

〔総説〕 松本歯学 31 : 1~9, 2005

key words : 咀嚼 — 高次中枢 — 顎運動

大脳皮質および大脳基底核の咀嚼運動制御における機能的意義

増田 裕次

松本歯科大学 総合歯科医学研究所 顎口腔機能制御学部門

Functional significance of cerebral cortex and basal ganglia in the control of
masticatory movement

YUJI MASUDA

Division of Oral and Maxillofacial Biology, Institute for Oral Science, Matsumoto Dental University

Summary

It has been known that masticatory movement, especially during chewing, is controlled by the brain stem. However, as mastication is a sequential action from food intake to swallowing, the higher brain such as the cerebral cortex and basal ganglia is thought to be needed for the control of the masticatory sequence. In the cerebral cortex, the cortical masticatory area (CMA), to which the repetitive electrical stimulation induces the rhythmical jaw movements like masticatory movements, may be involved in the control of mastication. Based on jaw movement patterns, the CMA is divided into two parts. One is the part of the CMA in which a T-pattern similar to jaw movements during food-transport (initial stage) in natural mastication is evoked by electrical stimulation. The other part of the CMA is more dorso-medially located, and a C-pattern similar to jaw movements during chewing can be induced. The CMA is suggested to play an important role in the initiation and/or performance of masticatory movement. In the striatum, which is the input area of the basal ganglia, the ventral part of the putamen receives the input from the CMA. Furthermore, the input from the T-pattern inducing CMA is broader than that from the C-pattern inducing CMA. Neurons in the ventral part of the putamen change their firing frequency during mastication depending on the masticatory sequence, not on the masticatory cycles. Most of them alter their activities during the initial stage. From these findings, it is suggested that the cerebral cortex and basal ganglia are significant in the control of complex functions during the initial stage, and in making the masticatory sequence smooth.

はじめに

近年、高齢社会を向えて、QOLの向上のため

に食べる楽しみを維持することが重要であると言われている。また、咀嚼・嚥下障害をもつ患者さんに対する適切な指導の必要性が叫ばれてい

る。そのために、咀嚼を制御する神経機構を解明していかなければならない。では、研究の対照とする咀嚼とはどう考えるべきか。口腔生理学では古くから「咀嚼とは、食物を摂取してからこれを食塊にして嚥下するまでに口腔、咽頭で行われるすべての生理的過程のことを言う」¹⁾と定義されている。このように咀嚼は多くの口腔器官や組織の複雑な機能が巧妙に協調して行われる。咀嚼運動とはこのような一連の過程の中で行われる運動のことを示す。つまり、咀嚼運動は「口腔内に摂取した食物を切断・破碎して唾液と混ぜ合わせ、嚥下に適した大きさと硬さをもつ食塊を形成する、顎・舌・顔面のリズムカルな協調運動である」²⁾と定義されている。このような咀嚼運動がスムーズに行われるメカニズムを明らかにすることにより、社会的あるいは臨床的な問題を解決することができると思われる。

古くは、除脳動物（中脳で切断し、上位の脳の影響を除去した動物）でも口腔内に食物を挿入すると咀嚼様の運動を行うことができるとの結果から、脳幹部で咀嚼運動が制御されていると考えられていた³⁾。また、これまでの咀嚼運動の神経制御機構の研究から、開口と閉口が交互に起こる顎運動のリズム性を形成しているのは、下位脳幹の中枢リズム形成機構であること⁴⁻⁶⁾や、食物の硬さに合わせて噛む力のコントロールが脳幹部で行われることが明らかとなっている⁷⁻⁹⁾。このように、咀嚼運動を制御する脳部位として、脳幹部が重要であることは、よく知られている。しかし、上述した咀嚼運動をスムーズに行うために脳幹部の制御だけで十分であろうか？ 咀嚼運動は一連の運動であり、咀嚼の進行に伴い口腔内の食物の特性が変化し、それに対応して運動が変化していくものである¹⁰⁻¹²⁾。このように目的の異なる運動が順次行われることを考えると、高次の脳の役割が重要であると考えられる。本稿では、大脳皮質あるいは大脳基底核という運動制御における高次中枢が咀嚼運動の制御にどのような役割を持っているかについて考察する。

咀嚼運動の制御に関わる大脳皮質

大脳皮質には機能局在が存在し、大脳皮質一次運動野、運動前野、補足運動野などの運動制御に関連した領域は、随意運動の制御に関係すると言

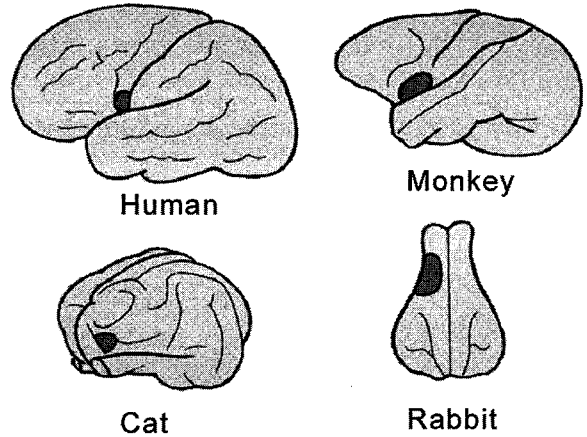


図1：種々の動物における大脳皮質咀嚼野の局在

われている。これらの領域にはそれぞれ体部位局在があり、顎口腔領域を支配する領域は咀嚼運動の制御にも関連するとの報告がある^{13,14)}。一方でこれらの領域とオーバーラップするが、連続電気刺激を与えることでリズムカルな顎運動を誘発することができる領域を大脳皮質咀嚼野と呼んでいる¹⁵⁻²¹⁾。ここではこの大脳皮質咀嚼野に焦点をし、他の運動性皮質についてはこれまでの総説²²⁻²⁴⁾を参照されたい。

ヒト、サル、ネコ、ウサギなど種々の動物で連続電気刺激を与えることにより、リズムカルな顎運動を誘発することができる大脳皮質領域（図1）が見出されている¹⁵⁻²¹⁾。さらに、刺激部位の相違により、違ったタイプの運動が誘発されることも明らかとなっている。特にウサギでは、いくつかの誘発される顎運動と実際の咀嚼運動との類似性が論じられている^{20,21)}。図2Aにウサギ大脳皮質咀嚼野へ連続電気刺激を与えた部位とその刺激により誘発される顎運動の軌跡を表す。また、図2Bに実際に咀嚼しているときの咀嚼筋筋電図活動と顎運動の軌跡を示す。ここで、ウサギの咀嚼運動について述べると、顎運動軌跡を記録した実験から、食物の取り込みや移送を行う stage I、臼歯部で臼磨・粉碎する stage II a、一連の咀嚼過程終了時にみられる stage II b の3つに分類されている¹⁰⁾。stage I では咬筋活動が小さく、不規則な運動が認められ、stage II では咬筋活動が大きく、咬合相を持った規則正しい特徴的な運動を行う。このようにまったく異なった運動が、咀嚼が進むに連れて、スムーズに移行していることがわかる（図2B）。一方、大脳皮質咀嚼野刺

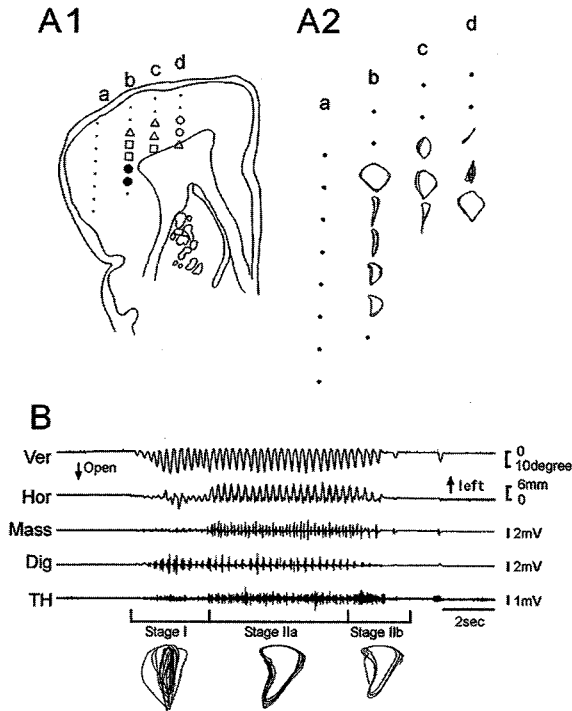


図 2 :
 A : ウサギ大脳皮質咀嚼野刺激により誘発される顎運動 (Masuda ら²¹⁾より改変引用)
 A1 : 大脳皮質咀嚼野において顎運動が誘発された刺激部位を誘発された顎運動によって分類し, それぞれ○, △, □, ●で示す. A2 : A1で示した部位の刺激で誘発された顎運動の前頭断における軌跡を示す. (分類についての詳細は Liu ら²⁰⁾を参照)
 B : ウサギ自然咀嚼時の筋電図活動 (Mass: 咬筋, Dig: 顎二腹筋, TH: 甲状舌骨筋) と顎運動 (Ver, Hor: 顎運動の垂直成分と水平成分). 下段に一連の咀嚼を3つのstage (I, IIa, IIb) に分類したときの各stageでの顎運動の軌跡を示す.

激により誘発される運動を, 大きく2つに分けると, 実際の咀嚼運動と同様に, 咬筋活動が小さく, 咬合相を持たない運動と, 咬筋活動が大きく咬合相を持つ運動が誘発される^{20,21)}. 前者は咀嚼野の背内側から誘発されて, 後者は咀嚼野の腹外側から誘発される. このように大脳皮質咀嚼野刺激により実際の咀嚼運動と類似した運動が誘発されることは興味深いことである.

大脳皮質の咀嚼運動に対する役割

では, 大脳皮質咀嚼野の働きはどうかと考えると, その部を破壊して, 咀嚼運動にどのような影響を及ぼすかを調べた研究がある. まず, ウサギの大脳皮質咀嚼野を吸引除去した実験²⁵⁾では, 破壊後1~2日は自発的な摂食が認められず, 口腔内に飼料を挿入しても, 口腔内の飼料をこぼすな

どの障害が認められた. また, 咀嚼運動が引き起こされた場合にも, 咀嚼運動が途中で中断するなどの結果が見出され, 大脳皮質咀嚼野は咀嚼の開始や遂行に関係すると考察されている. しかし, 臼磨運動を行っている際の運動軌跡や咀嚼筋筋活動量を調べると, 大脳皮質咀嚼野を破壊しても, 変化を起こさないことが明らかとなり, 脳幹部での咀嚼パターンを形成する神経ネットワークには影響を及ぼしていないと考えられた. しかし, 破壊直後ではない(1日以上経過している)ので, 脳幹部で大脳皮質からの影響無しにパターン形成を可能とするような可塑的な変化が起こった可能性がある. Narita ら²⁶⁾は覚醒サルを用いて, 大脳皮質咀嚼野相当部の大脳表面を冷却し, 咀嚼運動に対する影響を調べた. 冷却という可逆的な方法を用いることにより, 一時的に大脳皮質神経細胞の不活による効果を調べることができた. 図3に皮質冷却前と皮質冷却時の筋電図活動および顎運動を示す. ウサギの破壊実験の結果と同様に, サルに食物を提示してもそれを受け入れる行動が認められなくなり, 口腔内に飼料を挿入しても, 拒絶するような行動が認められた. すなわち, 咀嚼運動の開始に障害が認められた. また, 咀嚼が開始された場合にも, すぐに中断する傾向にあった. 咀嚼運動が開始から嚥下まで遂行されたときの顎運動を分析すると, 食物の取り込みや移送にかかる時間が延長し, 臼歯部での臼磨を行ってい

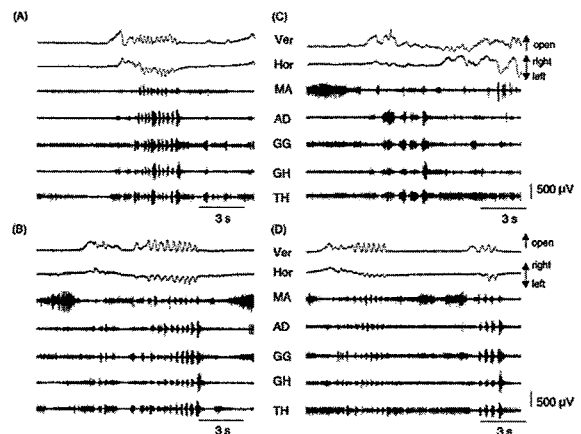


図 3 : サルにおける皮質咀嚼野冷却の咀嚼運動に対する影響の例 (Narita ら²⁶⁾より改変引用)
 (A) : 冷却前, (B) : 冷却中に咀嚼困難を示した例, (C) : 冷却中に飼料の取り込みで障害が見られた例, (D) : 冷却中に咀嚼運動が中断した例. Ver, Hor: 顎運動の垂直成分と水平成分. MA: 咬筋, AD: 顎二腹筋, GG: オトガイ舌筋, GH: オトガイ舌骨筋, TH: 甲状舌骨筋の筋電図活動.

る期間の咀嚼周期が不安定になることが明らかとなった。白磨時の咀嚼筋筋活動量は1咀嚼周期における閉口筋活動量の低下と筋放電持続時間の延長が認められ、各咀嚼筋活動の時間的關係の変調も観察された。このように、一過性の不活では顎運動パターンにも影響が認められ、パターン形成にも関与していることが示唆された。また、咀嚼中の大脳皮質咀嚼野の神経活動を記録した実験から^{27,28)}、咀嚼に関連した活動を示すニューロンが多く存在し、咀嚼周期に一致したリズムカルな活動を示すものと、咀嚼周期に一致せず、持続的な活動を示すニューロンが見出されている。これらの結果から、大脳皮質咀嚼野の咀嚼に対する役割としては、一連の咀嚼運動の開始や遂行をスムーズに進行させる役割があると推察される。

咀嚼運動の制御に関わる大脳基底核

次に、大脳基底核ではどのような部位が咀嚼運動に関係しているかについて紹介する。大脳基底核は、前脳および中脳の基底部に分布する神経核群であり、尾状核、被殻、淡蒼球、視床下核、黒質により構成されている²⁹⁾ (図4)。さらに、被殻と尾状核は合わせて線条体と呼ばれている。古くから大脳基底核は、その障害によりパーキンソン病や舞踏病などの疾患が誘発されることから、随意運動機能に重要な役割を担う高次中枢であると考えられている³⁰⁾。大脳基底核は大脳皮質から入力を受けて、大脳皮質に出力する皮質-基底核

ループを形成している。大脳皮質から大脳基底核の入力部である線条体への投射は広範な皮質領野から起こるが、線条体の中でも被殻は一次運動野、補足運動野、体性感覚野からの投射を主に受けている。線条体に入力された情報は、大脳基底核内で統合処理され、視床を介して大脳皮質へ、あるいは脳幹へ送られることで運動の調節に関わっていると考えられている³¹⁾。

Takadaら³²⁾はサルの前頭皮質の運動性皮質からの皮質線条体投射を調べたところ、一次運動野や補足運動野に存在する口腔領域の運動に関与する領域は被殻腹側に投射していると報告している。また、同じくサルを用いた実験で、運動性皮質を電気刺激して線条体から誘発電位を記録した際、皮質の下肢、上肢、顔面領域の刺激による誘発電位が被殻の背側から腹側に向かって記録された³³⁾。サルの被殻腹側を電気刺激した場合、顔面領域の運動が生じることも報告されている³⁴⁾。線条体で被殻と尾状核の相違が明確にされていないラットについても運動性皮質から線条体への投射が解剖学的に調べられており、線条体の背側から腹側に向かって眼球、上下肢、顔面領域に対応した皮質からの投射を受けていることが見出されている³⁵⁾。ラットでは線条体の腹側が口腔領域の運動の調節に関与していると考えられており、サルやウサギの被殻腹側と同様の機能を持っている可能性が考えられる。また、ラットの線条体腹側をイボテン酸注入により破壊すると、飼料の取り込み量が減少し、飼料の取り込みや、飼料を口腔内に保持し白磨する行動に障害が現れたとの報告がある^{36,37)}。このように、被殻においても顎顔面領域を含め、体部位局在があることが示され、被殻腹側が口腔領域の運動に関与することが示されている。そこで、ウサギを用いて、前述の大脳皮質咀嚼野から被殻への投射を電気生理学的手法と解剖学的手法を合わせて調べた³⁸⁾。図5は、咀嚼運動を誘発することができる大脳皮質咀嚼野への電気刺激による誘発電位と、被殻内において記録された部位を示している。記録された電位が皮質刺激前の基線から3SDを超えて認められたものを誘発電位(図5A)とすると、誘発電位が記録された部位は被殻の腹外側に位置していた。(図5BまたはC; BとCの詳細については後述)さらに、大脳皮質咀嚼野からの投射部位を順行性の神

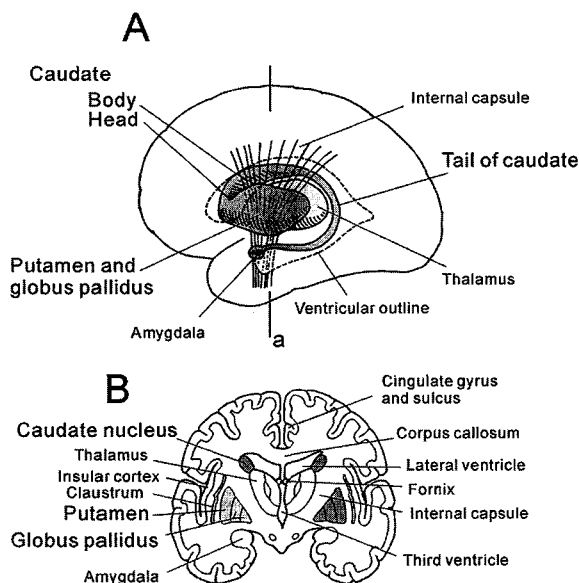


図4：大脳基底核の構成 (Waxman²⁹⁾より改変引用)

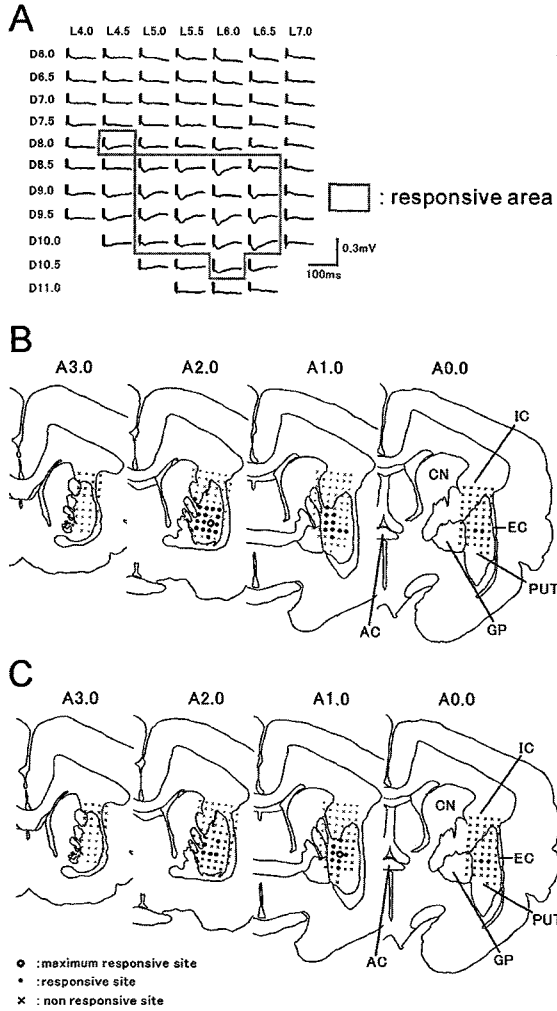


図5：被殻から記録された大脳皮質咀嚼野刺激による誘発電位の例 (A) と誘発電位が記録された部位の分布 (B, C) (Masuda ら³⁸⁾より改変引用)

A：前交連最尾側端レベルの脳前頭断組織を0mmとして前方2mmのレベルで右側被殻における前頭断面上での各記録部位での誘発電位を示す。上段の数值は正中からの距離を、左端の数值は脳表面からの深度を示す (単位mm)。ラインで囲って示された Responsive area は誘発電位が記録された領域を示す。

B：T-パターン³⁹⁾の顎運動を誘発する皮質部位を刺激したとき。C：C-パターン⁴⁰⁾の顎運動を誘発する皮質部位を刺激したとき。

C-パターン⁴⁰⁾の顎運動を誘発する皮質部位を刺激したときに誘発電位が記録された領域は、T-パターン³⁹⁾と互いにオーバーラップが認められた。しかし、最大振幅を示す部位 (○) は開口優位性パターンに比べやや内尾側であり、誘発電位の出現部位の広がりには狭い傾向が認められた。Abbreviations: AC, Anterior Commissure; PUT, Putamen; GP, Globus Pallidus; CN, Caudate Nucleus; IC, Internal Capsule; EC, External Capsule

経標識物質であるバイオサイチンを注入したときに被殻内で標識された神経終末の分布を図6 (AとBの詳細については後述) に示す。大脳皮質

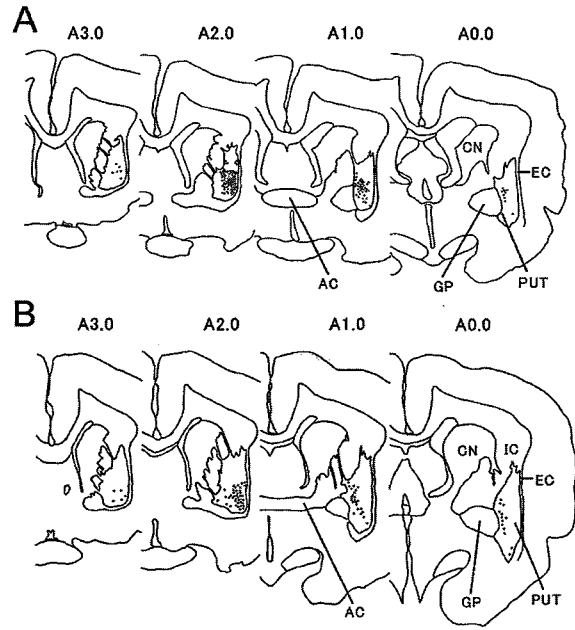


図6：T-パターン (A) およびC-パターン (B) の顎運動を誘発する皮質部位からの神経終末の分布。(Masuda ら³⁸⁾より改変引用)

前交連最尾側端レベルの脳前頭断組織を0mmとして組織を再構築した。トレース内のドットは標識終末を示す。誘発電位が認められた部位にほぼ一致して終末が認められた。C-パターン⁴⁰⁾の顎運動を誘発する皮質からの神経終末の分布は、T-パターン³⁹⁾に比べ、標識終末の分布密度が少なく、その分布はより腹側に限局する傾向が認められた。

Abbreviations：図5と同じ

咀嚼野ニューロンが被殻腹側に投射していることが明らかとなった。つまり、大脳基底核の入力部である被殻において、腹側部が咀嚼運動の制御に関わっている可能性が示唆された。

咀嚼運動に対する大脳基底核の役割

大脳基底核は自動性の高い運動のみならず、随意運動の適切な発現に重要な役割を担っていると考えられている。とりわけ複数の運動を組み合わせる1つの目的を達するような運動 (順序運動) の学習に関与するという報告がなされている³⁹⁻⁴⁴⁾。咀嚼運動は食物を口腔内に取り込み、食物の性状に合わせて咀嚼力を調整しつつ嚥下するために咽頭へ食物を移送するといった、多種多様な筋が複雑に絡み合った一連の運動であり、順序運動の1つであると考えられる。このことから、大脳基底核が咀嚼運動の調節に関与があるということは十分に推察される。実際にこれまでの研究において顎運動と大脳基底核との関連について報告もいくつか見受けられる。Pisa³⁶⁾はラットの線条体腹外

側を破壊すると口、舌の運動に障害が起こり、摂食量の現象が認められたとの報告をしている。同様に Jicha ら⁴⁵⁾も線条体腹外側を破壊することにより摂食量の減少と、下顎の無目的な振戦様運動の増加を報告している。また、ラット線条体の腹側にドパミン作動薬を注入したところ、下顎の垂直性顎運動が誘発された⁴⁶⁾。解剖学的にも、ラット線条体腹側→黒質網様部背外側→三叉神経運動核へ投射する運動前ニューロンの経路が示されている⁴⁷⁾。しかし、咀嚼運動との直接の関わりを示した研究は少ない。ひとつの手がかりとして、ウサギの大脳皮質咀嚼野において誘発する運動が異なる2つの領域から被殻への投射に相違が認めら

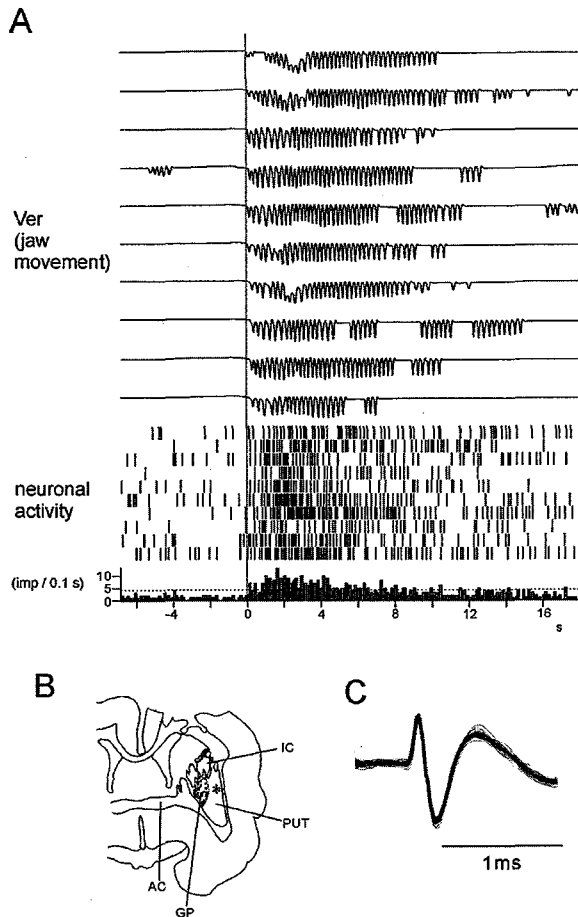


図7：咀嚼運動の開始から終了まで発射頻度が上昇した被殻ニューロンの活動 (Masuda ら⁴⁸⁾より改変引用)

A：10回の咀嚼試行の結果を咀嚼運動の開始時点 (縦線) で揃えて、上から顎運動の垂直成分およびニューロン活動のラスタ表示とヒストグラム表示を表す。ヒストグラム上の破線は安静時の発射頻度の平均+2SDの値を示す。

B：ニューロンの記録部位 (*). Abbreviations：図5に同じ。

C：ニューロン波形の40回の重ね書き。単一ニューロン活動であることを示す。

れることからうかがえる³⁸⁾。咀嚼運動での食物の取り込みや移送のときの運動に類似した運動 (Tパターン) を誘発する領域から被殻への投射 (図5B, 6A) は、臼磨運動に類似した運動 (Cパターン) を誘発する領域 (図5C, 6B) よりも広範囲に投射していることが明らかとなった。また、各皮質の刺激による誘発電位のピークの潜時を調べると、Tパターンを誘発する領域の刺激による誘発電位の方がCパターンを誘発する領域刺激のものより短かった。この結果は、Tパターンの運動に皮質から被殻への投射が深く関わっていることを示し、食物の取り込みや移送のための運動の制御に被殻が重要な役割を持つことが示唆された。また、被殻が咀嚼運動の制御にどのような役割を持っているかを知るために Masuda ら⁴⁸⁾は、ウサギを用いて自然咀嚼運動中の被殻ニューロンの活動を記録した。記録された被殻ニューロンのうち、60%以上が咀嚼運動に関連して発射活動を変化させたが、いずれも咀嚼周期に一致した活動を示さなかった (図7, 8)。そのうち、70%のニューロンは咀嚼運動における stage I の間に活動変化が認められた (図8)。残りは咀嚼

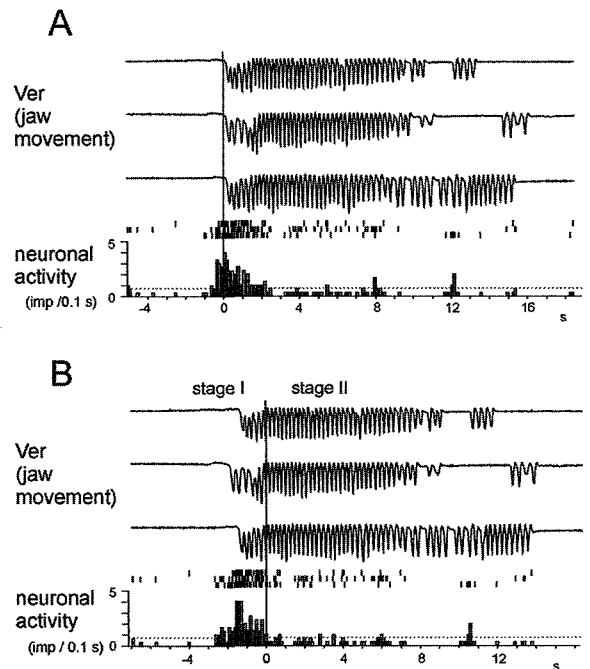


図8：咀嚼運動の stage I で発射頻度が上昇した被殻ニューロンの活動 (Masuda ら⁴⁸⁾より改変引用)

3回の咀嚼試行の結果を咀嚼運動の開始時点 (A) および stage I から stage II への移行時点 (B) で揃えて、上から顎運動の垂直成分およびニューロン活動のラスタ表示とヒストグラム表示を表す。ヒストグラム上の破線は安静時の発射頻度の平均+2SDの値を示す。

運動中に持続的な発射頻度の変化があったもの(図7)と、stage Iに加えてstage IIの間に変化したものであった。さらに、被殻から入力を受ける淡蒼球のニューロンの活動では同様な結果が得られたが、被殻ニューロンより複雑な活動を示し、stage Iに加えてstage IIの間も発射頻度に変化するニューロンが多く記録された。これらの結果を合わせて考えると、咀嚼運動において、被殻を入力部とする大脳基底核は、咀嚼運動において食物の取り込みあるいは移送するときの運動の制御とそれから臼磨運動へと移行する一連の過程をスムーズに行うために重要な役割を持つ可能性が考えられる。

おわりに

本稿で述べたように、種々の研究結果から、咀嚼運動の遂行に関わる大脳皮質や大脳基底核の役割を考えると食物を噛み砕くための1回1回の開閉口運動の制御というよりは、取り込みから臼磨に至るまでの運動の制御や一連の過程としての咀嚼運動の遂行をスムーズに行うために重要であると考えられる。咀嚼という口腔機能を考えた場合、咀嚼の開始から臼磨運動に至るまでは、運動はもとより、感覚や自律機能を含む統合した機能が要求されると考えられる。つまり、口腔内に入った食物を探索する運動中には感覚機能を鋭敏に保たねばならず、事実、咀嚼筋の筋感覚は臼磨運動中よりも感度を高くするように制御されている可能性が示唆されている⁴⁹⁾。高次脳の働きが、食物の取り込みから臼磨部への移送という咀嚼の初期の段階において、より統合的な機能を必要とすることに深く関わっていると考えられる。しかし、咀嚼の統合的な機能を神経生理学的に調べた研究はほとんど無いのが現状である。咀嚼に対する高次脳の働きをきっかけとして、より統合的な機能の解明が待たれるところである。

参考文献

- 1) 河村洋二郎 (1972) 歯科医学生のための口腔生理学, 改訂版, 永末書店, 東京.
- 2) 中村嘉男 (1988) 咀嚼運動の生理学, 医歯薬出版, 東京.
- 3) Bremer F (1923) Physiologie nerveuse de la mastication chez le chat le lapin. Reflexes de mastication. Responses masticatrices corticales et centre cortical du gout. Arch Int Physiol **21**: 308-52.
- 4) Nozaki S, Iriki A and Nakamura Y (1986) Localization of central rhythm generator involved in cortically induced rhythmical masticatory jaw-opening movement in the guinea pig. J Neurophysiol **55**: 806-25.
- 5) Nozaki S, Iriki A and Nakamura Y (1986) Role of corticobulbar projection neurons in cortically induced rhythmical masticatory jaw-opening movement in the guinea pig. J Neurophysiol **55**: 826-45.
- 6) Nakamura Y and Katakura N (1995) Generation of masticatory rhythm in the brainstem. Neurosci Res **23**: 1-19.
- 7) Morimoto T, Inoue T, Masuda Y and Nagashima T (1989) Sensory components facilitating jaw-closing muscle activities in the rabbit. Exp Brain Res **76**: 424-40.
- 8) Hidaka O, Morimoto T, Masuda Y, Kato T, Matsuo R, Inoue T, Kobayashi M and Takada K (1997) Regulation of masticatory force during cortically induced rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. J Neurophysiol **77**: 3168-79.
- 9) Komuro A, Morimoto T, Iwata K, Inoue T, Masuda Y, Kato T and Hidaka O (2001) Putative feed-forward control of jaw-closing muscle activity during rhythmic jaw movements in the anesthetized rabbit. J Neurophysiol **86**: 2834-44.
- 10) Morimoto T, Inoue T, Nakamura T and Kawamura Y (1985) Characteristics of rhythmic jaw movements of the rabbit. Arch Oral Biol **30**: 673-7.
- 11) Schwartz S, Enomoto S, Valiquette C and Lund JP (1989) Mastication in the rabbit: A description of movement and muscle activity. J Neurophysiol **62**: 273-87.
- 12) Kobayashi M, Masuda Y, Fujimoto Y, Matsuya T, Yamamura K, Yamada Y, Maeda N and Morimoto T (2002) Electrophysiological analysis of rhythmic jaw movements in the freely moving mouse. Physiol Behav **75**: 377-85.
- 13) Yamamura K, Narita N, Yao D, Martin RE, Masuda Y and Sessle BJ (2002) Effects of reversible bilateral inactivation of face primary motor cortex on mastication and swallowing. Brain Res **944**: 40-55.
- 14) Yao D, Yamamura K, Narita N, Martin RE, Murray GM and Sessle BJ (2002) Neuronal ac-

- tivity patterns in primate primary motor cortex related to trained or semiautomatic jaw and tongue movements. *J Neurophysiol* **87** : 2531–41.
- 15) Morimoto T and Y. Kawamura (1973) Properties of tongue and jaw movements elicited by stimulation of the orbital gyrus in the cat. *Archs Oral Biol* **18** : 361–72.
 - 16) Lund JP, Sasamoto K, Murakami T and Olsson KA (1984) Analysis of rhythmical jaw movements produced by electrical stimulation of motor–sensory cortex of the rabbits. *J Neurophysiol* **52** : 1014–29.
 - 17) Iwata K, Itoga H, Ikukawa A, Hanasima N and Sumino R (1985) Movements of the jaw and orofacial regions evoked by stimulation of two different cortical areas in cats. *Brain Res* **359** : 322–7.
 - 18) Huang CS, Sirisko MA, Hiraba H, Murray GM and Sessle BJ (1988) Organization of the primate face motor cortex as revealed by intracortical microstimulation and electrophysiological identification of afferent inputs and corticobulbar projections. *J Neurophysiol* **59** : 796–818.
 - 19) Huang CS, Hiraba H, Murray GM and Sessle BJ (1989) Topographical distribution and functional properties of cortically induced rhythmical jaw movements in the monkey (*Macaca fascicularis*). *J Neurophysiol* **61** : 635–50.
 - 20) Liu ZJ, Masuda Y, Inoue T, Fuchihata H, Sumida A, Takada K and Morimoto T (1993) Coordination of cortically induced rhythmic jaw and tongue movements in the rabbit. *J Neurophysiol* **69** : 569–84.
 - 21) Masuda Y, Tachibana Y, Inoue T, Iwata K and Morimoto T (2002) Influence of oro–facial sensory input on the output of the cortical masticatory area in the anesthetized rabbit. *Exp Brain Res* **146** : 501–10.
 - 22) Lund JP (1991) Mastication and its control by the brain stem. *Crit Rev Oral Biol Med* **2** : 33–64.
 - 23) 森本俊文, 増田裕次 (1997) 咀嚼と大脳 In 食物繊維 (土井邦紘, 辻啓介編), 77–88, 朝倉書店, 東京
 - 24) 成田紀之, 山村健介 (2003) 咀嚼と嚥下運動の大脳皮質性制御機構に関する最近の知見. *日本咀嚼学会誌* **13** : 3–12.
 - 25) Inoue T, Kato T, Masuda Y, Nakamura T, Kawamura Y and Morimoto T (1989) Modifications of masticatory behavior after trigeminal deafferentation in the rabbit. *Exp Brain Res* **74** : 579–91.
 - 26) Narita N, Yamamura K, Yao D, Martin RE, Masuda Y and Sessle BJ (2002) Effects on mastication of reversible bilateral inactivation of the lateral pericentral cortex in the monkey (*Macaca fascicularis*). *Arch Oral Biol* **47** : 673–88.
 - 27) Lund JP and Lamarre Y (1974) Activity of neurons in the lower precentral cortex during voluntary and rhythmical jaw movements in the monkey. *Exp Brain Res* **19** : 282–99.
 - 28) Masuda Y, Nakamura O, Kato T, Mizuno J, Kobayashi M, Inoue T, Matsuo R and Morimoto T (1995) Discharge pattern of neurons in the cortical masticatory area during mastication in the awake rabbit. *Forth IBRO Congress of Neuroscience, Abstracts*, p 347.
 - 29) Waxman SG (2003) *Clinical neuroanatomy*, 25th edition, McGraw–Hill, New York.
 - 30) Priori A, Foffani G, Penti A, Bianchi A, Chiesa V, Baselli G, Caputo E, Tamma F, Rampini P, Egidi M, Locatelli M, Barbieri S and Scarlato G (2002) Movement–related modulation of neural activity in human basal ganglia and its L–DOPA dependency : recordings from deep brain stimulation electrodes in patients with Parkinson’s disease. *Neurol Sci* **23** : 101–2.
 - 31) Alexander GE and Crutcher MD (1990) Functional architecture of basal ganglia circuits : neural substrates of parallel processing. *Trends Neurosci* **13** : 266–71.
 - 32) Takada M, Tokuno H, Nambu A and Inase M (1998) Corticostriatal projections from the somatic motor areas of the frontal cortex in the macaque monkey : Segregation versus overlap of input zones from the primary cortex, the supplementary motor area, and the premotor cortex. *Exp Brain Res* **120** : 114–28.
 - 33) Liles SL (1975) Cortico–striatal evoked potentials in the monkey. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* **38** : 121–9.
 - 34) Alexander GE. and DeLong MR (1985) Microstimulation of the primate striatum. II. Somatotopic organization of striatal microexcitable zones and their relation to neuronal response properties. *J Neurophysiol* **53** : 1417–30.
 - 35) Ebrahimi A, Pochet R. and Roger M (1992) Topographical organization of the projections from physiologically identified areas of the motor cortex to the striatum in the rat. *Neurosci Res* **14** : 39–60.

- 36) Pisa M (1998) Motor somatotopy in the striatum of rat : manipulation, biting, and gait. *Behav Brain Res* **27** : 21-35.
- 37) Pisa M and Schranz JA (1988) Dissociable motor roles of the rat's striatum conform to a somatotopic model. *Behav Neurosci* **102** : 429-40.
- 38) Masuda Y, Kim SK, Kato T, Iida S, Yoshida A, Tachibana Y, Morimoto T (2005) Different corticostriatal projections from two parts of the cortical masticatory area in the rabbit. *Exp Brain Res* **161** : 397-404.
- 39) Hikosaka O, Sakamoto M and Usui S (1989) Functional properties of monkey caudate neurons. I. Activities related to saccade eye movements. *J Neurophysiol* **61** : 780-98.
- 40) Kimura M (1990) Behaviorally contingent property of movement-related activity of the primate putamen. *J Neurophysiol* **63** : 1277-96.
- 41) Kimura M, Aosaki T, Hu Y, Ishida A and Watanabe K (1992) Activity of primate putamen neurons is selective to the mode of voluntary movement : visually guided, self-initiated, or memory-guided. *Exp Brain Res* **89** : 473-7.
- 42) Aosaki T, Graybiel AM and Kimura M (1994) Effect of the nigrostriatal dopamine system on acquired neural responses in the striatum of behaving monkeys. *Science* **265** : 412-5.
- 43) Kermadi I and Joseph JP (1995) Activity in the caudate nucleus of monkey during spatial sequencing. *J Neurophysiol* **74** : 911-33.
- 44) Matsumoto N, Hanakawa T, Maki S, Graybiel AM and Kimura M (1999) Nigrostriatal dopamine system in learning to perform sequential motor tasks in a predictive manner. *J Neurophysiol* **82** : 978-98.
- 45) Jicha G.A and Salamone JD (1991) Vacuous jaw movements and feeding deficits in a rat with ventrolateral striatal dopamine depletion : Possible relation to parkinsonian symptoms. *J Neurosci* **11** : 3822-9.
- 46) Koshikawa N, Aoki S, Hiruta M, Tomiyama K, Kobayashi M, Tsuboi Y, Iwata K, Sumino R and Stephenson JD (1989) Effects of intrastriatal injections of selective dopamine D-1 and D-2 agonists and antagonists on jaw movements of rats. *Eur J Pharmacol* **163** : 227-36.
- 47) Iwata K, Yagi J, Tsuboi Y, Koshikawa N and Sumino R (1996) Anatomical connections of the ventral, but not the dorsal part of the striatum with the parvicellular reticular formation : Implications for the anatomical substrate of oral movements. *Neurosci Res Commun* **18** : 71-7.
- 48) Masuda Y, Kato T, Hidaka O, Matsuo R, Inoue T, Iwata K and Morimoto T (2001) Neuronal activity in the putamen and the globus pallidus of rabbit during mastication. *Neurosci Res* **39** : 11-9.
- 49) Masuda Y, Morimoto T, Hidaka O, Kato T, Matsuo R, Inoue T, Kobayashi M and Taylor A (1997) Modulation of jaw muscle spindle discharge during mastication in the rabbit. *J Neurophysiol* **77** : 2227-31.