総 説 (学会賞受賞)

咀嚼筋活動の制御機構

日 高 修

大阪大学歯学部口腔生理学講座

Mechanisms for Regulating Masticatory Muscle Activity

Osamu Hidaka

*Department of Oral Physiology, Osaka University Faculty of Dentistry,
1-8 Yamadaoka, Suita, Osaka 565-0871, Japan*

はじめに

咀嚼筋活動は、さまざまな性状の食物を咀嚼するときに生じる顎口腔の感覚による影響を受け、硬い食物を咀嚼するときには軟らかい食物を咀嚼するときと比べて閉口筋活動が増大することが知られている¹⁾。このように咀嚼力は食物の硬さに応じて制御されるが、一咀嚼サイクル内で咀嚼力がどのような時間的变化をたどり、また筋活動とどのような関係を有するかについての詳細は不明である。それらの点を明らかにするため、100 N まで測定可能な小型の圧力トランスデューサーを、最近われわれは新たに開発した²⁾。

この装置は負荷が一定であれば、受圧面のいずれの部位に負荷がかかっても、一定の測定値が得られるように設計されている。この装置をウサギの口腔内に適用して咀嚼力を測定し、咀嚼する物体の硬さと咀嚼力の関係を定量的に評価した。咀嚼中の咬筋活動の制御には特に歯根膜受容器と閉口筋中の筋紡錘が重要であることが示唆されている³⁾。つまり、これらの感覚入力を併せて遮断するとその制御能はほぼ完全に消失するのである。しかし、これらの片方の感覚入力を遮断した場合は、咀嚼する物体の性状に応じた咀嚼筋活動制御は完全に消失せず残存する。これらの2種類の受容器は形態が異なるだけでなく、生理学的性質も互いに異なっているため、咀嚼力制御への関与も異なる可能性が考えられる。歯根膜受容器は、歯に加えられた負荷の大きさと方向に関する情報を伝達し⁴⁾、歯根膜咬筋反射により咬筋を興奮させることができる^{5,6)}。一方、閉口筋中の筋紡錘の活動は、錘外筋の長

さに対応して変化することから、咀嚼時には上下顎間距離に応じた変化を示すと考えられ、下顎張反射により咬筋を興奮させることができる。これらの感覚受容器が咀嚼力の調節において果たす役割について考えてみたい。

咀嚼運動中における感覚入力

咀嚼運動の基本パターンは、脳幹部の神経細胞集団 (central rhythm generator, CRG) によって形成されるが^{1,7)}、末梢からの感覚情報がその咀嚼運動の基本的なプログラムを修飾することにより、実際の咀嚼運動が遂行されている。そこでまず、末梢からの感覚情報が咀嚼中にどのように変化するかについて試みる。

1. 歯根膜機械受容器

歯根膜には歯根膜機械受容器 (periodontal mechanoreceptor) と呼ばれる感覚受容器が存在する。この歯根膜機械受容器からの放電活動は、咀嚼中に歯への圧刺激が加わる咬合相に生じるが、その活動様式は受容器の順応タイプにより異なる⁸⁾。遅順応型は圧刺激の持続している咬合相において活動を持続し、その放電頻度は歯への負荷に応じてある程度変化する⁹⁾。一方、速順応型は食物が歯に接触して歯に負荷が加わる時点で一過性に活動するが、歯への負荷が消失する時点においても、一過性に活動する場合も認められる¹⁰⁾。

2. 筋紡錘

筋紡錘からの求心性情報パターンは複雑である。これは筋紡錘活動が機械的要因の影響を受ける以外に、ガン

マ運動神経活動にも影響されるためである。筋紡錘には2種類の感覚終末があり、それぞれ1次終末(primary ending)、2次終末(secondary ending)と呼ばれる。1次終末は筋の伸張速度および伸張長さに対応して反応し、一方、2次終末は伸張速度よりも伸張長さに比較的忠実に応答する¹¹⁾。咀嚼中の閉口筋筋紡錘の活動は、ネコ¹²⁻¹⁴⁾、サル¹⁵⁾、ラット¹⁶⁾、ウサギ¹⁷⁻¹⁹⁾において、三叉神経中脳路核から単一ニューロン活動として記録されている。これらのニューロンのほとんどは顎運動に一致してリズムカルに発射頻度を変化させる。ラットでは咀嚼リズムに関係なく持続的な活動を示すものがごく少数存在するともいわれている¹⁶⁾。自然咀嚼中にリズムカルな発射パターンを示すニューロンは、その最高発射頻度により、2群に分けられると報告されており、それらは、1次終末および2次終末由来のものに対応するようである^{13,17)}。それらは閉口筋の伸張・収縮の大きさや速度に対して異なった応答を示し、また咀嚼サイクル中にも異なる活動様式を示す¹³⁾。

3. その他

顎関節に存在する受容器の特性についてはほとんど知られておらず、咀嚼運動中の活動様式についてはさらに不明であるが、それらのニューロンには下顎の変位や速度を感知するものがあるようである^{20,21)}。また、皮膚や粘膜に存在する受容器は食物がそれらの受容野に接触したときに活動を示すが、それらはたいいてい閉口時である⁹⁾。

咀嚼運動中の反射

末梢からの感覚情報による反射性顎運動として、主に以下の反射があげられる。これらは咀嚼中の顎運動制御にも関与していると考えられている。

1. 歯根膜咀嚼筋反射

歯に圧刺激を加えると、咀嚼筋の活動は反射的に促進されたり抑制されたりする。ヒトで軽い噛みしめをしている時に歯を叩くと、咬筋に短潜時で一過性の反射性応答が生じる。この反射は歯根膜咬筋反射と呼ばれ、その反射弓は歯根膜機械受容器、三叉神経中脳路核、閉口筋運動ニューロンの単シナプス経路と考えられている⁵⁾。また、ヒト上顎中切歯に叩打刺激あるいはramp-and-hold(強度を一定速度で増し、ある到達強度で一定時間持続する)の圧刺激を加えると、短潜時の抑制反射およびこれに続く興奮反射が同側の咬筋に誘発されると報告されている²²⁾。浅麻酔ラットで上顎切歯に圧刺激を加える

と、側頭筋、咬筋、顎二腹筋に筋電図活動が誘発される。この反射は歯根膜の機械刺激が咀嚼筋に広く反射を誘発することから歯根膜咀嚼筋反射と呼ばれる⁶⁾。歯根膜機械受容器を支配する一次求心性ニューロンには、三叉神経中脳路核ニューロンと三叉神経節ニューロンがあるが、いずれのニューロンもこの反射に関係していると考えられる。歯への圧刺激の強さや方向の違いによっては、閉口筋活動は逆に抑制されるが²³⁾、この反射は咀嚼中に歯にかかる力の方向や大きさによって、閉口筋活動を調節するのにおそらく働くであろう。

2. 下顎張反射

咀嚼筋にも筋伸張反射があり、これは閉口筋群(咬筋、側頭筋、内側翼突筋)に認められる。このような特徴は、筋伸張反射の感覚受容器である筋紡錘が閉口筋にもつばら存在することに起因する。反射弓は、閉口筋中の筋紡錘、三叉神経中脳路核ニューロン、閉口筋運動ニューロンからなる単シナプス性の経路であることが、生理学的および形態学的な研究により確認されている²⁴⁻²⁷⁾。この経路以外にも三叉神経中脳路核からProbst束を下行して三叉神経脊髄路核を経由する多シナプス回路の存在も示唆されている²⁸⁾。下顎張反射は、閉口筋が伸長されると閉口筋活動を誘発し、筋を元の長さに維持しようとするネガティブ・フィードバック制御機構として働く。咀嚼中においては、食物を噛みしめた時の開口度(閉口筋の長さ)に対応して咀嚼力を調節すると考えられる²⁹⁾。

3. 開口反射

除脳した動物の歯肉や硬口蓋の前方に強い圧刺激、または電気刺激を加えると一過性の急速な開口が生じるが、三叉神経の第2枝(上顎神経)や第3枝(下顎神経)を電気刺激しても同様な現象を誘発できる³⁰⁾。この反射性開口は開口筋(顎二腹筋、外側翼突筋下頭)の一過性収縮と閉口筋(咬筋、側頭筋、内側翼突筋)の弛緩によって生じる。一側の刺激で両側性にこのような反射が誘発される。ヒトの開口反射では閉口筋の抑制のみで、顎二腹筋の興奮は伴わないとされる³¹⁾。開口反射の中枢経路は最短2シナプス性、すなわち介在ニューロンを一つ介する経路である³²⁾。

顎反射の変調

咀嚼のようなリズムカルな顎運動時に、これらの反射はどのように変調されるのであろうか。開口反射を誘発する一次求心性線維は咀嚼の咬合相で主として活動し、

一方、筋紡錘からの求心性情報は咀嚼サイクルを通して活動する。咀嚼運動中にこれらの求心性情報をコントロールする機構が存在しなければ、食物を粉碎、臼磨しているときに不必要な開口反射が生じたり、あるいは開口相で閉口反射が生じかねない。咀嚼運動中にはこれらの顎反射が変調され、末梢性に誘発される反射が中枢性司令を不必要に阻害しないように、また逆に、場合によっては中枢性司令を増強し、咀嚼運動がより合目的に機能するように働く。このような咀嚼中における顎反射の変調は、どのような機構により形成されるのであろうか。

1. 運動ニューロンの興奮性の変調

咀嚼運動中の三叉神経運動ニューロンにおける膜電位変動を記録すると、閉口筋運動ニューロンでは閉口相で興奮性シナプス後電位 (EPSP)、開口相で抑制性シナプス後電位 (IPSP) が認められ、開口筋運動ニューロンでは閉口相で変化はみられず、開口相で EPSP が認められる³³⁻³⁵⁾。これらの膜電位変化は動物を非動化した状態でも認められることから、中枢性パターン発生器からの司令により形成されているといえる。咀嚼運動中の運動ニューロンにおいて生じるこのような膜電位変化（これは運動ニューロンの興奮性の変調を示すものである）は咀嚼運動中に誘発される反射の大きさに影響する。

2. 反射回路の変調

低閾値の一次求心性線維の終末におけるシナプス伝達が、シナプス前抑制により、咀嚼運動中に持続的に抑制される可能性が提唱されている³⁶⁾。実験的な証拠は得られていないが、歩行や呼吸などのリズムカルな運動中においては、脊髄一次求心性線維の終末が変調されることが報告されており、咀嚼運動中にも同様のことが生じている可能性は十分に考えられる。また、閉口筋紡錘を支配する三叉神経中脳路核ニューロンが咀嚼運動中に開口相に一致してリズムカルに抑制されることを示唆する報告もなされている³⁷⁾。

介在ニューロンにおいては、低閾値入力を受ける開口反射弓における介在ニューロンと高閾値求心性線維に反応する介在ニューロンとでは様相が異なる。前者ではその興奮性が咀嚼運動中には持続的に低下し、後者では閉口相において興奮性が上昇する。この高閾値求心性線維における興奮性の上昇は、防御反射としての機能がうまく働くのに合目的である。つまり、閉口相においては開口筋運動ニューロンの興奮性は低下しているが、防御反射が閉口相で誘発できるように介在ニューロンの興奮性は逆に高められているのであろう。リズムカルな咀嚼運

動の相に伴うこのような反射の変調がどのような神経機構により形成されるのかについては、Lund and Olsson の総説を参照していただきたい³⁶⁾。

3. 筋紡錘の感度の変調

ガンマ運動ニューロンの活動が錘内筋を短縮させ、それが錘外筋の短縮による筋紡錘の脱負荷を防ぐと、咀嚼中の閉口相においてもいくらかの筋紡錘感覚ニューロンの活動が生じることになる。この現象に関与するガンマ運動ニューロンとして、開口相より閉口相で活動する静的ガンマ運動ニューロンが考えられている^{14,38)}。また、咀嚼筋紡錘の感度は、食物を口腔内に取り入れ嚥下するまでの咀嚼のさまざまな過程において、変調されることが見い出されている¹⁷⁾。一連の咀嚼過程（食べ物をお口に入れてから嚥下するまで）が適切に遂行されるためにも、筋感覚が重要であると推察される。

大脳皮質誘発性のリズムカルな顎運動中における 咀嚼運動の調節

大脳皮質咀嚼野を皮質内微小刺激法により連続的に電気刺激すると、リズムカルな顎運動が誘発される⁷⁾。刺激の部位を調節することにより、ウサギでは自然咀嚼に類似した三日月状の顎運動を誘発することができ、このリズムカルな誘発顎運動は咀嚼運動を司る神経機構を探索するのに有用である。

1. 咀嚼する試料の硬さと咀嚼運動

咀嚼運動は食物の性状に応じて調節され、硬い食物を咀嚼すると閉口筋活動が増大するが、ウサギの大脳皮質誘発性のリズムカルな顎運動中においてもやはり、上下臼歯間に試料を挿入してこれを咀嚼させると咀嚼力および咬筋活動が増大する（図1）。試料挿入前、挿入中および挿入後の前額面上の顎運動パターンを図の下部に示した。水平の点線は圧力トランスデューサーが上顎の歯に接触する顎位を示しており、最小開口位に相当する。試料の咀嚼中は上下顎間に試料が介在するため、下顎はその点線まで到達していないことがわかる。咀嚼力、筋活動および顎運動において観察されたこのような変化は、試料を除去するとただちに消失した（図1(c)）。この増大効果には歯根膜感覚受容器および筋紡錘からの求心性情報が重要な役割を果たすと示唆されている³⁾。これらの求心性情報の同時遮断により、その増大効果はほぼ完全に消失するからである。

硬さがほぼ比例的に増大する5種類のポリウレタン

図 1 ウサギ大脳皮質誘発性の咀嚼様運動における試料咀嚼。
咀嚼力および咬筋活動量は試料咀嚼中 (B) において、試料咀嚼前 (A)、後 (C) と比べ、著しく増大している。文献²⁹⁾より改変引用。

A 歯根膜感覚遮断前

B 歯根膜感覚遮断後

図 2 試料の硬さに応じた咀嚼力、咬筋活動、顎運動の変化。
試料は 1 番から 5 番へと順に硬くなっている。文献²⁹⁾より改変引用。

シートの小片 (厚さ 2 mm) を咀嚼させると、咬筋積分活動量、咀嚼力のピーク値と積分値、および最小顎間距離は、試料の硬さの増加に伴って大きくなっていった (図 2)。咀嚼力の時間的変化を示す指標の 1 つと考えられる咀嚼力の平均上昇速度も、試料の硬さに伴って大きくなることがわかる。

2. 咀嚼力の調節における歯根膜感覚受容器の役割

三叉神経感覚枝のうち上顎神経および下歯槽神経を切断して歯根膜感覚を遮断すると、咀嚼力の平均上昇速度は有意に低下し、咀嚼力の持続時間および咬筋の筋放電持続時間は有意に延長した。歯根膜機械受容器は、歯根膜線維中に存在し、歯への負荷によって線維が変形した

図 3 試料の硬さと咀嚼力に関する 4 つのパラメーター。
文献²⁹⁾より改変引用。

とき興奮するが、ほとんどの受容器は負荷に対して閾値が低く³⁹⁾、歯が咀嚼する物体に接触するとすぐに興奮することから、咀嚼力の立ち上がり速度に寄与するものと考えられる。この考えを支持するような受容器の性質として、ほとんどの歯根膜機械受容器は非常に小さい負荷 (1 N 以下) の範囲内で最も応答性が高いこと、負荷がさらに大きくなるとその感受性は減少すること³⁹⁾、臼歯の歯根膜受容器の大部分は速順応型であることがあげられる⁴⁾。歯根膜感覚の遮断後に最大開口度および垂直運動量は減少した。しかし、試料硬さに応じた咀嚼力の調節能の大半は、歯根膜感覚の遮断後においても、存続することがわかった。

神経切断前後での結果を図中にそれぞれ実線および点線で示した。咀嚼力のピーク値、力積すなわち咀嚼力の積分値、そして咀嚼力の平均立ち上がり速度は、神経切断の有無にかかわらず、試料の硬さに応じて有意に増大した (図 3 A, C, D)。咀嚼する物体の硬さと咀嚼力という 2 つの要因間には基本的に直線的関係が存在するといえよう。

神経切断により試料咀嚼中の顎運動量は垂直的にも側方的にも減少したが、これは口腔内感覚を遮断した動物が自発的に餌を咀嚼するときの結果⁴⁰⁾とも一致する。三叉神経知覚枝の切断で口腔周囲の顔面皮膚感覚だけを遮

断した動物では、このような顎運動の変化を生じない⁴⁰⁾ことから、上記の実験結果は口腔内の感覚、特に歯根膜感覚を遮断した効果であると推察される。

また、咀嚼する物体の硬さに比例して変化する咀嚼力において、歯根膜感覚は咀嚼力の急速な立ち上がりに関与するようである (図 3 D)。

3. 咀嚼力の調節における筋紡錘の役割

大脳皮質誘発性の顎運動中に、咀嚼筋筋紡錘からの求心性情報を三叉神経中脳路核から細胞外誘導にて記録すると、閉口相では試料の硬さに応じてスパイク数は有意に増加したが、開口相では試料の硬さによる有意差は認められなかった¹⁸⁾。この結果から、咀嚼する物体の硬さに応じて増加する閉口相での筋紡錘からの求心性情報が、発揮される咀嚼力の増大に関与することが示唆される。つまり、硬さに対応したスパイク発射数の増加により、閉口筋運動ニューロンへの単シナプス性および多シナプス性興奮作用が増強されることにより、食物の硬さに対応した咀嚼力の調節がなされると推察される。一般に閉口相において閉口筋は短縮するため、筋紡錘からの求心性情報量は減少あるいは消失する。しかし、ガンマ運動ニューロンの活動が錘内筋を短縮させ、それが錘外筋の短縮による筋紡錘の脱負荷を防ぐと、閉口相においても

図4 下顎張反射弓と咀嚼力調節に関わる神経機構。

いくつかの筋紡錘感覚ニューロンの活動が生じることになる。この現象には静的ガンマ運動ニューロンの活動が深く関与している^{14,38)}。自然咀嚼中あるいは麻酔下で末梢の刺激（液体を口腔内に入れるなど）により誘発されたリズムカルな顎運動中において、歯が食物や対合歯に接触し顎運動が遅くなるとき、やはり閉口筋活動の増大とともに筋紡錘の活動が増大する¹¹⁾。筋紡錘の反応は筋の長さ、つまり閉口筋では顎間距離に応じて変化するもので⁴¹⁾、試料の硬さの増大に応じた筋紡錘活動の増大は、最小開口度（上下顎間距離）と密接に関連しているであろう。この増大した筋感覚入力は、少なくとも下顎張反射の経路を介して閉口筋活動を増大すると考えられる。下顎張反射弓と咀嚼力調節に関わる神経機構を図4に示した。このような機構により、閉口筋中の筋紡錘は上下臼歯間に物体が介在すると咀嚼力を漸増させるであろう。

4. 試料咀嚼に伴う咬筋活動増大の発現タイミング

試料を咀嚼させると咬筋活動が増大するわけであるが、その増大の発現は試料咀嚼に伴う負荷の発生時点とどのような時間的関係を有しているのだろうか。これを解析することにより、咬筋活動増大の神経機構についてさらに考察を加えることができると考えられる。そこで、安定した5ストロークについて最大開口時で時間軸を揃えて筋電信号を加算平均し、試料咀嚼により咬筋活動に増大が認められる時点と負荷の発生時点との時間的な関係性を評価した(図5)。図中の縦の実線は試料咀嚼により負荷が発生した時点を示し、縦の点線は咬筋活動に差が出現したと認められる時点を示している。図5Aの例では実線が点線より11 msec 先行しており、つまり、

図5 試料咀嚼に伴う負荷発現と咬筋活動変化。

細い波形：試料咀嚼前

太い波形：試料咀嚼中

縦の実線：負荷発生時点

縦の点線：咬筋活動に差の発現した時点（C, Dの横破線で示された水準を上回る時点）

C, DはそれぞれA, Bの拡大図。

文献²⁹⁾より改変引用。

下顎張反射の最短潜時（予備実験で測定した下顎張反射の最短潜時は6 msec）よりも長い潜時で、試料咀嚼に伴う筋電図反応が生じている。一方、図5Bの例では点線が実線より2 msec 先行しており、負荷の発生に先行して筋電図に反応が生じていることになる。歯根膜感覚遮断前に観察されたこれらの傾向は感覚遮断後も同様であった。咬筋活動の増大が毎回の咀嚼サイクルでの負荷に対する単純な反射であれば、その増大の発現には下顎張反射の最短潜時（6 msec）が少なくとも必要とされるはずである。ところが、本研究で分析した咀嚼運動の約3割においては、咬筋活動の増大の潜時は6 msec より短く、場合によっては負荷の生じる時点より早く筋電図応答が出現した。つまり、リズムカルな顎運動中に上下歯間に物体が介在して、閉口運動時に上下顎にいったん負荷がかかると、それ以後のサイクルにおいては閉口筋運動ニューロンの興奮性は早期から高められるが、その早期の興奮性上昇は下顎張反射により生じる興奮性上昇に先行する場合があるといえる。この現象は単純な反射のみでは説明ができない。その制御には、中枢のパターン・ジェネレーターに働きかけ、そこからの出力を修飾・変

調する神経機構の必要性が示唆される。このような神経機構が脳内のどこに存在するかは今後の研究を待たねばならないが、その候補としては脳幹および小脳を含む部位があげられる。また、このような現象から、咀嚼運動は一種のフィード・フォワード機構で制御されているともいえる。口腔内感覚の除去後にもこのような早期の増大反応は残存することから²⁹⁾、歯根膜感覚はこの現象に必須とはいえない。現在、この早期反応が生じる場合と生じない場合があるのはどういう理由によるのか、また、この早期反応を引き起こす機構を作動させるのはどのような感覚情報であるかを探索している。現在われわれは、このような感覚情報として閉口筋中の筋紡錘に注目している。咀嚼筋筋感覚遮断前後において咬筋活動を比較した場合、負荷の発生前に観察される早期反応は筋感覚遮断後に消失する傾向を示すからである⁴²⁾。

おわりに

口腔内の感覚受容器、おそらく歯根膜機械受容器は咀嚼力の立ち上がり速度に関与し、一方、口腔外感覚受容器、おそらく閉口筋中の筋紡錘は試料の硬さに応じた咀嚼力の漸増に関与するであろう。さらに、筋感覚は負荷に先行する咬筋での早期反応とも関連するようである。大脳皮質からの下行路を電気刺激して誘発したリズムミカルな運動中においても、試料挿入によって咬筋活動が促進されることから³⁾、このような咀嚼筋活動の自動調節には、脳幹および小脳を含む神経回路が重要と考えられる。

今後はさらに、このような咀嚼筋活動制御に対してストレス刺激がどのような影響を及ぼすかについて、探求していきたいと考えている。頸部交感神経の刺激は筋感覚受容器の感受性を直接低下させて筋紡錘と閉口筋の活動を抑制するが⁴³⁾、視床下部の電気刺激は閉口筋の下顎張反射を促進する⁴⁴⁾。ストレス刺激により脳内のカテコールアミンレベルが増大するといわれており⁴⁵⁾、ノルアドレナリンが閉口筋運動ニューロンの興奮性を高めることがわかってきた⁴⁶⁾。さらに、最近われわれはラットで拘束ストレスが咬筋運動ニューロンの興奮を上昇させるという所見を得ている。

稿を終えるにあたり、本研究を遂行する機会と有益な助言を賜るとともに、本学会賞の受賞候補者にご推薦いただきました大阪大学歯学部口腔生理学講座森本俊文教授に厚くお礼申し上げます。そして本研究の遂行にご協力いただきました共同研究者の方々に深謝いたします。

著者の現所属：大阪大学歯学部歯科矯正学講座

文 献

- 1) Lund, J. P. : Mastication and its control by the brain stem. *Crit. Rev. Oral Biol. Med.* 2 : 33—64, 1991.
- 2) Ogata, K., Nakamura O., Takada, K., Yoshikawa, K., Masuda, Y. and Morimoto, T. : Transducer for recording masticatory force in animal experiments. *Jpn. J. Oral Biol.* 35 : 98—101, 1993.
- 3) 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.
- 4) Appenteng, K., Lund, J. P. and Seguin, J. J. : Intraoral mechanoreceptor activity during jaw movement in the anesthetized rabbit. *J. Neurophysiol.* 48 : 27—37, 1982.
- 5) Goldberg, L. J. : Masseter muscle excitation induced stimulation of periodontal and gingival receptors in man. *Brain Res.* 32 : 369—381, 1971.
- 6) Funakoshi, M. and Amano, N. : Periodontal jaw muscle reflexes in the albino rat. *J. Dent. Res.* 53 : 598—605, 1974.
- 7) Nakamura, Y. and Katakura, N. : Generation of masticatory rhythm in the brainstem. *Neurosci. Res.* 23 : 1—19, 1995.
- 8) Linden, R. W. A. : Periodontal mechanoreceptors and their functions. In : *Neurophysiology of the Jaws and Teeth.* (edited by Taylor, A.), pp. 52—95, Pergamon Press, London, 1990.
- 9) Appenteng, K., Lund, J. P. and Seguin, J. J. : Behavior of cutaneous mechanoreceptors recorded in mandibular division of Gasserian ganglion of the rabbit during movements of lower jaw. *J. Neurophysiol.* 47 : 151—166, 1982.
- 10) Tabata, T. and Karita, K. : Response properties of periodontal mechanosensitive fibers in the superior dental nerve of the cat. *Exp. Neurol.* 94 : 469—478, 1986.
- 11) Taylor, A. : Proprioceptive control of jaw movement. *Neurophysiology of the Jaws and Teeth.* (edited by Taylor, A.), pp. 237—267, Pergamon Press, London, 1990.
- 12) Taylor, A. and Cody, F. W. J. : Jaw muscle spindle activity in the cat during normal movements of eating and drinking. *Brain Res.* 71 : 523—530, 1974.
- 13) Cody, F. W. J., Harrison, L. M. and Taylor, A. : Analysis of activity of muscle spindles of the jaw-

- closing muscles during normal movements in the cat. *J. Physiol.* **253** : 565—582, 1975.
- 14) Taylor, A., Appenteng, K. and Morimoto, T. : Proprioceptive input from the jaw muscles and its influence on lapping, chewing, and posture. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* **59** : 636—644, 1981.
 - 15) Goodwin, G. M. and Luschei, E. S. : Discharge of spindle afferents from jaw-closing muscles during chewing in alert monkeys. *J. Neurophysiol.* **38** : 560—571, 1975.
 - 16) Yamamoto, T., Matsuo, R., Kiyomitsu, Y. and Kitamura, R. : Sensory and motor responses of trigeminal and reticular neurons during ingestive behavior in rats. *Exp. Brain Res.* **76** : 386—400, 1989.
 - 17) Masuda, Y., Morimoto, T., Hidaka, O., Kato, T., Matsuo, R., Inoue, T., Kobayashi, M. and Taylor, A. : Modulation of jaw muscle spindle discharge during mastication in the rabbit. *J. Neurophysiol.* **77** : 2227—2231, 1997.
 - 18) Morimoto, T., Nakamura, O., Ogata K., Liu, Z. J., Matsuo, R., Inoue, T., Masuda, Y., Saito, O., Mizuno, J. and Kato, T. : Autoregulation of masticatory force in the anesthetized rabbit. In : *Brain and Oral Functions.* (edited by Morimoto, T., Matsuya, T. and Takada, K.), pp. 115—124, Elsevier, Amsterdam and Tokyo, 1995.
 - 19) Morimoto, T., Nakamura, O., Masuda, Y., Yoshikawa, K., Maruyama, T. and Takada, K. : Effects of reducing the tooth height on jaw-closing muscle activity, bite force and muscle spindle discharges during mastication in the rabbit. In : *Alpha and Gamma Motor Systems.* (edited by Taylor, A., Gladden, M. H. and Durbaba, R.), pp. 409—411, Plenum, New York and London, 1995.
 - 20) Lund, J. P. and Matthews, B. : Responses of muscle and joint afferents recorded from the Gasserian ganglion of rabbits [proceedings]. *J. Physiol.* **293** : 38—39, 1979.
 - 21) Lund, J. P. and Matthews, B. : Responses of temporomandibular joint afferents recorded in the Gasserian ganglion of the rabbit to passive movements of the mandible. In : *Oral-facial Sensory and Motor Functions.* (edited by Kawamura, Y. and Dubner, R.), pp. 153—160, Quintessence, Tokyo, 1981.
 - 22) Louca, C., Cadden, S. W. and Linden, R. W. : The roles of periodontal ligament mechanoreceptors in the reflex control of human jaw-closing muscles. *Brain Res.* **731** : 63—71, 1996.
 - 23) 田口 洋：ラット切歯の機械的刺激により誘発される閉口筋の興奮および抑制反射. *歯基礎誌* **26** : 1228—1244, 1984.
 - 24) McIntyre, A. K. : Afferent limb of the myotatic reflex arc. *Nature* **168** : 168—169, 1951.
 - 25) Appenteng, K., O' donovan, M. J., Somjen, G., Stephens, J. A. and Taylor, A. : The projection of jaw elevator muscle spindle afferents to fifth nerve motoneurons in the cat. *J. Physiol.* **279** : 409—423, 1978.
 - 26) Appenteng, K., Donga, R. and Williams, R. G. : Morphological and electrophysiological determination of the projections of jaw-elevator muscle spindle afferents in rats. *J. Physiol.* **369** : 93—113, 1985.
 - 27) Luo, P. F. and Li, J. S. : Monosynaptic connections between neurons of trigeminal mesencephalic nucleus and jaw-closing motoneurons in the rat : an intracellular horseradish peroxidase labelling study. *Brain Res.* **559** : 267—275, 1991.
 - 28) Shigenaga, Y., Sera, M., Nishimori, T., Suemune, S., Nishimura, M., Yoshida, A. and Tsuru, K. : The central projection of masticatory afferent fibers to the trigeminal sensor nuclear complex and upper cervical spinal cord. *J. Comp. Neurol.* **268** : 489—507, 1988.
 - 29) Hidaka, O., Morimoto, T., Masuda, Y., Kato, T., Matsuo, R., Inoue, T., Kobayashi, M. and Takada, K. : Regulation of masticatory force during cortically induced rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. *J. Neurophysiol.* **77** : 3168—3179, 1997.
 - 30) Sherrington, C. S. : Reflexes elicitable from pinna, vibrissae and jaws. *J. Physiol.* **51** : 404—451, 1917.
 - 31) Yemm, R. : Reflex jaw opening following electrical stimulation of oral mucous membrane in man. *Arch. Oral Biol.* **17** : 513—523, 1972.
 - 32) Sumino, R. : Central neural pathways involved in the jaw-opening reflex in the cat. In : *Oral-facial sensory and motor functions.* (edited by Kawamura, Y. and Dubner, R.), pp. 315—331, Quintessence, Tokyo, 1981.
 - 33) Nakamura, Y. and Kubo, Y. : Masticatory rhythm in intracellular potential of trigeminal motoneurons induced by stimulation of orbital cortex and amygdale in cats. *Brain Res.* **148** : 504—509, 1978.
 - 34) Kubo, Y., Enomoto, S. and Nakamura, Y. : Synaptic basis of orbital cortically induced rhythmical masticatory activity of trigeminal motoneurons in immobilized cats. *Brain Res.* **230** : 97—110, 1981.
 - 35) Chandler, S. H. and Goldberg, L. J. : Intracellular

- analysis of synaptic mechanisms controlling spontaneous and cortically induced rhythmical jaw movements in the guinea pig. *J. Neurophysiol.* **48** : 126—138, 1982.
- 36) Lund, J. P. and Olsson, K. A. : The importance of reflexes and their control during jaw movement. *Trends Neurosci.* **6** : 458—463, 1983.
- 37) Kolta, A., Lund, J. P. and Rossignol, S. : Modulation of activity of spindle afferents recorded in trigeminal mesencephalic nucleus of rabbit during fictive mastication. *J. Neurophysiol.* **64** : 1067—1076, 1990.
- 38) Taylor, A., Hidaka, O., Durbaba, R. and Ellaway, P. H. : Fusimotor influence on jaw muscle spindle activity during swallowing-related movements in the cat. *J. Physiol.* **503** : 157—167, 1997.
- 39) Trulsson, M. and Johansson, R. S. : Human periodontal mechanoreceptors : encoding of force and role in control of jaw actions. In : *Brain and oral functions.* (edited by Morimoto, T., Matsuya, T. and Takada, K.), pp. 155—163, Elsevier, Amsterdam and Tokyo, 1995.
- 40) Inoue, T., Kato, T., Masuda, Y., Nakamura, T., Kawamura, Y. and Morimoto, T. : Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. *Exp. Brain Res.* **74** : 579—591, 1989.
- 41) Inoue, H., Morimoto, T. and Kawamura, Y. : Response characteristics and classification of muscle spindles of the masseter muscle in the cat. *Exp. Neurol.* **74** : 548—560, 1981.
- 42) Komuro, A., Hidaka, O., Kato, T., Masuda, Y. and Morimoto, T. : The effect of partial section of the brain stem on the latency of the masseteric EMG response during chewing. *Neurosci. Res.* **S200**, 1997.
- 43) Matsuo, R., Ikehara, A., Nokubi, T. and Morimoto, T. : Inhibitory effect of sympathetic stimulation on activities of masseter muscle spindles and the jaw jerk reflex in rats. *J. Physiol.* **483** : 239—250, 1995.
- 44) Landgren, S. and Olsson, K. A. : The effect of electrical stimulation in the hypothalamus on the monosynaptic jaw closing and the disynaptic jaw opening reflexes in the cat. *Exp. Brain Res.* **39** : 389—400, 1980.
- 45) Tanaka M., Kohno Y., Nakagawa, R., Ida, Y., Takeda, S., Nagasaki, N. and Noda, Y. : Regional characteristics of stress-induced increases in brain noradrenaline release in rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.* **19** : 543—547, 1983.
- 46) Inoue, T., Kobayashi, M., Matsuo, R. and Morimoto, T. : Effects of noradrenaline on rat trigeminal motoneurons. *Jpn. J. Physiol.* **46**(suppl) : S140, 1996.