

外転神経核核間ニューロンへの皮質性、上丘性入力様式 および両核上性入力を中継する共通介在 ニューロンの脳幹内分布について

森 健 司

兵庫医科大学眼科学教室

要 約

ネコの水平性衝動性眼球運動において上丘および前頭葉から外転神経核運動ニューロンへ到達する2シナプス性興奮性経路がPPRF (paramedian pontine reticular formation) に存在する介在ニューロンを共有している事が報告されている。本実験では外転神経核核間ニューロンにおいても、上丘および前頭葉由来の2シナプス性シナプス後電位がお互いに空間的促進を受けることから、それぞれの経路は介在ニューロンを共有することを証明した。また細胞外記録により、これらの共通介在ニューロンはその軸索を脊髄へ投射する網様体脊髄路細胞であることを同定し、さらにこれらの共通介在ニューロンが外転神経核より吻側の橋網様体(nucleus reticularis pontis caudalis) の正中部に存在し、核より尾側には存在しないことを証明した。以上の結果より、これらの神経回路が眼一頭位協調運動に関与している可能性について考案を加えた。(日眼会誌 96: 993-999, 1992)

キーワード：上丘，前頭葉，核間ニューロン，網様体脊髄路細胞，眼一頭位協調運動

Electrophysiological Experiment on Neuronal Pathway Controlling Horizontal Eye-Head Coordination in the Cat

Kenji Mori

Department of Ophthalmology, Hyogo College of Medicine

Abstract

Tectal di-synaptic postsynaptic potentials (EPSPs) recorded in the abducens internuclear neurons (6 IN) were invariably facilitated by conditioning peduncular stimulation in the cat, which indicated that tectal and cortical excitation of 6 IN were mediated by a common set of interneurons. Using an extracellular recording technique, those common interneurons were identified as reticulospinal neurons by showing axonal projection to C2-3 spinal segment; they were also found to distribute mainly to the medial region of the nucleus reticularis pontis caudalis immediately rostral to the abducens nucleus, and not in the medullary reticular formation caudal to the abducens nucleus. The present experiment suggested that integration of tectal and cortical commands for horizontal eye-head coordination are taking place in the reticular formation rostral to the abducens nucleus which has been called the paramedian pontine reticular formation in the cat. (*Acta Soc Ophthalmol Jpn* 96: 993-999, 1992)

Key words: Superior colliculus, Frontal eye field, Internuclear neuron, Reticulospinal neuron, Eye-head coordination

別刷請求先：663 西宮市武庫川町1-1 兵庫医科大学眼科学教室 森 健司

(平成3年10月31日受付，平成4年3月1日改訂受理)

Reprint requests to: Kenji Mori, M.D. Department of Ophthalmology, Hyogo College of Medicine.

1-1 Mukogawa-cho, Nishinomiya 663, Japan

(Received October 31, 1991 and accepted in revised form March 1, 1992)

I 緒 言

上丘および前頭葉を電気刺激すると眼球運動が誘発されることから、古くよりこれらの組織は急速眼球運動の重要な核上性中枢と考えられていた¹⁾。これらの誘発眼球運動に関与する神経回路の研究は特にネコで進んでおり、生理学的に外直筋運動ニューロンと上丘²⁾³⁾、前頭葉⁴⁾との線維連絡は、その間にひとつ介在ニューロンが存在する2シナプス性結合が主であることが明らかにされていた。Yamagata ら⁵⁾は、外転神経核運動ニューロンに投射するこれら2つの2シナプス性興奮性経路は吻側橋網様核正中部に存在する介在ニューロンを共有(以後、共通介在ニューロンと呼ぶ)していることを示した。

さて外転神経核には外直筋運動ニューロンに混在し、対側内直筋運動ニューロンを興奮させる外転神経核核間ニューロンが存在するが、Yamagata ら⁵⁾の研究の中では、その外転神経核核間ニューロンと、上丘および前頭葉との入力様式については検討がなされていなかった。また共通介在ニューロンは上丘より単シナプス性に反応すること、および橋網様体内の比較的深い部位に分布することより網様体脊髄路細胞(reticulospinal neuron)であることが強く示唆された。脳幹部の網様体脊髄路細胞は各レベルに投射し、さらに頸筋運動ニューロンと単シナプス性に興奮性結合していることが電気生理学的に証明されている⁶⁾ので、上記の仮説が正しければ共通介在ニューロンは眼一頭位あるいは眼一併幹協調運動に関与している可能性が高い。

そこで今回の実験は、1) 外転神経核核間ニューロンに対する上丘および前頭葉からの入力様式を明らかにし、2) 共通介在ニューロンは、その軸索の脊髄投射を確認し網様体脊髄路細胞であることを証明する。そして、3) 共通介在ニューロンの橋、および延髄における分布を調べることを目的とした。

II 実験方法

対象には体重2.1 kgから4.6 kgのネコ30匹(細胞内記録12匹、細胞外記録18匹)を用いた。塩酸ケタミン(ケタラル®、三共、30~40 mg/kg, i.m.)により導入麻酔をした後、大腿動静脈にcannulationを行い、気管切開にて人工呼吸用の気道を確保した。ネコを脳定位固定装置に固定し、維持麻酔として α -クロロコース®(和光、50mg/kg+20mg/kg/4時間、静脈内

注射)を用い、臭化パンクロニウム(ミオブロック®, 三共)で非動化したのちで人工呼吸した。血圧は大腿動脈からモニターし、必要に応じ昇圧剤の輸液により80 mmHg以上に維持した。体温は直腸温にてモニターし、赤外線ヒーターにより生理的範囲内に維持した。なお以後の記述に際し「同側」および「対側」とは外転神経核の存在する側を基準とする。

外転神経核とその周辺の網様体の刺激および記録を行うために、後頭結節周囲の骨切除した後、小脳を部分的吸引除去し第4脳室底を露出した。第2~3頸髄の刺激と記録のため、背側頸筋の除去後に第2、3頸椎の椎弓切除を行い頸髄を露出させた。対側動眼神経核と同側外転神経核を同定するために、両眼球を摘出して、対側動眼神経内直筋枝と同側外転神経をそれぞれ筋より遊離させ、U字型双極銀線電極上にこれらの神経を置いた。対側上丘の刺激はその出力線維を中脳中心灰白質のすぐ外側で、両側または対側の皮質性線維の刺激は中脳の大脳脚で行った。この際、刺激電極はまず定位脳座標に基づいて(stereotaxic)に刺入し、最終的な電極位置は第2~3頸髄表面で記録したそれぞれの下降性反応が最小閾値、最大振幅を示す部位とした⁵⁾。部分的な側頭骨切除の後、皮質を吸引除去し、露出した上丘を通して対側動眼神経核内直筋亜核に単極タングステン電極を置いた。電極位置は対側内直筋枝刺激による逆行性の電場電位(field potential)の振幅が最大となる部位とした。

外転神経核核間ニューロンの細胞内記録には、2 M potassium citrateを満した抵抗約8~10 M Ω の微小ガラス電極を用いた。核間ニューロン(6IN)の証明は同側眼窩内末梢外転神経(6Nv)の刺激には応答せず、対側の動眼神経核(3Ncl)内の内直筋亜核の刺激に逆行性に応答すること⁷⁾とした。そして、上丘と前頭葉からの核間ニューロンへの興奮性入力を確認された後、それらの経路に同一の介在ニューロンが存在している事を証明するために空間的促通効果の確認を試みた。

細胞外記録の実験では、網様体脊髄路の刺激のためにタングステン単極電極を第2~3頸髄の前索に置いた⁶⁾。外転神経核の微小刺激は2 M-NaClを充填したガラス電極(抵抗約1 M Ω)を用いたが、末梢外転神経刺激による逆行性field potentialを指標にして外転神経核のほぼ中央部に置いた。共通介在ニューロンの条件は、対側上丘および、両側または対側大脳脚から単シナプス順行性に、また外転神経核から逆行性に応答し、か

つその軸索終末分枝が外転神経核内やその周辺に証明できることとした。終末分枝の証明は、外転神経核微小刺激用電極を三次元的に100 μm 間隔で系統的に動かし、共通介在ニューロンを逆行性に発火させる閾値の分布を調べた。この時、低閾値で応答する部位が無反応部位をはさんで核内に散在し、かつ反応潜時が低閾値部位で異なる場合のみ、ニューロンの軸索が核内に終止しているものと判定した⁵⁾。全ての刺激電極の位置は実験終了後、直流電流の通電により焼灼し組織学的に確認した。また細胞外記録電極には、抵抗が約1~2 M Ω でfast greenを飽和させた2 M-NaCl溶液を満たしたガラス電極を用い、記録位置は20 μA の直流電流を10分間通電してmarkした⁸⁾。

実験終了後、ネコを致死量のペントバルビタールナトリウム(ネプタール®)静注により安楽的に屠殺し、経心的に10%ホルマリンにて灌流固定した。脳は摘出後にfreezing microtomeを用いて80 μm または100 μm の連続切片を作製し、cresyl violet 染色行ったのち組織学的に検索した。

III 結 果

1. 外転神経核核間ニューロンでの細胞内記録

図1Aに外転神経核核間ニューロン(6IN)の細胞内記録の一例を示す。このニューロンでは同側大脳脚に対する60 μA の3発刺激では明らかな興奮性シナプス後電位(excitatory postsynaptic potential; EPSP)は誘発されず(図1, A-2), 対側上丘の200 μA の1発刺激により潜時1.5 msの2シナプス性EPSPsが誘発された(図1, A-3)。ここでA-2と同様の大脳脚刺激を条件刺激として先行させると、この上丘性EPSPは明らかに空間的促通を示し振幅が増大した(図1, A-4)。図1のBには別の6INにおける、対側上丘性EPSPの対側大脳脚刺激による空間的促通の一例を示した。

大脳脚刺激を先行させた時の上丘刺激によるEPSPの空間的促通効果は、対側上丘から2シナプス性の潜時を示した全てのEPSP(平均潜時1.5 \pm 0.1(標準偏差)ms, n=16)において観察された。対側, 同側大脳脚500 μA , 3発刺激では16個の6INのうち、それぞれ9個と2個にEPSPが得られたのみで、その平均潜

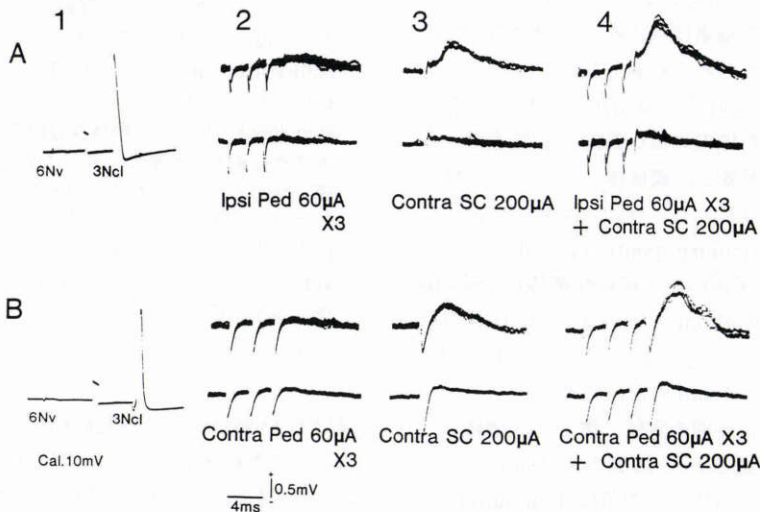


図1 外転神経核核間ニューロンにおける細胞内記録。

同側末梢外転神経の刺激には応答せず、対側動眼神経核内直筋垂核の刺激に逆行性に反応する核間ニューロン(A-1, B-1)において、対側上丘由来の2シナプス性EPSPs(A-3, B-3)は同側大脳脚刺激(A-2), 対側大脳脚(B-2)を先行させることにより空間的促通を受けた(A-4, B-4)ので、各経路はそれぞれの介在ニューロンを共有することが証明された。A-2, 3, 4, B-2, 3, 4の下段は細胞内記録後のextracellular fieldである。(6Nv末梢外転神経, 3Ncl動眼神経核, Ipsi Ped同側大脳脚, Contra Ped対側大脳脚, Contra SC対側上丘)。

時はそれぞれ 1.8 ± 0.2 ms ($n=9$), 1.9 ± 0.1 ms ($n=2$) とすべて 2 シナプス性であった⁵⁾。

以上の結果より、外転神経核核間ニューロンに対して対側上丘、両側大脳脚から 2 シナプス性の興奮性経路が存在し、しかも 2 つの経路はそれぞれの介在ニューロンを共有することが明らかとなった。

2. 共通介在ニューロンの脊髄への軸索投射の証明と脳幹内における局在

前頭葉および上丘から外転神経核ニューロンへの 2 シナプス性興奮を中継する共通介在ニューロンの局在を橋および延髄網様体で検索し、その軸索の脊髄への下降性投射を調べた。図 2 に典型的な共通介在ニューロンを例示する。図 2, A-1 は外転神経核中央部の刺激 ($30 \mu\text{A}$) に対する逆行性応答、図 2, A-2, 3, 4 はそれぞれ対側上丘 (coSC), 対側大脳脚 (coCP) および同側大脳脚 (ipsiCP) からの順行性応答を示す。またこの共通介在ニューロンは同側第 2~3 頸髄前索の刺激により逆行性に応答し、この逆行性反応は対側上丘からの順行性反応により消失 (collision block) した (図 2 B)。図 2 C は一断面のみを示すが、低閾値の部位 (サークルの大きい部位) が無反応部位をはさんで外転神経核およびその周辺に散在し、しかも逆行性反応の潜時が $0.4 \sim 0.8$ ms と部位によって異なっているので、このニューロンの軸索は単に核を通過するのではなく、核内に終止していると結論した。

外転神経核中央部に対する $30 \mu\text{A}$ の刺激で応答がない場合でも、電極を核内の広い範囲で脳底表面から 2 mm の深さまでを刺激し、網様体ニューロンの軸索分枝を見逃さないようにした。今回の実験では、尾側橋網様核 nucleus reticularis pontis caudalis (N.r.p.c.), 外転神経核より尾側の巨大細胞性網様核 nucleus reticularis gigantocellularis (N.r.g.), 腹側網様核 nucleus ventralis (N.v.) で、正中から側方へ $0.5 \sim 2.0$ mm, 脳表から深部へ 4 mm の部位で共通介在ニューロンを捜した。図 3 に今回の実験で第 2, 3 頸髄レベルまで軸索投射が確認された 18 個の共通介在ニューロンを白丸で示した。白抜き四角は Yamagata ら⁵⁾ が同定した 17 個の共通介在ニューロンの局在であり、軸索の脊髄投射は調べられていない。これら共通介在は stereotaxic coordinate で外転神経核から吻側へ 2.6 mm, 脳幹表面より腹側へ $2.0 \sim 3.2$ mm の間に分布し、最尾側のニューロンは外転神経核尾側端より 0.16 mm であった。一方、N.r.g., N.v. において対側上丘、両側または対側大脳脚から単シナプス性入力

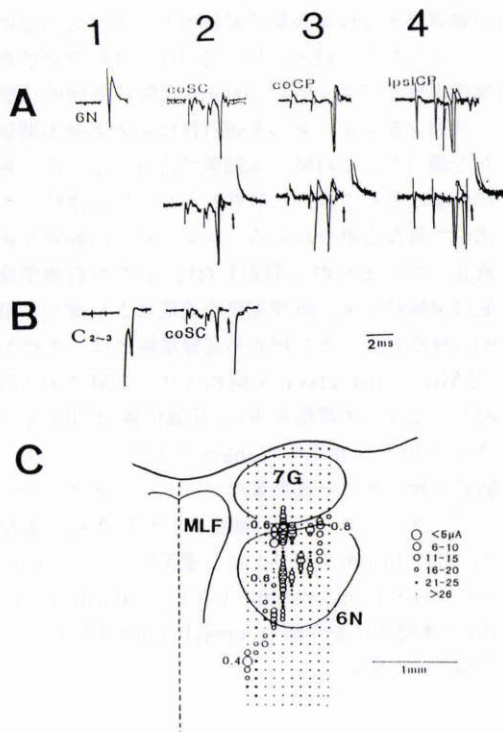


図 2 共通介在ニューロンの細胞外記録。

A, 1~4: 外転神経核からの逆行性反応, 対側上丘, 対側大脳脚, 同側大脳脚からの順行性反応を示し, 下段はそれぞれの順行性反応による逆行性反応の collision block を示す。B; 第 2~4 頸髄からの逆行性反応および対側上丘由来の順行性反応による collision block。C; この網様体脊髄路細胞を逆行性に発火させる閾値の分布で, 数字は反応潜時を示す。低閾値で反応する部位が核内及びその周囲に散在し, それらの部位で反応潜時が異なるので, このニューロンが核内に終始していることが証明された。(6N 外転神経核, CoSC 対側上丘, CoCP 対側大脳脚, IpsiCP 同側大脳脚, C2-3 第 2~3 頸髄, 7G 顔面神経膝状部)。

受ける 43 個の網様体脊髄路細胞を同定したが, すべてにおいて外転神経核への軸索分枝の終止を証明しえなかった (黒丸), 外転神経核のすぐ腹側は 2 種類の細胞が混在しており, また核のすぐ吻側および尾側の背部には細胞のサンプリングは少なかった。

上丘からの潜時は共通介在ニューロンで 1.1 ± 0.4 ms ($n=35$), 主に核より尾側に存在し核に終始しない網様体脊髄路細胞では 1.5 ± 0.4 ms ($n=43$), 同側・対側大脳脚からの潜時も前者で 1.5 ± 0.5 ms ($n=51$), 後者で 1.4 ± 0.4 ms ($n=43$) と, すべて単シナプス性

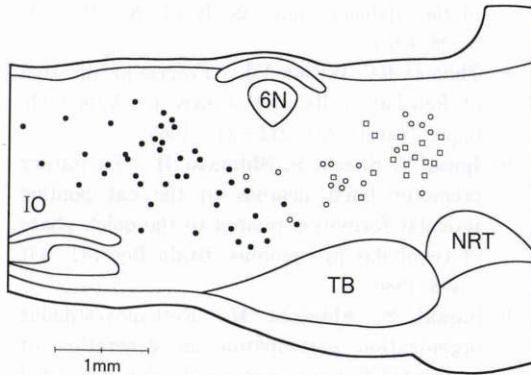


図3 共通介在ニューロンの橋、延髄網様体における局在。

○は軸索の脊髄投射が証明された共通介在ニューロンの局在で、●は対側上丘、両側または対側大脳脚から単シナプス性の興奮性入力を受けるが外転神経核に軸索を投射しない網様体脊髄路細胞の局在、□は軸索の脊髄投射を証明していない共通介在ニューロンの局在 (Yamagata, et al. 1988) を示す。ほとんどの共通介在ニューロンは nucleus reticularis pontis caudalis に存在した。(6N 外転神経核, IO 下オリーブ核, TB 稜形体, NRT 被蓋網様核)。

であった⁵⁾。

IV 考 按

今回の実験結果により外転神経核核間ニューロンに対する上丘、前頭葉からの神経支配様式は外直筋運動ニューロンに対するものと同様で、対側上丘および両側前頭葉から核間ニューロンへの2シナプス性興奮性経路は、それぞれの介在ニューロンを共有していることが確認された。さらにこれらの共通介在ニューロンはそのほとんどが外転神経核より吻側の橋網様体正中部 (N.r.p.c.) に存在し、核より尾側の延髄網様体には存在せず、しかもその軸索を少なくとも第2、3にまで投射する網様体脊髄路細胞 (reticulospinal neuron; RSN) であることがわかった。

今回の結果のうち、外転神経核のすぐ吻側の脳表に近い橋網様核に共通介在ニューロンが認められなかったのは、この部が同側の外直筋運動ニューロンと単シナプス性に結合している興奮性バーストニューロンの存在部位⁹⁾¹⁰⁾であるためと考えられる。また過去の研究において、外転神経核のすぐ尾側で脳表に近い網様体、および核のすぐ腹側の網様体にも上丘・大脳脚から単シナプス性に入力を受ける網様体脊髄路細胞が存

在することが知られている⁹⁾。今回の実験でそれらの部位にサンプリングがなかったのは、この部位が対側外直筋運動ニューロンと単シナプス性に結合している抑制性バーストニューロンの存在部位¹¹⁾であることと、核内に留置した微小刺激用電極の存在により技術的に記録が困難であったためのサンプリングバイアスであると思われる。

外転神経核核間ニューロンは対側内直筋運動ニューロンと単シナプス性の興奮性結合をする¹²⁾ので、今回の結果では上丘、前頭葉は、内直筋運動ニューロンに対しては3シナプス性に興奮性結合し、水平共同性急速性眼球運動を発現させることになる。緒言に述べたように生理学的にも解剖学的にも対側上丘と外転神経核との線維連絡は2シナプス性が主であり、外転神経核より吻側の橋網様体から外直筋運動ニューロンと核間ニューロンへの単シナプス性結合も証明されており¹³⁾、これらの報告は今回の結果と一致する。しかしながら Grantyn ら¹⁴⁾は、対側上丘刺激により外転神経核核間ニューロンはほとんどが単シナプス性 EPSPs が生じ、また解剖学的に上丘に存在する tecto-reticulospinal neuron の軸索分枝が外転神経核に終始していることを証明しており¹⁵⁾、外直筋運動ニューロンと内直筋運動ニューロンに対して共に2シナプス性の経路の存在を強調している。解剖学的には少数ながら上丘から外転神経核へ単シナプス性の結合も知られており¹⁶⁾、それら2種類の経路が存在する可能性はあり(文献14, P 280, Fig. 7)、この点については現在検討中である。

次に共通介在ニューロンの局在であるが、Grantyn ら¹⁷⁾は外転神経核より尾側の網様体を刺激しても外直筋運動ニューロンに単シナプス性の EPSPs が生じると報告しているので、今回その局在を明らかにする必要がある。その結果共通介在ニューロンはほとんどが N.r.p.c. に存在することがわかったので、彼らも述べているように尾側の網様体由来の EPSPs は、外直筋運動ニューロンに単シナプス性に結合することが知られている舌下神経前位核 (prepositus hypoglossi) ニューロンの刺激によるものか、あるいは核より吻側の共通介在ニューロンの脊髄へ向かう軸索の刺激によるものか、前述した tecto-bulbo-spinal neuron の軸索刺激によるものと考えられる。

日常生活において、視性刺激による急速性眼球運動は通常頸部あるいは体幹の協調運動を伴って遂行されるが、この場合、特に頸部の関与の比率はその動物の

眼球運動の可動範囲により異なり、眼球運動範囲の広いサルに比べて範囲の小さいネコにおいてその関与が大きい¹⁸⁾。ネコでは上丘^{19)~24)}、前頭葉^{25)~27)}の刺激により眼球運動のみならず協調的な頸部の運動が生じ、また上丘の破壊により眼球、頭部、体幹の協調運動が失われる²⁸⁾ことが報告されている。さらに頸部運動に関する上丘性情報はほとんどが網様体脊髄路細胞を經由して伝達されていること²⁹⁾、これらのニューロンが協調的な眼球と頸部の運動に関連した放電を示すこと³⁰⁾、また共通介在ニューロンの分布する領域の網様体脊髄路細胞が頸筋と単シナプス性結合をしていること⁶⁾より、今回調べた神経経路は水平共同性眼一頭位(あるいは眼一頭位)協調運動に関与しているものと考えられる。そして2つの核上性情報の統合が運動ニューロンレベルではなく、premotor neuronのレベルで行われていることは、本実験の細胞内記録においても明らかのように、上丘由来の反射性指令が皮質由来の随意性指令により促通を受け、より敏速な眼球運動を可能にしているものと解釈できる。

稿を終えるにあたり、下奥 仁教授ならびに山縣祥隆講師の御校閲に感謝致します。

文 献

- 1) Sparks DL, Hartwich-Young R: The deep layers of the superior colliculus, in Wurtz RH, Goldberg ME (eds): *The Neurobiology of Saccadic Eye Movements*, Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier, 3, 213-245, 1989.
- 2) Grantyn A, Grantyn R: Synaptic actions of tectofugal pathways on abducens motoneurons in the cat. *Brain Res* 105: 269-285, 1976.
- 3) Precht W, Schwindt PC, Magherini PC: Tectal influences cat ocular motoneurons. *Brain Res* 82: 27-40, 1974.
- 4) Grantyn A, Grantyn R, Heuer T: Post-synaptic potentials in cat abducens motoneurons evoked by stimulation of cortical eye fields. *Acta Biol Med Germ* 34: 821-835, 1975.
- 5) Yamagata Y, Matsuno K, Taoka N, et al: Common interneurons mediating cortical and tectal excitation of abducens motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* 71: 279-290, 1988.
- 6) Iwamoto Y, Sasaki S, Suzuki I: Input-output organization of reticulospinal neurones, with special reference to connexions with dorsal neck motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* 80: 260-276, 1990.
- 7) Baker R, Highstein SM: Physiological identification of interneurons and motoneurons in the abducens nucleus. *Brain Res* 91: 292-298, 1975.
- 8) Thomas RC, Wilson VJ: Precise localization of Renshaw cells with a new marking technique. *Nature* 206: 211-213, 1965.
- 9) 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.
- 10) Sasaki S, Shimazu H: Reticulovestibular organization participating in generation of horizontal fast eye movement. *Ann NY Acad Sci* 374: 130-143, 1981.
- 11) 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.
- 12) Highstein SM, Baker R: Excitatory termination of abducens internuclear neurons on medial rectus motoneurons: Relationship to syndrome of internuclear ophthalmoplegia. *J Neurophysiol* 41: 1647-1661, 1978.
- 13) Highstein SM, Maekawa K, Steinaker A, et al: Synaptic input from the pontine reticular nuclei to abducens motoneurons and internuclear neurons in the cat. *Brain Res* 112: 162-167, 1976.
- 14) Grantyn R: Gaze control through superior colliculus: Structure and function, in Büttner E (ed): *Neuroanatomy of the Oculomotor System*, Reviews of Oculomotor Research, Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier, 2, 273-313, 1988.
- 15) Grantyn A, Grantyn R: Axonal patterns and sites of termination of cat superior colliculus neurons projection in the tecto-bulbo-spinal tract. *Exp Brain Res* 46: 243-256, 1982.
- 16) Edward SB, Henkel CK: Superior colliculus connection with the extraocular motor nuclei in the cat. *J Comp Neurol* 179: 451-467, 1978.
- 17) Grantyn A, Grantyn R, Gaunitz U, et al: Sources of direct excitatory and inhibitory inputs from medial rhombencephalic tegmentum to lateral and medial rectus motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* 39: 49-61, 1980.
- 18) Grantyn A, Bethoz A: The role of the tectoreticulo-spinal system in the control of head movement, in Peterson BW, Richmond FJ (eds): *Control of Head Movement*, New York, Oxford, Oxford University Press, 224-244, 1988.
- 19) Syka J, Radil-Weiss T: Electrical stimulation

- of the tectum in freely moving cats. *Brain Res* 28: 567—572, 1971.
- 20) **Roucoux A, Crommelinck M**: Eye movements evoked by superior colliculus stimulation in the alert cat. *Brain Res* 106: 349—363, 1976.
- 21) **Roucoux A, Guitton D, Crommelinck M**: Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. *Exp Brain Res* 39: 75—85, 1980.
- 22) **Crommelinck M, Guitton D, Roucoux A**: Retinotopic versus spatial coding of saccades: Clues obtained by stimulating deep layers of cat's superior colliculus. Control of gaze by brain stem neurons, in Baker R, Berthoz A (eds): *Developments in Neuroscience*, North-Holland, Biomedical Press, Elsevier, 1, 425—435, 1977.
- 23) **Guitton D, Crommelinck M, Roucoux A**: Stimulation of the superior colliculus in the alert cat. I. Eye movements and neck EMG activity evoked when the head is restrained. *Exp Brain Res* 39: 63—73, 1980.
- 24) **Harris LR**: The superior colliculus and movements of the head and eyes in cats. *J Physiol* 300: 367—391, 1980.
- 25) **Guitton D, Mandl G**: Frontal 'oculomotor' area in alert cat. I. Eye movements and neck activity evoked by stimulation. *Brain Res* 149: 295—312, 1978.
- 26) **Guitton D, Mand G**: Frontal 'oculomotor' areas in alert cat. II. Unit discharges associated with eye movements and neck muscle activity. *Brain Res* 149: 313—327, 1978.
- 27) **Hasler R**: Extrapyramidal motor areas of cat's frontal lobe; their function and architectonic differentiation. *Int J Neurol* 5: 301—316, 1966.
- 28) **Sprague JM Jr, Meikle TH**: The role of the superior colliculus in visually guided behavior. *Exp Neurol* 11: 115—146, 1965.
- 29) **Grantyn A, Ong-Meang Jacques V, Bethoz 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—377, 1987.
- 30) **Grantyn A, Bethoz A**: Reticulo-spinal neurons participating in the control of synergic eye and head movements during orienting in the cat. I. Behavior properties. *Exp Brain Res* 66: 339—354, 1987.