

総 説

半規管と耳石器の収束と統御

Role of the canal and otolith inputs on single vestibular neurons

内野善生 今川美登里

Yoshio UCHINO and Midori IMAGAWA

東京医科大学生理学第二講座

Second Department of Physiology, Tokyo medical University

はじめに

前庭迷路の各受容器は、頭部の動きを感知し各種の前庭反射を引き起こす。前庭迷路の受容器は半規管と耳石器に分かれるが、半規管は頭の回転加速度に、耳石器は直線加速度並びに傾きに応答する。半規管のうち前垂直半規管からの求心性インパルスは、face downの頭部の傾きで放電頻度が増え、face upの動きで放電頻度が減少する。一方、後垂直半規管はface downで放電頻度が減少し、face upの動きで放電頻度が増加する。左の外側（水平）半規管からのインパルスは頭部を左へ回転すると増加し、右へ回転すると減少する³⁷⁾。耳石器は卵形囊斑と球形囊斑に分かれ、卵形囊斑は主に水平直線加速度と頭の傾きに、球形囊斑は垂直直線加速度に応答する。前庭受容器から引き起こされる代表的反射は前庭動眼反射と前庭頸反射である。前庭動眼反射は頭の回転と逆相に眼球を回転させ、網膜上の映像を固定することに必須である。前庭頸反射は引き起こされる頭の回転を止め、頭の位置をなるべく一定に保とうという反射で、これも網膜上の視覚情報の固定に欠かせない³⁷⁾。この前庭動眼並びに前庭頸反射に関与する前庭神経核ニューロンのうち、興奮性ニューロンの多くは動眼神経核運動ニューロンと頸筋運動ニューロンに直接シナプス結合していることが明らかとなっている^{9-11,28)}。

I. 自然刺激による半規管並びに耳石器からの単一前庭神経核ニューロンへの収束

1. 半規管同士の収束

ネコの体全体を正弦波状に0.5 Hzで自然刺激し、水平半規管と垂直半規管の単一前庭神経核ニューロンへの収束に関し、前庭脊髄ニューロンを内側前庭脊髄路と外側前庭脊髄路を下行する2群に分けて調べている¹²⁾。除脳並びに覚醒ネコを用いているが結果に違いは無い。内側前庭脊髄路を下行する66% (88/134)の前庭脊髄ニューロンが左右同一平面上の半規管ペアに応答した。内訳は13個が水平半規管系、27個が前半規管系、44個が後半規管系で残り4個が対側水平半規管系前庭脊髄ニューロンであった。平面の異なる半規管同志の収束の考えられる前庭脊髄ニューロンは、残りの34% (46/134)であった。このうち38ニューロンは水平半規管系と垂直半規管系の収束であった。外側前庭脊髄路を下行する前庭脊髄ニューロンは18ニューロンと少なかったが、収束のあった外側前庭脊髄路ニューロンは67% (12/18)に達し、内側前庭脊髄路を下行する群と明らかな違いがあった。内側前庭脊髄路と外側前庭脊髄路を下行する2群で機能の違いが推測され、内側前庭脊髄路を下行する前庭脊髄ニューロンが主に前庭頸反射に、外側前庭脊髄路を下行する前庭脊髄ニューロンが上肢の運動に関与するのではないかと考察している¹²⁾。

2003年1月15日受付, 2003年1月20日受理

キーワード: 半規管・耳石器・前庭神経・収束

(別刷請求先: 〒160-8402 東京都新宿区新宿6-1-1 東京医科大学生理学第二講座 内野善生)

2. 半規管と耳石器の収束

半規管と耳石器は単一前庭神経核ニューロンに収束している⁴⁾。Peterson⁵⁾のグループは半規管と耳石器の収束について、除脳並びに覚醒ネコの体全体を正弦波状に0.5 Hzを用い3平面で半規管を刺激し、傾け静止する方法で耳石器を刺激している。最大の応答を示す半規管の作用面と、傾きの最大応答を示す面と必ずしも一致しない¹⁷⁾。回転面と静止面の最大応答の違いは大きく0度から150度にまで広がり、45度以内におさまる前庭脊髄ニューロンは44% (14/32)にとどまる。このことは前庭脊髄ニューロンの標的が、頸筋の運動ニューロンであったり、上肢の運動ニューロンのうち、伸筋であったり屈筋であったり、かつ回旋筋であったりすることを考えあわせると、しごく当然と考えられる³⁷⁾。

日常の我々の運動は回転運動並びに直線運動が組み合わされた運動である。半規管入力と耳石器入力の収束については、自然刺激下に前庭2次或いは前庭高次ニューロンが最大に応答するベクトルを求める実験の結果から、複数の半規管^{2,4,6)}、半規管と耳石器入力^{1,14,27,40)}が収束している。

II. 前庭神経各分枝の選択的微小電流刺激による半規管および耳石器神経からの単一前庭神経核ニューロンへの収束

1. 軸索投射による前庭神経核ニューロンの分類

前庭迷路受容器の選択的電気刺激による方法でも、耳石器入力と半規管入力¹⁾が単一前庭神経核ニューロンに収束している事実の一部が明らかになっている。しかしどのような軸索投射様式を持ちどの機能に与する前庭神経核ニューロンに収束が見られるかは不明である³⁶⁾。そこでまず我々は、逆行性刺激法により前庭神経核ニューロン軸索投射様式を明らかにしたのち、異なる受容器からの収束を調べることにした。すなわち前庭神経核ニューロンのうち、1) 動眼・滑車神経核への上行枝を持ち、脊髄へ下行枝を持たない前庭-動眼 (Vestibulo-Ocular) ニューロン、2) 脊髄へ下行枝を持ち動眼・滑車神経核に軸索投射しない前庭-脊髄 (Vestibulo-Spinal) ニューロン、3) 上行並びに下行枝を持ち動眼・滑車神経核並びに脊髄に軸索投射する前庭-動眼-脊髄 (Vestibulo-Oculo-Spinal) ニューロン、4) 動眼・滑車神経核並びに脊髄から逆行性応答の無い (Vestibular) ニューロンの4群に分類した。

2. 選択的微小電流刺激の問題点

実験は74匹の成猫を用い、生理学領域における動物実験に関する基本的指針に基づいて行った。後半規管神経と球形囊神経、後半規管神経と卵形囊神経、水平半規管神経と球形囊神経、水平半規管神経と卵形囊神経、球形囊神経と卵形囊神経、前半規管神経と球形囊神経、前半規管神経と卵形囊神経、後半規管神経と前半規管神経、後半規管神経と水平半規管神経の9組に分け実験を行なった。このような収束のパターンを明らかにする実験において最大の問題は、各受容器神経の選択的刺激において起こり得る電流滑走の排除である。刺激強度は電流滑走をおこすより弱い刺激強度を用いたが^{29,34,36)}、電流滑走を起こしていない証拠となる、衝突実験の一例を図1Aに示す⁴¹⁾。A, B, Cとも前庭-脊髄ニューロンであるが、Aのニューロンは後半規管神経と卵形囊神経からの入力は同じ興奮性である。このことは一見電流滑走を想起させるが、衝突実験を行ったところ両電位は算術和となった (図1A summation)。このことは電流滑走ではなく後半規管と卵形囊両神経から興奮性入力があることを示している。このAニューロンに発生した興奮性シナプス電位の潜時は後半規管と卵形囊両神経とも1.1 msecで (図1D)、単シナプス性に結合している。BとCニューロンは後半規管神経と卵形囊神経からの入力様式が異なり、電流滑走によるのではないことが明らかである。多くの研究から前庭一次求心性線維が単シナプス結合している前庭2次ニューロンの興奮性シナプス電位の潜時は1.4 msec以下、前庭3次ニューロンは1.5 msec以上とされ、図1Dではその境を点線で示してある^{13,16,18,20-22,24,29,35,41)}。

3. 異なる受容器神経から単一前庭神経核ニューロンへの収束

調べた1,228個の前庭神経核ニューロンのうち収束しているニューロンのパーセントは後半規管神経と球形囊神経が33%、後半規管神経と卵形囊神経が同じく33%、水平半規管神経と球形囊神経が17%、水平半規管神経と卵形囊神経が15%、球形囊神経と卵形囊神経が36%、前半規管神経と球形囊神経が43%、前半規管神経と卵形囊神経が40%、前半規管神経と後半規管神経が18%、水平半規管神経と後半規管神経が24%であった (図2)^{16,22,23,35,41-43)}。この図からもわかるように、水平半規管と耳石器の収束は垂直半規管と耳石器の収束より少ない傾向にある³⁷⁾。

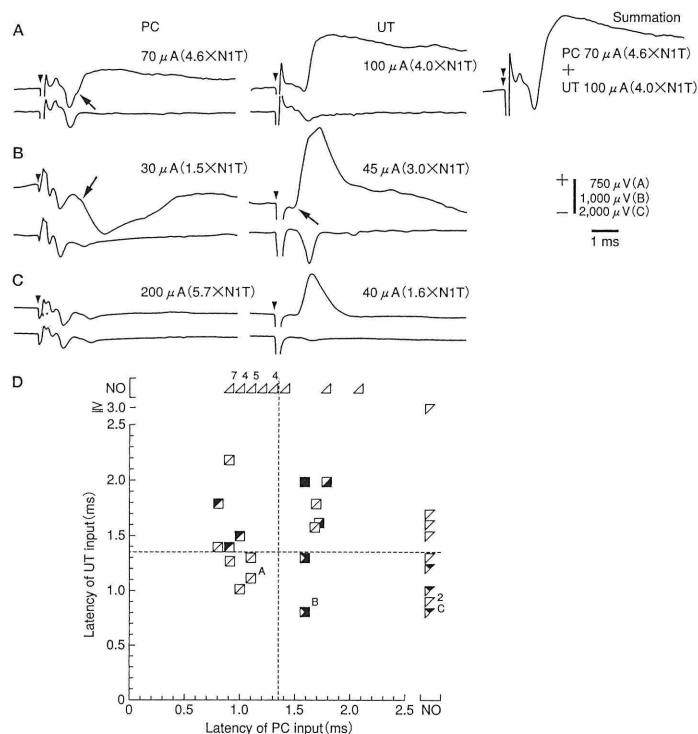


図1 前庭-脊髄ニューロンへの後半器管 (PC) 神経と卵形囊神経 (UT) からの入力様式
 左の列にそれぞれのニューロンへの後半器管神経刺激効果が、中央列に卵形囊神経刺激効果が示され、右は両神経同時刺激の効果が示されている。A ニューロンは同時刺激でそれぞれの刺激効果が算術和になっており、電流滑走で両神経から興奮性シナプス電位が発生したのではない。それぞれ上段が細胞内記録で下段が細胞外記録である。斜め矢印はシナプス電位の発生時点を表している。B 前庭-脊髄ニューロンには相反性刺激効果が特徴的である。C ニューロンは卵形囊神経からのみ興奮性につづく抑制効果があることを示している。D は両神経からの入力様式とシナプス電位の潜伏時を表している。白三角は興奮性シナプス電位を、黒三角は抑制性シナプス電位を表し、白三角半分と小さい黒三角の組み合わせは、興奮性に引き続く抑制性シナプス電位の存在を示している。両神経から興奮性収束のある A ニューロンは D 図上で四角となり D 図の中で右肩に A と記載されている。D 図の点線は単シナプス入力と 2 シナプス性入力の境界を示している (Zakir et al. 2000)。

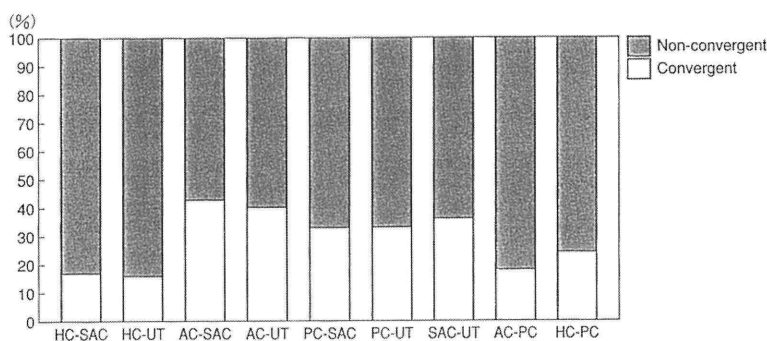


図2 異なる受容器神経から単一前庭神経核ニューロンへの収束と非収束の割合
 縦軸がパーセントで横軸が調べた受容器神経のペア
 HC-SAC: 水平半規管神経と球形囊神経、HC-UT: 水平半規管神経と卵形囊神経、AC-SAC: 前半規管神経と球形囊神経、AC-UT: 前半規管神経と卵形囊神経、PC-SAC: 後半規管神経と球形囊神経、PC-UT: 後半規管神経と卵形囊神経、SAC-UT: 球形囊神経と卵形囊神経、AC-PC: 前半規管神経と後半規管神経、HC-PC: 水平半規管神経と後半規管神経、Non-convergent: 非収束ニューロン、Convergent: 収束ニューロン (Uchino et al. 2000; Sato et al. 2000; Zakir et al. 2000; Kushiro et al. 2000; Zhang et al. 2001; Sato et al. 2002; Zhang et al. 2002 の結果を元に作成)

4. 前庭-脊髄ニューロンへの収束

ここで取り上げる前庭-脊髄ニューロンの大部分は頭頸部運動に関与する前庭頸ニューロンと考えてよい。なぜならば半規管入力を受ける前庭神経核ニュー

ロンの大部分は頸髄に軸索投射し³⁹⁾、最近の我々の研究によれば耳石器入力を受ける前庭-脊髄ニューロンの大部分も頸髄に軸索投射し、腰、仙髄にまで軸索投射する前庭-脊髄ニューロンは、高々20%である^{20,21)}。

表1に示すように、491個の前庭-脊髄ニューロンについて収束、非収束を調べてみると、垂直半規管と耳石器及び耳石器同士の前庭-脊髄ニューロンへの収束は、30%近いかそれ以上であることが解る^{22,41,42}。それに比較し水平半規管と耳石器の収束は、水平半規管神経と球形囊神経が17%で、水平半規管神経と卵形囊神経が24%とやや少ない傾向にある⁴³。後半規管神経と球形囊神経両神経から単シナプス性興奮結合のあった前庭-脊髄ニューロンは13/26(50%)、後半規管神経と卵形囊神経両神経では4/16(25%)、水平半規管神経と球形囊神経では数は少ないが5/9(56%)、水平半規管神経と卵形囊神経が3/8(38%)、球形囊神経と卵形囊神経が11/23(48%)、前半規管神経と球形囊神経が20/27(74%)、前半規管神経と卵形囊神経が16/28(57%)、前半規管神経と後半規管神経が5/11(45%)、水平半規管神経と後半規管神経が8/19(42%)であった^{16,22,23,41-43}。後述する前庭-動眼、前庭-動眼-脊髄ニューロンと比較し収束するニューロンが多いことを考えると、半規管と耳石器両神経からの情報が同一の前庭-脊髄ニューロンを中継し首の運動調節に関与していると考えられる。収束、非収束を問わず、ここで掲げた前庭-脊髄ニューロンの多くは外側核、次に下核、ついで内側核に存在し上核には存在しなかった。下行路に関しては、収束、非収束を問わずまとめて見ると、どのペアの実験を問わず、半数以上が同側外側前庭脊髄路を下行し、特に耳石器両神経からの収束のあるニューロンに関しては83%に及んだ^{16,22,23,41-43}。残りの前庭-脊髄ニューロンは内側前庭

脊髄路を下行した³⁷。

5. 前庭-動眼ニューロンへの収束

我々のシリーズの実験で動眼・滑車神経核へ軸索を伸ばし脊髄へは軸索を派生しない前庭-動眼ニューロンは、記録したうちわずか6%(73/1228)にすぎず、予想に反して少なく、この前庭-動眼ニューロンは比較的上核に多く、他の亜核にも存在した^{16,22,23,41-43}。異なる受容器入力が単シナプス性興奮性結合している前庭-動眼ニューロンは水平半規管神経と卵形囊神経の間で2個見つかったのみで、前庭-動眼ニューロンへの異なる受容器からの収束は殆ど存在しない^{16,22,23,41-43}。

前庭-動眼ニューロンの入力様式の特徴は、必ず半規管入力があり、球形囊或いは卵形囊のみの入力が殆ど無いことである。これらの結果は我々の先行実験結果を非常に良く説明している。耳石器系前庭動眼反射弓では前庭2次ニューロンが直接外眼筋運動ニューロンにシナプス結合するという証拠に乏しい^{8,19,29,34}。眼球運動が非常に微細な運動調節を必要としていることを考えると、我々が明らかにした前庭-動眼ニューロンには収束ニューロンが少ないという結果は合目的的といえる^{16,22,23,35,41-43}。1980年代後半から1990年代前半にかけての我々の実験では^{32,33}、動眼神経核刺激に逆行性に応答することで前庭-動眼ニューロンと定義した。この時期の実験での前庭-動眼ニューロンの中に前庭-動眼-脊髄ニューロンが含まれている可能性が大である。なぜならば当時は脊髄を刺激していなかったからである。

表1 異なる受容器神経から単一前庭-脊髄ニューロンへの収束と非収束のニューロン数と割合

	Total	Conv.		Canal		Otolith
		PC	AC	HC	SAC	UT
PC-SAC	61	26 (43)	16 (26)			19 (31)
PC-UT	50	16 (32)	24 (48)			10 (20)
HC-SAC	52	9 (17)			19 (37)	24 (46)
HC-UT	34	8 (24)			10 (29)	16 (47)
AC-SAC	49	27 (53)		3 (6)		19 (39)
AC-UT	53	28 (52)		9 (17)		16 (30)
SAC-UT	79	23 (29)				44 (56)
AC-PC	53	11 (21)	29 (55)	13 (25)		
HC-PC	60	19 (32)	23 (38)		18 (30)	
Total	491	167 (34)				

HC: 水平半規管神経、UT: 卵形囊神経、AC: 前半規管神経、SAC: 球形囊神経、PC: 後半規管神経、Conv.: 収束、Canal: 半規管、Otolith: 耳石器、カッコ内はパーセント (Uchino et al. 2000; Sato et al. 2000; Zakir et al. 2000; Kushiro et al. 2000; Zhang et al. 2001; Sato et al. 2002; Zhang et al. 2002の結果を元に作成)

表2 頸部伸筋、屈筋並びに回旋筋運動ニューロンへの、半規管並びに耳石器からのシナプス結合様式

	Ipsilateral				Contralateral			
	PC	HC	SAC	UT	PC	HC	SAC	UT
EXT	2IP M	2IP M	2EP L	2EP ?	2/3IP M	2EP M	2/3EP M	3IP ?
FLX	2EP M	? ?	2/3IP M	2EP L	2EP M	2EP M	3IP M	3IP L
ROT	2IP M	2IP ?	2IP M	2IP M	2EP M	2EP ?	NO	2EP M

Ipsilateral：同側

Contralateral：反対側

EXT：extensor 伸筋群、ここでは主に錯綜並びに頸二腹筋

FLX：flexor 屈筋、ここでは頭長筋

ROT：rotator ここでは胸鎖乳突筋

PC：後半規管神経

HC：水平半規管神経

SAC：球形囊神経

UT：卵形囊神経

EP：excitatory postsynaptic potential 興奮性シナプス後電位

IP：inhibitory postsynaptic potential 抑制性シナプス後電位

L：lateral vestibulospinal tract 外側前庭脊髓路

M：medial vestibulospinal tract 内側前庭脊髓路

2：2シナプス性

2/3：2または3シナプス性

NO：no response 刺激効果無し

?：not tested 実験がまだ行なわれておらず不明

(この表は Wilson and Maeda 1974；Uchino et al. 1990, 1997b；Bolton et al. 1992；Ikegami et al. 1994；Shinoda et al. 1994；Sugiuchi et al. Kushihiro et al. 1999；Fukushima et al. 1979 を基に作成)

6. 前庭-動眼-脊髄ニューロンへの収束

我々のシリーズでは 141/1228 (11%) が動眼・滑車神経核と脊髄へ軸索を派生する前庭-動眼-脊髄ニューロンであった^{16,22,23,41-43}。それぞれのペアの収束・非収束のパーセントは前述した前庭-脊髄ニューロンのそれとほぼ同様であった。また前庭-動眼-脊髄ニューロンの存在部位は収束・非収束を問わず下核に多く、外側核と内側核はほぼ同じであった^{16,22,23,41-43}。前庭-動眼-脊髄ニューロンの下行路は特徴があり、殆どすべて内側前庭脊髓路を下行する^{16,22,23,41-43}。

7. 前庭ニューロンへの収束

前庭ニューロンの定義は前述したが、おそらく小脳、対側の前庭神経核あるいは網様体に投射しているニューロン群と考えられる。前庭ニューロンに対する収束・非収束の性質、ニューロンの存在部位は前庭-脊髄ニューロンのそれと良く一致する^{16,22,23,41-43}。

8. 収束ニューロンの機能

それぞれの半規管神経^{4,9,25,26,30,32,33,38}、並びに両耳石器神経^{15,43}の選択的微小電流刺激により、前庭頸反射弓の全貌が一部の下行路を除き明らかとなっている(表2)。同側の胸鎖乳突筋運動ニューロンは、調べたす

べての前庭神経枝から2シナプス性抑制性電位が記録され、この下行路は内側前庭脊髓路であった¹⁵。このことは後半規管神経と両耳石器神経から収束のある抑制性前庭-脊髄ニューロンにより胸鎖乳突筋運動ニューロン2シナプス性抑制性電位が惹起されている可能性が高い。同様なことは水平半規管と球形囊神経と対側頸部伸筋運動ニューロンの間、後半規管神経と卵形囊神経と対側胸鎖乳突筋運動ニューロンとの間でもいえる^{16,22,23,41-43}(表2)。ここで述べた機能は、各受容器から単シナプス性興奮性入力のあったニューロン機能を述べたに過ぎない。多シナプス性或いは相反性収束のあったニューロン機能に関してもそれぞれ重要な機能があると考えられるが、その本質は今後の研究の結果を待たねば成らない。

謝 辞

本研究は(財)日本宇宙フォーラムが推進している「宇宙環境利用に関する地上研究公募」プロジェクトの一環として行ったものである。また本研究は文部科学省の科学研究費の助成を受けた。

文 献

- 1) Angelaki DE, Bush GA, Perachio AA: Two-dimensional spatiotemporal coding of linear acceleration in vestibular nuclei neurons. *J Neurosci* **13**: 1403-1417, 1993
- 2) Baker J, Goldberg J, Hermann G, Peterson B: Spatial and temporal response properties of secondary neurons that receive convergent input in vestibular nuclei of alert cats. *Brain Res* **294**: 138-143, 1984
- 3) Bolton PS, Endo K, Goto T, Imagawa M, Sasaki M, Uchino Y, Wilson VJ: Connections between utricular nerve and dorsal neck motoneurons of the decerebrate cat. *J Neurophysiol* **67**: 1695-1697, 1992
- 4) Fukushima K, Perlmutter SI, Baker JF, Peterson BW: Spatial properties of second-order vestibulo-ocular relay neurons in the alert cat. *Exp Brain Res* **81**: 462-478, 1990
- 5) Fukushima K, Peterson B, Wilson VJ: Vestibulospinal, reticulospinal and interstitiospinal pathways in the cat. *Prog Brain Res* **50**: 121-136, 1979
- 6) Graf W, Baker J, Peterson BW: Sensorimotor transformation in the cat's vestibuloocular reflex system. I. Neuronal signals coding spatial coordination of compensatory eye movements. *J Neurophysiol* **70**: 2425-2441, 1993
- 7) Ikegami H, Sasaki M, Uchino Y: Connections between utricular nerve and neck flexor motoneurons of decerebrate cats. *Exp Brain Res* **98**: 373-378, 1994
- 8) Isu N, Graf W, Sato H, Kushiro K, Zakir M, Imagawa M, Uchino Y: Sacculo-ocular reflex connectivity in cats. *Exp Brain Res* **131**: 262-268, 2000
- 9) Isu N, Uchino Y, Nakashima H, Satoh S, Ichikawa T, Watanabe S: Axonal trajectories of posterior canal-activated secondary vestibular neurons and their coactivation of extraocular and neck flexor motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* **70**: 181-191, 1988
- 10) Isu N, Yokota J: Morphological study on the divergent projection of axon collaterals of medial vestibular nucleus neurons in the cat. *Exp Brain Res* **53**: 151-162, 1983
- 11) Iwamoto Y, Kitama T, Yoshida K: Vertical eye movement-related secondary vestibular neurons ascending in medial longitudinal fasciculus in cat. I. Firing properties and projection pathways *J Neurophysiol* **63**: 902-917, 1990
- 12) Iwamoto Y, Perlmutter SI, Baker JF, Peterson BW: Spatial coordination by descending vestibular signals 2. Response properties of medial and lateral vestibulospinal tract neurons in alert and decerebrate cats. *Exp Brain Res* **108**: 85-100, 1996
- 13) Kasahara M, Uchino Y: lateral semicircular canal inputs to neurons in cat vestibular nuclei. *Exp Brain Res* **20**: 285-296, 1974
- 14) Kasper J, Schor RH, Wilson VJ: Response of vestibular neurons to head rotations in vertical planes. I. Response to vestibular stimulation. *J Neurophysiol* **60**: 1753-1764, 1988
- 15) Kushiro K, Zakir M, Ogawa Y, Sato H, Uchino Y: Saccular and utricular inputs to sternocleidomastoid motoneurons of decerebrate cats. *Exp Brain Res* **126**: 410-416, 1999
- 16) Kushiro K, Zakir M, Sato H, Ono S, Ogawa Y, Meng H, Zhang X, Uchino Y: Saccular and utricular inputs to single vestibular neurons in cats. *Exp Brain Res* **131**: 406-415, 2000
- 17) Perlmutter SI, Iwamoto Y, Baker JF, Peterson BW: Spatial alignment of rotational and static tilt responses of vestibulospinal neurons in the cat. *J Neurophysiol* **82**: 855-862, 1999
- 18) Precht W, Shimazu H: Functional connections of tonic and kinetic vestibular neurons with primary vestibular afferents. *J Neurophysiol* **28**: 1014-1028, 1965
- 19) Sasaki M, Hiranuma K, Isu N, Uchino Y. Is there a three neuron arc in the cat utriculo-trochlear pathway? *Exp Brain Res* **86**: 421-425, 1991
- 20) Sato H, Endo K, Ikegami H, Imagawa M, Sasaki M, Uchino Y: Properties of utricular nerve-activated vestibulospinal neurons in cats. *Exp Brain Res* **112**: 197-202, 1996
- 21) Sato H, Imagawa M, Isu N, Uchino Y: Properties of saccular nerve-activated vestibulospinal neurons in cats. *Exp Brain Res* **116**: 381-388, 1997
- 22) Sato H, Imagawa M, Kushiro K, Zakir M, Uchino Y: Convergence of posterior semicircular canal and saccular inputs in single vestibular nuclei neurons in cats. *Exp Brain Res* **131**: 253-261, 2000
- 23) Sato H, Imagawa M, Meng H, Zhang X, Bai R, Uchino Y: Convergence of ipsilateral semicircular canal inputs onto single vestibular nucleus neurons in cats. *Exp Brain Res* **145**: 351-364, 2002
- 24) Shimazu H, Precht W: Inhibition of central vestibular neurons from the contralateral labyrinth and its mediating pathway. *J Neurophysiol* **29**: 467-492, 1966
- 25) Shinoda Y, Sugiuchi Y, Futami T, Ando N, Kawasaki T: Inputs patterns and pathways from the six semicircular canals to motoneurons of neck muscles: I. The multifidus muscle group. *J Neurophysiol* **72**: 2691-2702, 1994
- 26) Sugiuchi Y, Izawa Y, Shinoda Y: Trisynaptic inhibition from the contralateral vertical semicircular canal nerves to neck motoneurons mediated by spinal commissural neurons. *J Neurophysiol* **73**: 1973-1987, 1995

- 27) Telfor L, Seidman SH, Paige GD: Canal-otolith interactions in the squirrel monkey vestibulo-ocular reflex and the influence of fixation distance. *Exp Brain Res* **118**: 115-125, 1998
- 28) Uchino Y, Hirai H: Axon collaterals of anterior semicircular canal-activated vestibular neurons and their coactivation of extraocular and neck motoneurons in the cat. *Neurosci Res* **1**: 309-325, 1984
- 29) Uchino Y, Ikegami H, Sasaki M, Endo K, Imagawa M, Isu N: Monosynaptic and disynaptic connections in the utriculo-ocular reflex arc of the cat. *J Neurophysiol* **71**: 950-958, 1994
- 30) Uchino Y, Isu N, Ichikawa T, Satoh S, Watanabe S: Properties and localization of the anterior semicircular canal-activated vestibulocollic neurons in the cat. *Exp Brain Res* **71**: 345-352, 1988
- 31) Uchino Y, Isu N, Sakuma A, Ichikawa T, Hirayama K: Axonal trajectories of inhibitory vestibulocollic neurons activated by the anterior semicircular canal nerve and their synaptic effects on neck motoneurons in the cat. *Exp Brain Res* **82**: 14-24, 1990
- 32) Uchino Y, Isu N: Properties of inhibitory vestibulo-ocular and vestibulocollic neurons in the cat. In: Shimazu H, Shinoda Y (eds.), *Vestibular and brain stem control of eye, head and body movements*. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1992a. pp. 31-43.
- 33) Uchino Y, Isu N: Properties of vestibulo-ocular and/or vestibulocollic neurons in the cat. In: Berthoz A, Graf W, Vidal PP (eds.), *The head-neck sensory motor system*. New York: Oxford University Press, 1992b. pp. 266-272.
- 34) Uchino Y, Sasaki M, Sato H, Imagawa M, Suwa H, Isu N: Utriculoocular reflex arc of the cat. *J Neurophysiol* **76**: 1896-1903, 1996
- 35) Uchino Y, Sato H, Kushiro K, Zakir MM, Isu N: Canal and otolith inputs to single vestibular neurons in cats. *Arch. Ital Biol* **138**: 3-13, 2000
- 36) Uchino Y, Sato H, Suwa H: Excitatory and inhibitory inputs from saccular afferents to single vestibular neurons in the cat. *J Neurophysiol* **78**: 2186-2192, 1997
- 37) 内野善生: めまいと平衡調節、金原出版 (東京) 2002, pp 1-167
- 38) Wilson VJ, Maeda M: Connections between semicircular canals and neck motoneurons in the cat. *J Neurophysiol* **37**: 364-357, 1974
- 39) Wilson VJ, Melvill Jones G: *Mammalian vestibular Physiology*. New York: Plenum Press, 1979. 365 p.
- 40) Wilson VJ, Yamagata Y, Yates BJ, Schor RH, Nonaka S: Response of vestibular neurons to head rotations in vertical planes. III. Response of vestibulocollic neurons to vestibular and neck stimulation. *J. Neurophysiol* **64**: 1695-1703, 1990
- 41) Zakir M, Kushiro K, Ogawa Y, Sato H, Uchino Y: Convergence patterns of the posterior semicircular canal and utricular inputs in single vestibular neurons in cats. *Exp Brain Res* **132**: 139-148, 2000
- 42) Zhang X, Sasaki M, Sato H, Meng H, Bai R, Imagawa M, Uchino Y: Convergence of the anterior semicircular canal and otolith afferents on cat single vestibular neurons. *Exp Brain Res* **147**: 407-417, 2002
- 43) Zhang X, Zakir M, Meng H, Sato H, Uchino Y: Convergence of the horizontal semicircular canal and otolith afferents on cat single vestibular neurons. *Exp Brain Res* **140**: 1-11, 2001