

## 側頭葉における高次視覚情報処理 ニューロンレベルの研究から

三上 章 允

京都大学 霊長類研究所 神経生理研究部門  
〒484 愛知県犬山市官林

### 1. はじめに

ニューロン活動の解析は、脳の機能を調べる有力な方法の一つである。ニューロンは脳の機能素子であり、ニューロンに発生する活動電位は脳における情報伝達の最小単位であるからである。生体の外部からの刺激の符号化や、運動を引き起こす筋肉収縮のための信号の符号化ばかりでなく、知覚や認知、記憶や学習、運動の立案など、より複雑な脳機能も単一ニューロンの活動パターンとの関連で分析することは、それらの脳内機構の解明にとって有益である。本稿では、サルの下側頭葉連合野（下側頭回）のニューロンレベルの研究について概観する。

### 2. 麻酔したサルの側頭連合野からのニューロン活動の記録

サルの側頭連合野からのニューロン活動記録にはじめてチャレンジしたのは、当時ハーバード大学の心理学教室にいたC.F.Grossであった。ヒューベルとウィーゼルがネコの第一次視覚野で長方形の光刺激の辺縁の傾きに反応するニューロン活動を記録してから10年あまり後のことである。彼らは、ハロセン麻酔下のサルの下側頭回へ電極を刺入し、サルの目の前のスクリーンに長方形の光刺激を動かしたときのニューロン活動を調べはじめた。長方形の刺激はヒューベルとウィーゼルがネコの第一次視覚野で用いたものと同様の刺激である。下側頭回のニューロンの多くは長方形の光刺激にはあまり良く反応しなかった。ある日、長方形の光刺激の長さや、傾きや、明るさや、動きの方向を

いろいろテストした後、このニューロンに別れを告げようと、実験者の一人がスクリーンの前でサヨナラの手を振った。そのとたんニューロンは激しく活動した。彼らは、紙をいろいろな形に切り抜いて、そのシルエットをスクリーン上に写しだした。12時間近くもの間、いろいろなシルエット図形がテストされ、サルやヒトの手の形のシルエットに最もよく反応することが確かめられた。彼らはこの実験結果を1972年、このエピソード付きで *J. Neurophysiology* に発表した<sup>1)</sup>。

Gross はその後、プリンストン大学に移り、側頭葉の研究を続けた。彼の研究室にやってきた C. J. Bruce は、側頭葉の中央を前後方向に走る長い溝（上側頭溝、図1）から「顔」を見たときに反応するニューロンを記録した。彼らは、この「顔ニューロン」のデータを1981年に論文に発表した。彼らが記録したニューロンの一つは、サルの顔やヒトの顔の絵によく反応し、目のない顔や模式的な顔の絵では反応は弱

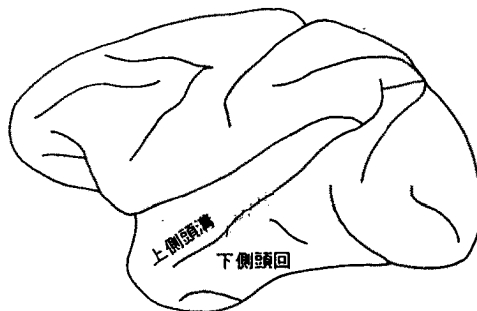


図1 アカゲザルの脳。アカゲザルの下側頭回と上側頭溝。

まる。顔の絵の中の要素をバラバラにした絵にはほとんど反応しなかった<sup>2)</sup>。

麻酔下のサルからのニューロン活動の記録は、長時間記録が可能であるという利点を持つ。そのため、個々のニューロンの活動を引き起こすために最も適当な刺激図形を捜そうとする研究目的には適している。このような視点からの研究は、C.G.Grossの研究室およびその出身者達によってその後もいくつか行われた<sup>3-8)</sup>。一方日本では、最近、田中、斉藤、深田、と守谷によって麻酔下のサルの下部側頭連合野からの記録が行われている<sup>9)</sup>。彼らの研究はその後理化学研究所に引き継がれ続けられている<sup>10)</sup>。

### 3. 無麻酔のサルの側頭連合野からのニューロン活動の記録

麻酔下のサルからのニューロン活動の記録は、長時間記録が可能であるという利点の反面、行動との対応関係を調べられないという欠点を持つ。これに反して、無麻酔で学習課題を遂行中のサルからの記録は、サルが一日に行う学習課題の試行数に制限され長時間の記録が困難な反面、行動条件との対応関係の解析が可能である。

Ridleyら(1973)は、学習課題遂行中のサルの下部側頭回ニューロン活動をはじめて報告し

た。彼らは、GO-NO GOの視覚弁別課題を用い、弁別刺激の種類、報酬の種類、反応の仕方を変えてテストした。しかし、光刺激に反応するニューロンと、サルがパネルを押すかまたは口をノズルにつけるときに活動するニューロンをわずかに記録しただけであった<sup>11,12)</sup>。その後、Rollsら(1977)も砂糖水または塩水をいれた注射筒の弁別課題遂行中に下部側頭回からニューロン活動を記録した。しかし、彼らの場合もすべてのニューロンが呈示した注射筒の物理的性質(色、形、向きなど)に依存して活動レベルを変えただけで、行動条件によるニューロン活動の差を見つけることはできなかった<sup>13)</sup>。

動物で弁別課題を訓練するとき、通常報酬が用いられる。報酬(強化)によって正答反応を増加させようとするオペラント条件付けの手法である。上記の2つの実験条件では、あらかじめ決められた刺激に対してレバー押しなどの反応をすると報酬が与えられる。従って、サルはある特定の刺激と報酬との結び付きを理解しなければならない。報酬と刺激との連合形成に関連したニューロン活動を記録しようとする当初の目標はこれらの研究では成功しなかった。

1974年われわれ(三上と久保田)も、無麻酔のサルの下部側頭回からのニューロン活動の記録を開始した。われわれが用いたのは、Konorskiの課題(図2)である。この学習課題

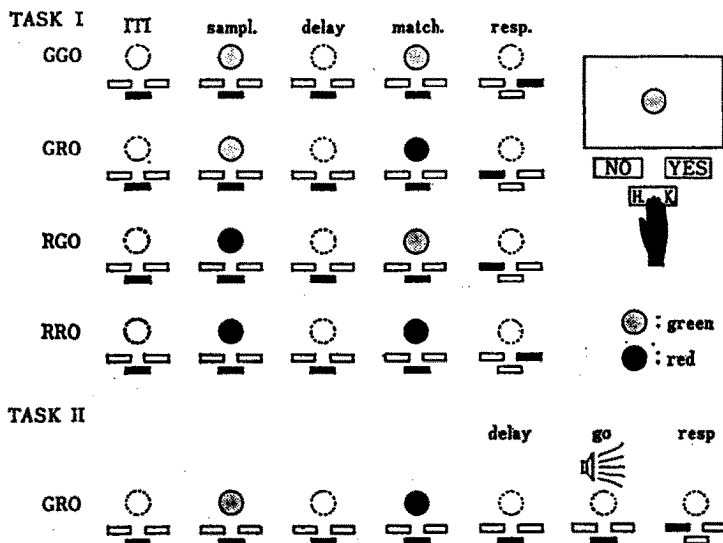


図2 Konorski課題の模式図。GGO(緑と緑が呈示され反応はイエスで正解) GRO(緑と赤が呈示され反応はノーで正解) RGO(赤と緑が呈示され反応はノーで正解) RRO(赤と赤が呈示され反応はイエスで正解)はそのレバーが押されていることを示す。

では、1個の2色発光ダイオードにより2種類の色（赤または緑）を、遅延時間をはさんで2回呈示し、2つの色が同じ場合には一方（左または右）、異なる場合には他方のレバーを押すようにサルを訓練した（課題I）。さらに、第2の光刺激に対するニューロン活動を解析するために、第2の光刺激の後に第2の遅延時間を挿入し、その後に与えられる音刺激ではじめてレバー押しを行う課題もテストした（課題II）。

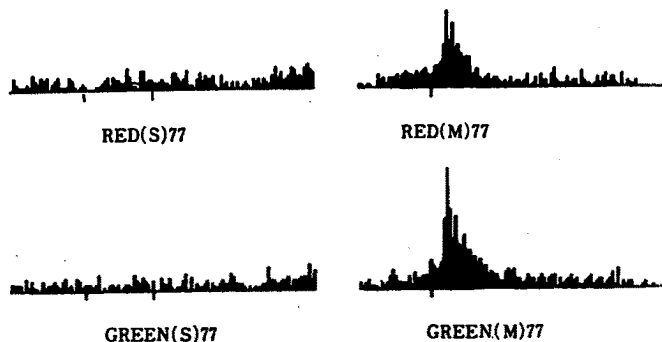
この研究には2つの目標があった。1つは、物理的に同一の光刺激が学習課題の条件によって異なった反応を示すかどうかという点であり、もう1つは、短期記憶に関連したニューロン活動が存在するかどうかという点であった。光刺激に反応した下側頭回ニューロンの約55%は色の違いによって活動レベルが有意に変化した。一方、遅延時間の前に呈示される第1刺激（サンプル刺激）に対する反応と、遅延時間の後に呈示される第2刺激（マッチング刺激）に対する反応を比較すると半数以上のニューロンはマッチング刺激のみに反応するか、あるいは、マッチング刺激でより大きな反応を示した。これとは逆に、サンプル刺激でより大きな反応を示したニューロンはわずかであった。連合野ではしばしば、学習課題のなかで与えられた「意味」を反映してニューロン活動が変化する。下側頭回では特に、弁別課程が重要であり、従って、マッチングの時期の反応が大きくなるのであろうと考えられた（図3参照）。一方、短期記憶に関連したニューロン活動はこの

実験では記録できなかった<sup>14,15)</sup>。

われわれよりも少し遅れて、GrossらもKonorskiの課題を用い1頭のサルの下側頭回からニューロン活動を記録していた。彼らのサルは第1刺激（サンプル刺激）を確認するとレバーを押すように訓練されていた。このために、彼らの場合にはサンプル刺激で大きな反応を示すニューロンも多く記録した。また、彼らの場合も、短期記憶に関連したニューロン活動は記録されなかった<sup>16)</sup>。

一方、Fusterらはわれわれとほぼ同じ時期に遅延色合わせ課題を用い、下側頭回の外側面だけでなく上側頭溝の下壁からもニューロン活動を記録した。この課題は、下側頭回の破壊実験で用いられていた遅延見本合わせ課題とほぼ同じである。まず、記憶すべき刺激（見本刺激）を提示する。その後、遅延時間をおいて複数の刺激（標本刺激）を呈示する。標本刺激の中から見本刺激と同じものを選択すると報酬が与えられる。この課題は標本刺激の呈示期に複数の刺激が呈示されているので弁別に関連したニューロン活動の解析に適さないが、破壊実験で使われてきた短期記憶の課題であるという点では、短期記憶とニューロン活動の関連の分析に有利であった。結局、Fusterらは短期記憶の期間中に記憶内容に選択的に反応するニューロン活動を主として、上側頭溝の下壁から記録した<sup>17,18)</sup>。Grossらの場合もわれわれの場合もKonorski課題では、短期記憶の期間中に記憶内容に選択的に反応するニューロン活動は記録できなかった。さらに、その後行われた、Baylis

図3 行動条件で変化する下側頭回のニューロン活動。  
RES(S)：サンプル刺激の赤、  
RED(M)：マッチング刺激の赤、  
GREEN(S)：サンプル刺激の緑、  
GREEN(M)：マッチング刺激の緑。サンプル刺激の場合は刺激の開始時点を下向きの線で表示している。加算回数はずべて77回。



らの研究<sup>19)</sup>でも、短期記憶に関連したニューロン活動は見つかっていない。この相違は、学習課題が違っていたことと記録場所が異なっていたことによるものと判断した。

その後行われた研究は、主として、次の3つの側面から行われてきた。1つは、図形の弁別課題を用い、図形に選択性をもつニューロンの解析を目的とした研究<sup>10, 20-37)</sup>、つぎに、学習課題の中で与えられる刺激の意味によるニューロン活動レベルの変化の解析を目的とした<sup>38-43)</sup>、さらに、短期記憶に関連したニューロン活動の解析を目的とした研究<sup>44-48)</sup>である。ここでは、これらのすべてについて紹介するスペースがないので文献欄を御参照いただきたい。

最後にわれわれの研究室で1986年以来取り組んできた研究の成果を簡単に紹介しよう。1977年、下側頭回の破壊効果を調べるための新しい学習課題がDelacourによって紹介された<sup>49)</sup>。この課題では、遅延非見本合わせ課題である。サルはもともと新しいものを好む傾向にある。見本刺激（通常は3次元の物体）の呈示の後、遅延時間を経て複数の標本刺激を呈示するとき、見本刺激と異なる刺激（あるいは以前に見たことのない物体）を選ぶと正解である。この課題はその後の下側頭回、扁桃核、海馬などの機能を調べるために広く使われるようになった。われわれはこの課題をニューロン活動記録に都合が良いように変形した。

われわれが目指したのは、下部側頭回のニューロン活動の3つの主要な特徴（刺激選択性、同一の物理条件における注意などの行動条件の効果、短期記憶への関与）を同時に調べること。および、側頭葉の広い領域で同じ学習課題を用いて調べることであった<sup>50-56)</sup>。この研究を開始してからすでに6年を経過してまだ研究を継続中であるが、これまでに記録を終了した上側頭溝下壁、側頭極、扁桃核についてニューロン活動の特徴を比較してみることにする。

学習課題の時間経過は図4に示してある。この課題では、サルがレバーを押すと、1.0 - 3.5秒の待ち時間の後にテレビ画面に、0.5 - 1.0秒間、写真や図形（見本刺激）が現れる。見本刺激が画面から消えた後、1.0 - 3.5秒間、テレビ画面は暗くなる（遅延期）。遅延期の後、ふたたびテレビ画面に写真や図形が現れる。このとき、画面に表示された写真や図形が最初に表示された見本刺激と同じであれば、サルはレバーを押し続けなければならない。この場合は、ふたたび画面は暗くなり、次の写真や図形が表示されるまで、1.0 - 5.0秒間レバーを押し続けたまま待たなければならない。遅延期に続き、見本刺激とは異なった写真や図形（反応刺激）が現れたときは、サルは一定時間内にレバーを離し、報酬をもらう。見本刺激の呈示回数は1回から4回、したがって、2回目から5回目までのいずれかで反応刺激が現れる。何回目に反応刺激が現れるかは試行毎に乱数によって決められて

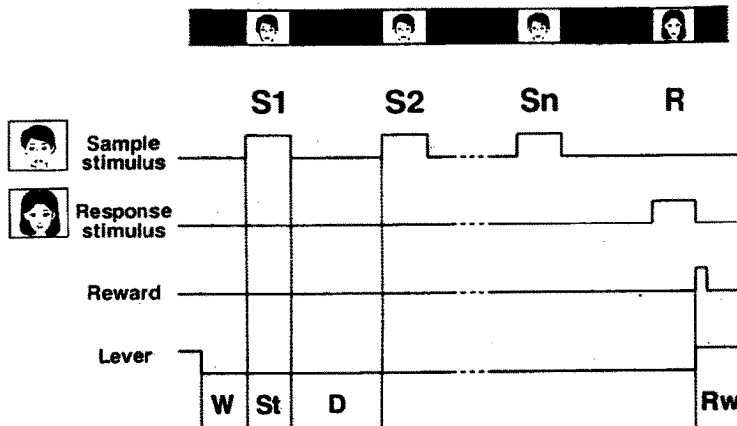


図4 遅延時間を含む  
 連続弁別課題の模式  
 図。W：待ち時間、  
 St：サンプル刺激呈示  
 期、D：遅延時間、  
 S1：1回目のサンプ  
 ル刺激、S2：2回目  
 のサンプル刺激、  
 Sn：n回目のサンプ  
 ル

いるのでサルは知らない。見本刺激および反応刺激としては、ビデオディスクに記録した約1000枚の写真（サルの顔や全身像、景色、ヒトの前向きの顔や横向きの顔、サルが日常目にする果物や注射器など）、あるいは、コンピュータ・ディスプレイに表示した幾何学図形を用いた。

1個のニューロンのレベルでどの程度の刺激を識別できるかを以下の2つの指標を用いてテストした。選択性指数1 (SI1) : 自発活動のレベルと比較して、テストした刺激の内の何%に反応したかを調べる指数で、次の式で計算した。SI1 = 1 - [自発活動に比べて統計的に優位な反応変化を引き起こした刺激数] / [テストした刺激数]。SI1は、側頭極がやや低く、上側頭溝領域と扁桃核でやや高い値を示した。選択性指数2 (SI2) : 一番大きな反応を引き起こした刺激が、テストした他の刺激をどの程度識別できるか調べる指数で、次の式で計算した。SI2 = [識別できた刺激数] / ([テストした刺激数] - 1)。SI1は、側頭極がやや低く、上側頭溝領域と扁桃核でやや高い値を示した。SI2は、側頭極で最も高く、刺激相互の識別能力は、調べた領域の中では最も優れていた。扁桃核では、低い値を示すニューロンが相当数存在する一方で、高い値を示すものも存在した。上側頭溝領域では、全体

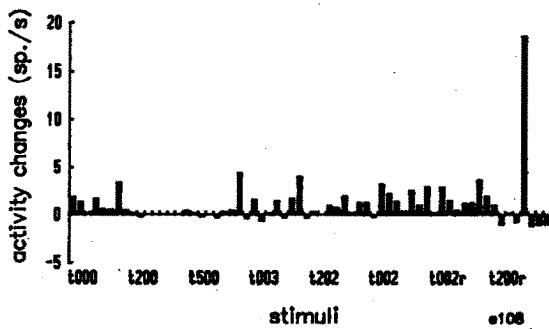


図5 刺激選択性の高い上側頭溝ニューロンの例。このニューロンは、64枚のサンプル写真の内、下を向いて麦を食べるカニクイザルの写真にのみ大きな活動を示した。

に高い値を示した(図5)。

一方、ヒト、サル、物、グラフィックパターンのカテゴリーを区別する傾向を調べると、上側頭溝では約35%、側頭極で約45%、扁桃核で約40%のニューロンが、一番大きな反応を引き起こした刺激を、ヒトの顔、サル、物、グラフィック・パターンのうち自分自身の属する以外のカテゴリーから常に識別可能であった。

また、刺激呈示からニューロン活動の開始までの遅れ時間は、上側頭溝領域で速く、側頭極と扁桃核では全体として遅かった。扁桃核には、少数ながら潜時の非常に短いものがあった。

つぎに、行動条件による活動レベルの変化を調べると、いずれの領域にも同じ写真が学習課題のどの時期に呈示されるかによって反応の大きさを定めるニューロンが見つかった。扁桃核

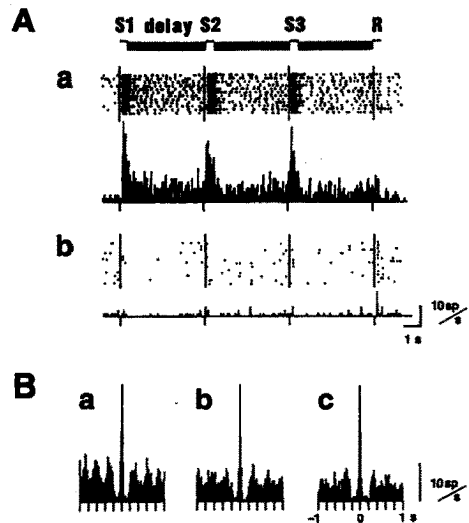


図6 特定の写真の短期記憶の時期に対応したニューロン活動。A: このニューロンは、複数の写真の呈示期に活動の増加を示したが、短期記憶に対応した遅延期(斜線部分)には、写真(a)では、活動が持続したが、写真(b)では、逆に活動はやや抑えられた。このようなニューロンは、短期記憶の保持の役割を果たし得るニューロンと考えられる。B: このニューロンはすべての遅延期に低周期のオシレーションを示した。(a), (b), (c)はそれぞれ第1, 第2, 第3遅延期のニューロン活動の自己相関ヒストグラム。

では1回目の刺激呈示期に大きな反応を示すニューロンが多く、一方、側頭連合野では2回目以降あるいは、弁別期に大きな活動を示すニューロンが多かった。また、同じ写真が反応刺激として使われたときとより大きな活動を示すニューロンも下部側頭連合野で多数見つかった。

さらに、側頭極では、約25%が遅延期(記憶期)に刺激特異的な反応を示した。短期記憶に関連したニューロンは、上側頭溝では約11%、扁桃核では約5%と、側頭極で最も高い値を示した(図6)。

また、この研究の経過で側頭極ニューロン活動の刺激特異性オシレーションが見つかった。側頭極では約半数のニューロンが刺激特異的なオシレーションを示した。側頭極ニューロンの写真呈示期のオシレーションの周波数の大部分は4-7Hzであった。同じニューロンでもある写真でオシレートし、別の写真ではオシレートなしの活動を示し、また別の写真では全く反応しなかったりするものがあった。同じニューロンで呈示される写真によって周波数の異なることもあった。さらに、遅延期に活動するニューロンの大部分は遅延期にも周期的活動を示した。写真の記憶期のオシレーションは、一般に写真呈示期よりも低い周波数(3-5Hz)であった。オシレーションを示す細胞は、皮質の浅い層にも深い層にも存在すること。また、側頭極の外では、このように多数のニューロンが刺激選択性のあるオシレーションを示さないことから、その発現機構は、側頭極にある可能性が高いと推定された。

以上のように側頭極ニューロンは刺激相互の識別能力に最もすぐれ、また、短期記憶の保持に関連するニューロンも側頭極に最も多いという実験事実は、側頭極が視覚情報処理の高次の中枢であることを示唆するものと考えられる。

#### 4. むすび

下部側頭連合野のニューロン活動記録がはじめておこなわれてから約20年を経過して、刺激

選択性、行動条件の関与、短期記憶への関与についていくつかの側面が次第に明らかにされてきた。しかし、テストの条件、学習課題、記録部位などが研究室によって少しずつ異なることもあって明らかになった知見はいまだに断片的である。また、単一ニューロン活動の分析によって、認知、記憶など高次の機能をどこまで解明できるかという問題もある。下側頭回の機能の理解をさらに進めるためには、今後はさらに新しい視点や新しい手法の導入が必要であろう。

#### 文 献

- 1) C. G. Gross, D. B. Bender and M. Mishkin: Contributions of the corpus callosum and the anterior commissure to visual activation of inferior temporal neurons. *Brain Research*, 131, 227-239, 1977.
- 2) C. J. Bruce, R. Desimone and C. G. Gross: Visual properties of neurones in a polysensory area in the superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 46, 369-384, 1981.
- 3) C. J. Bruce, R. Desimone and C. G. Gross: Both striate cortex and superior colliculus contribute to visual properties of neurons in superior temporal polysensory area of macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1057-1075, 1986.
- 4) R. Desimone and L. G. Ungerleider: Multiple visual areas in the caudal superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Comparative Neurology*, 248, 164-189, 1986.
- 5) R. Desimone, T. D. Albright, C. G. Gross and C. Bruce: Stimulus selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, 4, 2051-2062, 1984.
- 6) R. Desimone and C. G. Gross: Visual area in the temporal cortex of the macaque. *Brain Research*, 178, 363-375, 1979.
- 7) C. G. Gross, D. B. Bender and G. L. Gerstein: Activity of inferior temporal neurons in behaving monkeys. *Neuropsychologia*, 17, 215-228, 1979.
- 8) C. E. Rocha-Miranda, D. B. Bender, C. G. Gross and M. Mishkin: Visual activation of neurons in inferotemporal cortex depends on striate cortex and forebrain commissures. *Journal of Neurophysiology*, 38, 475-491, 1975.

- 9) K. Tanaka, H. Saito, Y. Fukada and M. Moriya: Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, **66**, 170-189, 1991.
- 10) I. Fujita, K. Tanaka, I. Minami and K. Chang: Columns of visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature*, **360**, 343-346, 1992.
- 11) R. M. Ridley, N. S. Hester and G. Eitlinger: Stimulus- and response-dependent units from the occipital and temporal lobes of the unanaesthetized monkey performing learnt visual tasks. *Experimental Brain Research*, **27**, 539-552, 1977.
- 12) R. M. Ridley and G. Eitlinger: Visual discrimination performance in the monkey; The activity of single cells in inferotemporal cortex. *Brain Research*, **55**, 179-182, 1973.
- 13) E. T. Rolls, S. J. Judge and M. K. Sanghela: Activity of neurons in the inferotemporal cortex of the alert monkey. *Brain Research*, **130**, 229-238, 1977.
- 14) A. Mikami and K. Kubota: Inferotemporal neuron activities and color discrimination with delay. *Brain Research*, **182**, 65-78, 1980.
- 15) 三上章允, 久保田競, 外池光雄: 遅延色合わせ反応時の下側頭回および前頭前野の細胞活動について. *日本生理学雑誌*, **38**, 115-116, 1976.
- 16) C. G. Gross, C. E. Rocha-Miranda and D. B. Bender: Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, **35**, 96-111, 1972.
- 17) J. M. Fuster and J. P. Jervey: Neuronal firing in the inferotemporal cortex of the monkey in a visual memory task. *Journal of Neuroscience*, **2**, 361-375, 1982.
- 18) J. M. Fuster and J. P. Jervey: Inferotemporal neurons distinguish and retain behaviorally relevant features of visual stimuli. *Science*, **212**, 952-955, 1981.
- 19) G. C. Baylis and E. T. Rolls: Responses of neurons in the inferior temporal cortex in short term and serial recognition memory tasks. *Experimental Brain Research*, **65**, 614-622, 1987.
- 20) G. C. Baylis, E. T. Rolls and C. M. Leonard: Functional subdivisions of the temporal lobe neocortex. *Journal of Neuroscience*, **7**, 330-342, 1987.
- 21) G. C. Baylis, E. T. Rolls and C. M. Leonard: Selectivity between faces in the responses of a population of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Brain Research*, **342**, 91-102, 1985.
- 22) M. E. Hasselmo, E. T. Rolls and G. C. Baylis: The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioural Brain Research*, **32**, 203-218, 1989.
- 23) M. E. Hasselmo, E. T. Rolls, G. C. Baylis and V. Nalwa: Object-centered encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, **75**, 417-429, 1989.
- 24) M. W. Oram and D. I. Perrett: Time course of neural responses discriminating different views of the face and head. *Journal of Neurophysiology*, **68**, 70-84, 1992.
- 25) D. I. Perrett, P. A. J. Smith, A. J. Mistlin, A. J. Chitty, A. S. Head, D. D. Potter, R. Broennimann, A. D. Milner and M. A. Jeeves: Visual analysis of body movements by neurons in the temporal cortex of the macaque monkey: a preliminary report. *Behavioural Brain Research*, **16**, 153-170, 1985.
- 26) D. I. Perrett, P. A. Smith, D. D. Potter, A. J. Mistlin, A. S. Head, A. D. Milner and M. A. Jeeves: Neurons responsive to faces in the temporal cortex: studies of functional organization, sensitivity to identity and relation to perception. *Human Neurobiology*, **3**, 197-208, 1984.
- 27) D. I. Perrett, E. T. Rolls and W. Caan: Visual neurons responsive to face in the monkey temporal cortex. *Experimental Brain Research*, **47**, 329-342, 1982.
- 28) E. T. Rolls, G. C. Baylis and M. E. Hasselmo: The responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey to band-pass spatial frequency filtered faces. *Vision Research*, **27**, 311-326, 1987.
- 29) E. T. Rolls, G. C. Baylis and C. M. Leonard: Role of low and high spatial frequencies in the face-selective responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus in the monkey. *Vision Research*, **25**, 1021-1035, 1985.
- 30) E. T. Rolls: Neurons in the cortex of the temporal lobe and in the amygdala of the monkey with responses selective for faces. *Human Neurobiology*, **3**, 209-222, 1984.
- 31) T. Sato, T. Kawamura and E. Iwai: Responsiveness of inferotemporal single units to visual pattern stimuli in monkeys performing discrimination. *Experimental Brain Research*, **38**, 313-319, 1980.
- 32) S. Yamane, S. Kaji and K. Kawano: What facial

- features activate face neurons in the inferotemporal cortex of the monkey? *Experimental Brain Research*, 73, 209-214, 1988.
- 33) M. P. Young, K. Tanaka and S. Yamane: On oscillating neuronal responses in the visual cortex of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, 67, 1464-1474, 1992.
  - 34) M. P. Young and S. Yamane: Sparse population coding of faces in the inferotemporal cortex. *Science*, 256, 1327-1331, 1992.
  - 35) J. W. Ashford and J. M. Fuster: Occipital and inferotemporal responses to visual signals in the monkey. *Experimental Neurology*, 90, 444-466, 1985.
  - 36) D. J. Braitman: Activity of neurons in monkey posterior temporal cortex during multidimensional visual discrimination tasks. *Brain Research*, 307, 17-28, 1984.
  - 37) E. T. Rolls, G. C. Baylis, M. E. Hasselmo and V. Nalwa: The effect of learning on the face selective responses of neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, 76, 153-164, 1989.
  - 38) A. Mikami, H. Komatsu and S. Ito: Posterior inferotemporal neuron activities during a visual fixation and a visual tracking task. *Behavioural Brain Research*, 5, 81-87, 1982.
  - 39) B. J. Richmond, L. M. Optican, M. Podell and H. Spitzer: Temporal encoding of two-dimensional patterns by single units in primate inferior temporal cortex. 1. Response characteristics. *Journal of Neurophysiology*, 57, 132-146, 1987.
  - 40) B. J. Richmond and T. Sato: Enhancement of inferior temporal neurons during visual discrimination. *Journal of Neurophysiology* 58, 1292-1306, 1987.
  - 41) B. J. Richmond, R. H. Wurtz and T. Sato: Visual responses of inferior temporal neurons in the awake rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, 50, 1415-1432, 1983.
  - 42) T. Sato: Interactions of visual stimuli in the receptive fields of inferior temporal neurons in awake macaques. *Experimental Brain Research*, 77, 23-30, 1989.
  - 43) T. Sato: Effects of attention and stimulus interaction on visual responses of inferior temporal neurons in macaque. *Journal of Neurophysiology*, 60, 344-364, 1988.
  - 44) J. M. Fuster: Inferotemporal units in selective visual attention and short-term memory. *Journal of Neurophysiology*, 64, 681-697, 1990.
  - 45) Y. Miyashita: Neuronal correlate of visual associative long-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, 335, 817-820, 1988.
  - 46) Y. Miyashita and H. S. Chang: Neuronal correlate of pictorial short-term memory in the primate temporal cortex. *Nature*, 331, 68-70, 1988.
  - 47) E. K. Miller and R. Desimone: A neuronal mechanism for working and recognition memory in inferior temporal cortex. *Science*, 254, 1377-1379, 1992.
  - 48) K. Sasaki and Y. Miyashita: Neural organization for the long-term memory of paired association. *Nature*, 354, 152-155, 1991.
  - 49) J. Delacour: Cortex inferotemporal et memoire visuelle a court terme chez le singe. Nouvelles donnees. *Experimental Brain Research*, 28, 301-310, 1977.
  - 50) A. Mikami, K. Nakamura and K. Kubota: Comparisons of single neuronal activities in the temporal cortex and the amygdala of the rhesus monkey during a visual discrimination and memory task. T. Ono, R. Squire, D. I. Perrett and K. Fukuda (eds): *Brain Mechanisms of Perception and Memory* (in press). 1993.
  - 51) A. Mikami, K. Nakamura and K. Kubota: Visual short-term memory in the superior temporal sulcus and the amygdala of the rhesus monkey. E. Iwai and M. Mishkin (eds): *Vision, Memory, and the Temporal Lobe*. Elsevier, New York, 1990, pp. 123-127.
  - 52) A. Mikami: Neuron activities in the macaque superior temporal sulcus during the sequential discrimination of faces. *Journal of Physiology Society Japan*, 49, 457, 1987.
  - 53) K. Nakamura, A. Mikami and K. Kubota: Activity of single neurons in the monkey amygdala during performance of a visual discrimination task. *Journal of Neurophysiology*, 67, 1447-1463, 1992.
  - 54) K. Nakamura, A. Mikami and K. Kubota: Oscillatory neuronal activity related to visual short-term memory in monkey temporal pole. *Neuroreport*, 3, 117-120, 1992.
  - 55) K. Nakamura, A. Mikami and K. Kubota: Unique oscillatory activity related to visual processing in the temporal pole of monkeys. *Neuroscience Research*, 12, 293-299, 1991.
  - 56) K. Nakamura, A. Mikami and K. Kubota: Low frequency oscillatory activity of single neurons in the temporal pole of the rhesus monkey. *Neuroscience Abstract*, 16, 760, 1990.