

抜刷

第 16 回

味と匂のシンポジウム
発表論文集

(1982.9.3-4)

Proceedings of the 16th Symposium
on Taste and Smell

日本味と匂のシンポジウム

Japanese Association for the Study of
Taste and Smell (JASTS).

藤田一郎・佐藤真彦・上田一夫
 東京大学 理学部 動物学教室

緒 言

近年、イワナの嗅球の外側部と内側部の嗅応答が異なることが報告されている¹。また、行動学的実験からタラ²とキングョ¹⁷で、外側嗅索(LOT)と内側嗅索(MOT)が異なった嗅覚情報を伝達している可能性が示唆されている。このように、魚類では、嗅球および嗅索の外側部と内側部が、それぞれ異なった機能を持っていることが示唆されている。この問題に関して、魚類の嗅覚中枢の神経回路を調べることは重要であると考え、われわれは、これまでコイの嗅球の神経回路を電気生理学的に解析してきた。その結果、コイの嗅球の外側部と内側部は、それぞれ固有の、(1)投射経路(外側部の僧帽細胞はLOTへ軸索を投射し、内側部の僧帽細胞はMOTへ投射する)¹⁵、(2)入力線維¹⁴、(3)抑制回路⁷を持つことが判明した。本論文ではさらに、LOTおよびMOT中を走行する僧帽細胞軸索それぞれの、終脳における走行・終止部位を電気生理学的に調べた。

一方、終脳からの遠心性線維は、MOT中を走行して嗅球に達し、嗅球の内外両側部の顆粒細胞の細胞体または deep dendrite にシナプスすることが知られている¹²。そこで、遠心性線維の終脳における起始・走行部位についても解析を行なった。

方 法

体重が700-900gのコイをクラーレで不動化し、嗅球・嗅索・終脳を露出した。終脳のいろいろな部位を電気刺激(100 μ A、100 μ s、03Hzまたは3.0Hz、陰性矩形波)し、その時の嗅球顆粒細胞層での誘発電位を記録した。刺激電極および記録電極には、先端以外を絶縁したステンレス電極を用いた。LOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位を調べる時にはMOTを切断し、MOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位および遠心性線維の起始・走行部位を調べる時にはLOTを切断しておいた。各刺激トラックの1ないし2ヶ所で直流陽性電流(6 μ A、25秒)を流し、実験後、Prussian blue 反応により生じた青斑を組織学的に検索した。終脳の部位の命名はNorthcuttとBraford(1980)に従った¹⁰。

結 果

1. LOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位

LOT刺激により生ずる嗅球顆粒細胞層での誘発電位

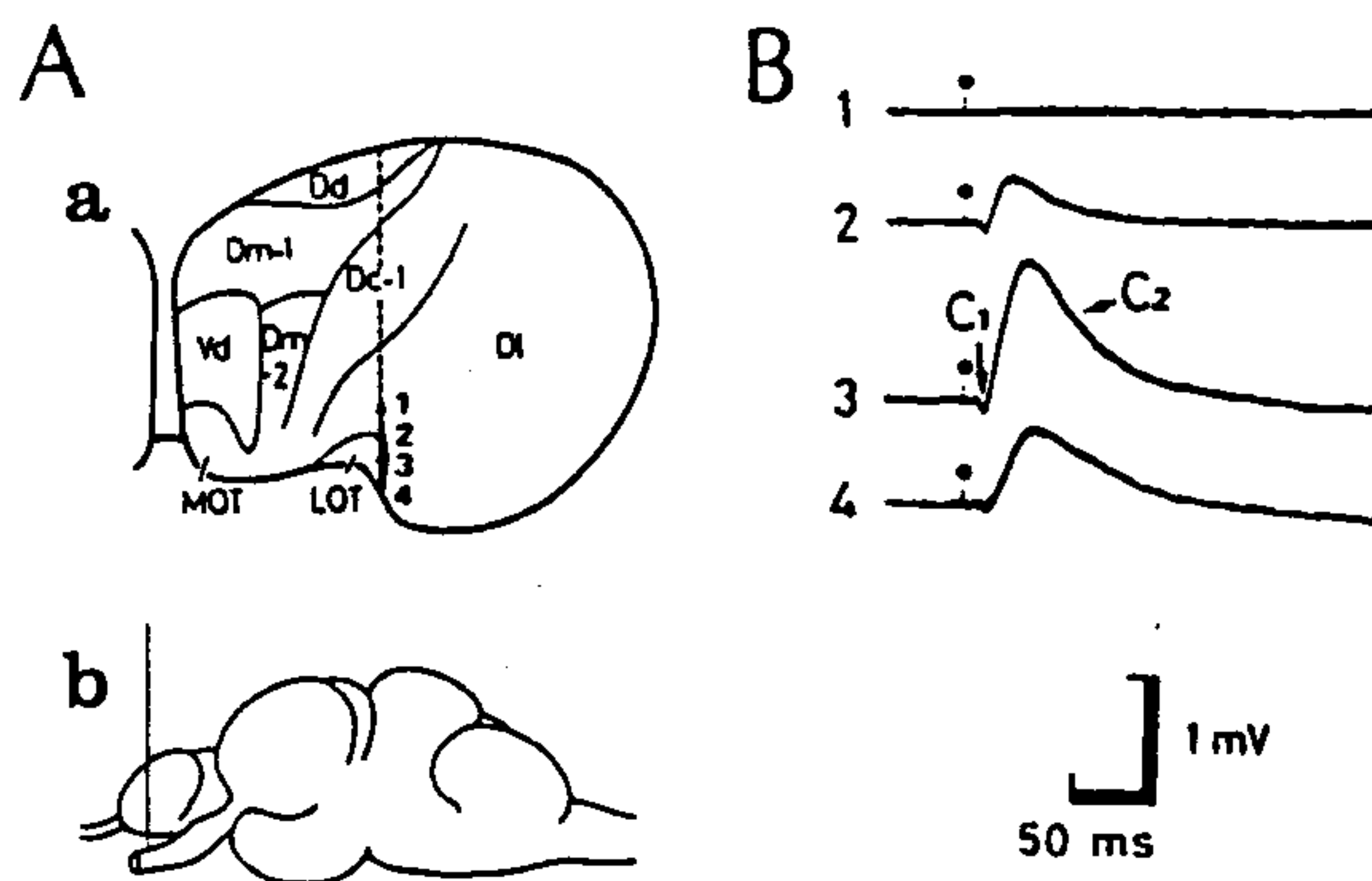


図1. MOT切断標本における、終脳局所電気刺激に対する嗅球顆粒細胞層での誘発電位。Aa:終脳吻側部の横断面。点線は、刺激電極のトラックを示す。Ab:コイの脳の側面図。Aaの横断面のレベルを示す。B:Aaに示した1-4の部位を刺激した時の、嗅球顆粒細胞層での誘発電位。

は、小さな陰性電位C1とそれに続く大きな陽性電位C2から成る¹²。C1は、逆行性に興奮した僧帽細胞の複合活動電位であり¹⁸、C2は、逆行性に興奮した僧帽細胞が樹状突起間シナプスを介して賦活した、顆粒細胞の peripheral dendrite の脱分極の反映であると推定されている¹²。したがって、終脳における僧帽細胞の走行・終止部位を刺激すると、C1・C2が誘発されることが予想される。

図1Bは、MOT切断標本において、終脳吻側部を刺激した時の嗅球顆粒細胞層での誘発電位を示す。刺激トラックは、Dd・Dm-1・Dc-1・Dlを横切り、LOTへ達していた(Aa、略号は表1を参照)。予想どおり、LOT中に刺激電極先端がある時には、C1とC2が誘発された(B2、B3、B4)。しかし、LOT上縁より、200 μ m背側の1の部位を刺激しても、応答は誘発されなかった(B1)。このことから、本実験条件における刺激電流の周辺へのひろがりは、200 μ m以下であると考えられる。また、Dd・Dm-1・Dc-1・Dlの刺激では、応答は誘発されなかった。

このようにして、同側終脳各部を電気刺激し、C1・C2を誘発する部位、即ち、LOT中の僧帽細胞軸索の走行または終止部位を探索した。図2に、その結果を示す。

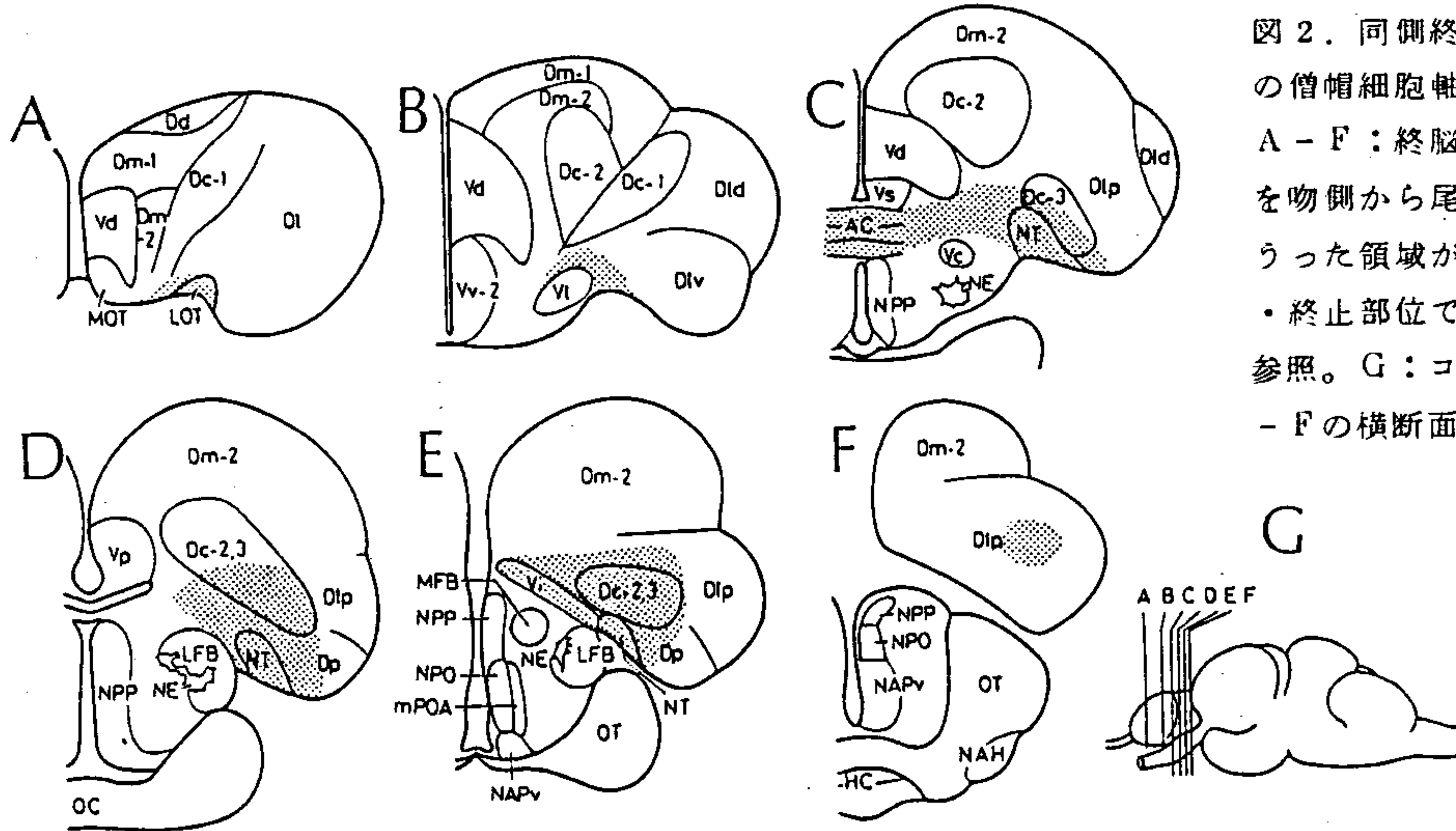


図2. 同側終脳における、LOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位 A-F: 終脳の代表的な6横断面を吻側から尾側の順に示す。点をうった領域が僧帽細胞軸索の走行・終止部位である。略号は表1を参照。G: コイの脳の側面図。A-Fの横断面のレベルを示す。

LOT中の僧帽細胞軸索は、LOTとすぐ近傍の内側部(A)、V1の背外側の白質部(B)、Dc-3の腹側部・Dlpの腹側部・NT・それらの核と前交連との間の白質部・前交連(C)、Dc-2,3・NT・Dp・Vi(D, E)、Dlp(F)を走行またはそれらの部位に終止していた。視索前野には、LOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止は見いだされなかった(C-F)。

2. MOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位と遠心性線維の起始・走行部位

MOT刺激により生ずる嗅球顆粒細胞層での誘発電位には、C1・C2に続いて大きな陰性電位C4が生ずる¹²。また、1Hz以上のくりかえし刺激を行なうと増強を示す陰性電位C3がC2の下降相に出現する¹²。このC3とC4は、MOT中を走行する遠心性線維により引き起こされた、顆粒細胞の細胞体または deep dendrite の脱分極の反

映であると推定されている¹²。従って、LOT切断標本において終脳電気刺激を行ない、C1・C2を誘発した刺激部位にはMOT中の僧帽細胞軸索が走行または終止していると考えられ、一方、C3・C4を誘発した刺激部位は、C3・C4に対応する遠心性線維の起始部位または走行部位であると考えられる。このように誘発電位を示標にして調べた、同側終脳における、MOT中の僧帽細胞軸索の走行部位または終止部位を図3に示す(点をうった領域)。C3とC4を誘発する刺激部位は、神経核のレベルでは、相違を認められなかったので、両者をまとめて斜線で示してある。

MOT中の僧帽細胞軸索は、MOT(A)、Vv-1(図示されていない)、Vv-2(B)、Dc-3・NT・Dlp・それらの核と前交連との間の白質部・前交連(C)、Dc-2,3・NT・Dlp・Dp・Vi(D, E)、Dlp(F)を走行または終止していた。視索前野への、MOT中の僧帽細胞軸索の走行・終

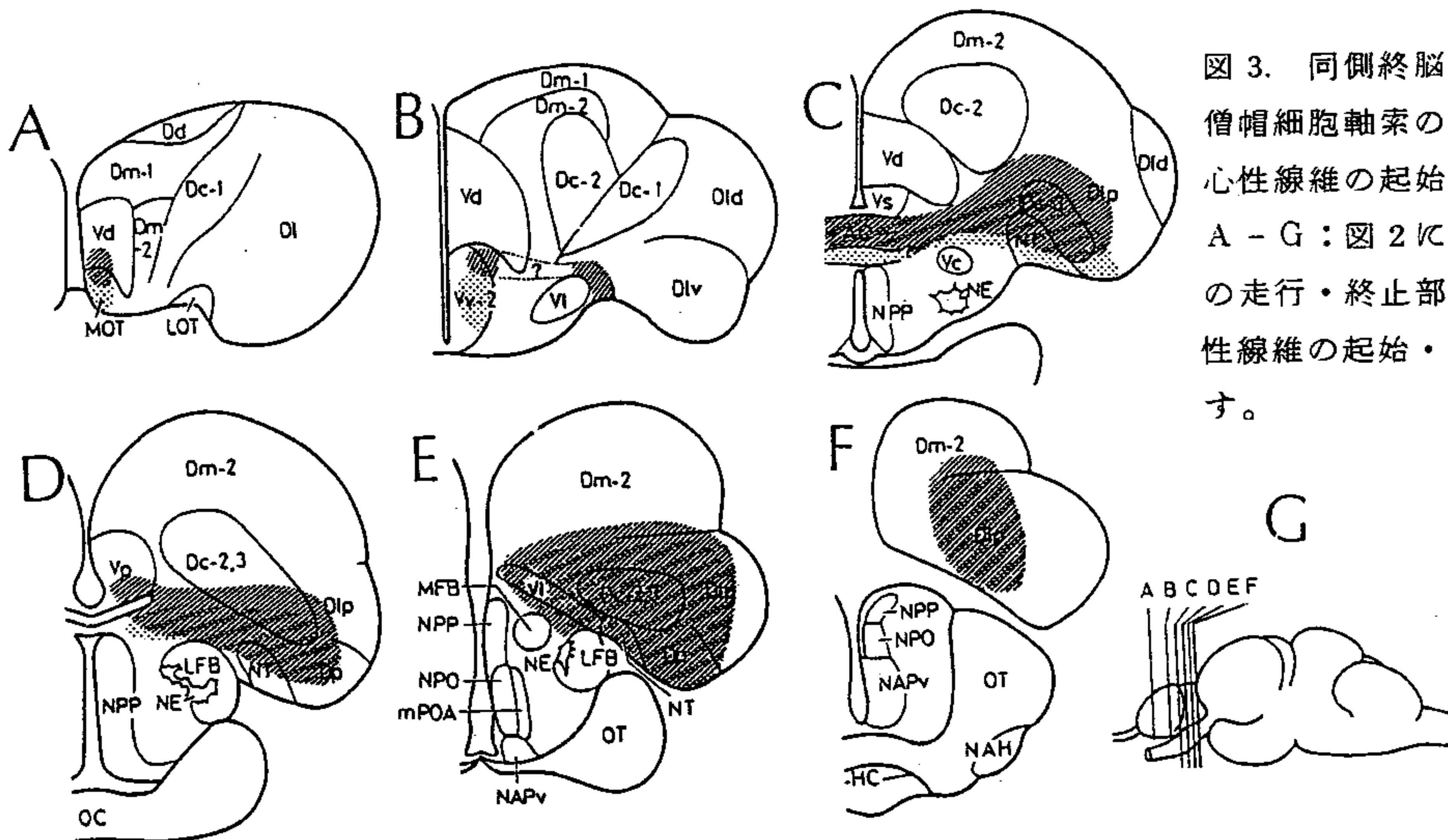


図3. 同側終脳における、MOT中の僧帽細胞軸索の走行・終止部位と遠心性線維の起始・走行部位 A-G: 図2に同じ。僧帽細胞軸索の走行・終止部位を点で示し、遠心性線維の起始・走行部位を斜線で示す。

止は見いだされなかった(C-F)。

遠心性線維の起始部位または走行部位は、終脳の尾側から、Dm-2の腹側部・Dlp(F)、Dc-2,3・Dp・NT・Vi・Vp(D,E)、Dc-3・NT・Dlpおよびそれらの核と前交連との間の白質部・前交連(C)、Vlの背外側の白質部・Vv-2の背側部(B)、Vv-1の背側部(図示されていない)、Vdの腹側部・MOT(A)であった。図3Bの?印の部位は解析を行なっており、線維の有無は不明である。

3. 対側終脳との線維連絡

同様の解析を、対側の終脳についても行なったところ、LOTおよびMOT中を走行する僧帽細胞軸索は両者とも一部は、前交連を通過して対側の終脳へ投射していた。対側での走行部位または終止部位は、Dlp・Dp・Dc-3・NT・Vi・Dlv・Vv-1であった。また、LOTおよびMOT中の僧帽細胞軸索の一部は、対側のMOT中をも走行していた。

遠心性線維の起始部位または走行部位もまた、対側のMOT中と終脳(Dlp・Dp・Dc-3・NT・Vi・Dlv)に存在していた。

考 察

本実験により、LOT中の僧帽細胞軸索は終脳のDlvへ、MOT中の僧帽細胞軸索はVv-1・Vv-2へ走行、おそらくはそこへ終止すると推定された。それぞれの線維の一部は、さらに前交連より尾側の共通の領域(Dc-3・NT・Dlp・それらの核と前交連との間の白質部・前交連・Vi)と対側終脳へ投射することが判明した。また、遠心性線維の起始・走行部位と僧帽細胞軸索の走行・終止部位は、かなり重複していた。これらの結果は、神経解剖学的手法を用いた結果^{1,2,5,6,8,9,11,16}とほぼ一致している。

このように、嗅球の外側部と内側部の僧帽細胞が、入力線維¹⁴・抑制回路⁷・投射経路¹⁵に加えて、それぞれ異なる投射領域を持つことは、コイの嗅覚神経路が、異なった機能を持った、外側部と内側部という2つのシステムから成ることを示唆している¹³。

表1. 略号

AC	Anterior commissure
D	Area dorsalis telencephali
Dc	Central zone of D
Dc-1,2,3	Parts of Dc
Dd	Dorsal zone of D
Dl	Lateral zone of D
Dld	Dorsal part of lateral zone of D
Dlp	Posterior part of lateral zone of D
Dlv	Ventral part of lateral zone of D
Dm	Medial zone of D
Dm-1,2	Parts of Dm
Dp	Posterior zone of D
HC	Horizontal commissure
LFB	Lateral forebrain bundle
LOT	Lateral olfactory tract
MFB	Medial forebrain bundle
MOT	Medial olfactory tract
mPOA	Medial preoptic area
NAH	Nucleus anterioris hypothalami
NAPv	Nucleus anterioris periventricularis
NE	Nucleus endopeduncularis
NPO	Nucleus preopticus
NPP	Nucleus preopticus periventricularis
NT	Nucleus taenia
OC	Optic chiasma
OT	Optic tract
V	Area ventralis telencephali
Vc	Commissural nucleus of V
Vd	Dorsal nucleus of V
Vi	Intermediate nucleus of V
Vl	Lateral nucleus of V
Vp	Postcommissural nucleus of V
Vs	Supracommissural nucleus of V
Vv	Ventral nucleus of V
Vv-1,2	Parts of Vv

参 考 文 献

1. Bass, A.H. (1981) *J. Morphol.*, 169, 91-111.
2. Davis, R.E., Chase, R., Morris, J. and B. Kaufman (1981) *Behav. Neural Biol.*, 33, 257-279.
3. Døving, K.B. and R. Selset (1980) *Science*, 207, 559-560.
4. Døving, K.B., Selset, R. and G. Thommesen (1980) *Acta Physiol. Scand.*, 108, 123-131.
5. Ebbesson, S.O.E., Neyer, D.L. and H. Sheich (1981) *Cell Tissue Res.*, 216, 167-180.
6. Finger, T.E. (1975) *J. Comp. Neurol.*, 161, 125-142.
7. Fujita, I., Satou, M. and K. Ueda (1982) *J. Physiol. Soc. Japan*, 44, 390.
8. Ichikawa, M. (1975) *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, 13, 257-263.
9. Ito, H. (1973) *J. für Hirnforsch.*, 14, 237-253.
10. Northcutt, R.G. and M.R. Bradford, Jr. (1980) In *Comparative Neurology of the Telencephalon* (S.O.E. Ebbesson ed.) Plenum Press, New York and London, 41-98.
11. Oka, Y. (1980) *Brain Res.*, 185, 215-225.
12. Satou, M., Fujita, I., Ichikawa, M. and K. Ueda (1980) *Proceedings of the 14th Japanese Symposium on Taste and Smell* (H. Tomita ed.) 45-48.
13. Satou, M., Fujita, I., Ichikawa, M., Yamaguchi, K. and K. Ueda (in preparation)
14. Satou, M., Fujita, I. and K. Ueda (1981) *Proceedings of the 15th Japanese Symposium on Taste and Smell* (Y. Hiji ed.) 52-55.
15. Satou, M., Ichikawa, M., Ueda, K. and S.F. Takagi (1979) *Brain Res.*, 173, 142-146.
16. Scalia, F. and S.O.E. Ebbesson (1971) *Brain Behav. Evol.*, 4, 376-399.
17. Stacey, N.E. and A. Kyle (1981) *Abstracts in ORI Symposium on Fish Migration and Reproduction*, 21.
18. Yamaguchi, K. and K. Ueda (1979) *Proceedings of the 13th Japanese Symposium on Taste and Smell* (M. Funakoshi ed.) 23-26.

AN EVOKED POTENTIAL STUDY OF EFFERENT AND AFFERENT CONNECTIONS OF THE CARP OLFACTORY BULB

I. FUJITA, M. SATOU AND K. UEDA

(ZOOLOGICAL INSTITUTE, FACULTY OF SCIENCE, UNIVERSITY OF TOKYO)

USING ELECTROPHYSIOLOGICAL METHODS, (1) CENTRAL PROJECTIONS OF THE OLFACTORY TRACTS AND (2) ORIGINS AND PATHWAYS OF CENTRIFUGAL FIBERS TO THE OLFACTORY BULB (OB) WERE STUDIED IN THE CARP.

EVOKED POTENTIALS RECORDED IN THE GRANULE CELL LAYER OF THE OB WERE ANALYSED WHEN ELECTRICAL SHOCKS (INTENSITY: 100 μ A, DURATION: 100 μ SEC) WERE SYSTEMATICALLY APPLIED TO VARIOUS AREAS IN THE TELECEPHALON. LOCATIONS AND TRACKS OF THE STIMULATION ELECTRODES WERE IDENTIFIED IN HISTOLOGICAL SECTIONS AFTER THE EXPERIMENTS. COMPONENT WAVES COULD BE DISCRIMINATED IN THE FIELD POTENTIALS WHICH REFLECTED EITHER THE RESULTS OF ACTIVATION OF THE MITRAL CELL AXONS OR CENTRIFUGAL FIBERS TO THE OB.

IT WAS REVEALED THAT (1) THE MITRAL CELL AXONS IN LOT PROJECTED, AT PRECOMMISSURAL LEVEL, TO THE VENTROLATERAL PART OF THE IPSILATERAL TELECEPHALON (I-TEL) AND, AT POSTCOMMISSURAL LEVEL, TO AN EXTENSIVE AREA IN THE VENTRAL PART OF THE I-TEL, (2) THE MITRAL CELL AXONS IN MOT PROJECTED, AT PRECOMMISSURAL LEVEL, TO THE VENTROMEDIAL PART OF THE I-TEL AND, AT POSTCOMMISSURAL LEVEL, TO AN EXTENSIVE AREA IN THE VENTRAL PART OF THE I-TEL AND THE LATTER CONSIDERABLY OVERLAPPED THE POSTCOMMISSURAL LOT-PROJECTION AREA, (3) A PART OF THE MITRAL CELL AXONS BOTH IN LOT AND MOT PROJECTED TO VARIOUS AREAS IN THE CONTRALATERAL TELECEPHALON THROUGH THE ANTERIOR COMMISSURE, AND (4) THE CENTRIFUGAL FIBERS EXISTED IN AREAS WHICH CONSIDERABLY OVERLAPPED THE PROJECTION AREAS OF THE MITRAL CELL AXONS. THE PROJECTION OF THE MITRAL CELL AXONS TO THE PREOPTIC AREAS WAS NOT RECOGNIZED

IN THE PRESENT EXPERIMENTS.

THESE RESULTS ARE LARGELY IN ACCORDANCE WITH THOSE OBTAINED FROM ANATOMICAL STUDIES OF EFFERENT AND AFFERENT CONNECTIONS OF THE FISH OLFACTORY BULB.