

DE NEUROFYSIOLOGIE VAN HET KAUWEN

M. J. G. M. KLOPROGGE*)

*Uit het laboratorium
voor Algemene Neurofysiologie
van de Katholieke Universiteit te
Nijmegen.
Hoofd: Prof. Dr. G. P. M. Horsten.*

In 1876 beschreef Ferrier voor het eerst gecoördineerde kauwbewegingen bij zoogdieren, die hij kon oproepen door een bepaald deel van de cerebrale cortex elektrisch te prikkelen.

In de daarop volgende jaren werden nog een aantal kernformaties in de hersenen aangetoond van waaruit het mogelijk was kauwbewegingen bij mens en dier op te roepen. Daarnaast werden er een aantal beschreven, die bij prikkelen alleen maar openings- of sluitbewegingen van de onderkaak veroorzaakten.

Tot op heden echter is nog steeds weinig bekend, niet alleen over de afzonderlijke functies van de verschillende centra, maar ook over hun onderlinge relatie. Ook de vraag of kauwen berust op de door Sherrington beschreven kaakreflexen of dat de organisatie hiervan is gelegen in de subcorticale gebieden dan wel in de motorische cortex, is nog niet opgelost.

Om geïnformeerd te worden over de functies van de verschillende kernen kent de neurofysiologie een groot aantal methoden waarvan er hier enkele worden beschreven. Te weten:

a. Chemische prikkelproeven

Een bekende toepassing van deze techniek zijn de door Dusser de Barenne in de jaren dertig beschreven proeven. Door lokaal strychnine op de hersenschors te appliceren – waardoor een remming van de postsynaptische inhibitie optreedt – begonnen zenuwcellen aan het einde van de baan spontaan te vuren. Zo kon hij langs neurofysiologische weg bepaalde verbindingen traceren lang voordat de neuro-anatoom ze gevonden had. Deze techniek noemt men neuronografie.

Het principe van deze prikkelproeven met strychnine berust op het feit dat de gehele zenuwimpulsgeleiding en het daarmee gepaard gaande elektrische fenomeen zijn terug te voeren tot gecompliceerde chemische processen in en om de zenuwcel. Ook bij de synaps, de plaats waar de koppeling plaats vindt van

de zenuwcellen, spelen chemische substraten de zogenaamde neurotransmitters, een belangrijke rol. Worden de bestaande evenwichten kunstmatig verstoord, dan treedt eveneens een storing op in de neurotransmissie en de daarmee samenhangende elektrische verschijnselen.

b. Extirpatie-proeven

Bij proefdieren wordt onder narcose een bepaald gedeelte of centrum van de hersenen verwijderd. Dit kan zowel chirurgisch alsook met behulp van elektrocoagulatie gebeuren. Door de na de narcose bij het proefdier optredende uitvalsverschijnselen te bestuderen, wordt een beeld verkregen over de functie van het gextirpeerde deel. Zo vertoonden proefdieren waarbij aan beide zijden de corticale „kauwcentra” waren weggehaald, de eerste dagen na de operatie ernstige storingen in de voedselopname.

c. Proeven met behulp van doorsnijding van de hersenstam

Bij het proefdier wordt een dwarsdoorsnijding in de hersenstam aangebracht. Het gevolg hiervan is dat de hoger gelegen centra, zoals bijvoorbeeld de cortex, worden losgekoppeld van de lagere. Zo kan ook hier evenals bij de extirpatie-proeven aan de hand van de optredende veranderde verschijningsvorm de invloed van de vóór de laesie gelegen centra worden nagegaan. Met behulp van deze techniek (Encephale isolé) kon Bremer (1923) als hij bij katten een doorsnijding ter hoogte van de corpora quadrigemina aanbracht, een aantal orale reflexen aantonen, die bij het normale dier alleen maar door een hevige pijnsensatie of onder narcose kunnen worden opgewekt.

Het nadeel van deze proeven is dat onder meer door de sterke bloeddrukdaling de betrouwbaarheid van de resultaten aan twijfel onderhevig is.

d. Het afleiden van actiepotentialen

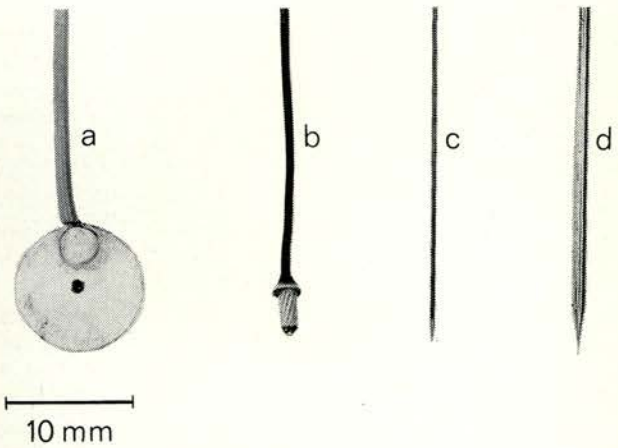
Binnen en buiten de zenuwcel bestaat een verschillende ionenconcentratie (Na^+ , K^+ en Cl^-). Ontlaadt deze cel ten gevolge van een celmembraandepolarisatie dan

*) Medewerker afdeling Tandheelkundige Röntgenologie, Katholieke Universiteit te Nijmegen; hoofd: A. C. M. van de Poel.

treedt een ionenstroom op en een daarmee samenhangende verandering van de potentiaalspanning. Deze kan nu met behulp van elektroden worden opgevangen en na versterking op verschillende manieren worden geregistreerd. De gebruikte elektroden kunnen in een aantal groepen worden verdeeld:

1. *Oppervlakte-elektroden* (afb. 1a). Deze gechlloreerde zilveren cupjes met een diameter van ± 8 mm worden op een aantal specifieke plaatsen op de huid van de patiënt of het proefdier bevestigd. Zij vinden o.a. hun toepassing bij het registreren van het elektro-encefalogram (E.E.G.).
2. *Hersenschorselektroden* (afb. 1b). Deze elektroden worden in het schedeldak gefixeerd. De elektrische activiteit wordt afgeleid via een geïsoleerde kern, die in direct contact staat met het onderliggende hersenweefsel.
3. *Naaldelektroden* (afb. 1c en 1d). De van roestvrij staal of platina geconstrueerde naalden, zijn met uitzondering van de punt volledig elektrisch geïsoleerd van het omringende hersenweefsel. Doordat de punt ($30-60\mu$) niet is geïsoleerd, is het mogelijk alleen die elektrische activiteiten te registreren die in de directe omgeving van deze punt optreden. Hierdoor bestaat de mogelijkheid de werking van één bepaalde groep van zenuwcellen na te gaan zonder dat de overige omringende elektrische activiteit mee wordt afgeleid, zoals bijvoorbeeld wel het geval is bij de oppervlakte-elektroden. Wil men de activiteit van één cel meten, dus hiervan afzonderlijke actiepotentialen registreren, dan moet de punt van de naald in de orde zijn van $\frac{1}{2}-2\mu$. Hiervoor wordt dan gebruik gemaakt van de zogenaamde micro-elektroden (afb. 1d).

De naaldelektroden zijn een zeer geschikt hulpmiddel om vooral de dieper gelegen hersenformaties bij proefdieren te bestuderen. Bij het plaatsen van de naalden wordt gebruik gemaakt van hersenatlassen voor het proefdier (b.v. Reinoso- Suárez, 1961). Deze atlassen (afb. 2) zijn samengesteld aan de hand van anatomische coupes en hebben een driedimensionaal coördinatenstelsel (stereotactie). Met behulp van deze atlassen en een stereotactisch apparaat (een toestel waarmee de betreffende coördinaten van de atlas overgebracht kunnen worden op het proefdier) is het mogelijk de naalden op de gewenste plaatsen in te brengen. Wil men echter de werking van een centrum of een aantal cellen zonder de remmende werking van de gebruikte narcose nagaan, dan bestaat de mogelijkheid deze elektroden



Afb. 1a. oppervlakte-elektrode;
b. hersenschorselektrode;
c. naaldelektrode (schachtdiameter 0,3 mm;
afleidoppervlak $50 - 60\mu$);
d. micro-elektrode (puntoppervlak 2μ).

chronisch te implanteren zodat het proefdier over een langere periode (van enkele dagen tot maanden) kan worden bestudeerd (afb. 3 en 4). Naast reeds bestaande caps ontwierpen wij voor onze proeven een nieuwe connector skull cap (Kloprogge, 1971). Om de plaats waar de naaldelektroden waren aangebracht te controleren worden na afloop van het experiment van het betreffende hersendeel anatomische coupes gemaakt om verzekerd te zijn van een juiste lokalisatie.

e. *Prikkelproeven*

Een elektrische stroom is in staat de semi-permeabele hersencelmembranen te depolariseren. Deze depolarisatie plant zich voort langs de zenuwvezels en brengt zo een bepaald effect teweeg. Door nu via de eerder beschreven geïmplanteerde naaldelektroden, die eveneens voor prikkelen gebruikt kunnen worden, een stroom te sturen kan het kunstmatig gecreëerde effect worden bestudeerd.

Met de beschreven onderzoeksmethoden zijn in de loop der jaren een groot aantal kernen en kernformaties die allen een rol spelen in het kauwproces, aangetoond.

De vier belangrijkste te weten:

- I. de cerebrale cortex,
 - II. de nucleus amygdaloïdeus,
 - III. de thalamus,
 - IV. het trigeminus complex
- zullen verder afzonderlijk worden besproken.

I. De cerebrale cortex

Door Fritsch en Hitzig werd in 1870 voor het eerst het bestaan van een groot motorisch gebied op de voorste centraalwinding van de cortex, de gyrus praecentralis, aangetoond. Uit later uitgevoerde prikkelproeven kwam naar voren dat alle skeletspieren verdeeld over een aantal velden, hier hun motorische representatie vinden. Het veld van de kauwspier bleek voor de verschillende diersoorten evenals voor de mens analoog gelegen te zijn en wel aan de voet van de gyrus praecentralis (pars opercularis). (Magoun, 1933; Magnus, 1945; Hess, 1951).

Ferrier (1876) beschreef voor het eerst ritmische gecoördineerde kauwbewegingen bij zoogdieren. Deze bewegingen kon hij oproepen door het corticale kauwgebied elektrisch te prikkelen. Uit cortex-extirpatieproeven uitgevoerd bij verschillende zoogdieren, bleek dat de proefdieren de eerste twee dagen na de operatie ernstige storingen vertoonden in de opname en verwerking van hun voedsel. Bij apen was deze storing het hevigst. Na verloop van enkele dagen tot weken konden de meeste proefdieren weer vrij normaal kauwen. Alleen het grijpen van het voedsel en het verplaatsen van de voedselbolus in de bek bleef gestoord. Deze zelfde verschijnselen waren ook bij gedecerebreerde dieren waarneembaar (Magnus, 1945).

Zeer recent uitgevoerde prikkelproeven met microelektroden bij het konijn (Schärer, 1970) toonden aan dat met behulp van deze elektroden praktisch alleen maar openings- of sluitbewegingen konden worden opgeroepen en geen gecoördineerde kauwbewegingen, waarbij de openingsbewegingen op de voorgrond traden. Op grond van de resultaten van zijn onderzoekingen meent Schärer dan ook dat de organisatie van het kauwen niet in de cortex is gelegen maar veeleer in subcorticale regionen. Als mogelijke plaatsen noemt hij de hypothalamus en de nucleus amygdaloïdeus. Ook Magoun (1933) veronderstelde dat de organisatie van het cyclisch kauwen niet in de cortex gezocht moet worden. Volgens deze onderzoeker zendt de cortex een aantal exciterende en inhiberende impulsen uit via de pyramidebaan*), die een gecompliceerd bulbaair of spinaal centrum in werking zetten. Via deze baan, die voor het grootste gedeelte haar oorsprong vindt in de motorische cortex, worden de spieren van de extremi-

teiten geïnnerveerd en wel contralateraal (willekeurige motoriek). De innervatie van de kauwspieren vindt eveneens langs deze baan plaats. Kuypers (1958) kon de vezels van de pyramidebaan anatomisch vervolgen tot enkele millimeters boven de motorische kernen van de trigeminus.

Niet opgelost is de vraag of de innervatie van de kauwspieren ook contralateraal gebeurt of dat deze ipsilateraal worden geïnnerveerd (Brodal, 1956).

II. Nucleus amygdaloïdeus (amandelkern)

De nucleus amygdaloïdeus, of beter gezegd het complex van kernen dat samen de amandelkern wordt genoemd, is gelegen in de uncus van de lobus temporalis en behoort tot het limbische systeem. Deze formatie van kernen en vezelverbindingen vormt een brug tussen de tussenhersenen en de grote hersenen. De kern is vooral de laatste jaren in de belangstelling gekomen omdat zij een grote invloed uitoefent op het gedragspatroon van mens en dier (Gloor, 1960; Hilton, 1963).

Bij elektrisch stimuleren kunnen drie soorten van responses worden opgeroepen:

1. stimuli die een verandering teweegbrengen in het gedragspatroon; (bijvoorbeeld het optreden van angst- of agressieverschijnselen);
2. elektrische prikkels waardoor vegetatieve afwijkingen optreden zoals cardiovasculaire en endocriene afwijkingen;
3. stimuli die somatisch-motorische reacties veroorzaken.

De opgeroepen motorische effecten hebben zelden betrekking op spiercontracties van de extremiteiten. Veel vaker worden faciale bewegingen (bijvoorbeeld knipogen), een contralateraal bewegen van de kop van het proefdier en complexe ritmische kauw- en likbewegingen waargenomen (Baldwin, 1956).

De kauwbewegingen die een latentietijd hebben van 5 tot 20 msec., (latentietijd is de tijd die verloopt tussen het toedienen van de prikkel en het optreden van de response) vertonen veel overeenkomst met normale kauw- en slikbewegingen. Vaak echter lijkt het alsof het dier een vreemd voorwerp uit de bek wil verwijderen.

Volgens sommige onderzoekers zijn de centra binnen de amandelkern, van waaruit de kauw- en likbewegingen kunnen worden gestimuleerd duidelijk topografisch gelokaliseerd: een soort zelfstandig kauwcentrum (Ursin, 1960). Anderen daarentegen zijn deze

*) Overeenkomstig het gebruik bij neurofysiologen is hier het woord *pyramide* met een „y” gedrukt, zulks in afwijking van de woordenlijst der Nederlandse taal.

mening niet toegedaan en staven hun opvatting door te wijzen op de losmazige celformatie van de amandelkern waardoor een specifieke lokalisatie niet zou kunnen bestaan (Shealy, 1957).

Uit eigen onderzoek uitgevoerd bij vrij rondlopende katten met chronisch geïmplanteerde naaldelektroden kwam naar voren dat het mogelijk is vanuit de amandelkern bewegingen van de onderkaak te stimuleren. Deze kaakbewegingen echter vormden een onderdeel van een veranderd gedragspatroon van het proefdier. Zo traden bij bepaalde stimulaties agressieverschijnselen op waarbij de bek werd geopend en de dieren gingen snuiven en blazen. Het was echter niet mogelijk bij de vrij rondlopende katten ritmische kauwbewegingen op te roepen.

III. De thalamus

De thalamus is een grote sensibele kernformatie van de tussenhersenen, lateraal gelegen van het 3e ventrikel.

De afferente sensibele input uit de mond, dat wil zeggen gegevens over smaak, tast, pijn en temperatuur, belanden via secundaire banen (lemniscus medialis en lateralis) in het postero-mediale deel van de ventrale kern van de thalamus.

Vanuit dit gebied stijgen vezels op via de ratio thalamica intermedia naar de corticale kauwgebieden. Nog steeds bestaat er bij de verschillende onderzoekers geen overeenstemming over de verkregen resultaten bij elektrisch prikkelen van dit gebied. Zo stelt Pfeifer (Magnus, l.c., 1945) dat het onmogelijk is bij prikkeling van de thalamus kauw- en likbewegingen op te roepen. Magoun (1933) is deze mening eveneens toegedaan. Opgemerkt echter dient te worden dat beide onderzoekers gebruik maakten van genarcotiseerde proefdieren.

Hess (1943) daarentegen, die uitgebreide onderzoeken in de tussenhersenen uitvoerde bij vrij rondlopende beesten, kon een groot aantal verschillende vormen van kauwen en likken aantonen. Wat opvalt bij de onderzoeken van Hess is het bestaan van een grote variatie in de latentietijd die varieert tussen $\frac{1}{2}$ en 120 sec.

Ofschoon momenteel algemeen wordt geaccepteerd dat de opgeroepen kauw- en likbewegingen bij prikkeling van de ventrale kern zijn terug te voeren tot prikkelingen van de afferente vezels vanuit de mondholte die projecteren naar het corticale kauwcentrum is het theoretisch niet uitgesloten dat nog andere systemen een rol spelen die de kauw- en likbewegingen veroorzaken.

Hiervoor zouden dan in aanmerking komen:

1. thalamo-striäre vezels;
2. afferente thalamo-hypothalamische vezels;
3. directe verbindingen van de thalamus met extrapyramidale systeem zonder tussenschakeling van de cortex.

IV. Het trigeminus complex

De drie perifere takken van de nervus trigeminus, te weten de nervus ophthalmicus, de nervus maxillaris en de nervus mandibularis verenigen zich in het ganglion semilunare Gasseri. De cellen van het ganglion zijn unipolair en projecteren naar twee sensorische kernen, de nucleus sensorius superior (in de Angelsaksische literatuur veelal genoemd de main sensorius) en de nucleus spinalis.

Van een aantal binnentredende zenuwvezels is het cellichaam niet in het ganglion gelegen, maar in de nucleus mesencephalicus.

Daarnaast komen een klein aantal vezels binnen, die rechtstreeks naar de nucleus spinalis lopen.

Het trigeminus kerncomplex is opgebouwd uit één motorische en vier sensorische kernen, die dubbelzijdig zijn aangelegd.

De meest rostrale kerngroep is de nucleus mesencephalicus, die verloopt vanaf de colliculi superiores tot in de pons (Pearson, 1949). Direct hieraan aansluitend ligt de motorische kern met lateraal hiervan op dezelfde hoogte de nucleus sensorius. De spinale kernformatie is voor het grootste gedeelte in de medulla oblongata gelegen en verloopt van hieruit naar het ruggemerg tot de segmenten C2 en C3.

De nucleus supratrigeminalis, ligt op gelijk rostrocaudaal niveau als de nucleus motorius en sensorius en kan worden beschouwd als een uitloper van deze laatste. Door de meer dorso-mediale ligging is haar area direct boven de nucleus motorius gelegen.

Een groot gedeelte van de hieronder beschreven gegevens zijn verkregen met behulp van dierexperimenten (met name bij de kat). Gezien de grote mate van overeenkomst in de neurofysiologische structuren van de mens en de kat, kunnen de gegevens van de kat met enig voorbehoud worden overgebracht op de mens.

De nucleus motorius van de nervus trigeminus (afb. 5)
De motor nucleus is gelegen in de pons. Binnen de kern bestaat een duidelijke topografische lokalisatie van de motorneuronen die de kauwspieren innervieren.

De bovenste kauwspieren zijn in het ventrale deel van de kern gelegen terwijl de onderste spieren in het dorsale deel liggen. De periorale spieren, pterygoïdeus, masseter en mylohyoïdeus liggen in het anteriore deel terwijl de tensor tympani, temporalis en digastricus anterior in het achterste deel zijn gesitueerd.

De musculus digastricus posterior is niet binnen de motorius vertegenwoordigd. Deze spier wordt vanuit de nucleus facialis accessorius, een kern die wordt beschouwd als een verlengstuk van de motorius, geïnnerveerd (Szentagothai, 1949; Jerge, 1964). Opvallend is, dat zowel de motorneuronen van de openers als de sluiters binnen één kernformatie voorkomen en dat een aantal spieren, die wel hun representatie in de motorius vinden, niet terug zijn te vinden in de nucleus mesencephalicus.

De nucleus mesencephalicus van de nervus trigeminus (afb. 5)

De cellen van de nucleus mesencephalicus zijn evenals de cellen van het ganglion Gasseri, neuronen van de eerste orde. Deze kern is de enige binnen het centrale zenuwstelsel waar zulke primaire sensibele neuronen worden aangetroffen. De cellen van de nucleus worden geactiveerd door rekking van de spierspoelen in de kaakelevatoren en pressoreceptoren van de elementen (Corbin, 1940; Jerge, 1963).

De pressoreceptoren type I die gelegen zijn in het parodontaal ligament van afzonderlijke elementen geven hun impulsen door naar het meest rostrale deel van de kern. In het daarop aansluitende deel komen signalen binnen van zogenaamde pressoreceptoren type II. Deze receptoren registreren drukveranderingen van verscheidene elementen en gedeelten van de gingiva (rondom deze elementen). Vanuit de spierspoelen van respectievelijk de m.m. masseter, temporalis en pterygoïdeus medialis wordt de nucleus mesencephalicus geïnformeerd over de rekkingstoestand van deze spieren. Via collateralen van de boven beschreven afferente vezels staat de mesencephalicus in direct contact met de motor nucleus. Hierdoor wordt een monosynaptische reflexboog gevormd die de grondslag is voor de jaw-jerk reflex (Sherrington, l.c., Jerge, 1963).

Daarnaast bezit de nucleus mesencephalicus nog een directe verbinding met de ipsilaterale motor nucleus van de infrahyoid spieren (het caudale gedeelte van de nucleus hypoglossus). Aangezien deze spiergroep beschouwd kan worden als antagonist van de kauwspieren kan worden verondersteld dat deze vezels een

inhiberende werking hebben; bij destructie van de nucleus mesencephalicus, zoals uitgevoerd door Szentagothai (1948), treedt niet alleen degeneratie op van de dikke afferente vezel die vanaf de annulospiraal loopt, maar ook vaak destructie van een dunne vezel die de flowerspray vormt in de spierspoel. Deze flowerspray verzorgt de innervatie van de intrafusale spierspoelvezels.

De nucleus supratrigeminalis (afb. 5)

Anatomisch wordt de nucleus supratrigeminalis als een afzonderlijke formatie beschouwd. Zij krijgt als enige van de sensorische trigeminuskernen informatie van hoger gelegen centra. Met behulp van micro-elektroden kon worden achterhaald dat er drie functionele celgroepen binnen de kern voorkomen:

- a. een groep van cellen die geactiveerd wordt door drukimpulsen van intra-orale structuren, zoals tanden, gingiva, palatum en tong;
- b. een celgroep die actief wordt als de kaak wordt geopend;
- c. een groep die een inhiberende activiteit vertoont eveneens bij opening van de kaak.

Niet geheel duidelijk kon worden bepaald door wat voor soort receptoren de impulsen worden doorgegeven naar de nucleus supratrigeminalis en waar zij precies gelokaliseerd zijn.

Op grond van deze fysiologische gegevens, de anatomische ligging en het voorkomen van soortgelijke kernformaties in het ruggemerg, beschreven door Kolmodin (l.c., Jerge, 1963b) wordt de nucleus supratrigeminalis als een kerngroep van interneuronen beschouwd, die een belangrijke rol speelt als schakelcentrum van de kaakreflexen (Takata, 1970).

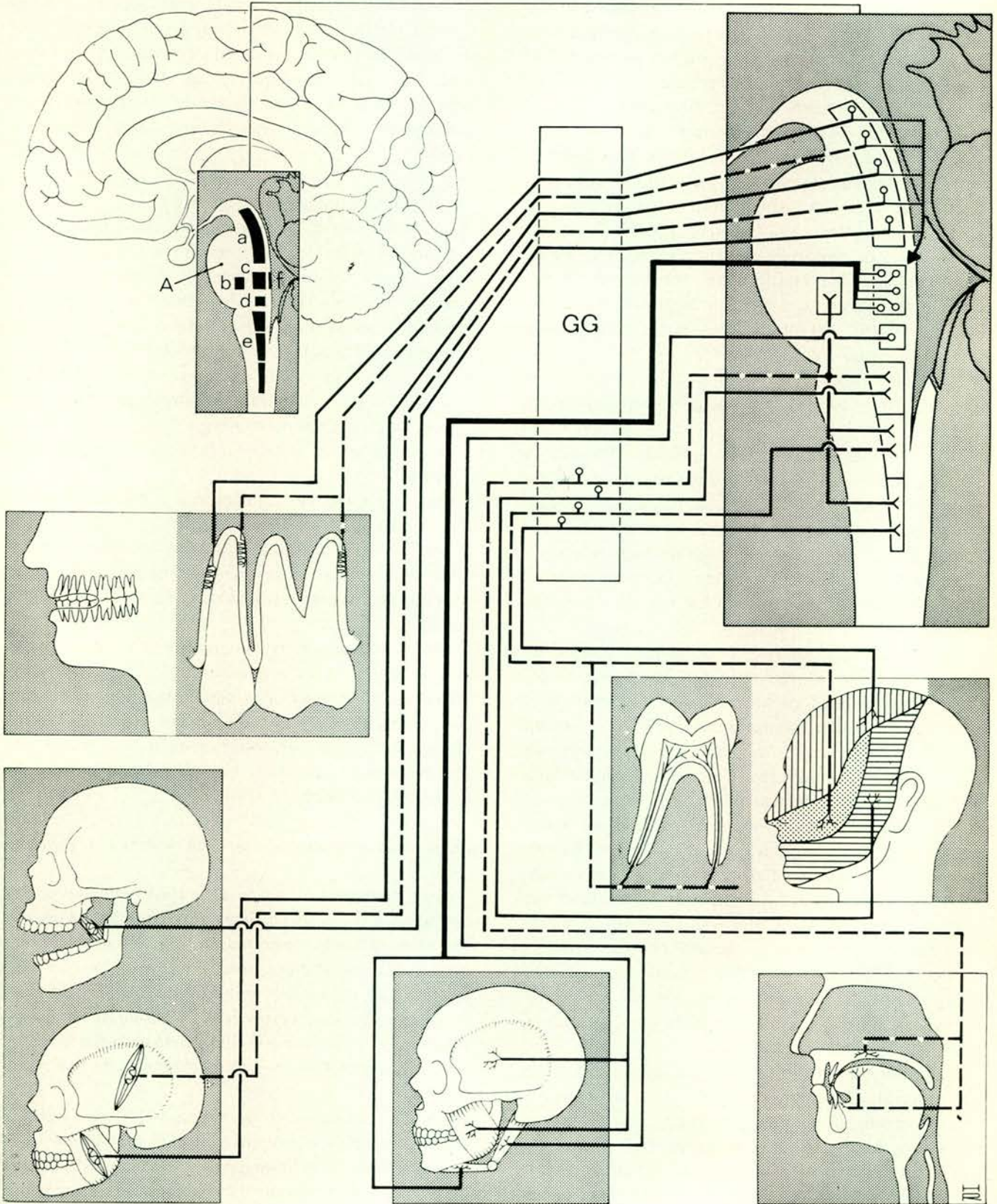
De nucleus sensorius superior van de nervus trigeminus (afb. 5)

Van de zenuwvezels die in deze kern binnenkomen is het soma gelegen in het ganglion semilunare Gasseri. De kern ontvangt tastimpulsen van het gehele orale gebied. Via collateralen staat de kern in directe verbinding met de nucleus spinalis. Vanuit de kern ontspringen secundaire vezels die na kruising de lemniscus trigeminalis gaan vormen, die op haar beurt weer in contact staat met de ventrale nucleus van de thalamus.

De nucleus spinalis van de nervus trigeminus (afb. 5)

Pijn- en temperatuurimpulsen uit de mondholte worden naar deze kern doorgegeven, waarbij signalen uit het gebied van de nervus ophthalmicus in het onderste

Afb. 5



derde deel worden geprojecteerd, impulsen uit de regio van de nervus mandibularis in het bovenste derde deel en pijn- en temperatuursignalen van de nervus maxillaris in het tussenliggende gebied.

Ook van hieruit verlopen secundaire vezels, die na kruising, via de lemniscus trigeminalis naar de ventrale thalamus verlopen.

Een van de eerste theorieën over het cyclisch kauwen berustte op een reciproke innervatie van de openers en sluiters van de kaak. De grondslag van deze reciproke innervatie wordt gevormd door de myotatische reflexboog met zijn collateralen. Een voorbeeld van deze spierinteractie is terug te vinden in het kniegevoel (Kawamura, 1964, 1968).

In de depressoren van de onderkaak echter blijken geen of een te gering aantal spierspoelen voor te komen, die het mogelijk maken dat een reciproke innervatie tot stand komt (Murphy, 1967). Op grond van deze bevindingen wordt dan ook geconcludeerd dat het cyclisch kauwen niet kan berusten op reciproke innervatie.

In 1964 werd door Jerge een nieuwe hypothese ontworpen om het cyclisch kauwen te kunnen verklaren (zie afb. 6). Hierbij werd uitgegaan van twee bestaande reflexen zoals eerder door Sherrington beschreven, te weten:

a. De jaw-jerk reflex (afb. 6A).

Deze reflex wordt op gang gebracht door een rekking van de elevatoren. Hierdoor worden de spierspoelen van de sluiters gerekt en zendt de annulospiraal signalen uit waardoor de rekking gevolgd wordt door een concentratie van de sluiters (Harrison, 1942).

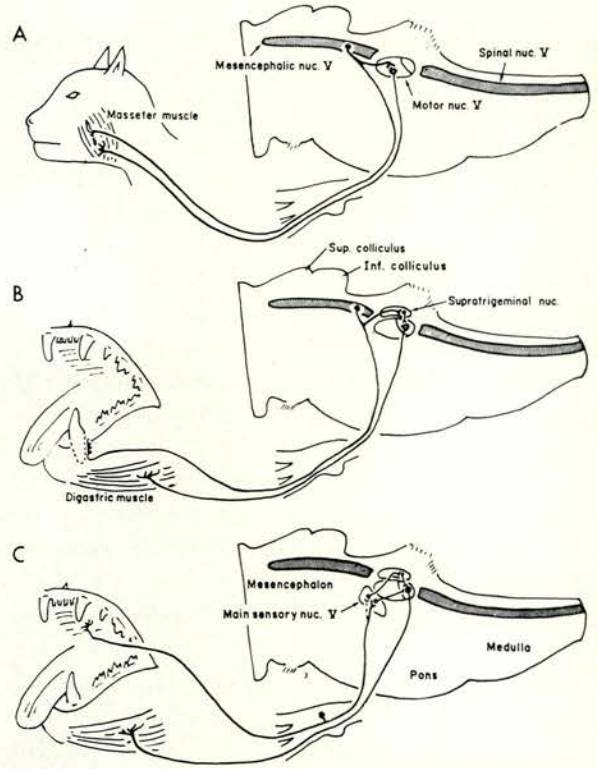
b. De openingsreflex (afb. 6B en C).

De openingsreflex wordt op gang gebracht door druk uit te oefenen op de elementen – zowel incisieven als cuspidaten – of op het voorste gedeelte van het harde palatum.

Het is niet precies bekend welke banen en kernen in het verloop van deze reflex betrokken zijn.

Afb. 5. Vereenvoudigde schematische weergave van een aantal verbindingen van de trigeminuskernen.

- a. nucleus mesencephalicus;
- b. nucleus sensorius;
- c. nucleus motorius;
- d. nucleus facialis accessorius;
- e. nucleus spinalis;
- f. nucleus supratrigeminalis;
- A = pons.
- GG = ganglion semilunare Gasseri.



Afb. 6. (Uit Jerge, C. R. (1964): The neurologic mechanism underlying cyclic jaw movements.)

- A. verloop van de jaw-jerk reflex;
- B. verloop van openingsreflex bij uitoefening van druk op de elementen;
- C. verloop van openingsreflex bij prikkeling van het palatum.

De cyclische interactie komt volgens Jerge (1964) tot stand doordat druk op de elementen of het palatum wordt uitgeoefend door bijvoorbeeld een voedselbrok. De openingsreflex wordt dan in werking gezet.

De sluitspiers worden gerekt en de spierspoelen hiervan zetten de myotatische reflex in actie waardoor de mond c.q. bek wordt gesloten.

Ten gevolge hiervan wordt opnieuw druk op de intra-orale receptoren uitgeoefend waardoor de cyclus wordt herhaald zolang er een voedselbrok tussen de elementen aanwezig is. Jerge geeft geen verklaring voor de willekeurige bewegingen.

Conclusie

Het kauwen is een gecompliceerd fysiologisch gebeu-

ren. Deze gecompliceerdheid wordt niet alleen veroorzaakt door het grote aantal organen en orgaanstructuren die direct bij het kauwen betrokken zijn, zoals de kauwspieren met hun verschillende receptoren, de elementen, het periodontium en de gingiva, maar ook door het reflectoire samenspel van deze organen met andere structuren zoals de tong en de farynx.

In de literatuur zijn een aantal kernen in de hersenen beschreven – zowel bij de mens als bij het dier – van waaruit met behulp van elektrische prikkels kauw- en likbewegingen kunnen worden opgeroepen. Op dit moment echter ontbreken nog veel gegevens niet alleen over de functie van de verschillende kernen maar ook over hun onderlinge relatie.

Eigen onderzoek bij katten toonde aan dat het mogelijk is bij prikkeling van de ventrale kern van de thalamus en het bulbaire gebied, ritmische gecoördineerde kauwbewegingen op te roepen.

Om tijdens de proefnemingen de invloed van de narcose te elimineren werden een 20-tal naaldelektroden bij de proefdieren chronisch geïmplant, waardoor bovendien de mogelijkheid bestond om de dieren over een langere periode (tot 6 maanden) te bestuderen. Bij sommige katten werden de naaldelektroden alleen in de ventrale thalamus geplaatst, bij andere verdeeld over de thalamus en de bulbaire gebieden.

Bij prikkeling van de ventrale kern van de thalamus traden kauw- en likbewegingen op, met gelijktijdig een sterke speekselsecretie.

Op dit moment echter kan nog niet worden vastgesteld of de thalamus fungeert als een zelfstandig kauwcentrum, of dat de kauwbewegingen secundair worden opgeroepen dat wil zeggen, dat het proefdier reageert op een aantal impulsen uit de mondholte die door de elektrische prikkel worden veroorzaakt.

Bij elektrische prikkeling in de pons waar zowel de sensorische als motorische kernen van de nervus trigeminus zijn gelegen, konden eveneens kauwbewegingen worden opgeroepen. Opvallend was, dat bij prikkelen in de thalamus geheel andere frequenties en stroomsterkten benodigd waren dan in de pons om de katten te laten kauwen.

Deze resultaten lijken de hypothese van Magnus te bevestigen, die stelde dat de organisatie van het kauwen zich afspeelt op drie niveaus, te weten:

a. Een *bulbair centrum*, waarbij de kernen van de nervus trigeminus, de nervus facialis en de nervus hypoglossus nauw zijn betrokken.

Dit centrum zou in staat zijn afferente impulsen vanuit de mondholte in wisselende innervaties voor

de verschillende kauwspieren om te zetten (of dit alleen gebeurt door gebruik te maken van een aantal orale reflexsystemen is niet duidelijk). Waar dit centrum echter precies is gelegen is thans nog niet bekend.

b. Een *centrum in de thalamus*. Hier vindt naast een selectie en omvorming van de binnenkomende informatie uit de mondholte, een „inpassen” van de impulsen in een sensibel „totaal”-beeld plaats.

c. Een *corticaal gebied*. Dit gebied oefent met behulp van de toestromende informatie uit de thalamus een controle uit op het verloop van de kauwcyclus. Bovendien worden van hieruit alle willekeurige kaak- en kauwbewegingen gestimuleerd (zetel van de willekeurige motoriek). Hiertoe zendt dit corticale gebied zijn impulsen via de pyramidebaan naar een bulbair centrum, of de vezels van de pyramidebaan synapteren direct met de motorische trigeminuskernen in de pons. Dit laatste is niet geheel duidelijk. Wel is gebleken dat dit corticale gebied een steeds grotere invloed gaat uitoefenen op de kauwcyclus naar mate het proefdier tot een hogere fylogenetische orde behoort.

Worden ten slotte de uit dierexperimenten verkregen gegevens vergeleken met klinische waarnemingen dan lijkt het zeer aannemelijk dat ook bij de mens een corticaal en een bulbair organisatiecentrum voor het kauwen bestaat.

Samenvatting:

Een aantal veel gebruikte onderzoeksmethoden van de neurofysiologie worden beschreven. Met behulp van deze methoden zijn in de loop der jaren zowel bij de mens als bij het dier een groot aantal gebieden in de hersenen aangetoond die in nauwe relatie staan met het „kauwen”. De belangrijkste gebieden hiervan zijn: de cerebrale cortex, de thalamus, de amandelkernen en de kernen van de nervus trigeminus. Deze structuren worden vervolgens besproken.

Tot slot worden een drietal „kauwtheorieën” kort geanalyseerd, te weten (1) die van Kawamura, (2) die van Jerge, (3) die van Magnus.

Tot slot worden een drietal „kauwtheorieën” kort geanalyseerd uitging van een reciproke innervatie tussen openers en sluiters, berust de hypothese van Jerge op een tweetal door Sherrington beschreven orale reflexen waarbij de kernen van de nervus trigeminus zijn betrokken. Magnus, wiens opvattingen steeds aannemelijker worden, veronderstelde dat de organisatie van het kauwen zich afspeelt op drie niveau's, te weten:

a. Een bulbair systeem waar een eenvoudige organisatie plaats vindt.

- b. Een thalamisch kernen systeem waar een inpassen van de impulsen uit de mondholte in een sensibel „totaal”-beeld plaatsvindt.
- c. Een corticaal gebied. Dit gebied oefent met behulp van de uit de thalamus toestromende informatie een controle uit op het verloop van de kauwcyclus. Bovendien worden van hieruit alle willekeurige kaak- en kauwbewegingen opgeroepen.

Summary:

Title: Neurophysiology of the chewing movements.

A number of research methods frequently used in neurophysiology are described. With these methods a great number of areas within the brain which are in close relation to the chewing movements have been discovered. The most important areas are: the cerebral cortex, the thalamus, the amygdala and the trigeminal nuclei. These structures are discussed.

Kawamura has stated that cyclic chewing movements start from a reciprocal relationship between the opening and closing muscles of the jaw. The hypothesis stated by Jerge is based on 2 oral reflexes which have been described by Sherrington, involving the trigeminal nuclei. Magnus has proposed that the organization of the chewing movements takes place on three levels:

1. A bulbar system in which a simple organization takes place.
2. A thalamic system in which one can fit in the impulses coming from the cavity of the mouth in a sensitive „total picture”.
3. A cortical jaw motor area. This area controls the course of the chewing cycles with the information coming from the thalamus as well as all voluntary jaw and chewing movements.

Literatuur:

1. *Anand, B. K., Brobeck, J.* (1952): Food intake and spontaneous activity of rats with lesions in the amygdaloid nuclei. *J. Neurophysiol.* 15: 421-430.
2. *Baldwin, M., Frost, L., Wood, C. D.* (1956): Investigation of the primate amygdala: Movements of the face and jaws. *Neurology* 6: 288-293.
3. *Brodal, A., Szabo, T., Torvik, A.* (1956): Corticofugal fibers to sensory trigeminal nuclei and nucleus of solitary tract. *J. Comp. Neurol.* 106: 527-555.
4. *Corbin, K. B., Harrison, F.* (1940): Function of mesencephalic root of the fifth cranial nerve. *J. Neurophysiol.* 3: 423-435.
5. *Gloor, P.* (1960): Amygdala. Handbook of physiology section 1: neurophysiology vol. II. American Physiological Society, Washington D.C. 1396-1420.
6. *Griffin, C. J.* (1965): Inhibition of the linguo-mandibular reflex. Part I. Golgi type organs of the pes menisci. *Aust. Dent. J.* 10: 376-383.
7. *Harrison, F., Corbin, K. B.* (1942): The central pathway for the jaw-jerk. *Amer. J. Physiol.* 135: 439-445.
8. *Hess, W. R.* (1943): Leck- und Kau-Automatismen bei elektrischer Reizung im Zwischenhirn. *Helv. Physiol. Acta* 1: 533-547.
9. *Hess, W. R., Akert, W.* (1951): Die corticale Repräsentation von Gesicht, Oral- und Pharyngealsphäre bei der Katze. *Helv. Physiol. Acta* 9: 269-289.
10. *Hilton, S., Zbrozyna, A.* (1963): Amygdaloid region for defence reactions and its efferent pathway to the brain stem. *J. Physiol. (London)* 165: 160-173.
11. *Jerge, C. R.* (1963a): The organization and function of the trigeminal mesencephalic nucleus. *J. Neurophysiol.* 26: 379-392.
12. *Jerge, C. R.* (1963b): The function of the nucleus supratrigeminalis. *Neurophysiol.* 26: 393-402.
13. *Jerge, C. R.* (1964): The neurologic mechanism underlying cyclic jaw movements. *J. Prosth. Dent.* 14: 667-681.
14. *Kawamura, Y.* (1964): Recent concepts of the physiology of mastication. *Advances Oral Biol.* 1: 77-109.
15. *Kawamura, Y., Tsukamoto, S.* (1960): Cortical and amygdaloid jaw movements. *Jap. J. Physiol.* 10: 471-488.
16. *Kawamura, Y.* (1968): Facial pain and mandibular dysfunction. Mandibular movement: Normal anatomy and physiology and clinical dysfunction. W. B. Saunders Company-London.
17. *Klopprogge, M. J. G. M.* (1971): A connector skull cap for neurophysiological studies. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 31: 282-283.
18. *Kuypers, H.* (1958): An anatomical analysis of corticobulbar connexions to the pons and lower brain stem in the cat. *J. Anat.* 92: 198-218.
19. *Magnus, W. O. C.* (1945): Über die Zentren für das Lecken und Kauen. *J. Psychiat. und Neurol.* 110: 193-235.
20. *Magoun, H. W., Ranson, S. W., Fisher, C.* (1933): Corticofugal pathways for mastication, lapping and other motor functions in the cat. *Arch. Neurol. Psychiat.* 30: 292-308.
21. *Murphy, T. R.* (1967): Shortening/inhibition of prime movers. *Brit. Dent. J.* 123: 578-584.
22. *Pearson, A. A.* (1949): The development and connections of the mesencephalic root of the trigeminal nerve in man. *J. Comp. Neurol.* 90: 1-46.
23. *Reinoso-Suárez, F.* (1961): Topografischer Hirnatlas der Katze für experimentale physiologische Untersuchungen. E. Merck A. G. Darmstadt.
24. *Schärer, P.* (1970): Untersuchungen zur motorischen Organisation der Kaubewegung beim Kaninchen. *Stoma* 23: 216-233.
25. *Shealy, C. N., Peele, T. L.* (1957): Studies on amygdaloid nucleus of cat. *J. Neurophysiol.* 20: 125-139.
26. *Smith, R. D., Marcarian, H. Q., Niemer, W. T.* (1967): Bilateral relationships of the trigeminal mesencephalic nuclei and mastication. *J. Comp. Neurol.* 131: 79-92.
27. *Szentogathai, J.* (1948): Anatomical considerations of monosynaptic reflex arcs. *J. Neurophysiol.* 11: 445-454.
28. *Szentogathai, J.* (1949): Functional representation in the motor trigeminal nucleus. *J. Comp. Neurol.* 90: 111-120.
29. *Takata, M., Kawamura, Y.* (1970): Neurophysiologic properties of the supratrigeminal nucleus. *Jap. J. Physiol.* 20: 1-11.
30. *Thomas, N. R.* (1969): Reflex mastication and its central control in the decerebrate rat. *J. Canad. Dent. Ass.* 35: 273.
31. *Ursin, H., Kaada, B. R.* (1960): Functional localization within the amygdaloid complex in the cat. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.* 12: 1-20.

Philips van Leydenlaan 25,
Nijmegen.