

下位脳幹運動核における筋支配対応配列 —とくに咀嚼筋、顔面筋および舌筋支配について—

植村正憲・和田薫・田畑正志

鹿児島大学歯学部 口腔解剖学第一講座

Myotopical arrangement of motor nucleus in the lower brainstem; With special references to the masticatory, facial and tongue muscles - motoneurons

Masanori Uemura, Kaoru Wada and Shoji Tabata

Department of Oral Anatomy, 1st Division, Kagoshima University Dental School,
8-35-1 Sakuragaoka, Kagoshima 890, Japan

Abstract

Myotopical arrangement of motoneurons innervating oro-facial muscles in lower brainstem was reviewed. The trigeminal nerve supplies masticatory and 2 tensor muscles. Motoneurons of jaw opener and closer of masticatory muscles were distributed in the dorsolateral and ventromedial divisions of the trigeminal motor nucleus, respectively. Though the tensor tympani motoneurons were located ventrolateral to the trigeminal motor nucleus in the reticular formation, not in the nucleus, the tensor veli palatini motoneurons existed close to area of the lateral pterygoid motoneurons. Motoneurons of the posterior digastric muscle were located in the accessory facial nucleus followed the trigeminal motor nucleus caudally. Superficial facial muscle (mimetic muscle) motoneurons were localized in the facial nucleus, on the other hand, deep facial muscles motoneurons were distributed in the reticular formation around the facial nucleus. The ventromedial (or ventral) and dorsolateral (or dorsal) divisions of the hypoglossal nucleus innervated protrusor and retractor of tongue muscles, respectively. Extrinsic tongue muscle motoneurons were situated in lateral and ventral portions of this nucleus, and intrinsic muscle motoneurons in medial portion. Myotopical distribution pattern of motoneurons among animal species had a small difference, whereas motoneurons of each muscle was arranged almost according to the principle mentioned above.

Key words

myotopical arrangement, motoneurons, trigeminal motor nucleus, facial nucleus, hypoglossal nucleus

I. はじめに

筋を支配する運動神経が切断される、すなわち神経細胞体 soma との連絡が断たれるとその筋はほとんど全ての情報および神経性栄養を失い、廃用性萎縮よりも強度の神経栄養的萎縮に堕ちることが知られている。また運動神経は中枢神経系内の種々の中枢で積分処理された情報の最終共通路 final common path として位置づけられる。このように運動神経の細胞体は筋に対して神経栄養的にも、また筋の収縮にも重要な情報を与えている。一般にその神経細胞体は中枢神経（脳ないし脊髄）の局所に集まって集合体（運動核）を形成している。この運動神経細胞の集まり方（局在性）や配列の仕方が一定の様式に従うのか、不定なのか、また様式があるとすればどんな原則に従っているのかなどを知ることは、筋運動がどのように統御されているのか、すなわち運動神経細胞がどんな外部の感覚情報や中枢神経内のどこから投射を受けるのかなど、運動の制御・協調等をいかに行っているのかの解析にとって非常に重要である。

このように各筋を支配する運動神経細胞がどのように配列・分布しているのかは極めて興味のあるところであり、近年この様式がかなり明らかになってきた。一般にこの局在配列様式は筋・末梢神経・中枢神経の発生過程、筋の相互位置関係または機能などとの関連が想像されている。

本総説は歯科領域に最も関連した筋群を支配する三叉神経運動核、顔面神経核および舌下神経核内の運動神経細胞の局在配列について著者らの実験結果を中心に述べ、さらにその配列様式の意義について筋の発生過程および機能との関連を概説ならびに考察する。

II. 筋の支配運動神経細胞を確認する方法

19世紀末から今世紀初頭までは逆行性変性 retrograde degeneration 法、すなわち神経軸索の切断による神経細胞体の変化（ニッスル物質の増加・減少や細胞体の膨化・萎縮）を見て特定の筋を支配する運動神経細胞を見い出していた。具体的には、癌などで顎顔面局所を失ったヒトの脳の病理標本や、動物の筋や神経の切除・切断による神経細胞の変化を観察して確認した（文献は各項参照）。また、末梢から中枢に神経

線維を追跡する方法 hodology などでも検索された¹⁾。今世紀に入ると運動核の電気的な局所破壊ないし軸索の切断によっておこる破壊部位より末梢側の軸索の変性（Waller変性）が銀染色により識別できるようになった（順行性変性 anterograde degeneration 法²⁾³⁾。以上の方法は長く使われてきたが、かなり不安定でなかなか一致した結果を得られなかった。1960年代になって horseradish peroxidase (HRP：西洋ワサビ過酸化酵素) が尿細管の再吸収などの研究に用いられ、これを benzidin 標識する技術が開発された (Graham & Karnovsky (1966))⁴⁾。1970年前後になって HRP が神経終末から取り込まれ、軸索を中枢側に逆行性に上って神経細胞体に蓄積される現象（逆行性軸索輸送 retrograde axonal transport）が明かにされ、これを benzidin 反応で検出することで軸索を出す神経細胞を確認する方法⁵⁻⁸⁾が、また同時期に感度の良い benzidin 反応も多数開発され⁹⁻¹²⁾、この HRP 法が確立した。また蛍光物質の逆行性軸索輸送や逆行性変性法の一方法として神経切断による細胞体アセチルコリンエステラーゼの減少・消滅などの現象および逆行性軸索輸送の一方法としてコレラトキシンが神経に取り込まれる現象なども利用されている（文献は各項参照）。現在では HRP 逆行性軸索輸送法が簡便で安定した結果をうることができるので、一般に広く信頼され利用されている。

III. 顎顔面の筋を支配する運動核の存在部位 (Fig. 1)

顎顔面部の筋は筋節由来の体筋筋と鰓弓由来の鰓弓筋に分けられる¹³⁾¹⁴⁾。脊髄の前角細胞柱は前者を支配し、その頭方（吻側）延長として下位脳幹に外眼筋支配細胞群（動眼神経核、滑車神経核、外転神経核）と舌下神経核が存在する。一方、鰓弓筋はすべて顎顔面部および頸部に存在し、橋 pons から延髄へ順に並んでいる一続きの三叉神経運動核、副顔面神経核、顔面神経核および疑核の細胞柱から支配される。すなわち体筋筋の細胞柱は背側に位置し、鰓弓筋の細胞柱は腹側に移動して網様体内に位置する。顎顔面部の体筋筋としては外眼筋と舌筋が、また鰓弓筋としては咀嚼筋、顔面筋および口蓋筋が属している。本論文で扱うのは主に咀嚼筋、顔面筋と舌筋、すなわち三叉神経運

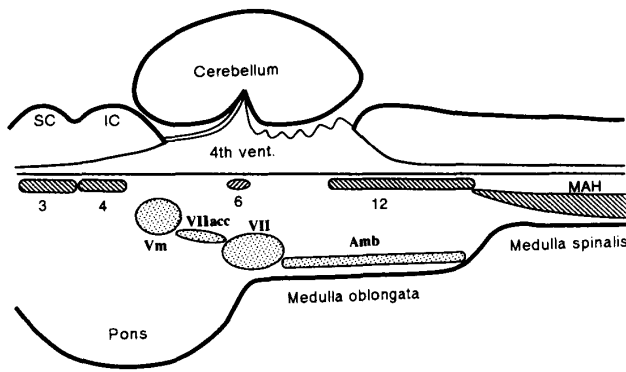


Fig. 1: 下位脳幹の矢状断における運動神経核を示した模式図。斜線 (3: 動眼神経核、4: 滑車神経核、6: 外転神経核、12: 舌下神経核、MAH: 脊髄前核運動神経細胞群) で示された体筋の運動核は中脳水道、第四脳室 (4th vent.) および脊髄中心管に接するように存在する。一方、砂目 (Vm: 三叉神経運動核、VIIacc: 副顔面神経核、VII: 顔面神経核、Amb: 疑核) で示された鰓弓筋の運動核は脳室系から離れた腹側の網様体の中に体筋筋系とは異なる細胞柱を形成する。SC: 上丘、IC: 下丘

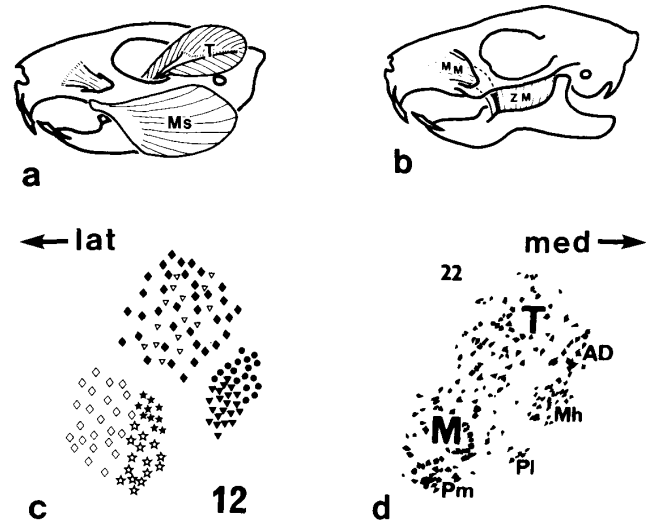


Fig. 2: モルモットの (a) 側頭筋 (T) と咬筋浅部 (Ms)、(b) 咬筋深部 (MM: 上顎下顎部、ZM: 頬骨下顎部) の模式図。モルモット (c) とサル (d) の左側三叉神経運動核の60 μ m連続横断切片における筋対応配列。番号は三叉神経運動核の最吻側の切片を1とした吻尾的な切片番号を示す。黒菱形: 側頭筋、白三角: 咬筋深部、白菱形: 咬筋浅部、黒星形: 外側翼突筋、白星形: 内側翼突筋、黒丸: 顎二腹筋前腹および黒三角: 顎舌骨筋の運動神経細胞。AD: 顎二腹筋前腹、M: 咬筋、Mh: 顎舌骨筋、Pl: 外側翼突筋、Pm: 内側翼突筋、およびT: 側頭筋の運動神経細胞 (文献 27, 30 改変)

動核、副顔面神経副核、顔面神経核および舌下神経核である。

IV. 顎顔面部の筋の支配運動神経細胞の局在配列

1. 三叉神経の支配筋: 主に三叉神経運動核 trigeminal motor nucleus が支配

三叉神経 (第5脳神経) の第3枝 (下顎神経) は咀嚼筋群 (閉口筋: 側頭筋、咬筋、内側翼突筋および外側翼突筋、開口筋: 顎舌骨筋および顎二腹筋前腹) と張筋群 (口蓋帆張筋および鼓膜張筋) の8筋の運動を支配する。三叉神経運動核の筋支配対応配列に関する最も初期の実験はウサギでの逆行性変性法を利用した Willems (1911)¹⁵⁾ の研究と思われる。1949年に Szentágothai³⁾ はネコで三叉神経運動核の電気的局部破壊による筋支配神経の順行性変性を見ることで三叉神経支配の全筋の支配運動神経細胞の局在を示し、この報告が長く信じられてきた。以後、逆行性変性法を用いた研究¹⁶⁾¹⁷⁾ もあるが、1970年代にHRP法で系統的研究がされて、以前の報告はかなり修正された (咀嚼筋群: コイ (魚類)¹⁸⁾、ラット¹⁹⁻²⁵⁾、モルモット²⁶⁾²⁷⁾、ウサギ²⁸⁾、ネコ²³⁾²⁹⁾、サル²⁵⁾³⁰⁾、張筋群に関してはIV.1(2)およびV.2を参照)。また蛍光

物質³¹⁾やコレラトキシン³²⁾の逆行性標識法でラットでの分布の検討もされている。以下はHRP法による我々の実験結果を中心にのべる。

(1) 咀嚼筋群

三叉神経運動核がこの筋群を支配する。本核は橋ponsの外側網様体の中に位置し、細胞構築的に大きな背外側亜核と小さな腹内側亜核に大別される。これまでのゲッ歯類 (ラット²³⁾、モルモット²⁷⁾³³⁾、ウサギ²⁸⁾³³⁾、食肉類 (ネコ²³⁾、イヌ³⁴⁾、サル³⁰⁾ (マカクザル類: 日本ザル、ブタオザル、アカゲザル、カニクイザル) などの哺乳類を用いた我々の一連の研究では、各動物ではほぼ共通して各筋の支配運動細胞群は基本的に三叉神経運動核内で吻尾的な細胞柱をなし、背側から腹側に背外側亜核内では側頭筋、咬筋、外側翼突筋 (本筋に関しては動物種によりやや問題がある; V.2参照) および内側翼突筋の順に、また腹内側亜核内で

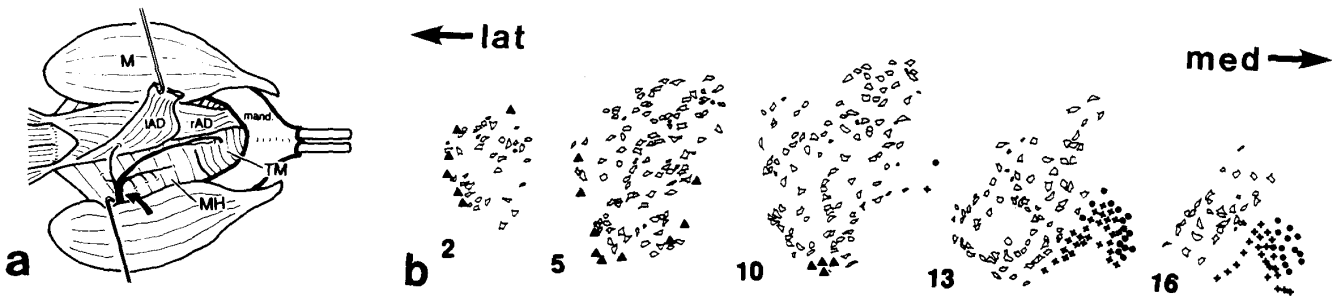


Fig. 3a: ラットの顎下部において下顎横筋 (TM) と支配神経の顎舌骨神経 (矢印) を示す。IAD: 左側顎二腹筋前腹、M: 咬筋、mand.: 下顎骨、MH: 顎舌骨筋、rAD: 右側顎二腹筋前腹
 b: ラット下顎横筋の運動神経細胞の分布 (黒三角) を三叉神経運動核の60 μ m連続横断切片で示す。番号は同核の最吻側切片から順につけられている。黒丸: 顎二腹筋前腹、十字: 顎舌骨筋運動神経細胞

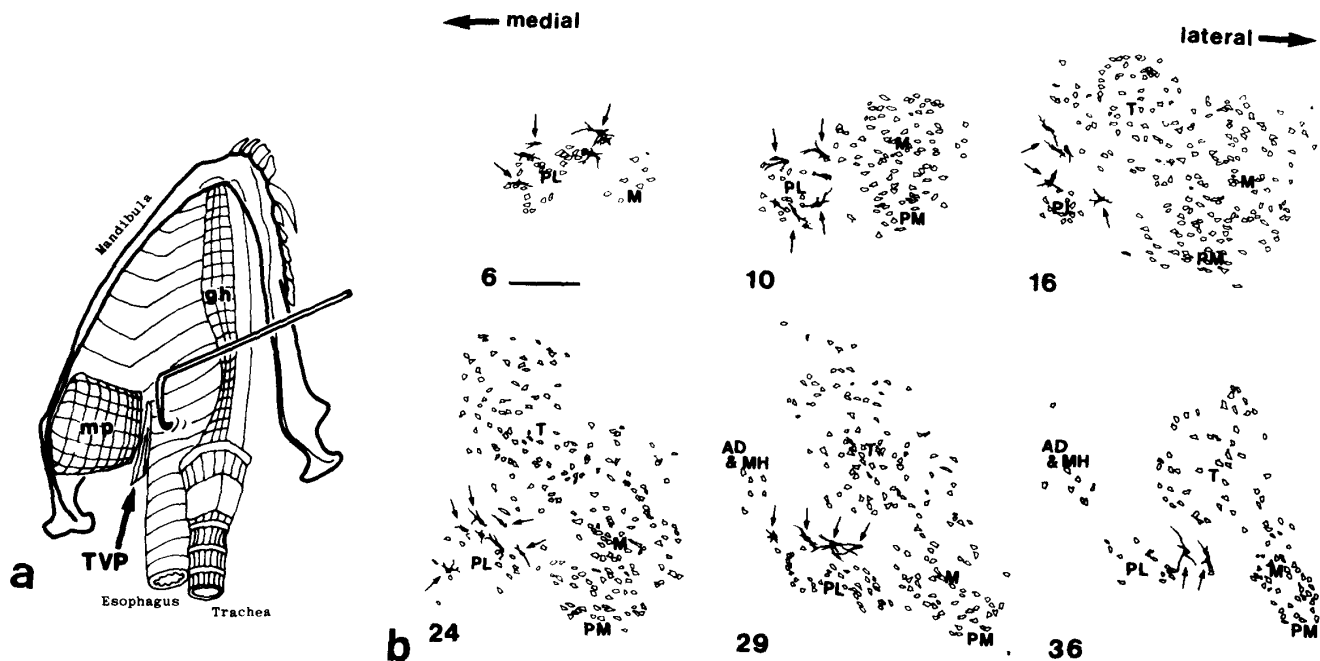


Fig. 4a: サル顎下部で口蓋帆張筋 (TVP) を示す模式図。gh: 顎舌骨筋、mp: 内側翼突筋
 b: サル三叉神経運動核の60 μ m連続横断切片での口蓋帆張筋支配運動神経細胞 (矢印: 黒の神経細胞) の局在配列。AD & MH: 顎二腹筋前腹と顎舌骨筋、M: 咬筋、PL: 外側翼突筋、Pm: 内側翼突筋、および T: 側頭筋の運動神経細胞。番号は三叉神経運動核の最吻側の切片を1とした吻尾的な切片番号を示す。
 scale bar = 500 μ m (文献40 改変)

は顎二腹筋前腹および顎舌骨筋の順に支配運動神経細胞は局在配列している (Fig. 2c,d)。また明確に咬筋が浅部と深部 (深部はさらに上顎下顎筋 pars maxillo-mandibularis および頬骨下顎筋 pars zygomaticomandibularis に分けられる³⁵⁾) に分けられるモルモット²⁷⁾とウサギ²⁸⁾では深部の支配運動神経細胞は側頭筋のそれと分布が重複していた (Fig. 2a,b,c)。顎舌骨筋の前方で正中縫線をもたずに左右の下顎骨底に起始・停止する下顎横筋 transverse mandibular muscleは一

般の哺乳類には存在しないが、一部のゲッ歯類や食虫類にはみられ³⁶⁾、その支配運動神経細胞は三叉神経運動核の吻側3分の2の背外側亜核の外側縁ないし腹側縁に分布していた³⁷⁾ (Fig. 3)。

(2) 張筋群

口蓋帆張筋の運動神経細胞群は外側翼突筋運動神経細胞群の分布域の周辺部に局在している。また動物によっては両細胞群は重複して分布する³⁸⁻⁴⁰⁾ (Fig. 4)。

鼓膜張筋の運動神経細胞群は三叉神経運動核内には存在せず、本核の腹側にある聴覚系の神経線維群である外側毛帯の近くに分布している⁴¹⁾ (Fig. 5)。

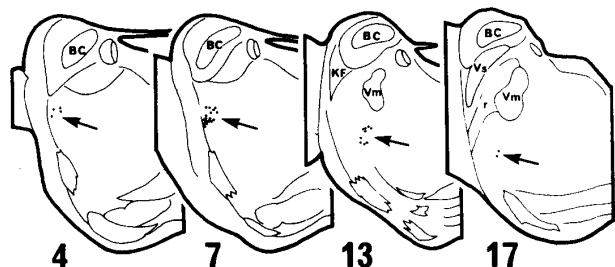


Fig. 5: モルモット鼓膜張筋運動神経細胞 (矢印の点) の局在配列をしめす模式図。60 μ m 横断連続切片に吻尾的に番号がつけられている。BC: 結合腕 (上小脳脚)、KF: Kölliker-Fuse 核、r: 三叉神経運動根、Vm: 三叉神経運動核、Vs: 三叉神経主感覚核 (文献 41 改変)

2. 顔面神経の支配筋: 主に顔面神経核 facial nucleus と副顔面神経副核 (顔面神経副核) accessory facial nucleus が支配

顔面神経 (第7脳神経) 支配の筋は皮筋である浅顔面筋 superficial facial muscles (表情筋群 mimetic muscles) と、アブミ骨筋、茎突舌骨筋および顎二腹筋後腹の深顔面筋群 deep facial muscles である。

顔面神経核と筋ないし顔面神経枝との対応関係の研究は Marinesco (1898⁴²⁾, 1899⁴³⁾ や Van Gehuchten (1898⁴⁴⁾, 1906⁴⁵⁾ の実験的研究に始まるとみられる。以後、ヒト (病理標本)⁴⁶⁾、ウサギ⁴⁷⁾、ネコ^{2) 48-50)}、イヌ^{47) 51)} およびラット⁵²⁾ などで逆行性や順行性変性法ないし電気的神経刺激法を用いてこの研究がなされた。なかでも Papez (1927)⁵⁰⁾ は多くの哺乳類の顔面神経核の細胞構築の種相同性とネコにおけるこの核の体部位局在を系統的に探究した。1970年代以降 H R P 法

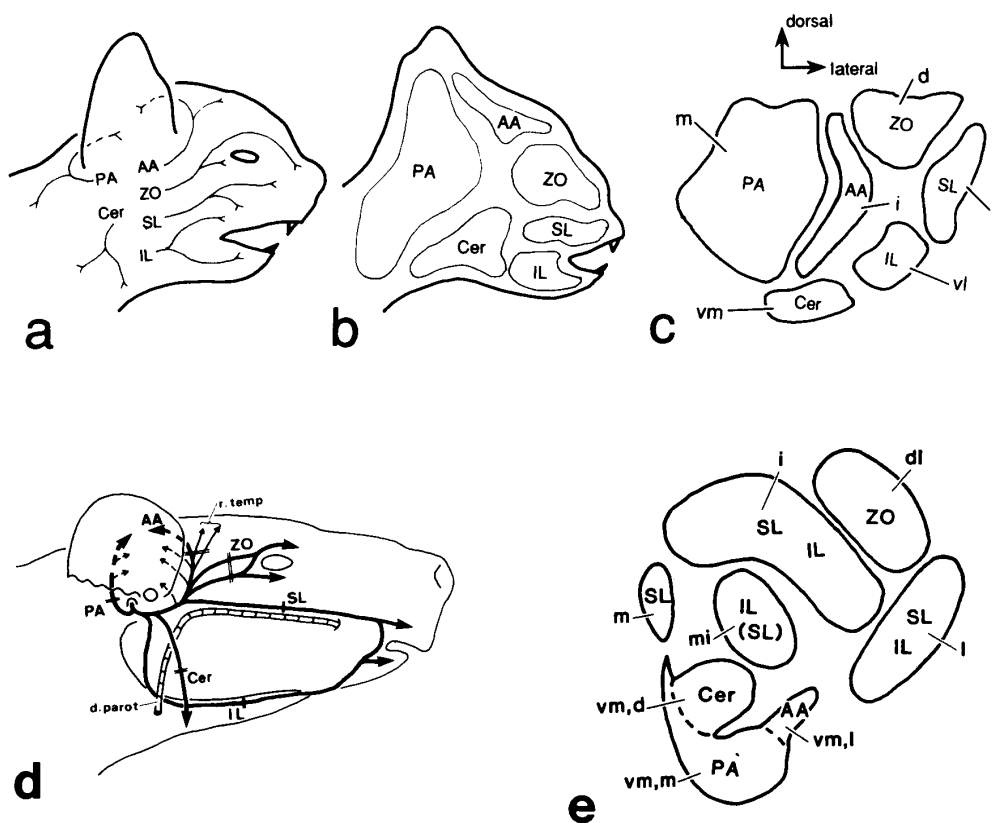


Fig. 6: ネコ (a, b, c) およびモルモット (d, e) の顔面神経と顔面神経核の関係をしめす模式図。顔面神経の顔面枝は頬骨眼窩枝 (ZO)、上唇枝 (SL)、下唇枝 (IL)、頸枝 (Cer)、前耳介枝 (AA)、後耳介枝 (PA) の6主枝からなる (a, d)。b は各主枝が支配する筋の分布を示す。c, e は顔面神経核の横断面において各枝に軸索を送る運動神経細胞の局在配列を示す。d: 背側亜核、dl: 背外側亜核、d.parot: 耳下腺管、i: 中間亜核、l: 外側亜核、m: 内側亜核、mi: 内側中間亜核、r.temp: 側頭枝、vm: 腹内側亜核、vm,d: 背側腹内側亜核、vm,l: 外側腹内側亜核、vm,m: 内側腹内側亜核 (文献 69,73 改変)

で種々の動物の体部位局在がほぼ確立した（浅顔面筋ないしそれを支配する神経枝：鳥類⁵³⁾⁵⁴⁾、オポッサム⁵⁵⁻⁵⁷⁾、コウモリ⁵⁸⁾、マウス⁵⁹⁾⁶⁰⁾、ラット⁵⁸⁾⁶¹⁻⁶⁸⁾、モルモット⁶⁹⁾、ウサギ⁷⁰⁾⁷¹⁾、ネコ⁷²⁻⁷⁷⁾、サル⁷⁵⁾⁷⁸⁾；深顔面筋に関してはIV.2(2)参照）。また近年コレラトキシンの神経取り込みを利用した方法も試されている（サル⁷⁹⁾）。

(1) 浅顔面筋（表情筋）：顔面神経核 facial nucleus
哺乳類におけるこの核の細胞構築は、Papez (1927)⁵⁰⁾の記載に詳しく、動物によって相当異なってみえる。同様に筋対応配列に関しても三叉神経運動核の場合よりも定形的でなく、動物間で不規則にみえる。ネコの顔面神経核の細胞構築は比較的判りやすいので、Kume et al.⁷³⁾⁷⁴⁾の所見を中心にこの動物について述べる。ネコの顔面神経核は腹側部に小さな外側亜核、腹外側亜核および腹内側亜核が並び、背側部

は背側亜核と大きな内側亜核にはさまれた中間亜核の6亜核が区別できる (Fig. 6c)。また顔面神経の浅顔面筋への枝は頬骨眼窩枝（眼窩上部の筋と鼻筋群を支配）、上唇枝（眼窩下部と上口唇部の筋）、下唇枝（下口唇部の筋）、頸枝（広頸筋などの頸部の筋）、前耳介枝（耳介前部の筋）および後耳介枝（耳介後部の筋）の6枝に分けられる (Fig. 6a,b)。深顔面筋群はおのが独立しており、注入されたHRP溶液は個々の筋から漏出しにくいのに対して、浅顔面筋は皮筋であり注入された溶液は容易に周囲に拡散するため、注入された筋を支配する神経枝以外の神経枝を結紮切断した。この実験結果から、ネコでは背側亜核が頬骨眼窩枝に、外側亜核が上唇枝に、腹外側亜核が下唇枝に、腹内側亜核が頸枝に、中間亜核が前耳介枝に、また内側亜核が後耳介枝に軸索を送ることが判明した (Fig. 6b)。すなわち、これらの神経枝の支配する各筋の存

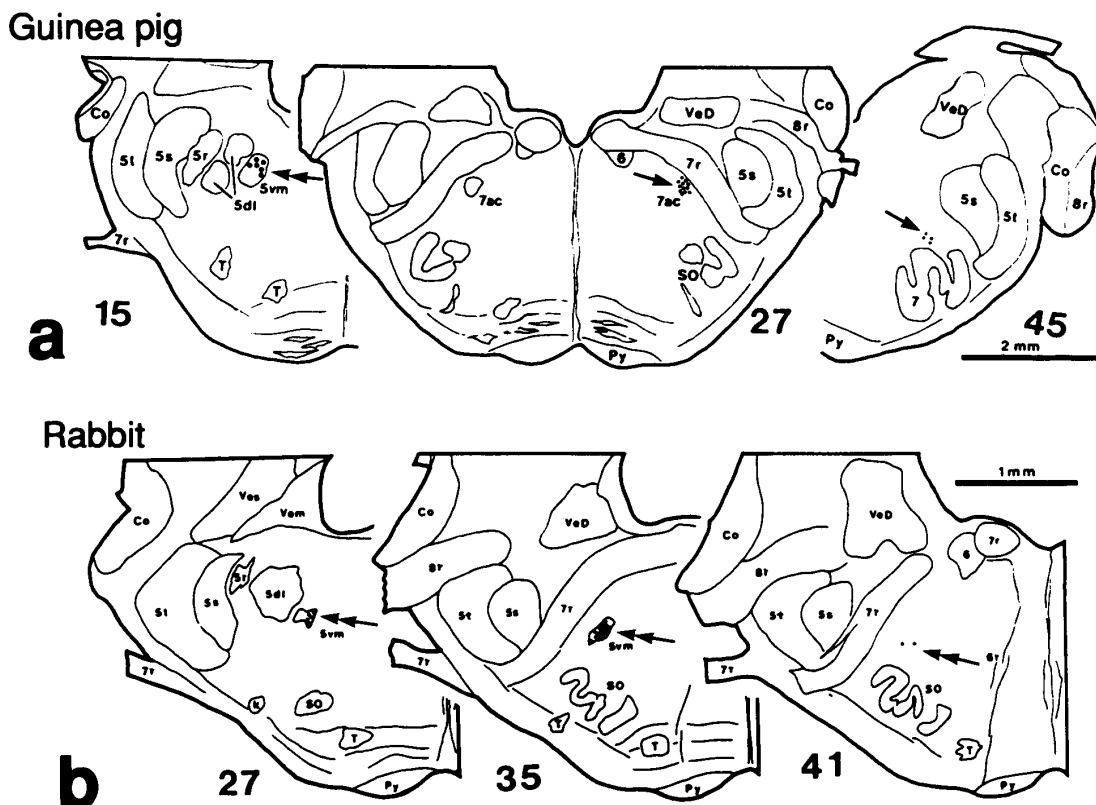


Fig. 7: モルモット (a) とウサギ (b) の顎二腹筋前腹 (二頭矢印) および後腹 (矢印) の運動神経細胞をしめす模式図。ウサギには後腹が存在しないため副顔面神経核 (7ac) もみられない。Co: 前庭神経核、K: K核、Py: 錐体路、SO: 上オリブ核、T: 台形体、VeD: 前庭神経外側核 (ダイテルス核)、Vem: 前庭神経内側核、Ves: 前庭神経上核、5dl: 三叉神経運動核背外側亜核、5r: 三叉神経根、5s: 三叉神経感覚核、5t: 三叉神経脊髄路、5vm: 三叉神経運動核腹内側亜核、6: 外転神経核、6r: 外転神経根、7: 顔面神経核、7ac: 副顔面神経核、7r: 顔面神経根、8r: 内耳神経根 (文献33 改変)

在部位と支配運動神経細胞の属する垂核との対応は、顔面吻側部の筋は顔面神経核の外側部の、後部の筋は核の内側部の、背側部の筋は核の背側部の、また腹側部の筋は核の腹側部の運動神経細胞に支配されることが明かとなった。従って顔面神経核の前頭断面にネコの顔を外側方に向けて当てはめた位置にほぼ一致して、運動神経細胞がその部の筋を支配するという体部位局在がみられる (Fig. 6b)。このように顔面神経核が浅顔面筋を支配している。

ネコについての上記の体部位局在の原則⁵⁰⁾⁷³⁾⁷⁴⁾は、一見、顔面神経核の細胞構築が異なってみえる他の動物に関する結果 (Fig. 6d,e) においてもほぼ当てはまる³⁴⁾⁶⁹⁾⁷¹⁾⁷⁸⁾⁸⁰⁾⁸¹⁾ (詳しくは V.3 参照)。

(2) 深顔面筋群 deep facial muscles

この筋群の支配運動神経細胞は顔面神経核の中ではなく、その辺縁ないし外に分布する。

・顎二腹筋後腹：副顔面神経核 (顔面神経副核) accessory facial nucleus

副顔面神経核は三叉神経運動核の腹内側垂核の尾側

延長であるかのように存在し、顔面神経下行根の腹側に位置し、顔面神経核の吻背側ないし背側まで続く。ちょうど三叉神経運動核の腹内側垂核と顔面神経核を橋のようにつないでいる細胞群である (Fig. 1)。この核は顔面神経の支配する顎二腹筋後腹の運動神経細胞から構成され³⁴⁾、三叉神経運動核の腹内側垂核にある顎二腹筋前腹の運動細胞群に連なっているように見え、この前・後腹の機能的協調関係がきわめて密接なことを思わせる (Fig. 7a)。ただし後腹の存在しないウサギでは、この核の存在する位置には三叉神経運動核腹内側垂核がこの部位にまで伸びて、あたかも副顔面神経核のように見える²⁸⁾³³⁾⁸¹⁻⁸³⁾ (Fig. 7b)。

・茎突舌骨筋：本筋の支配運動神経細胞は顔面神経核の背側縁ないし腹側縁にみられ、かならずしも顔面神経核に含まれるとは言い切れず、むしろ核の周辺と言ふべき部位に分布している⁶⁷⁾⁸⁰⁾⁸²⁾ (Fig. 8)。

・アブミ骨筋：この筋の支配運動神経細胞は外側上オリブ核およびその尾側につづく顔面神経核の周辺の網様体のなかに存在する⁸⁴⁻⁸⁹⁾ (Fig. 9)。

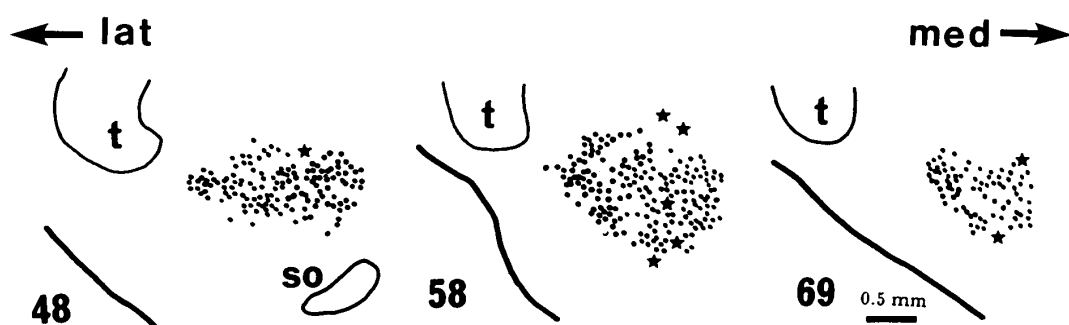


Fig. 8 : ネコ茎突舌骨筋の運動神経細胞 (星印) の局在配列。番号は吻尾的な連続横断切片の切片番号。顔面神経核の神経細胞は点で示されている。t: 三叉神経脊髄路、SO: 上オリブ核 (文献80 改変)

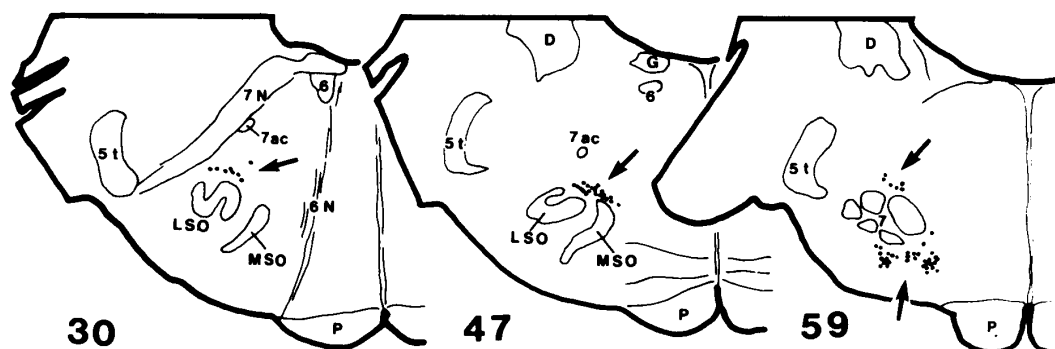


Fig. 9 : ネコのアブミ骨筋の運動神経細胞 (矢印の点) の局在配列。D:ダイテルス核、G: 顔面神経膝、LSO: 外側上オリブ核、MSO: 内側上オリブ核、P: 錐体路、5t: 三叉神経脊髄路、6: 外転神経核、6N: 外転神経根、7: 顔面神経核、7ac: 副顔面神経核、7N: 顔面神経根

このよう深顔面筋群の運動神経細胞は顔面神経核内というより、むしろ核の周辺ないし外側に位置している。

このように、IV.2(1)に述べたように浅顔面筋の運動神経細胞が顔面神経核内に分布するのに対し、これら深顔面筋の運動神経細胞はこの核の周辺ないし外に分布する。

3. 舌下神経の支配する筋：すべて舌下神経核 hypoglossal nucleusが支配

舌下神経（第12脳神経）の支配する筋は舌の外から起こり舌の中に停止する外舌筋群（オトガイ舌骨筋^{注1}、オトガイ舌筋、舌骨舌筋、茎突舌筋）と、舌の中で起始・停止する内舌筋群（上縦舌筋、下縦舌筋、横舌筋、垂直舌筋）に分けられる。舌下神経は肉眼的に内側枝と外側枝に分けられ、内側枝からはオトガイ舌骨筋が分岐する（Fig. 10）。電気生理学的研究では内側枝は舌の前方突出筋 protrusor を、外側枝は後退

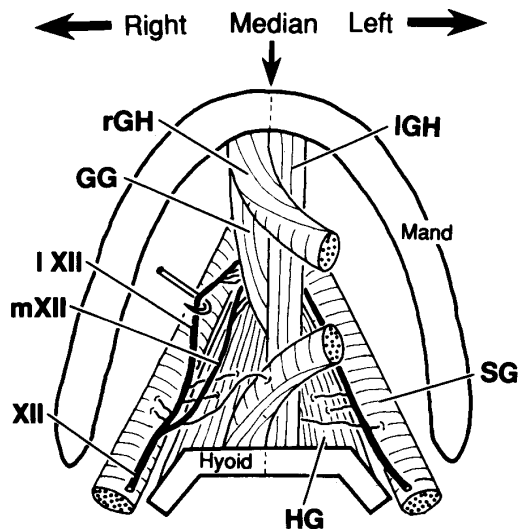


Fig. 10：哺乳類の舌下神経の分岐を示す模式図。左側は正常、右側は見やすいようにオトガイ舌骨筋（rGH）を切断して開いた状態。GG: オトガイ舌筋、HG: 舌骨舌筋、Hyoid: 舌骨、IGH: 左側オトガイ舌骨筋、I XII: 舌下神経外側枝、Mand: 下顎骨、mXII: 舌下神経内側枝、SG: 茎突舌骨筋、XII: 舌下神経

筋（牽引筋）retractor を支配するという⁹⁰⁾⁹¹⁾。

これらの筋を支配する舌下神経核（Stillings⁹²⁾の核^{注2)}は延髄のobex（門：かんぬき）レベルに存在し、その細胞構築は動物により吻側部で多少の相違は見られるが、中位部より尾側では種特異性は少ない。本核はおおまかに背側亜核（または背外側亜核）と腹側亜核（または腹内側亜核）に大別できる⁹³⁻⁹⁶⁾。舌下神経核と筋ないし神経枝との対応関係の初期の研究はヒト病理標本で盛んに行われた⁹⁷⁻¹⁰³⁾。同時期に岡山医専の上坂と八木田（1902（明治35年）¹⁰⁴⁾¹⁰⁵⁾、1903¹⁰⁶⁾）はイヌで先駆的な実験的研究を発表した。以後HRP法が現れるまで、本研究に関しては僅かにStuurman（1916）¹⁰⁷⁾のマウスの、またBarnard（1940）⁹³⁾のイヌの逆行性変性法を用いた実験や、ハリネズミ胎児で末梢神経を分けて追跡し神経細胞を求める方法 hodology での報告¹⁾が散見できる程度である。Barnard⁹³⁾はこれらの研究と併せて両生類から高等哺乳類まで多数の動物の舌下神経核の細胞構築を比較解剖学的に記載している。HRP法では現在まで哺乳類（ジャコウネズミ¹⁰⁸⁾、ラット¹⁰⁹⁾¹¹⁰⁾、ウサギ¹¹⁰⁾、イヌ¹¹⁰⁾、ネコ¹¹¹⁾¹¹²⁾、サル¹¹³⁾）、鳥類¹¹⁴⁾、トカゲ¹¹⁵⁾およびカエル¹¹⁶⁾で検索されている。また逆行性変性法の変法として舌下神経枝の切断による神経細胞体のコリンエステラーゼの消失により検討したものもある¹¹⁷⁾。

HRP法を用いた我々の哺乳類での実験を中心に本核と筋との対応関係について述べる¹⁰⁸⁾¹¹⁰⁻¹¹³⁾。外舌筋の筋膜は比較的しっかりしており、おのおの筋にHRPを注入しても筋内にとどまるので、この方法で数種の哺乳類で各舌筋の支配運動神経細胞の検索をおこなった。この結果以下のことが判明した。舌下神経の外側枝ないし内側枝を結紮切断してHRPを舌全体に注入した場合、おのおの腹側（腹内側）亜核ないし背側（背外側）亜核が標識されることから、前者の亜核は内側枝に、後者は外側枝に軸索を送ることが明かとなった（Fig. 11）。またオトガイ舌骨筋の支配運動神経細胞は舌下神経核の腹側部ないし腹外側部の本核内で最も大型の細胞であり、この細胞群は舌下神経核の本体から離れて独立する傾向が、とくにラット、イヌおよびサルにおいて強くみられた（Fig. 11,12）。オト

注1) オトガイ舌骨筋は、教科書的には舌下神経支配と頸神経支配の2説がまちまちに記載されて不統一であるが、現在では体性運動神経に関しては舌下神経支配が確立されている¹¹¹⁾。

注2) Stillings（1843）⁹²⁾がウサギの下位脳幹を針で刺激するうち、舌が反応する部位を見つけたのでこの名がある。

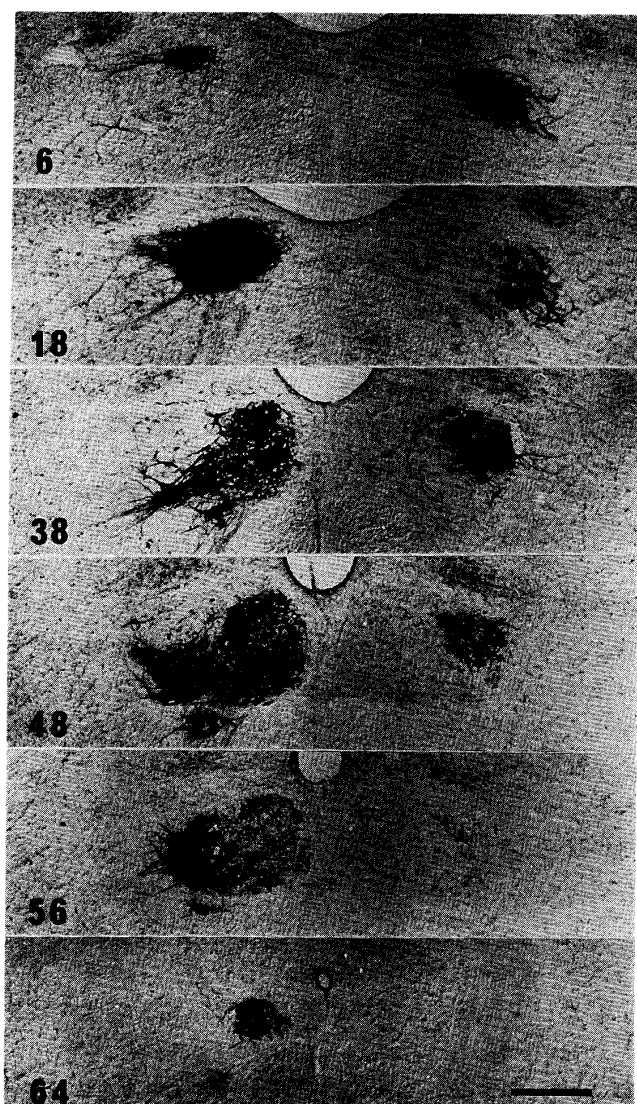


Fig. 11: サルの左側および右側舌下神経の外側枝および内側枝をおのおの切断しHRPを舌全体に注入した場合の、舌下神経核のobexレベルの60 μ m連続横断切片の写真。左側は腹内側垂核の、右側は背外側垂核の運動神経細胞が標識されている。番号は舌下神経核の最吻側の切片から順に尾側につけられている。scale bar = 500 μ m(文献113 改変)

ガイ舌筋の支配運動神経細胞は腹内側垂核の背外側部ないし腹外側部に局在する。舌骨舌筋と茎突舌筋の支配運動神経細胞は背外側垂核の外側部に重複して分布する (Fig. 12)。以上より、一般的に外舌筋の運動神経細胞は舌下神経核の腹側部から外側部にかけて局在し、残りの本核の大きな領域に存在する神経細胞は内舌筋の運動神経細胞ということになる。また、ネコでは舌先部から舌根部の筋の支配運動神経細胞は両垂核内で背内側部から腹外側部に順に配列しているよう

であった¹¹²⁾。

V. 運動神経細胞の局在配列ないし分布様式の意義および考察

運動神経細胞の配列分布を体部位局在、機能、神経枝の分岐状態および発生過程の相互関係を中心に、その意義を考えてみる。

1. 顎顔面部の筋の発生過程

一般に中枢神経内の運動神経細胞の局在配列様式は筋の発生分化過程との密接な関連をしばしば論じられる⁹³⁾ので、まず各筋の発生分化過程をみていく。Edgeworth^{36) 118) 119)}は比較解剖学および個体発生学的に脊椎動物の筋の発生過程を広範に検討した。またヒトの顔面神経支配筋の発生に関しては二村Futamuraが詳細に報告している¹²⁰⁻¹²³⁾。以下これらに従って顎顔面部の筋の発生過程を述べる。

(1) 三叉神経支配筋の発生分化³⁶⁾

咀嚼筋原基 masticatory muscle-plateは閉口筋原基である背側部 dorsal part of the mandibular muscle-plate (Levatores mandibulae 顎挙上筋)と開口筋原基である腹側部 ventral part of the mandibular muscle-plateに分かれる。前者は前、後および外側部 anterior, posterior and external levator mandibulaeの3部に分離し、この前部は内側翼突筋に、後部は鼓膜張筋と口蓋帆張筋に、また外側部は側頭筋、咬筋、頬骨下顎筋 (咬筋深部) および外側翼突筋に分化するという。原基の腹側部 ventral part of the mandibular muscle-plateはIntermandibularis 顎間筋となり、これは顎舌骨筋と顎二腹筋前腹となる。さらにゲツ歯類や食虫類では、顎舌骨筋の前部から下顎横筋 M. transversus mandibularis ができるという。

(2) 顔面神経支配筋の発生分化

顔面神経支配筋は第2鰓弓 (舌骨弓) より発生する^{13) 14)}。二村のヒト胎児の所見¹²⁰⁻¹²³⁾では胎生27-30日で最初の筋塊が第二鰓弓 (舌骨弓) に現れ、胎生35-36日で浅顔面筋の原基としての広頸筋塊と深顔面筋塊の2原基に分かれる。広頸筋塊は耳介の前および後を上昇する前・後広頸筋の2筋塊に分かれ、さらに前広頸筋は浅深の2筋層に分離して顔面部を覆い顔面部の表情筋になるという。また深顔面筋の原基であるhyoid muscle-plate³⁶⁾は背側筋塊 dorsal portionと腹側筋塊 ventral portionに分かれ、前者がアブミ骨筋に、後者が顎二腹筋後腹と頸突舌骨筋になるという。

(3) 舌下神経支配筋の発生分化³⁶⁾

舌筋群は頸部から下の筋や外眼筋群と同様に体筋の

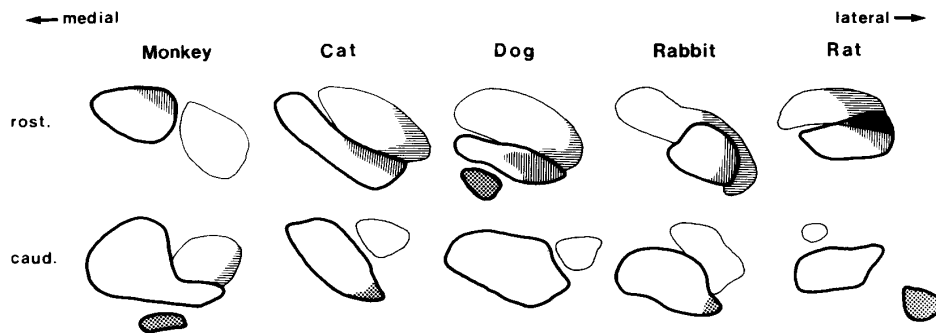


Fig. 12: 舌下神経核横断面におけるサル、ネコ、イヌ、ウサギおよびラットの外舌筋と舌下神経2主枝を支配する運動神経細胞の局在配列の模式図。太線（腹内側亜核ないし腹側亜核）および細線（背外側亜核ないし背側亜核）で囲まれた領域はそれぞれ内側枝および外側枝に軸索を送る運動神経細胞の、また縦線、横線および砂目の領域はそれぞれ茎突舌筋と舌骨舌筋、オトガイ舌筋およびオトガイ舌骨筋の運動神経細胞の局在領域をそれぞれ示す。rost.: 吻側部、caud.: 尾側部（文献110引用）

筋節に由来する。数個の筋節が融合した一塊の鰓下脊椎筋塊 hypobranchial spinal muscles の舌骨前部 pre-hyoid portion が初期のオトガイ舌骨筋原基となり、これはさらにオトガイ舌筋と舌骨舌筋を分離し、つぎに舌骨舌筋から茎突舌筋が派生する。ムカシトカゲ *Sphenodon* やカナヘビ *Lacertilia* では、舌骨舌筋から横舌筋と輪状舌筋 *M. annularis*（垂直舌筋と相同か）が、また茎突舌筋から縦舌筋が発生するという。

2. 三叉神経運動核の運動神経細胞の局在配列様式

本核の運動神経細胞の筋対応局在配列様式は、本論文で扱っている他の運動核に比べて、動物種間での変異は最も少ない。すなわち身体での筋の上下左右の関係がそのまま核の上下左右関係に対応している様にみえる（体部位局在）。また開口筋は背外側亜核に、また閉口筋は腹内側亜核に支配され、機能的に協力関係にある筋どうしの運動神経細胞が集団をなす傾向がみられる（機能局在）。このように発生学的所見、機能的分類（開口筋や閉口筋）および運動核の亜核分類の三者はほぼ一致すると考えられる。

しかし細かく見ていくと動物種間でいくつかの違いも認められる。上記の発生学的所見では咀嚼筋原基は発生初期に4筋塊に分離することから、側頭筋・咬筋・頬骨下顎筋（咬筋深部）および外側翼突筋の群、鼓膜張筋と口蓋帆張筋の群、内側翼突筋、および開口筋群の4群に運動神経細胞も各々集合すると想像される。しかし、この発生学的所見と局在様式との関連の原則が次のように必ずしも当てはまらない場合がある。①外側翼突筋はヒトでも閉口時に働くか、開口時に働くか問題とされるところで、動物によっても支配運動神経細胞の局在部位に変異が認められる。この運動神

経細胞は食虫類ジャコウネズミ（未発表）、ウサギ²⁸⁾およびサル³⁰⁾では閉口筋支配細胞群の背外側亜核から出て、腹内側亜核に接近する傾向が見られる（Fig. 2d）。この解釈としてこれらの動物が臼磨運動するため、開口時に下顎頭を前方に牽引する開口筋であるためとも考えられるが、ジャコウネズミの顎関節は形態的に蝶番運動型と考えられるし、この運動神経細胞が背外側亜核内にみられるモルモットは臼磨運動型と考えられているので、単純には運動機能（蝶番型または臼磨型）のタイプでこの問題を割り切ることはできない。②口蓋帆張筋と鼓膜張筋は同じ原基から発生するが、両者の運動神経細胞の局在部位は大きく離れている。すなわち前者の運動神経細胞はいずれの動物（ジャコウネズミ（未発表）、モルモット³⁹⁾、ネコ³⁸⁾、サル⁴⁰⁾）でも外側翼突筋の運動神経細胞と接して存在しており（Fig. 4b）、後者の運動神経細胞は三叉神経運動核から相当はずれた本核の腹外側にある聴覚系の線維群である外側毛帯付近の網様体内に分布する（ジャコウネズミ（未発表）、ラット¹²⁴⁾、モルモット³⁸⁾、¹²⁴⁾、ウサギ¹²⁵⁾、ネコ³⁸⁾、⁴¹⁾、⁸⁷⁾、¹²⁶⁻¹²⁹⁾）。また③下顎横筋は位置的にも発生学的にも開口筋の一つであるにもかかわらず、その運動神経細胞は閉口筋の細胞群である背外側亜核の外側縁ないし腹側縁部に分布し（Fig. 3b）、さらにこの筋は筋電図的には閉口筋と同期して働く（未発表）ので機能的には閉口筋とみなされる。従って、この筋の支配運動神経細胞は発生学的よりも機能的に配置されていると考えられる。

以上のように運動神経細胞の局在配列が発生学的所見と関連しているとは必ずしも言えない。もし機能的に密接に関連する運動神経細胞が接近して配列されるとすれば、運動神経細胞が三叉神経運動核内にある口

蓋帆張筋は、本核から相当はなれた疑核（舌咽・迷走神経）の支配する他の口蓋筋よりもむしろ外側翼突筋との協調が想像される。同様にモルモット²⁷⁾やウサギ²⁸⁾で咬筋深部と側頭筋のそれぞれの運動神経細胞の分布域が重複するという結果は、前者の筋は機能的には咬筋浅部よりも側頭筋に近いことが推定される。

3. 顔面神経核の運動神経細胞の局在様式

どの動物でも前頭断した顔面神経核に顔面を外側方に向けて当てはめた位置にほぼ一致して、運動神経細胞がその部の筋を支配するという体部位局在が基本的にみとめられる (Fig. 6)。発生学的には口唇が身体の最吻側（最前部）とされているので、脳内でも口唇に近い筋は核の吻側部に支配されると考えられるが、顔面神経核では吻側部の筋の運動神経細胞は核の外側部に位置しており、この考え方に一致しない。この発生学の吻尾関係の原則は恐らく隣接する体節間の関係を示したもので顔面神経支配筋のように1体節（鰓弓）から発生分化するものには当てはまらないのかもしれない。本論文であつかっている大きな3運動核の中でこの顔面神経核は、細胞構築や体部位局在に関して動物間で最も違いが大きい。発生学的には大差ないと思われるので、この相違は食性や行動など各動物の筋の発達状況などの機能的な差ではないかと考えられる。

浅顔面筋群は深顔面筋群とは発生の初期に分離し、これら2筋群の運動神経細胞はやはり別々の細胞集団を作る傾向がある。前者の運動神経細胞が顔面神経核を形成するのに対し、後者は主にその周辺に散在する。顎二腹筋後腹の運動神経細胞は比較的まとまっており、この筋と機能的に密接な前腹の運動神経細胞の尾側に続いている細胞柱の副顔面神経核を単独で形成する (Fig. 7)。またアブミ骨筋のそれは聴覚の中継核のひとつである上オリーブ核周辺に散在する (Fig. 9)。この2筋の運動神経細胞はおのおの明かに機能的に関連の深い位置に分布している。茎突舌骨筋は顎二腹筋後腹から発生段階のかなり後期に分離する小さな筋である³⁶⁾が、後腹の運動神経細胞とは相当異なった分布をしており、細胞数は少ないものの顔面神経核周辺に広く分布し (Fig. 8)、極めて小さな筋にもかかわらず相当複雑な働きをしているのかもしれない。

以上の顔面神経支配筋の支配運動神経細胞の配列様式は各種動物の結果などにおいても原則的に当てはまる。

4. 舌下神経核の運動神経細胞の局在配列様式

舌下神経核の腹側（または腹内側）亜核は舌下神経の内側枝に、また背側（または背外側）亜核は外側枝に軸索を送る (Fig. 11)。ネコ、イヌやサルでは両亜核は比較的明確に区別できるが、ラットやウサギでは、この2亜核は吻側部の外側部でしばしば重複し区別が難しい (Fig. 12)。この外側部は外舌筋支配領域も含んでいるが、肉眼解剖的には舌筋は前者の動物とほとんど差はないので、後者では、系統発生学的に発達の途中で牽引筋と突出筋の一部が互いに機能的に分離していないか、または前者の動物より各外舌筋の間に強い協調関係がある可能性が推察される。

内舌筋の支配運動神経細胞の局在に関して実験結果から次のことが考察される。①腹側（腹内側）亜核が内側枝を通してオトガイ舌骨筋とオトガイ舌筋を支配、すなわち舌の突出筋 protrusor を支配している。背側（背外側）亜核は外側枝を通して舌骨舌筋と茎突舌筋を支配、すなわち舌の牽引筋 retractor（引っ込め筋）を支配している。また形態的（筋の走行方向）に横舌筋と垂直舌筋は突出筋であり、上・下縦舌筋は牽引筋である。②発生学的所見から舌筋はオトガイ舌筋、横舌筋および垂直舌筋の群と、舌骨舌筋と縦舌筋の群の2系統に分けられる³⁶⁾。③電気生理学的方法で内側枝ないし外側枝刺激で、それぞれ舌の前方突出運動ないし後方牽引運動を観察している⁹⁰⁾⁹¹⁾。これらのことから腹側（腹内側）亜核に舌突出筋すなわち横舌筋と垂直舌筋の、また背側（背外側）亜核には舌牽引筋すなわち上・下縦舌筋の運動神経細胞が存在すると推定される。この見解は Barnard (1940)⁹³⁾ の報告をほぼ支持している。

ネコでは舌先部から舌根部の筋の運動神経細胞が亜核内で背内側（内側）部から腹外側（外側部）に順に配列し、外舌筋運動神経細胞がその最外側部ないし最腹側部に存在しているという事実は¹¹²⁾、最初に舌骨部に近いところ（舌根部）でオトガイ舌骨筋が発生し、これから各外舌筋が舌根部に派生、さらにこれらから内舌筋が前方に伸びてくるという発生学的所見とよく一致している。また左右の舌下神経核の内側部すなわち内舌筋の運動神経細胞群が、延髄の正中縫線で境されているもののほぼ正中で接しており、その樹状突起が反対側の核の内側部にまで伸びているという報告¹³⁰⁾は、左右の協調が要求される外眼筋の運動核である動眼神経核、滑車神経核および外転神経核（第3、4および6脳神経の核）もおのおの左右の核が舌下神経核と同様に正中で隣接するという事実を思い起こさ

せ、内舌筋の左右の強い機能的協調の存在をうかがわせる。

オトガイ舌骨筋と顎二腹筋後腹はしばしば舌骨上筋群に分類され、両者は口腔底の筋として起始・停止部がほぼ同じで、その働きは類似していると漠然と考えられて、敢えてその機能の差を論じることは少ない。これまで論じてきたように機能的に緊密な協調関係にある筋群のそれぞれの支配運動神経細胞がたがいに接近して配列する傾向があるとすれば、この両筋の運動神経細胞はそれぞれ舌下神経核と三叉神経運動核に相当離れて存在し、協調するとしても網様体を介してと考えられるから、両筋の機能は想像されているほど緊密ではないと思われる。すなわちオトガイ舌骨筋の運動神経細胞は舌下神経核に属することから、舌の運動にともなう舌骨の位置調節に働き、一方、顎二腹筋後腹の運動神経細胞は三叉神経運動核と隣接して存在することから、下顎骨の動くとき、すなわち開口時に働くと考えられる。

VI. おわりに

運動神経細胞の局在配列様式には①筋の発生過程がある程度反映しているとみられる。しかし同時に②各筋の間の協力関係の緊密度に従っておのこの支配運動神経細胞は互いに接近集合する傾向がみられる。また③脳内の機能的に関係深い場所に分布する傾向があると考えられる。すなわち配列様式は末梢の形態や発生過程を反映しているが、同時に筋の機能的協調関係や脳内の機能的な位置にも強く依存すると考えられる。これらを併せ考えると運動神経細胞だけでなく、中枢神経系での神経細胞の細胞構築や配列様式などの形態的な注意深い観察は、他の一般的な神経細胞の機能的な意義づけにもある程度有効ではないかと考えられる。

文 献

- 1) Van der Sprenkel, H. B.: The hypoglossal nerve in an embryo of *Erinaceus europaeus*. *J. Comp. Neurol.* 36, 219-262, 1924
- 2) Szentágothai, J.: The representation of facial and scalp muscles in the facial nucleus. *J. Comp. Neurol.* 88, 207-220, 1948
- 3) Szentágothai, J.: Functional representation in the motor trigeminal nucleus. *J. Comp. Neurol.* 90, 111-120, 1949
- 4) Graham, R. C. & Karnovsky, M. J.: The early stage of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney: ultrastructural cytochemistry. *J. Histochem. Cytochem.* 14, 294-302, 1966
- 5) Zacks, S. L. & Saito, A.: Uptake of exogenous horseradish peroxidase by coated vesicles in mouse neuromuscular junctions. *J. Histochem. Cytochem.* 17, 161-170, 1969
- 6) Kristensson, K. & Olsson, Y.: Retrograde axonal transport of protein. *Brain Res.* 29, 363-365, 1971
- 7) Kristensson, K. & Olsson, Y.: Uptake and retrograde axonal transport of peroxidase in hypoglossal neurons. Electron microscopical localization in the neuronal perikaryon. *Acta Neuropathol.* 19, 1-9, 1971
- 8) LaVail, J. H. & LaVail, M. M.: Retrograde axonal transport in the nervous system. *Science* 176, 1416-1417, 1972
- 9) De Olmos, J. S.: An improved HRP method for the study of central nervous connections. *Exp. Brain Res.* 29, 541, 1977
- 10) Mesulam, M. M.: Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J. Histochem. Cytochem.* 26, 106-117, 1978
- 11) Mesulam, M. M.: Principles of horseradish peroxidase neurohistochemistry and their applications for tracing neural pathway—Axonal transport, enzyme histochemistry and light microscopic analysis. *Tracing neural connections with horseradish peroxidase*. Mesulam, M. M. (ed.), Wiley, New York, pp.151, 1982
- 12) Streit, P. & Reubi, J. C.: A new and sensitive staining method for axonally transported horseradish peroxidase (HRP) in the pigeon visual system. *Brain Res.* 126, 530-537, 1977
- 13) Langman, J.: 10章 筋系, 人体発生学—正常と異常, 3版, 沢野十蔵 訳, 131-135, 医歯薬出版, 1978 (昭和53)
- 14) Moore, K. L.: 16章, 筋肉系, Moore人体発生学. 3版, 星野一正 訳, 364-370, 医歯薬出版, 1986
- 15) Willems, E.: Localisation motorice et kinesthésique. Les noyaux masticateur et mésencéphalique du trijumeau chez le lapin. *Névraxe*, Louvain

- (Belgium), pp.220, 1911
- 16) Vedral, D. F. & Matzke, H. A.: Topographical localization of the muscles of mastication in the motor muscles of the trigeminal nerve in the cat. *J. Hirnforsch.* 9, 565-569, 1967
 - 17) 大久保真人, 鈴木孝司, 内野滋雄: ヤギ三叉神経運動核における咀嚼筋神経細胞の局在配列—特に非固有咬筋 (Yoshikawa) について—. *解剖誌* 57, 411-416, 1982
 - 18) Luiten, P. G. M.: A somatotopic and functional representation of the respiratory muscles in the trigeminal and facial motor nuclei of the carp (*Cyprinus carpio L.*). *J. Comp. Neurol.* 166, 191-200, 1976
 - 19) DeSantis, M., Limwongse, V. & Rigamonti, D.: Somatotopy in the trigeminal motor nucleus of the rat: field potentials recorded in the neuron pool after retrograde transport of horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 10, 95-98, 1978
 - 20) Jacquin, M. F., Rhoades, R. W., Enfiejian, H. L. & Egger, M. D.: Organization and morphology of masticatory neurons in the rat: a retrograde HRP study. *J. Comp. Neurol.* 218, 239-256, 1983
 - 21) Limwongse, V. & DeSantis, M.: Cell body locations and axonal pathways of neurons innervating muscles of mastication in the rat. *Am. J. Anat.* 149, 477-488, 1977
 - 22) Lynch, R.: A quantitative investigation of the topographical representation of masticatory muscles within the motor trigeminal nucleus of the rat: a horseradish peroxidase study. *Brain Res.* 327, 354-358, 1985
 - 23) Mizuno, N., Konishi, A. & Sato, M.: Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 164, 105-116, 1975
 - 24) Sasamoto, K.: Motor nuclear representation of masticatory muscles in the rat. *Jpn. J. Physiol.* 29, 739-747, 1929
 - 25) Yassin, I. B. H. M. & Leong, S. K.: Localization of neurons supplying the temporalis muscle in the rat and monkey. *Neurosci. Lett.* 11, 63-68, 1979
 - 26) Tal, M.: Representation of some masticatory muscles in the trigeminal motor nucleus of the guinea pig: horseradish peroxidase study. *Exp. Neurol.* 70, 726-730, 1980
 - 27) Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Matsushima, R., Takata, M., Yasui, Y & Mizuno, N.: Localization of masticatory motoneurons in the trigeminal motor nucleus of the guinea pig. *Neurosci. Lett.* 29, 219-224, 1982
 - 28) Matsuda, K., Uemura, M., Kume, M., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Topographical representation of masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus in the rabbit: A HRP study. *Neurosci. Lett.* 8, 1-4, 1987
 - 29) Batini, C., Buisseret-Delmas, C. & Corvisier, J.: Horseradish peroxidase localization of masticatory muscle motoneurons in cat. *J. Physiol. (Paris)* 72, 301-309, 1976
 - 30) Mizuno, N., Matsuda, K., Iwahori, N., Uemura-Sumi, M., Kume, N. & Matsushima, N.: Representation of the masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus of the macaque monkey. *Neurosci. Lett.* 21, 19-22, 1981
 - 31) Rokx, J. T. M. & Van Willigen, J. D.: Tracing of lateral pterygoid muscle-related neurons in the trigeminal brainstem nuclei in the rat. *Acta Anat.* 132, 242-245, 1988
 - 32) Mong, F. S. F., Chen, Y. C. & Lu, C. H.: Dendritic ramification of trigeminal motor neurons innervating jaw-closing muscles of rats. *J. Neurol. Sci.* 86, 251-264, 1988
 - 33) Uemura-Sumi, M., Satoda, T., Tashiro, T., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Re-examination of the topographical distribution of motoneurons innervating the digastric muscle in the rabbit and guinea pig. *Anat. Anz.* 173, 9-16, 1991
 - 34) Matsuda, K., Uemura, M., Takeuchi, Y., Kume, M., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Localization of motoneurons innervating the posterior belly of the digastric muscle: A comparative anatomical study by the HRP method. *Neurosci. Lett.* 12, 47-52, 1979
 - 35) Cooper, G. & Schiller, A. L.: *Anatomy of the guinea pig.* Harvard Univ. Press, Cambridge, pp.414, 1975
 - 36) Edgeworth, F. H.: *The cranial muscles of vertebrates.* Cambridge Univ. Press., London, pp.493, 1935
 - 37) Segade, L. A. G.: Location of the motoneurons in-

- nervating the transverse mandibular muscle in the guinea pig. *Neurosci. Lett.* 116, 64-69, 1990
- 38) Keller, J. T., Saunders, M. C., Ongkiko, C. M., Johnson, J., Frank, E., Van Loveren, H. & Tew, J. M. Jr.: Identification of motoneurons innervating the tensor tympani and tensor veli palatini muscles in the cat. *Brain Res.* 270, 209-215, 1983
- 39) Mizuno, N., Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Takada, M., Yasui, Y., Kume, M. & Matsushima, R.: Identification of motoneurons supplying the tensor veli palatini muscle in the guinea pig and cat: an horseradish peroxidase study. *Neurosci. Lett.* 32, 17-21, 1982
- 40) Uemura-Sumi, M., Itoh, M., Satoda, T., Tashiro, T., Takahashi, O. & Mizuno, N.: Representation of the tensor veli palatini muscle in the trigeminal motor nucleus of the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Neurosci. Lett.* 113, 7-11, 1990
- 41) Mizuno, N., Nomura, S., Konishi, A., Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Yasui, Y., Takada, M. & Matsushima, R.: Localization of motoneurons innervating the tensor tympani muscles: an horseradish peroxidase study in the guinea pig and cat. *Neurosci. Lett.* 31, 205-208, 1984
- 42) Marinesco, G.: L'origine du facial supérieur. *Revue Neurol.* 2, 30-33, 1898
- 43) Marinesco, G.: L'origine du facial supérieur et du facial inférieur. *Press. Méd.* 65, 85-88, 1899
- 44) Van Gehuchten, A.: L'origine du facial chez le lapin. *Revue Neurol.* 6, 553 (bibliographie), 1898
- 45) Van Gehuchten, A.: Anatomie du système nerveux de l'homme. 4th ed. 588-589, 1906
- 46) Parhon, C. & Minea, J.: L'origine du facial supérieur chez l'homme. *Press. Méd.* 17, 521-522, 1907
- 47) Yagita, K.: Experimentelle Untersuchungen über den Ursprung des Nervus facialis. *Anat. Anz.* 38, 195-218, 1910
- 48) Courville, J.: The nucleus of the facial nerve: the relation between cellular groups and peripheral branches of the nerve. *Brain Res.* 1, 338-354, 1966
- 49) Kitai, S. T., Tanaka, T., Tsukahara, N. & Yu, H.: The facial nucleus of cat: antidromic and synaptic activation and peripheral nerve representation. *Exp. Brain Res.* 16, 161-183, 1972
- 50) Papez, J. W.: Subdivisions of the facial nucleus. *J. Comp. Neurol.* 43, 159-191, 1927
- 51) Vraa-Jensen, G.: The motor nucleus of the facial nerve. With a survey of the efferent innervation of the facial muscles. A normal-anatomical study. Munksgaard, Saabye and Christensen, Copenhagen, Aagessen, E. (tr. from Danish), pp.157, 1942
- 52) Martin, M. R. & Lodge, D.: Morphology of the facial nucleus of the rat. *Brain Res.* 123, 1-12, 1977
- 53) Bout, R. G., & Dubbeldam, J. L.: An analysis of the central connections of the facial nerve in the marmoset using HRP histochemistry. *Acta Histchem.* 32 (suppl.), 83-87, 1986
- 54) Ganchrow, D., Gentle, M. J. & Ganchrow, J. R.: Central distribution and efferent origins of facial nerve branches in the chicken. *Brain Res. Bull.* 19, 231-238, 1987
- 55) Dom, R. Z. & Zielinski, X. J.: Major subdivision of the facial nucleus of the pouch young opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*. *Anat. Rec.* 187, 567 (abst.), 1977
- 56) Dom, R. M.: Topographical representation of the peripheral nerve branches of the facial nucleus of the opossum: a study utilizing horseradish peroxidase. *Brain Res.* 246, 281-284, 1982
- 57) Provis, J.: The organization of the facial nucleus of the brushtailed possum (*Trichosurus vulpecula*). *J. Comp. Neurol.* 172, 177-188, 1977
- 58) Friauf, E. & Herbert, H.: Topographic organization of facial motoneurons to individual pinna muscles in rat (*Rattus rattus*) and bat (*Rousettus aegyptiacus*). *J. Comp. Neurol.* 240, 167-170, 1985
- 59) Ashwell, K. W.: The adult mouse facial nerve nucleus: morphology and musculotopical organization. *J. Anat.* 135, 531-538, 1982
- 60) Komiyama, M., Shibata, H. & Suzuki, T.: Somatotopic representation of facial muscles within the facial nucleus of the mouse. A study using the retrograde horseradish peroxidase and cell degeneration techniques. *Brain Behav. Evol.* 24, 144-151, 1984
- 61) Friauf, E.: Morphology of motoneurons in different subdivisions of the rat facial nucleus stained intracellularly with horseradish peroxidase. *J. Comp.*

- Neurol. 253, 231-241, 1986
- 62) Hirnricksen, C. F. L. & Watson, C. D.: The facial nucleus of the rat: representaton of facial muscles revealed by retrograde transport of horseradish peroxidase. *Anat. Rec.* 209, 407-415, 1984
- 63) Klein, B. G. & Rhoades, R. W.: Representation of whisker follicle intrinsic musculature in the facial motor nucleus of the rat. *J. Comp. Neurol.* 232, 55-69, 1985
- 64) Klein, B. G., Rhoades, R. W. & Jacquin, M. F.: Topography of the facial musculature within the facial (VII) motor nucleus of the neonatal rat. *Exp. Brain Res.* 81, 649-653, 1990
- 65) Semba, K.: Topographical representation of peripheral branches of the facial nerve in the facial motor nucleus revealed by horseradish peroxidase transport in the rat. *Anat. Rec.* 208, 162A-163A (abstr.), 1984
- 66) Semba, K. & Egger, M. D.: The facial "motor" nerve of the rat: control of vibrissal movement and examination of motor and sensory components. *J. Comp. Neurol.* 247, 144-158, 1986
- 67) Shohara, E. & Sakai, A.: Localization of motoneurons innervating deep and superficial facial muscles in the rat: a hoseradish peroxidase and electrophysiologic study. *Exp. Neurol.* 81, 14-33, 1983
- 68) Watson, C. R. R., Sakai, S. & Armstrong, W.: Organization of the facial nucleus in the rat. *Brain Behav. Evol.* 20, 19-28, 1987
- 69) Uemura-Sumi, M., Manabe, Y., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Correlation of the main peripheral branches of the facial nerve with the cytoarchitectonic subdivisions of the facial nucleus in the guinea pig. *Anat. Embryol.* 174, 161-166, 1986
- 70) Baisden, R. H., Woodruff, M. L., Whittington, D. L. & Baker, D. C.: Cells of origin of the branches of the facial nerve: a retrograde HRP study in the rabbit. *Am. J. Anat.* 178, 175-184, 1987
- 71) Satoda, T., Takahashi, O., Tashiro, T., Matsushima, R., Uemura-Sumi, M. & Mizuno, N.: Somatotopic organization of facial nucleus of rabbit. With particular reference to intranuclear representation of peripheral branches of the facial nerve. *Anat. Anz.* 165, 83-90, 1988
- 72) Grant, K., Guegan, M. & Horcholle-Bossavit, G.: The anatomical relationship of the retractor bulbi and posterior digastric motoneurons to the abducents and facial nuclei in tne cat. *Arch. Ital. Biol.* 119, 195-207, 1981
- 73) Kume, M., Uemura, M., Matsuda, K., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Topographical representation of peripheral branches of the facial nerve within the facial nucleus: A HRP study in the cat. *Neurosci. Lett.* 8, 5-8, 1978
- 74) 久米守: ネコ顔筋支配運動神経細胞の局在配列. HRP法による研究. *広大歯誌* 13, 329-350, 1981
- 75) Parnes, S. M., Strominger, N., Silver, S. & Goldstein, J. C.: Alternate innervations of facial musculature. *Arch Otolaryngol.* 108, 418-421, 1982
- 76) Radpour, S.: Organization of the facial nerve nucleus in the cat. *Laryngoscope* 87, 557-574, 1977
- 77) Shaw, M. D. & Baker, R.: Morphology of motoneurons in a mixed motor pool of the cat facial nucleus that innervate orbicularlis oculis and quadratus labii superioris, atained intracellularly with horseradish peroxidase. *Neurosci.* 14, 627-643, 1985
- 78) Satoda, T., Takahashi, O., Tashiro, T., Matsushima, R., Uemura-Sumi, M. & Mizuno, N.: Representation of the main branches of the facial nerve within the facial nucleus of the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Neurosci. Lett.* 78, 283-287, 1987
- 79) Welt, C. & Abbs, J. H.: Musculotopic organization of the facial motor nucleus in *Macaca fascicularis*: a morphometric and retrograde tracing study with cholera toxin B-HRP. *J. Comp. Neurol.*, 291, 621-636, 1990
- 80) Satoda, T., Uemura-Sumi, M., Tashiro, T., Takahashi, O., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Localization of motoneurons innervating the stylohyoid muscle in the monkey, cat, rabbit, rat and shrew. *J. Hirnforsch.* 31, 731-737, 1990
- 81) Lev-Tov, A. & Tal, M.: The organization and activity patterns of the anterior and posterior heads of the guinea pig digastric muscle. *J. Neurophysiol.* 58, 496-509, 1987
- 82) Shohara, E., Yoshida, I., Matsuda, T., Morimoto, Y., Gon, T., Uemura, K. & Sugimura, M.: Location

- of motoneurons innervating the stylohyoid muscle in the rabbit. *Jpn. J. Oral Biol.* 29, 117-120, 1987
- 83) Szekely, G. & Matesz, C.: The accessory motor nuclei of the trigeminal, facial, and abducens nerves in the rat. *J. Comp. Neurol.* 210, 253-264,
- 84) Joseph, M. P., Guinan, J. J. Jr., Fullerton, B. C., Noris, B. E. & Kiang, N. Y. S.: Number and distribution of stapedius motoneurons in cats. *J. Comp. Neurol.* 232, 43-54, 1985
- 85) Lyon, M. J.: The central location of the motor neurons to the stapedius muscle in the cat. *Brain Res.* 143, 437-444, 1978
- 86) Lyon, M. J.: Peripheral innervation of the stapedius muscle of the cat: an electron microscopic study. *Exp. Neurol.* 66, 707-720, 1979
- 87) Shaw, M. D. & Baker, R.: The locations stapedius and tensor tympani motoneurons in the cat. *J. Comp. Neurol.* 216, 10-19, 1983
- 88) Shibayama, H., Sakai, T. & Yohro, T.: Central distribution of the stapedius motoneurons in the rat—a study of topographical anatomy and HRP transport experiments. *Acta Anat. Nippon* 65, 120-133, 1990
- 89) Thompson, G. C., Igarashi, M. & Stach, B. D.: Identification of stapedius muscle motoneurons in squirrel monkey and bush baby. *J. Comp. Neurol.* 231, 270-279, 1985
- 90) Abd-El-Malek, S.: A contribution to the study of the movements of the tongue in animals, with special reference to the cat. *J. Anat.* 73, 15-13, 1938
- 91) Abd-El-Malek, S.: The part played by the tongue in mastication and deglutition. *J. Anat.* 89, 250-254, 1955
- 92) Stilling, B.: Ueber die Texture und Function der Medulla Oblongata. Ferdinand Enke, Erlangen, 1-72, 1843
- 93) Barnard, J. W.: The hypoglossal complex of vertebrates. *J. Comp. Neurol.* 72, 489-524, 1940
- 94) Berman, A.L.: The brain stem of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. Univ. Wisconsin Press, Madison, pp.175, 1968
- 95) Taber, E.: The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. *J. Comp. Neurol.* 116, 27-69, 1961
- 96) Yoda, S.: Über die Kerne der Medulla oblongata der Katze. *Zeitschrift Mikr.-anat. Forsch.* 48, 529-582, 1940
- 97) Goldin, L. S.: Zur Frage der Zusammensetzung des Hypoglossuskernes und über die Zellengruppen, die mit seinen Wurzeln topographisch Zusammenhängen. *Anat. Anz.* 78, 81-89, 1934
- 98) Goldstein, M. & Minea, I.: Quelques localisations dans le noyau de l'hypoglosse et du trijumeau chez l'homme. *Folia Neuro-biol.* 3, 135-151, 1909
- 99) Hudovernig, C.: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und zur Lokalisationslehre einiger Gehirnnervenkerne (Nervus Hypoglossus, Vagus und facialis). *J. Psychol. Neurol.* 9, 137-164, 1907
- 100) Parhon, C. & Goldstein, M.: Lésion secondaires dans le celles du noyau de l'hypoglosse á la suite d'un cancer de la langue. Consideration sur la morphologie de ce noyau chez l'homme. *Eassais de localizations. Rom. Med.* 8, 36-37, 1900
- 101) Parhon, C. & Parhon, C.: Contribution á l'étude des localizations dans le noyau de l'hypoglosse. *Revue Neurol.* 9, 461-463, 1903
- 102) Parhon, C. & Papinian, J.: Contribution á l'étude des localisations dans les noyaux bulbo-protubérantiels (hypoglosse et facial) chez l'homme. *Semaine Med.* 50, 101-403, 1904
- 103) Parhon, C. & Nadejge, G.: I. Nouvelle contribution á l'étude des localizations dans les noyaux des nerfs craniens et rachidiens, chez le chien. *Revue Neurol.* 16, 851-852, 1905
- 104) 上坂熊勝, 八木田九一郎: 舌下神経及其下降枝ノ起首ニ関スル試験研究. *岡山医誌* 151, 1-18, 1902 (明治35年)
- 105) 上坂熊勝, 八木田九一郎: 舌下神経及其下降枝ノ起首ニ関スル試験的研究 (承前). *岡山医誌*, 152, 1-16, 1902 (明治35年)
- 106) Kosaka, K. & Jagita, K.: Experimentelle Untersuchungen über die Ursprünge des Nervus Hypoglossus und seines absteigenden Astes. *Jahrb. Psychiat. Neurol.* 24, 150-189, 1903
- 107) Stuurman, F. J.: Die Lokalisation der Zungenmuskeln im Nucleus hypoglossi. *Anat. Anz.* 48, 593-610, 1916
- 108) 伊藤道一郎: 舌筋を支配する運動神経細胞の局在配列に関する比較解剖学的研究—ジャコウネズミ (*Suncus murinus*) を中心として—. *口科誌* 38, 940-959, 1989

- 109) Krammer, E. B., Rath, T. & Lischka, M. F.: Somatotopic organization of the hypoglossal nucleus: a HRP study in the rat. *Brain Res.* 170, 533-537, 1979
- 110) Uemura-Sumi, M., Itoh, M. & Mizuno, N.: The distribution of hypoglossal motoneurons in the dog, rabbit and rat. *Anat. Emryol.* 177, 389-394, 1988
- 111) Uemura, M., Matsuda, K., Kume, M., Takeuchi, Y., Matsushima, R. & Mizuno, N.: Topographical arrangement of hypoglossal motoneurons: An HRP study in the cat. *Neurosci. Lett.* 13, 99-104, 1979
- 112) 植村 (角) 正憲: ネコ舌筋支配運動神経細胞の局在配列. HRP法による. *広大歯誌* 12, 92-117, 1980
- 113) Uemura-Sumi, M., Mizuno, N., Nomura, S., Iwahori, N., Takeuchi, Y. & Matsushima, R.: Topographical representation of the hypoglossal nerve branches and tongue muscles in the hypoglossal nucleus of macaque monkeys. *Neurosci. Lett.* 22, 31-35, 1981
- 114) Vicario, D. S. & Nottebohm, F.: Organization of the zebra finch song control system: I. representation of syringeal muscles in the hypoglossal nucleus. *J. Comp. Neurol.* 271, 346-354, 1988
- 115) Kennedy, M. C.: HRP localization of the hypoglossal nucleus in a lizard. *Brain Res.* 218, 331-336, 1981
- 116) Sokoloff, A. J.: Musculotopic organization of the hypoglossal nucleus in the grass frog, *Rana pipiens*. *J. Comp. Neurol.* 303, 505-512, 1991
- 117) Lewis, P.R., Flumerfelt, B. A. & Shute, C. C. D.: The Use of cholinesterase techniques to study topographical localization in the hypoglossal nucleus of the rat. *J. Anat.* 110, 203-213, 1971
- 118) Edgeworth, F. H.: On the medullated fibers of some of the cranial nerve, and the development of certain muscles of the head. *J. Anat. Physiol.* 34, 113-150, 1899
- 119) Edgeworth, F. H.: On the morphology of the cranial muscles in some vertebrates. *Q. J. Micro. Sci.* 56, 167-316, 1911
- 120) 二村領次郎: 人間顔面神経筋の発育について (抄). *東京医学会雑誌* 20, 1-10, 1906 (明治39年)
- 121) 二村領次郎: 顔面神経筋の発育について. *東京医学会雑誌* 20, 520-537, 1906 (明治39年)
- 122) 二村領次郎: 顔面神経筋発育について (続). *東京医学会雑誌* 20, 539-578, 1906 (明治39年)
- 123) Futamura, R.: Über die Entwicklung der Facialismuskulatur des Menschen. *Anat. Hefte* 30, 433-516, 1906
- 124) Spangler, K. M., Henkel, C. K. & Miller, I. J. Jr.: Localization of the motoneurons to the tensor tympani muscle. *Neurosci. Lett.* 32, 23-27, 1982
- 125) Takahashi, O., Mizuno, N., Mitani, A., Takeuchi, Y. & Matsushima, R.: Identification of motoneurons innervating the tensor tympani muscle in the rabbit: a retrograde horseradish peroxidase study. *Neurosci. Lett.* 49, 19-23, 1984
- 126) Friauf, E., & Baker, R.: An intracellular HRP-study of cat tensor tympani motoneurons. *Exp. Brain Res.* 57, 499-511, 1985
- 127) Gannon, P. J. & Eden, A. R.: A specialized innervation of the tensor tympani muscle in *Macaca fascicularis*. *Brain Res.* 404, 257-262, 1985
- 128) Itoh, K., Nomura, S., Konishi, A., Yasui, Y., Sugimoto, T. & Mizuno, N.: A morphological evidence of direct connections from the cochlear nuclei to tensor tympani motoneurons in the cat: a possible afferent limb of the acoustic middle ear reflex pathways. *Brain Res.* 375, 214-219, 1986
- 129) Lyon, M. J.: Localization of the efferent neurons of the tensor tympani muscle of the newborn kitten using horseradish peroxidase. *Exp. Neurol.* 49, 439-455, 1975
- 130) Wan, X. S. T., Trojanowski, J. Q., Gonatas, J. O. & Liu, C. N.: Cytoarchitecture of the extranuclear and commissural dendrites of hypoglossal nucleus neurons as revealed by conjugates of horseradish peroxidase with cholera toxin. *Exp. Neurol.* 78, 167-175, 1982