

자율신경계의 구조와 기능

원광대학교 의과대학 생리학교실

박병림

Anatomy and Physiology of the Autonomic Nervous System

Byung Rim Park

Department of Physiology, Wonkwang University School of Medicine, Iksan, Korea

• Received Nov 14, 2017
 Revised Nov 22, 2017
 Accepted Nov 25, 2017

• Corresponding Author:
 Byung Rim Park
 Department of Physiology, Wonkwang
 University School of Medicine, 460
 Iksan-daero, Iksan 54538, Korea
 Tel: +82-63-850-6773
 Fax: +82-63-852-6108
 E-mail: byungp@wku.ac.kr

• Copyright © 2017 by
 The Korean Balance Society.
 All rights reserved.

• This is an open access article distributed under the terms
 of the Creative Commons Attribution Non-Commercial
 License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0>)
 which permits unrestricted non-commercial use, dis-
 tribution, and reproduction in any medium, provided the
 original work is properly cited.

The autonomic nervous system (ANS) integrates the function of the internal organs for the homeostasis against various external environmental changes. The efferent components of the ANS are regulated by sensory signals arising from the viscera as well as non-visceral organs. The central neural networks that integrate these sensory signals and modify visceral motor output are complex, and synaptic reflexes formed in the brainstem and spinal cord integrate behavioral responses and visceral responses through the central neural networks. A detailed understanding of the neural network presented above may explain the role of the vestibular system on the homeostasis more extensively.

Res Vestib Sci 2017;16(4):101-107

Keywords: Sympathetic nerve; Parasympathetic nerve; Solitary tract nucleus; Ventrolateral medulla; Intermediolateral nucleus; Vestibular nucleus

서론

생명체가 건전한 생명현상을 유지하기 위해서는 적합한 내적 및 외적 환경이 요구된다. 따라서 생명체가 적합하지 않은 생활환경에 노출되었을 경우 생체 내에 존재하는 조절기구가 작동하여 생활환경을 일정하게 유지한다. 19세기 초 프랑스 생리학자 Claude Bernard는 생체 내의 생활환경을 내적 환경(internal environment)이라는 개념으로 설명하였으며, 1929년 미국 Harvard대학의 Canon 교수가 항상성(homeostasis)이라는 용어를 사용하여 생체 내의 환경은 생체 내에 존재하는 조절기구에 의하여 항상 일정하게 유지된다고 설명하였다(maintenance of nearly constant conditions

in the internal environment) [1].

자율신경은 항상성을 이루게 하는 신경성 조절기구으로써 중요한 역할을 갖는다. 신경계는 골격근의 운동, 피부감각, 평형, 심부 및 특수감각 등에 관여하는 체성신경과 평활근, 심근 및 분비선 등에 분포된 자율신경으로 구성되며, 자율신경계(autonomic nervous system)라는 명칭은 20세기 Langley에 의하여 사용되었다. 자율신경계는 구조 및 기능 측면에서 체성신경계와 차이가 있으며, 또한 내적 환경을 일정하게 유지하기 위하여 생체 내의 모든 장기에 분포하기 때문에 각 장기에 대한 자율신경의 역할이 다양하다. 따라서 이 종설에서는 자율신경계의 일반적인 특성과 전정기능에 관여되는 부분을 집중적으로 기술하였다.

본 론

1. 자율신경계의 특성

자율신경계는 교감신경과 부교감신경으로 구성되고, 이들은 기능적으로 상호 길항작용을 갖는다. 교감신경은 스트레스를 받았을 때 생명체를 보호하는 “응급기능(emergency function)”에 관여하고 환경의 변화에 따른 항상성에 관여하기 때문에 이화신경계(catabolic nervous system)라 한다. 반대로 부교감신경은 식물성 기능과 밀접한 관계를 가져 기관을 보호하고 에너지의 유지와 회복에 관여하기 때문에 동화신경계(anabolic nervous system)라 한다. 내장 장기들은 일반적으로 교감신경과 부교감신경의 이중지배를 받고 있기 때문에 한편으로는 촉진되고 다른 한편으로는 억제되는 길항적 반응을 보인다. 구조적으로 자율신경은 체성신경과 동일하게 원심섬유와 구심섬유로 구성되어 있다. 원심섬유는 주행로상에 신경절(ganglion)이 있으며, 신경절은 중추에서 기시한 절전섬유(preganglionic fiber)가 절후섬유(postganglionic fiber)와 시냅스를 형성하는 부위이고, 절후섬유는 평활근과 신경근 접합부를 형성한다. 일반적으로 절전섬유는 유수섬유(myelinated fiber)이고 절후섬유는 무수섬유(unmyelinated fiber)이다.

1) 교감신경계

교감신경은 척수의 흉수와 요수 사이(T1-L2)에서 절전섬유가 기시하기 때문에 Langley의 해부학적 분류에 의하

여 흉요수분절(thoraco-lumbar division)이라 한다. 절전섬유는 척수 중간의측핵(intermediolateral nucleus, IML)의 신경세포에서 시작하여 척수전근을 따라 체성운동신경섬유들과 함께 척수를 나온 후 교감신경섬유들만 분리되어 백색교통가지(white communicating ramus)가 된 후 척수의 측방에 위치한 척추주위신경절(paravertebral ganglion)에서 절후신경섬유와 시냅스를 형성하고 여기서 나온 일부분의 새로운 뉴런은 회백색교통가지(gray communicating ramus)를 통해서 나와 다시 척수신경과 합하여 주행하고, 일부는 척추주위신경절을 통과하여 말초교감신경절에서 시냅스를 이루기도 한다. 척추주위신경절은 척수와 평행하게 상하로 연결되어 교감신경사슬(sympathetic chain)을 형성하며, 이곳 신경절에서 뉴런을 교체한 절후섬유는 직접 지배장기에 도달하기 때문에 교감신경계는 절후섬유가 절전섬유보다 길다[1].

교감신경의 지배영역은 T1에서 기시한 신경은 머리 부위, T2는 목 부위, T3-T5는 흉강 내 장기, T7-T11은 복강 내 장기, T12-L2는 다리 부분에 각각 분포한다. 따라서 교감신경의 절전섬유는 흉수와 요수 부위에서 시작하지만 교감신경사슬은 척수 전체에 펼쳐져 있기 때문에 절후섬유는 머리에서부터 발끝까지 전신의 모든 부위에 분포되어 우리 몸 전체를 지배한다. 교감신경계의 특수부위인 부신(adrenal gland)은 피질부위에서 스테로이드 호르몬을 분비하고, 수질부위는 교감신경에 의하여 자극받을 때 에피네프린을 분비한다. 부신수질세포는 배아신경능선(embryonic neural crest)에서 유도되어 축삭과 수상돌기가 없어진

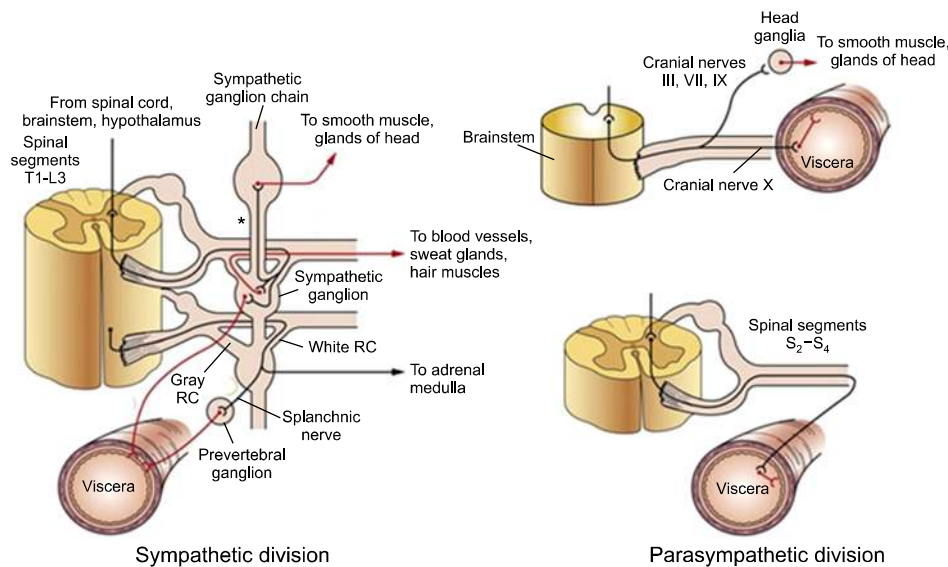


Fig. 1. Outflow of the sympathetic and parasympathetic nerves from the spinal cord (from Ganong's Medical Physiology). RC, ramus communicans.

변형된 절후신경세포로 교감신경 절전섬유의 직접적인 지배를 받으며, 85%의 에피네프린과 15%의 노르에피네프린을 분비한다. 체내 에피네프린의 80%는 부신수질, 그리고 20%는 중추신경계 뉴런에서 분비되며, 에피네프린은 교감신경 절후섬유 말단에서 분비되는 노르에피네프린처럼 아드레날린성 수용체에 작용한다(Fig. 1).

2) 부교감신경계

부교감신경은 뇌간(brain stem)과 천수(sacrum)에서 기시하기 때문에 Lagnley의 해부학적 분류에 의하여 뇌천수분절(cranio-sacral division)이라 한다. 부교감신경계는 시상하부의 시상상핵에서 기시하여 뇌하수체 후엽에 이르는 시상상핵-뇌하수체로(supraoptico-hypophyseal tract), 제 III, VII, IX, X 뇌신경과 골반신경(pelvic nerve)으로 대부분 지배장기 또는 인접 부위에 위치한 신경절에서 시냅스를 이룬 후 매우 짧은 절후섬유가 평활근이나 분비세포를 지배한다.

동안신경핵(oculomotor nucleus)에서 기시한 절전섬유는 동안신경을 따라 동공괄약근(pupillary sphincter muscle)이나 눈의 모양체근(ciliary muscle)에 분포한다. 타액핵(salivatory nucleus)에서 기시하는 절전섬유는 안면신경(facial nerve)과 설인신경(glossopharyngeal nerve)을 경유하여 침샘을 지배하고, 연수의 미주신경핵에서 기시하는 절전섬유는 미주신경을 경유하여 흉강과 복강에 분포하며 전체 부교감신경의 약 75%를 포함한다. 따라서 부교감신경에서 대부분의 절전섬유는 미주신경운동핵(dorsal motor nucleus of the vagus, DMV)과 의핵(nucleus ambiguus)에 위치하고, IX, X 뇌신경을 통하여 경부, 흉부, 복부에 위치한 목적장기를 지배한다. 그리고 S2-S4의 중간외측핵(IML)에서 기시하는 부교감신경은 골반 내 장기에 분포한다(Fig. 1) [1].

2. 자율신경계의 기능

자율신경계의 모든 절전섬유와 부교감신경의 절후섬유 말단에서는 아세틸콜린이 유리되고[2], 교감신경 절후섬유 말단에서는 노르에피네프린이 유리된다. 따라서 아세틸콜린을 유리하는 신경섬유를 콜린성 뉴런(cholinergic neuron), 노르에피네프린을 유리하는 신경섬유를 아드레날린성 뉴런(adrenergic neruon)이라 한다. 아드레날린성 뉴런에서 예외적으로 땀샘의 교감신경과 골격근의 혈관을 지배하는 약간의 교감신경섬유는 아세틸콜린을 유리한다. 그리고 자율신경계에서 비아드레날린성 비콜린성 전달에는 ade-

nosine triphosphate가 중요한 역할을 하며[3], 또한 신경펩타이드가 절전섬유와 절후섬유에서 작용하고[4], nitric oxide (NO)가 세포간 전달자로 작용한다[5].

자율신경계에서 신경전달물질이 작용하는 수용체에는 절전섬유 말단에서 유리되는 아세틸콜린이 작용하는 니코틴수용체(nicotinic receptor) [6], 콜린성 뉴런의 절후섬유 말단에서 유리되는 아세틸콜린이 작용하는 무스카린수용체(muscarinic receptor)가 존재한다. 또한 아드레날린성 뉴런에는 α 수용체에 $\alpha1$ 과 $\alpha2$, β 수용체에 $\beta1$ 과 $\beta2$ 수용체 아형이 존재한다.

아드레날린성 뉴런은 부위에 따라 흥분성 또는 억제성 효과를 모두 갖는다. α 아드레날린성 수용체는 혈관 평활근, 안구 홍채의 확장근, 소화기관 괄약근, 익모근, 방광 괄약근은 수축하지만 소화기관 평활근과 세기관지의 평활근은 이완시킨다. β 아드레날린성 수용체는 $\beta1$ 에 의하여 심근 수축력과 심박수를 증가시키고, $\beta2$ 에 의하여 혈관, 소화기관, 자궁, 세기관지 등의 평활근을 이완시킨다[7-9]. 콜린성 뉴런은 체성운동뉴런과 자율신경 절전뉴런에서는 항상 흥분성이고, 자율신경 절후뉴런에서는 보통 흥분성이지만 어떤 경우는 억제성이다. 즉, 세기관지, 위장관의 평활근은 수축시키지만 심박동수는 감소시킨다(Fig. 2).

3. 자율신경계의 중추

자율신경계는 주로 뇌간과 시상하부에 의하여 조절된다. 뇌간에는 심혈관중추, 호흡중추, 연하작용, 기침, 구토,

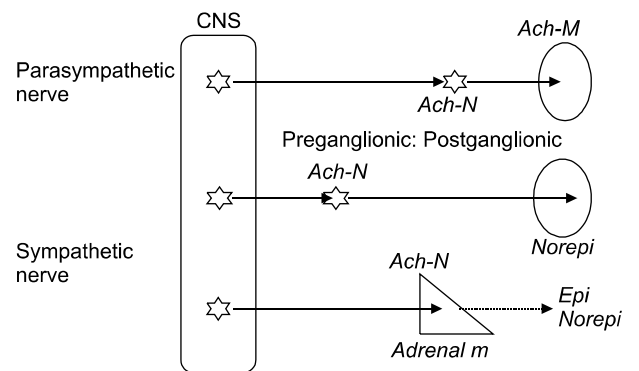


Fig. 2. Receptors in the autonomic nervous system. CNS, central nervous system; Preganglionic fiber, postganglionic fiber; Ach-M, acetylcholine muscarinic receptor, Ach-N, acetylcholine nicotinic receptor; Epi, epinephrine; Norepi, norepinephrine; Adrenal m, adrenal medulla.

배뇨 등에 관여하는 중추가 존재하고, 시상하부에는 체온, 음식물 섭취, 성행동 등을 조절하는 중추가 존재한다.

1) 자율신경의 원심성 출력을 조절하는 구심성신호

자율신경의 출력은 척수와 뇌신경의 구심섬유에 의하여 조절된다. 척수 구심섬유는 내장기관으로부터의 신호를 해부학적으로 일치하는 척수 층(lamina)에 전달한다. 고속핵(solitary tract nucleus, NTS)은 제VII, IX, X 뇌신경의 일차 내장구심신호의 종착지이며, 체성감각 입력신호와 내장감각 입력신호가 상호 작용하는 곳이다[10]. 즉, 고속핵은 내장감각과 유해감각을 처리하는 척수층과 척수-삼차신경핵(spinal-trigeminal nucleus), 그리고 전정신경핵으로부터 입력신호를 받으며[11] 이러한 신경로들은 고속핵에서 체성-내장감각신호의 통합에 관여한다. 고속핵은 내장신호 입력과 감각신호 입력에 추가하여 시상하부, 편도체(amygdala), 뇌섬엽(insular cortex)을 포함한 다양한 뇌영역으로부터 구심신호를 받는다. 이처럼 고속핵은 감각중개신경핵이라기 보다는 다양하고 기능적으로 세분된 입력신호를 통합하는 장소이다.

2) 중추자율신경로

고속핵으로 입력된 감각신호는 절전뉴런이 위치한 부위에서 연결되어 자율신경계 활동성에 영향을 미친다. 고속핵-척수신경로(solitariospinal pathway)는 미측 복측 고속핵(caudal-ventral NTS)에서 하행하여 상부 흉수 중간외측핵에서 교감신경 절전뉴런과 연결하기도 하고, 중간 경수와 흉수 전근에 위치한 횡격막 호흡운동뉴런(phrenic respiratory motor nuclei)으로 투사하며, 또한 순환호흡계의 신호를 통하여 내장반사구를 형성하여 호흡에 영향을 미친다. 척수연수신경로(solitario-bulbar fibers)는 문측복외측연수(rostral ventrolateral medulla, RVLM), pontine A5 cell group, caudal raphe nuclei, Kolliker-Fuse nucleus, 시상하부를 통하여 교감신경 중간외측핵을 지배한다.

최후영역(area postrema) 뉴런은 순환하는 혈액의 성분, 제IX, X뇌신경으로부터 직접 투사를 받는 뉴런, 그리고 고속핵으로부터 투사된 내장기능과 관련된 정보를 받은 후 2개의 주요 원심성 출력을 갖는다. 하나는 화학수용체, 압수용체, 그리고 위장관 구심섬유로부터 입력을 받는 고속핵의 아핵(subnuclei of the NTS)으로 출력하고, 다른 하나는 팔결핵(parabrachial nucleus)으로 출력한다. 팔결핵은 시상하부, 편도체, 뇌섬엽 등의 중추자율신경핵과 광범위한 연

결망을 이룬다. 따라서 최후영역은 말초와 중추의 화학수용체와 내장기관으로부터 통합된 정보를 운반하며, 최후영역과 고속핵신경로는 심혈관계나 소화관에서 독성물질에 의한 반응을 전달한다(Fig. 3).

3) 교감신경 절전뉴런으로 입력되는 신경로

교감신경의 출력은 흉요수 척수의 중간외측핵에서 기시하며, 교감신경 절전섬유는 국소적으로 척수교감신경반사를 유발하는 척수 입력에 의하여 영향을 받지만 대부분은 하행성 상부척수 입력(descending supraspinal inputs)에 의하여 조절된다. 교감신경 절전섬유를 지배하는 상부 척수영역은 고속핵, 문측복외측연수핵, 문측복내측연수핵(rostral ventromedial medulla), 미측슬기핵(caudal raphe nuclei), 교뇌 A5세포군(pontine A5 cell group), Kolliker-Fuse nucleus, medial periaqueductal grey, 시상하부핵(paraventricular nucleus, lateral

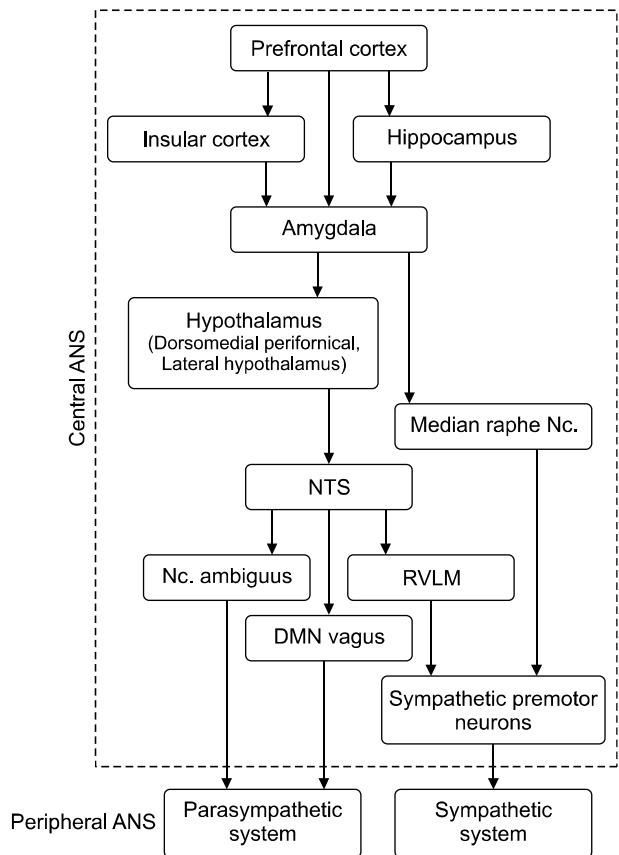


Fig. 3. Simplified diagram of the central autonomic nervous system network. ANS, autonomic nervous system; Nc., nucleus; NTS, nucleus tractus solitarius; RVLM, rostral ventrolateral medulla; DMN vagus, dorsal motor nucleus of the vagus.

hypothalamic area), 그리고 피질영역인 아랫변연피질(infralimbic cortex), 전전두엽(prefrontal cortex) 등이다. 문측복외측연수핵은 혈압을 유지하고 교감신경성 혈관운동의 긴장성 반사조절에 관여하는 주요 부위이다[12]. 척수 교감신경 절전섬유로 투사하는 문측복외측연수핵 뉴런은 심혈관계, 내장, 척수와 전정기관을 포함한 체성감각계로부터 입력 신호를 받으며[13,14], 근, 피부, 전정기관 등의 수용기로부터 입력된 신호는 심혈관계 반응을 조절한다. 압수용기 구심성 입력신호의 감소에 의한 교감신경 출력의 증가는 문측복외측연수핵-척수 뉴런의 전기활동성 증가에 의한다.

4) 부교감신경 절전뉴런으로 입력되는 신경로

부교감신경 절전뉴런의 주요 입력은 목적 장기의 반사적 신경조절에 관여하는 일차성 혹은 이차성 내장감각 구심섬유이다. 즉, 위장관 미주신경 절전뉴런은 위장관으로부터 직접적인 일차성 구심성 입력을 받을 뿐만 아니라 위장관 구심신호를 받는 고속핵으로부터 입력을 받는다[15]. 미주신경운동핵(dorsal motor nucleus of the vagus)으로 가는 다른 구심섬유는 시상하부핵, 편도체, 중뇌중앙회색질(mesencephalic central gray), 팔결핵 복합체(parabrachial complex), A5 cell group 등이다. 척수에서 교감신경 절전뉴런을 지배하는 중추영역이 또한 미주신경 운동뉴런으로 투사한다는 사실은 이러한 구심섬유들이 교감신경과 부교감신경 운동뉴런으로 상호 연결된다는 것이다.

4. 기능적 자율신경계 회로

1) 압수용기반사(baroreflex)

압수용기반사는 대동맥궁(aortic arch)과 경동맥동(carotid sinus)에 위치한 압수용기(baroreceptor)가 혈압의 변동을 감지하여 혈압을 조절하는 반사로 압수용기 구심섬유의 종착지인 고속핵을 경유하여 척수의 혈관운동 및 심장운동 교감신경 절전뉴런과 연수의 심장운동 부교감신경 절전뉴런으로 전달되는 회로망으로 이루어진다. 즉, 고속핵으로부터 흥분성 고속-망상핵 투사(solitario-reticular projection)는 미측복외측연수(caudal ventrolateral medulla, CVLM)의 중간뉴런으로 전달되고, CVLM으로부터 억제성 망상체간 투사(intrareticular projection)는 RVLM의 혈압조절영역으로 전달되며, RVLM으로부터 흥분성 망상척수 투사(reticulospinal projection)가 하행하여 교감신경 절전뉴런을 지배한다[16].

2) 자율신경계와 행동반응의 통합회로

자율신경계와 행동반응의 연관성은 내장반응과 행동반응의 고위 통합에서 볼 수 있다. 예를 들면, 추위에 대한 특징적인 자율신경반응은 피부혈관 수축, 익모근 수축과 에너지 변환이다. 동물에서 자율신경 반응양상은 움츠러거나 따뜻한 장소로 이동하는 것과 같이 자극에 대하여 적합하게 조정하는 것이다. 유사한 현상으로 공포와 분노는 자율신경계, 내분비계, 그리고 행동반응의 통합에 의한 특성을 가지며, 대뇌피질에서 후섬피질(posterior insular cortex)이 담당하며, 이 영역의 뉴런들은 하행하여 감각(고속핵), 중추(lateral tegmentum), 그리고 운동(미주신경운동핵, 척수 중간외측핵)으로 구성된 자율신경계 반사궁에 도달하여

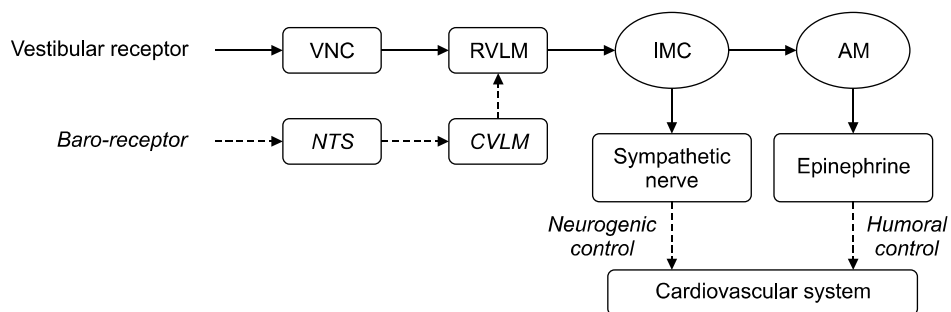


Fig. 4. A schematic diagram of the neurogenic and humoral control of the vestibulosympathetic reflex. VNC, vestibular nuclear complex; RVLM, rostral ventrolateral medullary nuclei; IMC, intermediolateral cell column of the spinal cord; AM, adrenal medulla; NTS, nucleus tractus solitarius; CVLM, caudal ventrolateral medullary nucleus.

혈압과 심박수를 변화시키며, 부정맥을 유발한다[17].

3) 전정-자율신경반사

일차 전정구심뉴런은 고속핵으로 투사하지 않으며, 내장감각 투사 뉴런과 연결을 이루지 않는다. 분명한 사실은 전정척수뉴런은 척수 교감신경 혹은 천수 부교감신경의 내장운동신경핵을 지배하지 않는다는 것이다[18]. 자율신경계 회로에 전정 정보를 직접 전달하는 경로는 내전정신경핵과 하전정신경핵으로부터 고속핵과 미주신경운동핵에 도달하는 신경로이다[11,19,20]. 이들 신경핵에서 내전정신경핵에 의하여 지배되는 영역은 척수로부터 체성구심입력을 받는 부위와 화학수용체, 폐수용체, 그리고 상부 소화기로부터 내장 구심입력을 받는 부위의 뉴런과 중첩된다[21,22]. 또한 고속핵으로 투사하는 전정 입력은 복외측연수(ventrolateral medulla)로 투사하는 부위와 중첩되며, 척수 자율신경과 호흡운동신경핵에서 종말한다[23,24]. 이러한 신경회로는 각각 교감신경 출력과 호흡에 대한 전정기관의 영향을 증대한다. RVLM은 전정교감신경반사에서 필수적이지만[14,25] 고속핵은 전정교감신경반사에서 필수적이지는 않다[26]. Fig. 4는 저혈압 후 전정교감신경반사의 반사로를 요약한 것으로 전정수용기로부터 구심신호가 전정신경핵에 도달한 후 RVLM을 경유하여 척수의 중간외측핵(intermediolateral column nucleus)에서 교감신경을 통하여 혈압을 조절하는 신경로를 나타낸다[26]. 소뇌는 전정신호가 자율신경계 기능에 영향을 미치는 또 하나의 통로를 제공한다(Fig. 4) [18].

결론

자율신경계는 다양한 외적 환경의 변화에 대하여 내적 환경을 일정하게 유지하는 항상성을 위하여 내장기관의 기능을 통합 조절한다. 자율신경계 조절의 원심성분인 교감신경과 부교감신경은 내장기관뿐만 아니라 비내장기관으로부터 발생한 구심성 감각신호에 의하여 조절된다. 이러한 감각신호를 통합하고 내장운동 출력을 변화시키는 중추신경회로망은 복잡하며, 뇌간과 척수에서 형성된 시냅스반사는 중추신경회로를 통하여 행동반응과 내장반응을 통합하여 조절한다. 이상에서 제시한 신경회로망을 상세하게 이해한다면 전정기관이 항상성에 미치는 역할을 보다 광범위하게 설명할 수 있을 것이다.

중심 단어: 교감신경, 부교감신경, 고속핵, 복외측연수, 중간외측핵, 전정신경핵

CONFLICT OF INTEREST

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

REFERENCES

1. Guyton AC, Hall JE. Guyton & Hall textbook of medical physiology. 13th ed. Philadelphia: Elsevier; 2016.
2. Eisenhofer G, Kopin IJ, Goldstein DS. Catecholamine metabolism: a contemporary view with implications for physiology and medicine. *Pharmacol Rev* 2004;56:331-49.
3. Burnstock G. Noradrenaline and ATP as cotransmitters in sympathetic nerves. *Neurochem Int* 1990;17:357-68.
4. Lundberg JM, Hokfelt T. Multiple co-existence of peptides and classical transmitters in peripheral autonomic and sensory neurons: functional and pharmacological implications. *Prog Brain Res* 1986;68:241-62.
5. Ruggiero DA, Mtui EP, Otake K, Anwar M. Central and primary visceral afferents to nucleus tractus solitarii may generate nitric oxide as a membrane-permeant neuronal messenger. *J Comp Neurol* 1996;364:51-67.
6. Dajas-Bailador F, Wonnacott S. Nicotinic acetylcholine receptors and the regulation of neuronal signalling. *Trends Pharmacol Sci* 2004;25:317-24.
7. DiBona GF. Sympathetic nervous system and hypertension. *Hypertension* 2013;61:556-60.
8. Guyenet PG. The sympathetic control of blood pressure. *Nat Rev Neurosci* 2006;7:335-46.
9. Taylor EW, Jordan D, Coote JH. Central control of the cardiovascular and respiratory systems and their interactions in vertebrates. *Physiol Rev* 1999;79:855-916.
10. Person RJ. Somatic and vagal afferent convergence on solitary tract neurons in cat: electrophysiological characteristics. *Neuroscience* 1989;30:283-95.
11. Yates BJ, Grelot L, Kerman IA, Balaban CD, Jakus J, Miller AD. Organization of vestibular inputs to nucleus tractus solitarius and adjacent structures in cat brain stem. *Am J Physiol* 1994;267(4 Pt 2):R974-83.
12. Dampney RA. The subretrofacial vasomotor nucleus: anatomical, chemical and pharmacological properties and role in cardiovascular regulation. *Prog Neurobiol* 1994;42:197-227.
13. Ermirio R, Ruggeri P, Molinari C, Weaver LC. Somatic and visceral inputs to neurons of the rostral ventrolateral medulla. *Am J Physiol* 1993;265(1 Pt 2):R35-40.
14. Yates BJ, Yamagata Y, Bolton PS. The ventrolateral medulla of the cat mediates vestibul sympathetic reflexes. *Brain Res* 1991;552:265-72.

15. **Rinaman L, Card JP, Schwaber JS, Miselis RR.** Ultrastructural demonstration of a gastric monosynaptic vagal circuit in the nucleus of the solitary tract in rat. *J Neurosci* 1989;9:1985-96.
16. **Heesch CM.** Reflexes that control cardiovascular function. *Am J Physiol* 1999;277(6 Pt 2):S234-43.
17. **Oppenheimer SM, Cechetto DF.** Cardiac chronotropic organization of the rat insular cortex. *Brain Res* 1990;533:66-72.
18. **Miller AD, Yates BJ.** Vestibular autonomic regulation. New York: CRC Press; 1996.
19. **Balaban CD, Beryozkin G.** Vestibular nucleus projections to nucleus tractus solitarius and the dorsal motor nucleus of the vagus nerve: potential substrates for vestibulo-autonomic interactions. *Exp Brain Res* 1994;98:200-12.
20. **Ruggiero DA, Mtui EP, Otake K, Anwar M.** Vestibular afferents to the dorsal vagal complex: substrate for vestibular-autonomic interactions in the rat. *Brain Res* 1996;743:294-302.
21. **Altschuler SM, Bao XM, Bieger D, Hopkins DA, Miselis RR.** Viscerotopic representation of the upper alimentary tract in the rat: sensory ganglia and nuclei of the solitary and spinal trigeminal tracts. *J Comp Neurol* 1989;283:248-68.
22. **Menetrey D, Basbaum AI.** Spinal and trigeminal projections to the nucleus of the solitary tract: a possible substrate for somatovisceral and viscerovisceral reflex activation. *J Comp Neurol* 1987;255:439-50.
23. **Mtui EP, Anwar M, Gomez R, Reis DJ, Ruggiero DA.** Projections from the nucleus tractus solitarii to the spinal cord. *J Comp Neurol* 1993;337:231-52.
24. **Ross CA, Ruggiero DA, Reis DJ.** Projections from the nucleus tractus solitarii to the rostral ventrolateral medulla. *J Comp Neurol* 1985;242:511-34.
25. **Yates BJ.** Vestibular influences on the sympathetic nervous system. *Brain Res Brain Res Rev* 1992;17:51-9.
26. **Park SE, Jin YZ, Park BR.** Dual control of the vestibul sympathetic reflex following hypotension in rats. *Korean J Physiol Pharmacol* 2017;21:675-86.