

- Haug BA, Baudewig J, Paulus W. Selective activation of human cortical area V5A by a rotating visual stimulus in fMRI; implication of attentional mechanisms. *NeuroReport* 1998;9:611–4.
- Haxby JV, Gobbini MI, Furey ML, Ishai A, Schouten JL, Pietrini P. Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science* 2001;293:2425–30.
- Holder GE. Pattern electroretinography (PERG) and an integrated approach to visual pathway diagnosis. *Prog Retin Eye Res* 2001;20:531–61.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields of optic nerve fibres in the spider monkey. *J Physiol* 1960;154:572–80.
- Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol* 1968;195:215–43.
- Hughes JR, Stone JL, Fino JJ, Hart LA. Usefulness of different stimuli in visual evoked potentials. *Neurology* 1987;37:656–62.
- Hull BM, Thompson DA. A review of the clinical applications of the pattern electroretinogram. *Ophthalmic Physiol Opt* 1989;9:143–52.
- Hupé JM, James AC, Payne BR, Lomber SG, Girard P, Bullier J. Cortical feedback improves discrimination between figure and background by V1, V2 and V3 neurons. *Nature* 1998;394:784–7.
- Ishai A, Schmidt CF, Boesiger P. Face perception is mediated by a distributed cortical network. *Brain Res Bull* 2005;67:87–93.
- James AC. The pattern-pulse multifocal visual evoked potential. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2003;44:879–90.
- Jeffreys DA. The physiological significance of pattern visual evoked potentials. In: Desmedt JE, editor. Visual evoked potentials in man: new developments. Oxford: Clarendon Press; 1977. p. 134–67.
- Jeffreys DA. Visual evoked potential evidence for parallel processing of depth- and form-related information in human visual cortex. *Exp Brain Res* 1996;111:79–99.
- Jeffreys DA, Axford JG. Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. I. Component of striate cortical origin. *Exp Brain Res* 1972a;16:1–21.
- Jeffreys DA, Axford JG. Source locations of pattern-specific components of human visual evoked potentials. II. Component of extrastriate cortical origin. *Exp Brain Res* 1972b;16:22–40.
- Kaas JH. Why does the brain have so many visual areas? *J Cogn Neurosci* 1989;1:121–35.
- Kaneoke Y, Bundou M, Koyama S, Suzuki H, Kakigi R. Human cortical area responding to stimuli in apparent motion. *NeuroReport* 1997;8: 677–82.
- Kaneoke Y, Bundou M, Kakigi R. Timing of motion representation in the human visual system. *Brain Res* 1998;790:195–201.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci* 1997;17:4302–11.
- Kastner S, De Weerd P, Ungerleider LG. Texture segregation in the human visual cortex: a functional MRI study. *J Neurophysiol* 2000;83:2453–7.
- Katz B, Rimmer S, Iragui V, Katzman R. Abnormal pattern electroretinogram in Alzheimer's disease: evidence for retinal ganglion cell degeneration? *Ann Neurol* 1989;26:221–5.
- Kaufman D, Celesia GG. Simultaneous recording of pattern electroretinogram and visual evoked responses in neuro-ophthalmologic disorders. *Neurology* 1985;35:644–51.
- Kawakami O, Kaneoke Y, Kakigi R. Perception of apparent motion is related to the neural activity in the human extrastriate cortex as measured by magnetoencephalography. *Neurosci Lett* 2000;285:135–8.
- Kawakami O, Kaneoke Y, Maruyama K, Kakigi R, Okada T, Sadato N, Yonekura Y. Visual detection of motion speed in humans: spatiotemporal analysis by fMRI and MEG. *Hum Brain Mapp* 2002;16:104–18.
- Kenemans JL, Baas JMP, Mangun GR, Lijffijt M, Verbaten MN. On the processing of spatial frequencies as revealed by evoked-potential source modeling. *Clin Neurophysiol* 2000;111:1113–23.
- Kergoat H, Kergoat MJ, Justino L, Chertkow H, Robillard A, Bergman H. Visual retinocortical function in dementia of the Alzheimer's type. *Gerontology* 2002;48:197–203.
- Klistorner AI, Graham SL, Grigg JR, Billson FA. Multifocal topographic visual evoked potential: improving objective detection of local visual field defects. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 1998;39:937–50.
- Kraut M, Hart Jr J, Soher BJ, Gordon B. Object shape processing in the visual system evaluated using functional MRI. *Neurology* 1997;48: 1416–20.
- Kuffler SW. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J Neurophysiol* 1953;16:37–68.
- Kulikowski JJ, Tolhurst DJ. Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *J Physiol* 1973;232:149–62.
- Kupersmith MJ, Nelson JI, Seiple WH, Carr RE. Electrophysiological confirmation of orientation-specific contrast losses in multiple sclerosis. *Ann NY Acad Sci* 1984;436:487–91.
- Kurita-Tashima S, Tobimatsu S, Nakayama-Hiromatsu M, Kato M. Effect of check size on the pattern reversal visual evoked potential. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1991;80:161–6.
- Lachapelle J, Ouimet C, Bach M, Ptito A, McKerral M. Texture segregation in traumatic brain injury—a VEP study. *Vision Res* 2004;44:2835–42.
- Lam K, Kaneoke Y, Gunji A, Yamasaki H, Matsumoto E, Naito T, Kakigi R. Magnetic response of human extrastriate cortex in the detection of coherent and incoherent motion. *Neuroscience* 2000;97: 1–10.
- Lamme VAF, van Dijk BW, Spekreijse H. Texture segregation is processed by primary visual cortex in man and monkey. Evidence from VEP experiments. *Vision Res* 1992;32:797–807.
- Linkenkaer-Hansen K, Palva JM, Sams M, Hietanen JK, Aronen HJ, Ilmoniemi RJ. Face-selective processing in human extrastriate cortex around 120 ms after stimulus onset revealed by magneto-and electroencephalography. *Neurosci Lett* 1998;253:147–50.
- Livingstone M, Hubel D. Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* 1988;240:740–9.
- Logothetis NK. The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal. *Philos Trans R Soc Lond B* 2002;357:1003–37.
- Lu ST, Hämäläinen MS, Hari R, Ilmoniemi RJ, Lounasmaa OV, Sams M, Vilkman V. Seeing faces activates three separate areas outside the occipital visual cortex in man. *Neuroscience* 1991;43:287–90.
- Lund JS, Yoshioka T, Levitt JB. Substrates for interlaminar connections in area V1 of macaque monkey cerebral cortex. In: Peters A, Rockland KS, editors. Primary visual cortex in primates. *Cerebral Cortex*, vol. 10. New York: Plenum Press; 1994. p. 37–61.
- Maffei L, Campbell FW. Neurophysiological localization of the vertical and horizontal visual coordinates in man. *Science* 1970;167:386–7.
- Maffei L, Fiorentini A. Electroretinographic responses to alternating gratings before and after section of the optic nerve. *Science* 1981;211: 953–4.
- Maffei L, Fiorentini A. Electroretinographic responses to alternating gratings in the cat. *Exp Brain Res* 1982;48:327–34.
- Maffei L, Fiorentini A, Bisti S, Holländer H. Pattern ERG in the monkey after section of the optic nerve. *Exp Brain Res* 1985;59:423–5.
- Maier J, Dagnelie G, Spekreijse H, van Dijk BW. Principal components analysis for source localization of VEPs in man. *Vision Res* 1987;27: 165–77.
- Malach R, Reppas JB, Benson RR, Kwong KK, Jiang H, Kennedy WA, Ledden PJ, Brady TJ, Rosen BR, Tootell RBH. Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 1995;92:8135–9.
- Marmor MF, Holder GE, Seeliger MW, Yamamoto S. Standard for clinical electroretinography. *Doc Ophthalmol* 2004;108:107–14.
- Martínez A, Di Russo F, Anillo-Vento L, Sereno MI, Buxton RB, Hillyard SA. Putting spatial attention on the map: timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Res* 2001;41:1437–57.
- Marx M, Bodis-Wollner I, Bobak P, Harnois C, Mylin L, Yahr M. Temporal frequency-dependent VEP changes in Parkinson's disease. *Vision Res* 1986;26:185–93.

- Meredith JT, Celesia GG. Pattern-reversal visual evoked potentials and retinal eccentricity. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1982;53:243–53.
- Mesulam MM. A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Ann Neurol* 1981;10:309–25.
- Michel CM, Murray MM, Lantz G, Gonzalez S, Spinelli L, Grave de Peralta R. EEG source imaging. *Clin Neurophysiol* 2004;115:2195–222.
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA. Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends Neurosci* 1983;6:414–7.
- Morand S, Thut G, Grave de Peralta R, Clarke S, Khateb A, Landis T, Michel CM. Electrophysiological evidence for fast visual processing through the human koniocellular pathway when stimuli move. *Cereb Cortex* 2000;10:817–25.
- Murray JJ, Parry NRA, Carden D, Kulikowski JJ. Human visual evoked potentials to chromatic and achromatic gratings. *Clin Vision Sci* 1987;1:231–44.
- Naito T, Kaneoke Y, Osaka N, Kakigi R. Asymmetry of the human visual field in magnetic response to apparent motion. *Brain Res* 2000;865:221–6.
- Nakamura A, Kakigi R, Hoshiyama M, Koyama S, Kitamura Y, Shimjo M. Visual evoked cortical magnetic fields to pattern reversal stimulation. *Brain Res Cogn Brain Res* 1997;6:9–22.
- Nakamura M, Kakigi R, Okusa T, Hoshiyama M, Watanabe K. Effects of check size on pattern reversal visual evoked magnetic field and potential. *Brain Res* 2000;872:77–86.
- Nakamura A, Yamada T, Abe Y, Nakamura K, Sato N, Horibe K, Kato T, Kachi T, Ito K. Age-related changes in brain neuromagnetic responses to face perception in humans. *Neurosci Lett* 2001;312:13–16.
- Nakamura H, Kashii S, Nagamine T, Matsui Y, Hashimoto T, Honda Y, Shibasaki H. Human V5 demonstrated by magnetoencephalography using random dot kinematograms of different coherence levels. *Neurosci Res* 2003;46:423–33.
- Novak GP, Wiznitzer M, Kurtzberg D, Giesser BS, Vaughan Jr HG. The utility of visual evoked potentials using hemifield stimulation and several check sizes in the evaluation of suspected multiple sclerosis. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1988;71:1–9.
- Ohtani Y, Okamura S, Shibasaki T, Arakawa A, Yoshida Y, Toyama K, Ejima Y. Magnetic responses of human visual cortex to illusory contours. *Neurosci Lett* 2002;321:173–6.
- Oishi M, Yamada T, Dickins QS, Kimura J. Visual evoked potentials by different check sizes in patients with multiple sclerosis. *Neurology* 1985;35:1461–5.
- Ossenblok P, Spekreijse H. The extrastriate generators of the EP to checkerboard onset. A source localization approach. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1991;80:181–93.
- Palmer SE. Vision science. Photons to phenomenology. Cambridge, MA: MIT Press; 1999. p. 810.
- Peppe A, Stanzione P, Pierantozzi M, Semprini R, Bassi A, Santilli AM, Formisano R, Piccolino M, Bernardi G. Does pattern electroretinogram spatial tuning alteration in Parkinson's disease depend on motor disturbances or retinal dopaminergic loss? *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1998;106:374–82.
- Perry VH, Oehler R, Cowey A. Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience* 1984;12:1101–23.
- Philpot MP, Amin D, Levy R. Visual evoked potentials in Alzheimer's disease: correlations with age and severity. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1990;77:323–9.
- Pitt MC, Daldry SJ. The use of weighted quadratic regression for the study of latencies of the P100 component of the visual evoked potential. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1988;71:150–2.
- Plant GT, Zimmern RL, Durden K. Transient visually evoked potentials to the pattern reversal and onset of sinusoidal gratings. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1983;56:147–58.
- Porciatti V, Sartucci F. Retinal and cortical evoked responses to chromatic contrast stimuli. Specific losses in both eyes of patients with multiple sclerosis and unilateral optic neuritis. *Brain* 1996;119:723–40.
- Porciatti V, Sartucci F. Normative data for onset VEPs to red–green and blue–yellow chromatic contrast. *Clin Neurophysiol* 1999;110:772–81.
- Porciatti V, Di Bartolo E, Nardi MM, Fiorentini A. Responses to chromatic and luminance contrast in glaucoma: a psychophysical and electrophysiological study. *Vision Res* 1997;37:1975–87.
- Pourtois G, Grandjean D, Sander D, Vuilleumier P. Electrophysiological correlates of rapid spatial orienting towards fearful faces. *Cereb Cortex* 2004;14:619–33.
- Puce A, Allison T, Asgari M, Gore JC, McCarthy G. Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci* 1996;16:5205–15.
- Regan D. Comparison of transient and steady-state methods. *Ann NY Acad Sci* 1982;45–71.
- Regan D. Human brain electrophysiology. Evoked potentials and evoked magnetic fields in science and medicine. New York: Elsevier; 1989.
- Regan D, He P. Magnetic and electrical brain responses to chromatic contrast in human. *Vision Res* 1996;36:1–18.
- Regan D, Giaschi D, Sharpe JA, Hong XH. Visual processing of motion-defined form: selective failure in patients with parietotemporal lesions. *J Neurosci* 1992;12:2198–210.
- Rimmer S, Katz B. The pattern electroretinogram: technical aspects and clinical significance. *J Clin Neurophysiol* 1989;6:85–99.
- Rizzo III JF, Cronin-Golomb A, Growdon JH, Corkin S, Rosen TJ, Sandberg MA, Chiappa KH, Lessell S. Retinocalcarine function in Alzheimer's disease. A clinical and electrophysiological study. *Arch Neurol* 1992;49:93–101.
- Rodieck RW, Stone J. Analysis of receptive fields of cat retinal ganglion cells. *J Neurophysiol* 1965;28:832–49.
- Romani A, Callieco R, Tavazzi E, Cosi V. The effects of collinearity and orientation on texture visual evoked potentials. *Clin Neurophysiol* 2003;114:1021–6.
- Sadun AA, Bassi CJ. Optic nerve damage in Alzheimer's disease. *Ophthalmology* 1990;97:9–17.
- Sams M, Hietanen JK, Hari R, Ilmoniemi RJ, Lounasmaa OV. Face-specific responses from the human inferior occipito-temporal cortex. *Neuroscience* 1997;77:49–55.
- Sartucci F, Orlandi G, Lucetti C, Bonuccelli U, Murri L, Orsini C, Porciatti V. Changes in pattern electroretinograms to equiluminant red–green and blue–yellow gratings in patients with early Parkinson's disease. *J Clin Neurophysiol* 2003;20:375–81.
- Sato H, Hata Y, Hagihara K, Tsumoto T. Effects of cholinergic depletion on neuron activities in the cat visual cortex. *J Neurophysiol* 1987;58:781–94.
- Schiller PH, Sandell JH, Maunsell JHR. Functions of the on and off channels of the visual system. *Nature* 1986;322:824–5.
- Seki K, Nakasato N, Fujita S, Hatanaka K, Kawamura T, Kanno A, Yoshimoto T. Neuromagnetic evidence that the P100 component of the pattern reversal visual evoked response originates in the bottom of the calcarine fissure. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1996;100:436–42.
- Sereno MI, Tootell RBH. From monkeys to humans: what do we now know about brain homologies? *Curr Opin Neurobiol* 2005;15:135–44.
- Shapley R, Perry VH. Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends Neurosci* 1986;9:229–35.
- Shigeto H, Tobimatsu S, Yamamoto T, Kobayashi T, Kato M. Visual evoked cortical magnetic responses to checkerboard pattern reversal stimulation: a study on the neural generators of N75, P100 and N145. *J Neurosci* 1998;156:186–94.
- Skrandies W. The processing of stereoscopic information in human visual cortex: psychophysical and electrophysiological evidence. *Clin Electroencephalogr* 2001;32:152–9.
- Smith AT, Singh KD, Williams AL, Greenlee MW. Estimating receptive field size from fMRI data in human striate and extrastriate visual cortex. *Cereb Cortex* 2001;11:1182–90.

- Spekreijse H, van der Tweell LH, Zuidema TH. Contrast evoked responses in man. *Vision Res* 1973;13:1577–601.
- Spekreijse H, Dagnelie G, Maier J, Regan D. Flicker and movement constituents of the pattern reversal response. *Vision Res* 1985;25: 1297–304.
- Srebro R. An analysis of the VEP to luminance modulation and of its nonlinearity. *Vision Res* 1992;32:1395–404.
- Stenbacka L, Vanni S, Uutela K, Hari R. Comparison of minimum current estimate and dipole modeling in the analysis of simulated activity in the human visual cortices. *NeuroImage* 2002;16:936–43.
- Strasburger H, Scheidler W, Rentschler I. Amplitude and phase characteristics of the steady-state visual evoked potential. *Appl Opt* 1988;27:1069–88.
- Strasburger H, Murray JJ, Remky A. Sustained and transient mechanisms in the steady-state visual evoked potential: onset presentation compared to pattern reversal. *Clin Vis Sci* 1993;8:211–34.
- Strasburger H, Wüstenberg T, Jäncke L. Calibrated LCD/TFT stimulus presentation for visual psychophysics in fMRI. *J Neurosci Methods* 2001;121:103–10.
- Swithey SJ, Bailey AJ, Bräutigam S, Josephs OE, Jousmäki V, Tesche CD. Neural processing of human faces: a magnetoencephalographic study. *Exp Brain Res* 1998;118:501–10.
- Tessier-Lavigne M. Visual processing by the retina. In: Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, editors. *Principles of neural sciences*. 4th ed. New York: McGraw-Hill; 2000. p. 507–22.
- Tobimatsu S. Aging and pattern visual evoked potentials. *Optom Vis Sci* 1995;72:192–7.
- Tobimatsu S. Neurophysiologic tools to explore visual cognition. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 2002a;S54:261–5.
- Tobimatsu S. Transient and steady-state VEPs—reappraisal. In: Hirata K, Koga Y, Nagata K, Yamasaki K, editors. *Recent advances in human brain mapping. Proceedings of the 12th world conference of the International Society for Brain Electromagnetic Topography (ISBET 2001)*, 2002b, p. 207–11.
- Tobimatsu S. Visual evoked potentials. In: American Association of Electrodiagnostic Medicine, course E: evoked potentials; 2003. p. 27–35.
- Tobimatsu S. Visual evoked magnetic fields and magnetic stimulation of visual cortex. In: Celesia GG, editor. *Disorders of visual processing, handbook of clinical neurophysiology*, vol. 5. Amsterdam: Elsevier; 2005. p. 143–66.
- Tobimatsu S, Kato M. The effect of binocular stimulation on each component of transient and steady-state VEPs. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1996;100:177–83.
- Tobimatsu S, Kato M. Multimodality visual evoked potentials in evaluating visual dysfunction in optic neuritis. *Neurology* 1998;50:715–8.
- Tobimatsu S, Celesia GG, Cone SB. Effects of pupil diameter and luminance changes on pattern electroretinograms and visual evoked potentials. *Clin Vision Sci* 1988;2:293–302.
- Tobimatsu S, Celesia GG, Cone SB, Gujrati M. Electroretinograms to checkerboard pattern reversal in cats: physiological characteristics and effect of retrograde degeneration of ganglion cells. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1989;73:341–52.
- Tobimatsu S, Kurita-Tashima S, Nakayama-Hiromatsu M, Kato M. Clinical relevance of phase of steady-state VEPs to P100 latency of transient VEPs. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1991;80:89–93.
- Tobimatsu S, Kurita-Tashima S, Nakayama-Hiromatsu M, Akazawa K, Kato M. Age-related changes in pattern visual evoked potentials: differential effects of luminance, contrast and check size. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1993a;88:12–19.
- Tobimatsu S, Kurita-Tashima S, Nakayama-Hiromatsu M, Kato M. Effect of spatial frequency on transient and steady-state VEPs: stimulation with checkerboard, square-wave grating and sinusoidal grating patterns. *J Neurol Sci* 1993b;118:17–24.
- Tobimatsu S, Hamada T, Okayama M, Fukui R, Kato M. Temporal frequency deficit in patients with senile dementia of the Alzheimer type: a visual evoked potential study. *Neurology* 1994;44:1260–3.
- Tobimatsu S, Tomoda H, Kato M. Parvocellular and magnocellular contributions to visual evoked potentials in humans: stimulation with chromatic and achromatic gratings and apparent motion. *J Neurol Sci* 1995;134:73–82.
- Tobimatsu S, Tomoda H, Kato M. Normal variability of the amplitude and phase of steady-state VEPs. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1996;100:171–6.
- Tobimatsu S, Shima F, Ishido K, Kato M. Visual evoked potentials in the vicinity of the optic tract during stereotactic pallidotomy. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1997;104:274–9.
- Tobimatsu S, Shigeto H, Arakawa K, Kato M. Electrophysiological studies of parallel visual processing in humans. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1999;S49:103–7.
- Tobimatsu S, Celesia GG, Haug BA, Onofri M, Sartucci F, Porciatti V. Recent advances in clinical neurophysiology of vision. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 2000;S53:312–22.
- Tootell RBH, Reppas JB, Kwong KK, Malach R, Born RT, Brady TJ, Rosen BR, Belliveau JW. Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 1995;15:3215–30.
- Tootell RBH, Dale AM, Sereno MI, Malach R. New images from human visual cortex. *Trends Neurosci* 1996;19:481–9.
- Tootell RBH, Mendola JD, Hadjikhani NK, Ledden PJ, Liu AK, Reppas JB, Sereno MI, Dale AM. Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex. *J Neurosci* 1997;17:7060–78.
- Tootell RBH, Hadjikhani NK, Mendola JD, Marrett S, Dale AM. From retinotopy to recognition: fMRI in human visual cortex. *Trends Cogn Sci* 1998;2:174–83.
- Tootell RBH, Tsao D, Vanduffel W. Neuroimaging weighs in: humans meet macaques in ‘primate’ visual cortex. *J Neurosci* 2003;23: 3981–9.
- Tootell RBH, Nelissen K, Vanduffel W, Orban GA. Search for color ‘center(s)’ in macaque visual cortex. *Cereb Cortex* 2004;14:353–63.
- Tovee MJ. An introduction to the visual system. New York: Cambridge University Press; 1996 p. 198.
- Trotter Y, Celebrini S, Stricanne B, Thorpe S, Imbert M. Modulation of neural stereoscopic processing in primate area V1 by the viewing distance. *Science* 1992;257:1279–81.
- Tzelepi A, Ioannides AA, Poghosyan V. Early (N70m) neuromagnetic signal topography and striate and extrastriate generators following pattern onset quadrant stimulation. *NeuroImage* 2001;13:702–18.
- Ungerleider LG, Courtney SM, Haxby JV. A neural system for human visual working memory. *Proc Natl Acad Sci USA* 1998; 95:883–90.
- Uusitalo MA, Jousmäki V, Hari R. Activation trace lifetime of human cortical responses evoked by apparent visual motion. *Neurosci Lett* 1997;224:45–8.
- Uutela K, Hämäläinen M, Somersalo E. Visualization of magnetoencephalographic data using minimum current estimates. *NeuroImage* 1999;10: 173–80.
- Van Essen DC, Drury HA. Structural and functional analyses of human cerebral cortex using a surface-based atlas. *J Neurosci* 1997;17: 7079–102.
- Vanni S, Wernking J, Dojat M, Delon-Martin C, Bullier J, Segebarth C. Sequence of pattern onset responses in the human visual areas: an fMRI constrained VEP source analysis. *NeuroImage* 2004;21:801–17.
- Vuilleumier P, Armony JL, Driver J, Dolan RJ. Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nat Neurosci* 2003;6:624–31.
- Watanabe S, Kakigi R, Koyama S, Kirino E. Human face perception traced by magneto and electro-encephalography. *Brain Res Cog Brain Res* 1999;8:125–42.
- Watson JDG, Myers R, Frackowiak RSJ, Hajnal JV, Woods RP, Mazziotta JC, Shipp S, Zeki S. Area V5 of the human brain: evidence from a combined study using positron emission tomography and magnetic resonance imaging. *Cereb Cortex* 1993;3:79–94.

- Wiesel TN, Hubel DH. Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *J Neurophysiol* 1966;29: 1115–56.
- Yamasaki T, Taniwaki T, Tobimatsu S, Arakawa K, Kuba H, Maeda Y, Kuwabara Y, Shida K, Ohyagi Y, Yamada T, Kira J. Electrophysiological correlates of associative visual agnosia lesioned in the ventral pathway. *J Neurol Sci* 2004;221:53–60.
- Zeki S. A vision of the brain. Oxford: Blackwell Scientific Publications; 1993.
- Zeki S. Improbable areas in the visual brain. *Trends Neurosci* 2003;26: 23–6.
- Zeki S, Watson JDG, Lueck CJ, Friston KJ, Kennard C, Frackowiak RSJ. A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* 1991;11:641–9.
- Zemon V, Victor JD, Rathliff F. Functional subsystems in the visual pathways of humans characterized using evoked potentials. In: Cracco RQ, Bodis-Wollner I, editors. *Evoked potentials*. New York: Alan R. Liss; 1986. p. 203–10.
- Zihl J, von Cramon D, Mai N, Schmid C. Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage. Further evidence and follow up observations. *Brain* 1991;114:2235–52.

Chapter 6

An integrated approach to face and motion perception in humans

Shozo Tobimatsu^{a,*}, Yoshinobu Goto^a, Takao Yamasaki^a, Reimi Tsurusawa^{a,b} and Takayuki Taniwaki^{a,c}

^a*Department of Clinical Neurophysiology, Graduate School of Medical Sciences, Neurological Institute, Faculty of Medicine, Kyushu University, Fukuoka 812-8582 (Japan)*

^b*Department of Pediatrics, Faculty of Medicine, Fukuoka University, Fukuoka 814-0184 (Japan)*

^c*Department of Neurology, Graduate School of Medical Sciences, Neurological Institute, Faculty of Medicine, Kyushu University, Fukuoka 812-8582 (Japan)*

1. Introduction

There are two major parallel pathways in humans; the parvocellular (P) and magnocellular (M) pathways. The former is responsible for carrying information on the form and color of an object because of its ability to detect stimuli with high spatial frequencies and color, while the latter plays an important role in detecting motion due to its ability to respond to high temporal stimuli (Livingstone and Hubel, 1988; Tobimatsu et al., 2000). We have been studying the functions of the P- and M-pathways with evoked potentials by manipulating the characteristics of the visual stimulus (Tobimatsu et al., 1995, 1999, 2000; Tobimatsu and Kato, 1998; Tobimatsu, 2000). Information on the characteristics of a face is first processed in the fusiform gyrus (V4), and the information is carried by the P-pathway (Vuilleumier et al., 2003). Information on the motion

of an object is processed in MT/V5 and the information is carried by the M-pathway (Rizzolatti and Matelli, 2003).

There are several advantages and disadvantages of the electrophysiological and neuroimaging methods when we investigate the human brain function. However, both are objective and quantifiable methods that can be used effectively in association with psychophysics to study both normal and abnormal visual function. We herein report the neural mechanisms of face and motion perception using psychophysical threshold measurements, event-related potentials (ERPs), and functional magnetic resonance imaging (fMRI).

2. Methods

Ten to twenty subjects participated in each study. Informed consent was obtained after the experimental procedures had been fully explained. The Ethics Committee of the Faculty of Medicine, Kyushu University Graduate School, approved our experimental protocols.

ERPs elicited by facial and motion stimuli were recorded at multiple scalp sites in normal subjects.

*Correspondence to: Shozo Tobimatsu, M.D., Ph.D., Department of Clinical Neurophysiology, Graduate School of Medical Sciences, Neurological Institute, Faculty of Medicine, Kyushu University, Fukuoka 812-8582, Japan.
Tel: +81-92-642-5541; Fax: +81-92-642-5545;
E-mail: tobi@neurophy.med.kyushu-u.ac.jp

The recording parameters have been reported in detail (Arakawa et al., 1999).

2.1. Face stimuli

A photograph of a face was filtered to alter the spatial frequency components and used to investigate how the low spatial frequency (LSF) and high spatial frequency (HSF) components of the face contribute to the identification and recognition of a face. First, the HSF of

a photograph of a face was filtered out by increasing the mosaic levels (up to 64 levels) using Adobe Photoshop 5.0 software. By doing so, the psychophysical threshold mosaic levels for facial perception and identification were determined (Fig. 1, upper panel). The photographs at subthreshold, threshold, and suprathreshold mosaic levels were selected as stimuli for eliciting ERPs for each subject. The familiarity of a face was determined by asking the subjects to identify the person in the unfiltered photographs.

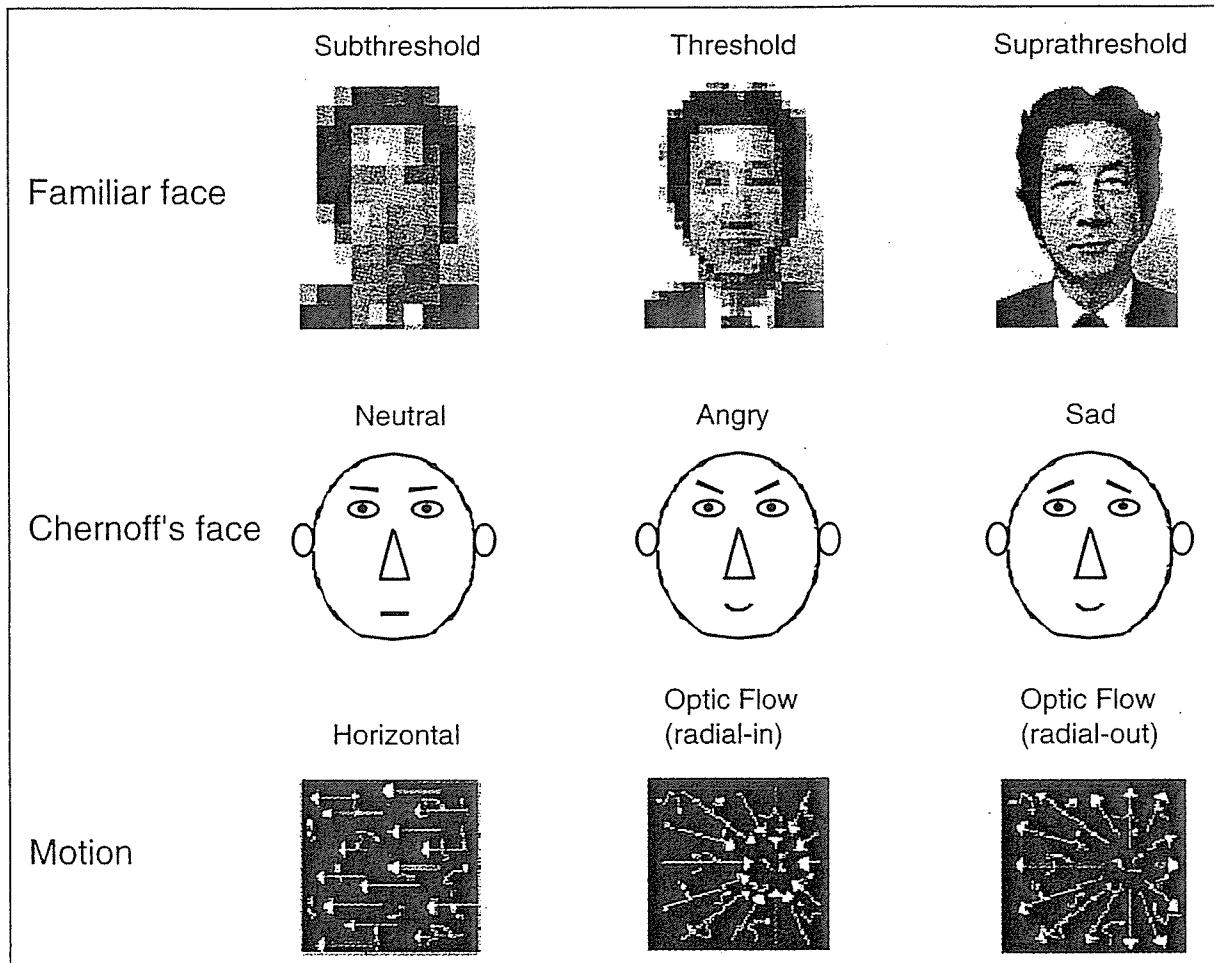


Fig. 1. Facial stimuli used in this study. In the upper panel, the high spatial frequency components of the face are filtered out by increasing the mosaic level. By increasing mosaic levels, it is difficult to perceive and identify the face. This picture is an example of familiar faces (Prime Minister Koizumi). In the middle panel, the high spatial frequency components of the face are pronounced in a simple drawing of the face (Chernoff's face). By modulating the angles of the eyebrow and mouth, neutral, angry, and sad faces are easily made. In the lower panel, horizontal and radial optic flow stimuli are shown which were used to evoke motion perception. Four hundred white dots on a dark background were animated at a 60 Hz frame rate. Horizontal motion stimuli consisted of leftward or rightward movement of the dots. Radial motion consisted of dots moving in a radial pattern out from a focus of expansion on the horizontal meridian, 5° to the left or right of center.

To study the perception of facial expressions, the angles of lines that make up the eyebrow and mouth of a Chernoff's face, i.e. a simple drawing of the face with rich HSF components, were altered to make neutral, angry, or sad faces (Fig. 1, middle panel). The N100 component of the ERP in the occipital area and the N170 component in the posterior temporal region were the main components analyzed (Bentin et al., 1996).

2.2. Motion stimuli

Stimuli with coherent horizontal (HO) motion and stimuli with radial optic flow (OF) motion were used to study motion perception (Fig. 1, lower panel). First, the psychophysical thresholds for detecting HO and OF motions were determined in healthy young and elderly subjects, and in patients with mild cognitive impairment (MCI) and Alzheimer's disease (AD). Second, the motion coherence thresholds for HO and radial OF motions were determined using a left/right two alternative forced-choice discrimination technique (Mapstone et al., 2003). The perceptual threshold was defined by the percentage of coherent motion in the stimuli ((coherently moving dots)/(coherently moving dots + random dots) × 100) yielding 82% correct responses. The thresholds were related to the Weibull fit to psychophysical responses (Mapstone et al., 2003). From these results, a coherence level of 90% for HO and OF motions was used to elicit ERPs in normal subjects because it was sufficiently suprathreshold. Third, fMRIs were measured while normal subjects viewed the motion stimuli. A box-car design was employed and statistical analysis was performed by SPM99 (Taniwaki et al., 2003).

3. Results

3.1. Effects of low and high spatial frequency components of the face

Unfiltered face stimuli (suprathreshold level) clearly evoked the N100 component in the occipital region and N170 component at posterior temporal sites (data not shown). The latencies of N170 were significantly shorter and their amplitudes significantly larger when

the mosaic level was decreased for familiar and unfamiliar faces. The differences in the latencies for N100 and N170 for familiar and unfamiliar faces were reduced by decreasing the mosaic levels, and the reduction was more pronounced for familiar faces.

The Chernoff's faces also elicited the N170 component at the temporal sites (Fig. 2A). The latencies of N170 for neutral and angry faces were significantly shorter and their amplitudes were significantly larger than those for objects (Fig. 2A, upper column). Interestingly, a slow negative shift of the wave was observed over a 230–450 ms time period for angry faces but not for a neutral face (Fig. 2A, lower column). This negative shift was elicited when the presentation time of the Chernoff's faces was set at 300 ms and less marked at 200 ms (data not shown).

3.2. Effects of motion direction

Coherence visual motion thresholds were obtained for all subjects. The mean threshold for HO motion was significantly lower than that for OF motion in the young and elderly normal subjects, and in patients with MCI and AD. The mean coherence thresholds for OF motion increased in the following order; elderly, MCI, AD.

In the ERP study, there were two major components elicited by motion stimuli; an N170 component and a P200 component (Fig. 2B, upper column). In the parietal area, the N170 component was evoked by HO motion but less so by OF motion, and showed an adaptational effect for random motion (Fig. 2B, lower column). On the other hand, the P200 component was elicited only by the OF motion and did not show an adaptational effect (Fig. 2B, lower column).

fMRI studies showed that both HO and OF motion stimuli activated MT/V5 (data not shown), and interestingly, the superior parietal lobule was also activated by OF motion.

4. Discussion

Investigations of the psychophysical thresholds are useful for evaluating the behavior of subjects. ERPs have excellent temporal resolution while fMRIs offer

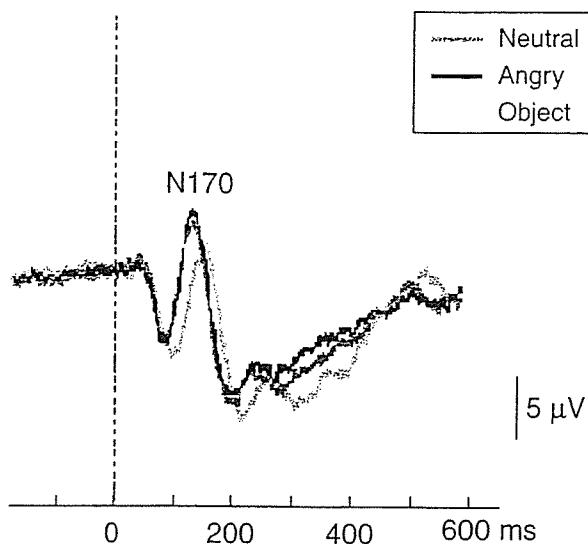
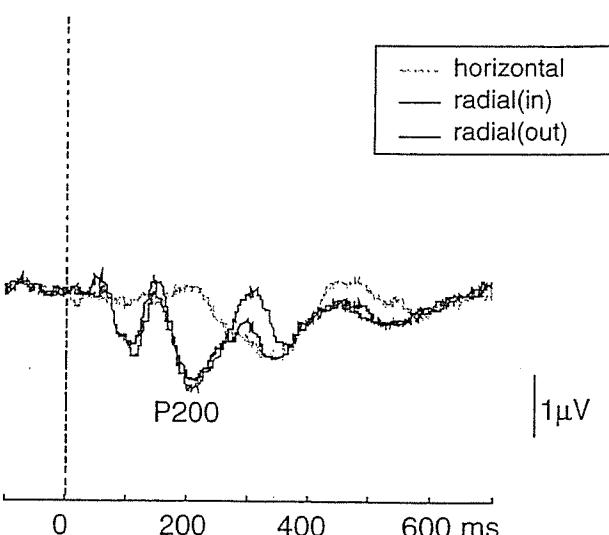
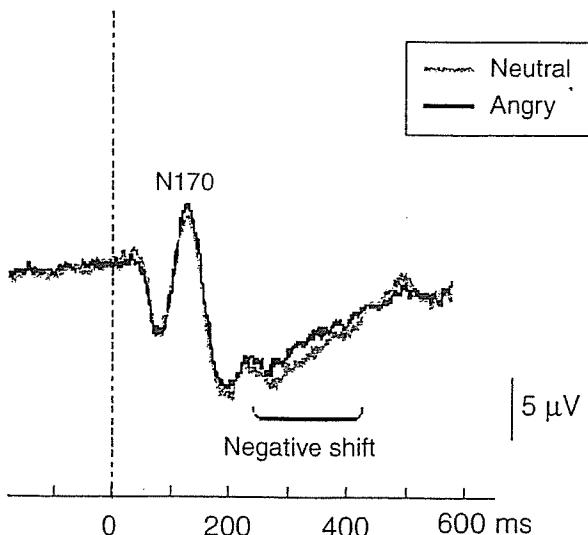
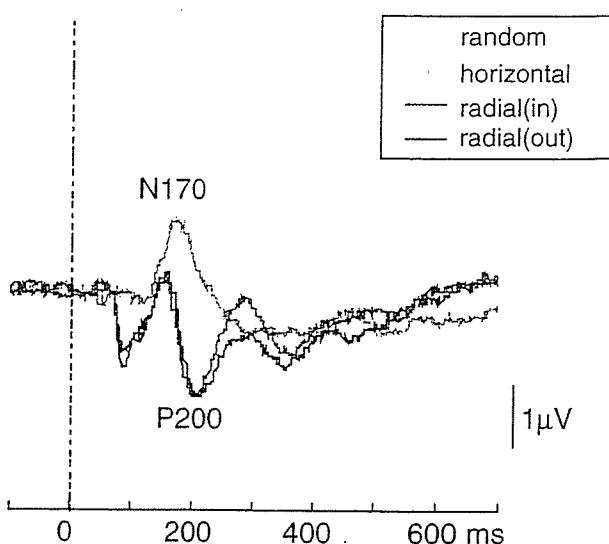
A. ERPs to face and object stimuli**B. ERPs to motion stimuli**

Fig. 2. Event-related potentials to face stimuli recorded at T6 (A) and motion stimuli obtained at P4 (B). The N170 component in response to face is maximal at posterior temporal regions bilaterally (T5 or T6, International 10–20 system). The N170 in response to object stimulus has a significantly longer latency and lower amplitude compared with that of the face stimuli (A, upper column). A slow negative shift of the wave can be seen over the 230–450 ms time period in the angry faces compared to a neutral face (A, lower column). Motion stimuli also evoke N170 but this component is maximal over the parietal region (P3 or P4, International 10–20 system) (B). N170 in response to either horizontal or random motion is much higher in amplitude compared with radial optic flow (B, upper column). In contrast, the later component, P200, is only recorded in response to radial optic flow. N170 evoked by HO shows an adaptational effect for random motion while P200 elicited by OF reveals no adaptational effect (B, lower column).

excellent spatial resolution. Hence, these three methods were combined to evaluate facial and motion perception in humans non-invasively in this study.

4.1. Face perception

Information on different components of the face is transmitted mainly by the P-pathway and processed in the fusiform gyrus (V4) (Vuilleumier et al., 2003). Direct recordings from human V4 have demonstrated that a surface-negative potential (N200) is evoked by faces but not by the other types of stimuli (Allison et al., 1994, 1999). Scalp-recorded ERPs have shown that the N170 component is a face-specific potential, and that it is predominant in the posterior temporal cortex (Bentin et al., 1996). More specifically, it was considered to be generated in the occipitotemporal sulcus lateral to V4 (Bentin et al., 1996). In agreement with this, the N170 component recorded in this study was the largest over the posterior temporal region. Our finding that the latencies of N170 were significantly shorter and their amplitudes significantly larger with lower mosaic levels for both familiar and unfamiliar faces suggests that the HSF components are related to face perception for both familiar and unfamiliar faces. We also found that the difference in the latencies for N100 and N170 decreased for familiar and unfamiliar faces as the mosaic levels decreased, and that the reduction was more pronounced for familiar faces. These findings indicate that familiarity can facilitate the cortico-cortical processing of facial perception.

Stimulation by Chernoff's faces also elicited the N170 component at the temporal sites. Our findings of significantly shorter latencies and larger amplitudes for the N170 components with neutral and angry faces than for objects suggest that the recognition of facial expressions occurs during 230–450 ms after the appearance of face, and that the HSF components of the face are crucial for the recognition of facial expressions.

4.2. Motion perception

Information about a moving stimulus is carried by the M-pathway and is processed in MT/V5 (Rizzolatti and Matelli, 2003). The lower thresholds for HO motion

for OF for each test group suggested that aging and visuospatial impairment affect motion perception. These findings are consistent with a recent study by Mapstone et al. (2003) and partly support our VEP finding that patients with AD have a temporal frequency deficit (Tobimatsu et al., 1994). A recent magnetoencephalographic study has shown that human V5 is activated by HO motion made up of random dot kinematograms (Nakamura et al., 2003). The response latencies at 100% coherence level ranged from 175 to 250 ms in both hemispheres. Our results showed that HO motion elicited an N170 component in the parietal area and had an adaptational effect for random motion while a P200 component was elicited by OF without an adaptational effect. Our observations suggest that the perception of HO and OF are segregated and sequentially processed. In agreement with this suggestion, fMRI studies showed that both HO and OF motion stimuli activated MT/V5 with the superior parietal lobule activated by only OF motion. These findings are in accord with the recent view of the importance of the parietal lobe for OF motion perception (Ptito et al., 2001).

In conclusion, our integrated approach provided useful information on spatial and temporal processing of face and motion non-invasively. Further studies will determine the roles of such visual channels for processing face and motion.

5. Acknowledgement

This study was supported in part by Grant-in-Aid for the 21st Century COE Program and Grant-in-Aid for Scientists, No 16390253 and No 16200005 from the Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology in Japan.

References

- Allison, T., Ginter, H., McCarthy, G., Nobre, A.C., Puce, A., Luby, M. and Spencer, D.D. (1994) Face recognition in human extrastriate cortex. *J. Neurophysiol.*, 71: 821–825.
- Allison, T., Puce, A., Spencer, D.D. and McCarthy, G. (1999) Electrophysiological studies of human face perception. I: Potentials generated in occipitotemporal cortex by face and non-face stimuli. *Cereb. Cortex*, 9: 415–430.
- Arakawa, K., Tobimatsu, S., Kato, M. and Kira, J. (1999) Parvocellular and magnocellular visual processing in spinocerebellar

- degeneration and Parkinson's disease: an event-related potential study. *Clin. Neurophysiol.*, 110: 1048–1057.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E. and McCarthy, G. (1996) Electrophysiological studies of face perception in humans. *J. Cogn. Neurosci.*, 8: 551–565.
- Livingstone, M. and Hubel, D. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240: 740–749.
- Mapstone, M., Steffenella, T.M. and Duffy, C.J. (2003) A visuospatial variant of mild cognitive impairment. Getting lost between aging and AD. *Neurology*, 60: 802–808.
- Nakamura, H., Kashii, S., Nagamine, T., Matsui, Y., Hashimoto, T., Honda, Y. and Shibasaki, H. (2003) Human V5 demonstrated by magnetoencephalography using random dot kinematograms of different coherence levels. *Neurosci. Res.*, 46: 423–433.
- Ptito, M., Kupers, R., Faubert, J. and Gjedde, A. (2001) Cortical representation of inward and outward radial motion in man. *Neuroimage*, 14: 1409–1415.
- Rizzolatti, G. and Matelli, M. (2003) Two different streams from the dorsal visual system: anatomy and functions. *Exp. Brain Res.*, 153: 146–157.
- Taniwaki, T., Okayama, A., Yoshiura, T., Nakamura, Y., Goto, Y., Kira, J. and Tobimatsu, S. (2003) Reappraisal of the motor role of basal ganglia: a functional magnetic resonance imaging study. *J. Neurosci.*, 23: 3432–3438.
- Tobimatsu, S. (2002) Neurophysiologic tools to explore visual cognition. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, S54: 261–265.
- Tobimatsu, S. and Kato, M. (1998) Multimodality visual evoked potentials in evaluating visual dysfunction in optic neuritis. *Neurology*, 50: 715–718.
- Tobimatsu, S., Hamada, T., Okayama, M., Fukui, R. and Kato, M. (1994) Temporal frequency deficit in patients with senile dementia of the Alzheimer type: a visual evoked potential study. *Neurology*, 44: 1260–1263.
- Tobimatsu, S., Tomoda, H. and Kato, M. (1995) Parvocellular and magnocellular contributions to visual evoked potentials in humans: stimulation with chromatic and achromatic gratings and apparent motion. *J. Neurol. Sci.*, 134: 73–82.
- Tobimatsu, S., Shigeto, H., Arakawa, K. and Kato, M. (1999) Electrophysiological studies of parallel visual processing in humans. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, S49: 103–107.
- Tobimatsu, S., Celesia, G.G., Haug, B.A., Onofri, M., Sartucci, F. and Porciatti, V. (2000) Recent advances in clinical neurophysiology of vision. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, S53: 312–322.
- Vuilleumier, P., Armony, J.L., Driver, J. and Dolan, R.J. (2003) Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neurosci.*, 6: 624–631.

脳波の導出法*

飛松省三**

要旨 脳波判読のためには、脳波の導出法の原理を理解する必要がある。特定波形の分布を調べ、その波形を作り出している電位の局在を見いだすために必要な各種導出法（耳朵基準による基準電極導出法、双極導出法、平均電位基準法、平衡型頭部外基準電極法、発生源導出法）やモンタージュの特徴と注意点について解説した。次に実際の脳波記録を提示しながら、局在決定法の手順について述べた。すなわち、基準電極導出法では、最大電位を示す部位が電位発生源近傍であると判定されるが、棘波や徐波が側頭葉に出現して耳朵を活性化しているときは、注意深い判読が必要であることを示した。また、双極導出法では、位相逆転の部位が最大電位を示すが、縦の電極列でみられる位相逆転部位と横の電極列でみられるものと一致しない時は、局在の決定に注意を要することを強調した。

Key Words : EEG, Montage, Referential recording, Bipolar recording, Phase reversal

I. はじめに

脳波を記録するためには、少なくとも2つの電極が必要である。その一方を脳波計の入力端子1(グリッド1, G1)に、他方を入力端子2(グリッド2, G2)に入れることにより、両電極の電位差として脳波が記録される。電極の組み合わせ方と記録の順序を定めた方式をモンタージュ(montage)という。これにより、脳波計のチャンネル数により短時間のうちにもっとも有用な所見を得るように系統だった記録を行うことが可能である。脳波記録には、種々のモンタージュが用いられ、基準電極導出記録と双極導出記録を組み合わせて電位分布を判読している。最近は、デジタル脳波計によって、同じ記録のモンタージュを変更して見直すことが可能となり、電位分布の判読が容易になった。この利点を活かすためにも、各種モンタージュの意味を理解しておくことが重要である。

II. 電場の形成

1. 大脳皮質大錐体細胞とシナプス後電位¹⁾

脳波は脳の電位変動(交流成分)を表しており、この電位変動に大きな役割を果たしているのはニューロン活動である。なかでも大脳皮質にある大錐体細胞のシナプス後電位(postsynaptic potential, PSP)が重要であり、興奮性シナプス後電位(excitatory postsynaptic potential, EPSP)と抑制性シナプス後電位(inhibitory postsynaptic potential, IPSP)の2種類がある。興奮性視床ニューロンから大錐体細胞の尖樹状突起表層に興奮性入力が送られると、局所的に脱分極が生じてEPSPが発生し、細胞内が陽性、細胞外が陰性となり、細胞内に電流が生じる。この電流は細胞外に深部陽性、表層陰性の電場を生じる。この状態は1個の大錐体細胞の表層部に陰性、深部に陽性の2極が発生したものとしてモデル化できるので双極子(dipole)とよばれている。もし近接する多数の大錐体細胞に同期的に同一の状態が発生すると、多数の同一双極子が並列することになり、そのため電場は空間的に加重(spatial summation)されて、表層陰性、深部陽性の大きな電場が細胞外に形成されることになる

* Principles of EEG montages

** 九州大学大学院医学研究院脳研臨床神経生理

受付日：2005年11月18日

採択日：2005年11月18日

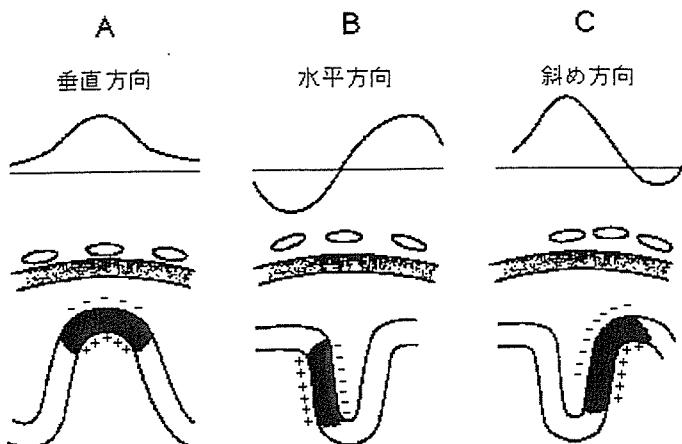


図 1 双極子（ダイポール）の方向による頭皮上の電位分布

頭表に対して垂直なダイポールの電場は頭皮上では、最大電位が1カ所である(A)。しかし、頭表に対して水平方向(B)あるいは斜め方向(C)のダイポールの電場は、頭皮上では陽性と陰性の最大点が2カ所に形成されるが、直下の電極では記録されにくい(文献2)より引用)。

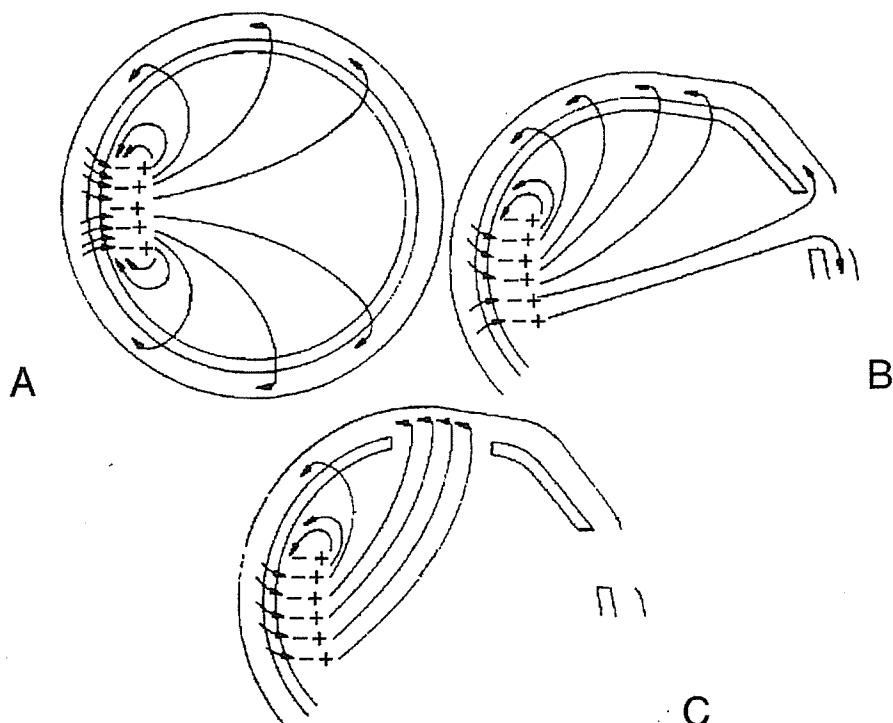


図 2 後頭葉皮質内の仮想ダイポールによる頭蓋内電流の流れ

頭部球モデルでは、電流の流れは一様である(A)。頭部非球モデルで眼窓に開口部がある場合(B)と頭部非球モデルで手術的に開口部がある場合(C)では、電流は抵抗の少ない経路に従って頭蓋内を流れる。したがって、頭皮上から記録される電場は、歪められることになる(文献2)より引用)。

(図1)²⁾。このように数千から数十万のニューロンが同期(synchronization)してはじめて頭蓋の外から脳波が記録される。電流双極子の方向が記録電極に対して向かっているときは、大きな電位が得られるが、直角方向のときは、頭皮上から記録することが困難なことがある(図1)。ニューロンが発生する活動電位は、PSPと比べると持続時間が著しく短いので同期的加重が起

こりにくく、脳波の電位発生には余り重要ではない。

2. 容積導体

ヒトの場合、脳波はその発生源に直接電極を刺して記録されるのではなく、発生源を取り囲む伝導性生体組織(脳、脊髄液、筋肉、頭皮、皮膚など)の外から間接的な反応として記録される。電極と発生源の間に生体組織は生体電気現象の媒体となるので、電気

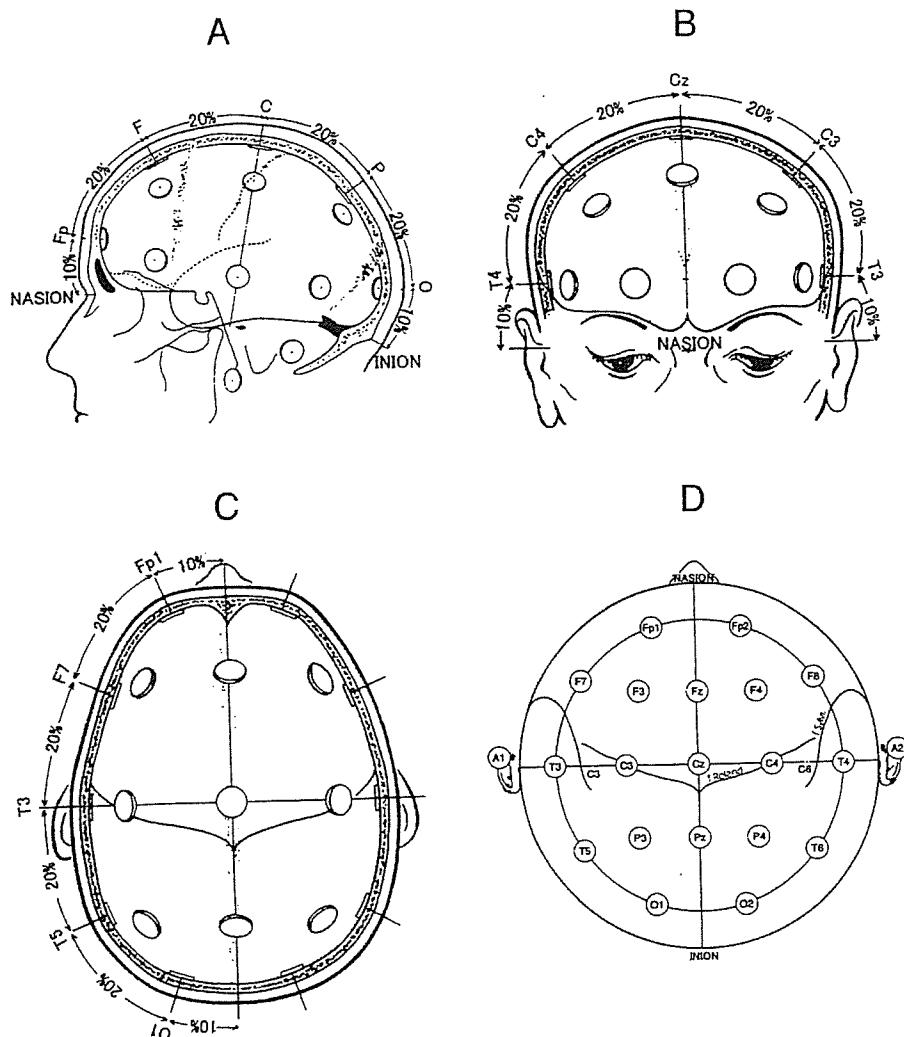


図3 国際10-20電極配置法（文献6）より引用)

生理学的に容積導体とよばれる³⁾。頭蓋骨は伝導性が非常に低いために絶縁体とみなされ、外側の頭皮、内側の脳組織、脳脊髄液は容積導体と考えられる。容積導体の特性として、内部に電位発生源があるとそれを中心にして、周囲に電場が形成される。この電場の電気的特徴は電位発生源の状態のみならず、それを囲む容積導体の伝導率が均質か不均質かによって複雑に変化する。生体は不均質な容積導体なので、その内部の電場は時として複雑になることがある(図2)²⁾。そのため、電位の頭皮上分布から、脳内の電流源を推定するのは、誤りを犯すことが多い。

III. 脳波導出法の原理

1. 脳波の極性

脳波はG1の電極とG2の電極の電位差(差分)を測

定するので、同相信号(交流雑音)は相殺され、逆相信号(脳波)が検出される⁴⁾。脳波計では上向きの振れが陰性で、下向きが陽性であるが、陰性か陽性かは相対的なものである。例えばG1の電位が $-80\mu\text{V}$ 、G2の電位が $-30\mu\text{V}$ なら脳波計には $-50\mu\text{V}$ 、すなわち陰性の上向きの振れとして記録される。しかし、同じ $-50\mu\text{V}$ の振れは、極端な話G1の電位が $0\mu\text{V}$ 、G2の電位が $+50\mu\text{V}$ でも起こりうる。このように脳波の振幅や極性はG1とG2の相対的な関係で変わりうるので、電位分布を決定するときには、十分注意する必要がある。

2. 電極の配置法

脳波の導出法には電極の設置(electrode placement)とモニタージュが大事である。国際臨床神経生理連合では10-20電極法を推奨している^{5,6)}。その電極

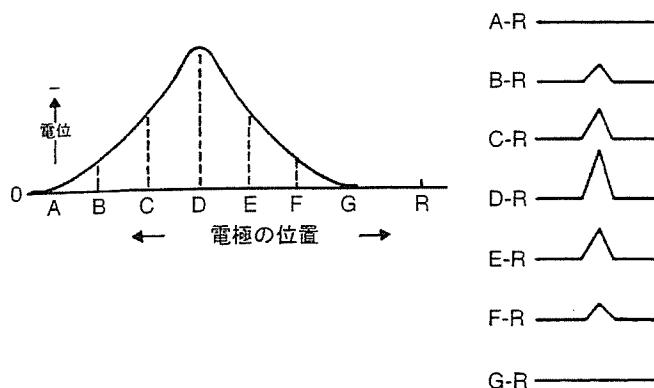


図 4 基準電極導出法の原理

鋭波の仮想的 2 次元電位分布（左）とそれを基に計算した脳波（右）。R は基準電極であり、A, G 点と等電位である。B～F の脳波は同位相であり、D 点で最大振幅を示すが、これは 2 次元電位分布のピークと一致する。仮に、R が B 点や C 点と同じ電位になると（活性化）、波形は同位相ではなくなり、どこに最大振幅があるか判定できなくなる（文献 8）より引用）。

部位は図 3 に示す通りである。正中前後方向の計測のために鼻根部 (nasion), 頭蓋頂 (vertex), 外後頭隆起 (inion) を通る線を考え、その上に 5 つの点を決める。すなわち、第 1 の前頭極正中部 (Fpz) は鼻根部-外後頭隆起間の距離の 10%だけ鼻根より上部の点、第 2-5 の点は Fpz から順に 20%ずつ後方となり、それぞれ Fz, Cz, Pz, Oz とよばれる（図 3 A）。このように 10%, 20% というように計測していくので、10-20 システムとよばれている。側方向の計測は、中心部の冠状線を基準にして行う。まず左右の耳介前点 (auricular point) を定める（図 3 B）。これは、耳珠の直前で頬骨弓最後部のすぐ上の部を指で圧すると凹むところである。両側の耳介前点と Cz を結ぶ線上で、両耳介前点間の距離を測る。10%だけ、耳介前点から上部に左中側頭部 (T3) と右中側頭部 (T4) を決める。次に 20% 上部に左右の中心部 (C3, C4) を定める。Cz は前後方向と交わることになる。側頭部の前後方向では、Fpz から T3 (T4) を通って Oz に至る周線の距離を 100% として、FPz から左右に 10% の点を Fp1, Fp2 とする（図 3 C）。次の 20% の点を F3, F4 として、Oz から左右に 10% を O1, O2 とする。これから 20% の点を T5, T6 とする。F7 と Fz, F8 と Fz, T5 と Pz, T6 と Pz の中点がそれぞれ F3, F4, P3, P4 となる（図 3 D）。これらのうちで FPz と Oz には電極をつけないので、頭皮上には全部で 19 個の電極を装着することになる。こ

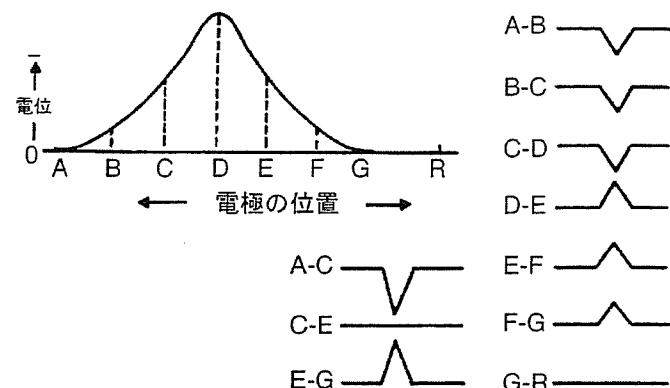


図 5 双極導出法の原理

鋭波の仮想的 2 次元電位分布（左）とそれを基に計算した脳波（右）。2 次元電位分布のピークである D 点を含む導出で位相逆転がみられる。双極導出では、位相逆転が認められた部位が最大振幅であることがわかる（文献 8）より引用）。

れらの電極と大脳皮質との位置関係は、おおよそ C3, C4 が中心溝の上に F7, F8 がシルビウス溝に近くなる。ちなみに数字のうち奇数は左、偶数は右を指し、z はゼロの意味である。C は central, F は frontal, P は parietal, T は temporal, O は occipital を指し、耳朶につける電極は A1, A2 とよばれる。

3. 電極導出法の種類⁷⁾

a. 基準電極導出法 (referential recording)

頭皮上の記録電極と耳朶においていた電極との間で脳波を記録する方法である。耳朶に脳波はなく、頭皮上の記録電極のみが活性しているという意味で単極 (monopolar) 導出とよばれることが多い。左右差、半球性の異常を見つけやすい特徴がある。仮に徐波や棘波がみられた場合には、最高電位の場所に局在しているとみなしてよい（図 4）^{7,8)}。しかし、必ずしも耳朶の電位はゼロではないので、単極導出という言葉は出来る限り避け、基準電極導出とよぶ方が良い。すなわち、 α 波や側頭葉てんかんの棘波が耳朶に波及することが多い（活性化）ので、基準電極導出のみで局在を推定するのは危険であり、必ず双極導出と対比しなければならない。

b. 双極導出法 (bipolar recording)

頭皮上において 2 個の記録電極を、それぞれ脳波計の G1, G2 に入力して、脳波を記録する方法である。例えば、側頭方向では、Fp1-F7 → F7-T3 → T3-T5 →

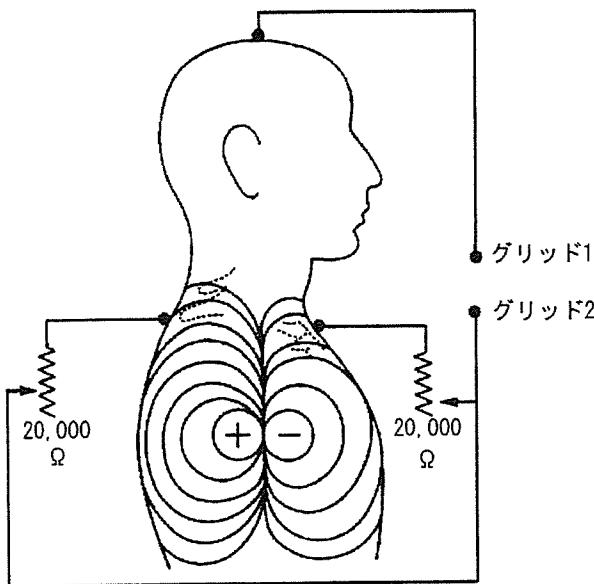


図 6 平衡型頭部外基準電極

第7頸椎棘突起上の皮膚と右胸鎖関節付近にそれ電極をおき、それらを $20\text{ k}\Omega$ の可変抵抗を通して結合し、抵抗を加減することによって心電図を打ち消す方法である（文献7）より引用）。

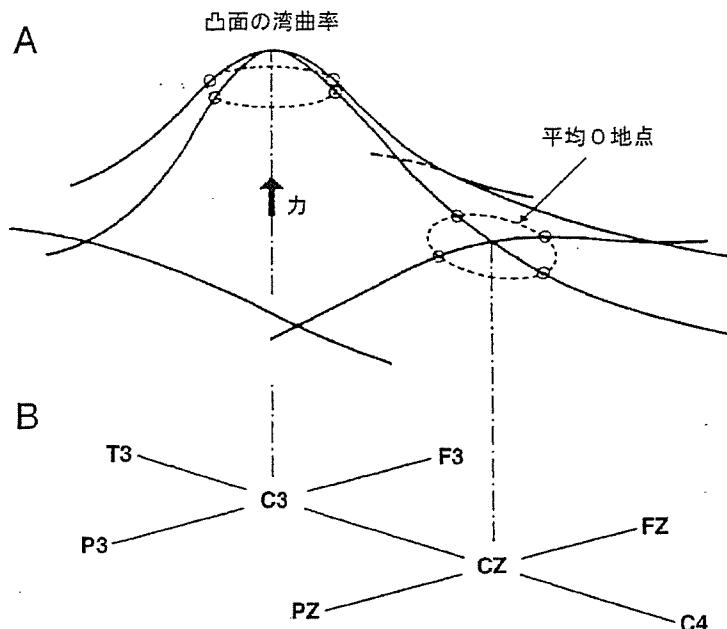


図 7 発生源導出法の原理

A : 弾力性のある膜をある一定の力で持ち上げたときの効果を電位発生源による頭表での電場分布と見なしたもの。力による凸面の湾曲は力が加えられた場所に限定されるが、すそ野では凹面と凸面の垂直方向のバランス効果により曲率はほぼゼロとなる（Laplaceの法則）。

B : C3, CZ 電極直下の電位発生源を決めるための電極配置。C3を取り囲む周囲の他の部位の電極から波及する電位成分を相殺することにより、C3電極直下の成分だけを的確に検出することができる。発生源は近傍の4個の電極の平均電位とC3電位の差として、以下の式で近似される。

$$C3 = [C3 - (T3 + F3 + P3 + CZ)] / 4 \quad (\text{文献11)} \text{ より引用})$$

T5-O1 というように近接する電極を順次連結して記録することが一般的である。2つの電極間の電位差をみると（相対振幅）ので、位相逆転（phase reversal）により局在性の異常を見出しやすい利点がある（図5)^{7,8)}。注意しなければならないのは、2つの電極の電位差が小さいと、振幅が低下し、平坦に見えることがある。平坦なら2つの電極が等電位であるということを常に頭に入れておかなければならない。つまり、平坦であることは2つの電極がゼロ電位であるということを意味しない。

c. 平均電位基準法 (average potential reference, AV)

AV 法は全電極から導出した脳波電位の平均値を基準とする⁹⁾。通常、開閉眼によって大きな電位が混入する Fp1 と Fp2 と耳朶を結合から除外する。活性化しやすい耳朶電極を使用しなくてすむ、脳波異常の局在

を比較的明確に示しうるという利点がある。しかし、どれか一つの電極に大きな入力（アーチファクト）が混入したり、ある程度広がりをもった高振幅の電位があると、全導出に影響するので、注意を要する。

d. 平衡型頭部外基準法 (balanced non-cephalic reference, BN)

BN 法は第7頸椎棘突起上の皮膚と右側の胸鎖関節付近にそれぞれ電極をおき、それらを $20\text{ k}\Omega$ の可変抵抗を通して結合し、抵抗を加減することにより心電図を打ち消して基準電極として使用する方法である（図6)⁹⁾。理論的には優れているが、必ずしも心電図が除去されず、体動や筋電図が混入しやすいという欠点がある。

e. 発生源導出法 (source derivation, SD)

SD 法は、ある電極から導出される電位のうち、この電極を取り囲む周囲の他の部位から波及する電位成分

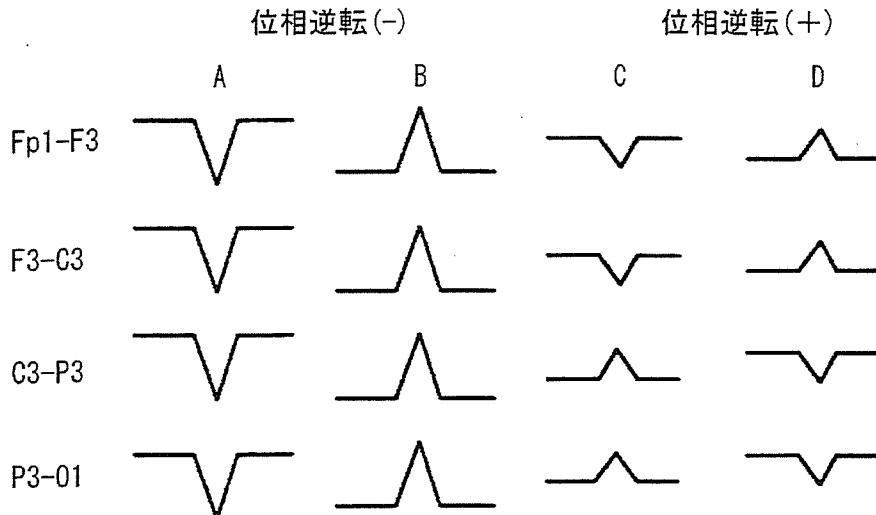


図 8 位相逆転の意味

位相逆転がない場合、A では陽性頂点の最大が Fp1, B では陰性頂点の最大が Fp1 にあることを示す。その逆に、A では陰性頂点の最大が O1, B では陽性頂点の最大が O1 であることもあり得る。一方、位相逆転がある場合、C では陰性頂点の最大が C3, D では陽性頂点の最大が C3 にあることを示す。

を相殺することにより、その電極直下の成分だけを的確に S/N 比よく検出しようとする方法である（図 7）^{10,11)}。基準電極が各電極の近傍の電極の電位の平均値になるので、狭い範囲に局在する脳波所見の検出には最も優れている。しかし、基準電極に関する仮説や重みづけなど人為的因素が加わるので、生理学的解釈には注意を要する。また、振幅が小さくなる。

IV. モンタージュの作成

モンタージュは研究者により、また脳波計のチャンネル数により、また検査の目的により異なるのは当然であるが、ルーチン検査においては、できるだけ標準化されたモンタージュを用いるべきである。日本脳波・筋電図学会（現臨床神経生理学会）¹²⁾やアメリカ脳波学会¹³⁾では、臨床脳波検査用標準モンタージュを提案しているので、参考していただきたい。モンタージュ作成の標準的な考え方は、1) 少なくとも 8 チャンネルの記録は必要である、2) 基準電極導出法と双極導出法の両方を用いるべきである、3) 双極導出法には縦方向 (longitudinal) と横方向 (transverse) を組み合わせた方がよい、などである。

V. 電位の局在法

ある脳波現象が、どの電極に最も近い部位に発生し

ているかを決定することを局在づけ (localization) という。これは、棘波、徐波などの出現部位の決定や優位律動 (α 波) の分布の決定などに使われる^{7,8,14)}。

耳朶による基準電極導出法では、大脳皮質付近にてんかんの焦点がある場合には、てんかん焦点の最も近い電極から最大振幅の陰性棘波が記録されることが多い。しかし、側頭葉てんかんでは、耳朶の活性化がよく起こるので、基準電極導出法のみで局在を決定するのは危険である。基準電極導出法では、大まかな電位分布を観察して、それに関連する電極部位の双極導出で位相逆転の有無をみながら、局在決定を行うべきである。図 8 に双極導出における位相逆転の考え方を示す。位相逆転がない場合、陰性波あるいは陽性波の最大が前頭部か後頭部にある（図 8 A, B）。一方、位相逆転がある場合、陰性波ないし陽性波の最大の電位がその部に存在する（図 8 C, D）。しかし、これは、今記録している電極列で最大振幅の電位が、位相逆転部位に存在することを示しているに過ぎない。図 9 のように、部位 S で最大振幅の陰性電位が出現し、周囲に陰性電位が同心円状に拡がっている場合を仮定してみる。任意の縦の電極列 I で脳波を記録すると、電極 3 の部位で位相逆転が起こるので、この線上では部位 3 に最大振幅の陰性電位が出ていることが分かる。しかし、図から明らかなように、これは、電極列 I で最大振幅

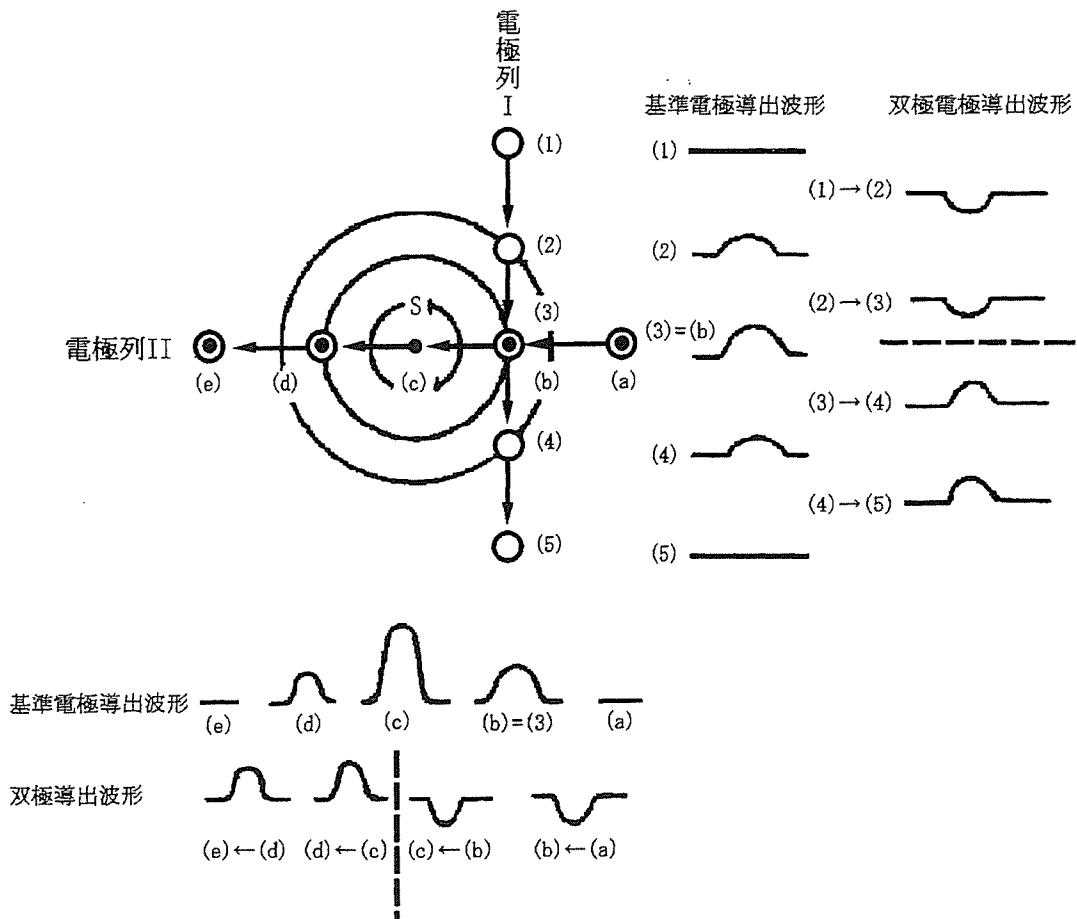


図 9 位相逆転による電位の局在決定法

部位 S に最大振幅の陰性電位が出現し、周囲に陰性電位が同心円状に広がっている場合を仮定する。任意の縦の電極列 I をみると、基準電極導出では電極 (3) で最高電位を認め、双極導出ではその部に位相反転がみられるので、そこを中心とする陰性電位が存在することがわかる。一方、横の電極列 II では、電極 c の部位が最大電位であり、電極 b (3 に相当) よりも電位は大きい。これは、電極 c が電源 S に電極 b よりも近いためである。そこで、c を通る縦の電極列で脳波を記録し、c に最大電位があることを確認する必要がある（文献 7）より引用）。

の電位が部位 3 に存在していることを示しているに過ぎず、頭皮上で最大振幅がある部位は電源 S に近い c である。実際、横の電極列 II では、c が b(電極 3 に対応) よりも電位が大きい。このように、直交する 2 つの電極列で異なった部位で位相逆転が見られるときは、記録しなかった別の場所に最大振幅の電位が存在すると考えなければならない。

以上のこと念頭に置いて、実際の脳波記録を解析してみることにする。図 10 に優位律動の分布を示す。基準電極導出では α 波が後頭部優位ながらもびまん性に出現している（図 10 左）。しかし、双極導出では側頭部では T5, T6、頭頂部では P3, P4 までの広がりしかないことが分かる（図 10 右）。なぜならば、もし

T3, T4, C3, C4 まで α 波が分布し、F7, F8, F3, F4 には α 波が波及していないとすると、F7-T3, F8-T4, F3-C3, F4-C4 にも α 波が記録されるはずである。しかし、 α 波はこれらの導出で記録されていない。また、位相逆転もないのに、O1, O2 に最大振幅の α 波が出ていると解釈できる。

次に、側頭葉てんかんによる鋭徐波複合の記録を検討してみる（図 11）。基準電極導出で記録した脳波を AV 法、3 つの双極導出法でリモンタージュした。基準電極導出(MP I)では左半球全般で前頭部優位に鋭徐波複合を認めるが、側頭部では目立たない。AV 法では、左側頭部優位に鋭徐波複合を認める。また、右半球には逆位相の徐波が全般的に混入している。双極導

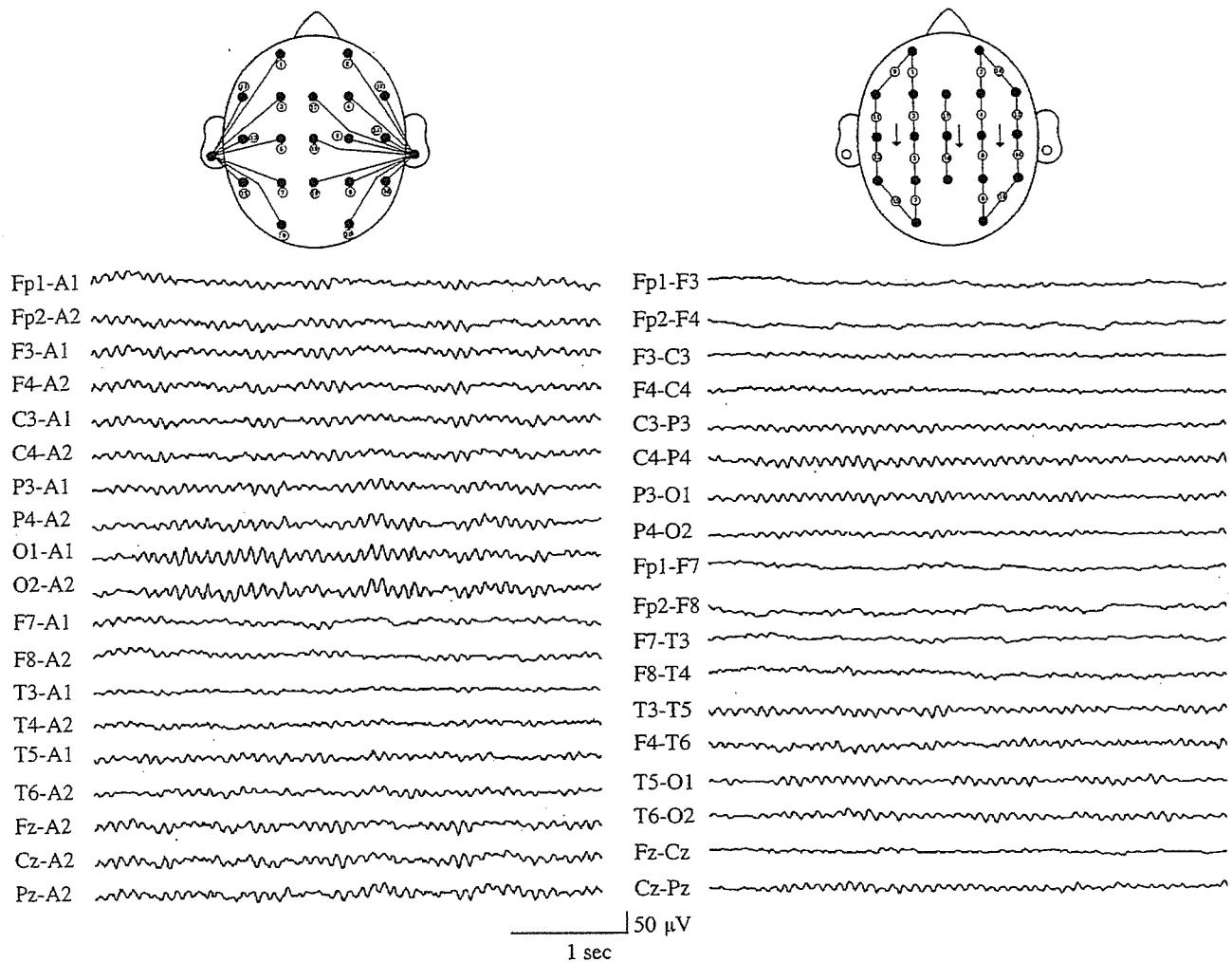


図 10 優位律動の頭皮上分布

基準電極導出では α が後頭部優位ながらもびまん性に出現している（左）。しかし、双極導出では側頭部では T5, T6, 頭頂部では P3, P4 までの広がりしかないことが分かる。このように基準電極導出では、耳朶の活性化により α 波が前頭部まで拡がっているように見えるので、要注意である（文献 14）より引用）。

出 (BP II, BP III) では、位相逆転の部位から F7, T3 に鋭波の最大が、T3 に徐波の最大があることが分かる。BP IV では T3 で位相逆転しているので、T3 の電位は A1 や C3 よりも振幅が高いことが分かる。この所見を一元的に説明するには、耳朶基準導出では、耳朶に波及している電位が極性を逆転させて、電位が出ていない他の部位に出現させたと考えるしかない。すなわち、側頭部にある鋭徐波複合により耳朶が活性化され、その結果として、MP I では左側頭部の電位が低下し、左前頭部優位の電位分布を示したことがわかる。また、AV 法で右半球全体に見られた逆位相の徐波は、平均しても徐波が相殺されないせいである。そのため、本来、電位が出ていない右半球に、陽性徐波が広く分

布しているように見える。ある程度、脳波判読に習熟した人が、この現象を見逃すことはないであろう。しかし、耳朶は常に活性化される危険性があるということを念頭に置きながら、注意深く判読を進める必要がある。

VI. おわりに

脳波の導出法の原理を解説したあと、実際の脳波記録を提示しながら、局在決定の手順を述べた。基準電極導出法と双極導出法を組み合わせ、その短所と長所を知った上で、脳波判読を行う必要があることを強調したい。

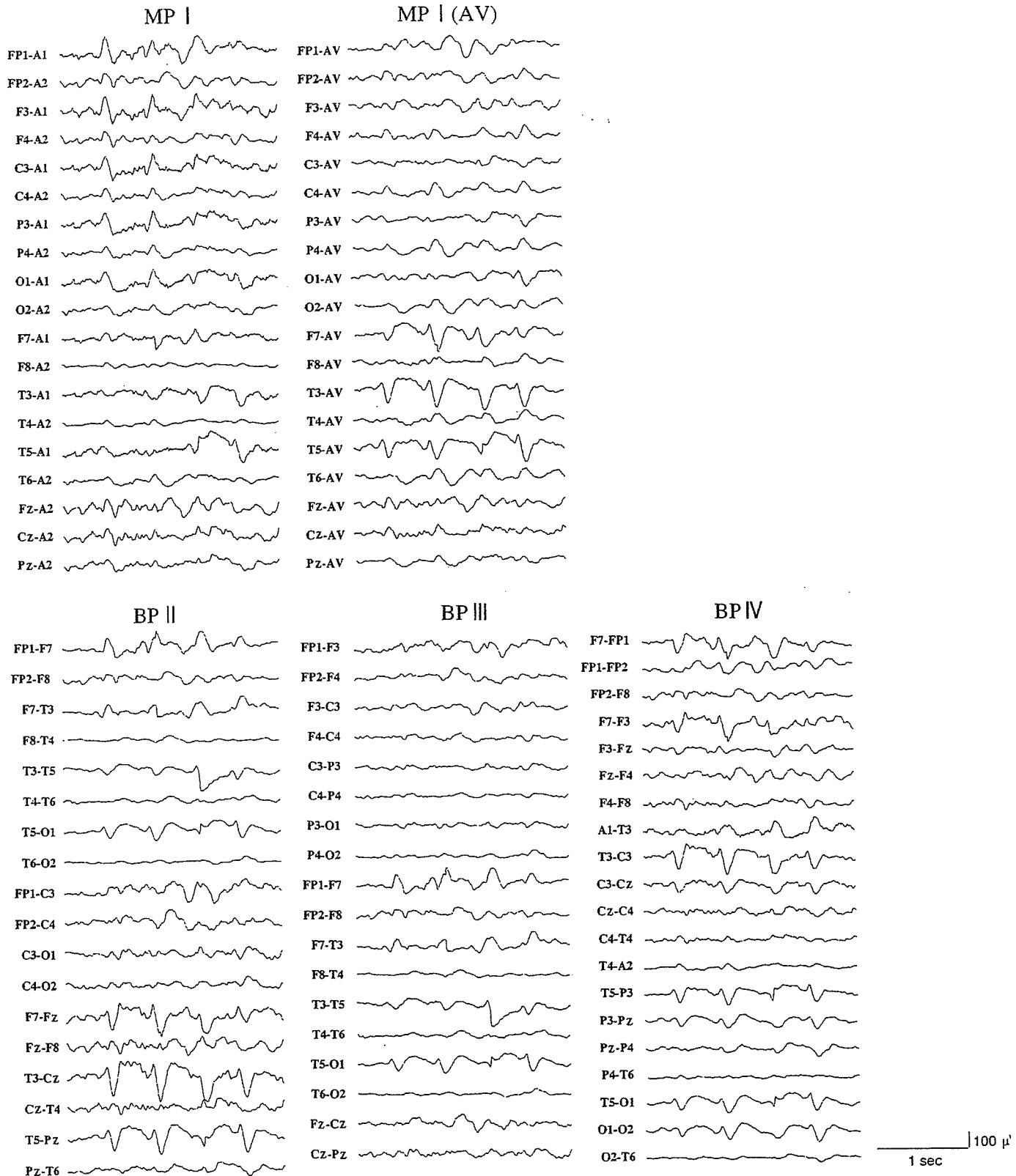


図 11 リモンタージュによる鋭徐波複合の比較

側頭葉てんかん（28歳、女性）の脳波。基準電極導出（MP I、左上段）で記録した脳波を平均電位基準（MP I AV、右上段）、双極導出（下段）にリモンタージュした。基準電極導出（MP I）では左前頭部優位に鋭徐波複合を認めるが、側頭部では目立たない。平均電位基準（MP I AV）では、左側頭部優位に鋭徐波複合を認める。また、右半球には逆位相の徐波が全般的に混入している。双極導出（BP II, BP III）では、位相逆転の部位からF7, T3に鋭波の最大が、T3に徐波の最大があることが分かる。BP IVではT3で位相逆転があるので、A1とC3より振幅が高い。以上より、耳朶の活性化により、MP Iでは、電位分布が変わったことがわかる。また、MP I AVの右半球全体に見られた逆位相の徐波は、平均しても徐波が相殺されないせいである（九州大学病院・精神病態医学・平野昭吾先生のご厚意による）。

文 献

- 1) 加藤元博：脳波の発生機序：解剖と生理, 臨床神経生理学, 33 : 221-230, 2005.
- 2) The treatment of epilepsy. Principles and practice. Wyllie E (ed.), 3 rd ed, Lippincott Williams & Wilkins, Philadelphia, 2001.
- 3) 飛松省三：早わかり誘発電位. (1) 誘発電位の基礎. 臨床脳波, 47 : 573-583, 2005.
- 4) 飛松省三：脳波を楽しく読むためのミニガイド (1). 臨床脳波, 46 : 665-673, 2004.
- 5) Jasper HH : The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroenceph clin Neurophysiol* 10 : 371-375, 1958.
- 6) Klem GH, Lüders HO, Jasper HH, Elger C : The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroenceph clin Neurophysiol* S52 : 3-6, 1999.
- 7) 大熊輝雄：臨床脳波学, 第5版, 医学書院, 1999年.
- 8) Current practice of clinical electroencephalography. Klass DW, Daly D (eds), Raven Press, New York, 1979.
- 9) Stephenson WA, Gibbs FA : A balanced non-cephalic reference electrode. *Electroenceph clin Neurophysiol* 3 : 237-240, 1951.
- 10) Hjorth B : An on-line transformation of EEG scalp potentials into orthogonal source derivations. *Electroenceph clin Neurophysiol* 39 : 526-530, 1975.
- 11) Wallin G, Stålberg E : Source derivation in clinical routine EEG. *Electroenceph clin Neurophysiol* 50 : 282-292, 1980.
- 12) 日本脳波・筋電図学会, 脳波電極および導出法委員会：臨床脳波検査用標準モンタージュおよび臨床脳波検査用電極と基準導出法の使用指針. 脳波と筋電図 13 : 92-97, 1985.
- 13) American Electroencephalographic Society : Guideline seven : A proposal for standard montages to be used in clinical EEG. *J Clin Neurophysiol* 11 : 30-36, 1994.
- 14) 飛松省三：脳波を楽しく読むためのミニガイド (2). 臨床脳波, 46 : 731-742, 2004.