

삼차신경 운동핵에서 교근 근방추 구심성 신경섬유 종말지의 미세구조

*경북대학교 치과대학 구강악안면외과학교실

**경북대학교 치과대학 구강조직학교실

이경우* · 배용철** · 김진수*

MORPHOLOGY OF THE TERMINAL ARBORS FROM THE MASSETERIC MUSCLE SPINDLE AFFERENTS IN THE TRIGEMINAL MOTOR NUCLEUS*

Kyung-Woo Lee, Yong-Chul Bae, Chin-Soo Kim

Department of Dentistry Graduate School, Kyungpook National University
Taegu, Korea

Muscle spindle afferents from masseter muscle were labelled by the intra-axonal HRP injection and were processed for light microscopic reconstruction.

Regions containing terminal arbors scattered in the central portion of the masseteric motor neuron pool (type I a) and those restricted to 2-3 small portion of it (type II) were selected and processed for electronmicroscopic analysis with serial sections.

The shape of the labelled boutons was dome or elongated shape. Scalloped or glomerulus shape with peripheral indentation containing pre or postsynaptic neuronal profiles, which is occasionally found in the trigeminal main sensory nucleus and spinal dorsal horn, was not observed.

Both type Ia and type II boutons had pale axoplasm and contained clear, spherical vesicles of uniform size (dia : 49-52nm) and occasionally large dense cored vesicles (dia : 87-118nm). The synaptic vesicles were evenly distributed throughout the boutons although there was a slight tendency of vesicles to accumulate at the presynaptic site.

The average of short and long diameter (short D. + long D./2) of type I a bouton was smaller than that of type II bouton. All the labelled boutons, which showed prominent postsynaptic density, large synaptic area and multiple synaptic contact, made asymmetrical synaptic contact with postsynaptic neuronal profiles.

Most of the type Ia and type II boutons made synaptic contact with only one neuronal profile and boutons which shows synaptic contact or more neuronal profiles was not observed.

Most of the type Ia boutons (87.2%) were presynaptic to the soma or proximal dendrite and a few remainder (12.8%) made synaptic contact with dendritic shaft or distal dendrite.

In contrast, majority of type II boutons showed synaptic contact with dendritic shaft and remainder with soma or proximal dendrite.

In conclusion, terminal boutons which participate in the excitatory monosynaptic jaw jerk reflex made synaptic contact with more proximal region of the neuron, and showed very simple synaptic connection, compared with those from the primary afferent in the other region of the central nervous system such as spinal dorsal horn and trigeminal main sensory nucleus which assumed to be responsible for the mediating pain, tactile sensation, sensory processing or sensory discrimination.

** A thesis submitted to the Council of the Graduate School of Kyungpook National University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Dental Science in June 1994.*

서 론

삼차신경계에 있어서 구강 및 악안면 영역에서 오는 전기생리학적 특성이 확인된 특정 일차 구심성 신경섬유들이, 각 아핵에서 투사되는 양상 및 종말지의 형태, 크기 및 분포 등에 대한 연구들이¹⁻¹²⁾ 최근에 이루어져 왔는데 이에 따르면 동일 신경속에 함유된 구심성 신경섬유들일지라도 vibrissa, glabrous skin, hairy skin, 근방추, 치근막 및 치수등 수용기의 부위에 따라 또는 유해 수용기, 기계적 수용기, 고유 수용기등 수용기의 종류에 따라 삼차신경계의 각 아핵에서 투사양상이 다르며, 또한 특정부위의 특정기능을 가진 1개의 축삭도 각 아핵사이에 투사양상이 다르다는 것이 광학 현미경상에서 밝혀졌다.

그러나 삼차신경계의 수용기 종류 및 부위에 따른 각 아핵에서 일차 구심성 신

경섬유 종말지의 특징적인 연결양상과 이들의 상관관계에 대해서는 삼차신경 주요 감각핵과 문측아핵에서 치근막^{13,14)}, 안면부위¹⁵⁾의 저역치 기계자극 수용기 및 치수¹⁶⁾에서 유래하는 일차 구심성 신경 섬유 종말부의 미세구조 및 연결 양상에 대한 보고등이 있으나 아직도 삼차신경계에 관한 체계적인 연구는 미흡한 실정이다. 저작근에 있어서 근육의 길이와 신장 속도에 대해 반응하는 수용기는 폐구근에 많고, 개구근에는 적으며, 이들은 교합위의 조절이나 악운동에 매우 중요한 역할을 한다¹⁷⁻²²⁾. 하악의 위치 및 운동은 수의적 및 반사적으로 조절되는데 특히 반사적인 조절일 경우에는 폐구근 근방추에서의 흥분이 Group Ia 및 Group II 신경섬유를 통해 단일 시냅스성 흥분전달로 폐구근의 운동 신경세포를 활성화시킴으로써 일어난다고 알려져 있다²³⁻²⁵⁾.

근육의 길이, 장력 및 이들의 변화에

대한 정보를 중추신경계로 보내주는 근방추는 삼차신경 지배를 받는 골격근 중 폐구근인 교근, 측두근, 내측익돌근에는 다수가 존재하며²⁶⁻²⁸⁾ 외측익돌근에서는 소수가 존재한다²⁹⁻³⁰⁾고 알려져 있으나 명확하지는 않으며, 특히 폐구근에 존재하는 근방추는 교합위(occlusal position) 및 악운동의 조절에 중요한 역할을 한다고 알려져 있다.

폐구근 근방추에서 유래하는 구심성 신경섬유는 세포체가 삼차신경 중뇌로핵에 존재하며³¹⁻³⁴⁾ 이는 근육 길이의 변화율에 특히 민감하게 반응하는 Group Ia 섬유 및 변화된 길이 자체에 대해 반응하는 Group II 섬유로 나뉘어지는데 Group II 섬유는 일반적으로 개구정도에 비례해서 활성도가 증가하고 Group Ia 섬유는 개구 운동이 시작될 때와 끝날때 흥분이 발생된다고 알려져 있다. 또한 하악 운동의 경우에는 사지운동과 다르게 좌우 악관절 및 근육이 미묘한 조화를 이루어 움직이므로 하악이 중력에 의해 내려가면 폐구근이 신장되어 폐구반사가 일어남으로서 하악을 원래의 위치로 회복시켜 하악의 안정위를 유지하므로 악신전 반사와 사지의 신장반사의 작용기전은 엄밀한 의미에서 서로 다를수 있으며, 특히 Group Ia 신경섬유가 하악의 사소한 위치 변화에 대해서도 민감하게 작용하기 때문에 신체

운동시 하악의 위치 유지에 도움을 준다.

교근 및 측두근 지배 근방추 구심성 신경섬유의 중추내 투사양식에 대한 보고³⁵⁻³⁶⁾에 따르면 척수에서와 다르게, 삼차신경계에 있어서는 근방추 지배 구심성 신경섬유들 간에 전기생리화적인 특성은 구분할 수가 없었으나 이들 신경섬유들의 중추내 투사양식에 있어서는 뚜렷한 차이가 있다고 보고하였으며 척수의 Group Ia 및 II에 대응하여 삼차신경 아핵에서의 투사양식에 따라 type Ia 및 II 신경섬유로 분류하였다.

type Ia 및 II 신경섬유는 공히 삼차신경 운동핵, 문측아핵, Vint, Vjux에 투사하는데, type Ia 신경섬유는 중추내의 종말부 중 90%이상이 삼차신경 운동핵에 투사되고, 상삼차신경핵에는 전혀 축삭종말부가 존재하지 않으나, type II 경우에는 대부분의 축삭종말부가 상삼차신경핵에 존재하고 소수가 삼차신경 운동핵에 존재하는 것으로 알려져 있다. 또한 삼차신경 운동핵에서의 축삭종말부의 분포양식도 type Ia 및 type II 신경섬유사이에 다른데 type Ia는 폐구근 운동 신경세포가 존재하는 전 부위에 흩어져 축삭종말부를 형성하며 type II는 배외측부 주변부의 2-3곳에 밀집되어 존재하는 특징을 가지며 악신전 반사등과 같은 단일 시냅스성 악반사를 야기하는 신경섬유는

대부분이 type Ia가 관여하며, 소수의 type II도 관여한다고 알려졌으나 이들의 연결양상에 대해서는 알려져 있지 않다.

이에 본 연구에서는 삼차신경운동핵에서 단일 연결성 고유수용성 악반사(monosynaptic proprioceptive jaw jerk reflex)에 관여하는 교근 근방추의 구심성 신경섬유 종말지의 미세구조적 특징 및 연결 양상을 규명함과 아울러 이들이 type Ia 및 type II 사이에 어떠한 차이가 있는지를 알아보고, 또한 감각구분, 동통, 촉각등 감각정보의 인식에 관여하는 척수의 후각 및 삼차 신경계의 감각핵에서의 일차구심성 신경 섬유종말부의 연결양상과 미세구조를 비교검토하여 중추신경계에서 기능과 형태학적인 상관관계를 밝히고자 한다.

재료 및 방법

체중 3.5kg의 성숙고양이를 sodium pentobarbital(initial I.P. dose 35mg/kg)로 전신 마취하고 gallamine trethiodide를 정맥주사하여 근육 이완을 한 후 인공호흡기로 호기 CO₂를 3.5-5%로 유지하도록 인공호흡을 실시하면서 다음과 같이 실험을 행하였다.

1) single axon내 HRP주입법

체온은 열판으로 37°-38°C로 유지하였으며 뇌의 움직임을 방지하기 위해서 양

측성 기흉을 형성하고, cisternal drainage를 행하였다.

교근 신경을 노출한 후 양극간 거리가 2.0mm되는 자극전극을 위치시킨 후 자극전류의 확산 및 교근 신경의 건조를 방지하기 위하여 전극을 바셀린으로 덮었다. 그 다음, 동물을 뇌 고정 장치에 고정하여 후두골, 두정골, 측두골의 일부를 제거한 후 후두엽 피질, 소뇌천막, 소뇌의 외측 일부를 흡입 펌프의 끝으로 흡입하여 중뇌 아래 둔덕의 꼬리 끝부위의 뇌간을 노출시켰다. 그후 pH 7.6으로 조정한 0.3M KCl 및 0.05M tris buffer용액에 녹인 5-7% horseradish peroxidase(HRP, Toyobo)용액을 모세혈관 작용에 의해 채운, beveled tip(tip dia:0.7-1.0 μ m)을 형성한 micropipette를 사용하여 축삭내 기록 및 HRP 염색을 시행하였다.

축삭내 기록을 간단히 설명하면, 2M potassium citrate용액을 채운 beveled micropipette를 사용하여 삼차신경 척수로를 찾았으며, high amplification에서 전위를 나타내기 위해 condenser를 접속시킨 것과 low amplification에서 potential을 나타내기 위해 직접 접속시킨 2개의 oscilloscope(Nihonkoden Vc-10)를 사용하여 활동전위를 관찰 및 기록하였다. Stepping microdrive(Narishige)를 사용하여 중뇌의 아래

둔덕 꼬리끝 부위에 micropipette를 삽입하여 이때 30-60mV의 sudden negative going DC potential(30-60mV) 및 large amplitude의 활동전위의 출현에 의해 삼차신경 중 뇌로핵 및 근방추에서 유래하는 축삭내에 삽입된 것을 확인하였다.

서서히 개구시킴으로 야기되는 기계적 자극에 대한 신경섬유의 반응 성질을 통하여 교근 근방추의 구심성 신경섬유의 확인 및 근방추의 위치를 확인한 후 10-15nV의 depolarizing continuous current를 가하여 3-6분 동안 전기이온 도입법을 이용하여 HRP 용액을 주입하였다.

2) 전자 현미경적 관찰

18시간 생존시킨후 동물을 희생하여 4 Liter의 Palay's 고정액(1.0% paraformaldehyde & 1.0% glutaraldehyde in 0.1M phosphate buffer, pH7.2 - 7.4)을 좌심실을 통해 관류 고정시키고 뇌간을 제거한후 4°C의 동일 고정액에 2시간정도 후고정을 행하였다.

Vibratome으로 80 μ m두께의 횡단 연속 절편을 형성하여 Adams법³⁷⁾에 의해 CoCl₂-intensified DAB 반응으로 발색 반응을 거쳤는데 이를 간단히 설명하면 0.1 M phosphate buffer로 세척한뒤 0.1 M Tris/Hcl buffer(pH 7.6)에 5분동안 담근 후 0.5% cobalt chloride용액(in tris/Hcl

buffer)에 10분동안 담구었다. 그후 0.1M Tris/Hcl buffer로 간단히 세척하고 0.1M phosphate buffer에 5분간 2번 세척하였다. DAB용액에 4°C에서 약 30분정도 담구어 발색 반응을 시킨후 4°C의 0.1M phosphate buffer로 충분히 세척후 동일 용액에 담구어 광학현미경으로 검정하였다.

삼차신경 운동핵중 교근을 지배하는 운동신경 세포가 밀집되어 존재하는 부위에서 종말부가 산발적으로 존재하는 부위 및 변방부 2-3 곳에 종말부가 밀집되어 나타나는 부위들을 중심으로 종말부의 위치 및 대략적인 형상을 camera lucida로 그린후 각 부위를 포함하는 조직을 면도날로 세절한 뒤 0.1M phosphate buffer 용액에 넣어 4°C에서 overnight 하였다. 다음날 2% OsO₄ 용액에 실온에서 30분정도 고정한 후 계열 에탄올을 거쳐 silicone coating한 slide glass위에 Ducarpan으로 포매하였다.

그 후 70nm두께의 연속 초박절편을 잘라서 formvar film 지지막을 coating한 single-slotted copper grid위에 얹어 uranyl acetate 및 Vernable법³⁸⁾에 의한 lead citrate염색을 한후 가속전압 75KV에서 전자현미경으로 관찰하여 모든 연속 절편에서 표식 종말지의 사진을 찍은 후

인화하여 각 표식 종말지의 신경 연결 양상 및 미세구조를 분석하였다.

성 적

개구에 대한 반응 양상등과 같은 각 구심성 신경섬유의 전기 생리학적인 특성은 유의한 차이가 없었다. 따라서 본 실험에서는 각 신경섬유의 종말지의 위치, 형태학적인 특징에 의해 신경섬유를 2 type으로 나누었는데 대부분의 axon collateral이 삼차신경운동핵에 투사하여, 축삭 종말부가 폐구근 운동신경세포가 모여 있는 부위, 즉 삼차 신경운동핵의 배외측부의 중앙에 산발적으로 흩어져 존재하는 구심성 신경섬유를 type I a로, axon collateral이 상삼차신경핵, 및 삼차신경운동핵에 함께 투사하며, 종말지가 삼차 신경운동핵의 배외측 변방부의 2-3곳에 밀집되어 나타나는 섬유를 type II로 분류하여, 그 종말부의 미세구조 및 연결양상을 분석하였다.

type I a 및 type II의 stem collateral은 공히 처음 축삭 종말부를 형성할때까지는 myelinated되어 있었으며, 그 직경은 1.2-1.7 μ m였고 세포질내에는 신경세사 및 미세소관이 축삭의 장축에 평행한 방향으로 발달되어 있었으며, 연결소포는 거의 관찰되지 않았다.

각 종말부는 무수축삭의 끝에 존재하는 bouton terminaux 및 양극이 가는 무수축삭에 의해 연결되어 있는 bouton en passant가 type I a, type II 구심성 섬유에서 공히 비슷한 비율로 존재하였다(도 1).

이러한 무수축삭은 직경이 myelinated stem collateral 보다 작았으며($\text{dia} < 0.6\mu\text{m}$) 무수축삭 내의 미세소관은 종말부에 도달해서는 주행각도를 달리해 변연부 및 중앙으로 분무되는 형태를 보였으며, 연결소포들이 밀집된 곳에서는 이들에 의해 가리워져 잘 관찰되지 않았다.

종말부의 형태는 type I a 및 type II 모두 dome모양, 길쭉한 모양 혹은 등근모양을 나타내었으며, 척수의 아교질 및 삼차신경 주감각핵에서의 일차 구심성 신경섬유 종말부에서 주로 관찰되는, 주변부의 함입된 부위에서 가지돌기 및 pleomorphic vesicle들을 함유하는 종말부와 신경연접을 이루는 scalloped모양 혹은 glomerulus형태는 관찰되지 않았다.

type I a 혹은 type II 축삭의 종말부는 가지돌기 또는 세포체와 신경연접을 이루었는데 이러한 축삭가지돌기 연결(axo-dendritic synapse) 혹은 축삭세포체 연결(axo-somatic synapse)은 연결이전 치밀질(presynaptic density)에 비해 잘 발달된

연접이후 치밀질 (postsynaptic density) 을 나타내, 연속 절편을 모두 관찰한 결과 대단히 넓은 연접 면적을 보임으로서 비대칭형 연접형태를 나타내었으며, type I a, type II 종말부에서 연접인접부위에 연접소포들이 밀집되어 있어 흥분성 신호가 종말부에서 가지돌기 혹은 신경원체로 전달되는것으로 나타났다.

type I a 섬유 종말부는 납작한 소포 혹은 다형소포들을 함유하는 축삭 종말지 (p-ending)과는 신경연접을 이루는 것이 관찰되지 않았으며, type II에서는 약 4%에서 p-ending과 접촉하는 것이 관찰되었으나 연접전, 후 치밀질의 발달, 연접전 부위에서의 연접소포의 밀집, 연접틈새의 확장등 신경 연접이라고 판단할 수 있는 형태학적인 공통점들을 모두 보이는 경우는 없었다.

type I a 및 type II 표식 종말부내에는 균일한 형태 및 크기의 투명한 구형의 연접소포 및 때때로 소수의 큰 치밀소포들을 함유하고 있었는데 구형의 연접소포는 표식 종말부내에 균일하게 분포되어 있었으며, 연접이전부분에는 밀집되어 나타났다는데 직경은 type I a에서 $52.29 \pm 2.66\text{nm}$, type II 에서 $51.40 \pm 2.56\text{nm}$ 로 거의 동일 하였고, 치밀소포는 주로 연접에서 떨어진 부위에서 관찰되었으며 type

I a, type II 모두 직경이 87.39-118.14nm 로서, 크기는 구형소포보다 훨씬 컸다(도 4, 5)

표식 종말부의 크기.

type I a에서 표식 종말부의 크기는 장경: $1.91 \pm 0.63\mu\text{m}$, 단경: $0.94 \pm 0.28\mu\text{m}$, 평균 직경(장경+단경/2): $1.42 \pm 0.40\mu\text{m}$ 이었으며, type II에서는 장경: $2.87 \pm 1.34\mu\text{m}$, 단경: $1.67 \pm 0.60\mu\text{m}$, 평균 직경: $2.27 \pm 0.81\mu\text{m}$ 로서 type II 신경섬유의 종말부가 장경, 단경, 평균 직경에서 공히 type I a 보다 컸다 ($p < 0.05$).

표식 종말부의 연접양상

type I a 신경섬유 종말부는 단 1개의 neuronal propile과 신경연접을 이루는 것이 94.87%로서 대다수를 차지했으며 4개이상의 neuronal propile들과 신경연접을 이루는 경우는 관찰되지 않았다.

또한, 때때로 다수의 type I a 신경섬유 종말부가 1개의 근심부 가지돌기의 여러 부위에서 신경연접을 이루는 경우가 관찰되었으며, 인접한 2-3개의 종말부가 근심부 가지돌기를 따라 길게 뻗어서 다수의 부위에서 신경연접을 이루는 경우가 다수 관찰되었다.

type II 신경섬유 종말부는 1개의 neuronal

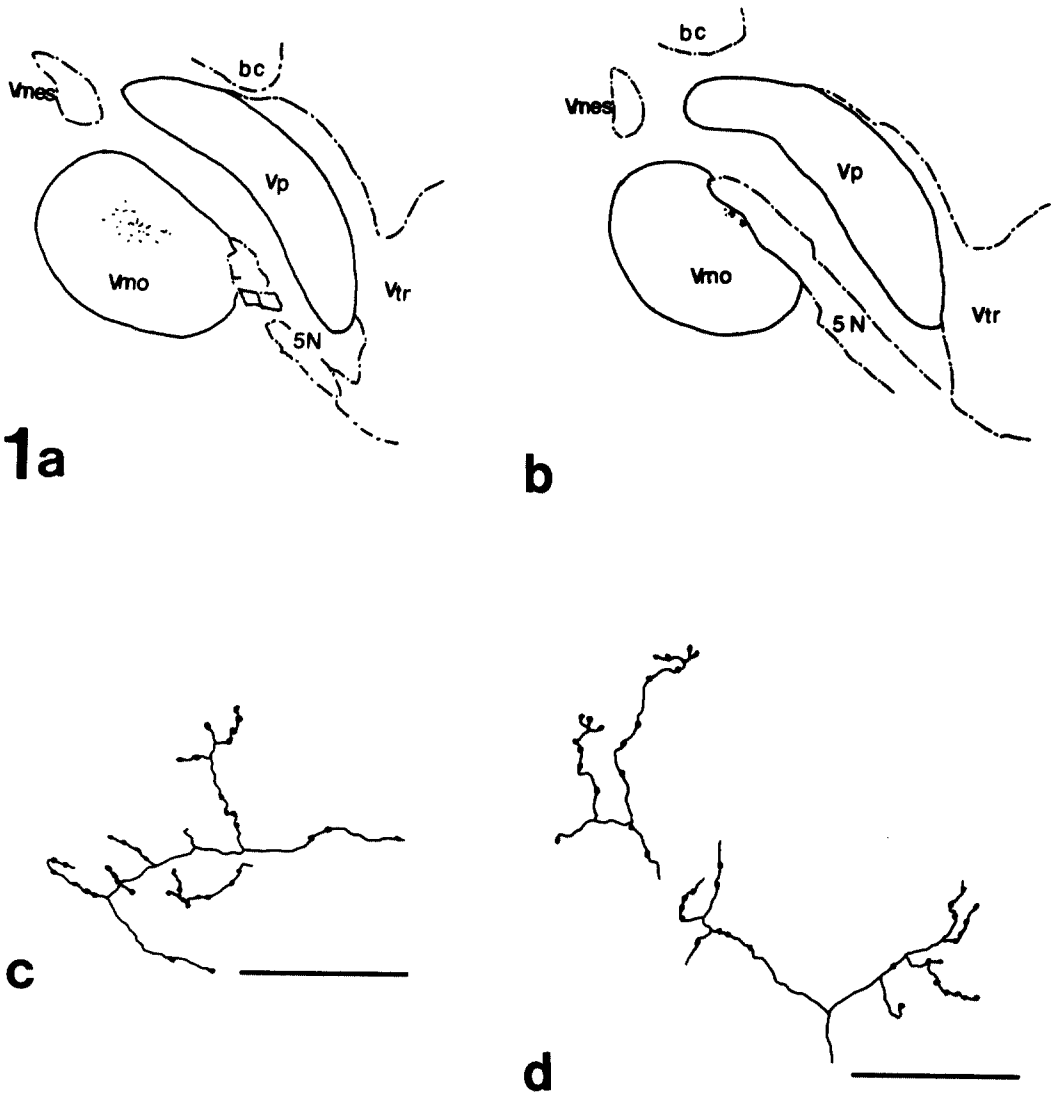


Fig. 1. Camera lucida drawings of type I a(1a, c) and type II(1b, d) terminals in trigeminal motor nucleus at low power(1a, b) and higher power magnifications (1c, d). Scale bar indicates 100 μ m.

bc : branchium conjunctivum, Vmes : trigeminal mesencephalic nucleus,
 Vmo : trigeminal motor nucleus, Vp : trigeminal main sensory nucleus,
 Vtr : spinal trigeminal tract, 5N : motor root of trigeminal nerve.

propile과 연결을 이루는 것이 85.92%, 2개의 neuronal propile들과의 연결을 이루는 것이 11.27%, 3개의 neuronal propile들과 연결을 이루는 것이 2.81%로서 1개의 neuronal propile들과 연결을 이루는 비율은 type Ia에 비해 낮았으며, 2개, 3개의 neuronal propile들과 연결을 이루는 비율은 type Ia에 비해 높아 좀더 type Ia에 비해 복잡한 연결 양상을 보였으나 전체적으로 볼때 type Ia, II 모두 대단히 단순한 연결양상을 보였다.

분석한 표식 종말부 중 type Ia과 II 신경섬유 종말부의 연결양상중 신경세포체와만 연결을 이루는 비율은 type Ia가 5.13%, type II가 12.68%였으며, 근심부 가지돌기와의 연결을 이루는 비율은 type Ia가 82.05%, type II가 21.13%, dendritic shaft와만 연결을 이루는 비율은 type Ia

가 10.26%, type II가 59.15%였고, 근심부 가지돌기 및 dendritic shaft 와 연결을 이루는 비율은 type Ia가 2.56%, type II가 5.63%였고, 신경원체 및 dendritic shaft와 동시에 연결을 이루는 것은 type Ia에서는 관찰되지 않았으나 type II에서는 종말부의 1.41%에서 관찰되었다.

따라서 신경세포에 강력한 흥분성 신호를 전달하는 것으로 판단되는 신경원체 혹은 근심부 가지돌기와의 연결을 가지는 종말부는 type Ia에서 89.74%를 차지하는데 비해 type II에서는 40.85%로서 낮은 비율을 차지하였으며, dendritic shaft와 연결을 이루는 종말부는 type Ia에서 12.82%였으나 type II에서는 66.19%로서 훨씬 더 많은 비율을 차지하였다(도 2, 3, 6-8).

Table 1. Size(μm) of labelled type Ia and type II endings in trigeminal motor nucleus

		(Mean \pm S. D. , μm)		
	No. of endings analyzed	long D.	short D.	Average D. (long D+short D)/2
type Ia	39	*1.91 \pm 0.63	*0.94 \pm 0.28	*1.42 \pm 0.40
type II	71	2.87 \pm 1.34	1.67 \pm 0.60	2.27 \pm 0.81

D : diameter.

* indicate significant difference between the type Ia and Type II endings at the 0.05 level(student t-test).

Table 2. Frequency(%) of labelled type I a and type II endings according to the number of synaptic contacts in trigeminal motor nucleus

	No. of endings	one contact	2 contact	3 contact
type I a	39	94.87	5.13	0
type II	71	85.92	11.27	2.81

Table 3. Frequency(%) labelled type I a and type II endings according to the types of synaptic neuronal profiles in trigeminal motor nucleus

	No. of endings	soma only	Pd only	d. shaft only	Pd and d. shaft	soma and d. shaft
type I a	39	5.13	82.05	10.26	2.56	0
type II	71	12.68	21.13	59.15	5.63	1.41

pd: proximal dendrite, d.shaft: dendritic shaft

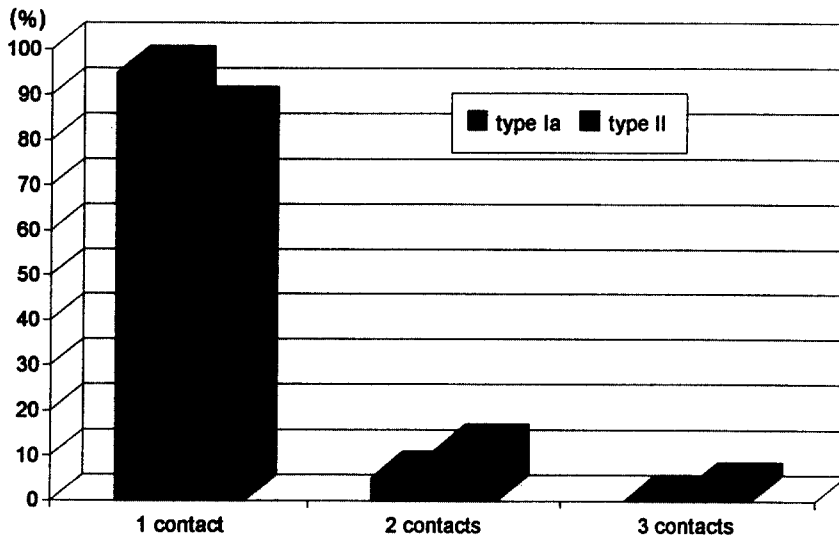


Fig. 2. Frequency(%) of labelled type I a and type II endings according to the number of their synapting neuronal profiles in trigeminal motor nucleus.

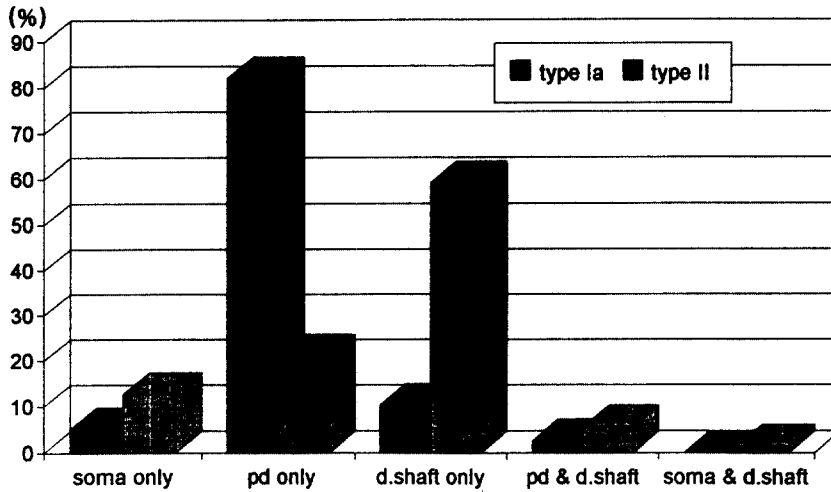


Fig. 3. Frequency(%) of labelled type I a and type II endings according to the types of synaptic neuronal profiles in trigeminal motor nucleus.

고찰

지금까지의 많은 전기생리학적, 형태학적인 연구들을 살펴보면, 사지의 근육및 교근, 측두근, 내측익돌근에 존재하는 신경 수용기에서 유래하며, 근육의 길이 변화 및 변화율에 대한 신호를 전달하는 group Ia 는 척수의 전각 및 삼차신경 운동핵의 신경 세포들과 단일 신경 연결을 이루어 척수반사 및 악신전 반사를 야기시킨다는 사실이 잘 알려져 있으며³⁹⁻⁴⁴⁾, 또한 이들 신경섬유와 운동신경세포 및 사이 신경원과의 흥분성 단일연접에 대한 연구 결과들은 중추신경계내의 여러부위에서의 다양한 연접양상을 해석하는데 중요한 기초자료로서 많이 이용되고 있다.

HRP의 세포내 혹은 축삭내 주입법은 신경세포와 축삭들의 기능 및 형태와의 상관관계뿐만 아니라 뇌의 복잡한 기능을 해명하는 유용한 수단으로서 최근 Pierce & Mendell⁴⁵⁾이 이를 이용하여 척수전각에서 장딴지근(gastrocnemius muscle)의 Group Ia 신경섬유 종말지의 연접 특성에 관하여 연구한 보고등 다수의 광학 및 전자 현미경적 연구⁴⁶⁻⁴⁹⁾가 있었다.

그러나 하악의 운동은 사지의 운동과 다르게 좌우의 악관절이 동시에 작용해서 행해지므로 악운동에 관여하는 근육의 움직임은 좌우 근육의 미묘한 조절을 필요로 하며, 하악의 위치 및 운동에 관한 고유감각정보에 있어서는 폐구근들의 감각수용기가 특히 중요한 역할을 한다. 이러

한 악운동에 관여하는 근육의 양측성 제어에 중요한 역할을 하는 폐구근의 근방추에서 유래하는 구심성 신경섬유의 삼차신경계에 있어서 투사양상, 각 투사핵에서 종말지의 분포, 크기 등에 대한 형태학적 및 전기 생리학적인 연구는 많이 보고되어 왔다⁵⁰⁻⁵⁴⁾.

Conradi의 보고⁵⁵⁾에 의하면 척수전각의 운동신경세포와 연결을 이루는 신경섬유 종말부는, 함유되어 있는 소포들의 형태 등에 따라 1) S-type : 직경이 0.5-2 μ m이며, 350-500 A⁰ 크기의 밝고 둥근 소포들을 함유하고 있으며, dense body 혹은 cisterna와 연관이 없고, 넓은 세포간격을 가지는 종말, 2) T-type : 일반적인 특징은 S-type과 동일하나 200-300A⁰ 두께의 postsynaptic dense material 하방에 3-7개의 postsynaptic dense body가 존재하는 종말, 3) F-type : 밝고 납작하거나 혹은 난원형의 소포를 가지며, 얇은 층의 postsynaptic dense body를 가지는 종말, 4) C-type : 운동신경세포의 근심부 가지 돌기 및 신경원체에 많이 존재하며, 밀도가 큰 구형소포 및 소수의 치밀소포를 가지는 종말, 5) M-type : 길이 4-7 μ m의 큰 종말부로서 밝고 둥근 소포를 함유하고 있고, 종말부 전체에 소포가 흩어져 있으며, 특히 저명한 다수의 postsynaptic

density를 보이는 종말 등 5가지로 분류하였는데, 본 실험에서 신경섬유 종말부는 균일한 형태 및 크기의 밝고 투명한 구형의 소포가 대다수를 차지하였으며 이들 소포의 크기는 type I a에서 52.29 \pm 2.66nm, type II에서 51.40 \pm 2.56nm로 Conradi의 S-type과 유사하였으나, 때때로 직경 87-118nm의 큰 치밀소포들이 소수 관찰됨으로서 S-type 과 C-type의 중간 형태를 취하였다.

Pierce와 Mendell 등⁴⁵⁾, Conradi 등⁴⁷⁾, Fyffe와 Light⁴⁸⁾는 척수전각의 운동핵에서 Group I a 종말부는 Conradi의 S-type 종말에 속한다고 보고하였으며, 치밀소포의 존재에 대해서는 언급하지 않았는데 이는 폐구근에서 유래하는 type I a 종말부의 차이라고도 생각할 수 있으나, 아마 위의 연구에서는 분석한 type I a 종말부의 수가 적기 때문에 소수가 존재하는 치밀소포가 HRP의 검은 반응 산물에 의해 가리워지기 때문에 관찰하지 못하였을 가능성이 높은 것으로 생각된다.

또한 이러한 형태의 소포들은 삼차신경 감각핵 내에서 치근막의 서순용형 및 속순용형 저역치 기계자극 수용기^{13,14)}, 치수¹⁶⁾, 피부의 저역치자극수용기¹⁵⁾에서 유래하는 신경섬유 종말부에서도 동일하게 관찰됨으로써 적어도 삼차신경계내에서는

말초 수용기의 종류 및 투사되는 핵에 관계없이 구심성 일차신경섬유 종말부에서 공통적으로 가지는 형태의 소포로 사료된다.

또한 본실험과 유사한 균일한 크기의 밝은 구형소포들은 지금까지 삼차신경 감각핵내에서 보고된 모든 일차 구심성 신경섬유 종말부¹³⁻¹⁶⁾ 및 척수 후각에서 서순용형 및 속순용형 기계자극수용기, 총판소체, 모낭에서 유래하는 신경종말부등⁵⁶⁻⁶³⁾에서 공통적으로 관찰됨으로써 이러한 형태의 소포들은 말초수용기의 종류, 위치 및 투사되는 핵에 관계없이, 감각핵 및 운동핵을 포함하여 전체의 일차구심성 신경섬유종말부가 공통적으로 가지는 특징이라 사료된다.

납작한 소포 및 난원형 소포와 소수의 큰 치밀소포를 함유하는 p-ending은 일차구심성신경섬유 종말부와 대칭연접을 이루어 PAD(primary afferent depolarization)를 야기시켜 전체 흥분성자극의 전달을 비선택적으로 억제하는 것이 아니라 대단히 선택적으로 국소부위의 특정 종말부에 억제작용을 취하는 것으로 생각되어 있으며 아울러 p-ending이 흥분될때 다양한 형태의 소포내의 모든 신경전달물질이 동시에 분비되는것이 아니고 흥분의 종류, 정도에 따라 특정 형태의 소포내의 신경

전달물질이 방출된다고 가정하면 p-ending에 의한 억제작용은 대단히 복잡하고 섬세한 것으로 사료된다.

본 연구에서는 표식 종말부가 Pierce와 Mendell³⁵⁾이 척수 전각에서 보고한 p-ending과 대칭형 연접을 이루는 소견이 관찰되지 않았는데 이는 하악 반사와 척수 반사와의 차이점 때문인 것으로 생각되나 그 의의에 대해서 확실히 해명할 수는 없었다.

본 실험에서 type Ia 및 type II 종말부의 형태는 난원형, 타원형 혹은 다소 둥근 모양을 나타내며 척수 전각에서의 Group Ia 신경섬유종말⁴⁵⁾부와 비슷한 형태를 보였으나 삼차신경 주감각핵 및 척수 후각의 lamina I에서 주로 관찰되는 주변부의 함몰된 부위에서 여러 neuronal propile등과 연접을 이루는 glomerulus 형태의 종말부는 전혀 관찰되지 않았다. 이는 Bae등의 보고^{13,14)}에서 소수의 neuronal propile들과 연접을 이루는 종말부는 난원형 혹은 타원형 모양을 보이며, 다수의 neuronal propile들과 연접을 이루는 종말부는 glomerulus 형태를 나타내며 또한 한개의 신경섬유종말지에서 유래되는 여러개의 종말부는 동일한 감각핵내에서도 여러형태를 가진다는 보고와 비교하면 단일 연접성 악반사에 관계하는 신경섬유종

말부는 대단히 균일한 모양을 가지는 특징을 보이는 것으로 나타나, 복잡한 감각 정보를 중추신경계내의 고위 중추로 전달하는 종말부에 비해 뚜렷한 대조를 이루었다.

종말부의 크기는 pre & postsynaptic neuronal propile과의 접촉면적, active zone의 수, 면적, 소포수, 사립체의 체적과 밀접한 연관관계를 갖고 있는 것으로 알려져 있으며 따라서 종말부의 크기가 클수록 신경전달물질의 분비량이 증가하며, 종말부의 크기는 신경연접의 효율의 척도로 이용할 수 있다고 보고되고 있다⁶⁴⁻⁶⁸).

본 실험에서 type Ia 신경섬유종말부는 장경은 $1.91 \pm 0.63 \mu\text{m}$, 단경이 $0.94 \pm 0.28 \mu\text{m}$, 평균 직경이 $1.42 \pm 0.40 \mu\text{m}$, type II 신경섬유종말부의 장경은 $2.81 \pm 1.34 \mu\text{m}$, 단경이 $1.67 \pm 0.60 \mu\text{m}$, 평균 직경이 $2.27 \pm 0.81 \mu\text{m}$ 로서 type II 종말부가 type Ia 보다 큰 것으로 나타남으로써($p < 0.05$) 전체적으로 볼 때 type II 종말부가 type Ia에 비해 좀더 강력한 signal을 운동신경핵의 세포에 전달하는 것으로 사료되며 이는 type Ia 및 type II 신경섬유의 전기생리학적 특성의 차이와 상관관계가 있을 것으로 추측된다.

본 실험에서 type Ia 및 type II 신경섬유 종말부는 각각 평균 1.05, 1.16개의

neuronal propile 들과 연접을 이루었으며 그 중 type Ia 종말부는 94.9%가 1개, 5.1%가 2개의 neuronal propile들과 연접을 이루었으며, 3개이상의 neuronal propile 들과 연접을 이루는 경우는 전혀 관찰되지 않았다. 또한 type II 종말부는 85.9%가 1개, 11.3%가 2개, 2.8%가 3개의 neuronal propile들과 시냅스를 이루어, type Ia, 및 type II의 대다수의 종말부가 1-2개의 neuronal propile들과 연접을 이루어 이는 사지근육의 Ia 신경섬유종말부의 척수 전각에서의 연접양상과 유사한 소견⁴⁵을 보였으며 이는 척수 후각에서 서순응형기계자극 수용기에서 유래하는 종말부가 평균 2.11개, 속순응형 종말부가 4.14개, 충판소체에서 유래하는 종말부가 2.52개의 neuronal propile과 연접을 이룬다는 보고⁶⁰와 비교하면 연접성 척수 반사 혹은 악반사에 관여하는 종말부는 공통적으로 대단히 단순한 연접양상을 보이는 특징을 나타내었다.

또한 삼차신경계에서, 치근막의 저역치 기계자극수용기에서 유래하는 일차구심성 신경섬유종말부가 삼차신경주감각핵에서 평균 3.26개, 문측아핵에서 2.01개의 neuronal propile과 연접을 이루며¹⁴, 또한 주감각핵에서는 종말부의 68.3%가 3-4개, 24.5%가 5개이상, 문측아핵에서는 77.14%가 1-2

개와, 20%가 3-4개와 단지 2.86%가 5개 이상의 neuronal propile들과 시냅스를 이룬다는 보고¹⁴⁾를 고려하면 삼차신경 주감각처럼 two-point discrimination등과 같은 복잡한 감각의 인지에 관여하는 핵에서는 대단히 복잡한 연결양상을 보이며, 악운동에 영향을 미치는 것과 같은 감각을 포함하여 비교적 단순한 감각정보의 전달에 관여하는 것으로 추측되어지는 문축아 핵에서는 주감각핵 보다는 단순한 연결양상을 나타내며, 단일연접성 고유수용성 악 반사를 야기하는 종말부는 대단히 단순한 연결양상을 나타내는 것으로 미루어 보아 신경섬유 종말부의 연결양상은 투사 신경핵의 기능과 밀접한 연관관계를 갖고 있는 것으로 사료된다.

신경세포는 세포체 및 많은 가지돌기에서 외부로부터의 신호를 전달받아 조합하여 기시분절에서 흥분의 유무를 결정하는데 세포체 및 근심부 수상돌기에서 입력되는 신호는 원심부 가지돌기에서 입력되는 신호에 비해 훨씬 더 강력하게 후연접 세포를 활성화시키며, 원심부 가지돌기에 존재하는 연접의 효과를 효율적으로 억제 혹은 활성화 시킬 수 있다고 추측되고 있다⁶⁰⁾.

또한 원심부 가지돌기에서의 연접반응은 이보다 근심부에서의 특정반응을 약하

게 조절하며, 또한 국소적인 신호를 강력하게 또는 미세하게 조절할 수 있을 뿐 아니라, 기시분절에서의 흥분의 발생을 정교하게 조절할 수 있는 것으로 알려져 있다.

본 실험에서 분석한 표식 종말부 중 type I a 종말부는 89.74%가 세포체 및 근심부 수상돌기와 신경연접을 이루었으며, 10.26%가 가지돌기체와만 신경연접을 이루어 척수전각에서의 Group I a 종말부의 연결양상과 유사한 소견을 보였다. 그러나 type II 종말부는 40.85%가 세포체 및 근심부 가지돌기와 59.15%가 가지돌기체와만 연접을 이루어 type I a와 뚜렷한 대비를 보였다. 이는 폐구근 근방추에서 유래하는 type I a 구심성 신경섬유 종말의 대부분이 삼차신경운동핵중 폐구근운동신경세포가 모여 있는 부위에 흩어져 투사하며, type II 신경섬유종말의 일부가 폐구근운동신경세포밀집부의 주변부의 2-3곳에 밀집되어 투사한다는 Shigenaga 등의 보고³⁶⁾와 함께 고려하면 type I a 종말부의 대부분은 단순한 악반사 운동에 기여하며, type II 종말부의 일부는 단순한 악반사 운동에 강한 영향을 미치지만 대다수는 악운동시 야기되는 폐구근 수축 정도를 감지하여 악반사에 보조적 역할을 수행하는 것으로 사료된다.

또한 척수의 후각, 및 삼차신경 감각핵 군에서 신체 각 부위의, 여러종류의 감각 정보를 전달하는 일차구심성 신경섬유 종말부는 대다수가 원심부 가지돌기에서 신경연접을 이룬다는 보고를 고려하면 근방추에서의 정보를 처리없이 직접 운동핵의 신경세포에 전달하여 악운동을 야기하는 축삭종말부는 관련된 근육을 지배하는 운동신경세포를 강하게 흥분시키는 것으로 사료된다.

이상의 결과를 종합해보면 악신전 반사 등과 같은 단순 운동을 야기시키는 신경섬유 종말부는 복잡한 감각 정보의 전달 및 처리에 관여하는 감각핵에서의 일차구심성 신경섬유종말부에 비해 대단히 단순한 연접양상을 이루며, 척수 및 삼차신경계의 감각핵군 및 운동핵에서의 일차구심성 신경섬유 종말부의 연접양상 및 미세구조는 구심성 신경섬유의 기능과 밀접한 상관관계가 있다는 것을 밝힐수 있었으며 이는 기억 사고등 중추 신경계내의 복잡한 현상들중 아직 베일에 싸여있는 고위 중추에서의 연접양상을 이해할수 있는 중요한 기초자료를 제공할 수 있으리라 사료된다.

요 약

교근의 근방추에서 유래하여 단일 연접

성 고유수용성 악반사에 관여하는 구심성 신경섬유를 단일 축삭내 HRP 주입기법으로 염색해서 삼차신경 운동핵에서의 type Ia 및 type II 신경 섬유 종말부의 미세구조 및 연접양상을 분석한 결과는 다음과 같았다.

- 대부분의 표식 종말지는 dome, 길쭉한 형태 혹은 등근 모양을 나타내었으며, scalloped 형태 혹은 glomerulus 형태는 관찰되지 않았다.

- 표식 종말지는 다수의 균일한 형태 및 크기(49-52nm)의 투명한 구형의 소포와 때때로 소수의 치밀소포(직경:87-114nm)를 함유하고 있었다.

- 표식 종말지의 크기는 type Ia가 장경($1.91 \pm 0.63 \mu\text{m}$), 단경($0.94 \pm 0.28 \mu\text{m}$) 및 평균 직경($1.42 \pm 0.40 \mu\text{m}$)에서 type II보다 작았다($p < 0.05$).

- 표식 종말지는 신경원체 혹은 가지돌기와 비대칭 연접을 이루었으며, 다형소포와 같은 연접소포들을 함유하는 종말부와의 연접은 관찰되지 않았다.

- 대부분의 type Ia (94.9%) 및 type II (85.9%) 종말지는 단지 1개의 neuronal propile과 연접을 이루었으며, 4개 이상의 neuronal propile들과 연접을 이루는 경우는 관찰되지 않았다.

- type Ia 종말지에 있어서 대부분(87.2%)

은 신경원체 및 근심부 가지돌기와 연결을 이루는데 반해 type II 종말지는 다수가(64.8%) 원심부 가지돌기와 연결을 이루었으며 신경원체 및 근심부 가지돌기와 연결을 이루는 경우는 35.2%에 그쳤다.

이상을 종합해 보면 단일 연결성 악반사를 일으키는 구심성 신경섬유 종말부는 삼차운동신경핵에서, 동통 및 촉각 또는 감각분별등 복잡한 감각을 처리하는 감각핵에서 보다 연결후신경원에 강력한 흥분성 신호를 전달하며 또한 대단히 단순한 연결양상을 이루는 것으로 나타났다.

참 고 문 헌

1. Ishidori, H., Nishimori, T., Shigenaga, Y., Suemune, S., Dateoka, Y., Sera, M. and Nagasaka N.: Representation of upper and lower primary teeth in the trigeminal sensory nuclear complex in the young dog, *Brain Res.*, 370: 153-158, 1986.
2. Chiaia, N. L., Hess, P. R., Hosoe, M. and Rhoades, R. W. : Morphological characteristics of low-threshold primary afferents in the trigeminal subnuclei inperpolaris and caudalis(the medullary dorsal horn) of the golden hamster, *J. Comp. Neurol.*, 264:527-546, 1987.
3. Shigenaga, Y., Yoshida, A., Misuhiro, Y., Doe, K. and Sumune, S.:Morphology of single mesencephalic trigeminal neurons innervating periodontal ligament of the cat, *Brain Res.*, 448:331-338, 1988.
4. Shigenaga, Y., Nishimura, M., Suemune, S., Nishimori, T., Doe, K. and Tsuru, H.:Somatotopic organization of tooth pulp primary afferent neurons in the cat, *Brain Res.*, 477:66-89, 1989.
5. Tsuru, K., Otani, K., Kajiyama, K., Sumune, S. and Shigenaga, Y.:Central terminations of periodontal mechanoreceptive and tooth pulp afferents in the trigeminal principal and oral nuclei of the cat, *Brain Res.*, 485:29-61, 1989.
6. Shigenaga, Y., Doe, K., Suemune, S., Mitsuhiro, Y., Tsuru, K., Otani, K and Yoshida, A. : Physiological and morphological characteristics of periodontal mesencephalic trigeminal neurons -intra-axonal staining with HRP, *Brain Res.*, 505:91-110, 1989.
7. Shigenaga, Y., Otani, K. and Suemune, S.:Morphology of central terminations of low-threshold trigeminal primary afferents from facial skin in the cat - intra-axonal staining with HRP,

- Brain Res., 523:23-50, 1990.
8. Hayashi, H.: Morphology of terminations of small and large myelinated trigeminal primary afferent fibers in the cat, *J. Comp. Neurol.*, 240:71-89, 1985.
 9. Hayashi, H.: Distributions of vibrissae afferent fiber collaterals in the trigeminal nuclei as revealed by intraaxonal injection of horseradish peroxidase, *Brain Res.*, 183:442-446, 1980.
 10. Hayashi, H. : Differential terminal distribution of single large cutaneous afferent fibers in the spinal trigeminal nucleus and in the cervical spinal dorsal horn, *Brain Res.*, 244:173-177, 1982.
 11. Hayashi, H. : Morphology of central terminations of intraaxonally stained, large, myelinated primary afferent fibers from facial skin in the rat, *J. Comp. Neurol.*, 237:195-215, 1985.
 12. Hayashi, H., Sumino, R. and Sessle, B.J.: Functional organization of trigeminal subnucleus interpolaris : nociceptive and innocuous afferent inputs, projections to thalamus, cerebellum, and spinal cord, and descending modulation from periaqueductal gray, *J. Neurophysiol.*, 51:890-905, 1984.
 13. Bae, Y. C., Nagase, Y., Yoshida, A., Shigenaga, Y. and Sugimoto T.: Synaptic connections of a periodontal primary afferent neuron within the subnucleus oralis of the cat, *Brain Res.*, 606: 175-179, 1993.
 14. Bae, Y. C., Nakagawa, S., Yoshida, A. Nagase, Y., Takemura, M. and Shigenaga, Y. : Morphology and synaptic connections of slowly adapting periodontal afferent terminals in the trigeminal subnuclei principalis and oralis of the cat, *J. Comp. Neurol.*, 1994(Accepted).
 15. Sugimoto, T., Nagase, Y., Nishiguchi, T., Kitamura, S. and Shigenaga, Y. : Synaptic connections of a low-threshold mechanoreceptive primary neuron within the trigeminal subnucleus oralis, *Brain Res.*, 548:338-342, 1991.
 16. Sugimoto, T., Bae, Y.C., Nagase, Y. and Shigenaga, Y.: Central terminal morphology of a primary afferent neuron innervation the feline tooth pulp. In R. Inoki, Y. Shigenaga, and M. Toyama(eds): Processing and inhibition of nociceptive information. Elsevier Science Publisher B. V., International Congress Series 989, pp. 23-28. 1992.

17. Kubota, K. and Masegi, T. : Muscle spindle distribution in the masticatory muscles of the japanese shrew-mole. In morphology of the maxillo-mandibular apparatus, edited by G.H. schumacher, VEG. Geroge thieme, Leipzig, pp.128-132, 1972.
18. Kubota, K., Masegi, T. and Osanai, K.:Muscle spindle distribution in the masticatory muscle of the squirred monkey, Bull. Tokyo Med. Dent. Univ., 20:275-286, 1973.
19. Kubota, K., Masegi, T. and Quanbunchan, K.:Muscle spindle distribution in the masticatory muscle of the tree shrew, J. Dent. Res., 53:538-546, 1974.
20. Kubota, K., Masegi, T. and Osanai, K.: Proprioceptive innervation in the masticatory muscle of temmincks mole, Anat. Rec., 179:375-384, 1974.
21. Hosokawa, J.:Proprioceptive innervation of striated muscle in the territory of the cranial nerves., Texas Rep. Biol. Med., 19:405-464, 1961.
22. Murphy, T.R. and Cameron, H.U. : The number and size of nerve fibers to the masticatory muscle of the horse, Arch. Oral Biol., 12 (10):1159-1166, 1967.
23. Nozaki, S., Iriki, A. and Nakamura, Y.:Trigeminal mesencephalic neurons innervating functionally identified muscle spindles and involved in the monosynaptic stretch reflex of the lateral prerygoid muscle of the guinea pig, J. Comp. Neurol., 236:106-120, 1985.
24. Nozaki, S., Chandler, S.H and Goldberg, L.J. : Crossed and uncrossed central effects of muscle spindle afferents from the lateral pterygoid muscle of the guinea pig, Brain Res., 302:339-345, 1983.
25. Nozaki, S., Iriki, A. and Nakamura, Y.:Trigeminal mesencephalic neurons responsible for lateral pterygoid stretch reflex in guinea pig. J. Dent. Res.. 63 : 557, 1984.
26. Baum, J.: Beitrage zur kenntins der muskelspindeln. Anat. Heft, 13:249-305, 1900.
27. Freimann, V. R.:Untersuchungen uber zahl und anordnung der muskelspindeln in den kaumuskeln des munschen. Anat. Anz., 100:258-264, 1954.
28. Greger, A.:Ueber die vertheilung der muskelspindeln in der muskulatru des menschlichen fatus. Arch.Anat.Physiol., Anat. Abt. Jahrg., 112-196, 1904.

29. Gill, H.I.: Neuromuscular spindles in human lateral pterygoid muscles. *J. Anat., Lond.*, 109:157-167, 1971.
30. Karlsen, K.: Muscle spindles in the lateral pterygoid muscle of a monkey, *Arch. Oral Biol.*, 14:1111-1112, 1969.
31. Brown, A.G. and Fyffe, R.E.W.: The Morphology of group Ia afferent fiber collaterals in the spinal cord of the cat, *J. Physiol.(Lond)*, 274 : 111-127, 1978.
32. 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.
33. Larson, C.R., Finocchio, D.V., Smith, A. and Luschei, E.S. : Jaw muscle afferent firing during an isotonic jaw-positioning task in the monkey, *J. Neurophysiol.*, 50:61-73, 1983.
34. 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.(Lond)*, 369:93-113, 1985.
35. Shigenaga, Y., Mitsuhiro, Y., Yoshida, Y., Cao, C.Q. and Tsuru, H.:Morphology of single mesencephalic trigeminal neurons innervating masseter muscle of the cat, *Brain Res.*, 445:392-399, 1988.
36. Shigenaga, Y, Mitsuhiro, Y., Shirana, Y. and Tsuru, H. : Two types of jaw-muscle spindle afferents in the cat as demonstrated by intra-axonal staining with HRP, *Brain Res.*, 514: 219-237, 1990.
37. Adams, J.C.:Technical considerations on the use of horseradish peroxidase as a neuronal marker, *Neurosci.*, 2 : 141-145, 1977.
38. Venable, J.H. and Coggeshall, R.: A simplified lead citrate staining for use in electronmicroscopy, *J. Cell Biol.*, 25:407-408, 1965.
39. Cody, F.W.J., Lee, R.W.H. and Taylor, A. : A functional analysis of the components of the mesencephalic nucleus of the fifth nerve in the cat, *J.Physiol.(London)*, 226:249-261, 1972.
40. Appenteng, K., O'donovan, M.J., Somojen, G., Stephens, J.A. and Taylor, A: The projection of jaw elevator muscle spindle afferents to fifth nerve motoneurons in the cat, *J.Physiol.(London)*, 279:409-423, 1978.

41. Amano, N., Yoshino, K., Andoh, S. and Kawagishi, S.: Representation of tooth pulp in the mesencephalic trigeminal nucleus and the trigeminal ganglion in the cat, as revealed by retrogradely transported horseradish peroxidase, *Neurosci. letters*, 82:127-132, 1987.
42. Roxy, J.T.M. and van Willigen, J.D.: Organization of neuronal clusters in the mesencephalic trigeminal nucleus of the rat: fluorescent tracing of temporalis and masseteric primary afferents, *Neurosci. Letters*, 86:21-26, 1988.
43. Arvidsson, J. and Raappana, P.: An HRP study of the central projections from primary sensory neurons innervating the rat masseter muscle, *Brain Res.*, 480:111-118, 1989.
44. Luo, P.F., Wang, B.R., Peng, Z.Z. and Li, J.S.: Morphological characteristics and terminating patterns of masseteric neurons of the mesencephalic trigeminal nucleus in the rat : An intracellular horseradish peroxidase labeling study, *J. Comp. Neurol.*, 303:286-299, 1991.
45. Pierce, J.P. and Mendell, L.M. : Quantitative ultrastructure of Ia boutons in the ventral horn : scaling and positional relationships, *J. Neurosci.*, 13(11):4748-4763, 1993.
46. Burke, R.E., Walmsley, B. and Hidgson, J.A.: HRP anatomy of group Ia afferent contacts on alpha motoneurons, *Brain res.*, 160:347-352, 1981.
47. Conradi, S., Culheim, S., Golvik, L. and Kelerth, J.O.: Electron microscopic observations on the synaptic contacts of group Ia muscle spindle afferents in the cat lumbosacral spinal cord, *Brain Res.*, 265:31-39, 1983.
48. Fyffe, R.E.W. and Light, A.R.: The ultrastructure of group Ia afferent fiber synapses in the lumbosacral spinal cord of the cat. *Brain Res.*, 300:201-209, 1984.
49. Burke, R.E., Fleshman, J.w. and Segev, I.: factors taht control the efficacy of Group Ia synapses in alpha-motoneurons, *J. Physiol(Paris)*, 83:133-140, 1988.
50. Ruggerio, D.A., Ross, C.A., Kumada, M. and Reis, D.J.: Reevaluations of projections from the mesencephalic trigeminal nucleus to the medulla and spinal cord: New projections, a combined retrograde and anterograde

- horseradish peroxidase study, *J.Comp. Neurol.*, 206:278-222292, 1982.
51. Nomura, S. and Mizuno, N.: Differential distribution of the cell bodies and central axons of mesencephalic nucleus neurons supplying the jaw closing muscles and periodontal tissue: A transganglionic study in the cat, *Brain Res.*, 359:311-319, 1985.
 52. Capra, N.F., Anderson, K.V. and Atkinson, R.C. Jr.: Localization and morphometric analysis of masticatory muscle afferent neurons in the nucleus of the mesencephalic root of the trigeminal nerve in the cat., *Acta Anat.(Basel)*, 122:115-125, 1985.
 53. Martin, J.W. and Panneton, W.M. : Organization of sensory neurons to the muscles of mastication in the cat, *Neurosci. Lett.*, 70:336-341, 1986.
 54. Capra, N.F. and Wax, T.M.: Distribution and central projections of primary afferent neurons that innervate the masseter muscle and mandibular periodontium:a double-label study, *J. Comp. Neurol.*, 279:341-352, 1989.
 55. Conradi, S.: Ultrastructure of dorsal root boutons on lumbosacral motoneurons of the adult cat, *Acta Physiol. Scand (Suppl)*, 332:49-64, 1969.
 56. Ralston, H. J., III, Light, A. R., and Perl, E. R. : Electron microscopic observations on the spinal termination of physiologically identified dorsal root axons, *Neurosci. Abstr.*, 4:570, 1978.
 57. Maxwell, D. J., Bannatyne, B. A., Fyffe, R. E. W., and Brown, A.G. : Ultrastructure of hair follicle afferent fibre terminations in the spinal cord of the cat, *J. Neurocytol.*, 11:571-582, 1982.
 58. Rethelyi, M., Light, A. R., and Perl, E. R.: Synaptic complexes formed by functionally defined primary afferent units with fine myelinated fibers, *J. Comp. Neurol.*, 207:381-393, 1982.
 59. Semba, K., Masarachia, P., Malamed, S., Jacquin, M., Harris, S., Yang, G., and Egger, M. D. : An electron microscopic study of primary afferent terminals from slowly adapting Type I receptors in the cat, *J.Comp.Neurol.*, 221:466-581, 1983.
 60. Maxwell, D. J., Fyffe, R. E. W., and Rethelyi, M.: Morphological properties of physiologically characterized lamina III neurones in the cat spinal cord, *Neuroscience*, 10:1-22, 1983.
 61. Maxwell, D. J., Bannatyne, B. A., Fyffe, R. E. W., and Brown, A. G. :

- Fine structure of primary afferent axon terminals projecting from rapidly adapting mechanoreceptors of the toe and foot pads of the cat, *Q. J. Exp. Physiol.*, 69:381-392, 1984.
62. Ralston, H. J. III., Light, A. R., Ralston, D. D., and Perl, E. R. : Morphology and synaptic relationships of physiologically identified low-threshold dorsal root axons stained with intra-axonal horseradish peroxidase in the cat and monkey, *J. Neurophysiol.*, 51: 777-792, 1984.
63. Semba, K., Masarachia, P., Malamed, S., Jacquin, M., Harris, S., Yang, G., and Egger, M. D. : An electron microscopic study of terminals of rapidly adapting mechanoreceptive afferent fibers in the cat spinal cord, *J. Comp. Neurol.*, 232:229-240, 1985.
64. Hamos, J.E., Van Horn, S., Raczkowski, d. and Sherman, S.M.:Synaptic circuits involving an individual retinogemulate axon in the cat, *J. Comp. Neurol.*, 259 : 165-192, 1987.
65. Harris, K.M. and Stevens, J.K.: Dendritic spines of rat cerebellar purkinje cells:serial electron microscopy with reference to their biophysical characteristics, *J. Neurosci.*, 8:4455-4469, 1988.
66. Harris, K.M. and Stevens, J.K. : Dendritic spines of CA1 pyramidal cells in the rat hippocampus : serial electron microscopy with reference to their biophysical characteristics, *J. Neurosci.*, 9:2982-2997, 1989.
67. Peters A. and Harriman, K.M. : Different kinds of axon terminals forming symmetric synapses with the cell bodies and initial axon segments of layer II/III pyramidal cells. I. Morphometric analysis, *J.Neurocytol.*, 19:154-174, 1990.
68. Yeow, M.B.L. and Peterson, E.H. : Active zone organization and vesicle content scale with bouton size at a vertebrate central synapse, *J. Comp. Neurol.*, 307:47-486, 1991.

Legends for Figures

Fig. 4. The labelled type Ia bouton containing clear, spherical synaptic vesicles makes synaptic contact with proximal dendrite(pd). Note the large dense cored visicle(arrow). Synaptic contacts are shown between arrowheads. Scale bar : 500nm.

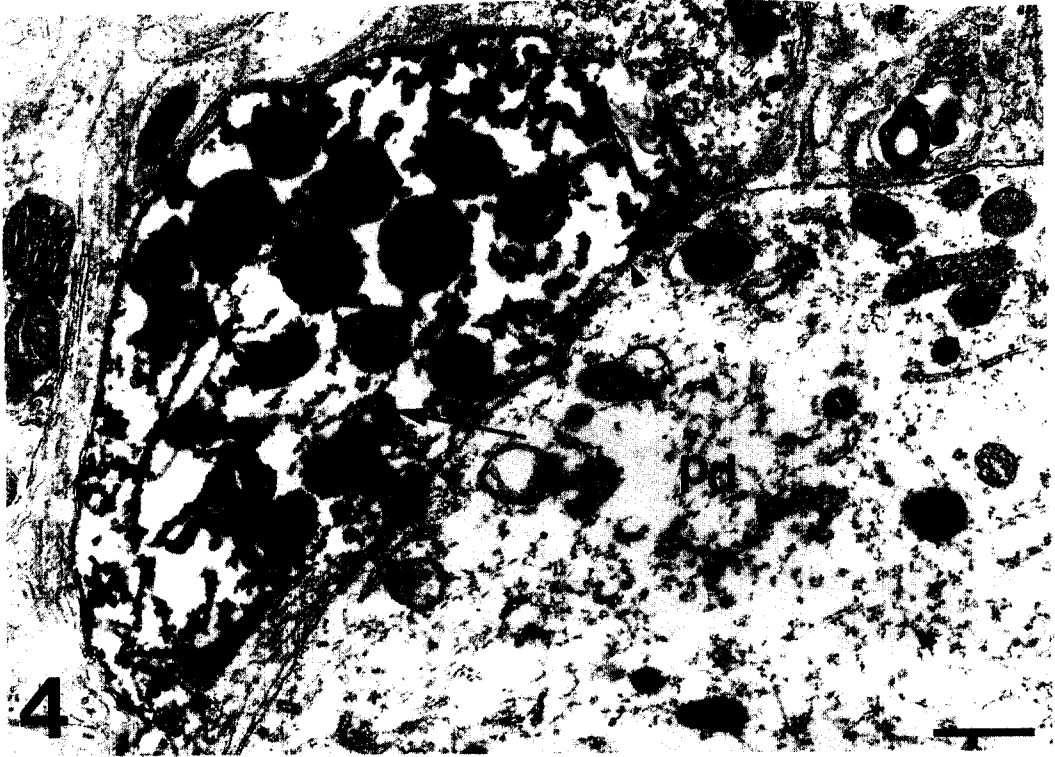
Fig. 5. The labelled type Ia bouton makes synaptic contact with dendritic spine(ds). Note that labelled collateral gives rise to the bouton immediately after shedding off the myelin sheath. Scale bar : 500nm.

Fig. 6. The labelled type II bouton synapses with dendrite(d). Arrow indicates direction of synaptic transmission. Note the large postsynaptic density. Scale bar : 500nm.

Fig. 7. The labelled type II bouton makes synaptic contact with both the soma and its spine(s). Arrow indicates direction of synaptic transmission. Scale bar : 500nm.

Fig. 8. The labelled bouton synapses with 2 dendrites, one, dendritic spine(d1s) and the other, dendritic shaft(d2). Dendritic spine(d1s) in 8a is originated from the dendritic shaft(d1) at the upper left of 8b. Arrows indicate direction of synaptic transmission. The section "b" is approximately 400nm apart from the section "a". Scale bar : 500nm.

논문 사진부도 (I)



논문 사진부도 (II)



논문 사진부도 (III)

