

上丘と小脳虫部第IX小葉に投射する ラット三叉神経脊髄路核および主知覚核ニューロン

岡山大学医学部第三解剖学教室 (指導: 徳永 敏教授)

田 中 秀 昌

(平成5年1月28日受稿)

Key words: 三叉神経脊髄路核, 三叉神経主知覚核, 小脳虫部第IX小葉, 上丘, 逆行性標識

緒 言

脳幹における三叉神経知覚核群は, 中脳路核, 主知覚核 (5 SNPR) および脊髄路核 (5 SP) の三つの神経核から構成されるが, そのうち 5 SP は細胞構築の違い等により吻側亜核 (oral division), 中間亜核 (interpolar division) および尾側亜核 (caudal division) の三亜核に区分されている¹⁻³⁾。顔面・頭部領域からの知覚情報を伝える第一次求心性線維は眼神経・上頸神経・下頸神経および三叉神経節を経て脳幹に入り, 三叉神経脊髄路を経て 5 SP の各亜核および 5 SNPR に終止している。また, 三叉神経核群からの遠心性線維は, 視床後内側腹側核, 上丘, 橋核, 顔面神経核, 下オリーブ核等の脳幹諸核, 小脳および脊髄に投射する一方, 三叉神経核群間に互いに結合するものが知られている (Steindler⁴⁾ 参照)。

上記の遠心路の終止核のうち, 網膜線維を直接受け眼球運動の制御に関与すると考えられている上丘は, 細胞層と線維層とが交互に配列する7層構造をもっている。しかしながら, ニューロンの形態や線維結合からみると, 上丘は網膜線維が終止する表層 (str. zonale, str. griseum superficiale および str. opticum の三層) と, 遠心路である predorsal bundle の起始ニューロンが分布し, 多種の求心性線維を受ける深層 (str. griseum intermedium, str. album intermedium, str. griseum profundum および str. album profundum の四層) の二層に大別できる⁵⁾。三叉神経知覚核群からの遠心性線維が終止

するのは上丘深層とされている⁶⁻⁹⁾。

三叉神経核群の小脳投射ニューロンのうち, 单小葉, 正中傍小葉あるいは係蹄小葉第 I, II 脚 (crus I, II) といった半球部へ投射するものは従来より詳しく調べられている^{4,10-18)}が, 虫部後葉に投射する三叉神経知覚核ニューロンに関する知見^{11,19,20)}は充分とはいえない。Ohtsuki ら²¹⁾は, 舌下神経前位核から上丘と小脳虫部後葉に投射する系を報告したが, 今回, 5 SP と 5 SNPR から上丘および小脳虫部第IX小葉 (uvula vermis) へ投射するニューロンの核内分布や軸索側枝による両部位への同時二重投射についてラットを用いて検索した。

材 料 と 方 法

本実験には Wistar 系成体ラット (体重 250~370 g) 30匹を使用した。ネンブタール (Sodium pentobarbital; 30mg/kg, i.p.) で麻酔後, 動物を脳定位固定装置に固定し, ガラス管カニューレを装着したマイクロシリンジを脳に刺入し, 微量の 10% WGA-HRP 溶液 (TOYOBO 社) ないし蛍光色素を注入した。

12匹のラットの後頭葉の一部を吸引除去して一側上丘を露出させ 0.03~0.05 μl の 10% WGA-HRP を注入した。また, 10匹のラットの小脳虫部第IX小葉に同様の注入を行った。48時間後, 動物をネンブタール過量投与による深麻酔下で灌流固定した。灌流固定は左心室より次の順序で行った。ヘパリン投与後, 直ちに等張リンゲル液を 150ml, ついで 1% paraformaldehyde と 1.25% glutaraldehyde のリン酸緩衝液 (0.1M,

pH 7.4) を 700ml, 最後に 10% ショ糖添加リン酸緩衝液 700ml をそれぞれ約 1 時間かけて灌流した。取り出した脳は 10% ショ糖添加リン酸緩衝液に浸漬し冷蔵庫 (4 °C) 内に一晩保存した後, 50 μm 厚の前額断連続凍結切片を作製した。切片は一枚毎に Mesulam の方法²²⁾ により tetramethyl benzidine (TMB) を用いて呈色反応を施した後, ゼラチン被覆スライドガラスに張り付け乾燥させ, 1% 中性赤水溶液で対比染色した。三叉神経核群内の標識ニューロンの割合は次のようにして算出した:

$$\frac{\left[\text{隣り合う 3 枚の切片にみられた 5 SNPR ないし 5 SP} \right]}{\text{亜核内の標識ニューロン数}} \times 100(\%)$$

$$\left[\frac{5 \text{ SNPR および 5 SP 内}}{\text{の標識ニューロンの総数}} \right]$$

なお, 小脳虫部注入例では小脳を脳幹から離断し, これを 50 μm 厚の矢状断連続凍結切片とし, 2 枚おきに TMB 反応を施した後, 中性赤で対比染色を行った。

8 匹のラットの一側上丘に 0.1~0.3 μl の 2% fast blue (FB; Sigma 社) 水溶液 (懸濁液) を注入した。4 日後, 同じラットの小脳虫部第 IX 小葉を露出し, 2% diamidino yellow dihydrochloride (DY; Sigma 社) を 0.3 μl 注入した。2 日後, ネンブタール過量投与による深麻酔下で開胸し左心室より 150ml の等張リンゲル液, 続いて 800ml の 4% paraformaldehyde リン酸緩衝液 (4 °C, pH 7.4) を灌流し固定した。脳は 10% ショ糖を添加した上記固定液に漬け, 48 時間以上後固定した。30 μm 厚の前額断連続凍結切片を作製し, 2 枚おきにゼラチン被覆スライドガラスに貼付し乾燥させ, グリセリン・リン酸緩衝液等量混合液で封入した。標本を蛍光顕微鏡 (Leitz; Heerburgg, スイス) で 360nm の励起波長 (U 励起) で観察した。FB 標識ニューロンは細胞体が青色に, DY 標識ニューロンは細胞核が黄色に発色した。蛍光観察および写真撮影後, カバーガラスをはずし, 切片をアルコールとキシロールで処理してグリセリンの洗浄・脱脂を行い, cresyl violet で細胞染色し, 注入部位の広がりや標識ニューロンの出現した神経核を確認した。三叉神経諸核内の標識ニュ

ーロンの位置はモンタージュ写真を作製して同定した。

なお, 正常ラットの三叉神経知覚核群の観察には, 教室所蔵の Krämer-Barrera 染色標本 (30 μm 厚, 連続セロイシン包埋標本) および cresyl violet で細胞染色した凍結切片を用いた。

結 果

1. 上丘注入例:

1) 標識ニューロンの脳幹内分布:

10% WGA-HRP を上丘全層にわたって多量に注入すると, 標識ニューロンは以下に述べるように脳幹の広い範囲に出現した (図 1 A): 両側性に標識ニューロンの認められた神経核は, 視索核 (NOT) を含む視蓋前域 (PT: 注入側優位), 二丘傍体核 (CPB), 外側毛帯背側核 (DLL: 対側優位), 青斑核 (LC), 下丘 (IC) 辺縁部及び延髓網様体 (FR) であった。また, 注入とは反対側に標識ニューロンの見られた神経核は, 上丘 (SC), 舌下神経前位核 (PRH), 三叉神経脊髄路核 (5 SP) および同主知覚核 (5 SNPR), 小脳後中位核 (NIP), 後索核 (Cu と Gr) 及び脊髓第 IV 層, 同側性標識は後交連核 (NCP), 外側膝状体腹側核 (GLv), 不確帶 (ZI) 背外側部, 黒質の外側部 (SNI) と網様部 (SNr) であった。

一方, 視覚との結びつきの強い上丘表層のみにトレーサーを限局させて注入すると, 上記構造物のうち PT, GLv および CPB だけが標識された (図 1 B)。なお, CPB は背側, 中間, 腹側亜核の 3 部に区分されるが, 同側性標識は背側および腹側亜核に, 対側性標識は中間亜核にそれぞれ限局していた (図 1 A および B)。

2) 三叉神経核群の標識ニューロン:

三叉神経脊髄路核は, Olszewski¹¹⁾ がウサギ脳で obex 以下を尾側亜核 (pars caudalis: 5 SPc), obex から顔面神経核尾端付近あるいは舌下神経核前端部付近までを中間亜核 (pars interpolaris: 5 SPip) および, 三叉神経主知覚核 (5 SNPR) までを吻側亜核 (pars oralis: 5 SPo) に区分したが, この区分はラットでも当てはまった (図 2)^{2,3)}。5 SPc は脊髄後角に似た層構造を示すが, 5 SPip と 5 SPo は層構造

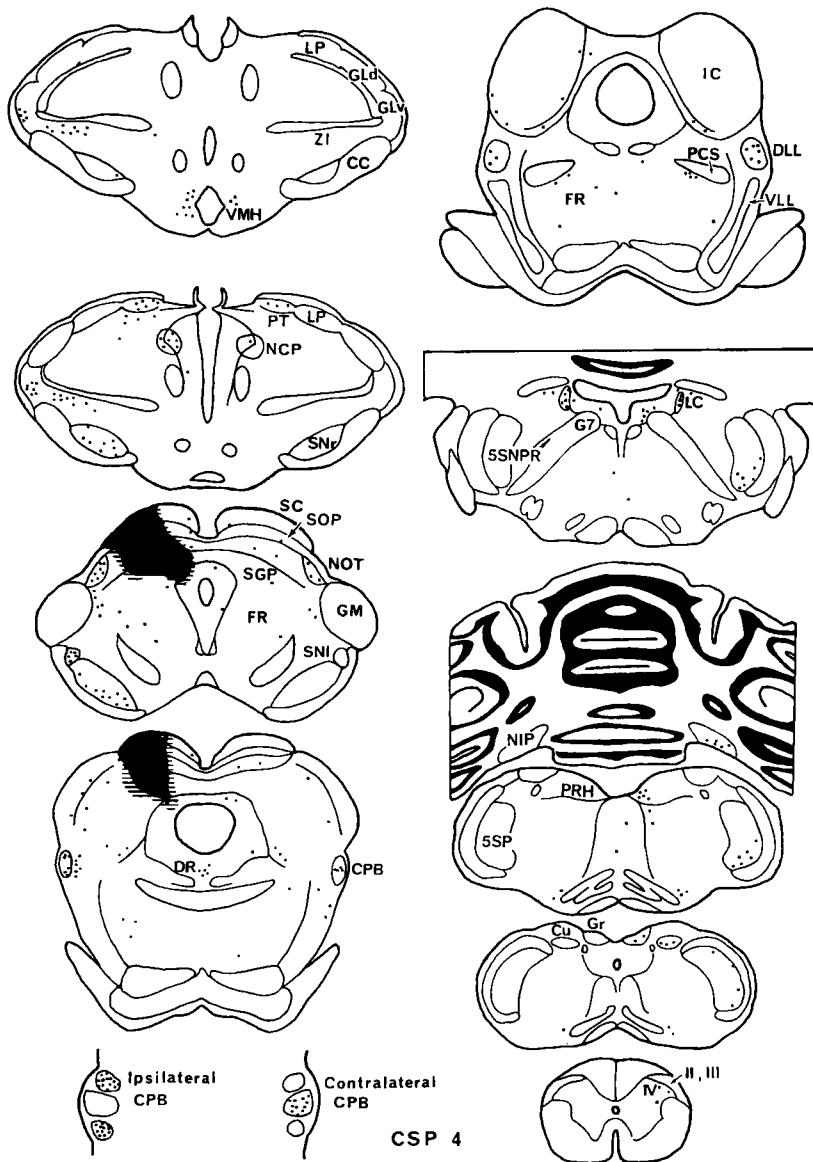


図 1 A

図 1 一側上丘深層 (A) および浅層 (B) に WGA-HRP を注入した場合の標識ニューロンの分布。
 II, III, IV : 骨髄後角第 II, III, IV 層 (Reed), CC : 大脳脚, CPB : 二丘傍体核, Cu : 楔状核, DLL :
 外側毛帯背側核, DR : 背側縫線核, FR : 網様体, G 7 : 顔面神経膝, GLd : 外側膝状体背側核, GLv :
 外側膝状体腹側核, GM : 内側膝状体, Gr : 薄束核, IC : 下丘, LC : 青斑核, LP : 視床後外側核, NIP :
 後中位核, NOT : 視束核, PCS : 上小脳脚, PRH : 舌下神経前位核, SC (Sup. Col.) : 上丘, SGP : 上
 丘浅灰白層, SOP : 上丘視束層, 5 SNPR : 三叉神経主知覚核, VLL : 外側毛帯腹側核, VMH : 視床下
 部腹内側核, ZI : 不確帶, ローマ数字の I-X : 小脳虫部第 I-X 小葉.

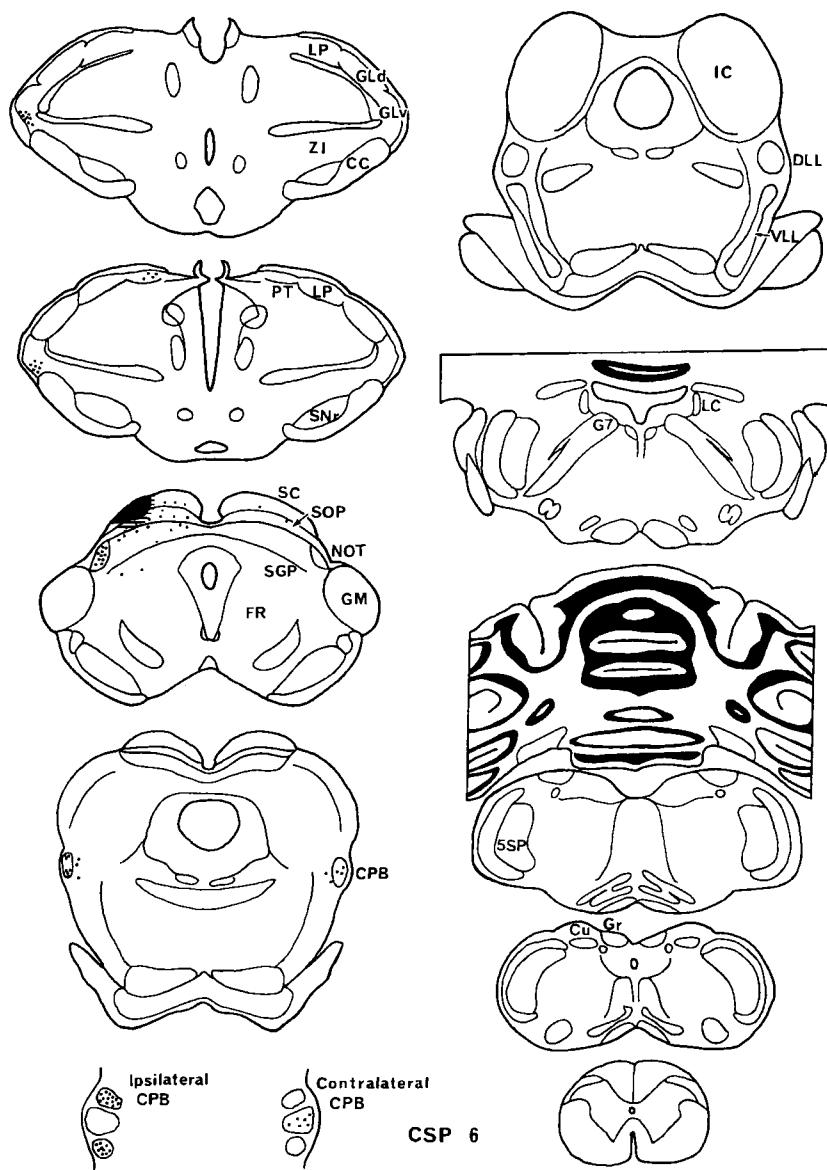


図 1B

を取らず中等大から小形の多角形ないし楕円形の胞体をもつニューロンが混在している。5 SNPR の尾端は顔面神経膝のレベルで 5 SPo 前端部の腹側に出現し、すぐに 5 SPo の位置を占めるよ

うになる。5 SNPR は主として小形ニューロンから成っていた(図 2)。

一側上丘の深層に達する WGA-HRP の注入後、標識ニューロンは 5 SNPR と 5 SP に対側

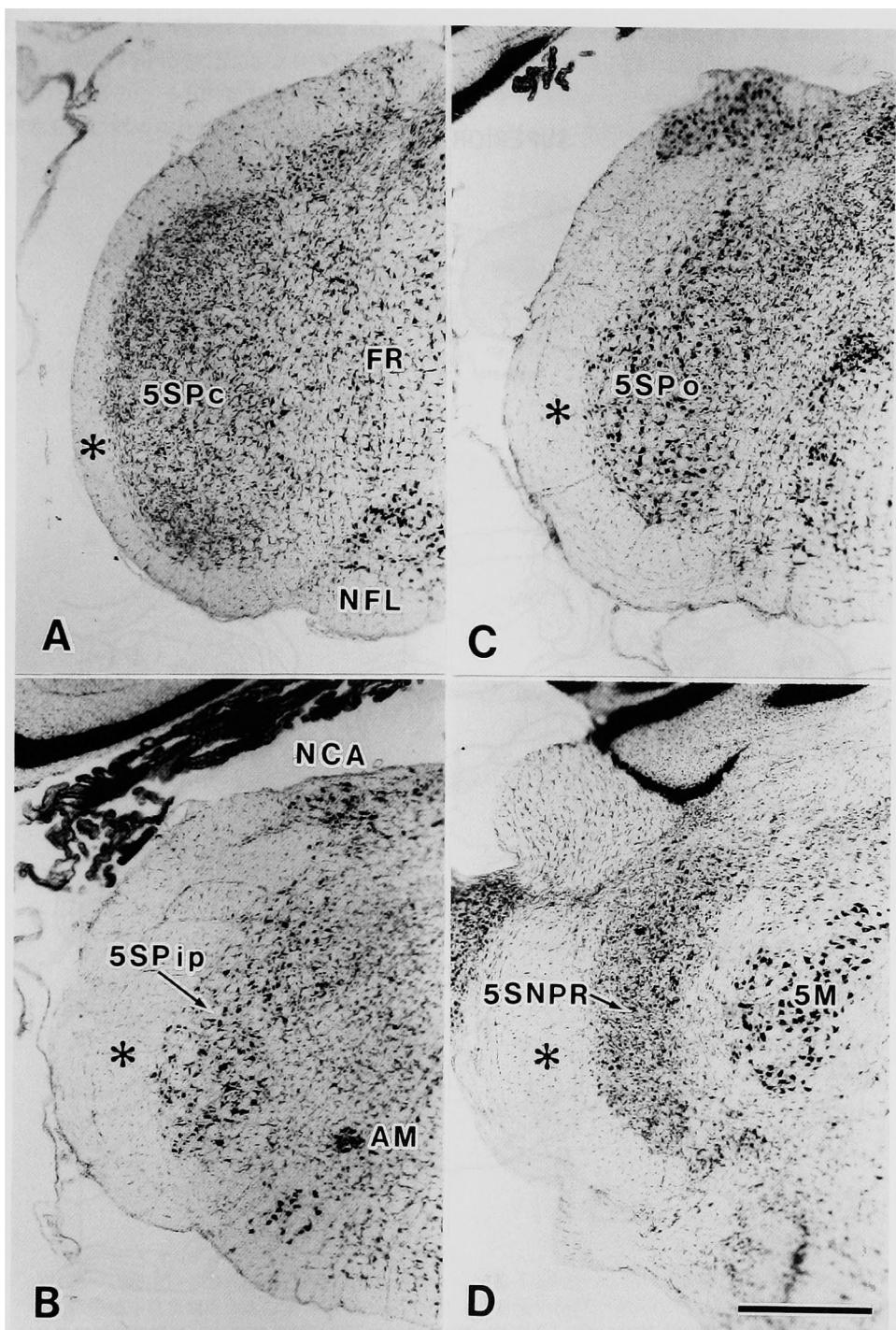


図2 ラットの三叉神経脊髄路核と主知覚核(ニッスル染色)。AM: 疑核, FR: 網様体, 5M: 三叉神経運動核, NFL: 外側網様核, 5SNPR: 三叉神経主知覚核, 5SPc: 三叉神経脊髄路核, 尾側亜核, 5SPip: 三叉神経脊髄路核, 中間亜核, 5SPo: 三叉神経脊髄路核, 吻側亜核, *: 三叉神経脊髄路。スケール: 500μm。

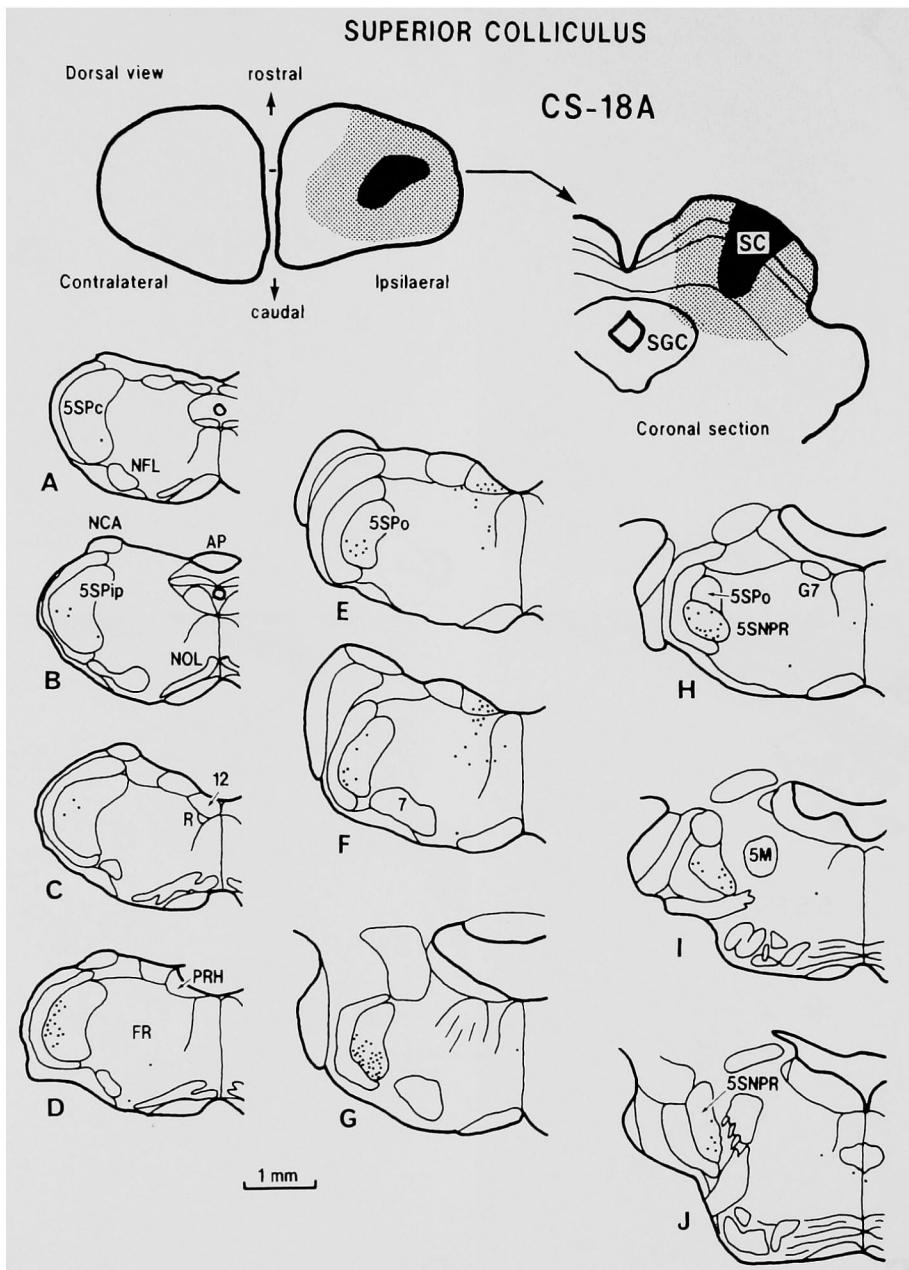


図3 WGA-HRPを一側上丘(SC)に注入した例(CS-18A)の三叉神経脊髄路核および主知覚核における標識ニューロンの分布。AP:最終野, FR:網様体, G 7:顔面神経膝, 5 M:三叉神経運動核, NFL:外側網様核, NOL:下オリーブ核, PRH:舌下神経前位核, SC(Sup. Col.):上丘, 5 SNPR:三叉神経主知覚核, 5 SPc:三叉神経脊髄路核, 尾側亜核, 5 SPip:三叉神経脊髄路核, 中間亜核, 5 SPo:三叉神経脊髄路核, 吻側亜核, 7:顔面神経核, 12:舌下神経核。

性に出現した。その割合は 5 SNPR 26.4%, 5 SPo 42.4%, 5 SPip 27.5% および 5 SPc 3.7% であった(図 7)。5 SP で HRP 陽性ニューロンが最も密に認められたのは、5 SPip と 5 SPo

の境界付近および 5 SPo 前方部であった。5 SPc では最終野(AP)のレベルの前方部に極くわずかの標識ニューロンが見られたにすぎなかった(図 3)。標識ニューロンの多くは中等大多極性

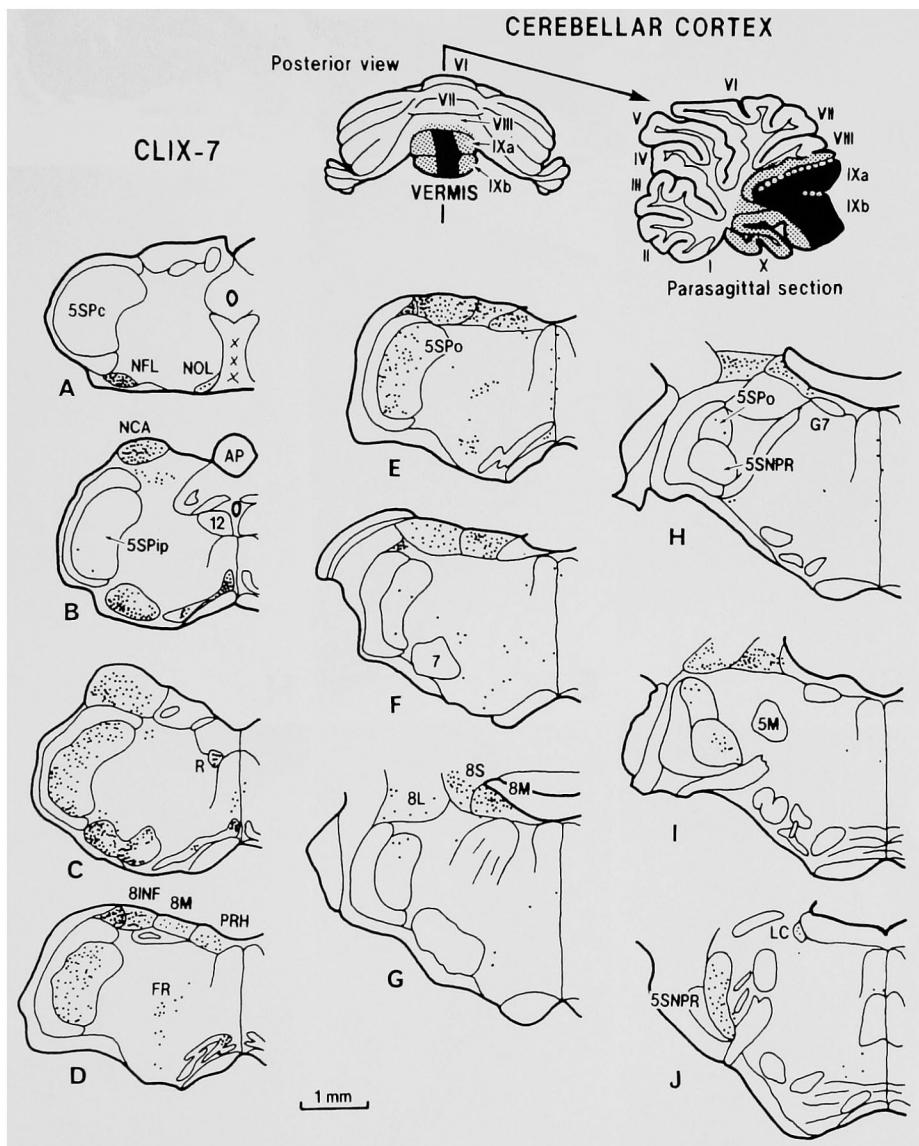


図 4 WGA-HRP を小脳虫部第 IX 小葉に注入した例 (CLIX-7) の脳幹における標識ニューロンの分布。本例では、第 VIII 小葉腹側部および第 X 小葉にトレーーサーの軽度の浸潤が見られた。AP: 最終野, FR: 網様体, G7: 顔面神経膝, 8 INF: 前庭神経下核, LC: 青斑核, 8 L: 前庭神経外側核, 5 M: 三叉神経運動核, 8 M: 前庭神経内側核, NFL: 外側網様核, NOL: 下オリーブ核, PRH: 舌下神経前位核, 8 S: 前庭神経上核, 5 SNPR: 三叉神経主知覚核, 5 SPc: 三叉神経脊髄路核, 尾側亜核, 5 SPip: 三叉神経脊髄路核, 中間亜核, 5 SPo: 三叉神経脊髄路核, 吻側亜核, 7: 顔面神経核, 12: 舌下神経核, ローマ数字の I-X: 小脳虫部第 I-X 小葉。

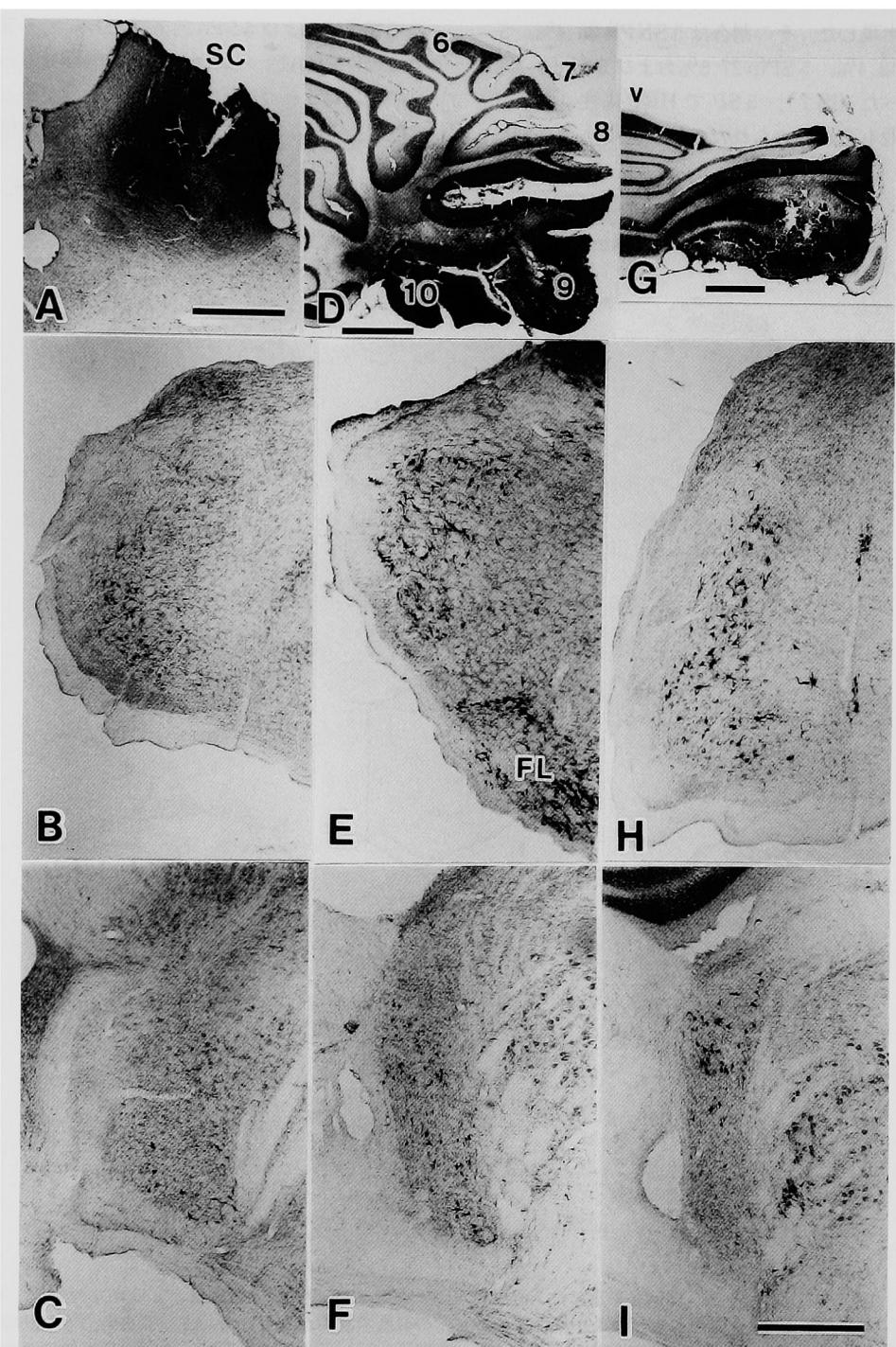


図 5 WGA-HRP を一侧上丘 (A-C), 第IX-X小葉 (D-F) および一侧小脳半球 crus II (G-I) に注入した場合の三叉神経脊髄路核中間亜核 (B, E, H) と三叉神経主知覚核 (C, F, I) にみられた HRP 陽性ニューロン. FL: 外側網様核, 5-10: 小脳虫部第V-X小葉, SC (Sup. Col.): 上丘, V (Vermis): 小脳虫部. スケール: A, D, G=1mm, その他は I と同じ=500μm.

ニューロンと主幹樹状突起を核の表面に平行に伸ばした中等大ないし小形の紡錘形ニューロンであった(図5 A-C)。標識ニューロンは、5SPip, 5SPo および 5SNPR とともに核の中央部から腹

側部にかけて分布し、核の背側部には見られなかった。また、5SPip では、核の内側部よりも外側部により密に分布する傾向がみられた(図3, 6)。

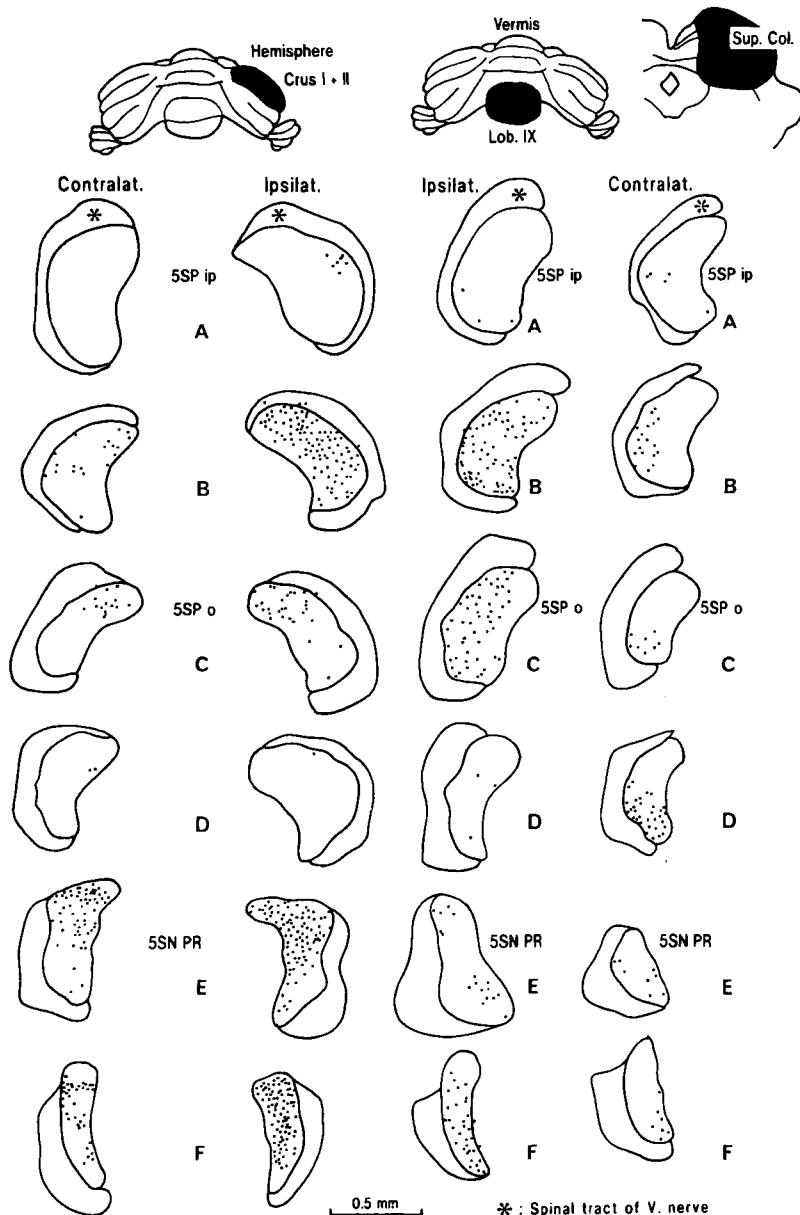


図6 小脳半球 crus II (左), 小脳虫部第IX小葉 (中央) および上丘注入 (右) により三叉神経脊髄路核中間垂核(5SPip) [A, B], 吻側垂核(5SPo) [C, D] および主知覚核(5SNPR) [E, F]にみられた HRP 陽性ニューロンの分布の違い。SC (Sup. Col.) : 上丘, V (Vermis) : 小脳虫部, * : 三叉神経脊髄路, ローマ数字の I-X : 小脳虫部第 I-X 小葉。

2. 小脳注入後の三叉神経核群の標識：

1) 小脳半球 crus II 注入例：

小脳半球の内、crus IIを中心とする小領域に WGA-HRP を一側性に注入すると、5 SP および 5 SNPR に多数の標識ニューロンが両側性(注入側74.9%，対側25.1%で注入側優位)に出現した(図 5 G-I, 7)。HRP 陽性ニューロンは 5 SPc にはほとんど認められず、5 SPip と 5 SPo の境界付近で標識ニューロンの分布密度はピークに達した(注入側及び対側 5 SPo : 33.6 および 12.7%，注入側および対側 5 SPip : 19.9 および 1.4%)が、5 SPo では前方部にいく程減少していた。5 SNPR の標識ニューロン(注入側、

21.4%，対側、11%) は尾端部で核の中央部に多く分布していた。5 SPip, 5 SPo および 5 SNPR 内の標識ニューロンは、両核の中央部から背側部にかけて密に分布し、腹側部に分布するものは非常に少なかった(図 6)。

2) 虫部後葉注入例：

WGA-HRP を小脳虫部後葉のそれぞれの小葉(第 VI, VII, VIII および第 IX)に注入した結果、5 SNPR と 5 SP に標識ニューロンが検出できたのは第 IX 小葉注入例であった(図 4, 6)。三叉神経知覚核内の標識ニューロンの割合は、5 SNPR 9.6%，5 SPo 35.2% および 5 SPip 55.2% で、5 SPc には標識ニューロンは認められなかった(図 7)。5 SPo の前方部および 5 SNPR 尾側部には標識ニューロンはほとんど見られず、5 SNPR 前端部で少量の HRP 陽性細胞が認められた(図 4, 6)。核内の分布を見ると、5 SPip

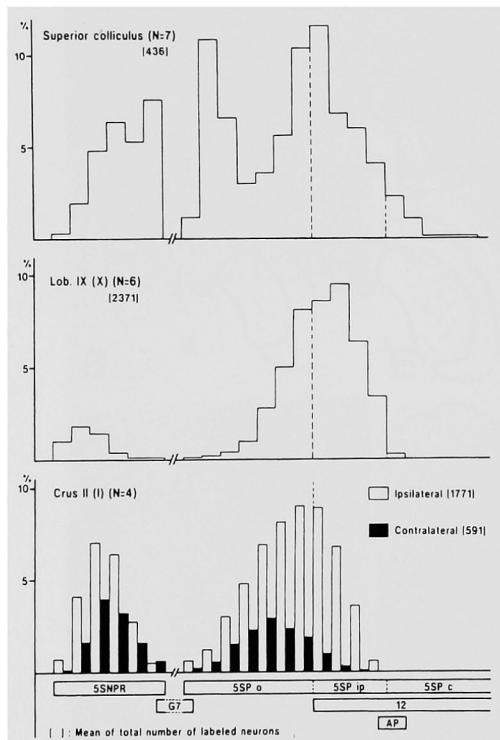


図 7 一側上丘、小脳虫部第 IX 小葉および一側小脳半球 crus II に EGA-HRP を注入した場合の三叉神経脊髄路核と主知覚核における標識ニューロンの出現頻度(%)。AP：最終野、G 7：顔面神経膝、5 SNPR：三叉神経主知覚核、5 SPc：三叉神経脊髄路核、尾側亜核、5 SPip：三叉神経脊髄路核、中間亜核、5 SPo：三叉神経脊髄路核、吻側亜核、12：舌下神経核、ローマ数字の I-X：小脳虫部第 I-X 小葉。

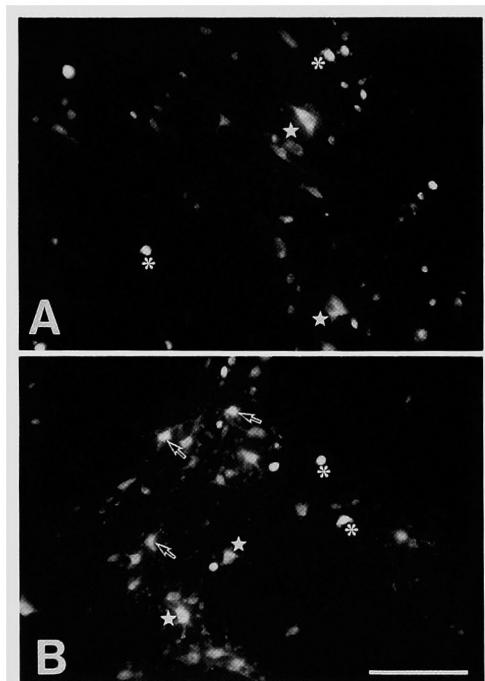


図 8 小脳虫部第 IX 小葉と一側上丘にそれぞれ NY と FB を注入した例の三叉神経脊髄路核中間亜核(A)および主知覚核(B)にみられた標識ニューロン。*：NY で細胞核が標識されたニューロン。★：FB で細胞体が標識されたニューロン。矢印：NY と FB の両方で標識されたニューロン。スケール：100 μm。

から 5 SPo 尾側部では核の最内側部を除いたほぼ全体に、5 SNPR 前端部では核の背側部を除いた全域にそれぞれ HRP 陽性ニューロンが分布していた。標識ニューロンの形状は上丘注入例同様、多極性ニューロンと紡錘形ニューロンであった（図 5 D-F）。

3. 蛍光色素注入例：

励起波長の異なる二種の蛍光色素（FB と DY の組合せ）をそれぞれ上丘と小脳虫部第IX小葉に注入した結果、蛍光標識されたニューロンの分布は WGA-HRP 注入例とよく一致していた。二重標識されたニューロンは、5 SPip および 5 SPo 内には認められなかったが、5 SNPR では腹側部に少数みられた（図 8）。

考 案

逆行性軸索流を利用した WGA-HRP 標識法により、今回得られたラット上丘への求心性線維の起始ニューロンの脳幹内分布は、Edwards ら²³⁾のネコおよび Taylor ら²⁴⁾のラットの結果とよく一致していた。また、三叉神経知覚核群内の標識ニューロンの分布についても、上丘投射ニューロンが三叉神経脊髄路核中間亜核（5 SPip）、同吻側亜核（5 SPo）および主知覚核（5 SNPR）の腹側部に集中しているのを確認できた^{6,13,15,25)}が、同様の分布はネコ²⁶⁾、マウス⁴⁾およびハムスター²⁵⁾でも報告されている。三叉神経脊髄路核（5 SP）と 5 SNPR の腹側部には、口唇およびその周辺の剛毛（vibrissae）を支配するニューロンの軸索が体部位局在関係をもって終止しているのがラットで報告されており^{6,27-29)}、5 SPip 腹外側部には剛毛刺激に反応するニューロンも電気生理学的に見つかっている³⁰⁾ことから、各剛毛からの触覚情報が体部位局在関係を保って上丘にも伝えられている^{31,32)}ものと思われる。なお、三叉神経核上丘路線維は交叉性に上丘に達し、その深層にパッチ状終末を形成している（ラット^{6,9)}、ネコ^{7,26)}およびハムスター³²⁾）。

本研究で、上丘投射ニューロンの分布が最も多かったのは 5 SPo で 42%、ついで 5 SPip の 28% であった。Killackey & Erzurumlu⁶⁾は、5 SNPR の上丘投射ニューロンの数が最も少な

いと述べているが、本実験では 5 SNPR 後部にはかなりの量（26%）の上丘投射ニューロンが認められた。一方、Wiberg ら⁸⁾は 5 SPc は上丘深層ではなく、中心灰白質背側部に投射線維を出していると報告しているので、上丘深層注入例で少数認められた 5 SPc 前部の標識ニューロンは、中心灰白質背側部に投射するニューロンとも考えられる。つまり、トレーサーが上丘深層の直下に位置する中心灰白質背側部にまで浸潤した場合のみに 5 SPc 内に標識ニューロンが出現した可能性もある。

三叉神経核群から小脳への投射に関しては、半球部の単小葉、crus II および傍正中小葉に終止するものが種々の動物で調べられている（ラット^{13,15-17,20)}、ネコ^{10,12,18)}、マウス⁴⁾およびヒツジ¹¹⁾）。今回、crus II を中心とした半球部への WGA-HRP の一側性注入で、5 SP および 5 SNPR に両側性（注入側優位）に標識ニューロンが認められたが、5 SPo と 5 SPip にそれぞれ 46% と 21% が分布していた。これらは核の背側に集中する傾向がみられた。小脳投射はラット、マウス、ヒツジでは両側性であるのに、ネコでは同側性成分のみであること、さらにネコの 5 SPip における crus II 投射ニューロンは核の背側部だけでなく腹側部にも分布しているなど、ネコの 5 SP の小脳投射ニューロンの分布には他の動物と異なる特徴があるが、これが食肉類に共通したものであるかどうか興味がある。

小脳虫部後葉へ投射する三叉神経知覚核ニューロンに関する報告は少なく、核内分布についても詳しい記載がない^{19,20)}。Saigel ら¹¹⁾は、ヒツジの小脳虫部後葉に投射するニューロンは、5 SPip 中間部と 5 SNPR には多量みられたが、5 SPo と 5 SPc では少量であったと報告している。今回の実験から、ラットの三叉神経知覚核群からは小脳虫部第IX小葉にのみ投射していることが明らかとなった。また、小脳虫部投射ニューロンの分布は 5 SPip が 55% と最も多く、5 SPo に最も多く分布する小脳半球部投射ニューロンと対照的であった。核内分布を見ると、5 SPip 前部から 5 SPo 後 1/2 部に分布のピークがある、核の腹側部にやや密に分布する傾向がみられる、といった点で半球部投射ニューロン

のそれと異なっていた。ラット 5 SPo の背内側部 (DM) の小脳投射ニューロンの分布を調べた Falls ら¹⁴⁾ は、第 IX 小葉へ投射するものは DM 尾部の腹側 1/3 にみられたとしているが、今回の結果ともよく一致した。

Watson & Switzer²⁰⁾ は第 IX 小葉を含む虫部後葉に HRP を注入した結果、5 SNPR の腹側部のみに標識細胞を見いだしているが、HRP よりも高感度のトレーサーである WGA-HRP を使用した結果では、5 SNPR 前部で腹側部だけでなく背側部にも相当数の標識ニューロンが検出された。

Ikeda & Matsushita¹⁸⁾ は、ネコで 5 SPip と 5 SPo からの投射線維の終末が第 IX 小葉、単小葉および正中傍小葉で矢状方向に伸びる 5 条の帯状終末領域を形成することを見いだしている。ラット小脳皮質の電気生理学的研究から、半球部の crus I, crus II, 単小葉、正中傍小葉および虫部第 IX 小葉の顆粒層は口腔・顔面からの同側性知覚投射を受けていたことが明らかとなつた³⁴⁻³⁶⁾。Micromapping 法によると、いずれの部位も剛毛、上唇、下唇、歯肉部等からの投射は不規則な形の小さなバッチ状領域を形成し、モザイク状に配列している³⁴⁻³⁶⁾。第 IX 小葉で広い領域を占めているのは、上唇と剛毛からの投射である³⁶⁾。これらの電気生理学的記録は小脳皮質の apical surface のみから得られたものであり、小脳溝側壁部や底部の皮質も含めた小葉全域の線維終末の形態学的所見とは同一視することはできないが、今後、ラットで三叉神経核群からの小脳投射線維の終末分布を詳細に調べ、電気生理学データと比較する必要がある。

蛍光色素注入による二重標識法により、三叉神経核群のニューロンの大多数は上丘と小脳虫部にそれぞれ別個に投射線維を送っていたが、5 SNPR には少数ではあるが軸索側枝により上丘と第 IX 小葉の両方を同時に支配するニューロンが見つかった。今までに視床後内側腹側核 (VB) と同側上丘、あるいは小脳皮質 (crus II, 虫部後葉) と VB に同時に投射する三叉神経核ニューロンが報告されている^{4,15,25)}。しかしながら、小脳・視床二重投射ニューロンについてはその存在を否定する報告^{4,16,30)}もある。さらに三叉神

経核視床路ニューロンのなかには、5 SPc から 5 SNPR までいずれの部位にも上丘に軸索側枝を送っている二重投射ニューロンがあるとする報告^{15,25)} と、二重投射ニューロンは 5 SNPR のみに限局しているとするもの⁴⁾ がある。本研究では、上丘と第 IX 小葉を同時に投射するニューロンは 5 SNPR にのみ認められた。このことは、剛毛や口唇からの体部位局在関係を保った触覚情報を上丘と小脳虫部第 IX 小葉に伝える投射系において、両部位に別個に投射するニューロンのみからなる脊髄路核と両部位を同時に支配する二重投射ニューロンも混在する主知覚核とでは、機能的に異なる可能性もあることを示唆していると思われる。

結 論

WGA-HRP および蛍光色素をトレーサーとした逆行性標識法により、ラット三叉神経脊髄路核 (5 SP) および同主知覚核 (5 SNPR) から上丘ならびに小脳虫部第 IX 小葉に投射するニューロンを検索した。

1. トレーサーを一側上丘に注入した場合、標識ニューロンは対側性に 5 SNPR と 5 SP の腹側部に認められた。5 SP では中間亜核 (5 SPip) と吻側亜核 (5 SPo) の境界付近と 5 SPo の前方部に分布密度が高かった。

2. 小脳虫部後葉に WGA-HRP を注入した例で、三叉神経核群に標識ニューロンがみとめられたのは第 IX 小葉に注入した場合であった。標識ニューロンの分布密度は、5 SPip から 5 SPo 後部にかけて最も高かった。5 SNPR の標識ニューロンは少なかった。第 IX 小葉投射ニューロンは核の背側部から腹側部にかけて広く分布していた。

3. Crus II を中心とした半球部の一側注入例では、5 SP と 5 SNPR に両側性 (同側優位) に多数の標識ニューロンがみられたが、核の腹側に分布するものは少なかった。

4. 勵起波長の異なる二種の蛍光色素をそれぞれ上丘と小脳虫部第 IX 小葉に注入した結果、5 SNPR にのみ少数の二重標識ニューロンが認められた。

5. 以上の結果から、口唇や剛毛からの触覚

情報を体部位局在関係を保ったまま上丘と小脳虫部第IX小葉に伝えている三叉神経知覚核群からの投射系では、二重投射ニューロンの存在する主知覚核と別個の投射ニューロンのみからなる脊髄路核とでは、その機能を異にしている可能性が示唆された。

稿を終わるにあたり、御懇篤なご指導とご校閲を

賜わりました岡山大学医学部解剖学第三講座、徳永教授に深謝いたします。また、終始懇切なご指導とご援助をいただいた小野勝彦博士（医学部解剖学第三講座、助手）ならびに技術的協力をいただいた教室の森 和子、藤原久美子両氏に厚くお礼申し上げます。

なお、本研究の一部は第19回日本脳研究会（1992年10月30日、岡山）で発表した。

文 献

- 1) Olszewski J : On the anatomical and functional organization of the spinal trigeminal nucleus. *J Comp Neurol* (1950) **92**, 401-413.
- 2) Fukushima T and Kerr FWL : Organization of trigeminothalamic tracts and other thalamic afferent systems of the brainstem in the rat : Presence of gelatinosa neurons with thalamic connections. *J Comp Neurol* (1979) **183**, 169-184.
- 3) Phelan KD and Falls WM : An analysis of the cyto- and myeloarchitectonic organization of trigeminal nucleus interpolaris in the rat. *Somatosens Mot Res* (1989) **6**, 333-366.
- 4) Steindler DA : Trigeminocerebellar, trigeminotectal, and trigeminothalamic projections : A double retrograde axonal tracing study in the mouse. *J Comp Neurol* (1985) **237**, 155-175.
- 5) Tokunaga A and Otani K : Dendritic patterns of neurons in the rat superior colliculus. *Exp Neurol* (1976) **52**, 189-205.
- 6) Killackey HP and Erzurumlu RS : Trigeminal projections to the superior colliculus of the rat. *J Comp Neurol* (1981) **201**, 221-242.
- 7) McHaffie JG, Ogasawara K and Stein BE : Trigeminotectal and other trigeminofugal projections in neonatal kittens : An anatomical demonstration with horseradish peroxidase and tritiated leucine. *J Comp Neurol* (1986) **249**, 411-427.
- 8) Wiberg M, Westman J and Blomqvist A : The projection to the mesencephalon from the sensory trigeminal nuclei : An anatomical study in the cat. *Brain Res* (1986) **399**, 51-68.
- 9) Rhoades RW, Fish SE, Chiaia NL, Bennett-Clarke C and Mooney RD : Organization of the projections from the trigeminal brainstem complex to the superior colliculus in the rat and hamster : Anterograde tracing with *phaceolus vulgaris* leucoagglutinin and intra-axonal injection. *J Comp Neurol* (1989) **289**, 641-656.
- 10) Ikeda M : Projections from the spinal and the principal sensory nuclei of the trigeminal nerve to the cerebellar cortex in the cat, as studied by retrograde transport of horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* (1979) **184**, 567-586.
- 11) Saigal RP, Karamanlidis AN, Voogd J, Mangana O and Michaloudi H : Secondary trigeminocerebellar projections in sheep studied with the horseradish peroxidase tracing method. *J Comp Neurol* (1980) **189**, 537-553.
- 12) Matsushita M, Ikeda M and Okado N : The cells of origin of the trigeminothalamic, trigeminospinal and trigemino-cerebellar projections in the cat. *Neuroscience* (1982) **7**, 1439-1454.
- 13) Huerta MF, Frankfurter A and Harting JK : Studies of the principal sensory and spinal trigeminal nuclei of the rat : Projections to the superior colliculus, inferior olive, and cerebellum. *J Comp*

- Neurol (1983) **220**, 147–167.
- 14) Falls WM, Rice RE and Van Wagner JP : The dorsomedial portion of trigeminal nucleus oralis (Vo) in the rat : Cytology and projections to the cerebellum. *Somatosens Res* (1985) **3**, 89–118.
 - 15) Silverman JD and Kruger L : Projections of the rat trigeminal sensory nuclear complex demonstrated by multiple fluorescent dye retrograde transport. *Brain Res* (1985) **361**, 383–388.
 - 16) Mantle-St. John LA and Tracey DJ : Somatosensory nuclei in the brainstem of the rat : Independent projections to the thalamus and cerebellum. *J Comp Neurol* (1987) **255**, 259–271.
 - 17) Phelan KD and Falls WM : A comparison of the distribution and morphology of thalamic, cerebellar and spinal projection neurons in rat trigeminal nucleus interpolaris. *Neuroscience* (1991) **40**, 497–511.
 - 18) Ikeda M and Matsushita M : Trigeminocerebellar projections to the posterior lobe in the cat, as studied by anterograde transport of wheat germ agglutinin-horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* (1992) **316**, 221–237.
 - 19) Kimoto Y, Satoh K, Sakamoto T, Tohyama M and Shimizu N : Afferent fiber connections from the lower brain stem to the rat cerebellum by the horseradish peroxidase method combined with MAO staining, with special reference to noradrenergic neurons. *J Hirnforsch* (1978) **19**, 85–100.
 - 20) Watson CRR and Switzer III RC : Trigeminal projections to cerebellar tactile areas in the rat-origin mainly from n. interpolaris and n. principalis. *Neurosci Lett* (1978) **10**, 77–82.
 - 21) Ohtsuki H, Tokunaga A, Ono K, Hasebe S and Tadokoro Y : Distribution of efferent neurons projecting to the tectum and cerebellum in the rat prepositus hypoglossi nucleus. *Invest Ophthalmol & Visual Sci* (1992) **33**, 2567–2574.
 - 22) Mesulam M-M : Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry : A non-carcinogenic blue reaction product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochem Cytochem* (1978) **26**, 106–117.
 - 23) Edwards SB, Ginsburgh CL, Henkel CK and Stein BE : Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. *J Comp Neurol* (1979) **184**, 309–330.
 - 24) Taylor AM, Jeffery G and Lieberman AR : Subcortical afferent and efferent connections of the superior colliculus in the rat and comparisons between albino and pigmented strains. *Exp Brain Res* (1986) **62**, 131–142.
 - 25) Bruce LL, McHaffie JG and Stein BE : The organization of trigeminotectal and trigeminothalamic neurons in rodents : A double-labeling study with fluorescent dyes. *J Comp Neurol* (1987) **262**, 315–330.
 - 26) Ogasawara K and Kawamura K : Cells of origin and terminations of the trigeminotectal projection in the cat as demonstrated with the horseradish peroxidase and autoradiographic methods. *Okajimas Folia Anat Jpn* (1982) **58**, 247–264.
 - 27) Arvidsson J : Somatotopic organization of vibrissae afferents in the trigeminal sensory nuclei of the rat studied by transganglionic transport of HRP. *J Comp Neurol* (1982) **211**, 84–92.
 - 28) Arvidsson J and Rice FL : Central projections of primary sensory neurons innervating different parts of the vibrissae follicles and intervibrissal skin on the mystacial pad of the rat. *J Comp Neurol* (1991) **309**, 1–16.
 - 29) Belford GR and Killackey HP : Vibrissae representation in subcortical trigeminal centers of the neonatal rat. *J Comp Neurol* (1979) **183**, 305–322.
 - 30) Jaquin MF, Mooney RD and Rhoades RW : Morphology, response properties, and collateral

- projections of trigeminothalamic neurons in brainstem subnucleus interpolaris of rat. *Exp Brain Res* (1986) **61**, 457–468.
- 31) Dräger UC and Hubel DH : Topography of visual and somatosensory projections to mouse superior colliculus. *J Neurophysiol* (1976) **39**, 91–101.
 - 32) Kassel J : Superior colliculus projections to tactile areas of rat cerebellar hemispheres. *Brain Res* (1980) **202**, 291–305.
 - 33) Mooney RD, Fish SE, Figley BA and Rhoades RW : A transient projection from the trigeminal brainstem complex to the superficial layers of the hamster's superior colliculus. *Exp Brain Res* (1991) **86**, 367–372.
 - 34) Shambes GM, Gibson JM and Welker W : Fractured somatotopy in granule cell tactile areas of rat cerebellar hemispheres revealed by micromapping. *Brain Behav Evol* (1978) **15**, 94–140.
 - 35) Shambes GM, Beermann DH and Welker W : Multiple tactile areas in cerebellar cortex : Another patchy cutaneous projection to granule cell columns in rats. *Brain Res* (1978) **157**, 123–128.
 - 36) Joseph JW, Shambes GM, Gibson JM and Welker W : Teactile projections to granule cells in caudal vermis of the rat's cerebellum. *Brain Behav Evol* (1978) **15**, 141–149.

**Distribution of efferent neurons projecting to the
superior colliculus and the cerebellar vermal lobule IX
in the spinal and principal sensory trigeminal nuclei
of the rat**

Hideaki TANAKA

Third Department of Anatomy,
Okayama University Medical School,
Okayama 700, Japan
(Director : Prof. A. Tokunaga)

Distributions of efferent neurons projecting to the superior colliculus (SC) and the posterior vermis of the cerebellum were studied in the rat trigeminal sensory nuclei by retrograde labeling with wheat germ agglutinin-horseradish peroxidase (WGA-HRP). After unilateral injection of the tracer into the SC, small to medium-sized neurons in the principal sensory (5SNPR) and spinal trigeminal nuclei (5SP) were contralaterally labeled. A large number of the labeled neurons were found in the border between the interpolar (5SPip) and the oralis subnucleus (5SPo) of 5SP and in the rostral part of 5SPo. Very few neurons were labeled in the rostral tip of the caudal subnucleus of 5SP (5SPc). Labeled neurons in the 5SNPR and 5SP were detected after WGA-HRP injection into the vermal lobule IX. The labeled neurons were densely distributed in the dorsomedial region of 5SPip and the caudal 5SPo, but less frequently in 5SNPR. No neurons were labeled in 5SPc.

Retrograde double labeling by fluorescent dyes showed that a small number of neurons in the ventral part of 5SNPR sent divergent axons to both lobule IX and SC.