

視覚性方向定位行動にかかわる皮質視蓋投射

新潟大学医学部解剖学第二講座（主任：車田正男教授）

車 田 正 男

Corticotectal Relationships Elaborating Visual-Guided
Orientation Behavior

Masao NORITA

*Department of Anatomy,
Niigata University School of Medicine
(Director: Prof. Masao NORITA)*

The relationship between the visual cortex and superior colliculus (SC) is integral in the elaboration of visually-guided behaviors. Although numerous regions of visual cortex send projections to SC, the lateral suprasylvian (LS) cortex is known to be a primary source of direct visual cortical afferents to the deep laminae of SC, in which tectospinal neurons are located. Our recent experiments provide anatomical and physiological evidence to support the idea that, in addition to a *direct* influence on deep lamina neurons, LS may modulate tectospinal neurons *indirectly* via its projection to the striatum.

Key words: Orientation behavior; Extrageniculate visual system; Striatum; Superior colliculus; Biocytin

方向定位行動, 非膝状体視覚系, 線条体, 上丘, バイオサイチン

興味深い視覚刺激が視野内に突然出現すると、動物はその刺激に向かって視線を向け、顔を（場合によってはさらに身体をも）その方向に向ける行動を示す。このような行動を視覚性方向定位行動（visually guided orientation behavior）と呼び、この行動が正しく遂行されるためには、大脳皮質視覚領と上丘との間の密接な関係が必要とされる^{19) 40) -44)}。

上丘は形態学的に7つの層に区別されるが、生理学的、

行動学的さらに線維連絡等の相異から、それらの層は浅層（1から3層）と深層（4から7層）に大別される^{24) 30)}。浅層はもっぱら視覚機能のみに関係する領域とみなされるが、それに対して深層は視覚をはじめ聴覚や体性感覚機能にも密接にかかわっている多感覚機能の領域である。さらに、この深層には眼球運動や頭部・四肢の運動にかかわる脳幹および脊髓の運動核に下行性投射を出すニューロンが存在することから、上丘深層は視覚刺

Reprint requests to: Masao NORITA,
Department of Anatomy, Niigata
University School of Medicine,
Niigata City, 951, JAPAN.

別刷請求先: 〒951 新潟市旭町通1番町
新潟大学医学部解剖学第二講座

車田正男

激により引き起こされる方向定位行動にとってきわめて重要な部位であることが容易に理解される。

この上丘深層と皮質視覚領との関係に関しては、解剖学的に多くの研究がこれまでなされてきており、その多くは直接的な皮質視蓋投射に関するものである（文献22参照）。薬理学的、生理学的研究によれば、この皮質投射は上丘に対して興奮性に働き⁷⁾³³⁾、皮質視蓋ニューロンの神経伝達物質は glutamate であろうと考えられている¹⁶⁾⁴⁵⁾。ネコにおける外側シルビウス上皮質（lateral suprasylvian cortex, LS）は上丘深層に投射する主たる皮質視覚領であり³⁾⁶⁾²⁵⁾³⁹⁾、実際、この LS を破壊すると視覚刺激に応答していた上丘深層ニューロンが視覚刺激に応答しなくなる¹⁹⁾³³⁾。このことは LS から上丘深層への直接的な興奮性皮質視蓋投射の欠如が原因であろうと考えられている。さらに、LS の破壊により行動学的に観察される視覚無視（visual neglect）という行動の変化に対しても同様の解釈がなされている¹⁹⁾。

一方、皮質視覚領から上丘深層へのルートとして、線条体を経由する皮質—黒質—視蓋投射といういわば間接的な皮質視蓋路の存在も電気生理学的、解剖学的に推測されており（論文31参照）、この投射路によっても、直接的な皮質視蓋投射と同様に、皮質視覚領の活動が上丘深層にアクセスすることが可能なのである¹⁴⁾¹⁸⁾²⁸⁾³⁷⁾。このように上丘深層における投射ニューロンは黒質網様部を経て基底核より修飾されるので¹¹⁾²¹⁾、LS から線条体への視覚情報の流れが上丘深層の視覚活動およびそれにかかわる行動にとってきわめて重要であることが示唆される。しかしながら、このような皮質視覚領から線条体投射に関する研究は最近になりようやく注目されるようになってきたばかりである。本稿ではネコの皮質視覚領、とりわけ LS が、直接的な皮質視蓋投射に加えて線条体さらに黒質網様部を通して間接的に上丘深層投射ニューロンを修飾していることを、主に実験解剖学的な結果を基に論じてみたい。

ネブタール麻酔下（35 mg/kg, i.p.）で成ネコ（2.3～3.9 kg, n=8）を脳定位装置に固定し、頭蓋骨にドリルで穴をあけ、各種トレーサーを、LS を含むいくつかの皮質視覚領、線条体（尾状核、被殻）、および上丘に、Hamilton 注射器に細いガラスピペット（先端の径 60～90 μm ）を装着した装置を用い圧力式で注入した。LS から線条体および上丘への投射を観察するために、順行性のトレーサーとして biocytin（Sigma, 5 % in 0.05 M Tris-HCl 緩衝液, pH 7.6, 2.0 μl ）を用い（n=4, 光学顕微鏡用には 3 例, 電子顕微鏡用には 1 例）、術後

2～3 日に動物を上行大動脈より生理的食塩水、次いでアルデヒド混合液（0.5 % パラホルムアルデヒド, 2.5 % グルタルアルデヒド, pH 7.4）で還流固定し、直ちに脳を取り出し 30 % のサッカロースを含むリン酸緩衝液に一晩浸透させた。ついで、厚さ 50 μm の前額断凍結切片を作成し、アビジン D-HRP で反応させ、さらに DAB により反応産物を可視化した³¹⁾。標本を中性赤で対比染色した後順行性標識軸索および軸索終末を通常の透過型顕微鏡下で観察した。電顕用には 150 μm のマイクロスライサー切片を作成し、光顕の場合と同様の反応を施し、型通りの方法で電顕切片を作成した。他の 4 例については、dextran tetramethylrhodamine (DR) および dextran fluorescein (DF) の 25 % 水溶液を線条体、上丘にそれぞれ 0.1 μl 注入し、5～6 日の後生理的食塩水および 4 % パラホルムアルデヒド溶液にて還流固定した。厚さ 50 μm の前額断凍結切片を作成し、スライドガラス上で乾燥させ逆行性標識細胞を蛍光顕微鏡下（DR には IF 535-550, DF には IF 460-485 のフィルターを使用）で観察した。

順行性標識の結果（図 1, 2, 4A）

皮質視覚領から線条体および上丘への投射様式はそれぞれの皮質域により異なっており、17野（striate cortex 有線野皮質）への biocytin 注入例では上丘浅層にきわめて多くの標識線維が認められたが、尾状核、被殻には標識は認められず、上丘深層に僅かな標識が見られたにすぎなかった。18, 19野への注入例でも上丘浅層に多くの標識が観察されたが、上丘深層、尾状核、被殻にはわずかな標識が認められただけだった。

一方、LS への注入例では、上丘、線条体ともに多くの標識が両側性（同側優位）に認められた。線条体では、尾状核体部の尾側部の背外側および被殻の尾側部に、それぞれ限局して標識が認められた。このような線条体、上丘における標識線維の分布および量は LS への注入部位により異なっていた。つまり、LS の外側壁皮質（PLLS）への注入例では線条体および上丘の浅、深層にきわめて強い標識が見られたのに対し、LS 内側壁皮質（PMLS）への例では上丘浅層で多くの標識が認められるものの、線条体および上丘深層での標識は僅かであった。

これら標識線維がそれぞれの標的部位で実際に終止することを確認する目的で、標識が多く認められた部位を電顕で観察した。biocytin で標識された終末は電子密度が明らかに高く、周囲の未標識の構造とは明瞭に区別できた。この標識終末は線条体および上丘のどの部位に

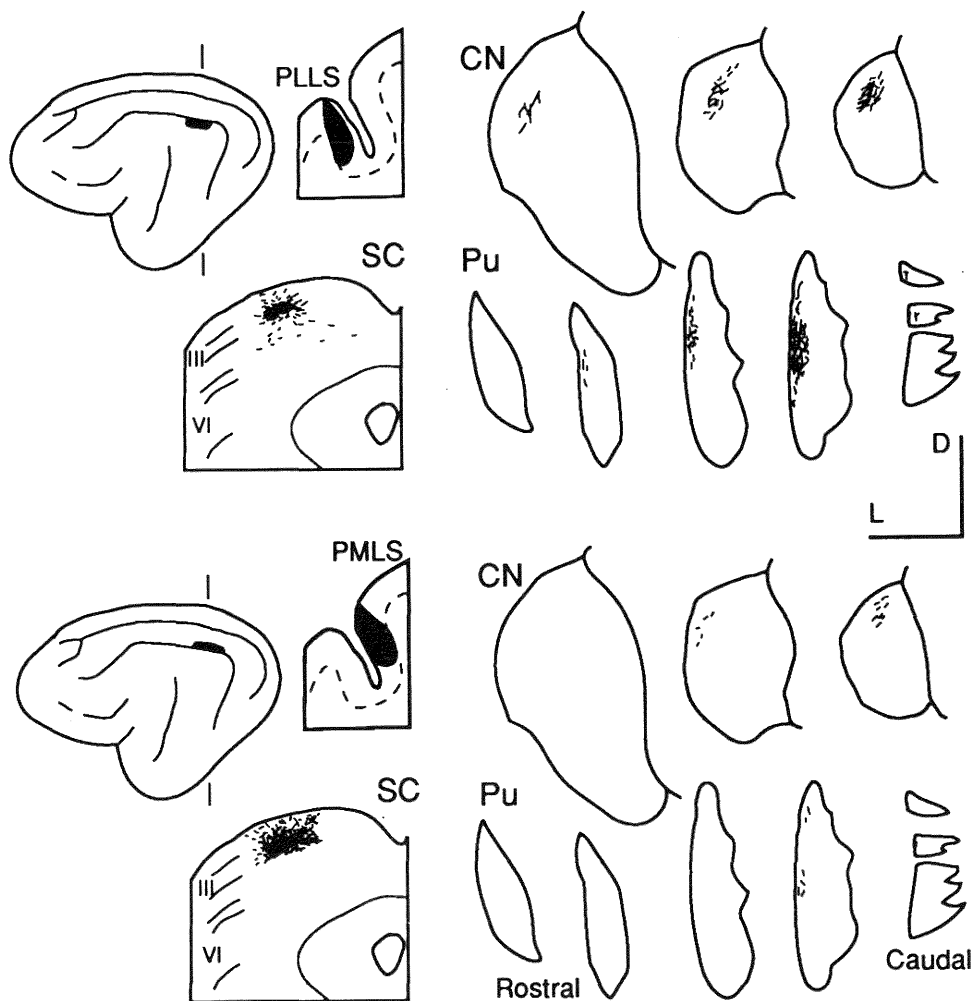


図 1 Distribution of labeled axons and terminals in the caudate nucleus (CN), putamen (Pu) and superior colliculus (SC) following biocytin injections into the PLLS (upper example) or PMLS (lower). Injection sites for each animal are shown on the lateral surface of the brain and on a coronal section. Anterograde labeling is indicated by small wavy lines.

においてもほぼ同一の形態的特徴を示した。つまり、標識終末は径 $1\mu\text{m}$ 以下の小型の終末で円いシナプス小胞を有しシナプス後要素とはいわゆる非対称性の膜肥厚を示すシナプス結合を形成していた。この標識終末は多くの場合、細い樹状突起あるいはその棘突起に終止しており、太い樹状突起幹もしくは細胞体へ終止する例は稀であった。

このような解剖学的結果から、下行性の投射ニューロ

ンの存在する上丘深層は LS (特にその外側部である PLLS) からの豊富な視覚性入力を受け、線条体もまたこの PLLS から多くの視覚性入力を受けることが明らかとなった。同時に、有線野皮質を含む周辺の視覚領 (18, 19野) は上丘深層への直接的な投射および線条体を經由する間接的な投射にはあまり寄与しないことも明らかになった。

逆行性標識の結果 (図 3, 4B)

線条体および上丘深層へは PLLS から多くの投射が

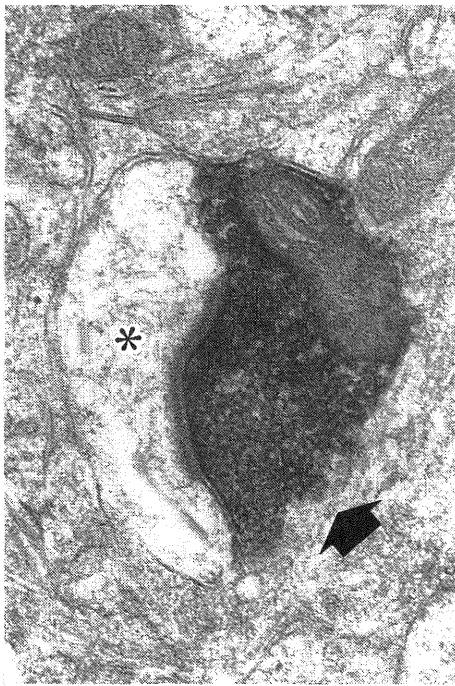


図2 An electron micrograph from putamen, showing biocytin-labeled axon terminal originated from PLLS (an arrow). Labeled terminal has round synaptic vesicles and makes asymmetric synaptic contact with dendritic spine (an asterisk).

あることが順行性標識法によって明らかになったので、次に、これら皮質線条体ニューロンおよび皮質視蓋ニューロンの形態および PLLS 内での分布を知るために異なるデキストラン蛍光色素を上丘および線条体にそれぞれ注入した。

すべての例で多くの逆行性標識細胞がこの LS 領域に認められた。皮質線条体ニューロンと皮質視蓋ニューロンは LS 内の皮質のほぼ同じ領域に観察された。大部分の皮質線条体ニューロンはV層にみられたが、幾分かはⅢ、Ⅳ層にも認められた。一方、皮質視蓋ニューロンはV層のみに分布していた。V層における皮質視蓋ニューロンと皮質線条体ニューロンの分布を注意して観察すると、両者間には幾分差異が認められ、皮質視蓋ニューロンは皮質線条体ニューロンに比べより深部に存在する傾向があった。細胞体の大きさについても差異を認め、皮質線条体ニューロンはおおむね小～中型（径 15～20 μm ）の錐体細胞であったのに対し皮質視蓋ニューロンは中～大型（径 20～60 μm ）の錐体細胞であった。

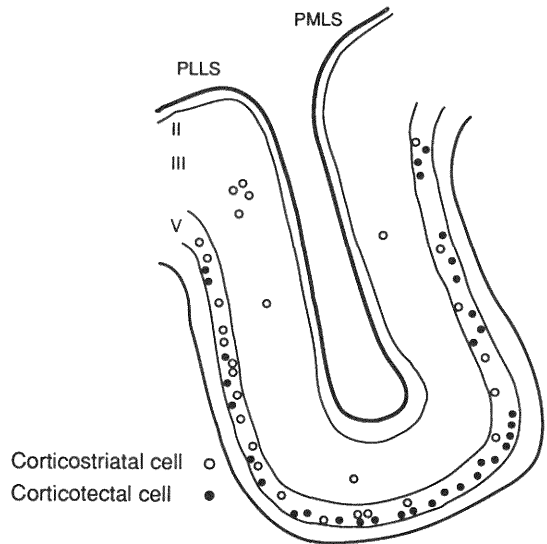


図3 Distribution of labeled cells in both PMLS and PLLS following dextran tetramethylrhodamine and dextran fluorescein injections into caudate nucleus and superior colliculus, respectively. Retrogradely labeled corticotriatal (open circles) and corticotectal (solid circles) neurons were plotted on a representative transverse section. Note that corticotectal neurons were found in layer V only and that corticotriatal neurons were found in layers III-V.

PLLS に観察された標識ニューロンはほとんどすべてが一種類の蛍光色素を有しており、2種類の色素を持つ、つまり線条体と視蓋の両者に同時に投射するニューロンは観察されないか、あってもきわめて僅かであった（一実験例で1～3個）。つまり、皮質視蓋投射と皮質線条体投射はそれぞれ異なったニューロン群から起こることが示唆された。

線条体には視覚刺激に応答するニューロンの存在することが知られているが、その視覚入力 of 起始については不明な点も少なくない。線条体は大腦皮質の広範囲の部分から投射線維を受けることはこれまで知られているが、視覚領からの入力はきわめて少ないと考えられていた。その理由の一つとして、17野から線条体への投射を証明する報告がきわめて少なかったからである（例えば文献26）。しかしながら、このことから直ちに皮質視覚領は線条体に投射していないという結論を下すのは正しくない。実際、最近のサルによる実験から多くの皮質線条体

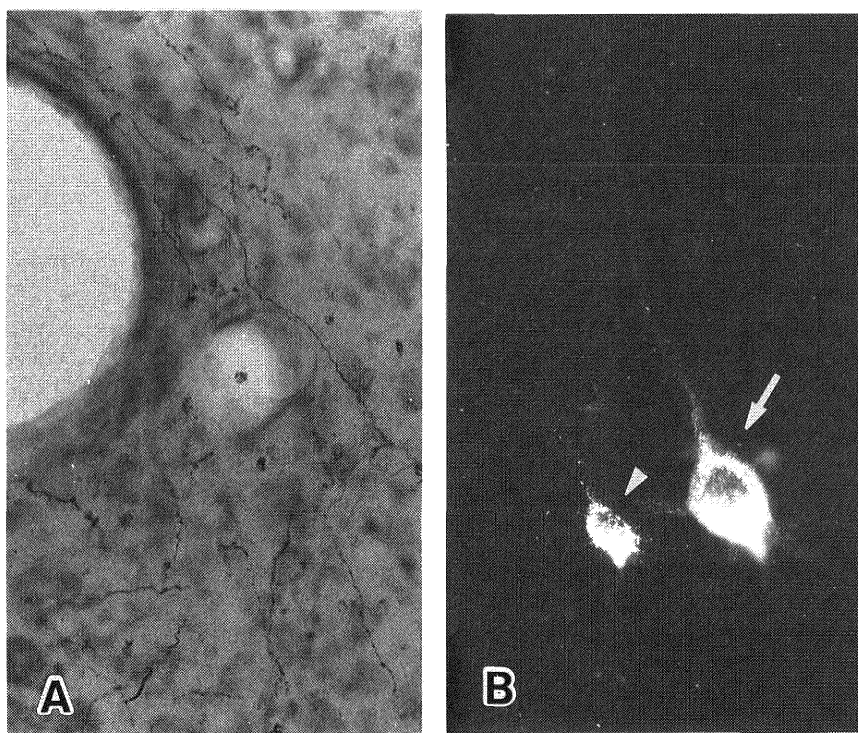


図 4 (A) Photomicrograph showing biocytin-labeled fibers and terminals in the caudate nucleus following tracer injection into PLLS. (B) Double-exposed, fluorescent photomicrograph showing fluorescent-positive neurons in layer V of LS. An arrow-head indicates corticostriatal cell, while an arrow indicates corticotectal cell.

線維が17野を除く有線外皮質 (extrastriate cortex) から起こることが示された³⁸⁾。この皮質線条体投射は内側頭溝に沿った皮質域 (これはネコの LS に相当すると考えられている⁴⁹⁾) からのもが最も多い。多くの皮質線条体投射が LS から起こるという本稿でのネコの結果は上述したサルにおける結果を支持するものである。

LS の尾側部にいくつかの網膜局在領域が認められる³⁴⁾。本稿での領域には主に PMLS と PLLS であるが、これら2つの領域は視床、上丘そして他の皮質との間の線維連絡に関して明瞭な差異がある。例えば、PMLS への視床入力的大部分は後外側核の外側部 (LP1) から起こるが、PLLS へは後外側核の内側部 (LPm) から起こる³⁵⁾⁴⁸⁾。また、PMLS は PLLS に比べはるかに多くの皮質皮質間の連合連絡を17, 18, 19, 20a, 21野との間に有している⁴⁶⁾。さらに、上丘への投射をみると、上丘浅層への投射については PMLS からの投射が PLLS からのものに比べはるかに多く、反対に深層へ

は PLLS からの投射が主である³⁹⁾。本稿での結果はこれまでの所見をより広げるものであり、例えば、皮質線条体投射は PLLS からのものが PMLS からのものに比べはるかに優位であること等が明らかになった。

LS から線条体および上丘への投射は共に皮質のV層から起こるが、逆行性蛍光色素標識による実験からこれらの皮質投射はそれぞれ別個の細胞集団から起こることが示された。つまり、LS から線条体への情報が、LS から上丘への直接投射とは基本的に異なる可能性のあることを示している。LS における視覚応答ニューロンの電気生理学的な特性は部位により差のあることが示されているが⁵¹⁾、このような差異が直接あるいは間接的な皮質視蓋投射系の間でも存在するかどうかは今後解決しなければならない重要な課題である。

今回示された LS から線条体への豊富な入力、以前他の研究グループにより提唱された皮質の視覚情報が基底核を経由する間接的な経路を通して上丘深層に影響

を与えるというアイデアと一致する¹⁴⁾¹⁸⁾²⁸⁾³⁷⁾。この経路については詳細な点まで解明し尽くされたとはいえないが文献的に多くの示唆を与えられている。つまり、LSから線条体への投射は線条体ニューロンに対して興奮性で²⁷⁾、その伝達物質はおそらく glutamate であるといわれる¹⁷⁾²⁹⁾。次いで、線条体は黒質の網様部に多数の線維を送っており²⁰⁾²⁸⁾³⁷⁾⁵²⁾、この線条体黒質線維は黒質視蓋ニューロンに直接終止している⁵²⁾。この線条体黒質ニューロンは GABA を伝達物質として黒質視蓋ニューロンを強力に抑制していることも知られている¹⁰⁾¹³⁾¹⁵⁾³²⁾³⁶⁾。黒質ニューロンは上丘深層に投射し、そこで視蓋脊髄ニューロンに終止する⁴⁾⁵⁾¹⁰⁾¹¹⁾¹⁸⁾²⁰⁾²³⁾²⁸⁾⁴⁷⁾⁵²⁾。この黒質視蓋投射もまた GABA による抑制性である¹⁾²⁾⁸⁾⁻¹⁰⁾¹²⁾²¹⁾²³⁾⁵⁰⁾。したがって、LS は基底核を経由する二重抑制ループを介して上丘深層の視蓋脊髄ニューロンに間接的に連結している。

最後に、視覚性方向定位行動の障害の例として視覚無視を実験的に起こさせた例(文献19参照)を挙げ、本稿で明かとなった皮質視蓋投射の機能的意義について考察してみる。LS の一部を破壊することにより直接的な興奮性の (glutamate を利用) 皮質視蓋投射が障害され視蓋脊髄ニューロンの活動が影響を受ける。さらに、LS は線条体ニューロンをも興奮させているので、線条体の活動を減少させる。線条体は緊張性に黒質視蓋ニューロンを抑制しているので LS の障害は間接的に黒質視蓋ニューロンを脱抑制するのである。このようにして、視蓋脊髄ニューロンを抑制する黒質視蓋ニューロンの活動は増加するので、結果として LS 傷害の正味の効果は視蓋脊髄ニューロンの活動を抑制し、したがって、上丘により伝達される定位行動が障害されるのである。

参 考 文 献

- 1) **Anderson, M.E. and Yoshida, M.:** Electrophysiological evidence for branching nigral projections to the thalamus and the superior colliculus, *Brain Res.*, **137**: 361~364, 1977.
- 2) **Araki, M., McGeer, P.L. and McGeer, E.G.:** Presumptive γ -aminobutyric acid pathways from the midbrain to the superior colliculus studied by a combined horseradish peroxidase- γ -aminobutyric acid transaminase pharmacohistochemical method, *Neurosci.*, **13**: 433~439, 1981.
- 3) **Baleydier, C., Kahungu, M. and Mauguiere, F.:** A crossed corticotectal projection from the lateral

- suprasylvian area in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **214**: 344~351, 1983.
- 4) **Beckstead, R.M., Edwards, S.B. and Frankfurter, A.:** A comparison of the intranigral distribution of nigrotectal neurons labeled with horseradish peroxidase in the monkey, cat, and rat, *J. Neurosci.*, **1**: 121~125, 1981.
- 5) **Behan, M., Lin, C.S. and Hall, W.C.:** The nigrotectal projection in the cat: an electron microscope autoradiographic study, *Neurosci.*, **21**: 529~539, 1987.
- 6) **Berman, N. and Payne, B.R.:** Contralateral corticofugal projections from the lateral suprasylvian and ectosylvian gyri in the cat, *Exp. Brain Res.*, **47**: 234~238, 1982.
- 7) **Berson, D.M.:** Cat lateral suprasylvian cortex: Y-cell inputs and corticotectal projection, *J. Neurophysiol.*, **53**: 544~556, 1985.
- 8) **Chevalier, G., Deniau, J.M., Thierry, A.M. and Feger, J.:** The nigro-tectal pathway. An electrophysiological reinvestigation in the rat, *Brain Res.*, **213**: 253~263, 1981a.
- 9) **Chevalier, G., Thierry, A.M., Shibazaki, T. and Feger, J.:** Evidence for a GABAergic inhibitory nigrotectal pathway in the rat, *Neurosci. Lett.*, **21**: 67~70, 1981b.
- 10) **Chevalier, G., Vacher, S. and Deniau, J.M.:** Inhibitory nigral influence on tectospinal neurons, a possible implication of basal ganglia in orienting behavior, *Exp. Brain Res.*, **53**: 320~326, 1984.
- 11) **Chevalier, G., Vacher, S., Deniau, J.M. and Desban, M.:** Disinhibition as a basic process in the expression of striatal functions. I. The striatonigral influence on tecto-spinal/tecto-diencephalic neurons, *Brain Res.*, **334**: 215~226, 1985.
- 12) **DiChiara, G., Porceddu, M.L., Morelli, M., Mulas, M.L. and Gessa, G.L.:** Evidence for a GABAergic projection from the substantia nigra to the ventromedial thalamus and to the superior colliculus of the rat, *Brain Res.*, **176**: 273~284, 1979.
- 13) **Dray, A., Gonye, T.J. and Oakley, N.R.:** Caudate stimulation and substantia nigra activity in the rat, *J. Physiol. (London)*, **259**: 825~849,

- 1976.
- 14) **Faull, R.L.M., Nauta, W.J.H. and Domesick, V.B.:** The visual cortico-striato-nigral pathway in the rat, *Neurosci.*, **19**: 1119~1132, 1986.
- 15) **Feltz, P.:** Gamma aminobutyric acid and a caudato-nigral inhibition, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, **49**: 1113~1115, 1971.
- 16) **Fosse, V.M., Heggelund, P., Iversen, E. and Fonnum, F.:** Effects of area 17 ablation on neurotransmitter parameters in efferents to area 18, the lateral geniculate body, pulvinar and superior colliculus in the cat, *Neurosci. Lett.*, **52**: 323~328, 1984.
- 17) **Fonnum, F., Storm-Mathisen, J. and Divac, I.:** Biochemical evidence for glutamate as neurotransmitter in the cortico-striatal and cortico-thalamic fibres in rat brain, *Neurosci.*, **6**: 863~875, 1981.
- 18) **Graybiel, A.M.:** Organization of the nigrotectal connection: an experimental tracer study in the cat, *Brain Res.*, **143**: 339~348, 1978.
- 19) **Hardy, S.C. and Stein, B.E.:** Small lateral suprasylvian cortex lesions produce visual neglect and decreased visual activity in the superior colliculus, *J. Comp. Neurol.*, **273**: 527~542, 1988.
- 20) **Harting, J.K., Huerta, M.F., Hashikawa, T., Weber, J.T. and van Lieshout, D.P.:** Neuroanatomical studies of the nigrotectal projection in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **278**: 615~631, 1988.
- 21) **Hikosaka, O. and Wurtz, R.H.:** Visual and oculomotor functions of monkey substantia nigra pars reticulata. IV. Relation of substantia nigra to superior colliculus, *J. Neurophysiol.*, **49**: 1285~1301, 1983.
- 22) **Huerta, M.F. and Harting, J.K.:** The mammalian superior colliculus: studies of its morphology and connections, In: Vanegas, H. (Ed.), *Comparative Neurology of the Optic Tectum*, Plenum, New York, 1984.
- 23) **Karabelas, A.B. and Moschovakis, A.K.:** Nigral inhibitory termination on efferent neurons of the superior colliculus: an intracellular horseradish peroxidase study in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **239**: 309~329, 1985.
- 24) **Kanaseki, T. and Sprague, J.M.:** Anatomical organization of pretectal nuclei and tectal laminae in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **158**: 319~338, 1974.
- 25) **Kawamura, K., Konno, T. and Chiba, M.:** Cells of origin of corticopontine and corticotectal fibers in the medial and lateral banks of the middle suprasylvian sulcus in the cat. An experimental study with the horseradish peroxidase method, *Neurosci. Lett.*, **9**: 129~135, 1978.
- 26) **Kemp, J.M. and Powell, T.P.S.:** The corticostriate projection in the monkey, *Brain*, **93**: 525~546, 1970.
- 27) **Kolomiets, B.P.:** Involvement of visual specific and association cortex input in the shaping of neostriatal neuron response to visual stimulation in unanesthetized cats, *Neirofiziologiya*, **17**: 444~450, 1986.
- 28) **May, P.J. and Hall, W.C.:** The sources of the nigrotectal pathway, *Neurosci.*, **19**: 159~180, 1986.
- 29) **McGeer, P.L., McGeer, E.G., Scherer, U. and Singh, K.:** A glutamatergic corticostriatal path? *Brain Res.*, **128**: 369~373, 1977.
- 30) **Norita, M.:** Neurons and synaptic patterns in the deep layers of the superior colliculus of the cat. A Golgi and electron microscopic study, *J. Comp. Neurol.*, **190**: 29~48, 1980.
- 31) **Norita, M., McHaffie, J.G., Shimizu, H. and Stein, B.E.:** The corticostriatal and corticotectal projections of the feline lateral suprasylvian cortex demonstrated with anterograde biocytin and retrograde fluorescent techniques, *Neurosci. Res.*, **10**: 149~155, 1991.
- 32) **Oertel, W.H., Schmechel, D.E., Brownstein, M.J., Tappaz, M.L., Ranson, D.H. and Kopin, J.J.:** Decrease of glutamate decarboxylase (GAD) immunoreactive nerve terminals in the substantia nigra after kainic acid lesion of the striatum, *J. Histochem. Cytochem.*, **29**: 977~980, 1981.
- 33) **Ogasawara, K., McHaffie, J.G. and Stein, B.E.:** Two visual corticotectal systems in cat, *J. Neurophysiol.*, **52**: 1226~1245, 1984.
- 34) **Palmer, L.A., Rosenquist, A.C. and Tusa, R.J.:**

- The retinotopic organization of the lateral suprasylvian visual areas in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **177**: 237~256, 1978.
- 35) **Raczowski, D. and Rosenquist, A.C.**: Connections of the multiple cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat, *J. Neurosci.*, **3**: 1912~1942, 1983.
 - 36) **Ribak, C.E., Vaughn, J.E., Saito, K., Barber, R. and Roberts, E.**: GABAergic nerve terminals decrease in the substantia nigra following hemitransections of the striatonigral and pallidonigral pathways, *Brain Res.*, **192**: 413~420, 1980.
 - 37) **Rhoades, R.W., Kuo, D.C., Polcer, J.D., Fish, S.E. and Voneida, T.J.**: Indirect visual cortical input to the deep layers of the hamster's superior colliculus via the basal ganglia, *J. Comp. Neurol.*, **208**: 239~254, 1982.
 - 38) **Saint-Cyr, J.A., Ungerleider, L.G. and Desimone, R.**: Organization of visual cortical inputs to the striatum and subsequent outputs to the pallido-nigral complex in the monkey, *J. Comp. Neurol.*, **298**: 129~156, 1990.
 - 39) **Segal, R.L. and Beckstead, R.M.**: The lateral suprasylvian corticotectal projection in cats, *J. Comp. Neurol.*, **225**: 259~275, 1984.
 - 40) **Sherman, S.M.**: Visual fields of cats with cortical and tectal lesions, *Science*, **185**: 355~357, 1974.
 - 41) **Sherman, S.M.**: The effect of superior colliculus lesions upon the visual fields of cats with cortical ablations, *J. Comp. Neurol.*, **172**: 211~223, 1977.
 - 42) **Sprague, J.M.**: Interaction of cortex and the superior colliculus in mediation of visually guided behavior in the cat, *Science*, **153**: 1544~1546, 1966a.
 - 43) **Sprague, J.M.**: Visual, acoustic, and somesthetic deficits in the cat after cortical and midbrain lesions, In: D.D. Purpura and M. Yahr (eds), *The Thalamus*, Columbia University Press, New York, pp. 391~417, 1966b.
 - 44) **Sprague, J.M. and Meikle, T.H.**: The role of the superior colliculus in visually guided behavior, *Exp. Neurol.*, **11**: 115~146, 1965.
 - 45) **Streit, P.**: Selective retrograde labeling indicating the transmitter of neuronal pathways, *J. Comp. Neurol.*, **191**: 429~463, 1980.
 - 46) **Symonds, L.L. and Rosenquist, A.C.**: Corticocortical connections among visual areas in the cat, *J. Comp. Neurol.*, **229**: 1038, 1984.
 - 47) **Tokuno, H. and Nakamura, Y.**: Organization of the nigrotectospinal pathway in the cat: a light and electron microscopic study, *Brain Res.*, **436**: 76~84, 1987.
 - 48) **Updyke, B.V.**: Projections from the visual areas of the middle suprasylvian sulcus onto the lateral posterior complex and adjacent thalamic nuclei of the cat, *J. Comp. Neurol.*, **201**: 477~506, 1981.
 - 49) **Van Essen, D.C., Maunsell, J.H.R. and Bixby, J.L.**: The middle temporal visual area in the macaque: myeloarchitecture, connections, functional properties and topographic organization, *J. Comp. Neurol.*, **199**: 293~326, 1981.
 - 50) **Vincent, S.R., Hattori, T. and McGeer, E.G.**: The nigrotectal projection: a biochemical and ultrastructural characterization, *Brain Res.*, **151**: 159~164, 1978.
 - 51) **von Grünau, M.W., Zumbroich, T.J. and Poulin, C.**: Visual receptive field properties in the posterior suprasylvian cortex of the cat: a comparison between the areas PMLS and PLLS, *Vision Res.*, **27**: 343~356, 1987.
 - 52) **Williams, M.N. and Faull, R.L.M.**: The striatonigral projection and nigrotectal neurons in the rat. A correlated light and electron microscopic study demonstrating a monosynaptic striatal input to identified nigrotectal neurons using combined degeneration and horseradish peroxidase procedure, *Neurosci.*, **14**: 991~1010, 1985.
-