原 著

ラット三叉神経節における 舌機械受容ニューロンの反応特性

小 松 偉 二 田 端 孝 義* 林 治 秀* 真 柳 秀 昭

東北大学歯学部小児歯科学講座(主任：真柳秀昭教授)

*東北大学歯学部口腔生理学講座(主任：林 治秀教授)

[受付：平成 10 年 1 月 30 日，受理：平成 10 年 3 月 27 日]

Response properties of lingual mechanosensitive neurons in the trigeminal ganglion of the rat

Hideji Komatsu, Takayoshi Tabata*, Haruhide Hayashi* and Hideaki Mayanagi

Department of Pediatric Dentistry, Tohoku University School of Dentistry

(Chief : Prof. Hideaki Mayanagi)

**Department of Oral Physiology, Tohoku University School of Dentistry*

(Chief : Prof. Haruhide Hayashi)

4-1, Seiryō-machi, Aoba-ku, Sendai 980-8575, Japan

[Received on January 30, 1998 ; Accepted on March 27, 1998]

Key words : tongue/lingual mechanosensitive neurons/tactile sensation/trigeminal ganglion/rat

Abstract : Unitary discharges of lingual mechanosensitive (LM) neurons after mechanical stimulation of the tongue were recorded from the trigeminal ganglion of the rat. LM neurons were distributed in the caudal part of the mandibular division which is located in the caudolateral part of the trigeminal ganglion. The distribution area of LM neurons overlapped with those neurons sensitive to the oro-facial skin and hair, lip, and mandibular incisor and molar teeth. About 90% of LM neurons were slowly adapting (SA), and the remaining 10% were rapidly adapting (RA). The receptive fields of LM neurons were very narrow ($<1\text{ mm}^2$) and were distributed most densely on the apex, followed by the lateral edge of the tongue. By application of the power law to the relation between the stimulus strength and the magnitude of the responses of SA neurons, the power value to which the stimulus strength was raised was 0.77 ± 0.38 . The conduction velocities of LM neurons were less than 2 m/sec or 12~16 m/sec in the SA neurons, and 12~14 m/sec in the RA neurons. These findings suggest that the apex and lateral edge of the tongue are the most important areas in which to discriminate site, intensity and duration of mechanical stimulus, and that lingual sensory input from those regions is important information regarding oro-facial functions, e. g., mastication and deglutition.

抄録：ラット三叉神経節から舌機械刺激に応答するニューロンを記録し，その反応特性を調べた。舌応答ニューロンは三叉神経節尾外側の下顎神経支配領域の尾側から記録された。舌応答ニューロン領域には，顎・顔面皮膚，

口唇および下顎切歯・臼歯に反応するニューロンも混在していた。舌応答ニューロンの約90%は遅順応性、残り10%は速順応性であった。舌応答ニューロンの受容野は非常に小さく(1 mm²以下)、舌全体に分布していたが、舌尖部に特に高密度に集中し、次に舌縁部にも多く観察された。刺激強度と反応の大きさの関係を表すベキ関数法則を遅順応性ニューロンに適用すると、ベキ指数は 0.77 ± 0.38 であった。伝導速度は遅順応性で2 m/sec以下と12~16 m/secに、速順応性で12~14 m/secに多く観察された。したがって、舌では舌尖および舌縁部の感覚識別能が最も高く、この部分からの舌感覚情報が咀嚼および嚥下等の口腔機能に最も深く関与しているものと推察される。

緒 言

舌には、体性感覚と味覚を伝える感覚神経が分布している。舌の前方2/3の体性感覚は三叉神経第3枝由来の舌神経、三叉神経節、三叉神経を経て延髄の三叉神経感覚核群に投射し、舌の後方1/3は舌咽神経、舌根の後下部中央は迷走神経枝を経て延髄に入る¹⁻³⁾。舌の前方2/3の味覚は舌神経、鼓索神経、顔面神経を経て、舌の後方1/3は舌咽神経、一部迷走神経を経て延髄に到達する。また、味覚を伝える鼓索神経には体性感覚の神経線維も含まれているといわれている^{4,5)}。

舌は、このように体性感覚と味覚の2種類の感覚情報を受容するとともに、舌下神経を介し精巧かつ複雑な運動を行い、咀嚼、嚥下、発音等の顎口腔機能という重要な役割を担っている。

今まで、舌の味覚受容について多くの研究がなされているが、舌のもう1つの重要な役割である体性感覚についての研究は少ない。舌の機械受容ニューロン(舌応答ニューロン, lingual mechanosensitive (LM) neurons)はネコの舌神経や鼓索神経^{4,6,7)}およびラットの鼓索神経⁸⁾で研究され、受容野の大きさ、その舌背における分布、興奮伝導速度等について報告されてきた。舌神経は下顎神経の枝ではあるが、鼓索神経を経由する感覚神経も含んでいるため、舌神経での研究は三叉神経経由の感覚情報を十分反映しているとは限らない。三叉神経を経て、延髄三叉神経感覚核群に伝えられる舌感覚情報は三叉神経節で調べる必要がある。しかし、そこでの研究はいまだ知られていない。したがって、ラット三叉神経節から舌の機械刺激に応答するニューロンを記録し、その反応特性を調べた。

材料および方法

実験には、63匹のウィスター系メス成熟ラット(体重約300 g)を用い、ペントバルビタールナトリウム(40 mg/kg, i. p.)で麻酔した。大腿静脈に血管カテーテルを

挿入し、適宜ペントバルビタールナトリウム(5~10 mg/kg/h, i. v.)を追加投与し、麻酔を持続した。また、気管カニューレを装着し、必要に応じ人工呼吸を行った。実験中、常時心電図をモニターした。心拍数の変動、自発的な筋運動および侵害性反射の出現を参考に、麻酔深度を調節した。自動温度調節器付電気保温器により、直腸温を37~39°Cに保った。

ラット頭部を脳定位固定装置に固定し、左側三叉神経節背側部の頭頂骨および脳を除去し、三叉神経節を露出した。舌への機械的刺激を容易にするために、開口器で最大開口させ、両側上下顎切歯を歯肉縁から約1 mmの部位で切除した。舌を電気刺激用銀線電極を埋め込んだレジン製の台に載せ、適宜蒸留水を滴下し湿潤状態に保った。

舌機械受容ニューロン(舌応答ニューロン)の単一神経放電は、エナメル被覆したステンレス微小電極を尾側25°の角度から三叉神経節に刺入し、前置増幅器(WPI-M701)を介しオシロスコープ(日本光電, VC-10)で観察し、同時に神経放電の音もモニターした。神経放電はBishopら⁸⁾とEisenmannら⁹⁾の指針に従い、大きな陰性波を含むスパイクのみを細胞体からの神経放電として記録した。典型的な神経放電は、データーレコーダー(TEAC, R-80)により磁気テープに記録され、実験後のデータ解析に供された。

舌応答ニューロン検索のために、刺激棒を用い、舌を手動で機械的に刺激した。刺激棒は、先端に直径約1.5 mmのレジン球の付いたステンレス線をアクリル棒に装着したものを使用した。機械刺激による舌応答ニューロンの閾値を求めるため、先端に円柱金属(直径1.0 mm)の付いたステンレス製の6種類のvon Freyの刺激毛(各々0.01 N, 0.02 N, 0.05 N, 0.10 N, 0.25 N, 0.50 Nの力で屈曲する)で舌背表面の受容野中央部を刺激し、閾値レベルをそれぞれの刺激棒の刺激力以下とし、6段階に分類した。

舌を機械刺激すると舌表面が凹み、その刺激効果が物理的に周囲に波及し、舌応答ニューロンの受容野を厳密に境界線で表すのは困難である。したがって、それぞれ

Fig. 1 Diagrams illustrating the distribution areas of neurons sensitive to mechanical stimulation of the tongue, facial skin and hair, lip, and mandibular incisor and molar teeth in the left trigeminal ganglion of the rat. A: dorsal view of the trigeminal ganglion. I, II, III: ophthalmic, maxillary and mandibular branches of the trigeminal nerve. B-D: enlargement of the areas in which the neurons sensitive to the intraoral and facial regions were found. B is an enlarged drawing of the oro-facial areas of A.

のユニットの閾刺激に用いた von Frey の刺激毛で舌表面を刺激し、その刺激に反応する領域を受容野とした。

刺激強度と舌応答ニューロンの反応量との関係を調べるため、先端を円柱状(直径 1.0 mm)にしたステンレス板にストレインゲージを装着し、0.01 N~0.50 N の範囲で機械刺激できる刺激棒をマニピュレーターに固定し、刺激強度をモニターしながら舌を持続的に刺激した。刺激時間は約 4 秒とし、間隔を 2 分以上あげ、3~4 回刺激をくり返した。

舌応答ニューロンの興奮伝導速度を求めるため、電気刺激装置(DIA MEDICAL, DPS-165)を用い、舌を載せたレジンの銀電極と舌背表面の受容野中央部に置いた銀ボール電極(陰極)との間で閾上の刺激強度(1.1~1.3×閾値)で電気刺激し(単発矩型波, 0.1 msec, <1.0 mA), 受容野刺激による応答潜時を測定した。一方, 7 匹のラットで計測した舌尖から三叉神経節までの平均距離は 30.6 mm であった。舌尖から各舌応答ユニットの受容野中心までの距離を, 舌尖から三叉神経節までの平均距離から差し引きして興奮の伝導距離とした。この伝導距離と受容野刺激による潜時とから舌応答

ニューロンの伝導速度を求めた。

結 果

1. 三叉神経節における舌応答ニューロンの分布領域

ラット 5 匹について、口腔・顎顔面領域に受容野を持つ 359 個のユニットの三叉神経節内における分布様式を調べた。舌、顎顔面の皮膚と毛、口唇、下顎切歯および臼歯に受容野を有するユニットは、それぞれ 125, 109, 31, 90 および 4 個記録された。Fig. 1 は三叉神経節内における口腔・顎顔面領域刺激に反応するユニットの分布領域を示す。舌応答ユニットは三叉神経節の尾外側部で、下顎神経支配領域の尾側から記録された。この舌応答領域は、顎顔面皮膚と毛、口唇、下顎切歯および臼歯応答領域と重複し、それらに受容野を持つユニットは混在していた。舌応答ユニット(LM unit)は舌応答領域の吻側部では深層から、尾側に移行するにつれ浅層から多く記録された。しかし、三叉神経節の舌応答ユニット記録位置と舌の受容野の間には明確な体性局在は観察されなかった。

Fig. 2 Neuronal discharges of SA (left) and RA (right) units when the tongue was stimulated mechanically. m-st: mechanical stimulus.

2. 持続刺激に対する順応性

63匹のラットから全部で440個の舌応答ユニットが記録され、その中の377個で加圧刺激に対する順応性を調べた。持続的刺激に対し1秒以上応答し続けるユニットを遅順応性 (slowly adapting, SA), 刺激開始または終了時に数発のスパイク応答のみをするユニットを速順応性 (rapidly adapting, RA) と分類した (Fig. 2)。

遅順応性ユニットは86% (326/377) と大多数を占め、その中の1% (4/326) に自発放電が観察された。遅順応性ユニットの持続発火時のスパイク間隔は不規則であった。速順応性ユニットは14% (51/377) と少数であり、機械刺激開始時のみに反応する on-型 (76%, 39/51), 刺激終了時のみに反応する off-型 (8%, 4/51) および on-off 型 (16%, 8/51) が観察された。速順応性ユニットには自発放電はみられなかった。舌応答ユニットは、すべて引っかき刺激に反応したが、刺激方向による反応の違いはほとんど観察されなかった。

3. 機械刺激の強度と反応の大きさ

Fig. 2 はストレインゲージを装着した刺激棒を用い、舌を 0.01 N から 0.50 N の各段階で機械刺激した時の遅順応性および速順応性ユニットの神経放電を表している。遅順応性は刺激強度とともにスパイク頻度が増加し、速順応性は閾値以上では反応するが、それ以上の刺激ではスパイクの増加はみられなかった。故に遅順応性について、刺激強度と放電頻度の関係が Stevens¹⁰⁻¹²⁾ のベキ関数の法則 ($R=kS^\alpha$) に従うかどうか調べた。ここで R は受容器の反応量、k と α は定数、S は刺激強度である。ここでは、反応量として機械刺激開始後 1 秒間のスパイク数を用いた。遅順応性ユニットの刺激強度と反応量を

Fig. 3 Examples of relation between the stimulus intensity and response of three SA units to which the power law ($R=kS^\alpha$) is applied. R; magnitude of the response. S; stimulus intensity. k, α ; constant value. Solid, broken, dotted broken lines; the regression lines.

両対数に表すと、刺激強度 0.25 N 以下の場合、ほぼ直線関係がみられた (Fig. 3)。Table 1 は調べた遅順応性ユニットの各係数の値を示している。舌応答ユニットのベキ指数 (α) は 0.39 から 1.45 の範囲にあり、 0.77 ± 0.38 (平均値 $\pm$ 標準偏差, $n=6$) であった。

4. 機械刺激に対する閾値

反応閾値は、刺激毛の刺激強度に従い、 ≤ 0.01 N, ≤ 0.02 N, ≤ 0.05 N, ≤ 0.10 N, ≤ 0.25 N および ≤ 0.50 N の 6 段階に分類した。Fig. 4 は、測定された舌応答ユニット ($n=221$) の閾値分布を示している。

舌応答ユニットの閾値は遅順応型の方が高く (χ^2 検定, $p < 0.05$), そのピークは遅順応型で ≤ 0.05 N が、速順応型で ≤ 0.02 N が最も高頻度に観察された。最も低閾値である ≤ 0.01 N のユニットは遅順応型で 20% (39/191), 速順応型で 23% (7/30) であった。

5. 受容野の大きさ

受容野の大きさを ≤ 1 mm², ≤ 2 mm², ≤ 3 mm², ≤ 4 mm² および 4 mm² < の 5 段階に分類した。舌応答ユニットの受容野は非常に小さく、 ≤ 1 mm² の受容野をもつユニットは遅順応型で 86% (161/191), 速順応型で 97% (29/30) と大多数を占めていた (Fig. 5)。

Table 1 Values of the factors obtained from the regression lines, when the power law ($R=kS^{\alpha}$) is applied to a relationship between the stimulus intensities and magnitudes of the responses in the SA units.

Unit	k	α	r
1	2.52	1.13	0.98
2	3.69	1.45	0.93
3	1.77	0.39	0.95
4	2.38	0.59	0.97
5	1.60	0.51	0.92
6	1.53	0.54	0.92

0.77±0.38 (Mean±SD)

R; magnitude of the response. S; stimulus intensity of mechanical stimulation applied to the tongue. k; constant. α ; power value. r; correlation coefficient (paired F test, $p<0.01$).

Fig. 5 Histogram showing the size of receptive fields of SA and RA units.

6. 舌における受容野の分布密度

Fig. 6 は舌背表面を吻尾・内外側方向に 0.5 mm 間隔に分割し、それぞれの分割領域に受容野を有する舌応答ユニットの頻度分布を表している。遅順応性ユニットでは、舌尖の正中部付近（舌尖および正中溝より 1.5 mm 以内の領域）に受容野をもつユニットが特に高頻度に観察され（32%, 102/314）、次に舌尖から尾側 9 mm 付近の舌縁部にも比較的多く観察された。速順応性ユニットの受容野は舌尖および舌縁部に多く散在していた。しかし、両順応性とも、舌中央部正中溝付近に受容野をもつものはほとんど記録されなかった。

Fig. 4 Histogram illustrating the distribution of the thresholds of slowly adapting (SA) and rapidly adapting (RA) units when the dorsal surface of the tongue was stimulated mechanically with von Frey hairs.

Fig. 6 Distributions of the receptive fields of SA (left) and RA (right) units in the tongue. The size of the closed circles represents the number of lingual mechanosensitive (LM) units detected at the respective sites of receptive fields (bottom).

7. 舌尖から舌根までの閾値の分布様式

舌尖より舌根方向に 2 mm 間隔に区切り、機械刺激による閾値の分布を調べた (Fig. 7)。舌尖から 2 mm の領域の閾値は、それぞれ ≤ 0.01 N が 17%, ≤ 0.02 N が 30%, ≤ 0.05 N が 37%, ≤ 0.10 N が 14%, ≤ 0.25 N が 2% であった。約半数 (47%) の舌応答ユニットの閾値が ≤ 0.02 N であり、 ≤ 0.05 N まで含めるとユニットの約

Fig. 7 Histogram showing the ratio of neuron populations of various thresholds for mechanical stimulation along the distance of the receptive fields of LM units from the apex of the tongue at an interval of 2mm. Solid lines; levels of the thresholds, $\leq 0.02N$ and $\leq 0.05N$.

84%に増加する。このような閾値分布傾向は、舌尖から舌根部までほぼ同様に観察された (Kruskal-Wallis 検定¹³⁾, $p < 0.05$)。

8. 舌応答ニューロンの伝導速度

遅順応性ユニットの伝導速度分布は二峰性を示し、2 m/sec 未満と 12~16 m/sec にピークが観察され、速順応性ユニットは単峰性で、12~14 m/sec にピークが観察された (Fig. 8)。両順応型とも、40 m/sec 程度の速いユニットはわずかであった。

考 察

ラット舌応答ニューロンは三叉神経節の下顎神経支配領域の尾側から記録され、口腔・顎顔面刺激に応答するニューロンと混在していた。この場所は、ラット舌神経損傷による三叉神経節の細胞変性箇所¹⁴⁾とほぼ一致する。舌応答ニューロンは、ネコ¹⁵⁾やサル¹⁶⁾でも下顎神経支配領域の尾側部から記録され、ラット同様に口腔・顎顔面刺激に応答するニューロンと混在していること、また、舌応答ニューロンの記録位置と舌の受容野との間で、明確な体性局在は観察されないことが報告されている。

ラット舌応答ニューロンの 86%が遅順応型で、14%が速順応型であった。遅順応型の放電はスパイク間隔が不規則で、その 99%に自発放電がなかった。皮膚の遅順応型には SA-I 終末(メルケル終末)および SA-II 終末(ルフィニ終末)の 2 種類が知られており、スパイク間隔が不規則で自発放電がないのは SA-I 終末であると報告

Fig. 8 Histogram showing the distribution of conduction velocities in SA and RA units.

されている¹⁷⁾。Suemune ら¹⁸⁾は三叉神経節へ HRP-WGA を注入し、舌の HRP 陽性終末として茸状乳頭の神経終末、糸状乳頭の単純神経終末や筋層内の自由終末および単純ラセン状終末を報告している。しかし、遅順応型および速順応型の反応様式と神経終末の形態との関係はいまだよく解明されていない。

遅順応性の舌応答ニューロンの刺激強度と、反応量との関係を Stevens のベキ関数の法則¹⁰⁻¹²⁾に当てはめてベキ指数を求めると、平均 0.77 であった。遅順応性ニューロンのベキ指数の平均値はネコ無毛部皮膚で 0.89、有毛部皮膚の SA-I 終末で 0.92、SA-II 終末で 0.71¹⁹⁾と報告されている。したがって、ラット舌応答ニューロンのベキ指数値も、他の機械受容器とほぼ等しい値を示していると考えられる。

遅順応性ニューロンの伝導速度は 2 m/sec 以下と 12~16 m/sec にピークをもつ分布を示しており、速順応性ニューロンは 12~14 m/sec にピークをもつ分布をしていた。温血動物の伝導速度は C 線維 (0.5~2 m/sec)、A δ 線維 (12~30 m/sec)、A β 線維 (30~70 m/sec) とされている²⁰⁾。上記の伝導速度を適用すると、大部分が A δ 線維か C 線維に分類される。しかし、実験中の舌下部の温度が 26~27°C で、体温 37.5°C より約 11°C も低下していた。温度低下による伝導速度減少はラットの座骨神経で 1.2 m/sec/°C²¹⁾、尾の運動神経で 1.3 m/sec/°C²²⁾と報告されており、11°C の温度低下は伝導速度約 14 m/sec の減少をもたらすことになる。したがって、A δ 線維と A β 線維の伝導速度の境界速度 (30 m/sec) は温度低下時には 16 m/sec と推定される。この温度低下による補正

を舌応答ニューロンに用いると、遅順応型の13%がC線維、56%がA δ 線維、31%がA β 線維となる。皮膚の遅順応型SA-I終末やSA-II終末の神経線維はA β 線維といわれており²³⁾、舌応答ニューロンの約30%のみがこの範囲に入ることになる。一方、速順応型は4%がC線維、61%がA δ 線維、36%がA β 線維の範囲に入る。したがって、両順応型の過半数(約60%)がA δ 線維と考えられ、同様な結果はネコの舌神経でも報告されている⁷⁾。また、ネコ舌神経の有髄線維の太さはA δ 線維の範囲(直径2~6 μ m)とA β 線維の範囲(6 μ m以上)に約半数ずつ分布しており^{24~26)}、組織学的観察も上記伝導速度の結果をほぼ支持している。

舌応答ニューロンの機械刺激に対する閾値は ≤ 0.01 Nから ≤ 0.25 Nの種々な範囲にあり、最も閾値の低いニューロン(≤ 0.01 N)の出現頻度は遅順応型および速順応型ともほぼ20%であった。舌の吻尾方向における閾値分布をみると、部分的には多少変動するが、舌尖部から舌根部まであまり差はみられなかった。したがって、閾値については舌尖部が他に比べ特に鋭敏であるとは考えられない。しかし、受容野は非常に小さく(≤ 1 mm²)、舌尖部に特に高密度に観察され、次に舌縁に多く観察された。一般に、舌の中でも舌尖部が最も鋭敏で2点識別閾が小さいといわれているが、このような小さな識別閾は舌応答ニューロンの受容野が非常に小さいことや、舌尖部における神経線維の高密度分布によって生じるものと推察される。同様な舌尖への高密度な感覚神経の分布はネコの舌神経および鼓索神経においても報告され^{6,7)}、ヒト舌の神経終末の組織学的な観察によっても確かめられている²⁷⁾。

ラットは食塊を舌尖部で掬い上げ、餌を取る²⁸⁾。臼歯部では、臼歯咬合面上に食塊をのせるため、舌縁部の触・圧覚が重要である。このように舌尖・舌縁部は機能的に重要であり、そこからの感覚情報が舌に対する食塊の接触状況や刺激強度を認識させるとともに、咀嚼および嚥下等の口腔機能に深く関与しているものと推察される。

結 論

ラット三叉神経節から舌機械刺激に応答するニューロンを記録し、その生理学的反応特性を調べた。

1. 舌応答ユニットは三叉神経節の尾外側部で、下顎神経支配領域の尾側から記録された。この領域の舌応答ユニットの位置と受容野との間で特に体性局在は観察されなかった。舌応答ユニット領域には、顎顔面皮膚、口唇および下顎切歯・臼歯の刺激に応答するユニットも混

在していた。

2. 舌応答ユニットは持続的機械刺激に対する順応性から遅順応型と速順応型に分類され、舌応答ユニットの約90%は遅順応型で、残り約10%は速順応型であった。

3. 舌応答ユニットの機械刺激に対する閾値は遅順応型の方が高く、遅順応型で ≤ 0.05 Nが、速順応型で ≤ 0.02 Nが最も高頻度に観察された。最も低閾値である ≤ 0.01 Nのユニットは遅順応型で20%、速順応型で23%であった。しかし、舌の吻尾方向における閾値分布は、舌尖部から舌根部までほとんど差はみられなかった。

4. 舌応答ユニットの興奮伝導速度のピークは2 m/sec以下と12~16 m/secにあった。この伝導速度は、それぞれC線維とA δ 線維の範囲に入ると考えられる。

5. 遅順応型は舌全体に分布するが、特に舌尖部に高密度に、次に舌縁部に多く観察された。速順応型は舌尖部および舌縁部に散在していた。したがって、ラットの舌では舌尖部および舌縁部の2点識別閾が低く、この部分からの感覚情報は咀嚼および嚥下等の口腔機能に深く関与するものと推察される。

稿を終えるにあたり、本研究遂行および論文作成に、終始ご協力いただきました本学小児歯科学講座および口腔生理学講座の各教室員の皆様に感謝いたします。

本論文の一部は第39回歯科基礎医学会学術大会(1997年10月、北九州市)において発表した²⁹⁾。本論文は東北大学審査学位論文(博士)の要旨である。

文 献

- 1) 伊藤 隆：頭頸部：解剖学講義、第8版、pp. 589~593、南山堂、東京、1989。
- 2) 覚道幸男：舌の感覚：歯と口腔の臨床生理、pp. 679~704、永末書店、京都、1967。
- 3) 河村洋二郎：舌とその機能：口腔生理学、第1刷、pp. 75~88、永末書店、京都、1966。
- 4) Robinson, P. P.: The characteristics and regional distribution of afferent fibres in the chorda tympani of the cat. *J. Physiol. (Lond.)* **406**: 345~357, 1988。
- 5) Matsuo, R., Inoue, T., Masuda, Y., Nakamura, O., Yamauchi, Y. and Morimoto, T.: Neural activity of chorda tympani mechanosensitive fibers during licking behavior in rats. *Brain Res.* **689**: 289~298, 1995。
- 6) Biedenbach, M. A. and Chan, K. Y.: Tongue mechanoreceptors: comparison of afferent fibers in the lingual nerve and chorda tympani. *Brain Res.* **35**: 584~588, 1971。
- 7) 花島直樹：ネコ舌表面における感覚受容器の機械およ

- び温度刺激に対する応答. 日大歯学 **63** : 180~193, 1989.
- 8) Bishop, P. O., Burke, W. and Davis, R. : The identification of single units in central visual pathways. *J. Physiol. (Lond.)* **162** : 409~431, 1962.
 - 9) Eisenmann, J., Landgren, S. and Novin, D. : Functional organization in the main sensory trigeminal nucleus and in the rostral subdivision of the nucleus of the spinal trigeminal tract in the cat. *Acta Physiol. Scand.* **59** (Suppl. 214) : 1~44, 1963.
 - 10) Stevens, S. S. : On the psychophysical law. *Psychol. Rev.* **64** : 153~181, 1957.
 - 11) Stevens, S. S. : To honor Fechner and repeal his law. *Science* **133** : 80~86, 1961.
 - 12) Stevens, S. S. : Sensory power functions and neural events. In : *Handbook of Sensory Physiology, I. Principles of Receptor Physiology.* (edited by Loewenstein, W. R.), pp. 226~242, Springer-Verlag, Berlin, 1971.
 - 13) 市原清志 : 独立多群の差の検定 : バイオサイエンスの統計学, 第10刷, pp. 158~163, 南江堂, 東京, 1996.
 - 14) Gregg, J. M. and Dixon, A. D. : Somatotopic organization of the trigeminal ganglion in the rat. *Archs. Oral Biol.* **18** : 487~498, 1973.
 - 15) Darian-Smith, I., Mutton, P. and Proctor, R. : Functional organization of tactile cutaneous afferents within the semilunar ganglion and trigeminal spinal tract of the cat. *J. Neurophysiol.* **28** : 682~694, 1965.
 - 16) Lende, R. A. and Poulos, D. A. : Functional localization in the trigeminal ganglion in the monkey. *J. Neurosurg.* **32** : 336~343, 1970.
 - 17) Burgess, P. R. and Perl, E. R. : Cutaneous mechanoreceptors and nociceptors. In : *Handbook of Sensory Physiology, II. Somatosensory System.* (edited by Iggo, A.), pp. 29~78, Springer-Verlag, Berlin, 1973.
 - 18) Suemune, S., Nishimori, T., Hosoi, M., Suzuki, Y., Tsuru, H., Kawata, T., Yamauchi, K. and Maeda, N. : Trigeminal nerve endings of lingual mucosa and musculature of the rat. *Brain Res.* **586** : 162~165, 1992.
 - 19) Kruger, L. and Kenton, B. : Quantitative neural and psychophysical data for cutaneous mechanoreceptor function. *Brain Res.* **49** : 1~24, 1973.
 - 20) Dudel, J. : Function of nerve cells. In : *Human Physiology.* (edited by Schmidt, R. F. and Thews, G.), pp. 3~31, Springer-Verlag, Berlin, 1983.
 - 21) Birren, J. E. and Wall, P. D. : Age changes in conduction velocity, refractory period, number of fibers, connective tissue space and blood vessels in sciatic nerve of rats. *J. Comp. Neurol.* **104** : 1~16, 1956.
 - 22) Miyoshi, T. and Goto, I. : Serial in vivo determinations of nerve conduction velocity in rat tails. *Physiological and pathological changes. Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* **35** : 125~131, 1973.
 - 23) Schmidt, R. F. : Somatovisceral sensibility : Cutaneous senses, proprioception, pain. In : *Human Physiology.* (edited by Schmidt, R. F. and Thews, G.), pp. 211~233, Springer-Verlag, Berlin, 1983.
 - 24) Holland, G. R. and Robinson, P. P. : Axon populations in cat lingual and chorda tympani nerves. *J. Dent. Res.* **71** : 1468~1472, 1992.
 - 25) Blom, S. : Afferent influences on tongue muscle activity. *Acta Physiol. Scand.* **49** (Suppl. 170) : 3~97, 1960.
 - 26) Biedenbach, M. A., Beuerman, R. W. and Brown, A. C. : Graphic digitizer analysis of axon spectra in ethmoidal and lingual branches of the trigeminal nerve. *Cell Tiss. Res.* **157** : 341~352, 1975.
 - 27) Marlow, C. D., Winkelmann, R. K. and Gibilisco, J. A. : General sensory innervation of the human tongue. *Anat. Rec.* **152** : 503~512, 1965.
 - 28) Weijs, W. A. : Mandibular movements of the albino rat during feeding. *J. Morph.* **145** : 107~124, 1975.
 - 29) 小松偉二, 田端孝義, 林 治秀, 真柳秀昭 : ラット三叉神経節における舌機械受容ニューロンの反応特性. 歯基礎誌 **39** (補冊) : 185(521), 1997.