

## 기니피그 뇌 미상핵의 신경세포 및 신경연접에 대한 전자현미경적 연구\*

이화여자대학교 의과대학 해부학교실

이 회 래

= ABSTRACT =

### Fine Structure of the Neurons and Synapses in the Caudate Nucleus of the Guinea Pig

Hee Lai Lee

*Department of Anatomy, College of Medicine, Ewha Womans University*

The caudate nucleus of the guinea pig was examined at the ultrastructural level. At least four types of neurons and seven types of synapses are distinguished. The large polygonal neurons are measured 18-25  $\mu\text{m}$  in diameter and have large amount of cytoplasm with many stacks of granular endoplasmic reticulum, concentrations of ribosomes, and rich Golgi cisternae. The medium-sized, ovoid neurons are the most frequent cells. These neurons are measured 10-15  $\mu\text{m}$  in diameter and contain a lot of organelles. The medium-sized, polygonal neurons are measured 11-18  $\mu\text{m}$  in diameter. These cells have cytoplasm with moderate amount of granular endoplasmic reticulum and Golgi cisternae. The small neurons are the least common nerve cells in the caudate nucleus. They have a nucleus with indentations, little Golgi apparatus and few cisternae of granular endoplasmic reticulum. The axon terminals containing small round vesicles are the most frequent type of synapses. The majority of them make asymmetric contact on dendritic spines of neurons. Some of remainders make symmetric contact with dendrites and somata and others asymmetric contact with the same structures. Few of terminals 'en passant' with small round vesicles contact on dendrites and somata. The terminals containing elongated vesicles contact symmetrically on the dendrites and somata. All of the terminals containing pleomorphic or large round vesicles make synapses in the same manner of elongated vesicle terminal.

\* 본 연구는 1985년도 문교부연구비로 이루어졌음.

## 서 론

미상핵은 피각과 더불어 선조체를 구성하는 구조물이며 추체의외계의 주요한 부위로 알려져 있다.

미상핵에 분포하는 신경세포에 관해서는 형태학적 및 생화학적 방법으로 많은 연구업적이 보고되었다. 형태학적 연구로서는 세포의 크기와 모양, 그리고 수상돌기극의 발달 정도등을 관찰하여 신경세포의 특징을 구분하는데 Mori는 흰쥐의 미상핵에 분포하는 신경세포를 소형신경세포(*small neuron*), 대형수상돌기극(*large spiny*) 신경세포 및 대형수상돌기극(*large aspiny*) 신경세포등의 3 부류로 구분한 바 있고 그후 Adinolfi & Pappas는 고양이 미상핵의 신경세포를 대형신경세포와 소형신경세포로 구분한 바 있다. 또 Kemp & Powell은 고양이에서 소형신경세포, 대형신경세포, 중형수상돌기극신경세포 및 중형수상돌기극신경세포등 4형으로 구분하였고 Rafols & Fox는 같은 기준에 의하여 원숭이의 미상핵에서 신경세포를 6 부류로 구분했고, Graveland 등은 사람에서 5 부류의 신경세포로 구분했다.

그리고 생화학적 연구보고에 의하면 미상핵에는 acetylcholine을 합성하는 개재신경세포<sup>7)29)35)</sup>를 비롯하여 GABA합성신경세포<sup>12)39)</sup> 및 substance P 합성신경세포<sup>6)20)</sup> 등이 분포하는 것으로 보고되었다.

한편 미상핵의 신경 섬유연결에 대한 연구보고를 보면 원심성 섬유로는 GABA 및 substance P 신경섬유가 담창구<sup>34)41)</sup>와 후질<sup>11)43)</sup>로 투사되며, 또 구심성 섬유로는 대뇌피질로부터의 glutamate 신경섬유<sup>24)</sup>를 비롯하여 후질의 dopamine 신경섬유<sup>3)5)32)</sup>, 시상의 acetylcholine 섬유<sup>17)</sup>, 봉선핵의 serotonin 섬유<sup>4)37)</sup> 등이 있다고 보고되었다.

또 미상핵에서는 각 구심성 신경섬유의 종말을 비롯하여 개재신경세포의 축삭종말 및 원심성 축삭측부지의 축삭종말에 의하여 신경연접이 이루어 지는데 이들 연접도 접촉 및 연접소포의 형태학적 특징등에 따라서 구분하여 Kemp & Powell은 4가지 형의 연접으로 구분한 바 있고 Hassler & Chung 등은 9가지 형으로 구분했다. 위의 여러 연구보고에 의하면 학자에 따라서 다소 차이는 있지만 대체적으로 미상핵에는 형태학적으로 적어도 2 종류 이상의 신경세포와 4 종류 이상의 신경연접이 분포하고, 생화학적으로는 6 종류 이상의 신경전달물질이 존재하는 것으로 추정된다. 이와 같은 사실에 따라서 최근에는 형태학적으로 분류된 신경세포 및 축삭종말과 전기생리학적 또는 생화학적으로 분류된 신경세포나 축삭종말과의 상호관련성을 규명하는 조직화

학적 또는 자기방사법적 방법을 이용한 연구들이 시도되고 있다.

이에 본 연구는 비교적 연구보고가 적은 기니픽을 이용하여 미상핵내에 분포하는 신경세포와 이와 접촉하고 있는 연접의 미세구조적 특징을 전자현미경관찰로 파악하고 분류함으로써 미상핵내의 신경세포를 분류하는데 확실성을 찾고 따라서 조직화학적 방법이나 기타 방법에 의한 연구의 기초자료를 제공하고자 시도하였다.

## 재료 및 방법

실험동물은 체중 약 800g 내외의 성숙한 기니픽 4 마리를 사용하였다. 실험동물은 nembutal 마취하에서 대동맥을 통하여 1% paraformaldehyde-2% glutaraldehyde 혼합고정액(phosphate buffer pH 7.4)으로 2 시간동안 관류고정 하였다. 두개골을 제거한 다음 뇌를 적출하여 같은 고정액에 18시간 담가두었고 완전 고정된 뇌로부터 직경 1.5mm 금속관을 이용하여 뇌의 전두단면 절편에서 미상핵 조직을 절취하였다. 절취한 조직은 2% osmium tetroxide (phosphate buffer pH 7.4) 고정액에서 2시간 동안 후고정하였고 ethanol과 aceton series에서 탈수한 다음 epon 812에 포매하고 60°C oven에서 3일간 중합시켰다. 조직의 부위를 확인하기 위하여 조직편은 semithin sections을 만들어 toluidine blue로 염색하여 관찰한 다음 초박절편을 만들었고 이들은 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색하여 관찰하였다.

## 관찰 결과

미상핵 조직내에는 부위별로 우수신경 섬유속이 있었고 그 사이에는 신경세포들이 비교적 균등하게 분산되어 있었으며 신경세포 주위에는 신경모를 이루고 있었다. 본 실험에서는 신경세포와 신경연접을 형태학적 특징에 따라서 구분 관찰했다.

1) 신경세포는 크고 세포소기관이 발달되어 있기 때문에 신경교세포로부터 쉽게 구별되었다. 신경세포들은 핵소체가 보이는 단면에서 세포의 크기, 모양 및 세포질에 존재하는 여러 구조물들의 분포에 따라서 다음과 같은 4 종류의 세포로 구별할 수 있었다.

대형신경세포(*large neuron*)에 속하는 신경세포들의 모습은 대체로 다각형이고 크기는 직경이 대략 18 ~ 25  $\mu$ m 정도이며 핵은 둥글고 세포질의 중앙에 자리

잡고 있었다. 세포질에는 과립내형질망이 발달되어 있었고 핵 주변부에는 여러 개의 Golgi 복합체가 분포하고 있었다. 세포질 전반에 걸쳐서 사립체와 리보솜이 고루게 분포하였고 전자밀도가 높은 용해소체 구조물도 비교적 많이 볼 수 있었다. 세포체로부터 여러 개의 수상돌기가 분지하며 소수의 축삭세포연접을 관찰할 수 있었다. 이 부류의 신경세포는 미상핵에서 아주 드물게 관찰되며 대략 전체 세포수의 약 2% 정도를 차지하였다.

중형난원형신경세포 (medium-sized, ovoid neuron)는 단면상에서 수상돌기의 수가 적고 세포체는 모양이 대체로 난원형 또는 방추형형이며 크기는 직경이 대략 10~15  $\mu\text{m}$  이었다. 핵은 세포질 중앙에 위치하고 둥글며 핵막은 거의 함입을 나타내지 않았다. 사립체도 비교적 많으며 세포질 전반에 분산되어 있고 Golgi 복합체는 주로 수상돌기가 분지하는 쪽에 발달되어 있었다. 과립내형질망은 짧은 것이 세포질 전반에 흩어져 있고 리보솜도 풍부하게 분포되어 있었다. 또 둥글고 전자밀도가 높은 소수의 용해소체들도 관찰되었다. 축삭세포연접은 매우 드물게 관찰되었고 이 부류의 세포 수는 전체 미상핵 신경세포의 절반 정도 (약 52% 정도)를 차지하였다.

중형다각형신경세포 (medium-sized, polygonal neuron)는 단면상에서 비교적 많은 수의 수상돌기의 갖고 있으며 세포체는 모양이 삼각형 내지 다각형의 모습으로 보이는 신경세포로서 크기는 직경이 대략 11~18  $\mu\text{m}$  정도 이었다. 핵은 다소 편재성으로 위치하며 둥글고 핵막은 다소 만곡이 있었다. 사립체는 세포질내에 고루게 분포하며 핵 주위에는 여러 개의 Golgi 복합체가 자리잡고 있었다. 과립내형질망은 비교적 발달이 미약한 편으로 짧은 것들이 세포질내에 흩어져 있었고 리보솜은 내형질망 주위에 특히 많았다. 또 용해소체는 비교적 큰 것들이 자주 관찰되었다. 축삭세포연접은 소수였고 이 부류의 신경세포는 전체 세포 수의 약 45% 정도를 차지하였다.

소형신경세포 (small neuron)는 세포체의 모양이 구형 내지 난원형의 세포로서 윤곽이 비교적 불규칙한 편이며 크기는 직경이 대략 9~13  $\mu\text{m}$  정도이다. 핵은 세포질의 중앙에 위치하며 대체로 핵막의 함입이 크고 뚜렷하다. 사립체를 비롯하여 과립내형질망 및 Golgi 복합체의 발달이 비교적 미약하며 리보솜은 다수 분포하였고 용해소체는 극소수로 관찰되었다. 세포체에 연접을 형성하는 경우는 적었고 이 부류의 세포는 전체 세포의 1% 정도이었다.

2) 신경연접을 관찰할 때에는 축삭종말내에 있는 연접소포의 모양과 크기를 위주로하여 비교하면서 그밖에

접촉부위 및 연접두께의 차이등도 비교 관찰하여 다음과 같이 7 부류로 구분할 수 있었다.

소형원형연접소포 (small round vesicles)를 함유한 연접은 미상핵내의 연접중에 가장 많이 관찰되었다(약 92%). 이들 연접은 축삭종말내에 직경 45nm 정도의 원형연접소포를 함유하며 축삭종말의 크기나 연접소포의 양은 다양하지만 다른 모양의 연접소포를 함유한 축삭종말에 비하여 연접소포가 대개 조밀하게 분포하는 경우가 많았다. 이러한 연접소포를 함유한 연접은 접촉부위 및 연접막의 두께등에 따라서 4가지 연접으로 구분되었다. 우선 가장 많은 연접은 축삭이 수상돌기극에 접촉하여 축삭수상돌기극연접(axospinous synapse)을 이루는 경우로서 이때 연접막은 모두 비대칭(asymmetric)을 이루고 있었다. 일부 축삭종말은 수상돌기 또는 세포체에 접촉하여 축삭수상돌기연접(axodendritic synapse) 또는 축삭세포연접(axosomatic synapse)을 이루는데 이들 중에는 연접막이 대칭(symmetric)을 이루는 것도 있고 비대칭을 이루는 경우도 있었다. 그리고 소수의 연접은 'en passant' 축삭종말에 의하여 수상돌기 또는 세포체에 대칭으로 접촉하여 이루어진 연접도 관찰되었다.

타원형연접소포(elongated vesicles)를 함유한 연접은 축삭종말내에 비교적 소수의 타원형연접소포를 갖고 주로 축삭수상돌기연접을 이루며 연접막의 두께는 대칭으로 접촉하고 있었다. 이 부류의 연접은 미상핵연접중에서 약 5%를 차지하였다.

부정형연접소포(pleomorphic vesicles)를 함유한 연접은 축삭종말내에 크기가 고르지 않은 원형 또는 타원형의 연접소포를 갖고 주로 축삭수상돌기연접이나 축삭세포연접을 이루며 연접두께는 대칭을 이루고 있었다. 이 부류의 연접은 미상핵 전체 연접의 약 2%를 차지하였다.

대형원형연접소포(large round vesicles)를 함유한 연접은 대체로 작은 축삭종말내에 직경 60nm 정도의 원형연접소포가 분산성으로 분포하는데 축삭세포연접이나 축삭수상돌기연접으로서 연접막의 두께는 대칭을 이루고 있었다. 이 부류의 연접은 미상핵내에서 가장 드물게(약 1%) 관찰되었다.

## 고찰

미상핵내에 분포하는 신경세포 및 연접의 형태학적 특징을 전자현미경으로 비교관찰한 결과는 다음과 같다. 먼저 신경세포는 4가지 부류 즉,

1) 대형신경세포; 세포체가 다각형 모습이고 직경이 18~25  $\mu\text{m}$  정도의 세포.

2) 중형난원형신경세포; 세포체가 난원형이고 직경이 9~15  $\mu\text{m}$  정도의 세포.

3) 중형다각형신경세포; 직경이 11~18  $\mu\text{m}$  정도의 다각형 모습의 세포.

4) 소형신경세포; 원형 내지 난원형의 모습이며 직경이 9~13  $\mu\text{m}$  정도의 세포등으로 구별할 수 있었다. 그리고 신경연접은 소형원형연접소포를 함유한 축삭으로서 수상돌기극에 접촉에 접촉한 비대칭연접, 수상돌기 또는 세포체에 접촉한 비대칭연접 및 같은 부위에 접촉한 대칭연접과 'en passant' 연접이 있고, 타원형연접소포를 함유한 축삭이 수상돌기 또는 세포체에 접촉한 대칭연접, 부정형연접소포를 함유한 축삭이 수상돌기 또는 세포체에 접촉한 대칭연접, 대형원형연접소포를 함유한 축삭이 수상돌기 또는 세포체에 접촉한 대칭연접등으로 구분되었다.

위와 같이 구별된 신경세포 및 연접들을 다른 학자들의 관찰조건과 비교검토하여 보면, 먼저 본 연구에서 관찰된 대형신경세포는 Adinolfi & Pappas와 Kemp & Powell이 고양이에서, Lu & Brown은 흰쥐에서, Pasik 등은 원숭이에서 관찰 보고한 대형신경세포와 같은 부류로서 이들 학자들도 미상핵에는 대형신경세포는 모두 동일한 부류라고 생각하며 본 연구의 결과와 같은 소견을 보였다. 그러나 Mori는 흰쥐의 선조체에서 대형신경세포는 Golgi I형과 Golgi II형으로 구분되는 것으로, 또 Rafols & Fox는 원숭이에서 대형신경세포는 수상돌기의 수가 많은 세포와 수상돌기의 수가 적은 세포로 구분된다고 보고하여 대형신경세포를 두 종류로 구분하였다. 그런데 Rafols & Fox의 수상돌기가 많은 대형신경세포는 DiFiglia 등의 대형신경세포와 소견이 일치하므로 본 실험의 대형신경세포는 이 범주에 속한다고 생각된다. 한편 Fox 등은 이들 대형신경세포는 미상핵내에 분포하는 신경세포의 약 3%이며 수출섬유를 갖는다고 보고한 바 있으나, Grofova, Kitai & Kocsis, Pasik 등은 이들은 미상핵내의 개재신경세포라고 보고하였다.

중형신경세포의 경우, 본 연구에서는 중형난원형과 중형다각형신경세포로 구분하였다. 중형난원형신경세포에 관련된 연구 보고를 보면 Kemp & Powell이 Golgi 방법에 의하여 구분한 긴 축삭을 갖는 중형세포와 그리고 수상돌기의 팽대가 많은 세포가 이 부류와 일치한다고 생각된다. 또 Rafols & Fox의 수상돌기가 적은 중형세포 및 수상돌기의 팽대가 많은 중형세포, Lu & Brown의 중형방추형세포 및 긴 수상돌기를 갖는 중형세포, 그리고 Gravelan의 중형수상돌기극세포(spiny II) 등도 이 부류에 속한다고 할 수 있겠다.

중형다각형신경세포와 관련된 다른 연구결과를 보면 Mori, Adinolfi & Pappas의 소형신경세포, Kemp & Powell의 중형수상돌기극세포, Lu & Brown의 긴 축삭을 갖는 중형신경세포, Rafols & Fox의 수상돌기가 많은 중형신경세포와 그 밖에 Pasik 등의 긴 축삭을 갖는 중형수상돌기극세포, 또 Graveland의 중형수상돌기극세포(spiny I) 등은 이 부류에 속하는 동일형의 세포라고 생각된다. 그리고 Kemp & Powell, Fox 등은 미상핵에 가장 흔히 관찰되는 중형수상돌기극신경세포는 개재신경세포라고 보고한데 반하여 Grofova, Kitai & Kocsis, Pasik 등은 이들 세포는 미상핵은 수출섬유를 갖는다고 보고하였다. 생화학적 연구에 의하여 미상핵에서는 흑질로 투사되는 GABA<sup>23)31)40)</sup>, 및 enkephalin<sup>20)</sup> 섬유가 있다고 보고하였고 또 Ribak 등은 미상핵의 중형신경세포에서 면역학적으로 GABA 합성에 관여하는 glutamic acid decarboxylase 효소를 확인하였고, Marshall 등은 같은 형의 신경세포에서 enkephalin 반응을, 그리고 Bolam 등 및 Clake 등은 substance P 반응을 확인한 바 있어 본 실험의 중형신경세포들은 위의 신경전달물질합성과 밀접한 관계가 있을 것으로 생각된다. 그러나 각 신경세포별로 신경전달물질과의 관계를 규명하기 위해서는 더욱 연구되어야 할 문제이다.

소형신경세포는 Kemp & Powell, Lu & Brown, Chang 등이 소형신경세포로 보고한 소견과 일치하는 것으로 이 세포들은 Pasik, Rafols & Fox 등이 언급한 짧은 축삭을 갖고 있는 개재신경세포일 것으로 생각한다.

다음으로 관찰된 신경연접에 대하여 검토해 보면 먼저 소형원형연접소포를 함유한 연접은 미상핵에서 가장 많은 형으로써 이 연접의 축삭종말들은 내뇌피질을 비롯하여 흑질과 시상에서 기원되어 선조체로 수입되는 섬유라고 생각한<sup>9)17)</sup> 것과 또 이회래가 <sup>3</sup>H-spiroperidol을 이용한 자기방사법적연구에 의하여 피각의 연접중에 흑질신경세포로부터 기원된 축삭종말이라고 보고한 연접과 같은 모양임을 알 수 있었다. 따라서 이들은 미상핵 이외의 부위에 분포하는 신경세포의 수입섬유인 것으로 추측된다. 소형원형연접소포를 함유한 축삭종말은 대부분이 축삭수상돌기극연접을 이루고 있었는데 Ahn & Hassler가 선조체로 향하는 수입섬유를 절단한 결과 선조체에서 이들 축삭수상돌기극연접의 축삭종말이 모두 퇴행성변화를 보였다는 보고는 이들이 미상핵의 수입섬유라는 사실을 뒷받침한다. 그러나 소형원형연접소포를 포함한 연접중에서도 접촉부위와 연접막의 두께에 따라서 구분된 연접들의 각각의 기원세포에 대한 것은 더욱 추구되어야 할 문제이다.

그리고 타원형연접소포를 함유한 연접에 대해서 고찰해 보면 이 연접의 모양은 흔히 편평형소포(flattened vesicle)로도 기록 보고하는데 Uchizono는 이와 같은 종류의 연접소포를 함유한 연접은 흥분성연접과 관련시켜서 보고한 바 있고 또 미상핵에서 흑질로 수출되는 GABA 섬유는 억제성섬유라는 보고<sup>36)</sup>에 미루어 본 연구에서 관찰된 타원형연접소포를 함유한 연접은 GABA 섬유의 축부지에 의해서 이루어진 것으로 추측할 수 있으나 확실적인 증거를 얻기 위해서는 앞으로 더욱 깊은 형태학적 및 생리학적 연구가 필요하다고 생각된다.

그리고 본 연구에서는 부정형연접소포를 함유한 연접이 소수 관찰되었다. Hassler, Chung, Ahn & Hassler 등은 이러한 연접소포를 포함하는 축삭종말은 미상핵으로부터 수출되는 축삭의 축부지에서 기원되는 것이라는 보고에 비추어 이러한 연접은 미상핵내의 신경세포 상호간의 연접이라고 생각된다. 특히 Lee 등은 GABA 수용체 작용물질인 <sup>3</sup>H-muscimol을 이용한 자기방사법적 연구로 흑질에서 부정형연접소포를 함유한 연접이 표지되는 것을 관찰하여 연접은 선조체의 GABA 신경세포로부터 기원되는 선조체-흑질로의 연접이라고 보고한 점은 위의 사실을 뒷받침한다고 볼 수 있다.

미상핵에서 대형원형연접소포를 함유한 연접도 적게 관찰되었다. 이러한 연접은 Hassler, Ahn & Hassler 등이 소형개재신경세포와 수출신경세포 사이의 접촉으로 형성된 연접과 같은 유형이며 소형신경세포의 축삭종말에서 기원된 것이라고 생각된다.

그리고 미상핵에서 신경연접을 보면 축삭수상돌기연접이 가장 많은데 이들은 대체로 연접막 두께가 비대칭이며 그외의 축삭수상돌기연접이나 축삭세포체연접의 경우는 연접막이 대칭을 이루는 경향을 보였다. 이러한 사실은 선조체의 연접을 관찰한 Kemp & Powell, Hassler & Chung, Hassler 등의 소견과 일치하는 것으로 선조체에서 연접양상의 특징이라고 생각된다.

## 결 론

본 실험은 미상핵에 분포하는 신경세포와 연접의 미세구조를 관찰하기 위하여 시도되었다. 성숙한 기니픽은 nembutal 마취하에 1% paraformaldehyde-2% glutaraldehyde 혼합고정액으로 대동맥을 통하여 관류 고정하였고 뇌로부터 미상핵 조직을 절취하여 2% osmium tetroxide액으로 후고정하여 전자현미경 표본을 작성한 다음 관찰하여 형태학적 특징에 따라서 신경세포는 4부류로, 그리고 신경연접은 7부류로 구분되었다.

대형신경세포는 세포체의 모습이 다각형이고 크기는

18~25  $\mu$ m 정도이며 세포질소기관이 발달한 세포로서 전체 신경세포 수의 2% 정도였다. 중형난원형신경세포는 미상핵에서 가장 흔히 관찰되는 세포(약 53%)로서 세포체는 난원형이고 크기는 10~15  $\mu$ m 정도이며 세포질소기관이 발달한 세포이다. 중형다각형신경세포는 비교적 많은 세포(약 45%)로서 세포체의 모습이 다각형이고 크기는 11~18  $\mu$ m 정도이며 핵만의 만곡이 있고 세포질소기관은 적당하게 발달되어 있다. 소형신경세포는 세포의 윤곽이 비교적 불규칙한 세포이며 크기는 9~13  $\mu$ m 정도이고 핵막의 함입이 있으며 세포질소기관의 발달이 비교적 미약한 세포이다(약 1%).

소형원형연접소포를 함유한 축삭종말은 주로 수상돌기극에 접촉하여 비대칭연접을 이루고 있으며 일부는 수상돌기와 세포체에 접촉하여 대칭 또는 비대칭연접을 이루고 소수의 en passant 축삭종말에 의한 연접도 있었다. 타원형연접소포를 함유한 축삭종말은 대칭적으로 수상돌기와 세포체에 접촉하여 연접을 이루었다. 부정형연접소포나 또는 대형원형연접소포를 함유한 축삭종말들도 대칭으로 수상돌기와 세포체에 접촉하고 있었다.

## REFERENCES

- 1) Adinolfi AM & GD Pappas : *The fine structure of the caudate nucleus of the cat.* *J Comp Neurol* 1968 ; 133 : 167-184.
- 2) Ahn ET & R Hassler : *Ultrastructure of the fundus striati (nucleus accumbens septi) after isolation from extrastriatal connections.* *Appl Neurophysiol* 1979 ; 42 : 17-20.
- 3) Anden NE, A Dahlstrom, K Fuxe & K Larsson : *Further evidence for the presence of nigro-striatal dopamine neurons in the rat.* *Am J Anat* 1965 ; 116 : 333.
- 4) Arluison M, IS DeLa Manche : *High-resolution radioautographic study of the serotonin innervation of the rat corpus striatum after intraventricular administration of <sup>3</sup>H-hydroxytryptamine.* *Neuroscience* 1980 ; 5 : 229-240.
- 5) Bedard P, PA Larochelle & L Poirier : *The nigrostriatal Pathway ; A correlative study based on neuroanatomical and neurochemical criteria in the cat.* *Exp Neurol* 1969 ; 25 : 365-377.
- 6) Bolam JP, P Somogyi, H Takagi, I Fodor & AD Smith : *Localization of substance P-like immunoreactivity in nerve terminals in the*

- neostriatum of the rat. A correlated light and electron microscopic study. *J Neurocytol* 1983; 12 : 325-344.
- 7) Butcher SG & LL Butcher : Origin and modulation of acetylcholine activity in the neostriatum. *Brain Res* 1974 ; 71 : 167-171.
  - 8) Chang HT, CJ Wilson & ST Kitai : A Golgi study of rat neostriatal neurons : Light microscopic analysis. *J Comp Neurol* 1982 ; 208 : 107-126.
  - 9) Chung JW : Striatal synapses and their origin. *Appl Neurophysiol* 1979 ; 42 : 21-24.
  - 10) DiFiglia M, P Pasik & T Pasik : A Golgi study of neuronal types in the neostriatum of monkey. *Brain Res* 1976 ; 114 : 245-256.
  - 11) Domesick VB : The topographic organization of the strionigral connection in the rat. *Anat Rec* 1977 ; 187 : 567.
  - 12) Fonnum F, Z Gottesfeld & I Grofova : Distribution of glutamate decarboxylase, cholin acetyltransferase and aromatic amino acid decarboxylase in the basal ganglia of normal and operated rats. Evidence for striopallidal, strioentopeduncular and strionigral GABAergic fibers. *Brain Res* 1978 ; 143 : 125-138.
  - 13) Fox CA, AN Andrade, DE Hillman & RC Schwyn : The spiny Neurons in the primare striatum. A Golgi and electron microscopic study. *J Hirnforsch* 1971a ; 13 : 181-201.
  - 14) Fox CA, AN Andrade, RC Schwyn & JA Rafols : The aspiny neurons and the glia in the primate striatum. A Golgi and electron microscopic study. *J Hirnforsch* 1971b, 13 : 341-362.
  - 15) Graveland GA, RS Williams & M DiFiglia : A Golgi study of the human neostriatum; Neurons and afferent fibers. *J Comp Neurol* 1985 ; 234 : 317-333.
  - 16) Grofova I : The identification of striatal and pallidal neurons projecting to substantia nigra. An experimental study by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Brain Res* 1975 ; 91 : 286-291.
  - 17) Hassler R : Striatal control of locomotion, intentional actions and of integrating and receptive activity. *J Neurol Sci* 1978 ; 36 : 187-224.
  - 18) Hassler R & JW Chung : Discrimination of nine types of synaptic boutons in the fundus striati (nucleus accumbens septi). *Cell Tissue Res* 1976 ; 168 : 489-505.
  - 19) Hassler R, C Nitsch & HL Lee : The role of the eight putative transmitters in the nine types of synapses in rat caudate-putamen. In *Parkinson's disease, current progress, problems and management*, ed. Rinne UK, M Klingler & G Stamm 1980 ; pp61-91, Elsevier, Amsterdam.
  - 20) Hong JS, HYT Yang & E Costa : On the location of methionine enkephalin neurons in rat striatum. *Neuropharmacology* 1977a ; 16 : 451-453.
  - 21) Hong JS, HYT Yang, G Racagni & E Costa : Projections of substance P containing neurons from neostriatum to substantia nigra. *Brain Res* 1977b ; 122 : 541-544.
  - 22) Kemp JM & TPS Powell : The structure of the caudate nucleus of the cat : light and electron microscopy. *Phil Trans Royal Soc B* 1971 ; 262 : 383-401.
  - 23) Kim JS, IJ Bak, R Hassler & Y Okada : Role of r-aminobutyric acid (GABA) in the extrapyramidal motor system. Part 2. Some evidence for the existence of a type of GABA-rich strionigral neurons. *Exp. Brain Res.* 1971 ; 14 : 95-104.
  - 24) Kim JS, R Hassler, P Haug & KS Paik : Effect of frontal cortex ablation on striatal glutamic acid level in rat. *Brain Res.* 1977 ; 132 : 370-374.
  - 25) Kitai ST & JD Kocsis : The caudate projection neurons in cat. *Appl Neurophysiol* 1979 ; 42 : 29-30.
  - 26) 이회래 : 흰쥐 뇌 피각내의 dopamine 축삭종말에 대한 자가방사법적 연구. *한국생물과학연구원논문총* 1985 ; 36 : 101-107.
  - 27) Lee HL, C Nitch, ET Ahn, JW Chung & R Hassler : Localization of dopaminergic and GABAergic receptor sites in rat substantia nigra. *Verk Anat Ges* 1981 ; 75 : 873-875.
  - 28) Lu EJ & WJ Brown : The developing caudate nucleus in the utyroid and hypothyroid rat. *J Comp Neurol* 1977 ; 171 : 261-284.

- 29) Lynch GS, PA Lucas & SA Deadwyler : *The demonstration of acetylcholinesterase containing neurons within the caudate nucleus of the rat. Brain Res* 1972 ; 45 : 617-621.
- 30) Marshall PE, DMD Landis & EL Zalneraitis : *Immunocytochemical studies of substance P and leu-enkephalin in Huntington's disease. Brain Res* 1983 ; 289 : 11-26.
- 31) McGeer PL & EG McGeer : *Cholinergic enzyme system in Parkinson's disease. Arch Neurol Psychiat* Chicago 1971 ; 25 : 265-268.
- 32) McGeer EG, K Searl & HC Fibiger : *Chemical specificity of dopamine transport in the nigro-neostriatal projection. J Neurochem* 1974 ; 24 : 283-288
- 33) Mori S : *Some observations on the fine structure of the rat brain. Z Zellforsch*, 1966 ; 70 : 461-488.
- 34) Nauta WJH & WR Mehler : *Projections of the lentiform nucleus in the monkey. Brain Res* 1966 ; 1 : 3-42.
- 35) Panula P : *A light and electron microscopical and histochemical study on the rat neostriatum in vivo and vitro. Acad Dessertation, Univ Helsinki* 1980 ; 1-34.
- 36) Pasik P, T Pask & M DiFiglia : *The internal organization of the neostriatum in mammal. In the neostriatum. ed Divac I & RGE Oberg, pp. 5- 36, Pergamon Press, Oxford, 1979.*
- 37) Pasquier DA, TL Kemper, WB Forbes & PJ Morgane : *Dorsal raphe, substantia nigra and locus coeruleus : Interconnections with each other and the neostriatum. Brain Res Bulletin* 1977 ; 2 : 323-339.
- 38) Rafols JA & CA Fox : *Fine structure of the primate striatum. Appl Neurophysiol* 1979 ; 42 : 13-16.
- 39) Ribak CE, JE Vaughn & E Roberts : *The GABA neurons and their axon terminals in rat corpus striatum as demonstrated by GAD immunocytochemistry. J comp Neurol* 1979 ; 187 : 261-284.
- 40) Spehlmann R, K Norcross & EJ Grimmer : *GABA in the caudate nucleus : A possible synaptic transmitter of interneurons. Experientia* 1977 ; 33 : 623-624.
- 41) Szabo J : *Topical distribution of the striatal efferents in the monkey. Exp Neurol* 1962 ; 5 : 21-36.
- 42) Uchizona K : *Characteristics of excitatory and inhibitory synapses in the central nervous system of the cat. Nature* 1965 ; 207 : 642-643.
- 43) Yoshida M & W Precht : *Monosynaptic inhibition of neurons of the substantia nigra by caudate-nigral fibers. Brain Res* 1971 ; 32 : 225-228.

### Explanations of Figures

- Fig. 1. Electron micrograph of a large neuron with two stem dendrites: A large number of endoplasmic reticulum and mitochondria are distributed throughout the cytoplasm and several Golgi apparatus are located around the nucleus.  $\times 6,000$
- Fig. 2. A medium-sized, ovoid neuron with two stem dendrites: Numerous cell organelles fill the cytoplasm.  $\times 6,000$
- Fig. 3. A medium-sized, polygonal neuron: This neuron is characterized by the moderate amount of cytoplasmic organelles and a small indentation of nuclear envelope.  $\times 6,000$
- Fig. 4. A small neuron(S) come in contact with a medium-sized neuron. This neuron is characterized by the deep indentation of nuclear envelope and the small amount of cytoplasmic organelles.  $\times 6,000$
- Fig. 5. Axo-spinous synapse. An axon terminal containing small round vesicles (arrow) make asymmetric contact on the spine protruded from dendrite(D).  $\times 28,000$
- Fig. 6. Two axo-dendritic synapses. An axon terminal with small round vesicles (arrow) make asymmetric contact on the dendrite and another terminal with elongated vesicles (arrowhead) make symmetric contact.  $\times 28,000$
- Fig. 7. Axo-dendritic 'en passant' synapse. An 'en passant' terminal containing small round vesicles make symmetric contact on the dendrite (arrow).  $\times 28,000$
- Fig. 8. Axo-somatic synapse. An axon terminal containing small round vesicles make symmetric contact on the soma (arrowhead).  $\times 28,000$
- Fig. 9. Axo-dendritic synapse. An axon terminal containing pleomorphic vesicles make symmetric contact on the dendrite (arrowhead).  $\times 28,000$
- Fig. 10. Axo-dendritic synapse. An axon terminal containing large round vesicles make symmetric contact on the dendrite (arrow).  $\times 28,000$











