
原 著

大脳皮質視覚連合野から視床への投射の生後発達

新潟大学医学部解剖学第二講座（主任：車田正男教授）

周 宜 興

Postnatal Development of the Corticothalamic
Projections from the Visual Association Cortex

Yi-Shin CHOU

*Department of 2nd Anatomy,
Niigata University School of Medicine
(Director: Prof. Masao NORITA)*

One of the major sources of projections to the lateral posterior (LP) complex of the thalamus is the lateral suprasylvian cortex (LS). However, little is known about its postnatal development. In the present study, the maturation of terminal arbors of corticothalamic axons from LS to the LP complex was studied in kittens from at birth to 35 postnatal days and in adult as well using the anterograde tracer biocytin and retrograde tracer wheat germ agglutinin-conjugated horseradish peroxidase (WGA-HRP). In adult cats, corticothalamic projections from the medial bank of LS terminated mainly in lateral and medial divisions of the LP (LPI/LPm) whereas those from the lateral bank were found largely in LPm, the nucleus lateralis medialis (LM) and the suprageniculate nucleus (SG). Within these regions, two principal types of corticothalamic fibers were present. The first, the most frequently encountered type of axon (type 1), established a network of fine fibers that terminated throughout the LP complex. Type 1 fibers were characterized by a linear sequence of small, single terminal boutons which made contact mainly with thin dendrites and/or dendritic spines. The second type of axon seen in this material is far less common than the first and it will be referred to as a beaded axon. The other (type 2), was rather less common than the type 1 axon, gave off short, side branches near the axon terminus which formed clusters of 5~10 terminal boutons; these made contact predominately with medium-sized dendrites and/or vesicle-containing profiles. At birth (P-0), biocytin-labeled fibers were found in the same nuclei as in the adult. Neonatal fibers were largely unbranched

Reprint request to: Yi-Shin CHOU,
Department of 2nd Anatomy, Niigata
University School of Medicine,
Niigata City, 951, JAPAN.

別刷請求先：〒951 新潟市旭町通1番町
新潟大学医学部解剖学第二講座

周 宜 興

and many had axons tipped with growth cones. No type 2 terminals were observed. It was not until P14, that axons having morphological characteristics of the adult type 2 fibers could be detected. These findings demonstrate that significant postnatal changes occur in the synaptology of corticothalamic fibers in the LP complex, particularly with the maturation of type 2 fibers.

Key words: Corticothalamic projection, LS, LP, Biocytin, Postnatal development Extrageniculate visual system, Cat

皮質視床投射, 視覚連合野, 視床後外側核, バイオサイチン, 生後発達, 非膝状体視覚系, ネコ

はじめに

ネコの外側シルビウス上皮質域 (lateral suprasylvian cortex, 以下 LS と略) は視覚刺激により誘導される行動 (視覚性方向定位行動など) を正しく遂行するうえで重要な領域であることが示唆されており¹⁾, 実際 LS はこの視覚性方向定位行動に直接かかわる上丘深層ニューロンに影響を与えることが知られている²⁾.

ネコは生後約1週間で開眼するが, 視覚性方向定位行動は開眼時期よりもさらに約1~2か月ほど後に発現する³⁾. このような方向定位行動発現の遅延は, LS から上丘への投射の生後発達に関する解剖学的, 電気生理学的研究によっても示されている³⁾⁻⁵⁾. たとえば, LS から上丘への皮質視蓋投射はネコでは誕生時にすでに認められるものの, この皮質視蓋線維終末と上丘ニューロンとの間のシナプス結合はその数のうえからも形態学的な面からも生後約1~2か月までは十分に発達していない⁵⁾.

視床後外側核群* (以下 LP 核群と略) はいわゆる非膝状体視覚系に属する視床核として知られており⁶⁾, LS から豊富な入力を受けるばかりではなく⁷⁾⁻⁹⁾ 上丘からも多くの入力を受ける¹⁰⁾¹¹⁾. LP 核群はさらに線条体への投射¹²⁾ を介して, LS からの情報を線条体・黒質経路で間接的に上丘へ伝えうる部位でもある. このように, LS から LP 核群への投射もまた皮質視蓋投射と同様に視覚性方向定位行動に深くかかわることが示唆さ

れる. LS・上丘投射の生後発達に関しては上述のごとく多くの報告があるが, LS・視床投射の生後発達に関する報告はきわめて乏しい¹³⁾. 本論文ではネコにおける LS から LP 核群への投射の生後発達を順行性および逆行性軸索トレーサーである biocytin および WGA-HRP 法により検索した.

対象と方法

成獣7匹 (体重 2.0~3.5 kg) と幼若ネコ10匹 (生後 0~35日) を用いた.

(1) 成獣の LS・LP 核群投射線維の形態を解析する目的で5匹のネコを用い順行性軸索トレーサー, biocytin を LS に注射した. ケタミン (20 mg/kg, i.m.) およびネンブタール (25 mg/kg, i.p.) 麻酔下で動物を脳定位固定装置 (成茂) に固定し頭皮を切開し電気ドリルで頭蓋骨に小さな穴を開けた. 先端に径 60~90 μm の微小ガラス管を接着したハミルトン注射器を用い 1~2 μl の5% biocytin (Sigma) Tris・塩酸緩衝液溶液 (pH 7.6) を LS (n=4) および一次視覚野 (分野17, n=1) に注射した. 2日間の生存後ネンブタール麻酔下 (40 mg/kg, i.p.) で動物を左心室経路にて還流固定した. はじめに0.9%生理的食塩水を, ついで2%パラホルムアルデヒドと2%グルタルアルデヒドを 0.1 M の磷酸緩衝液 (pH 7.4) に混合した固定液を流した. 還流後, 脳を直ちに取出し, 顕微鏡観察のための3例 (LS 注射2例および一次視覚野注射1例) を30%の蔗糖・磷酸緩衝液に一晩浸けた後, 50 μm の連続凍結切片とした. 電顕観察のための2例 (LS 注射2例) を還流固定液中にさらに一晩浸けた後マイクロスライサー (堂阪イーエム) により 50 μm の連続切片とした. これらの切片を 0.2~0.3% Triton X を含むリン酸緩衝液で洗浄後, アビジンD・HRP (Vector, 1:500 に希釈) で3~4時間反応させ, ついでジアミノベンチジン反応を行った¹⁴⁾.

* 視床後部における外側膝状体以外の視覚関連視床核は通常, 枕核 (pulvinar), 後外側核 (LP), 内側外側核 (LM) および膝上核 (SG) が含まれ, 後外側核はさらに外側部 (LP1), 内側部 (LPm) に細分される. これらの核の名称は研究者⁷⁾²⁵⁾ により幾分異なるが, 本論文では便宜上 LP, LM および SG の3つの核を LP 核群として扱うことにする.

光顕用切片をスライドグラスに張り付け中性赤で染色し、電顕用切片を型のごとくオスミウムによる後固定の後、脱水しエボン包埋した。

(2) LS および一次視覚野から LP 核群への起始ニューロンの層分布を明らかにする目的で、成獣 (n=2) の LP 核群に上記と同様な方法で 0.06 μ l の 3% WGA-HRP (Sigma) 生食溶液を注射した。2日間の生存後、ネンブター麻酔下 (40 mg/kg, i.p.) で、はじめに 0.9% 生理的食塩水を、ついで 0.5% パラホルムアルデヒドと 2.5% グルタルアルデヒドを 0.1M の磷酸緩衝液 (pH 7.4) に混合した固定液を左心室経由で還流した。脳を直ちに取出し 30% 蔗糖・磷酸緩衝液に一晩浸けた後、50 μ m の連続凍結切片とした。WGA-HRP の可視化

はテトラメチルペンチジンをを用いた方法¹⁵⁾で行った。

(3) LS・LP 核群投射線維の生後発達を分析する目的で、幼若ネコの LS に 1~1.5 μ l の biocytin を注射した。以下、光顕用標本作成は上述 (1) でのそれと同様の方法を用いた。

結 果

成獣の皮質視床線維および終末の形態

(1) LS からの投射線維

LP 核群における標識線維は、いずれの例においても、外側膝状体背側核の背側部から尾側および腹内側方向に走行していた。LS 内側部皮質、例えば PMLS¹⁶⁾ からの線維は主に LP 核の外側部 (LP_l および LP_m) で

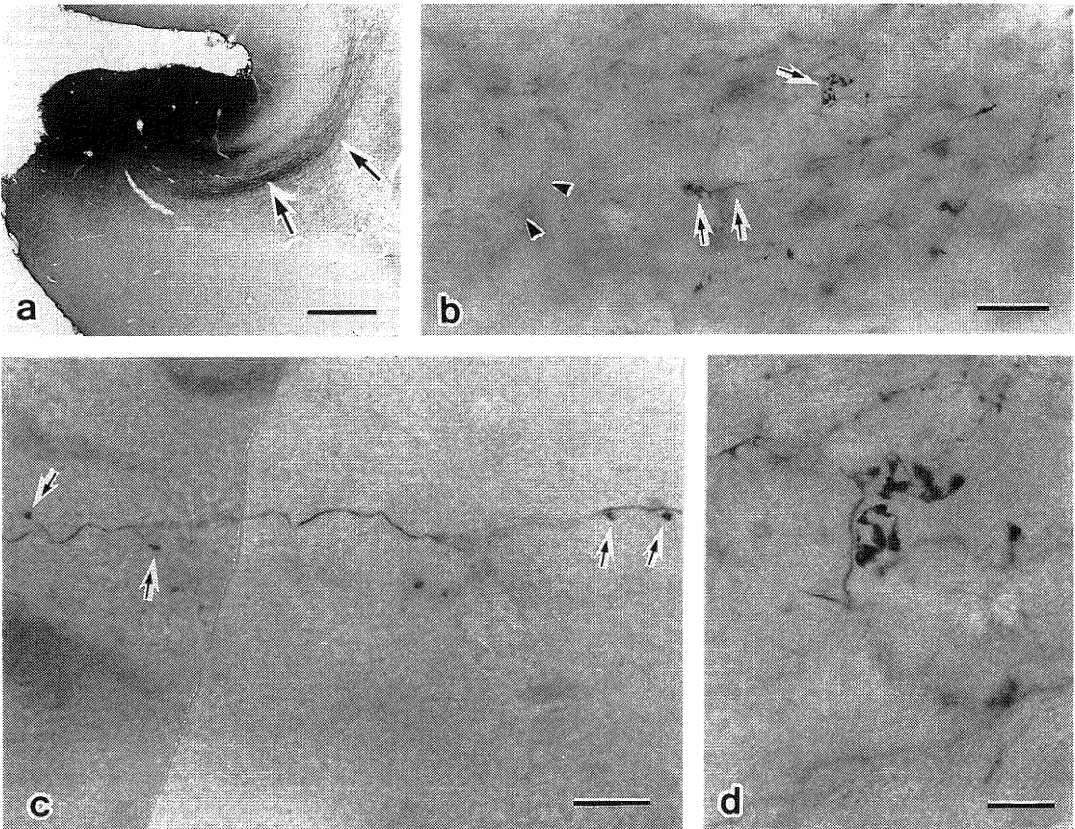


図 1 成獣における biocytin 注射部位と LP 核群における標識皮質視床線維。a: PLLS における biocytin 注射部位の光顕写真。黒く染まっている部分が注射部位。標識線維 (矢印) も認められる。スケールは 1 mm。b: 標識皮質視床線維の弱拡大写真。1 型線維 (矢頭) および 2 型線維 (矢印) が観察される。スケールは 20 μ m。c: 1 型線維の強拡大写真。短い側枝の先に小型の終末ボタンが見える (矢印)。スケールは 10 μ m。d: 2 型線維の終末ボタンの集積の強拡大写真。スケールは 10 μ m。

分岐を繰り返しこの部位で終止していた。LS 外側部皮質、例えば PLLS¹⁶⁾ からの線維は一部 LPm に終止していたが、大部分はさらにその内腹側の内側外側核 (LM) および膝上核 (SG) に終わっていた。図 1-a は LS 外側部皮質に biocytin を注射した例で、この例に見られた LP 核群での標識線維を図 1-b, c, d に示した。これらの標識線維はその形態学的特徴から2種類 (1型および2型) に区別された。標識線維の大部分を占めていたのは、Golgi 標本により外側膝状体で type I axon として報告¹⁷⁾¹⁸⁾ された皮質視床線維ときわめて類似した形態を示す線維で、これを1型線維とした (図 1-b, c)。他方はより複雑な終末形態を示す線維であり、これを2型線維とした (図 1-b, d)。電顕的観察によるとこれら2種類の標識線維の差異がよりはっきりした。それぞれの標識線維およびその終末の形態を以下に述べる。

1型線維はほぼ均一な太さの軸索で、均一な大きさ (0.5~1.0 μm) の膨らみ (swelling) を有しており、この膨らみは軸索幹に沿っても見られたが、大部分は短い側枝の先端に観察された (図 1-c)。1型線維の終末ボタンは小型であり、大部分の終末ボタンは細い、おそ

らくは樹状突起末端部もしくは樹状突起の棘に終止していた (図 2-a)。この終末ボタンは外側膝状体¹⁹⁾ および LP 核群²⁰⁾²¹⁾ で観察された RS 終末と同様な形態を示した。この終末ボタンは biocytin による標識のために電子密度の高い像を示すが、円いシナプス小胞を有し、細い樹状突起あるいは棘との間ではっきりした非対称性膜肥厚を示すシナプス結合を形成していた (図 2-a)。

2型線維は1型線維と異なり軸索の太さはまちまちで、短い側枝を出し、その先には5から10個の終末ボタンの集積が認められた (図 1-d)。この2型線維からの終末ボタンは種々の点で1型軸索由来のそれとは異なっていた。つまり、大部分の2型線維由来の終末ボタンは比較的大型 (0.5~2.0 μm) で不規則な形をしており、さらに、1型終末ボタンの大部分が細い末端樹状突起もしくは棘に終止していたのに対し、2型終末ボタンは細い樹状突起や棘はもとより、比較的大い樹状突起やシナプス小胞を含むシナプス前樹状突起 (presynaptic dendrite, PSD) などとも同時にシナプス結合を示し、しばしば複雑なシナプス結合複合体であるシナプス糸球体 (synaptic glomerulus) を形成していた (図 2-b)。これは LP

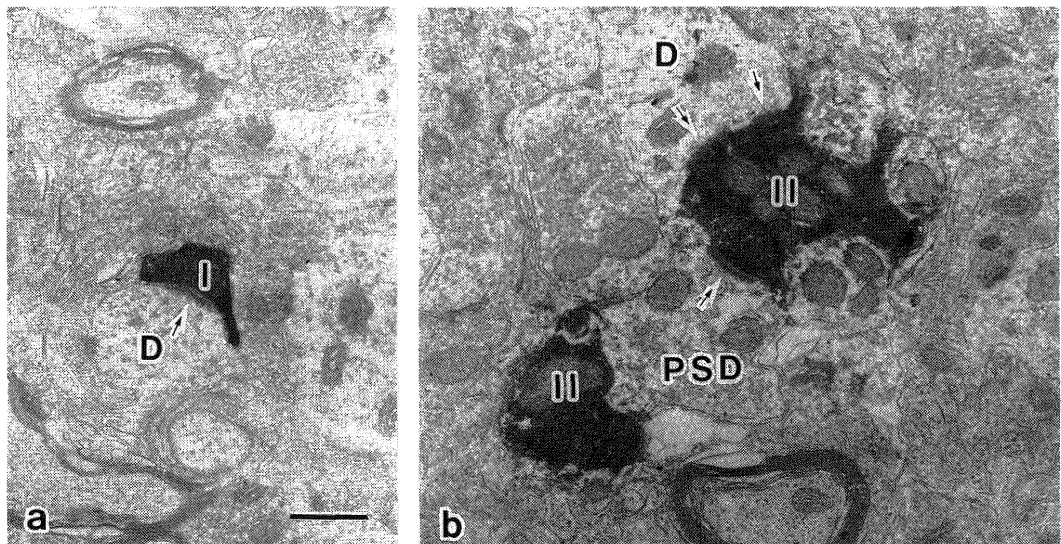


図 2 biocytin 標識皮質視床線維終末の電顕写真。スケールは 1 μm 。a: biocytin による高電子密度の1型線維よりの終末 (I) を示す。これは、丸いシナプス小胞を有し、細い樹状突起 (D) との間で非対称性膜肥厚を示すシナプス結合を形成している (矢印)。b: 2型線維よりの終末 (II) を示し、これは丸いシナプス小胞を有し、樹状突起 (D) およびシナプス前樹状突起 (PSD) との間で非対称性膜肥厚を示すシナプス結合を形成している (矢印)。これらのシナプス要素は集団となり、シナプス糸球体を形成する。

核群で報告されていたシナプス糸球体と類似するものであった²⁰⁾²¹⁾。

(2) 一次視覚野からの投射線維

LS からの皮質視床線維の形態学的特徴を一次視覚野から視床への投射線維のそれと比較するために、biocytin を一次視覚野の中心視野を再現する部位に注射した。この皮質部位からの皮質視床線維は外側膝状体背側核の内側部および LP 核外側部 (LPI) に観察された (図 3-a)。それぞれの視床核で観察された線維は形態学的にきわめて特徴的であった。つまり、外側膝状体に観察された標識線維は比較的均一な径の軸索で大部分の終末ボタンはこの軸索からの短い側枝の先に見られた (図 3-b)。このような特徴は LS から LP 核群への 1 型線維によく類似していた。一方、一次視覚野から LPI への投射線維は軸索の太さが一定せず終末ボタンもより大きく、軸索からの短い側枝の先に数個ないしそれ以上の集積として観察され (図 3-c)、この形態は先の 2 型線維によく似ていた。

皮質視床ニューロンの層分布

図 4-a に LP 核群への WGA-HRP の注射部位を示した。このように LP 核群に比較的大量のトレーサーを注射すると LS および一次視覚野に多くの逆行性標

識ニューロンが観察された。標識ニューロンの分布はそれぞれの皮質領域により差異が認められた。つまり、LS では V 層および VI 層の両者に標識ニューロンが観察されたが (図 4-b)、一次視覚野では標識ニューロンは V 層のみに見られた (図 4-c)。

皮質視床線維の生後発達

LS から LP 核群への皮質視床投射の生後発達を検討するために発達初期の幼若ネコの LS に順行性トレーサーの biocytin を注射した。生後 0 日 (P-0) から P-14 の間ではこの皮質視床線維が長い分枝を出すことは稀で、終末部の大部分は成長端 (growth cone) の形態を示した。したがって、この時期の皮質視床線維は成獣の場合と異なり、1, 2 型に区別されなかった。図 5-a は P-3 の例であるが、皮質視床線維の終末分枝の微細構造が成獣のそれと比べはっきりと異なることを示していた。比較的大きな終末ボタンはきわめて少なく、ほとんど大部分の終末は成長端 (図 5-b) として終わっていた。短い側枝をともなった終末ボタン様構造はまれに見られるにすぎなかった (図 5-c)。P-10 の例でも P-3 の場合とはほぼ同様の所見を示した (図 5-d)。図 5-e は P-14 の例であるが、このような成長端様の終末は P-14 以降でもかなりの頻度で観察された。この時期に

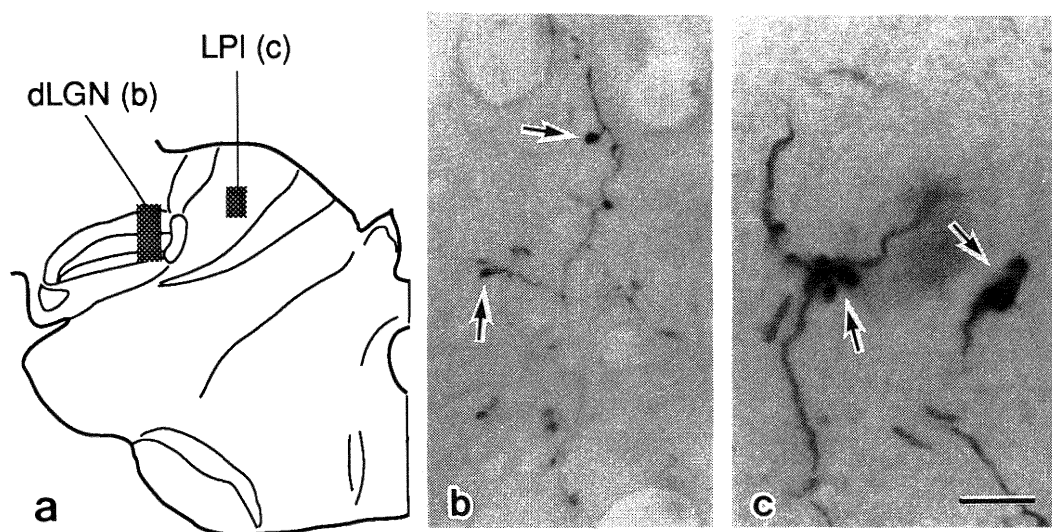


図 3 一次視覚野から視床への投射線維の形態。スケールは 10 μm 。a: 一次視覚野への biocytin 注射後の外側膝状体 (dLGN) および LP 核外側部 (LPI) における標識線維の標本抽出部位 (灰色部分) を示す。b: dLGN における標識線維の光顕写真。短い側枝の先に通常 1 つの小型終末ボタンを有する (矢印) 1 型線維と同様な形態的特徴を示す。c: LPI における標識線維の光顕写真。比較的大型の終末ボタンの集積 (矢印) など 2 型線維と同様な形態的特徴を示す。

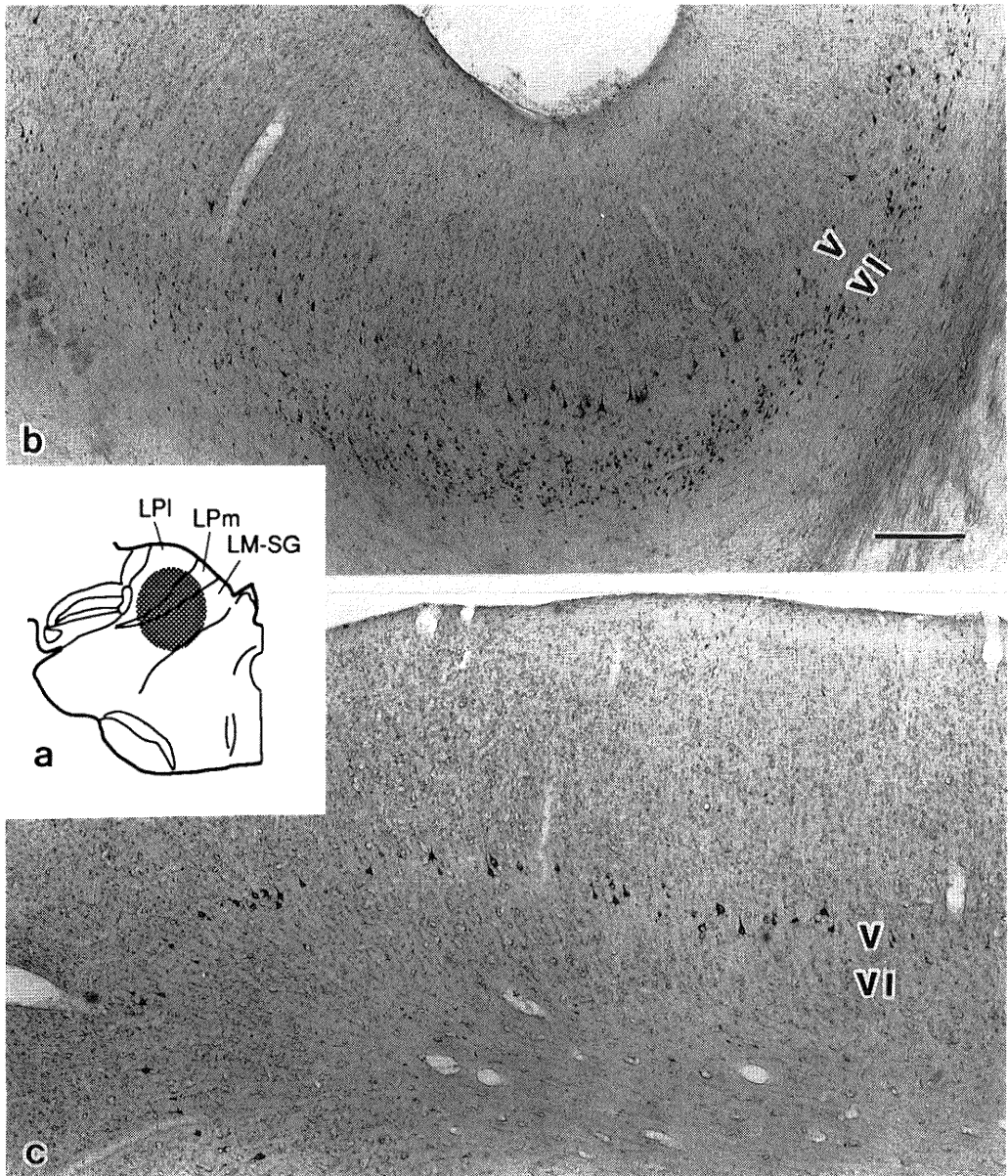


図4 逆行性標識皮質視床投射ニューロンの層分布。スケールは500 μ m。a: LP核群におけるWGA-HRP注射部位(灰色部分)。b: LSにおける皮質視床ニューロンはV層およびVI層に見られる。c: 一次視覚野での標識ニューロンはV層のみに観察される。

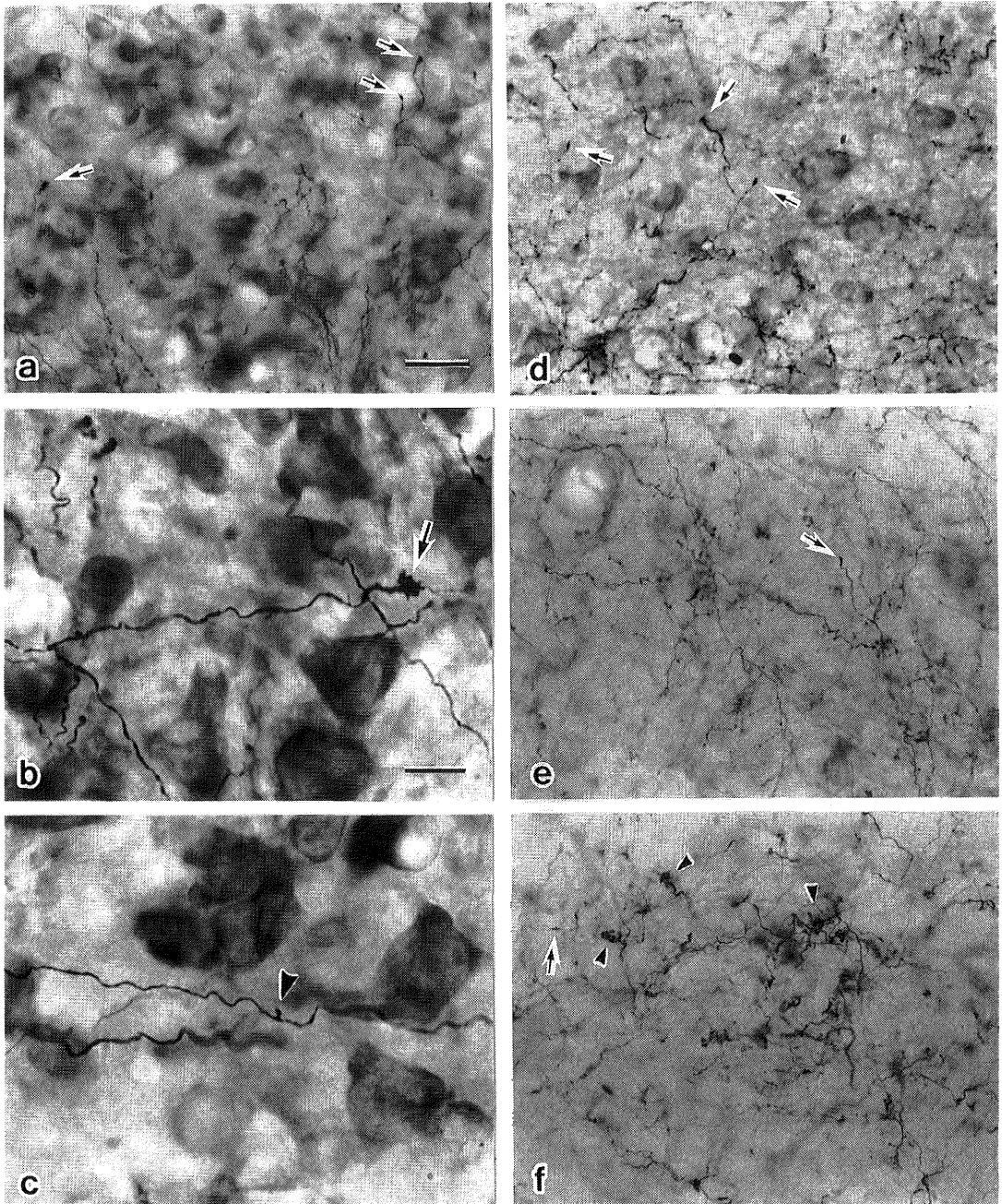


図5 生後発達過程の未熟な皮質視床線維。a, d, e, fは同倍率でスケールは20 μm 。b, cは同倍率でスケールは10 μm 。P-14まで、つまりP-3(a, b, c), P-10(d), P-14(e)まではこの皮質視床線維は通常成長端(矢印)として終わっている。b:成長端(矢印)の拡大光顕写真。c:最もしばしば見られる軸索。きわめて僅かなボタン様の膨らみ(矢頭)が観察される。P-35(f)になると成獣で観察された2型線維が区別されるようになる。このころになると成長端様終末はきわめて少数になり(矢印)、2型線維には多くの終末ボタンの集積が認められる(矢頭)。

観察される終末部位には依然として触手を伸ばしているような構造が見受けられたことから、まだ発達途中であるか標的を捜して伸びている段階であることを思わせた。一方、P-14以降になると成獣における2型線維の特徴的な終末形態を伺わせる構造を示す皮質視床線維が区別されるようになる。P-35では成長端様の終末を有する線維はほとんど観察されることはなくなり、皮質視床線維は成獣のそれとほとんど区別できないくらいに発達していた。図5-fはP-35の例であるが、成長端様の終末はほとんど見られず、かわりに形態および配列の様子が成獣のそれとよく似た比較的大型の膨らみを有する2型線維と思われる線維と、軸索からはほぼ均等な間隔で短い側枝が出てその先には通常一つの小型の終末ボタンを有する1型線維と同様な形態を示す線維が区別された。

考 察

本研究の最も主要な結果は、LSからLP核群への皮質視床線維が2種類に区別されたこと、およびこの2種類の投射線維は開眼時期より約1週間ほどの遅延をもって区別されたことである。

成熟ネコの皮質視床線維の形態および皮質視床ニューロンの層分布

LSに順行性標識トレーサーの biocytin を注射すると、ネコのLP核群で最も普通に観察されたのは外側膝状体で type I axon として報告されている¹⁷⁾¹⁸⁾皮質視床線維と極めて類似した形態を示す1型線維で、他方はより複雑な終末形態を示す2型線維であった。WGA-HRPを用いた本研究から、LP核群における皮質視床線維の起始細胞はLSのV層およびVI層に存在することが示されたが、2種類の異なった標識線維を出すそれぞれの起始細胞はLSでどのような層分布を示すのであろうか。一次視覚野(分野17)は外側膝状体背側核およびLP外側部(LPI)に投射することが知られており、さらに皮質膝状体線維の起始細胞はVI層に、また皮質LPI線維の起始細胞はV層に、それぞれ存在することも報告されている⁸⁾。本研究でもこのことが確認された。つまり、LP核群に逆行性標識トレーサーとしてのWGA-HRPを注射すると一次視覚野ではV層ニューロンのみが標識された。ついて、この一次視覚野に順行性標識トレーサーの biocytin を注射し視床を観察すると、外側膝状体では1型線維にきわめて類似した線維のみが標識され、LPIでは2型線維とよく類似した線維のみが標識された。このことから、少なくとも一次視覚野から視床への投射線維の形態に関しては、V層ニューロン

からの線維とVI層ニューロンからの線維とは形態学的にははっきりと区別されることが明らかになった。このことをLSからLP核群への投射に当てはめるならば、1型線維はLSのVI層ニューロンから、2型線維はV層ニューロンからそれぞれ起こることが示唆される。

LP核群に存在する終末は、丸いシナプス小胞を有する小型(RS)および大型(RL)終末、多形性シナプス小胞を有する終末(F1)および多形性シナプス小胞を有するシナプス前樹状突起(PSDあるいはF2)の4種類に区別され、さらに、この視床核には外側膝状体などでよく知られているシナプス糸球体もしくは観察された²⁰⁾²¹⁾。本研究の1型線維からの終末はRSであり大部分が細い樹状突起あるいは樹状突起の棘に終止し、ほとんどの終末はシナプス糸球体形成にかかわっていないことも明らかになった。一方、2型線維からの終末はRLと同様な形態を示し、一般の樹状突起、PSD、F1、などと共にシナプス糸球体を形成する像がしばしば観察された。シナプス糸球体の機能的な意義に関してはこれまで多くの報告があり²²⁾、さまざまな情報の分析、統合がここで行われているらしいとの考えが一般的である。したがって、2型線維(一次視覚野ではV層由来、LSでもおそらくはV層由来)は1型線維にくらべてより複雑な統合機能にかかわる可能性を示している。

皮質視床線維の生後発達

一般的な神経伝導路形成のプロセスとして、まずはじめにニューロン集団単位の位置情報による大まかな「枠組み」が出来、ついで神経線維の到達域での微小環境内における調整(tuning)あるいはシナプス形成が完成する、といわれている。さらに、最近の視覚野から視床後核群への投射ニューロンの発生学的研究によれば²³⁾、皮質V層およびVI層ニューロンから視床への投射線維の発達には時期的に差のあることも指摘されている。一方、上述のごとく本研究によりLSからLP核群への皮質視床投射線維は誕生時にすでに認められ、またKato et al.のネコにおけるHRPを用いた研究により²⁴⁾LSからLP核群へ皮質視床ニューロンがV層およびVI層に誕生時にすでに存在していることが示されていることから、これらの投射系の「枠組み」は胎生期にすでに出来上がっていると考えられる。

しかし、本研究により生後約2週まではこの皮質視床線維は成獣で観察される終末ボタンの形態的特徴をまだ有しておらず、ほとんど大部分の終末は成長端(growth cone)として終わっており、まだ発達途中であることを示していた。ところが、生後2週以降になると成獣で

の2型線維の特徴を伺わせる構造も散見されるようになった。さらに、生後約4週では、成長端様の終末はきわめて少なくなり、成獣の1型および2型線維の特徴を完全に備えた2種類の線維が同定された。これらの形態学的所見は、視覚性方向定位行動が生後約1～2か月以降で初めて観察されるという行動学的研究結果³⁾とよく合致する。

結 論

(1) 順行性トレーサーとしての biocytin を用いた方法により、形態学的に明らかに異なる2種類のLSからLP核群への皮質視床線維が観察された。

(2) 逆行性トレーサーとしてのWGA-HRPを用いた方法により、これらLS・LP核群投射ニューロンはV層とVI層の両者に存在することが示され、LP核群における1型線維はVI層の、また2型線維はV層の起始細胞からそれぞれ起こることが示唆された。

(3) LP核群における皮質視床線維の生後発達を分析した結果、1型線維および2型線維の両者ともに開眼時期より大幅に遅延して成熟することが示された。

謝 辞

稿を終えるに当たり、直接ご指導、ご校閲を賜りました車田正男教授に心から感謝の意を表します。また野崎欽也、高橋成治両技術員のご協力に感謝いたします。

参 考 文 献

- 1) Hardy, S.C. and Stein, B.E.: Small lateral suprasylvian cortex lesions produce visual neglect and decreased visual activity in the superior colliculus. *J. Comp. Neurol.*, **273**: 527~542, 1988.
- 2) McHaffie, J.G., Norita, M., Dunning, D.D. and Stein, B.E.: Corticotectal relationships: direct and "indirect" corticotectal pathways. *Progress in Brain Research*, **95**: 139~150, 1993.
- 3) Stein, B.E.: Development of the superior colliculus. *Ann. Rev. Neurosci.*, **7**: 95~125, 1984.
- 4) Tsumoto, T., Suda, K. and Sato, H.: Postnatal development of corticotectal neurons in the kitten striate cortex: an electrophysiological study. *Developm. Brain Res.*, **11**: 29~38, 1983.

- 5) Norita, M., Stein, B.E. and McHaffie, J.G.: Postnatal ontogenesis of corticostriatal and corticotectal projections from the cat lateral suprasylvian cortex. *Society for Neurosci. Abst.*, **17**: 1378, 1991.
- 6) 川村祥介: 視覚路: 膝状体と非膝状体—批判的考察—。脳と神経, **34**: 1031~1048, 1982.
- 7) Updyke, B.V.: Projections from visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei in cat. *J. Comp. Neurol.*, **201**: 477~506, 1981.
- 8) Abramson, B.P. and Chalupa, L.M.: The laminar distribution of cortical connections with the tecto- and cortico-recipient zones in the cat's lateral posterior nucleus. *Neuroscience*, **15**: 81~95, 1985.
- 9) Sherk, H.: Location and connections of visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. *J. Comp. Neurol.*, **247**: 1~31, 1986.
- 10) Kawamura, S. and Kobayashi, E.: Identification of laminar origin of some tecto-thalamic fibers in the cat. *Brain Research*, **91**: 281~285, 1975.
- 11) Norita, M. and Katoh, Y.: Cortical and tectal afferent terminals in the supragenulate nucleus of the cat. *Neurosci. Lett.*, **65**: 104~108, 1986.
- 12) Takada, M., Itoh, K., Yasui, Y., Sugimoto, T. and Mizuno, N.: Topographical projections from the posterior thalamic regions to the striatum in the cat, with reference to possible tecto-thalamo-striatal connections. *Exp. Brain Research.*, **60**: 385~396, 1985.
- 13) Norita, M., Hoshino, K., Chou, Y.-S. and McHaffie, J.G.: Postnatal development of the corticothalamic projections from the cat lateral suprasylvian cortex. *Society for Neurosci. Abst.*, **9**: 331, 1993.
- 14) Norita, M., McHaffie, J.G., Shimizu, H. and Stein, B.E.: The corticostriatal and corticotectal projections of the feline laterally suprasylvian cortex demonstrated with anterograde biocytin and retrograde fluorescent techniques. *Neuroscience Research*, **10**: 149~155, 1991.
- 15) Mesulam, M.-M., Hegarty, E., Barbas, H., Carson, K.A., Gower, E.C., Knapp, A.G.,

- Moss, M.B. and Mufson, E.J.:** Additional factors influencing sensitivity in the tetramethyl benzidine method for HRP neurohistochemistry. *J. Histochem. Cytochem.*, **28**: 1255~1259, 1980.
- 16) **Palmer, L.A., Rosenquist, A.C. and Tusa, R.J.:** The retinotopic organization of lateral suprasylvian visual areas in the cat. *J. Comp. Neurol.*, **177**: 237~256, 1978.
- 17) **Guillery, R.W.:** A study of Golgi preparations from the dorsal lateral geniculate nucleus of the adult cat. *J. Comp. Neurol.*, **128**: 21~50, 1966.
- 18) **Szentagothai, J.:** Neuronal and synaptic architecture of the lateral geniculate nucleus. In: *Handbook of Sensory Physiology*, pp. 141~176, 1973.
- 19) **Guillery, R.W.:** Patterns of fiber degeneration in the dorsal lateral geniculate nucleus of the cat following lesions in the visual cortex. *J. Comp. Neurol.*, **130**: 197~222, 1967.
- 20) **Norita, M. and Katoh, Y.:** Synaptic organization of the lateralis medialis-suprageniculate nuclear (LM-Sg) complex in the cat. *Progress Brain Res.*, **75**: 109~113, 1988.
- 21) **Hajdu, F., Somogyi, Gy. and Tömböl, T.:** Neuronal and synaptic arrangement in the lateralis posterior-pulvinar complex of the thalamus. *Brain Res.*, **3**: 89~104, 1974.
- 22) **Steriade, M. and Deschenes, M.:** The thalamus as a neuronal oscillator. *Brain Res. Rev.*, **8**: 1~63, 1984.
- 23) **Miller, B., Chou, L. and Finlay, B.L.:** The early development of thalamocortical and corticothalamic projections. *J. Comp. Neurol.*, **335**: 16~41, 1993.
- 24) **Kato, N., Kawaguchi, S. and Miyata, H.:** Postnatal development of afferent projections to the lateral suprasylvian visual area in the cat: an HRP study. *J. Comp. Neurol.*, **252**: 543~554, 1986.
- 25) **Graybiel, A.M. and Berson, D.M.:** Histochemical identification and afferent connections of subdivisions in the lateralis posterior-pulvinar complex and related thalamic nuclei in the cat. *Neuroscience*, **5**: 1175~1238, 1980.

(平成6年1月11日受付)