ネコ小脳小節における求心性投射について

I. 登上線維投射

富山医科薬科大学医学部耳鼻咽喉科学教室（主任：水越鉄理教授）

赤 荻 勝 一

AFFERENT PROJECTIONS TO THE NODULUS IN THE CAT

I. CLIMBING FIBER PROJECTIONS

KATSUICHI AKAOGI, M.D.

Department of Otolaryngology, Faculty of Medicine,
Toyama Medical and Pharmaceutical University, Toyama

Olivocerebellar projections to the nodulus of the cat were studied by the horseradish peroxidase (HRP) method.

The findings derived from the present study indicate that the nodulus can be divided into 5 longitudinal zones on the basis of differences in the afferent projection sites from the contralateral inferior olive. These zones are the medial-most zone projected from the caudal half of the nucleus beta, the lateral zone of the medial part from the rostral half of the nucleus beta, the medial zone of the intermediate part from the caudal part of the dorsal cap, the lateral zone of the intermediate part from the rostral part of the dorsal cap and the ventrolateral outgrowth, the lateral-most zone from the dorsomedial cell column. There is no difference between the ventral and dorsal nodulus.

Key words: ネコ, 小脳小節, 登上線維投射, HRPA97-0001-12010

緒 言

小脳皮質への入力には登上線維系と苔状線維系の2種類があることが知られている。登上線維は下オリブ核を起始核とし小脳皮質に至り、矢状方向にのびるゾーンを形成して終わることが分かっている¹⁾。

変性法を用いネコとウサギで行った Brodal の報告²⁾以来、ウサギ^{3)~6)}、ラット⁷⁾⁸⁾、ヒツジ⁹⁾、キツネザル¹⁰⁾ およびネコ¹¹⁾¹²⁾¹³⁾ において、小脳小節への登上線維入力が報告されている。これらの研究では、小脳小節の内側部、中間部、外側部において、下オリブ核の異なった部位からの投射があることが報告されている。しかし、これらの報告は、動物種によって一定していない。すなわち、キツネザル¹⁰⁾ において、小節の内側部は medial accessory olive (MAO) の一部分である nucleus beta から、中間部は dorsomedial cell

column (dmcc) から、外側部は principal olive (PO) の ventral lammella (vlPO) から投射を受ける。一方、ウサギ⁶⁾ では、内側部は nucleus beta から、中間部は PO の dorsal cap (DC) と ventrolateral outgrowth (vlo) から、外側部は dmcc と medial accessory olive (MAO) の吻側部、DC から投射を受ける。ラット⁸⁾ では、内側部は DC から、中間部は nucleus beta と vlo から、外側部は dmcc と PO の dorsomedial part (dmPO) と vlPO から投射を受けることが報告されている。さらに、小節の外側部では背側部と腹側部で下オリブ核からの投射に違いがあることも示唆されている⁵⁾⁶⁾。一方、ネコ¹¹⁾¹²⁾¹³⁾ においては nucleus beta、DC および vlo から小節へ投射しているという報告のみで詳しい投射のゾーン形成についての報告はない。

本実験では、horseradish peroxidase (HRP) の逆

行性軸索輸送を利用した組織化学的方法により、ネコの下オリーブ核からの投射が小節においてどのようなゾーンを形成するのかについて調べた。

実験方法

ネコ16匹 (0.8-2.8kg) を使用し、塩酸ケタミン (初回量 40mg/kg, 維持量 10mg/kg/h) 麻酔下で実験を行った。ネコを脳定位固定装置に固定し、後頭骨を一部切除し小脳の表面を露出した。脳幹の正中溝を指標として小節の正中を決めた。そこからの距離を測定して小節への HRP 注入部位を決定した。5% HRP (Toyobo grade 1c) + Tris HCL buffer 溶液 (pH 8.6) を入れたガラスマイクロピペット (先端口径 5-15 μ m) を水平に脳定位的に小節に刺入し、0.5-1.5 μ A のパルス電流を (パルス幅 500ms, 1Hz) を10-20分間流すことにより電気泳動的に HRP を注入した。HRP の大量注入を行う場合には、先端口径約 15 μ m のガラスマイクロピペットを使用して注入 (1.5 μ A, 20分間) を行うか、あるいは先端口径が約 6 μ m のガラスマイクロピペットを別の場所に移して注入 (0.5 μ A, 20分間) を2ないし3回繰り返した (図1 A)。少量注入の場合は先端口径を約 6 μ m として注入 (0.5 μ A, 20分間) を行った (図1 B)。

40から48時間後に深麻酔下で、生理食塩水、1%パラホルムアルデヒドと1.25%グルタルアルデヒドを含んだ0.1Mリン酸緩衝液 (pH 7.4) (1 ℓ /kg), 10%ショ糖を含んだ0.1Mリン酸緩衝液 (pH 7.4, 4 $^{\circ}$ C) (1 ℓ /kg) にて灌流固定した。その後すぐに脳をとりだし、小脳と脳幹の2つのブロックに分け、それらを10%ショ糖を含んだ0.1Mリン酸緩衝液 (pH 7.4, 4 $^{\circ}$ C) の中に一晩浸した。翌日、ブロックが沈んだのを確認してから、クリオスタットにて小脳は矢状断で、脳幹は前額断で60 μ mの厚さの凍結連続切片を作った。Mesulam¹⁴⁾ の tetramethyl benzidine (TMB) 法を用いて各切片に組織化学的処理を行った。脳幹の切片を neutral red で染色した。小脳の切片は染色しなかった。

小脳と脳幹の切片を光学顕微鏡にて観察し、描画装置 (オリンパス社製 Model BH2-DA) を用いて各切片の拡大図を描画した。この描画に HRP の逆行性軸索輸送によって発色した脳幹の細胞の位置をプロットした。光学顕微鏡にて小節各切片の反応生成物を観察し、Mesulam の方法¹⁵⁾ を参考に注入部位の範囲を決めた。注入部位の範囲を決めるために、小節の連続切片

図1 AはCAT 1, BはCAT 29の矢状断の小節における horseradish peroxidase (HRP) の注入部位を表す。図中の矢印により示した頂点を中心に小舌側の小節を腹側小節 (VN), 虫部垂側を背側小節 (DN) とした。左下の較正はそれぞれ1mmの長さを示す。

から正中を決定し正中からの距離 (mm) をもって表示した (図2 A, 図4 A-10 A)。小節の左右長はネコにより違いがあった (5.2-6.0mm) ので、左右長の平均値 (5.4mm) を求め、それぞれの小節の左右長が比例計算によって平均値になるように統一した。また下オリーブ核における発色細胞の部位を表すために MAO の尾側端を基準とし MAO の尾側端からの距離 (mm) をもって示した。小節は図1 A, Bの矢印を通る面で分け、小舌側を腹側小節 ventral nodulus (VN) と、虫部垂側を背側小節 dorsal nodulus (DN) とした。

結 果

小節の右側に限局して HRP を注入したものは12匹で、これらのネコでは、すべて左側の下オリーブ核のみに HRP の発色細胞が認められた。このことから、小節は反対側の下オリーブ核から投射を受けていることが示された。

1. 小節へ投射する起始核

cat 1 と cat 15 では、HRP の大量注入を小節に行った。図2に cat 1 のデータを示した。注入部位は小節の右側全体と正中を越え左側の約 0.6mm までの範囲であった (図2 A)。発色細胞は左側の下オリーブ核につ

図2 AはCAT 1における注入部位(黒塗の部分, 図4-11も同じ)を, Bでは脳幹の各切片を0.3mmの間隔で示した。すなわち, 図中の1枚の脳幹切片は, 0.06mmの厚さの切片5枚分を示しており, その5枚に認められた発色細胞をすべて記入してある(図4-11も同じ)。Aの*印の位置にある切片を図1 Aにおいて, Bの*印の位置にある切片を図3 Aに, **印の位置にある切片は図3 Bにおいて明視野顕微鏡写真を示す。Bの点1個は10個の発色細胞を示している。

いては nucleus beta, DC, vlo, dmcc に認められ, この4つの部位以外の下オリーブ核には発色細胞は認められなかった(図2 B, 3 A, 3 B)。一方, 右側の下オリーブ核においては nucleus beta のみに発色細胞を認めた(図2 B)。図には示さなかったが, cat 15 における注入部位および発色細胞の分布パターンは, cat 1 のそれと同様であった。

cat 8 の注入部位は右側小節に局限しており, 正中から約1.2mm までの範囲にあった(図4 A)。発色細胞は左側の下オリーブ核において, nucleus beta のみに認められた(図4 B)。cat 10 の注入部位は右側小節に局限し, 正中から約2.4mm まで広がっていた(図5 A)。発色細胞は左側の下オリーブ核の nucleus beta, DC と vlo の3つの部位にみられたが, dmcc にはみられなかった(図5 B)。

このように, 小節の内, 外側における HRP の注入部

位の違いによって, 下オリーブ核の4つの亜核における発色細胞の分布に差がみられた。具体的には, 内側部に注入した場合には, nucleus beta に, 中間部では DC と vlo に, 外側部では dmcc に発色細胞がみられた。

2. 注入部位と発色細胞の分布パターン

少量注入によって注入部位と発色細胞の分布の関係を, さらに詳しく検討した。

A. nucleus beta の発色細胞分布

先に述べた cat 1 と cat 15 では, 注入部位が正中を越え左側へ約0.6mm まで及んでいた(図2 A)。右側の下オリーブ核において, 発色細胞は nucleus beta の尾側部(MAO 尾側端から1.2mm までの位置)に認められたが, 吻側部(MAO 尾側端より1.2-2.4mm までの位置)には認められなかった(図2 B)。

cat 24 の注入部位は腹側小節にあり, 正中から右側

図3 A, BはCAT 1におけるHRPで標識された下オリブ核の発色細胞の明視野顕微鏡写真である。AはMAOの尾側端より1.8-2.1mmの位置、Bは3.9-4.2mmの位置にある切片のうちの1枚をそれぞれ示したものである。右下の較正は0.5mmで、枠内では0.1mmの長さを示す。

約0.6mmまでの範囲に局限していた(図6 A)。一方、cat 26の注入部位は背側小節にあり、右側約0.2から0.6mmの範囲に局限していた(図6 A)。このネコの注入部位はcat 24の注入部位のそれとほぼ同じ範囲であった(図6 A)。発色細胞は2匹ともに左側のnucleus betaの尾側部において認められたが、吻側部には認められなかった(図6 B)。

cat 32とcat 37の注入部位はそれぞれ腹側小節、背側小節の正中から右側約0.9mmまでの範囲に認められた(図7 A)。発色細胞は2匹ともnucleus betaの尾側部と吻側部の一部(MAOの尾側端から1.2-1.8mmまでの位置、図7 B)にも認められた。

一方、cat 14の注入部位は、腹側小節に局限し右側約0.9から2.1mmの範囲にあった(図8 A)。nucleus

betaにおける発色細胞はその吻側部の一部(MAO尾側端より1.8-2.4mmの位置、図8 B)に認められた。

以上をまとめると、背側小節、腹側小節ともに、小節の正中から約0.6mmに注入されるとnucleus betaの尾側部に発色細胞がみられた。また、約0.6mmから1.2mmに注入されるとnucleus betaの吻側部に発色細胞がみられた。

B. DCとv/oの発色細胞分布

前節で述べたcat 14(注入部位は腹側小節に局限、図8 A)のDCとv/oにおける発色細胞は、DCの全長とv/oに認められた(図8 B)。cat 23の注入部位は背側小節にあり、右側約1.2mmから2.1mmの範囲にあった(図9 A)。DCとv/oにおける発色細胞はcat 14のそれと同様にDCの全長とv/oに認められた(図9

図4 AはCAT 8における注入部位を、Bは下オリーブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は2個の発色細胞を示している。

図5 AはCAT 10における注入部位を、Bは下オリーブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は5個の発色細胞を示している。

図6 AはCAT 24とCAT 26における注入部位を、Bは下オリーブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は1個の発色細胞を示している。

B).

cat 17の注入部位は腹側小節にあり、cat 29のそれは背側小節にあり、いずれも右側約1.8mmから2.4mmの範囲に局限していた(図10A)。cat 17とcat

29のHRP注入範囲は、cat 14とcat 23の注入範囲の外側半分に対応している。これら2匹のネコにおける発色細胞は左側のDCの吻側部(MAO尾側端より1.5-2.4mmの位置)とvloにみられた(図10B)。し

図7 AはCAT 32とCAT 37における注入部位を、Bは下オリブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は1個の発色細胞を示している。

図8 AはCAT 14における注入部位を、Bは下オリブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は3個の発色細胞を示している。

かし、DCの尾側部には発色細胞は認められなかった。

したがって、小節の正中より約1.2mmから1.8mmまでに注入されるとDCの尾側部に、約1.8mmから2.4mmまでに注入されるとDCの吻側部とvloに発色細胞がみられた。背側小節、腹側小節で、発色細胞が認められた下オリブ核の亜核に違いはみられなかった。

C. dmccの発色細胞分布

注入部位が最外側端まで及んだ大量注入例cat 1(図2)、cat 15およびcat 10(図5)の結果から、dmccより投射を受けるゾーンは最外側に存在することが示唆された。これを確かめるために最外側にHRPを注入した。

cat 42の注入部位は腹側小節にあり、cat 31のそれは背側小節にあった。cat 42の注入範囲は右側約2.4mmから外側端まで及んでいた(図11A)。発色細胞は左側のdmcc(MAO尾側端より3.9-4.5mmの位置)のみにみられた(図11B)。一方、cat 31の注入範

囲は背側小節に局限し、右側約1.8mmから外側端まで及んでいた(図11A)。dmccにおける発色細胞はdmccの吻側部に多数認められた。このネコのDCとvloにおける発色細胞はDCの吻側部とvloに認められ、DCの尾側部には認められなかった(図11B)。

前節で述べたcat 23では、注入部位が最外側まで及んでいなかった(図9A)にもかかわらず、発色細胞がdmccにも認められた(図9B)。このネコの注入部位は右側背側小節の約1.2-2.1mmの範囲(図9A)にあり、腹側虫部垂のdmccゾーンに相当する部位(Kandaら¹⁸⁾の図9参考)にわずかに及んでいた。このためdmccにHRPが輸送されたと考えられる。

以上より、腹側小節、背側小節ともに小節の正中より約2.4mmから最外側端まで注入されるとdmccに発色細胞がみられた。

考 察

本実験の実験結果をまとめると以下のようなになる。

図9 AはCAT 23における注入部位を、Bは下オリーブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は3個の発色細胞を示している。

HRPを小節の正中から約0.6mmに注入すると nucleus betaの尾側部に、約0.6mmから1.2mmに注入すると nucleus betaの吻側部に、約1.2mmから1.8mmまでに注入されるとDCの尾側部に、約1.8mmから2.4mmまでに注入されるとDCの吻側部と vlcに、最外側端から内側へ約0.3mmに注入されると dmccに発色細胞がみられた。腹側小節、背側小節で違いはみられなかった。

これらの結果から明らかとなった点は、第一に、ネコの小脳小節は下オリーブ核からの投射線維によって5つの縦のゾーンに分けられること、第二に、腹側小節と背側小節で下オリーブ核からの投射様式に違いがないことの2点である。ネコの小節において詳しいゾーン構造を報告したのは、本研究が最初である。

これらをまとめて模式図に表したものが図12である。nucleus betaの尾側部から投射を受ける幅約0.6mmの最内側ゾーン (caudal beta zone)、これに隣接して nucleus betaの吻側部から投射を受けるゾーン (rostral beta zone)、さらに外側に、DCの尾側部から投射を受けるゾーン (caudal DC zone)、そして、DCの吻側部から投射を受けるゾーン (rostral DC zone)があり、それぞれ幅約0.6mmである。最外側は dmccから投射を受ける幅約0.3mmのゾーン (dmcc zone)である。このうち rostral beta zoneについては、さらに2つに分かれる可能性がある。すなわち、rostral betaの吻側部の中でも尾側半分のみ発色細胞を認めた2例(図7)と吻側半分のみ発色細胞が認められた1例(図8)があり、前者の HRP 注入部位は

図10 AはCAT 17とCAT 29における注入部位を、Bは下オリーブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は2個の発色細胞を示している。AにおけるCAT 29の*の位置にある切片を図1Bにおいて明視野顕微鏡写真を示す。

図11 AはCAT 42 と CAT 31 における注入部位を, Bは下オリブ核の発色細胞の分布を示す。Bの点1個は1個の発色細胞を示している。

図12 Aはネコの小節を平面的に表した模式図に登上線維投射のゾーン構造を表わす。BはAの5つの縦のゾーンへ投射する下オリブ核の各部位を示している。

後者の HRP 注入部位より内側に位置し, ゾーンの存在が示唆されるためである。これを確かめるためには更に詳細な研究が必要である。

ネコの下オリブ核から小節への投射に関しては, オートラジオグラフィ法による, Kawamura と

Hashikawa¹²⁾の報告がある。それによれば, 小節の内側部は DC の尾側部から投射を受け, その外側に DC の吻側部から投射を受ける。小節が DC の尾側部と DC の吻側部から投射を受けるという点では本実験結果と一致するが, 小節への他の起始核からの投射につ

いては述べられていない。また、Walberg ら¹³⁾の報告は小節の正中部を中心に HRP を注入しており、小節の内側部は nucleus beta から投射を受けると述べているのみである。

一方、Whitworth ら¹⁰⁾はキツネザルで、逆行性軸索輸送の HRP 法を用いて、小節を登上線維投射の違いにより 3 つのゾーンに分かれている。すなわち、MAO の subnucleus c (ネコの nucleus beta に相当) と d (ネコの DC に相当) は内側のゾーンに、dmcc は中間のゾーンに、vlPO は外側のゾーンに投射する。Saigal ら⁹⁾の逆行性軸索輸送 HRP 法を用いた報告によると、ヒツジでは、nucleus beta は小節の内側部へ、DC と vlo は小節全体に、dmcc は小節の中間部に投射する。

これらヒツジ⁹⁾とキツネザル¹⁰⁾での報告と本実験結果のうち、1) nucleus beta が小節の内側部へ投射するという点、2) DC と vlo および dmcc から小節への投射があるという点では一致する。一方、小節の中間部および外側部への登上線維投射については本実験結果と異なる点が多い。ヒツジ⁹⁾とキツネザル¹⁰⁾では dmcc から小節の中間部への投射があるとしている。また、キツネザル¹⁰⁾では、vlPO から小節の外側への投射があるとしている。

これに対して、逆行性軸索輸送 HRP 法による Katayama と Nisimaru⁵⁾、およびオートラジオグラフィ法と WGA-HRP 法による Balaban と Henry⁶⁾の報告は本実験結果と一致する点が多い。これら 2 つの報告によれば、ウサギの小節の最内側部は nucleus beta から投射を受けるゾーン、これに隣接して DC の尾側部から投射を受けるゾーン、そして、このゾーンの外側に隣接して DC の吻側部と vlo から投射を受けるゾーンが存在する。(Katayama と Nisimaru⁵⁾の図 4 と 5 から判断すると、DC の吻側部を vlo に含めて vlo と呼んでいる)。加えて、vlPO からの投射はないとしている。

このように、これらウサギでの報告は、nucleus beta は小節の最内側ゾーンへ、DC の尾側部は最内側ゾーンに隣接したゾーンへ、そして DC の尾側部から投射を受けるゾーンの外側に DC の吻側部と vlo から投射があるとするという点、さらに vlPO から小節への投射はないという点では本実験結果と一致する。

しかし、小節の外側部への投射については、ウサギでの報告⁵⁾⁶⁾と本実験結果との間に、1) 腹側小節の外側部は DC の尾側部から投射を受けるゾーンであり、2) 背側小節の最外側ゾーンは rl-MAO zone から投

射を受けるゾーンであり、その内側に隣接して dmcc から投射を受けるゾーンがあるという相違点がある。

第一に、腹側小節の外側部への caudal DC からの投射は、本実験では認められなかった。すなわち、HRP の注入範囲が腹側小節の外側部にあった例 (図 11A と B, cat 42)、さらに、注入部位が背側小節の外側部にあった例で発色細胞は caudal DC には認められていない (図 10A, B, cat 14)。Balaban と Henry⁶⁾は、オートラジオグラフィ法で、ウサギの DC の尾側部と中間部から腹側小節の外側部に投射があると報告しており、Katayama と Nisimaru⁵⁾の結果と一致する。したがって、ウサギにおけるこれらの結果と本実験結果との違いは動物の種差による可能性がある。第 2 に rl-MAO から背側小節の最外側部への投射について、Katayama と Nisimaru⁵⁾は直接的証拠で、また、Balaban と Henry⁶⁾は直接的証拠を示していないが、rl-MAO から背側小節の外側部への投射について述べている。しかし、本実験においては、rl-MAO から背側小節の外側部への投射を示唆する例は 1 例も認められなかった。

Katayama と Nisimaru⁵⁾の報告では、小節の外側部では背側小節と腹側小節で投射起始核が異なるゾーンとなっている。この理由として、彼らは、小節の最外側部に HRP を限局して注入した例が得られず、決定的結果が出せなかったためではないかとしている。一方、本実験結果では腹側虫部垂に最も近接した背側小節の部位に限局して HRP が注入された例がない。したがって、小節の外側部への投射について、ウサギを含め、さらに詳細な研究が必要である。

さらに、WGA-HRP 法による Bernard⁸⁾の報告によれば、ラットの小節では、内側のゾーンは DC から、中間のゾーンは nucleus beta と dmcc から、外側のゾーンは vlPO と dmPO から投射を受ける。この報告は、小節に限局して HRP を注入しており、登上線維投射による小節のゾーン形成がネコおよびウサギと大きく異なっていることについては種差による可能性が高い。

ネコ¹⁸⁾およびウサギ¹⁹⁾の虫部垂には nucleus beta から投射を受けるゾーンはあるが、DC から投射を受けるゾーンはない。それゆえ、小節と虫部垂では機能的差があることが考えられる。

ウサギを用いて、視覚刺激および前庭刺激を行い下オリブ核の垂核で細胞外記録を行ったところ、nucleus beta では垂直性の前庭あるいは視覚刺激²⁰⁾、

DCの吻側部では垂直性の視覚刺激、さらにDCの尾側部では水平性の視覚刺激に対する反応がみられている²¹⁾²²⁾。ネコにおいても、下オリブ核により小脳に伝達される情報が亜核ごとで異なる可能性がある。したがって、登上線維の投射様式によって分けられた小節のゾーンが、ゾーンごとに異なった視覚、前庭情報をそれぞれ別個に処理して眼運動や体平衡に関与していることが推察される²³⁾。今日の解剖学的ゾーン構造をもとにして電気生理学的研究と関連させることで、ネコの小節のゾーンのもつ機能を詳細に解明することができると思う。

結 語

ネコにおいて、小脳小節に horseradish peroxidase を大量注入、または少量注入を行い、逆行性軸索輸送によって標識された下オリブ核の発色細胞の分布を調べた。その結果、ネコの小節は、登上線維投射について5つの縦のゾーンに分けられることが分かった。すなわち、最内側ゾーンは nucleus beta の尾側部から、次のゾーンは nucleus beta の吻側部から、3番目のゾーンはDCの尾側部から、4番目のゾーンはDCの吻側部と vlo から、最外側のゾーンは dmcc から投射を受ける。これらのゾーンは腹側小節と背側小節で投射に違いはない。

参 考 文 献

- Bell CC, Kawasaki T: Relations among climbing fiber responses of nearby Purkinje cells. *J Neurophysiol* 35: 155-169, 1972.
- Brodal A: Experimentelle Untersuchungen über die olivo-cerebellare Lokalisation. *Z Ges Neurol Psychiat* 169: 1-153, 1940.
- Alley K, Baker R, Simpson JI: Afferents to the vestibulo-cerebellum and the origin of the visual climbing fibers in the rabbit. *Brain Res* 98: 582-589, 1975.
- Hoddevik GH, Brodal A: The olivocerebellar projection studied with the method of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. V. The projections to the flocculonodular lobe and the paraflocculus in the rabbit. *J Comp Neurol* 176: 269-280, 1977.
- Katayama S, Nisimaru N: Parasagittal zonal pattern of olivo-nodular projections in rabbit cerebellum. *Neurosci Res* 5: 424-438, 1988.
- Balaban CD, Henry RT: Zonal organization of olivo-nodulus projections in albino rabbits. *Neurosci Res* 5: 409-423, 1988.
- Campbell NC, Armstrong DM: Topographical localization in the olivocerebellar projection in the rat: An autoradiographic study. *Brain Res* 275: 235-249, 1983.
- Bernard JF: Topographical organization of olivocerebellar and corticonuclear connections in the rat - An WGA-HRP study: I. Lobules IX, X, and the flocculus. *J Comp Neurol* 263: 241-258, 1987.
- Saigal RP, Karamanlidis AN, Voogd J et al: Olivocerebellar connections in sheep studied with the retrograde transport of horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 217: 440-448, 1983.
- Whitworth RH, Haines DE, Patrick GW: The inferior olive of a prosimian primate, *Galago senegalensis*. II. Olivocerebellar projections to the vestibulocerebellum. *J Comp Neurol* 219: 228-240, 1983.
- Groenewegen HJ, Voogd J: The parasagittal zonation within the olivocerebellar projection I. Climbing fiber distribution in the vermis of the cat cerebellum. *J Comp Neurol* 174: 417-488, 1977.
- Kawamura K, Hasikawa T: Olivocerebellar projections in the cat studied by means of anterograde axonal transport of labeled amino acids as tracers. *Neuroscience* 4: 1615-1633, 1979.
- Walberg F, Nordby T, Dietrichs E: The olivonodular projection: a re-examination based on folial cerebellar implants. *Neuroscience Letters* 81: 82-88, 1987.
- Mesulam MM: Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochem Cytochem* 26: 106-117, 1978.
- Mesulam MM: Tracing neural connections with horseradish peroxidase. *Chichester*: 68-70, 1982.
- Brodal A, Hoivik B: Site and mode of termination of primary vestibulocerebellar fibers in the cat. An experimental study with silver impregnation methods. *Arch Ital Biol* 102: 1-21, 1964.
- Angaut P, Brodal A: The projection of the "vestibulocerebellum" onto the vestibular nuclei in the cat. *Arch Ital Biol* 105: 441-479, 1967.

- 18) Kanda K, Sato Y, Ikarashi K et al: Zonal organization of climbing fiber projections to the uvula in the cat. *J Comp Neurol* 279: 138-148, 1989.
- 19) Barmack NH, Mugnaini E, Nelson BJ: Vestibularly-evoked activity of single neurons on the beta nucleus of the inferior olive in Strata P (ed) *The olivocerebellar system in motor control*, Berlin, Springer-Verlag, 1989, pp 313-322.
- 20) Maekawa K, Takeda T: Afferent pathways from the visual system to the cerebellar flocculus of the rabbit in Baker R and Berthoz A (Eds) *Control of gaze by Brain Stem Neurons*, Elsevier, Amsterdam, 1977, pp 187-195.
- 21) Leonard CS, Simpson JI, Graf W: Spatial organization of visual messages of the rabbit's cerebellar flocculus. I. Typology of inferior olive neurons of the dorsal cap of kooy. *J Neurophysiol* 60: 2073-2090, 1988.
- 22) Shojaku H, Sato Y, Ikarashi K et al: Topographical distribution of Purkinje cells in the uvula and the nodulus projecting to the vestibular nuclei in cats. *Brain Res* 416: 100-112, 1987.
- 23) Robinson FR, Fraser MO, Hollerman JR et al: Yaw direction neurons in the cat inferior olive. *J Neurophysiol* 60: 1739-1752, 1988.

稿を終えるにあたり、ご指導、ご校閲を賜りました、富山医科薬科大学耳鼻咽喉科学教室、水越鉄理教授に深甚なる謝意を捧げます、また、ご指導を頂きました、富山医科薬科大学第一生理学教室、川崎 匡教授および佐藤 悠助教授、ご協力頂いた五十嵐勝美技官に深く感謝致します。

(1993年 3月31日受稿 1993年 7月29日受理)

別刷請求先 〒930-01 富山市杉谷2630

富山医科薬科大学耳鼻咽喉科学教室 赤荻勝一

略 語

dmcc: dorsomedial cell column

DC: dorsal cap of the principal olive

dmPO: dorsomedial part of the principal olive

DN: dorsal nodulus 背側小節

HRP: horseradish peroxidase

MAO: medial accessory olive

PO: principal olive

vl: ventral lamella of the principal olive

vlo: ventrolateral outgrowth of the principal olive

VN: ventral nodulus 腹側小節

WGA: Wheat germ agglutinin