

色情報の運動視への寄与

吉澤達也

金沢工業大学人間情報システム研究所

〒924-0838 石川県松任市八東穂 3-1

1. はじめに

本稿では色運動知覚のメカニズムに関する研究動向を述べる。

多くの電気生理学的、解剖学および心理物理学的知見では運動視メカニズムには色情報がほとんど寄与していないことが報告されてきた。たとえば、Livingstone and Hubel (1987)¹⁾ は視覚野の各部位における機能的特性を詳しく説明し、運動情報と色情報は異なる経路で並列的かつ独立的に処理されていることを報告している。Ramachandran and Gregory (1978)²⁾ はランダム・ドット・キネマトグラムによる運動知覚はドットが等輝度の時消失するという心理物理学的知見を報告している。その他、等輝度グレーティングの運動は遅く知覚されるという知見³⁻⁶⁾

や互いに直行した輝度グレーティングと等輝度グレーティングで構成される Plaid パターン (図 1) に対して知覚される運動とその方向が各グレーティングにより生じられる運動およびその方向の線形演算では説明できないという知見⁷⁾ は、運動情報と色情報は異なる経路で独立に処理されているという知見を支持している。

しかしながら、その後これらに対して色情報と運動情報がクロストークしていることを示唆する知見が多数報告されるようになり、いまだ議論の余地は残っているが色情報が運動知覚に寄与しているという点については一定のコンセンサスが得られているであろう。次章以降では運動知覚に寄与する色情報と色運動メカニズムについて主なトピックを紹介する。

2. 色運動メカニズムの特性—運動速度とコントラストの影響

色運動メカニズムの特性を刺激の時空間パラメータについて観察した知見では、運動パターンの速度やコントラストに依存して異なるメカニズムが運動検出を行っていることを報告している。Hawken, Gegenfurtner and Tang (1994)⁸⁾ は低速の輝度及び等輝度運動刺激に対しては輝度情報に感度を持つメカニズムと色情報に感度を持つメカニズムがそれぞれ独立に働き、高速の運動パターンに対しては色情報と輝度情報ともに感度を持つ単一のメカニズムが働いていることを報告している。また、Seiffert and Cavanagh (1999)⁹⁾ は色コントラストが低い時には position-tracking により色運動が検出され、高コントラストまたは高速の色運動は速度選択メカニズムに

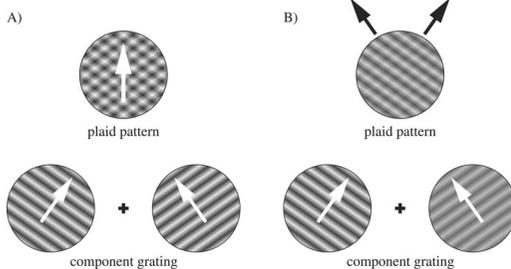


図 1 Plaid motion. 下段の2つのグレーティング刺激 (component grating) を重ね合わせたパターンが上段の plaid パターン (plaid pattern). パターン中の矢印は知覚される運動の方向を表す。2つのグレーティング刺激が運動方向以外同一の場合 (A), plaid motion は上段中の矢印の方向に知覚される。Kooi and De Valois (1992) は一方を等輝度グレーティング刺激として重ね合わせると (B), そのようなパターン運動が知覚されないことを報告。B) 図は実際には輝度グレーティングと等輝度グレーティングが用いられた。

よって検出されていることを報告している。さらに、Cropper and Derrington (1994)¹⁰⁾ は1次の等輝度グレーティングの運動は速いメカニズムによって、2次の等輝度パターンの運動は遅いメカニズムにより処理されていることを報告し、Cropper and Derrington (1996)¹¹⁾ は非常に短い呈示時間 (17ms) の1次の等輝度仮現運動刺激を処理する色運動メカニズムが存在していることを報告している。

しかしながら、Stromeyer, Chaparro and Kronauer (1996)¹²⁾ や Yoshizawa, Mullen and Baker (2000, 2000, 2001)¹³⁻¹⁵⁾ の実験では、1次等輝度運動または準線形色運動に感度を持つメカニズムは速度や刺激のコントラストが変わっても輝度ノイズの影響を受けることを報告しており、単純に刺激の速度やコントラストに対する依存性によって色運動メカニズムを分離できるかについてはさらに研究が必要であろう。

3. 色運動知覚とそのメカニズム

等輝度色運動刺激に対して運動が知覚される時、どのようなメカニズムがその信号を処理しているのだろうか。運動刺激が等輝度であれば、色チャンネルが運動知覚の信号を生成していると直感的には考えられる。多数の心理物理学および電気生理学的研究では、それを前提に議論が行われてきた。しかし、Baker, Boulton and Mullen (1998)¹⁶⁾ や Yoshizawa ら (2000)¹³⁾ は等輝度運動刺激による運動が常に反対色チャンネルによって検出されているわけではないことを示した。彼らはガボール・マイクロパターン・キネマトグラム (Gabor Micropattern Kinematogram: GMK) という刺激パターン (図2) に輝度ノイズまたは等輝度ノイズを加えたときの準線形および非線形色運動の運動検出閾値を測定した。その結果、1) 準線形色運動の検出感度は加えた輝度ノイズのコントラストの増加に伴って減少するが、等輝度ノイズには影響されないこと、2) 非線形色運動の検出感度は等輝度ノイズによって抑制されるが、輝度ノイズには影響されないことを示した。彼等は、その結果から準線形色運

動知覚を生起する信号は内的に生成される動的な輝度情報であり、それは、不完全な等輝度刺激が呈示されたことによるものではないことを示唆した。さらにYoshizawa ら (2000, 2001)^{14, 15)} は他の先行知見^{11, 17, 18)} で用いられた刺激にマスキングノイズを加えて運動検出感度を計測し、1次運動およびsigned運動で同様な結果を報告している。

また、Willis and Anderson (1998)²⁶⁾ は反対方向に運動する輝度グレーティングによる順応が、等輝度グレーティングの刺激検出と運動検出のコントラスト感度に及ぼす影響を調べ、等刺激検出と運動検出は異なるメカニズムが処理しており、生理学的にはI型のparvo系経路^{21, 27)} が等刺激検出を行い、その運動検出はII型のparvo系経路^{21, 27)} が行っている可能性があることを報告した。また、Fylan, Holliday, Singh, Anderson and Harding (1997)²⁸⁾ はMEGを用いて人のV1野における色運動メカニズムの存在を示唆し、そのメカニズムが輝度情報に影響されている可能性について言及している。さらに輝度運動感覚と等輝度運動感覚が互いに相殺するという知見^{29, 30)} や等輝度運動刺激が輝度刺激に対して運動残効が働くという知見³¹⁻³³⁾、また、cone contrast space上での等輝度運動刺激の刺激検出閾値輪郭と運動方向弁別閾値輪郭の傾きが一致しないことから等輝度運動を検出するメカニズムは等輝度刺激自身の検出メカニズムとは別であるとい知見³⁴⁾ はYoshizawa ら (2000)¹³⁾ の結果と一致する。

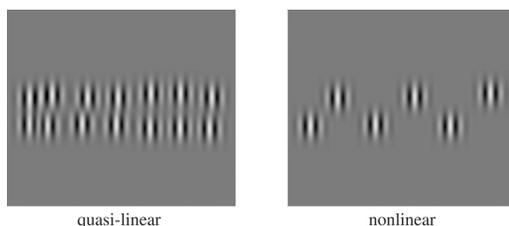
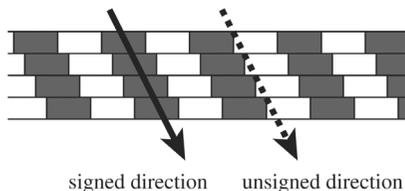


図2 ガボール・マイクロパターン・キネマトグラム (Gabor Micropattern Kinematogram)。左が準線形運動刺激 (quasi-linear)、右が非線形運動刺激 (nonlinear) の1フレーム。各ガボール・マイクロパターンの位置は試行毎にランダムである。ただし、各マイクロパターンの中心は固視点から上下方向に視角約0.5度以内に配置された。

準線形色運動と非線形色運動という2分法とは別に Dobkins and Albright (1993, 1994)^{17, 18)} は M-type の ganglion 細胞¹⁹⁾ や LGN の magnocellular 層²⁰⁻²²⁾ において観測されている frequency-doubling¹ という生理学的現象に注目し、色運動知覚を生成する2つの信号、signed と unsigned chromatic border signal を分離する刺激 (図3) を作成して2つの色運動を評価した。その結果、それらの色運動知覚には異なるメカニズムが寄与していることを報告している。

Papathomas, Gorea and Julesz (1991)²³⁾ や Gorea, Papathomas and Kovacs (1993)²⁴⁾, Morgan and Ingle (1994)²⁵⁾ (これら実験で用いられた刺激は等輝度ではないので厳密には Dobkins and Albright (1993, 1994)^{17, 18)} の実験条件とは異なるが、主張は同じである。) も同様な報告を行っている。

A) conventional drifting heterochromatic grating



B) Dobkins and Albright's drifting heterochromatic grating

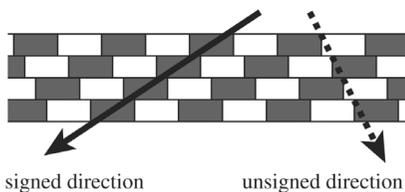


図3 Dobkins and Albright (1993, 1994) が用いた等輝度仮現運動グレーティング刺激と従来の等輝度グレーティング刺激の時系列図。実線矢印は色度情報がフレーム間での対応情報として利用されて生じられる仮現運動 (signed chromatic motion) を表し、破線矢印は色度差で形成される境界の情報をフレーム間での対応情報として生じられる仮現運動 (unsigned chromatic motion) を表している。上段は従来の等輝度グレーティング刺激に対する仮現運動。下段はDobkins and Albrightの刺激に対する仮現運動。各フレーム間でコントラストの符号が反転する。

¹ 色フリッカに対する ganglion細胞やLGN細胞の応答変調の周波数が色フリッカの交替周波数の2倍である現象。これらの細胞は2色光のどちらのオンセットにも応答するため、色光の変化だけに対して信号を生成する。

反対色チャンネルは生理学的にも心理物理学的にも2種類の異なる経路があることが知られている。等輝度色運動刺激に対して、これら2つの反対色チャンネルが共に同じような役割を担っているかを調べた知見もある。Mullen, Yoshizawa and Baker (2002)³⁵⁾ は cone space における S-cone 軸上で変調する色度によって生成される正弦波グレーティングの運動刺激を用いて、刺激の検出閾値と運動方向の弁別閾値を測定し、輝度ノイズの効果を調べた。その結果、輝度ノイズは両閾値に影響を与えないことから黄-青反対色チャンネルは1次の等輝度色運動の知覚生成の役割を担っていることを報告している。Cropper and Derrington (1996)¹¹⁾ も同様な報告をしている。これに対して、Nguyen-Tri and Faubert (2002)³⁶⁾ は S-cone グレーティングの運動刺激の主観的速度を調べ、L-M(赤-緑)メカニズムの場合とは異なり、黄-青反対色チャンネルが色運動に対する速度知覚を決定する重要な役割を担っていないことを報告している。S-cone チャンネルは解剖学的にも L-M チャンネルとは異なることが報告されており^{37, 38)}、運動知覚への寄与についても L-M チャンネルとは異なっていることは十分に考えられる。S-cone チャンネルの運動知覚への寄与については今後詳細に研究する必要がある。

4. 色運動メカニズムの生理的機序について

さて、これらのメカニズムは生理学的にどのような場所に存在しているのであろうか。一般に運動視メカニズムに関連が考えられている MT/V5 野には方位選択性や速度選択性を示す神経細胞が多数存在していることが報告されている。初期の生理学的知見³⁹⁾ では MT 野の神経細胞は全く色に対して応答しないことが報告されていたが、Saito, Tanaka, Isono, Yasuda and Mikami (1989)⁴⁰⁾ はマカクザルの MT 野の神経細胞が色運動刺激に応答することを報告している。Dobkins and Albright (1994)¹⁸⁾ も同様な報告を行っている。さらに Wandell, Newsome, Baseler, Boynton, Huk, Gandhi and Sharpe (1999)⁴¹⁾ は等

輝度色運動刺激に対して人のMT+野が応答することをfMRIを用いた計測により示している。これに対して、Cavanagh, Høiaff, Landis, Troscianko and Intriligator (1998)⁴²⁾ は色覚異常者が高コントラストの色運動刺激に対して健常者と同程度の運動検出を行えることからMT+/V5野とは別の部位で色運動が検出されていることを報告している。

また、V1野に関する初期の知見では色光の色変化に対して応答する細胞がほとんど存在していないことが報告されている。Hubel and Wiesel (1968)⁴³⁾ はマカクザルのV1野には色光に感度を持つ細胞はあまり存在せず、ほとんどの細胞は輝度変化に反応していることを報告している。Lennie, Krauskopf, Sclar (1990)⁴⁴⁾ も輝度刺激に対するマカクザルのV1細胞の応答と同程度の応答は等輝度刺激に対しては見られないことを報告している。しかし、最近のV1野における神経細胞の色光に対する感度に関する知見はこれらとは相反するものが報告されている。Engel, Zhang, Wandell (1997)⁴⁵⁾ はfMRIを用いて人のV1野が等輝度刺激に高い感度で応答することを報告している。Johnston, Hawken, Shapley (2001)⁴⁶⁾ もマカクザルのV1野に等輝度刺激、及び輝度刺激と等輝度刺激両方に反応する細胞が存在す

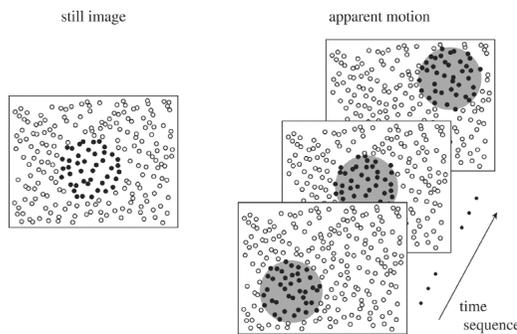


図4 Chen and Cicerone (2002) が用いた仮現運動刺激のある1フレームの画像の見えと仮現運動が知覚されている時の見え(彼等論文では、白丸が赤い点、黒丸が緑の点でそれぞれ白い背景上に描かれている)。左はあるフレームを静止画像(still image)として観察した時の見え、右は複数の連続フレーム(apparent motion)を観察した時の見え。黒丸の背景の大きな灰色の円は被験者が知覚する主観的色拡散を表現したもので、物理的には白い背景が存在している。

ることを報告している。Yoshizawa and Hawken (2002)⁴⁷⁾ もマカクザルのV1野に等輝度色運動刺激と輝度運動刺激の両方に反応する細胞が存在していることを報告している。これらの知見を考慮するとV1野には等輝度運動刺激に反応する細胞が存在し、それらはYoshizawaらの一連の心理物理学実験で報告されている輝度ノイズの影響を受ける色運動知覚メカニズムに対応していると考えられる。

色情報と輝度情報が視覚前野においてクロストークしていることを調べた知見もある。Maunsell Nealey and DePriest (1990)⁴⁸⁾ がマカクザルのMT野に、Ferrera, Nealey and Maunsell (1992)⁴⁹⁾ がV4野に parvocellular と magnocellular 両経路の情報が入力していることや、Maunsell and Van Essen (1983)⁵⁰⁾ がV4野とMT野の間に直接的な結合が存在することを示しており、色運動知覚に腹側処理系と背側処理系経路が寄与している可能性が高い。

刺激自身は等輝度ではないが色刺激が運動することにより誘発される錯視から、色情報処理過程と運動情報処理過程の関係を明らかにしようとする知見もある。運動により生じる主観的色拡散についてCiceroneとその共同研究者は一連の研究⁵¹⁻⁵³⁾ において次のような報告をしている。図4に示したように静止状態では主観的色拡散は生じないが、それらのパターンによる仮現運動が知覚される時には色拡散が生じる。このことからChen and Cicerone (2002)⁵³⁾ は運動情報処理過程と色情報処理過程を繋ぐ生理的機序が存在していることを示唆している。

5. 等輝度刺激と微小輝度変化について

色運動メカニズムに関する研究のほとんどは等輝度刺激を十分注意して作成、利用している。測定的に等輝度であるような刺激を用いている知見は近年ほとんどない。しかし、生理学的、心理物理学的に完全な等輝度刺激を生成することは不可能であるため、色運動知覚の信号が微小輝度変化に起因している可能性もある。Gegenfurtner and Hawken (1995)⁵⁴⁾ は高速の

色運動知覚には V1 野および MT 野を経由する magnocellular 系経路が寄与しており，それは，V1 野や MT 野の個々の細胞の色光に対する等輝度比が異なることにより生じる輝度情報によって運動信号が生成されていることを示唆している．また，Stromeyer ら (1995)³⁴⁾ や Yoshizawa ら (2000)¹³⁾ はこの動的な輝度情報が錐体に由来する信号の時間応答特性が原因の一つであること示唆している．

これに対して，Cavanagh and Anstis (1991)²⁹⁾ は，そのような微小輝度差だけで等輝度刺激の色運動検出を説明することは困難であることを報告している．

6. まとめ

運動視に色情報がある役割を担っている可能性は高い．しかし，色運動メカニズムの特性はまだ完全に明らかにされたわけではない．今後さらにメカニズムの基本的特性について研究が必要であろう．なお，本稿で紹介できなかった知見等については文献⁵⁵⁻⁵⁷⁾ に紹介されている．

文 献

- 1) M. S. Livingstone and D. H. Hubel: Psychological evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, **7**, 3416-3468, 1987.
- 2) V. S. Ramachandran and R. L. Gregory: Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, **275**, 55-56, 1978.
- 3) P. Cavanagh, C. W. Tyler and O. E. Favreau: Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America, A*, **1**, 893-899, 1984.
- 4) T. Troscianko and M. Fahle: Why do isoluminant stimuli appear slower? *Journal of the Optical Society of America, A*, **5**, 871-880, 1988.
- 5) K. T. Mullen and J. C. Boulton: Interaction between colour and luminance contrast in the perception of motion. *Ophthalmic and Physiological Optics*, **12**, 201-205, 1992.
- 6) K. T. Mullen and J. C. Boulton: Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Research*, **32**, 483-488, 1992.
- 7) F. L. Kooi and K. K. De Valois: The role of color in the motion system. *Vision Research*, **32**, 657-668, 1992.
- 8) M. J. Hawken, K. R. Gegenfurtner and C. Tang: Contrast dependence of colour and luminance motion mechanisms in human vision. *Nature*, **367**, 268-270, 1994.
- 9) A. E. Seiffert and P. Cavanagh: Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Research*, **39**, 4172-4185, 1999.
- 10) S. J. Cropper and A. M. Derrington: Motion of chromatic stimuli: first-order or second-order? *Vision Research*, **34**, 49-58, 1994.
- 11) S. J. Cropper and A. M. Derrington: Rapid colour-specific detection of motion in human vision. *Nature*, **379**, 72-74, 1996.
- 12) C. F. Stromeyer III, A. Chaparro and R. E. Kronauer: The color and motion of moving-colored patterns are processed independently? *Investigative Ophthalmology and Visual Science (supplement)*, **37**, 916, 1996.
- 13) T. Yoshizawa, K. T. Mullen and C. L. Baker Jr.: Absence of a chromatic linear motion mechanism in human vision. *Vision Research*, **40**, 1993-2010, 2000.
- 14) T. Yoshizawa, K.T. Mullen and C.L. Baker Jr.: The motion of red-green chromatic gratings is mediated by a luminance-based mechanism. *Investigative Ophthalmology and Visual Science (supplement)*, **41**, 4, S525, 2000.
- 15) T. Yoshizawa, K. T. Mullen and C. L. Baker Jr.: Signed chromatic apparent motion is mediated by luminance signals. *Investigative Ophthalmology and Visual Science (supplement)*, **42**, 4, S869, 2001.
- 16) C. L. Baker Jr., J. C. Boulton and K. T. Mullen: A nonlinear chromatic motion mechanism. *Vision*

- Research*, **38**, 291-302, 1998.
- 17) K. R. Dobkins and T. D. Albright: What happens if it changes color when it moves?: psychophysical experiments on the nature of chromatic input to motion detectors. *Vision Research*, **33**, 1019-1036, 1993.
 - 18) K. R. Dobkins and T. D. Albright: What happens if it changes color when it moves?: the nature of chromatic input to macaque visual area MT. *Journal of Neuroscience*, **14**, 4854-4870, 1994.
 - 19) B. B. Lee, P. R. Martin and A. Valberg: The physiological basis of heterochromatic flicker photometry demonstrated in the ganglion cells of the macaque retina. *Journal of Physiology*, **404**, 323-347, 1988.
 - 20) P. H. Schiller and C. L. Colby: The responses of single cells in the lateral geniculate nucleus of the rhesus monkey to color and luminance contrast. *Vision Research*, **23**, 1631-1641, 1983.
 - 21) A. M. Derrington, J. Krauskopf and P. Lennie: Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, **357**, 241-265, 1984.
 - 22) N. K. Logothetis, P. H. Schiller, E. R. Charles and A. C. Hurkbert: Perceptual deficits and the activity of the color-opponent and broad-band pathways at isoluminance. *Science*, **247**, 214-217, 1990.
 - 23) T. V. Papathomas, A. Gorea and B. Julesz: Two carriers for motion perception: color and luminance. *Vision Research*, **31**, 1883-1891, 1991.
 - 24) A. Gorea, T. V. Papathomas and I. Kovacs: Motion perception with spatiotemporally matched chromatic and achromatic information reveals a 'slow' and a 'fast' motion system. *Vision Research*, **33**, 2515-2534, 1993.
 - 25) M. J. Morgan and G. Ingle: What direction of motion do we see if luminance but not colour contrast is reversed during displacement? Psychophysical evidence for signed-colour input to motion detection. *Vision Research*, **34**, 2527-2535, 1994.
 - 26) A. Willis and S. J. Anderson: Separate colour pathways underlie the detection and discrimination of moving chromatic targets. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **265**, 2435-2441, 1998.
 - 27) T. N. Wiesel and D. H. Hubel: Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body of the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, **29**, 1115-1156, 1966
 - 28) F. Fylan, I. E. Holliday, K. D. Singh, S. J. Anderson and G. F. A. Harding: Magnetoencephalographic investigation of human cortical area V1 using color stimuli. *Neuroimage*, **6**, 47-57, 1997.
 - 29) P. Cavanagh and S. M. Anstis: The contribution of color to motion in normal and color-deficient observers. *Vision Research*, **31**, 2109-2148, 1991.
 - 30) E. C. Chichilnisky, D. Heeger and B. A. Wandell: Functional segregation of color and motion perception examined in motion nulling. *Vision Research*, **33**, 2113-2125, 1993
 - 31) K. T. Mullen and C. L. Baker Jr.: A motion after effect from an isoluminant stimulus. *Vision Research*, **25**, 685-688, 1985.
 - 32) P. Cavanagh and O. E. Favreau: Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Research*, **25**, 1595-1601, 1985.
 - 33) A. M. Derrington and D. R. Badcock: The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Research*, **25**, 1879-1884, 1985.
 - 34) C. F. Stromeyer III, R. E. Kronauer, A. Ryu, A. Chaparro and R. T. Eskew Jr: Contributions of human long-wave and middle-wave cones to motion detection. *Journal of Physiology*, **485**, 221-243, 1995.
 - 35) K. T. Mullen, T. Yoshizawa and C. L. Baker Jr: Temporal chromatic aberration: why the motion of red-green equiluminous gratings is detected by the luminance system. *Perception (supplement)*, **31**, 2002.
 - 36) D. Nguyen-Tri and J. Faubert: The perceived speed of drifting chromatic gratings is mechanism-dependent. *Vision Research*, **42**, 2073-2079, 2002.
 - 37) S. H. C. Hendry and T. Yoshioka: A neurochemically

- distinct third channel in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *Science*, **264**, 575-577, 1994.
- 38) S. G. Solomon, A. J. R. White and P. R. Martin: Temporal contrast sensitivity in the lateral geniculate nucleus of New World monkey, the marmoset *Callithrix Jacchus*. *Journal of Physiology*, **517**, 907-917, 1999.
- 39) S. M. Zeki: Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. *Journal of Physiology*, **236**, 549-573, 1974.
- 40) H. Saito, K. Tanaka, H. Isono, M. Yasuda and A. Mikami: Directionally selective response of cells in the middle temporal area (MT) of the macaque monkey to the movement of equiluminous opponent color stimuli. *Experimental Brain Research*, **75**, 1-14, 1989.
- 41) B. A. Wandell, A. B. Newsome, H. A. Baseler, G. M. Boynton, A. Huk, S. Gandhi and L. T. Sharpe: Color signals in human motion-selective cortex. *Neuron*, **24**, 901-909, 1999.
- 42) P. Cavanagh, M. -A. Henaff, F. Michel, T. Landis, T. Troscianko and J. Intriligator: Complete sparing of high-contrast color input to motion perception in cortical color blindness. *Nature Neuroscience*, **1**, 242 - 247, 1998.
- 43) D. H. Hubel and T. N. Wiesel: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *Journal of Physiology*, **195**, 215-243, 1968.
- 44) P. Lennie, J. Krauskopf and G. Sclar: Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, **10**, 649-669, 1990.
- 45) S. A. Engel, X. Zhang and B. A. Wandell: Color tuning in human visual cortex measured using functional magnetic resonance imaging. *Nature*, **388**, 68-71, 1997.
- 46) E. N. Johnson, M. J. Hawken and R. Shapley: The spatial transformation of color in the primary visual cortex of the macaque monkey. *Nature Neuroscience*, **4**, 409-416, 2001.
- 47) T. Yoshizawa and M. J. Hawken: Macaque V1 neurons respond isoluminant and luminance motion. *private communication*, 2002.
- 48) J. H. R. Maunsell, T. A. Nealey and D. D. DePriest: Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **10**, 3323-3334, 1990.
- 49) V. P. Ferrera, T. A. Nealey and J. H. R. Maunsell: Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature*, 756-758, 1992.
- 50) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to cortical hierarchy in the macaque monkey. *Journal of Neuroscience*, **3**, 2563-2586, 1983
- 51) C. M. Cicerone, D. D. Hoffman, P. D. Gowdy and J. S. Kim: The perception of color from motion. *Perception and Psychophysics*, **57**, 761-777, 1995.
- 52) C. M. Cicerone and D. D. Hoffman: Color from motion: dichoptic activation and a possible role in breaking camouflage. *Perception*, **26**, 1367-1380, 1997.
- 53) V. J. Chen and C. M. Cicerone: Subjective color from apparent motion. *Journal of Vision*, **2**, 424-437, 2002.
- 54) K. R. Gegenfurtner and M. J. Hawken: Temporal and chromatic properties of motion mechanisms. *Vision Research*, **35**, 1547-1563, 1995.
- 55) K. R. Dobkins and T. D. Albright: The influence of chromatic information on visual motion processing in the primate visual system. *T. Watanabe (ed): High-level motion processing*. The MIT Press, Cambridge, 53-94, 1998.
- 56) K. R. Gegenfurtner and M. J. Hawken: Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends in Neurosciences*, **19**, 394-401, 1996.
- 57) M. J. Hawken and K. R. Gegenfurtner: Interactions between color and motion in the primate visual system. *K. R. Gegenfurtner and L. T. Sharpe (Eds): Color Vision*. Cambridge University Press, 283-299, 1999.