

解 説

運動視の生理学—MT 野について—

阿 山 み よ し

脳機能研究所 T213 川崎市高津区坂戸 3-2-1 KSP 東棟 212

(1992年6月16日受理)

Physiology of Visual Motion—Middle Temporal Visual Area (MT) of the Macaque Monkey—

Miyoshi AYAMA

Brain Functions Laboratory, 3-2-1, Sakado, Takatsu-ku, Kawasaki 213

1. は じ め に

霊長類の視覚情報処理の主経路は、網膜から外側膝状体 (LGN), 視覚一次野 (V1), 視覚前野を経て視覚連合野へ至る経路である。この経路において、運動視に最も深く関与していると考えられているのは、視覚前野の MT 野である。ここではサルの MT 野について、まず視覚性皮質階層構造におけるその機能的位置付けを行い、次に MT 野の視覚構造およびニューロンの応答特性について解説する。

2. 視覚経路と視覚性皮質の階層構造

マカクサルの視覚経路においては、視覚前野の V2 までは機能の異なる二つの経路が解剖学的にもかなり独立性を保って存在していることが知られている。一つは網膜神経節細胞の X 細胞を起源とし、LGN 小細胞層 (parvocellular layers) → V1 の 4C_β 層 → V1 の 2・3 層の CO (チトクロム酸オキシダーゼ) ブロック → V2 の 2・3 層の CO 狹帯 → V4 という経路で P-stream と呼ばれており、パターンの色や空間的コントラストの情報伝達経路である。もうひとつは、網膜神経節細胞の Y 細胞を起源とし、LGN 大細胞層 (magnocellular layers) → V1 の 4C_α 層 → V1 の 4B 層 → 直接 MT 野へ、または V2 の 2・3 層の CO 広帯を経て MT 野へ入力する経路で、M-stream と呼ばれ、動きに伴うパターンの時間的变化や両眼視差の情報伝達経路である¹⁻³。

さらに V1 から始まる視覚皮質路についてもおおまかにいって形態視系と空間視系の二つに分かれると考え

られている⁴。それについて述べる前に視覚性皮質の階層構造について簡単に触れておく。近年大脳生理学の分野では、解剖学的、神経生理学的、また行動学的研究の蓄積により視覚性皮質が多くの領野（最近の総説によれば 32 領野）に分化されることが示されている⁵。これらの領野の間には、視覚情報処理という観点から見て、下位レベル（例えば刺激のエッジや on-off を処理する）の領野から上位レベル（特定の形態や物体相互の空間的位置の分析をする）の領野に至る階層構造があり、下位から上位へ、また上位から下位レベルへの神経投射様式には大脳皮質の 6 層構造における起始細胞層と終末分布層に関して特定のパターンが見られることが知られている⁶。図 1 は V1 から始まる視覚性皮質の主要な領野と領野間の神経線維連絡およびそれらの階層性（左ほど上位レベル）を示したものである⁷。直線は中心視野および周辺視野対応領域両方の、破線は周辺視野対応領域（中心窓から約 20° 以上）のみの神経線維投射があることを示している。V1 から V4 を経て下部側頭葉の TEO 野・TE 野へ向かう経路はパターンや色の情報処理に関与する形態視系である。それに対して V1・V2 から下頭頂小葉の PG 野に向かう経路は外空間における物体相互の空間的情報処理に関与するので空間視系といわれている。MT 野はこちらの系に属し、V1 から PG 野への中継領野の一つである。V4 は前述の P-stream から入力を受け、MT 野は M-stream から入力を受けているが、視覚皮質路における形態視系と空間視系のいくつかの領野間には相互の神経連絡があり、これら二つの系は互いに独立というわけではない⁸。

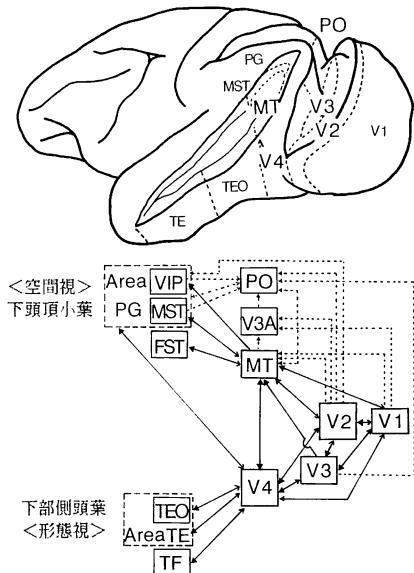


図1 視覚性皮質の主な領野と領野間の神経線維投射系(文献7)より改変). 上はマカクサル大脳外側面図で、V2・V3を示すために月状溝を、POを示すために頭頂間溝を、MT・MSTを示すために上側頭溝を開いて図示している。下は視覚性皮質の領野間の神経線維連絡で、直線は中心および周辺視野両方の投射関係を、点線は周辺視野のみの投射関係を示している。右から左へいくにつれて、視覚性皮質の階層構造における位置が上位になっている。

PG野を摘除すると、图形や色弁別は障害されないのに対して、ひもでつられて揺れている干しうどうをうまく摑めないと物体間の距離の判定に障害ができる。そこでPG野は外空間視の中枢と考えられている。MT野からは背側に隣接するMST野や上側頭溝溝底で前側に隣接するFST野に視覚情報が伝達されているが、このうちMST野は下頭頂小葉PG野への主要な入力領野である。MST野では回転や縮小・拡大等MT野より高次の運動選択性を示すニューロンが現れ、下頭頂小葉においても3次元空間における複雑な運動に応答するニューロンが見いだされている。これらの知見から、MT野は大脳において視覚刺激の3次元的な動きを処理し始める最初の領野であり、基本的な運動情報を上位領野に伝達することにより、動的および静的物体の混在する外空間に対して把握行動など積極的行動の正確な表出に役立っていると考えられている。

3. 位置および視野構造

MT野は図2に示すように上側頭溝(superior temporal sulcus; 以下STS)の後壁から溝底にかけて存在している。MT野は髓鞘が発達しており髓鞘染色をすると濃く染まるので解剖学的に同定されやすい。良く知られているようにV1と網膜との間には明瞭な局所部位対応関係があり、V1では対側半視野がほぼ完全に再現されている⁹。視覚前野のV2, V3, V4そしてMT野においてもV1ほど精密ではないが対側半視野を再現する視野構造がある¹⁰⁻¹³。図2にMT野の視野対応構造の模式図を示す¹⁴。MT野の受容野はV1に比べて大きく、視野内の同じ場所についていと受容野の直径は約6倍に拡大している。STS内でMT野に隣接する上位領野MST野はMT野に比べてさらに受容野が大きくなり、同側半視野をも含む両側性の受容野が存在し、MT野までの領野と異なってくる。

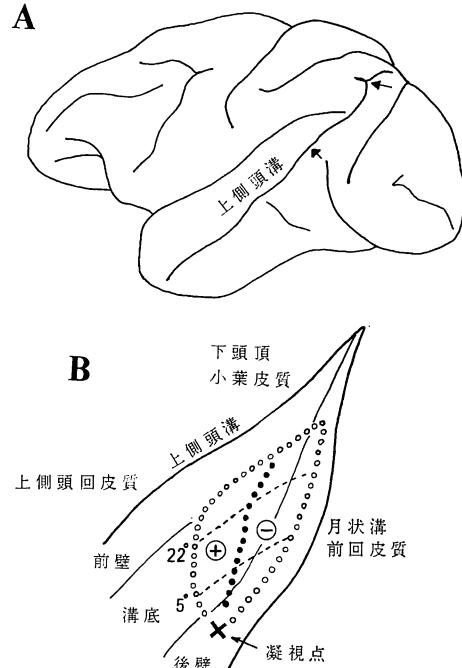
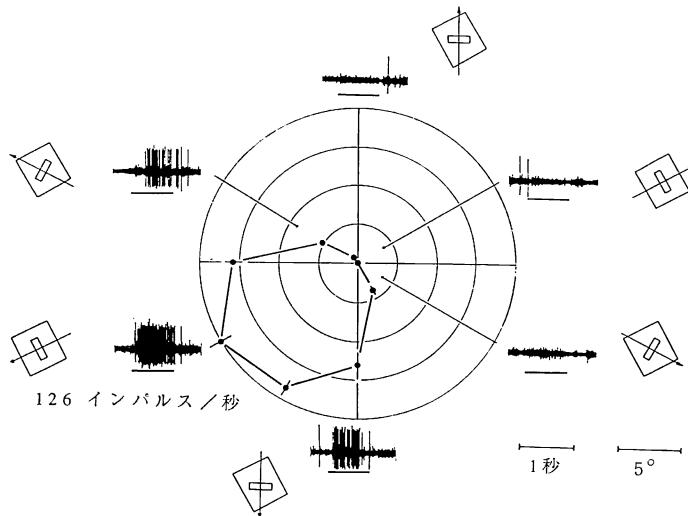


図2 MT野の位置と視野構造(文献14)より改変). A: MT野は上側頭溝の後半部にある(おおよその位置を矢印で示した)。B: 上側頭溝内のMT野の位置と視野構造の模式図。○は垂直視野経線、●は水平視野経線、×は凝視点を示す。+は上視野、-は下視野を表す。図中の視野対応の数値はあくまでも参考値である。

poral sulcus; 以下STS)の後壁から溝底にかけて存在している。MT野は髓鞘が発達しており髓鞘染色をすると濃く染まるので解剖学的に同定されやすい。良く知られているようにV1と網膜との間には明瞭な局所部位対応関係があり、V1では対側半視野がほぼ完全に再現されている⁹。視覚前野のV2, V3, V4そしてMT野においてもV1ほど精密ではないが対側半視野を再現する視野構造がある¹⁰⁻¹³。図2にMT野の視野対応構造の模式図を示す¹⁴。MT野の受容野はV1に比べて大きく、視野内の同じ場所についていと受容野の直径は約6倍に拡大している。STS内でMT野に隣接する上位領野MST野はMT野に比べてさらに受容野が大きくなり、同側半視野をも含む両側性の受容野が存在し、MT野までの領野と異なってくる。

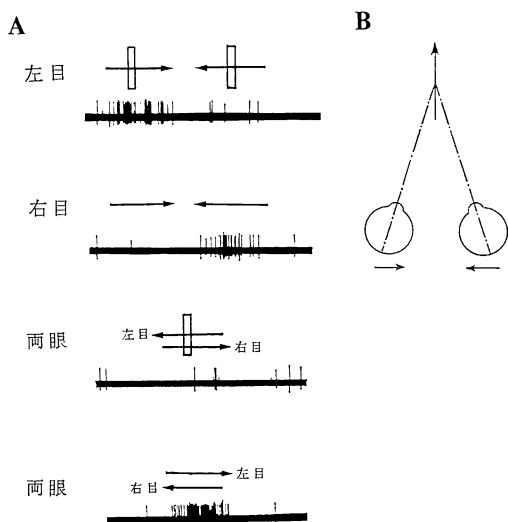
4. ニューロンの応答特性

視覚性皮質のニューロンには一般的に動的視覚刺激に応答するものが多い。MT野が運動視に深く関与してい

図 3 運動方向選択性ニューロン¹⁵⁾

る領野といわれるのは動的視覚刺激の運動方向およびその速さに対する選択性を示すニューロンが多いからである。V1 では記録したニューロンのうち、約 48% が運動方向選択性を示すが、MT 野では運動方向選択性ニューロンの比率は約 80% である^{15,16)}。V1 の 4B 層には刺激の運動方向選択性を持つニューロンが多く存在するが、それらの多くは同時にスリット方位選択性または眼優位性を持ち、方位と運動方向は常に直交している。これに対して MT 野では刺激の最適方位と最適運動方向は必ずしも直交しておらずいろいろな角度を成すものがある。図 3 に運動方向選択性ニューロンの一例を示す¹⁵⁾。また多くの MT 野ニューロンは両眼からほぼ等しい入力を受けており、それらの多くは両眼からの入力刺激に特定の視差があると応答が増大する視差選択性を有する¹⁷⁾。両眼視差は奥行き知覚の静的手がかりの一つであるが、奥行き知覚の動的手がかりとしては運動視差がある。MT 野には運動視差に関する細胞も見つかっている。図 4 には左右眼での運動方向選択性が異なるニューロンの応答を示す¹⁸⁾。このニューロンは図 4 B に示すように物体が自分から遠ざかる運動に特異的に反応することになる。

MT 野と V1 のニューロンの運動刺激に対する応答の相違を示した面白い実験がある。Movshon らは図 5 A のように異なる方向へ動く正弦波パターンを重ねあわせてプレド (plaid) と呼ばれる格子パターンを用いた²⁰⁾。このときプレドパターンは、構成要素である a と b のベクトル和である c の方向に動いて見える。彼らは V1

図 4 動的視差に応答するニューロン¹⁸⁾。A：左眼で右向き、右眼で左向きの最適運動方向を持つ MT 野ニューロン。B：物体が遠ざかる時の運動視差。A のニューロンの最適刺激は物体の奥行き方向の運動に対応している。

と MT 野のニューロンにおいて、単なる正弦波パターンとプレドパターンに対する運動方向選択性を調べた。その結果、V1 では図 5 B のように正弦波パターンに対しては最適方向をピークとする鋭い方向選択性を示し、プレドパターンに対しては構成要素である正弦波パターン各々の運動方向に対して応答のピークが二つ現れた。図 5 B はネコの 17 野ニューロンの結果であるが、マカ

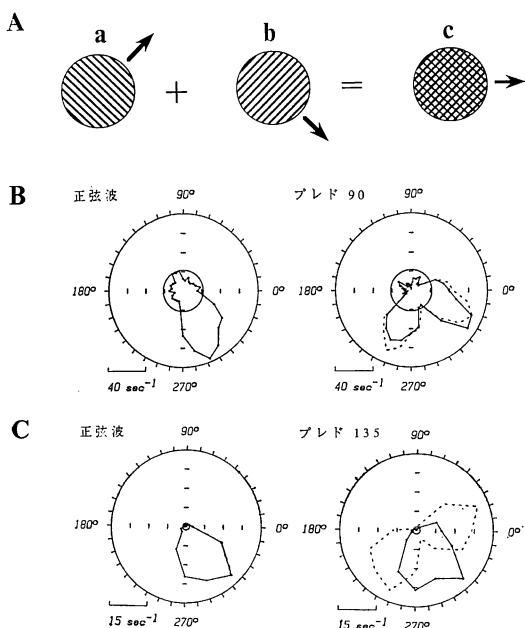


図 5 V1 と MT 野ニューロンの応答の相違²⁰⁾.
A: 正弦波を重ねてpredomパターンを生成する.
B: V1 ニューロンの応答(これはネコの 17 野細胞).
C: サルの MT 野ニューロンの応答.

クサルのV1ニューロンでも同様の結果が得られたといふ。これに対していくつかのMT野ニューロンは図5Cのようにpredomパターンの場合でも、正弦波パターンと同様にパターン全体の運動方向に单一のピークを示した。すなわち、V1では与えられた刺激全体ではなく、それを構成する要素の運動が処理されているのに対して、MT野では刺激全体の運動が検出されていると考えられる。

MT野では、興奮性受容野内に限局した刺激を適方向に動かすと応答するが、興奮性受容野の周辺領域で同じ

刺激を同方向に動かすと応答が減少するニューロンが見つかっている^{16,19)}。すなわち興奮性受容野の周りに抑制性周辺野を持つニューロンで、図6の細胞1はそのようなニューロンの代表例である¹⁶⁾。MT野のニューロンには図6の細胞2のように抑制性周辺野を持たないニューロンもある。図6の刺激のように、興奮性受容野周辺領域でドットパターンを興奮性受容野内と同方向に動かした場合の周辺野の抑制の度合は、細胞2のような影響なしのものから細胞1のようなほぼ完全な抑制のものまで連続的に分布している。さらに、周辺領域の刺激を逆方向に動かすと、興奮性受容野内のみでの最適方向運動刺激に対する応答と同じ程度もしくはそれよりも大きい応答を示すニューロンも記録細胞の10%ほど存在する¹⁶⁾。これらの抑制性周辺野を持つニューロンは、背景に対する物体運動の知覚に関与していると考えられている。

MT野ニューロンの運動方向選択性がV1に起因するのかを調べた研究がある。Rodmanらは、V1を摘除した後にMT野のニューロンについて、視覚応答性、運動方向選択性、眼優位性などを調べた²¹⁾。その結果、V1の摘除域の視野範囲内に受容野を持つMTニューロンのうち約3分の1は光に応答しなくなった。しかし残り3分の2のMTニューロンでは視覚応答性が保持され、そのうちの多くは運動方向選択性が保たれており、しかも受容野の大きさや位置も変らなかった。すなわちMT野ニューロンの運動方向選択性については、V1からの入力に依存する細胞ばかりでなく他の入力経路に依存する細胞も存在することになる。他の経路としては、例えば膝状体外視覚路の一つである網膜から上丘・視床枕を経てMT野へ至る経路等が考えられる²¹⁾。

5. 追跡眼球運動

動く視標を目で追いかける運動は追跡眼球運動と呼ば

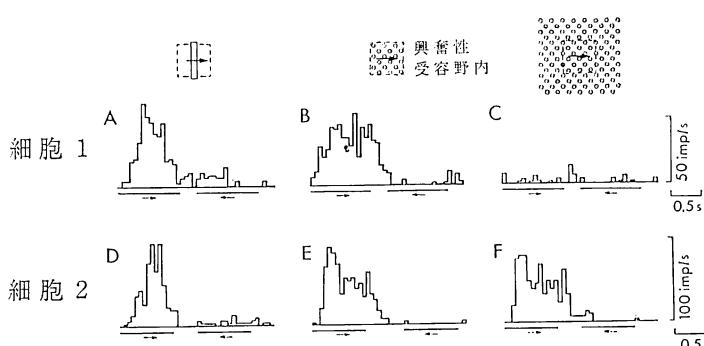


図 6 興奮性受容野周辺に刺激があるときの MT 野ニューロンの応答¹⁶⁾

れるが、MT 野のニューロンには追跡眼球運動中に活動するものが見つかっている。Newsome らは、MT 野へのイボテン酸注入による局所破壊により追跡眼球運動が障害されることを示した²²⁾。彼らの実験では、まず視野中心に視標が呈示され、サルはそれを固視している。ある時刻に固視点は消え同時に別の視標が水平軸上の適当な位置に現れて視野中心に向って（または反対方向に）動き出し、サルはその動的視標に対して追跡眼球運動を行う。測定結果の一例を図 7 に示す。動的視標が破壊部位に対応する視野領域に現れた場合、動的視標を追跡し始めるときのサッケードが視標の位置まで至らず、さらに視標が破壊部位対応視野内を動いている間は追跡速度が視標速度に比べて遅い。図 7 の例では大体 200~400 ms の間である。それ以降は正常な追跡眼球運動に戻っているが、これは視標が破壊部位対応視野外に出たことによると考えられる。MT 野破壊部位対応視野以外の位置にある動的視標へのサッケード、および破壊部位対応視野内に呈示された静的視標へのサッケードは障害されない。したがって、視標への正確なサッケードおよび視

標位置の把握に異常が生じたのではなく、視標速度を正確に把握し動的視標へのサッケードの振幅を調整する能力が MT 野の破壊により障害されたのだと考えられる。また同じグループの研究者らにより、MT 野の一側破壊により破壊側へ向かう追跡眼球運動は減速され、MT 野に電気刺激を与えた場合にはその方向への追跡眼球運動が加速されることが報告されている^{23~25)}。

サルの大脳では視標を一時的に消しても持続して応答する追跡眼球運動応答ニューロンがあり、これらは網膜外からの非視覚性入力を受けていると考えられている。Newsome らは MT 野および MST 野の追跡眼球運動ニューロンの活動が非視覚性であるかを調べる二つの実験を行った²⁶⁾。第一は追跡眼球運動中に一時的（150~200 ms）に視標を消すもので、このとき追跡眼球運動は持続するが MT 野ニューロンの活動は視標消滅と同期して一時的に消失する。第二は追跡眼球運動の途中で動的視標の網膜像を固定し、通常の追跡眼球運動中に見られる網膜上での視標の微小な動き（retinal slip）を除去したものである。前述のものと同様な固視点と動的視標による刺激を呈示し、サルが追跡眼球運動を始めた後に一定時間（700~1000 ms）網膜像を固定し、最後はまた通常の追跡眼球運動で終了する。この場合にも静止網膜像と同期して MT 野ニューロンの応答はほとんどなくなる。これらの結果は、MT 野の追跡眼球運動ニューロンの活動は視覚性入力のみにより生じていることを示している。すなわち MT 野ニューロンは網膜上の視標の微小な動きを検出し、その情報を正確な追跡眼球運動の遂行に役立てていると考えられる。これに対して MST 野の追跡眼球運動ニューロンは、視標を一時的に消したり静止網膜像にした場合でも活動が持続しており、何らかの非視覚性入力を受けていることが示唆されている²⁶⁾。

6. 神経心理学実験との比較

最近の興味ある話題としては、脳損傷により運動視に特異的に知覚障害が現れた人の残存運動視機能に関する研究²⁷⁾がある。その被験者 LM に対する心理物理学実験の結果と、MT 野を破壊したサルにはほぼ同様の心理物理学実験を行った別の研究²⁸⁾の結果を比較している。被験者 LM は両側性に上側頭部に損傷があり、視力や色覚、両眼視機能には特に異常が見られないのだが、人や物体の運動の知覚が選択的に障害されている²⁹⁾。またサルを用いた実験では、サルの MT 野をイボテン酸により化学的に破壊した。視覚運動刺激としては図 8 A に示すような刺激を用い、種々の空間変位に対して運動方向

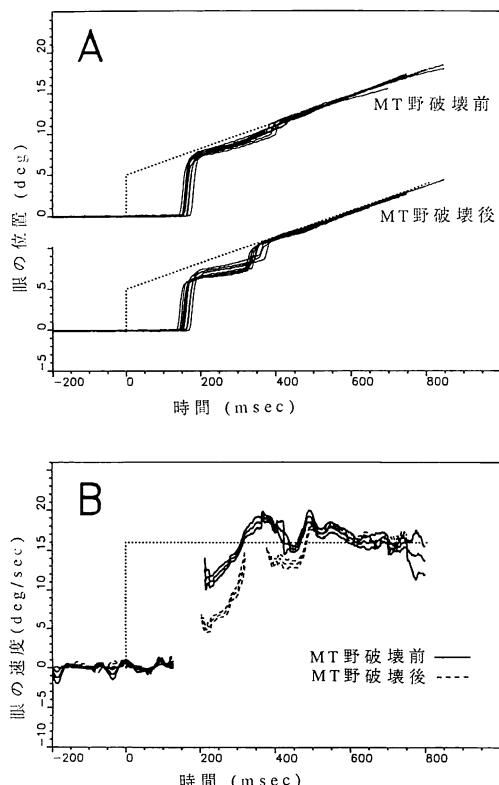


図 7 MT 野破壊による追跡眼球運動の障害²²⁾。
A, B で点線は各々視標の動きと速さを示す。

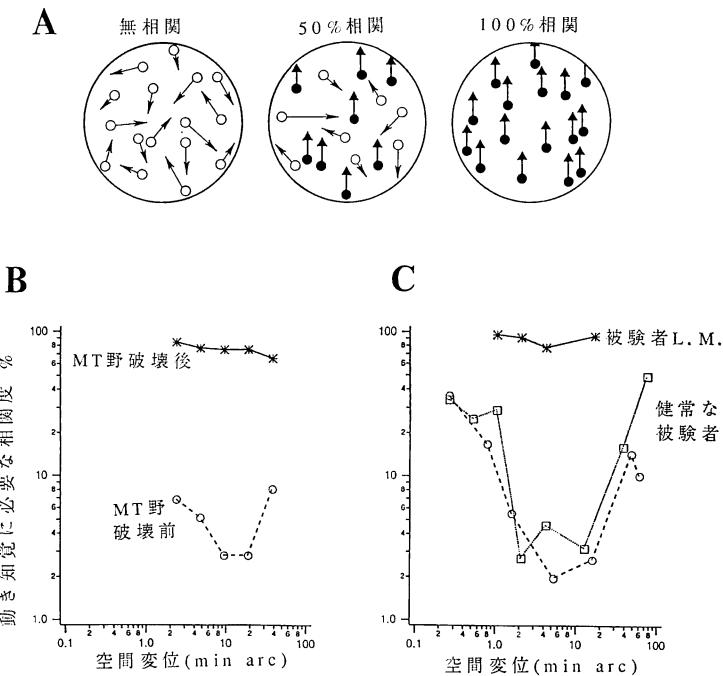


図 8 MT 野破壊サルと脳損傷患者の動き知覚に関する実験結果の比較^{27,28)}。
A:用いた刺激. B, C:種々の空間変位に対して、閾値となる相関度をプロットした結果.

知覚の閾値を与える相関度を測定した。図 8 の B はサルの、C は人間の実験結果である。破壊前のサルと健常な被験者の結果は共に 10 minarc 付近をミニマムとする U 型カーブを描いているが、MT 破壊後のサルと被験者 LM の結果は共に運動方向知覚には高い相関度が必要で、しかも空間変位に対して閾値相関度の値はあまり変化しない。これらの結果はよく一致しており、人間の視覚前野にもサルの MT 野に相当する主として運動知覚に関する情報処理を行っている領域が存在することを示唆している。

7. ま と め

以上 MT 野ニューロンの代表的な応答特性、すなわち運動方向選択性、運動視差検出、追跡眼球運動中の活動について解説した。1. で述べたように MT 野は空間視系における V1 から PG 野への重要な中継領野である。その枠組に沿って MT 野と MST 野の神経連絡様式やニューロンの応答特性の相違等に関する数多くの研究がなされてきた。しかし MT 野からは STS 溝底で前側に隣接する FST 野にも視覚情報が伝達されている。FST 野も視覚性皮質であり運動方向選択性ニューロンが存在する。FST 野からは STS 内の前部に神経投

射があり³⁰⁾、そこは異種感覚の統合に関する STP と呼ばれる領野を含んでいる^{31,32)}。STP では複合感覚種応答ニューロンだけでなく、歩行など特定の生体動作に応答するニューロンが見つかっている。そこで最近では空間視系と形態視系に加えて運動視系とでもいうべき情報処理過程が MT 野から STS 前方部にかけて存在するという仮説が提唱されている²⁹⁾。この運動視系について電気生理学・神經解剖学・行動学実験など種々のアプローチがなされると共に空間視系や形態視系との関係が明かにされるならば、大脳における高次運動視機構の解明がさらに進展するであろう。

文 献

- 1) M. Livingstone and D. Hubel: "Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception," *Science*, **240** (1988) 740-749.
- 2) R. B. H. Tootell, S. L. Hamilton and E. Switkes: "Functional anatomy of macaque striate cortex. IV. Contrast and magno-parvo streams," *J. Neurosci.*, **8** (1988) 1594-1609.
- 3) E. A. De Yoe and D. C. Van Essen: "Concurrent processing streams in monkey visual cortex," *Trends Neurosci.*, **11** (1988) 219-226.
- 4) L. G. Ungerleider and M. Mishkin: "Two cortical visual systems," *Analysis of Visual Behavior*, ed. D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield (MIT

- Press, Cambridge, MA, 1982) pp. 549-586.
- 5) D. J. Fellman and D. C. Van Essen: "Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex," *Cerebral Cortex*, **1** (1991) 1-47.
 - 6) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: "The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey," *J. Neurosci.*, **3** (1983) 2563-2586.
 - 7) L. G. Ungerleider and R. Desimone: "Cortical connections of visual area MT in the macaque," *J. Comp. Neurol.*, **248** (1986) 190-222.
 - 8) J. S. Baizer, L. G. Ungerleider and R. Desimone: "Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques," *J. Neurosci.*, **11** (1991) 168-190.
 - 9) P. M. Daniel and D. Whitteridge: "The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys," *J. Physiol. (Lond.)*, **159** (1961) 203-221.
 - 10) R. Gattass, C. G. Gross and J. H. Sandell: "Visual topography of V2 in the macaque," *J. Comp. Neurol.*, **201** (1981) 519-539.
 - 11) R. Gattass, A. P. B. Sousa and C. G. Gross: "Visuotopic organization and extent of V3 and V4 of the macaque," *J. Neurosci.*, **8** (1988) 1831-1845.
 - 12) R. Gattass and C. G. Gross: "Visual topography of striate projection zone (MT) in posterior superior temporal sulcus of the macaque," *J. Neurophysiol.*, **46** (1981) 621-638.
 - 13) D. C. Van Essen, J. H. R. Maunsell and J. L. Bixby: "The middle temporal visual area in the macaque: Myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization," *J. Comp. Neurol.*, **199** (1981) 293-326.
 - 14) 岩井榮一: 脳—学習・記憶のメカニズム (朝倉書店, 東京, 1984) p. 73.
 - 15) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: "Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation," *J. Neurophysiol.*, **49** (1983) 1127-1147.
 - 16) K. Tanaka, K. Hikosaka, H. Saito, M. Yukie, Y. Fukada and E. Iwai: "Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey," *J. Neurosci.*, **6** (1986) 134-144.
 - 17) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: "Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity," *J. Neurophysiol.*, **49** (1983) 1148-1167.
 - 18) S. M. Zeki: "Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey," *J. Physiol.*, **236** (1974) 549-573.
 - 19) J. Allman, F. Miezin and E. McGuinness: "Direction- and velocity-specific responses from beyond the classical receptive field in the middle temporal visual area (MT)," *Perception*, **14** (1985) 105-126.
 - 20) J. A. Movshon, E. H. Adelson, M. S. Gizi and W. T. Newsome: "The analysis of moving visual patterns," *Exp. Brain Res. Suppl.* **11**, *Pattern Recognition Mechanisms*, ed. C. Chagas, R. Gattass and C. Gross (Springer-Verlag, 1985) pp. 117-151.
 - 21) H. R. Rodman, C. G. Gross and T. D. Albright: "Afferent basis of visual response properties in area MT of the macaque. I. Effects of striate cortex removal," *J. Neurosci.*, **9** (1989) 2033-2050.
 - 22) W. T. Newsome, R. H. Wurtz, M. R. Dursteler and A. Mikami: "Deficits in visual motion processing following ibotenic acid lesions of the middle temporal visual area of the macaque monkey," *J. Neurosci.*, **5** (1985) 825-840.
 - 23) M. R. Dursteler, R. H. Wurtz and W. T. Newsome: "Directional pursuit deficits following lesions of the foveal representation within the superior temporal sulcus of the macaque monkey," *J. Neurophysiol.*, **57** (1987) 1262-1287.
 - 24) M. R. Dursteler and R. H. Wurtz: "Pursuit and optokinetic deficits following chemical lesions of cortical areas MT and MST," *J. Neurophysiol.*, **60** (1988) 940-965.
 - 25) H. Komatsu and R. H. Wurtz: "Modulation of pursuit eye movements by stimulation of cortical areas MT and MST," *J. Neurophysiol.*, **62** (1989) 31-47.
 - 26) W. Newsome, R. H. Wurtz and H. Komatsu: "Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. II. Differentiation of retinal from extraretinal inputs," *J. Neurophysiol.*, **60** (1988) 621-644.
 - 27) C. L. Baker Jr., R. F. Hess and J. Zihl: "Residual motion perception in a "motion-blind" patient, assessed with limited-lifetime random dot stimuli," *J. Neurosci.*, **11** (1991) 454-461.
 - 28) W. T. Newsome and E. B. Pare: "A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT)," *J. Neurosci.*, **8** (1988) 2201-2211.
 - 29) J. Zihl, D. Von Cramon and N. Mai: "Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage," *Brain*, **106** (1983) 313-340.
 - 30) D. Boussaoud, L. G. Ungerleider and R. Desimone: "Pathways for motion analysis: cortical connections of the medial superior temporal and fundus of the superior temporal visual areas in the macaque," *J. Comp. Neurol.*, **296** (1990) 462-495.
 - 31) C. Bruce, R. Desimone and C. G. Gross: "Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque," *J. Neurophysiol.*, **46** (1981) 369-384.
 - 32) M. Ayama, M. Yukie, Y. Kondo and E. Iwai: "Neural connections of superior temporal polysensory area with superior temporal auditory and inferotemporal visual cortices in the macaque," *Development and Involution of Neurones*, ed. K. Fujisawa and Y. Morimoto (Jpn. Sci. Soc. Press, Tokyo, 1992) pp. 273-278.