのレベルにあり、尾側端は舌下神経核の吻側部よりわずかに尾側の高さに認められた。横断面において下オリーブ核が最も発達した高さでは疑核の中央部に位置していた。

本筋に関して著者らが同定するまでKosaka(イヌ)⁶⁾が疑核の中央部より支配されるとしLawn(ウサギ)^{8,9)}は咽頭支配のprincipal columnの中で食道筋支配のものより尾側に存在したと報告していた。その後ネコでは迷走神経の咽頭枝に関し支配運動ニューロンはNomuraとMizuno¹¹⁾は同側の孤束核最吻側の高さから舌下神経核の吻側部の高さに至る疑核の背内側部に集落と腹外側部に散在性に存在したとした。また同側の単に疑核の吻側部と後顔面神経核に存在した報告もある^{15,24)}。

一方ラットではsemicompact formationに認め^{18,22)}、モルモットでは疑核の中央部からやや背側にかけて存在したという²⁵⁾。著者らの成績から種差は些かみられるもののほぼ同じ結果であった。

5. 内喉頭筋

内喉頭筋支配運動ニューロンについては Bunzel-Federn (1899)²⁶⁾がウサギの前筋のものは疑核吻側の密なる細胞群, 反回神経支配の4筋のものは尾側の粗なる細胞群にあると報告したものを初めてとし, 以後ウサギ^{5,8,9)}, ネコ^{27,28)}, イヌ^{6,27)}, サル⁴⁰⁾について吻尾方向では前筋, 外転筋, 内転筋の順に存在するのが明らかにされていた。1975年 HRP法が導入され横断面での局在が初めて Gacek²⁹⁾により発表されたが詳しい記載はなかった。1982年著者らの報告後今日までに局在に関して数多くの研究がなされてきている。以下各筋ごとに纏めてみる。

前筋: 運動ニューロンは同側の Nucleus retrofacialis と疑核の吻側部に存在した。吻側端は顔面神経核の尾側で未だ下オリーブ核が出現してない高さであり, 尾側端は舌下神経核の吻側部の高さであった。横断面では下オリーブ核の吻側部の高さでは腹外側部で前述の食道筋のものよりさらに腹側, 外側寄りに認められ, 下オリーブ核の主核が最も発達した高さでは核内の腹側部に位置した。

上喉頭神経支配の運動ニューロンについては従来の成績と合致するものである。ところで発生学的に前筋のみは第IV咽頭弓(鰓弓)から出現する。これは咽頭収縮筋と同じ発生母地である。一方前筋以外の内喉頭筋は第VI咽頭弓(第V咽頭弓という場合もある)から発生する⁴⁾。よって前筋支配ニューロンが咽頭収縮筋支配細胞の位置と同じ位置にあっても然るべきと著者らは考えた。ネコでは以後 Holstage ら¹⁷⁾と Davis と Nail³⁰⁾が同じ結果を得ている。イヌ, ウサギ, モルモットにおいても吻尾方向の細胞柱の位置は一致した成績がみられる³¹⁻³⁷⁾。ラットは近年数多くの報告がみられるがいずれも前筋支配運動ニューロンは吻側 1/3 の semicompact formation に同側性に存在している^{12,14,18,22,38,39)}。

後筋: 運動ニューロンは同側の疑核の尾側にある。吻側端は前筋支配のものの尾側端である舌下神経核の吻側部の高さであり, obex の吻側の高さでその細胞数が最も多くなり, 尾側端は下オリーブ核の尾側端の吻側部に位置した。横断面では obex のやや吻側の高さにおいて核内の腹側部から中央部に比較的まとまった集落を形成した。ところで後筋について Gacek²⁹⁾が前筋と後筋は Nucleus retrofacialis からの支配としたが Lobera ら⁴¹⁾はトレーサーが隣接器官に取り込まれたのでないかと批評した。その後ネコ, イヌでは著者らの成績とほぼ一致している^{30,31,42,43)}。モルモットでは Nucleus retrofacialis から Obex の尾側までに前

筋, 外転筋, 内転筋がこの順で存在したという^{36,37)}。ラットでは Lü と Sakai¹²⁾は反回神経支配運動ニューロンは疑核尾側 2/3 とし Bieger と Hopkins¹⁴⁾は loose formation に存在するとした。後筋に限ると Portillo と Pasaro³⁸⁾は疑核全長にあり前筋のものとオーバーラップし横断面では内筋, 側筋のものの腹側に存在, Fay ら³⁹⁾は疑核の中央に位置したと異った結果もある。なお, 横断面での追求はモルモット, ラットでは余り明確にされていない。

内筋: 細胞柱は後筋と同じく反回神経支配柱の中にある, 同側の疑核の尾側半にあった。吻側端は後筋のそれより尾側に存在, それよりさらに尾側にかけて側筋, 次いで披裂筋の吻側端が認められた。尾側端は後筋のものより尾側よりでさらに尾側に側筋, 次いで披裂筋の尾側端が続いていた。披裂筋支配細胞柱の尾側端は下オリーブ核の尾側端の高さと一致していた。横断面では後筋のものの細胞集落のやや背側部にやや散在性に認められた。

側筋, 披裂筋: これら2筋の細胞柱に関して内筋の項で記述した通りで横断面では両筋の起始細胞は核内全体の広い範囲に散在したが相対的に核内の背側部に多く, 側筋の方がその傾向が強かった。

従来の研究業績では前に述べたごとく, 閉鎖筋支配のものは疑核の最尾側に位置していたとあるが, Szentágothia²⁷⁾のみネコ, イヌでは吻尾方向で側筋, 披裂筋が他の諸筋のものより尾側にあったと明記している。その後ネコでは側筋のものは疑核の背内側³⁰⁾。背側⁴³⁾に局在したと報告, モルモット, ラットでは横断面の記載が少ないが Portillo と Pasaro³⁸⁾によれば内筋, 側筋のものは後筋のものの背側としている。

以上, 現在まで著者らの成績と大きな違いはない^{30,31,36-38,43)}。ところで過去の研究の中で特筆すべき事項がある。Hisa ら³¹⁾はイヌの内筋と側筋の同時支配ニューロンの存在を明らかにした。また大久保はウサギでは迷走神経が前筋と開大筋を, 副神経延髄根が閉鎖筋を支配し, 下喉頭神経内に迷走神経と副神経由来の2種の運動線維があるという。今後他の動物による研究が待たれる。

以上著者らのネコとサルにおける成績の要約を表1, 2と図1, 2に示すが詳細は文献を参照された^{い⁴⁴⁻⁵¹⁾}。

6. その他

1) 疑核内運動ニューロンの形態

Kalia と Mesulam (1980) はネコ喉頭支配ニューロンは多極性で大型(40~50 μm)であるとし⁵²⁾, 著者らは総数 550~600 で前筋支配の数はその 20~30%, 細

表1 疑核各筋支配運動ニューロンの局在のまとめ (ネコ)

筋群	筋名	細胞柱 (吻尾方向)	横断面の局在
咽頭挙筋	茎突咽頭筋	上オリーブ核の尾側端から下オリーブ核の吻側部まで	顔面神経核の背外側にまばら
咽頭収縮筋	上咽頭収縮筋	顔面神経核の中程から下オリーブ核の主核の最も発達した高さまで	背内側部に密なる細胞集落
	中咽頭収縮筋		
	甲状咽頭筋	顔面神経核の尾側端から舌下神経核の吻側部まで	背内側部と一部腹外側部核の広い範囲に
	輪状咽頭筋		
食道筋	頸部	顔面神経核の尾側端から下オリーブ核の主核の最も発達した高さまで	腹外側部に散在性
	胸部中部	頸部のものより少し尾側にずれて中部, 下部の順に※迷走神経背側核の内側核の吻側 (両側性)	外側部 ※迷走神経背側核の内側核の腹側部 (両側性)
	胸部下部		
軟口蓋の筋	口蓋帆挙筋	下オリーブ核の発達した部から舌下神経核の吻側部まで	中央部散在性
内喉頭筋	前筋	顔面神経核の尾側部から舌下神経核の吻側部まで	腹側部やや散在性
	後筋	舌下神経核の尾側部から下オリーブ核の尾側部まで	中央にまとまって
	内筋	後筋の細胞柱より内, 側, 披裂筋の順で少しずつずれる 披裂筋の尾側端は下オリーブ核の尾側端と一致	後筋の背内側やや散在性
	側筋		全体的にまばら, やや背側に多い
	披裂筋		全体的にまばら

表2 疑核各筋支配運動ニューロンの局在のまとめ (サル)

筋群	筋名	細胞柱（吻尾方向）		横断面の局在
咽頭挙筋	茎突咽頭筋	顔面神経核尾側部から下オリーブ核の吻側部まで		顔面神経核の背側にまばら
咽頭収縮筋	上咽頭収縮筋	顔面神経核尾側端から	下オリーブ核吻側半の尾側部まで	背内側部 密なる細胞集落
	中咽頭収縮筋			
	甲状咽頭筋	下オリーブ核吻側端の尾側から		背内側部と腹外側部核の広い範囲に
	輪状咽頭筋			
食道筋	頸部	下オリーブ核の吻側端の吻側から下オリーブ核吻側半中央の尾側まで		腹外側の小さな部に
軟口蓋の筋		下オリーブ核吻側半の中央から下オリーブ核の中央部まで		腹側部にややまばら
内喉頭筋	前筋	下オリーブ核吻側端の尾側から下オリーブ核の中央の尾側まで		背内側部 密なる細胞集落を囲むように（環状）
	後筋	下オリーブ核の中央あたりから下オリーブ核尾側端の吻側部まで		内側部やや散在性
	内筋			外側部まとまって
	側筋	後筋内筋のものよりやや尾側から下オリーブ核尾側端まで		後筋と内筋のもの間で側筋のは披裂筋の内側に
	披裂筋			

図1 疑核各筋支配運動ニューロンの吻尾方向分布図（サル、ネコ）

図2 疑核各筋支配運動ニューロンの横断面における局在（サル、ネコ）

胞の大きさ $20\sim40\mu\text{m}$ 、多極性、前筋のものは他の筋より小さいとした⁵³⁾。Davis と Nail (1984) は内喉頭筋支配のもの 540 で前筋 141, 内筋 170, 後筋 111, 側筋 112, 細胞径は後筋 23.6 , 前筋 26.4 , 内筋 $31.7\mu\text{m}$

でウサギもほぼ同様であったと報告した³⁰⁾。また Holtman は後筋支配のものは卵形または紡錘形で $23\times38\mu\text{m}$ と述べている⁴²⁾。最近著者らの CTB による免疫組織化学法で標識した結果では短径 $51\mu\text{m}$ 以

上の大型細胞が前筋、後筋、内筋に2%以下の少数ながら存在した。前筋は25 μm 以下の小型細胞が60%以上で残りは26~50 μm の中型細胞で占められた。他の4筋はほぼ小型細胞と中型細胞が半々の割合であった。他方咽頭収縮筋、頸部食道筋は中型と小型の細胞で占められ大型細胞は存在しなかった^{54,55}。ラットについては数多くの報告がある。Lü と Sakai は反回神経支配のものは多極型で200~250の細胞数、疑核吻側部の細胞より大型であったとした¹²。Portillo と Pasaro は喉頭支配の運動ニューロンの数は247で多極型、吻側で径10~20 μm 、尾側では20~30 μm であり、前筋は数70、径15~30 μm 、多極型、一部紡錘形を含む。後筋は数90、径15~25 μm 、内筋側筋は数52、径25~32 μm でいずれも多極型であったと述べている³⁸。Altschuler らは軟口蓋のものは多極型、円または楕円形で径25×25 μm 、咽頭収縮筋は多極型、径20~30×25~35 μm 、楕円形、径15~20×20~25 μm と紡錘形、径15×30 μm 、前筋では多極型で径20×30 μm と紡錘形で径20×45 μm が混在、また食道筋は多極型、径25×20 μm であったと報告した¹⁸。その他 Fay らは後筋のものは多極型で径50 μm ³⁹、Saxon ら咽頭運動ニューロンでは多極型、楕円形で径39×29 μm 、喉頭運動ニューロンは咽頭のものとほぼ同じであった。その上、円または紡錘形の小型ニューロン(径15×5 μm) が含まれていたとした⁵⁶。

2) 疑核内咽喉頭筋、食道筋支配以外のニューロンの存在

疑核は鰓弓由来の横紋筋を支配するとともにその他内臓にも線維を送る。ラットでのトレーサーの研究で腭臓(迷走神経背側核とともに)⁵⁷、心臓(疑核 external formation)^{14,22}、横隔膜上器官(疑核の腹側部に節前細胞として)¹⁴、肺実質(副交感性節前ニューロンとして)⁵⁸、胸腺(反回神経支配のものと同一部位)⁵⁹、頸動脈洞(舌咽神経支配で唾液核とともに)¹³、胃(特に胃の前方)⁶⁰の支配ニューロンの存在、サルにおける cardiopulmonary nerve³³と胃(両側とも迷走神経背側核とともに³²)が支配されるという報告がある。ネコでは胃、心臓、肺、器官、気管支⁵²、また副交感性節前ニューロン存在¹⁵の記載がある。

以上、疑核支配の運動ニューロンは形の上では多極性で紡錘形または卵形で一致するがサイズならびに数は明確な測定法が記載されていないので比較できない。疑核には副交感性の節前細胞が含まれており、これらは小型であり鰓性由来の横紋筋支配細胞と明らかに違う。しかしその区別は難しく識別法を明確に記載した論文は目に付かない。

疑核の細胞構築

疑核の範囲について吻側端と尾側端の記載をみるとヒトでは顔面神経核の尾側端と下オリーブ核の尾側端⁶¹、サルは顔面神経核の尾側部と下オリーブ核の尾側端^{48,50,51}、ネコは顔面神経核^{62~64}の尾側端または上オリーブ核の尾側端^{45,46,49}と下オリーブ核の尾側端^{45,46,49,63}または錐体交叉の吻側⁶⁵、ウサギでは顔面神経核と延髄脊髄の境界部⁶⁶、ラットは顔面神経核の背側部^{14,67,68}あるいは同核の尾側端¹²と錐体交叉の吻側^{67,68}あるいは延髄の下端¹⁴といわれる。種差があるがネコでは著者らは顔面神経核の尾側端よりもっと吻側で上オリーブ核の尾側端の高さに吻側端があった(図1参照)。また尾側端は下オリーブ核の尾側端と一致するのはヒト⁶¹、サル^{48~50}、ネコ^{45,46,49,63}、ヒツジ⁷にみられた。

疑核の細胞構築は断片的な報告がなされていた^{5,6}。ウサギではLawn(1966)が顔面神経核の直下の高さから始まり脊髄と延髄の境界部に至る4~5 mmの1500個の細胞から構成される細長い核と発表した。核の吻側1/3は密なる群でcompact formationと称し約1200個の細胞があり、尾側2/3は粗なる群でdiffuse formationとして約300個の細胞が存在した。compact formationの部は吻尾方向全長にかけてprincipal columnとその内側にまばらな細胞群のmedial columnがあり、ほぼ同じ高さにdorsomedial divisionを分けることができるという。舌咽神経、前筋はmedial column、咽頭、口蓋、食道はprincipal columnより支配され、他の内喉頭筋は2つのcolumnより尾側のdiffuse formationに支配されたとした^{9,66}。大久保らは、吻側1/4に小型細胞緻密集団とその周囲の中型細胞散在性集団、さらに尾側3/4は大型細胞散在性集団とし、各細胞構成と細胞数を報告した^{34,35}がLawnと大きな違いはなかった。ネコではTaber(1961)が顔面神経核下極の高さから下オリーブ核尾側のレベルに至る3.5 mmの長さの連続性のない細胞柱で比較的密なる吻側部と散在性の尾側部からなる。吻側部は背側群と腹側群に分けられ腹側部は顔面神経核下極につながる後顔面神経核といわれるものである。細胞は大型、多極性、やや桿状であるが吻側部の背側群の細胞は幾らか小型であった。また後疑核は下オリーブ核の下極よりわずかに吻側から延髄と脊髄の境の高さに至る4 mmの細胞柱で錐体交叉の吻側部では細胞数は少なく錐体交叉の間にはまとまってみられた。中型、多極性、細長い紡錘形の細胞が多く大型、多極性の運動ニューロンタイプのものはまばらに存在した

と報告したが支配筋については触れていない⁶³⁾。以後著者らの報告以外ネコならびにサルにおいては見あたらない。ラットでは Lü と Sakai (1984) は顔面神経核下極の高さから始まる 3 mm 長さの連続性のある細胞柱があり、吻側部と尾側部に分けられるとした。吻側部 (核の吻側 1/3) にほとんどの細胞があって中型細胞が compact にある背側群と大型細胞が loose にある腹側群がみられた。また腹側群は尾側部 (核の尾側 2/3) に続き尾側部には細胞は少ないと報告している¹²⁾。その後 Bieger と Hopkins (1987) は疑核は長軸方向に dorsal division (特殊内臓遠心性) と ventral division (一般内臓遠心性) の 2 つがある。dorsal division は従来の疑核といわれるもので compact (食道運動性), semicompact (中間の咽喉頭運動性) と尾側の loose (喉頭運動性) formation からなる。茎突咽頭筋と前筋は離れたところにあり、最も吻側で顔面神経核の背側から茎突咽頭筋、直下から前筋が始まるとした。また中咽頭収縮筋は semicompact formation の全体から、甲状咽頭筋はその吻側半から支配される。ventral division は external formation を形成し下部延髄全体に延び舌咽神経と上喉頭神経に一部支配される心臓と横隔膜上の器官に供給する節前細胞が存在するとした¹⁴⁾。さらにいくつかの異った見方から検討した報告がみられるが、細胞構成は大体似ている^{18,22,38,56)}。紙面の都合上、詳細な成績を記述できないが、著者らは吻側 1/6 は細胞密度は粗、次の 2/6 は密で背内側に最も密な小細胞群と腹外側に比較的大細胞群の 2 つの細胞柱があり、尾側の 3/6 は比較密な細胞集落が中央部にあってまわりが粗な細胞構築を観察し

た^{44~46,49)}。参考までに要約を表 3 に示す。

疑核への投射

上位中枢から疑核への投射に関する解剖学的研究は 1980 年前半までは主に孤束核を中心にされ^{69~74)}、橋レベルでは腕傍核^{75,76)}、中脳レベルで中心灰白質⁷⁷⁾など散発的で疑核への入力を経路的に観察したのはなかった。著者らは 1984 年疑核への投射するニューロンについて検討した。その結果は反対側の疑核とその周辺、両側の孤束核、同側の腕傍核、両側の中心灰白質のニューロンが疑核に直接投射することが解った。そして大脳皮質より疑核へは直接の投射はみられなかった^{53,78,79)}。図 3 はその要約図である。なお、本項では直接の入力に限り解剖学的研究のみに触れる。

1. 疑核およびその周辺 (網様体) から疑核へ

反対側の疑核からの投射についての報告は著者らが初めてであったが類似の研究は延髄網様体に放射線同位元素の注入で反対側の網様体に注入部と鏡面像を呈する終末分布が報告されている⁸⁰⁾。Mizuno らは HRP を三叉神経運動核に注入後反対側の同核内に標識された終末と細胞、周辺に細胞を認めている。さらにその終末のシナプス小胞の形態から三叉神経運動核には反対側の同核およびその周辺に投射する細胞があり、抑制的と促進的に働くのがあると推測した。そしてこの投射が顎運動の協調に関連があると考えた^{81,82)}。著者らも反対側の疑核に出現した標識細胞は明らかに小型で樹状突起も少なかったことから同じ運動脳神経核外側群に属する疑核にも当てはまると考える。

表 3 疑核の細胞構築の要約 (ネコ)

<細胞柱の高さ> 上オリーブ核●	吻尾方向の配分	細胞の密度	細胞の配列	支配筋
の尾側端 顔面神経核●	吻側 1/6	粗	顔面神経核の背外側	茎突咽頭筋の主部
			顔面神経核の外側	上咽頭、中咽頭収縮筋の一部
の尾側端 舌下神経核●	中部 2/6	密	比較的大細胞群 (腹外側の広範囲を占める)	前筋、食道筋ならびに甲状・輪状咽頭筋の一部
			最も密な小細胞群 (背内側の狭い範囲を占め、下オリーブ核の吻側部から舌下神経核の吻側部の高さまで)	上咽頭・中咽頭収縮筋、口蓋帆挙筋、甲状・輪状咽頭筋
の吻側端 下オリーブ核●	尾側 3/6	粗	比較密な細胞集落がほぼ中央部 細胞は全体にまばら	後筋、内筋 側筋、披裂筋
の尾側端				

図3 疑核への投射 (ネコ)

2. 孤束核から疑核へ

孤束核疑核間の投射は前述のように存在が明らかであったが孤束核のどの部位から疑核への線維を送っているのか記載がない⁷⁰⁻⁷³⁾。サルにて Beckstead ら (1980 年) は孤束核の吻側部は疑核に投射してないと報告⁸³⁾、著者らの成績とほぼ一致をみた。以後トレーサー法で孤束核から疑核への投射が散見され⁸⁴⁻⁸⁸⁾、ラットでは疑核の compact^{86,88)} と semicompact⁸⁷⁾ formation に投射されているという。

3. 腕傍核から疑核へ

腕傍核とそれに接する青斑核または青斑下核から疑核への投射は判明していた^{75,76,89,90)}。なかでも Takeuchi らのみ腕傍核破壊疑核内変性終末を確認後、疑核に HRP 注入し腕傍核とその周辺の標識細胞分布を検討している⁹⁰⁾が著者らは WGA-HRP 法でより正確な情報を得た。腕傍核は従来から味覚情報を上位中枢に伝達する経路、血圧ならびに脈拍の調節、睡眠、覚醒、呼吸リズムに関与しているとされている。その上 Jürgens はサルの実験で腕傍核は発声における大脳皮質疑核間の重要な中継核であろうと述べている⁹¹⁾。

4. 中脳中心灰白質から疑核へ

従来直接の投射に関する報告はなかったが中脳中心灰白質から延髄への投射については記載がある^{77,92,93)}。しかし順行、逆行性、双方からの研究は見あたらなかった。その後ネコでは中脳中心灰白質から後顔面神経核^{43,88)}ならびに後疑核⁴³⁾に、ラットは疑核⁹⁵⁾に投射したと報告されている。

その他ラットでは疑核へ扁桃核⁹⁶⁾、辺縁系^{97,98)}からの投射も報告されている。

樹状突起展開

従来運動ニューロンの樹状突起を描出させるのに電気生理学的に運動ニューロンの細胞内トレーサー注入が行われていた。その一つの例として Barillot ら (1984) がネコの疑核内喉頭運動ニューロンに HRP 注入し一つの細胞から 5~10 本の樹状突起の幹が出て腹外側と背内側に展開したと報告している⁹⁹⁾。その後コレラトキシン HRP が樹状突起をきれいに標識すると解り、1991 年 Altschuler が初めてラット疑核の運動ニューロン樹状突起の展開観察に用いた¹⁸⁾。

1. 咽頭収縮筋

上・中咽頭収縮筋：上咽頭収縮筋の運動ニューロンのうち、吻側部すなわち顔面神経核の中程の高さのもので顔面神経核の外側腹側にあるものは短い樹状突起を外側、腹側に向って出していた。しかし顔面神経核の尾側端から後顔面神経核、疑核の吻側部になると急激に腹側に著しく且つ周囲の網様体に広い展開を示した。一方尾側にも多数の突起を延ばしていた。中咽頭収縮筋もほぼ同じ様式をとった。

甲状咽頭・輪状咽頭筋：甲状咽頭筋のものは上・中咽頭筋と同様に吻尾方向に多数の線維を出し各ニューロン間を密に連絡するとともに腹側、外側にまた一部背内側にも出していた。輪状咽頭筋は吻側部では甲状咽頭筋と同じ様式であったが特に腹外側への展開が著しく認められた。しかし尾側部になるとこの展開は急に小さくなっていた。

頸部食道筋：本筋のものは周囲の展開が少なくまた短い吻尾方向には互いに密なる連絡をとっていた。

以上は著者らの最近の成績である¹⁰⁰⁾。これらの展開はラットのもの^{14,18)}と基本的には同一であったが、個々の咽頭収縮筋をみた報告はない。また頸部食道筋は種差があるのかネコではラットより腹側への進展がなかった。咽頭収縮筋の樹状突起展開をみるに各筋が嚥下運動に際し上位中枢からもシナプスを介して情報を受けるのに適した展開を示した。これは周囲網様体全体に存在する介在ニューロンに向っていると解釈で

きる^{101,102)}。輪状咽頭筋までは嚥下時の緻密、巧妙な蠕動状運動を規則正しく行い咽頭管収縮も図るが一旦食道に入ると引き継がれた運動は単なる蠕動運動に変わるため周囲からの情報を受ける必要なく吻尾方向の連絡を確実にする様式がみられた。これはラットと相通ずる所見であった^{14,18)}。一方横隔膜ならびに横隔膜下食道のものはそれぞれ上位中枢からの情報収集に適した進展と各ニューロン間の連絡を密にする形をとっているとされる^{14,103)}。

2. 内喉頭筋

前筋：樹状突起は矢状断にみると吻側に向うのが多く、横断面では背内側、腹内側ならびに腹外側へ展開していた。この展開は一部咽頭収縮筋に似たところがあった。

開大筋(後筋)：本筋支配のものは他の筋と違って主に背内側、腹外側に展開し細胞柱全体を通して同じ様式をとっていた。ただし尾側部になると多くの樹状突起がさらに尾側の後疑核に向っていた。

閉鎖筋(内筋、側筋)：前筋のものに似た展開を示したが背外側方向には進展を認めなかった。尚両筋支配の細胞柱の吻側部のものは主として背内側と腹内側に延ばしたが尾側部のものは背内側への延びが強かった。また吻側部では多くの樹状突起がより吻側の Böttinger complex に向っていた。

ラットの疑核内 semicompact formation にある咽頭支配と loose formation の喉頭支配の運動ニューロンは形と樹状突起が大体同じ様であった⁵⁶⁾。また前筋支配のものは semicompact formation にあり樹状突起も放射状に延び明らかに compact formation のものより優っていたという^{14,18)}。一方前筋以外のニューロンについては個々の筋についての記載は見あたらない。しかし生理学的に細胞内注入による報告をみると大体腹外側と背内側に向かいそれぞれ求心性情報を受けるべく対応している^{99,104,105)}。著者らの後筋のものは背内側に延び呼吸ニューロンが存在する the dorsal respiratory group (DRG) と腹外側に進展し the ventral respiratory group (VRG) に向うのがみられたが前記報告と一致する。すなわち両グループとも呼吸リズムに関与する^{106,107)}。また、後筋支配運動ニューロンの尾側部のものは後疑核に樹状突起を延ばしていたが後疑核の吻側部は吸気ニューロンの存在がいわれているので納得いく所見であった^{108,109)}。他方対照的な閉鎖筋の内筋と側筋の細胞柱吻側部の樹状突起はさらに吻側に延び VRG の最吻側で後顔面神経核にある Böttinger complex に向っていた。この部は呼吸リズムの調節に係わるところで閉鎖ニューロンとの関連報告も

あって意見を同じとする^{110,111)}。また全体としては背外側を除いて各背内側、腹内側、腹外側に樹状突起は進展していた。疑核の周辺、ことに外側網様体には孤束核とその周囲から送られてくる情報を介するニューロンの存在があり、嚥下の喉頭閉鎖に関与する線維連絡があつて然るべきとみられる¹¹²⁾。

おわりに

発声・嚥下を司る中枢神経支配のうち疑核を中心とした光顕レベルでの形態学について著者研究を軸に紹介した。ネコ疑核は上オリーブ核の尾側端の高さから下オリーブ核の尾側端のレベルに至る細胞柱で吻尾方向に3つの群に分けられた。吻側 1/6 は粗で茎突咽頭筋を支配、次の 2/6 は密で咽頭収縮筋、食道筋、前筋を支配、細胞柱の中央に口蓋帆挙筋支配のものがあつた。尾側 3/6 は粗で反回神経支配の細胞が存在した。疑核は反対側の同核、両側の孤束核、同側の腕傍核、両側の中心灰白質から直接投射を受けていた。咽喉頭支配の運動ニューロンの樹状突起はそれぞれ関連ある介在ニューロンに向っていて機能反映が伺えた。本文ではあくまでも解剖学的所見を通覧し生理学的なものには触れていない。また紙面の都合上、神経伝達物質、神経修飾物質などは割愛し、別な機会に譲る。最後に情報化社会、高齢化社会を迎え、脳幹での機構を理解する必要性が増えている。医師のみならずパラメディカルスタッフが少しでも関心を持って戴ければと願うものである。

本研究は宮崎俊巳(唐津市)、光増高夫(佐賀市)をはじめ久留米大学耳鼻咽喉科教室、矢武克之、福永博之、今村ルイの諸先生方との協同研究によってなされた。研究の懇切な御指導を賜った前佐賀医科大学副学長金関毅教授、久留米大学平野実学長ならびに機会と温かい御援助を与えて戴いた中島格主任教授に深甚なる謝意を表す。

文 献

- 1) Berry, M.M., Standring, S.M., Bannister, L.H. : Regional organization of the central nervous system. Gray's Anatomy 38 edition (edited by Williams, P.L.), Churchill Livingstone, New York, London, pp. 974-1257, 1995.
- 2) 平沢 興, 岡本道雄: 神経系 I 中枢神経系, II 末梢神経系. 分担解剖学第 11 版, 金原出版, 東京, 185-423 頁, 1997.
- 3) 小川鼎三, 養老猛司: 内臓学 I 消化管. 分担解剖学第 11 版, 金原出版, 東京, 169-181 頁, 1997.

- 4) Langman, J. (沢野十蔵訳) : 人体発生学, 正常と異常. 医歯薬出版, 東京, 21-256 頁, 1980.
- 5) Molhant, M. : Localisations nucleaires. *Le Nevraxe*, 12 : 277-316, 1911-1912.
- 6) Kosaka, K. : Über die Vaguskerne des Hundes. *Neurol Centralbl*, 28 : 406-410, 1909.
- 7) Szabo, T. and Dussardier, M. : Les noyaux d'origine de nerf vague chez le mouton. *Zeitschr, F. Zellforsch*, 63 : 247-276, 1964.
- 8) Lawn, A.M. : The localization, by means of electrical stimulation, of the origin and path in the medulla oblongata of the motor nerve fibers of the rabbit oesophagus. *J Physiol*, 174 : 232-244, 1964.
- 9) Lawn, A.M. : The localization, in the nucleus ambiguus of the rabbit, of the cells of origin of motor nerve fibers in the glossopharyngeal nerve and various branches of the vagus nerve by means of retrograde degeneration. *J Comp Neurol*, 127 : 293-306, 1966.
- 10) Loveren, H. V., Saunders, M.C., Cassini, P., et al : Localization of motoneurons innervating the stylopharyngeus muscle in the cat. *Neurosci Lett*, 58 : 251-255, 1985.
- 11) Nomura, S. and Mizuno, N. : Central distribution of afferent and efferent components of the glossopharyngeal nerve : An HRP study in the cat. *Brain Res*, 236 : 1-13, 1982.
- 12) Lü, Y.L. and Sakai, H. : Localization of the neurons origin of efferent fibers in the glossopharyngeal, vagus and accessory nerves in the rat by means of retrograde degeneration and horseradish peroxidase methods. *Okajimas Folia Anat Jpn*, 61 : 287-309, 1984.
- 13) Housley, G.D., Martin-Body, R.L., Dawson, N. T., et al : Brain stem projections of the glossopharyngeal nerve and its carotid sinus branch in the rat. *Neurosci Lett*, 22 : 237-250, 1987.
- 14) Bieger, D. and Hopkins, D.A. : Viscerotopic representation of the upper alimentary tract in the medulla oblongata in the rat : the nucleus ambiguus. *J Comp Neurol*, 262 : 546-562, 1987.
- 15) Grelot, L., Barillot, J.C., Bianchi, A.L. : Central distributions of the efferent and afferent component of the pharyngeal branches of the vagus and glossopharyngeal nerves : an HRP study in the cat. *Exp Brain Res*, 78 : 327-335, 1989.
- 16) Hudson, L.C. : The origins of innervation of the canine caudal pharyngeal muscles : an HRP study. *Brain Res*, 374 : 413-418, 1986.
- 17) Holstage, G., Graveland, G., Bijker-Biemon, C., et al : Location of motoneurons innervating soft palate, pharynx and upper esophagus. Anatomical evidence for a possible swallowing center in the pontine reticular formation. An HRP and autoradiographical tracing study. *Brain Behav Evol*, 23 : 47-62, 1983.
- 18) Altschuler, S.M., Bao, X., Miselis, R.R. : Dendritic architecture of nucleus ambiguus motoneurons projecting to the upper alimentary tract in the rat. *J Comp Neurol*, 309 : 402-414, 1991.
- 19) Bao, X., Wiedner, E.B., Altschuler, S.M. : Transsynaptic localization of pharyngeal premotor neurons in rat. *Brain Res*, 696 : 246-249, 1995.
- 20) 矢野原武 : 食道科臨床的見地よりする食道の局所解剖学的研究. *耳鼻臨床*, 48 : 686-723, 1955.
- 21) Hudson, L.C. and Cummings, J.F. : The origin of innervation of the esophagus of the dog. *Brain Res*, 326 : 125-136, 1985.
- 22) Lee, B.H., Lynn, R.B., Lee, H-S., et al : Calcitonin gene-related peptide in nucleus ambiguus motoneurons in rat : Viscerotopic organization. *J Comp Neurol*, 320 : 531-543, 1992.
- 23) Collman, P.L., Tremblay, L., Diamant, N.E. : The central efferent supply to the esophagus and lower esophageal sphincter of the cat. *Gastroenterology*, 104 : 1430-1438, 1993.
- 24) van Loveren, H., Saunders, M.C., Keller, J.T. : Localization of motoneurons innervating the levator veli palatini muscle in the cat. *Brain Res Bull*, 11 : 303-307, 1983.
- 25) Hecht, S.S., Gannon, P.J., Eden, A.R. : Motor innervation of the eustachian tube muscles in the guinea pig. *Laryngoscope*, 103 : 1218-1226, 1993.
- 26) Bunzel-Federn, E. : Der centrale Ursprung des N. vagus. *Monatsschr Psychiat Neurol*, 5 : 1-22, 1899.
- 27) Szentágothai, J. : Die Lokalisation der Kehrkopfmuskulatur in den Vaguskerne. *Zeitschr F Anat*, 112 : 704-710, 1943.

- 28) 小山 弘：喉頭筋延髄中枢に関する研究，*気食*，2：31～34，1951.
- 29) Gacek, R.R. : Localization of laryngeal motor neurons in the kitten. *Laryngoscope*, 85 : 1841-1861, 1975.
- 30) Davis, P.J. and Nail, B.S. : On the location and size of laryngeal motoneurons in the cat and rabbit. *J Comp Neurol*, 230 : 13-32, 1984.
- 31) Hisa, Y., Sato, F., Fukui, K., et al : Nucleus ambiguus motoneurons innervating the canine intrinsic laryngeal muscles by the fluorescent labeling technique. *Exp Neurol*, 84 : 441-449, 1984.
- 32) Gwyn, D.G., Leslie, R.A., Hopkins, D.A., : Observation on the afferent and efferent organization of the vagus nerve and the innervation of the stomach in the squirrel monkey. *J Comp Neurol*, 239 : 163-175, 1985.
- 33) Hopkins, D.A. and Armour, J. A. : Brainstem cells of origin of physiologically identified cardiopulmonary nerves in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *J Auto Nerv Syst*, 68 : 21-32, 1998.
- 34) 大久保丞二：逆行性細胞標識法によるウサギ喉頭筋支配運動神経細胞の中枢局在と軸索末梢経路に関する研究・*阪大歯学雑誌*，31：35-51，1986.
- 35) Okubo, J., Kitamura, J., Ogata K., et al : Localization of rabbit laryngeal motoneurons in the nucleus ambiguus. *Exp Neurol*, 96 : 528-539, 1987.
- 36) Basterra, J., Chumbley, C., Dilly, P.N. : Topographic distribution of laryngeal motor neurons in the nucleus ambiguus of the guinea pig studied by horseradish peroxidase (HRP) technique. *Acta Otolaryngol (Stockh)*, 103 : 105-110, 1987.
- 37) Nahm, H., Maeyama, T., Shin, T. : Localization of laryngeal motoneurons in the medulla oblongata of guinea pig. *Auris Nasus Larynx*, 16 : 117-126, 1989.
- 38) Portillo, F. and Pasaro, R. : Location of motoneurons supplying the intrinsic laryngeal muscles of rats. Horseradish peroxidase and fluorescence double-labeling study. *Brain Behav Evol*, 32 : 220-225, 1988.
- 39) Fay, R., Gilbert, K.A., Lydic, R. : Pontomedullary neurons transsynaptically labeled by laryngeal pseudorabies virus. *Neuroreport*, 5 : 141-144, 1993.
- 40) Furstenberg, A.C. and Magielski, J.E. : A motor pattern in the nucleus ambiguus. Its clinical significance. *Ann Otol Rhinol Laryngol*, 64 : 788-793, 1955.
- 41) Lobera, B., Pasaro, R., Gonzalex-Baron, S., et al : A morphological study of ambiguus nucleus motoneurons innervating the laryngeal muscles in the rat and cat. *Neurosci Lett*, 23 : 125-130, 1981.
- 42) Holtman Jr, J.R. : Immunohistochemical localization of serotonin- and substance P-containing fibers around respiratory muscle motoneurons in the nucleus ambiguus of the cat. *Neuroscience*, 26 : 169-178, 1988.
- 43) 片田彰博，小林吉史，杉本俊彦，他：中心灰白質発声誘発部位からの下行性線維の解剖学的検討．*喉頭*，8：4-10，1996.
- 44) 吉田義一，宮崎俊巳，山田倫久，他：嚥下および発声に關与する筋を支配する運動性ニューロンの中枢神経内局在．*気食*，34：84-92，1983.
- 45) 吉田義一：嚥下および発声に關与する筋を支配する運動ニューロンの中枢神経内の局在，呼吸・嚥下・発声の制御（平野実編）．篠原出版，東京，9-42頁，1982.
- 46) 宮崎俊巳：ネコの疑核における運動性ニューロンの体局在的配列-Horseradish peroxidase 法による研究．*耳鼻臨床*，28：649-679，1982.
- 47) Yoshida, Y., Mitsumasu, T., Hirano, M., et al : Arrangement of motoneurons innervating the intrinsic laryngeal muscles of cats as demonstrated by horseradish peroxidase. *Acta Otolaryngol (Stockh)*, 94 : 329-334, 1982.
- 48) Yoshida, Y., Mitsumasu, T., Miyazaki, T., et al : Distribution of motoneurons in the brain stem of monkeys, innervating the larynx. *Brain Res Bull*, 13 : 413-419, 1984.
- 49) Yoshida, Y., Miyazaki, T., Hirano, M., et al : Localization of the laryngeal motoneurons in the brain stem and myotopical representation of the motoneurons in the nucleus ambiguus of cats. An HRP study. In *Vocal Fold Physiology* (edited by Titze, I.R., et al), Denver Center for the Performing Arts, Denver, pp. 74-90, 1985.
- 50) Yoshida, Y., Mitsumasu, T., Hirano, M., et al :

- Somatotopic representation of the laryngeal motoneurons in the medulla of monkeys. *Acta Otolaryngol* (Stockh), 100 : 299-303, 1985.
- 51) Yoshida, Y., Tanaka, Y., Mitsumasu, T., et al : Central location of the laryngeal efferent neurons in the nucleus ambiguus of monkeys. In *Neurolaryngology-Recent Advances* (edited by Hirano, M., et al), Little Brown, College Hill Press, Boston, pp. 2-18, 1987.
  - 52) Kalia, M. and Mesulam, M.M. : Brain stem projections of sensory and motor components of the vagus complex in the cat : II. Laryngeal, tracheobronchial, pulmonary, cardiac and gastrointestinal branches. *J Comp Neurol*, 193 : 467-508, 1980.
  - 53) Larson, C., Yoshida, Y., Sessle, B.J. : Higher level motor and sensory organization. In *Vocal Fold Physiology-Frontiers in basic science* (edited by Titze, I.R.), Singular Publishing Group, San Diego, pp. 227-275, 1993.
  - 54) 矢武克之：脳幹における内喉頭筋運動ニューロンの筋線維束別支配様式—コレラトキシンBサブユニット軸索輸送法による形態学的研究—。耳鼻，44 : 179-189, 1998.
  - 55) Yoshida, Y., Yataka, K., Tanaka, Y., et al : Morphological observation of laryngeal motoneurons by means of cholera toxin B subunit tracing technique. *Acta Otolaryngol* (Stockh), 539 : 98-105, 1998.
  - 56) Saxon, D.W., Robertson, G.N., Hopkins, D.A. : Ultrastructure and synaptology of the nucleus ambiguus in the rat : the semicompact and loose formations. *J Comp Neurol*, 375 : 109-127, 1996.
  - 57) Weaver, F.C. : Localization of parasympathetic preganglionic cell bodies innervating the pancreas within the vagal nucleus and nucleus ambiguus of the rat brain stem : Evidence of dual Innervation based on the retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J Auto Nervus Syst*, 2 : 61-69, 1980.
  - 58) Hadziefendic, S., Haxhiu, M.A. : CNS innervation of vagal preganglionic neurons controlling peripheral airways : a transneuronal labeling study using pseudorabies virus. *J Auto Nervus Syst*, 76 : 135-145, 1999.
  - 59) Dovas, A., Lucchi, M.L., Bortolami, R., et al : Collaterals of recurrent laryngeal nerve fibers innervate the thymus : a fluorescent tracer and HRP investigation of efferent vagal neurons in the rat brainstem. *Brain Res*, 809 : 141-148, 1998.
  - 60) Shapiro, R.E. and Miselis, R.R. : The central organization of the vagus nerve innervating the stomach of the rat. *J Comp Neurol*, 238 : 473-488, 1985.
  - 61) Olsewski, J. and Baxter, D. : Cytoarchitecture of the human brain stem. S. Karger, Basel, New York, 1954.
  - 62) Yoda, S. : Über die kerne der Medulla oblongata der Katze. *Zeitschr F Mikr-anat Forsch*, 48 : 529-582, 1940.
  - 63) Taber, E. : The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. 1. Brain stem nuclei of cat. *J Comp Neurol*, 116 : 27-52, 1961.
  - 64) Berman, A.L. : The brain stem of the cat. The university of Wisconsin Press, Madison, Milwaukee and London, 1968.
  - 65) Kalia, M. and Mesulam, M.M. : Brain stem projections of sensory and motor components of the vagus complex in the cat : I. The cervical vagus and nodose ganglion. *J Comp Neurol*, 193 : 435-465, 1980.
  - 66) Lawn, A.M. : The nucleus ambiguus of the rabbit. *J Comp Neurol*, 127 : 307-320, 1966.
  - 67) Matesz, C. and Szekely, G. : The motor nuclei of the glossopharyngeal-vagal and the accessorius nerves in the rat. *Acta Biol Hungarica*, 34 : 215-230, 1983.
  - 68) 半谷公彦, 榎本啓一, 小林吉史：ラット内喉頭筋, 疑核神経細胞の生後変化. 喉頭 7 : 133-138, 1995.
  - 69) Ricardo, J.A. and Koh, E.T. : Anatomical evidence of direct projections from the nucleus solitary tract to the hypothalamus, amygdala, and other forebrain structures in the rat. *Brain Res*, 153 : 1-26, 1978.
  - 70) Morest, D.K. : Experimental study of the projections of the nucleus of the tractus solitarius and the area postrema in the cat. *J Comp Neurol*, 130 : 277-300, 1967.
  - 71) Loewy, A.D. and Burton, H. : Nuclei of the solitary tract : Efferent projections to the lower brain stem and spinal cord of the cat. *J Comp Neurol*, 181 : 421-450, 1978.

- 72) Cottle, M.K. and Calaresu, F.R. : Projections from the nucleus and tracts solitarius in the cat. *J Comp Neurol*, 161 : 143-158, 1975.
- 73) Norgren, R. : Projections from the nucleus of the solitary tract in the rat. *Neuroscience*, 3 : 207-218, 1978.
- 74) Kalia, M., Feldman, J.L., Cohen, M.I. : Afferent projections to the inspiratory neuronal origin of the ventrolateral nucleus of the tractus solitarius in the cat. *Brain Res*, 171 : 135-141, 1979.
- 75) Westlund, K.N. and Coulter, J.D. : Descending projections of the locus coeruleus and subcoeruleus, medial parabrachial nuclei in monkey. Axonal transport study and dopamine- β -hydroxylase immunocytochemistry. *Brain Res Review*, 2 : 235-264, 1983.
- 76) Saper, C.B. and Loewy, A.D. : Efferent connections of the parabrachial nucleus in the rat. *Brain Res*, 197 : 291-317, 1980.
- 77) Jürgens, U. and Pratt, R. : Role of the periaqueductal gray in vocal expression of emotion. *Brain Res*, 167 : 367-378, 1979.
- 78) 光増高夫 : ネコの疑核に投射する神経細胞に関する研究. 耳鼻, 30 : 1106-1134, 1984.
- 79) Yoshida, Y., Mitsumasa, T., Hirano, M., et al : Afferent connections of the nucleus ambiguus in the brainstem of the cat.-An HRP study-Laryngeal function in phonation and respiration (edited by Baer, T., et al), College-Hill Press, Boston, pp. 45-61, 1987.
- 80) Walberg, F. : Crossed reticulo-reticular projections in the medulla, pons and mesencephalon. An autoradiographic study in the cat. *Z Anat Entwickl-Gesch*, 143: 127-134, 1974.
- 81) Mizuno, N., Nomura, S., Itoh, K., et al : Commissural interneurons for masticatory motoneurons : A light and electron microstudy using HRP tracer technique. *Exp Neurol*, 59 : 254-262, 1978.
- 82) Mizuno, N., Yasui, Y., Nomura, S., et al : A light and electron microscopic study of premotor neurons for the trigeminal motor nucleus. *J Comp Neurol*, 215 : 290-298, 1983.
- 83) Beckstead, R.M. and Norgren, R. : An autoradiographic examination of the central distribution of the trigeminal, facial, glossopharyngeal and vagal nerves in the monkey. *J Comp Neurol*, 184 : 455-472, 1980.
- 84) Ross, C.A., Ruggiero, D.A., Reis, D.J. : Projections from the nucleus tractus solitarii to the rostral ventrolateral medulla. *J Comp Neurol*, 242 : 511-534, 1985.
- 85) Cunningham, E.T. Jr. and Sawchenko, P.E. : A circumscribed projection from the nucleus of the solitary tract to the nucleus ambiguus in the rat : Anatomical evidence for somatostatin-28-immunoreactive interneurons subserving reflex control of esophageal motility. *J Neurosci*, 9 : 1668-1682, 1989.
- 86) Hayakawa, T., Zheng, J.Q., Yajima, Y. : Direct synaptic projections to esophageal motoneurons in the nucleus ambiguus from the nucleus of the solitary tract of the rat. *J Comp Neurol*, 381 : 18-30, 1997.
- 87) Hayakawa, T., Zheng, J.Q., Seki, M., et al : Synaptology of the direct projections from the nucleus of the solitary tract to pharyngeal motoneurons in the nucleus ambiguus of the rat. *J Comp Neurol*, 393 : 391-401, 1998.
- 88) Rogers, R.C., Hermann, G.E., Travagli, R.A. : Brainstem pathways responsible for esophageal control of gastric motility and tone in the rat. *J Physiol*, 514 : 369-383, 1999.
- 89) Denavit-Saubie, M. and Riche, D. : Descending input from the pneumotaxic system to the lateral respiratory nucleus of the medulla. An anatomical study with HRP. *Neurosci Lett*, 6 : 121-126, 1977.
- 90) Takeuchi, Y., Uemura, M., Matuda, K., et al : Parabrachial nucleus neurons projecting to the lower brain stem and the spinal cord. A study in the cat by the Fink-Heimer and the horseradish peroxidase methods. *Exp Neurol*, 70 : 403-413, 1980.
- 91) Jürgens, U. and Pratt, R. : The cingular vocalization pathway in the squirrel monkey. *Exp Brain Res*, 34 : 499-510, 1979.
- 92) Chung, J.M., Kevetter, G.A., Yeziarski, R., et al : Midbrain nuclei projecting to the medial medulla oblongata in the monkey. *J Comp Neurol*, 214 : 93-102, 1983.

- 93) Laewy, D. and Saper, C.B. : Edinger-Westphal nucleus : Projections to the brain stem and spinal cord in the cat. *Brain Res*, 159 : 1-27, 1978.
- 94) Carrive, P.B. and Dampney, R.A.L. : Anatomical evidence that hypertension associated with the defence reaction in the cat is mediated by a direct projection from a restricted portion of the midbrain periaqueductal gray to the subretrofacial nucleus of the medulla. *Brain Res*, 460 : 339-345, 1988.
- 95) Gonzalez-Lima, F. and Fryszak, R.J. : Functional mapping of the rat brain during vocalizations : A2-deoxyglucose study. *Neurosci Lett*, 124 : 74-78, 1991.
- 96) Loewy, A.D. : Central autonomic pathways in central regulation of centonomic functions (edited Loewy, A.D., et al), Oxford University Press, London, pp. 88-103, 1990.
- 97) Hurley, K.M., Herbert, H., Moga, M.M., et al. : Efferent projections of the infralimbic cortex of the rat. *J Comp Neurol*, 308 : 249-276, 1991.
- 98) Arita, H., Kita, I., Sakamoto, M. : Two distinct descending inputs to the cricothyroid motoneurons in the medulla originating from the amygdala and the lateral hypothalamic area. Modeling and control of ventilation (edited by Semple, S.J.G., et al), Plenum Press, New York, pp. 53-58, 1995.
- 99) Barillot, J.C., Bianchi, A.L., Gogan, P. : Laryngeal respiratory motoneurons : Morphology and electrophysiological evidence of separate sites for excitatory and synaptic inputs. *Neurosci Lett*, 47 : 107-112, 1984.
- 100) 吉田義一, 矢武克之, 福永博之, 他 : 嚥下咽頭期に関わる咽喉頭筋支配運動ニューロンと筋線維タイプ. *口咽科*, 12 : 1-11, 2000.
- 101) Kessler, J.P. and Jean, A. : Identification of the medullary swallowing regions in the rat. *Exp Brain Res*, 57 : 256-263, 1985.
- 102) Umezaki, T., Matsuse, T., Shin, T. : Medullary swallowing related neurons in the anesthetized cat. *Neuro Report*, 9 : 1793-1798, 1998.
- 103) Furicchia, J.V. and Goshgarian, H.G. : Dendritic organization of phrenic motoneurons in the adult rat. *Exp Neurol*, 96 : 621-634, 1987.
- 104) Otake, K., Sasaki, H., Mannen, H., et al : Morphology of expiratory neurons of the Böttinger complex : An HRP study in the cat. *J Comp Neurol*, 258 : 565-579, 1987.
- 105) Bras, H., Gogan, P., Tyc-Dumont, S. : The dendrites of single brainstem motoneurons intracellularly labelled with horseradish peroxidase in the cat. Morphological and electrical differences. *Neuroscience*, 22 : 947-970, 1987.
- 106) Jiang, C. and Lipski, J. : Synaptic inputs to medullary respiratory neurons from superior laryngeal afferents in the cat. *Brain Res*, 584 : 197-206, 1992.
- 107) Bianchi, A.L. : Localization et etude des neurones respiratoires bulbaire. Mise en jeu antidromique par stimulation spinal ou vagale. *J. Physiol Paris*, 63 : 5-40, 1971.
- 108) Merrill, E.G. : The lateral respiratory neurons of the medulla their associations with the nucleus ambiguus, nucleus retroambiguus, the spinal accessory nucleus and the spinal cord. *Brain Res*, 24 : 11-28, 1970.
- 109) Merrill, E.G. : Finding a respiratory function for the medullary respiratory neurons. Essays on the nervous system (edited by Lellaris, R., et al), Clarendon, Oxford, pp. 451-486, 1974.
- 110) Ezure, K. : Synaptic connections between medullary respiratory neurons and considerations on the genesis of the respiratory rhythm. *Prog Neurobiol*, 35 : 429-450, 1990.
- 111) Feldman, J.L. : Neurophysiology of breathing in mammals. Handbook of physiology. Section 1. The nervous system vol. 4. Intrinsic regulatory systems of the brain (edited by Bloom, F.E.), American Physiological Society, Bethesda, pp. 463-524, 1986.
- 112) Jean, A. : Brainstem organization of the swallowing network. *Brain Behav Evol*, 25 : 109-116, 1984.

別刷請求先 : 〒 830-0011 久留米市旭町 67

久留米大学医学部耳鼻咽喉科学教室

吉田義一

＜付図略称表＞

5 M：三叉神経運動核	LCA：外側輪状披裂筋（側筋）
12：舌下神経核	LVP：口蓋帆挙筋
AMB：疑核	NG：節状神経節
AQ：中脳水道	NTS：孤束核
BC：結合腕	PAG：中心灰白質
BÖT：Bötzinger complex	PBN：腕傍核
CAE：青斑核	PCA：後輪状披裂筋（後筋）
CE：頸部食道筋	RAM：後疑核
CeP：上咽頭収縮筋	RLN：反回神経
CT：輪状甲状筋	soft palate：軟口蓋
FN：顔面神経核	STP：茎突咽頭筋
HP：中咽頭収縮筋	TA：甲状披裂筋（内筋）
IA：披裂筋	TB：台形体
IC：下丘	TP：甲状咽頭筋
IO：下オリーブ核	