

視床後外側核群における神経伝達物質の 微細構成：免疫組織化学的研究

新潟大学医学部解剖学第二講座（主任：車田正男教授）

星野嘉恵子・周 宜興・車田 正男

Ultrastructural Organization of the Neurotransmitters in the
Feline Lateral Posterior Nuclear Complex of the Thalamus:
Immunohistochemical Study

Kaeko HOSHINO, Yi-Shin CHOU and Masao NORITA

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

The lateral posterior complex (LP) of the thalamus receives a variety of different inputs from cortical and subcortical areas. We have previously demonstrated four types of vesicle containing profiles in this complex, and have identified GABA-ergic terminals²⁶⁾. In this study, we examined the features by the light and electron microscopy of the immunoreactivity with antibodies raised against aspartate (Asp), glutamate (Glu), GABA, choline acetyltransferase (ChAT) and substance P (SP) in the LP complex. The following observations were found: (1) Asp and Glu; immunolabeled neurons were medium sized. Immunolabeled terminals were medium sized containing round vesicles and making asymmetrical synaptic contacts with dendritic profiles. (2) GABA; immunolabeled neurons were small. Immunolabeled terminals were small, contained pleomorphic synaptic vesicles and forming symmetrical synaptic contacts with dendritic profiles. (3) ChAT; no ChAT immunolabeled neurons were found. Immunolabeled terminals were small, and contained round vesicles making en passant, symmetrical and asymmetrical synaptic contacts with dendritic profiles. (4) SP; immunolabeled neurons were medium sized. Immunolabeled terminals were small containing round vesicles, and asymmetrical synaptic contacts with dendritic profile.

Key words: Glutamate, Aspartate, GABA, Substance P, ChAT, LP complex, Thalamus, Immunohistochemistry, Extrageniculate visual system, Cat

グルタミン酸, アスパラギン酸, γ -アミノブチリン酸, P物質, コリンアセチルトランスフェラーゼ, 視床後外側核群, 視床, 免疫組織化学, 非膝状体視覚系, ネコ

Reprint request to: Kaeko HOSHINO,
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

星野嘉恵子

はじめに

中枢神経系における視覚路は一般に、外側膝状体を經由し一次視覚野にいたる膝状体有線野視覚系と、外側膝状体を經由せず上丘、視床後外側 (LP) 核群を経て高次視覚連合野にいたる非膝状体有線野視覚系に区分して論じられる場合が多い¹⁾²⁾。機能的には前者は主に中心視 (あるいは視覚認知) に、後者は主に周辺視 (あるいは背景視) に関係するといわれている。

ネコの外側シルビウス上皮質 (lateral suprasylvian cortex, 以下 LS と略) はこの非膝状体有線野視覚系における重要な皮質野として知られており、とりわけ LS から上丘への投射系は、視覚により引き起こされるさまざまな行動 (例えば方向定位行動など) を正常に遂行するための不可欠な神経路とされている^{3)~5)}。一方、視覚による行動反応に関しては上述のごとく皮質から直接上丘へ投射する皮質視蓋投射系の重要性もさることながら、LS から線条体、黒質を經由する間接的な皮質視蓋投射系の重要性についても評価されている⁵⁾⁶⁾。非膝状体有線野視覚系の主要な視床核である LP 核群は LS から多くの入力を受け^{7)~11)}、線条体に投射する¹²⁾¹³⁾ことが解剖学的に報告されており、さらに LP 核群にはさまざまな視覚刺激に応答するニューロンが電気生理学的に示されていることから¹⁴⁾¹⁵⁾この LP 核群もまた視覚性行動になんらかの関与をしていることが示唆される。

LP 核群には、皮質からのものに加え皮質下諸領域^{2)16)~19)}からのさまざまな入力を受けることを示すかのごとく、多種類の神経伝達物質が存在することをわれわれは近年報告した²⁰⁾²¹⁾。本論文では LP 核群におけるこれら神経伝達物質を含む終末のシナプス構成を免疫組織電顕的に明らかにし、これらの終末の起始部位について考察する。

材料と方法

ネブタール麻酔下 (40 mg/kg, i.p.) でネコ (体重 2.2~3.0 kg, n=5) を左心室経由にて還流固定した。はじめに 0.9% 生理的食塩水を、ついで 4% パラホルムアルデヒドと 0.1% グルタルアルデヒドを 0.1M 磷酸緩衝液 (pH7.4) に混合した固定液を流した。固定後、ただちに脳を取り出し、0.1M 磷酸緩衝液 (pH7.4) に 2~12時間浸けた。脳をマイクロライザー (堂阪 EM 社) により 50 μ m の切片とし、0.1M 磷酸緩衝液 (pH7.4) 中に集めた。その後切片を ABC 法 (Vectastain 使用) で処理し、DAB 液にて反応、発色した。一次抗体の希

釈倍率は、アスパテイトとグルタメイト (共に Dr. Petruz より提供) は 5,000 倍、P 物質 (Dr. Petruz より提供) は 20,000 倍、GABA (Dr. Towle より提供) は 1,000 倍、そしてコリンアセチルトランスフェラーゼ (Boehringer 社) は 30 倍であった。顕微鏡観察のための切片をスライドガラス上に貼り、乾燥し、封入した。電顕観察用の切片をオスミウム酸で後固定した後、脱水し、エポキシ包埋した。超薄切片をウラン・鉛染色して日立 7,000 型電子顕微鏡で観察した。

結 果

アスパテイト (Asp) とグルタメイト (Glu)

Asp 免疫陽性細胞と Glu 免疫陽性細胞は共に LP 核群全体にはほぼ均一に分布していた (図 2)。この Asp および Glu 免疫陽性細胞の大きさは中型 (径 15~35 μ m) で、多角形、三角形、紡錘形、球形などいろいろな形態を示した (図 1a, b)。さらに細胞体のみならず樹状突起もまたいろいろな程度に陽性反応を示した。

神経網では免疫陽性の有髄線維、終末および樹状突起が観察された。免疫陽性終末の大きさは中等大 (0.5~1.0 μ m) で、丸いシナプス小胞を有し、いろいろな太さの樹状突起と非対称性シナプス結合していた。さらに、陽性終末の一部は複雑な構造を示すシナプス糸球体 (synaptic glomerulus) 形成に加わっていた。細胞体にシナプス結合している陽性終末は観察されなかった。この Asp および Glu 陽性終末のシナプス後要素である樹状突起の多くもまた免疫陽性を示した (図 3, 4)。

GABA

GABA 免疫陽性細胞は LP 核群全体に観察された (図 2)。陽性細胞は小型 (7~15 μ m) で、紡錘形、球形、卵形であった (図 1c)。

神経網では、免疫陽性の有髄線維、終末および樹状突起が観察された。陽性終末は多形性シナプス小胞を有する軸索終末 (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) であり (文献 24 と 25 参照)、とくに PSD は丸いシナプス小胞を有する免疫陰性軸索を受け、同時に投射型神経細胞のものと思われる免疫陰性樹状突起に終止していた。このように GABA 陽性 PSD は軸索・樹状突起・樹状突起シナプス結合にかかわり、シナプス糸球体形成にしばしば加わっていた (図 5)。

コリンアセチルトランスフェラーゼ (ChAT)

LP 核群では ChAT 免疫陽性細胞は観察されなかった。一方、免疫陽性線維は LM-Sg の外側部を主にし

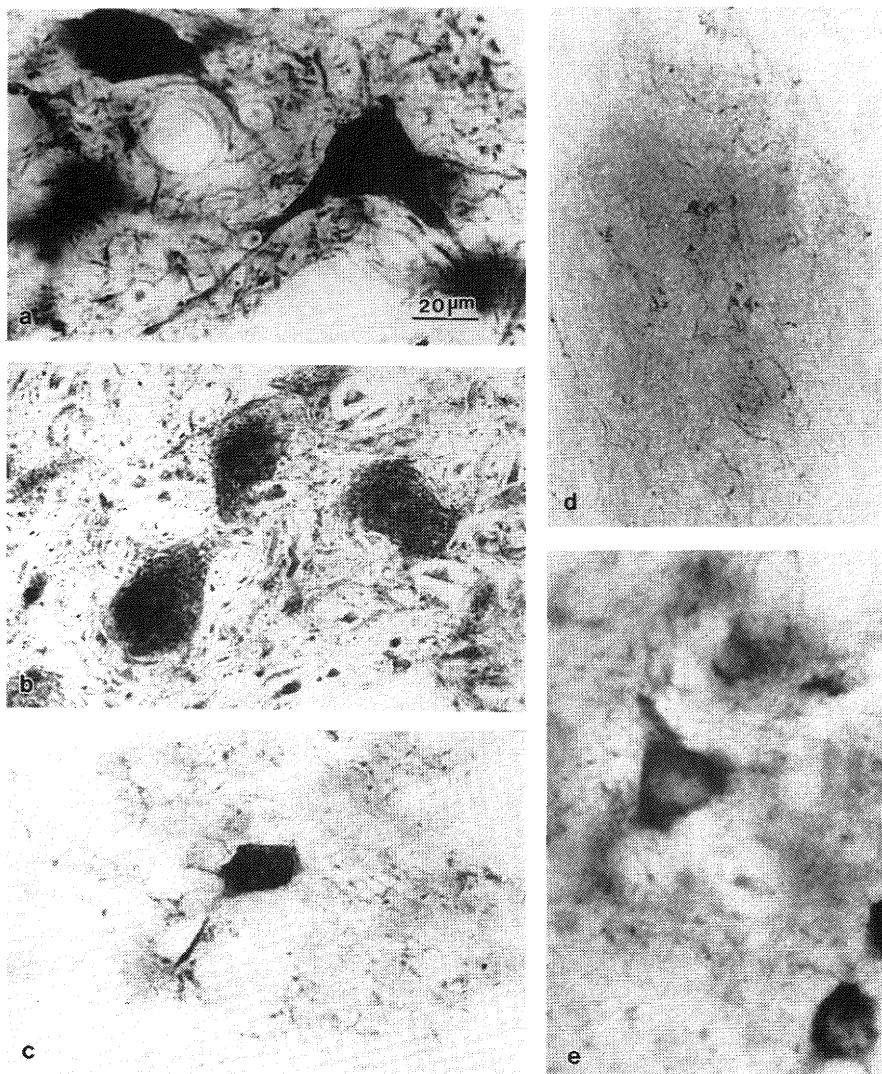


図 1 LP 核群におけるアスパテイト (Asp), グルタメイト (Glu), GABA, コリンアセチルトランスフェラーゼ (ChAT), P 物質 (SP) 陽性細胞と陽性線維の光顕写真. a : Asp 陽性細胞は中型で, 三角形, 多角形, 紡錘形などいろいろな形態を示す. 免疫反応はかなり強く, しばしば第一次あるいは第二次樹状突起まで染まる. b : Glu 陽性細胞は形態的に Asp 陽性細胞にきわめてよく似ている. しかし免疫反応の程度は Asp のそれに比べてかなり弱く, 樹状突起の基部が染まるていどである. c : GABA 陽性細胞は小型で, 球形, 卵形, 紡錘形などいろいろな形態を示す. 免疫反応は強く, しばしば第一次樹状突起まで染まる. d : LP 核群で ChAT 陽性細胞はみられないが, 比較的細い線維が観察される. e : SP 陽性細胞は中型で, 球形, 卵形である. 免疫反応の程度はかなり弱い.

て LP 核群全体に観察された (図 2). 免疫陽性線維は主に細い無髓線維であった (図 1d).

免疫陽性終末の多くは小型 ($0.2\sim 0.4\ \mu\text{m}$) で、比較的大きな丸いシナプス小胞を持っていた。陽性終末は免疫陰性の細い樹状突起あるいは樹状突起棘と対称性または非対称性にシナプス結合していた (図 6)。また陽性無髓線維が免疫陰性の樹状突起と“en passant”型シナプス結合しているものも観察された。この ChAT 陽性終末がシナプス糸球体形成に加わる像を観察すること

はできなかった。

P 物質 (SP)

SP 免疫陽性細胞は後外側核外側部 (LP1) と内側部 (LPm) にのみ観察された (図 2)。陽性細胞の大きさは中型 ($15\sim 20\ \mu\text{m}$) で球形あるいは卵形をしていた (図 1e)。

一方、免疫陽性線維は LP 核群全体に疎に観察された (図 2)。免疫陽性終末の大きさは小型 (平均 $0.5\ \mu\text{m}$) で、丸いシナプス小胞を有していた。この陽性終末は主

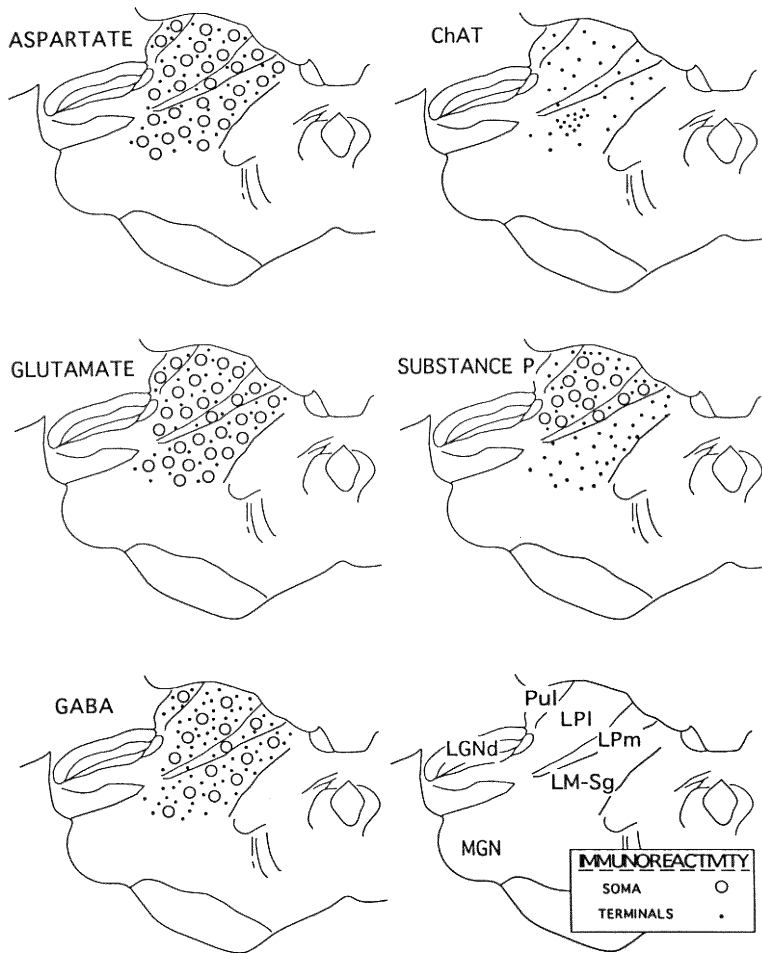


図 2 光顕における免疫陽性細胞 (大きな白丸) と免疫陽性線維 (小さな黒丸) の分布. Asp 陽性細胞と Glu 陽性細胞は LP 核群全体にはほぼ等しく分布している。一方 SP 陽性細胞は LPI と LPm のみに観察される。ChAT 陽性細胞は LP 核群では観察されない。免疫陽性線維は LP 核群全体に分布するが、その密度についてはそれぞれ異なる。つまり、GABA がもっとも高く、Asp, Glu, SP がそれにつき、ChAT が最も低い。

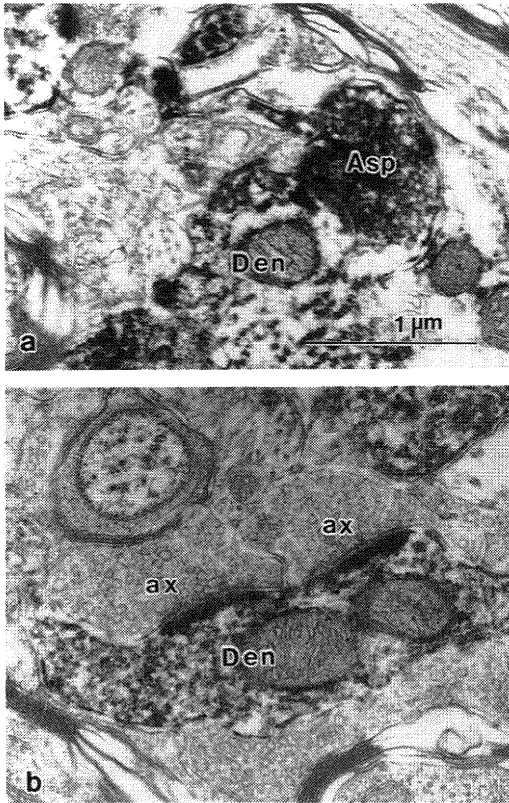


図 3 Asp 陽性を示す電顕像. Asp 陽性終末は中等度の大きさで、丸いシナプス小胞をもち、樹状突起と非対称性シナプス結合している. a : 丸いシナプス小胞を有する Asp 陽性終末 (Asp) が Asp 陽性樹状突起 (Den) とシナプス結合している. b : Asp 陽性樹状突起 (Den) に 2 つの免疫陰性終末 (ax) がシナプス結合している.

に中等度の免疫陰性樹状突起と非対称性シナプス結合していた (図 7). この SP 陽性終末のほとんど大部分はシナプス系球体形成に加わることはなかった.

考 察

非膝状体視覚系の重要な要素として知られている視床後外側核群 (LP) は視覚を含め、さまざまな感覚性の入力を皮質⁷⁾⁻¹¹⁾²²⁾²³⁾ および皮質下領域²⁾¹⁶⁾⁻¹⁹⁾ から受ける. 本研究では、このような多彩な入力をうけることを示唆するとく Asp, Glu, GABA, ChAT, SP に対する免疫陽性のさまざまな神経要素が LP 核群で同定された. また、本研究から Asp, Glu, GABA によ

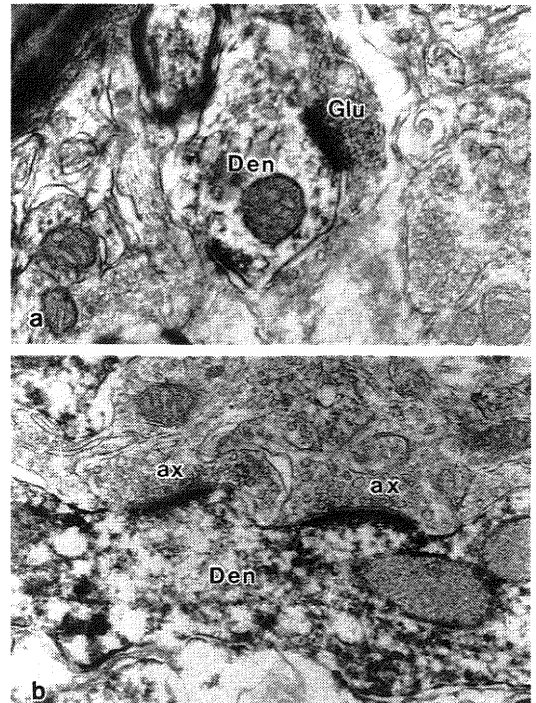


図 4 Glu 陽性を示す電顕像. Glu 陽性要素の形態は Asp 陽性のそれによく似ている. a : 丸いシナプス小胞を有する Glu 陽性終末 (Glu) が Glu 陽性樹状突起 (Den) にシナプス結合している. b : 2 つの免疫陰性終末 (ax) が Glu 陽性樹状突起 (Den) にシナプス結合している.

る免疫陽性細胞は LP 核群全体にはほぼ均一に分布していることが示され、さらに Asp および Glu 陽性細胞は中型、GABA 陽性細胞は小型の細胞であることも明らかにされた. これまでの研究から²⁴⁾²⁵⁾ LP 核群のニューロンは比較的大型の投射型と小型の介在ニューロンに分類されることから、中型の細胞である Asp, Glu 陽性細胞は投射ニューロンで、小型の細胞である GABA 陽性細胞は介在ニューロンであることが示唆される.

一方、LP 核群の微細構造についてのこれまでの報告²⁴⁾²⁵⁾ から、4 種類の神経終末が同定されている. つまり、(1) 大型の終末で、丸いシナプス小胞と多くのミトコンドリアを有する RL 終末、(2) 小型終末で、丸い小胞を有する RS 終末、(3) いくぶん暗調な基質で、多形性の小胞を有する F₁ 軸索終末、そして (4) いくぶん明るい基質をもった終末で、多形性の小胞、およびしばしばリボゾームを有する介在ニューロン由来の樹状突起

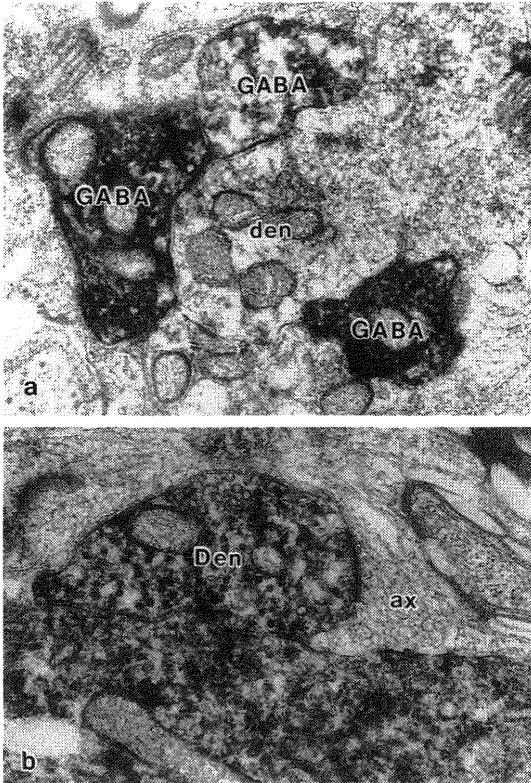


図5 GABA 陽性を示す電顕像. a: 多形性シナプス小胞をもつ3つの GABA 陽性終末 (GABA) が免疫陰性樹状突起 (Den) と対称性シナプス結合している. b: 免疫陰性終末 (ax) が GABA 陽性樹状突起 (Den) にシナプス結合している.

である F_2 終末, の4種類である. RL, F_1 , F_2 終末は多くの場合シナプス糸球体形成にかかわっている. このような LP 核群に観察される各種終末の起始領域に関してもこれまでいくつかの報告があり, 例えば F_2 終末に関してはその神経伝達物質が GABA であることも明らかになっている²⁶⁾.

アスパタイト (Asp) とグルタメイト (Glu)

視覚野から LP 核群への投射線維の終末は RS および RL 終末であることが知られている²⁷⁾²⁸⁾. 本研究から Asp, Glu 陽性終末は大部分 RS 終末と同様の形態を示したが RL 終末の形態を示すものも認められた. また, Glu および Asp などのアミノ酸が皮質視床投射の神経伝達物質であるとの証拠はこれまでの多くの研究により示されている²⁹⁾³⁰⁾. これらのことから, 本研究

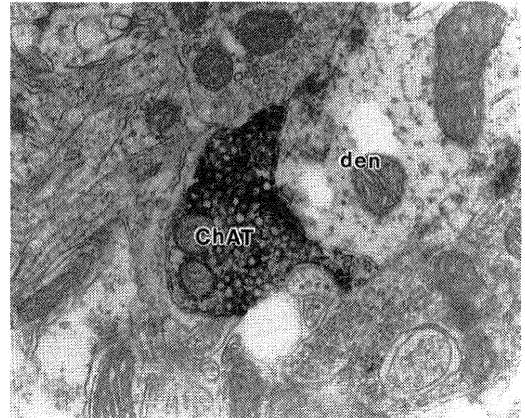


図6 ChAT 陽性を示す電顕像. ChAT 陽性神経終末 (ChAT) は一般に小型で, その中に比較的大きな丸いシナプス小胞を有している. 免疫陰性樹状突起 (den) と非対称性シナプス結合している.

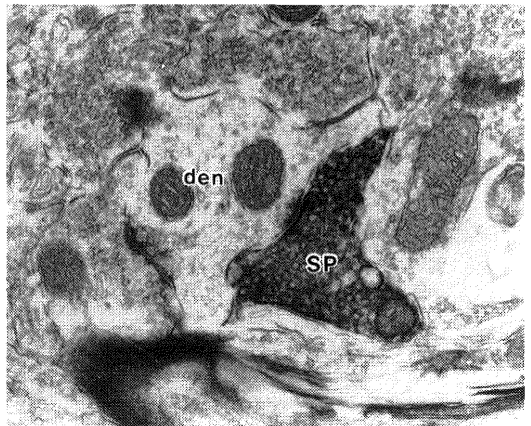


図7 SP 陽性を示す電顕像. 丸いシナプス小胞を有する SP 陽性終末 (SP) が免疫陰性樹状突起 (den) と非対称性シナプス結合している.

で観察された Asp, Glu 陽性終末は大脳皮質由来のものであることが示唆される. 一方, 視床における投射ニューロン (たとえば視床扁桃体ニューロン³¹⁾ あるいは視床皮質ニューロン³²⁾ など) もこれらアミノ酸を神経伝達物質としているとの報告もあるので, LP 核群で観察された Asp, Glu 陽性終末がこれらの陽性細胞からの軸索の側枝からのものである可能性もある.

GABA

LP 核群における GABA 陽性終末の起始細胞の候補としてはこれまでの報告からこの LP 核群内の GABA 陽性介在ニューロンがその主体をなし²⁶⁾、その他のものとして視床網様核³³⁾ および黒質外側部¹⁷⁾³⁴⁾ におけるニューロンが考えられている。

コリンアセチルトランスフェラーゼ (ChAT)

本研究では ChAT 免疫陽性線維が LP 核群全体に分布しているもの特に LM-Sg の外側部で多く観察された。Fitzpatrick et al.¹⁸⁾ は順行性のトレーサーと免疫反応による二重染色法を用い、橋の脚橋被蓋核 (pedunculopontine tegmental nucleus, PPN) からの ChAT 陽性終末が LM-Sg へ投射していることを示した。また、われわれは最近、逆行性トレーサーと ChAT 免疫反応を用いた観察により PPN から LP 核群への投射ニューロンが ChAT 陽性細胞であることを確認した (未発表)。これらのことから LP 核群の ChAT 陽性終末は PPN に起始するといえる (文献35も参照)。今回の結果から LP 核群には ChAT 陽性細胞は観察されなかった (文献35, 36, 37, 38も参照) この ChAT 陽性線維が視床核の投射ニューロンの核内軸索側枝である可能性はないと思われるが、視床線条体投射系がコリン作動性であるとの報告があるので³⁹⁾、この点に関しては今後の課題としたい。de Lima et al.⁴⁰⁾ は外側膝状体背側核で、ChAT 陽性終末が丸いシナプス小胞といくつかのミトコンドリアを有しており視床の投射ニューロンと介在ニューロンの樹状突起とシナプスを形成していることを示し、さらにこの陽性終末がシナプス系球体形成に参加していることを示した。本研究では LP 核群の ChAT 陽性終末がシナプス系球体形成に関わっている像は観察されなかったが、しばしば見られた比較的大型の ChAT 陽性終末がシナプス系球体形成に関わる可能性もあり、今後検討したい。

P 物質 (SP)

Hutsler et al.⁴¹⁾ は、上丘の浅層から LPm への投射が SP 陽性線維であることを示した。また、Battaglia et al.¹⁹⁾ は、頸髄から LM-Sg の背内側に投射している SP 陽性線維を示した。さらに、PPN には ChAT 陽性細胞があるがその細胞の 1/3 が SP を共有している⁴²⁾ ことから、LP 核群の SP 陽性終末の起始部位の候補として PPN も含める必要がある。LP 核群の外側部 (LP1 および LPm など) における SP 陽性終末はこれまでの報告からその大部分は上丘からのものと思われるが、本研究により LP 核群のこの部位には SP 陽性

細胞の存在も明らかにされたことから、SP 陽性終末の一部はこの陽性細胞の核内軸索側枝である可能性も否定できない。

結 論

- (1) 視床後外側核群 (LP) における Asp, Glu, GABA, ChAT, SP の存在を免疫組織化学的方法で確認した。
- (2) 免疫陽性細胞は LP 核群にことなる分布を示した。Asp, Glu, GABA 陽性細胞は LP 核群全体にみられ、SP 陽性細胞は LP 核群の外側部にみられた。ChAT 陽性細胞は観察されなかった。
- (3) 免疫陽性線維は、ChAT は特に LM-Sg で密であったが、その他の物質は LP に均一に分布していた。
- (4) Asp, Glu, ChAT, SP 陽性神経終末は丸い小胞をもち、主に樹状突起と非対称性にシナプスを形成していた。Asp, Glu および GABA 陽性終末が糸球体形成に関わることが観察された。

謝 辞

稿を終えるに当り、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) Graybiel, A.M.: Some ascending connections of the pulvinar and nucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. *Brain Res.*, **44**: 99~125, 1972.
- 2) Kawamura, S.: Topical organization of the extrageniculate visual system in the cat. *Exp. Neurol.*, **45**: 451~461, 1974.
- 3) 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.
- 4) Wallace, S.F., Rosenquist, A.C. and Sprague, J.M.: Ibotenic acid lesions of the lateral substantia nigra restore visual orientation behaviour in the hemianopic cat. *J. Comp. Neurol.*, **296**: 222~252, 1990.
- 5) McHaffie, J.G., Norita, M., Dunning, D.D. and Stein, B.E.: Corticotectal relationships: direct and "indirect" corticotectal pathways. *Prog. Brain Res.*, **95**: 139~150, 1993.

- 6) **Norita, M., McHaffi, 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. *Neurosci. Res.*, **10**: 49~155, 1991.
- 7) **Berson, D.M. and Graybiel, A.M.:** Parallel thalamic zones in the LP-pulvinar complex of the cat identified by their afferent and efferent connections. *Brain Res.*, **147**: 139~148, 1978.
- 8) **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.
- 9) **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.
- 10) **Sherk, H.:** Location and connections of visual cortical areas in the cat's suprasylvian sulcus. *J. Comp. Neurol.*, **247**: 1~31, 1986.
- 11) **Maekawa, H. and Ohtsuka, K.:** Afferent and efferent connections of the cortical accommodation area in the cat. *Neurosci. Res.*, **17**: 315~323, 1993.
- 12) **Beckstead, R.M.:** A projection to the striatum from the medial subdivision of the posterior group of the thalamus in the cat. *Brain Res.*, **300**: 351~356, 1984.
- 13) **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 Res.*, **60**: 385~396, 1985.
- 14) **Chalupa, L.M. and Fish, S.E.:** Response characteristics of visual and extravisual neurons in the pulvinar and lateral posterior nuclei of the cat. *Exp. Neurol.*, **61**: 96~120, 1978.
- 15) **Hicks, T.P., Watanabe, S., Miyake, A. and Shoumura, K.:** Organization and properties of visually responsive neurones in the supragenicolate nucleus of the cat. *Exp. Brain Res.*, **55**: 359~367, 1984.
- 16) **Graham, J.:** An autoradiographic study of the efferent connections of the superior colliculus in the cat. *J. Comp. Neurol.*, **173**: 629~654, 1977.
- 17) **Takada, M., Itoh, K., Yasui, Y., Sugimoto, T. and Mizuno, N.:** Direct projections from the substantia nigra to the posterior thalamic regions in the cat. *Brain Res.*, **309**: 14~146, 1984.
- 18) **Fitzpatrick, D., Diamond, I.T. and Raczkowski, D.:** Cholinergic and monoaminergic innervation of the cat's thalamus: comparison of the lateral geniculate nucleus with other principal sensory nuclei. *J. Comp. Neurol.*, **288**: 647~675, 1989.
- 19) **Battaglia, G., Spreafico, R. and Rustioni, A.:** Substance P innervation of the rat and cat thalamus. I. distribution and relation to ascending spinal pathways. *J. Comp. Neurol.*, **315**: 457~472, 1992.
- 20) **Onodera, S., Norita, M., Takeda, K. and Hicks, T.P.:** Disposition of amino acid synaptic transmitters, acetylcholine and substance P in the LM-supragenicolate nuclear complex of the cat's thalamus. *Neurosci. Res.*, **11**: 134~140, 1991.
- 21) **Hoshino, K., Hicks, T.P. and Norita, M.:** Amino acid synaptic transmitters, acetylcholine and substance P immunoreactive structures in the cat lateral posterior complex of the thalamus: An electron microscope study. *Soc. Neurosci. Abst.*, **19**: 331, 1993.
- 22) **Mucke, L., Norita, M., Benedek, G. and Creutzfeldt, O.:** Physiologic and anatomic investigation of a visual cortical area situated in the ventral bank of the anterior ectosylvian sulcus of the cat. *Exp. Brain Res.*, **46**: 1~11, 1982.
- 23) **Norita, M., Hicks, T.P., Benedek, G. and Katoh, Y.:** Organization of cortical and subcortical projections to the feline insular visual area, IVA. *J. Hirnforsch.*, **32**: 119~134, 1991.
- 24) **Hajdu, F., Somogyi, G. and Tömböl, T.:** Neuronal and synaptic arrangement in the lateralis posterior-pulvinar complex of the thalamus in the cat. *Brain Res.*, **73**: 89~104, 1974.
- 25) **Norita, M. and Katoh, Y.:** Synaptic organization

- of the lateralis medialis-suprageniculate nuclear (LM-Sg) complex in the cat. *Prog. Brain Res.*, **75**: 109~118, 1988.
- 26) **Norita, M. and Katoh, Y.**: The GABAergic neurons and axon terminals in the lateralis medialis-suprageniculate nuclear complex of the cat: GABA-immunocytochemical and WGA-HRP studies by light and electron microscopy. *J. Comp. Neurol.*, **263**: 54~67, 1987.
- 27) **Mathers, L.H.**: The synaptic organization of the cortical projection to the pulvinar of the squirrel monkey. *J. Comp. Neurol.*, **146**: 43~60, 1972.
- 28) **Hajdu, F., Babosa, M., Somogyi, G. and Tömböl, T.**: Experimental quantitative electron microscopical studies on the nucleus lateralis posterior-pulvinar complex of the thalamus in the cat. *Z. mikrosk. anat. Forsch.*, **90**: 565~570, 1976.
- 29) **Fonnum, F., Storm-Mathisen, J. and Divac, I.**: Biochemical evidence for glutamate as neurotransmitter in corticostriatal and corticothalamic fibers in rat brain. *Neurosci.*, **6**: 863~873, 1981.
- 30) **Dori, I., Dinopoulos, A., Cavanagh, M.E. and Parnavelas, J.G.**: Proportion of glutamate-and aspartate-immunoreactive neurons in the efferent pathways of the rat visual cortex varies according to the target. *J. Comp. Neurol.*, **319**: 191~204, 1992.
- 31) **LeDoux, J.E. and Farb, C.R.**: Neurons of the acoustic thalamus that project to the amygdala contain glutamate. *Neurosci. Lett.*, **134**: 145~149, 1991.
- 32) **Palestini, M., Guegan, M., Saavedra, H., Thomasset, M. and Batini, C.**: Glutamate, GABA, calbindin-D_{28k} and parvalbumin immunoreactivity in the pulvinar-lateralis posterior complex of the cat: relation to the projection to the Clare-Bishop area. *Neurosci. Lett.*, **160**: 89~92, 1993.
- 33) **Jones, E.G.**: Some aspects of the organization of the thalamic reticular complex. *J. Comp. Neurol.*, **162**: 285~308, 1975.
- 34) **Mendez, I., Elisevich, K. and Flumerfelt, B.A.**: GABAergic synaptic interactions in the substantia nigra. *Brain Res.*, **617**: 274~284, 1993.
- 35) **Vincent, C.R. and Reiner, P.B.**: The immunohistochemical localization of choline acetyltransferase in the cat brain. *Brain Res. Bull.*, **18**: 371~415, 1987.
- 36) **Kimura, H., McGeer, P.L., Peng, J.H. and McGeer, E.G.**: The central cholinergic system studied by choline acetyltransferase immunohistochemistry in the cat. *J. Comp. Neurol.*, **200**: 151~201, 1981.
- 37) **Armstrong, D.M., Saper, C.B., Levey, A.I., Wainer, B.H. and Terry, R.D.**: Distribution of cholinergic neurons in rat brain: demonstrated by the immunocytochemical localization of choline acetyltransferase. *J. Comp. Neurol.*, **216**: 53~68, 1983.
- 38) **Mesulam, M.-M., Mufson, E.J., Levey, A.I. and Wainer, B.H.**: Atlas of cholinergic neurons in the forebrain and upper brainstem of the macaque based on monoclonal choline acetyltransferase immunohistochemistry and acetylcholinesterase histochemistry. *Neurosci.*, **12**: 669~686, 1984.
- 39) **Saelens, J.K. and Edwards-Neale, S.**: Further evidence for cholinergic thalamo-striatal neurons. *J. Neurochem.*, **32**: 1093~1094, 1979.
- 40) **de Lima, A.D., Montero, V.M. and Singer, W.**: The cholinergic innervation of the visual thalamus: an EM immunocytochemical study. *Exp. Brain Res.*, **59**: 206~212, 1985.
- 41) **Hutsler, J.J. and Chalupa, L.M.**: Substance P immunoreactivity identifies a projection from the cat's superior coliculus to the principal tectorecipient zone of the lateral posterior nucleus. *J. Comp. Neurol.*, **312**: 379~390, 1991.
- 42) **Vincent, S.R. and Satoh, K.**: D.M. Armstrong and H. C. Fibiger, Substance P in the ascending cholinergic reticular system. *Nature*, **306**: 688~691, 1983.

(平成6年1月10日受付)