ニワトリ (*Gallus domesticus*) 嗅球の遠心性および求心性神経結合と 遠心性投射経路について

平尾温司^{1,2}・杉田昭栄²・菅原邦生²

¹ 東京農工大学大学院連合農学研究科, 府中市 183-0054

² 宇都宮大学農学部, 宇都宮市 321-8505

(2000. 5. 17 受付, 2000. 8. 7 受理)

要 約 鳥類の嗅覚機構を解明するため, ニワトリ嗅球の遠心路および求心路をバイオサイチン法およびホースラディッシュペルオキシダーゼ (HRP) 法をそれぞれ単独に用いて明らかにした. バイオサイチン法の結果より, ニワトリ嗅球の遠心路は線維群の通過部位から経路 1~3 に分類することができた. 経路 1 は同側の副高線条体 (HA) および海馬 (Hp) への投射を有していた. 経路 2 は同側の最上介在高線条体, 腹側高線条体 (HV), 新線条体 (N) および基底核 (Bas) への投射を有していた. 経路 3 は両側の嗅旁葉, 嗅結節, 前頭原線条体路, 墳古線条体, 前原線条体, 梨状皮質, 側頭頭頂後頭野, 紐核, 対側の HA, Hp, HV, N および Bas へ投射していた. HRP 法の結果より, ニワトリ嗅球の求心路は両側の外側中隔核, 内側中隔核および Hp から投射を受けていた. また, ニワトリ嗅球は Hp と相互結合を有していた.

日本畜産学会報, 71 (10) : J483-J490, 2000

動物の嗅覚は種や個体の維持に関与している. 近年では, わずかな匂い物質が動物の行動を大きく変化させる性質を利用して, 家畜の飼育へ匂い物質が用いられている. 例えば, 雄ブタの唾液から抽出されたフェロモンは交尾に応じない雌ブタのロードシスを改善させることができる^{2,13)}, ブタの繁殖率向上に貢献している.

ところで, このような匂い物質を利用した飼育管理はブタおよびウシに限られており, 家禽に関してはほとんど見受けられない. これは鳥類が嗅覚を有しているのか否か明確な結論が得られていなかったこと^{5,8,22,23)}に原因があるように考えられる. しかし, 近年鳥類の嗅神経は匂い刺激に対して応答すること^{19,21)}, またハトの嗅神経を切断すると帰巢率が有意に低下すること¹⁶⁾や雄マガモの嗅神経を切断すると, 求愛行動や交尾行動などの性行動が有意に減少すること¹⁾, あるいはニワトリのヒナは血液の匂いや捕食者であるネコの匂いに対して回避反応を示すことが報告されている^{4,7)}. これらの研究報告からは鳥類は匂いを感じることができ, さらに鳥類の嗅覚は種や個体の維持に関与する可能性が示唆されている.

行動学的研究からは, 前述のように鳥類の嗅覚が種や

個体の維持に関与する可能性が示唆されているが^{1,4,7,16)}, 性行動や帰巢行動および回避反応を発現させ, またそれらの行動を裏付ける脳内嗅覚機構については, 一部の鳥類の遠心路についてしか報告されていない^{3,17,18)}. さらに上位中枢から嗅球への求心路および嗅球と上位中枢との相互結合については, 著者らの知る限り報告例が見られない. 鳥類の嗅覚機構を知ることは, 前述の匂い物質を用いた飼育管理への応用を考える上で重要なことと考える.

そこで, 本研究は鳥類の嗅覚機構について検討するため, ニワトリ嗅球の遠心性および求心性神経結合の存在を解明することを目的とした.

材料および方法

本研究には体重 250~500 g (約 4~7 週齢) の白色レグホーン種ニワトリ (*Gallus domesticus*) 雄 8 羽を用いた. そのうち, 嗅球からの遠心性結合を検索するためのバイオサイチン法に 4 羽, 嗅球からの求心性結合を検索するためのホースラディッシュペルオキシダーゼ法に 4 羽用いた.

連絡者: 杉田昭栄 (fax : 028-649-5436, e-mail : sugita@cc.utsunomiya-u.ac.jp)

(a) バイオサイチン法⁶⁾

動物をペントバルビツール (30 mg/kg) の腹腔内投与により麻酔した後、脳定位固定装置に保定した。頭部を外科用メスで切開し、骨鉗子を用いて前頭骨を剝離して、嗅球を露出した。露出した1側の嗅球に0.05 M- トリス緩衝液 (pH 7.6) に2.5%の割合で溶解させたバイオサイチンはガラス管電極を用いた電気泳動法、またはマイクロシリンジを用いた圧注入のどちらかを用いて注入した。電気泳動の場合、10 μ A で5~10分間通電した。圧注入の場合、0.3~0.5 μ l 注入した。注入から24~48時間の生存期間を置いた後、注入手術時と同様に麻酔し、心臓からリンゲル液 500 ml、2% パラホルムアルデヒドと2% グルタルアルデヒドの0.1 M- 混合リン酸緩衝液 (pH 7.6) 1,000 ml を順に流し固定した。その後、骨鉗子を用いて脳を摘出した。摘出した脳は20% ショ糖入り2% パラホルムアルデヒドと2% グルタルアルデヒドの混合リン酸緩衝液に1晩浸漬した。浸漬した脳はマイクロトームを用いて60 μ m の厚さで薄切し、前額断連続凍結切片を作成した。0.1%の割合でアビジン D- ホースラディッシュペルオキシダーゼ液を加えた0.05 M- トリス緩衝液 (pH 7.6) に1晩保存した。保存した切片は0.05 M- トリス緩衝液 (pH 7.6) に10%の割合でトライトン Xを加えた溶液で30分間ごとに2回洗浄した後、ジアミノベンチジンを用いて20分間反応させ、呈色反応を施した。反応させた切片はスライドガラスに貼り付け、中性赤で対比染色を施し、封入剤を用いて封入した。封入した切片は光学顕微鏡を用いて観察した。

(b) ホースラディッシュペルオキシダーゼ (HRP) 法¹⁴⁾

バイオサイチン注入手術時と同様の手順で麻酔および開頭し、露出した嗅球に30%の割合でリンゲル液に溶解させたHRPを注入した。注入方法はバイオサイチン法と同様である。注入から48時間の生存期間を置いた後、HRP注入手術時と同様に麻酔し、心臓からリンゲル液 500 ml、1% パラホルムアルデヒドと1.25% グルタルアルデヒドの0.1 M- 混合リン酸緩衝液 (pH 7.6) 1,000 ml を順に流し固定した。固定した脳は摘出した後20% ショ糖入り0.2 M- リン酸緩衝液 (pH 7.6) に1晩浸漬した。浸漬した脳はマイクロトームを用いて60 μ m の厚さで薄切し、前額断連続凍結切片を作成した。切片はテトラメチルベンチジンを用いて呈色反応を施した。呈色反応を施した切片はスライドガラスに貼り付け、中性赤で対比染色を施し、封入剤を用いて封入した。封入した切片は光学顕微鏡を用いて観察した。なお、神経核の分類およびラテン名についてはKuenzelとMasson⁹⁾に、神経

Abbreviations

AA	archistriatum anterior
Bas	nucleus basalis
CPI	cortex piriformis
E	ectostriatum
FA	tractus fronto-archistriaticus
HA	hyperstriatum accessorium
HD	hyperstriatum dorsale
HIS	hyperstriatum intercalatum supremum
Hp	hippocampus
HV	hyperstriatum ventrale
LH	lamina hyperstriatica
LFSM	lamina frontalis suprema
LMD	lamina frontalis supremum
LPO	lobus parolfactorius
N	neostriatum
OA	nucleus olfactorius anterior
PA	paleostriatum augmentatum
PP	paleostriatum primitivum
SL	nucleus septalis lateralis
SM	nucleus septalis medialis
Tn	nucleus taeniae
TO	tuberculum olfactorium
TPO	area temporo-parieto-occipitalis
VL	ventriculus lateralis

核の和名については家禽解剖学用語¹⁵⁾に準じた。

結 果

ニワトリ嗅球の遠心性結合および求心性結合を、バイオサイチン法およびHRP法をそれぞれ単独に用いて解析した。その結果について各方法ごとに分けて以下に記述する。なお、本研究では神経標識物質の注入に際し、ガラス管電極を用いた電気泳動による注入およびマイクロシリンジを用いた圧注入による注入の2種類の注入方法を用いたが、注入方法による標識終末および標識細胞が出現した神経核に相違は見受けられなかった。

(a) バイオサイチン法

一側の嗅球にバイオサイチンを単独に注入した結果を図1に要約した。一側の嗅球にバイオサイチンを注入した結果、ニワトリ嗅球の遠心路は線維群の通過部位から3つの経路を有していることが確認された。第1は同側のHAへ一部終止し、残りがHpへ終止する経路(R1, 図1B-D)でした。第2は同側の背側高線条体(HD)を通過し、最上介在高線条体(HIS)、Nおよび基底核Basへ終止する経路(R2, 図1B)。第3は同側の嗅旁葉

Fig. 1. The transverse schematic illustration of results from biocytin injection in unilateral olfactory bulb (A-F). A is indicated the injection site (solid black). Dotted lines represent labeled fibers, and small dots represent labeled terminals.

(LPO), 嗅結節 (TO) へと終止しながら下行し、脳底部を覆うように前頭原線条体路 (FA), 填古線条体 (PA), 前原線条体 (AA), 紐核 (Tn), 梨状皮質 (CPi), 側頭頭頂後頭野 (TPO) へ終止し、対側の HA, Hp, HV, N, Bas, LPO, TO, FA, PA, AA, Tn, CPi および TPO へ投射する経路 (R3, 図 1C-E) である。各神経核への投射の様子については、各経路ごとに以下に記述する。また、バイオサイチン法により確認された標識終末は HIS を除き、全て両側性に確認された。終末における標識の強さは対側と比較して注入側優位であった。

(1) R1 を経由する遠心性投射受容神経核群

副高線条体 (HA) : 本神経核は最上前頭層 (LFSM) の背側に位置する神経核である。嗅球から Hp へ向かう線維群の一部が、本神経核を通過する様子が確認された。標識終末は本神経核の背外側辺縁に確認された (図

1B-D, 3B)。海馬 (Hp) : 本神経核は側脳室の外側辺縁と大脳縦裂の間に位置する神経核である。HA から上行する線維群が本神経核の大脳縦裂側の辺縁に終止する様子が確認された (図 1E, F)。

(2) R2 を経由する遠心性投射受容神経核群

最上介在高線条体 (HIS) : 本神経核は HD と HA に挟まれる形で存在する神経核である。腹側高線条体および新線条体の辺縁部へと向かう線維群の一部が、本神経核を通過する様子が確認された。標識終末は注入側と同側にのみ見られ、標識終末が確認された部位は背側辺縁部であった (図 1B)。腹側高線条体 (HV) : 本神経核は高線条体層 (LH) と上前頭層 (LFS) との間に存在する神経核である。HD および HIS を通過した線維群の一部が本神経核の背外側辺縁部位に終止し、さらに N へ向かう様子が確認された (図 1B)。新線条体 (N) : 本神経

Fig. 2. The transverse schematic illustration of injection site of HRP (A, solid black) and its results (B). One black spot represents about 20 labeled cell bodies.

核は吻側領域では LH の腹側に位置し、尾側方向へ向かうにつれて LH と LFSM に挟まれて存在する吻尾方向に広がる神経核である。本神経核には HIS および HD を通過する線維群の一部が終止する様子が確認された。標識終末は本神経核の吻側領域の腹側辺縁部位に見られた (図 1B, C)。基底核 (Bas): 本神経核は吻側の脳底部に位置する半楕円形状の神経核である。N から下行する線維群が本神経核の腹側に終止する様子が確認された (図 1C)。

(3) R3 を経由する遠心性投射受容神経核群

嗅旁葉 (LPO): 本神経核は背側髄板 (LMD) の腹側に位置する神経核である。嗅球から下行する線維群の一部が、本神経核のやや内側から腹側にかけて終止する確認された (図 1C, D)。嗅結節 (TO): 本神経核は LPO の腹側、および吻側の脳底部に位置する神経核である。嗅球から下行し、LPO を通過した線維群の一部が終止する様子が確認された (図 1D, 3A)。前頭原線条体路 (FA): 本神経核は N の腹側かつ脳底部に位置し、背側方向に突出した神経核である。標識終末は本神経核の腹側辺縁に確認された (図 1D)。填古線条体 (PA): 本神経核は LMD の内側かつ原始古線条体 (PP) の外側に位置する。本神経核の腹側辺縁部位に標識終末が確認された (図 1E)。前原線条体 (AA): 本神経核は LMD の外側に存在する半円形の神経核である。標識終末は本神経核の腹側に見られた (図 1E, F)。梨状皮質 (Cpi): 本神経核は AA の外側に位置する 3 日月型の神経核である。本神経核の外側辺縁部に標識終末が確認された (図 1E, F)。側頭頭頂後頭野 (TPO): 本神経核は Cpi の背側に存在する。本神経核に確認された標識終末は外側の辺縁

部位に見られた (図 1F)。紐核 (Tn): 本神経核は大脳底部の AA の内側に存在する。標識終末は本神経核の腹側辺縁部位に見られた (図 1E, 3C)。

対側投射受容神経核: R3 を経由し、対側において遠心性投射を受容する神経核は HA, Hp, HV, N, Bas, LPO, TO, PA, AA, Cpi, TPO および Tn であった。注入側と同側の R3 から続く線維群が交差してこれらの神経核へ投射していたが、交差部位については標識が不明瞭であったため、特定することは出来なかった。また、これらの神経核に確認された標識終末は、注入側に見られた遠心性投射受容神経核の標識終末の見られた部位に相当する部位に確認されたが (図 1B-F)、終末標識の強さは注入側と比較して弱いものであった。

(b) ホースラディッシュペルオキシダーゼ (HRP) 法

一侧の嗅球に HRP を単独に注入した結果を図 2 に要約した。一侧の嗅球に HRP を単独に注入した結果、両側の Hp, 外側中隔核 (SL) および内側中隔核 (SM) に標識細胞が確認された。これら確認された標識細胞は、対側と比較して注入側に多く見られ、細胞標識の強さも対側と比較して注入側優位であった。以下に標識細胞が確認された神経核について述べる。

海馬 (Hp): 本神経核は側脳室の外側辺縁と大脳縦裂の間に位置する神経核である (図 2B, 3D)。標識細胞は本神経核の中心部に見られた。それらの標識細胞の形状は楕円形および円形であり、大きさは長径および短径が約 $6\sim 8\mu\text{m}$ であった。外側中隔核 (SL): 本神経核は大脳縦裂と側脳室に挟まれて存在する背側方向に鋭利な山型の神経核である。標識細胞は本神経核の中心領域に見

Fig. 3. Photomicrographs showing anterogradely labeled terminals in tuberculum olfactorium (A), hyperstriatum accessorium (B), and nucleus taeniae (C) (see arrow heads) and retrogradely labeled cell bodies in hippocampus (D), nucleus septalis lateralis (E), and nucleus septalis medialis (F). Calibration bars are 20 μ m.

られた(図2B, 3E)。標識細胞は楕円形および円形であり、それらの大きさは長径および短径が約5~7 μ mであった。内側中隔核(SM): 本神経核はSLの腹側に存在する神経核である。標識細胞は楕円形および円形状であり、その大きさは長径および短径が5~7 μ mであった(図2B)。

考 察

ニワトリ嗅球の遠心路はR1~3に分岐して、上位中枢へ投射することがバイオサイチン法の結果より明らかになった。これまでにReikeとWenzel¹⁷⁾がハト嗅球の遠心路について変性法を用いて、ReinerとKarten¹⁸⁾がハトを用いて、Ebingerら³⁾がガチョウを用いて、それぞれオートラジオグラフィ(RI)法により嗅球の遠心路につ

いて報告している。これらの報告を基に本研究のニワトリの結果と照合し、各経路ごとに分けて鳥類嗅球の遠心性結合について考察する。また、鳥類嗅球の求心性結合および相互結合については著者の知る限り報告例が見られないため、哺乳類において嗅球の求心性結合が明らかにされているラット¹²⁾および鳥類と比較的類似した脳構造を有する爬虫類のトカゲ¹¹⁾の結果と比較し考察する。

初めにニワトリ嗅球の遠心性結合についてR1, R2, R3の順に考察する。ニワトリ嗅球の遠心路は、標識線維の通過部位から3つの経路に分類できたが、それらの中でR1は嗅球から上行し、大脳背側部位に存在するHAおよびHpへ投射する経路である。ガチョウにおいては、嗅球からニワトリやハトのHAと類似する領域への

投射が報告されている³⁾が、ハトにおいては嗅球から HA および Hp への投射は確認されていない。これらのことから、R1 における嗅球からの遠心性投射受容神経核をニワトリに基づいて整理すると、嗅球から HA 領域への投射を全く持たない種（ハト）、嗅球から HA 類似領域へのみ投射する種（ガチョウ）、嗅球から HA 領域とその尾側に位置する Hp へ投射を有する種（ニワトリ）に分類できる。

次に R2 は HD を通過し、HIS, HV, N および Bas へ終止する経路である。ハトにおいては Reike と Wenzel¹⁷⁾が嗅球からニワトリの R2 と類似の経路を変性法を用いて報告している。また、神経終末が標識される RI 法¹⁸⁾では嗅球から N および Bas への投射が確認されている。R2 は HIS および HV への投射を除いて、ニワトリとハトの間においてほぼ一致した経路と思われる。また、ガチョウ³⁾については、嗅球から HD, HV および N への内側辺縁への投射が確認されているが、Bas への投射は確認されていない。以上のことから R2 における遠心性投射受容神経核をニワトリに基づいて整理すると、ニワトリとハトの間においては HIS および HV への投射を除き、ほぼ一致した経路と投射受容神経核を有していると考えられる。ところが、ガチョウ³⁾においては嗅球から HD, HV および N への投射が確認されているものの、ニワトリでは嗅球からこれらの神経核の背外側辺縁に終止しているのに対し、ガチョウでは内側辺縁へ終止している。これらのことから、ガチョウの嗅球から HD, HV および N の内側辺縁への投射は、ニワトリおよびハトとは異なる投射であると考えられる。

次に R3 は嗅球から LPO, TO へ下行および終止し、大脳底部に存在する PA, AA, Tn に終止する経路である。本研究の結果と比較するとハト¹⁸⁾は、LPO, TO, PA, AA および Tn へ標識終末が確認されている。また、ガチョウ³⁾においても LPO, TO, PA, AA および Tn と類似する領域へ投射が確認されており、これらの神経核への投射はニワトリ、ハト、ガチョウの3種においてほぼ共通する投射であると思われる。

さらに、R3 を経由し嗅球からの投射が確認された Tn は哺乳類の扁桃体内側核に相当する神経核と考えられている²⁶⁾。ハムスターの扁桃体内側核は嗅球から直接投射を受けて、交尾行動を誘起させる内側視索前野へ働きかける神経核であることが報告されており¹⁰⁾、性行動の発現に重要な役割を担っている神経核の1つと考えられている²⁵⁾。ハムスターの扁桃体内側核と同様に鳥類の Tn も性行動への関与が示唆されており、ウズラの Tn を破壊すると交尾行動が有意に減少する²⁰⁾。しかし、

Thompson ら²⁰⁾は Tn の性行動を発現する因子が嗅覚情報である可能性については低いと考えているようである。ところが、マガモにおいては嗅神経切断により嗅覚情報が遮断されると、雄の交尾や求愛行動が有意に減少することが報告されている¹⁾。これらのことから、鳥類においても嗅球から Tn への投射は、ハムスターと同様に嗅覚情報を受けて性行動へ関与する可能性があるのではないかと考えられる。そこで Tn への投射路が嗅覚情報を受けて性行動を発現する可能性については、今後検討すべき課題の1つである。

次にニワトリ嗅球の求心性結合について考察する。ニワトリ嗅球へ投射する神経核は SL, SM および Hp であった。ラットで報告されている主嗅球への求心性投射神経核は前嗅核、外側嗅索核、梨状葉皮質、対角帯核、外側嗅内皮質、外側視床下部、紐状核、扁桃核、青斑核および縫線核である¹²⁾。また、トカゲで報告されている主嗅球への入力神経核は、吻外側皮質、内側前嗅核、背側前嗅核、背側皮質、対角帯核、外側視索前野、背外側扁桃核および縫線核である¹¹⁾。ラットおよびトカゲの報告からは、前嗅核、対角帯核、扁桃核、縫線核および視床下部から嗅球への投射が共通している。ニワトリにおける嗅球への求心性投射核は Hp, SL および SM であった。これらのことから、ニワトリ嗅球の求心路はラットおよびトカゲ主嗅球の求心路と比較して、対角帯核と中隔核で神経核に相違があるものの、中隔野から嗅球への入力があるラット、トカゲおよびニワトリの間において共通していると考えられる。また、ラットおよびトカゲでは扁桃核、縫線核および視床下部から嗅球への求心性投射が共通しているが、ニワトリではこれらと類似する神経核から嗅球への入力は存在しないことが明らかとなった。しかし、Hp から嗅球への直接の投射はラットおよびトカゲには確認されていない。さらに、ラットの海馬皮質は嗅球から嗅内皮質を介して二次的に投射を受ける²⁴⁾ことが明らかにされている。よって、この入力はラット、トカゲおよびニワトリの比較においては、ニワトリ嗅球にのみ見られる求心性投射と考えられる。

最後にニワトリ嗅球の相互結合について考察する。遠心性および求心性結合関係からニワトリ嗅球と相互結合を有する神経核は Hp のみであることが明らかとなった。トカゲの主嗅球は前嗅核および扁桃核と相互結合を有し¹¹⁾、またラットの主嗅球は前嗅核、梨状葉皮質および嗅内皮質と相互結合を有することが報告されている¹²⁾。ラットおよびトカゲ主嗅球と海馬皮質の直接の相互結合は見受けられない。これらのことから、ニワトリ嗅球と Hp の直接の相互結合は少なくともラットやトカ

ゲでは類を見ない相互結合であると考えられる。

以上、ニワトリ嗅球の神経結合を基に鳥類の嗅覚経路について検討した結果、本研究において確認された高線条体への遠心性投射経路である R1 および R2 は、投射受容神経核および経路自体の有無がトリの種により異なっていることが明らかにされた。この相違は鳥類の嗅覚機構がトリの種によって異なっていることを示唆している。また、ニワトリにおける嗅球の遠心路は脳底部への投射を有するのみならず、大脳背側領域に存在する高線条体や Hp へと投射領域を拡大させていたことに対して、求心路は Hp および中隔核だけに限局されていたことは、ニワトリ嗅球の神経結合の特徴と考えられる。

謝 辞

本研究の実施にあたり、ご協力を頂いた宇都宮大学農学部動物生産学学科機能形態学研究室の学生の皆様に感謝致します。

文 献

- Balthazart J, Schoffeniels E. Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften*, 66 : 55-56. 1979.
- Booth WD, White CA. The isolation, purification and some properties of pheromaxin, the pheromonal steroid-binding protein, porcine submaxillary glands and saliva. *Journal of Endocrinology*, 118 : 47-57. 1988.
- Ebinger P, Rehkämper G, Schröder H. Forebrain specialization and the olfactory system in anseriform birds. *Cell and Tissue Research*, 268 : 81-90. 1992.
- Fluck E, Hogg S, Mabbutt PS, File SE. Behavioural and neurochemical responses of male and female chicks to cat odour. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 54 : 85-91. 1996.
- Guhl AM, Fisher GJ. The behaviour of chickens. In : *The Behaviour of Domestic Animals*. (Hafez ESE eds.) 518. Bailliere Tindall. London. 1975.
- Horikawa K, Armstrong WE. A versatile means of intracellular labeling injection of biocytin and its detection with avidin conjugates. *Journal of Neuroscience Methods* 25 : 1-11. 1988.
- Jones RB, Black AJ. Behavioral responses of the domestic chick to blood. *Behavioral and Neural Biology*, 27 : 319-329. 1979.
- Kare MR, Mason JR. The chemical senses in birds. In : *Avian Physiology*. (Sturkie PD eds.) 59-67. Springer-Verlag. New York. 1984.
- Kuenzel WJ, Masson M. A Stereotaxic Atlas of the Brain of the Chick (*Gallus domesticus*). 29-85 The Johns Hopkins Press. Baltimore. 1988.
- Lehman MN, Winans SW. Vomeronasal and olfactory pathways to the amygdala controlling male hamster sexual behavior : autoradiographic and behavioral analysis. *Brain Research*, 240 : 27-41. 1982.
- Martinez GF, Olucha FE, Teruel V, Lorente MJ, Schwerdtfeger WK. Afferent and efferent connections of the olfactory bulbs in the lizard *Poarcis hispanica*. *Journal of Comparative Neurology*, 305 : 337-347. 1991.
- McLean JH, Shipley MT. Neuroanatomical substrates of olfaction. In : *Science of Olfaction*. (Serby MJ, Chobor KL eds.) 126-171. Springer-Verlag. New York. 1992.
- Merlrose DR, Reed HC, Patterson RLS. Androgen steroids associated with boar odour as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. *British Veterinary Journal*, 127 : 497-501. 1971.
- Mesulam MM. Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry : a non-carcinogenic blue reaction product with superior sensitivity visualizing neural afferents and efferents. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 26 : 106-117. 1978.
- 日本獣医解剖学会. 家禽解剖学用語. 第1版. 200-203. 学窓社. 東京. 1998.
- Papi F. Orientation in birds. olfactory navigation. *EXS*, 60 : 52-85. 1991.
- Reike GK, Wenzel BM. Forebrain projections of the pigeon olfactory bulb. *Journal of Morphology*, 158 : 41-56. 1978.
- Reiner A, Karten HJ. Comparison of olfactory bulb projections in pigeons and turtles. *Brain, Behavior and Evolution*, 27 : 11-27. 1985.
- 渋谷達明・飯島正治・外崎肇一. ウミネコの嗅神経の応答. *動物学雑誌*, 79 : 237-239. 1970.
- Thompson RR, Goodson JL, Ruscio MG, Adkins-Reagan E. Role of the archistriatal nucleus taeniae in the sexual behavior of male Japanese quail (*Coturnix japonica*) : a comparison of function with the medial nucleus of the amygdala in mammals. *Brain, Behavior and Evolution*, 51 : 215-229. 1998.
- Tucker D. Electrophysiological evidence for olfactory function in birds. *Nature*, 207 : 34-36. 1965.
- Wenzel BM. Olfaction in birds. In : *Handbook of Sensory Physiology IV. Chemical Senses I : Olfaction*. (Beidler LM eds.) 432-448. Springer-Verlag. Berlin. 1971.
- Wenzel BM. Chemoreception. In : *Avian Biology*. (Farner DS, King JR eds.) 389-415. Academic Press. New York. 1973.
- Witter DA, Griffioen AW, Jorritsma-Byham B, Krijnen JLM. Entorhinal projections to the hippocampal CA1 region in the rat : an underestimated pathway. *Neuroscience Letters*, 85 : 193-198. 1988.
- Wood RI. Thinking about networks in the control of male hamster sexual behavior. *Hormones and Behavior*, 32 : 40-45. 1997.
- Zeier H, Karten HJ. The archistriatum of the pigeon : organization of afferent and efferent connections. *Brain Research*, 31 : 313-326. 1971.

Efferent and Afferent Connections and Efferent Pathway of Olfactory Bulb in the Chicken (*Gallus domesticus*)

Atsushi HIRAO^{1,2}, Shoei SUGITA² and Kunio SUGAHARA²

¹ The United Graduate School of Agriculture Science, Tokyo University of Agriculture and Technology,
Fuchu-shi 183-0054, Japan

² Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, Utsunomiya-shi 321-8505, Japan

Corresponding : Shoei SUGITA (fax : +81 (0) 28-649-5436, e-mail : sugita@cc.utsunomiya-u.ac.jp)

In order to clarify olfactory system of birds, the efferent and afferent connections of chicken olfactory bulb were investigated using with biocytin and horseradish peroxidase (HRP) methods. From the results of biocytin method, the efferent pathways of chicken olfactory bulb were classified into route 1~3. Route 1 projected to the ipsilateral hyperstriatum accessorium (HA), and hippocampus (Hp). Route 2 had the projections to ipsilateral hyperstriatum intercalatum supremum, hyperstriatum ventrale (HV), neostriatum (N), and nucleus basalis (Bas). Route 3 projected to the bilateral lobus parolfactorius, tuberculum olfactorium tractus fronto-archistriaticus, paleostriatum augmentatum, archistriatum anterior, cortex piriformis, area temporo-parieto-occipitalis, nucleus taeniae, contralateral HA, Hp, HV, N, and Bas. From the results of HRP method, the chicken olfactory bulb received the projections from nucleus septalis medialis, nucleus septalis lateralis, and Hp. In addition, it was appeared that the chicken olfactory bulb has the reciprocal connection with Hp.

Animal Science Journal 71 (10) : J483-J490, 2000

Key words : Chicken, Efferent and afferent connections, Olfactory bulb