ネコ咀嚼運動遂行における口周囲部と 舌より表在性の入力を受ける SI ニューロンの役割

平 場 久 雄 葭 田 多 美 子 辻 本 知 尋
角 野 隆 二

日本大学歯学部生理学教室

〔受付：平成3年3月3日〕

Functional role of SI neurons received superficial input from perioral parts and tongue during mastication in the cat awake

Hisao Hiraba, Tamiko Yoshida, Chihiro Tsujimoto,
and Ryuji Sumino

*Department of Physiology, School of Dentistry University
1-8-13 Kanda-surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo 101*

〔Accepted for publication: March 3, 1991〕

Key words: The first somatosensory cortex / areas 3a and 3b / mastication / mastication-related neurons / cats awake

Abstract: This study was undertaken to investigate the functional role of SI neurons which received input from intraoral structures and facial segments during mastication. A total of 582 single neurons were recorded in the SI cortex of 8 cats awake. About 60 % of 549 identified neurons showed neuronal activity change during mastication (mastication-related, MR, neurons). MR neurons received input from peripheral parts which were easy to stimulate during mastication. 94 % of MR neurons showed the rhythmical burst firing during mastication and 70 % of them received superficial input. Especially, some MR neurons which received superficial input from tongue showed a sustained burst of activities during ingestion. Some MR neurons which received input from the perioral parts showed the difference of activity patterns by directions which were stimulated.

These findings suggest that MR neurons that received superficial input are necessary for control of movements for performance of mastication.

緒 言

全身に分布する体性感覚の受容器は、外界の刺激を受容するばかりでなく、体肢の相対的位置あるいは筋に発生する力などを知覚する。とくに後

者は、運動感覚とも呼ばれ、これらの感覚は深部の関節、筋および腱に分布する受容器からの情報が基礎となると考えられる¹⁾。体性感覚受容器からの感覚入力、脊髄あるいは脳幹のレベルにおいては反射性に筋のコントロールを行なっている。また、感覚入力が大脳皮質のレベルまで上行

し筋をコントロールする経路は、transcortical reflex (皮質経路性反射) として知られている²⁾。とくにこの反射は、筋紡錘からの求心線維 (group I) が体性感覚野 3a 野に投射し、さらに 3a 野から運動野へ直接投射して筋をコントロールしている³⁾。すなわち大脳皮質を介する運動制御にも、筋紡錘が重要な働きをしていることが示唆される。

顎顔面領域の運動制御にも咀嚼筋中の筋紡錘と顎関節にある関節の固有受容器が重要な役割を果たしている^{4,5)}。しかし、顔面領域の表情筋などには筋紡錘がないことが知られている^{6,7)}。さらに、ネコでは舌にも筋紡錘がないという報告がある^{8,9)}。それでは、このような領域の複雑な運動の制御はどのように行なわれているのであろうか。

最近、Johansson et al.^{10,11)} や McClean et al.¹²⁾ は、ヒトの顔面領域の末梢神経や視床の後内側腹側核 (VPM) より会話、咀嚼、嚥下時の神経線維の活動あるいは視床の細胞活動を記録した。そして彼らは、顔面口腔領域の末梢の機械受容器からの感覚情報が、知覚情報のみならず顎顔面領域の運動の制御に重要な働きをしていると提唱した。また、Inoue et al.¹³⁾ は、ウサギの咀嚼運動パターンは、三叉神経系の求心路を切断すると変化することを報告している。さらに、体性感覚入力に投射している第一次体性感覚野 (SI) 手の領域について、Iwamura et al.¹⁴⁻¹⁷⁾ は、慢性的なネコとサルで手の位置あるいはその動きにより神経活動が変化することを述べている。そして、彼らは覚醒のサル体性感覚野の手指領域で皮膚あるいは関節からの入力を受ける細胞付近へ GA-BA agonist (muscimol) を微量注入した。その結果両者の注入部位共に、巧妙な手の動きの欠如を誘発したことを報告している^{18,19)}。

すなわちこれらの知見は、固有感覚以外の皮膚からの表在性感覚入力も運動の制御に対し重要な役割を演じていることを示唆している。

そこで我々は、顎顔面領域の運動における SI ニューロンの役割を知る目的で、顎顔面口腔領域の総合した運動と考えられる咀嚼運動時に発火活動を変化したニューロンについて調べた。

材料および方法

この実験には、体重 2.5-3.5kg の成猫 8 匹を使った。手術が行なわれる前に、ネコは実験室および実験者に慣れさせた。

1. 手術過程

手術は無菌的に麻酔下 (katamine 16mg/kg im., pentobarbital sodium 25mg/kg ip.) で、2 段階に分けて行なわれた。第一段階は脳定位固定装置を用い猫の頭部を固定するための 2 本のメタルボルトを頭蓋骨に埋め込んだ。頭部の毛を除毛後、頭部正中部の皮膚を前頭部から後頭部まで切開した。続いて両側の側頭筋の起始部を頭蓋骨より分離し、頭蓋骨を露出した。露出した頭蓋骨表面に 14 本の小さいスクリューを埋め込み、頭部固定のための 2 本のメタルボルトとともに歯科用レジンにて埋め込んだ。

手術回復後ネコは、頭部を固定した状態で箱の中にいれ、顎顔面口腔内領域に自然刺激を与えても、また食物の摂取、咀嚼、あるいはミルク等の飲食を行なわせても暴れないように慣れさせた。

約 1 カ月の後、第二段階として、チャンバー、筋電図記録用電極と顎運動軌跡記録用ダイオード取付け用スクリューの埋め込み手術を行った。チャンバーは、左側前頭部の頭蓋骨を外側 S 状回と冠状溝が露出するように開頭し (直径 2 cm)、その上にチャンバーを置き歯科用レジンにて頭蓋骨に固定した。チャンバー内は、生理的食塩水を満たし、キャップで密閉した。実験の開始時は、チャンバー内にミネラルオイルを満たし、X-Y スケールを備えたマイクロドライブ (Narishige MO-95) をその上に装着した。

筋電図記録用電極は、テフロンコートしたステンレス線 (直径 100 μ m) を右側の咬筋、顎二腹筋、舌筋そして側頭筋に慢性的に埋め込んだ。顎運動軌跡記録用ダイオードは、オトガイ部に埋め込んだ小さなスクリューに固定した。

2 ニューロンの記録とデーターの解析

ネコは頭部を固定した状態で箱の中に入れ実験を行なった。実験は 1 日 2~3 時間にとどめ、単一ニューロン活動は、ガラスコートした白金イリジウム電極 (4-6 M Ω) を使用し、チャンバー

を介して左側前頭部より記録した。記録したニューロンは、受容野、感覚種、咀嚼運動時のニューロン活動様式等をしらべた。とくに機械的刺激に対して応答したニューロンは、6種類の von Frey hair (No. 1=1.2N/cm², No. 2=9.1N/cm², No. 3=25.7N/cm², No. 4=34.9N/cm², No. 5=100.0N/cm², No. 6=160.0N/cm²) によりその閾値も調べた。ニューロンの性質を調べた後、咀嚼運動時におけるそれらニューロンの活動様式についてさらに検索した。

データの解析は、一定量の食物(魚のすりみ、にぼし、サラミ)やミルクを与えて誘発した咀嚼運動時のニューロンの発火様式と顎運動軌跡、筋電図などとの関係を調べた。咀嚼運動の1サイクルは、顎の開口位(顎の最挙上位置)からつぎの開口位までとした。そしてこの1サイクルは、顎の開口相と閉口相にわけられた²⁰⁾。すなわち、咀嚼運動は、顎の開口位(b)、開口相(b~c)、開口位(aとc、開口相から閉口相への変位位置)、閉口相(a~b)の繰り返しにより構成されている(Fig. 1D)。ニューロン活動と各種生理的パラメータを同時記録したデータは、掃引速度を変えて再生し、咀嚼運動、筋電図活動とニューロン活動との関係を検索した。さらにニューロン活動と顎運動軌跡との関係は、マイクロコンピュータ(VC-11 and QC-111J, averaging-histogram analyzer, 日本光電)で、ニューロン活動が顎運動のどの相(開口相、閉口相)あるいはどの位(開口位、閉口位)で変化するかについて検索した。ニューロン活動と顎運動との関係は、通常5msのbin widthsをもったヒストグラムにて、0msをトリガー点(顎運動の開口位, Fig. 1Dのbの位置)としてニューロン活動を7サイクル加算したものでしめた。また、顎運動軌跡は、7サイクルの平均値をしめす。

3. 記録部位の同定

各電極の挿入の終了後、電極先端より定電流(10 μ A)を10秒間通電し1~3個のelectric lesionsが作られた。動物は、実験終了後ペントバルビタールで深く麻酔を行ない0.9%の生理的食塩水と10%ホルマリンで灌流固定した。脳摘出後10%ホルマリンに2~3日浸析後、50 μ mの凍結

切片を作成、クリスタルバイオレットにてニッスル染色した。トラックとニューロンの記録部位の同定は電極の侵入部位、electric lesionsの数と表層からelectric lesionsまでの距離を計測することにより行なった。

また細胞構築学的境界は、Hassler, R und Muls-Clement, K²¹⁾の分類にしたがった。

結 果

1. 顎顔面口腔内領域より入力を受ける体性感覚野ニューロンの特色

覚醒のネコ8匹の第一次体性感覚野(特に3aと3b野)より582個のニューロン活動が記録された。その内、顎顔面口腔領域に受容野を持つニューロンは、549個同定された。ほとんどのニューロンは、口腔内(29.1%)あるいは顔面(70.3%)に局限した受容野を持っていた。口腔内と顔面皮膚にまたがる受容野を持つニューロンは、全体のわずか0.5%のみであった。とくに、口腔内に受容野を持つニューロン160個のうち、約50%は舌からの入力を、約25%は歯根膜からの入力を受けていた。また顔面領域に受容野を持つニューロン386個のうち、約40%は口周囲部よりの入力を受けていた。

記録したニューロンは、機械刺激に対する応答特性によって以下のように分類した。

(1) 顔面皮膚(あるいは鼻・口腔内粘膜)の毛の屈曲、軽い触・圧刺激に応答するニューロンは、表在性タイプ(superficial type)のニューロンとした。(2) 顔面皮膚(あるいは鼻・口腔内粘膜)の強い圧刺激、タッピングに応答したニューロンは深部タイプ(deep types)のニューロンとした。深部タイプは、(3) 顎関節部の皮膚に局限した受容野を持ち、下顎の受動的な下制により応答したニューロンが、顎関節タイプ(tmj type)のニューロンとし、(4) 咬筋あるいは側頭筋部の強い圧刺激に応答し、下顎の受動的な下制により応答したニューロンが、筋タイプ(muscle type)のニューロンとした。そして、上記の顎関節や筋タイプ(proprioceptive type)以外の深部タイプを“他の深部タイプ(other deep type)”として分類した。また、(5) 歯牙の圧刺激、タッピングに応答し

Table 1 Classification of oral-facial SI neurons in areas 3a and 3b.

types	superficial	deep	
		other deep	
A. intraoral region			(perio.)
tongue	56	28	
palate	13	0	
gingiva	9	3	
buccal mucosa	9	4	
teeth	0		38
subtotal	87	35	38
B. facial region			(proprio.)
vermilion border	22	2	
perioral part	127	30	
nose	19	3	
whisker hair	57	0	
maxilla	17	14	
mandibular	28	18	
tmj type	0		10
muscle type	0		6
other facial	20	13	
subtotal	290	80	16
C. intra. & facial.			
	3	0	
subtotal	3	0	
E. total	380	153	38, 16
F. unidentified	33		

n=582

other facial: other facial region (orbital, frontal region and so on)

たニューロンは、歯根膜ニューロン (periodontal type) とした。詳細は、Table 1 にしめす。さらに、顔面皮膚、口腔内粘膜や歯根膜から入力を受けるニューロンは、6種類の von Frey hair によって、その閾値をしらべた。その結果、顔面皮膚や口腔内粘膜の表在性タイプのニューロンはほとんどが von Frey hair No. 3 以下で応答し、歯根膜ニューロンはすべてが von Frey hair No. 3 以上で応答した。

つぎに我々は、各種食物 (魚のすりみ、にぼし、サラミ) やミルクを与えた時に誘発される、顎顔面口腔内諸構造物の総合的運動である咀嚼運動時の SI ニューロンの活動様式について調べた。そして、顎顔面口腔内領域に受容野を持ち、咀嚼運動時にニューロン活動を変化した SI ニューロンを mastication related (MR) ニューロンとし

Table 2 Classification of MR neurons in areas 3a and 3b.

types	superficial	deep	
		other deep	
A. intraoral region		(perio.)	
tongue	52	21	
palate	10	0	
gingiva	2	2	
buccal mucosa	8	3	
teeth	0		27
subtotal	72	26	27
B. facial region		(proprio.)	
vermilion border	9	2	
perioral part	30	20	
nose	2	1	
whisker hair	8	0	
maxilla	2	4	
mandibular	3	11	
tmj type			8
muscle type			3
other facial	2	3	
subtotal	140	41	11
C. intra. & facial		0	
subtotal	1	0	
E. total	91	68	27, 11
F. unidentified	11		

n=329

た。MR ニューロンは、549個の SI ニューロンのうち約60%であった。また、口腔内に受容野を持つ SI ニューロンのうち78%が MR ニューロンであり、顔面領域に受容野を持つ SI ニューロンのうち50%が MR ニューロンであった。特に、舌と歯根膜より入力を受ける SI ニューロンの87%と71%は、それぞれ舌と歯根膜の MR ニューロンであった。そして、口周囲部より入力を受ける SI ニューロンの65%は、口周囲部の MR ニューロンであった。顎関節タイプのニューロンは、80%が咀嚼運動に関連した MR ニューロンであった。

すなわち、MR ニューロンは、食物の動き、顎や舌の運動により直接刺激される部位、即ち口腔内と舌と歯根膜、顔面領域の口周囲部と顎関節からの入力を受けるものの割合が高かった (Table 2)。

Fig. 1 The relationship between MR neuronal activities and jaw movements during mastication. Data show the discharge of MR neurons in associated with the jaw movements during mastication. Each dark area in cat's face and intraoral cavity shows the receptive fields in the perioral part (A), tongue (B), periodontum (C) and the tmj (D). Histograms sum 7 cycles in the adjacent closing-point (vertical bars on Oms) of jaw movements during mastication. Discharges have been collected in 5msec bins width. The lower traces show the trajectory of jaw movement. The format and conventions described here will be used throughout this paper.

Fig. 2 Activity patterns of perioral neurons with the difference of the directional sensitivity. These neurons with the receptive field of the same position of the perioral part, responding to hair bending. A. Neuron with the directional sensitivity of every directions. B. Neuron with the directional sensitivity from the downward to the upward and from the posterior to the anterior directions. C. Neuron with the directional sensitivity of the diagonal line from the downward to the upward. Note that neurons "a and b" with the directional sensitivity from the downward to the upward showed the rhythmical burst firing during mastication.

2. MR ニューロンの特色

顎運動に対する MR ニューロンの発火様式を検索するために、ニューロン活動が顎運動のどの位（開口位、閉口位）あるいはどの相（開口相、閉口相）に一致して発火しているかについて調べた。Figure 1は、口周囲部（A）、舌（B）、歯根膜（C）および顎関節（D）に受容野をもつニューロンの咀嚼運動時の発火様式をしめしたものである。それぞれのネコの顔面口腔内の挿入図の黒塗の部位と細胞活動は、受容野の位置と適刺激での応答をしめす。また、それぞれのヒストグラムは、各ニューロン活動と咀嚼運動との関係を調べたものである。ヒストグラムは、咀嚼運動時の顎の開口位を trigger 点に定め7サイクルのニュー

ロン活動を加算した。また顎運動軌跡は、ヒストグラムを作成した顎運動の閉口位を trigger 点として7サイクルを平均加算した。Fig. 1 A は閉口位で、Fig. 1 B は開口相、開口位、閉口相で、Fig. 1 C は開口相、開口位、閉口相、で、そして Fig. 1 D は開口相、開口位、閉口相でそれぞれニューロン活動の増加が観察された。

以上のように顎運動に対する MR ニューロンの発火様式を検索すると、94%の MR ニューロンは、咀嚼運動時にリズムカルな活動をしめしていた (Fig. 1)。そこで、特に多くの MR ニューロンが記録できた口周囲部、舌、そして歯根膜の入力を受けているニューロンと、MR ニューロンの割合が高い顎関節からの入力を受けるニューロ

B6302

Fig. 3 Activity of a MR neuron with the receptive field on the tongue, responding to light touch. A. The site of the penetration. B. The site of the recording (*). The receptive field showed as hatched circle on the contralateral tip of tongue in B. The "light" shown to the right of the intraoral cavity showed the type of most adequate stimuli: light mechanical stimulation of the tip of the tongue. C. Response of this neuron during mastication. D. Histogram of the relationship between unit activities and jaw movements. Note that this neuron is observed a sustained burst firing during ingestion (D, a) and the irregular burst firing after ingestion (D, b).

ンについて咀嚼運動とニューロンの発火活動との関係を詳細に調べた。

1) 口周囲部に受容野をもつニューロン

口周囲部より入力を受ける SI ニューロンは、157個記録され、MR ニューロンは、約65%であった。そして口周囲部に受容野を持つ MR ニューロンは、80%が表在性タイプであった。これらのニューロンは、咀嚼運動時に顎の運動に従ってリズムカルな発火活動をしめた。特に上口唇に受容野を持つニューロンは、顎の運動により上下する下口唇の刺激によってリズムカルな発火活動が誘発された。また、口周囲部に受容野を持つ SI ニューロンの25%は、特異的な刺激方向選択性を持っていた。これらニューロンの咀嚼運動時の発火様式は、刺激方向選択性の性質により相違して

いた。

Fig. 2 は、上口唇正中付近に受容野を持ち、毛の屈曲に対して応答したニューロンが、咀嚼運動時にどのような発火様式をするかをしめす。Fig. 2 A は、特異的な刺激方向選択性を持たずどの方向の毛の屈曲刺激に対しても応答したニューロンである。Fig. 2 B は、下方から上方への毛の屈曲刺激と外側から正中への刺激に対して特異的に応答した。また Fig. 2 C は、外側下方から正中上方への斜上方の刺激に対して特異的に応答した。それぞれのニューロンの咀嚼運動時の発火活動は、初めの2つの例がリズムカルな活動をしめたのに対し、最後の例はほとんど発火活動をしめなかった。

2) 舌に受容野を持つニューロン

Fig. 4 Activity of a MR neuron with the receptive field of periodontum, responding to tapping to teeth. This neuron responds to tapping of the antreior to the posterior stimuli. A. The site of the penetration. B. The site of the recording (*). The receptive field showed as hatched teeth in B. The "deep" shown to the right of the intraoral cavity indicated the type of most adequate stimuli: tapping to teeth. C-a. Response of this neuron during mastication. The third and forth traces showed the activities of the left side of a digastric and a genioglossus EMGs. C-b. Expansion the bottom arrow in C-a. Note that this neuron is observed the rhythmical burst firing to be evoked by the movements of the retraction of the tongue during mastication.

舌からの入力を受ける SI ニューロンは、84個記録され、その内の約90%は MR ニューロンであった。そして舌に受容野を持つ MR ニューロンの71%は、表在性タイプであった。ニューロン活動の変化は、咀嚼運動時に舌自体が動くことにより、あるいは舌が他の口腔内諸構造物や食物等に触れることによりニューロン活動の変化が誘発された。これらニューロンのうちほとんどのものは、咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめした。たとえば、リズムカルに発火した例は、食物摂取時の舌出し (Fig. 1 B) あるいは引っ込めに一致してニューロン活動の増加が認められたもの

がある。しかし、Fig. 3 の例は、咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめした例とは異なる。このニューロンは、舌尖部に受容野を持ち、触刺激に対して応答した MR ニューロンの例である。このニューロンは、食物の摂取時に持続的なニューロン活動をしめし、食物の摂取後は顎運動には関連しない群発発火が観察された。

3) 歯根膜に受容野を持つニューロン

歯根膜からの入力を受ける SI ニューロンは、38個記録された。その内の約70%のニューロンは、咀嚼運動時にニューロン活動を変化した。また、歯根膜ニューロンのうち特異的な刺激方向選

Fig. 5 The property of the periodontal neurons with the different threshold value. The property of neurons responded to tapping or pressure to a teeth (the contralateral lower canine). A. Neuron responded to the intensity of v.F. hair No.3 (25.7 N/cm²). B. Neuron responded to the intensity of v.F. hair No.6 (160.0 N/cm²). Note that the neuron in A showed the rhythmic activities during mastication and that in B did the temporary burst activities when the hard food was clashed and the upper and the lower teeth grinded.

択性を持つものは、42%であった。咀嚼運動時のリズムカルな発火活動の誘因を実際に確認することは難しいが、実験者の観察によると、舌運動時に舌が歯牙に触れることによって、あるいは咀嚼運動時に上下の歯牙が接触することによってニューロン活動が増加したと思われる。なお歯根膜入力を受けるニューロンは、6種類の von Frey hair によって、その閾値をしらべた。その結果、歯根膜ニューロンは、すべてが von Frey hair No. 3 以上で応答した。そのうちとくに咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめすニューロンは、von Frey hair No. 3 あるいは NO. 4 のものがほとんどであった。

Fig. 4 は、歯牙刺激に対して応答し、咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめした例である。このニューロンは刺激方向選択性を持ち、特に顔面前方から口腔後方への上顎6前歯の刺激に対して応答した。そして、ニューロンの発火は、咀嚼

運動時の閉口位に一致して観察された (Fig. 4 C-b)。このニューロンの発火の誘因を確認することは困難であるが、実験者の観察によると、この発火は、咀嚼運動時に顎を閉口したときに、舌引込めあるいは口唇部の緊張などにより前歯が口腔の内側方向に刺激されたものと思われる。

Fig. 5 は、歯根膜ニューロンのうち下顎の対側犬歯に受容野を持ち、それぞれ閾値が異なるものについてしめした。Fig. 5 A は、von Frey hair No. 3 の刺激閾値に対して応答し、咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめした。しかし、Fig. 5 B は、von Frey hair No. 6 の刺激閾値に対して応答し、咀嚼運動時のリズムカルな発火活動をしめさなかった。すなわち、咀嚼運動時のニューロンの発火様式は、リズムカルに発火するものがほとんどであったが (Fig. 4, 5 A), von Frey hair No. 5 あるいは No. 6 で応答したような歯根膜ニューロンは、咀嚼運動時に一過性の群

F1809

Fig. 6 Activity of a MR neuron with the receptive field on a restricted tmj region of face, responding to the passive manipulation of jaw by hand and to tapping to the receptive field. Neuronal activities were seldom observed during mastication, except for on the wide mouth opening. A. The site of the penetration. B. The site of the of the recording (*). A receptive field showed as hatched circles of the cat's face in B. The "deep" shown to the right of the face indicated the type of most adequate stimuli: tapping to the contralateral sites of tmj region. C. Response of this neuron during mastication and then the wide mouth opening. D. Response of the passive manipulation of mandible by hand.

発発火をしめしたものが多く観察された (Fig. 5 B)。

4) 顎関節に受容野を持つニューロン

顎関節から入力を受けるニューロンは、3a 野では6個と3b 野では4個記録されたがほとんどのものは3a 野と3b 野の境界に局限していた。そして、咀嚼運動時にリズムカルな発火活動をしめした (Fig. 1 D)。いくつかのものは、Figure 6 にしめしたように咀嚼運動時にはほとんど発火活動はしめさないが、咀嚼運動後に大きく開口したときに群発発火をしめした。さらに、このニューロンは下顎を受動的に指により下制した場合、すなわち通常の開口運動より大きく開口した時の

みに群発発火を認めた。顎関節に関係したニューロンは、以上のようなニューロンの発火様式より通常の咀嚼運動時に発火するニューロンとそれよりさらに大きく開口した場合にのみ発火するニューロンが認められた。

考 察

運動の調節に関係した体性感覚受容器は、筋紡錘を初めとして関節や臓器官からの固有受容器が重要である¹⁾。たとえば、食物の摂食、粉碎のためには、顎関節からの情報により顎の開口度を調節し、咀嚼筋にある筋紡錘により運動が制御されねばならない^{4,5)}。しかし、我々が記録した顎顔面

口腔内領域の筋や顎関節からの入力を受けているニューロンは、記録した SI ニューロンの 3% にしかすぎない。これらの固有受容器からの入力を受けるニューロンは、咀嚼運動の制御に重要であろうが、その他 90% 以上をしめる体性感覚入力も運動の制御に対し何らかの働きをしていることが推察される。

皮膚受容器からの入力を受ける SI ニューロンが、運動の制御に関係しているかどうかについては、Iwamura らのグループ^{18,19)}が第一次体性感覚野の手の領域へ GABA agonist (muscimol) を微量注入し、熟練した手の動きが障害されたことをしめした報告からも示唆される。特に彼らは、関節などの固有受容器からの入力を受ける部位のほかに、皮膚表層からの入力を受けている部位への muscimol の注入でも同様に手の動きの障害を引き起こすことを報告している。即ち、手指の場合には皮膚受容器も、ある物が受容器上の皮膚に触れた時に、その刺激が受動的なものであるか能動的なものであるかを区別し、認識することができ随意運動の制御に関与していることが推察される²²⁾。

顎の開閉についての情報は、顎関節 (Fig. 1 D, Fig. 6) あるいは咀嚼筋からの固有受容器より得ることが可能である^{4,5)}。しかし、顎の開閉と口唇の開閉とは必ずしも一致して起こるものではない。例えば食物の摂食時は、適度に開口し食物を粉碎しながら口腔内へ取り入れ、そして咀嚼時は、口唇を閉じて顎を開閉させねばならない。すなわち一連の咀嚼過程の中で、口唇部の動きは状況に応じて精細に制御されることが必要である。しかし、口周囲部の筋ではほとんど筋紡錘は存在しない^{6,7)}。このためには、皮膚受容器がその代用をせねばならないことが推察される。

舌の運動は、食物などを摂取するために口腔外へ舌を出したり引っ込めたりする運動と、嚥下しやすい食塊を作るために食物を口腔内で粉碎するために臼歯部へ移動する運動がある。ネコなどの食物の摂取は、食物の性状により噛みつき粉碎したり、あるいは舌出しと舌引っ込めによって口腔内へ取り入れる。特に後者の場合は、舌の位置感覚が重要であり、口腔から食物の距離により舌出

しを調節せねばならない。即ち、舌筋は咀嚼筋のように骨に付着し 2 次元的に骨を動かすのではなく、複雑に交差した筋束により 3 次元的に動く。そのためには舌筋の筋紡錘は顎筋のそれ以上に発達していてもよいように思われる。しかし、舌筋に関しては、言語を持つと言われるサル以上の霊長類は筋紡錘が多数存在するといわれているが、顎筋と比較して顕著に多いわけではなく²³⁻²⁵⁾、さらにネコでは存在しないという報告もある^{8,9)}。一般的に、多くの固有受容器からの入力は、第一次体性感覚野の 3a 野に投射していることが知られている²⁶⁻²⁸⁾。ところが我々の記録は、舌からの入力を受ける 3a 野ニューロンの半数以上が軽い触刺激に対して応答した表在性タイプであった。このことは、舌が食物を摂取する場合の運動制御にも、表在性受容器からの感覚情報も重要な働きをしていることが推察される。さらに、Figure 3 に示したような表在性タイプのニューロンが、口腔内の状態によって持続的な発火と群発発火をすることにより口腔内の状態をモニターし、適切な口腔内の舌の運動制御を行なっていると考えられる。

歯根膜ニューロンについては、森本²⁹⁾が咀嚼力の調節に関与していることを報告している。我々は、歯根膜からの入力を受ける SI ニューロンが歯牙の刺激に対して、相違した閾値のものを観察した。これらの歯根膜ニューロンは、食物の硬さ、弾力性などの性状を認知していると考えられる (Fig. 5)。また我々の咀嚼運動時のニューロン活動の記録より、歯根膜ニューロンのもう一つの役割が暗示された。それは口腔内における舌運動の制御である。舌は咀嚼運動時に歯牙によって噛まれたりせず顎や顔面の運動と協調して働かなければならない。すなわち舌は運動時にたえず歯牙の位置と自分自身の位置を正確に認識していなければならない。そのためには、舌が歯牙に触れることにより発火する歯根膜ニューロンは、舌の位置を知覚するには必要である (Fig. 1 C)。さらに、いくつかの歯根膜ニューロンは刺激方向選択性の性質をも持つことから、歯牙に対して加えられる刺激の方向など詳細な情報を知覚することができると思われる (Fig. 4)。舌と歯根膜、両者からの体性感覚情報により、舌の運動をより精密

に制御できると考えられる。

咀嚼時の顎、口唇、舌、などの動きは、一つの総合運動としてまとめと考えられる傾向がある。また、咀嚼運動は常に物を粉碎する咀嚼筋に注目されてきた。しかし、咀嚼運動遂行には、顎顔面口腔内の各諸構造物がそれぞれ協調して働らねばならない。即ち、大脳皮質体性感覚野は、咀嚼運動時に刺激された末梢受容器から送り出されるばらばらの感覚情報を統合し、顔面口腔内諸構造物の協調運動のための感覚情報を提供していると考えられる。そして円滑な咀嚼運動が遂行されると思われる。

結 論

覚醒のネコを用い、咀嚼運動時の大脳皮質第一次体性感覚野 (SI) のニューロン活動を記録し、顎運動や筋電図活動 (舌筋、咀嚼筋、顎二腹筋) との関係を調べ、以下のような結果を得た。

1. 同定された SI ニューロン (549) のうち、咀嚼運動時にそのニューロン活動を変化した MR (mastication related) ニューロンは、約60%をしめた。

2. 顎関節タイプの SI ニューロンは、ほとんどが MR ニューロンであり、顎の開口度の相違で特異的に発火するものが観察された。

抄録：咀嚼過程遂行における大脳皮質第一次体性感覚野 (SI) の機能を研究する目的で、覚醒のネコを用い咀嚼運動時の SI ニューロン活動の変化を記録した。同定された SI ニューロン (549) のうち咀嚼運動時にニューロン活動が変化した MR (mastication related) ニューロンは約60%をしめた。MR ニューロンは、食物の動き、顎や舌の運動により直接刺激される部位に受容野を持つものの割合が高く、その内94%は咀嚼運動に従ってリズムカルな発火活動を示した。また、舌ニューロンでは食物摂取時に持続的な発火を示すもの、口周囲部ニューロンでは刺激される方向によって発火様式が異なるものなどが観察された。MR ニューロンは、約70%が表在性タイプ (毛の屈曲、軽い触刺激で応答) であった。このことより、MR ニューロンは咀嚼時の運動や口腔状態のモニターの働きをしていると思われる。そして、円滑な咀嚼運動遂行のためには舌や口周囲部からの表在性の入力運動制御に重要な役割を演じていることが推察された。

文 献

- 1) 河原剛一、青木 藩：体性感覚、Ⅱ運動感覚：新生理科大系、9 感覚の生理学 (田崎京二、小川哲郎)、1 : 308-319, 1989.
- 2) 松波謙一：皮質経路の反射と随意運動。神経研究の進歩、28 : 47-57, 1984.
- 3) Zarzecki, P., Shinoda, Y. and Asanuma, H. : Projection from area 3a to the motor cortex

3. MR ニューロンのうち、94%は咀嚼運動に従ってリズムカルな発火活動をしめた。これらのニューロンは、咀嚼運動のモニターの働きをしているものと推察される。

4. MR ニューロンのうち、約70%は毛の屈曲、軽い触・圧刺激で応答した表在性タイプであった。

5. 特に舌に受容野を持つニューロンは、食物摂取時に持続的に発火し、摂取後はバースト状の発火しめすものが観察された。これらニューロンは、口腔内の状態を知覚することが推察された。

6. また口周囲部に受容野を持つニューロンは、刺激される方向によって発火様式が異なるものなどが観察された。これらニューロンは、運動している方向あるいは食物などで刺激される方向を知覚することが推察される。

以上より、円滑な咀嚼運動遂行のために必要な感覚情報は、顎関節の MR ニューロンのみではなく、表在性の入力を受ける MR ニューロンも関与していることが推察された。

謝辞：稿を終えるにあたり、研究面のご指導と論文のご校閲を賜りました東邦大学医学部第一生理学教室岩村吉晃教授に深甚な謝意を表します。

なお、本研究は昭和63年度と平成元年度日本大学歯学部佐藤研究費の交付によって行なわれたものです。

by neurons activated from group I muscle afferents. Exp. Brain Res. 33 : 269-282, 1978.

- 4) 森本俊文：咀嚼筋固有感覚と顎運動・顎反射。歯基礎誌 27 : 1-15, 1985.
- 5) 村松裕之、岩田幸一、坪井美行、半藤芳和、竹内正作、新木つぐ夫、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.

- 6) Nordin, M., Hagbarth, K-E., Thomander, L. and Wallin, U.: Microelectrode recording from the facial nerve in man. *Acta Physiol Scand* **128**: 379-387, 1986.
- 7) Dubner, R., Sessle, B. J. and Storey, A.: Peripheral components of motor control. In: *The Neural Basis of Oral and Facial Function*. pp 211-245, PLENUM PRESS, New York and London, 1978.
- 8) Blom, S.: Afferent influences on tongue muscle activity, a morphological and physiological study in the cat. *Acta Physiol. Scand.*, **49**: 15-51, 1960.
- 9) Nazruddin, S., Suemune, Y., Shirana, Y., Yamauchi, K. and Shigenaga, Y.: The cells of origin of the hypoglossal afferent nerves and central projections in the cat. *Brain Res.* **490**: 219-235, 1989.
- 10) Johansson, R. S., Trulsson, M., Olsson, K. A. and Westberg, K. -G.: Mechoreceptor activity from the human face and oral mucosa. *Exp. Brain Res.* **72**: 204-208, 1988.
- 11) Johansson, R. S., Trulsson, M., Olsson, K. A. and Abbs, J. H.: Mechanoreceptive afferent activity in the infraorbital nerve in man during speech and chewing movements. *Exp. Brain Res.* **72**: 209-214, 1988.
- 12) McClean, M. D., Dostrovsky, J. O., Lee, L. and Tasker, R. R.: Somatosensory neurons in human thalamus respond to speech-induced orofacial movements. *Brain Res.* **513**: 343-347, 1990.
- 13) Inoue, T., Kato, T., Masuda, Y., Nakamura, Y., Kawamura, Y. and Morimoto, T.: Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. *Exp. Brain Res.* **74**: 579-591, 1989.
- 14) Iwamura, Y. and Tanaka, M.: Functional organization of receptive fields in the cat somatosensory cortex, I: integration within the coronal region. *Brain Res.* **151**: 49-60, 1978a.
- 15) Iwamura, Y. and Tanaka, M.: Functional organization of receptive fields in the cat somatosensory cortex, II: second representation of the forepaw in the ansate region. *Brain Res.* **151**: 61-72, 1978b.
- 16) Iwamura, Y., Tanaka, M., Sakamoto, M. and Hikosaka, O.: Diversity in receptive field properties of vertical neuronal arrays in the crown of the postcentral gyrus of the conscious monkey. *Exp. Brain Res.* **58**: 400-411, 1985a.
- 17) Iwamura, Y., Tanaka, M., Sakamoto, M. and Hikosaka, O.: Vertical gyrus signaling active touch: a receptive field study in the conscious monkey. *Exp. Brain Res.* **58**: 412-420, 1985b.
- 18) Hikosaka, O., Tanaka, M., Sakamoto, M. and Iwamura, Y.: Deficits in manipulative behaviors induced by local injections of muscimol in the first somatosensory cortex of the conscious monkey. *Brain Res.* **325**: 375-380, 1985.
- 19) Iwamura, Y., Tanaka, M. and Hiraba, H.: Perceptual deficits deduced from monkey's manipulative behavior. An effect of muscimol injection into the somatosensory cortex (SI). *J. Physiol. Soc. Japan* **49**: 430, 1987.
- 20) Hiraba, K., Taira, M., Sahara, Y. and Nakamura, Y.: Single-Unit Activity in Bulbar Reticular Formation During Food Ingestion in Chronic Cats. *J. Neurophysiol.* **60**: 1333-1349, 1988.
- 21) Hassler, R. and Muhs-Clement, K.: Architektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze., *J. Hirnforsch* **6**: 377-420, 1964.
- 22) 岩村 吉晃：体性感覚と随意運動。日本臨床 **45**: 58-63, 1987.
- 23) 窪田金次郎：哺乳類顎運動に関与する咀嚼筋固有受容器の進化的展望。口病誌 **45**: 1-19, 1978.
- 24) 根岸考康：ヒトを含む霊長類の舌筋分化と筋紡錘分布。口病誌 **45**: 364-381, 1978.
- 25) 成田紀之：顎・舌運動制御にかかわる咀嚼筋および舌筋固有受容器感覚ニューロンの中枢分布—第Ⅱ法。舌筋固有感覚ニューロンの分布—。口病誌 **54**: 387-403, 1987.
- 26) Oscarsson, O. and Rosén, I.: Projection to cerebral cortex of large muscle spindle afferents in forelimb nerves of the cat. *J. Physiol., London*, **169**: 924-945, 1963.
- 27) Landgren, S. and Silfvenius, H.: Projections to cerebral cortex of group I muscle afferents from the cat's hindlimb. *J. Physiol., London*, **200**: 353-372, 1969.
- 28) Maendly, R., Ruegg, D. G., Wiesendanger, M., Wiesendanger, R., Lagowska, J. and Hess, B.: Thalamic relay for group I muscle afferents of forelimb nerves in the monkey. *J. Neurophysiol.* **46**: 901-917, 1981.
- 29) 森本俊文：咀嚼力調整に関与する歯根胞感覚の役割。歯医学誌 **8**: 18-24, 1989.