研 究

実験的プロブスト交連切断後の行動学的変化

伊藤 真人・三輪 高喜・古川 侃

Effect of Cutting the Commissure of Probst on Sound Localization and Auditory Orientation Response in the Albino Rat

Makoto Ito, Takaki Miwa and Mitsuru Furukawa

(Kanazawa University School of Medicine)

Albino rats were tested for their ability to localize sounds in space and for their reflex head orientation to auditory stimulation before and after a micro knife transection of the commissure of Probst. The animals were trained to approach a sound source on a two choice test apparatus in order to obtain a water reward. The minimum audible angles were then determined for midline (left vs. right) sound localization using the method of descending limits to define the thresholds for auditory spatial acuity. The commissure of Probst was then transected through its midline decussation with a micro knife inserted into the brain according to stereotaxic coordinates. Following a post-operative recovery period of at least one week, the rats were retrained and again tested for sound localization. After completing the sound localization tests, the animals were tested for reflex head orientation with a single burst of 70 dB (SPL) broad-band noise. In most cases, the lesions were within 200–300 microns of the midline, and damage at locations lateral to the knifecut was very slight. The condition of the damaged fibers was confirmed by both anterograde and retrograde tract tracing methods. After a complete transection of the commissure of Probst, the number of cell bodies in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus (DNLL) was greatly reduced. Most of the contralaterally projecting neurons in the DNLL underwent retrograde degeneration. Complete transection of the commissure of Probst resulted in elevated behavioral thresholds for midline sound localization. The minimum audible angles were elevated, and reflex head movements towards the sound source were abolished in most animals with extensive lesions. These results suggest that the commissure of Probst fibers, including the crossed projections from the DNLL, play a role in auditory spatial perception, especially in the ability to discriminate small auditory angles. These projections also appear to play an important role in the reflex pathway for auditory head orientation.

Key words : sound localization, head orienting reflex, commissure of Probst, dorsal nucleus of the lateral lemniscus (DNLL)

はじめに

一般に動物は、左右両方の耳から入ってくる音刺激の時間差と強度差を検出し、音の聞こえてくる方向を知ることができる。このような水平方向の音源定位 (sound

localization) を行う責任部位として、従来下部脳幹レベルの上オリブ核群や台形体の交叉性線維の働きが強調されてきたが^{1)~3)}、近年、より中枢の聴覚中継路である外側毛帯背側核 (dorsal nucleus of lateral lemniscus :

DNLL) の果たす役割が注目されている^{4)~6)}。

DNLL のニューロンは、両耳から入ってくる音刺激の微妙な左右差を感知する機能に優れており⁷⁾⁸⁾、これらの両耳情報をプロブスト交連を介して、上位中枢に変換、伝達していることが知られている⁵⁾⁹⁾。プロブスト交連は聴覚中枢における重要な交差性投射路の一つであり、DNLL およびその周辺核に起始ニューロンをもち、反体側の DNLL と下丘、さらに内側膝状体や上丘深層に投射する線維群である¹⁰⁾¹¹⁾。このような両耳からの音情報の解析は、音の聴こえてくる方向を判断する能力(音源定位能)に重要な働きをもっていることから、プロブスト交連は音源定位のために何らかの働きをもっていることが示唆されている^{4)~6)}。今回我々は、ラットを用いて実験的プロブスト交連切断の前後における、正面域音源定位能の変化について検討を行い、個体レベルにおけるプロブスト交連の働きの一端を明らかにすることができた。また同時に、音源定位能と関連して、音に対する振り向き反射(head orienting reflex: 以下 HOR と略す)の変化を観察し、この反射のルートについて考察したので報告する。

方 法

1) 音源定位実験

音源定位の行動学実験には正常成熟雄ラット(Wistar albino rats) 10匹を用いた。全例耳鏡検査にて鼓膜穿孔や中耳炎の無いことを確認した。動物は給水制限下におかれた後、まず、防音室内に設置された扇形の行動実験用のケージにおいて条件付け学習を行った(図1)。正面正中から左右各30度の位置に給水装置を設置し、音の聴こえてくる方向(正面正中に対して右か左か)と同じ側の装置でのみ給水される water reward 方式で、刺激音はサウンドジェネレーター(Coulbourn S81-02)で出力されたホワイトノイズを、100 Hz~15.0 kHz のバンドパスフィルター(KrohnHite 3550)を通してブロードバンドノイズとし、パワーアンプ(Aiwa P30)で増幅した。刺激時間は45 msecで、刺激音の大きさはスタート台での測定値が60 dB SPLとなるように設定した。条件付けにはまず左右の給水装置の上に設置したスピーカーのいずれかから、1秒間に2回の割合で刺激音を断続的に発した。スタート台上に設置された金網のトンネルに動物が入り、正中の金属製の突起(疑似飲み口)に触れると刺激音が開始され、動物が音のする方の給水装置に触れ

図1 音源定位行動実験ケージの見取り図

動物がスタート台に入り、疑似飲み口(spout)に口を触れると、いずれかのスピーカーから音が発せられる。給水装置は左右各30度に配した。

ると、少量の水が飲める仕組みである。動物がこの基本行動を学習したら、次に刺激音を断続音から45 msecの1回刺激に変えてテストトライアルを行った。スピーカーの位置は正中から $\pm 3.5, 9.5, 16, 22, 30^\circ$ で、各スピーカーごとの正答率から音源定位の行動曲線を求め、正答率75%となるスピーカー角度を minimum audible angle (以下 MAA と略す)とした。各トライアルは動物が実験用ケージ中央のスタート台上に設置されたトンネル内に入り、正面の疑似飲み口に触れた瞬間に刺激音が発せられる仕組みなので、動物の頭部はこの瞬間には正面を向いている。手術前テストトライアル終了後、ペントバルビタール麻酔(60 mg/kg ip)を行い、プロブスト交連切断群として7匹において定位脳手術下に微小ナイフ(Fine Science Tools, Inc., Canada)を用いて脳正中でプロブスト交連を切断した。手術は行動学的観測の検者とは別の術者が行い、行動実験対照群として頭皮のみの切開例2匹と、プロブスト交連の直上部までの脳組織切断例1匹をつくり比較検討した。手術後も動物の状態は良好であったが、数日間の回復期間の後、音源定位能の術後テストトライアルを行った。テスト終了後再びペントバルビタール麻酔下に(60 mg/kg ip)、蛍光色素フルオロ・ゴールド(FG; 5%溶液, Fluorochrome, Inc., U.S.A.)を片側の下丘に注入し、逆行性トレー

サー法により、交連線維の切断の程度を確認した。FG (2%) の注入は、イオントフォレーシスにて行い、5.0～7.5 μ A で15～20分間通電した。また他の2匹においてFG (2%) を片側下丘に注入し、ラットの正常解剖を確認した。トレーサー注入後、5～6日間の生存期間をおきペントバルビタル深麻酔下に (120 mg/kg ip), 左心室より灌流固定を行った。その後、厚さ40 μ m の前額断連続凍結切片を作成し、これを三等分の上ゼラチン化スライドガラスにマウントし、Zeiss 社製蛍光顕微鏡で観察した。その後同じ切片の cresyl-violet 染色を行い、プロブスト交連切断部の状態をみるとともに DNLL 内の解剖学的変化を観察した。

2) Head orienting reflex 実験

HOR 実験には正常成熟雄ラット (Wistar albino rats) 23匹を使用した。このうち18匹においてペントバルビタル麻酔 (60 mg/kg ip) 下に、定位脳手術にて極小ナイフを用いて脳正中でプロブスト交連を切断した。手術は行動学的観測の検者とは別の術者が行い、対照群として頭皮のみの切開例4匹 (No. 68, 69, 70, 95) と、プロ

ブスト交連の直上までの脳組織切断例1匹 (No. 94) を作り比較検討した。手術後も動物の状態は良好であったが数日間の回復期間の後、HOR を観察した。防音室内に設置された扇形の行動実験用ケージの中にもう一つの小型のテストケージ (24×13×28 cm) を置き、正中から $\pm 90^\circ$ の位置に設置した左右のスピーカーからランダムに、45 ms, 70 dB (SPL) のノイズ1回刺激を行った。図2に HOR の実験プロトコルを示す。検者は別室でビデオモニター下に観察を行い、行動はテープに録画し検討した。動物の慣れを考慮して一日のトライアルは10回までとし、合計20～30回行った。次に触覚刺激に対する HOR の有無を検討し、音刺激の場合と比較した。実験には検者が防音室内に入り、動物の背後から後肢に向け、シリンジを用いて少量の生理食塩水を噴射した。HOR の判定は明らかな反射を認めるものを陽性とし、全く反射を認めないものや驚愕反射のみの場合は陰性とした。テスト終了後再びペントバルビタル麻酔下に、FG (5%溶液) を左の下丘に注入し、逆行性トレーサー法により対側 DNLL 内標識ニューロンの有無を調べ、

図2 Head orienting reflex 実験手順

定位脳手術下にプロブスト交連を切断後、HOR を検討した。行動学実験の後 FG を下丘に、FR を上丘に注入した。(FG: フルオロ・ゴールド, FR: フルオロ・ルビー, IC: inferior colliculus, SC: superior colliculus, DNLL: dorsal nucleus of lateral lemniscus, CP: commissure of Probst.)

プロブスト交連線維の切断の程度を確認した。また別の蛍光色素であるフルオロ・ルビー (FR; dextran tetramethylrhodamine, 10%溶液, Molecular Probes, Inc., Eugene, USA) を反対側の右上丘に注入し, 順行性トレーサー法により HOR の遠心性線維の障害の有無を確認した。

結 果

1. プロブスト交連切断部の評価

図3は典型的なプロブスト交連切断部を cresyl violet 染色で見たもので, 切断部は正中から 300~400 μm 以内に局限しており, 左右周辺構造の障害は最小限に抑えられていた。また, 下丘交連をはじめとした他の聴覚系に障害はみられなかった。

図4は音源定位能実験動物の切断部の前後にわたる範囲を示したもので, 切断実験を行った7例中6例 (AC-

3及びAC-5~AC-9) ではプロブスト交連は完全に切断されていたが, 切断は前方に延び赤核レベルにいたり, 視蓋脊髄路 (tectospinal tract) の障害も認められた (広範囲障害群)。1例 (AC-4) においてのみプロブスト交連線維のほとんどは切断されていたものの, 最も rostral の線維がわずかに残っていた (限局障害例)。

2. 逆行性, 順行性トレーサー法による検討

対照動物の一侧下丘に十分量の FG を注入すると, 広い範囲の脳幹部聴覚系中継核に逆行性標識が認められた。FG 標識ニューロンは外側毛帯核群では両側の DNLL, 同側の外側毛帯中間核 (intermediate nucleus of the lateral lemniscus: INLL), 外側毛帯腹側核 (ventral nucleus of the lateral lemniscus: VNLL) にみられ, 上オリーブ核群 (superior olivary complex: SOC) では両側の外側核 (lateral superior olive: LSO), および同側の内側核 (medial superior olive: MSO), 上オリーブ周囲核 (superior paraolivary nucleus: SPN) に, また反対側の蝸牛神経核 (cochlear nucleus: CN) に認められた。

一方, プロブスト交連完全切断例では反対側の DNLL 内には, FG 標識ニューロンは全くみられず DNLL から反対側下丘への交叉性投射は, 全てプロブスト交連経由であることが確認された。また, その他の脳幹部聴覚中枢では注入側の DNLL をはじめ, SOC (図5), CN においても FG 標識ニューロンの配列は正常動物と同一パターンを示しており, 切断手術がプロブスト交連以外の聴覚系の構造を破壊することなく適切に行われたことが確認された。

さらに, DNLL 内神経細胞数は著明に減少しており, 軸索切断による起始ニューロンのダメージが極めて大きいことが判明した。図6は DNLL 内 FG 標識ニューロン数と, クレミル・バイオレット染色による総ニューロン数を比較したものである。同側の DNLL では, FG 標識ニューロンは非交叉性側投射ニューロンであり, プロブスト交連切断の影響を受けないのに対し, 反対側では, FG 標識ニューロンは交叉性側投射ニューロンであり, プロブスト交連完全切断後には全くみられない。対照群 (正常ラット2例) では3:7で交叉性側投射ニューロンが多くみられたのに対し, プロブスト交連完全切断群では, 切断後7週目には DNLL 内総細胞数は35~40%に減少し, 残った神経細胞のほとんどは同側投射ニューロンであると考えられた。つまり, プロブスト交連を通して交叉性側投射ニューロンのほとんど全てが, 軸索障

図3 プロブスト交連切断部 (クレシル・バイオレット染色 $\times 100$)

内側縦束のすぐ腹側を走るプロブスト交連が, ほぼ正中で切断されている (矢印)。CP, プロブスト交連
Calibration bar: 200 μm .

限局障害例

広範囲障害例

図4 音源定位実験動物におけるプロブスト交連切断部の前後にわたる範囲
AC-4は限局障害例であり、AC-3およびAC-5~AC-9は広範囲障害例であった。(LL: lateral lemniscus, MG: medial geniculate, SN: substantia nigra.)

図5 プロブスト交連切断動物における、SOC内FG逆行性標識ニューロンの分布
右下丘にFG注入後のa: 反対側(左)SOC, b: 同側(右)SOC
(SOC: superior olivary complex, LSO: lateral superior olive, MSO: medial superior olive, SPN: superior paraolivary nucleus.)

害後に細胞死に陥ることが明らかとなった。

プロブスト交連のすぐ前方には視蓋脊髄路が正中で交差しているが、これはHORの重要な遠心性線維群と考えられている¹²⁾¹³⁾。今回HOR実験動物においてFRを左上丘に注入し、視蓋脊髄路の障害程度を検討すると、

切断実験を行った18例中12例では切断は前方におよび視蓋脊髄路の障害が認められた(広範囲障害群)。他の6例では視蓋脊髄路は保存され、プロブスト交連にのみ種々の程度の障害がみられた(限局障害群)。

図6 DNLL内ニューロン数の比較

同側のDNLLでは、FG標識ニューロンは非交叉性側投射ニューロンであり、反対側では、FG標識ニューロンは交叉性側投射ニューロンである。

3. 音源定位能の検討

図7は模擬手術を行った3例の対照群で、このうち2例(BVA-23, 24)は頭皮のみの切開で、AC-2ではプロボスト交連切断例と同様のナイフ刺入を行った後、プロボスト交連線維の直上部までの脳組織を切断した。手術前の音源定位行動曲線は正面からスピーカーまでの角度が大きい場合には100%近い正答率を示すが、スピーカー角が小さくなるに従い正答率は低下する。今回の行動実験では動物は右か左かを選択すればよいため、正答率は最低でも50%になることが予想される。対照群においては図7に示すように術前・術後の行動曲線に変化はなく、この実験系が安定したものであることを示している。一方図8はプロボスト交連切断群の行動曲線を示してい

る。切断群全例においてプロボスト交連切断手術前に比べ、手術後では種々の程度に正答率の低下がみられており、音源定位能の障害が引き起こされたことを示している。このように行動曲線は術後低下するものの音源定位能の完全喪失(正答率50%になる)には至らず、スピーカー角が大きい場合にはある程度高い正答率が得られた。

図9は正答率75%を示すMAAを比較したもので、動物が半数の刺激音の左右判別可能な角度を現している。対照群では手術前後にほとんど変化がないのに対し、切断群においては術前11°から術後33°に有意に上昇がみられた(Mann-Whitney U test, $U=1.0$, $P<0.02$)。

4. Head orienting reflex (HOR) Scoreの検討(図10)

音に対するHORは、対照群では全例で90%以上の高い反応がみられたのに対し、視蓋脊髓路まで障害された広範囲障害群では20%以下とHORが消失した。さらにこれら広範囲障害群では触覚刺激に対するHORも消失していた。一方、視蓋脊髓路が保たれていた限局障害群では、音刺激に対するHORは15%から60%までと不完全消失がみられたのに対し、触覚刺激に対しては明瞭なHORが観察された。

考 察

プロボスト交連は脳幹部聴覚中枢における重要な交叉性投射路の一つであり、DNLLおよびその周辺核由来の線維を含み、反対側のDNLLと下丘、さらに上位の上丘深層や内側膝状体に投射している¹⁰⁾¹¹⁾。さらにDNLLのニューロンは、両耳から入ってくる音刺激の微妙な左右差を感知する機能に優れており、これらの両耳情報をプロボスト交連を介して上位中枢に変換、伝達

図7 対照群における音源定位行動曲線
黒丸が手術前、白丸が手術後を示す。

プロブスト交連切断群

図8 プロブスト交連切断群の音源定位行動曲線
黒丸が手術前, 白丸が手術後を示す. 手術後に正答率の低下が認められる.

図9 音源定位の MAA 平均値の変化
切断群において MAA の上昇がみられた.
bars : mean + SE.

図10 Head orienting reflex (HOR) score の検討
X 軸は実験動物の個体番号を示す.

していることが知られている⁴⁾⁵⁾⁸⁾⁹⁾。このような両耳からの音情報の解析(両耳機能)は、音源定位能にとっても重要であることから、プロブスト交連は音源定位のために何等かの働きをもっていることが示唆されている。生理学的実験では、一側の DNLL の活動を薬剤によってブロックすると、反対側の下丘や一次聴覚野ニューロンの両耳性反応が減弱することが知られている⁴⁾⁵⁾。さらに DNLL ニューロンのほとんど全てが GABA (gamma amino butyric acid) 作動性の抑制性ニューロンであることが分かっており^{14)~17)}、このような両耳機能の調節は、プロブスト交連を介した DNLL 由来の交叉性抑制性投射路によって行われていると考えられている。

一方で実験動物の音源定位行動を注意深く観察すると、一連の行動の開始にあたり音源方向に向かう首振り反射 HOR が認められるのがわかる。では HOR は音源定位能にとって何か重要な意味を持つ反射なのであろうか？音源定位能の行動学的反応には、大脳皮質を含めた上位中枢が関与すると考えられているのに対し、HOR は脳幹から中脳レベルの下位中枢のみの関与する反射であると考えられている。しかしこれら二通りの音に対する反応が、お互いどのように関係しているのかは不明であった。今回我々は、これらの行動学的反応の求心路を探る目的で、プロブスト交連切断後の正面域音源定位能の変化と HOR とを観察した。

その結果、プロブスト交連切断後には正面域音源定位能は明らかに低下しており、MAA の上昇が認められた。しかし完全な音源定位能の喪失にはいたらず、正面から離れた角度の外側からの音刺激に対する反応は、よく保たれる傾向がみられた。つまり、DNLL ニューロンはプロブスト交連を通る交叉性抑制性投射路を介して、微小な角度の違いを識別する音源定位能に重要な働きを持っていることが判明した。しかしこの事は同時に、DNLL-プロブスト交連系以外にも音源定位に関与する別の系が存在し、プロブスト交連切断後にもある程度の音源定位が可能であることを示している。従来から音源定位能に深い関連があるといわれていた、上オリブ核群や台形体線維を介する系がプロブスト交連系とは独立した存在である可能性が示唆された。これら二つの聴覚投射路は両耳機能にとって、いわば車の両輪のようなものであり、まず最初に上オリブ核群や台形体線維を介する系によって、両耳からの音の大雑把な情報解析がなされ、さらに繊細な解析がより上位に位置するプロブス

ト交連系で行われていると推測される。

この他にもプロブスト交連系では、最近、GABA 抑制投射路によるエコーの抑制効果が注目されている⁹⁾¹⁸⁾¹⁹⁾。すなわち猫やウサギの下丘やコウモリの DNLL では、一旦神経細胞が興奮するとそれに引き続き持続性の興奮抑制がみられるが、この現象が反対側の DNLL に起始ニューロンをもつ GABA 抑制性神経の働きであることが示唆されている。この持続性の興奮抑制は、後続のエコーを抑制し最初に届いた音を強く感知する働き(先行音効果として知られている)にも関与すると考えられている。さらに今回、プロブスト交連系は HOR の求心路としても重要な経路であることが示唆された。HOR の反射中枢は上丘深層に存在するといわれ、音、光、体性感覚などの種々の刺激に対してみられる反射である²⁰⁾。HOR の遠心性投射路についての報告は散見され、視蓋脊髓路が上丘深層からの交叉性下行性線維群であり、HOR の遠心路の一つであることが示唆されている^{21)~23)}(図11)。しかし音に対する HOR の求心路については不明な点が多かった²⁴⁾。今回の結果では視蓋脊髓路が切断されていた広範囲障害群では、音に対するとともに体性感覚に対する反射も消失していることから、視蓋脊髓路があらゆる HOR の重要な遠心性線維である

図11 プロブスト交連と視蓋脊髓路の模式図

(SC : superior colliculus, MG : medial geniculate, IC : inferior colliculus, DNLL : dorsal nucleus of lateral lemniscus, CP : commissure of Probst.)

ことが確認された。しかしこのような広範囲障害群においても、大雑把な音源定位能は保たれており、やはり HOR と音源定位能の間には明らかな関係はないものと考えられた。一方で、反射の遠心路である視蓋脊髓路が保たれていた限局障害群では、体性感覚に対する反射は保たれていたにも関わらず、プロブスト交連が障害されると音に対する HOR が種々の程度に障害されることが観察されており、プロブスト交連の一部が HOR の求心路である可能性が強く示唆された。このように DNLL-プロブスト交連系は、その抑制性投射路により、音に対する HOR 反射から音源定位能、さらにはエコー抑制に至るまでの幅広い両耳機能の情報解析に、重要な働きをもつ系であることが明らかとなった。

今回の解剖学的検討では、DNLL から下丘への交叉性投射路は従来考えられていたように、全てプロブスト交連を通ること、さらには交叉性投射が非交叉性投射に比べて、7:3 と優位を占めることが確認された。また、プロブスト交連切断手術の数週間後には、DNLL 内の交叉性投射ニューロンはほとんど全て細胞死に至ることが明らかとなった。つまり、ひとつの DNLL という神経細胞群の中に、細胞死に至る交叉性投射ニューロンと生き残る非交叉性投射ニューロンが混在しており、さらにこれらのニューロンはあらかじめ、逆行性トレーサー法でそれぞれラベル可能であることから、今回のプロブスト交連切断実験は、中枢神経系の軸索傷害後の起始ニューロンの変性過程をみる実験系としても有用であると推測される。今後はさらに、プロブスト交連切断後の解剖学的、生理学的検討が必要である。

まとめ

1. 聴覚中枢における重要な交叉性投射路であるプロブスト交連切断後の、音源定位能および音に対する振り向き反射 (head orienting reflex) の行動学的変化と、dorsal nucleus of the lateral lemniscus (DNLL) 内起始ニューロンの解剖学的変化を検討し、以下の結果を得た。

2. プロブスト交連切断により、minimum audible angle (MAA) の増大がみられ、正面域の音源定位能が低下する事が判った。しかし、音源定位能の喪失には至らず、プロブスト交連系以外の独立した交叉性投射路が、音源定位に関与していることが推測された。

3. プロブスト交連切断により音に対する HOR は大きな影響を受け、傷害が視蓋脊髓路にまでおよぶと音、

触覚刺激に対する HOR は消失した。これらのことから、プロブスト交連が音に対する HOR の反射求心路の一部であり、視蓋脊髓路は HOR の重要な反射遠心路である事が判明した。

4. プロブスト交連切断後に、DNLL 内の交叉性投射ニューロンのほとんど全てが変性、細胞死に至っており、中枢軸索傷害後の起始ニューロンの変化を観察する実験系として有用である可能性が示唆された。

本研究はカナダ、カールトン大学心理学部、Prof. Kelly 研究室 (Lab. of Sensory Neuroscience) において行われた。

なお、本文の要旨は、第18回 Association for research in otolaryngology (ARO) meeting, および第6, 7回日本耳科学会総会にて発表した。

参考文献

- 1) Sally SL and Kelly JB : Effects of superior olivary complex lesions on binaural responses in rat inferior colliculus. *Brain Res* **572** : 5~18, 1992.
- 2) Kavanagh GL and Kelly JB : Midline and lateral field sound localization in the Ferret (*Mustela putorius*) ; Contribution of the superior olivary complex. *J Neurophysiol* **67** : 1643~1658, 1992.
- 3) Jenkins WM and Masterton RB : Sound localization ; effects of unilateral lesions in central auditory system. *J Neurophysiol* **47** : 987~1016, 1982.
- 4) Glenn SL and Kelly JB : Kainic acid lesions of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus ; effects on binaural evoked responses in rat auditory cortex. *J Neurosci* **12** : 3688~3699, 1992.
- 5) Li L and Kelly JB : Inhibitory influence of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus on binaural responses in the inferior colliculus. *J Neurosci* **12** : 4530~4539, 1992.
- 6) Kelly JB and Kavanagh GL : Sound localization after unilateral lesions of inferior colliculus in the ferret (*Mustela putorius*). *J Neurophysiol* **71** : 1078~1087, 1994.
- 7) Buckthorpe AD, Li L and Kelly JB : Physiological properties of single neurons in the rat's dorsal nucleus of the lateral lemniscus. *Assoc Res Otolaryngol Abstr* **16** : 126, 1993.
- 8) Covey E : Response properties of single units in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus and paralemniscal zone of an echolocating bat. *J Neurophysiol* **69** : 843~859, 1993.
- 9) Yang L and Pollak GD : The role of GABAergic and glycinergic inhibition on binaural processing in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of the mustache bat. *J*

- Neurophysiol **71** : 1999~2013, 1994.
- 10) Kudo M : Projections of the nuclei of the lateral lemniscus in the cat ; an autoradiographic study. *Brain Res* **221** : 57~69, 1981.
 - 11) Merchan M, Saldana E and Plaza I : Dorsal nucleus of the lateral lemniscus in the rat ; concentric organization and tonotopic projection to the inferior colliculus. *J Comp Neurol* **342** : 259~278, 1994.
 - 12) Dean P, Redgrave N, Sahibzada N, et al : Head and body movements produced by electrical stimulation of superior colliculus in rats ; effects of interruption of crossed tectoreticulospinal pathway. *Neuroscience* **19** : 367~380, 1986.
 - 13) Ellard CG and Goodale MA : A functional analysis of the collicular output pathways ; a dissociation of deficits following lesions of the dorsal tegmental decussation and the ipsilateral collicular efferent bundle in the Mongolian gerbil. *Exp Brain Res* **71** : 307~319, 1988.
 - 14) Adams JC and Mugnaini E : Dorsal nucleus of the lateral lemniscus ; a nucleus of GABAergic projection neuros. *Brain Res Bull* **13** : 585~590, 1984.
 - 15) Moore JK and Moore RY : Glutamate acid decarboxylase-like immunoreactivity in the brainstem auditory nuclei of the rat. *J Comp Neurol* **260** : 157~174, 1987.
 - 16) Oliver DL and Shneiderman A : An EM study of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus ; inhibitory, commissural, synaptic connections between ascending auditory pathways. *J Neurosci* **9** : 967~982, 1989.
 - 17) Shneiderman A and Oliver DL : EM autoradiographic study of the projections from the dorsal nucleus of the lateral lemniscus ; a possible source of inhibitory inputs to the inferior colliculus. *J Comp Neurol* **286** : 28~47, 1989.
 - 18) Yang L and Pollak GD : Binaural responses in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of the mustache bat affects responses for multiple sounds. *Auditory Neurosci* **1** : 1~17, 1994.
 - 19) Yin TCT : Physiological correlates of the precedence effect and summing localization in the inferior colliculus of the cat. *J Neurosci* **14** : 5170~5186, 1994.
 - 20) Meredith MA and Stein BE : Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *J Neurophysiol* **56** : 640~662, 1986.
 - 21) Ellard CG and Goodale MA : The role of the predorsal bundle in head and body movements elicited by electrical stimulation of the superior colliculus in the Mongolian gerbil. *Exp Brain Res* **64** : 421~433, 1986.
 - 22) Dean P, Mitchell IJ and Redgrave P : Contralateral head movements produced by microinjection of glutamate into superior colliculus of rats ; evidence for mediation by multiple output pathway. *Neuroscience* **24** : 491~500, 1988.
 - 23) Dean P, Mitchell IJ and Redgrave P : Responses resembling defensive behaviour produced by microinjection of glutamate into superior colliculus of rats. *Neuroscience* **24** : 501~510, 1988.
 - 24) Thompson GC and Masterton RB : Brain stem auditory pathways involved in reflexive head orientation to sound. *J Neurophysiol* **41** : 1183~1201, 1978.

(原稿受付：平成10年4月2日
 原稿採択：平成10年7月8日
 別刷請求先：伊藤真人
 〒920-0934 石川県金沢市宝町13-1
 金沢大学医学部耳鼻咽喉科学教室)