

過酸化酵素法によるネコの視床髄板内核への 脳幹求心路に関する研究

岡山大学医学部第三解剖学教室（主任：川村教授，指導：新見名誉教授）

楠 瀬 昌 宏

（昭和63年4月8日受稿）

Key words：過酸化酵素，ネコ，視床，髄板内核，脳幹

緒 言

視床髄板内核は主として内髄板に含まれる細胞集団で，脳幹網様体を中心とする上行性賦活系を受け，ここから大脳皮質に広く投射するものと考えられている。

従来，髄板内核への脳幹求心路についてはGolgi法，Nauta法などを用いて研究されてきたが，最近，軸索流を利用したHRP法，オートラジオグラフ法などが用いられるようになった。髄板内核への間脳性求心路は主として視床網様核から来ることはScheibel and Scheibel¹⁾のGolgi法による研究によって実証されたが，最近ではHRP法によるJones²⁾，Steriade et al.³⁾らの詳しい研究が現われた。視床網様核と類縁の腹側外側膝状核から髄板内核への求心路はKawamura et al.⁴⁾，Weber and Harting⁵⁾らによって明らかにされた。また上丘からの求心路はNiimi et al.⁶⁾，Harting et al.⁷⁾，Graham⁸⁾，Partlow et al.⁹⁾，Kawamura et al.⁴⁾，Graham and Berman¹⁰⁾らによって研究された。脳幹網様体の上行路はNauta and Kuypers¹¹⁾のNauta法による研究に続き，軸索流法を用いてEdwards and Olmos¹²⁾，Graybiel¹³⁾，McGuinness and Krauthamer¹⁴⁾，およびRobertson and Finer¹⁵⁾が詳しく研究した。さらに中脳中心灰白質（Ruda¹⁶⁾），黒質（Hendry et al.¹⁷⁾），前庭神経核（Nagano et al.¹⁸⁾），青斑核（McBride and Sutin¹⁹⁾，Jones and Moore²⁰⁾），腕傍核（Saper and Loewy²¹⁾），小脳（Niimi et al.²²⁾，Hendry et al.¹⁷⁾）などから髄板内核への求心路も記載さ

れている。最近，Kaufman and Rosenquist²³⁾，Nakano et al.²⁴⁾らが軸索流法を用いて髄板内核への求心路を追求し，種々の新知見を得ている。

髄板内核としては通常，外側中心核（CL），中心傍核（Pc），束傍核および正中中心核が包含され（Niimi and Kuwahara²⁵⁾），人によっては内側中心核（CM）をこれに加えている。狭義の髄板内核としては外側中心核と中心傍核を指すことが多い。この論文では髄板内核としてこれらの2核と内側中心核の三つを取り扱った。

この論文はネコの外側中心核，中心傍核および内側中心核への脳幹からの求心路をHRP法（Mesulam²⁶⁾のTetramethyl benzidine法）を用いて詳しく研究したもので，特にこの求心性投射の局在性を明らかにすることに重点を置いた。なお脊髄からの求心路については実験の都合上除外した。

材 料 と 方 法

この研究には成熟した8匹のネコが用いられた。トレーサーとしては西洋わさびの過酸化酵素（HRP，Toyobo，Grade 1-C）の30%液（10% dimethyl sulfoxide または0.1—0.05% poly-L-ornithineを含む），またはWGA-HRP（Sigma VI）の5%液を用いた。Ketalar（Sankyo）のKgあたり35—40mgの腹腔内注射を行った全身麻酔のもとに，トレーサーを定位的にネコ脳の大部分は左側の，一部右側（cat 98）または正中部（cat 93）の髄板内核の種々の部に一側性に注入した。一部は1 μ lのHamiltonのマикроシリンジを用いて注入したが，一部は20—30 μ mの尖

端をもったガラスマイクロピペットを通して電気泳動的に注入した。シリンジ針またはマイクロピペットは同側から垂直あるいは同側から垂直面に対して約25°の角度で斜めに挿入し、または反対側の半球から斜めに45°の角度で挿入し、髄板内核に達した。定位手術図譜としてはReinoso-Suárez²⁷⁾のものを使用した。45~50時間の生存ののち、動物は深麻酔のもとに1% paraformaldehyde と1.25% glutaraldehyde の0.1M 磷酸緩衝液の混合液2,000mlを経心的に注入し、灌流固定を行なった。脳を頭蓋腔から摘出したのち、ブロックに切り、30%蔗糖を含む0.1M 磷酸緩衝液に入れ、4°Cで1~3日保存した。ついで全脳を50μm氷結連続切片に切截し、それらの切片の1/4をMesulam²⁶⁾のTetramethyl benzidine (TMB)法で処理し、標識細胞の位置の正確な決定のため、軽くクレシール・バイオレットで後染色した。

視床核の区分についてはNiimi and

Kuwahara²⁸⁾により、視蓋前部のそれについてはKanaseki and Sprague²⁹⁾に従った。網様体を主とする脳幹核についてはBrodal²⁹⁾, Taber³⁰⁾らの区分を参照した。終脳基底部および視床下部については主としてBleier³¹⁾に従って区分した。

所 見

Cats 30 and 28 (図1~3)

これらの例では30% HRP (0.05% poly-L-ornithine を含む) を電気泳動的に注入した。ガラスマイクロピペットは同側の大脳半球から垂直に挿入され、左側のCLに達した。注入部位はCL内に限局し、その中央よりやや前方の高さでCat 30ではCLの背側部に、Cat 28ではそれより腹側でCLの中央ないし腹側部にある。

標識細胞の分布はCat 30とCat 28で本質的な差異はない。間脳領域では標識細胞は同側性に見られ、腹側視床に標識が多いが、背側視床および視床下部では少ない。背側視床ではCL自身

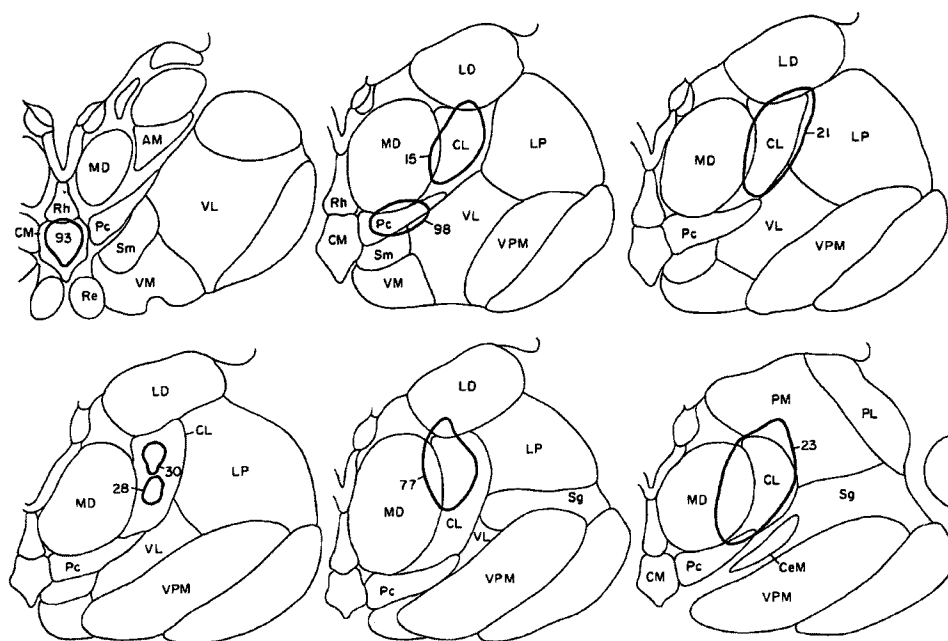
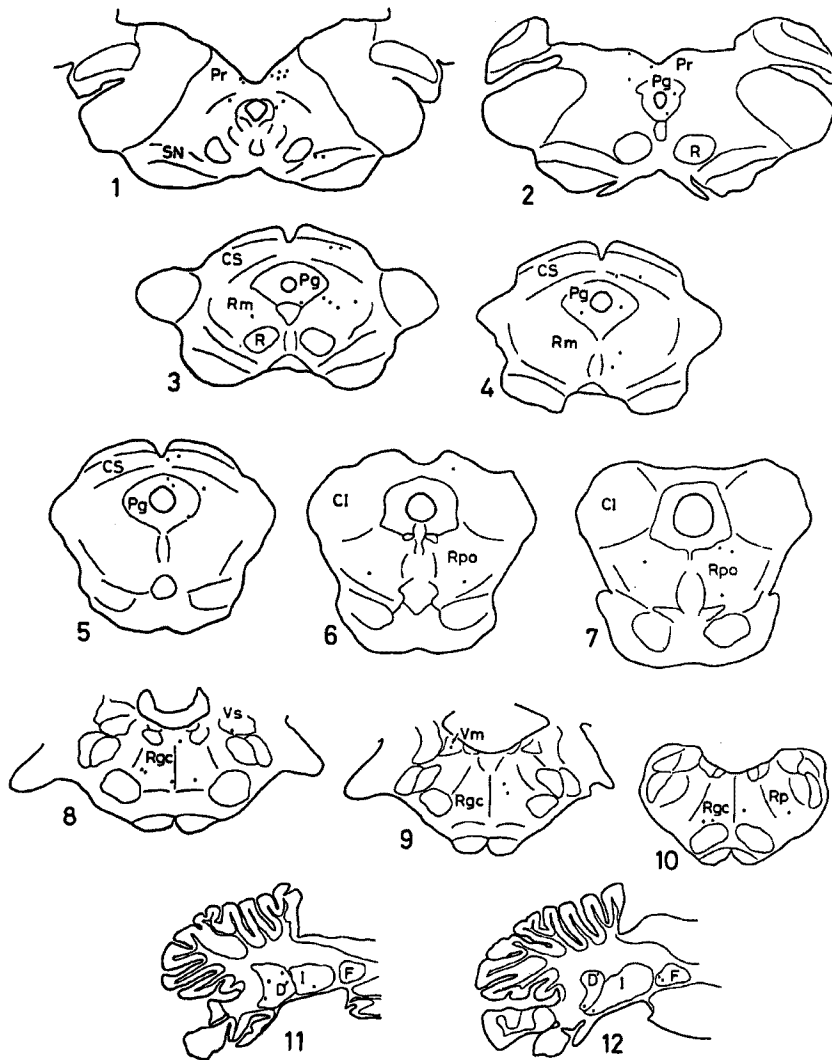


図1 視床横断面(前方から後方へ)における各実験例(番号)のHRP注入部の最大の広がり(太線)を示す線画。略字: AM, 内側前核; CeM, 正中中心核; CL, 外側中心核; CM, 内側中心核; LD, 背側外側核; LP, 後外側核; MD, 背内側核; Pc, 中心傍核; PL, 外側枕核; PM, 内側枕核; Re, 結合核; Rh, 菱形核; Sg, 膝上核; VL, 外側腹側核; VM, 内側腹側核; VPM, 後内側腹側核。



CAT 30

図2 左側視床外側中心核背側部に HRP を注入した例 (Cat 30) の脳幹横断面 (1~12, 吻側から尾側へ) における標識細胞の分布を示す。各点は1個の標識細胞に相当する。注入部位は図1参照。略字は文献の前に表示。

に少数の標識細胞が見られるほか、他の髄板内核 (Pc, 束傍核) および背内側核にはわずかの標識細胞が認められる。背側視床で注目すべきことは、内側枕核の内側部と腹内側部の背内側の部分に、かなりの数の標識細胞が確認できることである。

腹側視床では視床網様核に多数の標識細胞が

認められ、特にその前端部ないし前部の背側部に多く見られる。また後方では網様核の腹側部に多くの標識細胞が見られるが、背側外側膝状核の前端部の高さでは減少し、網様核の腹側部およびその腹内側の不確帯の部分に少数の標識細胞が認められる。後方に腹側外側膝状核が出現するとともに、網様核にも不確帯にも標識細胞

胞が見られなくなる。

腹側外側膝状核の前端部ないし前部にはかなり多くの標識細胞が認められ、特にその背内側部 (Niimi et al.²²⁾ の内層の背側部) に見られる。また少数の標識細胞は Forel 野に散在する。

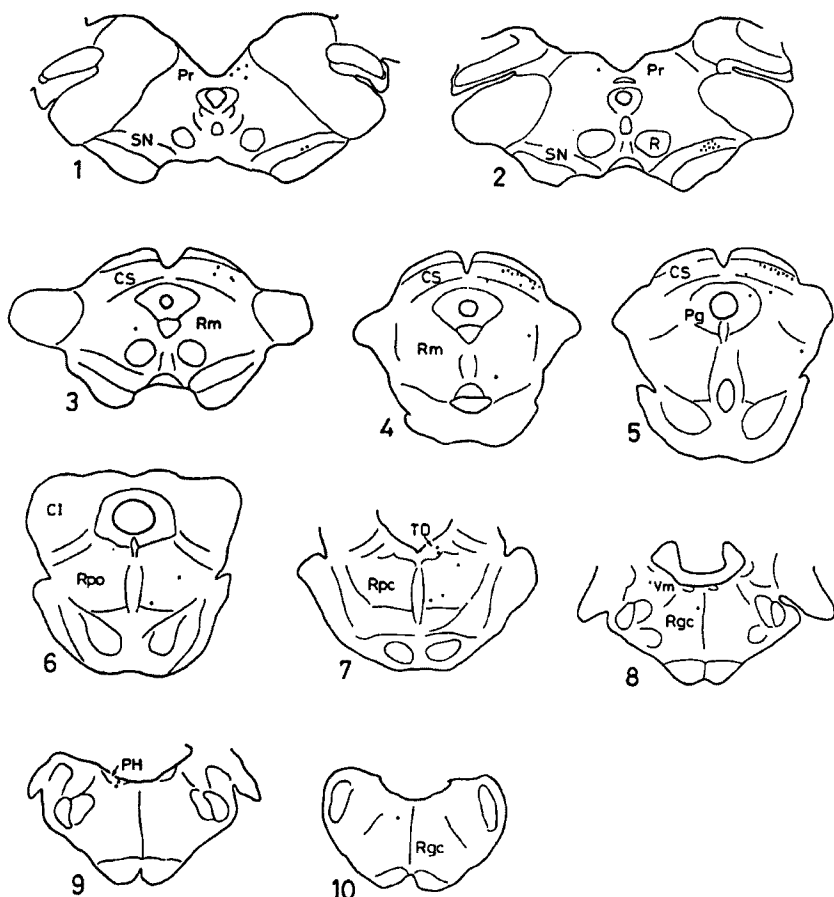
視床下部ではわずかの標識細胞が外側核、腹内側核、背内側核、後核などに見られるが、外側核では常に認められる。

視蓋前域では標識細胞は内側視蓋前核と後交連核において両側性に見られるが、反対側ではやや少ない。視索核および後視蓋前核では同側性に少数の標識細胞が見られるが、前視蓋前核

ではほとんど標識細胞が認められない。

中脳領域では Darkschewitsch 核、Cajal の間質核、赤核、脚間核などでは標識細胞が認められない。黒質ではその吻側部の網様部、特に中央部および外側部に同側性に少数の標識細胞が見られ、特に Cat 30 では少ないが、Cat 28 ではやや多い。中心灰白質では同側の外方周辺部、ことに腹外側部に少数の標識細胞が見られるが、反対側ではごくわずかで、特に Cat 28 では認められない。

上丘ではかなり多くの標識細胞が主としてその中央部に同側性に認められる。Cat 28 では標



CAT 28

図3 左側視床外側中心核腹側部に HRP を注入した例 (Cat 28) の脳幹横断面 (1~10) における標識細胞の分布を示す。

識細胞が Cat 30 におけるより多く見られる。最も標識細胞の多い層は第 3 層 (Stratum opticum) で、ついで多いのは第 4 層 (Stratum griseum medium) であるが、これより深層にもごくわずかに見られる。反対側の上丘では標識細胞は認められない。上丘における標識の層の局在では、CL 注入例では背内側核注入例よりもやや表層にずれることが注目される。

脳幹網様体では標識細胞は広い範囲に散在している。Cat 30 では Cat 28 よりも網様体に標識細胞が多少多い。中脳網様体においては同側にやや多く、反対側ではわずかで、Cat 28 では Cat 30 よりも標識細胞が少ない。上橋網様核では同側性に少数の標識細胞が散在するが、下橋網様核では両側性に見られる。また巨大細胞網様核にも少数の標識細胞が両側性に見られるが、反対側ではわずかに多い。小細胞網様核では標識細胞はほとんど見られないが、Cat 30 では同側に 1 個の標識細胞が認められた。

青斑核および腕傍核では標識が認められないが、背側被蓋核では Cat 28 において同側性にわずかの標識細胞が認められる。反対側の前庭神経内側核および同側の上核にごく少数の標識細胞が見られるが、反対側優位である。なおここで注目すべきことは、Cat 28 で反対側の舌下神経前位核に少数の標識細胞が見られることである。

小脳核では Cat 30 (背側部注入) では反対側の室頂核、中位核および歯状核のすべてに少数の標識細胞が見られるが、Cat 28 (腹側部注入) では反対側の中位核にわずかに見られるのみである。

Cats 15 and 21 (図 1, 図 3)

これらの例における HRP 注入はマイクロシリンジで定位的に行なった。すなわち同側の大脳半球からやや斜めに (垂直面に対して約 25°) 挿入し、5% WGA-HRP (Cat 15) または 30% HRP (Cat 21) を注入した。注入部位は CL の前部の高さでその大部分に及び、Cat 15 では一部背内側核、背側外側核に波及し、Cat 21 では一部背内側核、背側外側核、後外側核、外側腹側核などに及んでいる。

Cat 15 および 21 における標識所見はほぼ一致

している。背側視床では同側の CL に少数の標識細胞が見られるほか、Pc、束傍核、CM および背内側核にわずかの標識細胞が認められる。内側枕核では前述の 2 例と同様、その背内側の部分にかなり多くの標識細胞が認められる。

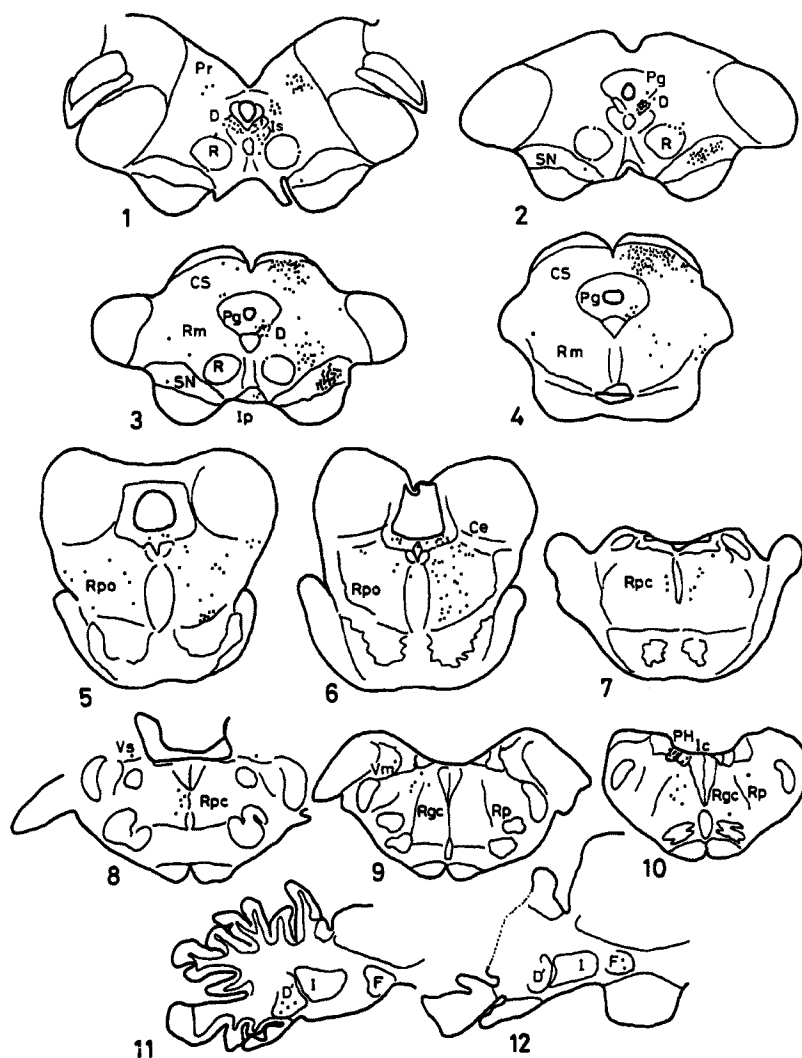
腹側視床では多数の標識細胞が視床網様核に見られ、特にその前端部ないし前部の背側部に多く見られるが、これらの例では背側外側膝状核前端部の高さで、網様核の腹側部および、その腹内側にある不確帯の部分に多く見られ、この点が前述の 2 例と多少の相違を示す。腹側外側膝状核の前端部ないし前部でも標識細胞が多く、主としてその内層の背側部に多いが、内層全体に拡がる傾向があり、腹内側方は不確帯の標識細胞に続く。これらの例においても Forel 野核に標識細胞が散在する。

視蓋前域では視索核、前および後視蓋前核において同側性にかなりの数の標識細胞が見られるが、反対側ではわずかである。内側視蓋前核ではほとんど標識細胞が認められない。後交連核では同側に少数の、反対側ではわずかの標識細胞が見られる。

赤核では標識は見られない。脚間核ではわずかの標識細胞が認められる。同側の黒質網様部の中央部および尾部では外側の部分にかなりの数の標識細胞が見られるが、反対側では少ない。中脳中心灰白質では主としてその吻側部の外方部、特に腹外側部に両側性 (同側ではやや多し) に少数の標識細胞が見られる。動眼神経核では主として同側にわずかの標識細胞が認められる。

上丘では主として同側性にその中央部ないし内側部に標識細胞が認められ、特に第 4 層に多く、ついで第 3 層にやや多く見られ、第 5 層ではわずかである。第 5 層に標識細胞が見られるのは、背内側核への注入部位の波及の影響ではないかと思われる。反対側の上丘の深層にはわずかの標識細胞が見られる。

脳幹網様体では一般に Cat 30 および 28 におけるよりも標識細胞が多い。中脳網様体ではかなりの数の標識細胞が同側性に広範囲のレベルで見られるが、反対側では少ない。上丘の高さでは標識細胞は中心灰白質の腹外側部に散在する



CAT 15

図4 左側視床外側中心核前部に HRP を注入した例 (Cat 15) の脳幹横断面 (1~12) における標識細胞の分布を示す。

が、下丘の高さではさらに腹側方に拡がり、上橋網様核の標識細胞に移行する。この核は同側性に多くの標識細胞を含むが、反対側では非常に少ない。下方に行くに従って標識細胞が少なくなり、下橋網様核では少なく、特に反対側ではわずかである。巨大細胞網様核では反対側の背側部に標識細胞がやや多く、同側ではかえって少ない。小細胞網様核においては標識細胞が

ほとんど認め難く、Cat 15で反対側にごくわずかに見られるにすぎない。青斑核では両側性にわずかの標識細胞が見られる。同側の背側被蓋核および腕傍核にはわずかの標識細胞が見られる。反対側の前庭神経内側核では少数の標識細胞が見られ、上核にも両側性にわずかの標識細胞が認められる。反対側の介在核にはわずかの標識細胞が見られる。舌下神経前位核では反対側に

少数の標識細胞が認められるが、同側ではないか、またはごくわずかである。

小脳核では反対側の歯状核に標識細胞が見られ、特に Cat 21 では非常に多い。これは注入部位が視床外側腹側核の一部に及んでいるためと思われる。室頂核では Cat 15 において反対側に少数の標識細胞が認められるが、Cat 21 では見られない。中位核には標識細胞は全く認められない。

Cat 77 and 23 (図 1)

これらの例では 30% HRP の 0.02 μ l をマイクロシリンジで CL に定位的に注入した。Cat 77 では同側の大脳から垂直に針を挿入したが、Cat 23 では垂直面に対し約 25° の角度で同側から斜めに挿入した。Cat 77 では Cat 30 と Cat 28 よりやや後方の高さで注入針が注入され、注入部位は CL の背内側部の大部分、一部背内側核の背外側部および背側外側核の腹内側部に及んでいる。CL の外側部、腹外側部、腹側部などは含まれていない。Cat 23 はさらにやや後方の高さで（背側外側膝状核の前端部）注入針は内側枕核を貫いて CL に入り、注入部位はほとんどその全域に及び、背内側核の外側部もかなり広く浸潤し、内側枕核はもちろん、ごく一部 Pc にも及んでいるが、外側腹側核には波及していない。

Cats 77 および 23 における標識所見は原則的には前の 2 例と同様であるが、全体として標識細胞が多い。間脳では標識は同側性で、背側視床では CL にかなりの数の標識が見られるほか、Pc、束傍核、背内側核などにわずかの標識細胞が見られ、CM にごくわずかの標識細胞が認められる。内側枕核の内側部およびこれに近接した腹外側部の部分には多くの標識細胞が認められる。

腹側視床では Cat 15 および Cat 21 のように視床網様核では前端部、前部の背側部のほか、後部の腹側部に多く、その腹内側にある不確帯の部分にもかなりの数の標識細胞が認められる。腹側外側膝状核には多くの標識細胞がその内層、特に背側部に見られる。Forel 野核にもわずかの標識細胞が散在する。

視床下部では外側核、腹内側核、背内側核および後核に少数の標識細胞が見られ、特に外側核では比較的多い。なお、まれに外側乳頭核で

はわずかの標識細胞に遭遇する。

視蓋前域では多くの標識細胞が同側性に出現するが、反対側でも多少の標識が見られる。同側の視蓋前域では内側、前および後視蓋前核および視索核に標識が見られるが、反対側では主として内側視蓋前核に少数見られる。前視蓋前核では標識細胞が少なく、後交連核でも標識細胞が少なく、特に反対側では認められない。

Darkschewitsch 核および Cajal の間質核では標識細胞が少なく、特に反対側では認められない。Darkschewitsch 核では Cajal の間質核より比較的多くの標識細胞が出現する。赤核の内部には標識細胞は認められないが、外側縁部にわずかの標識細胞が見られることがある。同側の黒質では標識細胞はその網様部の中央部および外側部に多く現われるが、反対側ではごく少ない。脚間核には Cat 23 で同側性にわずかの標識細胞が見られるが、これも背内側核への注入波及の影響ではないかと思われる。中心灰白質では恒常的に両側性に標識細胞が見られるが、反対側では少ない。なお標識細胞は主としてその腹外側部と背外側部に見られる。しかし背外側部の標識は背内側核への注入波及の影響があるものと思われる。

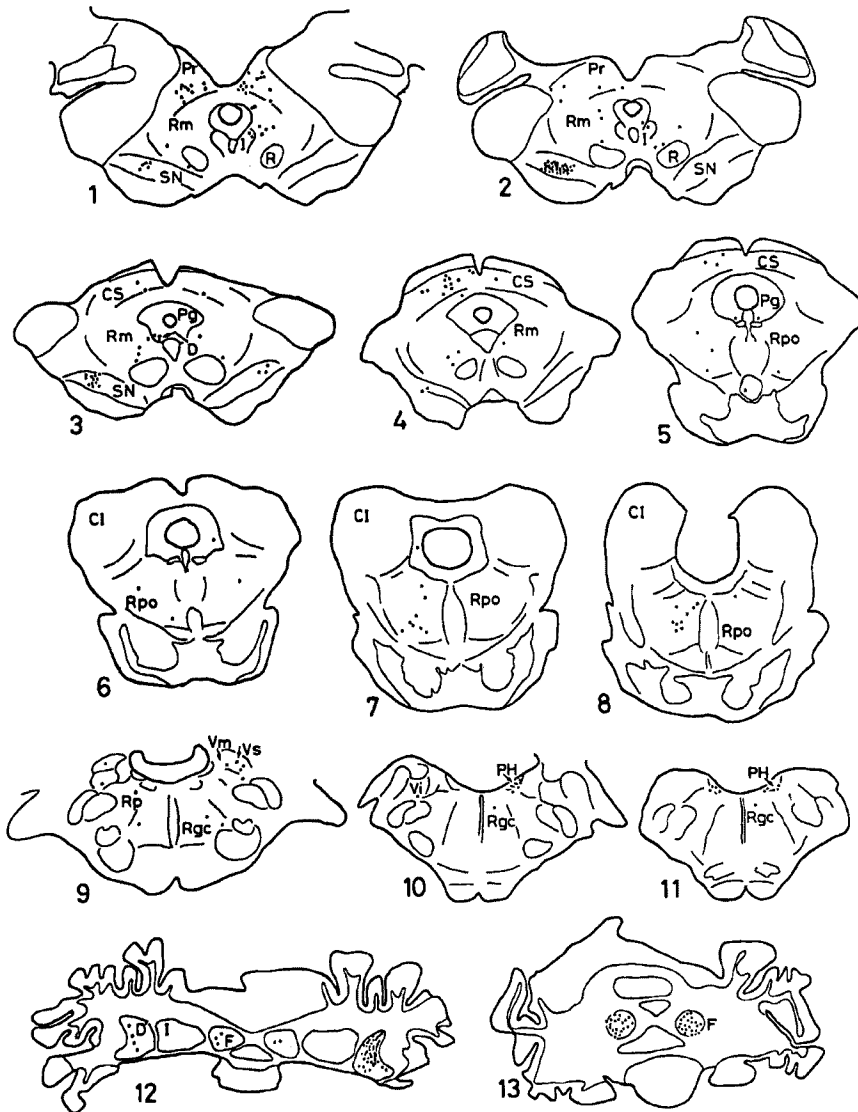
上丘では同側の第 3、第 4、第 5 および第 6 層に見られ、特に第 5 および第 6 層に多く、深層では内側方に広がる。反対側では深層にごく少数の標識細胞が見られるのみである。このように同側の上丘深層に標識細胞が多くなるのは、背内側核への注入波及の影響と思われる。

脳幹網様体ではこれらの例でも標識細胞は豊富に見られ、広い範囲に分布している。中脳網様体では同側性にかなりの数の標識細胞が散在し、反対側にも少数見られる。上橋網様核では標識細胞が多く、反対側にもわずかに認められる。下橋網様核ではやや数が減るが、反対側では多少多くなり、同側と同じか、またはわずかに多い。巨大細胞網様核では標識細胞は反対側にやや多く、同側では少ない。この核では標識細胞は主としてその背内側部に限局する傾向がある。小細胞網様核ではごくわずかの標識細胞が反対側で見られる。青斑核ではわずかの標識細胞が両側性、特に同側性に比較的多く認められ

るが、背内側核への注入波及の影響ではないかと考えられる。背側被蓋核ではごく少数の標識細胞が同側性に見られる。腕傍核ではわずかの標識細胞が同側性に認められる。前庭神経内側核および上核の標識は Cat 15 および 21 と同様であるが、Cat 23 では下核にもごくわずかの標識細胞が見られる。この例では注入が CL のみなら

ず、Pc に及んでいるためではないかと思われる。舌下神経前位核では反対側に少数の標識細胞が見られ、同側にもわずか見られる。

小脳核においては室頂核に両側性に少数の標識細胞が見られ、歯状核では反対側にかなりの数の標識細胞が認められるが、同側ではほとんど見られない。特に Cat 77 では反対側の歯状核



CAT 98

図5 右側視床中心傍核に HRP を注入した例 (Cat 98) の脳幹横断面 (1~13) における標識細胞の分布を示す。

に多いが、注入部位の外側腹側核と Pc への波及はない。後述のように、Pc 注入例 (Cat 98) では歯状核に多数の標識細胞が出現する。

Cat 98 (図 1, 図 5)

5% WGA-HRP を電気泳動的に Pc に注入した。ガラスマイクロピペットは反対側の大脳半球から斜めに挿入され、右側の Pc に達している。注入部位は視床の前部の高さで Pc にあり、背内側核腹側部、内側下核、外側腹側核などに多少浸潤が及んでいる。

この例においても同側の間脳では上述の CL 注入例と原則的に同様の標識を示す。背側視床では Pc のほか、他の髄板内核では CL、束傍核などにわずかの標識細胞が認められ、CM および菱形核にも標識細胞が少数認められる。また外側手綱核にもわずかの標識細胞が見られる。この例では内側枕核に標識が見られないのが特異である。

腹側視床においては視床網様核の前端部ならびに前部の背側部および後部の腹側部およびその腹内側にある不確帯に多くの標識細胞が見られる。また腹側外側膝状核、特にその内層の背側部にも標識細胞が見られるが、CL 注入例よりもやや少ない。これに反して Forel 野核では標識細胞は CL 注入例よりもかなり多く散在するのが注目される。

視床下部では CL 注入例、特に Cat 77 と Cat 23 と同様の各視床下部核にわずかの標識細胞が認められるが、この例では背内側核では他核よりもわずかに多い。

視蓋前域では両側の前、後および内側視蓋前核ならびに視索核に標識細胞が見られるが、反対側ではわずかで、後視蓋前核ではほとんど見られない。後交連核では両側に少数の標識細胞が認められるが、反対側ではわずかである。Darkschewitsch 核は両側性、Cajal の間質核では反側性にわずかの標識細胞が見られる。黒質では同側の網様部の中央部および尾側に標識細胞が非常に多いが、反対側では少ない。赤核および脚間核には標識は見られない。中心灰白質では両側にわずかの標識細胞がその外方に散在する。同側の上丘では標識細胞が比較的多く、主として第 3、第 4 および第 5 層に見ら

れ、特に第 4 層に多いが、反対側では第 4 および第 5 層にわずかに見られる。

脳幹網様体でも CL 注入時と原則的に同様に、同側の中脳網様体および上橋網様核に標識細胞が多く、反対側では少ない。下橋網様核および巨大細胞網様核では同側、反対側とも標識細胞が少ない。

同側の青斑核、腕傍核などにはわずかの標識細胞が見られるが、背側被蓋核には認められない。前庭神経内側核では少数の標識細胞が反側性に、上核では両側性に見られる。またごくわずかの標識細胞が反対側の下核に認められる。反対側の舌下神経前位核では標識細胞が多いのがめだつが、同側ではやや少ない。介在核では反対側にわずかの標識細胞に遭遇する。

小脳では標識細胞が多く、特に反対側の室頂核および歯状核に多く、同側にもやや多く見られるが、中位核では反対側にわずか認められる。このように Pc 注入例では小脳に標識細胞が多いことは、本来的に多いのか、あるいは外側腹側核への注入部位の波及によるものかは断定できない。外側腹側核注入例 (Cat 111) では反対側の歯状核と一部中位核に見られるのみで、室頂核では少ない (小野, 未発表)。Pc 注入例では CL 注入例よりも小脳核の標識は多いことは確実と思われる。WGA-HRP を小脳核に注入して順行性標識を追求した例でも CL より Pc の方に標識終末がやや多い (小野, 未発表)。

Cat 93 (図 1, 図 6)

この例は CM 注入例である。5% WGA-HRP をこの核に電気泳動的に注入した。ピペットは Cat 98 のように反対側の大脳半球から斜めに (垂直面に対し約 45°) 挿入し、CM の正中部に達している。この核における注入部位は視床の前部の高さで、ほぼこの核内に限局し、ごくわずかに菱形核に及んでいる。

この例における標識所見は CL、Pc 注入例における所見とかなり異なった所見を示す。

間脳では一般に標識細胞が少なく、特に背側視床ではほとんど全く見られないが、腹側視床では視床網様核に多数の標識細胞が認められる。特に網様核の前端部の腹側部に多く、背側部に多く見られる CL、Pc 注入例とは対照的である。

CM 注入例では不確帯に少数の標識細胞があるが、腹側外側膝状核に標識がないことが注目される。CM 注入例ではしかし内側膝状体の腹側核 (Kuhlenbeck³³⁾) すなわち脚上核 (Morest³⁴⁾) に少数の標識細胞が見られる。また Forel 野核にもわずかの標識細胞が認められる。

視床下部においてはほとんど標識細胞が認められないが、外側乳頭核にのみ少数の標識細胞が見られる。

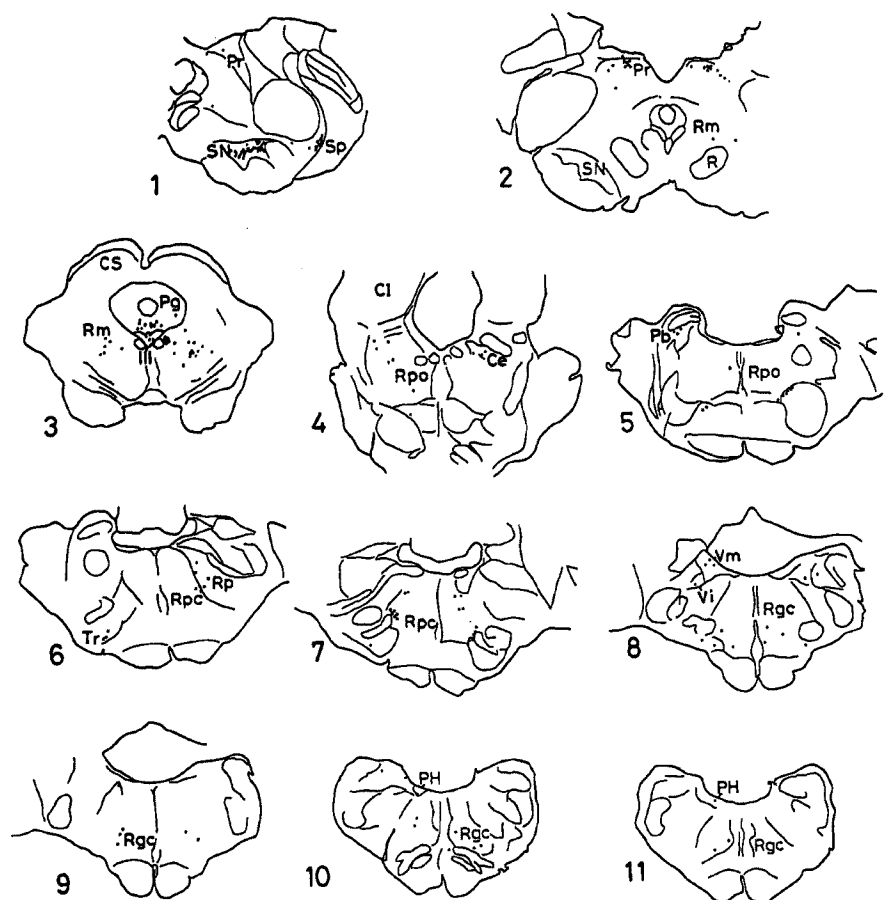
視蓋前域では後視蓋前核、視索核などにかなり多くの数の標識細胞が見られ、内側視蓋前核、前視蓋前核などではほとんど見られない。後交連核では少数の標識細胞が認められる。

Darkschewitsch 核, Cajal の間質核, 脚間核

および赤核には標識細胞が見られないが、黒質には多く、特にその前部の高さで網様部の中央部および外側部に見られる。

中心灰白質には標識細胞はやや多く、特にその腹側部に見られる。動眼神経核にはわずかの標識細胞が見られる。注目すべきことは上丘に全く見られないことである。

脳幹網様体にはかなり多くの標識細胞が認められ、中脳網様体では上丘吻側部のレベルで多く、しかも赤核の背外側に多い。上橋網様核では少数の標識細胞が主としてその外側の部分に散在する。下橋網様核では標識細胞が非常に少なく、その外側部にわずかに見られるのみである。巨大細胞網様核では標識細胞がやや多く、



CAT 93

図6 視床内側中心核に HRP を注入した例 (Cat 93) の脳幹横断面 (1~11) における標識細胞の分布を示す。

主としてその腹外側ないし外側の部分に多く見られる。小細胞網様核では少数の標識細胞が見られるが、CL, Pc 注入例よりも比較的多く見られる。

青斑核に少数の標識細胞が認められる。この例では背内側核への注入部の波及はないので、この核がCMに少数の線維を送ることは可能と思われる。また背側被蓋核、腕傍核などにもわずかの標識細胞を認める。

前庭神経内側核および上核には少数の標識細胞が認められる。顔面神経核、台形体核などにも少数の標識細胞が見られ、CL および Pc 注入例とは大差がある。また舌下神経前位核、介在核、オリブ前核などにもわずかの標識細胞が認められる。CM 注入例では小脳に全く標識が認められないことは注目される。

考 案

視床髄板内核への HRP 注入によって同側の各視床核が標識を示すが、注入部位の他核への波及の問題、針の途中における漏れの問題があり、所見の分析はかなり困難である。すべての注入例において背内側核に標識が見られる。かなり多くの例で背内側核に注入部位が波及しているので、背内側核から髄板内核への線維の存在を確証するのは困難であるが、注入がCLに局限した例においても背内側核に標識が見られることは、背内側核への線維があることを示すものと思われる (Cat 30と Cat 28)。しかしCM注入例では背内側核に標識が見られない。

CL 注入例においては、正中中心核を除く他の髄板内核が標識され (核間結合)、またCLの核内にも標識が見られる (核内結合)。Pc 注入例ではほぼ同様であるが、CM、菱形核、外側手綱核などにおける標識が特に注目される。CM 注入例においては他の髄板内核は全く標識を示さない。

髄板内核への HRP 注入によって、背側視床のうちでは内側枕核の標識が最も注目される。すべてのCL注入例で内側枕核内側部およびそれに近い腹外側部の一部にかなりの数の標識細胞が出現する。CL 内に注入が局限した例においても標識が見られ、内側枕核がCLに線維を送ることは確実と思われる。Kaufman and Rosenquist²³⁾

も枕核のCL, Pc への投射を記載している。しかし内側枕核がPc, CM 注入例で標識を示さないのが注目される。

視床網様核にはCL, Pc への HRP 注入例で非常に多数の標識細胞が見られ、特にその前端部、前部の背側部に見られ、また Kawamura et al.⁴⁾ が指摘したように網様核の後部、特に腹側外側膝状核前部の腹内側にある部分、ならびに不確帯に認められる。しかしCM注入例では網様核の前端部の腹側部に多数の標識細胞が出現し、CL, Pc 注入例とは大差を示し、網様核の髄板内核への投射の局在性を示唆する。視床網様核は汎性視床投射核の一つとして皮質に広汎に投射するといわれたが、これはむしろ背側視床に線維を送ることが Scheibel and Scheibel¹¹⁾ によって Golgi 法を用いて確認された。その後、この投射は軸索流法を用いて研究された (Jones²⁾, Steriade et al.³⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾)。Steriade et al.³⁾ は中心正中核への HRP 注入例をも記載しているが、彼らの所見からその核への投射細胞は視床網様核の前端部ではCLとCMへの投射細胞の間にあると思われる。

著者の HRP 実験でもCLおよびPcにHRPを注入すると、腹側外側膝状核に標識細胞が多数出現する。これらは主として同側の内層の背側部 (Niimi et al.³⁰⁾) に見られ、反対側にも少しあり、Kawamura et al.²³⁾ の所見に一致する。彼らによると、視蓋前域や上丘に HRP を注入すると、標識は腹側外側膝状核の外層 (小細胞性) に局限するという。Irle et al.³⁰⁾ は背内側核も腹側外側膝状核から線維を受けるというが、Ono and Niimi³²⁾ によってこれは否定されている。著者の実験例ではCMは腹側外側膝状核から線維を受けない。CMへのHRP注入例では内側膝状体腹側核 (Kublenbeck³³⁾) または脚上核 (Nucleus suprapeduncularis, Morest³⁴⁾) に標識細胞が認められる。

視床下部の各核から髄板内核への投射については従来あまり関心が払われていない。著者のCL, Pc への HRP 注入例では同側の視床下部の背内側核、腹内側核、後核、外側核にわずかの標識細胞が現われる。これらのうち、外側核における標識細胞が比較的多いように思われる。

視床背内側核へのHRP注入によっても外側核に少数の、他の核ではわずかの標識細胞が見られるが(Ono and Niimi^{32),37)}、視床背内側核への注入部位の波及を考慮しても、視床下部核からCL, Pcへの投射はわずかながらあるものと思われる。鈴木³⁸⁾はネコの視床下部腹内側核破壊例でPcに少数の変性終末を認めている。Nakano et al.²⁴⁾もHRPのCL注入例で視床下部の外側核に少数、腹内側核にわずかの標識細胞を見ている。著者のCM注入例では視床下部核に標識が見られないが、外側乳頭核に少数の標識細胞が見られる。

視蓋前域の髄板内核への投射については以前から報告があり、CLおよびPcは視蓋前域から両側性に投射を受けると考えられている(Benevento et al.³⁹⁾, Berman⁴⁰⁾, Itoh⁴¹⁾, Weber and Harting⁵⁾, Graham and Berman¹⁰⁾。最近Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾らはHRP法を用いてこの投射を証明している。著者の所見でも視蓋前域からCL, Pcへの投射はやや著明で、CL, Pcは内側、後および前視蓋前核、後交連核などから同側性にかなりの線維を受け、内側視蓋前核、後交連核からは反側性にわずかの線維を受けることが認められた。なおPcへの投射は前視蓋前核から比較的多いことが注目され、またPcはこの核から反側性にも線維を受ける。Nakano et al.²⁴⁾は内側視蓋前核、視索核、時に前視蓋前核のみにHRP標識を見ているが、Graham and Berman¹⁰⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾らは後交連核を含むほとんどすべての視蓋前核に標識を認めており、著者の所見はこれに近い。

著者の所見によると、CL, PcへのHRP注入例の大部分でDarkschewitsh核およびCajalの間質核に主として同側性に少数の標識細胞が現われ、前者の方が標識が比較的確明である。これらの核には注入が非常に限局した例(Cat 30, 28)では標識細胞は認め難いが、他の例では注入量の大小にかかわらず同じように標識が現われる。これらの核は背内側核には線維を出さないで(Ono and Niimi³²⁾、背内側核への浸潤の大小にかかわらず恒常的に標識が現われるものと思われる。元来これらの核の細胞数は少な

いので、CLに限局した小さい注入例では標識が現われ難いものと思われる。

赤核には著者の例では標識が見られない。例によっては赤核の周囲に1~2箇の標識細胞が見られることがあるが(Cats 15, 23)、赤核内には認められない。

従来、中脳中心灰白質が髄板内核に投射することはHRP法(Kawamura et al.⁴⁾, Velanos and Reinoso-Suárez²⁷⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾およびオートラジオグラフ法(Ruda¹⁶⁾で証明されている。著者の所見ではこの投射は両側性であるが、同側優位で、主として中心灰白質の外方周辺部に標識細胞が見られ、特に腹外側部に多い。背外側部にも標識細胞が少数見られるが、これは注入部位が背内側核に波及した影響であろうと思われる(Ono and Niimi³²⁾。CM注入例では標識が中心灰白質の腹側部に限局する傾向があり、その腹側の動眼神経核にも標識がわずかに見られる。動眼神経核の標識はCats 15, 21, 77でも少数認められ、同側優位で、反対側にわずかに見られるか、または欠除する。

中心灰白質の腹外側部は脊髓視床路を受けることはすでにNauta法によって証明されている(Niimi et al.⁴²⁾, Boivie⁴³⁾。しかもこの部がさらに髄板内核に投射することは注目される。

黒質から視床への投射のおもな終止部は内側腹側核であることは従来から知られている(Afifi and Kaelber⁴⁴⁾。その後この投射は髄板内核にも終わることが報告された(Hendry et al.¹⁷⁾, Velanos and Reinoso-Suárez⁴⁵⁾。最近のHRP法による研究は黒質網様部が両側性に(同側優位)CL, Pcに投射するという(Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾。

著者もCL, Pc, CM注入例で同側の黒質の網様部に、その上部では中央部、より下方では外側部にかなりの数の標識細胞を認めたが、反対側ではわずかで、特にCLに限局した例では見られない。一般にCLの背側部注入では腹側部注入よりも標識細胞が少ない傾向があり、またPc注入例では多い。注入部が背内側核へ波及した例では黒質の標識細胞はやや多い。従来、背内側核注入例ではCL注入例よりも黒質の標識細胞

表1 視床髄板核へのHRP注入による脳幹における標識細胞の分布。括弧なしの符号は注入側、括弧内の符号は反対側を示す。略字は考案の前の略字解参照(—, 標識細胞なし; ±, わずか; +, 少数, #, 中等度; ##, 多数)。

NUCLEI CATS	Pr	NCP	D	Is	Pg	III	SN	Ip	CS	Rm	Rpo	Rpc	Rgc
30	+(+)	±(±)	—	—	±(±)	—	±(±)	—	+(-)	±(±)	±(±)	±(±)	±(+)
28	+(±)	±(-)	—	—	±(-)	—	+(-)	—	#(-)	±(±)	±(-)	±(±)	±(±)
15	#(±)	+(±)	+(±)	+(±)	+(±)	±(-)	#(±)	±(-)	##(±)	#(±)	#(±)	+(±)	±(+)
21	#(±)	+(±)	±(±)	±(±)	+(±)	±(±)	+(±)	—	#(±)	#(±)	#(-)	+(±)	±(+)
77	+(±)	+(-)	±(-)	±(-)	+(±)	—	+(-)	—	##(±)	+(±)	#(±)	+(±)	+(+)
23	#(±)	+(-)	+(-)	±(-)	+(±)	—	#(±)	±(-)	##(±)	+(±)	+(-)	±(+)	±(+)
98	+(+)	±(±)	±(±)	-(±)	±(±)	—	##(±)	—	#(±)	#(+)	#(±)	±(±)	±(±)
93	#	+	—	—	#	±	#	—	—	+	+	±	+

NUCLEI CATS	Rp	Ce	TD	Pb	V	VII	Tr	Pro	PH	Ic	F	I	D'
30	—	—	—	—	±(±)	—	—	—	—	—	-(±)	-(±)	-(+)
28	—	—	±(-)	—	±(±)	—	—	—	-(±)	—	—	-(±)	—
15	-(±)	±(±)	+(-)	±(-)	±(±)	—	—	—	±(+)	-(±)	-(±)	—	-(+)
21	—	±(±)	±(-)	±(-)	±(±)	—	—	—	±(±)	—	—	—	-(#)
77	—	±(±)	±(-)	—	±(±)	—	—	—	—	—	±(±)	—	-(#)
23	-(±)	±(-)	—	±(-)	±(+)	—	—	—	±(+)	—	±(±)	-(±)	±(±)
98	—	±(-)	—	±(-)	±(+)	—	—	—	+(#)	-(±)	#(##)	-(±)	+(##)
93	±	±	±	±	+	+	+	±	±	±	—	—	—

が多いことが指摘されている(Ono and Niimi³²⁾).

脚間核はCL, Pc, CMへのHRP注入例では標識を来たさない。しかし背内側核へ注入が波及した少数の例では同側の脚間核にごくわずかの標識細胞が見られる。この核は背内側核注入例では著明な標識を示し、特に背内側核の内側部注入時には著しい(Ono and Niimi³²⁾).

上丘が髄板内核に投射することは従来から承認されている(Niimi et al.⁶⁾, Graham¹⁰⁾, Kawamura et al.⁴⁾). 著者の所見によると, CL, PcにHRPを注入したさいには上丘の主として中間層, すなわち第3層および第4層に両側性(同側性優位)に標識が見られる。このことはGraham and Berman¹⁰⁾, Nakano et al.²⁴⁾らの所見とほぼ一致している。正中中心核注入例では上丘の深層に標識が見られ(McGuinness and Krauthamer¹⁴⁾), また背内側核注入によっても上丘の深層に標識が見られるという(Benevento and Fallen⁴⁶⁾, Ono and Niimi³²⁾). Kaufman and Rosenquist²³⁾はCL注入例で第3層と第4層のほか, さらに深層まで標識を認めているが, 著者の例でも注入が背内側核に及ぶと深層にも標識が現われる。Harting et al.⁷⁾のオートラジオグラフ法による研究では上丘深層は主として

前腹側核, 外側枕核, 背内側核, 束傍核などに投射し, 浅層は外側枕核, 下枕核, 背側および腹側外側膝状核に投射するという。

従来, 上丘の浅層は視覚性で, 深層は多重感覚性であるといわれた(Benevento and Fallen⁴⁶⁾). 著者はこのほか, 両者の中間に中間層を区別し, これを髄板内核, 特にCLに投射する連合性の層と考えたい。

視床髄板内核は脳幹網様体から豊富な線維を受けることはNauta法によって確認され(Nauta and Kuypers¹¹⁾), さらに最近は軸索流法を用いた精密な研究が行われた(Edwards and Olmos¹²⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾).

著者のCLへのHRP注入例では, 脳幹網様体は中脳から延髄まで広く両側性に標識細胞が現われる。中脳網様体では同側性にかなり多くの標識細胞が現われるが, 反対側では少ない。Pc注入例ではCL注入例に比し延髄網様体, 特に巨大細胞網様核では標識細胞が少ないのが特徴的である。背内側核注入例では網様体の吻側部, すなわち中脳網様体, 上橋網様核では標識が見られるが, 尾方では標識が見られない(Ono and Niimi³²⁾). 従って脳幹下部では背内側核に注入

部位が波及した CL 注入例でも背内側核の影響はほとんどないものと思われる。なお、CL の背側部注入 (Cat 30) では腹側部注入 (Cat 28) よりも脳幹網様体の標識細胞が多いことが注目される。

著者の CL への HRP 注入例では上橋網様核の方が下橋網様核よりも標識細胞が多い傾向がある。Robertson and Feiner¹⁵⁾ のオートラジオグラフ法による所見では、下橋網様核の方が多く髄板内核に投射するという。下橋網様核の細胞が側枝が多いため標識しがたいのか、HRP が遠い起始細胞まで達し難いものかについてははわからずに断定しがたい。

著者の網様体に関する所見は、最近の軸索流法を用いた研究者のそれに原則的には一致する (Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾。著者の所見のうち特に注目すべきことは、巨大細胞網様核に標識が両側性に見られるが、反対性の標識が同側性のそれよりも CL, Pc 注入の全例において強いことである。

小細胞網様核は髄板内核に線維を送らないことは従来から考えられていた (Nauta and Kuypers¹¹⁾)。著者の所見も CL, Pc 注入例で標識がこの核にほとんど見られないことが確認された。

CL, Pc, CM 注入の多くの例で青斑核に主として同側性に少数の標識細胞が出現する。しかし CL に注入が限局した例 (Cats 30, 28) では認められず、背内側核への浸潤のある例に認められる。背内側核、特にその外側部へ HRP が注入されると、多数の標識細胞が青斑核に出現する (Velanos and Reinoso-Suárez⁴⁵⁾, Ono and Niimi³²⁾)。これらのことから、CL, Pc が青斑核から線維を受けることは疑わしく、青斑核に標識が出るのは、HRP の背内側核への浸潤によるのではないと思われる。青斑核が髄板内核に投射することは McBride and Sutin¹⁹⁾, Jones and Moore²⁰⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾ が記載し、特に Nakano et al.²⁴⁾ は比較的多くの標識細胞を青斑核に認めている。

著者の髄板内核注入の大部分の例で同側の背側被蓋核にわずかの標識細胞が見られるが、Pc

注入例では認められない。背側被蓋核 (Gudden) の髄板内核への投射に関しては従来ほとんど記載がないが、Velanos and Reinoso-Suárez⁴⁵⁾ は CL 注入の 1 例でこの核の標識を記載している。

著者の所見によると、髄板内核 (CM を含む) への HRP 注入の多くの例で、同側の腕傍核にわずかの標識細胞が認められる。この核は背内側核注入例では認められず (Ono and Niimi³²⁾)、髄板内核に投射するものと思われる。Saper and Loewy²¹⁾ はオートラジオグラフ法を用いてこの核が広く髄板内核 (CM を含む) に投射することを認めた。Velano and Reinoso-Suárez⁴⁴⁾ は CL 注入例において腕傍核に標識を認めている。

髄板内核への HRP 注入で両側性に前庭神経核に標識が出ることは多くの人によって報告されている (Kotchabhakdi et al.⁴⁷⁾, Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾)。著者の所見によると、髄板内核、特に CL と Pc への HRP 注入で恒常的に標識を来す前庭神経核は内側核と上核で、内側核は反対性、上核は両側性で同側優位に標識が見られる。Pc 注入例でも CL 注入例と同様、内側核と上核に標識が認められるが、下核 (反対性) にもごくわずかに標識細胞が見られる。CM 注入例では内側核と下核に標識細胞が少数認められる。このように前庭神経核ではすべての実験例 (CL, Pc, CM 注入例) で標識が見られ、視床背内側核注入では標識されない (Ono and Niimi³²⁾)、この核の髄板内核への投射は確実であると思われる。最近 Nagano et al.¹⁸⁾ はラットを用い軸索流法で前庭視床路を研究し、CL への求心路は反対側の内側前庭神経核と同側の上前庭神経核から出るという。

なお三叉神経脊髄路核、特に中位核と下核が髄板内核に投射することは知られている (Stewart and King⁴⁸⁾, Kawamura⁴⁹⁾)。しかし著者の HRP 所見ならびに最近の HRP を用いた研究ではこの投射は証明されていない (Kaufman and Rosenquist²³⁾, Nakano et al.²⁴⁾)。

CM 注入例で、顔面神経核、台形体核、オリブ前核などに少数の標識細胞が認められるが、CL, Pc 注入例では認められない。

舌下神経前位核が髄板内核への HRP 注入で

標識を示すことは Katchabhakdi et al.⁵⁰⁾によって初めて報告された。著者の例では CL, Pc, CM 注入のすべての例で両側性（反対側優位）に標識が見られた。

介在核では大部分の CL 注入例で標識が認められていない。著者の例では Cat 15 (CL) および Cat 98 (Pc) および Cat 93 (CM) で反側性にごくわずかの標識細胞が認められた。

小脳核が髄板内核に投射することは Thomas et al.⁵¹⁾, Cohen et al.⁵²⁾らが示唆し、Niimi et al.²²⁾が Nauta 法で詳しく研究し、小脳核のいずれの核も両側性に髄板内核（同側わずか）に投射することを証明した。著者の所見によると、髄板内核 (CL, Pc) に HRP を注入すると、標識は室頂核、中位核および歯状核のすべてにあらわれ、特に歯状核に多い。大部分は反側性であるが、ごくわずかも同側にも出現する。Pc 注入例では CL 注入例よりも小脳核の標識が強く、反対側のみならず、同側にも少数の標識細胞が現われるが、中位核では反対側にわずか認められるが、同側には見られない。この例は注入部位が腹側の外側腹側核に波及しているが、この外側腹側核の部分は小脳からの線維の多くが終わる部位である (Sugimoto et al.⁵³⁾)。従ってこの例で小脳核の標識細胞の多いのは外側腹側核への波及の影響もあることはたしかである。しかし小脳核へ WGA-HRP を注入した例で順行性終末標識を検べると、終末標識は CL よりも多少 Pc に多く見られるという (Ono, 未発表)。またこの例で、CL における終末標識は背内側部に多いというが、その点、著者の例でも CL の背側ないし背内側部に HRP を注入した場合には標識細胞が多い傾向が認められる。Velanos and Reinoso-Suárez⁴⁴⁾は Pc 注入例では CL 注入例よりも小脳核（反対側）に標識細胞が多いという。

なお髄板内核は脊髄から脊髄視床路を受ける

ことは従来知られているが (Mehler et al.⁵⁴⁾, Niimi et al.⁴²⁾), この論文では特に取り扱っていない。

総 括

著者は西洋わさびの過酸化酵素 (HRP) 法を用いてネコの脳幹から視床髄板内核への求心路を研究して次のような結論を得た。外側中心核および中心傍核への HRP 注入は同側の種々の間脳核に標識を来す。背側視床においてやや多くの標識細胞が見られるのは内側枕核と髄板内核である。また腹側視床では多数の標識細胞が視床網様核および腹側外側膝状核に見られるのは注目される。不確帯および Forel 野核では少数の標識細胞が含まれる。視床下部では背内側核、腹内側核、後核および外側核にわずかの標識細胞が見られる。間脳よりも尾方の脳幹核では標識は両側性で、多くは同側優位である。いくつかの標識細胞は視蓋前核群、中脳中心灰白質および黒質網様部に見られるが、Darkschewitsch 核および Cajal の間質核ではごくわずかである。多数の標識細胞は上丘、特に第 3 層と第 4 層に認められる。かなり多くの標識細胞は脳幹網様体の全域に分布しているのが見られる。ここで強調すべきことは、網様体の大部分では両側性で同側優位に標識が現われるが、巨大細胞網様核では反対側優位に標識細胞が出現することである。わずかの標識細胞は同側の背側被蓋核および腕傍核に見られ、また少数の標識細胞は両側の舌下神経前位核に認められる。また両側、特に反対側の小脳核（室頂核、中位核、歯状核）にはかなりの数の標識細胞が見られる。

内側中心核への HRP 注入例では外側中心核および中心傍核への注入例とやや異った標識細胞の分布を示す。特に背側視床、視床下部（乳頭核を除く）、上丘、小脳核などに標識細胞が見られないことは注目される。

略字解 (図 2~6)

III	Nucleus n. oculomotorii	動眼神経核
VII	Nucleus n. facialis	顔面神経核
Ce	Nucleus loci cerulei	青斑核

CI	Colliculus inferior	下丘
CS	Colliculus superior	上丘
D	Nucleus Darkschewitschi	グルクシェビッチ核
D'	Nucleus dentatus	歯状核
F	Nucleus fastigii	室頂核
I	Nucleus interpositus	中位核 (小脳)
Ic	Nucleus intercalatus	介在核
Ip	Nucleus interpeduncularis	脚間核
Is	Nucleus interstitialis (Cajal)	間質核 (カハール)
NCP	Nuclei commissurae posterioris	後交連核
Pb	Nucleus parabrachialis	腕傍核
Pg	Substantia grisea centralis	中心灰白質
PH	Nucleus prepositus hypoglossi	舌下神経前位核
Pr	Nucleus pretectalis	視蓋前核
Pro	Nucleus preolivaris	オリブ前核
R	Nucleus ruber	赤核
Rgc	Nucleus reticularis gigantocellularis	巨大細胞網様核
Rm	Formatio reticularis mesencephali	中脳網様体
Rp	Nucleus reticularis parvocellularis	小細胞網様核
Rpc	Nucleus reticularis pontis caudalis	下橋網様核
Rpo	Nucleus reticularis pontis oralis	上橋網様核
SN	Substantia nigra	黒質
Sp	Nucleus suprapeduncularis	脚上核
TD	Nucleus tegmenti dorsalis	背側被蓋核
Tr	Nuclei trapezoidales	台形体核
V	Nuclei n. vestibularis	前庭神経核
Vi	Nucleus vestibularis inferior	前庭神経下核
Vm	Nucleus vestibularis medialis	前庭神経内側核
Vs	Nucleus vestibularis superior	前庭神経上核

文 献

- 1) Scheibel ME and Scheibel AB : The organization of the nucleus reticularis thalami : A Golgi study. Brain Res (1966) 1, 43—62.
- 2) Jones EG : Some aspects of the organization of the thalamic reticular complex. J Comp Neurol (1975) 162, 285—308.
- 3) Steriade M, Parent A and Hada J : Thalamic projections of nucleus reticularis thalami of cat : A study using retrograde transport of horseradish peroxidase and fluorescent tracers. J Comp Neurol (1984) 229, 531—547.
- 4) Kawamura S, Fukushima N, Hattori S and Tashiro T : A ventral lateral geniculate nucleus projection to the dorsal thalamus and the midbrain in the cat. Exp Brain Res (1978) 31, 95—106.
- 5) Weber JT and Harting JK : The efferent projections of the pretectal complex : An autoradiographic and horseradish peroxidase analysis. Brain Res (1980) 194, 1—28.

- 6) Niimi K, Miki M and Kawamura S : Ascending projections of the superior colliculus in the cat. *Okajima Fol Anat Jpn* (1970) **47**, 269—288.
- 7) Harting JK, Huerta MF, Frankfurter AJ, Strominger NL and Royce GJ : Ascending pathways from the monkey superior colliculus : An autoradiographic analysis. *J Comp Neurol* (1980) **192**, 853—882.
- 8) Graham J : An autoradiographic study of efferent connections of the superior colliculus in the cat. *J Comp Neurol* (1977) **173**, 629—654.
- 9) Partlow GD, Colonnier M and Szabo J : Thalamic projections of the superior colliculus in the rhesus monkey, *Macaca mulatta*. A light and electron microscopic study. *J Comp Neurol* (1977) **171**, 285—318.
- 10) Graham J and Berman N : Origins of the pretectal and tectal projections to the central lateral nucleus in the cat. *Neurosci Lett* (1981) **26**, 209—214.
- 11) Nauta WJH and Kuypers GJM : Some ascending pathways in the brain stem reticular formation. In : *Reticular formation of the brain. International Symposium, Henry Ford Hospital, Little, Brown & Co, Boston* (1958) pp 3—30.
- 12) Edwards SB and de Olmos JS : Autoradiographic studies of projections of the midbrain reticular formation : Ascending projections of nucleus cuneiformis. *J Comp Neurol* (1976) **165**, 417—439.
- 13) Graybiel AM : Direct and indirect preculomotor pathways of the brainstem : An autoradiographic study of the pontine reticular formation in the cat. *J Comp Neurol* (1977) **175**, 37—78.
- 14) McGuinness CM and Krauthamer GM : The afferent projection to the centrum medianum of the cat as demonstrated by retrograde transport of horseradish peroxidase. *Brain Res* (1980) **184**, 255—269.
- 15) Robertson RT and Feiner AR : Diencephalic projection from the pontine reticular formation : Autoradiographic studies in the cat. *Brain Res* (1982) **239**, 3—16.
- 16) Ruda M : Autoradiographic study of the efferent projections of the midbrain central grey in the cat. Thesis, University of Pennsylvania, Philadelphia (1976).
- 17) Hendry SHC, Jones EG and Graham J : Thalamic relay nuclei for cerebellar and certain related fiber system in the cat. *J Comp Neurol* (1979) **185**, 679—714.
- 18) Nagano S : The vestibulothalamic connections in the rat : A morphological analysis using wheat germ agglutinin—horseradish peroxidase. *Brain Res* (1986) **376**, 57—70.
- 19) McBride RL and Sutin J : Projections of the locus coeruleus and adjacent pontine tegmentum in the cat. *J Comp Neurol* (1976) **165**, 265—284.
- 20) Jones BE and Moore RY : Ascending projections of the locus coeruleus in the rat. II. Autoradiographic study. *Brain Res* (1977) **127**, 23—53.
- 21) Saper CB and Loewy AD : Efferent connections of the parabrachial nucleus in the rat. *Brain Res* (1980) **197**, 291—317.
- 22) Niimi K, Fujiwara N, Takimoto T and Matsugi S : The course and termination of the ascending fibers of the brachium conjunctivum in the cat as studied by the Nauta method. *Tokushima J Exp Med* (1962) **8**, 269—284.
- 23) Kaufman EFS and Rosenquist AC : Afferent connections of the thalamic intralaminar nuclei in the cat. *Brain Res* (1985) **335**, 281—296.
- 24) Nakano K, Kohno M, Hasegawa Y and Tokushige A : Cortical and brain stem afferents to the ventral thalamic nuclei of the cat demonstrated by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* (1985) **231**, 102—120.

- 25) Niimi K and Kuwahara E : The dorsal thalamus of the cat and comparison with monkey and man. *J Hirnforsch* (1973) **14**, 303—326.
- 26) Mesulam MM : 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.
- 27) Reinoso-Suárez F : Topographische Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen. E Merck AG, Darmstadt (1961).
- 28) Kanaseki T and Sprague JM : Anatomical organization of pretectal nuclei and tactual laminae in the cat. *J Comp Neurol* (1974) **158**, 319—338.
- 29) Brodal A : The reticular formation of the brain stem. Anatomical aspects and functional correlations. Charles C Thomas, Springfield (1957).
- 30) Taber E : The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. I. Brain stem nuclei of cat. *J Comp Neurol* (1961) **116**, 27—70.
- 31) Bleier R : The hypothalamus of the cat. A cytoarchitectonic atlas in the Horsley-Clarke coordinate system. Johns Hopkins Press, Baltimore (1961).
- 32) Ono K and Niimi K : Afferent projections to the thalamic mediodorsal nucleus in the cat studied by retrograde and anterograde axonal transport of horseradish peroxidase. *J Hirnforsch* (1987) **27**, 597—610.
- 33) Kuhlenbeck H : Über die morphologische Stellung des Corpus geniculatum mediale. *Anat Anz* (1935) **81**, 28—37.
- 34) Morest DK : The neuronal architecture of the medial geniculate body of the cat. *J Anat (Lond)* (1964) **98**, 611—630.
- 35) Niimi K, Kanaseki T and Takimoto T : The comparative anatomy of the ventral nucleus of the lateral geniculate body in mammals. *J Comp Neurol* (1963) **121**, 313—324.
- 36) Irle E, Markowitsch HJ and Steincher M : Cortical and subcortical, including sensory-related, afferents to the thalamic mediodorsal nucleus of the cat. *J Hirnforsch* (1984) **25**, 29—51.
- 37) Ono K and Niimi K : Direct projections of the hypothalamic nuclei to the thalamic mediodorsal nucleus in the cat. *Neurosci Lett* (1985) **57**, 283—287.
- 38) 鈴木博一 : 視床下部腹内側核の遠心路に関する実験解剖学的研究. 徳島大学医学部第二解剖学教室論文集 (1964) **10**, 219—250.
- 39) Benevento LA, Rezak M and Santos-Anderson R : An autoradiographic study of the projections of the pretectum in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) : Evidence for sensorimotor links to the thalamus and oculomotor nuclei. *Brain Res* (1977) **127**, 197—218.
- 40) Berman A : Connections of the pretectum in the cat. *J Comp Neurol* (1977) **174**, 227—254.
- 41) Itoh K : Efferent projections of the pretectum in the cat. *Exp Brain Res* (1977) **30**, 89—105.
- 42) Niimi K, Fujita S, Abe K and Kawamura S : An experimental-anatomical study on the spinothalamic tract in the cat. *Okajimas Fol Anat Jpn* (1968) **44**, 255—283.
- 43) Boivie J : An anatomical reinvestigation of termination of the spinothalamic tract in the monkey. *J Comp Neurol* (1979) **186**, 343—370.
- 44) Afifi A and Kaelber WW : Efferent connections of the substantia nigra in the cat. *Exp Neurol* (1975) **11**, 474—482.
- 45) Velanos JL and Reinoso-Suárez F : Topographic organization of the brainstem afferents to the mediodorsal thalamic nucleus. *J Comp Neurol* (1982) **206**, 17—27.

- 46) Benevento LA and Fallen JH : The projection of occipital cortex to orbital cortex in the rhesus monkey. *Exp Neurol* (1975) **46**, 402—408.
- 47) Kotchabhakdi N, Rinvik E, Walberg F and Yingchareon K : The vestibulothalamic projections in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Exp Brain Res* (1980) **40**, 405—418.
- 48) Stewart WA and King RB : Fiber projections from the nucleus caudalis of the spinal trigeminal nucleus. *J Comp Neurol* (1963) **121**, 271—286.
- 49) Kawamura S : Efferent projections of the nucleus caudalis of the spinal trigeminal complex in the cat. *Okajimas Fol Anat Jpn* (1971) **47**, 377—405.
- 50) Kotchabhakdi N, Rinvik E, Yingchareon K and Walberg F : Afferent projections to the thalamus from the perihypoglossal nuclei. *Brain Res* (1980) **187**, 457—461.
- 51) Thomas DM, Kaufman RP, Sprague JM and Chambers WW : Experimental studies of the vermal cerebellar projection in the brain stem of the cat (fastigiobulbar tract). *J Anat* (1956) **90**, 371—385.
- 52) Cohen D, Chambers WW and Sprague JM : Experimental study of the efferent projections from the cerebellar nuclei to the brain stem of the cat. *J Comp Neurol* (1958) **109**, 233—259.
- 53) Sugimoto T, Mizuno N and Itoh K : An autoradiographic study on the terminal distribution of cerebellothalamic fibers in the cat. *Brain Res* (1981) **215**, 29—47.
- 54) Mehler WR, Fefeman ME and Nauta WJH : Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey. *Brain* (1960) **83**, 718—750.

**Brain stem afferents to the intralaminar nuclei
of the cat thalamus as studied by the
horseradish peroxidase method**

Masahiro KUSUNOSE

Third Department of Anatomy, Okayama University

Medical School,

Okayama 700, Japan

(Directors : K. Kawamura & K. Niimi)

Injectons of HRP into the lateral central and paracentral nuclei led to labeling of cells in various diencephalic structures of the injected side, particularly in the medial pulvinar, intralaminar, thalamic reticular and ventral lateral geniculate nuclei. A few cells were labeled in the zona incerta, field of Forel and some hypothalamic nuclei. Labeling of cells in the more caudal brain stem structures was found bilaterally, mostly with ipsilateral predominance. Some labeled cells were detected in the pretectal nuclei, periaductal gray and substantia nigra, pars reticulata. Numerous cells were labeled in the superior colliculus, mainly in layers 3 and 4. A number of labeled cells were distributed in almost the entire extent of the brain stem reticular formation. Very few labeled cells were encountered in the ipsilateral dorsal tegmental and parabranial nuclei. A few cells were labeled in the vestibular nuclei and nucleus prepositus hypoglossi bilaterally. Some labeled cells were detected in three cerebellar nuclei on both sides. Injectons of HRP into the medial central nucleus showed a different pattern of labeling. It is noteworthy that no labeled cells were seen in the dorsal thalamus, hypothalamus (except for the mamillary nucleus), superior colliculus or cerebellar nuclei.