ネコ SI に分布する顎関節駆動ニューロンの 受動的下顎下制に対する応答性

村松裕之 岩田幸一 坪井美行
辻本知尋 佐藤巖 竹内正行
佐々木正名 角野隆二

日本大学歯学部生理学教室 (主任: 角野隆二教授)

〔受付: 平成2年12月25日〕

Effect of passive jaw depression on TMJD. neurons in cat SI cortex

Hiroyuki Muramatsu, Koichi Iwata, Yoshiyuki Tsuboi,
Chihiro Tsujimoto, Iwao Sato, Masayuki Takeuchi,
Masana Sasaki and Rhyuji Sumino

*Department of Physiology, Nihon University, School of Dentistry
1-8-13 Kandasurugadai Chiyoda-Ku, Tokyo 101
(Chief: Prof. Rhyuji Sumino)*

〔Accepted for publication: December 25, 1990〕

Key words: TMJ / SI / coronal gyrus / jaw depression

Abstract: The effect of passive jaw depression on SI neurons driven by electrical stimulation of the temporomandibular joint (TMJD. neurons) were studied in anesthetized cats. A total of 89 TMJD. neurons were analyzed in this study. Twenty three TMJD. neurons increased in their frequency following depression of the mandible (Fa-type TMJD. neurons) and 4 of them decreased in firing frequency (Dp-type TMJD. neurons). On the other hand, 62 of them did not change in their firing frequency during depression of the mandible (Non-type TMJD. neurons). The majority of the Fa-type neurons were distributed in laminae III-V of area 3a and lamina III of area 3b, whereas Dp-type TMJD. neurons were in laminae III and V of area 3a. The time to peak firing frequency and threshold intensity of Fa-type neurons after electrical stimulation of the temporomandibular joint were significantly shorter and lower than those of Non-type neurons. Fa-type neurons were classified as Fa-sus. types which showed sustained responses during depression of the mandible and Fa-tran. types which showed transient responses during depression of the mandible. Almost all of the Fa-sus. type neurons increased firing frequency following an increase in the velocity of jaw movement. On the other hand, Fa-tran. type neurons did not change in their firing frequency with relation to the velocity of jaw movement.

These findings suggest that Fa-sus. type neurons may function to encode the velocity of jaw movement, whereas Fa-tran. type neurons may have a relationship to perception of jaw movement.

緒 言

顎関節の機械刺激に応答する求心性神経活動を

〒101 東京都千代田区神田駿河台1-8-13

記録した研究によると、顎関節を支配する感覚神経には、有髄の $A\beta$, $A\delta$ 線維、無髄の C 線維が存在することが報告されている^{1,2)}。その中でも特に、 $A\delta$ 性の応答が最も多く記録され、その過半

数は静的応答を示していた。これらの感覚神経に誘発された活動電位は、三叉神経感覚核群に伝達されると報告されている^{3,4)}。さらに、Sessle ら⁵⁾は顎関節の圧刺激や顎の動きに応答する三叉神経主知覚核ニューロンのなかに、視床の電気刺激に対し逆行性応答を示すものが多数存在することを確認した。

一方、顎関節の侵害性感覚については、Broton ら⁶⁾の三叉神経脊髄路核ニューロン活動を記録した詳細な研究がある。彼らは、尾側亜核ニューロンの多くが顎関節の侵害刺激に応答し、そのほとんどのものが顔面皮膚・口腔内からの感覚入力投射を受けていることを明らかにした。

以上の研究から、顎関節の感覚入力は侵害性、非侵害性ともに、三叉神経感覚核群を経由し、視床に伝達されると考えられる。

最近、Sumino ら^{7,8)}、村松ら^{9,10)}は顎関節の電気刺激に応答するニューロン（顎関節駆動ニューロン：TMJD. Neuron）をネコ大脳皮質第一次体性感覚野の3a野および3b野から記録し、両領域に分布するTMJD. Neuronの性質を検索した。その結果、TMJD. Neuronのうち3a野に分布するものは、3b野のものより電気刺激に対する閾値が有意に低く、潜時（ピーク潜時）が有意に短いこと、3b野に存在するTMJD. Neuronには顎顔面口腔領域の侵害性刺激に応答するものがあることを報告した。このようなことは、3a野および3b野に分布する顎関節駆動ニューロンが、それぞれ異なる顎関節感覚情報処理を司っている可能性を示唆していると考えられる。本論では、それぞれの領域に分布するTMJD. Neuronが下顎の動きに対してどのような応答を示すかということを明らかにするため、顎関節の電気刺激によりTMJD. Neuronを同定後、下顎を受動的に下制し、それぞれのニューロン応答が顎の動きによりどのような変調を受けるかを検討した。

材料と方法

1. 動物の外科処置

実験には、2.5～3.5kgの成猫14匹を用いた。初期導入麻酔には、約50mg/kg, i.m.の塩酸ケタミン（ケタラル：三共）を用い、ハロタン（フ

ローセン：武田）による全身麻酔下で手術を行なった。まず、気管カニューレを挿管し、橈骨静脈を確保した。さらに、大腿動脈にカテーテルを留置し、直接法により血圧をモニターした。

顔面の毛を刈り、側頭部の皮膚を切開した。顎関節部ならびにその周囲筋に分布する神経や血管を損傷しないよう注意しながら顎関節部を露出した。顎関節の電気刺激には、直径100 μ m、先端0.5mmを露出した電極間距離5mmのエナメルステンレス線双極電極（Narishige社製）を用いた。電極を左右顎関節上腔の前方と後方の一定の位置に、関節包を穿通させて約3mm刺入した。さらに、電極を絶縁して周囲皮膚に接着固定した（Fig. 1B）。

動物を脳定位固定装置に固定し、頭部皮膚を正中切開し、側頭筋の一部を頭蓋骨から剝離し、前頭骨及び上顎骨の上縁を切除した。左側眼球摘出後、前頭骨および頭頂骨前部を開頭し、冠状回および外側S状回前方部と眼窩回を含む領域を広く露出した。

露出部を覆うように、アクリル樹脂性チャンバーを歯科用レジンにて頭蓋骨に固定した。

頭蓋骨の左右計5ヶ所にステンレスネジを埋め込み、慢性動物用ホルダーにて動物を無痛的に固定し、脳定位固定装置を除去した。

脳の腫脹および脈拍による脳表面の動揺を除くため、C₁レベルで脊髄硬膜を除去し、脳脊髄液の流出を図った。脳硬膜を除去した後、記録電極の刺入部位を記入するため、皮質表面のポラロイド写真を撮影した。大脳皮質の溝（sulcus）の配列には個体差¹¹⁾があるため、冠状溝を基準に14匹のネコの大脳皮質表面の写真のトレースを重ね合わせ、冠状溝を中心とする皮質野に存在する溝の基本的略図を作製した^{9,10)}。

動物を非動化する前に、顎関節の電気刺激により誘発される開口反射の刺激閾値を測定した^{9,10)}。本研究で用いた各ニューロンの刺激閾値は、全てこの閾値に対する相対値として表した⁹⁾。また、刺激の極性は開口反射の出現しやすい方向に設定した。その後、動物を臭化パンクロニウム（ミオブロック：オルガノン）0.3mg/kg/h, i.v. で非動化し、人工呼吸を施した。呼吸ガスを呼吸性ガ

Fig. 1 Schematic drawings of methods for recording unit activity and TMJ stimulation. Aa: a standard diagram of the cytoarchitectonic organization of the cat's frontal cortex according to Hassler and Muhs-Clement. Ab: method for recording neural activities from the cortex. B: method for electrical stimulation of the TMJ. C: method for monitoring movement of the lower jaw. COR: coronal sulcus; ANS: ansate sulcus; ORB: orbital sulcus; SSYL: suprasylvian sulcus; PRSYL: presylvian sulcus.

スモニター（日本電気三栄，IH2LA）にてモニターし，呼気中 CO_2 濃度を3.5～4.5%に保った。また温水を灌流したヒーティング・パッドにより体温を37～38°C に維持した。実験継続中は瞳孔反射および血圧の増減を指標に，必要に応じて塩酸ケタミン約10mg/kg, i.m. あるいは，ハロタンを追加し，麻酔深度を一定に保った。

2. 顎関節，顔面皮膚，口腔粘膜，歯根膜の刺激およびニューロン活動の記録方法

ニューロン活動の記録には，ガラス管にタングステン線を封入した微小電極を用いた。マイクロマニピレーターを用い，皮質表面からの深さを測定しながら，電極を皮質表面に対し出来るだけ直角に刺入した（Fig. 1A a, b）。記録電極を皮質内に5 μm 間隔で進め，そのつど左右顎関節の4箇所順次電気刺激を与え，その刺激にตอบสนองするTMJD. Neuron を探索した。

単一の TMJD. Neuron 活動が記録された場

合，ニューロン活動を生体電気現象用差動増幅器（日本光電，S1516）で増幅し，波形をオシロスコープ上で観察した。同時にスパイク応答を音に変換し，音によるモニターも行なった。

顎関節の電気刺激は，定電流刺激装置（日本光電，SEN17103）により作られた，10～2000 μA 持続200 μsec 単発の矩形波を Isolator（日本光電，SS201J, SS201JB）を介して与えた。

単一の TNJD. Neuron 活動が記録された後，下顎を受動的に下制し，ニューロン活動の変化を観察した。下顎の下制には，オトガイ部皮膚を切開して下顎骨を露出後，ステンレス製ねじを埋め込み，これに発光ダイオードおよびワイヤーを装着し行なった。このとき開口角度および角速度は，発光ダイオードの動きから導出し，オシロスコープにて観察・記録した。本実験で用いた開口角度は，弛緩した閉口筋群と重力が釣り合った状態を0°とし，そこからの変化量として表わした。開口

Table 1

		3a	3b	Total
Non-type		25	37	62
Fa-type	sus.	14	4	18
	tran.	4	1	5
Dp-type		4	0	4
Total		47	42	89

角速度は急速な下制 (5~20deg./sec.), および速度の緩徐な下制 (0.5~2deg./sec.) を用いた。

次いで, TMJD. Neuron に対する他の入力 of 収束の有無およびその受容野の広がり を調べるために, 下顎頭・咀嚼筋・顔面皮膚・口腔粘膜への機械的刺激, 顔面皮膚および口腔粘膜への侵害性機械刺激, 歯に対する筆を用いた軽い触刺激を加えた。また, TMJD. Neuron が咬筋神経への電流滑走により, 活性化される可能性を否定するため, 咬筋に直接針電極を刺入して電気刺激し, この刺激により活性化される TMJD. Neuron は本研究の検索対象から除外した。また, 下顎頭への機械的刺激は, MEC 社製定量機械刺激装置を, 顔面皮膚および口腔粘膜への刺激は Von Frey フィラメントを用いて行なった。

ニューロン活動はすべてデータレコーダー (SONY, DFR-3515) に収録した。データ解析時, 各スパイク応答は window discriminator (日本電気三栄) を通して持続200 μ sec の矩形波に変換され, Signal Processor (日本電気三栄, 7T17) にて poststimulus time histogram (PST ヒストグラム) または peristimulus time histogram を作成し, 各ヒストグラムより潜時および応答様式の解析を行なった。

3. TMJD. Neuron 存在部位の組織学的同定

記録終了後, TMJD. Neuron が記録された部位で, 電極先端から10 μ A, 10sec の陰性直流電流を通電して lesion を作った。その後, ペントバルビタール・ナトリウム (ネンブタール: アボット・ラボラトリーズ) にて動物を深く麻酔し, 10% 中性フォルマリンで灌流固定した。固定後, 脳を摘出し, 電極刺入方向と平行に厚さ 50 μ m の連続凍結切片を作成し クレシール・バイオレット

(MERCK) で Nissl 染色を施しニューロン活動の記録部位を組織学的に同定した。

結 果

本研究では89個の TMJD. Neuron について検索を行った。記録された TMJD. Neuron のうち, 23個は下顎の受動的下制によりスパイク頻度が増加した (Fa-type)。また, 4個は頻度が減少 (Dp-type), 62個には変化が見られなかった (Non-type) (Table 1)。

1. TMJD. Neuron の皮質における分布

Fig. 2 は電極の刺入部位を皮質表面にプロットしたものである。それぞれの脳溝は, 14匹のネコの脳表面溝の解剖学的位置を基準に重ね合わせて作成した¹¹⁾。小さな点は TMJD. Neuron が記録されなかったトラックである。○印は記録と対側, △印は同側の顎関節電気刺激に応答する Non-type TMJD. Neuron 活動が記録されたトラックを示している。●印は記録と対側, ▲印は記録と同側の Fatype TMJD. Neuron 活動が記録されたトラックを示している。■印は記録と同側の Dp-type TMJD. Neuron 活動が記録されたトラックを示している。このように, TMJD. Neuron は冠状回前方部の背側と腹側の2つの領域に別れて分布していた。また, 記録と同側の顎関節の電気刺激に応答するニューロンと対側の電気刺激に応答するニューロンとを比較すると, 同側のものの方が対側のものに比べ吻側に位置している傾向が見られた。

次に TMJD. Neuron が存在する領域を細胞構築学的分類¹²⁾に従って同定した。本研究では, すべての TMJD. Neuron 活動が記録された部位で, 電極先端から 10 μ A, 10sec の陰性直流電流を通電して lesion をつくり, 実験終了後その部位を組織学的に同定した。今回記録された全ニューロンのうち52.8%のものは3a 野に, 47.2%は3b 野に存在していた。またこれらの中で下顎の下制に対し全く応答性に変化を示さなかった Non-type ニューロンは24.6%が3a 野に, 34.9%は3b 野に分布していた。これに対し下顎の下制に対しスパイク頻度の増加を示した Fa-type ニューロンの内, 26.5%は3a 野に, 8.9%のものは3b 野に分

Fig. 2 Penetration tracks for recording neural activities of TMJD. neurons. Entry points of microelectrodes are represented on the cortical surface. Dots: penetration points where TMJD. neurons were not encountered; solid circles: penetration points where contralateral Fa-type TMJD. neurons were encountered; solid triangles: those of ipsilateral Fa-type TMJD. neurons; open circles: penetstion points where contralateral Nontype TMJD. neurons were encountered; open triangles: those of ipsilateral Non-type TMJD. neurons; solid square: penetrations where Dp-type TMJD. neurons were encountered.

布していた。一方、下顎の下制に対し、スパイク頻度の減少を示した Dp-type ニューロンは 3a 野のみに分布していた。

皮質内における層的分布の違いを見ると、Non-type ニューロンは 3a 野において 10.3%がⅢ層に、5.9%がⅣ層に、5.9%がⅤ層に、1.5%がⅥ層に分布していた。一方、3b 野においては、1.5%がⅡ層に、23%がⅢ層に、7.4%がⅣ層に、1.5%がⅤ層に、1.5%がⅥ層に存在していた。Fa-type ニューロンは 3a 野において 8.8%がⅢ層に、4.4%がⅣ層に、11.8%がⅤ層に、1.5%がⅥ層に分布していた。一方、3b 野においては、7.4%がⅢ層に、1.5%がⅣ層に存在していた。Dp-type ニューロンは 2.9%が 3a 野Ⅲ層に、2.9%が 3a 野Ⅴ層に存在した (Fig. 3)。このように 3a 野において Fa-type ニューロンはⅢ～Ⅴ層を中心に見られ、Dp-type ニューロンはⅢおよびⅤ層に見られ

た。これに対し 3b 野においては、Fa-type がⅢおよびⅣ層に見られた。したがって、3a 野および 3b 野において TMJD. Neuron の層的分布に大きな違いは認められなかった。

2. TMJD. Neuron の電気刺激に対する応答性

Fig. 4 は、TMJD. Neuron の電気刺激閾値のヒストグラムである。閾値は、顎関節の電気刺激によって引き起こされる開口反射の相対値で表わした。なお刺激方法が一次求心性神経線維の直接的刺激ではないため、神経終末と刺激電極の位置関係により、閾値が変化すると考えられる。そこで著者らは刺激電極を神経終末が多く分布している関節胞の前方と後方の一定の位置に挿入した。さらに顎関節の前方と後方の両方の電気刺激に応答した場合は、値の低い方を採択して上記の影響を極力排除した。下顎の受動的な下制に反応する TMJD.

Fig. 3 Intralaminar distributions of TMJD. neurons in areas 3a and 3b. Open columns indicate Non-type, shaded columns Fa-type and solid columns Dp-type TMJD. neurons in this and following figures.

Fig. 4 Frequency distributions of threshold intensities expressed by the multiples for evoking jaw opening reflex elicited by electrical stimulation of the TMJ.

Neuron の閾値は2以下のものがそれらの中の85.2%を占め、平均閾値は 1.2 ± 0.76 であった。これに対し、Non-type ニューロンの平均閾値は 4.3 ± 5.9 であり、下顎の受動的下制に応答するTMJD. Neuron のほうが有意に低い値を示していた (Mann-Whitney の U-test: $p < 0.01$)。

Fig. 5 Frequency distributions of time to peak firing frequency after electrical stimulation of the TMJ.

Fig. 5 は、顎関節電気刺激に対するTMJD. Neuron のピーク潜時のヒストグラムである。本実験では記録されたすべてのTMJD. Neuron に対して電気刺激のPSTヒストグラムを作成し、刺激の開始点からヒストグラムの最大スパイク頻度までの時間をそのニューロンの潜時(ピーク潜時)とした。下顎の受動的下制に応答するTMJD.

Neuron のピーク潜時は、10msec 以下のものがそれらの中の92.8%を占め、ピーク潜時の平均は 6.9 ± 5.9 msec であった。これに対し、Non-type ニューロンのピーク潜時の平均は 30.9 ± 51.4 msec であり、下顎の受動的下制に応答する TMJD. Neuron のほうが有意に短い値を示していた (Mann-Whitney の U-test: $p < 0.01$)。

3. 下顎の受動的な下制に対する TMJD. Neuron の応答様式

下顎の受動的な下制に対する TMJD. Neuron の応答には、スパイク頻度の増すもの (Fa-type) と減少を示すもの (Dp-type) があることは先にも述べたが、Fa-type ニューロンはさらに順応の遅いニューロン (18個) と、比較的順応の速いニューロン (5個) とに分類された。それぞれの例を Fig. 6 A, B に示した。前者は下制継続中、持続的に応答するもので、Fa-sustained (Fa-sus.) type と呼び、後者は下制後500msec~2sec 以内に応答が自発放電レベルに戻るもので、Fa-transient (Fa-tran.) type と呼ぶ (Table 1)。

Fig. 7 に Fa-sus. type ニューロンが記録された track の一例を示した。Fig. 7 A は電極の刺入部位ならびに組織標本の模式図である。Fig. 7 B は顎関節の電気刺激に対するニューロンの応答波形とその応答を64回加算した PST ヒストグラムである。電気刺激におけるピーク潜時は4.0msec、閾値は開口反射に対する相対値の0.8倍であった。Fig. 7 C は、開口角度を一定として急速な下制 (5deg./sec.) と緩徐な下制 (0.5deg./sec.) を行なった時のスパイク頻度の時間的推移を示し、比較したグラフである。急速な下制を行なったときは、始めに動的な応答が起こり、約2sec 後に静的な応答に変化した。緩徐な下制を行なった時の応答は、動的な応答がほとんど見られず、直ちに一定のスパイク頻度を維持した。

Fig. 7 D は急速に下顎を下制し (5deg./sec.)、開口角度を 1° , 5° , 10° と変化させた時のスパイク頻度の時間的推移を示したグラフである。このニューロンは各開口角度の増加に応じて動的な応答、静的な応答ともに増加していた。このように Fa-sus. type ニューロンの55.5%は、始め下顎の受動的な下制に対して動的な応答を示し、やがて静的な応

Fig. 6 Sample records of neural discharges of TMJD. neurons activated by passive jaw depression. A: Fa-sus. type TMJD. neurons; B: Fa-tran. type TMJD. neurons; C: Dp-type TMJD. neurons.

答に落ち着くといういわゆる proportional differential の性質を有していた。

Fig. 8 は、この TMJD. Neuron が記録された部位の組織標本写真である。この部は III 層が薄く、IV層に厚い顆粒細胞層があり、V層に大型の錐体細胞が存在しないことから、Hassler ら¹²⁾の分類による3b 野のIII層に相当するものと考えられる。

Fig. 9 は、Fa-tran. type ニューロンが記録されたトラックの一例を示す。Fig. 9 A は電極の刺入部位ならびに組織標本の模式図である。Fig. 9 B の黒で塗り潰された部位は、このニューロンの末梢受容野である。Fig. 9 C は顎関節の電気刺激に対する TMJD. Neuron の応答波形とその応答を64回加算した PST ヒストグラムである。電気刺激に対するピーク潜時は8msec、閾値は開口反射の閾値に対する相対値の1.83倍であった。Fig. 9 D は開口角度を一定として急速な下制

Fig. 7 A sample record of an Fa-sus. type neuron. A: penetration track (T-6) where an Fa-sus. type neuron was encountered. a sectional orientation (left side) and drawing of the section including penetration track are illustrated. B: a sample record of neural response elicited by electrical stimulation of the TMJ and a PST-histogram. C: graphs illustrating the results of the "two speeds to one angle" experiment. mean spike frequency of an Fa-sus. type neuron was plotted in the ordinate. lower traces indicate jaw position. D: graphs illustrating the results obtained from "one speed to several angles" experiment. the condylar angles are 1, 5 and 10 $^{\circ}$.

(20deg./sec.) と緩徐な下制 (2deg./sec.) を行なった時のスパイク頻度の時間的推移を示し、比較したグラフである。このグラフに示すように、Fa-tran. type ニューロンは Fa-sus. type ニューロンのような開口速度に比例した動的応答、静的応答の増加を示さなかった。Fig. 9 E は急速に下顎を下制し (10deg./sec.)、開口角度を 10 $^{\circ}$ 、20 $^{\circ}$ 、30 $^{\circ}$

と変化した時のスパイク頻度の時間的推移を示したグラフである。この場合も、Fa-tran. type ニューロンは Fa-sus. type ニューロンのような開口角度の増加に従って動的応答、静的応答ともスパイク頻度の増加を示さなかった。

Fig. 10 A, B は Fa-sus. type ニューロンと Fa-tran. type ニューロンそれぞれについて、受動

的下制直後のピークスパイク頻度と開口角度との関係を示したグラフである。大脳皮質のニューロンでは自発スパイク発射が高いため、ピークスパイク頻度は刺激前5秒間の平均自発スパイク頻度を差し引いた値を用いた。

Fa-sus. type ニューロンは開口角度の増加に従い、ピークスパイク頻度が増加していた。また、これらのほとんどのものは 10° 以下の非常に小さな開口角度からスパイク頻度の増加を開始していたが、これらは最大開口角度に向けてスパイク頻度が増加を示さないものと、増加を示すものが見られた。一方、Fa-tran. type ニューロンは、本研究では3例において開口角度一反応曲線を描くことができたが、そのどれもが開口角度の増加にしたがって明らかなスパイク頻度の増加を示さなかった。

Fa-type ニューロンに比べ、Dp-type ニューロンの数は少なく、4例のみ記録された。Fig. 11には、Dp-type ニューロンが記録されたトラックの一例を示す。Fig. 11 A は電極の刺入部位ならびに組織標本の模式図である。Fig. 11 B は顎関節の電気刺激に対する TMJD. Neuron の応答波形とその応答を64回加算した PST ヒストグラムである。電気刺激に対するピーク潜時は7.4msec、閾値は開口反射の閾値の2.1倍の値を示していた。Fig. 11 C. D に急速な開口を行なった時の peri-stimulus time histogram および実波形を示す。スパイク頻度の減少は、刺激直後に最も強くあらわれ、その後、徐々に回復し、閉口相に向かう時に、一過性の増加を示していた。

4. TMJD. Neuron に対する他の感覚入力の収束様式

TMJD. Neuron 活動を記録した後、顎顔面口腔領域から各 TMJD. Neuron への入力の収束様式を調べた。電気刺激は電流滑走の危険性があるため、閉口筋の圧、電気刺激や顎顔面口腔領域の機械刺激などを行ない、末梢受容野を詳細に調べ、顎関節の電気刺激が顎関節以外の部位に滑走していないことを確かめた。Non-type ニューロンには歯の軽い触刺激に応答するもの23個、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激に応答するもの19個、(うち侵害的機械刺激に応答するもの5個)、

Fig. 8 A sample histological section of track 6 (in Fig. 7) with two lesions.

歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するもの9個、収束のないもの15個があった。Fa-type ニューロンは歯の軽い触刺激に応答するものが14個認められたが、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激あるいは侵害的機械刺激に応答するものは認められなかった。また、歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するものは認められず。収束のないものは9個であった。Dp-type ニューロンは歯の軽い触刺激に応答するものが3個認められたが、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激あるいは侵害刺激に応答するものは認められなかった。また、歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するものが1個あった。

考 察

最近 Sumino ら^{7,8)}、村松ら^{9,10)}は、顎関節の電気刺激に応答する単一ニューロン(TMJD. Neuron)が大脳皮質第一次体性感覚野の3a野および3b野に存在することを明らかにした。それによると3a野に分布するTMJD. Neuronは、顎関節の電気刺激に対する閾値が3b野のものよりも低く、応答潜時も短かった。

今回著者らは、3a野、3b野それぞれの領域に分布するTMJD. NeuronをSuminoら^{7,8)}、村松ら^{9,10)}の方法にしたがって同定し、それぞれのニューロンが、自然刺激である下顎の受動的な下制に対しどのような応答を示すかを検索した。そして、下顎の下制に対する応答性からTMJD. Neuronを、Fa-type(スパイク応答の数の増加を示

Fig. 9 A sample record of an Fa-tran. type neuron. A: a penetration track (T-8) where an Fa-tran. type neuron was encountered, a sectional orientation (left side) and drawing of the section including penetration track are illustrated. B; schematic drawing of the receptive field of this TMJD. neuron. C: a sample record of neural response elicited by electrical stimulation of TMJ and a PST-histogram. D: graphs illustrating the results of the "two speeds to one angle" experiment. mean spike frequency of an Fa-tran. type neuron was plotted in the ordinate. lower traces indicate jaw position. E: graphs illustrating the results obtained from "one speed to several angles" experiment. the condylar angles are 10, 20 and 30°.

すもの), Non-type (全く応答を示さないもの), Dp-type (スパイク応答の数の減少を示すもの) に分類し, これまでの顎関節の電気刺激だけによって調べられてきた TMJD. Neuron の性質をより明らかにした。

本研究で得られた TMJD. Neuron のうち下顎の受動的下制に対し応答を示す Fa-type ニューロ

ンは, 3a 野に最も多く分布していた。これに対し, 応答を示さない Non-type ニューロンは, 3b 野においてより多く記録された。細胞構築学的研究から, 3a 野の V 層には大型の錐体細胞が多数分布し, 運動野から連続した細胞構築を有するとされている¹²⁾。また, 電気生理学的研究により, この領域は皮質内の微小刺激により, 顎顔面口腔領

Fig. 10 Stimulus-response functions of Fa-sus. (A) and Fa-tran. type neurons (B). PF-BG Activity (peak frequency minus background activity) is plotted as a function of condylar angles (degrees).

域に運動が誘発されると報告されており、顎顔面口腔領域の運動野であると言われている¹³⁻¹⁵⁾。これらのことは3a野、特にV層に分布するTMJD. Neuronが顎顔面口腔領域の運動制御に直接関わっている可能性を示唆している。これに対し、3b野には低閾値皮膚感覚入力投射し、それぞれの体部位が体部位局的に再現されている¹⁶⁻¹⁸⁾。さらにこの領域のⅢ層には、皮質-皮質間結合をもつニューロンが多数存在し¹⁹⁾、より高次の感覚情報処理を行なう5野との連絡が強いと報告されている²⁰⁾。このことは3b野に分布するTMJD. Neuronが、他の皮質領域へ顎関節感覚情報を中継する役割を果たしていることを示唆していると思われる。

第一次体性感覚野は、通常対側体部位からの感覚入力投射を受けるが^{18,21)}、顎顔面口腔領域では同側入力も投射することが報告されている^{22,23)}。下顎の下制に応答するTMJD. Neuronにも同側性入力投射を受けるものと、対側性入力投射を受けるものが存在していた。Fig. 2に示すように、同側から入力を受けるTMJD. Neuronは、対側のものに比べより吻側に分布していた。これは、

平ら²²⁾、Taira²³⁾が報告した、対側・同側入力の投射野が尾側から吻側方向に口腔正中部からの投射野を挟んでほぼ対称な位置関係にあるという結果と一致している。TMJD. Neuronの電気刺激に対する応答潜時は、末梢受容器から中枢に至るまでの神経線維の伝導速度と投射経路により規定される。Landgrenら²⁴⁾のネコを用いた誘発電位法による検索によれば、3a野および3b野において、三叉神経刺激により誘発される電位の潜時は、1.9~7.0msecであると報告されている。また、Clarkら²⁵⁾はネコの肘関節および膝関節に分布する神経の電気刺激により、3a野に誘発される初期陽性波の潜時は平均8.25msecと報告している。本研究で下顎の受動的下制に応答するTMJD. Neuronの電気刺激に対するピーク潜時は平均6.9±5.9msecであり、上述したLandgrenら²⁴⁾、Clarkら²⁵⁾の報告した値と非常に近似した潜時を示していた。このことは、下顎の受動的な下制に応答するTMJD. Neuronの多くのものが、彼らの報告と同様、伝導速度の早い神経線維により伝えられた活動電位により駆動されていることを示唆している。

Fig. 11 A sample record of a Dp-type TMJD. neuron. A: a penetration track (T 13) where a Dp-type neuron was encountered. a sectional orientation and a drawing of section. B: a sample of response elicited by electrical stimulation of TMJ and a PST-histogram. C and D: a peristimulus time-histogram and a sample record of Dp-type TMJD. neuron during depression of jaw. the lower trace indicates jaw position.

下顎の受動的抑制に反応する TMJD. Neuron の閾値は、電気刺激により誘発される開口反射に対する相対値で表わすと平均 1.2 ± 0.76 で、開口反射をひき起こす刺激閾値とほぼ同じ値を示していた。顎関節刺激により誘発される開口反射は、これを侵害受容性反射とする報告²⁶⁾と、侵害性反射以外の反射であるとする報告²⁷⁾がある。稲井²⁷⁾は顎関節の電気刺激および機械刺激の結果では、より低い刺激で誘発される開口反射は顎関節の機械受容器が関与していると述べている。しかし、Broton ら⁶⁾の報告を見ると、顎関節の電気刺激に反応する三叉神経脊髄路核尾側亜核ニューロンでは、開口反射の閾値と活性化される神経線維の種類との間には一貫した関連性が見出せないとしている。ヒト歯髄の電気刺激により引き起こされる開口反射と歯髄感覚の関係を調べた研究によれば、痛み感覚は開口反射を引き起こす刺激強度の

2～4 倍の強さであると報告されている^{28,29)}。ヒトと動物、歯髄と顎関節という研究対象の違いから、この結果を直接的に比較することはできないが、歯髄のように痛み感覚を非常に誘発しやすい器官においても開口反射の 2～4 倍の刺激を与えないと痛み感覚は誘発されない。これらのことから、開口反射の 2 倍以下程度の刺激強度では痛み感覚は誘発されないと想像される。しかし、材料と方法の項でも述べたが、著者らの用いている刺激の方法は一次求心性神経線維の直接的電気刺激ではないため、顎関節上腔に挿入した電極と受容器の空間的位置関係により閾値は変化してくる。したがって、電気刺激閾値からは、受容器や神経線維の種類を確定することができないと思われる。

自然刺激である下顎の抑制に対してスパイク頻度の変化が認められた 27 個のニューロンのうち、23 個はスパイク頻度が増加し、4 個はスパイク頻

度の減少を示した。これまでの研究から、関節の位置や運動の速度・方向の符号化には、順応の遅い受容器が関与することが明らかにされている³⁰⁾。また、視床³¹⁾や大脳皮質の連合野³¹⁾においても、同種の感覚を処理するニューロンは遅順応性の応答をすることが報告されている²⁷⁾。本研究で記録された TMJD. Neuron の中にも遅順応性応答を示すものが数多く記録された。

Dykes ら³³⁾は、ネコの 3a 野には主に深部感覚が、3b 野には主に皮膚感覚が再現されているとしているが、境界では重複があり、さらに 3b 野吻側のニューロンは遅順応性の応答を示すものが多いことを報告している。さらに Hore³⁴⁾は、Baboon の 3a 野ニューロンに投射する筋紡錘の Group I 求心性入力について分析し、後肢を伸ばしたときの速順応性の応答は初期群発発射型が最も多く、ついで遅順応性の動-静的応答型が多いとしている。前者および後者の動的応答は筋伸張の速度を符号化し、また後者の静的応答は筋長に依存して定常発射頻度を変化させる。このうち後者の応答は本研究で得られた Fa-sus. type ニューロンの応答に非常に類似している。このようなことから、Fa-sus. type ニューロンの動的応答が下顎の開口速度を符号化し、静的応答が下顎の位置感覚の情報処理を行っている可能性が示唆される。

もう一方の、Fa-tran. type ニューロンは比較的順応の速いタイプで、開口速度および角度に依存した応答変化を示さなかったため、このタイプのニューロンは、下顎の動きの有無判別に関係した働きを司っているものと想像される。

開口角度と神経応答との関係について、スパイク頻度が最大となる開口角度は、阿部¹⁾、Broton ら⁶⁾ともに最大開口位付近であるとし、我々の記録した Fa-type ニューロンの場合とは異なっていた。この違いについては、一次求心性神経線維あるいは脊髄の感覚核と大脳皮質との場所的相違があるため正確に比較することはできない。しかし、他の研究がその性格上、顎関節後方を支配する耳介側頭神経の関節枝のユニット活動しか対象とし得なかったことも原因の一つと考えられる。すなわち、ネコ顎関節前方および前内方は咬筋神経および後深側頭神経の関節枝の支配を受けてい

るため、これらの終末からの求心性情報がわれわれの記録したニューロンの応答特性との相違に寄与する可能性が考えられる^{1,35,36)}。また、Fa-type ニューロンに求心性情報を提供すると考えられる顎関節の固有感覚受容器について、真島ら³⁷⁾は前方と後方の関節胞に、小松³⁸⁾は前方外側部の関節胞滑膜層内に存在することを見いだしている。さらに Skoglund ら³⁹⁾によれば、ネコ膝関節においては可動範囲の中間のある角度に特異的に応答する神経線維も存在することが報告されている。

以上より、下顎の受動的な下制に応答する Fa-type ニューロンの応答性は一次求心性神経線維の性質に類似し、これらは小さな開口角度から中間角度にかけて応答が増加するものと、中間角度から最大開口角度にかけて応答が増加するものと、ふたつの種類が存在するということができる。

Mountcastle ら³¹⁾は無麻酔サルの膝関節の屈伸に対する視床 VB 核ニューロンの応答において、屈伸が釣り合った位置から最大の屈曲・伸展に至る非常に広い範囲の運動に応答するニューロンを記録している。これは一次求心性神経線維の応答が狭い範囲の回転角にしか反応しないのとは異なり、その約 4 倍の回転角に相当する⁴⁰⁾。このことは、膝関節由来の感覚情報が視床レベルである程度処理されていることを想像させる。これに対し、顎関節においては、一次求心性神経線維²⁾、三叉神経脊髄路核⁶⁾と第一性感覚野とで応答する開口角度の範囲が大きく変わることはないように思われる。このような膝関節と顎関節における結果の違いが、それぞれの関節情報の質的違いによるものか、TMJD. Neuron に収束する他の感覚入力の影響によるのか、あるいは動物種の相違によるかは不明である。

最後に、Dp-type TMJD. Neuron については記録された数が少数のため、ニューロンの性質を他の type のニューロンのようにある型に当てはめて論ずることはできない。しかし、稲井²⁷⁾も耳介側頭神経のユニット応答のなかに顎関節の回転によりスパイク頻度が減少するものがあることを報告している。おそらく、一次求心性神経線維のこのような情報が第一次体性感覚野にまで到達し

ているものと考えられる。

本研究では、顎関節の電気刺激に応答する SI ニューロンの性質について検索したが、我々が用いた自然刺激では、顎関節を選択的に刺激できない。このため、顎関節感覚入力以外の咬筋筋紡錘、皮膚、あるいは口腔粘膜感覚入力により、TMJD. Neuron 応答が変調を受けた可能性を否定することはできない。この点を明確にするため、今後、顎関節を選択的に自然刺激し、TMJD. Neuron の性質を検索する必要があると思われる。

結 論

ケタミン及びハロタン麻酔ネコ 大脳皮質第一次体性感覚野(SI)の3a 野と3b 野から、顎関節の電気刺激に応答する顎関節駆動ニューロン (TMJD. Neuron) 89個を記録し、それぞれの TMJD. Neuron の下顎の受動的下制に対する応答性を検討し、以下の結論を得た。

1. TMJD. Neuron は冠状回前方部の背側と腹側の2つの領域に別れて分布することが明らかとなった。さらに、記録と同側の顎関節の電気刺激に応答するニューロンと対側の電気刺激に応答するニューロンとに分けて見ると、同側のものの方が明らかに吻側に位置していた。しかしながら、Non-type, Fa-type, Dp-type の分布には違いが見られなかった。

2. TMJD. Neuron は3a 野に47個、3b 野に42個存在していた。この中で、Fa-type ニューロンは3a 野に18個、3b 野に5個、Dp-type ニューロンは3a 野にのみ4個存在した。層別に見ると、Fa-type ニューロンは3a 野でⅢ層に8.8%, Ⅳ層に4.4%, Ⅴ層に11.8%, Ⅵ層に1.5%, 3b 野でⅢ層に7.4%, Ⅳ層に1.5%存在し、3a 野Ⅴ層に最も多く存在した。Dp-type は3a 野のⅢ層に2.9%, Ⅴ層に2.9%存在した。

3. 下顎の受動的下制に応答する TMJD. Neuron の顎関節電気刺激に対する閾値は、開口反射の閾値で表わした場合、平均 1.2 ± 0.76 で、2以下のものがそれらの中の85.2%を占めていた。これ

に対し、Non-type 平均閾値は 4.3 ± 5.9 であり、前者の方が有意に低い閾値を示していた (Mann-Whitney の U-test: $p < 0.01$)。

4. 下顎の受動的下制に応答する TMJD. Neuron の電気刺激に対するピーク潜時は、平均 6.9 ± 5.9 msec で、10msec 以下のものがその中の92.8%を占めた。これに対し、Non-type のピーク潜時の平均は 30.9 ± 51.4 msec であり、前者が有意に短い値を示していた (Mann-Whitney の U-test: $p < 0.01$)。

5. Fa-type ニューロンはさらに順応の遅いニューロン (Fa-sus. type) 18個と、比較的順応の速いニューロン (Fa-tran. type) 5個にわけられた。Fa-sus. type ニューロンのうちの55.5%は、proportional differential の性質を有していた。Fa-sus.type ニューロンは開口角度の増加に従い、ピークスパイク頻度が増加し、これらのほとんどのは 10° 以下の非常に小さな開口角度からスパイク頻度の増加を開始していた。一方、Fa-tran. type ニューロンは、開口角度の増加にしたがって明らかなスパイク頻度の増加を示さなかった。

6. Non-type ニューロンは歯の軽い触刺激に応答するもの23個、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激に応答するもの19個 (うち侵害的機械刺激に応答するもの5個)、歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するもの9個、収束のないもの15個であった。Fa-type ニューロンは歯の軽い触刺激に応答するものが14個認められたが、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激あるいは侵害的機械刺激に応答するものは認められなかった。また、歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するものは認められず、収束のないものは9個であった。Dp-type ニューロンは歯の軽い触刺激に応答するものが3個認められたが、顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激あるいは侵害刺激に応答するものは認められなかった。また、歯の軽い触刺激と顔面皮膚または口腔粘膜の触刺激両者に応答するものが1個あった。

抄録：顎関節の電気刺激に応答する顎関節駆動ニューロン (TMJD. Neuron) 活動をネコ大脳皮質第一次体性感覚野から記録し、その分布と応答特性を検索した。本研究では、TMJD. Neuron 89個について検索を

行った。TMJD. Neuron は、下顎の受動的下制によりスパイク頻度が増加するもの (Fa-type: 23個)、頻度が減少するもの (Dp-type: 4 個)、変化が見られないもの (Non-type: 62個) に分類された。下顎の受動的な下制に应答する TMJD. Neuron の閾値は Non-type より有意に低く、電気刺激のピーク潜時は Non-type より有意に短い値を示していた (Mann-Whitney の U-test: $p < 0.01$)。Fa-type は、さらに、Fa-sus. type (Fa-sustained) と Fa-tran. type (Fa-transient) に分類された。Fa-Sus. type には下顎の受動的な下制の角速度および角度に依存して应答を変化させるものが見られ、開口速度ならびに角度を符号化していることが示された。下顎の受動的な下制に应答する TMJD. Neuron のほとんどは歯根膜・顔面皮膚・口腔粘膜からの入力を受け、これらの感覚とともに顎顔面口腔領域の運動感覚情報処理を司っていることが示唆された。

文 献

- 1) 許 重人：耳介側頭神経における顎関節の末梢神経機構に関する研究。歯基礎誌 32 : 159-173, 1990.
- 2) 阿部勝也：顎関節よりの求心性神経情報に関する研究。歯基礎誌 16 : 117-128, 1974.
- 3) 真島利雄, 河村洋二郎：顎関節嚢部よりの求心性信号が三叉神経運動核部活動に対して示す制御作用。日本生理誌 27 : 387-394, 1965.
- 4) 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.
- 5) Sessle, B. J. and Greenwood, L. F. : Input to trigeminal brain stem neurones from facial, oral, tooth pulp and pharyngolaryngeal tissues : I. responses to innocuous and noxious stimuli. Brain Res. 117 : 211-226, 1976.
- 6) Broton, J. B., Hu, J. W. and Sessle, B. J. : Effects of temporomandibular joint stimulation on nociceptive and nonnociceptive neurons of the cat's trigeminal subnucleus caudalis (Medullary dorsal horn). J. Neurophysiol. 59 : 1575-1589, 1989.
- 7) Sumino, R., Muramatsu, H., Hanashima, N., Naito, K., Tsuboi, Y. and Iwata, K. : Cortical processing of the temporomandibular joint (TMJ) noxious information in the cat. Satell. Symp. Neurogenic Trigeminal Pain (Abstr.) Göteborg, 1987.
- 8) Sumino, R., Iwata, K., Muramatsu, H. and Tsuboi, Y. : Response properties of neurons driven by electrical and mechanical stimulation of temporomandibular joint in cats. in Mechanobiological research on the masticatory system (Kubota, K.), pp. 104-109, VEB Verlag für Medizin und Biologie, Berlin, 1989.
- 9) 村松裕之, 岩田幸一, 坪井美行, 半藤芳和, 竹内正行, 新木嗣夫, 角野隆二：ネコ第一次体性感覚野・3a 野および 3b 野に分布する顎関節駆動ニューロンの応答特性。歯基礎誌 30 : 409-422, 1988.
- 10) Muramatsu, H., Tsuboi, Y., Iwata, K. and Sumino, R. : Response properties and distribution of TMJD. Neurons to jaw opening in the SI region of cat cerebral cortex. Neurosci. Res. Suppl. 9 : S168, 1989.
- 11) Kawamura, Y. : Variations of the cerebral sulci in the cat. Acta Anat. 80 : 204-221, 1971.
- 12) Hassler, R. und Muhs-Clement, K. : Architektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze. J. Hirnforsch. 6 : 377-420, 1964.
- 13) Iwata, K., Itoga, H., Hanashima, N. and Sumino, R. : Movements of the jaw and orofacial regions evoked by stimulation of two different cortical areas in cats. Brain Res. 359 : 332-337, 1985.
- 14) 糸賀 裕, 岩田幸一, 村松裕之, 近藤国晴, 藤井 幸, 半藤芳和, 角野隆二：ネコ顎顔面口腔領域に運動を引き起こす皮質運動野の再現 —皮質内微小刺激法による検討—。歯基礎誌 28 : 674-687, 1986.
- 15) Iwata, K., Muramatsu, H., Tsuboi, Y. and Sumino, R. : Input-output relationships in the jaw and orofacial motor zones of the cat cerebral cortex. Brain Res. 507 : 337-340, 1990.
- 16) Lund, J. P. and Sessle, B. J. : Oral-facial and jaw muscle afferent projections to neurons in cat frontal cortex. Exp. Neurol. 45 : 314-331, 1974.
- 17) Woolsey, C. N. : Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. in Biological and Biochemical Basis of Behavior (Harlow, H. F. and Woolsey, C. N.), pp. 63-81, 1958.
- 18) Felleman, D. J., Wall, J. T., Cusick, C. G. and Kaas, J. H. : The representation of the body surface in S-I of cats. J. Neurosci. 3 : 1648-1669, 1983.
- 19) Szentagothai, J. : Architecture of the cerebral cortex. in Basic mechanisms of the epilepsies (Jasper, H. H., Ward, A. A. and Pope, A.) pp. 13-28, Little Brown and Company,

- Boston, 1969.
- 20) Garraghty, P. E., Pons, T. P., Huerta, M. F. and Kaas, J. H.: Somatotopic organization of the third somatosensory area (SIII) in cats. *Somatosensory Res.* 4 : 333-357, 1987.
 - 21) Kaas, J. H.: What, if anything, is S-I ? Organization of first somatosensory area of cortex. *Physiol. Rev.* 63 : 206-231, 1983.
 - 22) 平 孝清, 松本範雄, 佐藤 匡, 鈴木 隆 : ネコの大脳皮質体性感覚野 SI における口腔構造物, 特に口唇, 歯肉, 歯根膜の再現と細胞構築. *歯基礎誌* 24 : 893-904, 1982.
 - 23) Taira, K.: The representation of the oral structures in the first somatosensory cortex of the cat. *Brain Res.* 409 : 41-51, 1987.
 - 24) Landgren, S. and Öllsson, K. A.: Low threshold afferent projections from the oral cavity and the face to the cerebral cortex of the cat. *Exp. Brain Res.* 39 : 133-147, 1980.
 - 25) Clark, F. J., Landgren, S. and Silfvenius, H.: Projections to the cat's cerebral cortex from low threshold joint afferents. *Acta Physiol. Scand.* 89 : 504-521, 1973.
 - 26) Shwaluk, S.: Initiation of reflex activity from the temporomandibular joint of the cat. *J. Dent. Res.* 50 : 1642-1646, 1971.
 - 27) 稲井哲司 : 顎関節刺激による二種の開口反射応答に関する研究. *歯基礎誌* 28 : 605-619, 1986.
 - 28) McGrath, P. A., Sharav, Y., Dubner, R. and Gracely, R. H.: Masseter inhibitory periods and sensations evoked by electrical tooth pulp stimulation. *Pain* 10 : 1-17, 1981.
 - 29) 三輪全三, 小野博志, 角野隆二 : ヒト歯髄の電気刺激により誘発される感覚と反応. *歯基礎誌* 23 : 565-575, 1981.
 - 30) 市岡正道 : 体性感覚. *新生理学 (上巻) - 動物機能編一 (問田直幹他) 第5版*, pp. 692-736, 医学書院, 東京, 1902.
 - 31) Mountcastle, V. B., Poggio, G. F. and Werner, G.: The relation of thalamic cell response to peripheral stimuli varied over an intensive continuum. *J. Neurophysiol.* 26 : 807-834, 1963.
 - 32) Sakata, H., Takaoka, Y., Kawarasaki, A. and Shibutani, H.: Somatosensory properties of neurons in the superior parietal cortex (area 5) of the rhesus monkey. *Brain Res.* 64 : 85-102, 1973.
 - 33) Dykes, R. W., Dasmusson, D. D. and Hoeltzell, P. B.: Organization of primary somatosensory cortex in the cat. *J. Neurophysiol.* 43 : 1527-1546, 1980.
 - 34) Hore, J., Preston, J. B., Durkovic, R. G. and Cheney, P. D.: Responses of cortical neurons (areas 3a and 4) to ramp stretch of hindlimb muscles in the baboon. *J. Neurophysiol.* 39 : 484-500, 1976.
 - 35) Greenfield, B. E. and Wyke, B. D.: The innervation of the cat's temporomandibular joint. *J. Anat. Lond.* 98 : 300-301, 1964.
 - 36) Klineberg, I.: Structure and function of temporomandibular joint innervation. *Ann. R. Coll. Surg. Engl.* 49 : 268-288, 1971.
 - 37) 真島利雄 : 顎関節部知覚神経支配の形態学的並びに神経生理学的研究. *歯基礎誌* 6 : 31-40, 1964.
 - 38) 小松賢一 : ネコ顎関節の構造と支配神経に関する組織学的研究. *歯基礎誌* 25 : 245-262, 1983.
 - 39) Skoglund, S.: Anatomical and physiological studies of knee joint innervation in the cat. *Acta Physiol. Scand.* 36.[suppl.]124, 1956.
 - 40) Skoglund, S.: Joint receptors and kineathesis. in *Somatosensory system. Hand book of sensory physiology* (Iggo, A), pp. 111-136, Springer, Berlin, 1973.
 - 41) 岩田幸一, 糸賀 裕, 生川あい子, 花島直樹, 青木亥一郎, 角野隆二 : ネコの三叉神経系固有感覚入力(咬筋入力, 顎関節入力, 歯根膜)の大脳皮質への投射様式 - 誘発電位の層的解析 -. *歯基礎誌* 26 : 1152-1164, 1984.
 - 42) Iwata, K., Itoga, H., Ikukawa, A., Hanashima, N. and Sumino, R.: Distribution and response characteristics of masseteric nerve driven neurons in two separate cortical projection areas of cats. *Brain Res.* 342 : 179-182, 1985.