

論 文

カエル舌咽一舌下神経反射系への対側舌咽及び
舌下神経求心性線維の機能的結合

村 山 伸 樹*

Functional Connection of Contralateral Glossopharyngeal and Hypoglossal
Afferent Fibers to the Glossopharyngeal-Hypoglossal Reflex System in the Frog.

Nobuki MURAYAMA

1. はじめに

あ ら ま し

形態学的にはカエルの舌下神経に求心性線維が含まれているとの報告があるが、その生理学的機能は未だ不明である。本研究は、一側の舌咽一舌下神経反射活動を指標として対側舌下神経条件刺激による効果を調べて対側舌咽神経条件刺激による効果と比較することにより、この反射系への対側舌下神経求心性線維の機能的結合を明らかにするために行った。

1. 対側舌咽神経の条件刺激で他側の舌咽一舌下神経 P. br. に生じた反射活動では早期及び遅期成分は共に大きく増加した。一方、舌咽一舌下神経 R. br. に生じた反射活動では早期成分は増加したが、遅期成分は減少効果を示した。
2. 対側舌下神経の条件刺激により、舌咽一舌下神経 P. br. に生じた反射活動では早期、遅期成分共増加した。舌咽一R. br. 反射活動において、早期成分に関しては有為な増強効果はなかったが、遅期成分については増強効果があった。その効果は舌咽神経の条件刺激による増強効果よりは弱かったが、効果の時間的経過は類似していた。以上の結果からこれら一連の効果は舌下神経求心性線維によるものと推察した。

カエルが餌をとる、いわゆる摂餌行動は、そのパターンがステレオタイプでしかも小さな動くものにきわめて再現性よく行動が触発されることから、本能行動の典型例としてよく引用される。この行動は大きく2つに大別される。即ち、1) 餌の方向への“向き直り”及び餌を捕らえる為の“舌の投げ出し”及び餌を捕らえた後の“舌の引き込み”運動と2) 口腔内に取り入れた餌が美味な時の“呑み込み運動”及び有害またはまずい時の“吐き戻し”運動である⁽¹⁾。これらの運動は開口筋等7種類の筋を支配している舌下神経運動ニューロンの巧みな働きに委ねられている。1)の一連の運動については視覚からの情報が重要であり、この入力が見覚中枢で検出、認識されたのち、視蓋の摂食行動誘発野からその司令が舌下神経運動ニューロンへ送られる⁽²⁾⁽³⁾⁽⁴⁾⁽⁵⁾。一方、2)については舌の味覚、体性感覚及び痛覚を伝える舌咽神経からの入力が重要であり、この情報により舌運動に関与する種々の筋を支配している舌下神経に反射性の活動(舌咽一舌下神経反射; glossopharyngeal-hypoglossal reflex)が誘発されることが報告されている。⁽⁶⁾⁽⁷⁾⁽⁸⁾⁽⁹⁾。この中で、Nakahara⁽⁶⁾(1969)は一側の舌咽神経の刺激により同側のみならず他側の舌下神経にも反射応答が見られることを報告している。

Matsushima et al.⁽⁹⁾(1987)の電気生理学的及び形態学的研究によると、ニホンヒキガエルの舌筋運動ニューロンは機能的に舌の突き出し筋運動ニューロン

平成2年12月6日受付

*助教授 医博 電気情報工学科

(protractor motoneuron, PMN) 及び舌の引き込み筋運動ニューロン (retractor motoneuron, RMN) の2つに分けられ、一側の舌咽神経線維と同側の PMN との線維連絡は多シナプス性の経路が、RMN とのそれは単シナプス性と多シナプス性の2つの経路が存在することが見いだされている。さらに、彼らは、舌咽一舌下反射が視蓋の条件刺激により増強されることも報告している。しかしながら、対側舌咽神経の条件刺激によるこの反射系への影響は調べられていない。

最近、Stuesse et al.⁽¹⁰⁾ (1983) はカエルの舌下神経に求心性線維が含まれていることを形態学的に明らかにした。この求心性線維は舌固有受容器からの情報伝達に関与していると思われるが末梢的にも中枢的にもその機能は未だ不明である。

本実験は、カエルの一側の舌咽一舌下神経反射活動を指標として、対側の舌咽及び舌下神経求心性線維に条件刺激を与えてその効果を調べ、これら神経の舌咽一舌下神経反射経路への機能的結合を明らかにする為に行った。

2. 実験方法

実験には食用カエル (体重250-450g) を用いた。カエルを MS-222 (ethyle m-aminobenzoate methanesulfonate) 溶液中 (1g/l) に浸して麻酔した後、背位に置き、両側の舌咽神経及び両側の舌下神経4分枝 (莖突舌筋支配分枝, 舌骨舌筋支配分枝, オトガイ舌筋支配分枝, 内舌筋支配分枝) を組織から剝離した。手術後、塩化スキサメトニウム (20mg/kg 体重) の腹腔内麻酔で非動化した。

<刺激及び記録方法>

刺激及び記録電極には銀一塩化銀電極を用いた。一対の刺激電極を一側の舌咽神経に置き、これと同側の舌下神経4分枝 (莖突舌筋支配分枝, 舌骨舌筋支配分枝, オトガイ舌筋支配分枝, 内舌筋支配分枝) 及びオトガイ舌筋支配分枝と内舌筋支配分枝の複合枝に合計5対の記録電極を置いた。

試験刺激は持続時間0.1msの単一矩形波を用いた。刺激は約5分間隔で行い、刺激強度は舌咽一舌下神経反射活動が起こり始める強さ (閾値) の1.5倍の強さであった。この刺激で得られた舌下神経反射活動は増幅器 (VC-11, 日本光電) で増幅した後、波形処理用コンピュータ (7T17, 日本電気三栄) で刺激から100msまでの反射活動について、その面積を計算した。又、増幅された反射活動はデータレコーダ (DFR-1907N, ソ

ニーマグネスケール) にも同時に記録した。

次に、条件刺激を行うための刺激電極を先ほどの試験刺激を行う側と対側の舌咽神経束, 舌下神経の複合枝及び舌骨舌筋枝に置いた。刺激は持続時間0.1msの単一矩形波を用いた。この条件刺激の効果を調べるために、条件刺激の刺激強度及び条件一試験刺激のインターバル (C-T インターバル) を変化させ、この時得られた反射活動量を試験刺激のみによって得られた反射活動量と比較した。

3. 結果

3.1 舌咽神経刺激による舌下神経各分枝の反射活動

一側の舌咽神経を単一パルスで電気刺激して同側の舌下神経の4本の分枝及び内舌筋支配枝とオトガイ筋支配枝の複合枝から反射活動を記録すると、莖突筋支配枝には反射活動が見られないが、他の4個の記録電極からは潜時10ms内外の早期成分とそれ以後の遅期成分からなる反射活動が得られた (図-1)。ここで、カエルの舌下神経を機能的に分けると舌前進筋支配分枝 (branch innervating tongue-protractor muscle; P. br.) と舌後退筋支配分枝 (branch innervating tongue-retractor muscle; R. br.) とに大別される⁽⁴⁾。そこで、以下の実験では P. br. 及び R. br. の反射活動として図中に示した R₂ 及び R₅ の部位から記録された反射活動について調べた。

3.2 同側舌咽一舌下神経反射活動における早期及び遅期成分

図2は一側の舌咽神経に電気刺激の刺激強度を変えて与えた時、同側舌下神経 P. br. (A) 及び R. br. (B) から得られた反射活動量を示している。●は早期成分、○は遅期成分を表しており、縦軸は反射活動量を示しているが、各成分とも最大反射活動量を100%として各活動量を相対的に表示している。横軸は舌咽神経に与えた刺激強度を示しているが、P. br. 及び R. br. で早期成分が現れる刺激電圧はそれぞれ $0.34 \pm 0.01V$ 及び $0.32 \pm 0.03V$ であった。図では早期成分出現時を1.0として各刺激強度を相対値で表している。これを見てわかるように P. br. の活動は早期、遅期成分ともほぼ同じ刺激強度で出現するのに対し、R. br. の活動では遅期成分は早期成分の1.3以上の刺激強度にならないと出現しない。このことから、早期成分は速い伝導速度をもち、触覚情報を伝える神経線維による反射活動で単シナプス系反射と推測される。一方、遅期成分

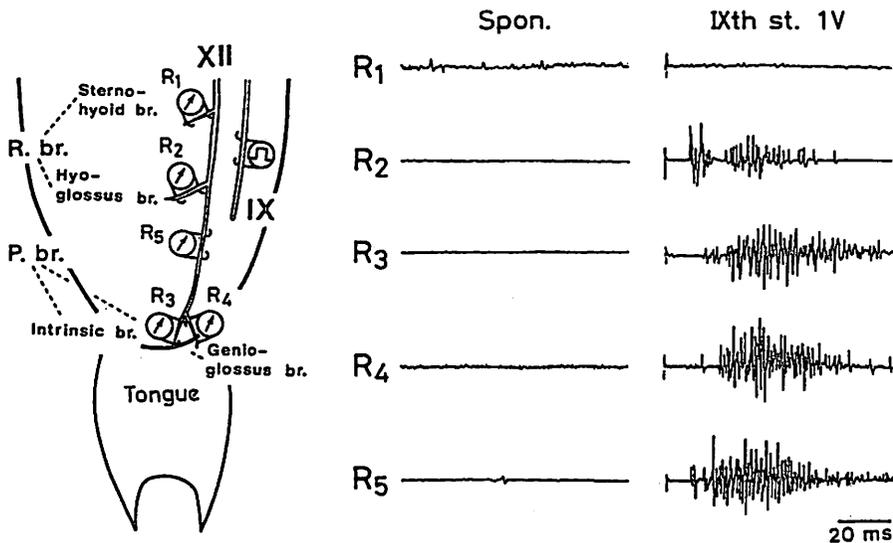


図1 舌咽神経刺激に対する舌下神経各分枝から記録された反射活動
 R1: 茎突舌筋支配分枝 R2: 舌骨舌筋支配分枝 R3: 内舌筋支配分枝 R4: オトガイ舌筋支配分枝 R5: R3とR4の複合枝

は比較的伝導速度の遅い触覚, 味覚, 温覚及び痛覚情報を伝える神経線維による反射活動で多シナプス系を含むものと推測される。この所見より, 同側の舌咽神経の刺激強度を閾値の1.5倍に固定し, 以下の実験を行った。

3.3 対側舌咽神経条件刺激の効果

一侧の舌咽及び舌下神経 P. br. に刺激及び記録電極を置き, これと対側の舌咽神経に刺激電極を置いた(図3A-a)。

まず, 対側舌咽神経刺激により誘発される反射活動の有無を調べるために対側の舌咽神経を刺激強度を変えて刺激し, P. br. から記録を行うと30ms以上の潜時をもつ反射活動が現れた。この活動量は刺激強度0.4V付近に閾値をもち, その後は強さに比例して増大するが, 1.0V付近で最大となった。しかし, その活動量は同側の舌咽神経刺激によるものと比べると非常に小さいものであった(図3A-b)。

そこで, 一侧の舌咽-舌下神経反射活動を指標として対側の舌咽神経条件刺激の刺激強度による効果を調べた。図3A-cは6例における効果を示したものである。対側舌咽神経に先行時間2msで条件刺激の刺激強度を変えて与えると, P. br. の反射活動では早期及

び遅期成分とも対照の反射活動に比べて大きく増強した。その効果が現れる刺激強度は対側の舌咽神経のみを刺激した時に反射活動が現れる刺激強度と一致していた。

次に, 舌咽-舌下神経 R. br. について同様の実験を行った(図3B-a)。対側舌咽神経のみを刺激すると, やはり, 0.4V付近で R. br. に反射活動が現れる。しかしながら, 刺激強度を2Vまで増加させてもその活動量はほとんど増加せず, 数発のインパルスが発生するにすぎない。又, その潜時は約40msで非常に長い(図3B-b)。

この条件下で対側舌咽神経に先行時間32msで条件刺激の刺激強度を変えて与え, 他側での舌咽-舌下神経反射活動の変化を観察した。図3B-cはその結果をまとめたものである。R. br. の反射活動において, 早期成分は P. br と同様に対照の反射活動に比べて大きく増強したが, 遅期成分は逆に50%程度抑制を受けた。

この効果も対側の舌咽神経のみの刺激における反射活動の閾値と一致して現れた。

図-4はC-Tインターバルの変化による舌咽-舌下神経反射活動の増減を見たもので6例の平均値で示してある。AはP. br. の反射活動を示しているが, 対照の

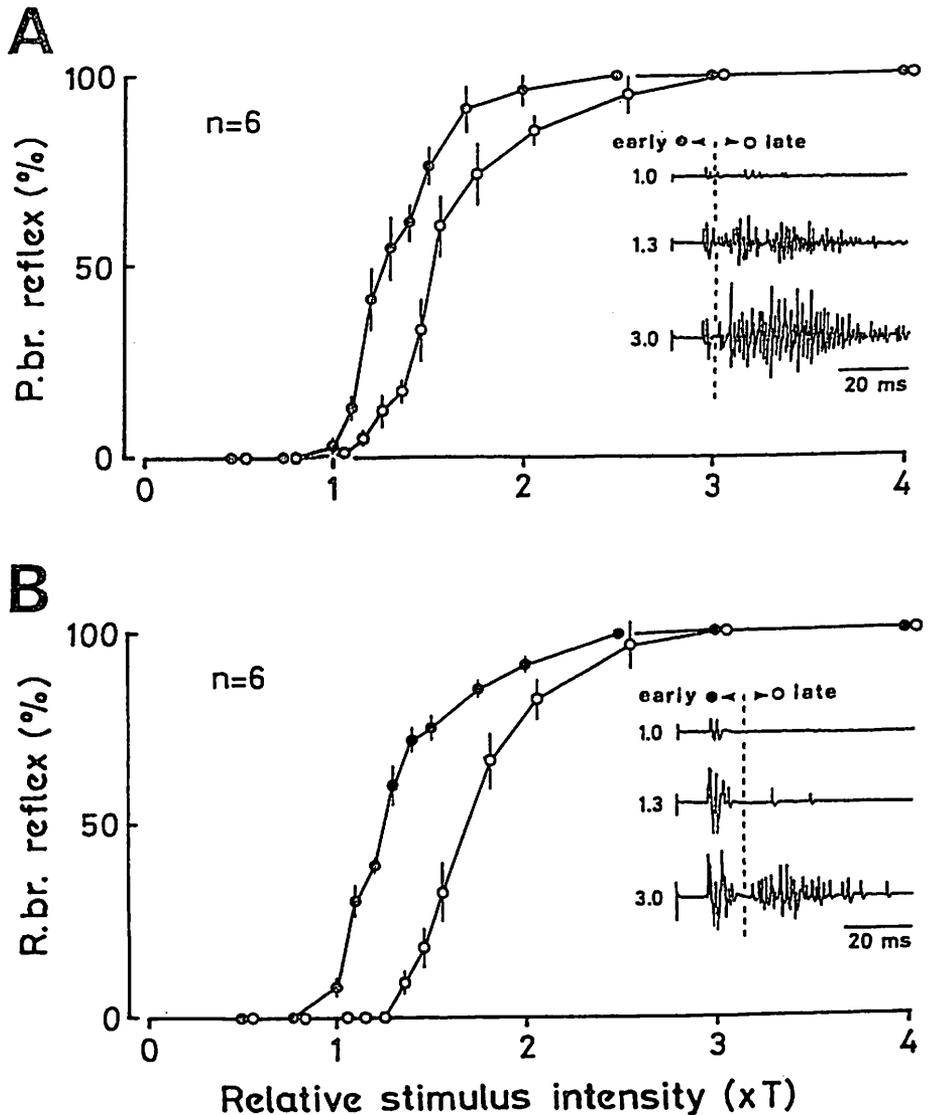


図2 舌咽神経の刺激強度と舌下神経反射活動早期成分及び遅期成分との関係

A: 舌下神経舌前進筋支配分枝 (P. br.)

B: 舌下神経舌後退筋支配分枝 (R. br.)

反射活動を0とすると、その増強の割合は早期成分では対側刺激が32ms先行した時最大となり(約200%)、遅期成分では2msの時最大(約120%)であった。一方、BはR.br.の反射活動をまとめたものであるが、早期成分は先行時間32msの時に約100%の最大

増強効果を示したのに対し、遅期成分はこのとき約50%の抑制効果を示した。また、この条件刺激の効果はいずれの場合も約1秒程度持続した。

3.4 対側舌下神経刺激の効果

同様にして対側舌下神経 P. br. と R. br. の各々に条

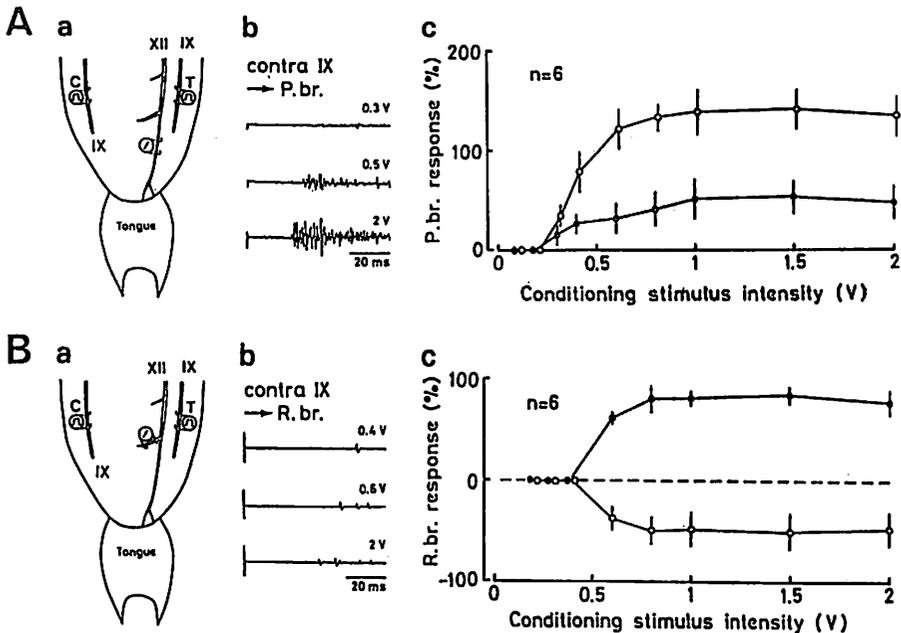


図3 同側性舌咽-舌下神経反射活動に対する対側舌咽神経条件刺激の効果例
 A : P. br. B : R. br.

件刺激を与えて他側の舌咽-舌下神経反射活動に対する効果を観察した(図5A-a及び図5B-b)。

3.4-1 対側 P. br 条件刺激の効果

まず、対側の舌下神経 P. br. を刺激強度を変えて刺激すると、これと反対側の舌下神経 P. br. に約0.4V 付近でその反射活動が現れ、刺激の増加に伴いその反射活動は増加した。しかしながら、その潜時は約60ms と対側舌咽-R. br. の反射活動より長かった(図5A-b)。また、この反射は6例中2例のみで観察されただけで、他は刺激強度を2V にしても反射活動が現れなかった。

この様な条件下で対側 P. br. に先行時間8ms で条件刺激の刺激強度を変えて与え、他側の舌咽-舌下神経反射活動の変化を観察した。図5A-c はその結果を示す。P. br. における反射活動は対側舌咽神経条件刺激の場合と同様に早期及び遅期両成分とも増強を示したが、その割合はそれぞれ約80%及び約20%であった。この増強は対側の P. br. のみを刺激した際に反射活動が見られなかった例でも同じように観察された。

次に、舌咽-舌下神経 R. br. の反射活動への対側舌下神経 P. br. の条件刺激による効果を調べた。まず対

側 P. br. のみを刺激して他側の R. br. からその反射活動を記録したが、刺激強度を2V まで増加させてもその反射活動は全例で得られなかった(図5B-b)。

この条件下で対側 P. br. に先行時間8ms で条件刺激の刺激強度を変えて与えた。この時の舌咽-R. br. の反射活動は対側舌咽神経刺激の効果とは異なり早期成分は有意な影響は見いだせず、遅期成分のみが約30%程度の増強効果を示した(図5B-c)。

図6はC-Tインターバルを変化させて条件刺激を対側 P. br. に与えたときの効果を6例の平均でまとめたものである。Aは舌咽-P. br. 反射活動への影響を示しているが、早期成分は先行時間32msの時最大増強効果(約150%)を示した。一方、遅期成分では1msの時約90%の増強を示し、その後約256msまでその効果が持続していた。その効果は対側舌咽神経の条件刺激による増強効果よりも弱かったが、効果の時間経過は非常に類似していた。

Bは舌咽-R. br. 反射活動への効果を示しているが、早期成分は先行時間1ms-1秒の範囲において対照の反射活動と有意な差は見られなかった。これに対して遅期成分ではある先行時間にピークを持たずに1

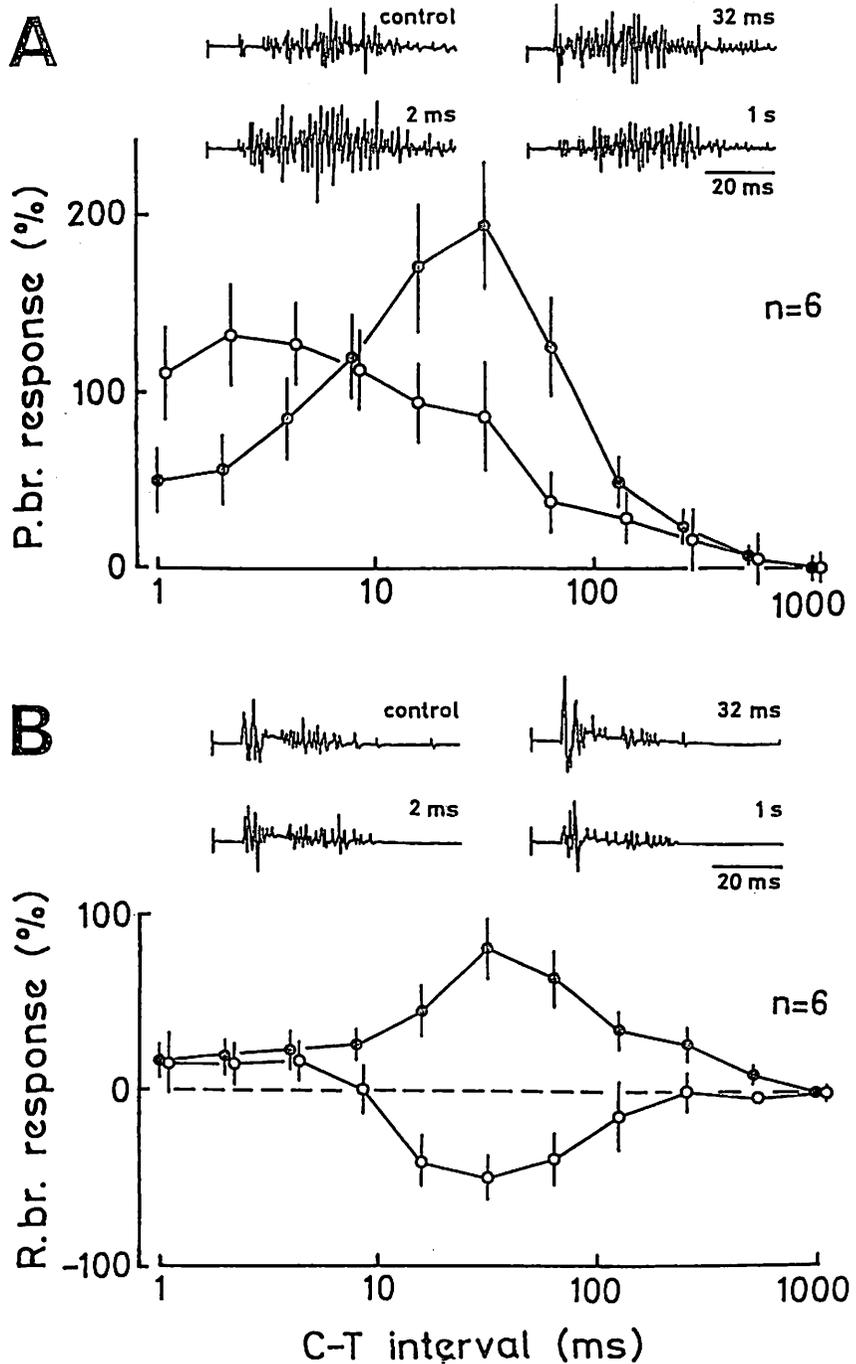


図4 対側舌咽神経条件刺激における条件-試験刺激の時間間隔変化と同側性舌咽-舌下神経反射活動量の変化

A : P. br. B : R. br.

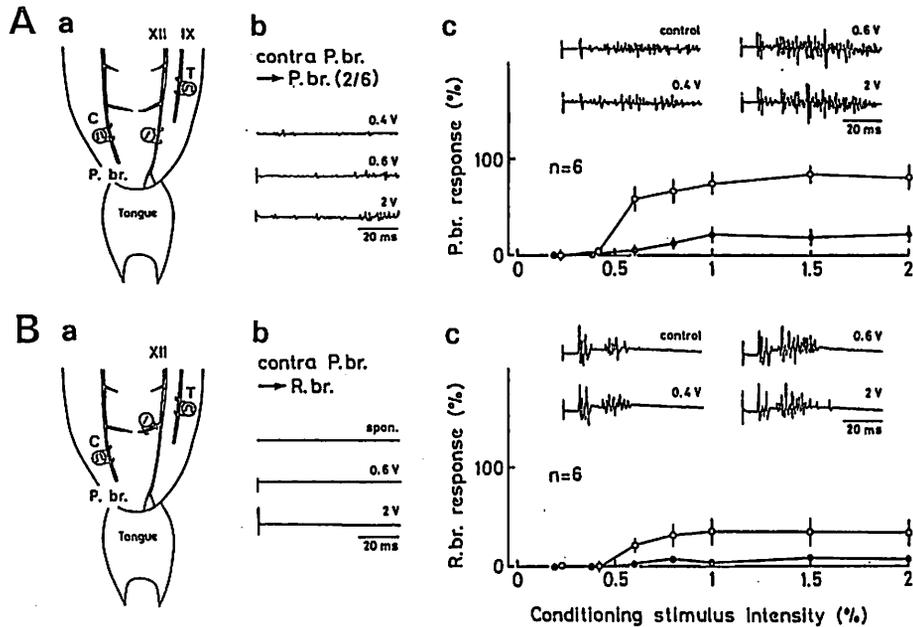


図5 同側性舌咽-舌下神経反射活動に対する対側舌下神経 P. br. の条件刺激の効果例
A : P. br. B : R. br.

ms から256ms まで約50%の増強効果を示し、その後次第に減少して刺激間隔1秒で対照のレベルに戻った。

3. 4-2 対側舌下神経 R. br. 条件刺激の効果

上の実験と同様に、対側 R. br. に刺激を与え、その反射活動を他側の P. br. 及び R. br. から記録したが、全例とも反射活動は観察されなかった。

この条件下で、対側 R. br. に刺激強度1Vで条件刺激の先行時間を変えて与え、その効果を調べた。図-7はその例であるが、これを見てもわかるようにC-Tインターバルの時間間隔を1ms-1秒まで変化させても舌咽-P.br. 及び舌咽-R.br. における反射活動は対照のそれと比べて有意な変化を示さなかった。

3. 5 舌咽、舌下神経切断、除脳及び脊髄切断の対側舌下神経刺激に対する影響

舌下神経束に求心性線維が含まれていることが知られているが⁽¹¹⁾⁽¹²⁾⁽¹³⁾、これらの線維は脊髄に入る前に枝分かれて迷走神経束と一緒に脊髄に入るとい説⁽¹⁴⁾と舌下神経束に含まれたまま脊髄に入るとい説がある⁽¹⁵⁾。このことを調べるために次のような2つの実験を行った。

まず、条件刺激を行う舌下神経と同側の迷走神経を

節状神経節より上位の部位で切断し、舌下神経に先行刺激を与えて他側の舌咽-舌下神経 P. br. の反射活動に対する影響を観察した。図8-Aはその結果であるが、条件刺激を与えると反射活動は有意に増強効果を示している。

次に、条件刺激を与える舌下神経を脊髄に入る直前で切断して上と同様の実験を試みた。その結果、舌下神経に先行刺激を与えても他側の舌咽-舌下神経反射活動はほとんど影響を受けなかった(図8-B)。

さらに、この反射活動がどのような部位で影響を受けているかを調べるために小脳より上位で除脳を行い、又、下位のレベルは脊髄C₂以下で切断して実験を行った。図8-Cはその結果を示しているが、除脳したカエルでもこの増強効果は変わらなかった。

4. む す び

1. 舌下神経運動ニューロンへの入力過程

一側の舌咽神経の電気刺激によって同側の舌下神経 P. br. 及び R. br. に反射活動が記録されたが、これは潜時約10msの早期成分と潜時約20msの遅期成分の

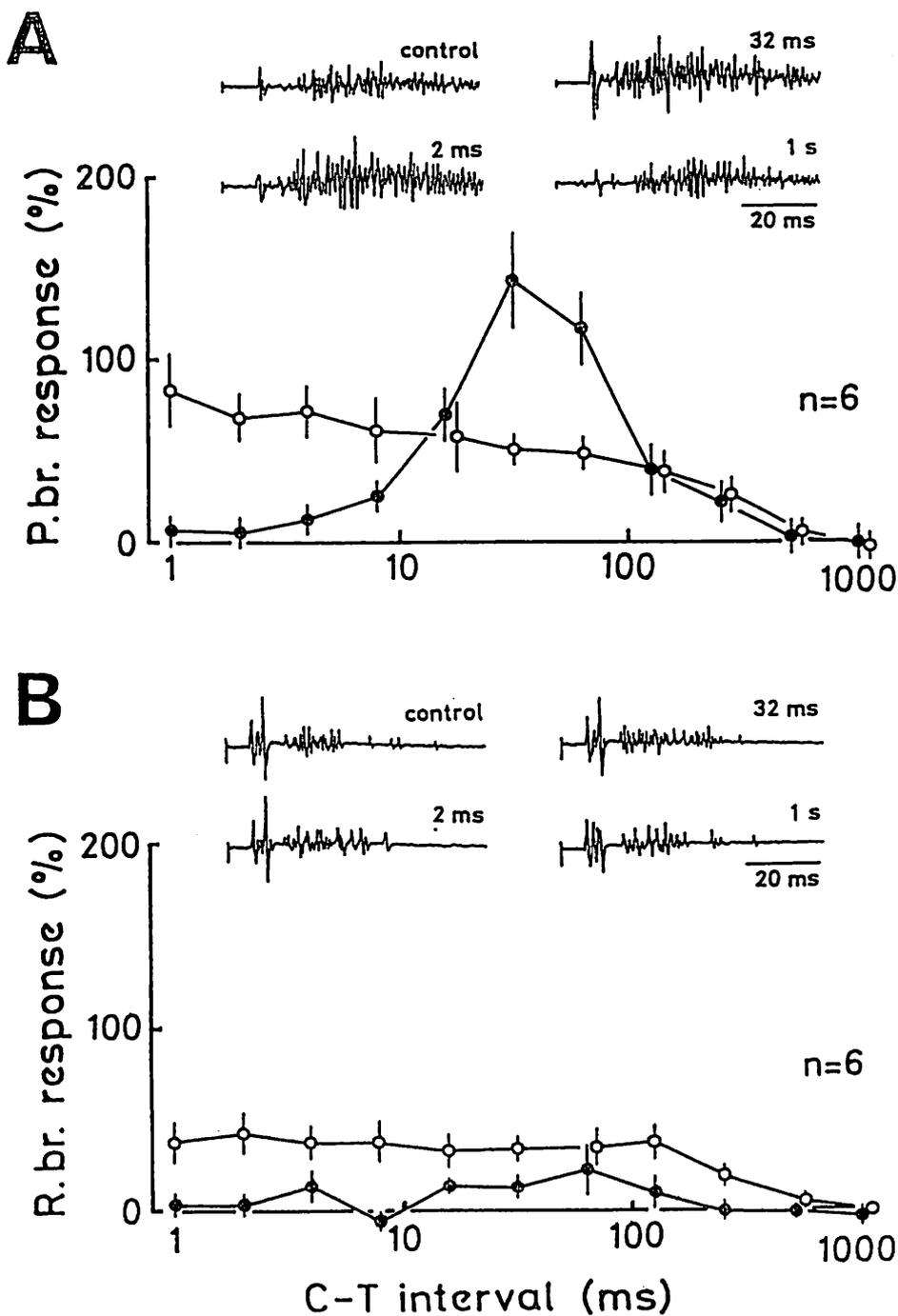


図6 対側P. br.の条件刺激における条件-試験刺激の時間間隔変化と舌咽-舌下神経反射活動の変化

A : P. br. B : R. br.

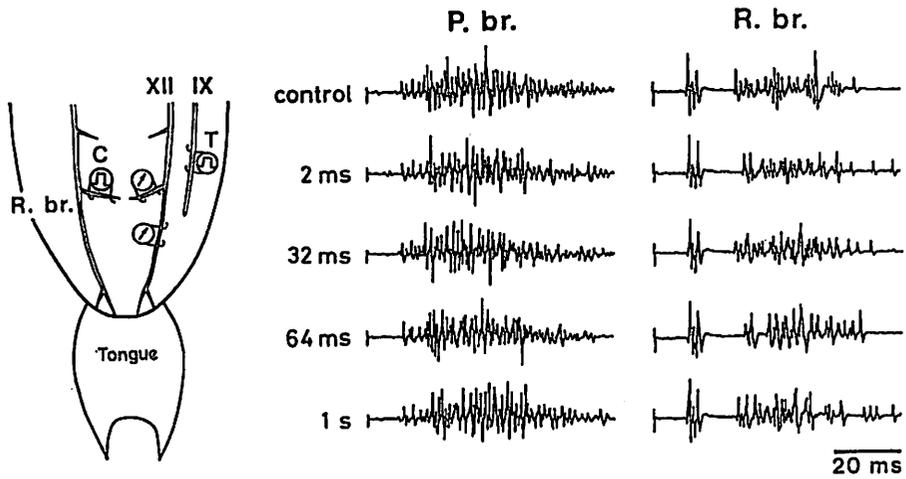


図7 対側R. br.の条件刺激の効果例

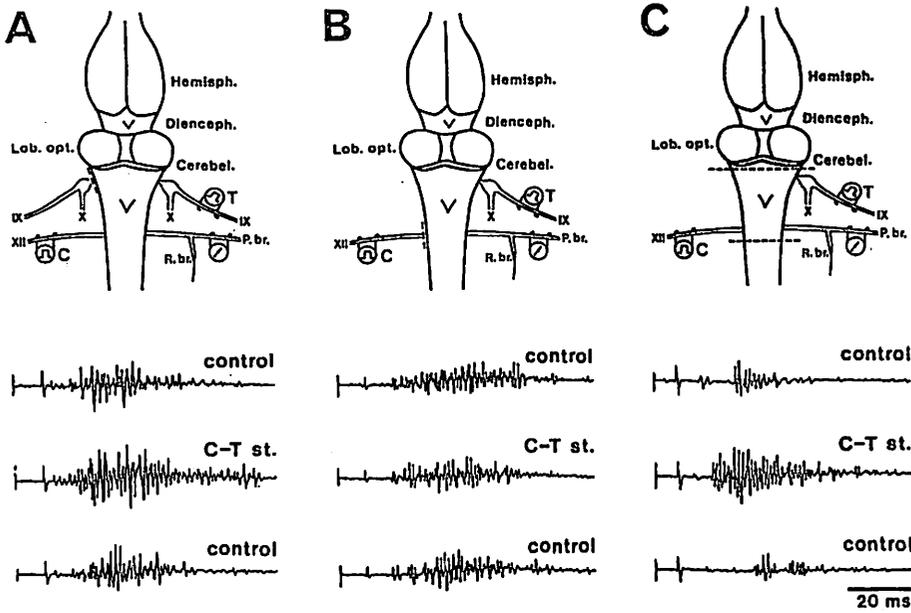


図8 舌下神経求心性線維の興奮入力経路及び入力作用部位

A: 舌咽神経切断 B: 舌下神経切断

C: 除脳及び脊髄破壊

2つの成分から形成されていた。これらの成分については、香西(1974)⁽¹⁶⁾は早期成分は舌の触及び圧の刺激により、遅期成分は舌の化学刺激により誘発された反射活動であると結論づけている。

本実験において、P. br.の早期成分は振幅が小さく、放電持続時間が短かった。一方、遅期成分は振幅の小さな放電群が多数発火してその放電持続時間も長かった。このことから、P. br.の反射活動は舌の触及び圧刺激によるよりも、舌の化学刺激の方がより有効であると考えられる。一方、R. br.である舌骨舌筋支配分枝では、早期成分は振幅が大きく、これに続く遅期成分は放電頻度が少なく放電持続時間も短かったことから、この反射活動には舌の触及び圧刺激が舌の化学刺激よりも有効であることがわかる。

一側の舌咽神経から同側の舌下神経に至るまでのシナプスの数について Matsushima et al.⁽⁹⁾ (1987)は舌前進筋運動ニューロンに関しては反射活動の早期及び遅期成分を形成するような入力過程として早期成分については2個のシナプスが、遅期成分については3個以上のシナプスが関与しており、一方、舌後退筋運動ニューロンに関しては早期成分の入力は単一シナプス性であり、遅期成分の入力は多シナプス性であることを報告している。舌下神経に反射活動が発生するまでの潜時は、本実験ではP. br.で早期成分が 10.4 ± 2.5 ms, 遅期成分が 19.8 ± 5.6 ms (n=8)であった。一方、R. br. (舌骨舌筋枝)では早期成分が 8.1 ± 0.8 ms, 遅期成分が 22.7 ± 5.9 ms (n=8)であった。これらの結果は Matsushima et al.⁽⁹⁾ (1987)の結果を支持している。また、香西(1974)⁽¹⁶⁾による舌咽一舌下神経反射の潜時についての結果は、20例で内舌筋枝12.3 ms, オトガイ舌筋枝12.0 ms, 舌骨舌筋枝9.0 msであり、R. br.に関してはほぼ潜時は一致していた。P. br.に関しては、本実験では内舌筋枝とオトガイ舌筋枝が分岐する場所より中枢側で刺激をしているのでこの様な差が生じているものと思われる。

舌下神経 P. br. 及び R. br. への対側の舌咽神経からの興奮入力とは約30ms及びそれ以上の時間を要し、又、その反射活動は同期性を示していなかったことから、味覚性の求心性線維が多シナプス性に入力しているのではないかと推察した。さらに、対側舌咽神経はその反射活動盤から舌前進筋運動ニューロンとの結合が舌後退筋運動ニューロンとの結合より多いものと推測される。又、条件刺激により、舌咽-R. br.の反射活動における遅期成分が抑制されることからこのシナプス結合に抑制性シナプスが介在しているものと思われる。

対側舌下神経 P. br. からの興奮入力とは他側の P. br. へは閾値以上の興奮として入力されるが、その潜時は対側舌咽神経の潜時と比較して20ms以上遅いことから、より多くのシナプスを介しているものと思われる。しかしながら、その経路は図8-Cに示したようにその増強効果が脳皮質を介するものではないことから、延髄内においてシナプス結合しているものと思われる。一方、他側の R. br. への興奮入力とは閾値以下の興奮として入力されている。その効果は遅期成分に対して増強効果を示すことから、興奮性シナプス結合をしているものと思われる。

対側舌下神経 R. br. から他側の舌下神経両分枝への興奮入力とは実際の反射活動も観察されず、又、条件刺激による舌咽一舌下神経反射活動も増強されなかったことから、対側 R. br. から両運動ニューロンへはほとんどシナプス結合がないものと思われる。

2. 舌下神経求心性線維

舌下神経の求心性線維が中枢内までどの様な経路を経て来るのかは1920年代から論議され続けてきた。竹内⁽¹⁷⁾はHRP染色法を用いて舌下神経の中枢内投射を詳しく調べ、猫では迷走神経及びC₁-C₆の脊髄神経を経由していることを報告している。本実験ではこれとは対照的に舌下神経内を走行していることが示された。これは動物種の違いを表していると思われる。

本実験における舌咽一舌下神経反射に対する対側舌下神経の条件刺激による増強効果が果してこの求心性線維によるものなのかははっきり断定できない。しかしながら、その増強効果の時間経過が舌咽神経の先行刺激による増強効果の時間経過と非常に類似していることから、おそらく舌下神経求心性線維によるものであろうと推察した。

3. 舌咽一舌下神経反射回路に対するモデル

本実験の結果を図9に示す。早期及び遅期成分を構成する舌前進筋運動ニューロンへは対側舌咽神経求心性線維及び対側舌下神経求心性線維が興奮性入力(A)、一方、早期成分を構成する舌後退筋運動ニューロンへは対側舌咽及び舌下神経とも興奮性に作用し、遅期成分を構成する後退筋運動ニューロンへは対側舌咽神経は抑制性に、対側舌下神経は興奮性に作用しているものと推察される(B)。

舌下神経求心性線維が中枢内でどの様な経路を経て舌下神経運動ニューロンに影響を及ぼしているかは、今後、微小電極を用いた単一ニューロンの研究でさらに詳しく調べる必要がある。

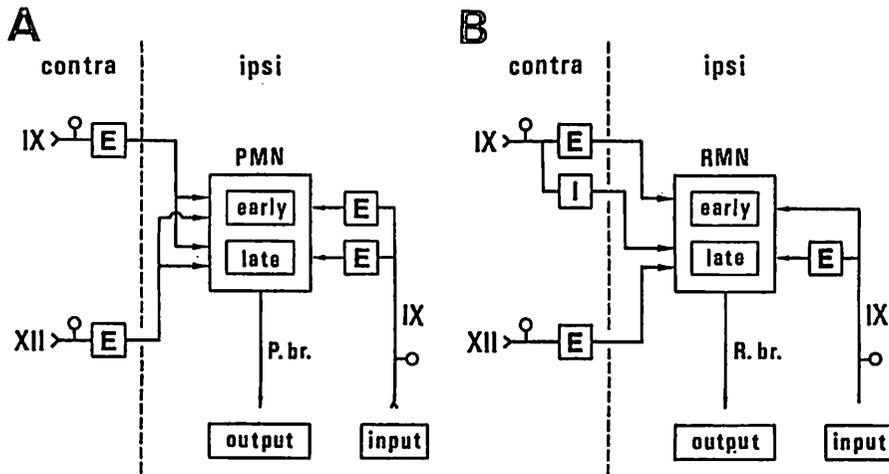


図9 舌咽-舌下神経反射に対する神経回路のモデル
 A: 舌前進筋運動ニューロン (PMN) への対側舌咽, 舌下神経求心性線維の結合
 B: 舌後退筋運動ニューロン (RMN) への対側舌咽, 舌下神経求心性線維の結合

参考文献

- 1) H. Takeuchi et al. (1986) EMG analysis of head muscles during naturally-occurring and electrically-evoked snapping, rejecting and avoiding behavior in the Japanese toad. *Zool Sci.*, Vol. 3, pp. 992
- 2) O.-J. Grusser and U. Grusser-Cornehls (1976) Neurophysiology of the anuran visual system. In: R. Llinas and W. Precht (Eds.), *Frog Neurobiology*, Springer, Berlin, pp. 297-385
- 3) D. Ingle (1976) Behavioral correlates of central visual function in anurans. In: R. Llinas and W. Precht (eds), *Frog Neurobiology*, Springer, Berlin, pp. 435-451
- 4) J.-P. Ewert (1984) Tectal functions underlying prey-catching and predator avoidance behaviors in toads. In: H. Vanegas (ed), *Neurology of the optic tectum*. Plenum Press, New York, pp. 247-416
- 5) M. Satou et al. (1985) Tongue-muscle-controlling motoneurons in the Japanese toad: topography, morphology and neuronal pathways from the 'snapping-evoking area' in the optic tectum. *J. Comp. Physiol.*, Vol. 157, pp. 717-737
- 6) S. Nakahara (1969) The efferent impulses of the hypoglossal nerve by a variety of stimulations in the tongue of frog. *J. Kyushu Dent. Sci.*, Vol. 22, pp. 345-352
- 7) T. Kumai (1981) Reflex response of the hypoglossal nerve induced by chemical stimulation of the tongue and electrical stimulation of the glossopharyngeal nerve in the frog. *Jpn. J. Physiol.*, Vol. 31, pp. 625-637
- 8) T. Nakachi and N. Ishiko (1986) Gustatory signal processing in the glossopharyngeal-hypoglossal reflex arc of the frog. *Jpn. J. Physiol.*, Vol. 36, pp. 189-208
- 9) T. Matsushima et al. (1987) Direct contacts between glossopharyngeal afferent terminals and hypoglossal motoneurons revealed by double labeling with cobaltic-lysine and horse-radish peroxidase in the Japanese toad. *Neurosci. Res.*, Vol. 80, pp. 241-245
- 10) S. L. Stuesse et al. (1983) Afferent and efferent components of the hypoglossal nerve in the grass frog, *Rana pipiens*. *J. Comp. Neurol.*, Vol. 217, pp. 432-439
- 11) C. B. B. Downman (1939) Afferent fibers of the

- hypoglossal nerve. *J. Anat.*, Vol. 73, pp. 387-395
- 12) S. Blom (1960) Afferent impulses on tongue muscle activity. *Acta physiol. Scand.*, Vol. 49: Suppl. 170, pp. 1-97
- 13) T. Tanaka (1975) Afferent projections in the hypoglossal nerve to the facial neurons of the cat. *Brain Res.*, Vol. 99, pp. 140-144
- 14) W. Neuhuber and A. Mysicka (1980) Afferent Neurons of the hypoglossal nerve of the rat as demonstrated by horse-radish peroxidase Tracing. *Anat. Embryol.*, Vol. 158, pp. 349-360
- 15) A. A. Tarkhan and I. Abou-El-Naga (1947) Sensory fibers in the hypoglossal nerve. *J. Anat.*, Vol. 81, pp. 23-32
- 16) H. Kozai (1974) Reflex discharge of hypoglossal nerve of frogs. *J. Kyushu Dent. Sci.*, Vol. 29, pp. 210-221
- 17) 竹内義喜(1988) ネコ顔面および舌下神経の求心性中枢内投射, 第12回神経科学学術集会予稿集, pp. 101