原 著

顎関節よりの求心性神経情報に関する研究

阿 部 勝 也

大阪大学歯学部 口腔生理学教室*

〔受付: 昭和49年1月29日〕

抄録: 顎関節よりの求心性情報の生理的特性を明らかにするため, ネコを用い, 顎関節嚢に機械的刺激を与え, 耳介側頭神経に誘発される求心性信号を記録すると共に, これらの求心性情報が咀嚼筋支配の運動ニューロンにいかん影響するかについて検討した。

下顎頭の回転運動により耳介側頭神経中に速順応性および遅順応性反応を示す線維の存在が認められた。このうち, 遅順応性反応を示す線維が大部分であり, その放電様式は関節窩における下顎頭の位置および運動の方向, 速度に応じて変化した。上記の刺激により賦活された顎関節部からの求心性信号は, 両側性に咬筋支配の α 運動ニューロン活動を抑制し, 逆に顎二腹筋支配の運動ニューロン活動を促進した。

本実験から, 顎関節嚢後外側部に存在する感覚受容器は耳介側頭神経を介して, 関節の位置および運動に関する情報を中枢に伝達し, さらに両側性に閉口筋および開口筋の活動を相反的に制御することが明らかになった。

結 言

顎筋活動は顎筋自身および口顎諸構造に存在する感覚受容器からの求心性情報により功妙に制御調節されている¹⁻⁶⁾。顎関節からの感覚情報も当然顎筋活動の制御および下顎の位置調節に生理的役割を果たしていることが考えられる。しかし, この点についての生理的機構の詳細は, 今日なお十分に明らかではない。

Kawamura & Majima⁷⁾は三叉神経知覚核から顎関節嚢刺激に応じ速順応性および遅順応性放電を示す点の存在を認めた。また Greenfield & Wyke⁸⁾は顎筋の筋電図活動が, Kawamura, Majima & Kato⁹⁾は咀嚼筋支配の三叉神経運動核細胞の活動が顎関節部刺激によりそれぞれ影響されることを報告した。最近, Klineberg, Greenfield & Wyke^{10,11)}および Abe & Kawamura^{12,13)}はネコの顎関節からの第一次求心性神経線維(耳介側

頭神経)について, 速順応性および遅順応性放電を記録している。

これらの研究から顎関節嚢に存在する感覚受容器のあるものは, 少なくとも関節窩における下顎頭の位置, 運動の方向および速度に関する情報を中枢に伝える自己受容器としての役割を果たしていることが強く示唆される。

本研究は, 顎関節からの求心性信号の生理的特性および役割を明らかにする目的で, 下顎頭が通常, 単純な蝶番運動しか行なわないネコについて, 耳介側頭神経の顎関節枝から求心性信号を分析すると共に, さらに, これらの求心性信号が, 顎筋活動にいかなる影響を及ぼすかを, 閉口筋については, 咬筋支配のアルファ運動神経線維¹⁴⁾の応答から, また, 開口筋については, 顎二腹筋支配の運動神経の応答を指標として検討した。

これらの結果に基づき, 顎筋活動および下顎の位置調節に対する顎関節感覚の制御作用を考察し

A role of sensory information from the temporomandibular joint.

Katsuya ABE (Department of Oral Physiology, Dental School, Osaka University, Osaka)

* 大阪市北区常安町 32 (〒 530)

Jap. J. oral Biol., 16: 117-128, 1974.

た。なお、ネコ⁸⁾では、ヒト^{15,16)}の場合と同じく、顎関節は下顎神経に属する耳介側頭神経、咬筋神経、後深側頭神経の関節枝により支配を受けている。なお、ネコの顎関節嚢に各種の感覚受容器が存在することは、すでに組織学的に確認されている^{7,8)}。

実験方法

実験Ⅰ. 耳介側頭神経を介する顎関節からの求心性信号

体重2.5~4.0kgのネコ47匹を用い、ペントバルビタール麻酔（ネンブタール、40mg/kg. 腹腔内注射）のもとで実験を行なった。側頭下顎部の皮膚を切開し、咬筋、側頭筋、内側翼突筋および外側翼突筋の一部、さらに下顎頭後部から耳介に走る筋を切除し、顎関節部に分布する神経、血管を傷つけないよう注意して顎関節部を露出した。

本実験では、顎関節における下顎頭の回転により咀嚼筋や周囲結合組織を刺激することなく、顎関節嚢に存在する感覚受容器を興奮させるよう操作することが必要である。このため下顎頭を下顎頭部で下顎骨骨体部から約5mm幅に切断、遊離した。さらに、このように分離した下顎頭を他動的に回転させ、肉眼的に見て伸展または弛緩する顔面皮膚および筋組織はすべて切除し、これら構造からの求心性信号が混入することを排除した。

下顎頭の開口角度はつぎのごとく規定した。すなわち、あらかじめ上下顎を中心咬合位で接触させ、この時の下顎頭の位置を閉口位（開口角度0°）と規定した。

耳介側頭神経を介する顎関節からの求心性信号の記録には、この神経が側頭部から顎関節嚢後部を関節嚢に沿って内側に走り、顎動脈、顎静脈と共に下顎頭後部で内前方に入る部位でこれを切断し、顎関節を支配する神経枝を損傷しないように留意して結合組織、血管より分離した。双眼実体顕微鏡によって観察しつつ、耳介側頭神経を6~7本の神経線維束に細分し、各神経線維束の顎・顔面支配領域を検索した。このためには先端直径約0.7mmのガラス棒により顎・顔面皮膚に触・圧刺激を与え、いかなる部分の刺激で各神経線維束が応答するかを検索した。顎関節部およびその

周辺部の触・圧刺激に応じる神経線維束については、さらに機能的単一神経線維が得られるよう分離し、これら単一神経線維についての反応を記録・分析した。

顎関節刺激のためには、分離した下顎頭を開口方向、閉口方向および内側方向へ他動的に回転させ、これらの回転運動に应答する機能的単一神経線維の放電様式を分析した。さらに、ナイロン毛（直径0.2mm）で顎関節嚢表面に直接圧刺激を加え、受容域、应答閾値を測定した。なお、このナイロン毛は屈曲した際に、0.5~2.5gr.の刺激になるよう調整したものである。

神経活動の記録には、直径0.1mmの白金線電極を用い、不関電極としては5mm×5mmの銀板を側頭部皮膚に縫合した。活動電位はC-R結合5段増幅ブラウン管オッシロスコープにより記録し、下顎頭の動きはメカノグラムを用いトランスジューサーを介して神経活動と同時に記録した。

実験Ⅱ. 顎関節刺激に対する咀嚼筋支配運動ニューロンの応答

体重2.5~4.0kgのネコ54匹を用いヘキソバルビタール（オーロパン・ソーダ、100mg/kg. 腹腔内注射）麻酔下で実験を行なった。顎関節部の露出および下顎頭の分離は実験Ⅰの方法に従い、気管カニューレを気管内に挿入し、フラキシディール（7mg/kg. 静脈内投与）により非動化し、人工呼吸下で実験を行なった。

咬筋神経および顎二腹筋神経をそれぞれ咬筋中および顎二腹筋中で露出し、一部の神経線維を切断してその中枢端から両運動神経線維の活動を記録した。

咬筋神経については測定した神経線維が咬筋アルファー運動神経であることの同定には前報¹⁴⁾に従い、下顎張反射を利用し、咬筋の伸展により一定頻度で出現させた咬筋アルファー運動神経線維の放電を指標として、分離した下顎頭の回転運動、あるいは、顎関節嚢表面圧刺激がこれら放電にいかに関与するかを分析した。なお一部実験では、上位脳よりの影響を排除するため四丘体上端レベルで除脳・除小脳したネコについて同一実験を行なった。

また、顎関節からの求心性信号が開口筋活動に

図1 耳介側頭神経各神経束の支配領域

左下は顎関節部を後外側より見た写真で、関節嚢と耳介側頭神経の関係をしめす。

A: 下顎頭頸部 B: 記録電極

中央下の図は耳介側頭神経各神経束の拡大模型図(左の写真中に長方形で囲んだ部分) N₁-N₆の各神経束の支配領域は、それぞれ、ネコ顔面頭部図形中に黒点でしめした。

いかに作用するかは、顎二腹筋支配の運動神経線維の反応から検索した。このためには、顎関節嚢を直接圧刺激するか、あるいは極間距離1mmの双極刺激電極を用いて関節嚢を直接電気刺激し誘発される顎二腹筋運動神経活動を記録し、検討した。

実験結果

A. 耳介側頭神経を介する顎関節からの求心性信号

ネコについて耳介側頭神経は顎関節部後方では3本の神経束で構成され、それぞれの神経束は、さらに2~3本の小線維束に細分されている(図1)。図においてN₁よりN₆まで分類した各線維束はそれぞれ側頭部の皮膚、耳介前面の皮膚、顎関節部およびその周囲組織に対する触・圧刺激に応答し、支配領域がそれぞれ異なる。

耳介前面および側頭部の皮膚を支配する神経線維の中には、該当部に対する触・圧刺激に応じ速順応性あるいは遅順応性放電を示すものが存在した(図2)。

つぎに、顎関節部周辺組織を支配する神経束

図2 耳介側頭神経皮膚枝より記録した反応

A. 側頭部顔面皮膚に対する触刺激により速順応性放電を示したユニット。

B. 側頭部顔面皮膚に対する圧刺激により遅順応性放電を示したユニット。

C. 側頭筋筋膜に対する圧刺激により遅順応性放電を示したユニット。

a, b, c はそれぞれ A, B, C のユニットのスパイクの形を示す。

なお、耳介側頭神経皮膚枝から得られたユニットはいずれも顎関節嚢に与えた機械的刺激にはまったく反応を示さなかった。

(図1, N₅)を機能的単一神経線維に細分し、下顎頭の回転運動および顎関節嚢表面圧刺激に応答する神経線維を求め、これら単一神経線維につい

図3 耳側顎頭神経顎関節枝より記録した反応下顎頭の回転に対する応答の順応性の相違するユニットを示す (A, B, C いずれも開口方向へ下顎頭を回転させた時)。

A. 速順応性タイプのユニット。下顎頭回転の開始および終了時に1~5発の放電が出現し、300msec以内に順応した。

B. 比較的順応の遅いタイプのユニット。下顎頭回転に応じその初期に10~20Hzの頻度で放電し、500msec~2secで順応した。

C. 遅順応性タイプのユニット。下顎頭を開口位で静止させた状態で放電が持続し、放電頻度は5~30Hzを示した。

て、顎関節からの求心性信号の性質を分析した。

本実験で下顎頭の回転運動に 応答した顎関節求心性神経線維は、放電の順応性から図3に示すごとく3つのタイプに区別された。図3, Aに示した速順応性ユニットは下顎頭の多方向への運動に反応した。なお、このユニットは下顎頭が静止状態にある場合には、下顎頭的位置に関係なく放電を示さなかった。すなわち、この速順応性タイプのユニットは運動そのものに特異的に感受性を示すものであった。これに対し、図3, Bに示した比較的順応の遅いタイプのユニットは、特定方向への下顎頭の運動に対して特異的に反応した。なお、このタイプのユニットの中には、下顎頭が静止状態にあるときにも低頻度の自発性放電を示す場合があった。すなわち、このタイプのユニットは至適方向への運動に感受性のあるものである。一方、図3, Cに示した遅順応性タイプのユニットは、下顎頭が開口位、開口位あるいは内側方向へ回転させた位置のいずれかの位置をとった場合反応した。なお、このタイプのユニットは下顎頭の回転運動に応じ高頻度の放電を示すことがあった。すなわち、Cタイプのユニットは求心性信号を送る至適な下顎頭の運動方向があり、また、至

図4 遅順応性ユニットの放電様式 (下顎頭の回転速度と放電頻度の関係)

開口角度15°から35°までの回転を9.0deg/secおよび12.5deg/secと違った速度で下顎頭を開口方向へ回転させた場合。

開口運動中の初期放電のピークは回転速度が9.0deg/secの場合には10Hzであり、12.5deg/secの場合には15Hzに達した。

開口位(35°)での定常放電はいずれの場合も6Hz前後を持続した。

縦軸: 上段—放電頻度, 下段—開口角度, 横軸: 時間

適な下顎頭的位置がある。この点、A, Bのタイプのユニットと区別できる。

つぎに、これらB, Cタイプの遅順応性ユニットについて、それぞれ放電様式、応答閾値、受容域を分析した。

下顎頭の回転に際し生じるB, Cタイプの放電の時間経過による放電頻度の変化をグラフにして図4に示した。図に示したユニットは、開口運動初期の放電頻度と、つづいて下顎頭が一定の開口位に達したときの放電頻度とが明らかに相違した。ここに前者を初期放電、後者を定常放電と呼んだ。また、初期放電は、異なる速度で下顎頭を開口方向に回転させた場合、その放電頻度が著明に相違した。すなわち、初期放電頻度は下顎頭運動の速度に感受性のあることが明らかになった。

つぎに、同一ユニットについて、定常放電の性質を明らかにするため、一定角速度(10deg/sec)で種々の程度に下顎頭を開口方向に回転させ、放電様式の変化を検討した。図5に示したごとく各開口位での定常放電頻度は異なり、開口角度の増大に比例して放電頻度は増加した。なお、初期放電頻度も下顎頭の回転の距離の増大と共に増加した。

すなわち、図4, 図5に示したごとく、初期放電が関節における下顎頭の回転運動の速度と運動

図 5 遅順応性ユニットの放電様式
(下顎頭の開口角度と放電頻度の関係)

開口角度20° から28°, 35°, 40° まで下顎頭を10deg/sec の速度で回転させた場合。

開口運動中の初期放電のピークはそれぞれ、7 Hz, 11Hz, 15Hz に達した。

それぞれの開口位での定常放電頻度は2 Hz, 6 Hz, 10Hz を示した。

縦軸：上段—放電頻度，下段—開口角度，
横軸：時間

図 6 下顎頭の内側方向への変位に対する遅順応性ユニットの反応

左図，下顎頭の内側方向への変位量と対応する放電頻度との関係をグラフに示した。

縦軸：放電頻度，横軸：下顎頭部で測定した内側方向への変位量，

右図，A. 下顎頭を内側方向へ動かした場合に得られた放電。(a. 1.8mm, b. 2.8mm, c. 4.0 mm, 内側へ移動)

B. 開口方向への運動，C. 開口方向への運動

距離の両者に感受性を有するのに対し，正常放電は下顎頭の位置，とくに角度にのみ感受性を有することが明らかになった。

なお，下顎頭の運動に対し初期放電，定常放電を示したこのユニットは最大開口位(40°)の状態でもっともよく反応したが，最大変位の時，最大放電を示す現象は他のユニットについても認められた。その1例を図6に示した。このユニット

図 7 下顎頭の回転運動による放電と関節囊圧刺激による放電との比較

A. 下顎頭の開口方向への回転運動

B. 下顎頭の閉口方向への回転運動

C. 下顎頭の内側方向への変位(5 Hz)

D. 関節囊表面の圧刺激(初期30Hz)

右下端の図中の黒丸は圧刺激に対し上記反応を誘発した関節囊上の部位を示す。

図 8 von-Frey 毛による顎関節囊表面圧刺激に対する応答閾値

A. 放電数と圧刺激の大きさとの関係

縦軸：放電数，横軸：刺激の強さ，

B. a(1.0gr), b(1.5gr), c(2.0gr), d(2.5gr) はそれぞれAのグラフ中の a, b, c, d に対応したものである。

矢印：刺激

は下顎頭を内側方向に動かした場合応答したユニットであり，その放電頻度は図中左のグラフから明らかなごとく，内側への変位量の増大と共に増加した。

つぎに，下顎頭の回転運動に反応したユニットについて顎関節囊へ加えた機械的刺激に対する反応との関係を明らかにするため，尖端が直径約0.7 mm の球状になったガラス棒で顎関節囊表面に圧刺激を与えた。図7は下顎頭を内側方向に動かした場合に反応するユニットで，刺激により反応が誘発される関節囊表面部位を確認した上で，回転に対する放電と関節囊表面圧刺激に対する放電パ

図 9 顎関節嚢後部における反応点の分布

顎関節嚢後部表面に 1 mm 間隔で圧刺激を加えた場合に記録できた耳介側頭神経顎関節枝よりの応答。刺激点は右下図にそれぞれ a-j でしめした。

ターンとを比較した。圧刺激に対する応答の頻度は、30~150Hz で、下顎頭の回転運動の場合は、30Hz 以下であり、圧刺激による反応の方が著明に大きかった。このユニットについて von Frey 毛を用いて測定した圧刺激に対する応答閾値は図 8 に示したごとく、1.0gr であり、加圧強度の増大に伴い、放電量は増加した。

つぎに、これら下顎頭の回転に应答したユニットについて顎関節嚢の受容野の広さを明らかにするため、あらかじめ双眼実体顕微鏡下で撮影した顎関節嚢表面写真をもとに、反応誘発点の分布範囲を検索した。図 9 は下顎頭を内側方向に動かした場合应答した 3 ユニットについて、反応誘発域を示したものである。各ユニットの反応誘発域はいずれも顎関節嚢後外側部に存在し、約 $1.5 \times 2.0 \text{ mm}^2$ の比較的狭い範囲に限局していた。

下顎頭の回転運動に应答した 29 ユニットにつき、順応性、反応を誘発した下顎頭運動の方向性および下顎頭の各運動にそれぞれ应答したユニットの数を総括して図 10 に表示した。

B. 顎関節刺激に対する咀嚼筋支配運動ニューロンの応答

図 10 下顎頭の回転運動に应答した 29 ユニットの分類

A. 順応性。
B. 反応を示す方向の数。
C. 各方向別に見た場合(のべ数表示)。

顎関節部からの求心性信号が閉口筋活動にいかん作用するかは、咬筋を支配する α 運動神経線維の活動を指標として検討した。咬筋中で一部切断した咬筋神経から記録された α 運動神経線維の反応は図 11, A に示すごとく咬筋を伸展することによって出現し、その放電頻度は咬筋の伸展度の増加に伴い増大した。さらに、図 11, B に示すごとく咬筋 α 運動神経線維の放電頻度と咬筋の伸

図 11 咬筋 alpha 運動ニューロン活動
(咬筋伸展刺激に対する反応)

A. 咬筋伸展に際し出現した咬筋 alpha 運動神経線維の放電。a→e は咬筋伸展度を増加させた場合。

B. 咬筋 alpha 運動神経線維の放電頻度と負荷による咬筋伸展度との関係。
縦軸：放電頻度，横軸：咬筋に加えた負荷の強さ。

図 12 咬筋 alpha 運動神経線維の活動抑制

- A. 舌神経電気刺激
- B. 関節囊表面刺激
- C. 下顎頭の開口方向への回転

展度との関係は、S 字状曲線を描いた。咬筋を強く伸展した際の最大放電頻度はそれぞれの単一神経線維によって異なり、25~55Hz に達した。なお、咬筋 alpha 運動神経線維の放電は、咬筋表面の限局した部位を軽く圧迫することによっても出現させることができた。

このような性質を利用して、咬筋を一定の伸展状態に維持することによって賦活させた咬筋 alpha 運動神経線維の活動が、図12, Aに示すごとく舌神経の電気刺激により抑制を受けることを確認した

図 13 関節囊各部刺激による抑制効果

- A. 対照記録
- B. 関節囊前外側部の圧刺激
- C. 関節囊側方部の圧刺激
- D. 関節囊後外側部の圧刺激

図 14 左右下顎頭の開口方向への回転運動により生じた咬筋 alpha 運動神経線維活動の抑制比較。

- A. 同側下顎頭の回転。
- B. 反対側下顎頭の回転。

上で、顎関節を刺激した場合の影響を検討した。図12, Bは顎関節囊表面に圧刺激を加えた場合、また図12, Cは分離した下顎頭を開口位に維持した場合であり、いずれの場合も咬筋 alpha 運動神経線維の活動は抑制された。

顎関節囊表面の圧刺激によって咬筋 alpha 運動神経の活動に抑制効果を生じる点は図13に示すごとく、関節囊前外側部および後外側部に多く分布した。なお、関節囊表面の圧刺激による抑制効果は、咬筋 alpha 運動ニューロンの活動レベルの高い場合には弱く、活動レベルの低い場合には著明であった。

図14は左右それぞれ分離した下顎頭を開口方向に回転させた場合、咬筋 alpha 運動神経線維の活動が、同側 (A) および反対側 (B) のいずれの下顎頭の回転運動によっても抑制されることを示したものである。さらに、これらの抑制効果は除脳動物についても同様に認められた。

つぎに、開口筋である顎二腹筋については、筋

図 15 顎関節嚢刺激に対する顎二腹筋およびその運動ニューロンの応答。

A, B: 顎関節嚢後外側部表面電気刺激。

C: 顎関節嚢後外側部表面圧刺激。

A. 顎二腹筋からの誘発筋電図活動 (潜時, 約 10msec), 1→5 に刺激強度は増大。

B. 同側および反対側の顎二腹筋支配運動神経から得られた反射性誘発電位。

C. 顎二腹筋支配運動神経の単一神経線維群から得られた反応。a→b に刺激強度は増大。d では 4 分近く後発射を認めた。

電図活動および顎二腹筋支配の運動神経の活動を指標として顎関節の刺激による影響を検討した。図15, A に示すごとく顎関節嚢後外側部表面に対する電気刺激によって顎二腹筋から誘発筋電図が記録された。この誘発反応は、図15, B に示すごとく顎二腹筋前腹支配の運動神経からも多峰性反射電位として両側性に記録できた。さらに、顎関節嚢後外側部に圧刺激を加えた場合には、顎二腹筋前腹支配運動神経の機能的単一神経線維群から誘発電位が出現した (図15, C)。これらの誘発電位の持続時間、出現するユニット数、放電頻度はいずれも刺激強度の増大と共に著明に増加した。

考 察

A. 顎関節からの求心性信号の生理的特性

組織学的研究により耳介側頭神経から分枝する関節神経は、咬筋神経および後深側頭神経から分枝する関節神経よりも多くの神経線維を含んでいることが知られている¹⁵⁾。その支配領野は下顎の開閉運動の際にもっとも伸展あるいは弛緩する顎関節嚢後部¹⁷⁾を中心に外側面から内側面に至る広い範囲に及んでいる。さらに、下顎の運動限界を規制すると共に関節を外力から保護する役割を果たしている側頭下顎靱帯¹⁸⁾をも支配している。

図3に示すごとく本実験から顎関節からの求心

性信号を伝える耳介側頭神経線維中に、速順応性ユニット、遅順応性ユニットおよび比較的順応の遅いユニットの存在することが明らかにされた。これら3タイプのユニットがそれぞれどのような受容器に由来するものであろうか。そもそも顎関節の感覚受容器としては、関節嚢には Ruffini 様終末および Pacini 様小体、また、側頭下顎靱帯には Golgi 様終末の存在が知られており^{8,15,16)}、これら関節受容器の形態は四肢の関節に見られるものと類似している^{7,10,19)}。これら3種の関節受容器の生理的性質は、ネコの膝関節について比較的に明らかにされている。Ruffini 様終末および Golgi 様終末は遅順応性放電を示し、一方 Pacini 様小体は速順応性放電を示すことが報告されている²⁰⁻²³⁾。

本実験で得られた3タイプのユニットの内、速順応性タイプのユニットは関節の位置、運動の方向に関係なく、分離した下顎頭の多方向への運動の際に応答を示し、放電の持続時間は300msec 以内であった。下顎頭の回転運動に応答した29ユニットの内、このタイプに属するものはわずかに1ユニットのみであった。これらの性質は、Skoglund ら^{20,21,23)}が膝関節において記録した速順応性ユニットの応答の性質と類似していることから、Pacini 様小体に由来する求心性信号であることが推測される。一方、組織学的にも、Pacini 様小体は、他の Ruffini 様終末および Golgi 様終末に比べて存在する数が少ないことが知られている¹⁰⁾。なお、Kawamura & Majima⁷⁾は顎関節嚢に Pacini 氏小体とよく類似した Golgi-Mazzoni 氏小体をネコについて見いだしている。さらに、この Golgi-Mazzoni 氏小体は速順応性放電を示すことが顎骨骨膜中に存在するものについて明らかにされている²⁴⁾。

つぎに、遅順応性タイプのユニットは、本実験で得られた29ユニット中、23ユニットを占め、下顎頭の運動限界の位置で最大放電を示し、それぞれ至適な方向への下顎頭の運動に感受性を有した。このタイプのユニットは、関節の位置、運動の方向、速度に関する情報を中枢に伝達するものであつて、本実験で得られた遅順応性タイプのユニットは、膝関節において明らかにされた^{20,21,23)}

Ruffini 様終末に由来するものであると考えられる。

膝関節において、Skoglund²³⁾は、関節の固有の角度を中心に $15^{\circ} \sim 30^{\circ}$ の範囲に感受性を有する Ruffini 様終末が存在することを強調している。しかし、本実験では、すべての遅順応性タイプのユニットは最大変位で最大放電を示し、中間角度に特に感受性を有するものは存在しなかった。この点については、顎関節同様、可動範囲の小さい Costo-Vertebral Joint においても、すべての遅順応性ユニットは最大変位で最大放電を示すことが報告されている²⁵⁾。最近、Burgess & Clark²⁶⁾は膝関節からの求心性線維209本の内、中間角度に最大放電を示す求心性線維は、わずかに4本にすぎなかったと報告している。

顎関節からの求心性神経線維の内、中間角度に感受性を有するものの存否については、たとえ存在するとしても極めてわずかであることが考えられる。

遅順応性放電を示す関節受容器には前記のごとく Ruffini 様終末と Golgi 様終末があるが、この両受容器の存在部位はそれぞれ異なっている。すなわち、顎関節においては、Ruffini 様終末は関節囊の特に後部に分布するのに対し、Golgi 様終末は側頭下顎靱帯に分布する^{8) 15) 16)}。

本実験では顎関節部の圧刺激により反応の得られた部位は、関節囊の後外側部に限局した。しかも、関節囊の圧刺激による応答が高頻度放電であるのに対し、下顎頭の回転による応答は低頻度放電であった。この現象は、膝関節についても見られ²³⁾、筋緊張の影響を受ける Ruffini 様終末の性質によるものであろう。

また、図10に示すごとく本実験では2方向あるいは3方向への下顎頭の回転運動に応答を示すユニットが存在した。この点は、Ruffini 様終末の形態的特異性から説明することが可能である。すなわち、Ruffini 様終末の中には、2～3方向に長軸を有する複数の終末部によって1単位を構成するもの^{20, 23)}があり、このような場合には、2～3方向への関節の動きに応答するものと考えられる。

以上から、本実験で下顎頭の回転運動に際し遅

順応性放電を示したユニットの多くは、Ruffini 様終末に由来し、関節運動の際に緊張度が特に変化する顎関節囊後外側部に受容野を有し、下顎運動に際し、関節の位置、運動の方向、速度に関する情報を中枢に知らせる役割を果たしていることが強く推察される。

B. 顎関節からの求心性信号が咀嚼筋支配の運動ニューロンの活動に及ぼす影響

顎関節からの感覚情報が下顎の位置調節および顎筋群の活動に制御的役割を果たしていることが従来の臨床所見^{15, 27-29)}から考えられてきた。

関節部からの求心性情報が、その関節を構成する筋群の活動にいかん作用するかは、ネコの膝関節について比較的明らかにされている。1950年に Gardner³⁰⁾は除脳ネコについて膝関節部を支配する関節神経を電気刺激することによって屈曲反射と交叉性伸展反射が誘発されることを報告した。その後、Cohen & Cohen³¹⁾は膝関節を伸展位から屈曲位に回転することによっても伸筋および屈筋の筋電図活動が減少および促進することを見いだした。Skoglund²³⁾も、膝関節の角度の変化が下肢の伸筋および屈筋支配の運動ニューロンの単シナプス性反射電位に抑制あるいは促進効果を及ぼすと報告した。これらの下肢の筋群に対する膝関節からの制御機構が後シナプス膜に起こる現象であることは Eccles & Lundberg³²⁾により明らかにされた。すなわち、彼らは膝関節を構成する筋群のそれぞれについて運動神経細胞内記録を行ない、多シナプス性 EPSP あるいは IPSP が関節神経の刺激の際に認められることを報告した。さらに、Hongo, Jankowska & Lundberg³³⁾はこれらの制御現象が Ruffini 様終末等の感覚受容器からの求心性信号によって生じるものであることを関節神経についての電気刺激の強度から結論した。

これら上記のネコの膝関節についての生理学的研究から、膝関節部に存在する感覚受容器からの求心性信号は、関節運動に関与している筋群の活動を反射的に調節していること、しかも、これらの求心性信号による制御作用は、伸筋と屈筋に対し、それぞれ相反性であることが示された。

顎関節についても膝関節における同様の制御

作用の存在することが、本実験結果から明らかになった。すなわち、図11, B, 図15, C に示すごとく、顎関節囊後外側部表面に対する圧刺激によって咬筋 α 運動ニューロンおよび顎二腹筋支配の運動ニューロンの活動はそれぞれ相反性の効果を受け、前者には抑制効果が、後者には促進効果が認められた。

Rees¹⁷⁾によれば、ヒトの顎関節囊は開口運動時には関節囊後外側部の伸展することが認められており、ネコについても同じであることが知られている⁹⁾。したがって、図14に示すような下顎頭の開口方向への回転運動の際には顎関節囊の特に後外側部に存在する感覚受容器が興奮すると考えられ、同部に対する圧刺激の場合と同様に、咬筋 α 運動ニューロンの活動は抑制される。また、これらの制御効果が両側性に認められたことは、基本的な顎運動である下顎の蝶番運動を行なう際に重要な役割を果たしていることが考えられる。

なお、除脳動物についても同様の現象が認められたことから、顎関節からの求心性信号によるこれらの制御機構は延髄レベルに反射経路が存在するものといえよう。

以上のごとく本実験結果は、顎関節の固有感覚が、機能的咬合系²⁴⁾の重要な要素の一つとして下顎の位置調節および顎運動制御に関与していることを明らかにしたものだといえよう。

総 括

ネコを用い、顎関節囊に機械的刺激を与え耳介側頭神経に誘発される求心性信号を記録し、その放電様式、受容野、応答閾値を検索し、顎関節よりの求心性情報の生理的特性を分析した。さらに、これらの求心性情報が咀嚼筋支配の運動ニューロン活動にいかに関与しているかについても検討した。

下顎頭の回転運動および関節囊圧刺激により耳

介側頭神経中に速順応性および遅順応性反応を示す線維が認められた。これらのうち、遅順応性反応を示す線維が大部分であって、その放電様式は関節窩における下顎頭の位置および運動の方向、速度に応じて変化した。速順応性反応を示す線維は、極めて少なく、このものは下顎頭が動くことそのものに感受性を示した。

遅順応性反応を示す線維は圧刺激に対して反応閾値が低く、受容野は顎関節囊の後外側部側頭骨付着部に限局していた。

上記の刺激によって賦活された顎関節部よりの求心性信号は、両側性に咬筋支配の α 運動ニューロンの活動を抑制し、逆に、顎二腹筋支配の運動ニューロンの活動を促進した。

本実験から、顎関節囊後外側部に密に存在する感覚受容器は耳介側頭神経を介して、関節の位置および運動に関する情報を中枢に伝達し、さらに、両側性に閉口筋および開口筋の活動を相反的に制御することにより、基本的顎運動を調節する重要な役割を演じていることが明らかになった。

稿を終るに臨み、終始御懇篤なる御指導と御校閲を賜った河村洋二郎教授に対し、衷心より感謝の意を表します。また、種々御教示を戴いた船越正也教授（岐阜歯科大学口腔生理学教室）、ならびに高田充助教授に厚くお礼申し上げます。併せて本研究を行なうにあたり、種々御協力を戴いた口腔生理学教室諸兄に厚く感謝します。

本論文の要旨は、文部省科学研究班合同会議第一回（1970年12月、東京）、第13回歯科基礎医学会（1971年11月、東京）、文部省科学研究、第2回生理学合同班会議（1971年11月、東京）、第15回歯科基礎医学会（1973年10月、東京）および東京医科歯科大学顎口腔総合研究施設創立5周年記念シンポジウム（1973年10月、東京）において発表した。

本研究の経費は、昭和46年度文部省科学研究費交付金（No. 757221、研究担当者、河村洋二郎教授）の補助によった。

Summary: Neurophysiological properties of afferent impulses from the temporomandibular joint via the auriculotemporal nerve was analysed in the cat, and a role of these afferent inputs in control of the jaw muscles activities was evaluated.

Slowly adapting units and rapidly adapting units were recognized in the afferent nerve fiber bundle of the auriculotemporal nerve which responded to movements of the isolated condyle. Out of responded 29 units, 28 units were slowly adaptive and one unit was rapidly adaptive. The

whole process of the response of the slowly adapting unit consisted of an initial dynamic phase and the following static phase of steady impulse frequency. The slowly adapting units always showed increase of grade of condylar rotation. The initial dynamic response of the slowly adapting units directly related to the velocity of the condylar movement and an angle of the condylar rotation. However, the static response related absolutely to an exact position of the condyle.

Activities of the masseteric alpha motoneuron were inhibited, and those of the digastric were conversely facilitated by mechanical stimulation of the temporomandibular joint capsule.

These results indicate that afferent impulses from the temporomandibular joint well contribute to the feed-back control of the position and movements of the mandible.

文 献

- 1) CORBIN, K. B. and HARRISON, F.: Function of the mesencephalic root of the fifth cranial nerve. *J. Neurophysiol.*, **3** : 423-435, 1940.
- 2) KAWAMURA, Y. and TAKATA, M.: The role of trigeminal afferents in the control of masseteric motoneurons. *Oral-Facial Sensory and Motor Mechanisms* (edited by Dubner, R. and Kawamura, Y.), Appleton Century Crofts., New York, 333-348, 1971.
- 3) SCHWALUK, S.: Initiation of reflex activity from the temporomandibular joint of the cat. *J. Dent. Res.*, **50** : 1642-1646, 1971.
- 4) 河村洋二郎 : 口腔生理学, 158-249, 永末書店, 京都, 1972.
- 5) KAWAMURA, Y.: Recent advances in the physiology of mastication. *Oral Physiology* (edited by Emmelin, N. and Zotterman, Y.), Pergamon Press., London, 163-204, 1972.
- 6) FUNAKOSHI, M. and AMANO, N.: Effects of the tonic neck reflex on the jaw muscle of the rat. *J. Dent. Res.*, **52** : 668-673, 1973.
- 7) KAWAMURA, Y. and MAJIMA, T.: Temporomandibular-joint's sensory mechanisms controlling activities of the jaw muscles. *J. Dent. Res.*, **43** : 150, 1964.
- 8) GREENFIELD, B. and WYKE, B.: Reflex innervation of the temporomandibular joint. *Nature*, **211** : 940-941, 1966.
- 9) KAWAMURA, Y., MAJIMA, T. and KATO, I.: Physiologic role of deep mechanoreceptor in temporomandibular joint capsule. *J. Osaka Univ. Dent. Sch.*, **7** : 63-76, 1967.
- 10) KLINEBERG, I., GREENFIELD, B. and WYKE, B.: Contribution to the reflex control of mastication from mechanoreceptors in the temporomandibular joint capsule. *Dent. Pract.*, **21** : 73-83, 1970.
- 11) KLINEBERG, I., GREENFIELD, B. and WYKE, B.: Afferent discharges from temporomandibular articular mechanoreceptors. *Archs. Oral Biol.*, **16** : 1463-1479, 1971.
- 12) 阿部勝也, 河村洋二郎 : 顎関節感覚に関する研究. 歯科基礎医誌, **13** : 313, 1971.
- 13) 阿部勝也, 河村洋二郎 : 顎関節感覚に関する研究. 歯科基礎医誌, **15** : 278, 1973.
- 14) ABE, K., TAKATA, M. and KAWAMURA, Y.: A study on inhibition of masseteric alpha motor fiber discharges by mechanical stimulation of the temporomandibular joint in the cat. *Archs. Oral Biol.*, **18** : 301-304, 1973.
- 15) THILANDER, B.: Innervation of the temporomandibular joint capsule in man. *Trans. Roy. Dent. Sch.*, **2** : 1-67, 1961.
- 16) 石橋克礼 : ヒト顎関節の支配神経に関する研究. 歯科基礎医誌, **8** : 46-70, 1966.
- 17) REES, L. A.: The structure and function of the mandibular joint. *Brit. D. J.*, **96** : 129-133, 1954.
- 18) ROSSOW, B.: Capsular and accessory ligaments of the temporomandibular joint in relationship to mandibular movements. *Norke Tandlaegeform Tid.*, **78** : 19-27, 1968.
- 19) WYKE, B.: The neurology of joints. *Ann. Roy. Col. Surg. Engl.*, **41** : 25-50, 1967.
- 20) BOYD, I. A. and ROBERT, T. D. M.: Proprioceptive discharges from stretch receptors in the knee joint of the cat. *J. Physiol.*, **124** : 476-488, 1953.
- 21) ANDREW, B. L. and DODT, E.: The deployment of sensory nerve endings at the knee joint of the cat. *Acta Physiol. Scand.*, **28** : 287-296, 1953.
- 22) ANDREW, B. L.: The sensory innervation of the medial ligament of the knee joint. *J. Physiol.*, **123** : 241-250, 1954.
- 23) SKOGLUND, S.: Anatomical and histological studies of knee joint innervation in the cat. *Acta Physiol. Scand.*, **36** : (Suppl. 124), 1-100, 1956.
- 24) SAKATA, S.: Response of Golgi-Mazzoni corpuscles in the cat periosteum to mechanical stimuli. *Oral-Facial Sensory and Motor Mechanisms* (edited by Dubner, R. and Kawamura, Y.), Appleton Century Crofts., New York, 333-348, 1971.

- mura, Y.), Appleton Century Crofts., New York, 105-122, 1971.
- 25) GODWIN-AUSTEN, R. B.: The mechanoreceptors of the costovertebral joint. *J. Physiol.*, **202** : 737-753, 1969.
 - 26) BURGESS, P. R. and CLARK, J. F.: Characteristics of knee joint receptors in the cat. *J. Physiol.*, **203** : 317-335, 1969.
 - 27) RANSJÖ, K. and THILANDER, B.: Perception of mandibular position in case of temporomandibular joint disorders. *Odont. Tid. Scand. Dent. J.*, **71** : 134-144, 1963.
 - 28) LARSSON, L. E. and THILANDER, B.: Mandibular positioning. The effect of pressure on the joint capsule. *Acta Neurol. Scand.*, **40** : 131-143, 1964.
 - 29) POSSELT, U. and THILANDER, B.: Influence of the innervation of the temporomandibular joint capsule on mandibular border movement. *Acta Odont. Scand.*, **23** : 601-613, 1965.
 - 30) GARDNER, E. D.: Physiology of movable joint. *Physiol. Rev.*, **40** : 127-176, 1950.
 - 31) COHEN, L. A. and COHEN, M. L.: Arthrokinetic reflex of the knee. *Am. J. Physiol.*, **184** : 433-437, 1956.
 - 32) ECCLES, R. M. and LUNDBERG, A.: Synaptic actions in motoneurons by afferents which may evoke the flexor reflex. *Archs. ital. Biol.*, **97** : 199-221, 1959.
 - 33) HONGO, T., JANKOWSKA, E. and LUNDBERG, A.: Convergence of excitatory and inhibitory action on interneurons in the lumbosacral cord. *Exp. Brain Res.*, **1** : 338-358, 1966.
 - 34) 河村洋二郎: 生理学からみた顎関節, 日本歯科医師会雑誌, **25** : 345-351, 1972.