水平性前庭動眼反射に関与するネコ脳幹ニューロン群の形態学的解析

大柿 徹

Morphology of Physiologically Identified Horizontal Vestibulo-ocular Reflex-related Brainstem Neurons in Cat

Tohru Ohgaki

Department of Otolaryngology, Tokyo Medical and Dental University

The morphology of five kinds of horizontal vestibulo-ocular reflex-related brainstem neurons (Vestibular type I neuron, Abducens motoneuron, Abducens internuclear neuron, Reticular burst neuron, Omnipause neuron) in cats was investigated by intracellular staining with horseradish peroxidase (HRP) and three-dimensional reconstruction of the cell bodies. Each neuron in and around the abducens nucleus was penetrated by glass micropipette for recording and identifying by their characteristic firing pattern during nystagmus and by their pattern of response to stimulation of the vestibular nerves. HRP was injected into the cell bodies or axons of these electro-physiologically identified neurons. After appropriate tissue preparation, cell body and axonal reconstructions were performed with the aid of a camera lucida equipped microscope.

In this study 17 cell bodies were stained and reconstructed perfectly. The morphological characteristics, for example the diameter of the cell bodies, the number of primary dendrites and terminal dendrites, etc. in each neuron were compared with the previous descriptions done mainly by the Golgi method.

Key words: HRP, cat, brain stem neurons, horizontal vestibulo-ocular reflex, three dimensional reconstruction

はじめに

前庭動眼反射に関与する神経回路の解析は1969年の Baker, Mano & Shimazu¹⁾の外転神経核ニューロンの電気生理学的解析の報告以来、生理学的に数々の研究が行われ、この反射の発現には種々のニューロン群に関与する事が明らかとなっている。さらに1980年には McCrea ら²⁾と Ishizuka ら³⁾の2つのグループが HRP (horseradish peroxidase) の細胞内染色法を内側前庭神経核 I 型

ニューロンに應用して以来、これら前庭動眼反射に関与するニューロン群の形態学的解析も行われてきている。今回はこの HRP 細胞内染色法を用い水平眼球運動に関与する経路、いわゆる、3 neuron arc に関与するニューロン群の中で、内側前庭神経核 I 型細胞 (Second-order vestibular Type I neuron, Type I), 外転神経核運動神経細胞 (Abducens motoneuron, AbdM), 外転神経核介在神経細胞 (Abducens internuclear neuron, AI N), 興奮性網様体バーストニューロン (Excitatory burst neuron, EBN), オムニポーズニューロ

ン (Omnipause neuron, OPN), をネコを用いて染色し, 主としてそれらの神経細胞体の形態学的差異について比較検討した。

方 法

a. 標本の作成

実験は体重 2.5-3.0kg の 54 匹のネコを用いて行った。ハロセンと笑気にて麻酔後, 耳骨胞を腹側より解放し正円窓と卵円窓に銀ボール電極を置き前庭神経刺激電極とした。EBN, OPN から記録する場合は眼振を誘発するために右側の前庭破壊術を施行し, さらに水平性の眼振を記録するために経眼窩的に一侧の外直筋と内直筋を明視下に置きこれらを支配する外転神経束と内直筋神経束を同定し, フック型銀電極を装着した。この後, 動物を水平回転装置の付いた脳定位固定装置に固定し, 有効な水平回転刺激を得るために鼻尖部を約 20 度水平面より下げた位置で頭部を固定した。続いて頭蓋骨を露出し後頭骨の一部を取り除き, 小脳虫部を吸引し, 第四脳室底を明視下に置いた。これらの処置は手術用顕微鏡を用いて記録用のガラス電極を, 脳幹へ刺入するためのものである。これらの外科的処置の後, 実験中には術創に 1 % procain を定時的に注入し, さらに心電図, 脳波, 体温, 呼吸炭酸ガス濃度, 動脈圧をモニターした。

b. 記 録

記録時には麻酔をハロセン, 笑気麻酔から, 眼振の出現し易いケタールの静脈注射麻酔 (14 mg/kg/hour) に変更した。眼振発生時には外転神経束と内直筋神経束の神経発火をモニターし, 急速相と緩徐相を明らかとした。神経細胞内記録には 7 % HRP-0.2M KCL-0.05M HCL buffer を充填した微小ガラス電極を用い, ガラス電極を Snider の図譜⁹⁾に従って脳幹の背側から目的の部位に刺入し細胞内記録を行なった。この際の回転刺激や眼振発現に対する神経発火のパターンから, これらのニューロンの電気生理学的同定を行った (同定方法については後述)。細胞内記録は外転神経束, 内直筋神経束の神経発火とともにすべて連続撮影装置にて記録し, 後日電気生理学的同定の再確認に使用した。

c. HRP の注入

各ニューロンの同定後, ガラス電極から 20nA のプラスの定電流 (矩形波, 400msec interval, 200msec duration) を通電し, 電気泳動的に HR

P を神経細胞内へ注入した。通電は 4-30 分に及んだ。通電中は 2 分ごとに記録を確認し, 同一のニューロンに HRP が注入されていることを確認した。

d. 組織学的解析

HRP 注入後 Nembutal 麻酔下に 5-24 時間の生存期間をおいた後, 左心室より灌流, 固定を行った。灌流には 10 % Saccharose-0.1M 磷酸緩衝液 2000ml, 固定には 4 % Saccharose-2 % paraformaldehyde-1.25 % glutaraldehyde-0.1M 磷酸緩衝液 2000ml を使用した。灌流固定後脳幹を摘出し, 摘出標本を保存液 (30 % Saccharose-0.1M 磷酸緩衝液) にて 2 日間冷蔵保存した後, 厚さ 100 μ m の連続凍結切片を作成し, Heavy Metal Method⁹⁾にて HRP 染色後, さらに cresyl violet で counterstaining を行った。標本作成後, 光学顕微鏡と描画装置を用いて染色されたニューロンを三次元的に再構築し, 神経細胞体の大きさ, 樹状突起の数, 枝分かれの数, その広がり, さらに軸索の投射様式等について形態学的解析を行った。

e. 電気生理学的同定方法

現在までの数々の電気生理学的研究結果から明らかとなっている同定基準を用いて以下のニューロンを同定した。

Vestibular type I neuron :

第四脳室の表面で facial genu (第四脳室底の顔面神経隆起) を確認し, これの後端より 1.5mm 外側, 2mm 後方の部位を目安に内側前庭核の吻側で記録を行った。1965 年の Precht and Shimazu の研究⁹⁾に基づいて, 記録側へ向かう回転刺激に興奮し神経発火の頻度を増し, 記録側と反対方向への回転刺激で抑制される神経で, さらに同側の前庭神経の電気刺激 (100 μ sec duration negative current) に 1.4msec 以内の短い潜時, すなわち単シナプ斯的に応じるニューロンを Type I neuron と同定した。

Abducens motoneuron と Internuclear neuron :

facial genu の直下にて記録を行い, 記録部位と反対側への回転刺激に興奮し発火頻度を増し, さらに反対側の前庭神経の電気刺激に 1.4msec 以上の比較的長い潜時で (2 シナプス性) 応じるニューロンを外転神経核ニューロンと同定した¹⁰⁻¹²⁾。AbdM と AIN の区別は染色後, 軸索の投射様式から判定した。すなわち軸索が外転神経核から脳

幹の腹側へ下行するものを AbdM, 軸索が内側縦束に入りこれを上行するものを AIN とした。

Excitatory burst neuron :

facial genu の前縁より約 2 mm 前方で記録し、記録側と同方向への眼振の急速相にやや先行してバースト状の発火を示すニューロンを EBN と同定した¹⁰⁾。

Omnipause neuron :

両側の facial genu の中心を結ぶ線から吻側へ 2.5 mm までの範囲で脳幹の正中付近で記録を行い、眼振が無い時には tonic に発火し、眼振が見られる時にはその急速相の発現より約 20 msec 先行してその発火が停止するニューロンを OPN と同定した^{11)~13)}。

結 果

実験の結果神経細胞体を完全に染色し得たニューロンの数は、Type I, 5 個, AbdM, 3 個, AIN, 2 個, EBN, 1 個, OPN, 6 個であった (表 1)。以下それぞれのニューロンの特徴について述べる。

Vestibular type I neuron : (図 1, 2, 7, 8A 表 1)

長径の平均が $62.2 \mu\text{m}$ ($n=5$) の紡錘形の細胞体を持つ中型のニューロンである。3-5 本の樹状突起の主幹を持ち、これらは 3-4 回の枝分かれをした後、平均 55.8 本の終末枝となる。神経細胞体から樹状突起の先端までの長さは平均 $527.4 \mu\text{m}$ で、樹状突起には主幹部を除き多数の Dendritic spine が認められた。細胞体は内側前庭神経核の吻側に位置するが、樹状突起の一部は外側前庭神

表 1 水平性前庭動眼反射に關与するネコ脳幹ニューロン群, 神経細胞体の計測値一覧表

		Maximum Diameter of Cell Body	Number of Primary Dendrites	Number of Terminal Points of Dendrites	Distance Between Cell Body and Terminal Point of Dendrite (mean $\pm$ SD)	Dendritic Spines
Vestibular Type I Neuron	A	$90 \mu\text{m}$	5	58	$552 \pm 194 \mu\text{m}$	++
	B	80	4	70	490 ± 270	++
	C	48	5	38	444 ± 108	++
	D	45	3	53	665 ± 245	++
	E	48	5	60	486 ± 182	++
Abducens Motoneuron	A	56	5	52	868 ± 339	+
	B	24	5	44	565 ± 261	+
	C	58	6	51	555 ± 350	+
Abducens Inter-nuclear Neuron	A	56	4	27	452 ± 224	+
	B	52	4	23	512 ± 189	+
Excitatory Reticular Burst Neuron	A	92	8	150	531 ± 230	+++
Omnipause Neuron	A	44	5	24	423 ± 114	+
	B	50	2	14	728 ± 282	+
	C	46	4	18	451 ± 162	+
	D	64	3	28	509 ± 153	+
	E	52	3	20	626 ± 297	+
	F	31	3	24	331 ± 230	+

図1 Vestibular type I neuron (対側投射型, 興奮性)の水平断, 再構築図

LVN: Lateral vestibular nucleus.
MVN: Medial vestibular nucleus.
PH: Nucleus prepositus hypoglossi.
VI: Abducens nucleus.
MLF: Medial longitudinal fasciculus.
ML: midline.

経核や舌下神経前位核 (Nucleus prepositus hypoglossi) の内部にも入り込んでいた。Type I は反対側の外転神経核に投射する興奮性ニューロン (図1) と同側の外転神経核に投射する抑制性ニューロン (図2) とに分類されるが (これらの投射様式についての詳細については Ohgaki, et al, 1988¹⁰⁾ を参照されたい), 後者には軸索本幹から自らの細胞体の近くに軸索側枝の投射が見られた。今回完全に染色し得たものは興奮性4個と抑制性1個で, 比較するには数が少ないが, 観察し得た限りにおいては, 興奮性ニューロンと抑制性ニューロンの神経細胞体の形態には差異が認められな

かった。

Abducens motoneuron: (図3, 7, 8B 表1)

長径の平均が $46\mu\text{m}$ ($n=3$) の紡錘形の細胞体を持つ中型のニューロンである。5-6本の樹状突起の主幹を持ちこれらは3-4回の枝分かれをした後, 平均49本の終末枝となる。神経細胞体から樹状突起の先端までの長さは平均 $662.6\mu\text{m}$ で樹状突起の末梢には Dendritic spine が多少認められた。樹状突起の多くは外転神経核を越えて周囲の脳幹網様体に広がっており, 一部舌下神経前位核に入り込む枝も認められた。軸索は脳幹の腹側の方向へ向かい外転神経束となる。

Abducens internuclear neuron: (図4, 7, 8C 表1)

長径の平均が $54\mu\text{m}$ ($n=2$) の紡錘形の細胞体を持つ中型のニューロンである。4本の樹状突起の主幹を持ちこれらは2-3回の枝分かれした後, 平均25本の終末枝となる。神経細胞体から樹状突起の先端までの長さは平均 $482\mu\text{m}$ で, 樹状突起の末梢には Dendritic spine が多少認められた。樹状突起の一部は外転神経核を越えて周囲の脳幹網様体に広がっており, 一部舌下神経前位核に入り込む枝も認められた。軸索は内側に進み正中を越え, 内側縦束に入りこれを上行する。

Excitatory burst neuron: (図5, 7, 8D 表1)

今回の実験では1個のみの EBN の細胞体を染色し得た。これは直径 $92\mu\text{m}$ のほぼ球形の細胞体を持つ大型のニューロンである。8本の樹状突起の主幹を持ちこれらは4-5回枝分かれをした後, 150本の多数の終末枝となる。神経細胞体から樹状突起の先端までの長さは平均 $531\mu\text{m}$ で樹状突起には主幹部を除き非常に多くの Dendritic spine が認められた。また樹状突起には蛇行するものが多く見られた。太い軸索の本幹は正中線に平行し舌下神経核のレベルまで下行するのが確認され, 途中同側の脳幹網様体, 外転神経核, 舌下神経前位核に軸索側枝の投射が観察された。

Omnipause neuron: (図6, 7, 8E 表1)

長径の平均が $47.8\mu\text{m}$ ($n=6$) の紡錘形の細胞体を持つ中型のニューロンである。2-5本の樹状突起の主幹を持ちこれらは2-3回の枝分かれをした後, 平均21.3本の終末枝となる。神経細胞体から樹状突起の先端までの長さは平均 $511.3\mu\text{m}$ で, 樹状突起には主幹部を除き所々に少数の Dendri-

図2 Vestibular type I neuron (同側投射型, 抑制性) の再構築図
H と C はそれぞれ同一ニューロンの水平断面図と前額断面図。VII : facial nucleus.
細い矢印は軸索側枝を, 太い矢印は HRP の注入部位を示す。

図3 3個の Abducens motoneuron (A, B, C) の水平断, 再構築図
それぞれの矢印は軸索を示す。

図4 2個の Abducens internuclear neuron の水平断, 再構築図

tic spine が認められた。細胞体は外転神経の内側から脳幹の正中線にかけて位置し、その樹状突起は外転神経核内には入らないが、正中線を越えて反対側の脳幹に広がるものが認められた。Omnipause neuron は吻尾側方向へ内側縦束 (MLF) の腹側を上行、下行する軸索を持ち、外転神経核の周囲、特に外転神経核の吻側、尾側に接する脳幹網様体に強い軸索側枝の投射を見た。(投射様式の詳細については Ohgaki, et al, 1987¹³⁾ を参照されたい)。

考 察

水平前庭動眼反射系の電気生理学的な解析は、1969年に Baker ら¹⁾ が微小ガラス電極を用いた神経細胞内記録を前庭動眼系に応用して前庭神経刺激時の外転神経のシナプス後電位の記録を行って以来急速に解析が進み、前庭神経、内側前庭神経核、外転神経核等のいわゆる 3 neuron arc に関与するニューロンの電気生理学的特性が明らかとなり、さらに眼振の発生に関与する EBN, Inhibitory burst neuron (IBN)¹⁵⁾, OPN 等の存在とその電気生理学的特性が明らかとなった。一方それらの形態については、1950年から60年代にかけて

図5 Excitatory burst neuron の水平断, 再構築図
矢印は HRP の注入部位を示す。

Mannen¹⁶⁾, Scheibel ら¹⁷⁾ により前庭神経核ニューロン、脳幹網様体核ニューロン等について、ゴルジ法を用いて詳細な解析がなされていたが、この時点では機能的に同定された単一ニューロンの形態を見る事はできなかった。

1980年に McCrea ら²⁾, Ishizuka ら³⁾ の二つのグループは、1976年に Snow ら¹⁸⁾, Jankowska ら¹⁹⁾, Kitai ら²⁰⁾ によって確立された HRP 細胞内染色法を電気生理学的に同定したネコ内側前庭神経核

図6 Omnipause neuron の再構築図

AとBはそれぞれ同一ニューロンの前額断と水平断。矢印はHRPの注入部位を示す。

ニューロンに初めて応用し、その形態を観察した。これ以来種々の前庭動眼系ニューロンの解析が行われてきている。しかしこれらの研究ではHRPを神経細胞軸索に注入し主に軸索の投射様式の解析に主眼がおかれており、神経細胞体の形態について記載が無いあるいは不十分なものが多い。著者らはType I neuron¹⁰⁾、OPN¹³⁾の形態についてその細胞体の詳細な解析を含めて既に報告しているが、今回はさらにAbdM、AIN、EBNのデータを加え比較した(図7, 8)。同じ条件で染色し比較するために、実験ではほぼ同じ大きさのネコを用い、染色方法も周囲組織とのコントラストが良好なheavy metal method⁵⁾に統一した。以下それぞれのニューロンの形態について考察する。
Vestibular type I neuron :

1980年のMcCreaら²⁾、Ishizukaら³⁾のHRP細胞内染色法を用いた報告では、それぞれ一個ずつの興奮性と抑制性のType Iの軸索投射様式の記載があるのみで、神経細胞体は染色されておらず神経細胞体についての記載は無く、1987年の著者らの記載¹⁰⁾が最初の報告である。E.H. Hanssenのゴルジ法による記載²¹⁾によれば、内側前庭神経核は三角形または多角形の細胞体を持つ多数の中型ニューロンと円形の細胞体を持つ少数の小型ニューロンから成るが、このType I neuronはHa-

nssenの言う中型ニューロンに一致するものと考えられた。ゴルジ法で小型ニューロンと記載されたものは、反対側へ向かう水平回旋刺激に応じる、いわゆる内側前庭神経核II型ニューロン(Type II neuron)に相当するのではないかと推察される。このType I neuron細胞体の特徴はその樹状突起が自らの核内に留まらない事である。図1, 2に示された例の様に樹状突起は外側前庭神経核、舌下神経前位核内にまで広がっているものが多い。同側投射型(抑制性)と対側投射型(興奮性)との違いについては、今回染色し得た同側投射型が1個のみであったために判断はできず、将来数を増すことによりその形態学的な差異の存在が明らかとなる可能性があると思われる。

Abducens motoneuronとAbducens internuclear neuron :

AbdMとAINは両者とも外転神経核内に位置するがその形態には若干の相違点が認められる。前者は後者に比べて大型で、樹状突起の数も枝分かれの数も多い(図7, 表1)。1982年にHighsteinら²²⁾はHRP細胞内染色法を用いて8個のAbdMと10個のAINを染色し報告しているが、今回の結果は細胞体の形態、樹状突起本幹の数や、上述した両ニューロンの大きさの差等については彼らの結果と一致していた。しかし樹状突起の広がり

図7 水平性前庭動眼反射に關与するネコ脳幹ニューロン群，神經細胞体の一覽図（水平斷）
それぞれの矢印は軸索を示す。

(dendritic field) については大きな差が認められた。Highstein らによれば両ニューロンともその樹状突起は内側前庭神經核や MLF に入り込むごとく少数の枝をのぞいてそのほとんどが外転神經

核内に留まり，その dendritic field は神經細胞体の集合した外転神經核にほぼ一致し，さらにこの結果は Cajal²⁰⁾ のゴルジ法による結果と一致したとしている。しかし本実験では図3, 4のように両

図8 水平性前庭動眼反射に関与するネコ脳幹ニューロン群の水平断顕微鏡写真図

A : Vestibular type I neuron, scale = 50 μ m.

B : Abducens motoneuron, scale = 50 μ m.

C : Abducens internuclear neuron, scale = 50 μ m.

D : Excitatory burst neuron, scale = 50 μ m.

E : Omnipause neuron, scale = 25 μ m.

ニューロンともその樹状突起は全例で外転神経核外に広がっており、かなりの枝が前庭神経核、舌下神経前位核、MLFの方向に広がっていた。特に外側方向への細い樹状突起の広がり特徴的であった。このことにより両ニューロンは非常に広い dendritic field を持つことが判明した。

同じ HRP 細胞内染色法を用いた実験でなぜこのような差が見られたのであろうか。HRP 細胞内染色法では記録の際、神経細胞体あるいは軸索に細胞が壊れない状態で微小ガラス電極を刺入し、次に十分な量の HRP を注入し、さらに神経細胞の状態を良好に保って十分な survival time を確保しなくてはならない。これらの条件のいずれかでも欠けると染色は不十分であり、特にニューロンの細部が染まらずその形態を誤って解析してしまう危険性がある。Highstein らとの結果の差の原因はこの染色条件の違いにあるのではないかと考えられる。

Excitatory burst neuron :

1980年に Igusa ら¹⁰⁾ はネコにおいて外転神経核のすぐ吻側に位置し、眼振の急速にやや先行してバースト状の発火を示すニューロン群を発見し、Excitatory burst neuron と記載した。さらに1981年 Curthoys ら²⁰⁾ も同様の発火パターンを示す橋網様体ニューロン、Unidirectional medium lead burst neuron を記載している。これらのニューロンは同側の外転神経核ニューロンに急速興奮相において単シナプス性の EPSP を生じさせ、眼振の急速相の発現に重要な働きをすると考えられている。これらのニューロンの形態についてはいまだに不明であり、これらが同一のものか異なるものかはわかっていない。一方1987年に Grantyn ら²⁰⁾ はネコの慢性実験でサッケード眼球運動に一致しバースト状に発火し、上部頸髄にも投射し、gaze shift に関与すると考えられる網様体脊髄路ニューロン、Eye-neck reticulo-spinal neuron を記載し、この2個を HRP 細胞内染色法を用い染色しその形態を明らかにした。本実験にて EBN と同定し染色し得たニューロン(図5)はこの Grantyn らのニューロンの形態と一致していた。すなわち細胞体は外転神経核の吻側の橋網様体核に位置し、非常に太い軸索本幹が同側の脳幹網様体を下り、その軸索側枝が同側の外転神経核に投射していた。このニューロンが Igusa ら¹⁰⁾

や Curthoys ら²⁰⁾ が記載した EBN と同じものかどうかは不明であるが、少なくとも同様に急速眼球運動の発現に関与していると考えられる。電気生理学的研究により記載された EBN は形態学的にはいくつかのニューロン群に分類されるのではないかと考えるが、この点を明らかにするにはさらに数多くのニューロンの染色が必要であると思われる。

Omnipause neuron :

Omnipause neuron は1972年に Cohen ら²⁰⁾ により記載されたニューロンで覚醒時には一定頻度の発火をしているが、いずれの方向の眼振においても急速相にわずかに先行してその発火を停止する。このニューロンは両側の外転神経核の間から、これよりやや吻側にかけて MLF の腹側に位置する。OPN は EBN に投射するとともに、外転神経核のすぐ尾側にあって EBN と同様に眼振の急速相の発現に関与する Inhibitory burst neuron (IBN) にも抑制シナプス結合する^{20,21)}。OPN が何らかの上位中枢の制御下に発火を停止すると(脱抑制)、EBN、IBN への抑制がはずれ、これらが興奮し眼振の急速相が発現すると考えられている。この OPN の形態については HRP の細胞内染色法を用い1987年に Ohgaki ら¹⁰⁾、Strassman ら²⁰⁾ により初めて報告された。このニューロンの樹状突起本幹の数は少なくそれらの枝分かれ数も少ない。また OPN は外転神経核に非常に近接して存在するにもかかわらずその樹状突起は外転神経核内には入り込まず、その内側縁に接する特徴がある。OPN は吻側、尾側へ上、下行する軸索本幹を持ちこれらは中脳と頸髄に投射すると考えられている²⁰⁾。HRP 染色法によるこれらの形態学的特徴は、1958年にゴルジ法を用いて Scheibel ら¹⁷⁾ が記載した脳幹網様体のニューロン群の一部と形態学的に酷似している。OPN は脳幹網様体核に属するニューロンであると考えられる。

結 語

本研究では水平性の前庭動眼反射の発現に関与するニューロン群の中で Type I, AbdM, AIN, EBN, OPN についての形態学的解析を行った。しかし前庭動眼反射を含め水平性の眼球運動に関与する脳幹のニューロン群はこれに留まらず、生理学的にも形態学的にも未知なところが多い。今後さらにこれらのニューロン群の解析が待たれる

ところである。

なお本論文の要旨の一部は第16,17回 American neuroscience meeting, 第47回日本平衡神経科学会, 第12回日本神経科学会, 第36回日本基礎耳科学会にて発表した。

稿を終えるにあたりご指導ご協力を賜りました米国カリフォルニア大学ロサンゼルス校医学部神経学科教授, Charles H. Markham 博士, オーストラリア, シドニー大学心理学教室助教授, Ian S. Curthoys 博士, 東京医科歯科大学医学部第一生理学教室, 篠田義一教授に深く感謝いたします。またご校閲を賜りました小松崎篤教授に深謝いたします。

文 献

- 1) Baker RG, Mono N, Shimazu H : Post-synaptic potentials in abducens motoneurons induced by vestibular stimulation. Brain Res 15 : 577-580, 1969
- 2) 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
- 3) Ishizuka N, Mannen H, Sasaki S, et al : Axonal branches and terminations in the cat abducens nucleus of secondary vestibular neurons in the horizontal canal system. Neurosci Lett 16 : 143-148, 1980
- 4) Snider RS, Lee JC : A stereotaxic atlas of the cat brain. The University of Chicago press
- 5) Adams JC : Heavy Metal Intensification of DAB-based HRP Reaction Product. J Histochem Cytochem 29 : 429-432, 1973
- 6) Precht W, Shimazu H : Functional connections of tonic and kinetic vestibular neurons with primary vestibular afferents. J Neurophysiol 28 : 1019-1028, 1965
- 7) Maeda M, Shimazu H, Shinoda Y : Nature of synaptic events in cat abducens motoneurons at slow and quick phase of vestibular nystagmus. J Neurophysiol 35 : 279-296, 1972
- 8) Hikosaka O, Maeda M, Nakao S, et al : Presynaptic impulses in the abducens nucleus and their relation to postsynaptic potentials in motoneurons during vestibular nystagmus. Exp Brain Res 27 : 355-376, 1977
- 9) Nakao S, Sasaki S : Firing pattern of interneurons in the abducens nucleus related to vestibular nystagmus in the cat. Brain Res 144 : 389-394, 1978
- 10) Igusa Y, Sasaki S, Shimazu H : Excitatory premotor burst neurons in the cat pontine reticular formation related to the quick phase of vestibular nystagmus. Brain Res 182 : 451-456, 1980
- 11) King WM, Precht W, Dieringer N : Connections of behaviorally identified cat omnipause neurons. Exp Brain Res 32 : 435-438, 1978
- 12) Nakao S, Curthoys IS, Markham CH : Direct inhibitory projection of pause neurons to nystagmus-related pontomedullary reticular burst neurons in the cat. Exp Brain Res 40 : 283-293, 1980
- 13) Ohgaki T, Curthoys IS, Markham CH : Anatomy of Physiologically Identified Eye-Movement-Related Pause Neuron in the Cat : Pontomedullary Region. J Comp Neurol 266 : 56-72, 1987
- 14) Ohgaki T, Curthoys IS, Markham CH : Morphology of Physiologically Identified Second-Order Vestibular Neurons in Cat, With Intracellularly Injected HRP. J Comp Neurol 276 : 387-411, 1988
- 15) Hikosaka O, Kawakami T : Inhibitory reticular neurons related to the quick phase of vestibular nystagmus : their location and projection. Exp Brain Res 27 : 377-396, 1977
- 16) Mannen H : Arborisations dendritiques. Etude topographique et quantitative dans le noyau vestibulaire du chat. Arch Ital Biol 103 : 197-219, 1965
- 17) Scheibel ME, Scheibel AB : Structural substrates for integrative patterns in the br-

- ain stem reticular cores. In Jasper HH, Proctor LD, Knighton RS, Noshay WC, Costello RT (eds) : Reticular Formation in the Brain. Boston : Little Brown & Co : 31-55, 1958
- 18) Snow PJ, Rose PK, Brown AG : Tracing axons and axon collaterals of spinal neurons using intracellular injection of horseradish peroxidase. Science 191 : 312-313, 1976
- 19) Jankowska E, Rastad J, Westman J : Intracellular application of horseradish peroxidase and its light and electron microscopical appearance in spinocervical tract cells. Brain Res 105 : 557-562, 1976
- 20) Kitai ST, Kocsis JD, Preston RJ, et al : Monosynaptic inputs to caudate neurons identified by intracellular injection of horseradish peroxidase. Brain Res 109 : 601-606, 1976
- 21) Hanssen EH : Intrinsic Neural Organization of the Vestibular Nuclear Complex in the Cat : A Golgi Study. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 1968
- 22) Highstein SM, Karabelas A, Baker R, et al : Comparison of the Morphology of Physiologically Identified Abducens Motor and Intranuclear Neurons in the Cat : A light Microscopic Study Employing the Intracellular Injection of Horseradish Peroxidase. J Comp Neurol 208 : 369-381, 1982
- 23) Cajal SRy : Histologie du System Nerveux de l'Homme et des Vertebres. Tome 1, Madrid : C.S.I.C. : 854-858, 1909
- 24) Curthoys IS, Nakao S, Markham CH : Cat medial pontine reticular neurons related to vestibular nystagmus : Firing pattern, location and projection. Brain Res 222 : 75-94, 1981
- 25) Grantyn A, Jacques Vo-M, Berthoz A : Reticulo-spinal neurons participating in the control of synergic eye and head movements during orienting in the cat : II. Morphological properties as revealed by intra-axonal injections of horseradish peroxidase. Exp Brain Res 66 : 355-577, 1987
- 26) Cohen B, Henn V : Unit activity in the pontine reticular formation associated with eye movement. Brain Res 46 : 403-410, 1972
- 27) Furuya N, Markham CH : Direct inhibitory synaptic linkage of pause neurons with burst inhibitory neurons. Brain Res 245 : 139-143, 1982
- 28) Gurthoys IS, Markham CH, Furuya N : Direct projection of pause neurons to nystagmus-related excitatory burst neurons in the cat pontine reticular formation. Exp Neurol 83 : 414-422, 1984
- 29) Strassman A, Evinger C, McCrea RA, et al : Anatomy and physiology of intracellularly labelled omnipause neurons in the cat and squirrel monkey. Exp Brain Res 67 : 436-440, 1987
- 30) Ohgaki T, Markham CH, Curthoys IS : Anatomical Evidence of Projection of Pontine Omnipause Neurons to Midbrain Regions Controlling Vertical Eye Movements. J Comp Neurol 289 : 610-625, 1989

(原稿到着 : 平成5年5月10日)

別刷請求先 : 大柿 徹

〒113 東京都文京区湯島1丁目5-45

東京医科歯科大学医学部耳鼻咽喉科学教室