原 著

ネコ咀嚼運動実行時の大脳皮質顔面口腔領域の運動野, 感覚野と咀嚼野のニューロン活動

平 場 久 雄 山 口 や よ い 葭 田 多 美 子 鴨 川 紘 征

日本大学歯学部生理学教室

* 日本大学総合研究所病態生理研究室

〔受付：平成8年3月11日，受理：平成8年9月5日〕

Activities of mastication-related neurons in (MRNs) the orofacial motor, sensory and masticatory cortical areas of conscious cats

Hisao Hiraba, Yayoi Yamaguchi*, Tamiko Yoshida and Hiroyuki Kamogawa

Department of Physiology, School of Dentistry, Nihon University

**Division of Pathophysiology, Dental Research Center, Nihon University*

1-8-13 Kanda-surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo 101, Japan

[Received on March 11, 1996 ; Accepted on September 5, 1996]

Key words : orofacial motor cortex (M, C and P) / orofacial first somatosensory cortex (SI) / masticatory cortex (MA) / mastication-related neuron / conscious cats

Abstract : The motor effects induced by intracortical microstimulation (ICMS), suggested that there are three orofacial motor and masticatory cortical areas in cats ; the ventral bank of the cruciate sulcus (area M), the anterior part of the coronal gyrus (area C), the lateral wall of the presylvian sulcus (area P), and the masticatory cortical area (area MA). In the present study, to investigate the function of these four areas and the first somatosensory cortex (SI), single neuronal activities were recorded in each cortical area during mastication in 20 conscious cats. Many MRNs in areas C, P, M, MA and SI received inputs from the tongue and the perioral regions. Furthermore, the relationship between the activity pattern of MRNs and orofacial behavior during mastication was examined. MRNs in M and in P may control the tension of the perioral region and tongue movements. Sensory inputs evoked by masticatory movements were subdivided into perioral and tongue inputs in the SI. The sensory information is integrated in the MA and C. Integrated information will transport toward the M and the P.

These findings suggest that mastication is activated by the cooperation among various area (M, P, C, MA and SI).

抄録：ネコ咀嚼運動実行のための大脳皮質の役割を調べるために，運動皮質（C, P, M），咀嚼野（MA）と第一次体性感覚野（SI）で咀嚼運動関連ニューロン（MRN）を記録し，その発火様式と咀嚼時の顔面口腔行動の関連を調べた。その結果，ほとんどのMRNは各領域共通して，舌と口周囲部に受容野を持っていた。さらにニュー

ロン活動と顔面口腔行動からMのMRNは口周囲部の緊張を制御し、PのMRNは舌の運動に関連していることが推察された。そして、咀嚼による感覚情報はSIで、口周囲部と舌情報に分離され、口周囲部や舌の情報はMAやCで咀嚼実行に適した情報に再構築され、協調運動のための情報が運動皮質のMやPにフィードバックされると考えられた。すなわち、総合運動である咀嚼は、大脳皮質の各領域がそれぞれ協調して働くことにより成り立つことが示唆された。

緒 言

咀嚼は、食物を摂取し、粉碎し、唾液と混ぜ合わせ、食塊を作り、口腔後方へ運搬し、そして飲み込む一連の行動により成り立つ^{1,2)}。その際行われる咀嚼運動は、摂取した食物の粉碎をする咀嚼筋、粉碎しやすいように歯間へ食物を移動する舌筋、そして粉碎したものが口から飛び出さないように口周囲部を緊張させる顔面筋などの協調運動により実行される。咀嚼運動により作られた食塊は口腔後方へ運ばれ、最後に顔面筋、咀嚼筋と舌筋が同時に活動して随意的に嚥下される^{1,2)}。このような咀嚼運動は反射的に実行しているのではなく、摂取する食物の状態、口腔内での粉碎の程度や食塊の大きさなどを知覚し、咀嚼を確実に実行する。このため、末梢からの感覚情報は絶え間なく感覚野へ送られていると考えられる³⁾。そして、これら感覚野へ到達した感覚情報は、咀嚼運動が正確に成し遂げられるために、運動遂行に関連した大脳皮質の各領域へフィードバックされるものと推察される⁴⁻⁶⁾。

そこでわれわれは、顔面口腔領域の総合的な運動である咀嚼運動の実行と大脳皮質機能局在との関連を知る目的で、咀嚼運動に関係ある領域と考えられる運動野(C, PとM)、咀嚼野(MA)と第一次体性感覚野(SI)³⁻⁶⁾で咀嚼運動時のニューロン活動を記録し、それらの発火様式と咀嚼時の顔面口腔行動よりそれぞれの領域の連関を考察した。

材料および方法

この実験には、体重2.5~3.5 kgの成猫20匹を使った。手術が行われる前に、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(ketamine 16 mg/kg im., pentobarbital sodium 30 mg/kg ip.)で、2段階に分けて行われた。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。露出した頭蓋骨表層に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ネコの大きさにあった特性の箱の中に入れ、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、あるいはミルクなどの飲食を行わせても暴れないように慣れさせた。特に、覚醒ネコで実験を行う場合、実験台上に直接乗せて実験を行うより、ネコの大きさに合った箱あるいは袋などに入れると非常におとなしくなり、実験が容易に行えるようになる。

約1カ月後、第二段階として、テフロン製シリンドー型チャンバー、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。左側前頭部の頭蓋骨を十字溝および外側S状回が露出するように硬膜を残して開頭し、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)を双極(電極間距離5 mm)で左側の咬筋、顎二腹筋前腹、舌筋と側頭筋の筋腹の中央部付近に慢性的に埋め込んだ。埋め込んだ電極の位置は、実験終了後確認した。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の解析

実験はネコの頭部を固定し、箱の中に入れた状態で1日2~3時間行った。各領域の皮質内微小刺激(ICMS)と細胞外での単一ニューロン活動の記録は、ガラスコートした白金イリジウム電極(4~6 M Ω , 1 kHz)を使用し、チャンバーを介して左側前頭部より前S状回と外側S状回の表面より背側部から腹側方向に挿入し行った。まず、ICMSを行い前頭皮質で運動効果の誘発される領

域を調べた。その際、ICMS は、35 msec train of pulses のtrain 刺激 (train stimulation, T/S; 200 μ sec pulses at 333 Hz, $\leq 20 \mu$ A) と 3 to 4 sec train of pulses の連続刺激 (continuous stimulation, C/S; 200 μ sec pulses at 50 Hz, $\leq 20 \mu$ A) の 2 種類の電気刺激を与えた^{3,4)}。2 種類の刺激は、それぞれ相違した運動を誘発する可能性が予測されるために行った^{3,4)}。

次に運動効果の誘発された領域で、顎顔面口腔領域の体性感覚刺激に応答するニューロン活動を記録し、受容野、感覚種、ICMS の運動効果、咀嚼運動時のニューロン活動様式を調べた。受容野および感覚種の分類は、平場ら^{3,4)}の方法に従った。なお、受容野は口腔内の各構造物部位や顔面領域の限局した部位で認められたが、特に複数の部位を含む受容野については、2つの部分の名称を記して示した (例えば、上顎部と下顎部: max.+ mand. あるいは下顎部と顎部: mand.+neck)。運動効果の閾値は、筋電図活動あるいは観察者による動きの識別閾をもってそれぞれの閾値と定め、さらにそれぞれの運動効果は、ビデオカメラレコーダー (VTR, SONY; CCD-V800) にて記録し解析に利用した。また、咀嚼運動に関連したニューロン活動様式の検索については、一定量 of 食物 (魚のすり身、にぼし) やミルクを与えて誘発された発火様式と顎運動軌跡、筋電図活動などとの関係を調べた。食物摂取時の顔面口腔行動とウインドディスクリミネーターで分離したニューロン活動をパルス変換し、VTR に音声部へ画像と同時記録した。その際われわれは、餌が口周囲部に接触したとき、咀嚼運動を開始するように訓練した。そのとき、ミルクはペイントブラシに染み込ませそれを舐めさせた。魚のすり身は小さな木製スプーン (1.8×1.2 mm) に約 1.8 g を載せて舐めさせた。また、にぼしは約 5 cm のものを実験者の手より口の中に挿入した。

咀嚼運動の 1 サイクルは、顎の閉口位 (顎の最挙上位) から次の閉口位までとした。そしてこの 1 サイクルは、顎の開口相と閉口相に分けられた^{3,4)}。すなわち、咀嚼運動は、顎の閉口位、開口相、開口位 (開口相から閉口相への変位位置)、閉口相の繰り返しにより構成されている。ニューロン活動と各種生理的パラメーターは、16 チャンネルのデータレコーダー (SONY; A-49) に同時記録し、咀嚼運動、筋電図活動とニューロン活動との関係をデータレコーダの速度あるいはペーパー掃引速度を変えて検索した。さらに、ニューロン活動と顎運動軌跡あるいは記録した各種筋電図活動 (側頭筋、咬筋、顎二腹筋前腹、オトガイ舌筋) との関係は、波形処理装置 (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) またはどの下顎位 (開口位、閉口位) で変化するかを調べた。また筋電図活動との関係は、それぞれの筋電図活動に先行してニューロン活動が変化しているかあるいは筋電図活動に従って変化しているのかなどについて検索した。ニューロン活動と顎運動あるいは筋活動との関係は、通常 5 msec の bin widths を持ったヒストグラムにて、顎運動の閉口位あるいは筋電図活動開始位置をトリガー位置、すなわち 0 msec としてニューロン活動を 5 サイクル加算したもので示した。また、顎運動軌跡あるいは筋電図波形は、ニューロンを加算したサイクルと同じ 5 サイクルの平均値を示した。

3. 記録部位の同定

各電極は、刺入部位同定のためにニューロン記録終了後、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 を作った。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 日浸漬後、50 μ m の凍結切片を作成、クレシルバイオレットにてニッスル染色した。電極の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った。

また細胞構築学的境界は、Hassler und Muhs-Clement⁷⁾ の分類に従った。

結 果

われわれは、20 匹の覚醒ネコの前頭皮質で皮質内微小刺激 (ICMS) による運動効果および単一ニューロン活動を記録し、各領域の性質を調べた。各領域で顔面口腔領域に ICMS で運動効果を示し、あるいは細胞外の単一ニューロン活動記録で顔面口腔領域から入力を受ける領域は、冠状溝前方部 (C)、前シルビウス溝外側壁 (P)、十字溝腹側皮質 (M) と咀嚼野 (MA)、そして第一次体性感覚野顔面口腔領域 (SI) であった (Fig. 1)。さらに、各領域で同定したニューロンの性質を調べ、おのおののニューロンが咀嚼運動時にどのような活動変化を示すかを精査した。そして、食物摂取咀嚼時の顔面口腔行動と各領域のニューロン活動様式から、咀嚼運動実行における各領域の役割を推察した。

1. 各領域の皮質ニューロンの受容野分布

各領域の受容野分布は、今までのわれわれの報告^{3~6)}と

Fig. 1 Schematic drawing of the orofacial motor (MC : areas P, C and M), the orofacial first somatosensory (SI) and the masticatory (MA) cortices. Arrows (A : a, b and c) in the left hemisphere indicate different planes of sectionings (B : a, b and c). COR, CRU, P. SYL and ORB indicate the coronal, cruiate, presylvian and orbital sulci respectively.

その後各領野で記録したニューロン活動を付け加えて、各領野の受容野分布を総合的にまとめた。

第一次体性感覚野 (SI, 特に 3a と 3b 野) の顔面口腔領域に受容野を持つニューロンは、16 匹の慢性ネコより 892 個記録した。SI 領域は、口腔内では舌 (tongue), 口蓋 (palate), 歯肉 (gingiva) と歯根膜 (periodontum) に、顔面では顔面皮膚頬粘膜移行部の粘膜 (vermillion b.), 口周囲部 (perioral), 鼻部 (nose), 上顎部 (maxilla), 下顎部 (mandibular), 顎関節部 (tmj type), 咀嚼筋部 (muscle type), 顔面周辺部 (other face : 側頭部, 頭頂部など) に独立した受容野を持つニューロンが認められ、複数の部位にわたる受容野を持つものは下顎部から頸部までのもの (mand.+neck) が数個記録できた。特に SI ニューロンの内、15% が舌に、顔面では 29% が口周囲部, 13% が下顎部に受容野を持っていた。

眼窩溝前方部 (咀嚼野, MA) の顎顔面口腔領域に受容野をもつニューロン (MA ニューロン) は、5 匹の慢性ネコより 142 個記録された。MA 領域は、口腔内では舌, 口蓋, 頬粘膜と歯根膜に、顔面では顔面皮膚頬粘膜移行部の粘膜, 口周囲部, 鼻部, 上顎部, 下顎部, 顎関節部, 顔面周辺部 (側頭部, 頭頂部) に独立した受容野を持つニューロンが認められ、複数の部位にわたる受容野を持つものは記録できなかった。特に MA ニューロンの内、25% が舌に受容野を持ち、顔面では、20% が口周囲部, 16% が下顎部に受容野を持っていた。

十字溝腹側皮質部 (M) の顔面口腔領域に受容野を持つニューロン (M ニューロン) は、11 匹の慢性ネコより 219 個記録された。M 領域では、口腔内では舌, 口蓋, 歯肉と歯根膜に、顔面では顔面皮膚頬粘膜移行部の粘膜,

口周囲部, 鼻部, 上顎部, 下顎部, 咀嚼筋部, 顔面周辺部 (側頭部, 頭頂部) に独立した受容野を持つもの, また上顎部から下顎部 (max.+mand.), 下顎部から頸部, 下顎部から胸部 (mand.+chest) に広がった受容野を持つニューロンが認められた。特に M ニューロンの内、11% が舌に受容野を持ち、顔面では、27% が口周囲部, 11% が下顎部に受容野を持っていた。

冠状回吻側部 (C) の顔面口腔領域に受容野を持つニューロン (C ニューロン) は、11 匹の慢性ネコより 262 個記録された。C 領域は、口腔内では舌, 口蓋, 歯肉, 頬粘膜 (buccal m.) と歯根膜に、顔面では顔面皮膚頬粘膜移行部の粘膜, 口周囲部, 鼻部, 口ヒゲ, 上顎部, 下顎部, 顎関節部, 咀嚼筋部, 顔面周辺部 (側頭部, 頭頂部) に独立した受容野を持つニューロン, また上顎部から下顎部, 下顎部から頸部, 口周囲部から下顎部 (perioral+mand.) に広がった受容野を持つものが認められた。特にニューロンの内、23% が舌に受容野を持ち、顔面では、25% が口周囲部, 19% が下顎部に受容野を持っていた。

前シルビウス溝外側壁部 (P) の顔面口腔領域に受容野を持つニューロン (P ニューロン) は、12 匹の慢性ネコより 289 個記録された。P 領域は、口腔内では、舌, 歯肉, 歯根膜に、顔面では顔面皮膚頬粘膜移行部の粘膜, 口周囲部, 鼻部, 口ヒゲ, 上顎部, 下顎部, 顎関節部, 咀嚼筋部, 顔面周辺部 (側頭部, 頭頂部) に独立した受容野を持つニューロン, また上顎部から下顎部, 下顎部から頸部に広がった受容野を持つものが認められた。特に P ニューロンの内、24% が舌に受容野を持ち、顔面では、18% が口周囲部, 15% が下顎部に受容野を持ってい

た。

以上の成績は過去に報告した各領野の受容野分布と比較しても大きな相違はなかった。すなわち、運動皮質の M, P, C と咀嚼野の MA そして感覚野の SI では共通して、口腔内では舌、顔面では口周囲部と下顎部に受容野を持つニューロンが多かった。また、歯根膜に受容野をもつニューロンは SI では 5%, 運動皮質では 2% 以下、咀嚼野でも 3% 以下であり、口ヒゲに受容野を持つニューロンも運動皮質や咀嚼野では記録されないかあるいは 1% 以下と非常にまれであった。特に、M と SI では口周囲部に受容野を持つニューロンが最も多く、舌と下顎部のものが続いた。P と MA では舌に受容野を持つニューロンが最も多く、口周囲部と下顎部のものが続いた。C は口周囲部と舌に受容野を持つニューロンがほぼ同じで、下顎部のものが続いた。

2. 各領域の MRN の活動様式

われわれは、各領域で記録したニューロンの性質同定後、食物を与え摂食咀嚼時の顔面口腔行動と、咀嚼運動時そのニューロン活動を変化させる mastication-related neuron (MRN) の活動様式との関係を調べた。

われわれは、以前の感覚野、運動皮質、咀嚼野の報告³⁻⁶⁾から各領域では特徴的な MRN の発火様式が記録されたと述べた。以前の報告をまとめると³⁻⁵⁾、以下のようになる。SI の MRN は主として口周囲部と舌に受容野を持つものが多く、すべてが Post-movement type (POST) でその 92% は咀嚼運動時リズムミカルなニューロン活動を示した RB (rhythmical burst) であった。MA の MRN も口周囲部と舌に受容野を持つものが多く、その 48% は食物摂取時持続的なニューロン活動変化を示した POST の SB (sustained burst) であった。また、M の MRN は口周囲部に受容野を持つものが多く、その 51% は咀嚼運動開始に先行してニューロン活動が変化した Pre-movement type (PRE) の SB であった。P の MRN は舌に受容野を持つものが多く、その 36% は舌筋の筋活動に先行してニューロン活動を変化させる PRE の TB (temporary burst) であった。C の MRN は口周囲部や舌に受容野を持つものが多く、その 43% は POST の RB であった。

1) SI-MRN の摂食咀嚼時の活動

実験時食物を与えて誘発された摂食咀嚼時の顔面口腔行動を VTR で記録し、ミルク、魚のすり身とにぼし摂取咀嚼時の顔面口腔行動を分析した。そして、さらに、この食物の一連の咀嚼過程に沿って、各領域の MRN ニューロン活動と筋電図を記録し、記録した MRN の活

動様式から、摂食咀嚼時のニューロン活動と顔面口腔行動との関係を調べた。頭部固定のネコは、実験者により餌を与えなければならぬ。このように一定の食物を与え、咀嚼運動開始から与えた餌を舐めきるまで（ミルクと魚すり身）、あるいは食べきるまで（にぼしの場合は、口腔内にすべてが入るまで）のニューロン活動と顔面口腔行動を検索した（Fig. 2）。

Figure 2 は、SI 顔面口腔領域を通過した電極が記録したニューロンの受容野の位置、感覚種の代表例を示す。このニューロン活動は 3b 野の IV 層で記録され、両側の舌背部に受容野を持ち（Fig. 2A）、咀嚼のリズムに一致したリズムミカルな活動を示した。そこで、このリズムミカルな活動について精査するために、3 種類の食物を与え、食物を与えているとき（食物摂取時）と食物を与え終わった後から一連の誘発された咀嚼が終了するまで（食物摂取後）の顔面口腔行動とニューロン活動との関係を調べた。

3 種の食物（ミルク、魚のすり身、にぼし）により誘発された咀嚼運動は、ミルクと魚のすり身はともに食物を舐めるという類似した行動であり、にぼしは粉碎と噛む行動が主体であった。そのためここでは、Figure 2B の“魚のすり身 (Taking fish paste)”と“にぼし (Taking small dried fish)”の摂取行動とニューロン活動の関係を示す。Figure 2B で示したように、リズムミカルなニューロン活動は食物の性状によらない。しかし、食物摂取時のニューロン活動と、食物摂取後のニューロン活動では、食物摂取時が開口相に一致してニューロン活動が変化しているのに対し、摂取後は相に一致しないなど不規則なニューロン活動変化を示す。この舌に受容野を持つ MRN は、佐々木の報告⁶⁾にも示されているように、食物を摂取している時は開口相に一致した規則的なリズムミカル群発発火が認められ、食物摂取後は開口相、閉口相、開口時、閉口時とどの相でも群発発火が認められ不規則であった。また、食物摂取時のリズムミカルなニューロン活動は、食物の性状により発火頻度が相違した。すなわち、魚のすり身摂取時よりにぼし摂取時の方が発火頻度は多い。また、にぼし摂取時の場合は、顔面口腔行動でも、魚のすり身と相違し、舌や口周囲部の緊張が魚のすり身に比べ顕著に認められる。食物摂取時の口周囲部の緊張は口ヒゲの上昇によっても認められる。すなわち、にぼし摂取時の口ヒゲの上昇は、魚のすり身摂取時より大きく、にぼしを粉碎 (crush) しているときは、咀嚼側の口ヒゲは顕著に上昇し、咀嚼側の下顎の中心部も咀嚼側へ移動する。このときのニューロン活動の発火頻度の増加は、にぼしを粉碎し、噛んだとき、このにぼしの破

Fig. 2 Activities of MRN in orofacial SI and Orofacial behaviors during mastication. **A** : Receptive field in the surface of tongue and responses evoked by light touch. **B** : Activities of MRN during mastication (fish paste and small dried fish taking) and orofacial behaviors. Top trace : O. IM. indicates original impulses, second trace : W.D. IM. indicates window discriminator output impulses, third trace : the ventral jaw movement. The bottom trace : a period of taking fish paste (upper in B) or taking small dried fish (lower in B). Noted that this neuron showed the increased discharges on the jaw-opening phase during taking food, and does the irregular discharges on the jaw-opening, the opened, the closing or the closed phase after taking food. Masticatory process. Period of offering of fish paste by small wooded spoon shows the period of taking food. Orofacial behavior after taking food shows the intraoral transportation and the swallowing. Mastication consists of both periods of taking food (and chewing) and food transport (and swallowing). Noted that animals showed tension of the perioral region with lifting of whisker hairs during taking food, but they did not after taking food. Especially, the animal during taking small dried fish shows obviously tension of the perioral region on biting hard food.

片が口腔内で拡がり、舌表面の多くの面積を刺激したようである。

また、われわれは以前の報告³⁾で口周囲部に受容野を持った SI の MRN (毛の屈曲に応答した) は、咀嚼運動時咀嚼のリズムに一致して、リズムカルな発火を示すことを記述した。このニューロン活動は、食物摂取時口周囲部が持続的に緊張し、その間上口唇の毛が下方へ向き下口唇の動きでより刺激されやすい状態となっていることが認められた。この口周囲部の毛に受容野を持つ MRN のリズムカルなニューロン活動の増加は顎運動の閉口位に一致して増加している³⁾。しかし、食物摂取後はニューロン活動の増加は各相や各位で認められ、口周囲部の緊張が持続的でなく、安静と緊張が適当に繰り返されるためニューロン活動が不規則となったように認められた。この不規則な安静と緊張は、VTR の観察で食物摂取後の口ヒゲが不規則に上下することからもわかる。

2) MA-MRN の摂食咀嚼時の活動

この領域のニューロン活動の特徴は MRN の 62% が食物摂取時持続的な活動を示す SB (POST: 48%, PRE: 14%) であった。このことはこの領域のニューロン活動が、咀嚼運動時の口腔内の食物の有無の知覚に密接に関連している可能性を示唆する⁵⁾。

この領域の SB の発火を示す MRN は、口周囲部と舌に受容野を持つものが多く、ニューロンの性質は、MA-MRNs の約半数が遅順応性である⁵⁾。咀嚼時の顔面口腔行動は、まず口周囲部の緊張により始まる。そして、咀嚼運動が開始し、舌運動がそれに伴う。すなわち口周囲部の MRN は、遅順応性のため口周囲部の緊張状態が保たれている期間 (食物摂取期間) 持続的なニューロン活動として現れた。また、舌に受容野を持つニューロンも遅順応性タイプのため、舌が動くことにより口腔内の食物と他の口腔内諸構造物にリズムカルに接触しているが、この舌の食物などへの頻繁な接触がニューロン活動を持続的なものとしたと考える。

3) M-MRN の摂食咀嚼時の活動

平場らは以前の報告⁴⁾では口周囲部に受容野を持ち、咀嚼運動時の顎運動に約 500 ms 先行して発火が増加する 4 γ 野の深層 (V 層) で記録した MRN を示した。しかし、このようなニューロン活動が記録できても、この MRN の咀嚼運動時の活動が口周囲部の筋活動に関係してニューロン活動を変化したものかどうか断定することは難しい。そのため、今回は VTR 記録による顔面口腔行動とニューロン活動との関係より、上記の様なニューロン活動を検索した。また今回示した例では、口周囲部の口角部に設置した筋電図電極より筋活動がうま

く記録され、この筋活動とニューロン活動との関係がより明確に示せると考えた。

Figure 3 は、M の領野を通過した電極が記録したニューロンの受容野の位置、感覚種および ICMS での運動効果の例を示す。これらニューロン活動は 4 γ 野の III 層で記録された (Fig. 3A)。電極のトラック (Tr) 3 で記録したニューロン (*) は対側の上口唇部に受容野を持ち、その記録部位での ICMS (閾値: 20 μ A) で上口唇部の下方から上方への運動効果が認められた (Fig. 3B-a and b)。

一方、このニューロンの食物摂食時の活動は、咀嚼運動開始前約 300 ms でニューロン活動が増加し、この増加は、食物の摂取咀嚼時間持続していた (Fig. 3c)。ネコの摂食咀嚼時、顔面口腔行動は、Figure 2 に示したように、魚のすり身摂取時顎運動開始に約 500 ms 先行して口周囲部に設置した筋電図活動が変化する。このことは、口周囲部の緊張が、咀嚼運動開始前約 500 ms 先行して起きることを示唆する。そして、このニューロンは、筋電図活動後約 200 ms 後に活動が増加し、その後約 100 ms 後に他の口周囲部の筋活動と思われるものが記録されている。

このニューロン活動が口周囲部のどの筋の活動と関係しているかは断定できないが、口周囲部の筋群に関連したニューロン活動であろうことは推察される。

すなわち、この口周囲部に受容野を持っている M ニューロンは、咀嚼運動時の顔面口腔行動と対比すると、食物摂取後は各相や各位に一致した発火が認められない。このため、この SB ニューロンは食物摂取時に際し、口周囲部の筋収縮により、口周囲部の緊張を保持することを担っていると考えられる。

4) C-MRN の摂食咀嚼時の活動

Figure 4 は、C の領野を通過した電極が記録したニューロンの受容野の位置、感覚種および ICMS での運動効果を示す。これらのニューロン活動は 3a 野の III 層で記録された (Fig. 4A)。電極のトラック (Tr) 40 で記録したニューロン (*) は対側の上口唇部に受容野を持ち (Fig. 4B-a)、その記録部位での ICMS (閾値: 11 μ A) で上口唇部の正中から外側への運動効果が認められた (Fig. 4B-b)。C ニューロンの記録部位で行った ICMS の効果は、上口唇部に運動効果が認められた。

しかし、このニューロンの食物摂食時の活動は、咀嚼運動開始に約 300 ms 遅れてニューロン活動が増加した。この増加は、顎運動の閉口位から開口相にかけてニューロン活動の増加が認められる (Fig. 4D)。このニューロン活動の増加は食物摂取後は、不規則な活動と

U0302

Fig. 3 Properties of neurons in area M of MC. A : Diagram of the frontal section in the rostral part of the cruciate sulcus. B : Neuron on the electrode track in the section of "A" had the receptive field in the contralateral upper lip hair. Intracortical microstimulation (ICMS) in the recording site evoked the twitch contraction on the upper lip (downward to upward). C : Neuron on a star (*) in the section showed sustained bursts firing prior to and during mastication. Top trace : O. IM. indicates original impulses, second trace : HISTO. indicates histograms of impulses/0.1 sec, third trace : W. D. IM. indicates window discriminator output impulses, forth, fifth, sixth and seventh traces : L. ORB. (angle), L. G. G., Tempo. and J. M. (V.) indicate the left of the angle part of orbicularis oris, genioglossus, temporal muscles EMGs and the ventral jaw movement. The bottom trace : the period of taking fish paste. Noted that this neuron showed discharges prior to about 500 msec of start of the jaw movement and prior to about 100 msec of the perioral muscles EMGs

なる。このニューロン活動時の顔面口腔行動は、VTR の観察によれば口周囲部の緊張により、口唇部の皮膚が刺激されやすい緊張状態となっているため、食物の摂取のための舌の突き出しで、受容野の部位が刺激されているように認められた。このことは、オトガイ舌筋の筋活動（顕著な増加が認められる部位）に遅れて、ニューロン活動が増加していることから暗示される (Fig. 4C)。

すなわち、このニューロンの受容野は口周囲部に認められるにもかかわらず、咀嚼運動時のニューロン活動増加から推測すると舌の動きの情報をもモニターしていると考えられる。

5) P-MRN の摂食咀嚼時の活動

以前の報告で示した⁴⁾舌に受容野を持ち、咀嚼運動時のオトガイ舌筋の活動に約 100 ms 先行して発火が増加する P の MRN は、6aβ 野の深層 (V 層) で記録した。そして、その記録部位での ICMS で舌の突き出しを伴った持続的開口の運動効果を示した。

Figure 5 は、P を通過した電極が記録したニューロンの受容野の位置、感覚種および ICMS での運動効果を示す。このニューロン活動は 6aβ 野の V 層で記録された (Fig. 5A)。電極のトラック (Tr) 22 で記録したニューロン (*) は両側の舌背部の前方部に受容野を持ち、その記録部位での C/S の ICMS (閾値: 10 μA) で舌の突き出しを伴った顎の垂直開閉口の咀嚼様運動効果が認められた (Fig. 5B-a and b)。

この MRN は自発活動があり、食物摂取時自発活動が抑制され、食物摂取時リズムカルなニューロン活動変化が認められた (Fig. 5C)。このニューロンの食物摂取時の活動をヒストグラムで調べると、自発活動の抑制はオトガイ舌筋の筋電図に約 100 ms 先行して変化する (Fig. 5D)。しかし、このオトガイ舌筋に先行したニューロン活動変化は、食物摂取時のみで、食物摂取後は認められなかった (Fig. 5C)。さらに、このニューロン活動と顔面口腔行動を VTR 観察で検索すると、ちょうど舌を

Fig. 4 Properties of neurons in area C of MC. A: Diagram of the frontal section in the rostral part of the coronal sulcus. B: Neuron on the electrode track in the section of "A" had the receptive field in the contralateral upper lip hair and responses evoked by hair bending. Intracortical microstimulation (ICMS) in the recording site evoked the twitch contraction on the upper lip (medial to lateral). C: Neuron on a star (*) in the section showed rhythmical bursts firing during taking food. L. Mass, L. Dig., L. Tempo. and J. M. (V.) indicate the left side of the masseter, diagnosis, temporal muscles EMGs and the ventral jaw movement. The bottom trace: the period of taking fish paste. D: Prestimulus time histogram for this neuron show the relationship between the neuronal activities and jaw movement during taking food. Noted that this neuron showed the increased discharges on the jaw-opening phase.

出すときにニューロン活動変化が認められた。そこでこの MRN は、抑制性のニューロンと考えた。

以上をまとめると、咀嚼時の顔面口腔行動を VTR で記録し、ニューロン活動とともに分析すると以下のような変化を示した。まず摂食咀嚼時の顔面口腔行動は、咀嚼運動開始に先行して、口周囲部の緊張が起こる (Fig. 3)。次に顎運動が開始し、その開口に従い舌の突き出しが認められる (Fig. 5)。そして、食物摂取時の舌や口周囲部の運動の状態は常に SI へ送られる (Fig. 2)。さらに、食物摂取後口周囲部の緊張は、弛緩し、顎運動の食物摂取時のパターンとは相違し、徐々に開口量は大きくなり口周囲部や鼻などを舐め一連の咀嚼を終了する (Fig. 2)。

考 察

咀嚼の実行には、顔面口腔を構成する筋が調和を持っ

て運動することにより円滑に成し遂げられる¹⁾。脳皮質第一次運動野の電気刺激により脳表面のホモンクルスの再現でもわかるように、体部位は皮質の各部位で別々に制御されている⁸⁻¹²⁾。しかし、各種の随意運動は各部位の個別な運動はほとんどなく、皮質の別個の部位にある別個の機構を適切なタイミングで活動させることにより、総合運動として完成される。

咀嚼運動に対する脳皮質の役割は、著者らのグループの一連の研究で示してきた^{3-6,8,32,34)}。咀嚼運動に関連していると考えられる感覚野、運動野と咀嚼野で、これら領域のニューロンの受容野分布を調べると、以前の報告と同様に、口腔内では舌、顔面では口周囲部と下顎部に受容野を持つものが共通して各領域で顕著に多い割合を占めている (Fig. 6)。このことは熟達した随意運動である咀嚼運動実行には、運動の部位に関連した感覚情報が重要な役割をしていることを暗示しているのかもしれない。

Fig. 5 Properties of neurons in area P of MC. A: Diagram of the frontal section in the presylvian sulcus. B: Neuron on the electrode track in the section of "A" had the receptive field in the surface of tongue and responses evoked by light touch. Intracortical microstimulation (ICMS) in the recording site evoked the rhythmical jaw movements with the tongue protrusion and retraction. C: Neuron with spontaneous discharges on a star (*) in the section showed rhythmical inhibitions during taking food. The bottom trace: the period of taking milk. D: Prestimulus time histogram for this neuron show the relationship between the neuronal activities and the left side of genioglossus muscle EMGs during taking food. Noted that this neuron showed the inhibition before L. G. G. EMGs (about 100 ms).

この末梢の感覚入力的重要性は、感覚情報の遮断^{14,15)}、また、末梢感覚情報の到達する第一次体性感覚野の情報欠落が、円滑な運動遂行に障害を与えるという報告からも推察される^{15,16)}。われわれは、ネコの咀嚼運動と大脳皮質ニューロン活動様式との関連を調べた。その結果、咀嚼運動は、皮質各領域が咀嚼運動実行の過程においてのおおの特徴的なニューロン活動様式を示した (Fig. 7A)。このことは、咀嚼に関連した各領域が咀嚼過程に沿って適切に機能することにより、顔面口腔を構成する筋が統合的に運動でき、円滑な咀嚼運動が完成されるのではないかと考えた³⁻⁶⁾。そのために、今まで多くの報告¹⁷⁻²²⁾にあるように運動野顔面領域破壊では、咬合圧保持困難²⁰⁾、嚙む回数や開口量の減少、さらに舌や顔面筋の不全麻痺¹⁹⁾などが報告され、咀嚼野破壊では、摂食行動が見られなくなる^{17,19)}など破壊領域により全く相違した症状が導かれている。すなわち、咀嚼運動に関連した大脳

皮質の相違した領域に作られた障害はおおの領域で相違した咀嚼障害を与えるような症状を誘発するのであろう。

まず咀嚼に際し、最初に認められる口周囲部の緊張は、口周囲部からの多くの入力を受けているM領域で誘発されるかもしれない。すなわち、M領域のMRNの活動様式は、Pre-movement typeのSBが51%と非常に多いことから推察される (Fig. 7A)。

そして、咀嚼運動開始に遅れて動き出す舌は、舌からの入力を受けるMRNが多く記録できるP領域で制御されているのかもしれない。P領域のMRNの活動様式は、Pre-movement typeのTBが36%と多い。このことは、M領域とP領域の出力の両者が統合し、口周囲部と舌の運動を伴った咀嚼運動が開始するのかもしれない (Fig. 7B)。このようにして開始された咀嚼運動は、末梢の顔面口腔領域を刺激する。この刺激される領域は、咀

Fig. 6 Receptive field profiles of neurons in the MC (areas C, P and M), the SI and the MA. Positions of receptive fields were divided into the intraoral and the facial regions. Intraoral region : tongue, palate, gingiva, buccal mucosa (buccal m.) and periodontum parts. Facial region : vermillion border mucosa (vermillion b.) between facial and intraoral regions, perioral, nose, whisker hairs (whisker h.), maxilla, mandibular, other face (temporal and frontal regions), max+mand (both of maxilla and mandibular parts), mand+neck (both of mandibular and neck parts), mand+chest (both of mandibular, neck and chest parts), and perioral+mand (both of perioral and mandibular parts). Symbols of tmj and muscle types : neurons responded to tapping or strong pressure of the facial skin on the temporomandibular joint and jaw opening (tmj type), and neurons responded to the facial skin stimuli by strong pressure on the masseter and temporal muscles bellies and jaw opening (muscle type).

嚙に関連した領域の口周囲部、舌と歯根膜であろう。さらに、硬い食物を噛む場合は、下顎部や上顎部周囲の筋の動員と同時にその上部の顔面皮膚も刺激される。しかし、われわれの研究では、顎関節や咀嚼筋に関連したMRNの記録が少なかったことについては、今回は明確にできなかった。

顔面口腔運動の脳皮質の役割は、サルの運動野のICMS運動効果と訓練された顎や舌の運動時の皮質ニューロンの検索が行われている^{19-21,24,26,27)}。これら報告をまとめるとサルの運動野は、顔面筋、舌筋や咀嚼筋の運動制御を行い、さらに各筋の協調に関与していると考えられている^{2,33)}。このことは、咀嚼運動で顔面筋、舌筋の活動に先行して発火したMRNが多く記録できたM領域やP領域が、顔面口腔の第一次運動野に類似した

領域と考えられるかもしれないが、さらに詳細な検索と証拠は必要であろう。

次に、これら感覚情報は、第一次体性感覚野(SI)へ上降する。SI領域は以前報告したように顔面と口腔領域投射が体部位局的に分布して認められる³⁴⁾。SI領域のMRNのすべてがPost-movement typeで、そのうちの92%は咀嚼運動に従ってリズムカルな発火活動を示したRBであった(Fig. 7A)。すなわち、ここで受容された感覚情報が運動皮質へフィードバックされるのである。

このフィードバック経路は、以前の解剖生理学的検索より2つの経路が考えられる^{25,27,28,30-33,39,40)}。

一つは、SI領域からC領域を経由し、運動野へ到達する経路である。C領域のMRNはPOSTが約60%を占

Fig. 7 A : Percentage of types of MRNs in the Motor Cx (MC : M, C and P), the Masticatory Cx (MA) and the Sensory Cx (SI). Noted that many MRNs in M and P were the PRE type. All MRNs in SI, and most of MRNs in MA and C were the POST type. About 60% of MRNs in M were the PRE-SB, about 50% of MRNs in MA were POST-SB and over 90% of MRNs in SI were POST-RB. B : Summary diagram of the cortical control of masticatory movements based on our data and other studies (2~6, 24, 27, 29~32, 37~39). MRG : masticatory rhythm generator.

め、そのうちの43%はRBで占められている。しかし、PREは35%と少ない。また、C領域はほとんどが3a野に属している。特に3a野は手の領域では運動野への感覚情報の中継領域として知られている²⁸⁾。このためこのCの領域は、運動野への感覚情報の中継部位と考えられるかもしれない。そして、この中継する情報は、POSTのRBが多いことより、顔面口腔領域の運動の感覚情報ではないかと考えられる。すなわち、M領域とP領域により開始された咀嚼運動が咀嚼過程に沿ってうまく働くには、感覚野からの感覚情報がC領域を介してフィードバックされることにより、円滑に咀嚼が進むように思われる^{3,4)}。このことは、解剖学的にネコの冠状回中央部から冠状回吻側部への線維連絡が存在するという報告からも示唆される^{30,31)}。さらに、最近SI領域とC領域の顔面口腔領域に受容野を持つニューロンの投射様式の相違を調べた古川³²⁾の報告では、SIとC領域で記録した受容野の拡がり进行比较すると、C領域のものはSIより大きくなる。また、顔面と口腔の投射様式は、SIでは両者の重複が少なかったのに対し、C領域では重複が顕著であった、このことは、SIの感覚情報はC領域へ投射されている可能性が電気生理学的にも推察される。

また、この運動野への感覚情報は、MA領域からも送られてくると考えられる^{2,33)}。われわれのこのMA領域の検索では、MAで記録した約80%がPOSTで、MA

領域の48%がPOST-SBであった。この食物摂取時の持続的ニューロン活動を示すSBは食物摂取の開始から終了までの情報を運動野へ伝達している可能性を示唆させる。しかし、MA領域は、連続ICMSで咀嚼様の顎運動を誘発することが知られている^{5,35,36)}。そのためSB情報がすべて感覚性に由来するものであるとはいえないが、SI領域のRB情報がMA領域でSB情報に変換される可能性はあるかもしれない。なぜなら、SI領域で速順応性(80%以上)であったものがMA領域ではその割合が急速に減少し、遅順応性が(約50%)増えることもその原因の一つとも考えられる。サルやウサギのニューロン活動の記録や破壊実験より、MA領域は、咀嚼の開始に関係していると考えられている^{2,16,33,37)}。われわれの咀嚼運動時のニューロン活動の観察では、この持続的なニューロン活動は食物摂取時のみに認められることより、咀嚼中でも特に食物摂取の開始と終了に重要な役割を果たしていると考えられる。さらに、ICMSの運動効果を精査すると、咀嚼運動のなかでも食物摂取時の顎運動軌跡と類似したものを誘発し、食物摂取後や舌なめ刷り時に現われるゆっくりとした大きな開閉口運動は誘発されない。このことより、MA領域の連続刺激により誘発される咀嚼様運動は食物摂取時の運動、すなわち食物を粉碎し盛んに食塊を形成している口周囲部や口腔状態を再現しているのであろう。そして、このMAからの

出力が運動野のM領域やP領域に送られ、食物摂取に適した顔面口腔領域の筋を動かす情報を送っているのかもしれない。この推察は、サルの6野の腹側部（咀嚼野）と4野の顔領域との相互の解剖学的な線維連絡の存在³⁹⁾、またネコでも前頭葉腹側部皮質（眼窩回吻側部や冠状回吻腹側部）から前頭葉背側部皮質（S状回や冠状回背側部）へ向かう線維連絡の存在⁴⁰⁾でも指示される。さらに、ネコのMA領域はC領域同様に冠状回中央部（SI）との線維連絡が存在する^{30,31)}。

以上をまとめると、咀嚼運動における大脳皮質の機能的局在は、Figure 7B の様に示せると考えられる。すなわち、顔面口腔領域の運動野と考えられるM領域やP領域は、感覚情報としてC領域あるいはMA領域、または両者から感覚情報を受ける。そして、そのC領域やMA領域に感覚情報を提供する領野は、SI領域であると推察される。そして、このSI領域の感覚情報が咀嚼運動を円滑に実行する主要な領域と考えられるが、SI領域破壊後C領域やMA領域も感覚入力記録できる（未発表）ことより、C領域やMA領域の感覚情報がすべてSI領域からのものとは考えにくい。

しかし、サル感覚野の手の領域への薬物注入で手の運動が障害されたり、顔面領域の冷却で訓練した舌の運動が行えない症状の報告からも、SIが運動実行において重要な働きがあることを示唆している^{16,22)}。

このような各領野の機能的配列により、総合的な咀嚼運動を円滑に機能させるためには、各領野がうまく連関することによって円滑に咀嚼運動過程をタイムリーに実行しているものと考えられる。しかし、随意運動の一種である咀嚼運動がすべて大脳皮質の制御により成り立っているとは考えにくく、小脳あるいは大脳基底核の働きを除外しては考えられないと思われる^{41,42)}。

結 論

ネコの咀嚼運動実行に関連した大脳皮質領域は、3つの運動皮質（C：冠状溝前方部、P：前シルビウス溝外側壁部、M：十字溝腹側皮質部）と咀嚼野（MA：眼窩溝前方部）、そして第一次体性感覚野（SI）の顔面口腔領域が報告されている。そこで、咀嚼運動時そのニューロン活動を変化する咀嚼運動関連ニューロン（mastication-related neuron, MRN）と摂食咀嚼時の顔面口腔行動を同時記録した。

また、食物摂食咀嚼行動は、実験者が餌を与えることによって誘発した。与えた食物は、舐めるものとしてミルクと魚のすり身、噛むものとしてにぼしを与えた。咀

嚼運動の開始は、食物が口周囲部に接触したときにスタートするように訓練した。食物を与えることによって誘発された咀嚼は、食物を与えている期間（摂取期間）と与え終えてから一連の咀嚼の顎運動が終了するまで（摂取後期間）に分けられた。

1. SI領域のMRNの発火様式は、咀嚼運動開始に遅れてニューロン活動が変化し、90%以上は咀嚼時リズムミカルな発火様式を示した。このリズムミカルな群発発火は、摂取期間では咀嚼のリズムに一致した規則的なリズムミカルなものであったが、摂取後では咀嚼のリズムに一致しない不規則な群発発火であった。また、口周囲部に受容野を持つMRNは閉口時に群発発火を示し、舌に受容野を持つMRNは開口相に群発発火を示した。さらに、後者の発火頻度は摂取期間で魚のすり身やミルク摂取時よりにはぼし摂取時の方が多かった。食物摂取時のリズムミカルな群発発火は、食物摂取時口周囲部の緊張と食物の舌表面の接触により誘発されたものと思われる。摂取後の不規則な群発発火は、口周囲部の弛緩と舌運動による受容野の他の部位への接触により誘発されたものであろう。

2. MA領域のMRNの発火様式は、食物摂取期間に持続的な発火を、摂取後期間に不規則な群発発火を示したものが多かった。これはMRNのほとんどは遅順応性であった。このため食物摂取期間の持続的なMRNの発火は、口周囲部の緊張に従って、あるいは口腔内の食物の存在により誘発されたものであろう。

3. ほとんどのM領域のMRNの発火様式は、咀嚼運動開始に先行してニューロン活動が増加し、摂食時期の間ニューロン活動の増加が持続した。摂取後は不規則な発火を示した。咀嚼運動開始に先行したニューロン活動増加は、口周囲部の筋電図活動と顔面口腔行動から口周囲部にある筋活動と密接に関係し、このM領域のMRNは口周囲部筋の制御に役立っている可能性が示唆された。

4. C領域のMRNの発火様式で多くのものは、食物摂取時、顎運動の開口相に一致してニューロン活動を増加するRB（リズムミカルバースト）のMRNであった。この発火は、食物摂取時認められる口周囲部の緊張により刺激されやすくなった受容野の部位が、舌突出により刺激されたように認められた。また、摂食後は口周囲部の緊張も弛緩されるため、ニューロン活動も不規則な発火となった。

5. P領域のMRNは、舌運動に関連してニューロン活動変化を示すものが多かった。この領域でのICMSでは、舌の運動を誘発し、咀嚼運動時のニューロン活動は

オトガイ舌筋の筋活動に先行して発火するものが多かった。このニューロン活動変化は、咀嚼運動開始に従い舌が食物摂取のために突き出たときに認められた。

以上より咀嚼に関係していると考えられる大脳皮質の各領域は、総合的運動である咀嚼運動実行のために機能的局在をもって協調運動を達成していることが示唆された。

稿を終えるに当たり、この研究に対して絶えまない激励と提案を頂き、研究面のご指導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、文部省科学研究費(課題番号: 04671137, 研究者番号: 511100156689), 文部省科学研究費(課題番号 07838039, 研究者番号: 00156689)の一部および平成3, 4年度日本大学歯学部佐藤研究費の交付によって行われた。

文 献

- 中村嘉男: VII咀嚼運動の中樞機構: 新生理科学大系, 10 運動の生理学. (佐々木和夫, 本郷利憲), 第1版, pp. 354~365, 医学書院, 東京, 1988.
- 中村嘉男: 咀嚼運動の大脳皮質制御. 日本生理誌 **49**: 619~632, 1987.
- 平場久雄, 葭田多美子, 辻本知尋, 角野隆二: 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. 歯基礎誌 **33**: 341~353, 1991.
- 平場久雄, 葭田多美子, 山口やよい, 鴨川紘征, 大石知孝: ネコ咀嚼運動遂行に伴う顎顔面口腔領域の3つの運動皮質ニューロン活動様式. 歯基礎誌 **35**: 386~401, 1993.
- 平場久雄, 葭田多美子, 山口やよい, 大石知孝, 藤田俊一, 鴨川紘征, 近藤真啓: 咀嚼運動時におけるネコ咀嚼野ニューロンの活動様式. 歯基礎誌 **36**: 406~419, 1994.
- 平場久雄, 葭田多美子, 山口やよい, 鴨川紘征, 榊俊則, 落合久彦: 歯根膜感覚入力を受けるネコ第一次体性感覚野ニューロンの咀嚼運動時の応答. 歯基礎誌 **36**: 644~655, 1994.
- Hassler, R. und Muhs-Clement, K.: Architectonischer aufbau des sensomotorischen und parietalen cortex der katze. J. Hirnforsch. **6**: 377~420, 1964.
- 佐々木正名: 咀嚼運動時に舌から感覚入力を受けるネコ第一次体性感覚野ニューロン(舌 SI ニューロン)の応答と分布. 日大歯学 **67**: 532~546, 1993.
- Woolsey, C. N.: Biological and Biochemical Bases of Behavior (eds. H. F. Harlow and C. N. Woolsey), Univ. of Wisconsin Press, Madison: 63~81, 1958.
- 篠田義一: 大脳皮質運動野の最近の知見. 生体の科学 **31**: 482~495, 1980.
- 篠田義一: 運動野の構造と機能. 神経進歩 **28**: 26~46, 1984.
- 佐々木和夫: 大脳皮質, III. 大脳皮質各領域の機能的概説: 新生理学, 上巻 動物機能編. (問田直幹, 内園耕二, 伊藤正男, 富田忠雄), 第5版, pp. 542~550, 医学書院, 東京, 1982.
- 篠田義一: 随意運動の準備と発動, VI 錐体路ニューロンの支配機構: 新生理科学大系, 10. 運動の生理学 (佐々木和夫, 本郷利憲), 第1版, pp. 51~71, 医学書院, 東京, 1988.
- Inoue, T., Masuda, Y., Nakamura, T., Kawamura, Y. and Morimoto, T.: Modification of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. Exp. Brain Res. **74**: 579~591, 1989.
- 岩村吉晃: 体性感覚と随意運動. 日本臨床 **45**: 58~64, 1987.
- 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.
- Enomoto, S., Schwartz, G., Lund, J. P. and Nakamura, Y.: The effects of cortical ablations on mastication in the rabbit. J. Dent. Res. **66**, Special Issue: 335, 1987.
- Inoue, T., Kato, Y., Masuda, T., Nakamura, T. and Morimoto, T.: Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. Exp. Brain Res. **74**: 579~591, 1989.
- Larson, C. R., Byrd, K. E., Garthwaite, C. R. and Luschei, E. S.: Alteration in the pattern of mastication after ablations of the lateral precentral cortex in rhesus macaques. Exp. Neurol. **70**: 638~651, 1980.
- Luschei, E. S. and Goodwin, G. M.: Role of monkey precentral cortex in control of voluntary jaw movements. J. Neurophysiol. **38**: 146~157, 1975.
- Murray, G. M., Lin, L.-D. and Sessle, B. J.: Effects of reversible inactivation by cooling of the primate face motor cortex on the performance of a trained tongue-protrusion task and a trained biting task. J. of Neurophysiol. **65**: 511~530, 1991.
- Lin, L.-D., Murray, G. M. and Sessle, B. J.: The

- effect of bilateral cold block of the primate face primary somatosensory cortex on the performance of trained tongue-protrusion task and biting tasks. *J. Neurophysiol.* **70** : 985~996, 1993.
- 23) Schwartz, G., Enomoto, S., Valiquette, C. and Lund, J. P. : Mastication in the rabbit : a description of movement and muscle activity. *J. Neurophysiol.* **62** : 273~287, 1989.
- 24) Hiiemae, K. M. : Mammalian mastication : a review of the activity of the jaw muscles and the movements they produce in chewing. In *Development, Function and Evolution of Teeth* (Butler, P. M. and Joysey, K. A., eds.). 359~398, Academic, London, 1978.
- 25) 水野 昇：大脳皮質，大脳基底核，および扁桃体から三叉神経運動核への投射—とくに顎運動との関連—. *神経進歩* **37** : 798-819, 1993.
- 26) Hoffman, D. S. and Luschei, E. S. : Responses of monkey recentral cortical cells during a controlled jaw bite task. *J. Neurophysiol.* **44** : 333~348, 1980.
- 27) Sessle, B. J. and Wiesendanger, M. : Structural and functional definition of the motor cortex in the monkey (*Macaca fascicularis*). *J. Physiol. (Lond.)* **323** : 245~265, 1982.
- 28) Zarzecki, P., Shinoda, Y. and Asanuma, H. : Projection from area 3a to the motor cortex by neurons activated from group I muscle afferents. *Exp. Brain Res.* **33** : 269~282, 1978.
- 29) Huang, H.-S., Hiraba, H. and Sessle, B. J. : Input-output relationships of the primary face motor cortex in the monkey (*Macaca fascicularis*). *J. Neurophysiol.* **61** : 350~362, 1989.
- 30) 川村光毅：ネコの知覚運動領およびその隣接部から起こる連合および交連線維. *脳と神経* **18** : 43~52, 1966.
- 31) Jones, E. G. and Powell, T. P. S. : The ipsilateral cortical connection of the somatic sensory area in the cat. *Brain Res.* **9** : 71~94, 1968.
- 32) 古川隆彦：ネコ顎顔面口腔領域の運動皮質である冠状溝前方部（C領域）ニューロンの受容野特性と分布. *日大歯学* **70** : 236~248, 1996.
- 33) 榎本純男：大脳皮質の三叉神経運動系への制御様式. *神経進歩*, **37** : 820~833, 1993.
- 34) 平場久雄, 葭田多美子, 吉井慶二, 柳 時悟, 吉本彰宏, 鴨川紘征, 角野隆二：ネコ大脳皮質第一次性感覚野における顔面領域と口腔内領域の関係. *歯基礎誌* **34** : 209~220, 1992.
- 35) Morimoto, T., Inoue, T., Masuda, Y. and Nagashima, T. : Sensory components facilitating jaw-closing muscle activities in the rabbit. *Exp Brain Res.* **76** : 424~440, 1989.
- 36) Lund, J. P., Sasamoto, T., Murakami, T. and Olsson, K. A. : Analysis of rhythmical jaw movements produced by electrical stimulation of motor-sensory cortex of rabbits. *J. Neurophysiol.* **52** : 1014~1029, 1984.
- 37) Lund, J. P. and Lamarre, Y. : Activity of neurons in the lower precentral cortex during voluntary rhythmical jaw movements in the monkey. *Exp. Brain Res.* **19** : 282~299, 1974.
- 38) Huang, C.-S., Hiraba, H., Murray, G. M. and Sessle, B. J. : Topographical distribution and functional properties of cortically induced rhythmical jaw movements in the monkey (*Macaca fascicularis*). *J. Neurophysiol.* **61** : 635~650, 1989.
- 39) Barbas, H. and Pandya, D. N. : Architecture and frontal cortical connections of the premotor cortex (area 6) in the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.* **256** : 211~228, 1987.
- 40) Mizuno, N., Clemente, C. D. and Sauerland, E. K. : Projections from the orbital gyrus in the cat. II. To telencephalic and diencephalic structures. *J. Comp. Neurol.* **136** : 127~142, 1969.
- 41) Allen, G. I. and Tukahara, N. : Cerebrocerebellar communication system. *Physiol. Rev.* **54** : 957~1006, 1974.
- 42) 真野範一：IV. 随意運動と小脳のニューロン活動：新生理科学大系, 10 運動の生理学. (佐々木和夫, 本郷利憲), 第1版, pp. 167~177, 医学書院, 東京, 1988.