

マカクザル視覚連合野と上丘との神経投射について (図10, 表1)

白川 慎爾・新井田孝裕・石川 哲 (北里大学医学部眼科)
 靱 負 正 雄・岩 井 榮 一 (東京都神経科学総合研究所)

Corticotectal Projections from Visual Association
 Cortex in Macaque Monkeys

Shinji Shirakawa*, Takahiro Niida*, Satoshi Ishikawa*,
 Masao Yukie** and Eiichi Iwai**

*Department of Ophthalmology, School of Medicine Kitasato University

**Division of Clinical Neurology, Tokyo Metropolitan Institute for Neurosciences

要 約

マカクザル大脳皮質視覚連合野 V2, V4, 下部側頭葉 TEO, TE に WGA-HRP を注入し, 上丘との投射関係を調べた。1) V2, V4 と上丘との間には部位局在対応関係が存在したが, TEO, TE と上丘の間には明確な対応関係はなかった。2) 終末標識は, V2, V4, TEO 注入例では上丘にて限局的な分布を示し, TE 注入例では限局的な分布を示さず, 広範な領域に終末標識を示した。3) 終末標識は TEO 注入例を除き, 上丘の浅層及び深層に認められたが, V2, V4, TEO 注入例では浅層 (II, III 層) に強く, TE 注入例では, 浅層よりも深層 (IV 層) での標識が強かった。4) TE では背側部から上丘への投射は強いが, 腹側部からの投射はほとんどなかった。5) どの視覚連合野にも上丘からの投射はなかった。以上より, 上丘浅層は V2, V4, TEO から, 上丘深層は TE から強く投射を受け, 視覚連合野各領域は上丘の眼球運動制御に対し, 互いに異なった機能的役割を果していることが示唆された。(日眼 92:489—498, 1988)

キーワード: 上丘, 視覚前野, 下部側頭葉, マカクザル, WGA-HRP

Abstract

The anatomical organization of corticotectal projections in macaque monkeys was investigated using the anterograde and retrograde transport method of wheat germ-agglutinin horseradish peroxidase (WGA-HRP) with the incubation technique of tetramethylbenzidine as the chromogen. A small amount (50nl) of WGA-HRP was injected into each of areas V2 and V4 in the prestriate cortex and areas TEO and TE in the inferotemporal cortex. These areas are well-known to be involved closely, but differently, in the mechanism of form vision. Anterogradely labeled terminals in the V2, V4 and TEO cases were densely present in the superior colliculus (SC) but only moderately in cases with injections into the dorsal TE area (TE field). On the other hand, no retrogradely labeled cells were seen in the SC of these cases. In the cases with injections into the ventral TE area (TEv field), anterogradely labeled terminals were sparsely seen in the SC, and no retrogradely labeled cells were observed. These sparsely observed terminals resulted from injections into the caudal half of the TEv field, and no terminals, from injections into the rostral TEv field. The terminal labels in the SC of the V2, V4 and TEO cases were well localized in the SC. The labeled terminals in the V2 and V4 cases were

別刷請求先: 228 神奈川県相模原市北里 1-15-1 北里大学医学部眼科学教室 白川 慎爾
 (昭和62年10月5日受付)

Reprint requests to: Shinji Shirakawa, M.D. Dept. of Ophthalmol., School of Med., Kitasato Univ.
 1-15-1 Kitasato, Sagami-hara 228, Japan

(Accepted October 5, 1987)

distributed throughout the SC with a topographic relation to the injection sites, indicating the existence of visuotopical organization between the SC and the V2 and V4 as well, whereas those in the TEO cases largely overlapped each other and were localized within the representation of the central visual field in the SC, showing no topographic arrangement. On the other hand, labeled terminals in the TEd cases were widely distributed throughout the SC, showing no topographical relation. With respect to laminar distributions, labeled terminals in the V2, V4 and TEO cases were seen mainly in superficial layers, II and III, whereas those in the TEd cases were seen more densely in the deep layer, IV, than in the superficial layers. These findings indicate that anatomically and functionally different visual cortical areas project to the SC in different fashion, and suggest that these areas contribute differently to the control of eye movement in establishing perception and cognition of visual stimuli. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 92: 489—498, 1988)

Key words: Superior colliculus, Prestriate cortex, Inferotemporal cortex, Macaque monkey, WGA-HRP

I 緒 言

中脳に位置する上丘は、視空間における視覚刺激の動きや定位に伴う眼球運動制御^{1)~3)}に関する機能を有する。解剖学的に上丘は浅層(I~III層)と深層(IV~VII層)に分けられる⁴⁾。網膜から直接投射を受ける上丘浅層⁵⁾⁶⁾は、視床枕を介して大脳視覚系皮質に投射を送り^{7)~10)}、視覚刺激検出能に関与している。上丘深層は、動眼神経核や傍正中橋網様体(PPRF)に投射⁷⁾を送り、眼球運動を制御している。一方、上丘は大脳皮質の広範な領域から直接投射を受けており⁵⁾⁸⁾¹¹⁾、サルの大脳皮質においては、第一次視覚野(V1)から上丘への投射の特徴は明らかにされている⁵⁾⁸⁾。視覚連合野の各領野から上丘への投射と、その終末分布の特徴についての詳細な研究所見は報告されていない。大脳皮質視覚連合野は、視覚前野および下部側頭葉皮質から成るが、解剖学的、生理学的研究¹²⁾¹³⁾によりこれらの領野は細分化され、また各細分野の機能も解明されている。特に、視覚前野のV2とV4、下部側頭葉皮質のTEO、TEは形態視過程に関与することが知られている(図1)。

本研究では、形態視過程¹⁴⁾¹⁵⁾における上丘の役割を解明するために、サルのV2、V4、TEO、TEの各領野と上丘の浅層、深層との投射関係と、その特徴をHRP法により比較検討したので報告する。

II 実験方法

成熟マカクザル18頭、体重2.5~8.5kgを用い、Ketamine hydrochloride(10mg/kg、筋注)及びsodium pentobarbital(34mg/kg、腹腔内注入)の麻

酔下にて、視覚前野V2、V4及び下部側頭葉TEO、TE背側部および腹側部の5領野にwheat germ agglutinin-horseradish peroxidase(以下WGA-HRPと略す)を注入した(図2)。WGA-HRPは生理食塩水に溶解した5%WGA-HRP溶液(Sigma)50nlを、1 μ lハミルトンシリンジを用いて注入した(Case 11, 12は50%HRP溶液(Toyobo)90nlを使用)。HRP注入48時間後に動物を麻酔(43mg/kg、腹腔内注入)し、0.1Mリン酸緩衝液(pH 7.4)で作成した2%glutaraldehydeと0.4%paraform aldehydeの混合液で心灌流固定し、その後10%蔗糖を含む0.1Mリン酸緩衝液を灌流した。その直後に脳を摘出して、上記と同様の蔗糖-リン酸緩衝液に一晩保存した。次に脳を4つのブロックに分け、30%蔗糖-リン酸緩衝液に脳が沈むまで冷蔵庫で保存した(約3日間)。その後マイクロームにて厚さ50 μ mの凍結前額断切片を作成し、10枚に1枚の割合で、Mesulamのtetramethyl benzidine(TMB)法¹⁶⁾にて反応させ、中性赤で抗染色を行なった。標本は明視野及び暗視野顕微鏡下にて観察を行なった。HRPの注入は、右半球注入例も存在するが(Case 1, 3, 6, 8)、図の記載はすべて左半球に転記した。

注入部位の設定に関しては、V2ではGattass & Gross¹⁷⁾の皮質視野地図、V4ではGattassら¹⁸⁾の皮質視野地図を参考にした。下部側頭葉皮質は後中側頭溝の前端部を境に後半部TEO、前半部TEに分けられる¹⁹⁾が、TEは岩井、靱負らの分類²⁰⁾に従い前中側頭溝を境に、TE背側部、TE腹側部とした(図2)。上丘は解剖学的に7層に分類されており、I~III層を浅層、VI~VII層を深層と区別される⁴⁾²¹⁾(図3)。生理学的に

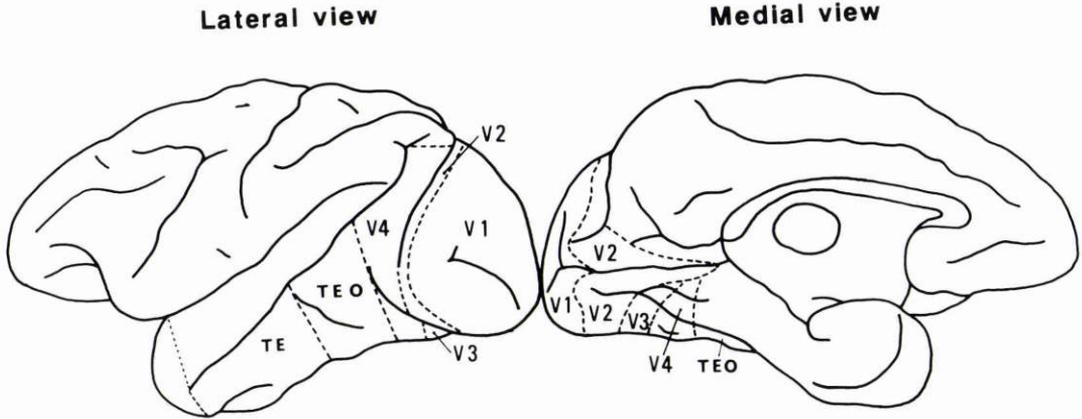


図1 サル大脳皮質の視覚前野および下部側頭葉皮質の分類図. V1は第一次視覚野, V2, V3, V4は視覚前野, TEO, TEは下部側頭葉皮質に対応する. 視覚前野には他に V3a, MT, PO などが月状溝上側頭溝内に存在するが省略した.

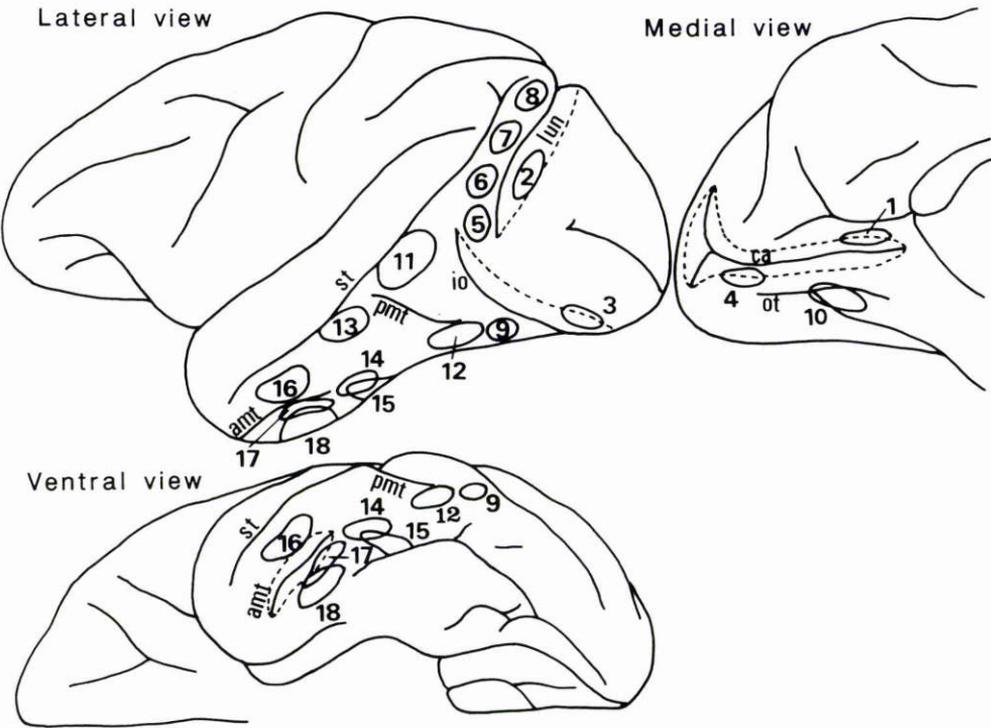


図2 視覚前野, 下部側頭葉への HRP 注入部位. 1~4は V2領域, 5~10は V4領域, 11, 12は TEO 領域, 13~18は TE 領域に相当する. st: 上側頭溝, lun: 月状溝, io: 下後頭溝, amnt: 前中側頭溝, pmt: 後中側頭溝, cal: 鳥距溝, ot: 後頭側頭溝, lun と io の点線は脳溝の展開を示す.

は, 上丘外側は下視野, 内側は上視野, 吻側は中心視野, 尾側は周辺視野に対応し, 視野部位局在再現図が Cynader & Berman²²⁾により報告されている.

III 結果

本研究では, TE 腹側部注入例の 2 例以外のすべて

の例で上丘に順行性標識を認めたが、逆行性標識細胞はすべての例で認められなかった。以下に、各皮質領野注入の結果について述べる。

1. V2注入例

V2における注入部位は、鳥距溝背側壁浅部 (Case 1)、月状溝腹側後壁 (Case 2)、下後頭溝背側壁 (Case 3)、鳥距溝腹側壁浅部 (Case 4) の4部位で、いずれも意図した範囲内におさまっていた(図2)。これらの注入部位は Gattass & Gross¹⁷⁾のV2における視野再現図から判断すると、Case 1は下視野周辺対応域(40°~60°)、Case 2は下視野中心対応域(0.5°~3°)、Case 3は上視野中心対応域(2°~4°)、Case 4は上視野周辺対応域(15°~25°)に対応した(図4)。

V2注入例での上丘の順行性標識の分布は、図4に示すように、いずれの例でも局限しており、Case 1では上丘後外側周辺部に、Case 2では上丘外側半の内側中央部に、Case 3は上丘内側半の外側中央部に、Case 4

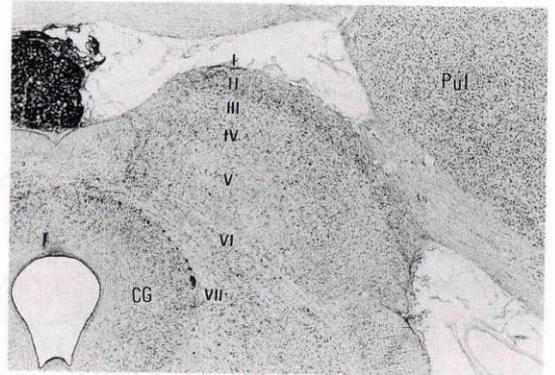


図3 上丘の層構造(アカゲザル、30μmのセロイジン包埋切片)チオニン染色、×17.5。I: 縁帯層 Stratum zonale, II: 浅灰白層 Stratum griseum superficial, III: 視神経層 Stratum opticum, IV: 中間灰白層 Stratum griseum intermediale, V: 中間灰白層 Stratum album mediale, VI: 深灰白層 Stratum griseum profundum, VII: 深灰白層 Stratum album profundum, CG: 中心灰白質 Pul: 視床枕

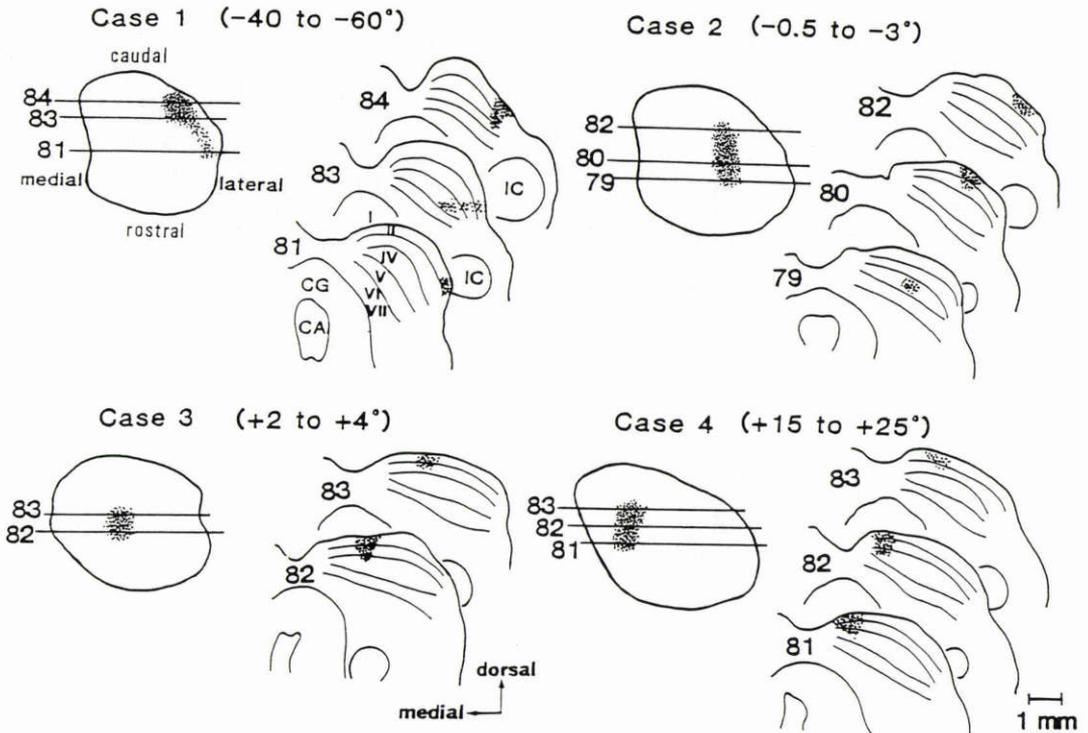


図4 V2注入例における上丘の順行性標識の分布。カッコ内の数字は注入部位の視野対応域を表す。(- : 下視野, + : 上視野) 左図は前額断切片より作成した上丘展開図の終末分布を示す。横棒は右図の切片レベルを示し、左の数字は切片番号を表す。右図は上丘の終末標識を示す前額断切片でローマ数字は層を示す。下視野対応域注入例は上丘外側部に、上視野対応域注入例は上丘内側部に、中心視野対応域注入例は上丘中央部に標識が認められた。

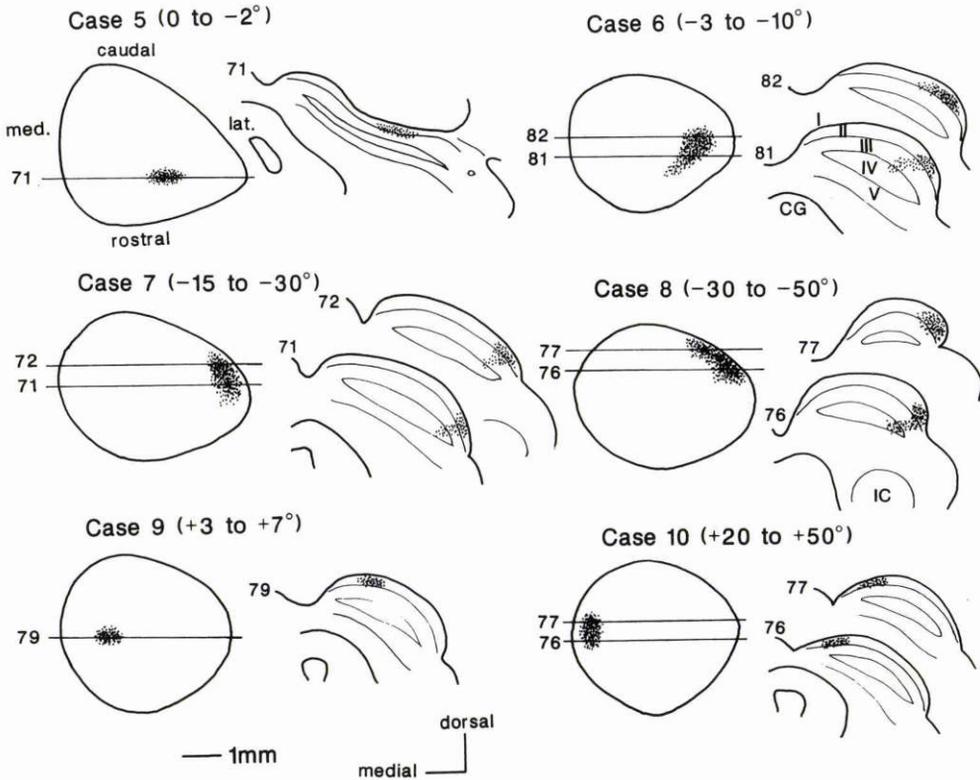


図5 V4注入例における上丘の順行性標識の分布。表示は図4に同じ、月状回の4領域注入例 (Case 5~8) では注入部位が腹側部から背側部に移動するにつれて、標識は上丘吻側部の中央部から尾側部外側に変化して分布した。

は上丘後内側周辺部に認められた。この結果は、V2から上丘投射には部位局在対応関係が存在することを示す。上丘での分布域をCynaderら²²⁾の上丘視野再現図に照し合わせると、その視野対応はよく一致していた(図7)。

終末標識は、全例でII, III層に密に分布し、またIV層にも粗な分布が認められた。浅層および深層の標識はほぼ同じ範囲に分布した。

2. V4注入例

V4への注入は、月状前回の異なる4部位 (Case 5~8)、下後頭回 (Case 9)、舌状回 (Case 10) の合計6部位である (図2)。Case 10では注入域が意図した部位より大きくV2, V3にも一部かかっていたが、その他の注入部位は意図した範囲内であった。これらの注入部位はGattassら¹⁸⁾のV4における視野再現図から判断すると、下視野対応域であるCase 5は(0~2°)、Case 6は(3°~10°)、Case 7は(15°~30°)、Case 8は(30°~50°)に対応し、Case 9は上視野中心対応域(3°

~7°)、Case 10は上視野周辺対応域(20°~50°)に対応した(図5)。

V4注入例での順行性標識は図5で示すように、いずれの例でも限局した分布を示し、下視野対応域である月状前回の4部位注入例 (Case 5~8) では、注入部位が腹側部から背側部に移動するにつれて、標識は上丘吻側部の中央部から尾側部外側に変化して分布した。上視野中心対応域の下後頭回注入例 (Case 9) では上丘内側半の外側中央部に、上視野周辺対応域の舌状回注入例 (Case 10) では上丘内側周辺部に分布した。この結果は、注入部位と分布域との間に部位局在対応関係が存在することを示す。上丘での分布域をCynaderら²²⁾の上丘視野再現図に照し合わせると、その視野対応はよく一致した(図7)。

層分布では、月状前回の3例 (Case 6, 7, 8) でII~IV層かけて分布が認められ、浅層および深層への分布はほぼ同じ範囲であった。月状前回腹側部注入例 (Case 5)、下後頭回注入例 (Case 9)、舌状回注入例

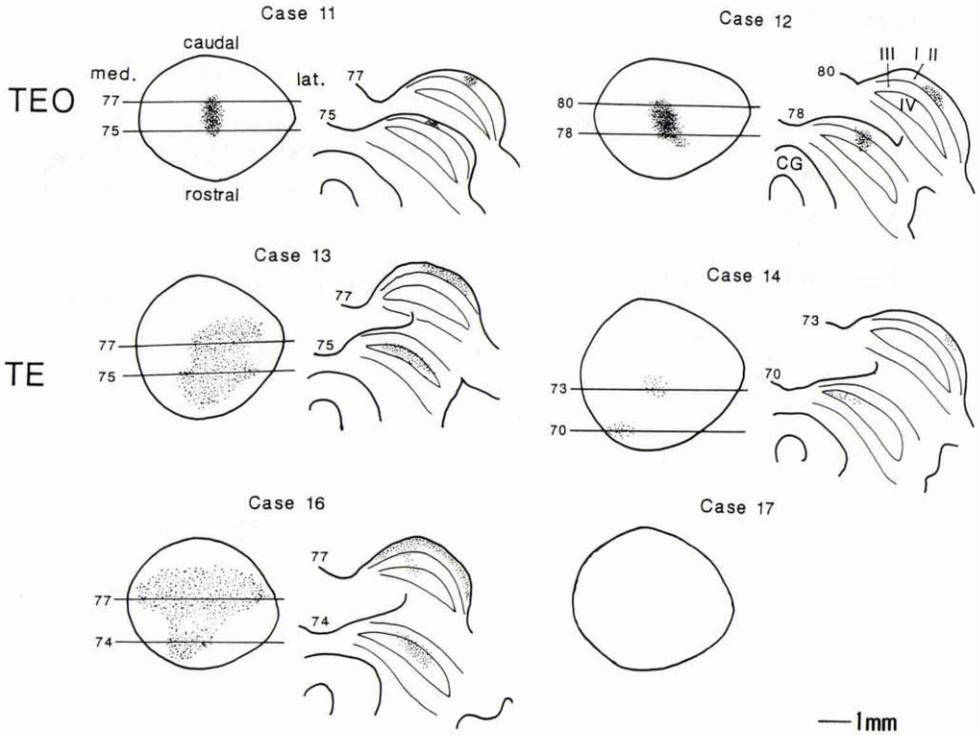


図6 TEO, TE 背側部, TE 腹側部注入例における上丘の順行性標識の分布. 表示は図4に同じ. TEO では, 背側部, 腹側部どちらの注入例でも上丘中央部に限局した分布を示したが, TE では, 背側部と腹側部注入例で上丘投射の違いを認めた. TE 背側部から上丘への投射は強いのに対して, TE 腹側部から上丘への投射は弱く, 特に, TE 前半部から上丘への投射は認められなかった.

(Case 10) ではII層にのみ標識が認められ, IV層での標識は認められなかった(図5).

3. TEO 注入例

TEO の意図した注入部位は, 後中側頭溝を境にその背側部と腹側部である. 腹側部注入例(Case 12)では注入域の一部がV4領域にわずかに広がっていたが, Case 11は意図した範囲内におさまっていた(図2). 図6に示すように, TEO 注入例では背側部, 腹側部どちらの注入例でも上丘中央部に限局して分布し, 明らかな部位局在対関係は認められなかった. 層分布では背側部注入例(Case 11)ではII層のみに分布したが, 腹側部注入例(Case 12)では主にII層ではあるが, III層にも分布が認められた. TEO 注入例ではいずれの例でも深層には標識は認められなかった.

4. TE 背側部注入例

意図した注入部位は, 後中側頭溝の前端部から前中側頭溝の前端部までの背側部である. Case 13は背側部の後半部に, Case 16は前半部に WGA-HRP を注入し

たが, それらは意図した範囲内におさまっていた(図2). 図6に示すように, TE 背側部注入例(Case 13, 16)では, 2例とも, 上丘の広範な領域に標識分布を認め, 明らかな部位局在対関係は示さなかった. 標識分布は, Case 13では吻側2/3の大半を占め, Case 16では吻側3/4の内側から外側にかけて広範囲に認められた. 終末標識は, II層からIV層にかけて分布し, 特に上丘吻側部では深層(IV層)に, 上丘中央部から後半部にかけて浅層(II, III層)に分布した. また, 深層(IV層)における標識は視覚前野のものに比べ強かった.

5. TE 腹側部注入例

意図した注入部位は, 後中側頭溝の前端部から前中側頭溝の前端部までの腹側部で, Case 14, 15は腹側部の後半部に, Case 17, 18は前半部に WGA-HRP を注入し, それらはすべて意図した範囲内におさまっていた(図2). 図6に示すように, 後半部注入例(Case 14, 15)では, 極めて粗な限局した分布を示した. 前半部

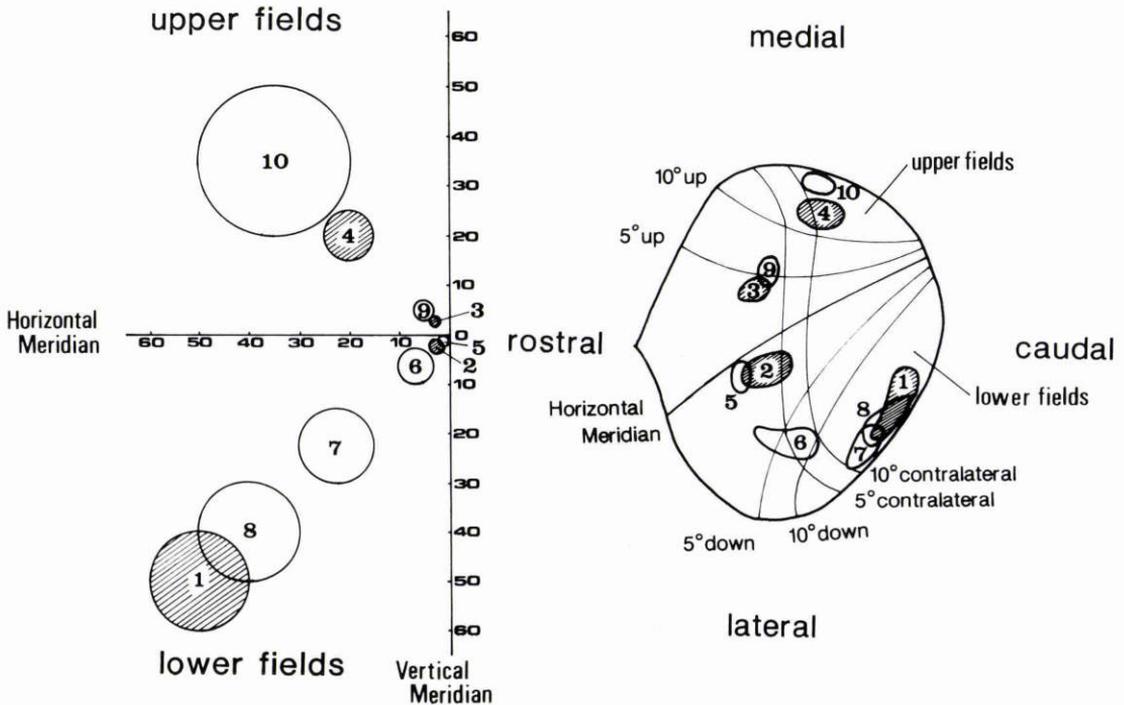


図7 V2, V4注入例における上丘の視野再現模式図. 左図はV2, V4注入部位の視野再現域を示す. 右図はCynader & Berman²²⁾より引用した上丘視野地図に, 本研究結果による標識分布を模式的に加えた. 数字はCase番号, 白抜きはV4注入例, 斜線はV2注入例を示す.

注入例では, 2例(Case 17, 18)ともに順行性標識が全く認められなかった. 後半部注入例の終末標識は, Case 14ではII層からIV層にかけて粗な分布が認められたが, 注入部位がCase 14に比べより腹側部に位置するCase 15ではIV層のみの粗な分布が認められた.

IV 考 按

サルの大脳皮質野から上丘への投射は存在するが, 上丘から視覚皮質野への投射は存在しないという事は, 変性法²³⁾²⁴⁾や上丘へのHRP注入による皮質での逆行性標識の同定¹¹⁾などにより, 報告されている. 本研究結果は, 従来の知見を確認すると共に, さらに, 大脳皮質視覚連合野の各細分野からの上丘投射様式が互いに異なることを明らかにした.

本研究における第一知見は, より高次の機能に関する領野(TE背側部)ほど, 上丘との部位局在対応関係が不明確になるという所見である. V2とV4は, それぞれV1(第一次視覚野), V2から視野局在的対応のある投射¹⁷⁾²⁵⁾を受け, 明確な視野局在性を持っている. 一

方, 上丘も整然とした視野地図を持っている²²⁾. 図7の左図はV2, V4におけるHRP注入部位の視野対応域を模式的に視野地図に投影したものである. 右図は上丘における神経投射終末部の視野再現図である. 図からもわかるように, V2, V4の投射起始部位と上丘における投射終末部位とはその視野対応関係において, 明確に一致している. V2, V4は視対象の特徴抽出に関与する¹²⁾. V2, V4から上丘への投射系は, 視対象の中心窩からの偏心度とその方向に応じて, その対象への視線を安定させる役割を果していると考えられる. これに対し, 形態視覚に関与する¹⁴⁾¹⁵⁾TEOから上丘への投射では, 投射起始部位と終末部位とは明確な部位局在対応関係を示さず, 主として, 上丘の中心視野再現部にのみ投射している(図6). 精度の高い形態視覚は, 中心視によって成立する. このTEOから上丘への投射系は, 中心視(fixation)に関与し, 眼球運動の安定化や知覚像の安定化に関与しているものと考えられる. TE背側部から上丘への投射では, 部位局在対応関係は消失し, 中心視野対応域を含む上丘の広範な視野

再現域に投射している(図6)。下部側頭葉皮質のニューロンは、中心視野を含む広い受容野を持つという生理学的知見²⁶⁾からみて、上丘の広範な視野再現域に投射を認めた本解剖学的知見は生理学的知見に矛盾するものではない、また部位局在対応関係が消失していることは、下部側頭葉皮質では視対象が視空間のど

の部位に位置しても同様に受容されるという機能²⁷⁾を反映していると考えられる。

第二の知見は、TE 腹側部から上丘への投射は散在的であるという予期しない結果である。特に、TE 腹側部の前半部から上丘への投射が存在しないという所見は、従来の報告所見からは予想し得ない所見であった。しかし、この所見はこれらの注入例での HRP の吸収不良や、脳切片の反応過程の不良などによるアーチファクトではない。例えば、これらの例での海馬における順行性および逆行性標識は、TE 背側部注入例での標識よりもはるかに密集的であったからである(未発表資料)。また従来の研究報告¹¹⁾では、下部側頭葉皮質から上丘への投射の存在は報告されているが、その起始部位と範囲を明確には報告されていないので、本知見が従来の所見と矛盾しているとは一概には言えない。近年、TE 背側部と腹側部は機能的²⁸⁾にも形態的²⁹⁾にも異なった独立領野であることが示されており、本知見は上記見解と一致するものである。以上をまとめると、視対象の特徴抽出に關与する V2, V4 から上丘への投射は部位局在対応を示すが、認識に關与している TE 背側部から上丘への投射では、部位局在対応関係が失われ、さらに高次の視記憶に關与する TE 腹側部から上丘への投射は存在しないという解剖学的統御様式を示していると言える。

第三の知見は、上丘浅層は V2, V4, TEO からより強く投射しているのに対して、上丘深層は TE 背側部からより強く投射している結果である。表1は視覚系皮質の各領野から上丘への投射の密度を比較したものである。V2, V4, TEO から上丘浅層への投射は強いが、TE からの投射は弱い。上丘深層は、TE 背側部から、V2, V4 に比べ、より強く投射を受ける。従来の報告例で、下部側頭葉皮質から上丘への投射の分布と密度について一致をみなかったのは、変性法での下部側頭葉皮質内の摘除域の差異、HRP 法での上丘注入層の差異に基づくものであることが本研究所見により説明できる。TE 背側部から上丘深層への投射は2例

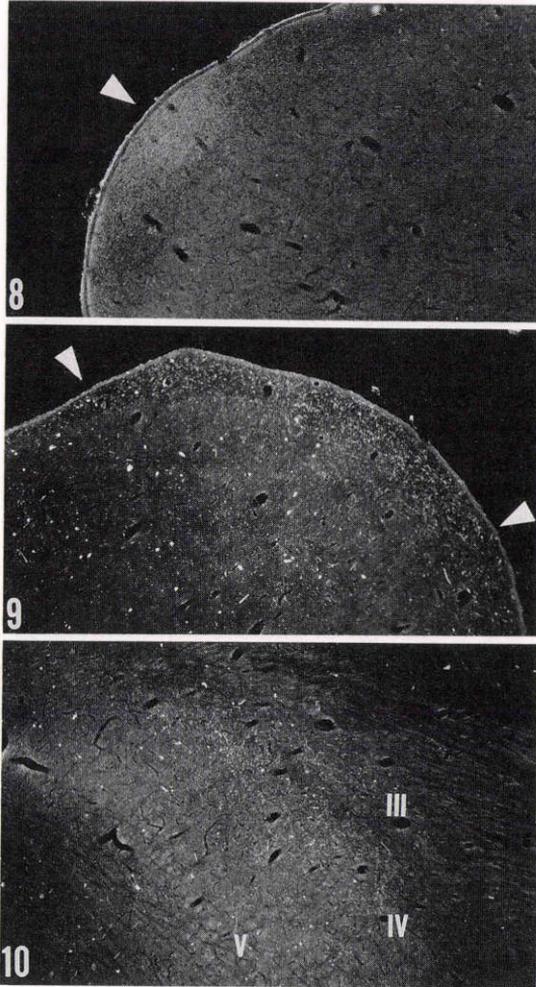


図8 V4注入例(Case 6)における上丘浅層の順行性標識を示す暗視野写真。矢印は標識の分布範囲を示す。終末標識はII層に密に見られ、限局した分布を示していた。中性赤染色, ×35

図9 TE背側部注入例における上丘浅層の順行性標識を示す暗視野写真(図5, Case 16の切片番号77に対応する)矢印は標識の分布範囲を示す。中性赤染色, ×35

図10 TE背側部注入例における上丘深層(IV層)の順行性標識を示す暗視野写真(図5, Case 13の切片番号75に対応する)中性赤染色, ×35

表 1

SC layers	Density of terminals of cortico-tectal projections				
	Cortical areas				
	V2	V4	TEO	TEd	TEv
SC-s	+++	+++	+++	++	-
SC-d	+	+	-	++	-

notes; SC-s: superficial layers of superior colliculus SC-d: deep layer of superior colliculus TEd: dorsal region of TE TEv: ventral region of TE
+++ : dense ++ : moderate + : sparse - : absence

(Case 13, 16)とも上丘吻側中央部に比較的限局しており、部位局在対応関係を認めなかった。上丘深層が視誘導性眼球運動に関与する¹¹⁻¹³⁾ことは知られているが、この機能に関する深い前頭眼野が上丘深層との投射関係において部位局在対応関係²⁰⁾を有することから、TE背側部から上丘深層への投射は視誘導性眼球運動の起動に関与するものではなく、形態視成立のための眼球運動の抑制に関するものと推定される。

本研究により、上丘は視覚連合野V2, V4, TEO, TE背側部から投射を受けており、しかも、それらの投射の特徴は互いに異なっていることが知り得た。これらの皮質各領野からの多重制御により、眼球運動を制御し、視対象の精度の高い形態視を達成させていると考えられる。上丘から視覚系皮質への直接的投射の存在は証明されておらず、視床枕を介して間接的に出力していると考えられている。形態視過程に関した眼球運動制御、すなわち視覚性定位や視誘導性眼球運動の安定化は、上丘—視床枕—視覚皮質野—上丘を結ぶループの循環によって営なまれ、精度の高い形態視(視覚、認知)が成立するものであろう。

文 献

- 1) **Wurtz RH, Albano JE**: Visual-motor function of the primate superior colliculus. *Ann Rev Neurosci* 3: 180—226, 1980.
- 2) **Albano JE, Mishkin M, Westbrook LE, et al**: Visuomotor deficits following ablation of monkey superior colliculus. *J Neurophysiol* 48: 338—351, 1982.
- 3) **Albano JE, Wurtz RH**: Deficits in eye position following ablation of monkey superior colliculus, pretectum, and posterior-medial thalamus. *J Neurophysiol* 48: 318—337, 1982.
- 4) **Harting JK, Hall WC, Diamond IT, et al**: Anterograde degeneration study of the superior colliculus in *Tupaia glis*: Evidence for a subdivision between superficial and deep layers. *J Comp Neurol* 148: 361—386, 1973.
- 5) **Wilson ME, Toyne MJ**: Retino-tectal and cortico-tectal projections in *MACACA MULTATTA*. *Brain Res* 24: 395—406, 1970.
- 6) **Cowey A, Perry VH**: The projection of the fovea to the superior colliculus in rhesus monkeys. *Neuroscience* 5: 53—61, 1980.
- 7) **Harting JK, Huerta MF, Frankfurter AJ, et al**: Ascending pathways from the monkey superior colliculus: An autoradiographic analysis. *J Comp Neurol* 192: 853—882, 1980.
- 8) **Benevento LA, Fallon JH**: The ascending projections of the superior colliculus in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *J Comp Neurol* 160: 339—362, 1975.
- 9) **Benevento LA, Standage GP**: The organization of projections of the retinorecipient and nonretinorecipient nuclei of the pretectal complex and layers of the superior colliculus to the lateral pulvinar and medial pulvinar in the macaque monkey. *J Comp Neurol* 217: 307—336, 1983.
- 10) **Lin CS, Kaas JH**: The inferior pulvinar complex in owl monkeys: Architectonic subdivisions and patterns of input from the superior colliculus and subdivisions of visual cortex. *J Comp Neurol* 187: 655—678, 1979.
- 11) **Fries W**: Cortical projections to the superior colliculus in the macaque monkey: A retrograde study using horseradish peroxidase. *J Comp Neurol* 230: 55—76, 1984.
- 12) **Zeki SM**: Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey. *Nature (Lond)* 274: 423—428, 1978.
- 13) **van Essen DC, Maunsell JHR, Bixby JL**: The middle temporal visual area in the macaque: Myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization. *J Comp Neurol* 199: 293—326, 1981.
- 14) **Iwai E, Mishkin M**: Extrastriate visual focus in monkeys: Two visual foci in the temporal lobe of monkeys. in *Neurophysiological Basis of Learning and Behavior*. Yoshii N, Buchwald NA (eds): Osaka, Osaka Univ Press, 23—33, 1968.
- 15) **Iwai E**: Neuro-psychological basis of pattern vision in macaque monkeys. *Vision Res* 25: 425—439, 1984.
- 16) **Mesulam MM**: Tetramethyl benzidine of horseradish peroxidase neurohistochemistry: A non-carcinogenic blue reaction product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J Histochemistry and Cytochemistry* 26: 106—117, 1978.
- 17) **Gattass R, Gross CG, Sandell JH**: Visual topography of V2 in the Macaque. *J Comp Neurol* 201: 519—539, 1981.
- 18) **Gattass R, Sousa APB, Covey E**: Cortical visual areas of the macaque: Possible substrates for pattern recognition mechanisms. in Chagas C, Gattass R, Gross C (eds): *Pattern Recognition Mechanisms*. Exp Brain Res Suppl 11, Berlin, Springer-Verlag, 1—20, 1985.
- 19) **Bonin VG, Bailey P**: The Neocortex of

- Macaca Mulatta. Urbana Illinois, Univ of Illinois Press, 1947.
- 20) **Iwai E, Yukie S, Suyama H, et al:** Amygdalar connections with middle and inferior temporal gyri of the monkey. *Neurosci Let* 83: 25—29, 1987.
 - 21) **Schiller PH, Stryker MS, Cynader M, et al:** Response characteristics of single cells in the monkey superior colliculus following ablation or cooling of visual cortex. *J Neurophysiol* 37: 181—194, 1974.
 - 22) **Cynader M, Berman N:** Receptive-field organization of monkey superior colliculus. *J Neurophysiol* 35: 187—201, 1972.
 - 23) **Whitlock DG, Nauta WJH:** Subcortical projections from the temporal neocortex in MACACA MULATTA. *J Comp Neurol* 106: 183—212, 1956.
 - 24) **Kuypers HGJM, Lawrence DG:** Cortical projections to the red nucleus and the brain stem in the rhesus monkey. *Brain Res* 4: 151—188, 1967.
 - 25) **靱負正雄:** 視覚連合野の神経解剖学(上)視覚前野の視覚入力系. *Medical Way* 2: 117—122, 1985.
 - 26) **Desimone R, Gross CG:** Visual area in the temporal cortex of the macaque. *Brain Res* 178: 363—380, 1979.
 - 27) **Gross CG, Miskin M:** The neural basis of stimulus equivalence across retinal translation. in Harnad S, Doty R, Jaynes J et al (eds): *Lateralization in the Nervous System*. New York, Academic Press, 109—122, 1977.
 - 28) **Horel JA, Keating EG, Misantone LJ:** Partial Kluver-Bucy syndrome produced by destroying temporal neocortex or amygdala. *Brain Res* 94: 347—359, 1975.
 - 29) **Komatsu H, Suzuki H:** Projections from the functional subdivision of the frontal eye field to the superior colliculus in the monkey. *Brain Res* 327: 324—327, 1985.
-