

特集 「色を見る脳に迫る」

色の知覚と認知の脳機能イメージング

Functional brain imaging of human color perception and cognition

山本 洋紀

Hiroki Yamamoto

京都大学大学院人間・環境学研究科

Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University

江島 義道

Yoshimichi Ejima

京都工芸繊維大学

Kyoto Institute of Technology

1. はじめに

私たちは、色を常に関心し、色をありありと意識して生活している。例えば、花々や絵画の色の美しさに見とれたり、今日着ていく服の配色や顔色の善し悪しが気になったりする。一方で、私たちは色を感じるだけでなく、しばしば、色を意図的に見て行動に利用している。例えば、服の色に注意して群衆の中から待ち合わせの人を見つけたり、微妙な色の違いを吟味して食材を選んだり、視野の片隅のハザードランプに気がついて急ハンドルを切ったりする。このような色の知覚や色に基づく認知的な課題は、私たちの脳の中でどのように実現されているのだろうか？

この問題に直接的に取り組むことがここ数十年の非侵襲的な脳イメージング法の発展によって可能になってきた。最も代表的な手法は、機能的磁気共鳴画像法（fMRI, functional magnetic resonance imaging）と呼ばれる、神経活動に連動する血流の変化を検出するものである^[1]。fMRIを使えば、脳の活動を数秒毎に数ミリメートルの解像度で測定できるので、ある機能を司る脳の部位の位置を正確に同定することができる^[2]。さらに、そこで行われている情報処理の内容についても、順応やマスキングなど心理物理学で培われてきた実験手法を応用して探ることができる。

本論文では、イメージング研究で得られた知見をもとに、色の知覚と認知を実現している脳過程について考察したい。過去の研究を網羅的に紹介するのではなく、幾つかの基本的な重要な知見に焦点を当てる。色の知覚の面では、その皮質経路、反対色性、文脈依存性、色の気づきの過程、および物体認知との関連に注目する。色の認知の面では、色弁別、選択的注意、および注意の捕捉の問題に注目する。こ

れらの研究で示された脳活動部位を脳地図上で統合し（図1B）、その分布のメタ解析を通じて、色の知覚と認知に関わる脳の機能的なネットワークと、その中で情報の流れの問題に言及したい。

2. 色の知覚の脳過程

2.1. 腹側視覚経路

視知覚の機能を司るのは大脳後頭葉の視覚皮質であり、そこには多数の視覚野がある。ほとんどの視覚野は網膜部位再現性（レチノトピー、皮質上の隣接する2点は網膜像でも隣接する2点に対応する）と呼ばれる視空間表象を保持し、位置情報を連続的に再現している。このレチノトピー構造をfMRIで測定することで^[3]、現在までに10数個の視覚野が見つかった^[4, 5]（図1A）。

網膜からの視覚情報は、まず、1次視覚野（V1）に入力され、その後、V2野、V3野と、後ろから前に段階的に視覚処理が進んでいく。前方の視覚野になるほど、1つのニューロンの処理する視覚情報の空間範囲（受容野）は広くなることから、視覚処理は局所的なものから大局なものへと階層的に進むと考えられている^[6]。このとき、視覚情報は、大別して、背側と腹側の2つの経路で並列に処理されている^[7]。背側経路は後頭葉から頭頂葉へと向かう経路で、“どこ経路”とも呼ばれ、物体の位置や運動といった行動に必要な情報を処理している。一方、腹側経路は後頭葉から側頭葉へと向かう経路で、“なに経路”とも呼ばれ、物体の形や表面特性といった認知活動に必要な情報を処理している。

色の知覚に関する処理は腹側視覚経路（図2）で主に実現されている。過去のイメージング研究（表1）で報告された色に関連する脳活動の中心位置を大脳表面に

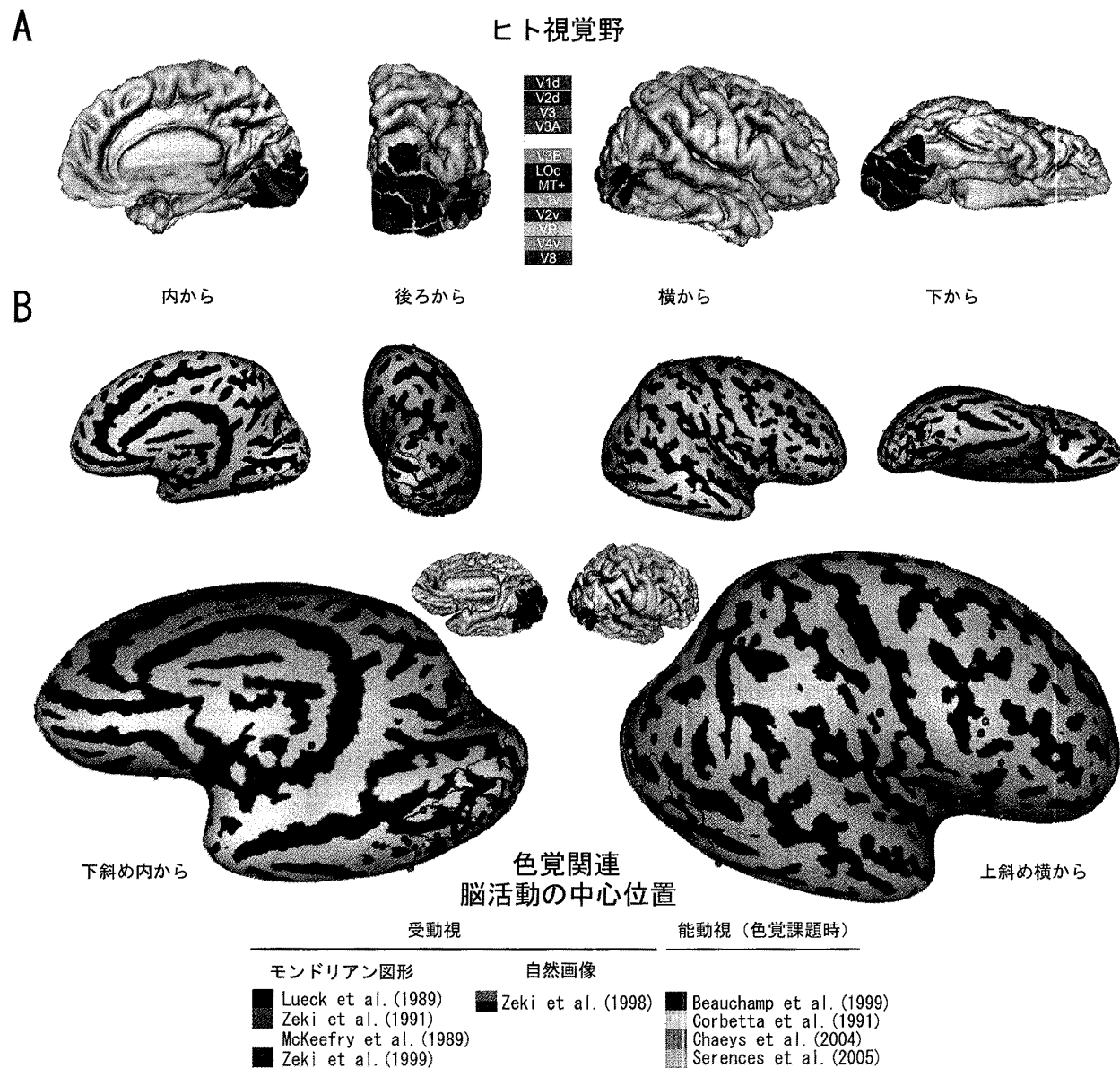


図1 ヒトの視覚野と色覚関連脳活動

A: ヒト視覚野。fMRIによるレチノトピー測定によって同定された13の視覚野。各視覚野の領域をアイコンで示した色でMRIの構造画像から復元した大脳表面図上に示している。著者の1人（HY）の右脳の例。

B: 色の知覚と認識のイメージング研究のメタ解析。表1に示した研究で報告された脳活動の中心位置をHY（図1A）の脳を溝の内部が見やすいように膨らました表面にマッピングしたもの。ただし、左脳の賦活部位（表1, $X < 0$ ）は右脳の鏡映位置に示してある。青系：抽象的な色図形の知覚に関する研究。緑（紫）：自然（不自然）画像の知覚に関する研究。赤系：色覚に関連した認知課題に関連する研究。マッピング方法：図1Aの脳をタライラッハ変換で正規化（脳の位置、サイズ、回転の線形変換）した後、最も近い表面位置にマッピングしている。

集積してみると、腹側経路に最も集中している(図1B)。色の知覚に関するイメージング研究で最も頻繁に使用される刺激は、抽象的なモンドリアン図形である。モノクロのモンドリアン図形を着色したときに、脳のどこで脳活動が増加するかが調べられている^[8-11](表1, NO.1, 2, 3, 4)。特に報告が多い部位は、大脳下面にある紡錘状回の後部先端部の領域である(図1B, 青系色)。この部位の名称は研究者によって様々であるが、V4, VO, あるいはV8と呼ばれている^[4,11,12]。その大きさは2cm×2.5cm程度で、その中心は後頭極から約4.5cmに位置している。この領域は大脳性色覚異常の患者の病変部としばしば重なることから、色覚中枢とも呼ばれている^[13]。モノクロではなくカラー写真を目にするときのカラフルで豊かな感覚には、この部位が関係しているのかもしれない。さらに、腹側経路の視覚野は、明暗情報(L錐体信号とM錐体信号の和, L+M)がなくても色情報(L-M)に良く応答することが、等輝度の刺激を使った研究で示されている^[14]。その感度は輝度信号に対する感度より高い^[15]。

2.2. 反対色性

腹側にある視覚野は色信号をどのように符号化し、表象しているのだろうか？知覚の面では、色の表象はスペクトルの次元で多面的である。私たちは230万色もの色を知覚できる^[16]。その一方、基本色名^[17]に対応するような10色程度の離散的なカテゴリにも分類できる^[18]。また、どんな色でも赤・緑と青・黄の反対色成分に分解できる^[19]。この反対色のスペクトル表象が腹側の諸領域にあることが、脳活動の閾値測定によって示されている^[15, 20]。明暗信号を含めて様々な色刺激を提示した時の脳活動を測定すると、心理物理実験で示されているのと同じ反対色性の検出閾値特性を描き、V1, V2, VO野の脳活動の閾値は提示された色の

反対色成分(L-M)または輝度成分(L+M)で決まっている。ただし、ここで見つかった反対色表象は、知覚的な色の見えの反対色表象とは多くの点で一致していない^[21]。

2.3 色の文脈処理

私たちが感じる色は、視野各点に付随する色信号の寄せ集めではない。色対比現象が示すように、色の知覚には周囲の色に大きく左右される文脈依存性がある。

表1
メタ解析の対象研究: 色の知覚と認知に関連する脳活動

著者	実験内容 実験条件/統制条件	賦活中心			部位
		X	Y	Z	
1. Lueck et al. (1989)	色コントラストの付与 色/明暗モンドリアン	22	-73	-8	V4
		-24	-70	-5	V4
2. Zeki et al. (1991)	色コントラストの付与	20	-66	-4	V4
		-26	-68	-8	V4
3. McKeefry et al. (1997)	色コントラストの付与	-29	-68	-14	V4
4. Zeki et al. (1999)	色恒常性関連 照明変化/照明固定	-34	-68	-18	V4
		-22	-76	-16	V4
		34	-74	-16	V4
		-28	-54	-18	V4α
		28	-50	-16	V4α
5. Zeki et al. (1998)	正常色/モノクロ自然画像	22	-40	-8	紡錘状回
		28	-60	-14	V4
		-22	-56	-4	紡錘状回
		-22	-60	-14	V4
		46	-76	18	MTG
		36	-8	-16	海馬
		-24	-12	-12	海馬
		42	40	-4	腹外側前頭皮質
6. Zeki et al. (1998)	異常色/モノクロ自然画像	30	-72	-8	V4
		-32	-62	-12	V4
		46	8	20	背外側前頭
		-24	-78	20	後頭頂皮質
7. Beauchamp et al. (1999)	100ヒューテスト 色相順判断/明暗順判断	30	-69	-9	紡錘状回後部
		-19	-46	-7	紡錘状回中部
		-28	-58	-12	紡錘状回
		-22	-80	-10	紡錘状回
8. Corbetta et al. (1991)	色弁別 色注意/分散注意	-24	-80	-4	側副溝
		19	-76	2	側副溝
		-26	-80	6	背外側後頭皮質
		-24	-82	11	背外側後頭皮質
		-23	-82	15	背外側後頭皮質
		-21	-81	21	背外側後頭皮質
9. Claeys et al. (2004)	色弁別 色弁別/明暗変化検出	12	-94	6	V1v
		12	-78	-14	VP
		-20	-88	-12	VP
		26	-74	-16	V4/VO
		-22	-78	-20	V4/VO
		-40	-62	-6	下側頭回
		38	-50	48	下頭頂小葉
		48	-34	48	前頭頂間溝
		-50	-32	50	前頭頂間溝
		32	-44	72	外側頭頂間溝
		-28	-54	58	外側頭頂間溝
		58	-14	36	中心後回
		-54	-20	28	中心後回
		20	-4	68	外側運動前野
		-20	-2	68	外側運動前野
		30	4	54	上頭頂溝
		-28	2	56	上頭頂溝
		56	14	24	下頭頂回
		-48	6	28	下頭頂回
		-4	16	48	補足運動野
10. Serences et al. (2005)	標的色の検出 注意の捕捉/捕捉なし	15	-69	41	頭頂間溝
		-20	-60	41	頭頂間溝
		22	-59	29	後頭頂間溝
		-26	-71	20	後頭頂間溝
		55	-44	24	側頭頭頂接合部
		-55	-41	17	側頭頭頂接合部
		45	6	33	内側・下頭頂回
		26	-2	47	前頭眼野
		-22	-3	49	前頭眼野
		4	10	48	前補足運動野
		35	21	5	島
		-26	16	18	島
		22	18	14	島

各研究について、その実験条件と脳活動の中心位置をリストアップしている。脳活動位置はタライツハの脳座標と脳部位名(解剖名あるいは論文中に記載があれば機能領域名)で示してある。タライツハ座標の原点は前交連で、X座標は左(-)右(+), Y座標は前(-)後(+), Z座標は上(-)下(+).

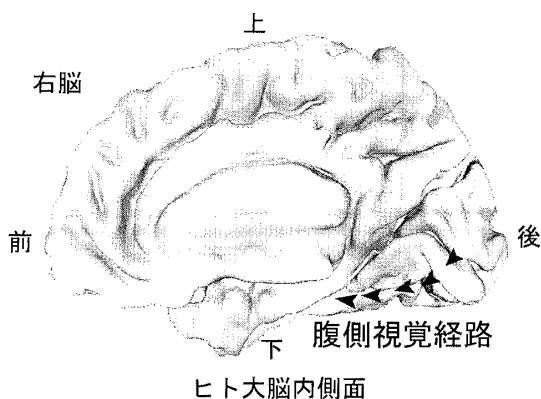


図2 色覚の腹側経路

る。この文脈依存性は、大脳視覚処理の比較的初期の段階で始まっていると思われる。著者らが行った色の空間対比事態での脳イメージング実験^[22, 23] (図3)によると、V1を初めとする多数の視覚野は、物理的には色が変わりなくとも、色対比によって色の見えが変化する時に大きな活動を示すことがわかっている (図3D)。このような初期視覚野における文脈依存的な処理は、色だけでなく明暗のパターンでも見つかっている^[24-27]。

2.4. 色の気づき

図1Bに示すとおり、色が提示され、色を感じるとき、視覚皮質の至るところで脳活動が生じる。では、このうち、どのどのような神経活動から私たちの色の気

づき(意識)が生じるのだろうか？著者らは、色の気づきの形成には、V2/V3野とV8野の協調的な情報処理が重要な役割を果たしていると考えている。色選択的なメタコントラスト現象の脳イメージング実験^[28]によると、これらの視覚野の応答は、目の前に提示された色刺激が、後から提示されたマスクによって見えなくなってしまうとき、大きく減少する (図4C)。最大の低下が大脳性色覚異常の病変部位に相当するV8で生じていることは、この領域が色の気づきの形成に重要な役割を果たしていることを強く示唆している。また、背側諸領野の低下が小さいことから、色彩の気づきに関連する活動はその信号処理と同じく腹側優位であると考えられる。さらに、脳表面上の活動分布を子細に見てみると、V1/2/3の低次視覚野では、神経活動の低

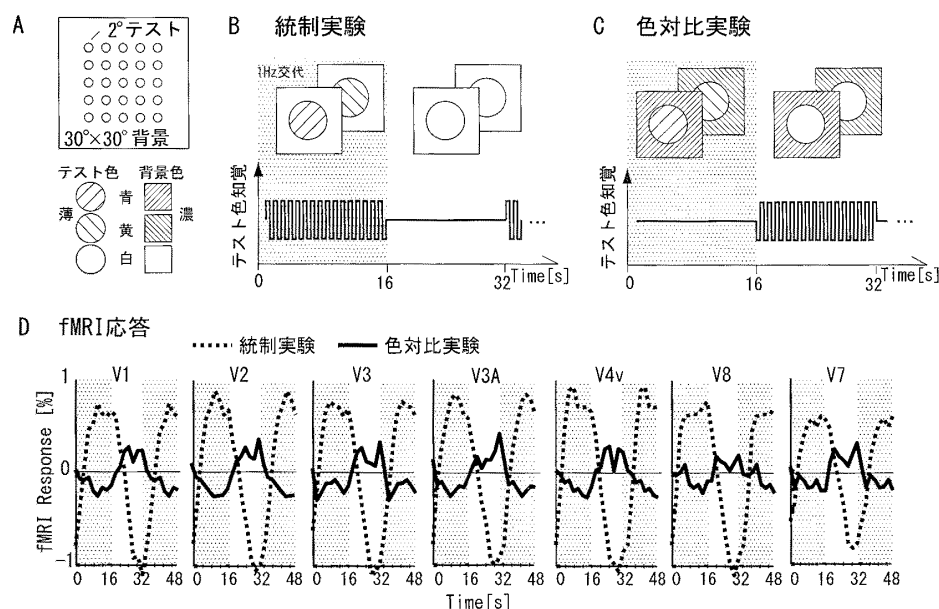


図3 色対比の脳イメージング：色の文脈処理の脳過程解析

白色のテスト刺激でもその周囲の色によって色がついて見えることがある。この色対比によって誘導される色に相関する神経活動のイメージングを試みた。

- A: テスト刺激と周辺刺激の空間布置と色条件。テスト色は低彩度の青色、黄色、または白色。周辺色は高彩度の同じ色相。テスト色の彩度は、周辺刺激が同じ色相のときに、テストが白色に見えるように、被験者毎に調整した (色相打ち消し法)。
- B: 統制fMRI実験の刺激パラダイム。被験者はテストの色変調 (青黄1Hz反転) と一様画面を繰り返し16秒間観察した。周辺刺激は常に白色。等輝度の青黄色刺激に応答する部位では、色が変調されている前半に脳活動が上昇すると予想される。
- C: 色対比fMRI実験の刺激パラダイム。統制実験との刺激の違いは周辺刺激だけである。周辺刺激の色は、前半部でテストと同じ色相になるように実験中ずっと変化 (青黄1Hz反転) した。このとき、被験者は、同じテスト刺激にもかかわらず、前半には色変化は感じず、後半の白色のテスト刺激に対して、空間対比で誘導された黄青の色変化を知覚した。
- D: 各視覚野のfMRI応答の時間波形。調べた全ての視覚野は、色対比現象に伴う知覚的な色の変化に相関した活動を示した。すなわち、統制実験では前半に活動が増加したが、色対比実験実線) では後半で増加した。

下は色が見えなくなるターゲットを表象している領域にかなり限局していることがわかった(図4D)。この結果は、低次視覚野の神経活動は気づきの大小に相関しているだけでなく、気づきの空間分布にも相関していることを示している。すなわち色彩がどこにあるのかだけではなく、どこに見えるのかという情報が脳の視野地図に保持されているのである。

2.5. 物体の色

色の知覚は、通常、物の表面に付随した感覚であり、物の知覚と密接に関係していると思われる。色彩の画家、クロード・モネは、「見るためには、物の名前を忘なければならない」と言っている。また、フォービズムの奇抜で不自然な色彩の絵画を見たときに感じる違和感は、色と物の密接なつながりの裏返しともと

れる。実際に物体の弁別はその形だけでなく色にも影響されることが知られている^[29]。

色と形の知覚表象の統合には、脳の下部に沿って、V8より前方に、海馬を経由して前頭前皮質に至る経路の関与が示されている。物の色が自然な自然カラー画像で賦活した脳部位^[30](表1, No.5)と前述のモンドリアン図形で賦活した部位(図1B, 青系色)を比べると、前者の方が前頭側に活動が生じている(図1B, 緑)。大脳腹側部に沿って、V4だけでなく、後ろから前に、V8より前方の紡錘状回中部、LO野、海馬、前頭前皮質の腹外側部(VLPFC)に活動が見られる。LO野は形態視の機能、海馬、VLPFCは記憶機能が示されている部位である。視覚皮質腹側経路の各視覚野で作られた形と色の知覚表象が、海馬、VLPFCで記憶と照合されるのかもしれない。興味深いことに、奇抜な色彩の自

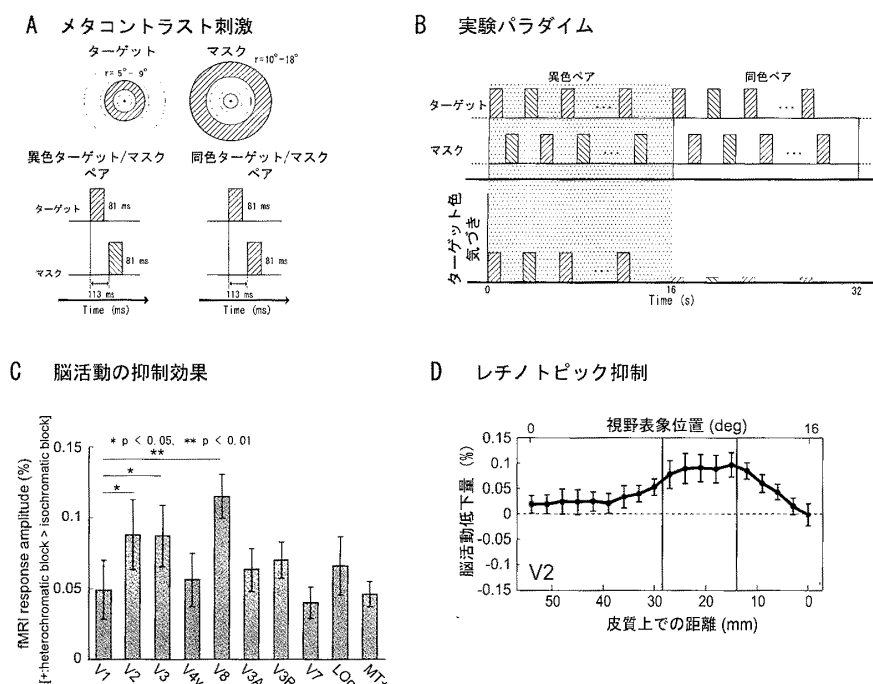


図4 色選択的メタコントラストの脳イメージング：色の気づきの脳過程解析

ターゲットとなる色刺激を提示しても、その直後に同じ色のマスク刺激を提示すると、ターゲット色が出たことに気づかない。この物理刺激と乖離した色の気づきに相関する神経活動のイメージングを試みた。

A: ターゲットとマスク刺激の空間、時間条件。両者の提示時間は82ミリ秒、時間間隔は32ミリ秒で、ターゲットとマスクの色は赤か緑だった。ターゲットとマスクが同じ色の時には(下部左)、提示されたはずのターゲットの気づきは大きく低下した。一方、マスクの知覚強度に変化はなかった。

B: fMRI実験の刺激パラダイム。被験者はターゲットの色に気づく異色ペアとターゲットの色に気づかない同色のペアを繰り返し16秒間観察した。もし、神経活動が気づきと正の相関を示すなら、fMRI応答は、異色に比べて同色で減少すると予想される。

C: 色の気づきに正相関した脳活動量。気づきに相関した神経活動の低下が多くの視覚野で観察された。特に、V8, V2, V3の腹側諸領野。

D: 気づきに相関した活動の脳視野地図上の分布(V2の例)。色の消えたターゲットの表象部に集中していた。

然画像に対する脳活動^[30] (表1, No.6)はこれとは異なり、大脳背側部にそって前方に広がっており、後頭頭頂部や前頭前皮質の背外側部(DLPFC)に活動が認められる(図1B、紫)。

3. 色の認知の脳過程

ここまでで紹介した研究では、被験者は色刺激を眺めているだけなので、それに伴って観察された脳活動は極めて受動的な色の“知覚”に関わる処理を反映している。これに対して、色を能動的に見て課題を実行する時には、後頭葉の視覚皮質の活動は前方へと広がりとともに、頭頂葉、前頭葉、および側頭葉にある多数の脳領域も活動を始めることがわかっている(図1B、赤系色)。100ヒューテストのように色相の順序を判断する課題の時^[31] (表1, No.7)、知覚と同じく腹側で脳活動が生じる。その活動は知覚より前方に移行して、紡錘状回中部、V8より前頭部でも生じる(図1B)。色の弁別課題を用いたPETによる研究^[32] (表1, No.8)では、色の弁別課題をしている時は、他の属性にも同時に注意する時に比べて、頭頂葉後部の頭頂間溝近辺で脳活動が増加することが示されている(図1B)。最近のfMRI研究^[33] (表1, No.9)の結果をしてみると、色の弁別課題をしているときの脳活動は、後頭葉や頭頂葉だけでなく、前頭葉の複数の領域でも見つかっている(図1B)。その中には、注意や眼球運動や作業記憶の事態への関与が指摘されている頭頂間溝や前頭眼野、前頭前皮質の背外側部(DLPFC)が含まれている。いずれも、レチノトピーを保持している^[34, 35]ことから、視覚機能との密接な関わりも示唆されている領域である。不思議なことに、DLPFCは、認知的な課題をしなくても、前述の不自然な色をした自然画像の知覚時に活動している(図1B、紫)。

色に対する構えの効果の一つ、注意の捕捉現象(課題とは無関係で無視していた刺激でも、その顕著性が高く、かつ、構えていた色に一致すると、注意が向いてしまう)が生じる時の脳活動を調べた研究^[36] (表1, No.10)では、頭頂、前頭前皮質の諸領域に加えて、側頭皮質でも活動が生じている(図1B)。側頭皮質のこの領域は、色の知覚表象を認知的状況に応じて取捨選択するのに寄与しているのかもしれない。さらに興味深いことに、腹側視覚経路の視覚野でも、注意の捕捉が起こると、捕捉された刺激に対する脳活動が増加する。認知課題時の腹側視覚野での活動増加は、前述の色の弁別課題時で報告されている^[33] (表1, No.9; 図

1B)。色の知覚表象は、腹側経路で完成するのではなく、認知的な状況に応じて変化するのかもしれない。色の知覚と認知の脳過程は、知覚から認知へという一方向的なものではないようだ。

4. まとめ

私たちの豊かな色彩世界—色の知覚世界—は、網膜で生まれた原初的で局所的な色表象が、大脳の処理過程を進むにつれて、空間的な文脈、大局的な形、および記憶の情報によって脚色され、豊かになってゆき、意識化されることで実現されている。この色表象の成熟には、V8/VO/V4を中心として複数の腹側視覚野の協調作業と海馬および前頭前皮質腹外側部の記憶情報との連携過程が重要だと考えられる。一方、私たちの強力な色情報の利用能力—色の認知—は、こうして出来上がった豊かな色表象の一面を後部頭頂皮質、側頭葉下部および前頭前皮質のネットワークが活用することで実現されている。さらに、この知覚から認知のボトムアップの流れに加えて、認知から知覚へのトップダウンの流れがあることで、私たちは色彩の洪水に埋もれることもなく、的確な色情報を認知的状況に応じて巧みに感受できるのかもしれない。

謝辞

メタ解析の一部は三好理香氏の卒業研究(脳機能部位データベースの構築)として行われたものである。本論文執筆にあたり貴重な助言を頂いた齋木潤、高浜祥子、前田青広三氏に感謝します。本研究の一部は文部科学省21世紀COEプログラム(京都大学、D-2)の援助を受けた。

参考文献

1. Logothetis, N.K. and B.A. Wandell, Interpreting the BOLD signal. *Annu Rev Physiol*, 2004. 66: p. 735-69.
2. Wandell, B.A. and A.R. Wade, Functional imaging of the visual pathways. *Neurol Clin*, 2003. 21 (2): p. 417-43, vi.
3. Engel, S.A., et al., fMRI of human visual cortex. *Nature*, 1994. 369(6481): p. 525.
4. Wandell, B.A., A.A. Brewer, and R.F. Dougherty, Visual field map clusters in human cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2005. 360 (1456): p. 693-707.

5. Ejima, Y., et al., Interindividual and interspecies variations of the extrastriate visual cortex. *Neuroreport*, 2003. 14 (12): p. 1579-83.
6. Hochstein, S. and M. Ahissar, View from the top: hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, 2002. 36 (5): p. 791-804.
7. Ungerleider, L.G. and J.V. Haxby, 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol*, 1994. 4 (2): p. 157-65.
8. Lueck, C.J., et al., The colour centre in the cerebral cortex of man. *Nature*, 1989. 340 (6232): p. 386-9.
9. Zeki, S., et al., A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci*, 1991. 11 (3): p. 641-9.
10. McKeefry, D.J. and S. Zeki, The position and topography of the human colour centre as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Brain*, 1997. 120 (Pt 12): p. 2229-42.
11. Zeki, S. 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 Lond B Biol Sci*, 1999. 354 (1387): p. 1371-82.
12. Hadjikhani, N., et al., Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci*, 1998. 1 (3): p. 235-41.
13. Zeki, S., A century of cerebral achromatopsia. *Brain*, 1990. 113 (Pt 6): p. 1721-77.
14. Kleinschmidt, A., et al., Functional mapping of color processing by magnetic resonance imaging of responses to selective P- and M-pathway stimulation. *Exp Brain Res*, 1996. 110 (2): p. 279-88.
15. Engel, S., X. Zhang, and B. Wandell, Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 1997. 388 (6637): p. 68-71.
16. Pointer, M. and G.G. Attridge, The number of discernible colours. *Colour Research and Application*, 1998. 23: p. 52-54.
17. Kay, P. and T. Regier, Resolving the question of color naming universals. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2003. 100 (15): p. 9085-9.
18. Pitchford, N.J. and K.T. Mullen, Is the acquisition of basic-colour terms in young children constrained? *Perception*, 2002. 31 (11): p. 1349-70.
19. Hansen, T. and K.R. Gegenfurtner, Color scaling of discs and natural objects at different luminance levels. *Vis Neurosci*, 2006. 23 (3-4): p. 603-10.
20. Wandell, B.A., et al., Computational Neuroimaging: Color tuning in two human cortical areas measured using fMRI, in *Color vision: from genes to perception*, K.R. Gegenfurtner and L.T. Sharpe, Editors. 1999, Cambridge University Press: Cambridge; New York.
21. De Valois, R.L., et al., Hue scaling of isoluminant and cone-specific lights. *Vision Res*, 1997. 37 (7): p. 885-97.
22. Yamamoto, H., et al. Computational neuroimaging of color induction in human retinotopic areas: an fMRI study. in *Society for Neuroscience*. 2000.
23. Yamamoto, H., et al. Color induction in human visual cortex measured with fMRI. in *Society for Neuroscience*. 1999.
24. Ohtani, Y., et al., Surround suppression in the human visual cortex: an analysis using magnetoencephalography. *Vision Res*, 2002. 42 (15): p. 1825-35.
25. Ban, H., et al., Toward a common circle: interhemispheric contextual modulation in human early visual areas. *J Neurosci*, 2006. 26 (34): p. 8804-9.
26. Zenger-Landolt, B. and D.J. Heeger, Response suppression in v1 agrees with psychophysics of surround masking. *J Neurosci*, 2003. 23 (17): p. 6884-93.
27. Williams, A.L., K.D. Singh, and A.T. Smith, Surround modulation measured with functional MRI in the human visual cortex. *J Neurophysiol*, 2003. 89 (1): p. 525-33.
28. Maeda, K., et al., Color selective response suppression under metacontrast masking in the human visual cortex [ABSTRACT]. *Journal of Vision*, 2005. 5 (12): p. 29 (a).

29. Tanaka, J., D. Weiskopf, and P. Williams, The role of color in high-level vision. *Trends Cogn Sci*, 2001. 5 (5) : p. 211-215.
30. Zeki, S. and L. Marini, Three cortical stages of colour processing in the human brain. *Brain*, 1998. 121 (Pt 9) : p. 1669-85.
31. Beauchamp, M.S., et al., An fMRI version of the Farnsworth-Munsell 100-Hue test reveals multiple color-selective areas in human ventral occipitotemporal cortex. *Cereb Cortex*, 1999. 9 (3) : p. 257-63.
32. Corbetta, M., et al., Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *J Neurosci*, 1991. 11 (8) : p. 2383-402.
33. Claeys, K.G., et al., Color discrimination involves ventral and dorsal stream visual areas. *Cereb Cortex*, 2004. 14 (7) : p. 803-22.
34. Sereno, M.I., S. Pitzalis, and A. Martinez, Mapping of contralateral space in retinotopic coordinates by a parietal cortical area in humans. *Science*, 2001. 294 (5545) : p. 1350-4.
35. Hagler, D.J., Jr. and M.I. Sereno, Spatial maps in frontal and prefrontal cortex. *Neuroimage*, 2006. 29 (2) : p. 567-77.
36. Serences, J.T., et al., Coordination of voluntary and stimulus-driven attentional control in human cortex. *Psychol Sci*, 2005. 16 (2) : p. 114-22.