

악운동에 관여하는 신경회로 구성 NEURON군의 형태 및 기능

일본 오사카대학 치학부 구강해부학 제2교실 교수
重永 凱男

경희대학교 치과대학 보철학교실
번역: 이 성 복·최 대 균·최 부 병

저작은 건강한 생활을 영위하는 것 이상으로 결정적으로 중요한 기능의 하나이다. 그 때문에 많은 연구자에 의해 저작운동의 신경기구에 관한 연구가 다각적인 것으로부터 종합적인 것으로까지 시도되어, 수많은 우수한 성과가 보고되어 왔다¹⁾. 그럼에도 불구하고, 저작운동은 척수운동계와는 다른 훨씬 복잡한 요소를 포함하고 있기 때문에 해결되지 않은 많은 과제를 안고 있는 것이 현재 상태이다. 이 글에서는 우리들이 지금까지 HRP의 세포내 및 축삭내 표식법을 이용하여 행하여 왔던 연구를 중심으로 하여, 악구강 감각수용기에서의 구심성 정보를 삼차신경 운동뉴런의 원심성 정보로 변환하는 신경기구에 대해 설명하고자 한다.

1. 폐구근 및 개구근 운동뉴런의 형태

삼차신경 운동핵(Trigeminal motor nucleus, Vmo)은 뇌교의 높이에 위치하고, 폐구근에 속한 측두근, 교근, 익돌근을 지배하는 운동뉴런이 분포하는 배외측부(dorsolateral subdivision, Vmo.vl)와 개구근에 속하는 익이복근, 악설골근을 지배하는 운동뉴런이 분포하는 복내측부(ventromedial subdivision, Vmo.vm)로 나뉘어져 있다²⁾. 근방추는 폐구근군에는 존재하지만, 개구근군에는 결여되어 있기 때문에 운동뉴런의 신경체어기구는 삼차신경계와 척수신경

계와는 다음의 2가지 점에서 다르다³⁾. 즉, 1) 폐구근 운동뉴런은 α -, β -, γ -운동뉴런에서부터 되지만, 개구근운동뉴런은 α -운동뉴런의 끝에서 형성된다. 2) 길항근으로부터의 group Ia 섬유에 의해 유발되는 상반성억제(reciprocal inhibition)의 기구를 결여하고 있다.

다음으로 HRP의 세포내 주입법을 이용하여 재구축된 삼차신경 운동 뉴런의 기능학적 특성에 대해 설명한다³⁾(그림1). 폐구근 α -운동뉴런은 핵내에 있어서 세포체의 위치에 의해 수상돌기의 형태가 다르다. 즉, 세포체가 핵의 중앙부 부근에 분포하고 있는 경우에는 그 수상돌기의 퍼짐 정도는 세포체를 중심으로 하여 방사상으로 분포하고 삼차원적으로는 구형을 보인다(그림 1A). 한편, 세포체가 핵의 변연 부근에 위치하는 것에 대해서는 난원형 또는 반구형태의 수상돌기 형태를 보인다(그림 1B). γ -운동뉴런의 수상돌기는 α -운동뉴런에 비해, 보다 간단한 분지 양식을 보인다(그림 1C). 또, 세포체 또는 수상돌기로부터 발생한 극(spine)은 γ -운동뉴런에는 많이 보이지만, α -운동뉴런에는 적다. 일반적으로 α -와 γ -운동뉴런은, 후지근 운동뉴런에 대해서는 축삭의 전도속도의 차이(55m/sec이 경계)에 의해 구별하는 것이 가능한데, 삼차신경에 대해서는 이 기준(55m/sec)을 적용시키는 것은 불가능하다. 왜냐하면 삼차신경 α -운동뉴런의 약 30%는 전도속도가 55m/sec 이하이다. β -운동뉴런은 α -운동뉴런과 같은 수상돌기 형태를 이루고 있다고 생각된다.

* 이 논문은 1999년 11월 12일 [일본 학술회의] 제 7부 <교합학연구 연락위원회 심포지엄>에서 발췌한 "생명과학에 의한 교합 악구강의 움직임과 뇌-신경계"에 관한 주제 발표 중 하나이다.

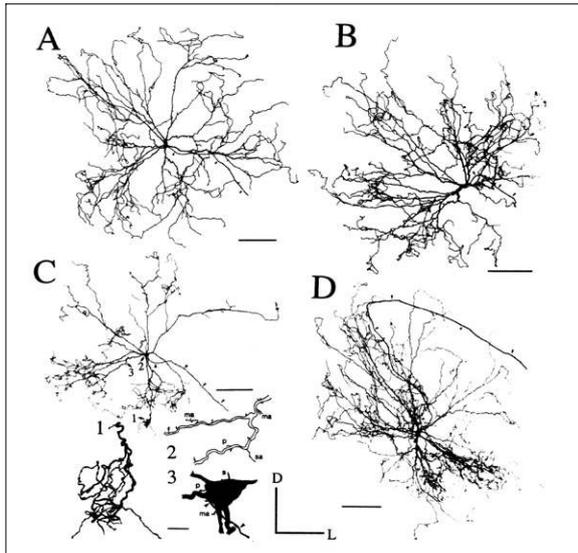


그림 1. HRP의 세포내 염색법에 의해 표식된 교근 운동뉴런 (A-C)과 악이복근 운동뉴런(D)의 재구축상. A, B, D는 α -운동뉴런, C는 γ -운동뉴런을 나타낸다. 1은 원위수상돌기(遠位樹狀突起)의 확대. 2는 수상돌기로부터 생긴 극(spine)의 확대. sa, single-lobed appendage ; ma, multi-lobed appendage ; p, pedunculated spine. 3은 세포내와 축삭의 확대 그림. s, sessile spine. 1, 2, 3의 확대 그림에 있어서의 눈금은 20 μ m를 나타낸다. D는 배측 방향을, L은 외측방향을 나타낸다. (Shigenaga et al., 1988에서 인용)

한편, 개구근 α -운동뉴런의 수상돌기의 퍼짐 정도에는 뉴런 사이에서 차이는 없고, 배내측에서부터 복외측 방향에 장축을 갖는 난원형을 보인다(그림 1D). 축삭은 Vmo.dl 내를 통과하는 것을 피하기 위해 Vmo의 최배측부까지 상행한 후에 운동근에 가세한다(그림 1D). 또, 폐구근과 개구근의 수상돌기가 서로 혼합되는 것은 없다.

2. 근방추 구심섬유의 기능과 형태

1) 근방추 섬유의 분류

일반적으로 후지근 근방추에 분포하는 구심섬유(muscle spindle afferent fibers)는 그 축삭의 전도 속도 및 근신장 억제에 대한 반응 양식으로부터 제 1차종말(group Ia fibers)과 제 2차 종말(group II fibers)

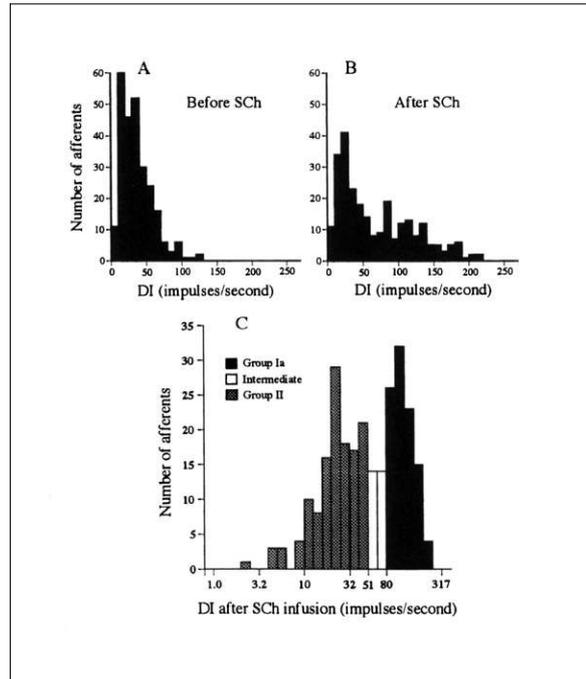


그림 2. Succinylcholine 투여전(A), 투여후(B, C)의 ramp-and-hold 신장 자극에 대한 동적지수(DI)의 도수분포. 단, C의 가로축은 대수준급.

로 분류된다. 그러나 삼차신경근 근방추 구심섬유(jaw muscle spindle afferent fibers)에 대해서는 전도 속도 및 신장 응답으로부터 두 군으로 구별하는 것이 어렵다. 그러나 succinylcholine(SCh)이 근방추 추내근 섬유 중, 1형핵대섬유(intrafusal nuclear bag fiber)에는 강축의 효과를 나타내나, 핵쇄추내근섬유(intrafusal nuclear chain fiber)에는 그 효과를 나타내지 않는 것으로부터 SCh의 정주는 group Ia 섬유의 근신장 응답을 증강하는 것이 알려져 있다. 거기서 우리는 폐구근에 ramp-and-hold 신장 자극을 부여하여 SCh 투여전과 투여후에서의 신장 응답의 변화를 이용하여 group Ia 섬유와 group II 섬유의 구별을 시험했다^{6,7)}. 이 경우 신장 전의 방전 빈도(initial frequency, IF), ramp-and-hold 신장시의 최고 빈도(peak frequency, PF), 그 신장으로부터 0.5초후의 정적 지수(static index, SI)를 측정하고 동적지수(dynamic index, DI)를 구했다($DI=PF-SI-IF$). 그림 2에서와 같이 DI치의 분포는 SCh투여에 의해 하나의 봉우리에서(그림 2A) 두 개의 봉우리로 변화했다(그림 2B, C). 즉, 삼차신경 근방추 구심섬유는 DI치가 80 impulse/sec 이하를 나타내는 group Ia 섬유와 10

impulse/sec이하를 나타내는 group II 섬유로 크게 나뉜다. 또, DI 치가 51~79 impulse/sec의 것은 양자의 중간형에 속한다.

2) 삼차신경 근방추 구심섬유의 중추내 투여

폐구근 근방추에 분포하는 구심섬유는 뇌내(삼차신경 중뇌로핵, trigeminal mesencephalic nucleus, Vmes)에 위치하기 때문에 다른 척수 신경계에 속하는 근방추 구심섬유와는 여러 가지 점에서 다르다. 먼저, 삼차신경 근방추 구심섬유의 일반적 형태에 대해서 말한다^{7,8)}. Vmes에 위치하는 세포체(복수의 수상돌기를 가지는 것이 있다)로부터 한 가닥의 간축삭이 생겨(연합섬유, united fiber, U), 그것은 Vmo의 배측부에서 운동근(motor root, 5N)에 가세하여 뇌를 떠나는 말초신경(peripheral fiber, P)과 삼차신경 감각핵에 접하는 외측망상체(lateral reticular formation, Rf)를 하행하여 제 3경추 부근에 종지하는 중추 또는 하행섬유(central fiber, C)로 분지한다. 연합섬유(U)로부터는 삼차신경상핵(supratrigeminal nucleus, Vsup), region h(Vmo를 조개상으로 에워싸는 부위), Vmd.dl, 주감각핵(main sensory nucleus, Vp)과 교망상체(pontin reticular formation, pRf)에 종지하는 측부지(collaterals)를 낸다. 말초돌기(P)로부터는 region h의 외측부(Vp와 Vmo에 싸여있는 부위로 삼차신경간역, intertrigeminal region, Vint라고도 말한다), Vmo.dl에 종지하는 측부지를 낸다. 말초섬유로부터는 Vom.dl, Vint, 삼차신경문측핵(trigeminal nucleus oralis, Vo), 상타액핵, 안면신경핵(facial motor nucleus)과 설하신경핵(hypoglossal nucleus) 부근의 Rf 및 상경부 척수후각의 제 6층에 종지하는 측부지를 낸다. 즉, 삼차신경근방추 구심섬유는 악반사, 근감각 이외에 타액의 분비 및 혀, 안면과 경근의 목근의 운동의 조절에 관여한다⁵⁾. 다음으로 group I a 섬유와 group II 섬유의 중추투사에 대한 상이점에 대해 말한다(그림 3-5)^{6,7)}. 양자는 Vmo.dl, Vsup과 region h(Rh)에 투사하지만, 각각의 핵에 있어서의 투사량과 Vmo.dl내에 있어서의 투사양식에 관해서, group I a 섬유와 group II 섬유와의 사이에 차이가 보인다. 투사량은 시냅스 결합을 하는 축삭류의 수를 계측하여 나타냈다. 즉, Vmo.dl에 있어서의 투사량은 Vsup와의 그것과는

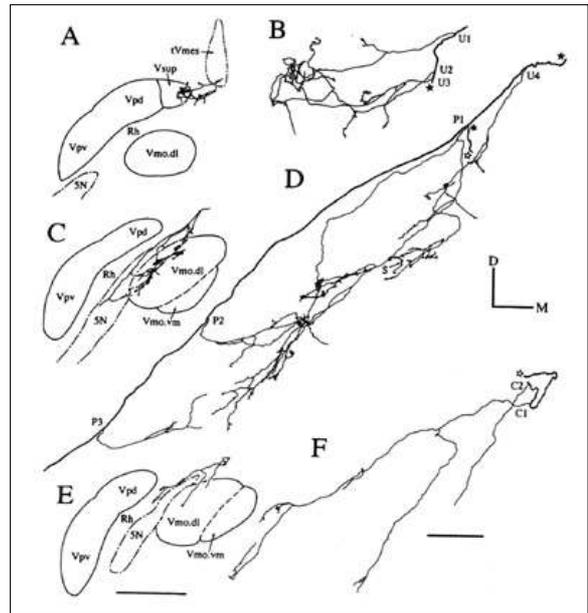


그림 3. 측두근 근방추에 분포하는 group I a 근방추섬유의 재구축상.

B, D, F는 각각 A, C, E의 섬유를 강화대하여 그린 것이다. U 1-4는 연합섬유로부터 생긴 측부지를 나타낸다. U 1-3은 삼차신경상핵에 종지하고, U 4는 삼차신경운동핵의 배외측부에 종지한다. P 1-3은 말초 섬유로부터 생긴 측부지를 나타내고, Vmo.dl에 종지한다. C 1, 2는 중추섬유 또는 하행섬유로부터 생긴 측부지를 나타내고, Vmo.dl에 종지한다. S는 측두근운동 뉴런의 수상돌기와 시냅스 결합을 하는 부위를 나타낸다. E에 표시한 눈금은 1mm를 나타내고, A와 C에도 적용된다. F에 표시한 눈금은 300µm로 B와 D에도 적용된다. D는 배측방향을, M은 내측방향을 나타낸다.

tVmes, 삼차신경중뇌로 ; Vpd, 주감각핵 배측아핵 ; Vpv, 주감각핵 복측아핵 ; Rh, region h ; 5N, 삼차신경운동근(근)

반대로 group I a 섬유의 쪽이 group II 섬유보다 크다. 한편, Vmo.dl내에 있어서의 투사량은 group II 섬유가 그 변연부에 많이 중심적으로 향함과 더불어 감소하는 것에 비해, group I a 섬유는 그 반대의 관계를 보인다.

3. 운동 뉴런과 근방추 구심 섬유간에 형성된 시냅스 결합

하악신장반사는 근방추 구심섬유와 폐구근운동

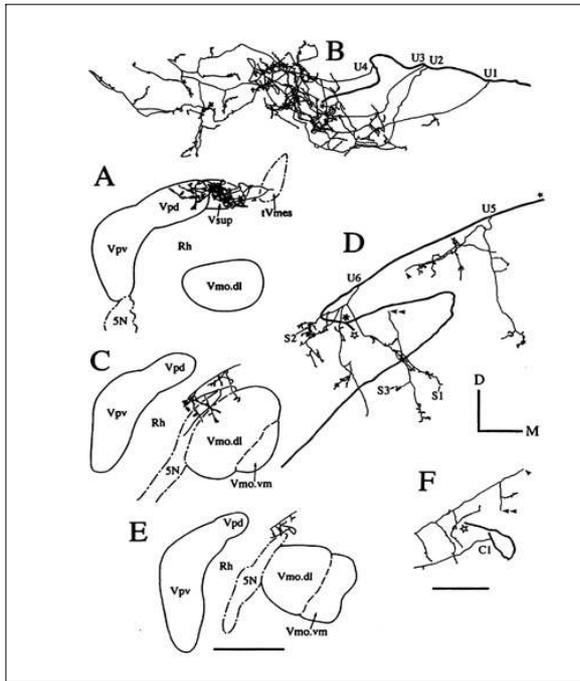


그림 4. 측두근에 분포하는 group II 근방추섬유의 재구축상. 연합섬유로부터 생긴 측부지(U 1-4)는 Vsup과 Vpd에 또 U5와 U6는 Vmo.dl과 Rh에 종지한다. 약어의 설명은 그림 3을 참조

뉴런과의 사이에서 형성되는 단일 시냅스성 반사이다. 그러나, 양자에서 형성된 시냅스의 분포양식이 group I a섬유와 group II섬유에서 어떠한 차이가 있는지에 대해서는 불확실했으나, 우리들의 연구에 의해 보다 명백해졌기에 다음에서 그 결과를 말한다.

1) 전자현미경학적 관찰⁷⁾

시냅스의 미세구조에 대해서는 group I a섬유와 group II섬유간에 차이가 보이지 않는다. 즉, 운동 뉴런의 세포 또는 그 수상돌기와 시냅스를 이루는 축삭류는 많은 심지없는 원형의 시냅스 소포(clear, spherical synaptic vesicles)와 미토콘드리아를 함유하고 시냅스후막(postsynaptic membrane)과 비대칭형 시냅스(asymmetric synapse)를 형성한다(그림 6). 게다가 이들 축삭류의 약 반수는 원형, 난원형, 편평한 시냅스 소포(pleomorphic vesicles)를 함유하는 미표식신경종말과 대칭형 시냅스(symmetric synapse)를

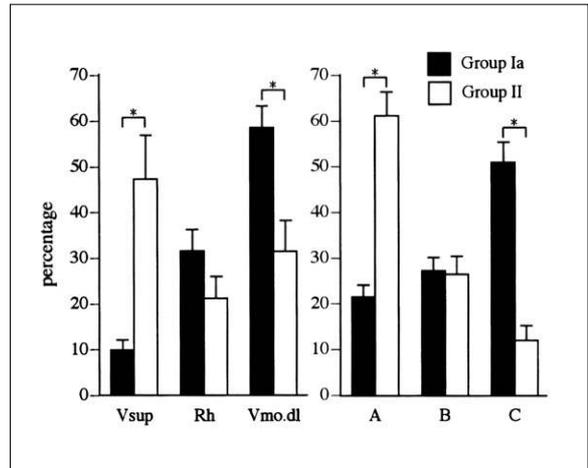


그림 5. 삼차신경상핵, region h와 Vmo.dl (왼쪽 그림) 및 Vmo.dl내(오른쪽 그림)에 있어서의 group I a와 group II섬유의 표식종말의 분포빈도. 영역 A는 Vmo.dl의 바깥에서부터 내측방향으로 동심원상으로 100µm의 폭으로 싸여있는 부위를 나타낸다. 영역 B는 Vmo.dl의 중심부 C와 영역 A로 싸여있는 100µm의 폭을 가진 영역을 나타낸다. 별표 표시는 0.05% 이하의 위험율로 유의차가 있는 것을 나타낸다. 분석에 사용한 group I a섬유와 group II섬유의 개수는 각각 16개(측두근 근방추섬유 6개와 교근근방추섬유 10개) 및 13개(측두근 근방추섬유 6개와 교근 근방추 섬유 7개)이다.

이룬다. 이 시냅스는 시냅스전억제(presynaptic inhibition)로서 일한다. group I a섬유와 group II섬유의 주된 차이는, 전자가 가까운 위치의 수상돌기와 시냅스 결합을 하는 빈도가 높다는 것에 비해, 후자는 반대로 먼 위치의 수상돌기와 시냅스 결합을 하는 빈도가 높다는 것이다. 둘 다 모두 운동 뉴런의 세포체와 시냅스 결합을 하는 빈도는 낮고, 시냅스 총수의 약 5%에 불과하다. 이 사실은 운동 뉴런의 표면적의 96%이상이 수상돌기로 차지되어 있다는 것으로 봐도 타당한 결과이다.

2) 광학현미경학적 관찰⁶⁾

다음으로 한 가닥의 근방추 구심섬유가 1개의 폐구근운동 뉴런과 몇 개의 시냅스 결합을 하는지, 또 그 개수 및 분포양식이 group I a섬유와 group II섬유간에 어떻게 다른지를 검색한 결과에 대해 말한다(그림 7, 8).

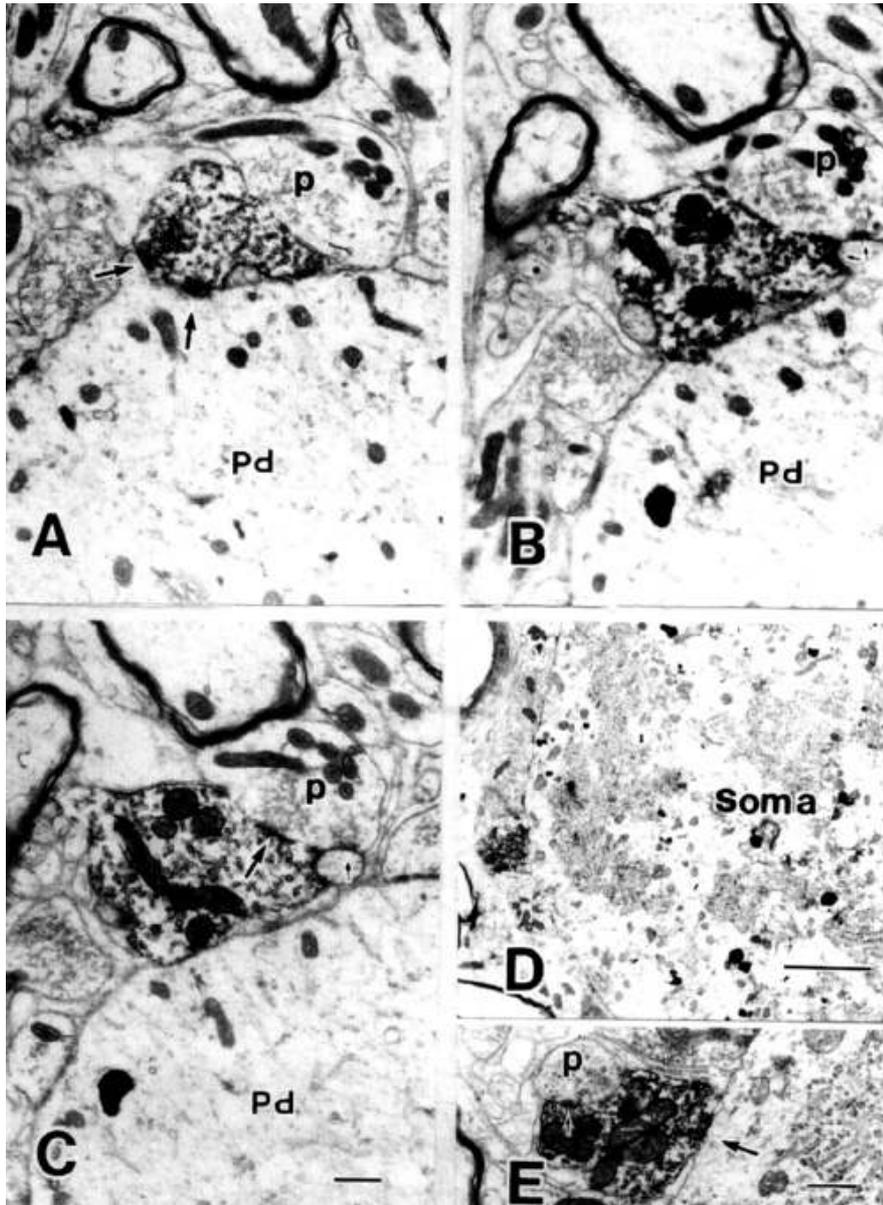


그림 6. HRP에 표식된 group Ia섬유종말과 폐구근운동 뉴런과의 시냅스 결합.

A, B, C는 축삭-수상돌기 결합과 축삭-축삭 결합을 나타낸다. 시냅스를 이루는 부위는 실선으로 표시되어 있다. D는 축삭-세포체 결합을 나타내고, E는 그 강화대이다. 시냅스를 이루는 부위는 실선으로 표시되어 있다. C에 표시되어 있는 눈금은 500nm로서 A, B에도 해당된다. D의 눈금은 1 μ m를 나타낸다. E의 눈금은 500nm를 나타낸다.

한 가닥의 group Ia 섬유는 1개의 운동 뉴런과 1~6개의 시냅스 결합을 하고, 그 평균은 3개이다. 그들 시냅스는 세포체로부터의 거리가 98~432 μ m(평균 282 \pm 39 μ m)의 범위의 수상돌기에 분포한다. 한편, group II 섬유에 대해서는 예가 적어서 결론을 내지는 못했지만, 6가닥 중에 2가닥이 1개와

3개의 시냅스 결합을 하고, 그것들은 세포체로부터 68 μ m에서 720 μ m의 사이(평균 419 \pm 134 μ m)에 분포하는 수상돌기상에 위치한다. 위의 결과로부터 group Ia 섬유는 group II 섬유보다도 폐구근운동 뉴런과 시냅스 결합을 하는 빈도가 높고, 또 보다 더 가까운 위치의 수상돌기에 시냅스를 이루는 경향이

있다고 말할 수 있다. 후지굴근에 분포하는 근방추 구심섬유는 1가닥에 평균 9.6개의 시냅스 결합을 하는 것으로 보고되어 있다. 이 수치는 삼차신경 근방추 섬유의 약 5배에 달한다.

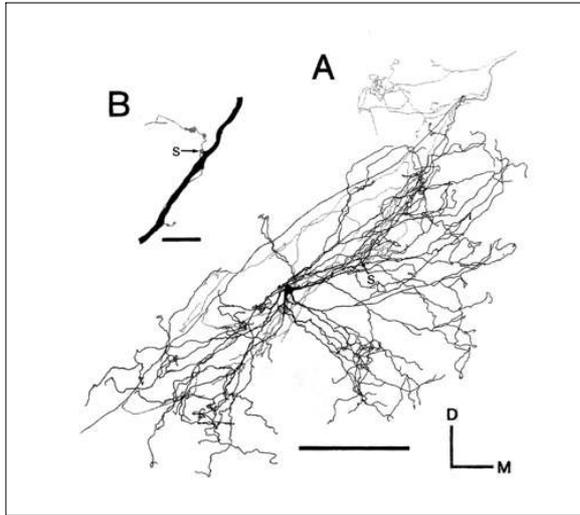


그림 7. 측두근운동 뉴런(파란색)과 근방추 group Ia섬유(빨간색)과의 시냅스 결합
A는 측두근 운동 뉴런의 재구축 그림과 근방추 섬유의 재구축 그림을 겹친 것이다. S는 양자간에서의 시냅스 결합 부위를 나타낸다. 눈금은 500 μ m이다. D, 배측 ; M, 내측. B는 A에서 표시되어 있는 시냅스 결합 부위의 확대 그림이다. 눈금은 20 μ m.

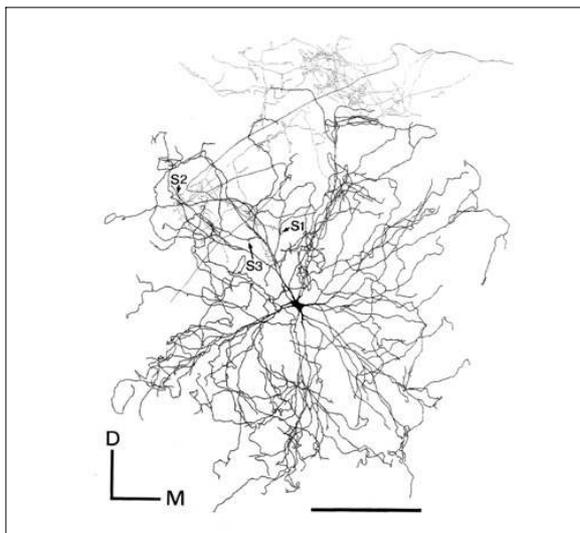


그림 8. 측두근 운동 뉴런(파란색)과 근방추 group II섬유(빨간색)과의 시냅스 결합.
S 1-3은 시냅스 결합 부위를 나타낸다. 눈금은 500 μ m. D, 배측 ; M, 내측.

4. 삼차신경 운동핵 (Vmo)에 투사하는 개재뉴런의 기능과 형태

삼차신경 운동핵(Vmo)에 직접 투사하는 뉴런(운동전 뉴런, premotorneurons)은 삼차신경상핵, region h, 삼차신경감각핵 및 그것과 접하는 외측망상체(lateral reticular formation, Rf)에 분포한다¹⁰⁾. 이 논문에서는 삼차신경감각핵 중 주감각핵과 문측핵에 분포하는 뉴런에 대해 말한다.

1) 주감각핵뉴런¹¹⁾

고양이의 주감각핵(main sensory nucleus, or principal nucleus, Vp)은 배측아핵(subnucleus dorsalis, Vpd)과 복측아핵(subnucleus ventralis, Vpv)으로 나뉘어 있다. Vpd는 주로 구강내 조직에 분포하는 삼차신경절 유래의 1차 구심섬유가 종말하지만, Vpv

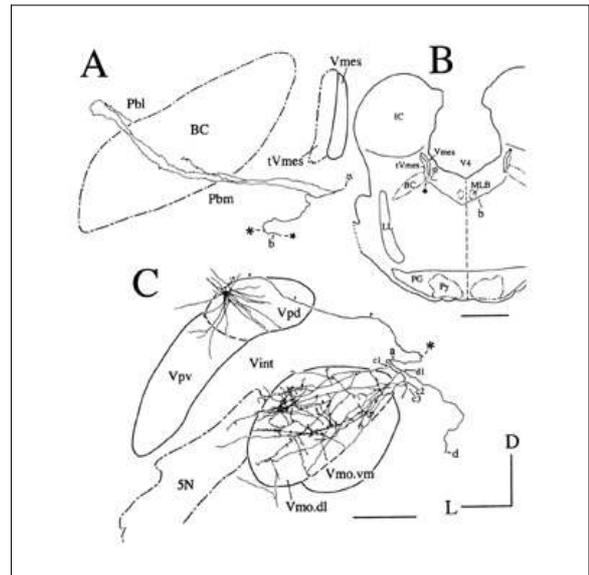


그림 9. 주감각핵배측아핵(Vpd)뉴런과 그 축삭의 분포.
A는 축삭의 측부지 b의 결합완방핵(Pb)로의 투사를 나타낸다. Bsms 간축삭이 삼차신경배측로를 통과하는 것을 나타낸다. C는 Vpd뉴런의 재구축상 그림과 그 축삭의 삼차신경운동핵 배외측부(Vmo.vd)로의 투사를 나타낸다. 간축삭으로부터의 측부지 C 1-3과 d1은 Vmo.vd에 종지한다. 실선은 간축삭을 나타낸다. 신경섬유의 접속은 눈표시 또는 별표시로 나타낸다. Vint, 삼차신경간역(region h의 외측부에 해당함). B의 눈금은 3mm를 나타낸다. C의 눈금은 0.5mm로 A에도 해당한다.

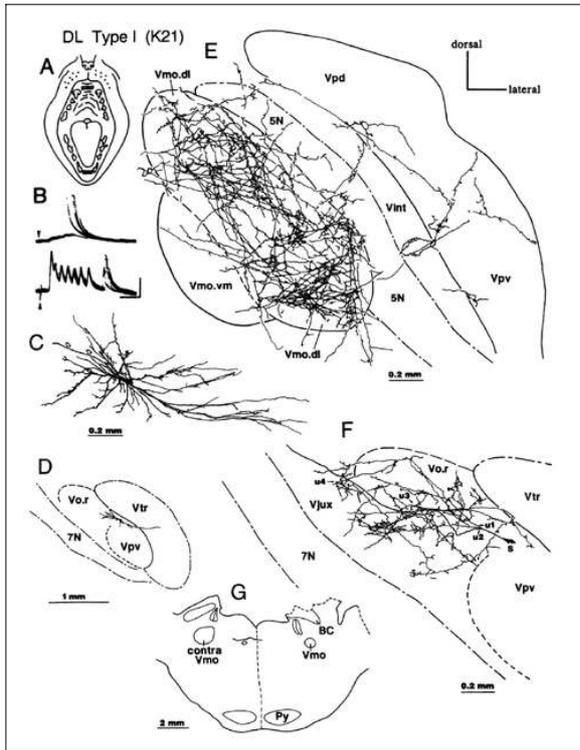


그림 10. 삼차신경운동핵배외측부(Vmo.dl)에 투사하는 분측핵(Vo.r)뉴런.

A는 수용야(•표시)를 나타낸다. B는 하치조신경 전기자극에 의해 유발된 전위를 나타낸다. C는 뉴런의 재구축 그림을 나타낸다. D는 뉴런의 Vo.r내에 있어서의 위치를 나타낸다. E는 Vmo.dl, Vint와 Vp에 있어서의 섬유의 종지양태를 나타낸다. F는 Vo.r에 있어서의 종지양태를 나타낸다. u 1-4는 간축삭으로부터 나오는 측부지를 나타낸다. S는 세포체를 나타낸다. Vtr, 삼차신경척수로; 7N, 안면신경. G는 간축삭이 정중선을 횡단하여 반대측의 Vmo를 향하고 있는 것을 나타낸다.

는 구강내와 안면 피부에 분포하는 1차 구심섬유(primary afferent fibers)로부터의 입력을 받는다¹³⁻¹⁵. 대부분의 Vpd뉴런은 동측의 시상 후내측복측핵(nucleus ventralis posteromedialis, VPM)에 투사하는 축삭을 가진다. 이것에 비해 Vpv뉴런의 대부분은 반대측의 VPM에 투사하는 축삭을 낸다¹⁶. 또, 일부의 Vp뉴런은 하위뇌간의 삼차신경에 관계하는 영역에 분포하는 국소회로뉴런(local-circuit neuron)이다. 그러나 Vp뉴런을 HRP의 세포내 주입법에 의해 표식하고, 그 축삭의 분포 영역을 검색한 결과, Vp뉴런은 3종류로 분류할 수 있는 것으로 판명되었

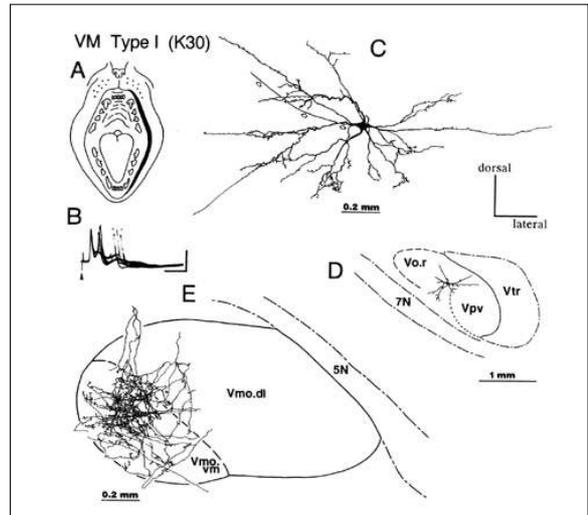


그림 11. 삼차신경 운동핵복내측부(Vmo.vm)에 투사하는

Vo.r뉴런.

A는 말초수용야(검은색으로 칠해져 있다.)를 나타낸다. B는 하치조 신경 전기자극에 의해 유발된 전위를 나타낸다. C는 뉴런의 재구축 그림을 나타낸다. E는 Vmo.vm에 있어서의 축삭의 종지양태를 나타낸다.

다. 즉, (1)삼차신경상로뉴런, (2)국소회로뉴런과 (3)간축삭은 시상로를 형성하지만, 그 측부지가 국소회로를 이루는 3종류인 것이다. (2)와(3)의 뉴런을 premotoneuron이라고 부를 수 있다. 국소회로를 이루는 측부지는 주로 삼차신경운동핵의 배외측부(Vmo.dl, 폐구근을 지배하는 운동뉴런의 집합)에 종지하지만, 개구근을 지배하는 운동 뉴런이 분포하는 복내측부(Vmo.vm)에 종지하는 가지를 내는 것은 정말로 희귀하다(그림 9). Vp의 premotoneuron의 대부분은 치근막의 가벼운 기계자극에 대해 빠른 순응성으로 응답한다. (3)유형의 premotoneuron은 폐구근운동뉴런에 비해 흥분성으로 일하고, 의식하여 교합력을 조절하는 능력을 가진 것으로 생각된다. (2)유형의 뉴런이 폐구근운동 뉴런에 비해 흥분 또는 억제적으로 일하는지 어떤지에 대해서는 불확실하지만, 악운동의 반사적 조절에 관여한다.

2) 문측핵뉴런¹²⁾

문측핵(Vo)은 세포구축학적으로 분측배내측부(restro-dorsomedial part, Vo.r)와 그의 꼬리 부분에

위치하는 미측배내측부(caudo-dorsomedial part, Vo.dm)와 그의 복측에 위치하는 복외측부(Vo.c)로 분류된다. Vo 에 분포하는 premotoneuron은 Vo.r과 Vo.dm에 존재하고, 그것들은 모두 국소회로뉴런이다. 또, 그 대부분은 치근막, 치은과 구순의 가벼운 기계자극에 대해 속순응적으로 응답하지만, 수용야는 Vp의 premotoneuron보다도 넓다. Vo.r과 Vo.dm의 premotoneuron은 Vmo.dl과 Vmo.vm에 투사하는 2종류로 분류된다(그림 10,11). 둘 다 모두 Vp의 뉴런과는 다르고, Vmo 이외의 하위뇌간의 넓은 영역(예를 들면, Vo.r, Vo.dm, Vp, Vint, Rf)에 투사하는 측부지를 낸다. 이것들의 premotoneuron이 삼차신경 운동 뉴런에 대해 흥분성 또는 억제성 둘 중 어느 것으로 일하는지에 대해서는 현재까지 전혀 불확실하다.

문 헌

1. 中村嘉男 : 咀嚼の生理學, 醫菌藥出版, 東京, 1998.
2. 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.
3. Shigenaga Y, Yoshida A, Tsuru K, Mitsuhiro Y, Otani K, Cao C : Physiological and morphological characteristics of cat masticatory motoneurons-intracellular injection of HRP. *Brain Res.*, 461, 238-256, 1988.
4. Yabuta NH, Yasuda K, Nagase Y, Yoshida A, Fukunishi Y, Shigenaga Y : Light microscopic observation of the contacts made between two spindle types and α -motoneurons in the cat trigeminal motor nucleus. *J. Comp. Neurol.* 374, 436-450, 1996.
5. Shigenaga Y, Sera M, Nishimori T, Suemune S, Nishimura M, Yoshida A, Tsuru K : The central projection of masticatory afferent fibers to the trigeminal sensory nuclear complex and upper cervical spinal cord. *J. Comp. Neurol.* 268, 489-507, 1988.
6. Yoshida A, Mukai N, Moritani M, Nagase Y, Hirose Y, Honma S, Hukami H, Takami K, Matsuya T, Shigenaga Y : Physiologic and morphologic properties of motoneurons and spindle afferents innervating the temporal muscle in the cat. *J. Comp. Neurol.* 406, 29-50, 1999.
7. Kishimoto H, Bae YC, Yoshida A, Moritani M, Takemura M, Nakagawa S, Nagase Y, Wada T, Sessle BJ, Shigenaga Y : Central distribution of synaptic contacts of primary and secondary jaw muscle spindle afferents in the trigeminal motor nucleus of the cat. *J. Comp. Neurol.* 391, 50-63, 1998.
8. Shigenaga Y, Mitsuhiro Y, Yoshida A, Cao CQ, Tsuru H : Morphology of spindle mesencephalic trigeminal neurons innervating masseter muscle of the cat. *Brain Res.* 445, 392-399, 1988.
9. Shigenaga Y, Mitsuhiro Y, Shirana Y, 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.
10. Mizuno N, Yasui Y, Nomura S, Itoh K, Konishi A, Takada N, Kudo M : A light and electron microscopic study of premotor neurons for the trigeminal motor nucleus. *J. Comp. Neurol.* 215, 290-298, 1983.
11. Yoshida A, Hiraga T, Moritani M, Chen K, Takatsuki Y, Hirose Y, Bae YC, Shigenaga Y : Morphological characteristics of physiologically defined neurons in the cat trigeminal nucleus principalis. *J. Comp. Neurol.* 401, 308-328, 1998.
12. Yoshida A, Yasuda K, Dostrovsky JO, Bae YC, Shigenaga Y, Sessle BJ : Two major types of premotoneurons in the feline trigeminal nucleus oralis neurons as demonstrated by intracellular staining with HRP. *J. Comp. Neurol.* 347, 495-514, 1994.
13. Shigenaga Y, Okamoto T, Nishimori T, Suemune S, Nasution ID, Chen IC, Tsuru K, Yoshida A, Tabuchi K, Hosoi M, Tsuru H : Oral and facial representation in the trigeminal principalis and rostral spinal nuclei. *J. Comp. Neurol.* 244, 1-18, 1986.
14. Shigenaga Y, Nishimura M, Suemune S, Nishimori T, Doe K, Tsuru H : Somatotopic organization of tooth pulp primary afferent neurons in the cat. *Brain Res.* 477, 66-89, 1989.
15. Tsuru K, Otani K, Kajiyama K, Suemune S, 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.
16. Shigenaga Y, Nakatani Z, Nishimori T, Suemune S, Kuroda R, Matano S : The cells of origin of cat trigeminothalamic projections : Especially in the caudal medulla. *Brain Res.* 277, 201-222, 1983.