

脳室からみた脳

松浦忠夫, 熊本賢三, 榎原智美

明治鍼灸大学解剖学教室

はじめに

脳を語る場合、脳室が特に意識されることは少ない。しかし、脳室はそこを満たす脳脊髄液を通して脳実質の液性環境を整え、ニューロンの正常な神経活動を保証している。脳室壁は限無く上衣細胞に覆われているが、この細胞は分布域によって形態は一様ではなく、単なる保護上皮あるいは被蓋上皮としての機能以外に多様な役割を果たしている¹⁻³⁾。また、上衣細胞表面には、脳脊髄液中を走行しセロトニンを含有する良く発達した無髓神経線維、上衣上神経線維、によって構成される上衣上神経叢が広く分布することが知られており⁴⁻⁶⁾、脳室は神経活動の場でもあることが示唆されている。ここでは、これまで我々が得てきた知見を中心に、哺乳類の脳室壁について概説する。

上衣細胞

上衣細胞層は形態的及び機能的観点から 1. 一般部、2. 上衣性脳室周囲器官（脳弓下器官、終板器官、正中隆起、交連下器官、最後野）部、3. 脈絡叢部の大きく3部に分けることができる。

1. 一般部：一般部は脳室壁の大部分を占める部位であり、ここに分布する上衣細胞は单層線毛立方～円柱上皮の形態を呈している。核は球形～卵円形で中央に位置しており、多くは一個の核小体を有している（図1 a）。細胞質には比較的豊富なミトコンドリア、リボソームを含み、核上部にはゴルジ装置も認められるが小胞体の発達は悪い。細胞自由面には線毛と微絨毛とを有している（図1 b）。線毛は中央部に束状に、微絨毛は辺縁部を縁取るように分布し、両者が散在性に混在す

ることはない（図1 c）。線毛の分布密度には部位差があり、第3脳室底部付近では疎、第3脳室上部、側脳室、第4脳室底外側部では中等度、中脳水道、第4脳室底中央部では密である。疎な部位では上衣細胞一個当たり1、2本～数本、密な部位では数十本を数える。線毛は1対の中心細管と9対の辺縁細管を有した動毛であり、上衣細胞は線毛の作用によって脳脊髄液の輸送を行うと考えられている¹⁻⁷⁾。Ymadori and Yagihashi⁸⁾は第4脳室底において中央部の線毛は後方へ、外側部のものは後方から後内方へ、外側口付近のものは後外側から外側方向へなびくとしているが、我々の観察ではこの様な方向性が恒常的なものであるとは思い難い。

細胞側壁には隣接細胞との間に密着結合 tight junction の存在を示唆する報告⁸⁾もあるが、Brightman and Reese³⁾は、脳室内に投与された ferritin が細胞間隙に進入するのを認めており、我々の研究でも脳室に投与された西洋ワサビ過酸化酵素、horseradish peroxidase (HRP) が上衣細胞を経由することなく、上衣及び上衣下層の細胞間隙を伝って脳実質の血管周囲腔へ達するのが観察されている（図1 d）。一般に線毛上皮の形態を有する部位では上衣細胞間の結合はそれほど強固なものではなく、髄液脳閥門の機能も弱いと考えられている。

2. 脳室周囲器官部：脳弓下器官、終板器官および最後野；脳室周囲器官はいずれも脳の正中部に存在するが、脳弓下器官と終板器官は第3脳室前端部で、前者は前交連の上方に、後者は前交連

Key Words : 脳室 cerebral ventricle, 上衣細胞 ependymal cell, 上衣上神経線維と神経叢 supraependymal nerve fiber and plexus, 交連下器官 subcommissural organ, 脈絡叢 chohoid plexus

†連絡先：〒629-0392 京都府船井郡日吉町 明治鍼灸大学 解剖学教室

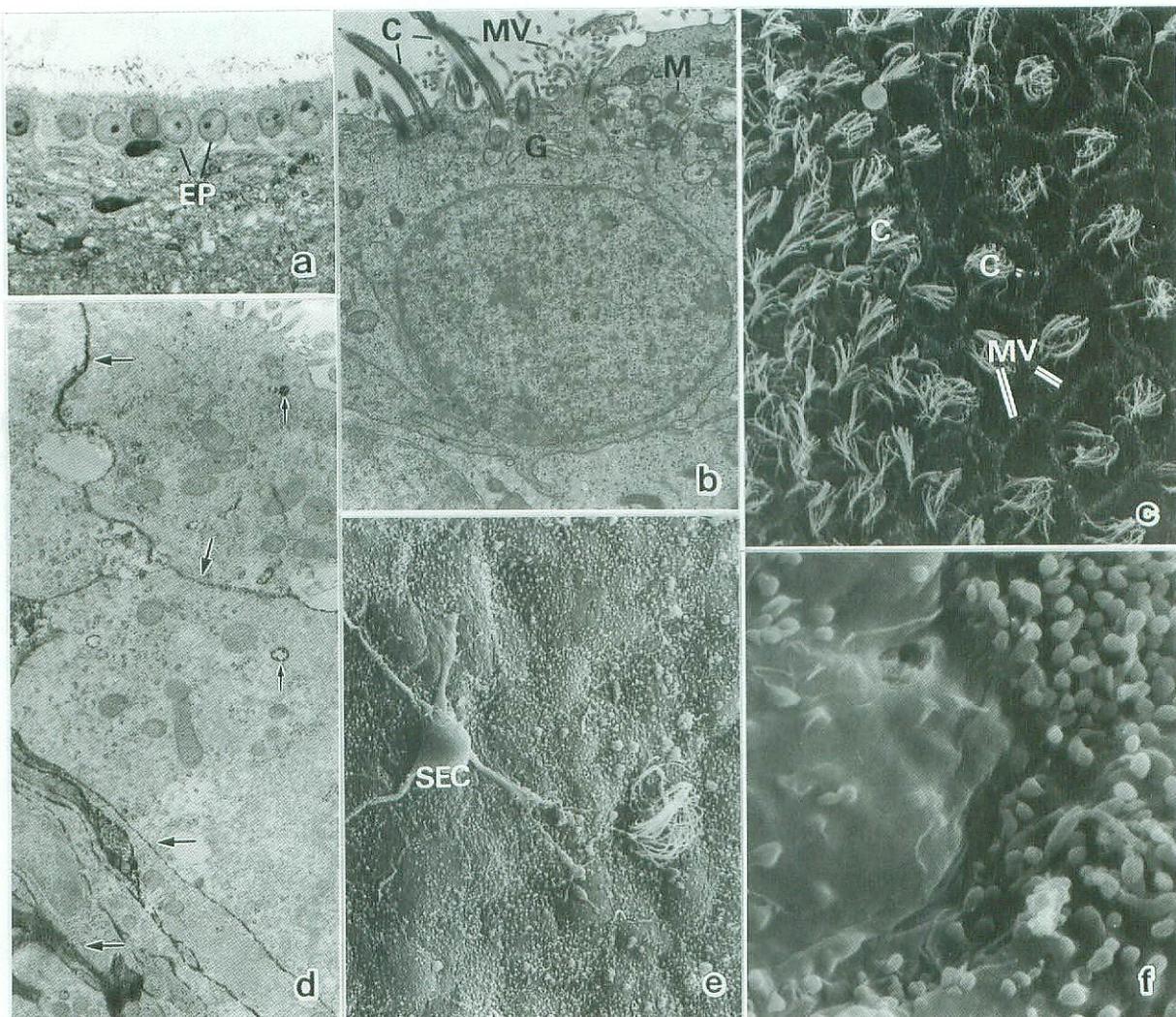


図 1. 上衣細胞

- a ~ d. 一般部。a ; ラット、第4脳室。上衣細胞 (EP) は立方形で、球形の核を有している。核中央部付近に明瞭な核小体を認める細胞があり、脳室面には発達した線毛を有している。 $\times 650$
 b ; サル、第4脳室。透過電顕的に上衣細胞における細胞小器官の発達はそれほど良くないが、核上部にミトコンドリア (M)、ゴルジ装置 (G) が認められる。自由面には中央部に線毛があり、辺縁部には微絨毛が分布している。 $\times 7700$
 c ; イヌ、第4脳室底。走査電顕的に上衣細胞表面を観察すると、線毛は中央部付近に束状に、微絨毛は細胞辺縁部を縁取るように分布している。この部の線毛の分布密度は中央部 (図左方) で密である。 $\times 770$
 d ; ラット、側脳室、脳室内 HRP 投与後10分。投与された HRP が上衣細胞から上衣下の脳実質の細胞間隙 (大矢印) にかけて連続的に充満している。上衣細胞のライソゾーム (小矢印) にも一部 HRP が取り込まれている。 $\times 12600$
 e ; 終板器官部。この部では線毛を有する細胞は極少なく、微絨毛の発達も悪い。細胞表面には多数の小型の小胞状突起 bleb が認められ、上衣上細胞 (大食細胞) (SEC) がしばしば出現する。 $\times 1400$
 f ; 最後野部。線毛、微絨毛は認められず、多数のblebを有した細胞が認められる。 $\times 4800$

C : 線毛、MV : 微絨毛

と視交叉の間に位置する。最後野は第4脳室の延髓中心管への移行部に見られる。脳弓下器官の上衣細胞は線毛の数は幾分少ないが、形態的特徴は一般部のそれと大差ない。終板器官では上衣細胞はやや背が低く、多くのものが無線毛であり一部のものが少数の線毛を有するにすぎないが、多数の小胞状の細胞質突起 bleb が認められる (図 1 e)。最後野における上衣細胞は扁平上皮の形態を呈し、線毛、微絨毛共に発達は悪く特に線毛は

無いに等しい (図 1 f)。細胞質には分泌顆粒と思われる小胞を多数有しており、これは基底突起を介して脳実質の毛細血管へ運ばれると考えられている⁹⁾。

これらの器官に共通する特徴として血液脳関門を欠くと共に多様なペプチドに対するレセプターを有しております、体液性にもたらされる情報を受容する“脳の窓”としての機能を有すると共に体液、電解質、血圧等の調節に働くと考えられて

る¹⁰⁻¹²⁾。

正中隆起；正中隆起は第3脳室底で漏斗部にあって下垂体門脈1次毛細血管と関連の深い部位であるが、この部位を含め視交叉と乳頭体とを結ぶ線の下方は側壁から底にかけて上衣細胞に線毛が極めて多く、乏線毛野と呼ぶべき外観を呈している(図2a)。この部の上衣細胞の自由面には、脳室底では小型の、側壁で線毛野との境界部付近では大小取り混ぜた多数のblebが認められる(図2b)。透過電顕的にこれらのblebには、電子密

度の低い均質な物質を含んだもの(図2c)，細胞小器官の一部を含んだもの、基本顆粒(バゾプレッシンあるいはオキシトシンを含有する顆粒)を含んだもの(図2d)等が存在している。この部では特に多くのペプチドニューロン、セロトニンニューロン等の突起が上衣細胞層を貫いて脳室に頭を出しているが、基本顆粒を含んだblebはこの一部だと思われる。

またこの部には上衣細胞層に細胞体を置き、多数の側方突起と脳実質の毛細血管あるいは脳軟膜

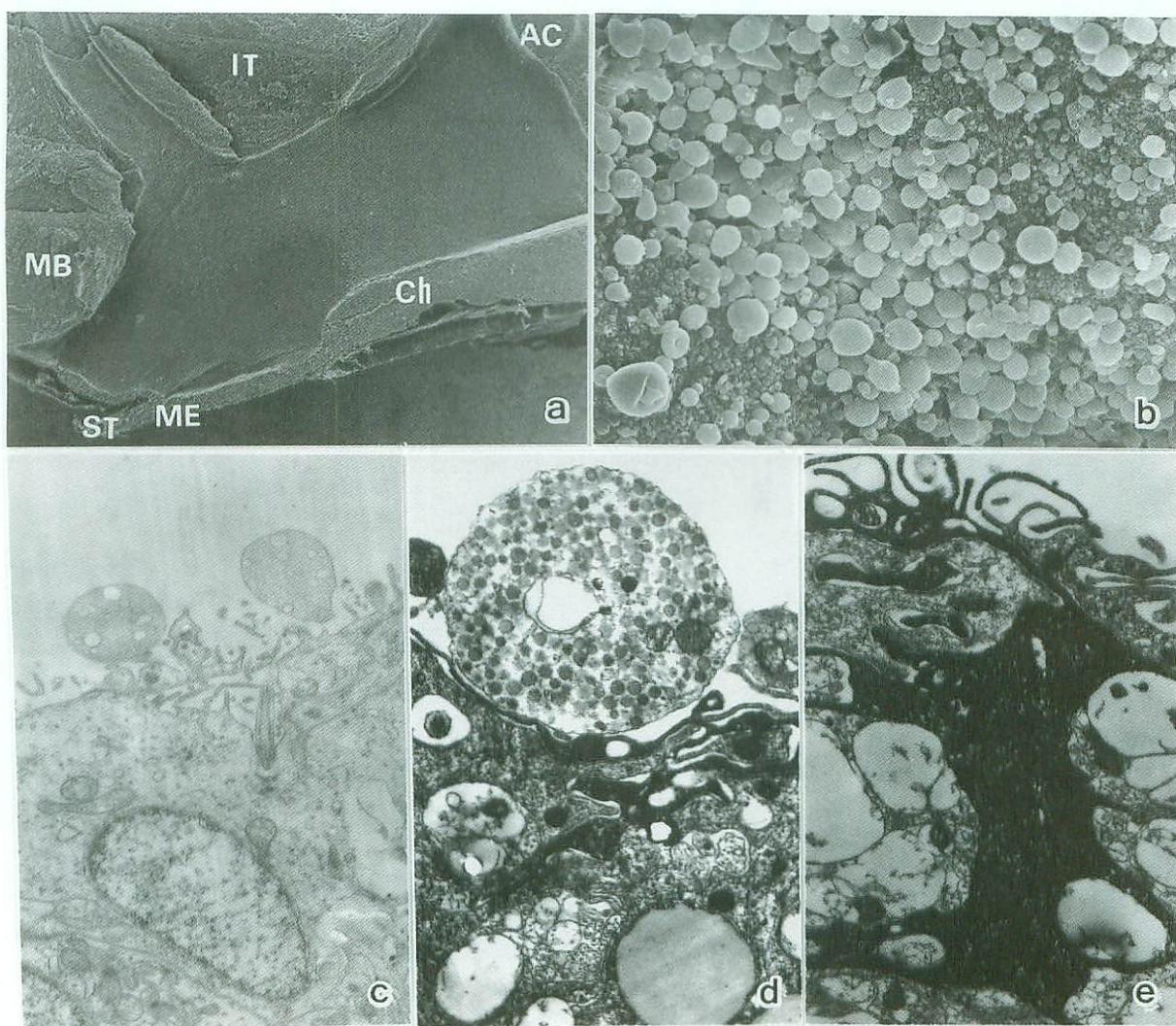


図2. 正中隆起部

- a: ラット、第3脳室下部。視交叉(Ch)と乳頭体(MB)とを結んだ線の下方(図の下方の暗く見える部分)は側壁から底にかけて(正中隆起(ME)を含む)線毛に乏しい上衣細胞が分布しており、乏線毛野として認められる。
AC: 前交連, IT: 視床間橋, ST: 下垂体茎 $\times 220$
- b: ラット、乏線毛野上部(線毛野との境界部付近)。乏線毛野では大小のblebが発達しているが、この部位では特に大型のblebが多く認められる。 $\times 1100$
- c: ラット、第3脳室、小型blebの電顕像。小さな水胞状の構造物以外は均質無構造な細胞質を含んでいる。 $\times 9500$
- d: ラット、第3脳室、ヨウ化亜鉛オスミウム法。blebの中には直径100-130nmの有芯小胞(基本顆粒)を含むものも認められ、これらはオキシトシンあるいはバゾプレッシンを含む軸索接觸ニューロンの突起だと思われる。 $\times 14500$
- e: ラット、第3脳室正中隆起、ヨウ化亜鉛オスミウム法。複数の側方突起を有したtanyocyteと思われる細胞。左右の一般上衣細胞が無反応なのに対して強い陽性反応を示している。 $\times 14500$

に達する長い基底突起を有する tanocyte と呼ばれる特殊な上衣細胞の存在も知られている（図 2 e）^{13, 14}。

交連下器官；交連下器官は、第 3 脳室の中脳水道への移行部で後交連の内側面に位置している。この器官は他の脳室周囲器官とは異なり、上衣細胞そのものが背の高い表層円柱細胞と数層の下層細胞とから成る多列または重層上皮へと分化して

器官を形成しており、糖蛋白性の分泌物（ライスナー物質）を脳室腔へ分泌してライスナー糸と呼ばれる構造物を形成することが知られている¹⁴⁻¹⁸。表層の円柱細胞は自由面に良く発達した線毛と微絨毛、更に大小の bleb を有している（図 3 a, b）。細胞質には粗面小胞体、ゴルジ装置が良く発達し、核上部には多数の分泌顆粒を含んでいる（図 3 c）。分泌顆粒は自由面へ近づくと、開口分

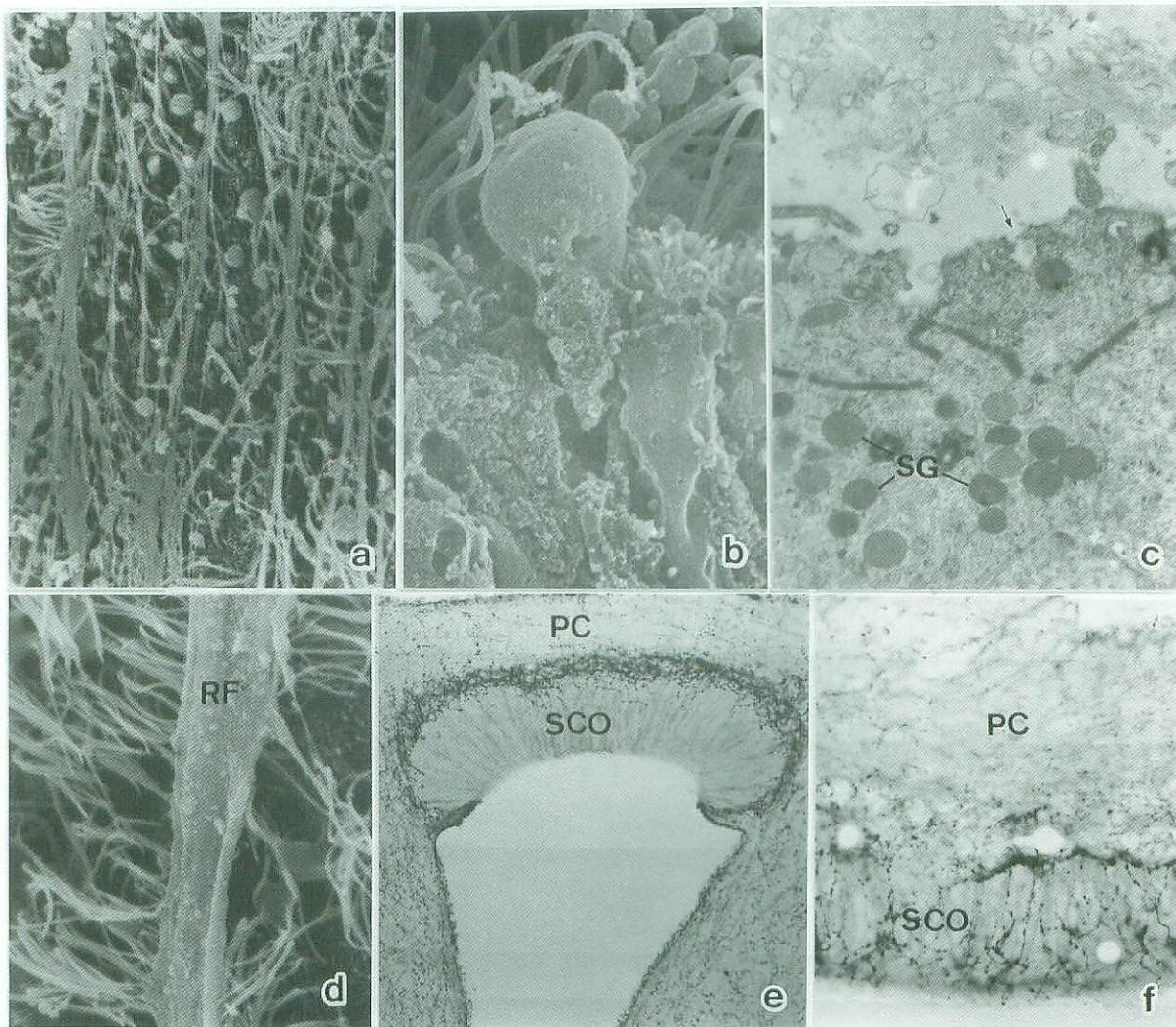


図 3. 交連下器官部

- a : ネコ、器官表面の線毛の上面には細い糸状あるいは板状のライスナー物質が認められ、その間には bleb が見えている。
×2200
 - b : ラット、器官の割断像。上衣細胞から脳室に向かって大型の bleb がアドバルーン状に突出しており、その後方には小型の bleb も認められる。
×6600
 - c : イヌ、上衣細胞表面近くに分泌顆粒 (SG) が集積しており、脳室に面しては開口分泌像 (矢印) も認められる。脳室腔にはやや電子密度が高く無構造なライスナー物質と細胞膜の残滓と思われる膜構造物が認められる。
×9500
 - d : イヌ、第 4 脳室、ライスナー糸。a 図で認められたライスナー物質は、次第に纏められて一本の太いライスナー糸 (RF) となり、線毛の上面を走行して脊髄中心管へ向かう。
×3300
 - e : ラット、セロトニン免疫組織化学。ラットでは脳内セロトニン線維が交連下器官基底部で密な神経叢を形成している。器官内部および表面（左右外側縁は除く）にはセロトニン線維は分布しない。
×140
 - f : イヌ、セロトニン免疫組織化学。イヌではラットの場合と異なり、交連下器官に分布するセロトニン線維は上衣細胞間を上行し、脳室へ突出する。しかし、脳室面を上衣上線維として長い距離走行することはない。
×280
- PC : 後交連、SCO : 交連下器官

泌（アポクリン分泌）、離出分泌（エクリン分泌）、blebの離出等の方法で内容物を脳室腔へ放出すると考えられている^{19, 20)}。我々の観察でも bleb の存在および開口分泌像が捉えられており、また分泌されたライスナー物質に細胞膜の残滓と思われる膜構造が混在する（図3 a - c）ことから、この細胞が多様な分泌様式を持っていることが窺える。ライスナー物質は最初、上衣細胞の線毛表面に膜状あるいは吻尾方向に配列した細糸状構造物として広がっているが（図3 a），尾方へ向かうに従って次第に集合し、ついには1本に纏まってライスナー糸となる（図3 d）。ライスナー糸はこの後第4脳室、脊髄中心管を下り脊髄終室へ達するが、ここで上衣細胞の細胞間隙を経て軟膜の血管に取り込まれる²¹⁾、あるいは上衣細胞に取り込まれる²²⁾ことによって処理される。

一方、交連下器官には発達したセロトニン線維が分布しており²³⁻²⁵⁾、これが上衣細胞の分泌能を調節していると考えられている²⁶⁾。しかし、この器官におけるセロトニン線維の分布様式は種差が著しく、ラット、リスでは器官基底部に密な神経叢を形成する（図3 e）が、イヌ、ネコでは上衣細胞間を脳室へ向かって走行しており（図3 f）、モルモット、サルでは分布を見ない^{26, 27)}。更にサルでは交連下器官そのものの発達も悪い。

3. 脈絡叢部：脈絡叢は左右側脳室、第三脳室及び第4脳室に存在し、脳脊髄液の産成装置として知られている。その構造は、糸球状に迂曲した血管とそれを包む軟膜由来の結合組織、更にその表面を上衣細胞が覆っている。上衣細胞はこの部では単層立方状を呈し、脈絡叢上皮細胞と呼ばれる。上皮細胞の自由面には一般的の上衣細胞のものよりは長く、良く発達した微絨毛が分布し、刷子縁を形成している。十本前後の線毛を有する細胞が存在するが、その数は多くない（図4 a - c）。細胞小器官としてはミトコンドリアが特に良く発達している。粗面小胞体、ゴルジ装置は中等度に発達しており、多数の飲小胞、被覆小胞が細胞辺縁部に見られる。側壁を成す細胞膜は基底部近くでヒダ状に折れ返り、隣接細胞のものと嵌合して basolateral infolding を形成している。基底嵌入 basal infolding の発達は悪い（図4 c）。

脈絡叢上皮細胞は脳脊髄液産成に働くと共に、

髄液から血中へ、血中から髄液へと双方向性の物質輸送能を有すると考えられている²⁸⁾。我々の研究では、血中あるいは脳室中に投与された HRP はいずれも脈絡叢上皮へ飲小胞として取り込まれ、多くはライソゾームで処理されるが、残りは細胞外へ運ばれる。この時、細胞外輸送路として basolateral infolding 部の細胞間隙が重要な働きをしていると思われる。すなわち、脳室内に投与された HRP は上皮細胞を経てここへ放出され、毛細血管周囲腔にプールされた後徐々に血中へ運ばれる、血中に投与された HRP はこの逆をたどって細胞間隙から上皮細胞へと取り込まれると思われる（図4 d）。脳室内に HRP を投与した場合、初期には微絨毛間の細胞膜に取込像が認められ、周囲の細胞質には飲小胞が多数存在しているが、時間がたつと HRP を取り込んだライソゾームが増加すると共に basolateral infolding 部の細胞膜に飲小胞が接し開口分泌様式で HRP を放出する像が認められる。血中に投与された HRP はこの infolding 部から飲小胞に取り込まれる。HRP が上皮細胞基底部から出入りする像、細胞間隙から直接脳室腔へ出る像は得られていない。また上皮細胞から脳室腔への HRP の放出機構の一つとして bleb の離出に依る方式が捉えられている。

上衣上神経叢

脳室内には上衣細胞表面を走行する神経線維、上衣上神経線維、が存在すること²⁹⁾、それらは脳幹の縫線核群のニューロンに起始し^{30, 31)}、セロトニンを含有する線維であること^{30, 32-34)}が知られていた。しかし、その詳細な形態、分布様式などは不明であったが、近年免疫組織化学、走査および透過電子顕微鏡によってそれらが明らかにされてきている^{5, 35-37)}。

これらの結果および我々の研究⁶⁾によると、上衣上神経線維は脳室内に進入した後、分枝を繰り返して上衣細胞表面に2次元的に網状に広がると共に3次元的に重層することによって複雑な神経叢を形成している。個々の線維は有節性の無髓神経線維で、多数の結節 varicosity が数珠状に連なっており、しばしばこの結節点で分枝している（図5 a, b）。神経線維は上衣細胞の表面あるいは微絨毛の上面を髄液に浮遊して走行しており、上衣細胞に密接するものは少ない（図5 b, d）。

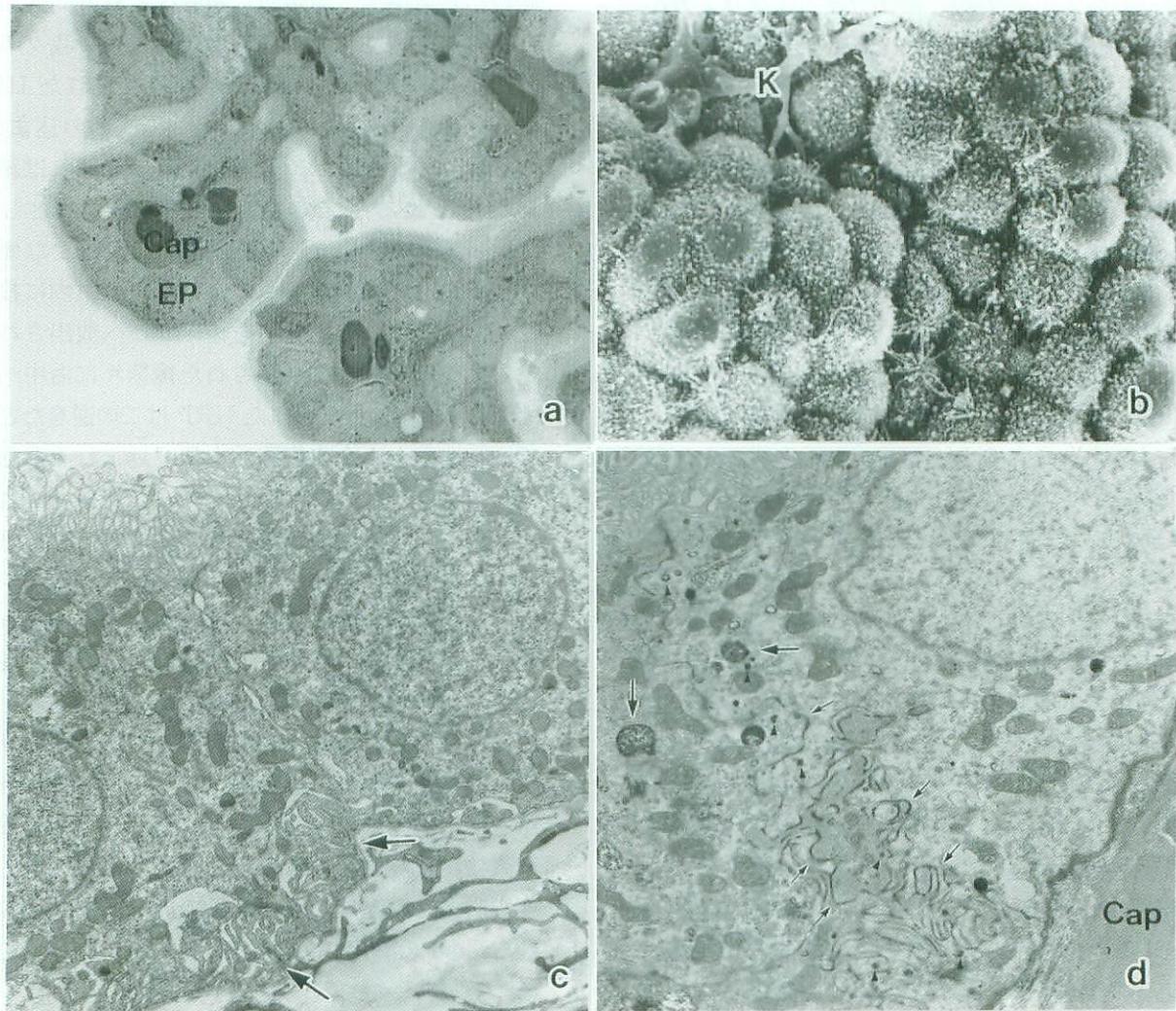


図4：脈絡叢部

- a : ラット。脈絡叢では毛細血管の表面を脈絡叢上皮 (EP) が覆っており、上皮表面には刷子縁（灰色の縁取りの部分）が認められる。 $\times 680$
- b : ネコ。個々の上皮細胞はドーム状に膨隆しており、表面には微絨毛が密生している。線毛を有した細胞も少数存在する。左上部には Kolmer 細胞 (K) が認められる。 $\times 1300$
- c : ラット。脈絡叢上皮細胞。細胞質には細胞小器官が比較的良く発達しているが、特にミトコンドリアが多い。細胞側面は概ねスムースであるが、基底部近くに至ると細胞膜がヒダ状に迂曲して隣接細胞のヒダと嵌合し、basolateral infolding (矢印) を形成する。細胞表面には発達した微絨毛が認められる。 $\times 5100$
- d : ラット。HRP 血中投与後48時間。細胞質中には HRP を含んだライソゾーム（大矢印）が認められる。細胞側面および basolateral infolding 部の細胞間隙には HRP を満たした部分が連なり（小矢印）、その周囲の細胞質には HRP を含んだ歛小胞（ヤジリ）が多く分布している。血管周囲腔にも HRP の集積が見られる。 $\times 10000$
- Cap : 毛細血管

しかし一部長い微絨毛によって上衣細胞表面に固定されている線維も認められる（図5c）。神経線維はしばしば互いに synapse 接合する（図5d）が、一部上衣細胞との間に synapse 様結合を形成しているものもある（図5e）。これらの連絡は結節部において形成され、そこには多数の小型明小胞と少数の大型顆粒および明小胞が含まれている（図5d, e）。上衣上神経線維の機能的意義は未だ十分明らかにはされていないが、

Mathew³⁸⁾ は、上衣細胞に synapse 様結合するものは線毛運動の調節に関与していると考えている。

上衣上神経線維、神経叢の分布密度は脳室全域で同様ではなく、側脳室、第3脳室側壁上部、中脳水道、第4脳室底外側部（外側口付近）では密な分布が見られるが、脳弓下器官を除く脳室周囲器官表面、第3脳室の乏線毛野および脈絡叢表面には分布を見ない。また分布密度には種差も認め

られ、マウス、ラットの小型動物では密、イヌ、サルの中～大型動物では疎になる傾向が認められる。分布様式には明らかな種差は認められない⁶⁾。

上衣上細胞

Kolmer³⁹⁾は脈絡叢表面に遊離して存在する細胞を見だし、脈絡叢の血管から遊出した組織球に属する細胞であると考えたが、これは後の研究によっても支持され Kolmer 細胞と呼ばれてい

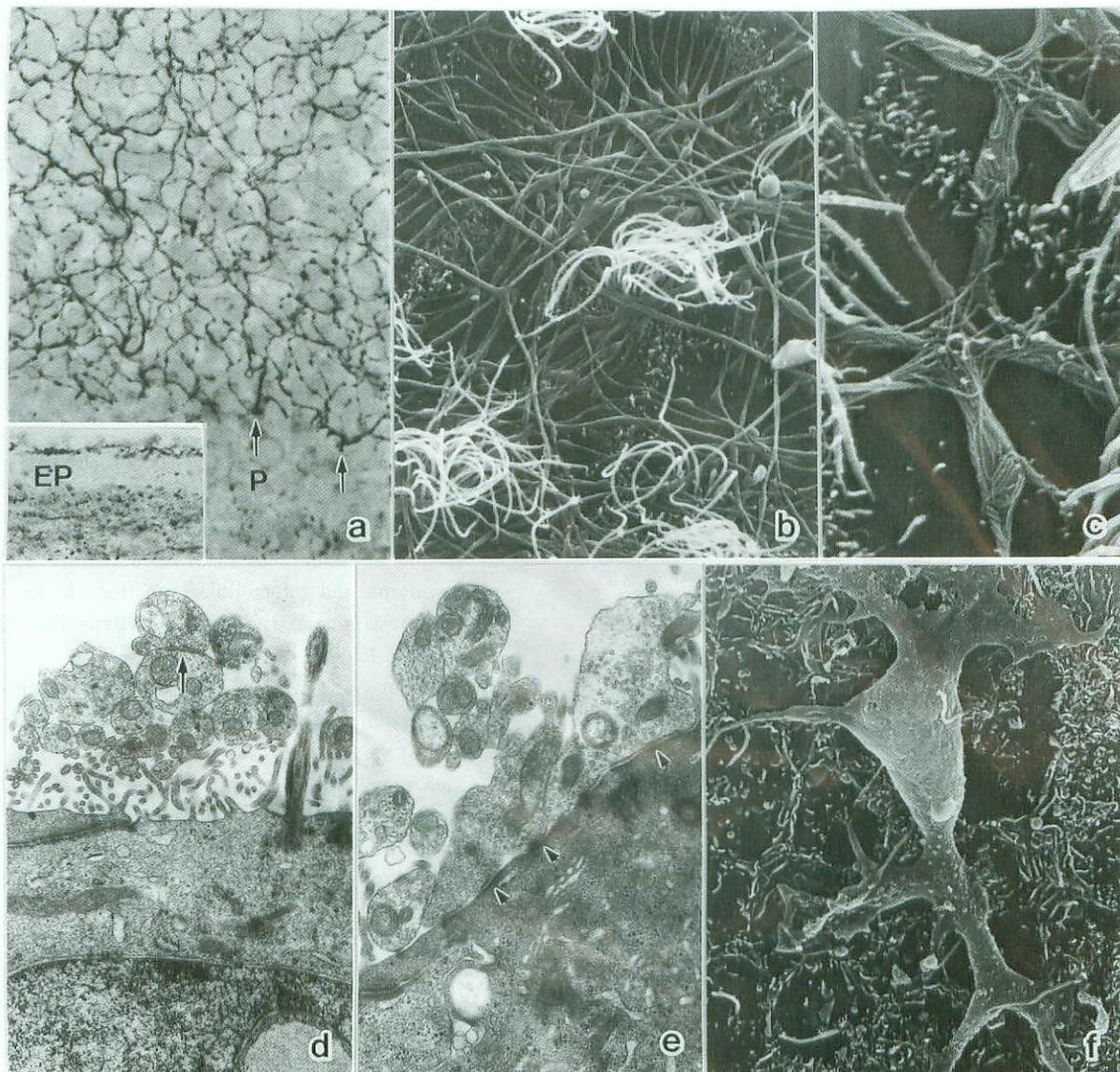


図5：上衣上神経叢および上衣上細胞

- a : ラット、上衣上神経叢、第3脳室上部、上衣細胞接線方向の断面、挿入図は上衣細胞縦断面、セロトニン免疫組織化学。脳実質（P）に分布するセロトニン線維の一部は小束（矢印）をなして脳室へ進入した後、分枝を繰り返して上衣細胞表面に広く網状に広がり、上衣上神経叢を形成している。神経叢の網目の中には上衣細胞が認められる。挿入図は上衣細胞（EP）表面に分布するセロトニン線維を示す。 ×520 挿入図 ×430
- b : ウサギ、第4脳室。上衣細胞の表面を多数の上衣上神経線維が重層して走行することにより、神経叢を形成している。これらの線維は上衣細胞に接してあるいは微絨毛の上面を走行するが、線毛の上まで浮き上ることはない。各神経線維は有節性の無髓線維で、しばしば結節部で分枝している。 × 2300
- c : ネコ、第3脳室。上衣上神経線維の大部分は髄液中を自由に走行しているが、一部微絨毛によって上衣細胞表面に固定されている線維も存在する。 ×6400
- d : サル、第3脳室。上衣上神経叢では結節部においてしばしば線維間のシナプス接合（矢印）が見られる。 ×12700
- e : サル、第4脳室。上衣上神経線維には上衣細胞とシナプス様結合するもの（ヤジリ）もある。この結合も結節部でなされるが、ここにはミトコンドリアと共に多数の小型明小胞と少数の大型有芯および明小胞が含まれている。 ×14900
- f : ラット、第3脳室。上衣上細胞、大食細胞に属する細胞で、平滑な外観の細胞体から大小数本の突起を伸ばしている。上方への突起は先端が板状に広がり、アメーバの偽足様構造を呈している。 ×2800

る（図 4 b）⁴⁰。この細胞は比較的平滑な外観の細胞体から長い突起を四方に伸ばしている。太く、先端部が広がったアメーバの偽足様突起を有する場合も多い（図 5 f）。細胞質にはミトコンドリア、粗面小胞体、リボゾームが発達しており、ライソゾーム、ゴルジ装置更に大小種々の小胞も有している。同様な特徴を持った細胞は脳室系の様々なところで観察されており、Oehmichen and Gruninger⁴¹、Guseo⁴² はこれらは全て同種の細胞であり、大食細胞として機能しているとしている。ここでは脳室内に遊離して認められる細胞を一括して上衣上細胞と呼ぶことにする。Peters and Swan⁴³ は、Kolmer 細胞は脈絡叢上皮から放出される不要物を取込、処理する役割を果たすとしている。我々の所見でも HRP を血中投与した動物において、HRP を含んだ bleb がまさに離出しようとしているところにすでに HRP をライソゾームに取り込んだ上衣上細胞が接近している像が得られている。またこの細胞が最も多く分布する場所は第 3 脳室の乏線毛野を中心とした部位であり、ここは同時に bleb の多い場所もある。更に、脳に脳室に達するような損傷を与えると、上衣上細胞の検出頻度は上昇する。また、上衣上神経線維を変性させると、この細胞がその突起をもって変性線維を包み込んでいる像が認められる⁶。これらはいずれも Kolmer 細胞と同列の上衣上細胞が大食細胞としての性格を有していることを物語っている。一方、上衣上細胞群にはニューロンも混在するという報告がある^{44, 45}。それによると、上衣上ニューロンは細胞体表面に多数の小さな細胞質突起を有し、多くの有節性無髓神経線維に覆われている。我々も同様な特徴を有した細胞を観察しているが、この細胞には偽足様突起が認められ、ニューロンの確証は得られていない。

文 献

- 1) Cathcart RS, Worthington WC: Cilialy movement in the rat cerebral ventricles: clearing action and direction of current. *J Neuropathol Exp Neurol* 23: 609-618, 1964.
- 2) Brightman MW, Reese TS: Junctions between intimately apposed cell membranes in the vertebrate brain. *J Cell Biol* 40: 648-677, 1969.
- 3) Coates PW, Davis SL: The sheep third ventricle: scanning electron microscopy of estrous, anestrous and estrogen-progesterone-treated anestrous ewes. *Biol Reprod* 17: 567-573, 1977.
- 4) Lindenmann B, Leonhardt H: Spraependymale Neuriten, Gliazellen und Mitochondrienkolben im caudalen Abschmitt des Bodens der Rautengrube. *Z Zellforsch* 140: 401-412, 1973.
- 5) Richards JG, Lorez HP, Colombo VE et al: Supraependymal nerve fibers in human brain: correlative transmission and scanning electron microscopical and fluorescence histochemical studies. *Neuroscience* 5: 1487-1502, 1980.
- 6) Matsuura T, Takeuchi Y, Kojima M et al: Immunohistochemical studies of the serotonergic supraependymal plexus in the mammalian ventricular system, with special reference to the characteristic reticular ramification. *Acta Anat* 123: 207-219, 1985.
- 7) Worthington WC, Cathcart RS: Ependymal cilia: distribution and activity in the adult human brain. *Science* 139: 221-222, 1963.
- 8) Ymadori T, Yagihashi S: A scanninig and transmission electron microscopic observation of the fourth ventricular floor in the mouse. *Arch Histol Jpn* 37: 415-432, 1975.
- 9) Gotow T, Hashimoto PH: Fine structure of the ependyma and intercellular junctions in the area postrema of the rat. *Cell Tissue Res* 201: 207-225, 1979.
- 10) Johnson AK, Gross PM: Sensory circumventricular organs and brain homeostatic pathways. *FASEB J* 7: 678-686, 1993.
- 11) McKinley MJ, Pennington GL, Oldfield BJ: Anteroventral wall of the third ventricle and dorsal lamina terminalis: headquarters for control of body fluid homeostasis? *Clin Exp Pharmacol Physiol* 23: 271-281, 1996.
- 12) Collister JP, Osborn JW: The area postrema does modulate the long-term salt sensitivity of arterial pressure. *Am J Physiol* 275: R1209-1217, 1998.
- 13) Wittkowski W: Zur Ultrastruktur der ependymalen Tanyzyten und Pituarytiden sowie ihre synaptische Verknüpfung in der Neurohypophyse des Meerschweinchens. *Acta Anat* 67: 338-360, 1967.
- 14) Hirano A, Zimmerman HM: Some new observations on the normal rat ependymal cell. *Anat Rec* 158: 293-302, 1967.
- 15) Wislocki GB, Leduc EH: Vital staining of the hematoencephalic barrier by silver nitrate and trypan blue, and cytological comparisons of the neurohypophysis, pineal body, area postrema, intercolumnar tubercle and supraoptic crest. *J*

- Comp Neurol 96: 371-414, 1952.
- 16) Sterba G, Kiessig C, Nawmann W et al: The secretion of the subcommissural organ. A comparative immunocytochemical investigation. Cell Tissue Res 226: 427-439, 1982.
 - 17) Rodriguez EM, Oksche A, Hein S et al: Comparative immunocytochemical study of the subcommissural organ. Cell Tissue Res 237: 427-441, 1984.
 - 18) Meineil R, Meineil A: Analysis of the secretion of the subcommissural organ of several vertebrate species by use of fluorescent lectins. Cell Tissue Res 239: 357-364, 1985.
 - 19) Papacharalampous NX, Schwink A, Wetzstein R: Elektronen-mikroskopische Untersuchungen am Subcommissuralorgan des Meerschweinchens. Z Zellforsch 90: 202-229, 1968.
 - 20) Herrlinger H: Licht-und elektronenmikroskopische Untersuchungen am Subcommissuralorgan der Maus. Erg Anat Entwick-gesch 42: 1-73, 1970.
 - 21) Sterba G, Naumann W: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Reissnerschen Faden und die Ependymzellen im Rückenmark von Lampetra planeri (Bloch). Z Zellforsch 72: 516-524, 1966.
 - 22) Rodriguez S, Hein S, Yulis R et al: Reissner's fiber and the wall of the central canal in the lumbo-sacral region of the bovine spinal cord. Comparative immunohistochemical and ultrastructural study. Cell Tissue Res 240: 649-662, 1985.
 - 23) Wiklund L: Developement of serotonin-containing cells and the sympathetic innervation of the habenular region in the rat brain. A fluorescence histochemical study. Cell Tissue Res 155: 231-243, 1974.
 - 24) Bouchaud C, Arluisson M: Serotonergic innervation of ependymal cells in the rat subcommissural organ. A fluorescence, electron microscopic and radioautographic study. Biol Cell 30: 61-64, 1977.
 - 25) Takeuchi Y, Kimura H, Sano Y: Immunohistochemical demonstration of the distribution of serotonin neurons in the brain stem of the rat and cat. Cell Tissue Res 224: 247-267, 1982.
 - 26) Matsuura T, Sano Y: Immunohistochemical demonstration of serotonergic and peptidergic nerve fibers in the subcommissural organ of the dog. Cell Tissue Res 248: 287-295, 1987.
 - 27) Matsuura T, Kumamoto K, Ebara S et al: Serotonergic innervation of the mammalian subcommissural organ: an immunohistochemical study. Biomed Res 10 Suppl 3: 177-186, 1989.
 - 28) Brightman MW: The intracerebral movement of proteins injected into blood and cerebrospinal fluid of mice. In Lajtha A and Ford DH (eds): Brain Barrier Systems, Progress in Brain Research, vol 29, Elsevir, Amsterdam, pp19-37, 1968.
 - 29) Kolmer W: Über einen supraependymaren Nervenplexus in den Hirnventrikeln des Affen. Z Anat EntwGesch 93: 182-187, 1930.
 - 30) Aghajanian GK, Gallager DW: Raphe origin of serotonergic nerves terminating in the cerebral ventricle. Brain Res 88: 221-231, 1975.
 - 31) Cuédo RNJ, deWeed H: Serotonergic intra-ventricular axons in the habenular region. Phagocytosis after induced degeneration. Anat Embryol 158: 213-226, 1980.
 - 32) Richards JK, Lorez HP, Tranzer JP: Indolealkylamine nerve terminals in cerebral ventricles: identification by electron microscopy and fluorescence histochemistry. Brain Res 57: 277-288, 1973.
 - 33) Lorez HP, Richards JP: Distribution of indole-alkylamine nerve terminals in the ventricles of the rat brain. Z Zellforsch 144: 511-522, 1973.
 - 34) Chan-Palay V: Serotonin axons in the supra- and subependymal plexuses and in the leptomeninges. Their roles in local alterations of cerebrospinal fluid and vasomotor activity. Brain Res 102: 103-130, 1976.
 - 35) Steinbusch HWM: Distribution of serotonin-immunoreactivity in the central nervous system of the rat—cell bodies and terminals. Neuroscience 6: 557-618, 1981.
 - 36) Takeuchi Y, Sano Y: Serotonin distribution in the circumventricular organ of the rat. An immunohistochemical study. Anat Embryol 167: 311-319, 1983.
 - 37) Tramu G, Pillez A, Leonardelli J: Serotonin axons of the ependyma and circumventricular organs in the forebrain of guinea pig. Cell Tissue Res 228: 297-311, 1983.
 - 38) Mathew TC: Association between supraependymal nerve fibers and the ependymal cilia of the mammalian brain. Anat Histol Embryol 28: 193-197, 1999.
 - 39) Kolmer W: Über eine eigenartige Beziehung von Wanderzellen zu den Cholioidealplexus des Gehirns der Wirkeltiere. Anat Anz 54: 15-19, 1921.
 - 40) Tsusaki T, Eriguchi K, Kondo Y: Über die bosophil granulierten Zellen im Plexus chorioidea

- partis lateralis ventriculi telencephali.
Yokohama Med Bull 2: 110- 117, 1951.
- 41) Oehmichen M, Grüninger H: Cytokinetic studies on the origin of cells of the cerebrospinal fluid. With a contribution to the cytogenesis of the leptomenigeal mesenchyme. J Neurol Sci 22: 165-176, 1974.
- 42) Guseo A: Classification of cells in the cerebrospinal fluid. A review. Eur Neurol 15: 169-176, 1977.
- 43) Peters A, Swan RC: The choroid plexus of the mature and aging rat. The choroidal epithelium. Anat Rec 144: 325-354, 1979.
- 44) Martinez PM, deWeed H: The fine structure of the ependymal surface of the recessus infundibularis in the rat. Anat Embryol 151: 241-265, 1977.
- 45) Mitchell JA, Card JP: Supraependymal neurons overlying the periventricular region of the third ventricle of the guinea pig: a correlative scanning transmission electron microscopic study. Anat Rec 192: 441-457, 1978.

The brain : view from the cerebral ventricle

MATSUURA Tadao , KUMAMOTO Kenzo, EBARA Satomi

*Department of Anatomy
Meiji University of Oriental Medicine*

* To whom correspondence should be addressed.