

猫垂直ともむき筋眼球運動ニューロンの脳幹における局在

—二重標識法による研究—

近藤 佳夫, 関谷 治久, 早川 重夫, 向野 和雄, 石川 哲

北里大学医学部眼科学教室

要 約

垂直眼球運動に関係するともむき筋 (yoke muscles) の支配亜核の局在につき, 猫を用いて神経解剖学的に検討を行った. 上向き運動に係わる上直筋と下斜筋, 下向き運動に係わる下直筋と上斜筋に各々 fast blue, diamidino yellow dihydrochloride を同一個体に注入し各々の標識細胞について観察を行った. 上直筋支配標識細胞は両側の動眼神経核に, 上斜筋支配標識は両側の滑車神経核に認められ, 各々対側優位であった. 下直筋及び下斜筋支配標識細胞は同側の動眼神経核に認められた. これら標識細胞には二重標識細胞を認めず, 各々の外眼筋は独立したニューロンにより支配されることが示唆された. また標識細胞数から核における分布の比率を算出し外眼筋支配形式を比べるとラット, 猫, 猿へ高等化するにつれて, 上直筋及び上斜筋支配核は両側支配から対側支配に変化し, 下直筋及び下斜筋支配核は両側支配から同側支配に変化していくことがわかった. (日眼会誌 95: 241-248, 1991)

キーワード: 垂直眼球運動ニューロン, ともむき筋, 二重標識法, 蛍光色素, 猫

Localization of Motoneurons of the Vertical Yoke Muscles in a Brainstem of the Cat —A Double Labeling Study—

Yoshio Kondo, Haruhisa Sekiya, Shigeo Hayakawa

Kazuo Mukuno and Satoshi Ishikawa

Department of Ophthalmology, Kitasato University School of Medicine

Abstract

Motor neurons innervating the vertical yoke muscles in cats were investigated using fluorescent dyes by the double labeling method. In 4 cats, the right superior rectus muscle (SR) and left inferior oblique muscle (IO) were injected with 3% fast blue (FB) and 5% diamidino yellow dihydrochloride (DY), respectively, for observing motoneurons innervating yoke muscles involving upward gaze. In 4 other cats, the left inferior rectus muscle (IR) and right superior oblique muscle (SO) were injected with 3% FB and 5% DY, respectively, to observe motoneurons innervating yoke muscles involving downward gaze. After SR and SO injections labeled cells were found in the bilateral oculomotor nucleus and the bilateral trochlear nucleus, respectively, predominantly on the contralateral side.

別刷請求先: 228 相模原市北里1-15-1 北里大学医学部眼科学教室 近藤 佳夫

(平成2年6月8日受付, 平成2年8月6日改訂受理)

Reprint requests to: Yoshio Kondo, M.D. Department of Ophthalmology, School of Medicine, Kitasato University.

1-15-1 Kitasato, Sagami-hara 228, Japan

(Received June 8, 1990 and accepted in revised form August 6, 1990)

Following IR and IO injections labeled cells were found only in the ipsilateral oculomotor nucleus. No double labeled cell was observed in any labeled neurons, which indicates that each of the yoke muscles was innervated by independent individual motoneurons. According to the present observation and past reports on rats, cats and monkeys, motoneurons innervating SR and SO have developed from lower mammals such as the rat into predominantly contralateral innervation in the monkey, from a phylogenetic point of view. On the other hand, compared to contralateral innervation in lower mammals, motoneurons innervating IR and IO have developed into ipsilateral innervation in the monkey. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 95: 241-248, 1991)

Key words: Vertical motor neuron, Yoke muscles, Double labeling, Fluorescent dye, Cat

I 緒 言

外眼筋を支配する各々の神経細胞は脳幹内に局在している¹⁾と考えられており、現在までに外眼筋支配神経細胞の構築に関して、変性実験^{2)~5)}、Horseradish peroxidase (HRP) 法や蛍光色素を用いた解剖学的実験^{6)~16)}、電気生理学的実験¹⁷⁾など数々の報告がなされている。外眼筋支配亜核はしばしば混在し⁸⁾、同一細胞による異なる外眼筋の同時支配の可能性が推察されるが、HRP 法のみでは正確にその存在を同定できない。現在までに水平共同性眼球運動について HRP を用いた報告¹⁸⁾はあるが、垂直共同性眼球運動に関してはまだ未解決の問題が残されており、単一神経細胞が異なった筋を支配するという二重支配などについての研究は Oda¹²⁾¹³⁾、Garcia¹⁴⁾によってラットではなされているが、この他の動物では報告がない。そこで上向き運動に係わる上直筋と他眼の下斜筋、下向き運動に係わる下直筋と他眼の上斜筋について、今回猫において神経細胞の細胞体が標識される fast blue (FB) 及び、神経細胞の核が標識される diamidino yellow dihydrochloride (DY) の2種類の蛍光色素を用いて、各々支配核における神経細胞の局在を明らかにするとともに、垂直眼球運動の共同性について核レベルでの二重支配細胞の存在についても検討を加えた。

II 実験方法

対象として8匹の成猫(2.0~3.0kg)を用い実験を行った。麻酔は塩酸ケタミン(15mg/kg)筋注、及びネンブタール(25mg/kg)腹腔内注射を行った。猫を背臥位にして脳を固定し、手術顕微鏡下に外眼角より耳側方向に皮膚切開を加え前頭骨及び頬骨を部分切除し、眼球結膜を輪部より切開剥離し筋膜に損傷を与えないように外眼筋を露出し、牽引筋を付着部から切除

した。成猫8匹を4匹ずつ2群に分け、2種類の蛍光色素を用いて第1群はFBを右眼上直筋、DYを左眼下斜筋に、第2群はFBを右眼上斜筋、DYを左眼下直筋に Hamilton[®] syringe 針にて注入した¹⁹⁾。この際、各々12.0~13.0 μ l ずつ5秒間に0.01 μ lの割合で4カ所に注入し、周囲に漏れないように細心の注意を払い、注入後は迅速に周囲組織をアロンアルファ[®]にて封印し、注入色素の漏出を完全に防いだ。注入6~7日後、10%Formalinにより灌流固定し中脳を摘出した。これらの試料は30%蔗糖液に浸した後、連続して厚さ25 μ mの凍結切片を3series ずつ作製した。凍結切片は第1に写真(Ektachrome 400)用、第2に観察用として蛍光顕微鏡(Nikon Model VFX-II-35A)により標識細胞を観察し、第3に標識細胞の構築を確認するため Neutral red 対比染色で処置した切片を光学顕微鏡を用いて比較同定した。

III 結 果

1. 上直筋と下斜筋における標識細胞の分布(図1)
 動眼神経(III)核吻側1/3(切片番号16)において、FBにより青色に細胞体が標識された上直筋標識細胞が出現し、対側左内側の背側部と腹側部とのほぼ中間から腹側部に認められ、下斜筋標識細胞は認められなかった。III核中央部の(切片番号23)において、上直筋標識細胞が左腹側部の他に背側部にも移行が認められ、また同側の右内側部において上眼瞼挙筋支配核すなわち Central caudal nucleus と明らかに異なる部位に少数認められた。下斜筋標識細胞は同側の左背外側部に認められた。III核尾側1/3(切片番号31)において、上直筋標識細胞は左内側部から背外側部に認められ、また右背内側部にも認められた。下斜筋標識細胞は左腹外側部に認められた(図2A, B)。III核尾側(切片番号45)において、上直筋標識細胞は左背内側部から腹

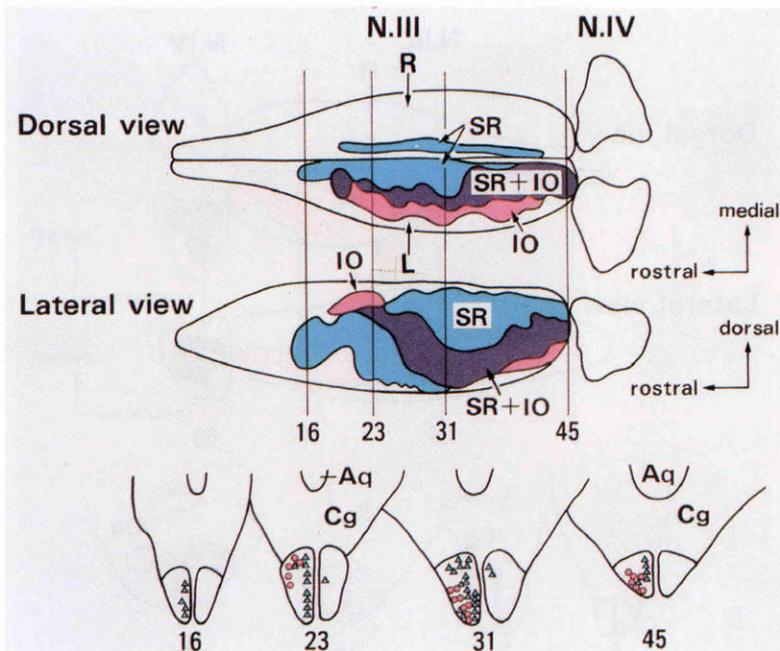
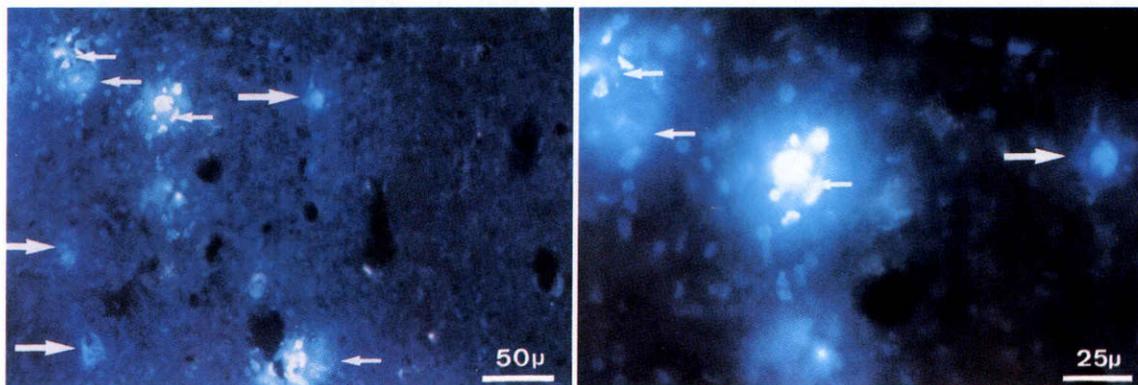


図1 動眼神経核 (N. III), 滑車神経核 (N. IV) における上直筋 (SR) と下斜筋 (IO) について各々の支配核の分布を示す. 上直筋は青, 下斜筋は赤で示す. 紫は混在を示す. 上直筋標識細胞は対側優位の両側の動眼神経核に, 下斜筋標識細胞は同側の動眼神経核のみに認められた. Aq: 中脳水道, Cg: 中心灰白質. R: 右側, L: 左側.



A

B

図2A 動眼神経核, 腹側部における 3% fast blue によって青色に標識された上直筋神経細胞の細胞体 (large arrows), 5% diamidino yellow dihydrochloride によって黄色に標識された下斜筋神経細胞の細胞核 (small arrows) の弱拡大像を示す. これら細胞に隣接する大小不同の強い白い蛍光を呈するものはグリア細胞の取り込みによるもので, また淡く茶褐色のそれはリポフスチン顆粒である. $\times 240$

図2B 上直筋神経細胞の細胞体 (large arrow), 下斜筋神経細胞の細胞核 (small arrows) の強拡大像を示す. $\times 480$

註: A, B ともに下斜筋神経細胞の細胞核は写真では白色を呈している.

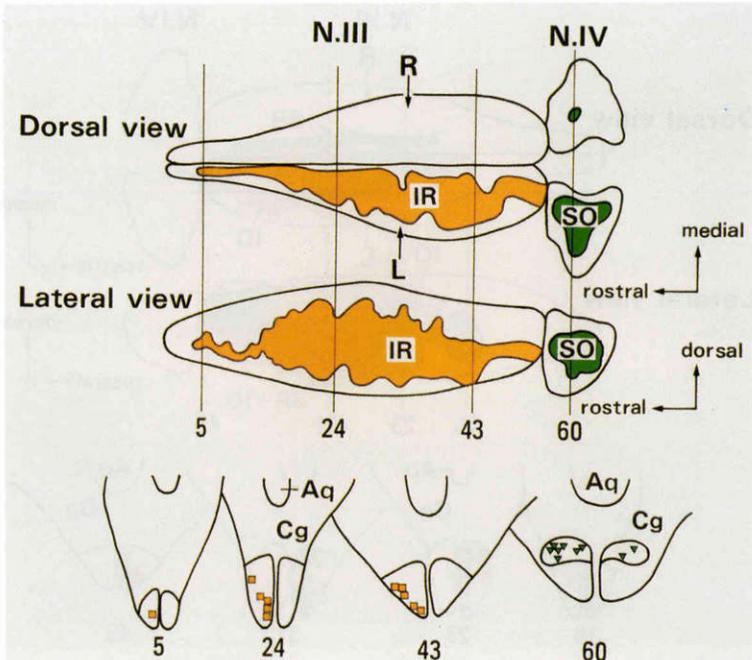


図3 動眼神経核 (N. III), 滑車神経核 (N. IV) における下直筋 (IR) と上斜筋 (SO) について各々の支配核の分布を示す。下直筋は黄, 上斜筋は緑で示す。下直筋標識細胞は同側の動眼神経核のみに, 上斜筋標識細胞は対側優位の両側の滑車神経核に認められた。Aq: 中脳水道, Cg: 中心灰白質, R: 右側, L: 左側。

外側部に認められ, 同側には認められなかった。下斜筋標識細胞は主に左外側部に認められた。

上直筋標識細胞はIII核吻側1/3の対側の内側部に出現し, 尾側部に向い内側の背側部から腹側部に認められたが, 一方, 同側やや尾側部寄りでもIII核内側部にも少数認められた。下斜筋標識細胞は上直筋標識細胞が同側のIII核に出現したのとはほぼ同じ切片部位で同側のIII核に出現し, 尾側部に向い腹外側部に位置し, 尾側部では外側の背側部から腹側部に認められた。下斜筋標識細胞は対側のIII核には認められなかった。上直筋標識細胞と下斜筋標識細胞の境界は明瞭ではなく混在している部位を認めたが, 二重標識細胞を認めなかった。また, 内側縦束においても標識細胞を認めなかった。

2. 下直筋と上斜筋における標識細胞の分布 (図3)

III核吻側 (切片番号5) において, 下直筋標識細胞が同側の左腹内側部に出現した。III核中央部の (切片番号24) において, 下直筋標識細胞が左背外側部から腹内側部に認められた。III核尾側1/3 (切片番号43) において, 下直筋標識細胞は左腹側部に認められた。滑

車神経 (IV) 核尾側 (切片番号60) において, 上斜筋標識細胞は主に対側の左に認められ, 同側にもわずかに認められた。

下直筋標識細胞はIII核出現後同側の腹内側部に現れ, III核吻側1/3から尾側1/3にかけて背側と腹側の間中部に分布し, 尾側部に向って腹側部にも分布を認めた。下直筋標識細胞は対側III核, IV核には認められなかった。上斜筋標識細胞は主に対側のIV核に標識細胞が出現し, 同側のIV核にもわずかに認められたが, III核には認められなかった。下直筋標識細胞と上斜筋標識細胞の間には二重標識細胞を認めなかった。また, 内側縦束においても標識細胞を認めなかった。

3. 猫垂直眼球運動筋支配標識細胞数と分布

2匹の猫において細胞数を示す。上直筋標識細胞数は対側のIII核では414個, 579個, 同側のIII核では51個, 42個認められ, 比率は対側91.4%, 同側8.6%と対側が優位であり, 交叉優位であった。下斜筋標識細胞数は同側のIII核において201個, 327個認められ, 同側支配であった。下直筋標識細胞数は同側のIII核において759個, 621個認められ, 同側支配であった。上斜筋標識細胞

胞数は対側のIV核では342個, 387個, 同側のIV核では57個, 42個認められ, 比率は対側95.7%, 同側4.3%と対側が優位であり, 交叉優位であった。

4. 以上の結果をまとめると, 猫垂直眼球運動筋に蛍光色素を注入して示された標識細胞の中で, 上直筋標識細胞は両側のIII核に, 上斜筋標識細胞は両側のIV核に認められたが, 上直筋標識細胞, 上斜筋標識細胞ともに対側優位であった。下直筋標識細胞, 下斜筋標識細胞は同側のIII核のみに認められた。全ての標識細胞に二重標識細胞, いわゆる二重支配を示唆する細胞は認められなかった。

IV 考 按

垂直眼球運動を上向き運動, 下向き運動という共同性に注目し, 猫中脳III核, IV核について初めて蛍光色素を用いて検討し各々の支配亜核を明らかにした。しかし, 核レベルにおいて単一神経細胞による二重支配を積極的に示す陽性所見は捉えられず, おおのの両眼垂直眼球共同運動は核レベルで独立したニューロンにより支配を受けており, 核上性支配による各神経亜核個別支配によることが示唆された。また, 垂直眼球ニューロンについてラット, 猫, 猿との比較検討も試みた。

今回の実験で主に検討を加えたIII核の外眼筋支配神経細胞の局在に関しては, 過去には神経切断後に神経核の逆行性変性を応用し Brouwer²⁾-Bernheimer³⁾が猿について, それぞれ境界鮮明な分離した細胞の集まりであることを示した。しかし, Warwick⁴⁾⁵⁾は逆行性変性を応用し猿上直筋支配細胞が交叉性にIII核の後2/3に局在すること, また下直筋支配細胞が背側部に位置し, 内直筋支配細胞が腹側部に位置し, 下斜筋支配細胞がこの中間に位置しそれらの支配神経細胞は非交叉性であり, 境界鮮明ではなく散在していることを報告した。猫を用いた上直筋, 下斜筋, 下直筋のIII支配核における今回の結果では, Warwickの報告と同様に境界不鮮明な分布図が得られた。

垂直眼球運動ニューロンに関する猫における過去の報告には, 1) Gacek⁶⁾, 2) Akagi⁷⁾, 3) Miyazaki⁸⁾⁹⁾, 4) Shimo-oku¹⁷⁾がある。そこで, 今回の結果と合わせて検討を加えた。1) Gacek⁶⁾はHRP法により初めてIII核における外眼筋支配神経細胞の局在をみている。上直筋支配細胞がIII核の主に対側の尾側部にみられ, 同側のIII核にもわずかにみられるとした。下斜筋支配細胞は同側III核吻側の腹側部, 尾側の外側部にみられ,

下直筋支配細胞はIII核同側の吻側にのみにみられたと報告している。今回の結果ではIII核に各々標識された細胞はGacekが示した局在よりも広く分布していた。2) Akagi⁷⁾もHRP法により外眼筋支配神経細胞の局在をみている。上直筋支配細胞がIII核の対側のみにみられ, III核の吻側1/3から尾側部の内側に位置し, 下斜筋支配細胞は同側のIII核の上直筋支配細胞が出現したやや尾側よりにおいてみられるようになり, 吻側では背内側部にみられたものが尾側に向い外側部にみられるとした。下直筋支配細胞はIII核の同側の吻側では腹側部にみられ, 尾側では腹外側部に位置すると報告している。今回の結果では上直筋支配細胞は両側に存在を認め, Akagiの結果とは違いがみられたが, 下斜筋支配細胞, 下直筋支配細胞はほぼ同様の結果が得られた。3) Miyazaki⁸⁾⁹⁾はGacek, Akagiと異なり, 外眼筋ではなく動眼神経断端にHRPを注入し外眼筋支配神経細胞の局在をみている。上直筋支配細胞が主に対側のIII核内側部にみられ, また同側のIII核及び内側縦束において少数みられるとした。更に対側の内側縦束には支配細胞がみられないとした。下斜筋支配細胞は同側のIII核, 内側縦束のみに出現し, III核吻側では背側にみられ, 尾側部に向い腹外側部にみられるとした。下直筋支配細胞は主に同側のIII核吻側部, 内側縦束にみられ, 吻側においてIII核腹内側部に出現し尾側部に向い腹外側部にみられるとした。今回の結果では内側縦束には標識細胞がみられなかったが, III核における各々の標識細胞はほぼ同様の結果が得られた。4) Shimo-oku¹⁷⁾は外眼筋から分離した筋枝に短形波電気刺激を与えた後にIII核内誘発電位から, 外眼筋支配神経細胞の局在分布を示した。このなかで, III核において吻側から尾側に向って下直筋, 内直筋, 下斜筋の順序に同側性に配列しており, 上直筋が両側性にはほぼ下斜筋と同じ位置に各々の支配神経細胞が散在していることを明らかにした。今回の実験において内直筋の検索は行っていないが, その他の外眼筋支配ニューロンの局在は同様の結果であった。また Miyazaki⁹⁾は猫, 家兎滑車神経断端にHRPを注入し, 支配神経細胞の局在をみている。上斜筋支配細胞は主にIV核対側にみられ, 同側のIV核においても少数みられたと報告している。このことは, 今回の結果と同様であった。

今回用いた蛍光色素には核が標識されるDY, Nuclear yellow, 細胞体が標識されるFB, True blueがあり, 今までの報告^{19)~21)}から蛍光色素が細胞標識し検出できる時間はDY, FB, True blueが5~14日,

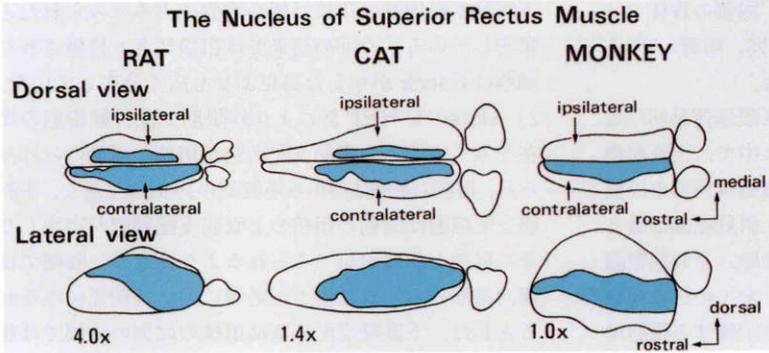


図4A ラット, ネコ, サルのIII核における上直筋支配細胞分布を示す。ラット, ネコでは対側優位で, 両側の動眼神経核に, サルでは対側の動眼神経核のみに認められた。RAT: Garcia et al¹⁴⁾(1983), Oda¹²⁾(1981), CAT: Kondo et al(1989), MONKEY: Porter et al¹⁶⁾(1983)に基づく。以下, 図4B~D同様。

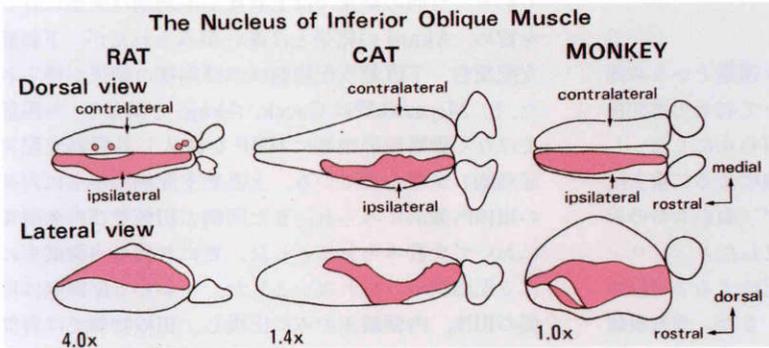


図4B ラット, ネコ, サルのIII核における下斜筋支配細胞分布を示す。ラットでは同側優位で, 両側の動眼神経核に, ネコ, サルでは同側の動眼神経核のみに認められた。

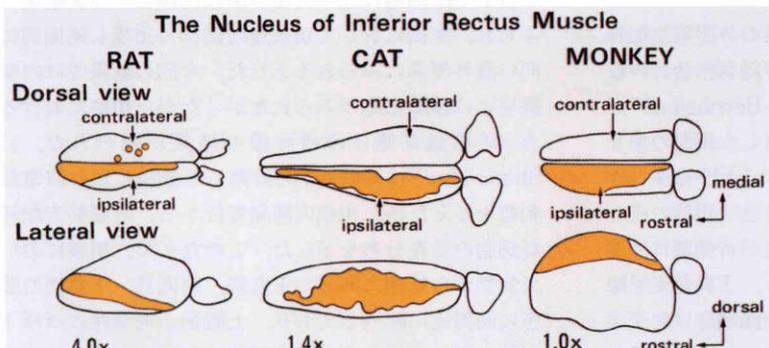


図4C ラット, ネコ, サルのIII核における下直筋支配細胞分布を示す。ラットでは同側優位で, 両側の動眼神経核に, ネコ, サルでは同側の動眼神経核のみに認められた。

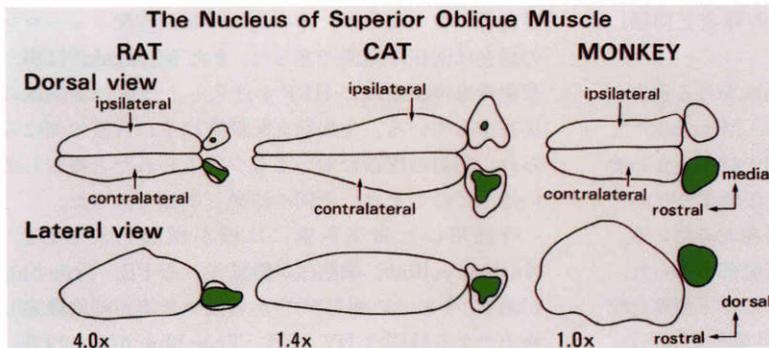


図4D ラット, ネコ, サルのIV核における上斜筋支配細胞分布を示す。ラット, ネコでは対側優位で, 両側の滑車神経核に, サルでは対側の滑車神経核のみに認められた。

Nuclear yellow が10~16時間とされている。支配神経細胞の単一細胞による二重支配があるか否かをみるために同じ作用時間の色素FB, DYを用いた。その結果、今回の実験でDYを下直筋に注入し、同側のIII核に標識細胞を759個、621個認めた。以前、著者らが報告した¹⁰⁾HRPを下直筋に注入し標識された細胞数の1,861個と比較すると、蛍光色素によって標識された細胞数は半分以下であった。また、HRPを下直筋に注入し内側縦束に標識細胞が認められた¹⁰⁾が、今回の実験では全てにおいて標識細胞が内側縦束に認めなかった。これは注入前、蛍光色素を蒸留水に溶解する際にHRPより溶解しにくいことや注入後、逆行性軸索輸送の際にHRPの漏出や拡散の影響¹¹⁾が考えられるが、HRPと比較して蛍光色素は感度が低いため周囲組織に取り込まれることが少なく標識の混入がほとんどみられない利点が考えられる。なお、前回報告した如く¹⁰⁾HRPを下直筋に注入し標識された細胞の分布は、吻側では背側にもみられた細胞が尾側では腹側にも拡がっている所見は今回の結果とはほぼ同様であった。

逆行性軸索輸送を応用した垂直眼球運動ニューロンに関する過去の報告にはラットにおいてはOda¹²⁾¹³⁾, Garcia¹⁴⁾があり、猿においてはJames¹⁵⁾, Porter¹⁶⁾がある。そこで猫における今回の実験結果とこれらの違いを(図4A~D, 表1)に示して比較すると、ラットでは上直筋、下斜筋、下直筋各々の支配細胞は両側のIII核に、上斜筋支配細胞は両側のIV核に認められ、上直筋と上斜筋の支配細胞は対側優位で、下斜筋と下直筋の支配細胞は同側優位であった。猫では上直筋支配細胞は対側優位で両側のIII核に、上斜筋支配細胞は対側優位で両側のIV核に認められ、下直筋と下斜筋の支配細胞は同側のIII核のみに認められた。猿では上直筋、下斜筋、下直筋各々の支配細胞は片側のIII核に、上斜筋支配細胞は片側のIV核に認められ、上直筋と上斜筋の支配細胞は対側のみに認められ、下直筋と下斜筋の支配細胞は同側のみに認められた。上向き運動に係わる上直筋支配細胞と他眼の下斜筋支配細胞は、ラット、猫、猿ともに境界が明瞭ではなく混在している部位を認めた。これに対し下向き運動に係わる下直筋支配細胞は主にIII核の吻側寄りに分布し、ラットにおける上斜筋支配細胞はIV核の他にIII核尾側の腹外側部にも標識細胞を認めたが、猫、猿へと高等化するにつれて上斜筋支配細胞はIV核に局在し、下向き運動に係わる二つの支配核が離れた部位に分布するようになった。更に上直筋と下斜筋の支配細胞、下直筋と上斜筋の支配

表1 ラット, 猫, 猿の垂直眼球運動筋支配標識細胞数の核における比率分布を示す。

1) : Garcia et al¹⁴⁾ (1983), 2) : Oda¹²⁾ (1981),
3) : Kondo et al (1989), 4) : Porter et al¹⁶⁾ (1983)

		同側	反対側
上直筋	ラット1)	2.5%	97.5%
	ラット2)	41.6%	58.4%
	ネコ3)	8.6%	91.4%
	サル4)	0.0%	100.0%
下斜筋	ラット1)	100.0%	0.0%
	ラット2)	94.2%	5.8%
	ネコ3)	100.0%	0.0%
	サル4)	100.0%	0.0%
下直筋	ラット1)	97.8%	2.2%
	ラット2)	70.1%	29.9%
	ネコ3)	100.0%	0.0%
	サル4)	100.0%	0.0%
上斜筋	ラット1)	1.0%	99.0%
	ラット2)	2.1%	97.9%
	ネコ3)	4.3%	95.7%
	サル4)	0.0%	100.0%

細胞の分布が両側支配から完全に片側支配となり、各々反対側に中枢局在がみられることが認められた。これは動物が高等化するに伴い核の構築が簡素化しているようであるが、片側の中枢障害が加わった際に、両側の眼球運動に影響が及ぶことを避ける意義があり、向き運動に関与する左右外眼筋を一侧に存在する運動ニューロンが支配する傾向が、高等動物になるに従い明瞭になっていくことが示された。

今後、核に投射する上位、下位の起始細胞について形態学的に検討を加える必要があると思われる。

稿を終えるにあたり、多大な御指導、御協力を賜りました北里大学医学部眼科宇賀茂三助教授、理化学研究所端川勉先生に深謝いたします。実験に際して御援助をいただきました実験動物系、電顕センター、形態系の諸兄に感謝申し上げます。なお、本研究には文部省研費一般(B) No. 01480419の援助を一部受けた。

本論文の要旨は、第93回日本眼科学会総会にて発表した。

文 献

- 1) 下奥 仁: 眼球運動に関する神経機構。動眼神経核を中心として。眼科 11: 745-752, 1969.
- 2) Brouwer B: Klinisch-anatomische Untersuchung über den Oculomotoriuskern. Z f d g

- Neur u Psych 40: 152—193, 1918.
- 3) **Bernheimer S**: Experimentelle Studien zur Kenntniss der Innervation der inneren und äußeren von versorgten Oculomotorius Muskeln den Auges. Graefes Arch Ophthalmol 44: 481—525, 1897.
 - 4) **Warwick R**: A study of retrograde degeneration in the oculomotor nucleus of the rhesus monkey, with a note on a method of recording its distribution. Brain 73: 532—543, 1950.
 - 5) **Warwick R**: Representation of the extraocular muscles in the oculomotor nuclei of the monkey. J Comp Neurol 98: 449—503, 1953.
 - 6) **Gacek RR**: Localization of neurons supplying the extraocular muscles in the kitten using horseradish peroxidase. Exp Neurol 44: 381—403, 1974.
 - 7) **Akagi Y**: The localization of the motor neurons innervating the extraocular muscles in the oculomotor nuclei of the cat and rabbit, using horseradish peroxidase. J Comp Neurol 181: 745—762, 1978.
 - 8) **Miyazaki S**: Bilateral innervation of the superior oblique muscle by the trochlear nucleus. Brain Res 348: 52—56, 1985.
 - 9) **Miyazaki S**: Location of motoneurons in the oculomotor nucleus and the course of their axons in the oculomotor nerve. Brain Res 348: 57—63, 1985.
 - 10) **近藤佳夫, 宇賀茂三, 石川 哲**: ネコ動眼神経核の電子顕微鏡的観察, 特に下直筋支配核について. 日眼会誌 91: 630—635, 1987.
 - 11) **松本英樹, 宮崎茂雄, 白木かほる, 他**: HRP (Horseradish peroxidase) 法による外眼筋支配運動神経細胞の同定に関する基礎的研究. 日眼会誌 88: 1369—1374, 1984.
 - 12) **Oda Y**: The nerve center of the rat extrinsic ocular muscles as studied using horseradish peroxidase. Okajimas Folia Anat Jpn 58: 17—42, 1981.
 - 13) **Oda Y**: The nerve center of the rat extrinsic ocular muscles as studied by fluorescent dyes I: Single administration study using fast blue and nuclear yellow. Okajimas Folia Anat Jpn 63: 67—72, 1986.
 - 14) **Garcia JLL, Segade LAG, Nunez JMS**: Localisation of motoneurons supplying the extra-ocular muscles of the rat using horseradish peroxidase and fluorescent double labeling. J Anat 137: 247—261, 1983.
 - 15) **James RA, Edgar GD, James GF Jr**: Functional organization of the oculomotor nucleus in the baboon. Am J Anat 161: 393—403, 1981.
 - 16) **Porter JD, Guthrie BL, Sparks DL**: Innervation of monkey extraocular muscles: Localization of sensory and motor neurons by retrograde transport of horseradish peroxidase. J Comp Neurol 218: 208—219, 1983.
 - 17) **Shimo-oku M, Jampel RS**: Midbrain electrical fields produced by stimulation of the muscle branches of the oculomotor nerve. Invest Ophthalm 5: 256—263, 1966.
 - 18) **Graybiel AM, Hartweg EA**: Some afferent connections of the oculomotor complex in the cat: An experimental study with tracer techniques. Brain Res 81: 543—551, 1974.
 - 19) **Ishikawa S, Sekiya H, Kondo Y**: The center for controlling the near reflex in the midbrain of the monkey: a double labelling study. Brain Res 519: 217—222, 1990.
 - 20) **Burde RM, Parelman JJ, Luskin M**: Lack of unity of Edinger-Westphal nucleus projections to the ciliary ganglion and spinal cord: a double-labeling approach. Brain Res 249: 379—382, 1982.
 - 21) **Keizer K, Kuypers HGJM, Huisman AM, et al**: Diamidino yellow dihydrochloride (DY-2HCL); a new fluorescent retrograde neuronal tracer, which migrates only very slowly out of the cell. Exp Brain Res 51: 179—191, 1983.