軽度麻酔ネコにおける前庭器官と顔面領域 からの視床入力 of 電気生理学的分析

葭田 多美子 森 昭 雄 佐 藤 巖
佐々木 正名 半 藤 芳 和 角 野 隆 二

日本大学歯学部生理学教室（指導：角野隆二教授）

〔受付：昭和62年5月13日〕

Electrophysiological analysis of thalamic inputs from vestibular organ and facial area in light anesthetized cats

Tamiko Yoshida, Akio Mori, Iwao Satoh, Masana Sasaki,
Yoshikazu Handoh and Rhyuji Sumino

*Department of Physiology, Nihon University School of Dentistry
1-8-13 Kanda-surugadai Chiyoda-ku, Tokyo 101*

〔Accepted for publication : May 13, 1987〕

Key words: Vestibular organ / thalamus / facial area / cat

Abstract: We examined projections of the thalamus from the vestibular organ and somatic sensory afferents of the face on lightly ketamine anesthetized cats. A unit spike was recorded from the thalamus. It was evoked by electrical stimulation of the vestibular organ and by natural stimulation of the somatic sensory afferent of the face. Unit spikes were classified into three groups: A-Type neurons responded only to vestibular organ stimulation. B-Type neurons responded to somatic sensory stimulation alone. C-Type neurons received input from both of the vestibular organ and the somatic sensory afferents. These three types of neurons were located in the VPM and VL. No difference was observed between the three types of neurons and their location in the thalamus. Thalamic neurons, including VPM and VL, received impulses from the contralateral side of the facial region and vestibular organ. C-Type neurons, which responded by vestibular stimulation, had a wide area of the receptive field involving the skin, hair and whiskers of the face and/or neck.

緒 言

これまで、前庭の受容器からの一次求心性線維は、脳幹を入り前庭神経核に終り、これからの遠心性線維は脊髄運動系¹⁻³⁾、眼運動系⁴⁻⁶⁾、小脳系⁴⁾、自律神経系⁸⁻¹¹⁾等の機能に関係していることが知られている。一方、前庭核から上行する前庭

—視床—皮質投射系に関連した機構は前庭からの姿勢の統御機能を持っていると考えられるが、詳細については明らかではない。

前庭から皮質への投射については、いくつかの報告がある。ネコでは前庭神経を電気刺激し、第1体性感覚野（First somatic sensory area, SI）と第2体性感覚野（Second somatic sensory area, SII）の移行部の上シルビウス溝の吻側部¹²⁻¹⁴⁾および後十字回の限局した部位¹⁵⁾から誘発電位が記

録されることから、皮質への投射が証明されている。さらに、サルについては頭頂内溝の吻側に投射があり¹⁶⁾、また SI と運動野の移行部に同側および対側の前庭からの投射の存在が知られている¹⁷⁾。一方、Landgren ら¹⁸⁾は、ネコの前シルビウス上溝の内壁に前肢の筋および関節、ならびに四肢の皮膚からの求心性線維の投射があり、さらに大脳皮質のこの部位は前庭刺激にも応じることを明らかにしている¹⁹⁾。しかし、体性感覚の受容野についての十分な記載に乏しい。最近、森ら²⁰⁾は第5体性感覚野 (Fifth somatic sensory area, SV) に前庭入力と体性感覚入力の両者を受けるニューロンが存在することを報告している。

前庭から視床への投射については次のような報告がある。ネコの前庭神経を電気刺激した成績から、Mickle ら¹³⁾は視床の刺激と対側の Ventral posterior lateral nucleus (VPL) へ、Sans ら¹⁵⁾も同様に刺激と対側の VPL, Ventral lateral nucleus (VL), Blum ら²¹⁾は刺激と対側の Magnocellular portion of the medial geniculate nucleus (mcMG), Posterior nucleus (PO) への投射があることを報告している。

左右の前庭神経および体性感覚から視床への投射については、Blum ら^{21,22)}が電気刺激を加えて調べているが、体性感覚受容野の詳細な解析がなく、また前庭から視床の顔面域への投射についての詳細な解析がなされていない。

そこで著者らは、前庭から視床顔面野への投射部位と体性感覚顔面受容野との関係を明らかにするため、前庭窓への微小電気刺激および体性感覚野への自然刺激を加え、解析を行った。

実験方法

実験には、ネコ10匹 (体重2.5~3.5kg) を用い、ケタール (三共) 麻酔 (35mg/kg) 下で脳定位固定装置に固定した。手術は頭部皮膚を正中切開し、頭蓋骨から右側頭筋を剝離除去した。目的とする右側視床に微小電極を刺入するため、Snider ら²³⁾の脳図譜に従って anterior (A) 4.5~11.0, lateral (L) 1~10.5の範囲まで側頭骨を開頭し、硬膜を除去した。露出した皮質の周囲の頭蓋骨にテフロンチャンパーをレジンを固め、

その内部をミネラルオイルで満たし、電極挿入用穴付きのプラスチックの蓋をした。また、脳の膨張を防ぐため、小脳延髄槽を切開し、脳脊髄液を一部排出した。前庭器官に刺激を加えるために、側頭部から耳介の外背面を切開し、鼓室の内側壁にある正円窓および卵円窓を露出し、それぞれに先端約1mmの銀球電極を刺入し、その周囲をミネラルオイルを浸した小さい脱脂綿で覆い、さらにその周囲をレジンで固定した。

なお、顔面神経は、骨の神経管内で破壊し、前庭器官への電気刺激の滑走による副作用を除外した。刺激は持続時間0.1msec, 1Hz で正円窓の電極が陰極になるようにした。前庭器官への刺激強度を設定するために、大脳皮質聴覚野から誘発電位を記録し、0.8V以上の刺激では大脳皮質聴覚野から誘発電位が記録されることから、聴神経への電流滑走が生じたものと考えられる。したがって本実験では、島津ら^{24,25)}が前庭神経刺激で脳幹への電流滑走が0.7Vから生じることを報告していることも考慮し、前庭器官への電気刺激は0.7V以下の条件で行った。また、例によっては小脳皮質を通して同側の前庭核にタングステンを封入したガラス管電極を刺入し、そこで記録される陰性電位の閾値の2.5倍以内の強度とした。実験は動物を定位固定器から外し、特別に作ったヘッドホルダーに装着して行った。それは、頭部を固定するためネジを左頭蓋骨に5本、右頭蓋骨に1本埋め込み、その部位にさらに左頭蓋骨上に立てた2本の棒ネジをレジンで固め、それを頭部固定用のヘッドホルダーで固定した。切開した皮膚ならびにその周囲の筋肉には、局所麻酔剤 (Zyljectin, Abbott) を皮下および筋肉内に注射した。手術後、動物はケタミン (2mg/kg/hr) を筋注し、軽麻酔下でニューロンの記録を行った。実験中、体温は直腸温を38.5°Cに保つように保温マットを敷いた。ガラス管内にタングステンを封入した Stoney ら²⁶⁾と Asanuma と Rosen²⁷⁾ タイプの微小電極を用い、チャンバーのプラスチックの蓋の中央部に開けた直径1mmの穴を通して皮質上から刺入し、視床の単一ニューロン活動を記録した。尚、電極刺入範囲は、A4.0~10.5, L2.0~10.0, horizontal は皮質表面上 ~ 4 とした。電極として微

Table 1 Characteristics of thalamic neurons following stimulation of the vestibular organ and somatic afferents. Abbreviation : FL ; forelimb, HL : hindlimb. Vesti. ; Vestibular, Somat. ; Somatic, Cont. ; Contralateral, bilat. ; bilateral, Further details in the text.

Type of Neuron		Thalamus	Receptive fields						
			field	narrow	middle	wide	numbers		
A type (Vesti.) (V) (49)	a (cont.)	VPM					14		
		VL				10			
		VPL				8			
	b (bilat.)	VPM					4		
VL						0			
VPL						13			
B type (Somat.) (S) (197)	a (cont.)	VPM	Face Neck	56	19	12	87		
		VL	Face Digits	2	6	0	8		
		VPL	Neck, FL Trunk, HL	46	10	39	95		
	b (bilt.)	VPM	Face	0	0	3	3		
		VL		0	0	0	0		
		VPL	Trunk HL, Tail	0	0	4	4		
		C type (V+S) (25)	a (cont.)	VPM	Face Neck	0	9	4	13
				VL	Face Digits	0	1	3	4
VPL	Neck, FL Digits, HL			0	4	1	5		
b (bilat.)	VPM			0	0	0	0		
	VL			0	0	0	0		
	VPL	FL + Trunk	0	1	2	3			
Total			271						

小ガラス管から露出したタングステン電極の先端の直径15~20μm, 長さ10~20μm のものを使用した。視床のニューロン活動の多くは, single-unit として, ブラウン管オシロスコープでスパイクを観察するとともに, スピーカーにより音モニターを行った。multi-units の場合には, window discriminator (WPI 社製) を用い, ニューロン活動を記録した。体性感覚刺激としては自然刺激を用い, 皮膚あるいは毛への軽い接触, および圧刺激あるいは他動的な顎関節刺激を行った。

一方, 皮質表面の電極刺入位置を描記するために, 手術用マイクロスコープにより, ポラロイド

写真撮影を行い, 写真上に点を描記した。実験終了後, 電極部位を確かめるために, 通電による lesion を作った。ネコをネンプタールで麻酔 (35 mg/kg) 10%ホルマリン溶液で灌流固定の後, 脳を摘出した。脳の凍結連続切片をニッスル染色し, Jonse^{28,29)} の分類に従い, 視床 の細胞構築学的同定を行った。

結 果

ネコ10例について40個の penetration (Pene.) を視床の 顔面領域および一部 その 周囲 に作り, 271個のニューロン活動を記録した。Table 1 に

その概要を示した。視床のニューロンを、応答様式の違いにより大きく3つの Type, A, B, C に分類した。271個のニューロン活動中、49個 (18%) のニューロンは前庭刺激にのみ応答 (A Type) した。197個 (73%) は体性感覚刺激のみに応答し、前庭刺激には応答しなかった (B Type)。残り25個 (9%) は前庭および体性感覚刺激の両者に応答した (C Type)。さらにこれらのうち、対側の前庭器官の電気刺激 (前庭刺激) あるいは体性感覚自然刺激 (体性感覚刺激) に応答するものを a とし、対側および同側の両者に応答するものを b とした。なお、同側の前庭あるいは体性感覚刺激にのみ応答したニューロンは得られなかった。また、体性感覚刺激のニューロンの皮膚受容野の面積の大きさの違いから3つに分け、narrow は 2 cm^2 以下、middle は $2 \sim 5\text{ cm}^2$ 、wide は 5 cm^2 以上とした。

A-a Type は32/49個 (65%)、A-b Type は17/49個 (35%) であり、A-a Type が A-b Type よりも多かった。B-a Type は190/197個 (96%) で最も多く、B-b Type は7/197個 (3.6%) であった。両刺激に反応する C-a Type は22/25個 (88%) で、C-b Type は3/25個 (12%) であった。

次に体性感覚の受容野とニューロン活動の関係を記す。B-a Type の受容野の大きさは、狭い (narrow) ものが最も多く、104/197個 (53%)、次いで中位 (middle) が51/197個 (26%)、広い (wide) ものは35/197個 (18%) であった。一方、B-b Type のニューロンの受容野は一般に広く、7/197個 (3.6%) であった。C-a Type のニューロンの受容野は中程度のものが多く、14/25個 (56%)、次いで広い受容野のもの8/25個 (32%) であり、受容野の狭いものは認められなかった。また、C-b Type のニューロンは少なく、全体で3個であり、そのうち2/25個 (8%) が広い受容野を持ち、1/25個 (4%) は中程度の受容野を持っていた。

視床の記録部位と体性感覚受容野の関係をまとめると、次の如くである。VPM から記録されたニューロンは、対側性のものが100/222個 (45%) で、両側性からのものが3/222個 (1.4%) であった。また、VL から記録されたニューロンは、対側性のものが12/222個 (5.4%) で、両側性からの

ものが0/222個 (0%) であった。さらに VPL から記録されたニューロンは、対側性のものが100/222個 (45%) で、両側性からのものが7/222個 (3.2%) であった。A-Type は前庭刺激のみのものであるから、Bおよび C Type のものについて、受容部位との関係を記す。VPM から記録されたニューロンは、顔面、頸部からの皮膚あるいは、皮膚およびヒゲの触刺激に応答した。VL のニューロンは、顔面、指からの皮膚あるいは皮膚およびヒゲの触刺激に応答した。また、VPL のニューロンでは、前後肢、指、および体幹の皮膚刺激に応答した。

1) A Type の視床ニューロン

この Type のニューロン活動が記録された局在部位は、視床の VPM, VL, VPL 全域にわたっていた (Table 1)。Fig. 1 の Pene. No. 9, 11, Fig. 2 の Pene. No. 16 にその代表例を示した。それは図中、黒丸で表示してある。なお、Fig. 1 から Fig. 4 は視床の前頭断切片をトレースし、吻側から尾側方向に並べて表示してある。なお、ニューロン活動記録部位を明確にするために通電により、lesion を作った (図中の A')。Fig. 1A の Pene. No. 9 で記録された3個のニューロンは、すべて A-a Type であった。一方、Pene. No. 11 で記録された5個のニューロン中 A-a Type は1個のみであった。これらのニューロンの記録部位は、VL の中央から内側にかけてであり、また VPM の中央に比較的限局していた (Fig. 2A の Pene. No. 16)。

2) B Type の視床ニューロン

この Type のニューロンは視床の全域にわたっていたが、中でも対側の VPM, VPL に最も集中して記録された。この Type のニューロンは197個記録されたが、3個を除き、すべて対側の視床から記録された。その代表例を、Fig. 2 の Pene. No. 15, 16, 17, Fig. 3 の Pene. No. 4, 5, および Fig. 4 の Pene. No. 12, 13 にそれぞれ○印で示した。Fig. 2A の Pene. No. 15で記録された7個のニューロン中、腹側の3個が B-a Type で、すなわち対側の下顎の皮膚刺激に応答した。また、Pene. No. 16の最も腹側の1個のニューロンがこの type に属し、対側の頸部からの皮

Fig. 1 Recording points of unit spikes in the thalamus and their receptive fields of the facial region. Unit spikes were recorded from the VL following electrical stimulation of the vestibular organ and natural stimulation of the somatic sensory region. A: two electrode tracks are shown in the frontal section of the thalamus. A': four lesions of the electrode tips are shown in the histological section which corresponds to A. ⇔: indicates lesions of the electrode tips. ●: indicates the side of the unit spikes receiving only vestibular organ stimulation on the contralateral side of the recording. ◎: indicates recording points of unit spikes which show convergence of both stimulation from the vestibular organ and from the somatic region. B: receptive fields (black area) of the facial area which showed converged neurons. C: superimposed record showing unit spike in the VL by electrical stimulation of the contralateral side of the vestibular organ.

膚刺激に応答した。これらのニューロンは VPM の中央からやや内側に認められた。Pene. No. 17 から記録された12個のニューロンはすべて B-a Type のニューロンであり、そのうち最も背側の2個のニューロンは、対側顔面下顎および頸部の皮膚刺激に応答し、さらにその下部の2個のニューロンは対側顔面、下顎、耳介および頸部を含む広範囲な皮膚刺激にそれぞれ応答した。中央の4個のニューロンは、対側の顔面側部および頸部の皮膚刺激に応答した。さらに腹側の4個は、前肢の第2、第3指のそれぞれの皮膚に受容野を持つニューロンが記録された。これらのニューロンのうち、背側の4個は VL に認められた。中央の4個は VPM に認められ、腹側の4個は VPL にそれぞれ認められた。Fig. 3A の Pene. No. 4

で記録された5個の B-a Type のニューロンは、対側の顔面側部あるいはオトガイ部も含んだ下唇と下顎の皮膚刺激に応答した。Pene. No. 5 で記録された9個の B-a Type のニューロン中、腹側で記録された5個のニューロンは、対側の上口唇口ヒゲ部の毛、下顎の非常に狭い領域の皮膚刺激に応答した。これら Pene. No. 4, 5 の B-a Type のニューロンは、VPM の中央からやや内側に認められた。Fig. 4A の Pene. No. 12で記録された3個のニューロン中、背側の2個のニューロンは B-a Type であり、対側の下顎あるいは顔面側部の皮膚刺激に応答した。Pene. No. 13 で記録された5個のニューロンはすべて B-a Type で、背側の3個のニューロンは、対側の鼻下部の狭い皮膚刺激に応答した。腹側の2個のニューロ

Fig. 2 Unit spikes were recorded from the VL, VPM and VPL following electrical stimulation of the vestibular organ and natural stimulation of the somatic sensory region. A: three electrode tracks are shown in the frontal section of the thalamus. B: circles (O) indicate the site of the unit spikes obtaining only vestibular organ stimulation of the contralateral side of the recording. C: superimposed record showing unit spike in the VPM by electrical stimulation of the contralateral side of the vestibular organ. Symbols and format are the same as Fig. 1.

Fig. 3 Unit spikes were recorded from the VPM following electrical stimulation of the vestibular organ and natural stimulation of the somatic sensory region. Symbols and format are the same as Figs 1 and 2.

Fig. 4 Unit spikes were recorded from the VPM following electrical stimulation of the vestibular organ and natural stimulation of the somatic sensory region. Symbols and format are the same as Figs 1 and 2.

ンは、対側の鼻側部の狭い皮膚刺激に応答した。これら Pene. No. 12, 13 の B-a Type のニューロンは、VPM の中央から内側に認められた。

3) C Type の視床ニューロン

前庭器官と体性感覚の両者に対応するニューロンで、全般に数は少なく、視床の全域に散在していた。その代表例を、Fig. 1 の Pene. No. 11, Fig. 2 の Pene. No. 15, Fig. 3 の Pene. No. 5, Fig. 4 の Pene. No. 12にそれぞれ示した。

Fig. 1A の Pene. No. 11 で記録された5個のニューロン中、4個のニューロンは、C-a Type で、各ニューロンの受容野は異なり、ニューロンによっては、対側の顔面側部、下顎の同側および対側の広い領域に応答するなど、いろいろであった。ニューロンの受容野の広がり、背側から腹側に移行するに従い、広くなる傾向があった。図中のCは前庭刺激でAの Pene. No. 11 から記録された対側の VL で最初に応答したニューロンの活動電位の重ね合わせによる記録を示した。対側の VL で得られた活動電位の潜時は、この例では

2.5msec であった。また今回の実験を通じて、前庭刺激に対する VL の応答の潜時は1.8~4.5 msec の範囲であった。

C-aType ニューロンは VPM から記録され、Fig. 2 の Pene. No. 15で記録された7個のニューロン中、背側の4個のニューロンがそれにあたる。すなわち、対側の顔面側部と頸部も含んだ領域、あるいは上下口唇および顔面側部の領域の皮膚刺激に応答した。記録された背側部のニューロンの受容野は、広い顔面側部に認められるが、視床の腹側部にかけて上下口唇および顔面側部の領域に移行していた。これらが記録された最も背側の2個のニューロンは VL に認められた。図中のCに、Pene. No. 15の最も腹側部から記録された前庭刺激による誘発電位を示した。この潜時は、2.2msec であった。また、今回の実験結果で得られた VPM から記録された潜時は、1.8~4.5msec の範囲であった。

Fig. 3A の Pene. No. 5 で記録された9個のニューロン中、背側の4個のニューロンが、C-a

Type であり、これも VPM 内から記録された。それらの受容野は背側部の3個のニューロンが対側の顔面側部、一部眼窩部周囲、上口唇、ヒゲも含んだ領域であり、腹側の1個のニューロンの受容野は一部眼窩部周囲、上口唇、ヒゲも含んだ領域の皮膚に認められた。

Fig. 4 の Pene. No. 12に記録された3個のニューロン中、腹側の1個が C-a Type であり、このニューロンも VPM 内にあった。受容野は、対側の下顎および頸部を含んだ領域の皮膚であった。

今回の実験で、体性感覚の modality をみると、次の如くであった。体性感覚刺激に応答したニューロンは B Type および C Type の両者であり、そのうち皮膚からの入力を受けていたニューロンが大部分で95% (212/222個)であったのに対し、毛あるいは毛および皮膚への触刺激に応答したニューロンは、少なく4.5% (10/222個)であった。なお、深部感覚から入力を受けていたのは、わずか B Type の1個のニューロン0.5% (1/222個)に過ぎなかった。それは顎関節の他動的な動きに応答した。

考 察

1) 視床顔面領域への前庭入力

視床には顔面領域の体性感覚性入力を受ける範囲が比較的限局していて、視床顔面領域と呼ばれている。そこへの前庭性入力の収斂 (convergence) についての解析は少なく、Blum²²⁾らの報告のみである。彼らは、対側の前庭および顔面から投射を受けるニューロンを VPM の吻側部では中央の背側から腹側にかけて、尾側部では外側から内側の腹側に認めている。この結果は我々が得た吻側部および尾側部の VPM のニューロンが前庭と顔面皮膚あるいは、皮膚およびヒゲも含んだ部位と毛への触刺激の両者に応答する結果とほぼ一致していた。彼らの報告は視床で記録した各ニューロンの体性感覚受容野の部位および大きさについて明記していない。

我々の実験結果では、対側の前庭からも投射を受けていたニューロンは、VPM の吻側部では中央に、尾側部では中央からやや内側に限局した部位に認められた。VL の尾側部のニューロンは、

対側の前庭および両側の広範囲からの皮膚入力を受けていた。しかし、これら両者の刺激に応答したニューロンは顎関節からは入力を受けていなかった。一方、対側の前庭および顔面の毛への触刺激に応答したニューロンは、少数であるが、VPM で認められた。このことは前庭入力を受けるニューロンが毛および顎関節の入力よりも顔面側部から頸部の皮膚入力に強く依存しているものと思われる。

前庭刺激によって VPM および VL のニューロンから記録される潜時は1.8~4.5msec で部位的な違いによる差が認められなかった。従来より VL へは小脳を介しての投射が認められている³⁰⁾が、これらの短い潜時が得られたことから、前庭器官から前庭核を経由し、直接視床に投射されているものと考えられる。これまでの報告^{15,22,31)}によれば、前庭刺激によって VPM, VL で得られた短い潜時のものは、1.5~3.5msec 以内に認められ、これらの報告は我々の結果とよく一致した。このことは解剖学的に HRP 法を用いて前庭—視床投射の存在を報告^{32,33)}していることから示唆される。

2) 視床顔面領域のニューロン活動

197/271個のニューロンは、前庭刺激に応答せず、対側の顔面野（一部頸部も含む）の皮膚、毛、ヒゲから入力を受けていた。これらのニューロンが記録できた部位は VPM, および VL であり、その受容野は前者の方が後者より狭かった。

すでに VPM のニューロンの受容野は狭いことが多くの研究者により報告され^{34,35)}、我々の結果はこれらの報告と一致した。一方、VL のニューロンは運動野（4野）および6野に投射していることが知られ³⁶⁻³⁸⁾、小脳核からの投射も受けており、運動に関係していることが知られている³⁰⁾。また、Shimizu³⁹⁾らは VL のニューロンが姿勢のコントロールに関係していることを報告している。

今回の実験結果より、前庭器官の電気刺激に応答する VPM, VL のニューロンは、体性感覚受容野が狭い場合、前庭器官からの応答が認められず、広い場合のみ認められたことから、前庭刺激に応答した視床ニューロンの機能の一つとして、広範囲からの体性感覚と前庭器官からの情報

が VPM, VL で収束され、頭部の空間位置の感覚統合を行い、さらにその情報を大脳皮質に投射しているものと考えられる。

また、Mori ら⁴⁰⁾は前シルビウス上溝に沿った内側壁に新しい完全な体性感覚野（第5体性感覚野）を報告した。この部位は、従来から報告されている前庭皮質および連合野でもあり、これらのニューロンのうち、前庭および顔面の皮膚およびヒゲ、顎、肩の皮膚からの入力を受けているもの

も認めている。このことから、前庭刺激に応答する VPM のニューロンは、SV の顔面野へ投射している可能性を示唆している。

稿を終わるにあたり、実験方法における御指導、御助言を賜った医学部の平井直樹先生および論文の御校閲を賜った東京都神経科学総合研究所の島村宗夫副所長に深甚な謝意を表わします。またタイプをお願いした鳥沢英美嬢に感謝致します。

抄録：軽度ケタミン麻酔下のネコを用い、視床への前庭および体性感覚入力の投射様式を明らかにするため、視床の単一ニューロン活動を記録し、顔面の皮膚への自然刺激および前庭の電気刺激を加えて解析した。視床のニューロンは前庭刺激のみに応答し、体性感覚刺激には応答しなかったもの（A Type）、体性感覚刺激のみに応答し、前庭刺激には応答しなかったもの（B Type）、前庭と体性感覚刺激の両者に応答したもの（C Type）の3群であった。

顔面から視床への投射は対側の VPM および VL であり、そこへは前庭性入力も認められた。なお、ニューロンの Type の違いによる視床投射の局在部位に違いは認められなかった。

C Type, すなわち体性感覚と前庭性入力の両者を受ける視床ニューロンの受容野は広く顔および頸部の皮膚、毛、ヒゲなど広範囲からの入力を受けていた。

文 献

- 1) Abzug, C., Maeda, M., Peterson, B. W. and Wilson, V. J.: Cervical branching of lumbar vestibulospinal axons. *J. Physiol.* **243** : 499-522, 1974.
- 2) Wilson, V. J. and Peterson, B. W.: Peripheral and central substrates of vestibulospinal reflexes. *Physiol. Rev.* **58** : 80-105, 1978.
- 3) 吉田充男: 脊髄運動ニューロンの脊髄上位支配. *医学のあゆみ* **85** : 465-474, 1973.
- 4) Ito, M.: Neural design of the cerebellar motor control system. *Brain Res.* **40** : 81, 1972.
- 5) Ito, M., Shiida, T., Yagi, N. and Yamamoto, M.: Visual influence on rabbit horizontal vestibuloocular reflex presumably effected via the cerebellar flocculus. *Brain Res.* **65** : 170, 1974.
- 6) Robinson, D. A.: The effect of cerebellectomy on the cat's vestibulo-ocular integrator. *Brain Res.* **71** : 195, 1974.
- 7) Oscarsson, O.: Functional organization of spinocerebellar paths. *Handb. Sens. Physiol.* **11** : 339-380, 1973.
- 8) Akert, K. and Gernandt, B. E.: Neurophysiological study of vestibular and limbic influences upon vagal outflow. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* **14** : 904-914, 1962.
- 9) Megirian, D. and Manning, S. W.: Input-output relations of the vestibular system. *Arch. Ital. Biol.* **105** : 15-30, 1967.
- 10) Spiegel, E. A. and Demetriades, Th. D.: Der Einfluss der Vestibular-apparates auf das Gefasssystem. *Pflug. Arch. Ges. Physiol.* **96** : 185-199, 1922.
- 11) Uchino, Y., Kudo, N., Tsuda, K. and Iwamura, Y.: Vestibular inhibition of sympathetic nerve activities. *Brain Res.* **22** : 195-206, 1970.
- 12) Andersson, S. and Gernandt, B. E.: Cortical projection of vestibular nerve in cat. *Acta Otolaryngol. (Stockh.)* **116** : 10-18, 1954.
- 13) Mickle, W. A. and Ades, H. W.: Rostral projection pathway of the vestibular system. *Am. J. Physiol.* **176** : 243-252, 1954.
- 14) Landgren, S., Silfvenius, H. and Wolsk, D.: Vestibular, cochlear and trigeminal projections to the cortex in the anterior suprasylvian sulcus of the cat. *J. Physiol.* **191** : 561-573, 1967.
- 15) Sans, A., Raymond, J. and Marty, R.: Responses thalamiques et corticales a la stimulation electrique du nerf vestibulaire chez le Chat. *Ext. Brain Res.* **10** : 265-275, 1970.
- 16) Fredrickson, J. M., Figge, U., Scheid, P. and Kornhuber, H. H.: Vestibular nerve

- projection to the cerebral cortex of the rhesus monkey. *Exp. Brain Res.* **2** : 318-327, 1966.
- 17) Odkvist, L. M., Schwarz, D. W. F., Fredrickson, J. M. and Hassler, R. : Projection of the vestibular nerve to the area 3a arm field in the squirrel monkey (*Saimiri Sciureus*). *Exp. Brain Res.* **21** : 97-105, 1974.
- 18) Landgren, S., Silfvenius, H. and Wolsk, D. : Somato-sensory paths to the second cortical projection area of the group I muscle afferents. *J. Physiol.* **191** : 543-559, 1967.
- 19) Schwarz, D. W. F. and Fredrickson, J. M. : Rhesus monkey vestibular cortex : A bimodal primary projection field. *Science* **172** : 280-281, 1971.
- 20) 森 昭雄, 松浦信人, 内藤公郷, 角野隆二 : 第5体性感覚野 (SV) への前庭入力 生理誌 **48** : 2-3, 1986.
- 21) Blum, P. S., Abraham, L. D. and Gilman, S. : Vestibular, auditory, and somatic input to the posterior thalamus of the cat. *Exp. Brain Res.* **34** : 1-9, 1979.
- 22) Blum, P. S. and Gilman, S. : Vestibular, somatosensory, and auditory input to the thalamus of the cat. *Exp. Neurol.* **65** : 343-354, 1979.
- 23) Snider, R. S. and Niemer, W. T. : A stereotaxic atlas of the cat brain. The Univ. of Chicago Press, Chicago and London, 1970.
- 24) Shimazu, H. and Precht, W. : Tonic and kinetic responses of cat's vestibular neurons to horizontal angular acceleration. *J. Neurophysiol.* **28** : 991-1013, 1965.
- 25) Shimazu, H. and Precht, W. : Inhibition of central vestibular neurons from the contralateral labyrinth and its mediating pathway. *J. Neurophysiol.* **29** : 467-492, 1966.
- 26) Stoney, S. D., Jr., Thompson, W. D., Asanuma, H. : Excitation of pyramidal tract cells by intracortical microstimulation : Effective extent of stimulating current. *J. Neurophysiol.* **31** : 659-669, 1968.
- 27) Asanuma, H. and Rosen, I. : Topographical organization of cortical efferent zones projecting to distal forelimb muscles in the monkey. *Exp. Brain Res.* **14** : 243-256, 1972.
- 28) Jones, E. G. and Powell, T. P. S. : The projection of the somatic sensory cortex upon the thalamus in the cat. *Brain Res.* **10** : 369-391, 1969.
- 29) Jones, E. G. and Powell, T. P. S. : The cortical projection of the ventro-posterior nucleus of the thalamus in the cat. *Brain Res.* **13** : 298-318, 1969.
- 30) Uno, M., Yoshida, M. Hirota, I. : The mode of cerebello-thalamic relay transmission investigated with intracellular recording from cells of the ventrolateral nucleus of cat's thalamus. *Exp. Brain Res.* **10** : 121-139, 1970.
- 31) Blum, P. S., Day, M. J., Carpenter, M. B. and Gilman, S. : Thalamic components of the ascending vestibular system. *Exp. Neurol.* **64** : 587-603, 1979.
- 32) Kotchabhakdi, N., Rinviik, E., Walberg, F. and Yingcharenon, K. : The vestibulothalamic projections in the studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Exp. Brain Res.* **40** : 405-418, 1980.
- 33) 中谷二郎 : 前庭神経核より視床への投射について—HRP 法によるネコの実験的研究— 脳神経誌 **33** : 95-100, 1981.
- 34) Poggio, G. F. and Mountcastle, V. B. : A study of the functional contributions of the lemniscal and spinotthalamic systems to somatic sensibility. *Bull. Johns Hopkins Hosp.* **106** : 266-316, 1960.
- 35) Yokota, T., Koyama, N. and Matsumoto, N. : Somatotopic distribution of trigeminal nociceptive neurons in ventrobasal complex of cat thalamus. *J. Neurophysiol.* **53** : 1387-1400, 1985.
- 36) Strick, P. L. : Multiple sources of thalamic input to the primate motor cortex. *Brain Res.* **88** : 372-377, 1975.
- 37) Padel, L. R., Massion, J. and Grangetto, A. : Relations between the ventrolateral thalamic nucleus and motor cortex and their possible role in the central organization of motor control. *Brain Res.* **60** : 1-20, 1973.
- 38) Strick, P. L. : Anatomical analysis of ventrolateral thalamic input to primate motor cortex. *J. Neurophysiol.* **39** : 1020-1031, 1976.
- 39) Shimizu, A. M., Massion, J., Gauthery, Y. and Roumieu, J. : Unitary activity of ventrolateral nucleus during placing movement and associated postural adjustment. *Brain Res.* **149** : 329-346, 1978.
- 40) Mori, A., Matsuura, N., Kagaya, K., Seki, T., Hiraba, H. and Sumino, R. : Organization of the fifth somatic sensory cortex (SV) in the cat. *Soc. Neurosci. Abstr.* **11** : 288, 1985.