

ラット上丘の構造について

徳 永 勲

(千葉大学大学院医学研究科生理系 解剖学第 III 講座 指導: 大谷克己教授)

(昭和 45 年 7 月 31 日受付)

要 旨

ラットの上丘の Klüver-Barrera 染色, Pal-carmin 染色, Nissl 染色, Golgi-Cox 法燐タングステン酸変法, Bodian 染色, Cajal 第 II 法染色標本で細胞構築と樹状突起の広がり方について検索した。

なお, Golgi-Cox 標本でみると, 上丘の細胞には種々のものがあって, それぞれ樹状突起の分岐状態, 広がり方, 分布範囲に特徴を示した。しかしながら, これらの細胞の配列状態は, 大脳皮質, 海馬などとは異なり規則性に乏しかった。そこで各切片から全く無作意に描写してきた多くの細胞を基にして, 上丘内での元の存在位置を考慮に入れて模式図にまとめ各層の特徴をつかむことにした。

1. a) 第 I 層 (str. zonale, str. griseum superficiale, str. opticum) 中で str. zonale は最も細胞成分に乏しい。str. griseum superficiale には長軸を背腹方向にむけた楕円形の小形の胞体をもつ神経細胞が比較的目立った。str. opticum にも三角形の小形および多角形の中等大細胞など, かなりの数の神経細胞がみられた。

b) Golgi-Cox 標本で第 I 層をみた時に, 最も特徴的な細胞は背腹方向に複雑に分岐した樹状突起を持つ小形ないし中等大のものであった。これらの細胞は第 I 層の中間部に多い。その他に, 樹状突起を水平および矢状断方向, あるいは四方に伸ばした小形の細胞もみられたが, その数は少なかった。なお, 深部には中等大の星形の胞体を持つ多極性細胞も認められた。

2. a) 第 II 層 (str. griseum intermedium, str. album intermedium, str. griseum profundum) および第 III 層 (str. album profundum) では胞体が 40μ 以上にも達する大形の多角形細胞が目立ち, こうした大形細胞の上丘内分布にはつぎのような特徴があった。すなわち, 上丘前端からやや尾方の高さより上丘の中間 $1/3$ に出現しはじめ, 後方の高さに行くにつれて腹外側に広く分布し, その数も増大していくが, 下丘の前端が現われると大形細胞の数は減少していくのが解かった。

b) Golgi-Cox 標本でみると第 II, III 層中には大形および中等大の多極性で樹状突起を周囲に長く伸ばした細胞が多く, その樹状突起表面には側棘はほとんど認められなかった。第 III 層中の多極性細胞の樹状突起には中脳中心灰白質にまで達するものがみられた。

3. 今回の観察から, 第 I 層は Ramón-Moliner の allodendritic なパターンをもち, 第 II, III 層は脳幹網様体にみられるような isodendritic なパターンのニューロンから構成されていることがわかった。こうした二重構造をもった上丘の機能的意義についても若干の検討を加えた。

Keywords: 上丘, 細胞構築, ニューロン構成

はじめに

上丘の線維結合については、Meikle & Sprague¹⁾の視覚系に関する線維結合の綜説で述べられているように、19世紀末のGudden²⁾による仔ネコの眼球摘出実験以来、はなはだ多数の論文が出されている。それらのうち、ラットに関するものをみると、遠心路についてPapez & Freeman³⁾がMarchi法、Knook⁴⁾、Waldron & Gwyn⁵⁾がNauta法を用いてそれぞれ報告し、また、求心路ではLashley⁶⁾、Tsang⁷⁾がMarchi法で、さらにNauta & Bucher⁸⁾、Hayhow et al⁹⁾、Lund^{10),11)}およびKnook⁴⁾もNauta法でそれぞれ観察している。

しかしながら、上丘自体のニューロン構成については、Golgi法によるCajal¹²⁾の系統的な研究以後、全くなおざりにされていた感があり、最近になってわずかに食虫類(ハリネズミ)、けっ歯類(イエウサギ*)、食肉類(ネコ)の上丘をGolgi法で観察したViktorov^{13),14)}の論文が出されているにすぎない。したがって、Huber & Crosby^{15),16)}の比較解剖および系統発生的見地からの上丘の機能的意義も、まだ上丘のニューロン構成に関する十分な形態学的裏付けを得ているとは言い難い。

著者は、こうした観点からラットの上丘の細胞構築および樹状突起の広がり方について検索することにした。

研究方法

上丘の細胞構築、髄鞘構築に関しては、成体のラット脳のPal-carmin染色、Klüver-Barrera染色¹⁷⁾、Nissl染色およびCajal還元銀法(第II法)¹⁸⁾、Bodian法¹⁹⁾といった各種鍍銀染色による連続横断、矢状断、水平断切片を用いた。

なお、上丘内細胞分布の検索には図式複構法、すなわち、20 μ のセロイジン連続前額断切片を32倍に拡大し、上丘や中脳水道などの輪郭および細胞の存在位置を全切片から各々書き写し、これを同一倍率(32倍)で一枚ずつ平面図に投射復構させる方法を用いた。

また、樹状突起の検索には50g前後の約40匹のラット脳にGolgi-Cox法の隣タンゲステン酸変法²⁰⁾を施し、セロイジン包埋により120~200 μ 厚の横断、矢状断連続切片を作製した。高倍率で写真を撮ると焦点からはずれる突起の部分が多くなりトレースしにくくなるた

め、約400倍の低倍顕微鏡モニター写真を作り、これにトレーシングペーパーを当て、顕微鏡をのぞきながら、各細胞の突起を全部正確にトレースした。一方、これとは別に描画装置を使って、上丘各層から全く無作意に多くの細胞を直接倍率400倍の拡大で記録した。

所 見

上丘は動物種間でその層の発達のかかりの差がある。ラットの上丘を髄鞘染色標本でみると、一般に次の7層に区分される。

- (1) stratum zonale
- (2) stratum griseum superficiale
- (3) stratum opticum
- (4) stratum griseum intermedium
- (5) stratum album intermedium
- (6) stratum griseum profundum
- (7) stratum album profundum

しかし、線維結合から考えると、この内の幾つかをまとめて大きく3つの層に分けた方が理解しやすい。(Fig. 1) すなわち、視索線維や皮質上丘路の線維が終止する(1)(2)(3)を第I層、視覚領以外の新皮質および脊髄からの神経線維束が終止する層として(4)(5)(6)を第II層、(7)を上丘の遠心性および交連性その他の線維束の集まって走る層として第III層にそれぞれ大別した。

第 I 層

(1) stratum zonale: 最外層を2~3層のグリア細胞によって被われた50 μ 前後の狭い層で、細胞成分に乏しい。5 μ 位の円形の細胞質に乏しいグリア細胞が主で、この他にわずかな数の7~10 μ 位の三角形、楕円形の神経細胞も散在している。(Fig. 2) 髄鞘染色では淡くみえるが鍍銀染色標本でみると表在性の横走線維や、腹側を不規則に斜走する細かい線維が交錯し合っているのが解かり、ここで軸索と樹状突起または軸索同志の結合の機会が多いことを思わせる。(Fig. 3) 白井ら²¹⁾もラットの上丘の電顕的観察で、この第I層にaxo-dendritic, axo-axonic結合およびその複合型がaxosomatic結合より多いことを報告している。

(2) stratum griseum superficiale: この層は腹方へ向かうにつれ細胞密度が高くなっており、7~8 μ までの小形、中等大の三角形、楕円形、多角形の細胞がみられるが、上丘の背腹方向に長軸を向けた楕円形の小形

* イエウサギは分類学上、ウサギ目(Lagomorpha)として、けっ歯目(Rodentia)から独立させられている。脊椎動物の進化(Evolution of the vertebrates) E. H. Colbert 著、田隅本生訳、下巻、79-94ページ 東京、築地書館、1967。

神経細胞が比較的目立っている。(Fig. 5) 鍍銀標本で見ると, str. opticum からこの層に入ってくると思われる線維が多くみられるが, 層内での走行は不規則である。

(3) stratum opticum: 網膜上丘路や一部の皮質上丘路などの線維によって形成された層であるが, かなりの数の神経細胞も認められる。その大きさも上層のものよりも大形で $20 \times 20 \mu$ 位の三角形, 多角形の細胞が多い。

第 II 層

(4) stratum griseum intermedium: 細胞は一般に上層の str. opticum のそれより小形で $12 \sim 15 \mu$ 位であるが, $15 \sim 25 \mu$ 位の中等大細胞もまれにみられた。

(5) stratum album intermedium: この層にも, 大きさの多様な細胞が相当数みられた。すなわち, 8μ 前後の円形ないし楕円形のものから, $15 \sim 25 \mu$ 位までの中等大のものまでみられた。後者の胞体は三角形ないし錐体形を呈し, ニッスル小体は棍棒状に濃染している。また, 同様の性状を呈する 40μ 以上にも達する大形の多角形細胞も腹側部にみられた。(Fig. 4)

鍍銀標本で見ると, 第 III 層と連続する背腹方向に走る線維が, 前額断切片で斜走あるいは横走する線維と複雑に交錯し合い, 細胞はこうした網目を埋める格好で分

布している。

(6) stratum griseum profundum: 最大幅 60μ 前後の狭い層で, 上層の str. album intermedium と下層の str. album profundum とを不明瞭に境している。なお, この層は外側に向かうにつれてその幅は狭くなる。細胞の形状は上の 2 層のものとはほぼ同じであるが, 鍍銀標本では上層と下層とを背腹方向に結ぶ線維が多くみられ線維叢の形成は弱い。

第 III 層

(7) stratum album profundum: 前額断切片で弓状に束をなして走る線維層で, 中脳水道背側部での交叉は少なく外腹側に向かうにつれ線維の量も増し層も厚くなり, 中脳網様体の中に向かってび慢性に散解している。中心灰白質の背側部および外側部から伸びた線維が, この層にも達している。

この層の細胞成分は少なく, その性状も上記第 II 層のものと同様である。第 II 層腹側 (主として (5), (6)) および第 III 層背側部にみられた 40μ 以上にも達する大形多角形細胞の上丘内分布にはつぎのような特徴がみられた。(Fig. 6, Fig. 7) すなわち, これらの細胞は上丘前端よりやや尾方の高さから上丘の中間 $1/3$ に少数出現しはじめる。後方の高さになるにつれその分布域は腹外側に広がり, 細胞の数も増大していくが, 上丘の腹外側方

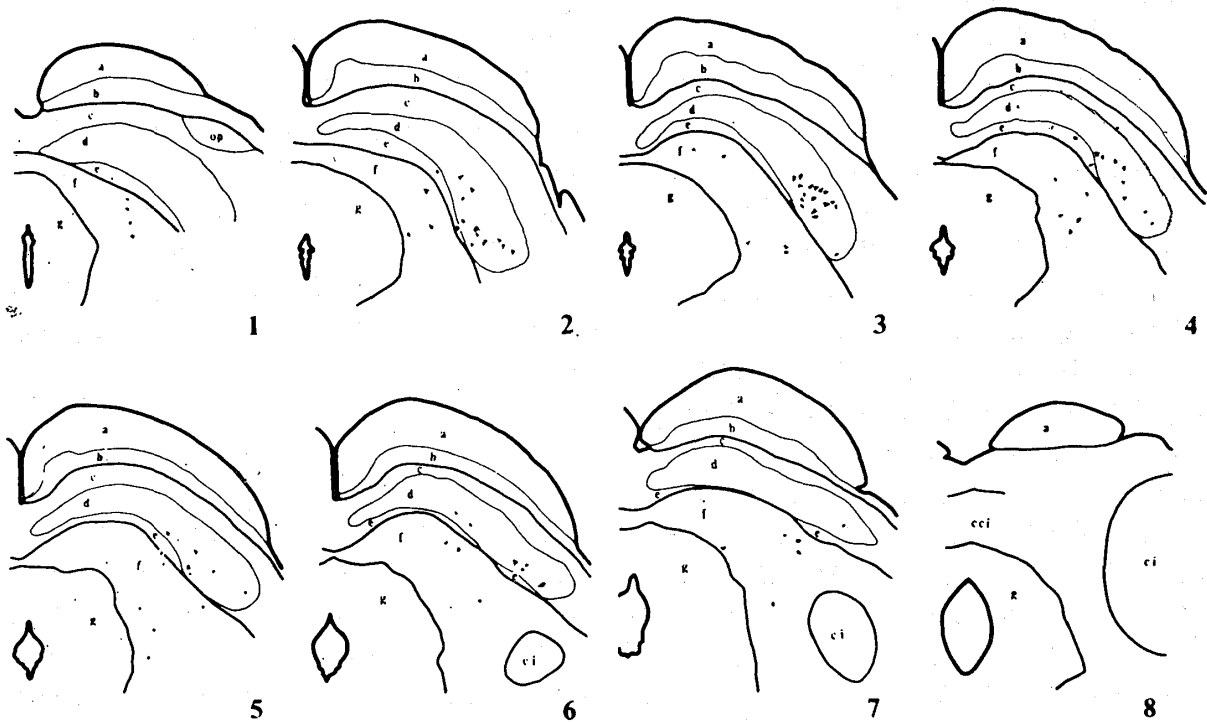


Fig. 6. The intracollicular distribution of the large cells through some cross sections. a: str. zonale and str. griseum superficiale, b: str. opticum, c: str. griseum intermedium, d: str. album intermedium, e: str. griseum profundum, f: str. album profundum, g: substantia grisea centralis, op: nucl. tr. opt., cci: commissura colliculi inferior, ci: colliculus inferior.

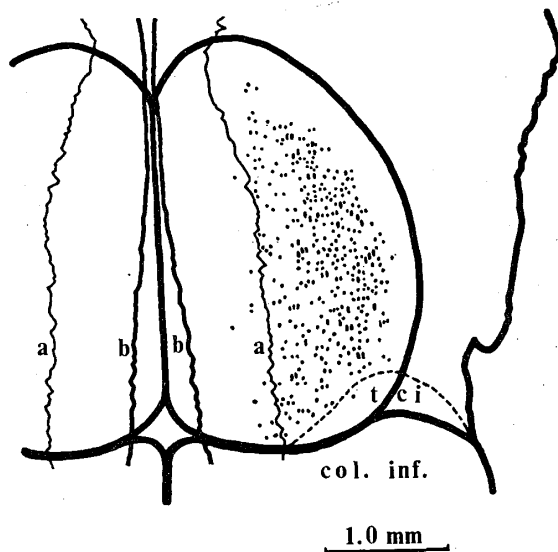


Fig. 7. The graphic reconstruction of the intracollicular cellular distribution, made by projecting the outline of each $20\ \mu$ celloidin cross-section into a horizontal plain at the same magnification ($\times 32$) as the original outline of the section. The dots represent the large and mediumsized polygonal neurons. a-a: outline of the midbrain central gray substance, b-b: outline of the cerebral aqueduct, tci: rostral projection of the inferior colliculus, col inf: colliculus inferior

に下丘の前端が出現する高さになると、その量は減少していく。

鍍銀標本でみると、第II層腹側および第III層背側部の外側部から、 $2\sim 3\ \mu$ の太い線維が第III層最腹側部に向かって下降し、ここでほぼ直角に屈曲し、(Fig. 8)中心灰白質周囲を腹内側に向かい背側被蓋交叉部で交叉し、反対側の内側縦束の腹側に位置する。

つぎに Golgi-Cox 法燐タンゲステン酸変法で染めた標本の所見を述べる。まず、横断切片で染っている細胞とその突起の全てをトレースしてみると、層構造を有する他の領域、すなわち、大脳皮質、小脳皮質または海馬と異なり、樹状突起の分起や分布状態に定まったパターンをもった細胞が規則的に配列しているのではないことに気付く。種々の大きさ、形をもった細胞が各層内に散在し、また、各層間の突起のやりとりも活発に行なわれている。ひとつの切面から各層の細胞の特徴をつかむことは困難であるので、多数の切片の各層から全く無作意に描画装置を使って描き写してきた多くの細胞を、切片上の元の存在位置を考慮に入れて図にまとめた。この際、細胞は左右の上丘から記録されたのであるが、存在部位

や形状を比較し易くするために、一方の上丘に左右対称に投影した。(Fig. 9)

第I層表層部には、円形の胞体をもち四方に細い樹状突起を伸ばしている小形細胞 (Fig. 9-1) がみられた。中間部には紡錘形の胞体をもち、樹状突起を主として背腹方向に伸ばす小形および中等大の細胞がみられたが、その突起は背側に向かってより長く複雑に分岐している。(Fig. 9-3, Fig. 10) これらの細胞の樹状突起の表面には側棘 (spine または gemmule) が認められた。また、横断切片で内外方向に、矢状断切片では前後方向に樹状突起を伸ばしている細胞 (Fig. 9-2) も認められた。

このほか、中等大の胞体から種々の方向に多くの樹状突起を伸ばす多様性に富む細胞がみられた。(Fig. 9-4) 第I層深部には中等大の星形の胞体から樹状突起を横や背側に伸ばす多極性細胞 (Fig. 9-5) や、紡錘形の胞体から樹状突起を主として背側方向に向けた中等大の細胞 (Fig. 9-6) や紡錘形の胞体から樹状突起を種々の方向に伸ばした細胞 (Fig. 9-9) もみられた。

第II層には、側棘の少ない樹状突起を四方に広範に伸ばしている大形多極性細胞 (Fig. 9-8, Fig. 11) があり、この樹状突起は第I層中にもわずかに侵入していた。さらに、同じ多極性細胞で中等大のもの (Fig. 9-9) もみられた。

第III層にも、このような樹状突起の広がり方を有する大形、中等大の多極性細胞が認められたが (Fig. 9-10, Fig. 9-11), この他にも中等大紡錘形の胞体から樹状突起を主として層と平行に伸ばす細胞が認められた。

第III層の細胞の樹状突起には中心灰白質内まで侵入しているものもみられた。(Fig. 12) これらの多極性細胞の樹状突起の分岐傾向には、前額断、矢状断といった切片方向による差異は認められなかった。(Fig. 13, Fig. 14)

考 按

上丘は灰白質と白質とが交互に層を形成しており、大脳皮質や小脳皮質と並んで一種の積分ないし統合中枢とみなされてきた。著者は所見の項で述べたように、線維結合の面から上丘を3つの層に大別したが、Viktorov¹³⁾,¹⁴⁾,²²⁾も独自に線維結合、シナプス結合、ニューロン構成から上丘を3層に分け、それぞれの層に superficial, middle および deep neuronal complex の名を付けている。上丘を細胞構築および髄鞘構築の面からのみ捕えて細かく層区分しても、それは一定の部位を統一され

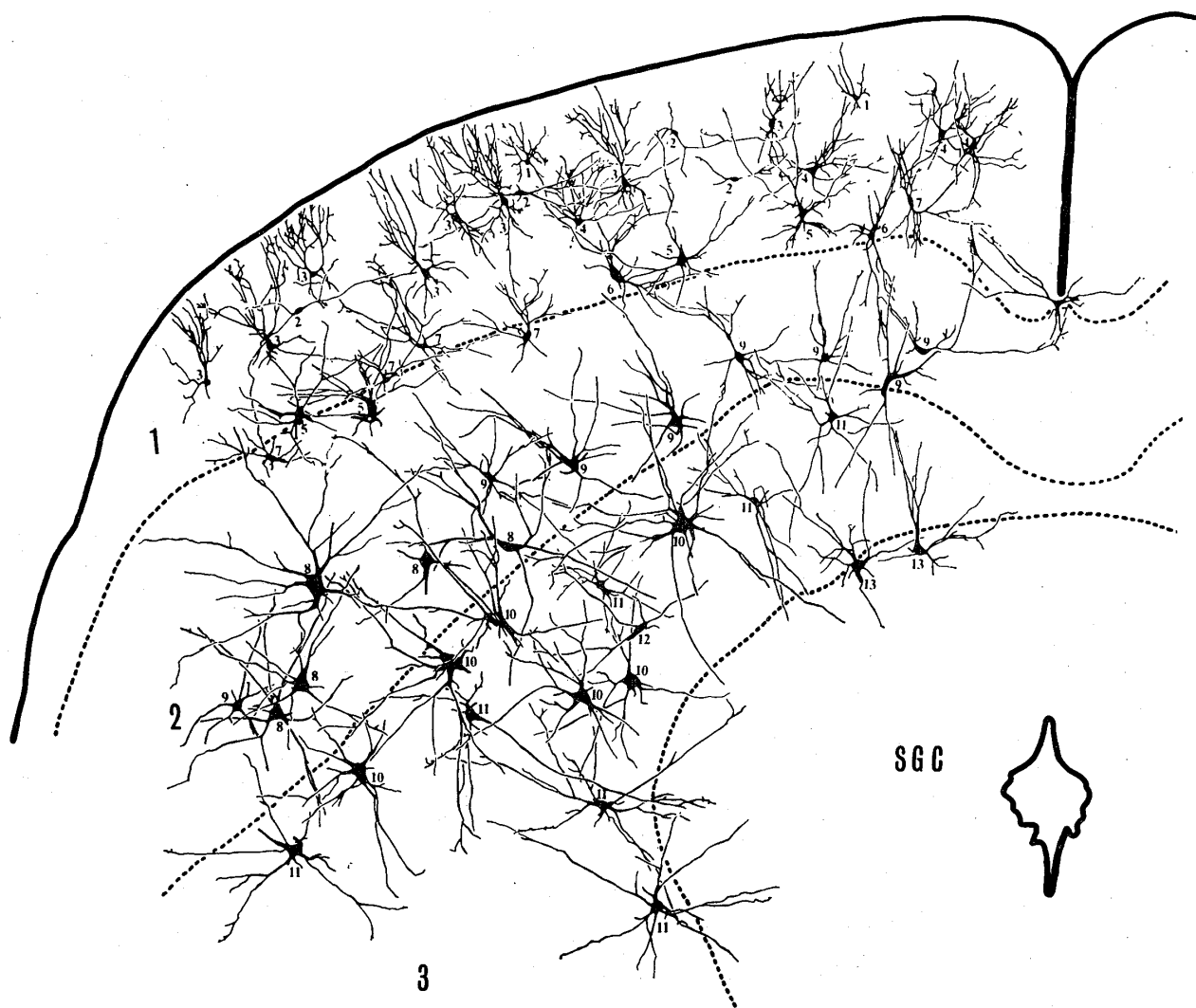


Fig. 9. The semi-schematic neuronal map of the rat superior colliculus, made by using drawings of many neurons at the magnification of 400 times.
 The first layer: 1: superficial small neurons. 2: neurons with dendrites orientated parallel to the lamina. 3: small to medium-sized spindle-like neurons in the intermediate region. 4: other various small neurons in the intermediate region. 5: medium-sized multipolar neurons. 6: medium-sized multipolar neurons with dendrites radiated to the dorso-ventral direction. 7: small sized multipolar neurons.
 The second layer: 8: large multipolar neurons. 9: medium-sized multipolar neurons.
 The third layer: 10: large multipolar neurons. 11: medium-sized multipolar neurons. 12: medium-sized multipolar neurons with dendrites orientated parallel to the layer. 13: medium-sized multipolar neurons found at the border of the 3rd layer and the central gray substance. SGC: substantia grisea centralis.

た用語で呼称するという住宅表示に似た便利さはあるが、けっして本来の機能的構造を反映しているとはいえない。したがって、上丘の求心性および遠心性線維結合関係、ニューロン構成といった機能面を考慮に入れた上で層区分することも、また必要と思われる。

第I層には網膜からの線維が交叉性、一部同側性に上丘に入り、str. opticum, str. griseum superficiale,

一部 str. zonale にそれぞれ局在関係をもって終止しており^{1), 6) 9)}, さらに視覚領からの皮質投射線維も str. opticum, str. griseum superficiale, 一部 str. zonale にやはり局在関係をもって終止している^{1), 4), 8), 10), 11), 23)}。今回のニューロン構成に関する所見によれば、第I層にある細胞は、個々の形態には非常に多様性がみられたが、樹状突起を背側、腹側に伸ばし複雑に分岐させてい

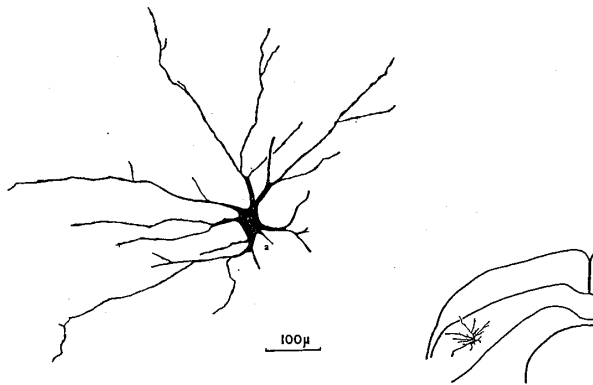


Fig. 11. The large multipolar neuron in the 2nd layer. Its relatively straight and long dendrites with few spines are poorly ramified. a: axon.

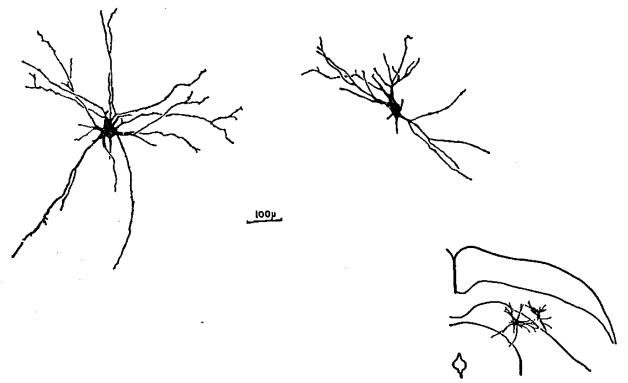


Fig. 12. The large neurons with dendrites invaded to the central gray substance.

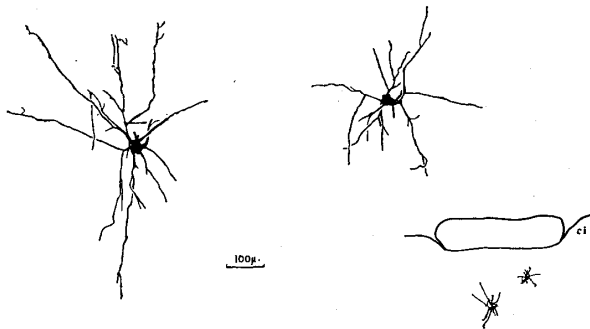


Fig. 13

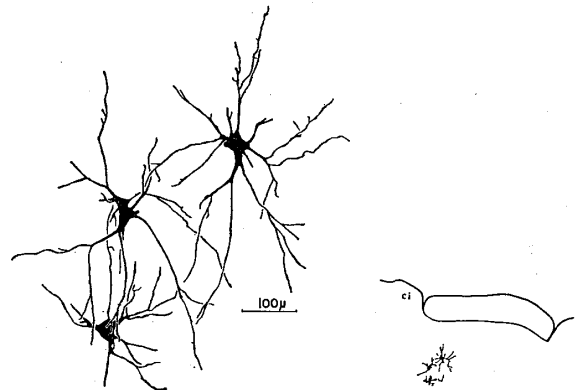


Fig. 14

Fig. 13 and Fig. 14. The large and medium-sized multipolar neurons in sagittal section of the rat superior colliculus. There are no significant differences in the dendritic patterns due to sectioning direction. ci: colliculus inferior.

る細胞 (Fig. 9-3, Fig. 10) は第I層を特徴づけている。Cajal¹²⁾も同様の細胞を記載し、これを垂直糸状細胞と名付けている。また Viktorov の模式図にも同様の細胞が描かれている。さらに Cajal¹²⁾は、第I層に相当する部位に終末樹状分枝や終末細胞周囲叢を記載しているが、いずれも str. opticum より str. griseum superficiale に伸びた線維の終末像であり、著者が鍍銀標本でみた str. zonale 内での線維の走行や終末については記載されていない。

第I層中間部から表層部にかけて見られた前額断、矢状断切面に平行に枝を伸ばしている細胞 (Fig. 9-2) によって、この層には樹状突起が格子状に張り回らされており、これによって同じレベルの面内からの情報を受容、処理していると考えられる。このように、第I層は樹状突起の分岐や形状にかなりの特殊化がみられ、Ramón-Moliner および Nauta²⁴⁾, Ramón-Moliner²⁵⁾ の allodendritic な細胞集団であり、視覚系 (網膜, 視覚領) に限られた情報を伝える求心性線維と、複雑なシナプス結合の場を形成して、その機能も単なる統合に止

どまらず分析、比較するといった高度な機能すらもっているかも知れない。しかし、今回の所見からは第I層とつぎに述べる第IIおよびIII層間のニューロン構成の明らかな相違から、第I層と第II, III層間の統合機構にも、何らかの相違がみられるかも知れないというに止めておきたい。なお、第I層と第II層との境界付近にみられた多極性細胞 (Fig. 9-5, 6, 7) は、第II, III層のそれと樹状突起の形状にそれ程大きな差が認められず、これらの多極性細胞がどちらか一方の層に所属するのか、あるいは、第I層からのインプスを下の第II, III層に中継している介在ニューロンであるかは、今回の Golgi-Cox 標本からは決定できなかった。

Viktorov¹³⁾は superficial neuronal complex (著者の第I層に相当する。)を「皮質様構造」をもつ screen center とみなし、それより下層を nuclear structure としたが、さらに後者をニューロンの形状の違いから独立した2層: str. griseum intermedium と str. album intermedium を middle neuronal complex, str. griseum profundum と str. album profundum と

を deep neuronal complex にそれぞれ区分している。しかし、細胞の分布、樹状突起の形状に関する著者の今回の所見からいえば、強いて両者を区別する必要はないように思われる。第II, III層を代表するニューロンは、多角形の細胞体から樹状突起を四方に長く、比較的直線的に伸ばしている多極性細胞である。(Fig. 9-8, 9, 10, 11) もちろん、鍍銀染色、髓鞘染色標本を一見して理解できるように、第III層には上丘の遠心性線維が主として集まり、前額断切片で中心灰白質周囲を弓状に走る線維束によって特徴づけられる層であるという意味では、第II層と区別して差しつかえないと思うが、第I層と第II, III層との間の相違とは本質的に異なっている。これらの層は第I層からの修正された視覚性インプルスを受けるのみならず、脊髄から起こる上行性知覚路からの側枝²⁶⁾、および顔面知覚領野の一部といった視覚領以外の新皮質からの皮質被蓋路の線維を受ける²⁷⁾とされており、全く異種の起源、機能をもつ求心性インプルスを受取る第I層とは、質的に異なった方法で統合処理する上丘の遠心性中枢と考えられ、Ramón-Moliner^{24), 25)}の isodendritic center に相当すると思われる。なお、所見の項で述べたように、上丘の大形多角形細胞の分布は第II層腹側から第III層背側にかけて上丘の腹外側に比較的偏在する傾向があり、その軸索も上丘にみられる他の細胞の軸索に比し、著しく太いことが分かったが、いわゆる tractus tectospinalis^{1), 3)}の起始細胞が本細胞のみであるか否かについては、今後の検討に待ちたい。

第III層にある多極性細胞の樹状突起には中心灰白質中に侵入しているものも見られ、鍍銀染色標本でも中心灰白質背側部および外側部と第III層との線維連絡の密な様子が明示された。Tarlovら²⁸⁾は、イエウサギの上丘の中間1/3部に str. album profundum に達する深さの傷を与え、傷側の中心灰白質の一部 (str. griseum periventriculare に相当する部分のみ) に変性通過線維、終止前線維が伸びていると報告しているが、その起始細胞の属する層については詳しく分析していない。比較解剖学的にみて爬虫類で良く発達しており、視床下部や tolus semicircularis などと線維結合を有するといわれている stratum griseum et fibrosum periventriculare¹⁶⁾を、哺乳類においても上丘固有の構造物として中脳中心灰白質から分離独立させ第IV層とすべきか否かは、変性実験、電気生理実験などを今後重ねて、さらに検討を加える必要があるであろう。

稿を終えるに当たり、終始ご懇篤な指導と校閲をして下さった恩師大谷克己教授に深く感謝致します。

す。あわせて教室員諸兄姉のご援助に厚く御礼申し上げます。

(本研究の一部は1969年第74回解剖学会総会において発表された。)

SUMMARY

The cytoarchitecture and the dendritic organization of the rat superior colliculus were studied with Klüver-Barrera, Pal-carmine and Nissl preparations and silver impregnation methods (Ramón Moliner, Bodian and Cajal respectively).

In accordance with its fiber connections, the mammalian superior colliculus may be subdivided into three main layers. The first layer is closely connected with the visual system, the second one receives fibers from the non-visual cortex, the spinal cord and the other parts, and the last one as the efferent and afferent fibers layer of the colliculus.

1. The first layer:

A) Cytoarchitecture: The zonal layer consisted of chiefly neuropils, glial cells and some scattered nerve cells. The small oval neurons orientated toward the surface of the colliculus was pronounced in the superficial gray layer.

B) Golgi study: This layer contained many neurons variable in shape, but was characterized by the small to medium-sized spindle-like neurons with long, richly branching apical and basal dendrites. Multipolar neurons of medium size were also found in the deeper region.

2. The second and the third layers:

A) Cytoarchitecture: There were many polygonal neurons of large (over 40 μ) size in the ventral part of the second and the dorsal part of the third layer. By the graphic reconstruction the intracollicular distribution of these neurons was established (Fig. 7).

B) Golgi study: The medium-sized to large multipolar radiated neurons were found in the lateral region of the layers corresponding to the distribution area of the above mentioned cells.

3. Golgi-Cox preparation studies of the rat superior colliculus could reveal that the first layer

belonged to the allodendritic center and the underlying two layers consisted of isodendritic neurons. Considering such duality of the structure, the possible significance of the colliculus was also discussed.

文 献

- 1) Meikle, T. H. Jr. & Sprague, J. M.: The neuronal organization of the visual pathways in the cat., *Int. Rev. Neurobiol.*, **6**, 149-189, 1964.
- 2) Gudden, B.: Meikle, T. H. Jr. & Sprague, J. M. の論文 1) より引用
- 3) Papez, J. W. & Freeman, L. V.: Superior colliculi and their fiber connections in the rat., *J. Comp. Neurol.*, **51**, 409-439, 1930.
- 4) Knook, H. L.: The fibre-connections of the forebrain., 107-110, 408, 418-423, 432-433, Netherlands, Van Gorcum Ltd., 1965.
- 5) Waldron, H. A. & Gwyn, D. G.: Descending nerve tracts in spinal cord of the rat., I. Fibers from the midbrain., *J. Comp. Neurol.*, **137**, 143-154, 1969.
- 6) Lashley, K. S.: The mechanism of vision. VII. The projection of the retina upon the primary optic centers in the rat., *Ibid.*, **59**, 341-373, 1934.
- 7) Tsang, Yü-Chüan: Visual centers in blinded rats., *Ibid.*, **66**, 211-261, 1936.
- 8) Nauta, W. J. H. & Bucher, V. M.: Efferent connections of the striate cortex in the albino rat., *Ibid.*, **100**, 257-285, 1954.
- 9) Hayhow, W. R., Sefton, A. & Webb, C.: Primary optic centers of the rat in relation to the terminal distribution of the crossed and uncrossed optic nerve fibers., *Ibid.*, **118**, 295-321, 1962.
- 10) Lund, R. D.: Terminal distribution in the superior colliculus of fibres originating in the visual cortex., *Nature (Lond.)*, **204**, 1283-1285, 1964.
- 11) Lund, R. D.: The occipitotectal pathway of the rat., *J. Anat. (Lond.)*, **100**, 51-62, 1966.
- 12) Cajal, S. R.: *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés. Tom. II, Chapitre IX. Tubercule quadrijumeau antérieur*, 174-195, Paris, Maloine, 1909-1911 (reprinted in Madrid, Instituto Cajal, 1955).
- 13) Viktorov, I. V.: Neuronal structure of anterior corpora bigemina in insectivora and rodents. (Russian), *Arkh. Anat. Gistol. Embriol.*, **51**, 82-89, 1966.
- 14) Viktorov, I. V.: Neuronal structure of superior colliculi of corpora quadrigemina. (Russian), *Ibid.*, **54**, 45-55, 1968.
- 15) Huber, G. C. & Crosby, E. C.: A phylogenetic consideration of the optic tectum., *Proc. Nat. Acad. Sci. (Wash.)*, **19**, 15-22, 1933.
- 16) Huber, G. C. & Crosby, E. C.: A comparison of the mammalian and reptilian tecta., *J. Comp. Neurol.*, **78**, 133-168, 1943.
- 17) Klüver, H. & Barrera, E.: A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system., *J. Neuropath. Exp. Neurol.*, **12**, 400-403, 1953.
- 18) Romeis, B.: *Mikroskopische Technik. 15. verbesserte Aufl.*, 415-417, München, R. Oldenbourg, 1948.
- 19) Bodian, D.: The staining of paraffin sections of nervous tissues with activated protargol. The role of fixatives., *Anat., Rec.*, **69**, 153-162, 1937.
- 20) Ramón-Moliner, E.: A tungstate modification of the Golgi-Cox method., *Stain Technol.*, **33**, 19-29, 1958,
- 21) 白井敏雄, 高橋武子, 大谷克己: ラット上丘の電子顕微鏡的研究 (抄), *解剖誌*, **43**, 49, 1968.
- 22) Viktorov, I. V.: Synaptoarchitecture of superior colliculus. (Russian), *Dokl. Akad. Nauk. SSSR.*, **168**, 924-925, 1966.
- 23) 大谷克己: 猫の視覚領から起こる投射線維群, *千葉医会誌*, **40**, 125-138, 1964.
- 24) Ramón-Moliner, E. & Nauta, W. J. H.: The isodendritic core of the brain stem., *J. Comp. Neurol.*, **126**, 311-336, 1966.
- 25) Ramón-Moliner, E.: The morphology of dendrites, in "The structure and function of nervous tissue. Vol. I, Structure I, Bourne, G. H. (ed.)", 205-267, New York, Academic Press, 1968.

- 26) 小林正直: ネコの脊髄から起こる長上行路について, 千葉医学会誌, 46, 1970. (印刷中)
- 27) 大谷克己: 未発表
- 28) Tarlov, E. C. & Moore, R. Y.: The tecto-thalamic connections in the brain of the rabbit., J. Comp. Neurol., 126, 403-422, 1966.

EXPLANATION OF FIGURES

- Fig. 1. Cytoarchitecture of the rat superior colliculus.
 1: The first layer; str. zonale, str. griseum superficiale and str. opticum.
 2: The second layer; str. griseum intermedium, str. album intermedium and str. griseum profundum.
 3: The third layer; str. album profundum.
 SGC: substantia grisea centralis.
 The arrows indicate large polygonal nerve cells in the 2nd layer. Nissl stain.
- Fig. 2. Superficial layers of the rat superior colliculus. The zonal stratum, covered with glial cells, contains some scattered nerve cells. Underlying cellular layer is dorsal part of the superficial gray layer. Nissl stain, $\times 80$.
- Fig. 3. Neuropils in the zonal layer of the rat superior colliculus. Bodian silver method, $\times 300$.
- Fig. 4. The first layer of the rat superior colliculus. In the superficial gray layer many small oval nerve cells with long axis orientated to the surface of the colliculus are found. More medial region than Fig. 1. Nissl stain, $\times 80$.
- Fig. 5. The large polygonal nerve cells in the lateral region of the deep gray layer of the rat superior colliculus. Nissl stain, $\times 260$.
- Fig. 8. From the lateral region of the 2nd layer corresponding to the distribution area of the large and medium-sized polygonal cells, many thick ($2-3\mu$) axons cross down to the bottom of the 3rd layer and then turn to the ventro-medial direction in a L-shape and course around the central gray substance to the midbrain tegmental decussation. 1: the first layer, 2: the second layer, 3: the third layer, sgc: substantia grisea centralis, fr: formatio reticularis. Cajal's II method, $\times 60$.
- Fig. 10. The spindle-like neuron, furnished with the same pattern to that of fig. 9-3, in the intermediate part of the first layer. Golgi-Cox method after Ramón-Moliner's modification. $\times 80$.

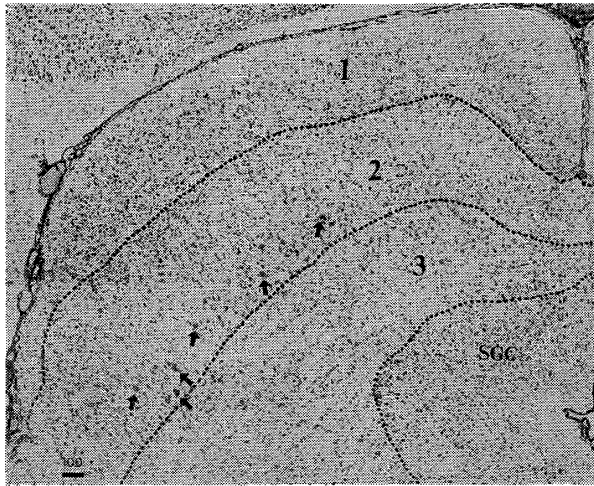


Fig. 1

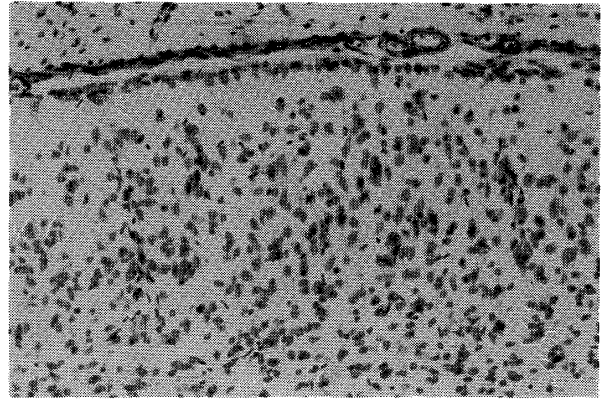


Fig. 2

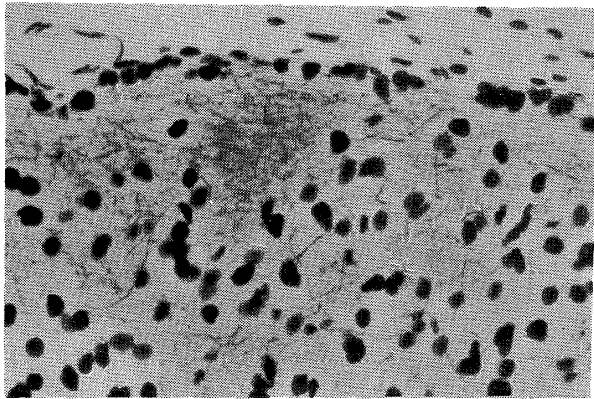


Fig. 3

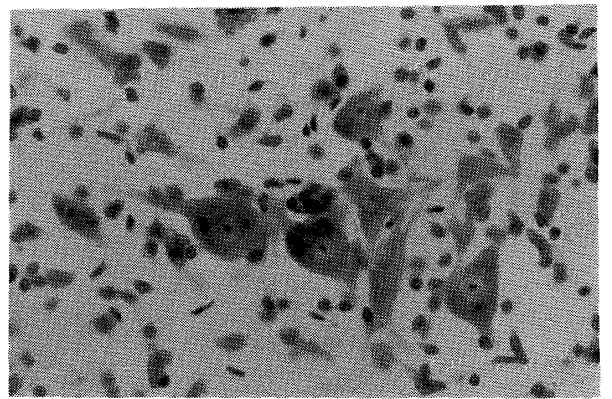


Fig. 4

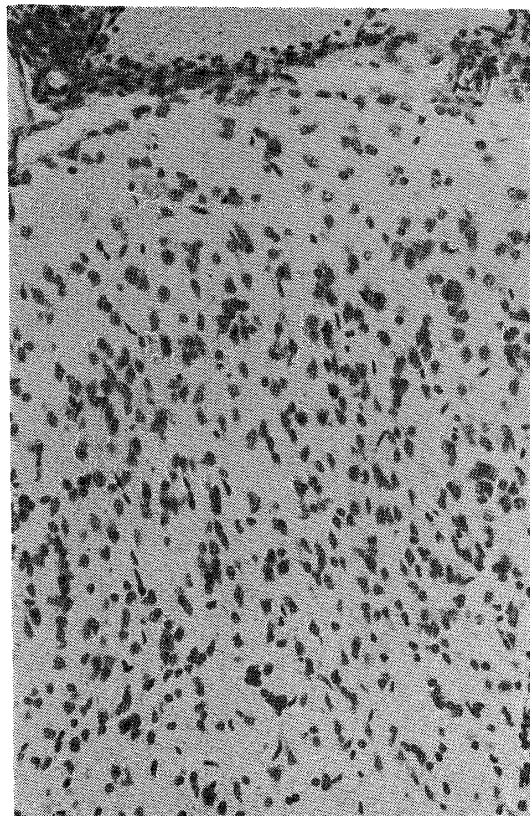


Fig. 5

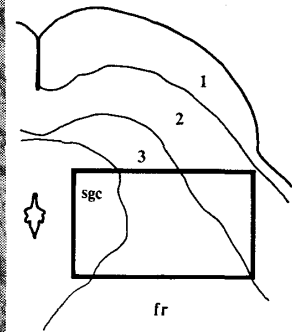
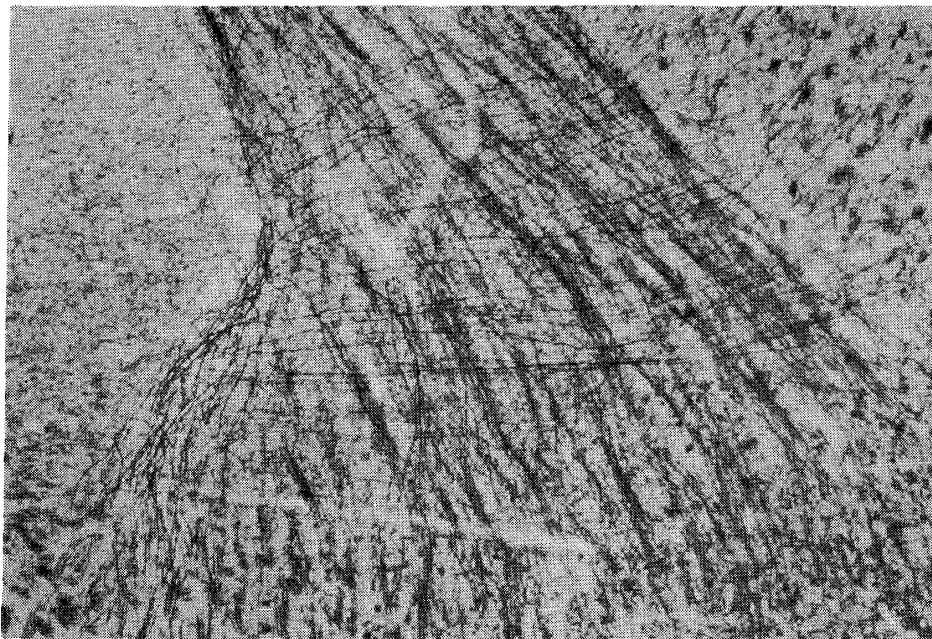


Fig. 8

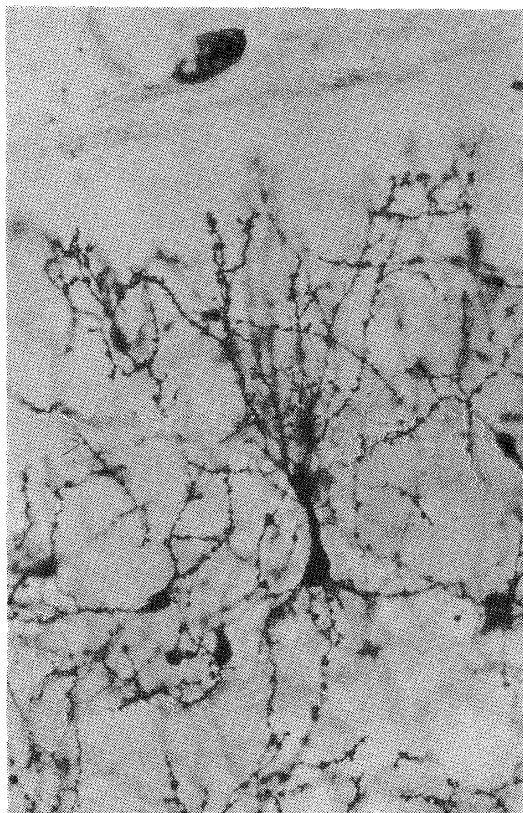


Fig. 10