

第1章 顎運動の神経機構

<特別寄稿> 島根医科大学教授 安井幸彦

藤田君と私は広島大学歯学部でお互い切磋琢磨して学んだ仲で、卒業後、彼は臨床家の、私は基礎医学の道を選んで今日まで来ました。学生時代の彼は大変探究心が旺盛で、私などいつも彼の熱心な勉学態度に圧倒されていました。その彼が開業した今も顎関節症の研究や治療に熱意をもって取り組み、多大な成果を挙げていることに私は大きな喜びを感じています。本稿は臨床の研究や治療においても基礎医学を重要とする彼の考え方に同調し、“友情寄稿”として顎運動の神経機構について概説したものです。彼の意図するところに少しでも役立ち、読者の方々に基礎医学的立場から見た顎運動のしくみについてご理解いただければ幸いです。

1. 咀嚼筋と三叉神経運動核

咀嚼は口腔内に入った食物を切断粉碎し、唾液と混合することによって嚥下に適した形状を食塊に付与する摂食行動の一要素である。その運動は主として下顎骨に停止する筋によって遂行され、これに顔面筋（表情筋）や舌筋の協調性活動が加わる。一般に咀嚼筋といえば、咬筋、側頭筋、内側および外側翼突筋の四種類の筋をいうが、下顎骨に停止する筋群を咀嚼筋とする場合には顎二腹筋（前腹と後腹）、顎舌骨筋、オトガイ舌骨筋などのいわゆる舌骨上筋群も咀嚼筋に含まれる。ちなみに、狭義の咀嚼筋と顎舌骨筋および顎二腹筋前腹は三叉神経運動核の、顎二腹筋後腹は副顔面神経核（三叉神経運動核と顔面神経核との間に位置する）の、顔面筋は顔面神経核の、オトガイ舌骨筋と舌筋は舌下神経核の運動ニューロンによってそれぞれ支配されている。

以上のように、咀嚼筋の多くは三叉神経運動核を形成している運動ニューロンによって支配されているが、これらの運動ニューロンは三叉神経運動核内に無秩序に存在しているのではなくて、各咀嚼筋を支配するニューロンはそれぞれ核内で集合してサブグループを形成している。図1-1に示すように、

三叉神経運動核の背外側部には咬筋や側頭筋などの閉口筋を、腹内側部には顎二腹筋（前腹）や顎舌骨筋などの開口筋を支配する運動ニューロンがそれぞれ集合する。

このような運動ニューロンの集合様式は支配筋対応配列と呼ばれ、顔面神経核や舌下神経核にも認められる。

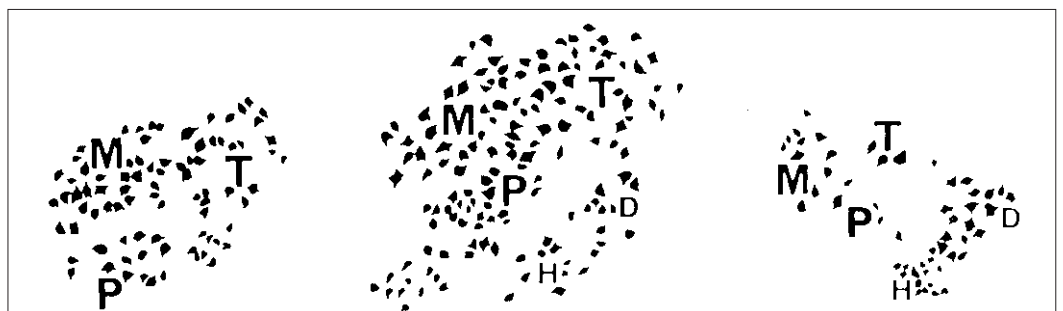
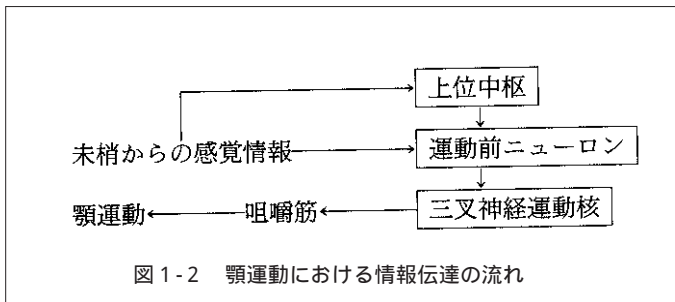


図1-1 三叉神経運動核の運動ニューロンが示す支配筋対応配列（ネコ）

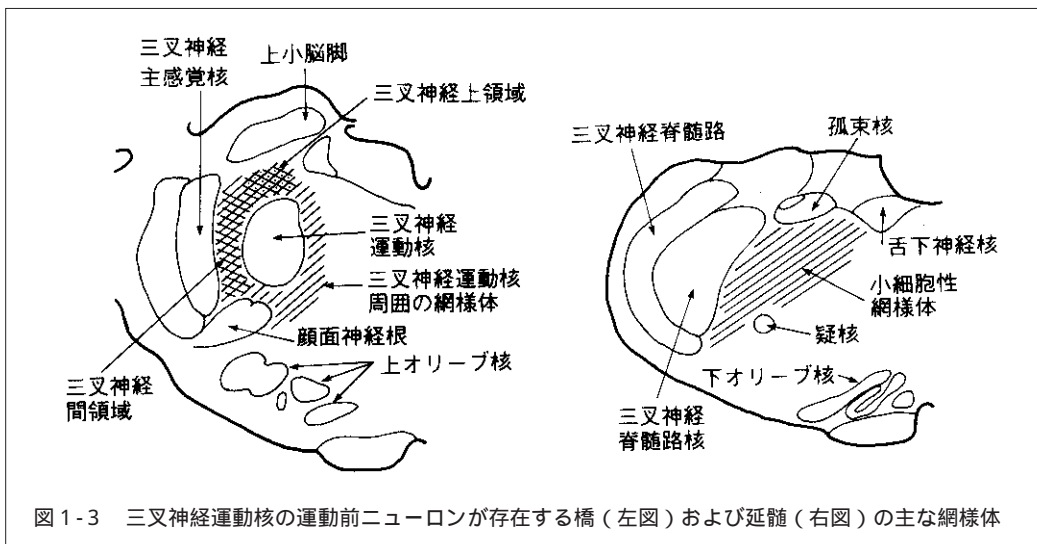
D：顎二腹筋前腹支配運動ニューロン、H：顎舌骨筋支配運動ニューロン、M：咬筋支配運動ニューロン、P：内側・外側翼突筋支配運動ニューロン、T：側頭筋支配運動ニューロン



2．三叉神経運動核の運動前ニューロン

咀嚼の中心となる顎運動は三叉神経運動核の運動ニューロンが末梢性および中枢性の入力を受けることによって遂行されている（図 1-2）。これらの入力のほとんどは運動前ニューロンと呼ばれるニューロンを介して三叉神経運動核に伝達されている。三叉神経運動核に直接投射線維（軸索）を送るニューロンが運動前ニューロンであり、これらは脳の中でも下位脳幹といわれる橋や延髄に多数認められる。とくに、三叉神経感覚核群（三叉神経中脳路核、三叉神経主感覚核、三叉神経脊髄路核）や外側網様体に属する三叉神経運動核周囲の網様体および延髄の小細胞性網様体にそのほとんどが存在している（図 1-3）。三叉神経運動核周囲の網様体は延髄の小細胞性網様体と連続したものであって、とくに三叉神経主感覚核と三叉神経運動核との間の領域は三叉神経間領域と呼ばれている。また、三叉神経運動核の背側から吻背側にかけての領域は三叉神経上領域と呼ばれ、この領域には抑制性のニューロンが存在していることが知られている。さらに、延髄の小細胞性網様体には顔面神経核や舌下神経核に投射線維を送る運動前ニューロンも多数存在していることが知られており、中には軸索側枝でもって複数の運動神経核に同時に

投射するものがあるという。これらの運動前ニューロンは三叉神経中脳路核のニューロン（同側性に分布）を除けば、一般に両側性に分布しており、顎反射を初めとする脳幹反射において介在ニューロンとして働いていたり、上位の運動中枢からの投射を受け、その情報を三叉神経運動核のニューロンに伝達することによって顎運動の発現や調節に重要な役割を担ったりしているのである。



3．顎反射と末梢性入力

咀嚼中の顎運動は食物の性状に対応したパターンや咀嚼力を発揮されるように調節されている。たとえば、噛んだ食物の硬さが硬いほど、厚さが厚いほど咬合力は大きくなる。このような効果は麻酔した動物でも認められるので、意識下に

において反射的に行われていると考えられる。

顎反射に関与する末梢性入力、すなわち口腔領域からの感覚情報は三叉神経によって中枢（脳）に伝達される。三叉神経の一次感覚ニューロンは大きく二種類に区分され、一つはその細胞体が三叉神経節に位置するもので、もう一つは三叉神経中脳路核に細胞体が存在するものである。三叉神経節ニューロンの末梢性突起は頭部顔面の皮膚、口腔内粘膜、歯などに分布し、その中枢性突起は三叉神経主感覚核や三叉神経脊髄路核に終止する。そして、温・冷覚、触・圧覚および痛覚などを伝達する。

一方、中脳路核ニューロンは三叉神経節ニューロンと違って細胞体が脳内に位置し、その末梢性突起は閉口筋の筋紡錘や歯根膜の圧受容器に分布している。中脳路核ニューロンの中枢性突起は主に三叉神経運動核（とくに、閉口筋支配領域）に投射することが知られているが、そのほか三叉神経主感覚核や三叉神経運動核周囲の網様体（とくに、三叉神経上領域）などにも終止することが報告されている。

三叉神経節ニューロンや中脳路核ニューロンによってもたらされる末梢からの感覚入力をもとに様々な脳幹反射が形成され、咀嚼中の顎運動が制御されている。とくに咀嚼力の調節において重要なものとして歯根膜閉口筋反射と下顎張反射がある。歯根膜閉口筋反射は閉口筋活動が比較的弱い咬合の初めでは、食物をしっかり捕らえてよりよく強く噛みしめるのに働くが、その力がある限度を越えると逆に口腔組織の破壊を防ぐように抑制的に働き、過度な閉口筋の収縮を抑える。したがって、この反射は歯根膜に加わる圧の大きさに対応して咀嚼力を調節している。このように歯根膜閉口筋反射では、歯根膜に加わる圧がある大きさに達するまでは図1-4の②に示すように、歯根膜 - 三叉神経中脳路核 - 閉口筋支配運動ニューロン - 閉口筋という反射弓によって閉口筋の収縮を促進し、③に示すような歯根膜 - 三叉神経中脳路核 - 三叉神経上領域（抑制性ニューロン） - 閉口筋支配運動ニューロン - 閉口筋という反射弓によって過度な閉口筋の収縮を抑制しているのである。一方、下顎張反射は閉口筋であり、筋紡錘を有する閉口筋にのみ認められ、筋紡錘を有しない開口筋には認められない。この反射は食物を噛みしめた時の開口度（あるいは閉口筋の長さ）に対応して咀嚼力を調節しているのであって、その反射弓は図1-4の④に示す閉口筋筋紡錘 - 三叉神経中脳路核 - 閉口筋支配運動ニューロン - 閉口筋という経路から成り立っている。すなわち、閉口筋が伸張されるとその中の筋紡錘も伸張され、これに分布している三叉

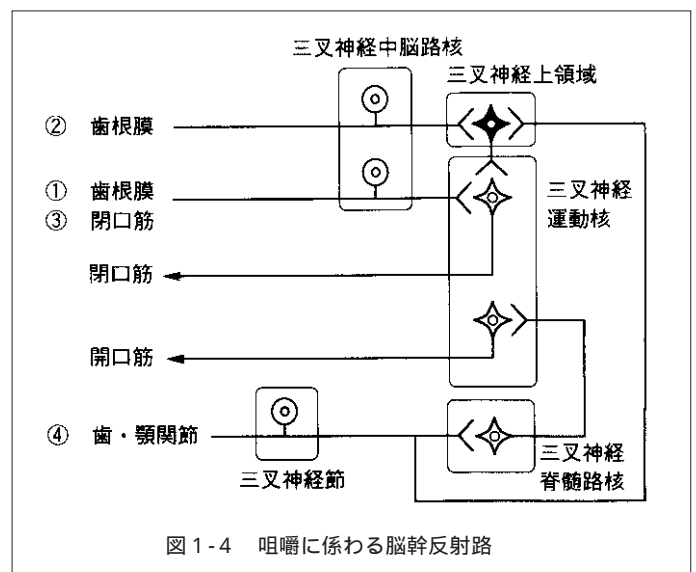


図1-4 咀嚼に係わる脳幹反射路

神経中脳路核ニューロンの末梢性突起にインパルスが発生する。そして、三叉神経中脳路核ニューロンの中枢性突起が三叉神経運動核の閉口筋支配運動ニューロンに興奮性のシナプス伝達をすることによって閉口筋を収縮させることになるのである。

開口反射は機械的刺激や侵害性刺激によって誘発される。咀嚼中に顎関節や歯根膜の機械受容器の刺激によって一過性に生じる（silent period）ことも知られているが、むしろこの反射は咀嚼中に歯や顎関節に痛みを感じたり、誤って舌を噛んだ時に容易に生じ、防御反射の一つとして働いている。反射的に開口筋を収縮させるための経路としては、図 1-4 のような歯・顎関節 - 三叉神経節ニューロン - 三叉神経脊髄路核 - 開口筋支配運動ニューロン - 開口筋という反射弓がある。ただし、このとき同時に閉口筋の弛緩が伴わなければならないので、閉口筋支配運動ニューロンは抑制されなければならない。そのために図 1-4 のもう一方の経路である歯・顎関節 - 三叉神経節ニューロン - 三叉神経上領域（抑制性ニューロン） - 閉口筋支配運動ニューロン - 閉口筋という反射弓が存在する。

これらの反射が巧みに利用され、また、以下に述べるような中枢性の制御によって複雑な咀嚼運動が遂行されているのであるが、健全な咀嚼運動が行われるには正確な口腔領域の感覚情報が中枢内に送り込まなければならない。そのためには正常な顎口腔系の構造が必要であることはいうまでもない。

4．顎運動の中枢性制御

三叉神経運動核の運動ニューロンは上位の運動中枢からの入力を受けてその活動を制御されている。上位の運動中枢と

しては大脳皮質、大脳基底核、扁桃体などが挙げられるが、これらの中で最もよく研究されているのが大脳皮質である。

顎運動に直接関与する大脳皮質領域には、いわゆる大脳皮質運動野（4野）の最腹側部に位置する顔運動野と、これよりさらに吻腹側方に位置する大脳皮質咀嚼野がある。咀嚼野はネコでは眼窩回吻側部、サルでは6b野に存在することが知られている（図 1-5）。

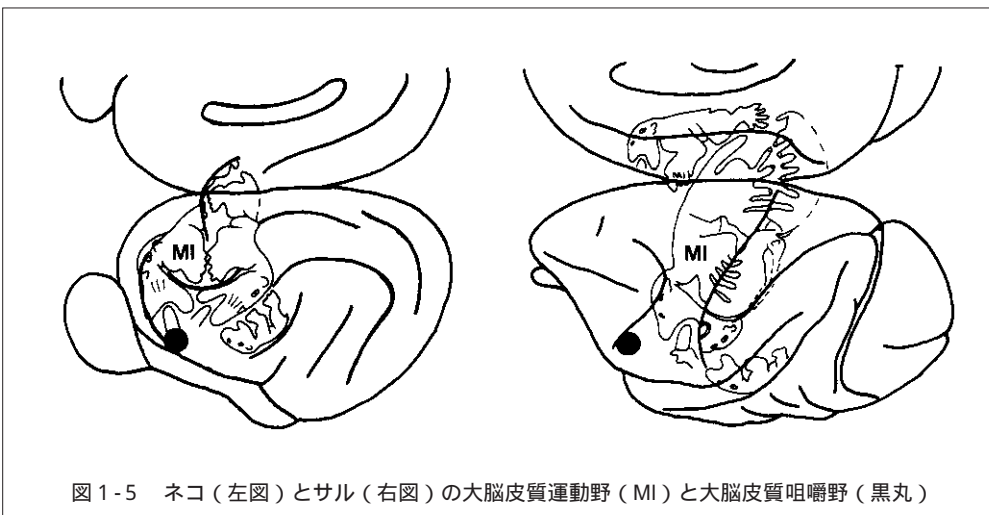


図 1-5 ネコ（左図）とサル（右図）の大脳皮質運動野（MI）と大脳皮質咀嚼野（黒丸）

また、これらの領域へ顎運動の遂行に必要な口腔顔面領域からの感覚情報を送り込む体性感覚野の存在も重要である。顔運動野は舌筋と顔面筋の運動の制御や定常的噛みしめ時の閉口筋の持続的収縮の強さの制御において重要な役割を果たしていると考えられている。これに対して、咀嚼野は咀嚼の主体となるリズムカルな顎運動の開始に関与し、また咀嚼中は体性感覚野から受ける口腔内の食物や咬合圧などに関する感覚情報をもとに、一連の咀嚼運動が円滑に遂行されるように機能していると考えられている。

以上のような顎運動の制御に関与する大脳皮質から三叉神経運動核への連絡は、少なくとも下位脳幹網様体に存在する運動前ニューロンを介する多シナプス性の投射路による。事実、ネコの大脳皮質咀嚼野に順行性標識物質を注入して下位脳幹への投射をみても、三叉神経運動核の運動前ニューロンが存在する小細胞性網様体への投射が両側性で反対側優位に存在していることがわかる(図1-6)。このような大脳皮質からの投射様式

はサルやラットでも同様であるが、サルの場合には一部の投射線維が直接、三叉神経運動核に達するといわれている。

咀嚼運動の基本は閉口筋と開口筋の交互の収縮によるリズムカルな顎の開閉運動であって、除脳動物において脳の切断レベルよりも下位のレベルでの錐体路の連続刺激によってもリズムカルな顎運動が誘発されることから、このリズム形成

機構は下位脳幹にあると考えられている。したがって、大脳皮質咀嚼野は下位脳幹のリズム形成機構をその下行性投射によって支配し、咀嚼運動の発現やリズムの周期の調節を行っていると思われる。

図1-7は中村(東京医歯大)による下位脳幹の咀嚼リズム形成機構の要約図である。彼の考え方によれば、大脳皮質咀

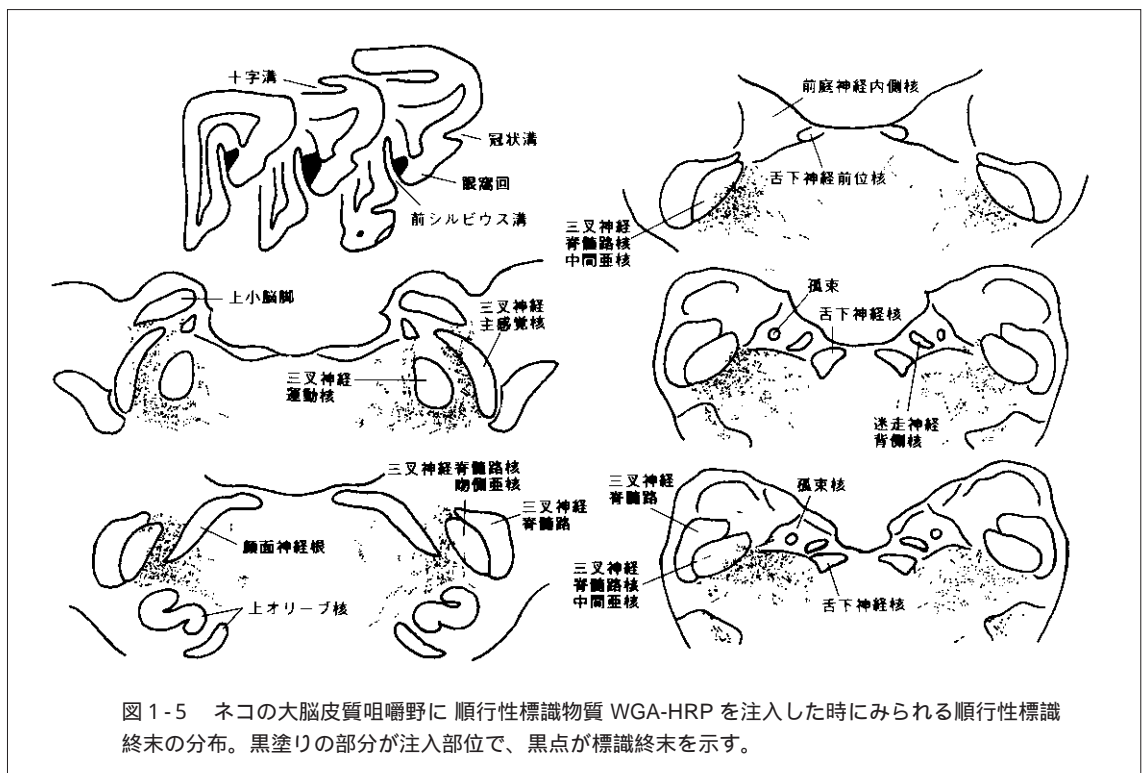
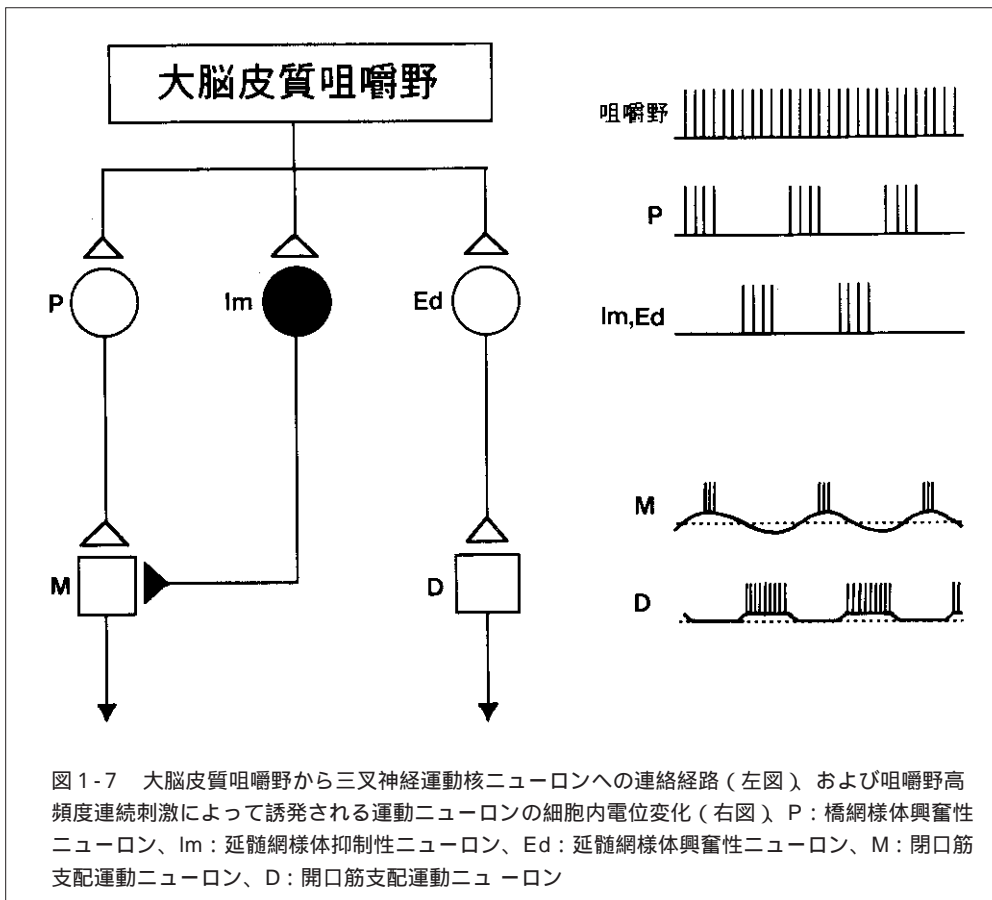


図1-5 ネコの大脳皮質咀嚼野に順行性標識物質 WGA-HRP を注入した時にみられる順行性標識終末の分布。黒塗りの部分が注入部位で、黒点が標識終末を示す。



咀嚼野を連続刺激すると、閉口筋支配運動ニューロンにはリズムカルな IPSP-EPSP が、開口筋支配運動ニューロンにはリズムカルな EPSP が誘発され、閉口筋支配運動ニューロンと開口筋支配運動ニューロンの興奮相は交互に出現する。閉口筋支配運動ニューロンの興奮相は橋網様体の興奮性ニューロンを介して、その抑制相は延髄網様体の抑制性ニューロンを介してそれぞれ誘発される。また、開口筋支配運動ニューロンの興奮相は延髄網様体の興奮性ニューロンを介して誘発される。これら各筋支配運動ニューロンに誘発されたリズムカルな膜電位変化が各筋支配神経にリズムカルな発射活動を誘発し、閉口筋と開口筋の交互の収縮によるリズムカルな顎の開閉運動が出現することになる。

咀嚼時には下顎の運動に協調して舌もリズムカルに運動している。一般に開口時に舌は前進し、閉口時に後退するといわれているが、よくみると開口相の途中で舌は後退し始める。このような下顎と舌の協調運動は基本的に中枢内の神経機構によって仕組みられており、これには少なくとも延髄の小細胞性網様体に存在する運動前ニューロンが関与しているという。なぜならば、延髄の小細胞性網様体には開口筋支配運動ニューロンと舌突出筋支配運動ニューロンに同時に投射する領域と閉口筋支配運動ニューロンと舌後退筋支配運動ニューロンに同時に投射する領域とが区別されるからである。また、開口相の途中で舌の後退開始には顎舌反射 (受動的に開口させると舌体が後退する現象) が関与しているらしい。合目的な運動の遂行においては大脳皮質系に加えて、大脳基底核系の働きも必要である。大脳基底核は皮質下に存在しているいくつかの大きな神経細胞群の集合であって、準備、開始や制御など、運動のプログラムにおいて重要な働きを担っており、基底核障害では意味のない不随意な運動が特徴的に現れる。口腔顔面領域にみられる基底核障害の例としては、ラビット症候群や舌の突出・後退の繰り返しなどのほか、黒質病変によって生じるパーキンソン病では仮面様顔ぼうで無

表情になったり、構音障害や咀嚼障害がみられたりすることがある。

大脳基底核は広く大脳皮質から入力を受け、運動皮質へ運動司令を送っている。すなわち、被核と尾状核からなる線条体が大脳皮質から入力を受け、出力部位である淡蒼球内節や黒質網様部から視床を介して大脳皮質に大脳基底核からの情報が送られているのである(図1-8)。このようなループが形成されることによって、目的にあった運動が選択され、不必要な運動はその発現が抑制されるように仕組みられていると考えられている。最近では大脳基底核はさらに脳幹の運動機構を直接的に支配して運動の調節に関わっているということが示唆されている。最初、この考え方は眼球運動の発現において注目された。眼球運動における要の部位である上丘は網膜や大脳皮質から興奮性入力を受けている。さらに、上丘は大脳基底核の出力部位である黒質網様部から抑制性入力を受けている。この黒質-上丘投射によって上丘の活動が抑えられていて眼球運動の発現が起こらないようになっている。黒質網様部はまた線条体から抑制性の投射を受けており、この線条体-黒質投射路は必要に応じて働き、その時に黒質は抑制されることになる。すると、黒質-上丘投射による上丘の抑制が外れ(脱抑制)、他からの興奮性入力によって上丘のニューロンは急激な発射活動を示す結果、眼球運動が発現するというのである。

このような大脳基底核系による脱抑制の機構は咀嚼運動の場合にも存在するようである。すなわち、顎運動に関連するニューロンが存在していることが知られている黒質網様部の背外側部からは直接に、さらには上丘の最外側部を介して三叉神経運動核の運動前ニューロンプール(橋・延髄の小細胞性網様体)に投射があることが最近の研究で明らかにされた(図1-9)。この場合にも黒質から上丘や網様体への投射は抑制性であり、直接路と間接路のいずれにおいても脱抑制の機構によって下位脳幹のリズム形成機構への抑制がとれてリズムミカルな顎運動が誘発されると考えられる。なぜならば、抑制性伝達物質であるGABAのantagonistであるピクロトキシンを線条体に注入すると、線条体ニューロンの周期的発火とともに黒質ニューロンの抑制が認められ、リズムミカルな顎運動が出現してくることや、上丘外側部の破壊やGABA agonistであるムシモールの注入によって、黒質にムシモールを注入することによって生じる顎の運動発現が阻害されることなどが観察されているからである。この両経路の機能的意義の違いについては現在のところ不明であるが、上丘には三叉神経主

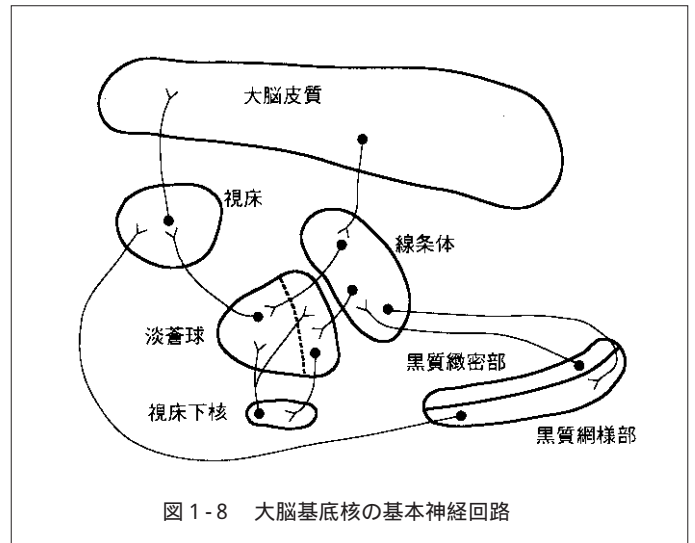


図1-8 大脳基底核の基本神経回路

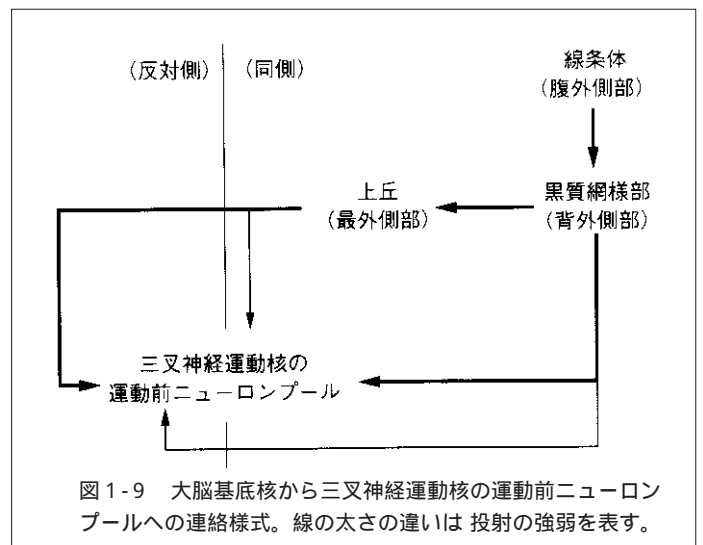


図1-9 大脳基底核から三叉神経運動核の運動前ニューロンプールへの連絡様式。線の太さの違いは投射の強弱を表す。

感覚核や脊髄路核，さらには三叉神経間領域を介して口腔内や口腔周辺からの感覚情報が入力することや，大脳皮質顔運動野からの投射もみられることなどから，上丘ではこれらの入力と大脳基底核からの入力が統合されているようである．上丘はまた，頭部の運動の制御にとっても重要な位置を占めており，いわゆる視蓋（上丘のことをいう）脊髄路が上丘の外側部から発して頸髄にまで達している。延髄と脊髄の移行部である錐体交叉のレベルから第6頸髄節の高さまでの頸髄前角には胸鎖乳突筋や僧帽筋を支配する副神経脊髄核が存在し、頭部（首）の運動に関わるその他の頸筋類を支配する運動神経細胞も頸髄前角にそれぞれ集合している。したがって，顎の運動とそれに連関する頭部（首）の動きの調和に上丘の働きが一役を担っているのかもしれない。

扁桃体は大脳基底核の一部として記載されている場合もあるが，最近では学習，記憶，情動などの面において重要な位置を占めている大脳辺縁系の一要素として扱われることが多い。扁桃体には脳幹，視床さらには大脳皮質などから様々な感覚情報が入力するといわれており，実験動物の扁桃体を電氣的に刺激したり，その一部を破壊したりすると情動行動やそれに伴う自律神経機能に変化を生じることが知られている。刺激によっては動物は嚙んだり，なめたりといった行動を示すことがあり，情動行動の一部として顎運動や舌運動が出現してくるのである。これらの運動がどのような神経機構によって発現されてくるのかはよくわかっていないが，扁桃体中心核から下位脳幹へ下る投射線維の中には三叉神経運動核周囲の網様体や延髄の小細胞性網様体に終わるものが数多く存在することが知られているので，これらの下行線維が関与している可能性は大きい。

著者略歴-

1982年 広島大学歯学部卒業
 京都大学大学院医学研究科（生理系専攻）入学
 1984年 同大学院中途退学
 京都大学医学部助手
 （解剖学第一講座：現高次脳形態学講座）
 1987-1989年 シカゴ大学脳研究所客員研究員
 1989年 三重大学医学部助教授（解剖学第一講座）
 1993年 島根医科大学教授（解剖学第二講座）
 現在に至る

（専門領域）運動機能と内臓機能に関する脳内神経機構の形態学的解析