

ネコ小脳後葉虫部に投射する橋被蓋網様体核細胞に
 対する視神経刺激の効果 (図5, 表1)

余 徳 良 (駿河台日本大学病院眼科)

The Effects of Optic Nerve Stimulation on Nucleus
 Reticularis Tegmenti Pontis Cells which Project
 to the Posterior Cerebellar Vermis in the Cat

Tokuryo Yo

Department of Ophthalmology, Nihon University, School of Medicine

要 約

視神経から小脳後葉に至る神経経路を同定するため、麻酔したネコを用い、橋被蓋網様体核 (NRTP) 内において単一 NRTP 細胞より細胞外記録を行ない、両側視神経刺激及び小脳後葉刺激による応答を調べた。小脳後葉刺激に逆行性に応答し、かつ視神経刺激により順行性応答を示し組織学的に NRTP 細胞であることが確認されたのは26匹のネコにおいて22個であった。これら22個のうち、両側または片側視神経刺激により15個が興奮性の反応を、5個が抑制性の反応を示した。また、残りの2個は同側より興奮性、対側より抑制性の反応を示した。個々の細胞で、視神経刺激による順行性応答の潜時と後葉刺激による逆行性応答の潜時とを合計することにより視神経から後葉までの伝導時間を推定した。このうち、最も早いものは5.1msecであった。NRTP 細胞軸索は、苔状線維として小脳へ投射していることと、以上の結果から、視覚情報の小脳後葉への苔状線維系伝達路の最終中継核として NRTP が介在することが示された。(日眼 92:2094—2102, 1988)

キーワード：橋被蓋網様体核，視神経，小脳後葉虫部，視覚伝導路，ネコ

Abstract

In order to identify a neural pathway from the optic nerve to lobules VI and VII of the posterior cerebellar vermis, the neuronal activity of neurons in the nucleus reticularis tegmenti pontis (NRTP) was recorded extracellularly when the posterior vermis and optic nerve were stimulated in anesthetized cats. In 26 cats, 22 NRTP neurons were activated both by antidromical stimulation of the posterior vermis and by stimulation of the optic nerve; 10 neurons were activated by ipsi- and contralateral optic nerve stimulation, 5 neurons were activated by either ipsi- or contralateral optic nerve stimulation, the activity of 5 neurons was suppressed by ipsi- and/or contralateral optic nerve stimulation, and 2 neurons responded reciprocally. The fastest conduction time from the optic nerve to lobules VI and VII of the vermis, which was estimated by summing antidromic and orthodromic latencies of each neuron, was 5.1msec. The above results show that there are some NRTP neurons which transfer visual signals to the posterior vermis as mossy fiber afferents and that NRTP is the last relay nucleus of the visual pathway to the posterior vermis. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 92: 2094—2102, 1988)

別刷請求先：101 東京都千代田区神田駿河台1—8—13 駿河台日本大学病院眼科 余 徳良
 (昭和63年8月18日受付，昭和63年9月17日改訂受理)

Reprint requests to: Tokuryo Yo, M.D. Dept. Ophthalmol., Nihon Univ. School of Med.
 1-8-13, Kanda-Surugadai, Chiyoda-ku, Tokyo, 101, Japan

(Received August 18, 1988 and accepted in revised form September 17, 1988)

Key words: Nucleus reticularis tegmenti pontis, Optic nerve, Posterior cerebellar vermis, Visual pathway, Cat

I 緒 言

小脳には機能局在が認められ、小脳片葉及び後葉は、眼球運動の調節に関与していることが知られている。片葉は前庭動眼反射の利得の適応性変化¹⁾²⁾や視運動性眼球運動³⁾の調節に関与していると考えられており、一方、後葉虫部の破壊実験で、サッケード眼球運動の推尺異常がおこること⁴⁾、後葉第 VI, VII 小葉への微小電流刺激により、サッケード眼球運動が誘発されること⁵⁾、後葉虫部のプルキンエ細胞の中にはサッケード運動および滑動性眼球運動に関連した活動の変化を示す細胞が存在すること⁶⁾⁷⁾などから、後葉虫部はサッケード・滑動性眼球運動の調節に関与していると考えられている。

片葉及び後葉虫部が指標追跡に伴う眼球運動を調節するためには、この部位への視覚による情報が必要である。事実、小脳に視覚性入力が入射していることは、以前より視覚刺激により、誘発電位が記録されることで明らかにされている⁸⁾⁹⁾。従来、小脳への視覚性入力の最終中継核としては、上丘・大脳皮質視覚野・外側膝状体等視覚関連部位から線維投射を受ける小脳前核の一つである橋核が考えられてきたが^{10)~12)}、最近、視覚受容器から小脳片葉への神経経路について、下オリブ核を介する登上線維性経路以外に橋被蓋網様体核 (Nucleus Reticularis Tegmenti Pontis 以下 NRTP と略す) を介する苔状線維系経路の存在が神経生理学的に明らかにされてきた¹³⁾¹⁴⁾。しかし、後葉虫部への視覚性入力の経路について神経生理学的に研究した報告はない。変性法や horseradish peroxidase (HRP) 法を用いて、NRTP から小脳皮質への投射を調べた解剖学的実験では、後葉に投射する NRTP 細胞が多数確認されている¹⁵⁾¹⁶⁾ので、NRTP が片葉の場合と同様に視覚情報を後葉虫部に伝達する苔状線維系経路の最終中継核である可能性が考えられる。

今回の実験では、後葉虫部への視覚入力の経路を明らかにするため後葉虫部に投射する NRTP 神経細胞活動を細胞外記録しその細胞への視神経刺激に対する反応を調べた。

II 方 法

実験には、体重2.0~4.0kgのネコ26匹を用いた。ベ

ントバルビタール腹腔内注射(35mg/kg)、あるいはケタラル筋肉内注射(50mg/kg)にて麻酔したのち、静脈を確保し、また、血圧をモニターするためのカニューレを大腿動脈に挿入した。さらに、人工呼吸用のカニューレを気管切開し挿入してから、ネコを脳固定装置に固定した。つぎに、記録電極を NRTP 部位に刺入するため、大脳皮質後頭葉を吸引除去し、上丘および視蓋前域を露出した。

視神経刺激のため、眼窩上壁の骨を切除し上眼瞼挙筋及び上直筋を取り除き視神経を露出し、球後約5mmの部位に、先端以外コーティングしたタングステン電極を刺入した。視神経刺激の強度は、大脳皮質除去前に視覚野で、あるいは、小脳後葉表面で記録された誘発電位の閾値(T)の10倍以内とした。小脳後葉刺激は、2~6本のタングステン微小電極を、視神経刺激により誘発電位が記録された第 VI, VII 小葉に刺入し、単極性で行なった。不関電極は頸筋においた。刺激電流は持続時間200 μ sの矩形波で、強度500 μ A以下を用いた。500 μ Aで逆行性応答を示す細胞を記録した後、強度を下げるか、あるいは刺激電極を移動し、閾値が200 μ A以下であった細胞について解析した。記録は、fast green を溶かした2Mol NaCl 溶液を封入したガラス管微小電極(抵抗3~5M Ω)を用い、露出した四丘体表面より NRTP 部位に刺入し、細胞外記録を行ない、後葉刺激により逆行性応答の得られた細胞に対して両側視神経刺激を行なった。逆行性応答であることは、閾値近傍の刺激で潜時が変らないことと、自発発射あるいは視神経刺激による順行性応答との衝突実験により確認した。

実験中は、記録を安定して行なうため筋弛緩剤により動物を不動化し、人工気胸を施し、人工呼吸により呼吸管理を行なった。

実験終了後、電極の位置を確認するため、小脳後葉ではタングステン電極から直流通電を行ない、電極先端の組織の破壊を行ない、また、NRTP内の記録部位は通電により記録電極内の fast green でマークした。以上の操作後、脳幹及び小脳を摘出し、10%ホルマリン液で固定した後、ニッスル染色した100 μ mの連続切片にて、記録・刺激部位を確認した。

III 結 果

本実験では、小脳後葉虫部第VI, VII小葉への逆行性刺激に逆行性応答を示し、組織学的にNRTP細胞であることが確認された細胞について解析をおこなった。図1は逆行性応答の例で、Aは虫部に対し閾上刺激(100 μ A)によって得られた応答を5回重ねて記録したものである。一定潜時(1.0ms)で活動電位が発生している。図1Bは、Aと同一細胞に対し同じ刺激強度で、時間間隔1.5msで2発刺激を与えた時の応答である。第2発目の刺激に対する応答潜時は第1刺激によるものと同じで、高頻度刺激に対しよく追従した。また、自発活動あるいは視神経刺激により興奮

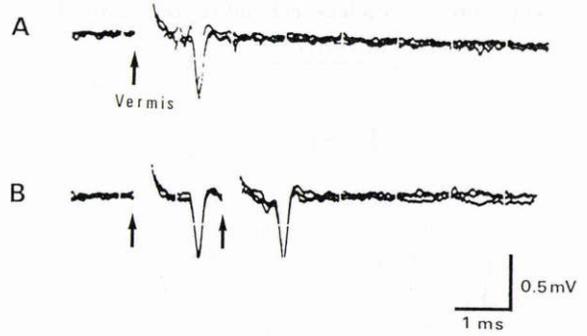


図1 NRTP細胞の逆行性応答。A:小脳後葉虫部に対する閾上刺激(↑)によって得られた逆行性応答。B:Aと同一細胞に対し、同じ刺激強度で、時間間隔1.5msで2発刺激を与えた時の応答。

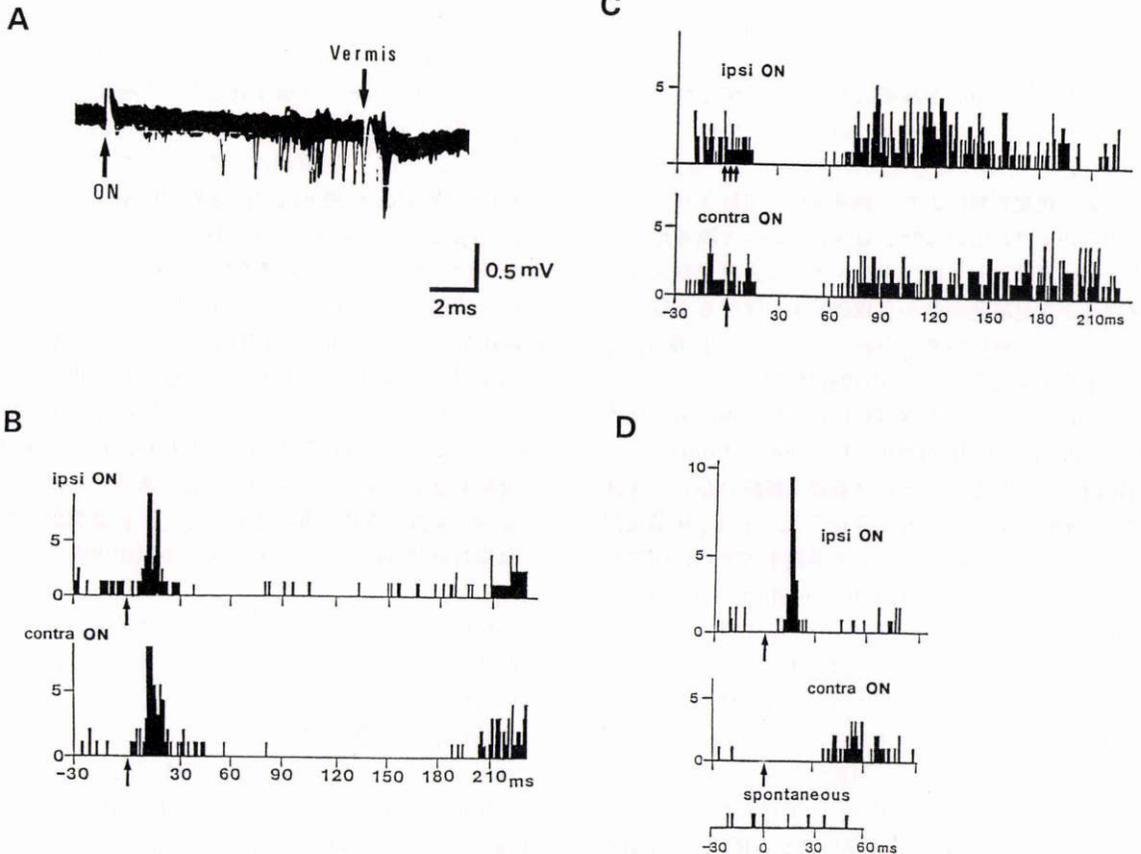


図2 NRTP細胞活動への視神経刺激による影響。A:虫部刺激に逆行性応答を示し(Vermis)、同側視神経刺激(ON)には興奮性の順行性応答を示している。B~C:両側視神経刺激による応答ヒストグラム(50回加算)。Bは両側より興奮、Cは両側より抑制、Dは同側より興奮、対側より抑制の影響を受けている。矢印は刺激時点を示す。Dの最下段は、刺激を与えないで記録した自発放電活動を示す(ipsi ON:同側視神経、contra ON:対側視神経、spontaneous:自発活動)。

性応答がみられた場合には、衝突実験により逆行性応答を確認した(図2A参照)。以上のように逆行性応答を示したNRTP細胞は52個記録できた。

1. NRTP細胞の視神経刺激に対する応答

小脳後葉虫部刺激に逆行性応答を示した52個のうち、22個の細胞活動が視神経刺激によって影響を受けた。図2Aは、その例を示してある。小脳後葉虫部刺激(下向き矢印)に対し逆行性応答が潜時0.8msでみられ、同側視神経単一刺激(5×T)(上向き矢印)により興奮性の順行性応答が最短潜時4.8msでみられている。この図は、5回の試行を重ね撮ったものであるが、逆行性応答とは異なり視神経刺激による応答の潜時は一定せず、ばらつきがみられる。逆行性刺激に約1ms先行して順行性応答が現れた時は、逆行性応答がみられなかった。これは、神経線維の不応期、または活動電位の衝突によるものであり、順行性および逆行性応答が同一神経細胞によるものであることを示している。また、1回の試行で2~3回活動電位が発生する場合もあり、視神経刺激による影響は比較的長時間にわたっている。このことは、刺激前後の神経活動のヒストグラムをみると明らかである。図2Bは、単一NRTP細胞の活動を同側および反対側視神経刺激時点(矢印)前後における神経活動のヒストグラムの例である(試行50回)。潜時は、それぞれ、5msと6msで、ピークは10msに見られ、15~20msの間活動の昂進がみられる。このように、両側視神経刺激により興奮性応答が見られたのは、22個のうち10個であった(表1)。また、興奮性応答の後、自発活動が抑制されている例もみられた(図2B)。一方、22個のなかには両側視神経刺激により、興奮性応答を伴わずに、自発活動の抑制が見られた細胞が、4個存在した(表1)。その例を図2Cに示した。両側とも自発活動の抑制は45ms余り続いている。さらに、2個では同側より興奮、対側より抑制性の反応を示した。図2Dにその例を示した。対

側からの抑制はこの場合明瞭ではないが、自発放電と比べると(図2D下段)、活動が抑制されているのがわかる。

この他に、一側のみから影響をうける細胞が6個存在した。このうち、同側のみより興奮あるいは抑制の影響を受けたものはそれぞれ3個と1個、そして対側のみより興奮の影響を受けていた細胞は2個であった

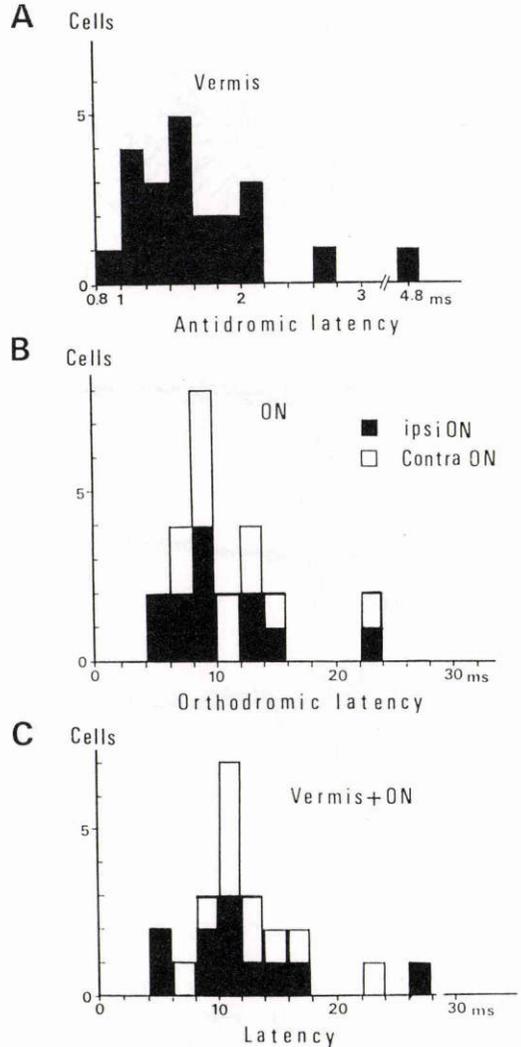


表1 視神経刺激効果によるNRTP細胞の分類とその出現頻度

対側 \ 同側	興奮	抑制	入力なし	計
興奮	10	2	3	15
抑制	0	4	1	5
入力なし	2	0	30	32
計	12	6	34	52

図3 NRTP細胞応答の潜時分布。A:小脳後葉刺激による逆行性応答の潜時分布。B:同側(■)および対側視神経刺激(□)による順行性応答の潜時分布。C:個々の細胞について、逆行性応答と視神経刺激による興奮性応答の潜時を加え合わせた値の分布で、視神経刺激後、刺激効果が後葉に到達するまでのおよその時間を推定した。

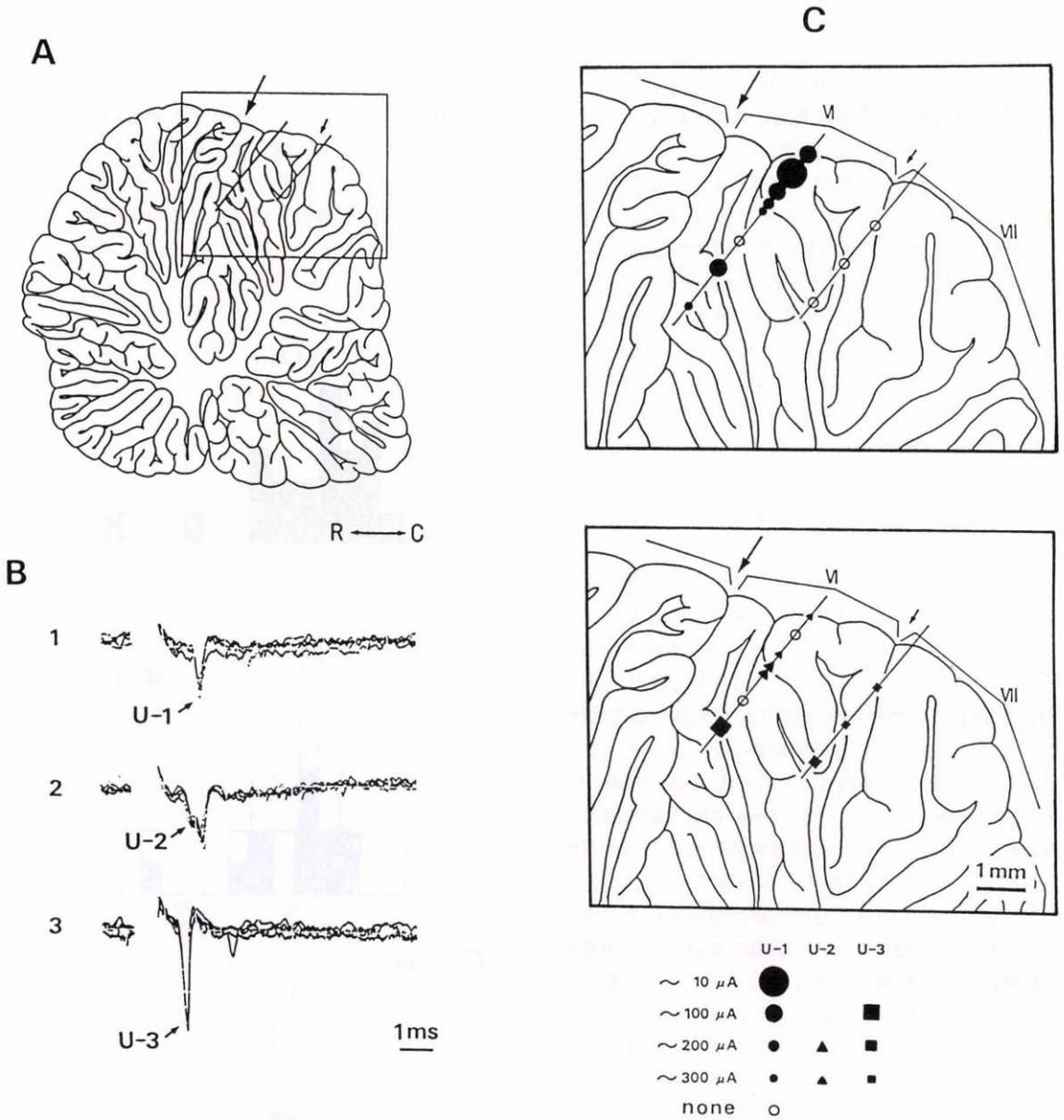


図4 NRTP細胞に対し、逆行性応答を誘発する第VI小葉の刺激部位と閾値との関係。A: 小脳正中における矢状断面図。大きい矢印は、第1裂を、小さい矢印は、後上裂を示す。また、組織学的に確認できた二つの刺激電極の刺入跡を直線として表した(R: 吻側, C: 尾側)。B: NRTP内の同一部位(図5矢印)で、記録出来た3つの細胞の逆行性応答。U-1~3はそれぞれCのU-1~3に対応している。U-1とU-2は虫部の同じ部位より逆行性応答を示したが、U-1のほうが閾値が低い。一方、U-3は異なった部位から逆行性に応答した(本文参照)。C: Aにおいて、四角で囲んだ領域を拡大した図。上段は、一つの細胞(U-1)に対する。また、下段は、2つの細胞(U-2, U-3)に対する刺激部位と閾値との関係を示す。個々の細胞は異なったシンボルで、また、閾値の違いはシンボルの大きさで示してある(VI, VII: 第VI, VII小葉)。

(表1). 残りの30個は、両側からなんの影響も受けなかったが、これらの多くは自発発射活動がみられなかったため、興奮性の閾下入力あるいは抑制性の入力を受けるのか、何れかは明らかにできなかった。

2. 逆行性・順行性応答の潜時分布

視神経刺激により、麻酔したネコの小脳後葉で誘発される電位の潜時は報告により異なるが、5~10msである⁹⁾。そこで、NRTP細胞で中継された視覚情報が、従来報告されている小脳後葉での視覚性誘発電位発生に関与しているかどうかを推定するため、小脳後葉刺激により逆行性応答を示し、かつ視神経刺激に反応した22個のNRTP細胞について、それぞれの逆行性応答潜時と興奮性の順行性応答の潜時、およびその合計の値、すなわち、視神経刺激効果が、後葉に到達するまでの時間の分布を図3に示した。逆行性応答の潜時は、0.9~4.8ms(平均±標準偏差:1.7±0.8ms, N=22, 図3A), 視神経刺激による順行性応答の潜時は、同側で4~22.0ms(10.0±5.1ms, N=12, 図3B ■), 対側で6.0~22.0ms(11.2±4.2ms, N=12, 図3B □), さらにそれぞれのNRTP細胞について、逆行性応答と順行性応答の潜時を加え合わせると、同側で5.1~26.8ms(12.0±6.0ms, N=11, 図3C ■), 対側で7.2~23.7ms(12.8±4.6ms, N=11, 図3C □)であった。このことから、NRTPを介する視覚情報は、視神経刺激により後葉虫部に誘発される電位の最も早い成分の発生に関与していると思われる。

3. NRTP細胞の小脳後葉虫部第VI~VII小葉への投射

本実験で解析したNRTP細胞はすべて、小脳後葉虫部第VI~VII小葉に刺入した刺激電極で、200 μ A以下の刺激強度で逆行性応答を示したことから、この部位に投射している可能性が高い。しかし、組織学的に確認した刺激部位が他の小葉、あるいは深部白質に近い場合、刺激電流の滑走により、第VI~VII小葉以外の部位に投射している細胞が逆行性応答を示した可能性も否定できない。そこで、いくつかの細胞で刺激電極を移動し、刺激部位と刺激電流閾値の変化との関係から電流滑走の広がり調べ、すべて第VI~VII小葉に投射していることを確認した。図4には、NRTP内同一記録部位より3つの細胞が記録でき、小脳虫部第VI小葉の異なった部位でのそれぞれの閾値の変化を調べた例を示してある。図4C(上図)は第VI小葉の表層部刺激に対して最も低い閾値で逆行性応答を示した細胞U-1(図4B-1)に対する深部刺激の閾値の分布を

示す。タングステン電極を表面より200~500 μ mずつ動かしてそれぞれの部位での閾値を求めたところ、最小の刺激閾値は第VI小葉表層から500 μ mのところまで8 μ Aであった(図4C上, 最大の●印の部位)。この部位から800 μ m離れた部位からは100 μ Aでも逆行性応答をしめさなかった。従って電流滑走値は8 μ m/ μ A以下と推定された。この値は、検索部位は異なるが、脊髄で報告されている電流滑走の推定値(10 μ m/ μ A¹⁷⁾, 8.8 μ m/ μ A¹⁸⁾)とほぼ等しい。さらに同一の刺激部位で、刺激強度を上げていくとU-1に先行して異なった細胞の逆行性応答が得られた(図4B-2, U-2)。第2の細胞(U-2)の最小閾値は表層より1.2mmのところまで150 μ Aであったが、電流滑走値から推定してU-2も第VI小葉に投与している軸索が興奮したものと考えられる。刺激電極をさらに2.5mm深く進めしかも第V小葉より1mm以上離れた部位(図4C下図, ■)より、閾値70 μ Aでまた異なった細胞の逆行性応答が得られた(図4B-3, U-3)。この値からU-3も第VI小葉に投射していると結論した。以上のように、個々の細胞について閾値と隣接小葉あるいは深部白質との距離とを考慮してすべて第VI~VII小葉に投射していることを確かめた。さらに、U-1とU-3においては、第VI小葉内でも異なった小葉回(folium)に低閾値部位が存在し、しかも低閾値部位の間には、300 μ Aでも応答を引き起こさない高閾値部位が存在することから、これらの細胞は軸索を分枝し幾つかの小葉回に投射していると思われる。

4. NRTP細胞の存在部位

視覚入力を受け小脳後葉に投射する細胞はNRTPの前後軸の中央部3分の1に存在した。図5は、22個の細胞の位置を示した脳幹前額断組織切片の模式図である。このうち、7個の細胞は、活動電位を記録したガラス管微小電極に予め混入しておいたfast greenを記録部位に直接電氣的に注入することによってマークしたものである。同一ネコにおいて、複数の細胞で記録が行なわれた場合は、マークにより組織学的に確認した細胞の記録部位から計測して、他の細胞の記録部位を決定した。この結果、視覚入力を受け後葉に投射する細胞は、NRTPの主として内側で腹背側にわたって存在していることが明らかになった。この成績は、小脳後葉虫部に広範にわたって(第VI~VIII小葉)HRPを注入してラベルされたNRTP細胞の分布(文献15の図2b)とほぼ一致していた。また、興奮性(○)・抑制性(●)・相反性入力(■)を受ける細胞は

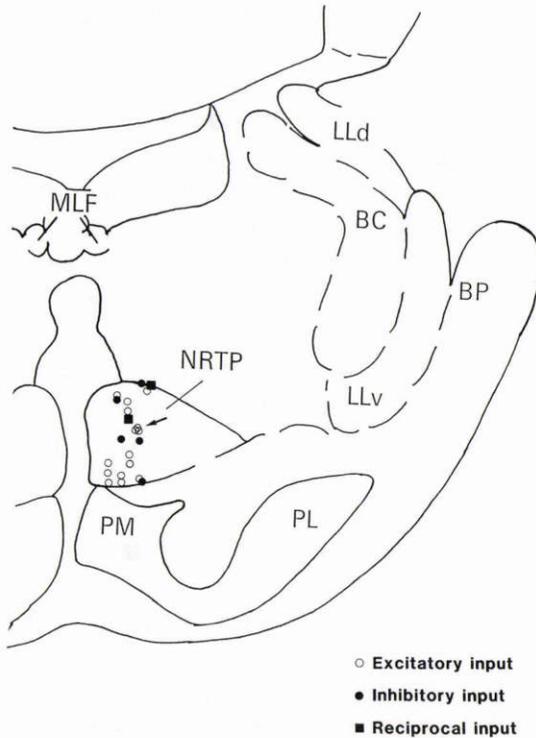


図5 後葉刺激に逆行性に応じかつ視神経刺激により反応を示したNRTP細胞の記録部位。異なったネコで得られた22個の細胞を代表的な脳幹前額断上に示した。矢印については、図4の説明を参照(MLF:内側縦束, LLd:外側毛帯背側核, BC:結合腕, BP:橋腕, LLv:外側毛帯腹側核, PM:橋核内側領域, PL:視床枕, NRTP:橋被蓋網様核)。

ほぼ均等に分布していた。

IV 考 察

本実験で、小脳後葉に投射し、視神経刺激にตอบสนองするNRTP細胞の存在が明らかになった。NRTP細胞は小脳に苔状線維として投射することから¹⁶⁾、NRTPが片葉への場合と同様に、小脳後葉への苔状線維系視覚入力経路の最終中継核であるといえる。今回の実験結果では、視神経刺激後その興奮性情報がNRTPを介して後葉までに到達する最小の時間は5.1msである。本実験と同じ条件、すなわち、ネブタール麻酔下のネコで視神経刺激により小脳後葉で誘発される電場電位では、5~10msの潜時が報告されている⁹⁾ことを考え合わせると、潜時の速いものに関しては、NRTPは従来報告されている後葉での視覚性誘発電位発生に関与していると考えられる。従来、片葉ある

いは前庭神経核に投射するNRTP細胞への視覚性入力とは興奮性のみが報告されている¹³⁾¹⁹⁾。しかし、今回の実験では視神経刺激でNRTP細胞活動が抑制された例(N=7)がみられた。このことは、NRTPを介する視覚性情報は、後葉のプルキンエ細胞活動に対して興奮性ばかりでなく脱興奮すなわち抑制性の影響をも与えていることを意味している。これら興奮・抑制性入力との機能的役割については、自然刺激を用いた実験により明らかにする必要があると思われる。

一方、NRTPと同様に光刺激に应答し¹⁰⁾¹¹⁾¹²⁾、解剖学的にも小脳後葉(第VI~VIII小葉)に投射があると報告されている橋核²¹⁾を介する経路も後葉での誘発電位発生に関与している可能性がある。ネコの橋核には大脳皮質視覚領野・上丘・外側膝状体から投射を受ける細胞がある^{10)~12)}。これに対し今回の実験では、大脳皮質後頭部を除去したネコにおいて、NRTP細胞が視神経刺激に应答したことは、NRTPへの視覚入力は、少なくとも大脳皮質視覚野を介さない経路が存在することになる。解剖学的にも、視覚野からNRTPへの線維連絡はほとんどなく²²⁾、上丘や視蓋前域からの投射が視覚入力の主たるものと考えられる²³⁾。そこで、小脳後葉虫部は視覚性入力を、橋核とNRTPの両者から受けている可能性が強い。しかし今までに、後葉虫部へ投射していることを特定したNRTP・橋核細胞で、視覚性入力の性質について調べた報告はない。今後、これらについて解析することにより、小脳後葉での視覚性入力の異なる経路による二重投射の機能的意義が明らかにできよう。

小脳片葉へ投射するNRTP細胞が視覚性入力をうけること¹⁴⁾、NRTPの破壊により視運動性刺激に対する片葉プルキンエ細胞の応答の利得が著しく減少すること³⁾などから、片葉とNRTPとの間の視運動性眼球運動における機能的連関は明らかである。しかし、NRTP細胞にはサッケード眼球運動に先行して活動するニューロンや滑動性眼球運動をひきおこす視覚刺激(指標速度)に应答する細胞があることが報告されている²⁴⁾。これらの細胞が小脳のどの部位に投射するかは不明であるが、NRTPは視運動性眼球運動ばかりでなく、サッケード眼球運動・滑動性眼球運動にも関連していると思われる。一方、後葉の一部である小脳虫部第VI~VII小葉での神経活動記録の実験では、サッケード眼球運動や滑動性眼球運動に関連した活動を示すプルキンエ細胞⁶⁾⁷⁾があること、さらにこの活動は視覚刺激による滑動性眼球運動に際し眼球運動自体

に関連しているのではなく、視覚刺激（指標速度や retinal slip）に関連していることが報告されている²⁵⁾。これらのことを考えると、小脳後葉は橋核だけでなく NRTP を介してサッケード運動や滑動性眼球運動に必要な視覚情報を受けている可能性がある。この NRTP を介する後葉への苔状線維系視覚力入の眼球運動への役割を、今後さらに慢性実験を行なって、明らかにする必要があると考える。

稿を終えるにあたり、御指導、御校閲を賜りました松井瑞夫教授ならびに日本大学第一生理学教室酒田英夫教授に深謝いたします。また、実験に際し直接御指導賜りました第一生理学教室平井直樹助教授、御協力賜りました田中祐二助手に謝意を表します。なお、本論文の要旨は、第92回日本眼科学会総会にて報告した。

References

- 1) **Ito M, Miyashita Y**: The effects of chronic destruction of the inferior olive upon visual modification of the horizontal vestibulo-ocular reflex of rabbits. *Proc Jpn Acad* 51: 716—720, 1975.
- 2) **Robinson D**: Adaptive gain control of vestibulo-ocular reflex by the cerebellum. *J Neurophysiol* 39: 954—969, 1976.
- 3) **Miyashita Y, Nagao S**: Analysis of signal content of Purkinje cell responses to optokinetic stimuli in the rabbit cerebellar flocculus by selective lesions of brain stem pathways. *Neurosci Res* 1: 223—241, 1984.
- 4) **Ritchie L**: Effects of cerebellar lesion on saccadic eye movement. *J Neurophysiol* 39: 1246—1256, 1976.
- 5) **Noda H, Fujikado T**: Topography of the oculomotor area of the cerebellar vermis in macaques as determined by microstimulation. *J Neurophysiol* 58: 359—378, 1987.
- 6) **Llinas R, Wolfe JW**: Functional linkage between the electrical activity in the vermal cerebellar cortex and saccadic eye movement. *Exp Brain Res* 29: 114, 1977.
- 7) **Suzuki DA, Noda H, Kase M**: Visual and pursuit eye movement-related activity in posterior vermis of monkey cerebellum. *J Neurophysiol* 46: 1120—1139, 1981.
- 8) **Snider RS, Stowell A**: Receiving areas of the tactile, auditory, and visual systems in the cerebellum. *J Neurophysiol* 7: 331—358, 1944.
- 9) **Fadiga E, Pupilli GC**: Teleceptive components of the cerebellar function. *Physiol Rev* 44: 432—486, 1964.
- 10) **Baker J, Gibson A, Glickstein M, et al**: Visual cells in the pontine nuclei of the cat. *J Physiol* 255: 415—433, 1976.
- 11) **Mower G, Gibson A, Glickstein M**: Tectopontine pathways in the cat: Laminar distribution of cells of origin and visual properties of target cells in dorsolateral pontine nucleus. *J Neurophysiol* 42: 1—15, 1979.
- 12) **Graybiel AM**: Visuo-cerebellar and cerebello-visual connections involving the ventral lateral geniculate nucleus. *Exp Brain Res* 20: 303—306, 1974.
- 13) **Maekawa K, Takeda T, Kimura M**: Neural activity of nucleus reticularis tegmenti pontis—The origin of visual mossy fiber afferents to the cerebellar flocculus of rabbits. *Brain Res* 210: 17—30, 1981.
- 14) **Maekawa K, Kimura M**: Electrophysiological study of the nucleus of the optic tract that transfers optic signals to the nucleus reticularis tegmenti pontis—The visual mossy fiber pathway to the cerebellar flocculus. *Brain Res* 211: 456—462, 1980.
- 15) **Hoddevik GH**: The projection from nucleus reticularis tegmenti pontis onto the cerebellum in the cat. A study using the methods of anterograde degeneration and retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Anat Embryol* 153: 227—241, 1978.
- 16) **Kawamura K, Hashikawa T**: Projections from the pontine nuclei proper and reticular tegmental nucleus onto the cerebellar cortex in the cat. An autoradiographic study. *J Comp Neurol* 201: 395—413, 1981.
- 17) **Abzug C, Maeda M, Peterson BW, et al**: Cervical branching of lumbar vestibulospinal axons. *J Physiol (London)* 243: 499—522, 1974.
- 18) **Shinoda Y, Arnorld AP, Asanuma H**: Spinal branching of corticospinal axons in the cat. *Exp Brain Res* 26: 215—234, 1976.
- 19) **Precht W**: Visual-vestibular interaction in vestibular neurons: Functional pathway organization. *Ann NY Acad Sci* 374: 230—248, 1981.
- 20) **Suzuki DA, Keller EL**: Visual signals in the dorsolateral pontine nucleus of the alert monkey: Their relationship to smooth pursuit eye movements. *Exp Brain Res* 53: 473—478, 1984.
- 21) **Brodal P**: The pontocerebellar projectin in the rhesus monkey: An experimental study with retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Neurosci* 4: 193—208, 1979.
- 22) **Brodal A, Brodal P**: The organization of the

nucleus reticularis tegmenti pontis in the cat in the light of experimental anatomical studies of its cerebral cortical afferents. *Exp Brain Res* 13: 90—110, 1971.

- 23) **Kawamura K, Brodal A, Hoddevik GH**: The projectin of the superior colliculus onto the reticular formation of the brain stem. An experimental anatomical study in the cat. *Exp Brain Res* 19: 1—19, 1974.
- 24) **Keller EL, Crandall WF**: Neural activity in

the nucleus reticularis tegmenti pontis in the monkey related to eye movements and visual stimulation. *Ann NY Acad Sci* 374: 249—261, 1981.

- 25) **Suzuki DA, Keller EL**: The role of the posterior vermis of monkey cerebellum in smooth-pursuit eye movement control. II. Target velocity-related Purkinje cell activity. *J Neurophysiol* 59: 19—40, 1988.

(第92回日眼総会原著)