後半規管神経刺激による同側性前庭一頸反射の電気生理学的研究

聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室(主任;竹山勇教授)
佐藤成樹

ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY OF IPSILATERAL VESTIBULO-COLLIC REFLEX
BY THE POSTERIOR SEMICIRCULAR CANAL STIMULATION
SHIGEKI SATOH, M.D.

Department of Otolaryngology, St. Marianna University School of Medicine, Kawasaki

In 12 anesthetized cats, the posterior semicircular canal nerve (PCN) stimulation evoked disynaptic EPSPs (excitatory postsynaptic potentials) in the ipsilateral neck flexor motoneurons innervating longus capitis muscles in the C₁ and C₂ segment (i-C₁LCmn and i-C₂LCmn). The mean latencies and maximum amplitude of the EPSPs in the i-C₁LCmn and i-C₂LCmn were 1.8 and 1.9 ms, and 340 and 350 μ V, respectively. Concerning the latency and amplitude of the EPSPs, there were no differences in the i-C₁LCmn and i-C₂LCmn. The unit activities of 9 PCN-activated vestibulo-colic neurons sending axon to the ipsilateral motoneuron pool of longus capitis muscles in the C₂ segment (i-C₂LCmnp) were also observed. These neurons were activated orthodromically from the PCN stimulation with latencies of 1.3 ms (mean) and with latencies of 1.2 ms from the i-C₂LCmnp stimulation antidromically. The cell body of these vestibulo-colic neurons located in the ventrolateral part of the lateral nucleus.

Key words: 後半規管神経, 前庭一頸反射, 頸筋運動二ニューロン細胞内記録, 興の性シナプス後電位 A92-1077-24020

はじめに

後半規管神経(Posterior semicircular canal nerve; PCN)を電気刺激すると頭頸部が前屈する¹⁾。すなわちPCN刺激に対し頸部屈筋が興奮し、いわゆる前庭一頸反射のおこることが知られている。この反射の基本的な神経機構は前庭一次求心性ニューロン、前庭神経核二次ニューロンである前庭一頸ニューロン、頸部屈筋運動ニューロンの三ニューロン弓で構成されている²⁾。Fukushimaら³⁾は各半規管神経刺激に応答する前庭一頸ニューロンと、頸部屈筋運動ニューロンとの間の神経機構についてその一部を明らかにした。その結果、PCNを刺激すると、同側胸鎖乳突筋運動ニューロンにニシナプス性の抑制性シナプス後電位(IPSP)が、また対側胸鎖乳突筋運動ニューロンにはニシナプス性の興奮性シナプス後電位(EPSP)が発生し、これに關与する前庭一頸ニューロンの主軸索は、ともに内側前庭脊(medial vestibulo-spinal tract; MVST)

を通る。

これに対し、最近Isuら⁴⁾は同側の頸部屈筋運動ニューロンに軸索を送る後半規管系興奮性前庭一頸ニューロンが存在することを明らかにした。それによると、頸部屈筋である頭長筋(longus capitis muscle)を支配する運動ニューロンの内、第一頸髄に存在するものには、PCNの電気刺激によりニシナプス性EPSPが両側性に発生すること、また、これを中継する前庭一頸ニューロンの主軸索は両側ともMVSTを通ることが示されている。

頭長筋は頸椎前面を走行する筋で比較的純粋に頭頸部前屈にかかわっており、後半規管神経を連続電気刺激すると頭長筋の収縮が観察できるが、第一頸椎レベルの筋収縮に比べ尾側に行くに従い収縮は弱くなるか見られなくなる(Uchino, 未発表)。このことから、頸髄レベルが尾側に行くに従い、後半規管系前庭一頸反射の神経回路が異なる可能性も考えられる。

前挺系系からの効果を", 一回の頸筋の異なる頸髄節で比較した研究としては, ネコに視運動刺激あるいは水平回転刺激を与えて, 板状筋の筋電図記録で比較した報告はある5)が, 後半規管系で, しかも頸部屈筋運動ニューロンにおいては異なる頸髄節で比較した実験は見当たらない。

そこで, 今回の実験では, PCN刺激による効果を第二頸髄内の同側頭長筋運動ニューロンから細胞内記録し, 第一頸髄内の同側頭長筋運動ニューロンからの記録と比較することで, 興奮性前庭一頸反射の神経機構が異なるかどうか, また, それを中継する前庭一頸ニューロンの前庭核内存在部位等の性質に関し, いくつかの知見を得たので報告する。

実験方法

ケタミン50mg/kg筋注とネンブタール5mg/kg腹腔内注入を併用して麻酔した12匹の成ネコ(体重2.4-3.5kg)を使用した。麻酔深度を瞳孔や血圧でモニターしながら, 必要に応じて麻酔薬を追加投与した。また, 手術時には局所麻酔薬も併用し, ネコの非動化には臭化パンクロニウムを用い人工呼吸を施した。体温は温熱パッドを用いて37℃に維持し, 血圧は100mmHg以上に維持するように昇圧剤を使用した。PCNの刺激電極にはテフロンで被覆した100μm径のステンレス線を2本貼り合わせたものを用いた。右鼓室胞を腹外側から開窓した後, 正円窓尾側の骨壁に小孔を開け右側後半規管膨大部に刺激電極を挿入した6)。PCNが正しく刺激されているかどうかは0.2ms, 400Hzの矩形波刺激を30発与えて, 対側眼球の下方への回旋運動が起きることを観察して判定した。頸部背筋を剥離し頸椎の背側正中部を鉗除して頸髄を明視できるようにし, また頭頂部から後頭部を開頭後, 小脳正中部を吸引除去し第四脳室底を露出した。右側の頭長筋を支配する第一および第二頸髄(C1 and C2)レベルの神経枝に白金リング電極を装着し, 矩形波電流刺激を行いC1およびC2頭長筋運動ニューロンプール(motoneuron pool of the longus capitis muscle in the C1 and C2 segment; C1LCmn and C2LCmn)を逆行性に同定した。C1およびC2頭長筋運動ニューロン(motoneuron of the longus capitis muscle in the C1 and C2 segment; C1LCmn and C2LCmn)からの細胞内記録には2Mクエン酸カリウム溶液を充滿したガラス管微小電極(2.0-2.5M)を用い, PCNを矩形波電流(0.2ms, 2Hz)で刺激して, その効果を

A

B

図1実験方法の模式図

Aは頭長筋運動ニューロンからの細胞内記録法を, Bは前庭一頸ニューロンの細胞外記録法をそれぞれ表す。PCN: 後半規管神経, VN=前庭神経核, i-C1LCmn: 第一頸髄頭長筋運動ニューロン, i-C2LCmn: 第二頸髄頭長筋運動ニューロンプール記録した(図1A)。PCNの刺激強度はこの刺激により前庭神経核内に発生する電場電位, NI電位8)の閾値(NI)の倍数(xNI)で表した。一部のネコでは, 前庭神経核内で前庭一頸ニューロンの細胞外記録を行った。細胞外記録には, Fast Green FCFを飽和させた2M塩化ナトリウム溶液を充滿したガラス管微小電極(1.0-1.5M)を用い9), PCN刺激および同側C2LCmn内での前庭一頸ニューロンの軸索の逆行性刺激にともに応じる細胞外ユニットスパイク電位を記録した(図1B)。記録後, この記録部位にFast Green FCFを通電注入した。実験終了後, 致死充分量のネンブタールを静注し, Fast Green FCFを注入した場合は脳幹を取り出し, 10%ホルマリン液で固定した後, 100μmの連続切片を作成し, ニツスル染色にて記録部位を組織学的に検討した。

実験結果

1. PCN刺激により同側C1LCmnおよび同側C2

A

B

C

図2第二頸髄頭長筋運動ニューロン(i-C2LCmn)からの細胞内記録の一例。
Aは第二頸髄頭長筋支配神経核(i-C2LC)刺激による逆行性スパイクの細胞内記録。上向き矢印は刺激時点を表す。
BはPCN刺激によりi-C2Cmnに発生したニシナブス性EPSP。Cは同じ記録を平均加算したもの(15回)。B、Cとも上段が細胞内記録、下段がその細胞での細胞外記録を示す。ともに下向き矢印がPCNの刺激時点を表し刺激強度は $4 \times \text{NIT}$ である。
LCmnに発生した興奮性シナプス後電位
同側C1LCmn18個、同側C2LCmn28個から細胞内記録した。C1LCmnおよびC2LCmnの同定は、同側頭長筋を支配するC1神経枝およびC2神経枝の刺激に回答した逆行性スパイクを細胞内記録することで行った。図2AにC2LCmnの同定に用いた逆行性スパイクの一例を示した。
PCNを刺激すると、18個すべての同側C1LCmnと23/28個の同側C2LCmnに興奮性シナプス後電位(excitatory postsynaptic potential; EPSP)が発生し、5/28個の同側C2LCmnでは、静止膜電位は -40mV 以下、逆行性スパイク電位は 60mV 以上で、細胞内記録の条件は十分良好であったが、 $5 \times \text{N}$ 、 T 以上の強度でPCNを刺激してもシナプス後電位は観察されなかった。図2Bと図2CにPCN刺激により同側C2LCmnに発生したEPSPの一例を示した。図2Cは15回の平均加算の記録である。

図3PCN刺激により頭頂筋運動ニューロンに発生したEPSPの潜時。
白丸がi-C1LCmn、黒丸がi-C2LCmnに発生したEPSPの潜時。潜時はPCN刺激からEPSPの立ち上がりまでを計測した。
PCN刺激からEPSP発生までの潜時(mean $\pm$ S.D.)は、C1LCmnでは $1.8 \pm 0.2\text{ms}$ ($n=18$)であり、C2LCmnでは $1.9 \pm 0.1\text{ms}$ ($n=23$)であった。EPSPの潜時を図3に示した。
EPSPの振幅はPCN刺激を強くするに従って増大し、最大振幅(mean $\pm$ S.D.)はC1LCmnでは $340 \pm 250 \mu\text{V}$ ($n=18$)、C2LCmnでは $350 \pm 340\text{V}$ ($n=23$)であり、ともに $1000 \mu\text{V}$ を超えるものは多くなかった。
最大振幅発生に要するPCNの刺激強度はいずれも $4 \sim 5 \times \text{N}$ 、 T で、それ以上強度を上げても振幅は変化がないか、かえって減少した。
2. PCN入力を受ける前庭一頸ニューロンの細胞外ユニットスパイク電位
PCN刺激に順行性に応答し、同側C2LCmpn内での刺激に逆行性に応答した前庭一頸ニューロンを9個記録した。図4Aにその一例を示す。PCNを $1.8 \times \text{N}$ 、 T で刺激すると潜時 1.2ms で N 、 T 波上で発火し、PCNから単シナプス性入力を受けている8)ことを示した。
C2LCmpnを電気刺激すると、潜時のばらつきがなく応答し(図4A)、二発刺激を加えても潜時並びに閾値は変わらなかった。PCN刺激と同側C2LCmpn刺激によるスパイク同士で衝突実験を行ったところ、同側C2LCmpn刺激によるスパイクがブロックされた(図4B)。また 20Hz 以上の頻回刺激を行うと、PCN刺激によるスパイクは消失したが、同側C2LCmpn刺激によるスパイクは応答した(図4C)。これらのことより、このニューロンはPCN刺激に対し順行性に応答し、同側C2LCmpn刺激に対し逆行性に応答する、すなわちPCNから単シナプス性入力を受け、同側C2LCmpnに軸索を送るニューロンであることがわかる。
PCN刺激による順行性スパイクの発火潜時にばら

A

B

C

図4前庭-頸ニューロンの細胞外ユニットバ
イク。

A, B, Cは同一ニューロンからの記録下

向き矢印がPCN(後半規管神経)とi-C2

LCmnp(第二頸髄頭長筋運動ニューロンブ

ール)の刺激時点を表す。刺激強度はPCN

が $1.8 \times \text{NIT}$ 、i-C2LCmnpが $9 \mu\text{A}$ である。

A: PCN刺激に順行性、i-C2LCmnp刺激

に逆行性にそれぞれ発ずるスパイク放電
した。

B: PCN刺激による順行性スパイクがi-

C2LCmnp刺激による逆行性スパイクをブ

ロックした。

C: 両刺激間隔はAと同じであるが、刺激

頻度を20Hzにしたところ、PCN刺激によ

る順行性スパイクは消失したが、i-C2

LCmnp刺激による逆行性スパイクは消失

しなかった。

つきはあるが、 $4 \sim 5 \times \text{NIT}$ の刺激強度を用いて比較的

潜時の安定した状態では、 $1.3 \pm 0.2\text{ms}$ (mean $\pm$ S.D.,

$n=9$)であった。

一方、同側C2LCmnp刺激による逆行性スパイクの

潜時は、発火閾値の2倍程度の刺激強度を用い計測し

たところ、 $1.2 \pm 0.02\text{ms}$ (mean $\pm$ S.D., $n=9$)であった。

なかには、閾値程度の刺激強度では長潜時で応答する

ものがあつたが、これは細い軸索分枝の近くに刺激電

極があつた場合と考えられ、刺激強度を上げると主軸

索が刺激されて、潜時が 1.2ms 程度で応答するのが常

であった。このことは、このニューロンが同側C2

LCmnp内で細い分枝を出して、同側C2LCmnにシナ

プス結合する、前庭-頸ニューロンであることを示し
ている。

この9個の前庭-頸ニューロンの発火閾値は、PCN

刺激では $1.9 \pm 1.1 \times \text{N}$, T, 同側C2LCmnp刺激では

$32.0 \pm 16.0 \mu\text{A}$ (ともにmean $\pm$ S.D., $n=9$)であった。

3. 前庭-頸ニューロンの存在部位

前述した9個の前庭-頸ニューロンの前庭神経核内

での細胞体の存在部位を図5に示した。

9個とも前庭外側核腹側部に存在し、その内の2個

は内側核に、また1個は下核に近接した境界部位に存

在していた。

考察

1. PCN刺激により同側C2LCmnに発生した

EPSPの潜時と振幅

PCNを刺激すると同側C2LCmnにEPSPが発生

し、その潜時は $1.9 \pm 0.1\text{ms}$ であった。一方、PCN刺激

により同側C1LCmnに発生するEPSPの潜時は

$1.8 \pm 0.2\text{ms}$ で、(Isuら4)の結果とよく一致した。また

同側C2LCmnに発生したEPSPの振幅は $350 \pm$

340uV 、同側C、LCmnでは $340 \pm 250 \mu\text{V}$ であった。こ

の結果、PCN刺激により発生したEPSPの潜時と振

幅の点からは同側C2LCmnと同側C1LCmnの間には

著明な差は認められなかった。このことから、少なく

とも同側C2LCmnと同側C1LCmnでは、前庭-頸二

ニューロンとの間の神経機構における差は少ないと言え

る(中部および下部頸髄レベルについては後述する)。

ただし、今回の実験では、同側C、LCmnで記録した

18個すべてにEPSPが発生したが、同側C2LCmnで

は28個中5r面にEPSPが見られなかった。これは結果

の項で述べた通り、記録条件の不備によるものではな

く、同側C2LCmnのなかにはPCN系前庭-頸ニュー

ロンからの入力がない細胞のあることを示している。

以上のことは、PCN刺激による頭長筋収縮が尾側に行

くに従い弱くなる現象を良く説明している。

(Isuら4)によれば、PCN系前庭-頸ニューロンが同

側C1LCmnに発生する単位EPSP(単一ニューロンが

発生するEPSP)の大きさは 50KV 程度であり、今回の

実験結果による同側C1LCmnに発生するEPSPの最

大振幅を考え合わせると、数個から十数個の前庭-頸

ニューロンが同側C1LCmnにシナプス結合している

と考えられる。C2LCmnにシナプス結合するPCN系

前庭-頸ニューロンが、これと同じ性質を有するもの

図5同側性後半規管系興奮性前庭一頸ニューロンの前庭神経核内での細胞体存在部位。
図はBrodal¹⁸⁾に基づき,作成した前庭核の前頭断面で,1から4は順に吻尾方向を示し,それぞれの断面の間隔は500 μ mである。黒丸がユニットスパイクの記録部位を示す。
M:前庭内側核, L:前庭外側核, D:前庭下核, 8N:前庭神経, C.r.:索状体・X:X核, Y:Y核, P.h.:舌下神経前位核, N.Tr, sp.V:三叉神経脊髄路核。

であるならば, C2LCmnに発生するEPSPの最:大振幅もC1LCmnと同程度であるので, C2LCmnも数個から十数個の前庭一頸ニューロンからの入力収束すると考えられる。

PCN刺激により発生したEPSPは, 両者とも大きいものでも1000 μ V程度であった。このことから, PCNから同側C1LCmnおよびC2LCmnへの前庭一頸反射弓は, 単独で頭長筋を収縮させる強力な興奮性入力と考えるよりも, 他の入力, 例えば網様体脊髄路ニューロンなどと協同し, C1LCmnおよびC2LCmnの興奮性レベルの調節に関与すると考える方が妥当である。

PCN刺激により同側C2LCmnに発生するEPSPの最大振幅発生に必要なPCN刺激強度は4 ~ 5 $\times$ NI Tであり, これを超えるとEPSPの振幅を減じることがあった。これは他の半規管や耳石系の一次求心神経に電流滑走が起き, 後述する理由により抑制効果が発生したためと考えられる。

3. 頸部屈筋群に対する後半規管入力
Fukushima³⁾によると, PCN刺激により, 同側の胸鎖乳突筋を支配する運動ニューロンにはニシナプス性IPSPが発生する。Isu⁴⁾の研究では頭長筋を支配するC₁LCmnには, ニシナプス性EPSPの発生する

ことが明らかになっており, 今回の実験結果ではC2LCmnにも同様にEPSPの発生することが明らかとなった。

このことは, 胸鎖乳突筋と頭長筋の1能差を良く説明している。すなわち, 後半規管神経は頭部が同側後上方に回転したときに最も良く賦活され, それによる前庭一頸反射はこの頭部運動を打ち消す方向へのベクトルをもつ運動が誘発されることになる。一方, 胸鎖乳突筋は頸部の前側方を走行する筋であり, 頭部を前屈させるとともに側方への頭部運動をもたらし, 従って, 後半規管と同側の胸鎖乳突筋は頸部前屈のベクトルはもつが同側側方へのベクトルがあるために, 同側後半規管系からの入力は抑制に働くのが合目的である。これに対し, 頭長筋は頸椎の前面ほぼ正中部を走行しており, 頸部前屈のベクトルが主で, 側方への運動にはあまり関与しないため, 後半規管と同側のものについても興奮性入力を受けるものと考えられる。ただし, 頭長筋でも中下部頸髄に相当する筋腹は, 尾側に行くに従いやや外側に向かうため, 同側側方への運動にも関与する可能性がある。そのため, この部の運動ニューロンは後半規管からの入力が上部頸髄とは異なり弱くなる可能性があり, 後半規管神経刺激による収縮が弱くなることと関連があると考えられる。

前半規管系では、興奮性前庭一頸ニューロンは両側の頸部伸筋運動ニューロンに入力しており11)12)13)、頸部屈筋へは抑制性前庭一頸ニューロンが入力している3)。このことから頭長筋運動ニューロンは、前半規管系や同側の水平半規管系からは抑制効果を受けるのが合目的である。前述したPCN刺激強度を $5 \times \text{NIT}$ 以上にしたときにEPSPの振幅が減弱するのは、前半規管神経や水平半規管神経への電流滑走により、抑制効果を受けた可能性が強いと考えられる。

4. 後半規管系同側前庭一頸ニューロンの性質
後半規管系前庭一頸ニューロンの性質に関しては、Isuら4)が詳細に検討しており、それによると、同側C1LCmpに軸索を送る前庭一頸ニューロンでは、同側C1LCmpの逆行性刺激に対する応答潜時は平均1.0ms、順行性応答については、PCN刺激に平均1.1msの潜時で応答している。前庭神経核内の細胞体の存在部位は外側核腹側部が主であり、主軸索はMVSTを通るという。これに対して、今回は逆行性刺激を同側C2LCmp内で行ったが、逆行性応答の潜時は平均1.2ms、閾値は $\approx$ 均32 μV であり、順行性応答の潜時は平均1.3msで、この応答様式はいずれもIsuら4)の結果と同様なものであった。また、細胞体の存在部位は外側核腹側部が主で、これもIsuら4)の結果と良く一致していた。

これらの性質の比較から考えると、後半規管から入力を受け同側頸髄に軸索を送る前庭一頸ニューロンは、C1LCmpに軸索分枝を出し、さらにC2LCmpにも軸索を伸ばすと考えるのが妥当であろう。このことは、前庭一脊髄ニューロンには、異なる頸髄節に軸索投射するものがある、というHRP軸索内注入を用いた実験結果14)からもその可能性が高い。

ネコの後半規管系前庭一頸反射を中継する興奮性前庭核二次ニューロンには、軸索の走行の違いにより3種類あることが確かめられている4)。すなわち、同側頸髄に軸索を送るもの、対側頸髄に軸索を送るもの、対側頸髄および対側眼運動核(動眼および滑車神経核)に軸索を送るもので、この内、頸髄および眼運動系に軸索を送るものは、眼球と頸筋との協調運動5)15)16)17)に深くかかわると考えられている。また、水平半規管系18)19)、前半規管系12)でも頸髄および眼運動系に軸索を送る前庭一頸ニューロンの存在が知られている。

これに対し、サルでは眼運動系と頸髄の両者に軸索を送る前庭核ニューロンは見られない20)という報告がある。これは種の違いによるのかも知れないが、眼

運動系と頸筋へそれぞれ独立して前庭からの情報が入力される方が、より複雑な運動が可能になると考えられる。今回の実験による同側頸髄に軸索を送るニューロンは、そのような機能を持つのではないかと考えられた。

まとめ

全身麻酔した12匹のネコを用い、後半規管神経を電気刺激して、頸部屈筋である頭長筋を支配する第一頸髄および第二頸髄内の運動ニューロンから細胞内記録した。その結果、

1) どちらの運動ニューロンにもニシナブス性

EPSPが発生し、EPSPの潜時は第一頸髄内の運動ニューロンでは平均1.8ms、第二頸髄内の運動ニューロンでは平均1.9msであった。またEPSPの最大振幅はそれぞれ平均340 μV と350 μV で、両者のEPSPに著明な差は認めなかった。

2) 後半規管神経および第二頸髄内頭長筋運動ニューロンを電気刺激して、応答する前庭神経核二次ニューロン(前庭一頸ニューロン)のスパイク電位を細胞外記録し、この前庭一頸ニューロンは、第二頸髄内頭長筋運動ニューロンプールでの刺激に対し潜時1.2msで逆行性に応答し、後半規管神経刺激には潜時1.3msで順行性に応答した。

3) 前庭一頸ニューロンの細胞外記録を行った部位にFast Green FCFを通電注入し、組織学的に検討した。その結果、この前庭一頸ニューロンの細胞体は前庭外側核腹側部に存在することがわかった。

4) 前庭一頸ニューロンの性質は、Isuら4)が行った、後半規管神経刺激に傾行性応答し、第一頸髄内頭長筋運動ニューロンプールでの刺激に逆行性応答する前庭一頸ニューロンでの研究結果に良く似ていた。

5) 後半規管神経入力を受ける前庭一頸ニューロンから頭長筋運動ニューロンへの入力様式は第一頸髄と第二頸髄では差が無いと結論づけられ、第一頸髄に軸索を送る後半規管系興奮性前庭一頸ニューロンは第二頸髄にも同様に軸索分枝を送る可能性が推察された。

参考文献

- 1) Suzuki J-I and Cohen B : Head, eye, body and limb movements from semicircular canal nerves. Exp Neurol 10 : 393-405, 1964.
- 2) Wilson VJ and Melvill-Jones G: Mammalian Vestibular Physiology. Plenum Press, New York,

- 1979.
- 3) Fukushima K, Peterson BW and Wilson V J : Vestibulospinal, reticulospinal and interstitiospinal pathways in the cat. *Prog Brain Res* 50: 121-136, 1979.
- 4) Isu N, Uchino Y, Nakashima H et al: Axonal trajectories of posterior canal activated secondary vestibular neurons and their coactivation of extraocular and neck flexor motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* 70: 181-191, 1988.
- 5) Wilson VJ, Precht W and Dieringer N : Responses of different compartments of cat's splenius muscle to optokinetic stimulation. *Exp Brain Res* 50: 153-156, 1983.
- 6) Suzuki J-I, Goto K, Tokumasu K et al: Implantation of electrodes near individual vestibular nerve branches in mammals. *Ann Otol* (ST. Louis) 78: 815-826, 1969.
- 7) Suzuki J-I, Cohen H, Bender MB: Compensatory eye movements induced by vertical semicircular canal stimulation. *Exp Neurol* 9 : 137-160, 1964.
- 8) Shimazu H and Precht W : Tonic and kinetic responses of cat's vestibular neurons to horizontal angular acceleration. *J Neurophysiol* 28: 991-1013, 1965.
- 9) Thomas RC and Wilson VJ : Precise localization of Renshaw cells with a new marking technique. *Nature* 206: 211-213, 1965.
- 10) Brodal A, Pompeiano O and Walberg F : The vestibular nuclei and their connections anatomy and functional correlations. Oliver and Boyd. Edinburgh and London, 1962.
- 11) Wilson VJ and Maeda M : Connection between semicircular canals and neck motoneurons in the cat. *J Neurophysiol* 37: 346-357, 1974.
- 12) Uchino Y and Hirai N : Axon collaterals of anterior semicircular canal-activated vestibular neurons and their coactivation of extraocular and neck motoneurons in the cat. *Neurosci Res* 1 : 309-325, 1984.
- 13) Uchino Y, Isu N, Ichikawa T et al: Properties and localization of the anterior semicircular canal-activated vestibulo-colic neurons in the cat. *Exp Brain Res* 71 : 345-352, 1988.
- 14) Shinoda Y, Ohogaki. T and Futami T : The morphology of single lateral vestibulospinal tract axons in the lower cervical spinal cord of the cat. *J Comp Neurol* 249: 226-241, 1986.
- 15) Vidal PP, Roucoux A and Berthoz A : Horizontal eye position-related activity in neck muscles of the alert cat. *Exp Brain Res* 46: 448-453, 1982.
- 16) Al-Ansari A, Crommelinck M and Roucoux A : Horizontal and vertical eye position coded by isolated neck muscle motor units. *Arch Int Physiol Biochim* 91 : 48-50, 1983.
- 17) Andre-Deshays C, Berthoz A and Revel M : Eye-head coupling in humans. *Exp Brain Res* 69: 399-406, 1988.
- 18) McCrea RA, Yoshida K, Berthoz A et al: Eye movement related activity and morphology of second order vestibular neurons terminating in the cat abducens nucleus. *Exp Brain Res* 40: 468-473, 1980.
- 19) Isu N and Yokota J : Morphophysiological study on the divergent projection of axon collaterals of medial vestibular nucleus neurons in the cat. *Exp Brain Res* 53: 151-162, 1983.
- 20) McCrea RA, Strassman A and Highstein SM : Anatomical and physiological characteristics of vestibular neurons mediating the vertical vestibulo-ocular reflex of the squirrel monkey. *J Comp Neurol* 264: 571-594, 1987.
- 稿を終えるにあたり,御指導,御校閲を頂いた聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室竹山 勇主任教授,加藤 功教授,東京医科大学第二生理学教室内野善生教授,ならびに本研究の機会を与えて頂いた聖マリアンナ医科大学第一生理学教室富田恒男客員教授,豊田順一主任教授に深謝致します。また,実験を直接御指導頂いた航空宇宙技術研究所計測部井須尚紀主任研究官,杏林大学医学部第一生理学教室渡部士郎教授,市川利信氏,聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室中島博昭先生,佐久間 淳先生,日本電子工学院飯沢みゆき氏に深謝致します。
- 最後に本実験を行うに際し,様々な御便宜をはかって頂きました聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室教室員各位に厚く御礼申し上げます。
- (原稿受付 1989年3A25日急載)
- 別刷請求先 〒213川崎市宮前区菅生2-16-1
- 聖マリアンナ医科大学耳鼻咽喉科学教室 佐藤成樹