

흰쥐에서 내측 편도핵의 전기 자극에 의한 췌액 분비 증가 기전*

가톨릭대학 의학부 생리학교실

윤 신 희 · 한 상 준 · 조 양 혁

(1989년 10월 19일 접수)

= Abstract =

Mechanism of Pancreatic Secretory Response to Electrical Stimulation of Medial Amygdaloid Nucleus in Rats

Shin Hee Yoon, Sang June Hahn and Yang Hyeok Jo

Department of Physiology, Catholic University Medical College, Seoul 137-701, Korea

This study was conducted to investigate whether an electrical stimulation of medial amygdaloid nucleus in rats increases pancreatic secretion. And an involvement of vagus nerve or plasma secretin in this process was also studied. In fasting rats anesthetized with urethane, a monopolar stainless steel electrode was stereotaxically inserted into the right medial amygdaloid nucleus. Pancreatic juice was collected for 20 minutes, during which physiological saline or 0.01 N HCl (0.18 ml/min) was perfused into the duodenum with or without bilateral subdiaphragmatic vagotomy. In the medial amygdaloid group, an electrical stimulation was continuously applied to the medial amygdaloid nucleus during the perfusion period. After collection of pancreatic juice, blood was drawn from the abdominal aorta for determination of the plasma secretin level.

The results were as follows:

- 1) The electrical stimulation of the medial amygdaloid nucleus did not influence the pancreatic secretion in response to intraduodenal saline perfusion.
- 2) The stimulation of the medial amygdaloid nucleus significantly increased the pancreatic secretory response (volume, bicarbonate output) to the intraduodenal 0.01 N HCl perfusion, and the increases were abolished by vagotomy.
- 3) The plasma secretin concentration after the intraduodenal 0.01 N HCl perfusion was higher than that after the saline perfusion. However, neither the electrical stimulation of the medial amygdaloid nucleus nor vagotomy affected the plasma secretin concentration during the intraduodenal perfusion with saline or 0.01 N HCl.

It is, therefore, suggested that the medial amygdaloid nucleus facilitates the pancreatic secretion (volume, bicarbonate) elicited by intraduodenal HCl perfusion through the vagus nerve.

Key Words: Medial amygdaloid nucleus, Pancreatic secretion, Secretin, Vagus nerve, Rat

서 론

췌액 분비의 뇌상은 사람(Sarles et al, 1968), 개

*본 논문은 가톨릭 중앙의료원 학술연구 조성비(1989)와 문교부 학술연구 조성비(1989)로 이루어 졌음.

(Preshaw et al, 1966) 및 쥐(Alphin & Lin, 1959)에서 존재함이 알려져 있다. 그러나 췌액 분비에 있어 뇌상의 존재를 증명할 수 있는 실험방법의 한계로 인하여 그동안 주로 행해졌던 실험은 sham feeding에 의한 췌액 분비를 관찰한 것이었고 근간에 이르러 뇌의 특정 부위에 대한 전기적 자극

(Gilsdorf et al, 1966)과 파 괴(Mine et al, 1985), insulin이나 2-deoxy-D-glucose의 정맥내 주입(Chey et al, 1979), 그리고 몇몇 신경전달 물질의 뇌실내로의 주입(Rozé et al, 1980; Rozé et al, 1981) 등의 방법으로 뇌상을 유발하고 있으나, 보고된 결과는 많지 않다. 따라서 체액 분비의 뇌상에 관여하는 중추기전에 대해선 아직 알려진 바가 거의 없는 실정이다.

편도체(amygdala)는 변연계(limbic system)를 이루고 있는 여러 뇌구조물 중의 하나이며, 변연계의 구조물들은 정서(Fonberg & Delgado, 1961; Egger & Flynn, 1962), 후각(Winans & Scalia, 1970) 및 장기기능(Anand & Dua, 1956; Kim et al, 1976)등의 조절 기전에 관여하고 있는 것으로 알려져 있다. 체액 분비에 있어 뇌상은 음식물의 냄새, 모양, 맛에 대한 감각과 이에 대한 반응 그리고 음식물 섭취 행동 등을 중추에서 통합하는 과정(Solomon, 1987)이므로, 편도체가 뇌상에 관여할 가능성이 시사된다. 실제로 이미 본 교실에서는 내측 편도핵을 제거한 흰쥐에서 체액 분비가 감소함을 보고하였다(Kim et al, 1988).

따라서 본 실험에서는 내측 편도핵을 전기 자극한 뒤 체액분비가 증가하는지 여부를 관찰함으로써 체액 분비의 중추성 조절기구로서의 내측 편도핵의 역할을 알아 보고자 하였으며, 더 나아가서 이 같은 내측 편도핵의 기능이 미주신경 혹은 체액 분비 자극호르몬을 거쳐 이루어지는지 여부도 확인코자 하였다.

실험 방법

1. 실험 동물

평균 체중이 236 (200~270) g 되는 수컷 흰쥐 127 마리를 사용하였다. 실험동물은 낮(08:00~20:00)에는 소형 붉은 전기구만 켜 놓은 어두운 상태하에서, 밤(20:00~08:00)에는 형광등을 켜서 밝게하여 낮과 밤의 주기를 바꾼 사육실에서 2주 이상 사육한 후 실험에 사용하였다. 이 동물을 수술종류에 따라 내측 편도핵군(MA, 내측 편도핵의 전기자극), 내측 편도핵-미주신경군(MV, 내측 편도핵의 전기자극과 미주신경 절단) 미주신경군(OV, 미주신경 절단

및 전극삽입) 및 수술 대조군(OC, 전극삽입)의 4 군으로 나누었다.

2. 뇌수술

모든 흰쥐를 18 시간 이상 물만 섭취토록 한후 25% (wt/vol) urethane (5.2 ml/kg b.w.)을 복강내 주사하여 마취시킨 다음 동물의 머리를 뇌정위 고정장치(model 1504, DKI, Tujunga, CA, USA)에 고정하였다. 머리 피부를 절개하고 자극할 내측 편도핵에 상응하는 우측 두개골에 작은 구멍을 뚫은 다음 Pellegrino들(1979)의 뇌지도에 의거하여 선정된 내측 편도핵(coordinates; AP: 4.8 mm, L: 3.3 mm, H: -3.2 mm)에 전극을 삽입하고 치과용 cement를 써서 두개골에 고정하였다. 이때 사용한 전극은 직경이 0.10 mm인 stainless steel로서 뇌와 접촉할 부위(길이 : 0.15 mm)만을 제외한 나머지 부위를 polyester니스(varnish)로 절연시켰다(전체직경 : 0.20 mm, 길이 : 11 mm). 무관 전극으로는 두개골의 다른 부위에 장치한 작은 나사못을 사용하였다.

3. 복부 수술

내측 편도핵에 전극을 삽입한 후 쥐를 뇌 정위 고정장치에서 풀어 복부를 절개하여 복강을 노출시켰다. 체관이 십이지장으로 개구되는 부위 바로 앞에서 작은 polyethylene tube(내경 : 0.28 mm, 외경 : 0.61 mm, PE-10, Clay Adams, Parsippany, NJ, USA)를 체관내에 삽입하였다. 이 tube의 노출될 말단부에 미세초자관(25 μ l 용적, Micropet, Clay Adams)을 연결하여 분비되는 체액을 채취 측정하였다. 또한 체액에 담즙이 섞이는 것을 방지하기 위하여, 체관에서 사용한 것과 동일크기의 tube를 총담관이 체관으로 이행되는 부위에서 담낭이 있는 방향으로 삽입한 다음 그 하부를 결찰하였다. 그리고 이 tube의 개구부는 공장(jejunum)의 근위부에 연결하여 담즙을 공장으로 우회시켰다.

한편 십이지장내로 생리식염수(0.9% NaCl) 또는 염산(0.01 N HCl)을 관류하기 위하여 polyethylene tube(내경 : 1.2 mm, 외경 : 1.8 mm)를 전위(rumen)를 거쳐 십이지장 근위부에 삽입한 다음 유문 부위를 결찰하여, 위액이 십이지장으로 넘어가는 것을 방지하였다. 또한 십이지장 원위부, 즉 Treitz

인대 근처에 같은 크기의 tube를 삽입하여 십이지장 관류액을 받아냈다. 미주신경군과 내측 편도핵-미주신경군에서는 횡격막 바로 밑의 식도 하부 괄약근이 위치하는 부위에서 식도를 포함하여 양측 미주신경을 5 mm 간격으로 상하를 절찰한 다음 그 사이를 절단함으로써 가능한 한 완전한 미주신경 절단술을 시행하였다.

4. 실험 절차

복부 수술후 10분간의 휴식기간을 거쳐 20분동안 생리식염수 또는 0.01 N 염산을 0.18 ml/min의 속도로 십이지장내에 관류하면서 체액을 추취하였다. 내측 편도핵군과 내측편도핵-미주신경군에서는 체액을 채취하는 기간 내내 내측 편도핵에 위치한 전극을 통해 자극을 전기자극기 (Model No. 7150, Nuclear Chicago, Chicago, IL, USA)로 가하였다. 내측 편도핵 자극 전류는 biphasic square-wave (amplitude: 0.1 mA, pulse duration: 1 msec, frequency: 40 Hz)였다. 체액채취가 끝난 직후 복대동맥에서 채혈하여 heparin이 들어있는 시험관에 혈액을 옮기고 냉온 원심침전기 (1,500 g, 4°C)를 사용하여 혈장을 분리한 다음 trasylol (500 KIU/ml plasma)을 첨가하여 secretin의 방사면역 측정시까지 -20°C 냉동기에 보관하였다.

5. 뇌조직 검사

모든 실험이 끝난후 심장을 거쳐 생리식염수와 이어서 10% formalin phosphate buffer로 뇌를 관류 고정하였다. 고정된 뇌를 전두면에서 절단하여 60 μ m 두께의 연속 동결 절편을 만들고 각 절편들을 5 배로 확대 사진 촬영을 하여 내측 편도핵의 자극 부위를 확인하였다.

6. Secretin의 방사면역 측정

혈장 secretin 농도는 Chang과 Chey (1980)의 방법에 의하여 측정하였으며, 사용된 항체 (antiserum rabbit serum, R-1-5)는 Dr. WY Chey (Rochester, N Y, USA)로부터 기증받았다. 표준 secretin 용액 제조와 요오드화에 사용한 secretin은 synthetic porcine secretin으로 요오드화는 chloramine-T 방법으로 ¹²⁵I (Amersham, Bucking-

hamshire, England)를 사용하여 실시하였다 (Tai et al, 1975).

7. 체액내 중탄산 이온 및 단백질의 측정

체액내 중탄산 이온의 양은 20분간 채취된 체액을 0.9 ml의 염산용액 (0.0036 M)에 전량을 가한 다음 0.005 N NaOH 용액으로 pH 7.0까지 중화적정하여 측정하였다. 체액내 단백질의 측정은 standard로 소혈청 알부민 (Sigma, St Louis, MO, USA)을 사용하여 Keller들 (1958)의 방법으로 실시하였다.

8. 통계적검정

각 군에서 얻은 측정치는 평균±표준오차 (mean±SE)로 표시하였고 t검정 (Student's t-test for non-paired data)으로 각군의 성적을 비교하였으며, 통계학적 유의성은 5% 이하로 하였다.

실 험 성 적

1. 뇌조직 소견

내측 편도핵을 자극한 동물에서, 삽입된 전극의 끝부분은 대체로 해마교련 (hippocampal commissure) 수준에서 전 시상 (anterior thalamus), 시상하부의 용기부위 (tuberal region) 수준에 걸쳐서 위치하였다 (Fig. 1). 전극은 내측 핵의 내측보다는 외측부에 더 많이 위치하였으며, 모든 예에서 전극은 선상체 (corpus striatum)의 윗부분 및 시삭 (optic tract)의 외측을 거쳐서 내측 편도핵에 도달하였다. 흰쥐의 내측 편도핵에 삽입된 한 전극의 위치를 Fig. 2에 제시하였다.

2. 체액 분비에 미치는 영향

십이지장내에 생리 식염수를 관류했을 때, 내측 편도핵군에서 체액량, 체액 중탄산이온, 그리고 체액 단백질 분비량은 수술 대조군과 별다른 차가 없었다. 또한 생리 식염수 관류시 두 미주신경 절단동물의 체액 분비는 미주신경을 절단하지 않은 각 대응되는 동물군과도 차가 없었다. 0.01 N 염산을 십이지장내에 관류했을 경우에는 수술 대조군과 내측 편도핵군에서는 체액량, 중탄산이온 그리고 단백질

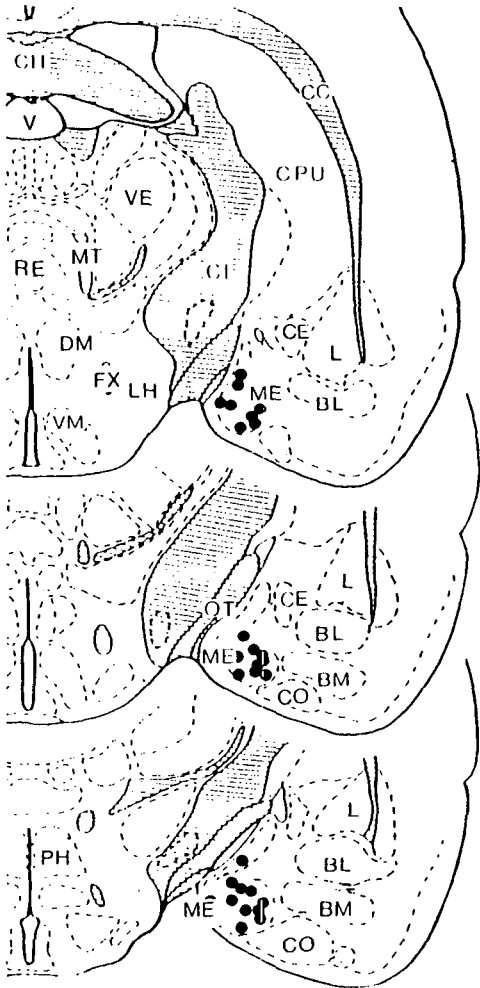


Fig. 1. Histological locations (open circles) of electrode tips in twenty-eight medial amygdaloid simulated rats from which bicarbonate output was measured. Coronal sections of the brain were redrawn according to the Pellegrino et al. (1979) stereotaxic atlas.

Abbreviations; BL: basolateral nucl., BM: basomedial nucl., CC: corpus callosum, CE: central nucl., CH: hippocampal commissure, CI: internal capsule, CO: cortical nucl., CPU: caudate & putamen, DM: dorsomedial hypothalamus, FX: fornix, L: lateral nucl., LH: lateral hypothalamus, ME: medial nucl., MT: mammillothalamic tract, OT: optic tract, PH: posterior hypothalamus, RE: reuniens thalamus, V: ventricle, VE: ventral thalamus, VM: ventromedial hypothalamus.



Fig. 2. Electrode placement in the medial amygdaloid nucleus shown on a coronal section through the brain of a rat at the level of hypothalamic tuberal region.

분비가 모두 생리식염수 관류시보다 유의하게 증가되었으나, 미주신경군과 내측 편도핵-미주신경군에서는 체액 분비가 증가되지 않았다. 내측 편도핵군의 체액량, 체액 중탄산이온의 분비는 수술 대조군보다 유의하게 증가되었지만 단백질 분비량은 아무 변화가 없었다. 한편 내측 편도핵-미주신경군의 체액량, 중탄산 이온의 분비량은 내측 편도핵군보다 유의하게 감소하였고, 미주신경군은 물론 수술 대조군과도 차가 없었다(Fig. 3).

3. 혈장 secretin 농도에 미치는 영향

생리식염수 혹은 0.01 N 염산을 십이지장내에 관류시 혈장 secretin 농도는 내측 편도핵 자극이나, 미주신경 절단에 의해 아무런 변화가 없었다. 다만 4군 모두에서 생리식염수 관류시보다 0.01 N 염산 관류시에 혈장 secretin 농도가 유의하게 증가하였으며, 각 군간에 차는 없었다(Table 1).

고 찰

본 실험의 결과에 의하면 생리식염수로 십이지장 내강을 관류하는 동안은, 내측 편도핵 자극에도 불구하고 체액 분비(분비량, 중탄산이온 및 단백질)에 아무 변화가 없었다. 한편 Kim들(1988)은 흰쥐의 내측 편도핵에 손상을 가하면 십이지장내에 생리식염수를 관류했을 때에도 체액 분비가 감소됨을 보고하였다. 따라서 현재로서는 흰쥐에서 십이지장을

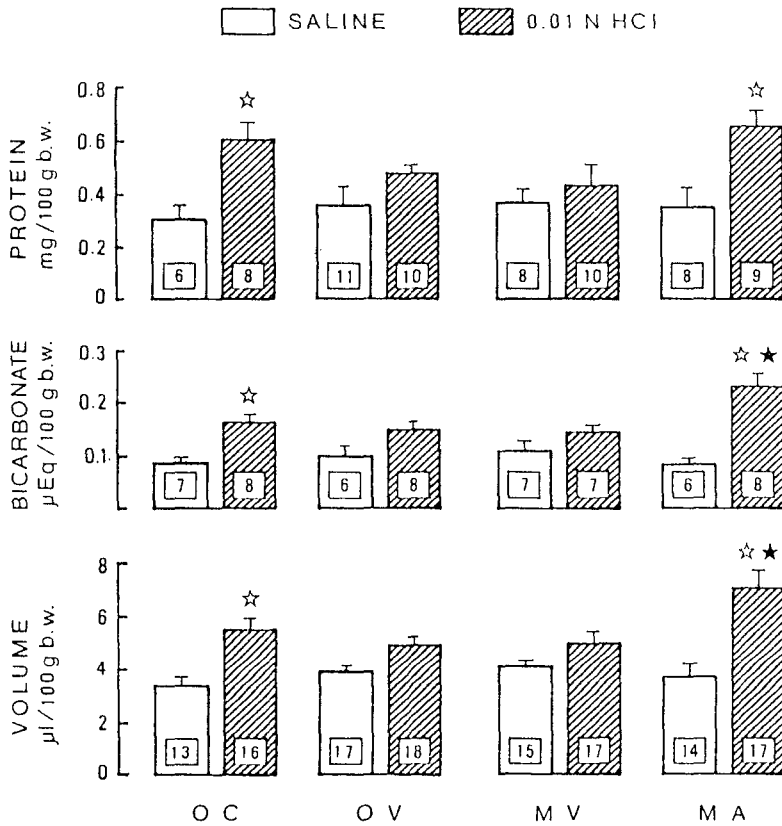


Fig. 3. Mean pancreatic secretion (volume, bicarbonate output, protein output) in response to intraduodenal perfusion of saline (open bar) or 0.01 N HCl (hatched bar) at a speed of 0.18 ml/min for 20 minutes in the operated control (OC), the vagus (OV), the medial amygdalovagus (MV), and medial amygdaloid (MA) group, Vertical bars represent SE. Numericals in the bar designate the number of experimental animals.

☆ : Significantly different from the value obtained during intraduodenal saline perfusion in each group.

★ : Significantly different from the value obtained during intraduodenal 0.01 N HCl perfusion in the OC, the OV and the MV groups.

Table 1. Plasma secretin concentrations (pg/ml) after intraduodenal saline or 0.01 N HCl perfusion in the operated (OC), the vagus (OV), the medial amygdalovagus (MV), and the medial amygdaloid (MA) groups (mean ± SE)

Group	Saline	0.01 N HCl
OC	9.60 ± 1.23 (n=13)	13.72 ± 1.19 (n=16)*
OV	10.21 ± 0.78 (n=17)	15.22 ± 1.07 (n=18)*
MV	9.57 ± 0.81 (n=15)	15.17 ± 1.80 (n=17)*
MA	9.24 ± 1.03 (n=17)	13.51 ± 1.10 (n=17)*

*: Significantly different from the corresponding values of saline perfusion experiments in each group (p < 0.05).

생리식염수로 관류하는 동안에 내측 편도핵이 체액 분비에 영향을 끼치는지 여부에 대한 결론을 내리기가 어렵다. 아마도 본 실험과 Kim들(1988)의 실험으로부터 일치된 결론을 얻지 못한 이유는 두 실험의 방법이 서로 달랐기 때문이 아닌가 생각된다. 또한 수술 대조군에서의 체액 분비는 미주신경 절단으로 아무 변화를 일으키지 못하였다. 이 사실은 십이지장에 생리식염수를 관류할 때에 미주신경이 체액 분비에 영향을 미치지 않음을 의미한다.

0.01 N 염산의 십이지장내 관류에 의한 체액량 및 중탄산이온의 분비량은 내측 편도핵 자극시 유의하게 증가되어, 내측 편도핵 손상시 염산자극에 의한

체액 분비량이 감소된 Kim들(1988)의 결과와 잘 일치되고 있다. 따라서 내측 편도핵은 십이지장내의 염산 자극에 의한 체액 분비(특히 체액량과 중탄산이온)에 촉진적 영향을 미치는 것으로 생각된다.

이러한 내측 편도핵 자극이 염산의 십이지장내 관류에 의한 체액 분비에 촉진적 영향을 미치는 과정에 미주신경이 관여하는지 알아보기 위하여 미주신경을 절단한 동물에서 십이지장내에 염산을 관류하고 체액 분비를 관찰한 결과, 내측 편도핵 자극에 의하여 증가되었던 체액 분비량과 중탄산이온의 분비는 미주신경 절단에 의해 소실됨은 물론 미주신경군과 같은 정도로 감소하였다. 이같은 결과로 미루어 보아, 내측 편도핵 자극으로 증가된 체액 분비는 미주신경을 경유하여 이루어짐을 알 수 있고, 더 나아가 미주신경 절단 후에는 내측 편도핵 자극유무에 관계없이 체액 분비가 같은 수준으로 유지되는 사실로부터 내측 편도핵 자극으로 체액 분비가 증가되는 데에는 미주신경외의 다른 체액 분비 자극기전은 관여하지 않는다는 사실을 짐작할 수 있다. 체액 분비 기전에 미주신경이 관여함은 그동안 계속 보고되어 왔으며 (Chey et al, 1979; Singer et al, 1981; Niebel et al, 1988), 해부학적으로도 내측 편도핵에서 체장 조직으로 연락되는 신경의 경로가 밝혀졌다. 즉 내측 편도핵은 미주신경의 배측 운동핵(dorsal motor nucleus of the vagus) 그리고 배측 운동핵에 신경섬유를 보내는 시상하부에 신경섬유를 보내고 있으며 (Hopkins & Holstege, 1978; Krettek & Price, 1978; De Olmos et al, 1985; Holstege, 1987), 미주신경의 배측 운동핵은 다시 체장에 신경섬유를 보내고 있다(Sauter et al, 1983). 또한 수술 대조군과 내측 편도핵군 모두에서 염산자극에 의해 체액 분비량과 중탄산이온 및 단백질 분비가 유의하게 증가되었지만, 미주신경군과 내측 편도핵-미주신경군에서는 염산에 의한 유의한 증가가 없었다. 따라서 십이지장내의 약 염산 관류에 의한 체액 분비 과정은 반드시 미주신경이 온전해야만 효과적으로 작동함을 시사한다. 그런데 모든 실험군에서 생리식염수를 관류했을 때보다 0.01 N 염산 관류시 혈장 secretin 농도가 유의하게 증가되었을 뿐, 내측 편도핵 자극이나 미주신경 절단이 혈장 secretin 농도에 유의한 변화를 일으키지는 못하였다. 따라서 체액 분비에 대

한 내측 편도핵의 조절기전은 혈장 secretin 농도를 증가시킴으로써 이루어 지지 않는 것으로 생각된다. 비록 흰쥐의 체액의 중탄산이온 및 체액 분비량이 혈장 secretin의 농도에 따라 증가하는 것이 밝혀져 있기는 하나(Shiratori et al, 1989), 본 실험에서는 십이지장내로 관류한 염산에 의해 증가된 혈중 secretin 농도가 내측 편도핵의 자극으로 더 이상의 증가됨이 없이 체액량 및 중탄산 이온분비만 증가시켰다. 이 결과는 아마도 체액 분비에 있어서 내측 편도핵 자극에 의한 미주신경의 흥분과 증가된 혈중 secretin이 서로 강화작용을 일으켰을 가능성을 시사한다. 왜냐하면 십이지장을 생리 식염수로 관류한 경우에는, 즉 혈액내 secretin 농도가 증가하지 않은 상태에서는 미주신경 절단의 효과가 내측 편도핵의 자극유무에 관계없이 나타나지 않았으나, 염산에 의해 혈액내 secretin 농도가 증가된 상태에서는 미주신경의 절단 효과가 내측 편도핵의 자극으로 아주 뚜렷이 나타났기 때문이다. 비록 체액내 단백질의 분비는 십이지장을 염산으로 관류하면서 내측 편도핵을 자극한 경우에는 자극하지 않은 경우에 비해 변화가 없었으나, 내측 편도핵 자극에 관계없이 십이지장내 염산 관류 자체에 의하여는 유의하게 증가된 것으로 미루어 보아 또 다른 체액 분비 자극호르몬인 cholecystokinin이 관여했을 가능성도 간접적으로 시사되나, 본 실험에서 cholecystokinin의 농도는 측정을 못 하였기 때문에 내측 편도핵 자극에 의한 체액 분비 과정에 이 호르몬의 관여 여부는 미상하다. 따라서 본 실험에서 얻은 결과로 보아, 흰쥐에서 내측 편도핵은 체액 분비에 촉진적 영향을 끼치며, 이 영향은 미주신경을 통하여 전달됨을 알 수 있다. 또한 내측 편도핵 자극에 의한 체액 분비 증가가 십이지장을 염산으로 관류했을 때에 나타난 것으로 보아 편도핵에 의한 체액 분비 촉진은 증가된 혈중 secretin과 미주신경의 흥분이 동시에 체장 조직에 상호작용하여 나타난 결과로 사료된다.

결 론

흰쥐의 내측 편도핵을 전기자극하여 체액 분비가 증가되는 지를 관찰하고, 이러한 과정에 미주신경 및 혈중 secretin이 관여하는지 알아보려고 하였다.

수컷 흰쥐를 18 시간 이상 굶긴 다음 unethane 마취 하에 뇌 정위고정장치에 머리를 고정하여 내측 편도 핵에 전극을 삽입하였다. 미주신경을 양측성으로 절단한 동물과 미주신경에 아무조작을 가하지 않은 동물에 각각 생리 식염수 또는 0.01 N 염산 용액을 십이지장내로 관류하면서 (0.18 ml/min) 내측 편도 핵을 전기적으로 지속적으로 자극하고, 자극기간중 체액을 채취하여 중탄산이온과 단백질 분비량을 측정하였으며, 복대동맥에서 채혈하여 혈장 secretin 농도를 방사면역 방법으로 측정하여 다음과 같은 결과를 얻었다.

1) 십이지장내 생리식염수를 관류시 체액 분비는 내측 편도핵의 전기자극으로 아무 영향을 받지 않았다.

2) 0.01 N 염산 용액의 십이지장내 관류에 의한 체액 분비(체액량, 중탄산이온)는 내측 편도핵의 전기자극으로 유의하게 증가되었으며, 이러한 증가는 미주신경의 절단에 의해 소실되었다.

3) 0.01 N 염산 용액을 십이지장내 관류한 경우의 혈장 secretin 농도는 생리 식염수를 관류한 경우보다 유의하게 증가되었으나 십이지장내 생리 식염수 또는 0.01 N 염산 용액을 관류한 경우 모두에서 내측 편도핵의 전기자극, 또는 미주신경 절단에 의하여 혈장 secretin 농도는 아무영향을 받지 않았다.

이러한 결과로 미루어 내측 편도핵은 십이지장내 0.01 N 염산 용액 관류에 의한 체액 분비(체액량, 중탄산이온)를 촉진시키며, 이 촉진 기전에는 미주신경이 관여하는 것으로 사료된다.

REFERENCES

- Alphin RS & Lin TM (1959). Effect of feeding and sham feeding on pancreatic secretion of the rat. *Am J Physiol* 197, 260-262
- Anand BK & Dua S (1956). Effect of electrical stimulation of the limbic system (visceral brain) on gastric secretion and motility. *Ind J Med Res* 44, 125-130
- Chang TM & Chey WY (1980). Radioimmunoassay of secretin, vasoactive intestinal polypeptide, and motilin. In: Glass GB (ed) *Gastrointestinal Hormones*, Raven Press, New York, p 797-817
- Chey WY, Kim MS & Lee KY (1979). Influence of the vagus nerve on release and action of secretin in dog. *J Physiol* (London) 293, 435-446
- De Olmos J, Alheid GF & Beltramino CA (1985). Amygdala. In: Paxinos G (ed) *The Rat Nervous System*, Academic Press, Sydney, p 223-334
- Egger MD & Flynn JP (1962). Amygdaloid suppression of hypothalamically elicited attack behavior. *Science* 136, 43-44
- Fonberg E & Delgado JMR (1961). Avoidance and alimentary reactions during amygdala stimulation. *J Neurophysiol* 24, 651-664
- Gilsdorf RB, Pearl JM & Leonard AS (1966). Central autonomic influences on pancreatic duct pressure and secretory rates. *Surg Forum* 17, 341-342
- Holstege G (1987). Some anatomical observations on the projections from the hypothalamus to brainstem and spinal cord: An HRP and autoradiographic tracing study in the cat. *J Comp Neurol* 260, 98-126
- Hopkins DA & Holstege G (1978). Amygdaloid projections to the mesencephalon, pons and medulla oblongata in the cat. *Exp Brain Res* 32, 529-547
- Keller PJ, Cohen E & Neurath H (1958). The proteins of bovine pancreatic juice. *J Biol Chem* 233, 344-349
- Kim C, Choi H, Kim JJ, Kim MS, Park HJ, Ahn BT & Kang SH (1976). Influence of hippocampectomy on gastric ulcer in rats. *Brain Res* 109, 245-254
- Kim MS, Yoon SH, Hahn SJ & Kim MH (1988). Effect of damage to medial amygdaloid nucleus on pancreatic exocrine secretion stimulated by hydrochloric acid in the rat. *Kor J Physiol* 22, 273-280
- Krettek JE & Price JL (1978). Amygdaloid projections to subcortical structures within the basal forebrain and brainstem in the rat and cat. *J Comp Neurol* 178, 225-254
- Mine K, Tsuruta N, Nakai Y, Kataoka Y, Fujiwara M, Ueki S & Nakagawa T (1985). Effects of small amygdaloid lesions on pancreatic exocrine secretion. *Brain Res* 340, 9-18
- Niebel W, Beglinger C & Singer MV (1988). Pancreatic bicarboate response to HCl before and after cutting the extrinsic nerves of the pancreas in dogs. *Am J Physiol* 254, G436-G443
- Pellegrino LJ, Pellegrino AS & Cushman AT (1979). A Stereotaxic Atlas of the Rat Brain (2nd ed), Plenum Press, New York
- Preshaw RM, Cooke AR & Grossman MI (1979). Sham

- feeding and pancreatic secretion in the dog. *Gastroenterology* 50, 171-178
- Rozé C, Dubrasquet M, Chariot J & Vaille C (1980). Central inhibition of basal pancreatic and gastric secretions by β -endorphin in rats. *Gastroenterology* 79, 659-664
- Rozé C, Chariot J, Appia F, Pascaud X & Vaille C (1981). Clonidine inhibition of pancreatic secretion in rats: A possible central site of action. *Eur J Pharmacol* 76, 381-390
- Sarles H, Dani R, Prezelin G, Souville C & Figarella C (1968). Cephalic phase of pancreatic secretion in man. *Gut* 9, 214-221
- Sauter JF, Nijima A, Berthoud HR & Jeanrenaud B (1983). Vagal neurons and pathways to the rat's lower viscera: An electrophysiological study. *Brain Res Bull* 11, 487-491
- Shiratori K, Watanabe S & Takeuchi T (1989). Effect of fatty acid on secretin release and cholinergic dependence of pancreatic secretion in rats. *Pancreas* 4, 452-458
- Singer MV, Solomon TE, Rammert H, Caspary F, Niebel W, Goebell H & Grossman MI (1981). Effect of atropine on pancreatic response to HCl and secretin. *Am J Physiol* 240, G376-G380
- Solomon TE (1987). Control of exocrine pancreatic secretion. In: Johnson LR (ed) *Physiology of the Gastrointestinal Tract* Raven Press, New York, p 1173-1207
- Tai HH, Korsch B & Chey WY (1975). Preparation of 125 I-labelled secretin of high specific radioactivity. *Anal Biochem* 69, 34-42
- Winans SS & Scalia F (1970). Amygdaloid nucleus: New afferent input from the vomeronasal organ. *Science* 170, 330-332