

Βασικές αρχές νευροφυσιολογικής οργάνωσης του στοματογναθικού συστήματος

Η. Καρκαζής*, Α. Κοσιώνη**

Δεν υπάρχει αμφιβολία ότι οι λειτουργίες του ΣΓΣ συνιστούν ένα περίπλοκο και λίαν ενδιαφέρον φυσιολογικό φαινόμενο όπως άλλωστε αποδεικνύεται και από την πληθώρα της προσφερόμενης διεθνούς βιβλιογραφίας. Παρά τις κάποιες δυσκολίες στην προσέγγιση των θεμάτων αυτών, η οδοντιατρική νευροφυσιολογία παρέχει τις βάσεις για την κατανόηση του τρόπου με τον οποίο οι επί μέρους λειτουργικοί δομικοί λίθοι του ΣΓΣ συσσωματούνται σε ένα άριστα και ιεραρχικά οργανωμένο σύστημα, που αποτελεί και το πεδίο δράσης του κάθε οδοντίατρου. Στην ανασκόπηση που ακολουθεί παρουσιάζονται ορισμένες βασικές γνώσεις ανατομίας του τριδύμου νεύρου, περιγράφονται οι υποδοχείς του ΣΓΣ με τις κεντρικές τους διασυνδέσεις, τα αντανακλαστικά του ΣΓΣ και οι διαφορές τους από τα νωτιαία αντανακλαστικά και τέλος δίνονται ορισμένες απόψεις για το μηχανισμό της μάστησης. Επίσης όπου αυτό είναι δυνατόν, παρουσιάζονται δεδομένα και από προσωπικές μας ερευνητικές εργασίες.

ελληνικά στοματολογικά χρονικά 38: 241-250, 1994

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Το ΣΓΣ, πεδίο δράσης όλων των οδοντιατρικών ειδικοτήτων, είναι ένα περίπλοκο σύστημα συνεργασίας ποικίλων ανατομικών στοιχείων υπό τον καθοδηγητικό έλεγχο του ΚΝΣ. Από την άλλη πλευρά η καθημερινή οδοντιατρική πράξη περιλαμβάνει αναπόφευκτες παρεμβάσεις σε τμήματα του ΣΓΣ που διαδραματίζουν καθοριστικό ρόλο τόσο στον προγραμματισμό διαφόρων βασικών λειτουργιών, όσο και στην ανάπτυξη παθολογικών καταστάσεων (λειτουργικές διαταραχές). Η κατανόηση λοιπόν των βασικών αρχών νευροφυσιολογικής οργάνωσης του ΣΓΣ αποτελεί την απαραίτητη προϋπό-

θεση για την οποιαδήποτε σωστή οδοντιατρική παρέμβαση. Το θέμα χωρίς αμφιβολία είναι τεράστιο και ανάλογη η σχετική βιβλιογραφία. Στη συνέχεια γίνεται μία αδρή και μόνο προσπάθεια περιγραφής των νευροανατομικών στοιχείων αλλά και των νευροφυσιολογικών μηχανισμών που καθορίζουν τη λειτουργική οργάνωση του ΣΓΣ.

ΕΓΚΕΦΑΛΙΚΗ ΣΥΖΥΓΙΑ, ΤΡΙΔΥΜΟ ΝΕΥΡΟ, ΣΥΝΟΠΤΙΚΑ ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΑΝΑΤΟΜΙΑΣ

Το τριδύμο νεύρο αποτελεί το κατ' εξοχήν αισθητικό νεύρο της στοματογναθοπρωσιατρικής χώρας ενώ παράλληλα δια της ελάσσονος μοίρας του νευρώνει κινητικά τους μαστητήριους μύες(1-5).

Αισθητική ρίζα - Αισθητικοί πυρήνες

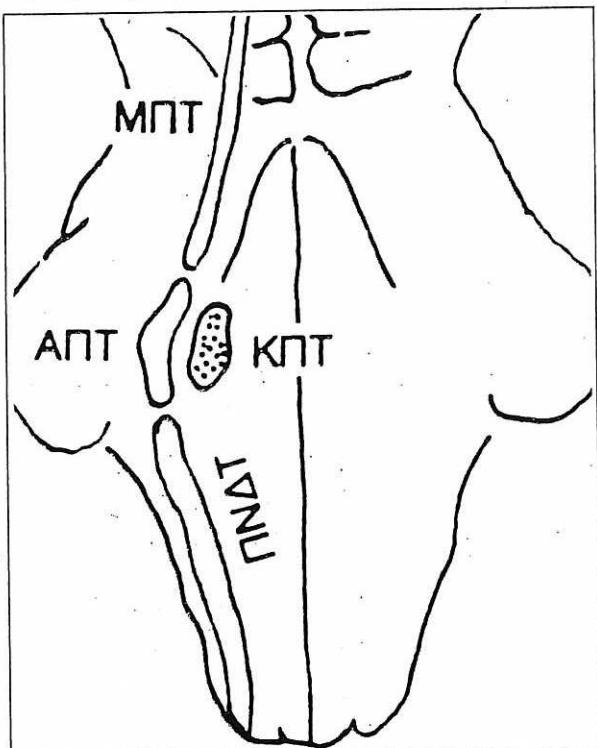
Ο εκφυτικός πυρήνας της αισθητικής (μείζονος) ρίζας του τριδύμου είναι το μηνοειδές γάγγλιο (Gasser) που εντοπίζεται στο Μεκέλειο εντύπωμα της κορυφής του

Λέξεις κλειδιά: Νευροφυσιολογία, Στοματογναθικό Σύστημα.

* Οδοντίατρος MSc. Επίκουρος Καθηγητής

** Οδοντίατρος MSc. Διδάκτωρ Πανεπιστημίου Αθηνών

λιθοειδούς οστού. Από άποψη μεγέθους είναι το μεγαλύτερο αισθητικό γάγγλιο του σώματος. Από τις περιφερικές ίνες του γαγγλίου σχηματίζονται οι τρείς αισθητικοί κλάδοι του τριδύμου δηλαδή το οφθαλμικό, το άνω γναθικό και τη αισθητική μοίρα του κάτω γναθικού νεύρου. Οι κεντρικές αποφυάδες των ψευδομονόπολων κυττάρων του συνενούμενες εισέρχονται στο στέλεχος του εγκεφάλου μέσω της κοιλιακής (πρόσθιας) επιφάνειας της γέφυρας και μετά από μικρή πορεία καταλήγουν στους αισθητικούς πυρήνες του τριδύμου που εκτείνονται υπό μορφήν επιψήκους δεσμίδας από το μέσο εγκέφαλο μέχρι το δεύτερο ή τρίτο αυχενικό νευροτόμο (Εικ. 1).



Εικ. 1. Σχηματική παράσταση της θέσης των πυρήνων του τριδύμου νεύρου σε διατομή του εγκεφαλικού στελέχους. ΜΠΤ: μεσεγκεφαλικός πυρήνας, ΑΠΤ: κύριος αισθητικός πυρήνας, ΚΠΤ: κινητική πυρήνας, ΠΝΔΤ: πυρήνας της νωτιαίας δεσμίδας (από Jerge CR 1964)

Μεσεγκεφαλικός πυρήνας του τριδύμου (ΜΠΤ)
Το άνω τμήμα της δεσμίδας αυτής εντοπίζεται στο μέσο εγκέφαλο και περιέχει τον ομώνυμο (μεσεγκεφαλικό) πυρήνα του τριδύμου. Ο πυρήνας αυτός, που παρουσιάζει μικροσκοπική υφή περιφερικού αισθητικού γαγγλίου, περιέχει τα κυτταρικά σώματα των ιδιοδεκτικών αισθητικών νευρώνων από τις μεικές ατράκτους του μαστητήρα, κροταφίτη και εσω πτερυγοειδή μυ καθώς και από ορισμένους μηχανούποδοδοχές του περιοδοντίου. Ο ΜΠΤ αποτελεί τη μοναδική περίπτωση όπου αισθητικά ψευδομονόπολα κύτταρα δεν βρίσκονται στην περιφέρεια αλλά εντός του ΚΝΣ. Οι περιφερικές αποφυάδες των κυττάρων του μεσεγκεφαλικού πυρήνα συμπορεύμενες με κινητικές ίνες προερχόμενες από τον κινητικό πυρήνα, φέρονται στην περιφέρεια μέσω του τρίτου

κλάδου του τριδύμου, ενώ οι κεντρικές αποφυάδες των μονόπολων κυττάρων του φέρονται σε ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα (οπτικός θάλαμος, σωματοαισθητικός φλοιός οπίσθιας κεντρικής έλικας, παρεγκεφαλίδα).

Κύριος αισθητικός πυρήνας (ΚΑΠ) και πυρήνας της νωτιαίας δεσμίδας

Στο μέσον περίπου της επιψήκους δεσμίδας εντοπίζεται ο κύριος αισθητικός πυρήνας του τριδύμου που δέχεται ερεθίσματα αφής και πίεσης από τους εξωδεκτικούς υποδοχείς του στοματικού βλεννογόνου και του δέρματος, ενώ στο κάτω τμήμα της δεσμίδας και στη συνέχεια του προηγούμενου πυρήνα σχηματίζεται ο νωτιαίος αισθητικός πυρήνας ή πυρήνας της νωτιαίας (κατίούσας) δεσμίδας του τριδύμου. Στα κύτταρα του πυρήνα αυτού καταλήγουν ίνες που μεταφέρουν ερεθίσματα πόνου και θερμοκρασίας. Τα ερεθίσματα και από τους δύο αυτούς πυρήνες καταλήγουν μέσω του λημνίσκου του τριδύμου στο θάλαμο και τέλος με τις θαλαμοφλοιώδεις ίνες στο σωματοαισθητικό φλοιό της οπίσθιας κεντρικής έλικας του εγκέφαλου.

Κινητική ρίζα - κινητικός πύρήνας (ΚΠΤ)

Ο εκφυτικός πυρήνας της κινητικής ρίζας του τριδύμου είναι ο κινητικός πυρήνας στη γέφυρα του εγκεφάλου. Εντοπίζεται εμπρός και πλάγια του κύριως αισθητικού πυρήνα με τον οποίον παρουσιάζει νευρικές διασυνδέσεις. Τα κυτταρικά σώματα του πυρήνα αυτού διατάσσονται τοπογραφικά ανάλογα με τους μύες τους οπόλους νευρούν. Επίσης τα κύτταρά του σχηματίζουν μονοσυναπτικά αντανακλαστικά με ίνες από το μεσεγκεφαλικό πυρήνα. Η κινητική ρίζα του τριδύμου αναδύεται από την κοιλιακή (πρόσθια) επιφάνεια της γέφυρας και στη συνέχεια πορεύεται από κοινού μέσω του ωοειδούς τρήματος με το τρίτο κλάδο του τριδύμου διαμορφώνοντας έτσι το κάτω γναθικό νεύρο (αισθητικό και κινητικό).

Παρατηρήσεις

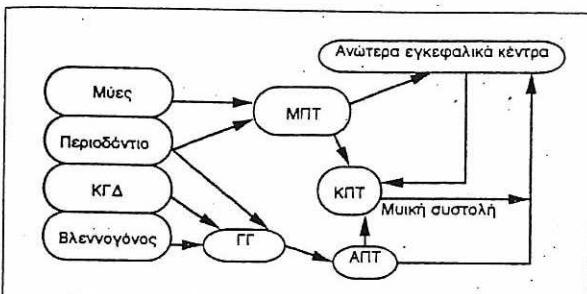
Χωροταξικά οι αισθητικοί και κινητικοί πυρήνες των κρανιακών νεύρων στο στέλεχος του εγκεφάλου βρίσκονται σε στενή σχέση μεταξύ τους και μάλιστα αλληλοσυνδέονται με μεγάλο αριθμό ενδιάμεσων νευρώνων, κάτι που εξασφαλίζει την ανατομική βάση για τη ρύθμιση των αντανακλαστικών δραστηριοτήτων του ΣΓΣ όπως θα δούμε και στη συνέχεια(6).

Βλάβες στην περιοχή του στελέχους είναι δυνατόν να παραβλάψουν τους πυρήνες του τριδύμου, με αποτέλεσμα ανάλογες κλινικές εκδηλώσεις όπως ομόπλευρη μετακίνηση της κάτω γνάθου λόγω παράλυσης των μαστητών μυών, αισθητικές διαταραχές των νευρώνων περιοχών, διαταραχή του μυστατικού αντανακλαστικού της κάτω γνάθου, διαταραχή του αντανακλαστικού του κερατοειδούς και τέλος ιδιοπαθή νευραλγία του τριδύμου για την οποία έχουν ενοχοποιηθεί αλλοιώσεις του Γαστέρειου γάγγλιου και της νωτιαίας δεσμίδας του τριδύμου(7,8).

ΟΙ ΥΠΟΔΟΧΕΙΣ ΤΟΥ ΣΓΣ ΚΑΙ ΟΙ ΚΕΝΤΡΙΚΕΣ ΤΟΥΣ ΔΙΑΣΥΝΔΕΣΕΙΣ

Οι υποδοχείς του ΣΓΣ με βάση τόσο την τοπογραφική τους εντόπιση όσο και το λειτουργικό τους προσδιορισμό, είναι δυνατόν να διαιρεθούν σε δύο μεγάλες κατη-

γορίες α. τους ιδιοδεκτικούς υποδοχείς και β. τους εξωδεκτικούς υποδοχείς(9,10) (Εικ. 2).



Εικ. 2. Υποδοχείς του ΣΓΣ και οι κεντρικές τους διασυνδέσεις.
ΚΓΔ: κροταφογναθική διάρροη, ΓΓ: Γασσέρειο γάγγλιο

ΙΔΙΟΔΕΚΤΙΚΟΙ ΥΠΟΔΟΧΕΙΣ (PROPRIOCEPTORS)

Ως ιδιοδεκτική αισθητικότητα γενικά περιγράφεται η αντίληψη της θέσης και κίνησης του σώματος ή τημημάτων αυτού (κιναισθησία - *kīn(a)esthesia* ή *dynamic proprioception*) στη βάση πληροφοριών από εξειδικευμένους υποδοχείς (ιδιοδεκτικοί υποδοχείς) που εντοπίζονται στους μύες, στους τένοντες, στις αρθρώσεις και ειδικά για το στοματογναθικό σύστημα και στο περιοδόντιο. Οι υποδοχείς αυτοί είναι οι μυϊκές άτρακτοι, οι μηχανούποδοχείς του περιοδοντίου και τέλος οι υποδοχείς της ΚΓΔ.

Μυϊκές άτρακτοι

Οι υποδοχείς των μυών της μάστησης είναι μυϊκές άτρακτοι. Παρά τη σχετική ομοιότητά τους με τις μυϊκές άτρακτους άλλων μυών του σώματος, διαφέρουν τόσο στην εμβρυολογική τους προέλευση, όσο και στις κεντρικές τους διασυνδέσεις(11). Εντοπίζονται στον κροταφίτη, μαστητήρα και έσω πτερυγοειδή ενώ αμφιβοληθεωρείται η παρουσία τους στον έξω πτερυγοειδή και στους καταπόντες την κάτω γνάθο μύες. Ο ρόλος τους εντοπίζεται στη διαρκή καταγραφή και ρύθμιση του μήκους των μυών, μέσω αντανακλαστικών μηχανισμών και ειδικότερα του μυοτατικού αντανακλαστικού.

Κεντρικές διασυνδέσεις

Τα κυτταρικά σώματα των Ια αισθητικών ινών που προέρχονται από τις μυϊκές άτρακτους είναι μεγάλα ψευδομονόπολα κύτταρα χωρίς δενδρίτες, που εντοπίζονται στον μεσεγκεφαλικό πυρήνα του τριδύμου(12-14). Ήδη από τη δεκαετία του 1940 ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες είχαν δείξει ηλεκτρική δραστηριότητα στον ΜΠΤ μετά από διάταση των μαστητήρων μυών, ή αντίστροφα σύσπαση των σύστοιχων μυών μετά από ερεθίσμα της μεσεγκεφαλικής ρίζας του τριδύμου(15). Είναι επίσης χαρακτηριστικό ότι τα κυτταρικά αυτά σώματα, όπως τουλάχιστον φαίνεται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, σχηματίζουν συμπλέγματα έτσι ώστε η στενή διασύνδεσή τους να διευκολύνει τη μεγέθυνση και ρύθμιση του αισθητικού σήματος που φθάνει εκεί πριν την είσοδο στον ΚΠΤ ή στα ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα(16,17). Υπάρχουν ενδείξεις ότι τα κυτταρικά σώματα παρουσιάζουν

τοπογραφική διάταξη ανάλογα με τους μύες που εκπροσωπούν (σωματοτοπική οργάνωση) παρά τις αντίθετες απόψεις(18). Παρά το γεγονός ότι ο ΜΠΤ φαίνεται να περιέχει σώματα αισθητικών νευρικών ινών από μύες της σύστοιχης πλευράς, υπάρχουν ενδείξεις ότι δέχεται αισθητική τροφοδότηση και από μύες της άλλης πλευράς. Οι Kubota et al 1981 σε πειράματα σε ζώα έδειξαν αμφίπλευρη ασύμμετρη ατροφία στα κύτταρα των μεσεγκεφαλικών πυρήνων αλλά και σύστοιχη ατροφία των μυϊκών άτρακτων μετά από ετερόπλευρη τενοντοτομία στο μαστητήρα και κροταφίτη. Επίσης μετά από ετερόπλευρη έγχυση HRP (horseradish peroxidase) στους ανωτέρω μύες, HRP-σεσημασμένα κύτταρα εντοπίσθηκαν αμφίπλευρα στους μεσεγκεφαλικούς πυρήνες(19).

Υποδοχείς του περιοδοντίου

Οι υποδοχείς του περιοδοντίου περιλαμβάνουν α. τους μηχανούποδοχείς (ταχείας και βραδείας εξοικείωσης) για την αντίληψη της αφής αλλά και των μηχανικών ερεθισμάτων επί των δοντιών, με δυνατότητα προσδιορισμού τόσο της έντασης όσο και της κατεύθυνσης του ερεθίσματος και β. τις μη εξειδικευμένες νευρικές απολύτες για την αισθηση του πόνου και ενδεχομένως τον αυτόνομο αγγειοκινητικό έλεγχο των τριχοειδών. Στον ευρύτερο χώρο της περιοδοντικής αισθητικής τροφοδότησης, συνήθως περιλαμβάνονται οι φερόμενες ως μηχανούποδοχείς τύπου Golgi-Mazzoni του περιοστέου της φανιακής απόφυσης, καθώς και οι εξωδεκτικοί υποδοχείς των παρακειμένων ούλων(20). Ευρήματα με ίδιατερο κλινικό ενδιαφέρον είναι α) η μεγαλύτερη ευαισθησία και διακριτική ευχέρεια των πρόσθιων δοντιών και ίδιατερα των κυνοδόντων β) η μεγαλύτερη ευαισθησία των δοντιών σε πλάγιες παρά σε παράλληλες προς τον επιμήκη άξονα δυνάμεις και γ) οι ενδείξεις για ελάττωση της ιδιοδεκτικής ευαισθησίας των δοντιών με νεκρό πολφό(21).

Κεντρικές διασυνδέσεις

Τα κυτταρικά σώματα των κεντρομόλων ινών των περιοδοντικών υποδοχέων εντοπίζονται κυρίως στο Γασσέρειο γάγγλιο αλλά και στον ΜΠΤ. Στο Γασσέρειο γάγγλιο τα κυτταρικά σώματα είναι ψευδομονόπολα κύτταρα των οποίων οι κεντρικές διασυνδέσεις διέρχονται από τον κύριο ΑΠΤ και τον ΠΝΔ. Συγκεκριμένα το 85% των κυτταρικών σωμάτων στο Γασσέρειο γάγγλιο (που προέρχονται από περιοδοντικούς υποδοχείς, αλλά και εξωδεκτικούς μηποδοχείς του βλεννογόνου των ούλων και του δέρματος) προβάλονται στον ΠΝΔ(22,23). Ιστολογικές μελέτες έχουν δείξει την τοπογραφική διάταξη των κυτταρικών σωμάτων στο Γασσέρειο γάγγλιο, ανάλογα με την ανατομική περιοχή που εκπροσωπούν (σωματοτοπική οργάνωση) και συγκεκριμένα το άνω και και κάτω γναθικό νεύρο εντοπίζονται ραχιαία του οφθαλμικού κλάδου. Στον ΜΠΤ τα κυτταρικά σώματα των περιοδοντικών υποδοχέων εντοπίζονται κυρίως στο ουραίο τμήμα του πυρήνα ενώ μελέτες με ηλεκτρονικό μικροσκόπιο έχουν δείξει την ύπαρξη συζεύξεων μεταξύ των κυτταρικών σωμάτων γεγονός ιδιαίτερα σημαντικό για τη λειτουργική οργάνωση των αντανακλαστικών μηχανισμών(24,25,26,27,28).

ανασκόπηση

Υποδοχείς της ΚΓΔ

Οι υποδοχείς της ΚΓΔ έχουν τύχει ιδιαίτερης προσοχής από πολλά χρόνια όχι μόνο λόγω του ρόλου που διαδραματίζουν κατά τη λειτουργία του ΣΓΣ, αλλά και της πιθανής εμπλοκής τους στην ανάπτυξη δυσλειτουργικών φαινομένων(29). Οι υποδοχείς της ΚΓΔ ενέχονται α) σε μηχανισμούς αντίληψης της θέσης και της κίνησης της κάτω γνάθου καθώς και της διάκρισης του μεγέθους αντικειμένων στη στοματική κοιλότητα και β) στον αντανακλαστικό έλεγχο της μικής συμπεριφοράς και την μέσω αυτού ρύθμιση της θέσης στάσης της κάτω γνάθου (πάραλληλα βέβαια με άλλους μηχανισμούς). Οι υποδοχείς των ΚΓΔ εντοπίζονται κατά κοινή παραδοχή στις πλάγιες καί την οπίσθια μοίρα του αρθρικού θυλάκου και στον κροταφικό σύνδεσμο ενώ αμφίβολη θεωρείται η παρουσία τους στην περιφέρεια του διάρθρου δίσκου. Σύμφωνα με την ιστολογική τους δομή αλλά και το λειτουργικό τους προσφορισμό οι υποδοχείς της ΚΓΔ χωρίζονται σε 4 κατηγορίες(30): α. τα σωμάτια Ruffini, στατικούς μηχανούποδοχείς που σχετίζονται με τη θέση στάσης της κάτω γνάθου, β. τα σωμάτια Vater-Pacini, δυναμικούς μηχανούποδοχείς για την ανίχνευση και τον έλεγχο της κίνησης των ανατομικών στοιχείων της άρθρωσης, γ. τα τενόντια όργανα του Golgi, στατικούς μηχανούποδοχείς κυρίως για την προσασία από μπερέκταση των συνδεσμικών στοιχείων (π.χ. στο χασμουρητό) και δ. ελεύθερες νευρικές απολήξεις, ως υποδοχείς πόνου επίσης με προστατευτικό χαρακτήρα.

Κεντρικές διασυνδέσεις

Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες αλλά και μελέτες με τη χρήση της horseradish peroxidase έχουν δείξει ότι τα κυτταρικά σώματα των μηχανούποδοχέων της ΚΓΔ εντοπίζονται στο Γασσέρειο γάγγλιο(31). Οι αισθητικές ώσεις από τους μηχανούποδοχείς της ΚΓΔ μεταφέρονται στην συνέχεια μέσω του τρίτου κλάδου του τριδύμου και του Γασσέρειου γαγγλίου στους ΑΠΤ και ΠΝΔ και από εκεί είτε α) στον ΚΠΤ και στην περιφέρεια με την πιθανή εκδήλωση αντανακλαστικής κινητικής συμπεριφοράς (articular reflexogenic mechanisms) είτε β) σε ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα(32-34).

ΕΞΩΔΕΚΤΙΚΟΙ ΥΠΟΔΟΧΕΙΣ (EXTEROCEPTORS)

Οι υποδοχείς αυτοί που εντοπίζονται στο στοματικό βλεννογόνο ενεργοποιούνται από ερεθίσματα του αμέσου εξωτερικού περιβάλλοντος και δίδουν γέννεση σε κατά κανόνα συνειδητές αντιδράσεις(9,10). Περιλαμβάνουν τις ελεύθερες νευρικές απολήξεις για την αδρή αντίληψη της αφής και του επιφανειακού πόνου, τις κορύννες του Krause για την αντίληψη του ψυχρού που εκτός από το βλεννογόνο εντοπίζονται στους τένοντες και στους συνδέσμους, τα σωμάτια του Meissner με εντόπιση στα χείλη και στην κορυφή της γλώσσας για την αντίληψη της αφής και την ικανότητα διάκρισης μεταξύ διαφορετικών απτικών ερεθισμάτων, τα σωμάτια του Merkel για την αντίληψη της αφής στο βλεννογόνο και τη γλώσσα και τέλος τα σωμάτια Ruffini για την αντίληψη της πίεσης και του θερμού.

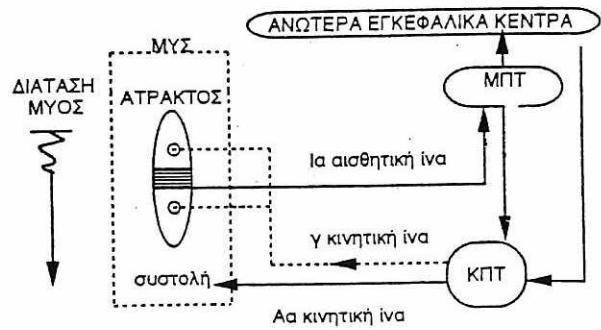
Κεντρικές διασυνδέσεις

Όπως έχουμε και άλλού τονίσει η αισθητική πληροφορηση από το στοματικό βλεννογόνο αποτελεί αναπό-

σταστο κομμάτι του νευρωνικού δικτύου που καθορίζει την κινητική συμπεριφορά των επί μέρους τημάτων του ΣΓΣ(35). Ιδιαίτερα σημαντικός μάλιστα φαίνεται να είναι ο ρόλος των εξωδεκτικών υποδοχέων στο νευρομύκιο έλεγχο των κινητών προσθετικών εργασιών. Κατά κανόνα τα κυτταρικά σώματα των εξωδεκτριών αισθητικών ινών του τριδύμου εντοπίζονται στο Γασσέρειο γάγγλιο. Στη συνέχεια, όπως προαναφέραμε, σημαντικό ποσοστό των αισθητικών αυτών ώσεων οδηγείται στον ΑΠΤ και τον ΠΝΔΤ. Από τους εξωδεκτικούς υποδοχείς του στοματικού βλεννογόνου, ιδιαίτερη λειτουργική σημασία φαίνεται πάως έχουν οι υποδοχείς των ούλων. Χρώστη των κυττάρων του Γασσέρειου γάγγλιου με tritiated L proline οδήγησε εκτός από τη σήμανση τημάτου της περιοδοντικής μεμβράνης και σε σήμανση σημαντικού τημάτου των ελεύθερων ούλων(36). Ανάλογες μελέτες έχουν δείξει την παράλληλη με τους περιοδοντικούς υποδοχείς ενεργοποίηση και των εξωδεκτικών υποδοχέων των ούλων, κατά την ελαφρά μετακίνηση των δοντιών(37).

ΤΑ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΣΓΣ

Ερεθίσματα από τους υποδοχείς που περιγράψαμε μπορούν να προκαλέσουν την έκλυση αντανακλαστικών στο ΣΓΣ. Η πληθώρα και η ποικιλομορφία των υποδοχέων αυτών έμμεσα υποδηλώνει ότι ο νευρικοί μηχανισμοί που ελέγχουν την κίνηση της γνάθου παρουσιάζουν εξειδικευμένα χαρακτηριστικά που τους έχει χαρίζουν από εκείνους του υπόλοιπου σώματος. Από τις πρώτες αναφορές αντανακλαστικών στο ΣΓΣ είναι εκείνες του Sherrington (1917) που περιέγραψε σε απεγκεφαλισμένες γάτες το αντανακλαστικό ανάστασης της κάτω γνάθου σαν απάντηση σε ενδοστοματικό ερεθίσμα(38). Τα κινητικά κύτταρα που διεγείρονται κατά την έκλυση των αντανακλαστικών του ΣΓΣ βρίσκονται στον ΚΠΤ, η δε μική συστολή που προκύπτει προκαλεί κίνηση της γνάθου σε κάθετο επίπεδο (ανάσταση-κατάσπαση) ή σε οριζόντιο επίπεδο (πλάγιες-προσθοτίσθιες κινήσεις). Τα περισσότερα μελετημένα αντανακλαστικά του ΣΓΣ είναι: α. το μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου (jaw jerk reflex) β. το αντανακλαστικό αποφόρτισης των αναστώντων μυών (unloading reflex) γ. το αντανακλαστικό διάνοιξης του στόματος (jaw opening reflex) δ. το αντανακλαστικό οδοντικής επαφής (tooth contact reflex) και ε. τα οριζόντια αντανακλαστικά της γνάθου (horizontal jaw reflexes).



Εικ. 3. Το δυναμικό μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου. Η γκινητική δραστηριότητα ρυθμίζει την ευαισθησία των μικών ατράκτων.

Υποδοχείς της ΚΓΔ

Οι υποδοχείς της ΚΓΔ έχουν τύχει ιδιαίτερης προσοχής από πολλά χρόνια όχι μόνο λόγω του ρόλου που διαδραματίζουν κατά τη λειτουργία του ΣΓΣ, αλλά και της πιθανής εμπλοκής τους στην ανάπτυξη δυσλειτουργικών φαινομένων(29). Οι υποδοχείς της ΚΓΔ ενέχονται α) σε μηχανισμούς αντίληψης της θέσης και της κίνησης της κάτω γνάθου καθώς και της διάκρισης του μεγέθους αντικειμένων στη στοματική κοιλότητα και β) στον αντανακλαστικό έλεγχο της μυϊκής συμπεριφοράς και την μέσω αυτού ρύθμιση της θέσης στάσης της κάτω γνάθου (παράλληλα βέβαια με άλλους μηχανισμούς). Οι υποδοχείς των ΚΓΔ εντοπίζονται κατά κοινή παραδοχή στις πλάγιες και την οπίσθια μοίρα του αρθρικού θυλάκου και στον κροταφικό σύνδεσμο ενώ αμφίβολη θεωρείται η παρουσία τους στην περιφέρεια του διάρθρου δίσκου. Σύμφωνα με την ιστολογική τους δομή αλλά και το λειτουργικό τους προσορισμό οι υποδοχείς της ΚΓΔ χωρίζονται σε 4 κατηγορίες(30): α. τα σωμάτια Ruffini, στατικούς μηχανούποδοχείς που σχετίζονται με τη θέση στάσης της κάτω γνάθου, β. τα σωμάτια Vater-Pacini, δυναμικούς μηχανούποδοχείς για την ανίχνευση και τον έλεγχο της κίνησης των ανατομικών στοιχείων της άρθρωσης, γ. τα τενόντια όργανα του Golgi, στατικούς μηχανούποδοχείς κυρίως για την προστασία από υπερέκταση των συνδεσμικών στοιχείων (π.χ. στο χασμουρητό) και δ. ελεύθερες νευρικές απολήξεις, ως υποδοχείς πόνου επίσης με προστατευτικό χαρακτήρα.

Κεντρικές διασυνδέσεις

Ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες αλλά και μελέτες με τη χρήση της horseradish peroxidase έχουν δείξει ότι τα κυτταρικά σώματα των μηχανούποδοχέων της ΚΓΔ εντοπίζονται στο Γασσέρειο γάγγλιο(31). Οι αισθητικές ώσεις από τους μηχανούποδοχείς της ΚΓΔ μεταφέρονται στην συνέχεια μέσω του τρίτου κλάδου του τριδύμου και του Γασσέρειου γαγγλίου στους ΑΠΤ και ΠΝΔ και από εκεί είτε α) στον ΚΠΤ και στην περιφέρεια με την πιθανή εκδήλωση αντανακλαστικής κινητικής συμπεριφοράς (articular reflexogenic mechanisms) είτε β) σε ανώτερα εγκεφαλικά κέντρα(32-34).

ΕΞΩΔΕΚΤΙΚΟΙ ΥΠΟΔΟΧΕΙΣ (EXTEROCEPTORS)

Οι υποδοχείς αυτοί που εντοπίζονται στο στοματικό βλεννογόνο ενεργοποιούνται από ερεθίσματα του αμέσου εξωτερικού περιβάλλοντος και δίδουν γέννεση σε κατά κανόνα συνειδητές αντιδράσεις(9, 10). Περιλαμβάνουν τις ελεύθερες νευρικές απολήξεις για την αδρή αντίληψη της αφής και του επιφανειακού πόνου, τις κορύνες του Krause για την αντίληψη του ψυχρού που εκτός από το βλεννογόνο εντοπίζονται στους τένοντες και στους συνδέσμους, τα σωμάτια του Meissner με εντόπιση στα χειλή και στην κορυφή της γλώσσας για την αντίληψη της αφής και την ικανότητα διάκρισης μεταξύ διαφορετικών απτικών ερεθισμάτων, τα σωμάτια του Merkel για την αντίληψη της αφής στο βλεννογόνο και τη γλώσσα και τέλος τα σωμάτια Ruffini για την αντίληψη της πίεσης και του θερμού.

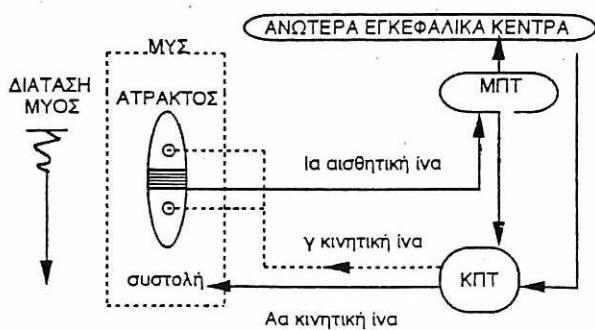
Κεντρικές διασυνδέσεις

Όπως έχουμε και αλλού τονίσει η αισθητική πληροφόρηση από το στοματικό βλεννογόνο αποτελεί αναπό-

σταστο κομμάτι του νευρωνικού δικτύου που καθορίζει την κινητική συμπεριφορά των επί μέρους τμημάτων του ΣΓΣ(35). Ιδιαίτερα σημαντικός μάλιστα φαίνεται να είναι ο ρόλος των εξωδεκτικών υποδοχέων στο νευρομυϊκό έλεγχο των κινητών προσθετικών εργασιών. Κατά κανόνα τα κυτταρικά σώματα των εξωδέκτριων αισθητικών ινών του τριδύμου εντοπίζονται στο Γασσέρειο γάγγλιο. Στη συνέχεια, όπως προαναφέραμε, σημαντικό ποσοστό των αισθητικών αυτών ώσεων οδηγείται στον ΑΠΤ και τον ΠΝΔΤ. Από τους εξωδεκτικούς υποδοχείς του στοματικού βλεννογόνου, ιδιαίτερη λειτουργική σημασία φαίνεται πως έχουν οι υποδοχείς των ούλων. Χρώστη των κυττάρων του Γασσέρειου γάγγλιου με tritiated L proline ο δύρησης εκτός από τη σήμανση τμήματος της περιοδοντικής μεμβράνης και σε σήμανση σημαντικού τμήματος των ελεύθερων ούλων(36). Ανάλογες μελέτες έχουν δείξει την παράλληλη με τους περιοδοντικούς υποδοχείς ενεργοποίηση και των εξωδεκτικών υποδοχέων των ούλων, κατά την ελαφρά μετακίνηση των δοντιών(37).

ΤΑ ΑΝΤΑΝΑΚΛΑΣΤΙΚΑ ΤΟΥ ΣΓΣ

Ερεθίσματα από τους υποδοχείς που περιγράψουμε μπορούν να προκαλέσουν την έκλυση αντανακλαστικών στο ΣΓΣ. Η πληθώρα και η ποικιλομορφία των υποδοχών αυτών έμμεσα υποδηλώνει ότι οι νευρικοί μηχανισμοί που ελέγχουν την κίνηση της γνάθου παρουσιάζουν εξειδικευμένα χαρακτηριστικά που τους ξεχωρίζουν από εκείνους του υπόλοιπου σώματος. Από τις πρώτες αναφορές αντανακλαστικών στο ΣΓΣ είναι εκείνες του Sherrington (1917) πόιο περιέγραψε σε απεγκεφαλισμένες γάτες το αντανακλαστικό ανάσπασης της κάτω γνάθου σαν απάντηση σε ενδοστοματικό ερεθισμό(38). Τα κινητικά κύτταρα που διεγείρονται κατά την έκλυση των αντανακλαστικών του ΣΓΣ βρίσκονται στον ΚΠΤ, η δε μυϊκή συστολή που προκύπτει προκαλεί κίνηση της γνάθου σε κάθετο επίπεδο (ανάσπαση-κατάσπαση) ή σε οριζόντιο επίπεδο (πλάγιες-πρόσθιοισθεις κινήσεις). Τα περισσότερα μελετημένα αντανακλαστικά του ΣΓ είναι: α. το μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου (jaw jerk reflex) β. το αντανακλαστικό αποφόρτισης των αναστώντων μυών (unloading reflex) γ. το αντανακλαστικό διάνοιξης του στόματος (jaw opening reflex) δ. το αντανακλαστικό οδοντικής επαφής (tooth contact reflex) και ε. τα οριζόντια αντανακλαστικά της γνάθου (horizontal jaw reflexes).



Εικ. 3. Το δυναμικό μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου. Η γκινητική δραστηριότητα ρυθμίζει την ευαισθησία των μυϊκών ατράκτων.

Το μυοτατικό αντανακλαστικό (jaw-jerk reflex)

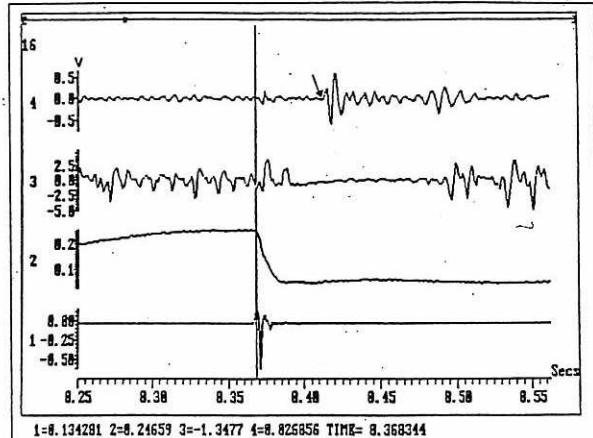
Το μυοτατικό αντανακλαστικό θεωρείται ως ένας από τους κύριους σταθεροποιητές της θέσης της κάτω γνάθου προς την άνω κατά την κίνηση (τρέξιμο, αναπήδηση) ενώ παράλληλα συμμετέχει με άλλους μηχανισμούς στη διατήρηση της θέσης ανάπτυσης(39-41). Πειραματικά το μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου εκλύεται με απότομο χτύπημα στην περιοχή της γενειακής σύμφυσης.

Πρόκειται περί μονοσυναπτικού αντανακλαστικού και έχει καταγραφεί κυρίως στο μαστήρα και τον κροταφίτη, όπως άλλωστε έχουμε δείξει και σε σχετικές ερευνητικές μας προσπάθειες(42,43).

Η νευρωνική του οδός περιλαμβάνει τη μεταφορά κεντρομόλων δυναμικών ενεργειάς μέσω των λαϊσθητικών ινών στον ΜΠΤ. Στη συνέχεια τα δυναμικά μεταφέρονται με παράπλευρους κλάδους στον ΚΠΤ και προκαλούν μετά από περίπου 6 msec διέγερση των α-κινητικών κυττάρων και συστολή των εξωκαψικών μυϊκών ινών (Εικ. 3). Ωστόσο ο οδός διέγερσης των μυϊκών ατράκτων δεν παραμένει πάντα σταθερός, αλλά τροποποιείται ανάλογα με τις επικρατούσες συνθήκες μέσω της δράσης των γ-κυττάρων που νευρούν κινητικά τις μυϊκές ατράκτους και εποπτεύονται από ανώτερα κέντρα (δικτυωτός σχηματισμός στελέχους, παρεγκεφαλίδα, βασικά γάγγλια, φλοιός)(44). Με τον τρόπο αυτό η γ-νεύρωση ενεργοποιούμενη ταυτόχρονα με τα α-κύτταρα προσδίδει στη στάση και την κίνηση την απαραίτητη πλαστικότητα. Το μυοτατικό αντανακλαστικό της γνάθου έχει χρησιμοποιηθεί για τον έλεγχο της ακεραιότητας της κινητικής οδού του τριδύμου νεύρου, για τη διαφορική διάγνωση μεταξύ συμπτωματικής και ιδιοπαθούς τριδυμαλγίας, αλλά και ως διαγνωστικό μέσο για την εντόπιση βλαβών στο στέλεχος του εγκεφάλου σε ασθενείς με σκλήρυνση κατά πλάκας(45,46).

Αντανακλαστικό αποφόρτισης των ανασπώντων τη γνάθο μυών (unloading reflex)

Το αντανακλαστικό αποφόρτισης εκλύεται όταν η αντίσταση κατά την ισομετρική συστολή των ανασπώντων μυών ενάντια σε κάποιο εμπόδιο ξαφνικά απομακρύνθει. Κατά τη διάρκεια της φυσιολογικής μαστικής λειτουργίας το αντανακλαστικό εκλύεται όταν κάποιο εύθρυππο αντικείμενο (π.χ. φουντούκι) σπάσει ξαφνικά ανάμεσα στα δόντια. Στην περίπτωση αυτή όπως ο καθένας γνωρίζει, τα δόντια σπάνια συγκρούονται μεταξύ τους με δύναμη ικανή να προκαλέσει πόνο ή κάταγμα. Σε πειραματική πρόκληση αποφόρτισης των ανασπώντων μυών με εξομοιωτή θραύσης, βρήκαμε ότι το αντανακλαστικό περιλαμβάνει αναστολή της δραστηριότητας των ανασπώντων (περίοδος σιγής) μετά από περίπου 20 msec, καθώς και την εμφάνιση ριπής δραστηριότητας στον πρόσθιο διγάστορα με λανθάνοντα χρόνο 25-50 msec(47) (Εικ. 4). Προφανώς πρόκειται περί πολυσυναπτικού αντανακλαστικού. Οι χρόνοι ωστόσο αυτοί δεν φαίνεται να μπορούν να ερμηνεύσουν την ταχύτατη επιβράδυνση της κάτω γνάθου μετά την άρση του εμποδίου. Η αύξηση της ετοιμότητας του διγάστορα με τη συνενεργοποίηση του κατά τη φάση της ισομετρικής συστολής των ανασπώντων (co-contraction), συνιστά μία πιθανή απάντηση στο συγκεκριμένο ερώτη-



Εικ. 4. Ηλεκτρομυϊκή καταγραφή του αντανακλαστικού αποφόρτισης των ανασπώντων την κάτω γνάθο μυών. Ο δρομέας είναι τοποθετημένος στη χρονική στιγμή της πειραματικής αποφόρτισης. Κανάλι 4: πρόσθιος διγάστορας. Το βέλος δείχνει τη ριπή δραστηριότητας. Κανάλι 3: μαστήρας. Είναι εμφανής η περίοδος σιγής λίγο μετά την αποφόρτιση. Κανάλι 2 και 1: strain gage και accelerometer για τον εντοπισμό της χρονικής στιγμής της αποφόρτισης (σπασίματος) (Από Karkazis et al 1993).

μα, όπως δείξαμε και στην παραπάνω ερευνητική μας εργασία. Λόγω της ιδιαίτερα σύνθετης απάντησης είναι πιθανό ότι στο αντανακλαστικό ενέχονται περισσότεροι του ενός υποδοχείς (μυϊκές άτρακτοι, υποδοχείς ΚΓΔ, τενόντια σωμάτια, περιοδοντικοί υποδοχείς) καθώς και μηχανισμοί με τη συμμετοχή ανώτερων εγκεφαλικών κέντρων(48).

Το αντανακλαστικό διάνοιξης του στόματος (jaw opening/reflex)

Το αντανακλαστικό διάνοιξης του στόματος εκλύεται μετά από μηχανικό ερεθισμό των δοντιών, ή ηλεκτρικό ερεθισμό της στοματοπροσωπικής περιοχής που νευρούται αισθητικά από τον δεύτερο και τρίτο κλάδο του τριδύμου (τομική θηλή, στοματικός βλεννογόνος, χειλή πρόσωπο) και εφόσον προϋπάρχει δραστηριοποίηση των ανασπώντων μυών. Πρόκειται περί πολυσυναπτικού αντανακλαστικού που στον άνθρωπο περιλαμβάνει αναστολή της μυϊκής δραστηριότητας των ανασπώντων (περίοδος σιγής) και ελαφρά κίνηση διάνοιξης του στόματος χωρίς ωστόσο να καταγράφεται πάντα ηλεκτρομυϊκή δραστηριοποίηση του διγάστορα. Ως αίτιο της διάνοιξης έχει προταθεί η ενεργοποίηση της κάτω μοίρας του έξω πτερυγοειδή ή απλώς η παθητική έλξη των κατασπώντων μυών κατά τη φάση αναστολής των ανασπώντων(49). Σύμφωνα με νεότερες απόψεις τα δύο φαινόμενα του αντανακλαστικού αποτελούν ανεξάρτητες οντότητες εκ των οποίων μόνο η αναστολή της δραστηριότητας των ανασπώντων εμφανίζεται στον άνθρωπο(50). Αντίθετα, πειράματα σε άλλα ζωικά είδη έδειξαν δραστηριοποίηση του διγάστορα και του έξω πτερυγοειδή μη(51). Ιδιαίτερα όσον αφορά στο μηχανικό ερεθισμό των δοντιών ενώ οι ανασπώντες βρίσκονται σε συστολή, η προκαλούμενη περίοδος σιγής έχει αποδοθεί στην ενεργοποίηση των περιοδοντικών υποδοχέων(52). Κλινικό ισοδύναμο του πειραματικά προκαλούμενου αντανακλαστικού διάνοιξης, μπορεί να θεωρηθεί η από-

τομη αναστολή της μάστησης όταν τα δόντια έρθουν απροειδοποίητα σε επαφή με κάποιο σκληρό αντικείμενο που βρίσκεται μέσα στο βλωμό (π.χ. κόκκαλο).

Αντανακλαστικό οδοντικής επαφής (*tooth contact reflex*) Το χτύπημα των δοντιών μεταξύ τους έχει σαν αποτέλεσμα την αναστολή της ΗΜΓ δραστηριότητας των αναστώντων (περίοδος σιγής). Έχει επίσης παρατηρηθεί απότομη και παροδική αύξηση της ΗΜΓ δραστηριότητας προ της αναστολής, με λανθάνοντα χρόνο ανάλογο του μυοτατικού αντανακλαστικού(53). Περίοδοι σιγής στους αναστώντες παρατηρούνται επίσης συχνά κατά τις οδοντικές επαφές που συμβαίνουν στη διάρκεια της μάστησης και ιδιαίτερα κατά τη μάστηση εύθρυππης τροφής. Τα παραπάνω ευρήματα έχουν ενοχοποιήσει ως κυρίως υπεύθυνους για τα φαινόμενα αυτά τους περιοδοντικούς υποδοχείς. Η παρουσία όμως ανάλογων φαινομένων και σε άτομα με ολικές οδοντοστοιχίες ή οστεονσωματούμενα εμφυτεύματα, υποδηλώνει την πιθανή εμπλοκή και άλλων υποδοχέων όπως των μυικών ατράκτων, των υποδοχέων του βλεννογόνου, ή τέλος των ελεύθερων νευρικών απολήξεων στο οστούν των γνάθων(54).

Οριζόντια αντανακλαστικά της γνάθου

Οι πληροφορίες για την πλάγια κίνηση της γνάθου μέσω της αντανακλαστικής δραστηριούσης του έξω πτερυγοειδή μυ, προέρχονται κυρίως από πειράματα σε ζώα.

Μελέτες σε κουνέλια και πιθήκους έχουν δείξει ότι πλάγιες κινήσεις της γνάθου, μπορούν να προκληθούν μετά από ερεθισμό δοντιών, ή ηλεκτρικό ερεθισμό δερματικών υποδοχέων, ή υποδοχέων της ΚΓΔ. Έχει επίσης αναφερθεί η πειραματική σε πιθήκο πρόκληση περιόδων σιγής και στις δύο μοιρές του έξω πτερυγοειδή ως αποτέλεσμα ερεθισμού του βλεννογόνου, του δέρματος και των αισθητικών ινών της ΚΓΔ(55). Η πιθανή κλινική σημασία των οριζόντιων αντανακλαστικών εντοπίζεται στην αποφυγή (ή παράκαμψη) εμποδίων κατά το λειτουργικό κύκλο της μάστησης (μυϊκή δυσλειτουργία, πρώωρες επαφές), ή στην αντανακλαστική καθ' έξιν πρόσθια παρεκτόπιση της κάτω γνάθου λόγω σκελετικών ανωμαλιών, ή χρόνιας και ανεξέλεγκτης χρόσης οδοντοστοιχιών.

Βασικές διαφορές μεταξύ νωτιάων αντανακλαστικών και αντανακλαστικών του ΣΓΣ

Μεταξύ των νωτιάων αντανακλαστικών και των αντανακλαστικών του ΣΓΣ υπάρχουν ορισμένες βασικές νευροανατομικές και νευροφυσιολογικές διαφορές. Οι διαφορές αυτές συνοψίζονται στα εξής:

α. Ορισμένοι μύες της μάστησης όπως ο έξω πτερυγοειδής και ο διγάστορας, έχουν λίγες ή καθόλου μυϊκές ατράκτους με αποτέλεσμα την θεωρητική ατέλεια του γυναίκα στην αντανακλαστικό στους μύες αυτούς. Η ύπαρξη εναλλακτικών ιδιοδεκτικών υποδοχέων καθώς και η έμμεση πληροφόρηση από παρακείμενους υποδοχείς (π.χ. ΚΓΔ) καλύπτουν ενδεχομένως την "ατέλεια" αυτή(11).

β. Τα κυτταρικά σώματα των Ια αισθητικών ινών των μυϊκών ατράκτων βρίσκονται όπως είδαμε στον ΜΠΤ μέσα στον ΚΝΣ, σε αντίθεση με τα κυτταρικά σώματα άλλων αισθητικών ινών που νευρούνται από το τρίδυμο και βρίσκονται στο Γασσέρειο γάγγλιο (εκτός ΚΝΣ). Επί

πλέον οι Ια αισθητικές ίνες συμπορεύονται με την κινητική και όχι με την αισθητική οδό του τριδύμου (1,2,3,4,5).

γ. Σύμφωνα με νεότερα ερευνητικά δεδομένα το φαινόμενο της αλληλένδετης αναστολής (*reciprocal inhibition*) είναι περιορισμένο ή ανύπαρκτο στο ΣΓΣ(6,56,57). Ανάλογο λειτουργικό ρόλο πιστεύεται ότι επιτελεί η αλληλεπίδραση μυοτατικού αντανακλαστικού και αντανακλαστικού διάνοιξης του στόματος(5).

δ. Παρά την πιθανή ύπαρξη τενοντίων σωμάτων του Golgi στο μαστήρα και τὸν κροταφίτη δεν υπάρχουν ενδείξεις για την εμπλοκή τους σε αναστατικούς ρυθμιστικούς μηχανισμούς, όπως συμβαίνει σε άλλες περιοχές του σώματος. Αναστατική δράση επί των αναστώντων μυών μπορεί ωστόσο να προκύψει μετά από ερεθισμό χαμηλού ή υψηλού ουδού αισθητικών υποδοχέων του δέρματος, του περιοδοντίου, ή του βλεννογόνου του στόματος(40,56,57).

ε. Τέλος διαφορές έχουν παρατηρηθεί στην ταχύτητα αγωγής των στοματοπροσωπικών φυγόκεντρων Αα και κεντρομόδων Ια ινών, στο μέγεθος των κυτταρικών σωμάτων των κινητικών νεύρων, στη διάμετρο των αισθητικών ινών, και τέλος στο μέγεθος και την αναλογία των μυϊκών ινών(6,57,58).

Ρύθμιση των αντανακλαστικών

Κατά τη διάρκεια σύνθετων κινήσεων της κάτω γνάθου όπως η μάστηση, η ομιλία, ο βήχας και η κατάποση η εκδήλωση των αντανακλαστικών τροποποιείται έτσι ώστε η δράση τους να μην ανταγωνίζεται τις πιο πάνω σημαντικές για τον οργανισμό δραστηριότητες(59). Για παράδειγμα η ευαισθησία των υποδοχέων των μυϊκών ατράκτων μειώνεται κατά τη μάστηση και ειδικότερα κατά τη φάση διάνοιξης του στόματος έτσι ώστε να μην την ανταγωνίζεται. Αντίθετα στη φάση της ανάπτυξης η γραστηριότητα ενισχύει την α-κινητική δραστηριότητα (*servo-assist mechanism*) και οι πληροφορίες από τις μυϊκές ατράκτους βοηθούν στην τροποποίηση της μυϊκής δραστηριότητας των αναστώντων ανάλογα με τη σκληρότητα της τροφής(9,60,61).

Παρατηρήσεις

1. Οι κλινικές εκδηλώσεις αλλά και οι κεντρικές διαδιστάσεις των αντανακλαστικών του ΣΓΣ υπάρχουν την παρουσία εξειδικευμένων νευρωνικών κυκλωμάτων και μηχανισμών που φαίνεται να εξασφαλίζουν α. αυτορύθμιση του μήκους των μυών για τον έλεγχο της κίνησης της κάτω γνάθου β. θετικούς ή αναδραστικούς μηχανισμούς για την είνσχυση της συστολής των μυών κατά τη μάστηση και γ. προστατευτικούς (αναστατικούς) μηχανισμούς για τον περιορισμό των μαστικών δυνάμεων που αισκούνται στα δόντια ή τους βλεννογόνους(57).

2. Με βάση τα όσα περιγράψαμε το νευρομυϊκό σύστημα δεν μπορεί να θεωρηθεί απλά σαν ένα άθροισμα μεμονωμένων αντανακλαστικών (αντανακλαστικό = νωτιά "αντανάκλαση" ενός αισθητικού ερεθίσματος) όπως αρχικά είχε περιγραφεί από τον Sherrington (1917)(38). Σήμερα δεχόμαστε ότι το νευρομυϊκό σύστημα είναι ένα καλά ιεραρχημένο σύστημα όπου οι αντανακλαστικοί μηχανισμοί δεν λειτουργούν ως μεμονωμένα κυκλώματα, αλλά η δράση τους συσσωματούται σε πλέον περιπλοκες λειτουργικές ενότητες, έτσι ώστε τροποποιητικές παρεμβάσεις από το κέντρο και την περιφέρεια να

προσδίδουν ευελιξία και να επιτρέπουν ποικιλία απαντήσεων σε συγκεκριμένα ερεθίσματα ανάλογα με τις επικρατούσες συνθήκες(9,61).

ΘΕΩΡΙΕΣ ΓΙΑ ΤΗ ΜΑΣΗΣΗ

Η μάσηση ως φυσιολογική λειτουργία ζωτικής σημασίας έχει αποτελέσει σημαντικό πεδίο έρευνας και για την οδοντιατρική επιστήμη. Η εξέλιξη ωστόσο και τελειοποίηση των ερευνητικών μεθόδων έχει μάλλον περιπλέξει τις ερμηνευτικές προσεγγίσεις του παρελθόντος. Έτσι από την αντανακλαστική θεωρία του Sherrington έχουμε σήμερα μεταποδήσει στη θεωρία του "κεντρικού βηματοδότη".

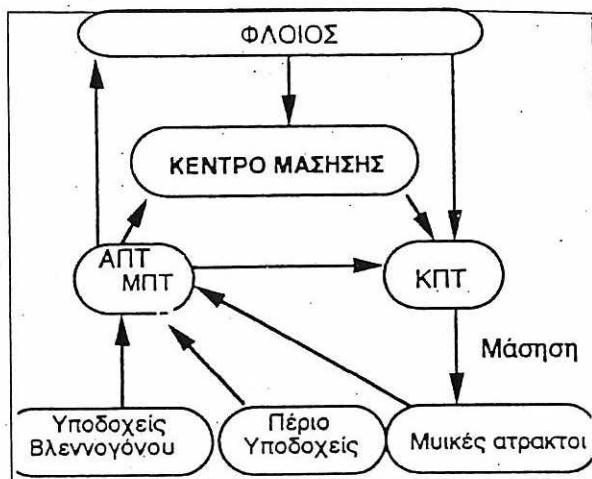
Αντανακλαστική θεωρία

Η σχετικά πρώιμη διερεύνηση των αντανακλαστικών μηχανισμών που αναφέραμε, φαίνεται ότι επηρέασε και τις προσπάθειες νευροφύσιολογικής ερμηνείας του φαινομένου της μάσησης. Έτσι με βάση την αρχική προσέγγιση του Sherrington (1917) οι ρυθμικές μασητικές κινήσεις δεν ήταν τίποτα άλλο παρά η ενεργοποίηση ενός καλά για την εποχή τεκμηριωμένου αντανακλαστικού, δηλαδή του αντανακλαστικού διάνοιξης του στόματος(38). Με βάση τη θεωρία αυτή η τοποθέτηση τροφής στο στόμα προκαλεί ενδεχομένως μέσω των περιοδοντικών υποδοχέων αντανακλαστική διάνοιξη του στόματος για να ακολουθήσει μία αυτόματη "αναπήδηση σύγκλεισης" (rebound closure) που με τη σειρά της ενεργοποιεί ένα καινούργιο αντανακλαστικό διάνοιξης του στόματος κ.ο.κ. (reflex chain theory). Η βελτίωση της παραπάνω θεωρίας, χωρίς ωστόσο να τροποποιηθούν οι βασικές αρχές της, προήλθε από τον Jerges (1964) που πρότεινε ως αιτία της σύγκλεισης του στόματος μετά την αντανακλαστική διάνοιξή του, την ενεργοποίηση του μυοταπικού αντανακλαστικού μέσω των διατεινόμενων μυϊκών ατράκτων του μαστήπρα και του κροταφίτη(17). Και τις δύο αυτές προσεγγίσεις τις χαρακτηρίζει η περιφερική ενεργοποίηση αλλά και ο περαιτέρω περιφερικός έλεγχος της μάσησης(62).

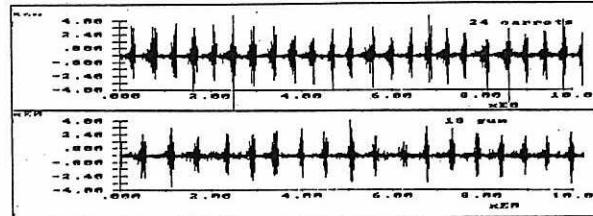
Θεωρία κεντρικού ελέγχου

Με βάση την άποψη που επικρατεί σήμερα, οι ρυθμικές μασητικές κινήσεις οφείλονται σε ένα υποθετικό "κεντρικό βηματοδότη" που εντοπίζεται στο δικτυωτό σχηματισμό της γένιφυρας, κοντά στους αισθητικούς πυρήνες του τριδύμου (Central Pattern Generator). Η ιδέα για την παρουσία ενός τέτοιου κέντρου είχε προταθεί ήδη από το 1942 στη βάση ηλεκτροφυσιολογικών μελετών, βελτιώθηκε όμως και έγινε ευρύτερα γνωστή από τις εργασίες του Lund (1975)(63,64).

Η ενεργοποίηση του βηματοδότη αυτού για την εκτέλεση ενός μασητικού προγράμματος, γίνεται από τον κινητικό φλοιό του εγκεφάλου ενώ η εισαγωγή πληροφοριών από την περιφέρεια είναι απαραίτητη για την τροποποίηση αλλά και το συντονισμό της μασητικής διαδικασίας. Ειδικότερα οι περιφερικά εισαγόμενες πληροφορίες είναι δυνατόν να δράσουν είτε άμεσα στους κινητικούς νευρώνες του τριδύμου και στον κεντρικό βηματοδότη (μέσω αντανακλαστικών μηχανισμών), είτε έμμεσα στα ίδια κέντρα μέσω ευρύτερων νευρωνικών δικτύων (long loops) διερχομένων από τον εγκεφαλικό φλοιό. Θεωρητικά οι περιφερικές διεγερτικές ώσεις φε-



ρόμενες στο κινητικό κέντρο (ΚΠΤ) αυξάνουν το μέγεθος της μυϊκής δραστηριότητας, ενώ αντίστοιχες ώσεις στον κεντρικό βηματοδότη επεμβαίνουν στο μασητικό ρυθμό(65)(Εικ. 5). Αδιευκρίνιστο ωστόσο παραμένει το κατά πόσον υφίστανται προεπιλεγμένα μασητικά μοντέλα για κάθε ειδύσου τροφή (μάλλον ως προϊόν προηγουμένης μαθησιακής διαδικασίας), ή απλώς η εισαγωγή πληροφοριών από την περιφέρεια τροποποιεί διαρκώς το ένα και μοναδικό βασικό πρόγραμμα. Χαρακτηριστικό πάντως παράδειγμα περιφερικής παρέμβασης στο κεντρικό μασητικό πρόγραμμα απότελεί η τροποποίηση του μασητικού ρυθμού ανάλογα με τη σύσταση της τροφής(66)(Εικ. 6).



Ανάπτυξη και εκμάθηση της μασητικής λειτουργίας
Η ιδέα για την παρουσία ενός κεντρικού βηματοδότη στο στέλεχος του εγκεφάλου έχει επηρεάσει και τις θεωρίες που αφορούν την ανάπτυξη της λειτουργίας της μάσησης.

Κατά την παλαιότερη άποψη η μάσηση αποτελεί επίκτητη λειτουργία που αναπτύσσεται σταδιακά μετά την εμφάνιση των νεογιλών δοντιών στο στόμα. Στο σάδιο αυτό οι έμφυτες κινήσεις θηλασμού αντικαθίστανται σταδιακά, μέσω μαθησιακής διαδικασίας, από τις πλέον περίπλοκες μασητικές κινήσεις(67,68). Η εξέλιξη των μασητικών κινήσεων είναι συνάρτηση τόσο της ωρίμανσης του νευρικού συστήματος όσο και των μετέπειτα

αλλαγών στην οδοντοφυΐα. Με βάση την προσέγγιση αυτή, ανάλογοι μηχανισμοί εκμάθησης θα πρέπει να κινητοποιούνται σε όλες τις περιπτώσεις τροποποίησης του πρόσθιου ανατομικού ελεγκτή (δηλ. της σύγκλεισης) όπως: ορθοδοντική μετακίνηση των δοντιών, αλλαγή της σύγκλεισης με την τοποθέτηση προσθετικών εργασιών και τέλος κατά την τοποθέτηση ολικών οδοντοστοιχιών όπου οι αλλαγές στην περιφερική αισθητηριακή τροφοδότηση είναι περισσότερο δραστικές λόγω της απώλειας των δοντιών.

Κατά μία νεότερη θεωρία η μάστηση αποτελεί απλώς προέκταση και ολοκλήρωση της λειτουργίας του θηλασμού. Ο κεντρικός βηματοδότης που στα αρχικά στάδια εξυπηρετεί μόνο τις ρυθμικές κινήσεις θηλασμού, μετεξελίσσεται σε μαστητικό βηματοδότη μετά την ανατολή των νεογυλών δοντιών και την ανάπτυξη καινούργιας αισθητικής τροφοδότησης(69). Είναι προφανές ότι σε μία τέτοια περίπτωση η παρουσία των δοντιών αποτελεί απαραίτητη προϋπόθεση για την εκμάθηση της μάστησης. Ωστόσο η ανάπτυξη μαστητικής λειτουργίας και σε παιδιά με συγγενή έλλειψη δοντιών, θέτει σε αμφιβολία τον αποκλειστικό ρόλο των περιοδοντικών υποδοχέων. Ανεξάρτητα από τις ιδιαιτερότητες των παραπάνω θεωριών η δυναμική συμμετοχή των δοντιών στη διαμόρφωση ή τροποποίηση ενός νευρομυϊκού προγράμματος κυρίως μέσω των υποδοχών του περιοδοντίου έχει περιγραφεί ως συγκλειστικός προγραμματισμός (occlusal programming) και αποτελεί σήμερα ένα βασικό θεωρητικό υπόβαθρο των διαφόρων οδοντιατρικών θεραπευτικών παρεμβάσεων(70).

SUMMARY

H. Karkazis, A. Kossioni: *Neurophysiology of the stomatognathic system. A brief review of current concepts.*

hellenic stomatological review 38: 241-250, 1994

There is no doubt that orofacial function constitutes a complex physiological phenomenon and this is well reflected in the enormous amount of the available literature. Oral neurophysiology provides the basis for better understanding of the possible mechanisms that unit the elements of the stomatognathic system into an hierarchically organized functional unit. On the other hand it is equally important that dental practitioners should have a sound knowledge of the masticatory systems physiology, since this is the field of the everyday practice of dentistry. In this paper current concepts regarding the neurophysiological organization of the stomatognathic system are reviewed. In the first part a short description of the neuroanatomy of the trigeminal nerve and an overview of the oral receptors and their central connections provide the necessary introduction to the subject. In the second part information about initiation regulation and functional significance of the jaw-muscle reflexes coupled with the main theories of mastication are presented. A brief consideration is also given to the main differences between spinal and jaw reflexes.

Key words: *Neurophysiology, stomatognathic system.*

BIBLIOGRAPHY

1. Σκλαβούνος, Γ: Ανατομική του ανθρώπου. A. Holzhausen. Wien 1921. Τόμος τρίτος. Σελ. 527, 553.
2. Κατρίτση, Ε: Μαθήματα ανατομικής του ανθρώπου. Λίτσα. Αθήνα 1983: 120, 336.
3. Αναγνωστούλου, Σ: Συνοπτική ανατομική του ανθρώπου. Κεντρικό νευρικό σύστημα. Πασχαλίδης. Αθήνα 1989: 193-196.
4. Βλάχος, ΙΔ: Κεντρικό Σύστημα και αισθητήρια. Παρισάνος. Αθήνα 1985: 145, 184, 197, 198, 203, 297.
5. Jerge, CR: The organization and function of the trigeminal mesencephalic nucleus. J.Neurophysiol. 1963, 26: 379-392.
6. Greenwood, LF.: The neuromuscular system. In: A Textbook of Occlusion, eds Mohl ND, Zarb GA, Carlsson GE and Rugh JD. Chicago Quintessence, 1988: 115-128.
7. Shafer, W, Hine, M, Levy, B: A Textbook of Oral Pathology. Saunders. 3rd Edition 1974: 795.
8. Archer, H: Oral and Maxillofacial Surgery. Saunders 5th edition 1975: 1697.
9. Schmidt, RF, Thews, G: Human Physiology. 2nd edition. Springer-Verlag. Berlin, 1987: 84, 93, 101, 179, 196, 206.
10. Ramfjord, SP, Asg, MM: Occlusion. Saunders. Philadelphia 1966: 24-6.
11. Karlsson, UL: The structure and distribution of muscle spindles and tendon organs in the muscles. In mastication. Eds Anderson D,J and Matthews B. Wright Bristol, 1976.
12. Matthews, B: Mastication. In: Applied physiology of the mouth. Ed. Lavelle C. Bristol: Wright 1975: 199-242.
13. Appendeng, K: Jaw muscle spindles and their central connections. In: Neurophysiology of the jaws and teeth. Ed. Taylor A. London. The Macmillan Press Ltd 1990: 96-141.
14. Elias, SA: Trigeminal projections to the cerebellum. In: Neurophysiology of the jaws and teeth. Ed. Taylor A. London. The Macmillan Press Ltd 1990: 192-236.
15. Szentagothai, J: Anatomical considerations of mono synaptic reflex arcs. J.Neurophysiol. 1948, 11: 445-454.
16. Hinrichsen, CFL: Electronic coupling between cells in the mesencephalic nucleus. In mastication. Eds Anderson D,J and Matthews B. Wright Bristol, 1976: 153-64.
17. Jerge, CR: The neurologic mechanism underlying cyclic jaw movements. J.Prosthet.Dent. 1964, 14: 667-681.
18. Passatore, M, Bortolami, R, Manni, E: Stomatotopic arrangement of the proprioceptive efferents from the jaw muscles in the mesencephalic trigeminal nucleus of the duck. Arch Ital Biol 1979, 117: 123-139.
19. Kubota, K, Nagae, K, Katayama, T, Hosaka, K, Sato Y: Bilateral proprioceptive innervation of the jaw closing muscle spindles. In Oral-facial sensory and motor function, eds Kawamura Y and Dubner R. Tokyo: Quintessence Publishing Co Inc, 1981: 97-103.
20. Porter, DA, Zarb, GA: The periodontium In: Mohl ND, Zarb GA, Carlsson GE and Rugh JD. A textbook of occlusion. Quintessence. Chicago, 1988: 71.
21. Crum, RJ, Loiselle, RJ: Oral perception and proprioception: A review of the literature and its significance to prosthodontics. J. Prosthet. Dent. 1972, 28: 215-230.
22. Steenberghe, van D: The structure and function of periodontal innervation. A review of the literature. Periodont. Res. 1979, 14: 185-203.
23. Darian-Smith, I, Mutton, P, Proctor, R: Functional organization of tactile cutaneous afferents within the semilunar ganglion and trigeminal spinal tract of the cat. J. Neurophysiol. 1965, 28: 682-694.
24. Allen, WF: Localization in the ganglion semilunare of the cat.

- J. Comp. Neurol. 1924, 38: 1-25.
25. Kerr, FW, Lysak, WR: Somatotopic organization of trigeminal ganglion neurons. Arch. Neurol. Psychiatr. 1964, 11: 593-602.
 26. Cody, FWJ, Harrison, LM, Taylor, A, Weghofer, J: Distribution of tooth receptor afferents in the mesencephalic nucleus of the fifth cranial nerve. J. Physiol. 1974, 239: 44-50.
 27. Hinrichsen, CFL, Laramendi, LM: Features of trigeminal mesencephalic nucleus structure and organization. I. Light microscopy. Am. J. Anat. 1969, 126: 497-505.
 28. Hinrichsen, CFL, Laramendi, LM: The trigeminal mesencephalic nucleus II. Electron microscopy. Am. J. Anat. 1970, 127: 303-320.
 29. Storey, A: Temporomandibular joint receptors. In: Mastication. Ed. Anderson DJ and Matthews B. Wright Bristol 1976: 50.
 30. Thilander, B: Innervation of the temporomandibular joint capsule in man. Trans. R. Sch. Dent. Stockholm Ormea 1961, 2: 1-67.
 31. Lund, JP, Matthews, B: Responses of temporomandibular joint afferents recorded in the gasserian ganglion of the rabbit to passive movement of the mandible. In: Kawamura Y and Dubner R. Oral-facial Sensory and Motor Functions. Quintessence 1981: 153.
 32. Wyke, BD: Neuromuscular mechanisms influencing mandibular posture: a neurologist's review of current concepts. J. Dent. 1974, 2: 111-120.
 33. Greenfield, BE, Wyke, B: Reflex innervation of the temporomandibular joint. Nature 1966, 211: 940-1.
 34. Kawamura, Y, Majima, T: Temporomandibular joints sensory mechanisms controlling activities of the jaw muscles. J. Dent. Res. 1964, 43: 150-4.
 35. Καρκαζής, Η, Κοσιώνη, Α: Η προσαρμογή στις οιλικές οδοντοστοιχίες. Νευροφυσιολογικά δεδομένα και κλινικές εφαρμογές. ΕΛ. Στομ. Χρον. 1994, 38: 221-228.
 36. Pimenidis, M, Hinds, J: An autoradiographic study of the sensory innervation of teeth. J. Dent. 1977, 56: 827-840.
 37. Kirkpatrick, DB, Kruger, L: Physiological properties of the neurons in the principal sensory trigeminal nucleus of the cat. Exp. Neurol. 1975, 48: 664-690.
 38. Sherrington, CS: Reflexes elicitable in the cat from pinna vibrissae and jaws. J. Physiol. (London) 1917, 51: 404-431.
 39. Harrison, F, Gorbin, KB: The central pathway of the jaw-jerk. Am. J. Physiol. 1942, 135: 439-445.
 40. Szentagothai, J: Anatomical considerations of monosynaptic reflex arcs. J. Neurophysiol. 1948, 11: 445-454.
 41. Hufschmidt, HJ, Spuler, H: Mono and polysynaptic reflexes of the trigeminal muscles in human beings. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr. 1962, 25: 332-335.
 42. Kossioni, A, Karkazis, H: The effect of intercuspal clenching on the masseteric jaw-jerk reflex in humans. J. Prosthet. Dent. 1993, 69: 605-610.
 43. Kossioni, A, Karkazis, H: Reproducibility of the human masseteric jaw-jerk reflex in association with the menstrual cycle. Arch. Oral Biol. 1993, 38: 1099-1105.
 44. Guyton, AC: Textbook of medical physiology. Saunders 8th ed. Philadelphia 1991: 595.
 45. Ongerboer de Visser, BW, Goor, C: Electromyographic and reflex study in idiopathic and symptomatic trigeminal neuralgias. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr. 1974, 37: 1225-30.
 46. Goodwill, CJ, O'Tuama, L: Electromyographic recording of the jaw reflex in multiple sclerosis. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr. 1969, 32: 6-10.
 47. Karkazis, H, Kossioni, A, Heath, R, van Willigen, JD: Anterior digastric muscle responses to sudden unloading of the mandibular elevator muscles in younger and older adults. J. Oral Rehab. 1993, 20: 433-439.
 48. Van Willigen, JD, Broekhuijsen, ML, Melchior, HJ, Karkazis, H, Kossioni, A, Heath, MR: Digastric muscle response as a function of knowledge of the task to be performed. Arch. Oral Biol. 1993, 2: 113-121.
 49. Sessle, BJ, Gurza, SC: Jaw movement related activity and reflex induced changes in the lateral pterygoid muscle of the macaque monkey. Arch. Oral Biol. 1981, 27: 167-173.
 50. Linden, RWA: Periodontal mechanoreceptors and their functions. In: Taylor A. (ed) Neurophysiology of the teeth and jaws. Macmillan Press 1990: 52-58.
 51. Μποσιάνου, ΓΜ: Ηλεκτρομυογραφική έρευνα της λειτουργίας της μασήσεως και ο ρόλος των αισθητικών υποδοχέων της ΚΓΔ. Διατριβή για Υφηγεσία. Αθήνα, 1978.
 52. Beaudreau, DE, Daugherty, JR, Masland, WS: Two types of motor pause in masticatory muscles. Am. J. Physiol. 1969, 216: 16-21.
 53. Munro, RR, Griffin, CJ: Analysis of the electromyography of the masseter muscle and the anterior part of the temporalis in the open close clench in man. Arch. Oral Biol. 1970, 15: 827-844.
 54. Matthews, B, Yemm, R: A silent period in the masseter electromyogram following tooth contact in subjects wearing full dentures. Arch. Oral Biol. 1970, 15: 531-535.
 55. Sessle, BJ: Initiation regulation and significance of jaw muscle reflexes. In: Kawamura Y, Dubner, R (ed) Oral-facial sensory and motor functions. Quintessence Tokyo 1981: 199-200.
 56. Olsson, KA, Landgren, S: Primary afferent and descending cortical convergence on the interneurons in the border zone of the trigeminal motor nucleus. In: Neurophysiology of the jaws and teeth. Ed. taylor A. Macmillan 1990: 162-191.
 57. Lavelle, C: Applied Oral Physiology. Wright 2nd Ed. p. 12.
 58. Rowleson AM: Specialization of mammalian jaw muscle: fibre type composition and the distribution of muscle spindles. In: Neurophysiology of the jaws and teeth. Ed. taylor A. Macmillan 1990: 29-51.
 59. Bratzlavsky, M: Jaw reflex transmission and mastication. In: Oral-facial sensory and motor functions. Eds Kawamura Y and Dubner R Quintessence Tokyo 1981: 205-209.
 60. Guyton, A: A textbook of medical physiology. Saunders 8th edition 1991 p. 595.
 61. Lund, JP, Olsson, KA: The importance of reflexes and their control during jaw movement. Trends Neurosci. 1983, 6: 458-463.
 62. Kawamura, Y: Neurophysiologic background of occlusion. Periodontics 1967, 5: 175-183.
 63. Bremer, F: Physiologie nerveuse de la mastication chez le chat et le lapin. Arch. Int. Physiol. 1923, 21: 309-352.
 64. Lund, JP: Evidence for a central pattern generator regulating the chewing cycle. In Mastication Eds Anderson DJ and Matthews B Wright Bristol 1976: 204-212.
 65. Thexton, AJ: Mastication and swallowing: an overview. Br. Dent. J. 1992, 169: 197-206.
 66. Ahlgren, J: Mechanisms of mastication. Acta Odont. Scand. 1966, 24(Suppl 44): 1-109.
 67. Dubner, R, Sessle, BJ, Storey, AT: The neural basis of oral and facial function. Plenum Press NY 1978: 483.
 68. Osborne, J, Lammie, GA: Partial Dentures, Blackwell, Oxford, 3rd ed., 1968: 37.
 69. Jenkins, GN: The physiology of the mouth. Davis Co. Philadelphia 3rd ed., 1966.
 70. Guichet, N: Occlusion. The Denar Corporation, 2nd ed., California, 1977.

ανασκόπηση

Ευχαριστίες

Ευχαριστούμε τον Καθηγητή της Φυσιολογίας της Ιατρικής Σχολής του Πανεπιστημίου της Θεσσαλίας κ. Π.Α. Μολυβδά για τις πολύτιμες κατευθύνσεις που μας προσέφερε στην κατανόηση των περίπλοκων αντανακλαστικών μηχανισμών που

διέπουν τη λειτουργία του οργανισμού. Τμήμα των ερευνητικών εργασιών που αναφέρονται στην παρούσα ανασκόπηση έχουν χρηματοδοτηθεί από το ερευνητικό πρόγραμμα Ε/036 1992 του Υπουργείου Υγείας, Πρόνοιας και Κοινωνικών Ασφαλίσεων.

Διεύθυνση για ανάτυπα:

Ηρακλής Χ. Καρκαζής
Εργαστήριο Κινητής Προσθετικής
Θηβών 2 Γουδί
116 27 Αθήνα