

원숭이 뇌 청반 신경연접의 전자현미경적 관찰

이희래·김순회

이희래·김순회

=ABSTRACT=

An Electron Microscopic study of the Synapses of the Locus Coeruleus in the Squirrel Monkey, *Saimiri sciureus*

Hee Lai Lee and Soon Hoi Kim

Department of Anatomy, College of Medicine, Ewha Womans University

This study provides a description of the normal morphology of the synapses of the locus coeruleus in the squirrel monkey, *Saimiri sciureus*, at the electron microscopic level. The animals were perfused with 2% glutaraldehyde-1% paraformaldehyde fixative in phosphate buffer at pH 7.4.

Tissues from the locus coeruleus were postfixated by 2% osmium tetroxide in phosphate buffer at pH 7.4, and dehydrated in graded ethanol and aceton, and embedded in Epon 812. The polymerization was carried out in oven at 60°C. The ultrathin sections were cut on a LKB ultratome, contrasted with uranyl acetate and lead citrate, and examined in a Siemens Elmiskop 1A electron microscope. Special attention during the observation was given to the different types of synapses. Five types of synapses with many characteristics, could be differentiated: small-round vesicle terminals (52%), pleomorphic vesicle terminals (25%), elongated vesicle terminals (16%), small-round and dense core vesicle terminals (5%) and large-round vesicle terminals (2%). Some of the axosomatic synapses with small round or pleomorphic vesicles make an indirect contact to the soma by somatic appendages.

서 론

포유류 뇌의 청반(locus coeruleus)은 제 4 뇌실 저부에 있는 삼차신경중뇌로핵 전방에 위치하며 이 부위

에 분포하는 신경세포들은 조직화학적 연구에 의하여 주로 norepinephrine 대사에 관여하는 세포들이며¹⁾⁻⁷⁾ 그외 serotonin 대사에 관여하는 세포들도 존재한다고 보고된 바 있다^{8), 9)}.

한편 중추신경계에서 청반의 신경회로는 수출신경섬

유로서는 norepinephrine 신경섬유를 대뇌^{10)~14)}, 시상^{15) 16) 17)}, 소뇌^{16) 17)} 및 척수^{18)~21)} 등에 투사하고 있음이 알려져 있고, 수입신경섬유로서는 봉선핵^{22) 23) 24)}, 편도체 및 시각전야²⁴⁾ 등에 연결되어 있음이 보고된 바 있다.

일반적으로 중추신경계의 신경세포들은 부위별로 분포하는 세포에 따라서 고유의 화학적 신경전달물질대사에 관여함으로써 생리학적 기능에 차이가 있을뿐 아니라 신경세포와 신경연접의 형태에도 차이가 있는것으로 생각되어 왔다^{25)~29)}. 이와같은 이론을 토대로 하여 청반의 구조에 대해서도 비교적 활발하게 연구되어 왔다. 즉 청반에 분포하는 신경세포들은 크기와 모양의 특징에 따라서 몇가지 부류로 구분하여 신경전달물질대사와의 상호관련성을 연구한 바 있으며^{30) 31) 32)} 특히 청반내에서 norepinephrine을 함유하는 신경세포와 축삭종말의 존재를 확인한 보고도 있다³³⁾.

위와 같은 여러 사실에 비추어 볼때 청반내의 신경전달물질의 종류는 자체 신경세포에서 합성하는 norepinephrine과 serotonin 외의 중뇌에서 serotonin 합성신경세포가 밀집되어 있는 부위로 알려진 봉선핵에서 기원하는 신경섬유로부터 오는 serotonin^{22) 23) 24)}과 그밖에 편도체, 시각전야등으로부터 올 수 있는 또 다른 신경전달물질이 존재할 것으로 생각된다. 따라서 청반내에는 3종류 이상의 신경전달물질대사에 관여하는 각각 다른 신경연접이 있을 것으로 추측되며, 따라서 형태학적으로도 여러 종류의 연접이 분포할 것으로 추정된다.

이에 저자들은 청반내의 신경연접들을 미세구조적으로 분석하여 이들 신경전달물질과 연접과의 상호관계를 규명하고 아울러 청반의 신경회로를 연구하는 기본자료를 얻고자 본연구를 시도하였다.

재료 및 방법

실험동물로는 체중 약 500g의 건강한 숫 원숭이(saimiri sciureus) 2마리를 사용하였다. 각 동물은 nembutal 마취하에 1% paraformaldehyde - 2% glutaraldehyde 혼합고정액 (phosphate buffer pH 7.4) 으로 상행대동맥을 통하여 판류고정하고 2시간 동안 방치한 다음 두개골을 제거하고 뇌를 적출하여 동일한 혼합고정액에 다시 18시간 담가두었고, 완전히 고정된 뇌로부터 청반조직을 금속판 (직경 1mm) 을 이용하여 절취하였다. 절취한 조직은 2% osmium tetroxide (phosphate buffer pH 7.4) 고정액에 2시간 동안 후

고정하였고, ethanol 과 aceton 을 이용한 소정의 탈수과정을 거친후 Epon 812에 포매하고, 60°C oven에서 중화시켰다. 조직편은 semithin section 을 만들어 toluidine blue로 염색하여 조직의 부위를 확인하였고, 초박절편은 uranyl acetate 와 lead citrate로 이중염색하여 Siemens Elmiskop 1A 전자현미경으로 관찰하였다.

성 적

청반의 신경포(neuropil)에는 수상돌기를 비롯하여 다수의 무수신경축삭 및 유수신경축삭과 신경교세포의 세포질돌기들로 짜임새있게 구성되어 있었다. 대부분의 축삭종말(axon terminal or bouton)들은 비교적 다양의 연접소포(synaptic vesicles)를 함유하고 있으며, 수상돌기 또는 수상돌기소극에 접촉하여 연접을 이루고 있는 경우가 많았고, 신경세포체에서 축삭세포체연접을 이루는 경우도 많았다. 관찰된 연접들은 연접소포의 모양과 크기, 연접의 위치 및 연접막의 구조등의 특징을 관찰하되 주로 연접소포의 형태에 따라서 다음과 같은 5부류의 연접으로 분류할 수 있었다.

소형원형 (small round) 연접소포를 함유한 연접 : 이 부류의 연접은 청반에서 가장 흔히 관찰되는 연접(약 52%)으로서 작고 원형 (직경 40~50nm) 의 연접소포를 함유하는 축삭종말에 의하여 이루어진 연접으로서 대부분의 경우 축삭종말내에 사립체가 비교적 많고, 연접소포는 고루 분산되어 있는것이 많으나 일부는 전연접막쪽에 치우쳐 밀집되어 있는것도 볼 수 있었다. 연접은 세포체 또는 비교적 큰 수상돌기에서 축삭세포체연접 또는 축삭수상돌기연접을 형성하고 있으나 세포체소극(somatic appendage)에 의하여 축삭세포체연접을 형성하는 경우도 관찰되었고 연접막은 전반적으로 후연접치밀질이 보다 뚜렷한 비대칭이었다 (표 1, 그림 1).

부정형 (pleomorphic) 연접소포를 함유한 연접 : 축삭종말내에 분포하고 있는 연접소포의 모양이 여러가지 모습을 띠는 경우로서 직경이 30~60nm 정도의 원형, 난원형 및 장타원형등의 연접소포를 함께 함유한 연접이며, 연접소포는 축삭종말내에 고루 분산되어 있고 사립체도 비교적 많으며 축삭수상돌기연접이 가장 많지만 축삭수상돌기소극연접도 관찰되며 축삭세포체연접은 가끔 세포체소극에서도 형성되며 대부분이 비대칭연접이었다 (표 1, 그림 2).

장타원형 (elongated or flattened) 연접소포를 함유

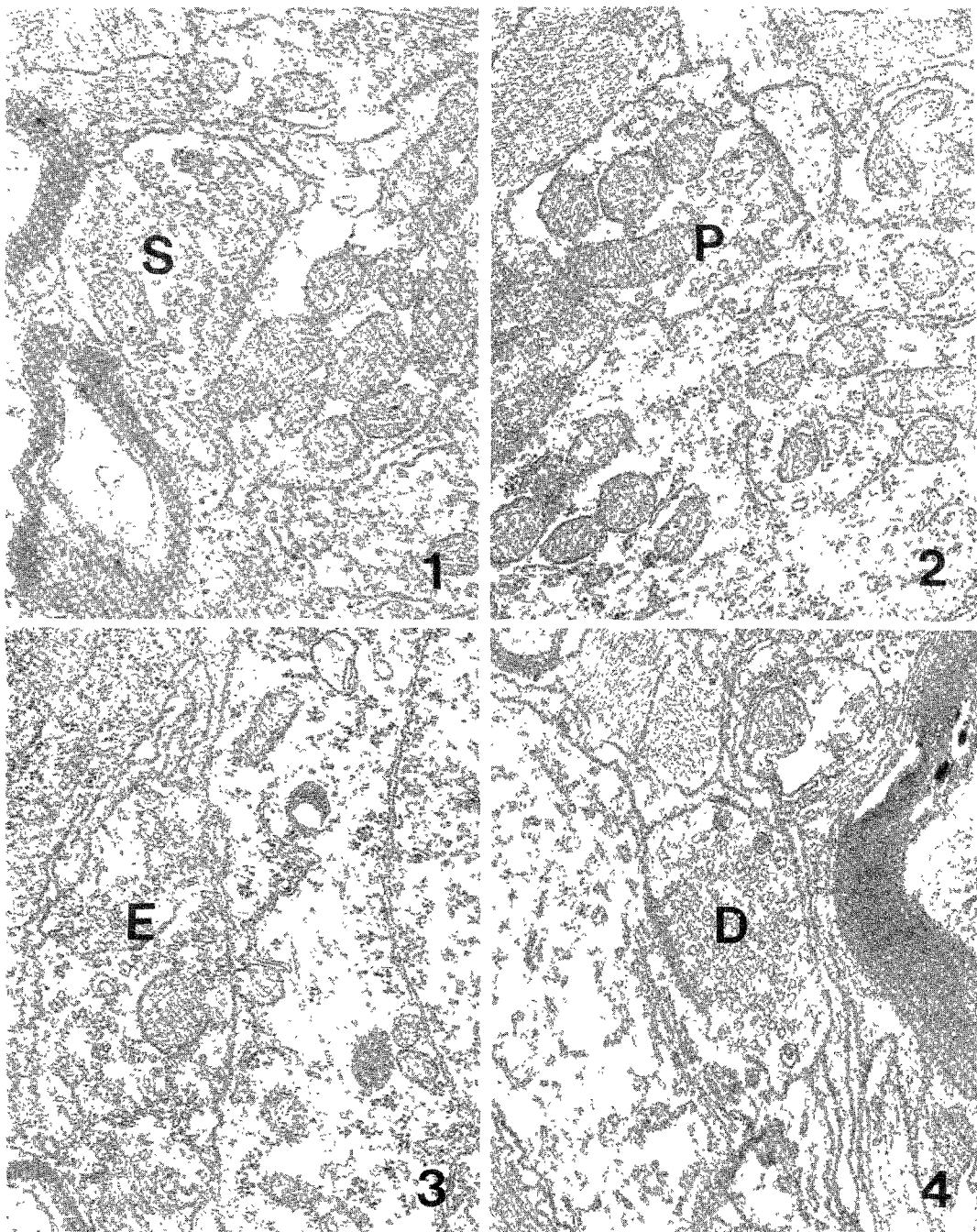


Fig. 1. A small round vesicle containing terminal(S) forms an asymmetrical synapse on the dendrite. $\times 22,000$.

Fig. 2. A pleomorphic vesicle containing terminal(P) forms an axosomatic synapse on the somatic appendage. $\times 22,000$.

Fig. 3. A bouton with elongated synaptic vesicle (E) contacts on the soma. $\times 22,000$.

Fig. 4. Some of dense cored vesicles are found in a terminal(D) which also containing a population of small round vesicles. $\times 22,000$.

Table 1. Distribution of different types of synapses in the locus coeruleus

Type of synapse-	% of synapses		
Synaptic vesicle	Contact	Contact	Subtotal
Small round	A - S	10	52
	A - D	37	
	A - Sp	5	
Pleomorphic	A - S	9	25
	A - D	13	
	A - Sp	3	
Elongated (Flattened)	A - S	6	16
	A - D	10	
	A - Sp		
Small round & dense core	A - S		5
	A - D	5	
	A - Sp		
Large round	A - S		2
	A - D	2	
	A - Sp		
Total		100	100

Abbreviation ; A - S : Axo - somatic synapse
A - D : Axo - dendritic synapse
A - Sp : Axo - spinous synapse

한 연접 : 축삭종말내에 대체로 장타원형 (장경 50 ~ 60nm, 단경 20 ~ 30nm)의 연접소포를 갖는 연접으로서 주위의 다른 부류의 축삭종말에 비하여 비교적 큰 축삭종말내에 사립체는 소수이고 연접소포는 분산되어 분포한다. 대부분의 축삭종말은 축삭세포체연접 또는 축삭수상돌기연접을 형성하였으며 후연접막이 뚜렷한 비대칭으로 관찰되었다 (표 1, 그림 3).

소형원형 (small round) 및 과립형 (dense core or granular) 연접소포를 함께 함유한 연접 : 축삭종말내에 다수의 소형구형연접소포와 소수의 전자밀도가 높은 과립형연접소포 (직경 120nm 정도)를 함께 함유하는 연접이다. 이 형의 연접은 대부분이 축삭종말내에 소수의 사립체를 갖고 있으며 연접소포는 다양하고 있었다. 축삭종말은 대부분이 큰 수상돌기에서 축삭수상돌기연접을 형성하며 비대칭연접이었다 (표 1, 그림 4).

대형원형 (large round) 연접소포를 함유한 연접 : 축삭종말내에 다소 크고 (직경 50 ~ 60nm 이상) 원형인 연접소포를 갖고 있는 축삭종말이 수상돌기에 접촉하여 축삭수상돌기연접을 형성하는데 축삭종말내에는 다양한 연접소포와 소수의 사립체를 갖고 있으며 대부분이 후연접막이 뚜렷함으로서 비대칭연접이었다(표 1, 그림 5).

그밖에 청반에서 관찰된 특이한 소견은 아주 극소수의 예에서는 과립형연접소포와 유사한 구조물을 달랑 함유한 축삭이 관찰되었는데 이 축삭에 의한 연접형성은 관찰되지 않았다. 또 청반에서 축삭종말에 의하여 축삭세포체연접이 형성되는 신경세포체소극의 형태는 복부분이 좁고 세포질과는 달리 조면내형질세망 또는 사립체와 같은 세포질소기관이 없을 뿐 아니라 수상돌기소극장치와 같은 구조물도 존재하지 않았다 (그림 6).

고 찰

청반의 구조를 전자현미경으로 관찰한 결과 신경모내에 분포하는 신경연접은 축삭종말에 분포하는 연접소포의 형태학적 특징을 기준으로 하여 구분한 바 대체로 5 가지 형으로 구분할 수 있었다. 즉 가장 흔히 관찰되는 소형구형연접소포를 갖는 연접 (52 %)을 비롯하여 부정형연접소포를 갖는 연접 (25 %), 장타원형연접소포를 갖는 연접 (16 %), 소형원형과 과립형연접소포를 함께 갖는 연접 (5 %) 및 대형원형연접소포를 갖는 연접 (2 %) 등이다.

위의 결과를 이미 발표된 보고들과 비교검토하여 보면 중추신경계에서 각기 기능이 다른 신경세포 즉 각각의 신경세포는 합성하는 신경전달물질에 따라 그 신경세포연접소포의 형태도 차이가 있다는 개념에 따르면²⁶⁻²⁹⁾ 청반에서는 연접소포의 특징에 따라서 5 종류의 연접이 구별되었으므로 청반은 여러 종류의 신경세포로부터 수입신경섬유를 받고 있을 것으로 추측된다. 그리고 청반의 연접은 Ramon - Moliner (1974)³⁰⁾ 가 지적한 바와 같이 중추신경계의 다른 부위처럼 소형구형연접소포를 갖는 경우가 압도적으로 많다는 사실을 알 수 있다. 고양이 청반을 연구한 보고에 의하면³¹⁾ 연접을 소형구형연접소포를 함유한 것과 소형구형 및 과립형연접소포를 함께 함유한 연접으로 구분한 바 있고, 또 소형원형연접소포를 함유한 연접의 일부는 청반내에 존재하는 norepinephrine 합성신경세포로부터 기원하는 신경섬유의 축부지일 것으로 밝힌 보고도 있다³²⁾. 따라서 본 연구에서 관찰된 소형원형연접소포를 갖는 연접의

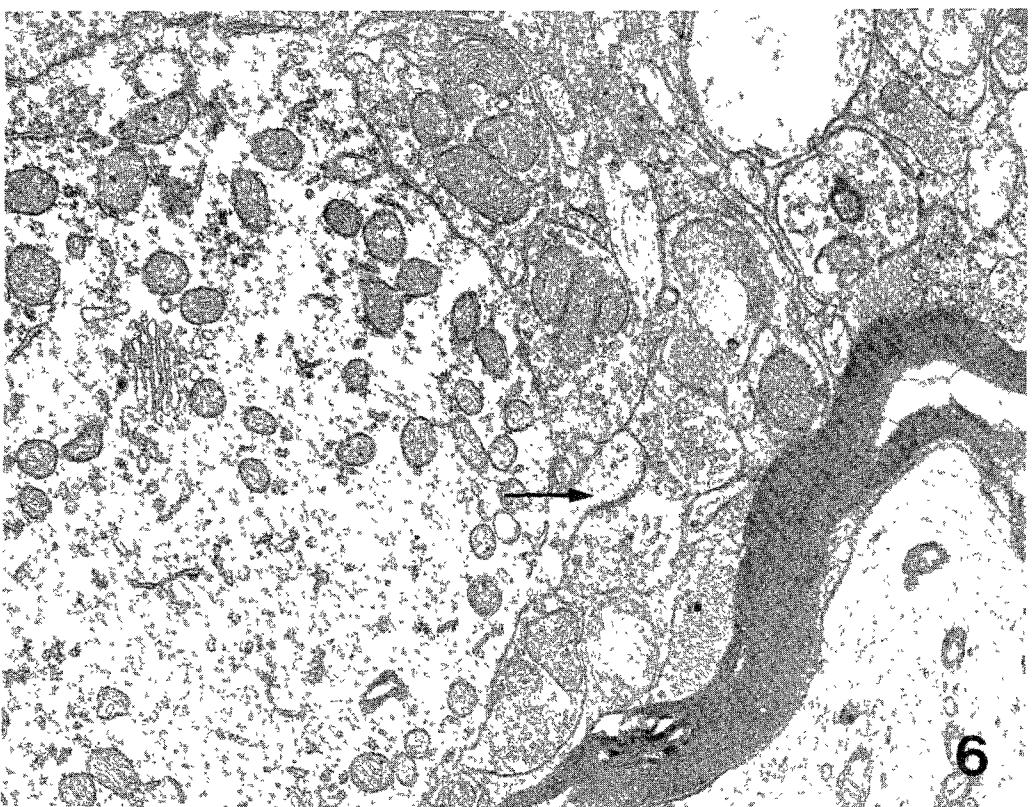
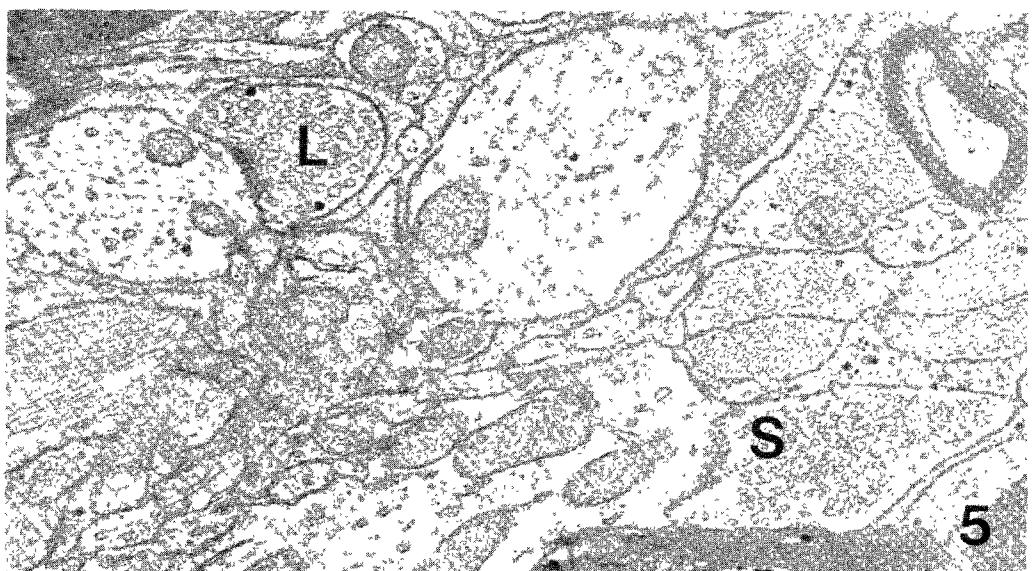


Fig. 5. A large round vesicle containing terminal (L) is shown in synaptic relationship to a common dendrite. An axon terminal with small round vesicles (S) is seen on the lower right. $\times 22,000$.

Fig. 6. A somatic appendage (arrow) of a neuron. It has a narrow neck communication with the perikaryon, and makes an axosomatic synapse. $\times 7,500$.

일부는 청반내에 분포하는 신경세포의 축부지에 의하여 이루어진 것으로 추측할 수 있다. 그리고 청반에서 과립형연접소포는 catecholamine 대사와 관련있는 비전형적 lysosome 류의 구조물로 보고한 바 있으며³⁴⁾, 훨씬 흑질에서 과립형연접소포를 갖는 연접은 dopamine 신경세포에서 유래된 것이라는 의견³⁵⁾에 따라서 본 연구에서 관찰된 과립형연접소포를 갖는 연접을 catecholamine 대사신경세포와 관련지워 생각할 수 있으나 과립형연접소포 자체가 비전형적인 lysosome 류의 구조물인지는 확인하기 곤란하다.

한편 청반은 norepinephrine 대사에 관여하는 신경세포외에 serotonin 대사에 관여하는 신경세포도 존재하고³⁶⁾ 또 봉선핵으로부터 serotonin 신경섬유가 청반에 억제적으로 작용함으로서 청반이 수면기의 REM 기를 유발하는데 관여하는 것으로 알려진 사실과^{36), 37)} ³H-serotonin 방사성동위원소를 이용한 자기방사법적 실험에서 부정형연접소포를 갖는 연접은 쉽게 표지된다는 보고³⁸⁾에 의하여 청반에서 관찰된 부정형연접소포를 함유한 연접은 대부분이 봉선핵의 serotonin 신경세포에서 기원한 것이고 일부는 청반내에 존재하는 소수 serotonin 신경세포에서 유래된 것으로 추측할 수 있다.

그밖에 청반에서 관찰된 장타원형연접소포와 대형원형연접소포를 갖는 연접의 기원에 대해서는 검토하기 곤란한 실정이지만 청반의 수입신경섬유는 봉선핵외에 대뇌도피질, 편도체, 시각전야 또는 망상체등에서 기원하는 섬유도 있다는 보고²⁴⁾에 의하여 이들 부위에 electric lesion 실험을 통하여 청반에서 퇴행성변화과정을 나타내는 연접을 관찰함으로써 형태학적으로 위의 연접의 기원을 밝힐 수 있을 것으로 생각된다.

또 청반에서는 축삭과 연접을 형성하는 세포체소극이 자주 관찰되었는데 이는 고양이³⁴⁾와 원숭이³²⁾의 관찰소견과 일치하며 이러한 연접은 전정핵신경세포⁴⁰⁾, 또는 대뇌도피질신경세포⁴¹⁾의 형태학적 특징이라고 보고한 바 있어 세포체소극에 의한 축삭세포체연접의 존재는 청반의 미세구조적 특징의 일부로 생각할 수 있다. 특히 세포체소극에서 형성되는 축삭세포체연접이 소형원형연접소포 또는 부정형연접소포를 함유한 축삭종말에 의해서만 형성된 사실은 청반에서는 축삭세포체연접이 세포체소극에서 형성되는 것은 특정 신경세포에 의해서만 이루어질 수 있다는 가능성을 암시하는 것으로 매우 흥미 있는 사실이라 하겠다. 또 표2에서 연접의 종류별로 접촉부위별 연접수를 비교한 결과 청반은 비교적 수상돌기소극 및 세포체소극에 의한 연접이 많

은 부위임을 알 수 있다. 그리고 연접종류별로 볼 때 연접수가 많을수록 축삭수상돌기소극연접이 증가하고 연접수가 적은 경우에는 축삭수상돌기소극연접도 감소하였는데 이와같이 전체 연접의 수와 수상돌기소극에 의한 연접수가 비례적 수치를 나타내는 현상을 연접의 가변성 학설⁴²⁾에 적용시켜 본다면 청반은 신경연접활동이 높은 부위로 생각된다.

위의 여러 사실들에 비추어 볼 때 청반은 중추신경계에서 비교적 복잡한 신경회로를 가지며 왕성한 연접활동을 행하는 부위라고 생각한다.

결 론

체중 약 500g의 원숭이를 사용하여 청반에 분포하는 신경연접을 전자현미경으로 관찰코자 하였다. 실험동물은 nembutal 마취하에 1% paraformaldehyde-2% glutaraldehyde (phosphate buffer pH 7.4) 혼합고정액을 대동맥을 통하여 판류고정하고, 청반조직을 절취하여 2% osmium tetroxide (phosphate buffer pH 7.4)에 2시간 후고정하고, ethanol과 acetone series에서 탈수하고 Epon 812에 포매하여 60°C oven에서 3일간 중화시켰다. 초박절편은 uranyl acetate와 lead citrate로 중염색하여 관찰한 바 다음과 같은 소견을 얻었다.

1. 청반의 연접은 축삭종말내에 함유된 연접소포의 형태학적 특징에 따라서 소형원형연접소포, 부정형연접소포, 장타원형연접소포, 소형구형 및 과립형연접소포 혼합 및 대형원형연접소포를 함유한 연접 등 5 가지형으로 분류할 수 있었다.

2. 세포체소극에서 형성되는 축삭세포체연접은 소형원형연접소포 및 부정형연접소포를 함유한 축삭종말에 의하여 형성된다.

- References -

- 1) Dahlstrom A. & Fuxe K.: Evidence for the existence of monoamine-containing neurons in the central nervous system. 1. Demonstration of monoamines in the cell bodies of brain stem neurons. *Acta Physiol. Scand.* 1964, 62: suppl. 232, 1-55.
- 2) Hökfelt T.: On the ultrastructural localization of noradrenalin in the central nervous system of the rat. *Z. Zellforsch.* 1967, 79: 110

- 3) Koslow S., Cattabeni F. & Costa E.: Norepinephrine and dopamine: Assay by mass fragmentationography in the picomole range. *Science* 1972, 176: 177-180.
- 4) Hubbard J. & DiCarlo V.: Fluorescence histochemistry of monoamine-containing cell bodies in the brain stem of the squirrel monkey (*Saimiri sciureus*). I. The locus coeruleus. *J. Comp. Neurol.* 1973, 147: 553-566.
- 5) Jones B. E. & Moore R. Y.: Catecholamine-containing neurons of the nucleus locus coeruleus in the cat. *J. Comp. Neurol.* 1974, 157: 43-52.
- 6) Swanson L. W. & Hartman B. K.: The central adrenergic system; An immuno-fluorescence study of the location of cell bodies and their efferent connections in the rat utilizing dopamine- β -hydroxylase as a marker. *J. Comp. Neurol.* 1975, 163: 467-506.
- 7) Swanson L. W.: The locus coeruleus; A cytoarchitectonic, Golgi and immuno-histochemical study in the albino rat. *Brain Res.* 1976, 110: 39-56.
- 8) Sladek J. R. & Walker P.: Serotonin-containing neuronal perikarya in the primate locus coeruleus and subcoeruleus. *Brain Res.* 1977, 134: 359-366.
- 9) Leger L., Wiklund L., Descarries L. & Persson M.: Description of an indolaminergic cell component in the cat locus coeruleus; A fluorescence histochemical and radioautographic study. *Brain Res.* 1979, 168: 43-56.
- 10) Maeda T. & Shimizu N.: Projections ascendantes du locus coeruleus et d'autres neurones aminergiques pontiques au niveau du prosencephale du rat. *Brain Res.* 1972, 36: 19-35.
- 11) Leger L., Sakai K., Touret M., Salvert D. & Jouvet M.: Mise en évidence par la technique de peroxydase de projections directes entre le tegmentum ponto-mesencéphalique et le cortex visuel chez le chat. *CR Acad. Sci. (Paris)* 1975, 281: 1159-1162.
- 12) Koda L. Y., Wise R. A. & Bloom F. E.: Light and electron microscopic changes in the rat dentate gyrus after lesions or stimulation of the ascending locus coeruleus pathway. *Brain Res.* 1978, 144: 363-368.
- 13) Levitt P. & Moore R. Y.: Noradrenaline neuron innervation of the neocortex in the rat. *Brain Res.* 1978, 139: 219-231.
- 14) Olpe H. R., Glatt A., Laszlo J. & Schellenberger A.: Some electrophysiological and pharmacological properties of the cortical, noradrenergic projection of the locus coeruleus in the rat. *Brain Res.* 1980, 186: 9-19.
- 15) Lindvall O., Björklund A., Nobin A. & Stenevi U.: The adrenergic innervation of the rat thalamus as revealed by the glyoxylic acid fluorescence method. *J. Comp. Neurol.* 1974, 154: 317-348.
- 16) Olson L. & Fuxe: On the projections from the locus coeruleus noradrenaline neurons. The cerebellar innervation. *Brain Res.* 1971, 28: 165-171.
- 17) Kostrzewa R. M. & Garey R. E.: Sprouting of noradrenergic terminals in rat cerebellum following neonatal treatment with 6-hydroxydopamine. *Brain Res.* 1977, 124: 385-391.
- 18) Kuypers H. G. M. & Maisky V. A.: Retrograde axonal transport of horseradish peroxidase from spinal cord to brain stem cell groups in the cat. *Neurosci. Lett.* 1975, 1: 9-14.
- 19) Nygren L. G. & Olson L.: A new major projection from locus coeruleus; The main source of noradrenergic nerve terminals in the central and dorsal columns of the spinal cord. *Brain* 1977, 132: 85-93.
- 20) Tohyama M., Sakai K., Touret M., Salvert D. & Jouvet M.: Spinal projections from the lower brain stem in the cat as demonstrated by the horseradish peroxidase technique. II. Projections from the dorsolateral tegmentum and raphe nuclei. *Brain Res.* 1979, 176: 215-231.
- 21) Guyenet P. G.: The coeruleospinal noradren-

- ergic neurons; Anatomical and electrophysiological studies in the rat. *Brain Res.* 1980, 189: 121–133.
- 22) Bobiller P., Segain S., Pettijean F., Salvert D., Touret M. & Jouvet M.: The raphe nuclei of the cat brain stem: A topographical atlas of their efferent projections as revealed by autoradiography. *Brain Res.* 1976, 113: 449–456.
- 23) Sakai K., Touret D., Salvert D., Leger L. & Jouvet M.: Afferent projections to the cat locus coeruleus as visualized by the horseradish peroxidase technique. *Brain Res.* 1977, 119: 21–41.
- 24) Cedarbaum J. M. & Aghajanian G. K.: Afferent projections to the rat locus coeruleus as determined by a retrograde tracing technique. *J. Comp. Neurol.* 1978, 178: 1–16.
- 25) Uchizono K.: Characteristics of excitatory and inhibitory synapses in the central nervous system of the cat. *Nature (Lond.)* 1965, 207: 642–643.
- 26) Gray E. G.: The fine structural characterization of different types of synapse. In histochemistry of nervous transmission, Pro. *Brain Res.* 1971, Vol. 34, 0. Eranko (Ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 149–160.
- 27) Gray E. G.: Problems of understanding the substructure of synapses. *Prog. Brain Res.* 1976, 45: 207–243.
- 28) Pappas G. D. & Purpura D.P.: Structure and function of synapses. Raven Press, New York, 1972.
- 29) DiFiglia M., Pasik P. & Pasik T.: A Golgi study of neuronal types in the neostriatum of monkeys. *Brain Res.* 1976, 114: 245–255,
- 30) Taber E.: The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. *J. Comp. Neurol.* 1961, 116: 27–69.
- 31) Leger L. & Hernandez-Nicaise M.: The cat locus coeruleus, light and electron microscopic study of the neuronal somata. *Anat. Embryol.* 1980, 159: 181–198.
- 32) 이희래 : 원숭이 뇌 청반의 전자현미경적 관찰. *한국생 활과학연구원논총*, 1982, 29: 151–159.
- 33) Shimizu K., Katoh Y., Hida T. & Satoh K.: The fine structural organization of the locus coeruleus in the rat with reference to noradrenaline contents. *Exp. Brain Res.* 1979, 37: 139–148.
- 34) Ramora-Moliner E.: The locus coeruleus of cat III. Light and electron microscopic studies. *Cell Tiss. Res.* 1974, 149: 205–221.
- 35) Hajdu H., Hassler R. & Bak I. J.: Electron microscopic study of the Substantia nigra and the strio-nigral projection, in the rat. *Z. Zellforsch.* 1973, 146: 207–221.
- 36) Lewis B. D., Renaud B., Buda M. & Pujol J. F.: Timecourse variations in tyrosine hydroxylase activity in the rat locus coeruleus after electrolytic destruction of the nuclei raphe dorsalis or raphe centralis. *Brain Res.* 1976, 108: 339–349.
- 37) Schmidt R. F.: Integrative functions of the central nervous system; Schmidt R. F.: Fundamentals of Neurophysiology, New York, Springer Verlag, 1978, pp: 286–289.
- 38) Hattori T., McGeer E. G. & McGeer P.: Synaptic morphology in the neostriatum of the rat; Possible serotonergic synapse. *Neurochem Res.* 1976, 1: 451–467.
- 39) Tatemichi R. & Ramora-moliner E.: Structure of the somatic appendages of neurons of locus coeruleus in cat. 1975, 96: 317–322.
- 40) Mugnaini E., Walberg F. & Hauglie-Hanssen E.: Observations on the fine structure of the lateral vestibular nucleus. *Exp. Brain Res.* 1967, 4: 146–186.
- 41) Peters A. & Keiserman-Abramof R.: The small pyramidal neuron of the rat cerebral cortex. *Amer. J. Anat.* 1970, 127: 321–355.
- 42) Eccles J. C.: Synaptic plasticity. *Naturwissenschaften* 1979, 66: 147–153.