

脳機能画像計測と視覚心理物理学

山本 洋紀*・大谷 芳夫**

Functional Brain Imaging and Visual Psychophysics

Hiroki YAMAMOTO* and Yoshio OHTANI**

Recent advances in functional brain imaging have made it possible to explore brain mechanisms as well as brain locations underlying human visual functions. We review major findings in the literature, emphasizing the role of visual psychophysics.

Key words: neuroimaging, fMRI, MEG, human vision

1990年初頭まで、脳機能イメージング研究は、ある視覚機能に關与する脳内部位はどこなのかという場所の問題にもっぱら集中していた。しかし、90年代中ごろにかけて、撮像技術や解析技術が飛躍的に向上し、ヒトの初期視覚領野を高精度に同定できるようになって、状況は一変した。同定した領野を基盤にすることで、場所の問題だけでなく、脳内機構や脳活動と知覚特性との対応関係を詳細に調べることが可能になったのである。実際、ここ数年、心理物理学的な実験手法を応用して、脳活動と行動指標を同時に測定する研究が盛んに行われるようになり、視覚研究は急速な進展を遂げている。

本解説では、ヒト初期視覚領野の同定方法とその皮質表面上の位置関係を概観した後、色、形、運動、両眼立体視の脳内過程について、機能的磁気共鳴画像法 (functional magnetic resonance imaging; fMRI)^{1,2)} と脳磁図 (magnetoencephalography; MEG)¹⁾ によって得られた知見をおもに紹介する。fMRI は神経活動に伴う局所的な脳血流の変化を測定する方法で、その空間解像度はミリメートルのオーダー、時間解像度は秒のオーダーである。一方、MEG は神経活動に伴う微少な磁場の変化を検出するもので、その空間解像度は数センチメートル、時間解像度はミリ秒のオーダーである。脳活動が生じる場所を詳細に調べるには

空間解像度の高い fMRI が使用され、脳活動が生じる時間経過を詳細に調べるには時間解像度の高い MEG が使用されている。なお、fMRI 信号と神経活動との関係³⁻⁸⁾、異種イメージング技術の融合⁹⁾、視覚のトップダウン処理に関する脳機能イメージング¹⁰⁾ も重要な話題であるが割愛した。総説をあげておいたので参照されたい。

1. ヒト視覚領野

1.1 網膜部位再現性

視覚系の初期の段階では、視野内の異なる部位の情報は、別々の神経細胞で並列に処理されている。マクロで見ると、左視野の情報は脳の右半球に伝達され、右視野の情報は左半球に伝達される。一方、上下視野も後頭葉の内側面にある鳥距溝の最深部を境に分断される。上視野は鳥距溝より下側の皮質で、下視野は鳥距溝より上側の皮質で別々に処理される。つまり、初期の視覚領野では、視野全体は上下左右の四分視野に分離・反転されて表現されている。ミクロで見ると、初期視覚野の内部では、網膜の各部位の情報を処理する神経細胞が皮質表面上に整然と連続的に並んでいる。この構造は網膜部位再現性 (レチノトピー) とよばれる。fMRI によるレチノトピー測定法の開発¹¹⁾ を契機に、ヒト視覚領野の解明が進み、視覚の脳内過程に関

*京都大学大学院人間・環境学研究科 (〒605-8501 京都市左京区吉田二本松町) E-mail: yamamoto@cv.jinkan.kyoto-u.ac.jp

**京都工芸繊維大学工学学部 (〒606-8585 京都市左京区松ヶ崎御所海道町)

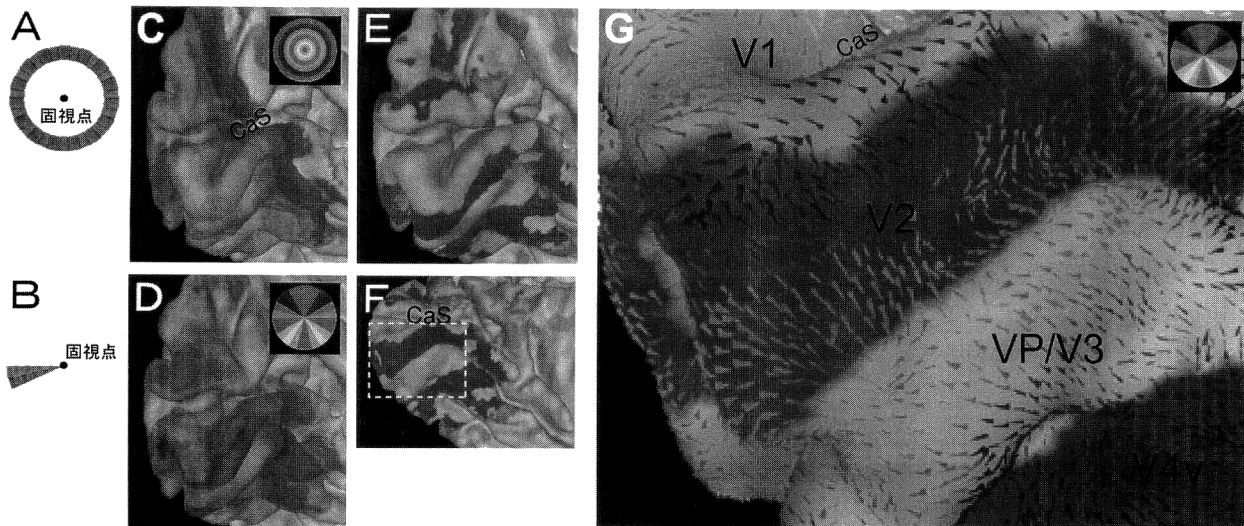


図1 網膜部位再現性に基づく視覚野同定の解析プロセス。A：視野偏心度マッピング用の視覚刺激。B：視野角位置用の刺激。C：視野偏心度のマッピング結果。表面の色がアイコンで示した偏心度（～16度）に対応する。D：視野角位置のマッピング結果。E：フィールドサイン¹²⁾—偏心度の変化方向に対して角位置が左右どちらに変化しているかを計算した結果。皮質表面上での視野角位置表象の方向性の違いを示しており、黄色部が鏡像で青色部が非鏡像である。F：フィールドサイン。Eと同様で腹側皮質を示したもの。G：Fの点線四角領域の拡大図で、視野角位置の最大変化方向を小三角形でベクトル表現し（色は角位置を表す）、フィールドサインに重ねて表示したもの。ベクトル方向分布が反転している部分が視覚野の境界である。CaS：鳥距溝。（カラー口絵参照）

する理解が急速に深まってきた。以下、この手法を説明した後、ヒト視覚領野の構成を概観する。

1.2 網膜部位再現性に基づく視覚野同定法

被験者がパターンを中心を固視している状態で、図1Aのリング刺激を中心から周辺へ60秒かけてゆっくりと繰り返し動かし、このときに生じる脳活動をfMRIで測定する。刺激は視野の各点を60秒おきに繰り返し通過するので、レチノトピックな皮質領域では、脳活動は60秒周期で増加、減少を繰り返すはずである。また、活動が増加するタイミングは、周辺部を見ている領域ほど遅くなるはずである。したがって、60秒の周期成分をもつ脳活動をフーリエ解析で抽出した後、その位相を皮質上に表示すればレチノトピーが一目瞭然となると予想される。図1Cは上記の操作を行った結果で、左半球の後頭部を内側から見たものである。中央に見える深い溝が鳥距溝で、網膜からの信号が最初に視覚皮質に到達する領域である。視野偏心度の表象が、鳥距溝にほぼ垂直に、後頭極から前方に向かって中心から周辺へと連続的に変化していることがわかる。

次に、図1Bの扇形刺激を一周60秒かけて時計回りに繰り返し回転させて測定を行う。このときの応答位相を先ほどと同様に示したのが図1Dである。視野角位置の表象は鳥距溝の最深部を境にして溝に平行に変化している。鳥距溝の上側が下視野を、下側が上視野を表象している。よく見ると、視野の角位置表象の流れが視野の水平線が垂直線で何度か反転しており、上下視野が皮質上で繰り返し表現

されていることがわかる。この反転特性を、視野表象の流れのベクトル解析¹²⁻¹⁴⁾によって明瞭に可視化したものを図1E, F, Gに示した。視野角位置表象の反転部が視覚野の境界部と定義される。鳥距溝を挟む最初の上下視野表現部が一次視覚野（V1）と定義され、2回目の表現が二次視覚野（V2）、3回目が三次視覚野（V3）などと定義される。また、鳥距溝の上部と下部、すなわち背側部（dorsal）と腹側部（ventral）に分けて、V1d（V1 dorsal）、V1v（V1 ventral）、V2d、V2vなどと分割して記述されることもある。

1.3 脳部位

上述の手法を用いて、多数の初期視覚野が同定されている^{12,15-23)}。図2は著者らが同定した結果で、右半球の一例である。測定上の制約から、視野偏心度16度以内の視野表象部を示してある。9つの視覚領野、V1、V2、V3、V4、V8、V3A（V3 accessory）、V7、LOc（lateral occipital complex）、MT（middle temporal）が同定できた。ただし、V4d、LOc、MTは視野の角位置の表象が曖昧であったので、偏心度の表象に基づいて区分した。図3には、5名の被験者（左右10半球）の平均的な視覚野構成を示した。これは、各人の大脳をタライラッハ大脳座標系²⁴⁾とよばれる共通の座標空間に写像した後、異なる被験者の視覚野が重複する確率を空間各点で計算し、可視化したものである。このような地図は確率地図とよばれ、大脳の個人差を定量的に示した地図として脳研究のさまざまな領域に応用が進

んでいる²⁵⁾。

V1, V2, V3, V3A と MT については、その位置や視野表象に関して研究者間でコンセンサスが得られている。V1 と V3A では半視野が連続的に表現されているが、V2 と V3 では背側部と腹側部で分断されている。V1 は鳥距溝に沿った領域で、その面積は 12 cm² 程度である。これは大脳皮質全体の約 2% に相当する。V2, V3, V3A の面積はそれぞれ 10 cm², 9 cm², 4 cm² 程度である。MT は運動刺激によく活動する V5 または MT+ とよばれる部位 (V5/

MT+) に一致しており、その面積は 4 cm² 程度である。

V7, LOc, V4, V8 については、視野表象が不明瞭なために不明な点が多い。V7^{21,22)} は V3A の前方に隣接する約 2 cm² の領域である。LOc は形態処理の領野である DOT²⁶⁾ (後述) とよく一致しており、その面積は 5 cm² 程度である。ここでは V3A 下部の約 3 cm² の領域を V4d と記述したが、V4 の下視野表象部が背側部に存在するという確証はなく²⁷⁾、V3B^{20,22)} とよばれるのが通例である。特に論争となっているのは V4 と V8 で^{7,19,27-32)}、腹側の紡錘状回後部の約 6 cm² の領域である。この領域の視野角位置表象については計測結果は終始一貫しており、偏心度の表象については見解が論争に至っている原因だと思われる。本解説では、この領域を中立的に V4/V8 と表記する。

各視覚野の機能的な役割については、MT と LOc を除いて、よくわかっていない。次章で述べる色や形などの視覚属性に対する処理特性や時空間処理特性—皮質拡大率^{12,17,23,33)}、受容野サイズ³⁴⁾、空間加算特性²²⁾、時間加算特性³⁵⁾、時空間周波数特性^{36,37)}—に関して研究が進められている。

2. 色, 形, 運動, 両眼視差の大脳皮質経路

視野の位置情報だけでなく、色, 形, 運動, 両眼視差 (左右の網膜像のずれで、両眼立体視の手がかり) といった基本的な視覚属性に関する情報も視覚系の初期段階で分離さ

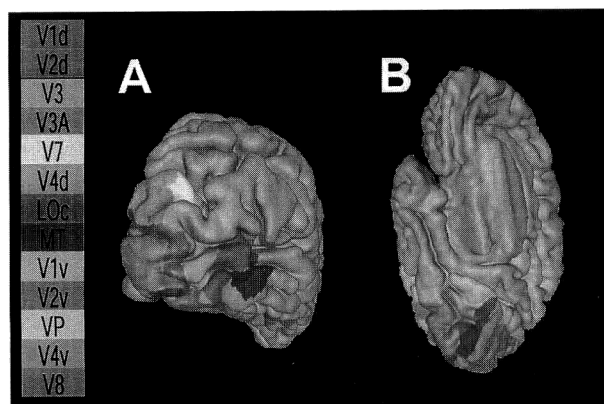


図2 ヒト視覚関連領野。A: 網膜部位再現性に基づいて同定した初期視覚領野。外側面。右脳を斜め後ろから見たもの。B: A と同じ。内側および腹側面。斜め下から見たもの。(カラー口絵参照)

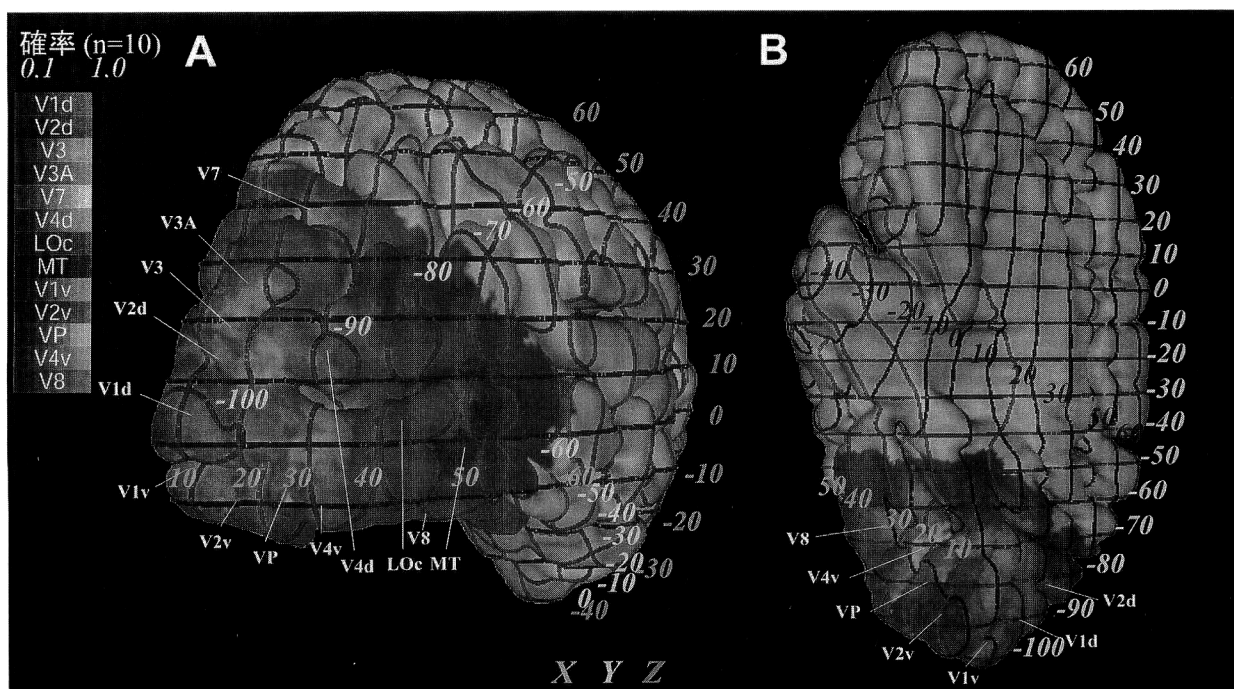


図3 ヒト視覚領野の最大確率地図。A: 皮質表面上の各点で最大の確率となった視覚野を色で示し、確率の大小を明るさで示したものの。外側面。B: 内側・腹側面。(カラー口絵参照)

れ、皮質のある程度の段階まではほぼ独立に処理される^{38,39)}。大脳皮質には、物体の認知にかかわる腹側視覚路（形態知覚経路）と物体の位置の知覚にかかわる背側視覚路（空間知覚経路）という2つの経路が存在する⁴⁰⁾。サルの場合、V1, V2は両経路共通で、V3, V3A, MTから後頭頭頂部に至る流れが空間知覚経路、VP, V4から後頭側頭部に至る流れが形態知覚経路であると考えられている⁴¹⁾。ヒトの大脳にもこの2つの経路が存在し、色や形は腹側経路が、運動や両眼視差は背側経路が扱う代表的な視覚属性とされている。本章ではこれらの視覚属性について、その脳内部位、応答特性、知覚との相関という観点から研究成果を概説する。

2.1 色

2.1.1 脳 部 位

最初に発見された色覚関連領域はV4/V8で、モンドリアン刺激とその白黒版に対する脳活動を比較した研究^{42,43)}で示された。その後、V1をはじめ多くの視覚野が、白黒刺激より色刺激に強く応答する⁴⁴⁻⁴⁸⁾ことが明らかになってきた。V4/V8は色覚中枢（color center）として注目されているが^{19,28)}、その特殊性は十分に検討されていない。

2.1.2 応答特性と知覚との対応

ヒトの色覚は、光受容過程（L, M, S錐体）、反対色過程（明暗、赤・緑反対色、黄・青反対色機構）、空間比較過程（明暗、赤・緑反対色、黄・青反対色機構）、認知過程（色相、明度、彩度機構）の4段階の階層的処理で達成されると考えられている^{49,50)}。

Engelら⁴⁵⁾は、色検出の“脳活動の”閾値を測定し、V1, V2に反対色過程が存在すること、赤・緑反対色機構のほうが明暗機構より感度がよいこと、を示している。後に、V4/V8もV1, V2と同様の反対色性をもつことが示されている⁵¹⁾。また、色順応現象に関して、V1の反対色機構の感度低下は錐体の感度低下で説明できること⁵²⁾、赤・緑反対色機構と明暗機構が独立に順応すること⁴⁷⁾、がわかっている。知覚との対応については、色順応に伴う色検出感度の低下がV1の感度低下とよく対応していること^{47,52)}、色残像の知覚時にV4/V8の活動が増加すること^{19,53)}が報告されている。

2.2 形

2.2.1 脳 部 位

形に選択的な領域は、当初、V5/MT+の後方および下方に隣接して同定され、LOcと命名された⁵⁴⁾。この部位は大局的な形（顔、椅子、車など）には応答するが、それをモザイク状にばらばらに分割したものには応答しない。その後、顔や建物などのさまざまな形態カテゴリーに対して選

択的に応答する領域が、レチノトピックな視覚野の前方の広い領域に分散していることがわかってきた²⁶⁾。これらのカテゴリー選択的な領域のおおのを1つのモジュールと考えてよいのか、それとも、より一般的な形態処理モジュールの一部なのかといった点について、現在、論争が盛んである^{55,56)}。Hassonら²⁶⁾は、後者を支持する興味深い報告をしている。彼らは、LOcの腹側部および背側部で、顔、物体、建物の各カテゴリーに選択的な領域と視野の中心、中間、周辺の表象領域が連関して分布していることを明らかにした。彼らは、LOcを腹側と背側に二分し、前者をVOT（ventral occipito-temporal）、後者をDOT（dorsal occipito-temporal）とよんでいる。

2.2.2 応答特性と知覚との対応

形態視の恒常性に関して、VOTの活動は物体の位置と大きさには依存しないが視線方向の変化に対しては依存することが、選択的順応法⁵⁷⁾を使ったGrill-Spectorらの研究⁵⁸⁾によって明らかになっている。この研究は、選択的順応法を用いれば、ニューロン集団の平均的活動しか測定できないfMRIでも、ニューロン集団に内在するサブメカニズムを単離できることを実証した点でも意義が深い。この手法を用いて、形態視の局所の特徴から大局的形態へと至る階層的脳内過程を明らかにする試みがなされ、DOT, VOTだけでなくV1をはじめとする初期視覚領域も大局的な統合に寄与していることが示唆されている⁵⁹⁾。大谷ら⁶⁰⁾は、コントラストの空間対比現象⁶¹⁾をMEGで調べ、コントラストの大局的な比較がV1またはV2の初期段階ですで行われていることを示した。この知見は後にfMRIによって確認されている⁶²⁻⁶⁴⁾。

VOT, LOTの脳活動が形の知覚と密接に関係していることが、認識率を操作した研究^{65,66)}、両眼闘争・融合^{67,68)}や多義図形⁶⁹⁻⁷¹⁾を用いた研究、認識閾値レベルの刺激を用いた研究^{65,72)}で示されている。Barら⁷²⁾は、認識の度合いが増すほど前頭側の活動が増加することを報告している。

2.3 運 動

2.3.1 脳 部 位

最初に発見された運動関連野はV5/MT+で、運動するドット刺激と、その静止版に対する脳活動を比較した研究で明らかとなった⁴³⁾。V5/MT+は、さまざまな種類の運動刺激⁷³⁻⁸³⁾に対して一貫して強い応答を示す領域であり、ヒトの運動視の中核と考えられている。Hukら⁸⁴⁾は、V5/MT+の前部は同側視野の運動刺激に応答することから、前部がサルのMSTに、後部がサルのMTに対応していると述べている。V5/MT+以外にも、多数の運動視関連領域の存在が示されている⁸⁵⁾。初期視覚野ではV3Aが運動刺激

によく応答し、V5/MT+と類似の応答特性を示す¹⁸⁾。また、運動境界の処理に特化した領野がV3B付近に提案されKO (kinetic occipital) とよばれているが^{86,87)}、否定的な報告^{88,89)}もある。そのほか、生物的な運動 (biological motion) に選択的な領域が上側頭溝に見つかっている⁹⁰⁻⁹³⁾。

2.3.2 応答特性と知覚との対応

色や輝度で定義されたパターンの運動 (一次運動) とテクスチャーやコントラストで定義されたパターンの運動 (二次運動) は、別々の系で処理されていると考えられている⁹⁴⁾。Smith ら²⁰⁾ は、一次運動と二次運動に対する活動の比較を行い、V3/VP は二次運動に対して感度がよく、V5/MT+ は両運動に対する感度に差がないと報告している。一方、Seiffert ら⁹⁵⁾ は、両刺激に含まれる運動成分以外の影響を除去すると活動の差がなくなることを発見し、二次運動に特化した領野の存在を否定している。運動方向の順応効果を調べた Nishida ら⁹⁶⁾、運動方向の弁別課題を用いた Dupont ら⁹⁷⁾ も、同様の結論に達している。

V5/MT+の活動が運動知覚と密接に関連していることが、運動残効^{95,98-101)}、プラッド運動¹⁰²⁻¹⁰⁴⁾を対象にした実験で示されている。佐々木ら¹⁰⁵⁾ は、ジッター錯視¹⁰⁶⁾時の脳活動を測定し、V5/MT+に眼球の固視微動を補償する仕組みが存在することを明らかにした。V5/MT+と速度知覚との関連性も検討されている。Huk と Heeger¹⁰³⁾ は、運動縞刺激の速度弁別とコントラスト弁別をする際の脳活動を比較し、V5/MT+は速度弁別時に活動が増加するが、V1, V3A では課題間で差はないと報告している。一方、速度弁別と輝度弁別の比較を行った Sinaert ら¹⁰⁷⁾の実験では、V5/MT+に有意な差は見つかっていない。

2.4 両眼視差

2.4.1 脳部位

両眼立体視に関連する脳活動は、初期視覚領野と後頭頭頂部の広い領域で認められている¹⁰⁸⁻¹¹¹⁾。Kwee ら¹¹²⁾ は、頭頂間溝に沿った部位の関与を報告している。Tsao ら¹¹³⁾ は、ランダムドット・ステレオグラム (RDS) で両眼視差のあるチェッカー模様刺激 (凸凹刺激) とその視差なし版を比較し、背側視覚経路にある V3A, V7, DOT, CPDR (caudal parietal disparity region, 頭頂間溝の一部) に顕著な活動を認めている。

2.4.2 応答特性と知覚との対応

Backus ら¹¹⁴⁾ は、2つの面が透明視的に重なったようにみえる RDS 刺激 (境界や形はみえない) を作成し、2面の相対視差をパラメーターとして、視差の弁別成績と脳活動の大きさを比較している。知覚的には、視差が非常に小さ

いと2つの面は弁別できないが、あるレベルを超えると2つの面の弁別は可能になり、それ以降、2面間の奥行き感も増していく。しかし、視差があまりに大きいと、融合できなくなり2つの面の弁別も不可能となる。彼らは、この知覚変化に一致して、V1, V2, V3 および V3A の脳活動が視差の増加に伴って増加し、その後、減少していくことを示している。なかでも、V3A が特に顕著な活動を示すこと、脳活動の大きさに関して階層性 (V3A>V2=V3>V1) がみられること、を報告している。

1992 年の小川ら¹¹⁵⁾による視覚皮質の fMRI, 2年後の Engel ら¹¹⁾によるレチノトピー測定方法の開発からわずか10年である。この間の脳機能イメージングによる視覚研究の進展は驚嘆に値するが、ここで紹介したように、得られた知識はまだ断片的で、研究者間で見解の異なる点も多い。脳機能イメージングと心理物理学的手法を融合するアプローチは、脳内視覚経路の階層性・並列性を解明するうえで、今後ますます重要になってくると思われる。

本解説の執筆にあたり、有益な助言をいただいた京都大学大学院人間環境学研究所江島義道教授に感謝いたします。

文 献

- 1) 柴崎 浩, 米倉義晴: 脳のイメージング—脳のはたらきはどこまで画像化できるか (共立出版, 2001)。
- 2) 花川 隆, 柴崎 浩: “脳機能画像法”, 脳神経科学, 金澤一郎, 篠田義一, 廣川信隆, 御子柴克彦, 宮下保司編 (三輪書店, 2003) pp. 376-384。
- 3) 竹市博臣: “ファンクショナル MRI を用いた視覚研究”, *Vision*, **10** (1998) 29-36。
- 4) D. J. Heeger and D. Ress: “What does fMRI tell us about neuronal activity?” *Nat. Rev. Neurosci.*, **3** (2002) 142-151。
- 5) N. K. Logothetis: “The neural basis of the blood-oxygen-level-dependent functional magnetic resonance imaging signal,” *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **357** (2002) 1003-1037。
- 6) D. Attwell and C. Iadecola: “The neural basis of functional brain imaging signals,” *Trends Neurosci.*, **25** (2002) 621-625。
- 7) B. A. Wandell and A. R. Wade: “Functional imaging of the visual pathways,” *Neurol. Clin.*, **21** (2003) 417-443。
- 8) D. A. Gusnard, M. E. Raichle and M. E. Raichle: “Searching for a baseline: Functional imaging and the resting human brain,” *Nat. Rev. Neurosci.*, **2** (2001) 685-694。
- 9) A. M. Dale and E. Halgren: “Spatiotemporal mapping of brain activity by integration of multiple imaging modalities,” *Curr. Opin. Neurobiol.*, **11** (2001) 202-208。
- 10) L. Pessoa, S. Kastner and L. G. Ungerleider: “Neuroimaging studies of attention: From modulation of sensory processing to top-down control,” *J. Neurosci.*, **23** (2003) 3990-3998。

- 11) S. A. Engel, D. E. Rumelhart, B. A. Wandell, A. T. Lee, G. H. Glover, E. J. Chichilnisky and M. N. Shadlen: "fMRI of human visual cortex," *Nature*, **369** (1994) 525.
- 12) M. I. Sereno, A. M. Dale, J. B. Reppas, K. K. Kwong, J. W. Belliveau, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell: "Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging," *Science*, **268** (1995) 889-893.
- 13) 山本洋紀, 高橋成子, 阿津川智洋, 江島義道: "脳表面図に基づく fMRI 解析ソフトウェアシステム", 電子情報通信学会技術報告 (ME とバイオサイバネティクス), **100** (2000) 87-94.
- 14) H. Yamamoto, M. Fukunaga, S. Takahashi, C. Tanaka, T. Ebisu, M. Umeda and Y. Ejima: "Brainfactory: An integrated software for surface-based analysis of fMRI data," *Neuroimage* (8th HBM abstracts), **16** (2002) 1023.
- 15) E. A. DeYoe, G. J. Carman, P. Bandettini, S. Glickman, J. Wieser, R. Cox, D. Miller and J. Neitz: "Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **93** (1996) 2382-2386.
- 16) M. I. Sereno, S. Pitzalis and A. Martinez: "Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans," *Science*, **294** (2001) 1350-1354.
- 17) S. A. Engel, G. H. Glover and B. A. Wandell: "Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI," *Cereb. Cortex*, **7** (1997) 181-192.
- 18) R. B. Tootell, J. D. Mendola, N. K. Hadjikhani, P. J. Ledden, A. K. Liu, J. B. Reppas, M. I. Sereno and A. M. Dale: "Functional analysis of V3A and related areas in human visual cortex," *J. Neurosci.*, **17** (1997) 7060-7078.
- 19) N. Hadjikhani, A. K. Liu, A. M. Dale, P. Cavanagh and R. B. Tootell: "Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8," *Nat. Neurosci.*, **1** (1998) 235-241.
- 20) A. T. Smith, M. W. Greenlee, K. D. Singh, F. M. Kraemer and J. Hennig: "The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI)," *J. Neurosci.*, **18** (1998) 3816-3830.
- 21) J. D. Mendola, A. M. Dale, B. Fischl, A. K. Liu and R. B. Tootell: "The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging," *J. Neurosci.*, **19** (1999) 8560-8572.
- 22) W. A. Press, A. A. Brewer, R. F. Dougherty, A. R. Wade and B. A. Wandell: "Visual areas and spatial summation in human visual cortex," *Vision Res.*, **41** (2001) 1321-1332.
- 23) Y. Ejima, S. Takahashi, H. Yamamoto, M. Fukunaga, C. Tanaka, T. Ebisu and M. Umeda: "Interindividual and interspecies variations of the extrastriate visual cortex," *Neuroreport*, **14** (2003) 1579-1583.
- 24) J. Talairach and P. Tournoux: *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain* (Thieme, Stuttgart, 1988).
- 25) J. Mazziotta, A. Toga, A. Evans, P. Fox, J. Lancaster, K. Zilles, R. Woods, T. Paus, G. Simpson, B. Pike, C. Holmes, L. Collins, P. Thompson, D. MacDonald, M. Iacoboni, T. Schormann, K. Amunts, N. Palomero-Gallagher, S. Geyer, L. Parsons, K. Narr, N. Kabani, G. Le Goualher, D. Boomsma, T. Cannon, R. Kawashima and B. Mazoyer: "A probabilistic atlas and reference system for the human brain: International Consortium for Brain Mapping (ICBM)," *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **356** (2001) 1293-1322.
- 26) U. Hasson, M. Harel, I. Levy and R. Malach: "Large-scale mirror-symmetry organization of human occipito-temporal object areas," *Neuron*, **37** (2003) 1027-1041.
- 27) R. B. Tootell and N. Hadjikhani: "Where is 'dorsal V4' in human visual cortex? Retinotopic, topographic and functional evidence," *Cereb. Cortex*, **11** (2001) 298-311.
- 28) D. J. McKeefry and S. Zeki: "The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging," *Brain*, **120** (1997) 2229-2242.
- 29) S. Zeki and A. Bartels: "The clinical and functional measurement of cortical (in)activity in the visual brain, with special reference to the two subdivisions (V4 and V4 alpha) of the human colour centre," *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **354** (1999) 1371-1382.
- 30) A. Bartels and S. Zeki: "The architecture of the colour centre in the human visual brain: New results and a review," *Eur. J. Neurosci.*, **12** (2000) 172-193.
- 31) A. R. Wade, A. A. Brewer, J. W. Rieger and B. A. Wandell: "Functional measurements of human ventral occipital cortex: Retinotopy and colour," *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **357** (2002) 963-973.
- 32) S. Zeki: "Improbable areas in the visual brain," *Trends Neurosci.*, **26** (2003) 23-26.
- 33) R. O. Duncan and G. M. Boynton: "Cortical magnification within human primary visual cortex correlates with acuity thresholds," *Neuron*, **38** (2003) 659-671.
- 34) A. T. Smith, K. D. Singh, A. L. Williams and M. W. Greenlee: "Estimating receptive field size from fMRI data in human striate and extrastriate visual cortex," *Cereb. Cortex*, **11** (2001) 1182-1190.
- 35) Y. Ohtani, S. Okamura and Y. Ejima: "Temporal summation of magnetic response to chromatic stimulus in the human visual cortex," *Neuroreport*, **13** (2002) 1641-1644.
- 36) K. D. Singh, A. T. Smith and M. W. Greenlee: "Spatiotemporal frequency and direction sensitivities of human visual areas measured using fMRI," *Neuroimage*, **12** (2000) 550-564.
- 37) 谷内勇介, 山本洋紀, 福永雅喜, 郷田直一, 大谷芳夫, 芝崎俊幸, 田中忠蔵, 恵飛須俊彦, 梅田雅宏, 江島義道: "ヒト V1, V2, V8 における色情報処理の時間特性: fMRI 研究", 電子情報通信学会技術報告 (ヒューマン情報処理), **26** (2000) 7-12.
- 38) M. S. Livingstone and D. H. Hubel: "Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth," *J. Neurosci.*, **7** (1987) 3416-3468.
- 39) S. Zeki: 脳のヴィジョン (河内十郎訳, 医学書院, 1995).
- 40) L. G. Ungerleider, T. W. Galkin and M. Mishkin: "Visuotopic organization of projections from striate cortex to inferior and lateral pulvinar in rhesus monkey," *J. Comp. Neurol.*, **217** (1983) 137-157.
- 41) H. Sakata, M. Taira, M. Kusunoki, A. Murata and Y. Tanaka: "The TINS lecture. The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action," *Trends Neurosci.*, **20** (1997) 350-357.
- 42) C. J. Lueck, S. Zeki, K. J. Friston, M. P. Deiber, P. Cope, V. J. Cunningham, A. A. Lammertsma, C. Kennard and R. S. Frackowiak: "The colour centre in the cerebral cortex of man," *Nature*, **340** (1989) 386-389.
- 43) S. Zeki, J. D. Watson, C. J. Lueck, K. J. Friston, C. Kennard

- and R. S. Frackowiak: "A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex," *J. Neurosci.*, **11** (1991) 641-649.
- 44) A. Kleinschmidt, B. B. Lee, M. Requardt and J. Frahm: "Functional mapping of color processing by magnetic resonance imaging of responses to selective P- and M-pathway stimulation," *Exp. Brain Res.*, **110** (1996) 279-288.
 - 45) S. Engel, X. Zhang and B. Wandell: "Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging," *Nature*, **388** (1997) 68-71.
 - 46) M. S. Beauchamp, J. V. Haxby, J. E. Jennings and E. A. DeYoe: "An fMRI version of the Farnsworth-Munsell 100-Hue test reveals multiple color-selective areas in human ventral occipitotemporal cortex," *Cereb. Cortex*, **9** (1999) 257-263.
 - 47) S. A. Engel and C. S. Furmanski: "Selective adaptation to color contrast in human primary visual cortex," *J. Neurosci.*, **21** (2001) 3949-3954.
 - 48) D. Schluppeck and S. A. Engel: "Color opponent neurons in V1: A review and model reconciling results from imaging and single-unit recording," *J. Vision*, **2** (2002) 480-492.
 - 49) 江島義道, 山本洋紀: "明るさと色の知覚形成過程", *脳科学大辞典 7*, 外山敬介, 甘利俊一編 (朝倉書店, 2000) pp. 403-413.
 - 50) S. Zeki and L. Marini: "Three cortical stages of colour processing in the human brain," *Brain*, **121** (1998) 1669-1685.
 - 51) B. A. Wandell, A. B. Poirson, G. M. Boynton and S. Engel: "Computational neuroimaging: Color tuning in two human cortical areas measured using fMRI," *Color Vision: From Molecular Genetics to Perception*, eds. K. R. Gegenfurtner and L. T. Sharpe (Cambridge University Press, Cambridge, 2000) pp. 201-215.
 - 52) A. R. Wade and B. A. Wandell: "Chromatic light adaptation measured using functional magnetic resonance imaging," *J. Neurosci.*, **22** (2002) 8148-8157.
 - 53) K. Sakai, E. Watanabe, Y. Onodera, I. Uchida, H. Kato, E. Yamamoto, H. Koizumi and Y. Miyashita: "Functional mapping of the human colour centre with echo-planar magnetic resonance imaging," *Proc. R. Soc. London B*, **261** (1995) 89-98.
 - 54) R. Malach, J. B. Reppas, R. R. Benson, K. K. Kwong, H. Jiang, W. A. Kennedy, P. J. Ledden, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. Tootell: "Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **92** (1995) 8135-8139.
 - 55) R. Malach, I. Levy and U. Hasson: "The topography of high-order human object areas," *Trends Cogn. Sci.*, **6** (2002) 176-184.
 - 56) K. Grill-Spector: "The neural basis of object perception," *Curr. Opin. Neurobiol.*, **13** (2003) 159-166.
 - 57) K. Grill-Spector and R. Malach: "fMR-adaptation: A tool for studying the functional properties of human cortical neurons," *Acta Psychol. (Amst.)*, **107** (2001) 293-321.
 - 58) K. Grill-Spector, T. Kushnir, S. Edelman, G. Avidan, Y. Itzhak and R. Malach: "Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex," *Neuron*, **24** (1999) 187-203.
 - 59) C. F. Altmann, H. H. Bulthoff and Z. Kourtzi: "Perceptual organization of local elements into global shapes in the human visual cortex," *Curr. Biol.*, **13** (2003) 342-349.
 - 60) Y. Ohtani, S. Okamura, Y. Yoshida, K. Toyama and Y. Ejima: "Surround suppression in the human visual cortex: An analysis using magnetoencephalography," *Vision Res.*, **42** (2002) 1825-1835.
 - 61) Y. Ejima and S. Takahashi: "Apparent contrast of a sinusoidal grating in the simultaneous presence of peripheral gratings," *Vision Res.*, **25** (1985) 1223-1232.
 - 62) 江島義道: "fMRI/MEGによる認知機能解明—コントラストの空間対比現象の解析—", *脳*, **21**, **5** (2002) 358-362.
 - 63) A. L. Williams, K. D. Singh and A. T. Smith: "Surround modulation measured with functional MRI in the human visual cortex," *J. Neurophysiol.*, **89** (2003) 525-533.
 - 64) B. Zenger-Landolt and D. J. Heeger: "Response suppression in v1 agrees with psychophysics of surround masking," *J. Neurosci.*, **23** (2003) 6884-6893.
 - 65) K. Grill-Spector, T. Kushnir, T. Hendler and R. Malach: "The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans," *Nat. Neurosci.*, **3** (2000) 837-843.
 - 66) T. W. James, G. K. Humphrey, J. S. Gati, R. S. Menon and M. A. Goodale: "The effects of visual object priming on brain activation before and after recognition," *Curr. Biol.*, **10** (2000) 1017-1024.
 - 67) F. Tong, K. Nakayama, J. T. Vaughan and N. Kanwisher: "Binocular rivalry and visual awareness in human extrastriate cortex," *Neuron*, **21** (1998) 753-759.
 - 68) K. Moutoussis and S. Zeki: "The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **99** (2002) 9527-9532.
 - 69) A. Kleinschmidt, C. Buchel, S. Zeki and R. S. Frackowiak: "Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures," *Proc. R. Soc. London B*, **265** (1998) 2427-2433.
 - 70) U. Hasson, T. Hendler, D. Ben Bashat and R. Malach: "Vase or face? A neural correlate of shape-selective grouping processes in the human brain," *J. Cogn. Neurosci.*, **13** (2001) 744-753.
 - 71) T. J. Andrews, D. Schluppeck, D. Homfray, P. Matthews and C. Blakemore: "Activity in the fusiform gyrus predicts conscious perception of Rubin's vase-face illusion," *Neuroimage*, **17** (2002) 890-901.
 - 72) M. Bar, R. B. Tootell, D. L. Schacter, D. N. Greve, B. Fischl, J. D. Mendola, B. R. Rosen and A. M. Dale: "Cortical mechanisms specific to explicit visual object recognition," *Neuron*, **29** (2001) 529-535.
 - 73) R. B. Tootell, J. B. Reppas, K. K. Kwong, R. Malach, R. T. Born, T. J. Brady, B. R. Rosen and J. W. Belliveau: "Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging," *J. Neurosci.*, **15** (1995) 3215-3230.
 - 74) D. J. Heeger, G. M. Boynton, J. B. Demb, E. Seidemann and W. T. Newsome: "Motion opponency in visual cortex," *J. Neurosci.*, **19** (1999) 7162-7174.
 - 75) K. Cheng, H. Fujita, I. Kanno, S. Miura and K. Tanaka: "Human cortical regions activated by wide-field visual motion: An H2(15)O PET study," *J. Neurophysiol.*, **74** (1995) 413-427.
 - 76) M. C. Morrone, M. Tosetti, D. Montanaro, A. Fiorentini, G.

- Cioni and D. C. Burr: "A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI," *Nat. Neurosci.*, **3** (2000) 1322-1328.
- 77) R. Goebel, D. Khorram-Sefat, L. Muckli, H. Hacker and W. Singer: "The constructive nature of vision: Direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery," *Eur. J. Neurosci.*, **10** (1998) 1563-1573.
 - 78) M. Seghier, M. Dojat, C. Delon-Martin, C. Rubin, J. Warnking, C. Segebarth and J. Bullier: "Moving illusory contours activate primary visual cortex: An fMRI study," *Cereb. Cortex*, **10** (2000) 663-670.
 - 79) M. Bundo, Y. Kaneoke, S. Inao, J. Yoshida, A. Nakamura and R. Kakigi: "Human visual motion areas determined individually by magnetoencephalography and 3D magnetic resonance imaging," *Hum. Brain Mapp.*, **11** (2000) 33-45.
 - 80) P. Sterzer, M. O. Russ, C. Preibisch and A. Kleinschmidt: "Neural correlates of spontaneous direction reversals in ambiguous apparent visual motion," *Neuroimage*, **15** (2002) 908-916.
 - 81) Y. Zhuo, T. G. Zhou, H. Y. Rao, J. J. Wang, M. Meng, M. Chen, C. Zhou and L. Chen: "Contributions of the visual ventral pathway to long-range apparent motion," *Science*, **299** (2003) 417-420.
 - 82) Z. Kourtzi and N. Kanwisher: "Activation in human MT/MST by static images with implied motion," *J. Cogn. Neurosci.*, **12** (2000) 48-55.
 - 83) C. Senior, J. Barnes, V. Giampietro, A. Simmons, E. T. Bullmore, M. Brammer and A. S. David: "The functional neuroanatomy of implicit-motion perception or representational momentum," *Curr. Biol.*, **10** (2000) 16-22.
 - 84) A. C. Huk, R. F. Dougherty and D. J. Heeger: "Retinotopy and functional subdivision of human areas MT and MST," *J. Neurosci.*, **22** (2002) 7195-7205.
 - 85) J. Culham, S. He, S. Dukelow and F. A. Verstraten: "Visual motion and the human brain: What has neuroimaging told us?" *Acta Psychol. (Amst.)*, **107** (2001) 69-94.
 - 86) G. A. Orban, P. Dupont, B. De Bruyn, R. Vogels, R. Vandenberghe and L. Mortelmans: "A motion area in human visual cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **92** (1995) 993-997.
 - 87) S. Van Oostende, S. Sinaert, P. Van Hecke, G. Marchal and G. A. Orban: "The kinetic occipital (KO) region in man: An fMRI study," *Cereb. Cortex*, **7** (1997) 690-701.
 - 88) J. B. Reppas, S. Niyogi, A. M. Dale, M. I. Sereno and R. B. Tootell: "Representation of motion boundaries in retinotopic human visual cortical areas," *Nature*, **388** (1997) 175-179.
 - 89) S. Zeki, R. J. Perry and A. Bartels: "The processing of kinetic contours in the brain," *Cereb. Cortex*, **13** (2003) 189-202.
 - 90) E. Grossman, M. Donnelly, R. Price, D. Pickens, V. Morgan, G. Neighbor and R. Blake: "Brain areas involved in perception of biological motion," *J. Cogn. Neurosci.*, **12** (2000) 711-720.
 - 91) E. D. Grossman and R. Blake: "Brain areas active during visual perception of biological motion," *Neuron*, **35** (2002) 1167-1175.
 - 92) A. Puce and D. Perrett: "Electrophysiology and brain imaging of biological motion," *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **358** (2003) 435-445.
 - 93) K. A. Pelphrey, T. V. Mitchell, M. J. McKeown, J. Goldstein, T. Allison and G. McCarthy: "Brain activity evoked by the perception of human walking: Controlling for meaningful coherent motion," *J. Neurosci.*, **23** (2003) 6819-6825.
 - 94) 西田真也: "視覚における運動の知覚—計算論的アプローチと神経メカニズム—", *光学*, **28** (1999) 242-249.
 - 95) A. E. Seiffert, D. C. Somers, A. M. Dale and R. B. Tootell: "Functional MRI studies of human visual motion perception: Texture, luminance, attention and after-effects," *Cereb. Cortex*, **13** (2003) 340-349.
 - 96) S. Nishida, Y. Sasaki, I. Murakami, T. Watanabe and R. B. Tootell: "Neuroimaging of direction-selective mechanisms for second-order motion," *J. Neurophysiol.*, **90** (2003) 3242-3254.
 - 97) P. Dupont, G. Sary, H. Peuskens and G. A. Orban: "Cerebral regions processing first- and higher-order motion in an opposed-direction discrimination task," *Eur. J. Neurosci.*, **17** (2003) 1509-1517.
 - 98) R. B. Tootell, J. B. Reppas, A. M. Dale, R. B. Look, M. I. Sereno, R. Malach, T. J. Brady and B. R. Rosen: "Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging," *Nature*, **375** (1995) 139-141.
 - 99) S. He, E. R. Cohen and X. Hu: "Close correlation between activity in brain area MT/V5 and the perception of a visual motion aftereffect," *Curr. Biol.*, **8** (1998) 1215-1218.
 - 100) J. C. Culham, S. P. Dukelow, T. Vilis, F. A. Hassard, J. S. Gati, R. S. Menon and M. A. Goodale: "Recovery of fMRI activation in motion area MT following storage of the motion aftereffect," *J. Neurophysiol.*, **81** (1999) 388-393.
 - 101) A. C. Huk, D. Ress and D. J. Heeger: "Neuronal basis of the motion aftereffect reconsidered," *Neuron*, **32** (2001) 161-172.
 - 102) M. Castelo-Branco, E. Formisano, W. Backes, F. Zanella, S. Neuenschwander, W. Singer and R. Goebel: "Activity patterns in human motion-sensitive areas depend on the interpretation of global motion," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **99** (2002) 13914-13919.
 - 103) A. C. Huk and D. J. Heeger: "Pattern-motion responses in human visual cortex," *Nat. Neurosci.*, **5** (2002) 72-75.
 - 104) L. Muckli, W. Singer, F. E. Zanella and R. Goebel: "Integration of multiple motion vectors over space: An fMRI study of transparent motion perception," *Neuroimage*, **16** (2002) 843-856.
 - 105) Y. Sasaki, I. Murakami, P. Cavanagh and R. H. Tootell: "Human brain activity during illusory visual jitter as revealed by functional magnetic resonance imaging," *Neuron*, **35** (2002) 1147-1156.
 - 106) I. Murakami and P. Cavanagh: "A jitter after-effect reveals motion-based stabilization of vision," *Nature*, **395** (1998) 798-801.
 - 107) S. Sinaert, P. Van Hecke, G. Marchal and G. A. Orban: "Attention to speed of motion, speed discrimination, and task difficulty: An fMRI study," *Neuroimage*, **11** (2000) 612-623.
 - 108) A. Ptito, R. J. Zatorre, M. Petrides, S. Frey, B. Alivisatos and A. C. Evans: "Localization and lateralization of stereoscopic processing in the human brain," *Neuroreport*, **4** (1993) 1155-1158.

- 109) B. Gulyas and P. E. Roland: "Processing and analysis of form, colour and binocular disparity in the human brain: Functional anatomy by positron emission tomography," *Eur. J. Neurosci.*, **6** (1994) 1811-1828.
- 110) B. Gulyas and P. E. Roland: "Binocular disparity discrimination in human cerebral cortex: Functional anatomy by positron emission tomography," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **91** (1994) 1239-1243.
- 111) B. M. de Jong, S. Shipp, B. Skidmore, R. S. Frackowiak and S. Zeki: "The cerebral activity related to the visual perception of forward motion in depth," *Brain*, **117** (1994) 1039-1054.
- 112) I. L. Kwee, Y. Fujii, H. Matsuzawa and T. Nakada: "Perceptual processing of stereopsis in humans: High-field (3.0-tesla) functional MRI study," *Neurology*, **53** (1999) 1599-1601.
- 113) D. Y. Tsao, W. Vanduffel, Y. Sasaki, D. Fize, T. A. Knutsen, J. B. Mandeville, L. L. Wald, A. M. Dale, B. R. Rosen, D. C. Van Essen, M. S. Livingstone, G. A. Orban and R. B. Tootell: "Stereopsis activates V3A and caudal intraparietal areas in macaques and humans," *Neuron*, **39** (2003) 555-568.
- 114) B. T. Backus, D. J. Fleet, A. J. Parker and D. J. Heeger: "Human cortical activity correlates with stereoscopic depth perception," *J. Neurophysiol.*, **86** (2001) 2054-2068.
- 115) S. Ogawa, D. W. Tank, R. Menon, J. M. Ellermann, S. G. Kim, H. Merkle and K. Ugurbil: "Intrinsic signal changes accompanying sensory stimulation: Functional brain mapping with magnetic resonance imaging," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **89** (1992) 5951-5955.

(2003 年 9 月 11 日受理)