■解説（VISION Vol. 25, No. 2, 85–94, 2013）

脳活動計測を用いた視覚科学研究の動向

栗木 一郎*・天野 薫**,†

* 東北大学 電気通信研究所
〒980–8577 宮城県仙台市青葉区片平2–1–1
** JSTさきがけ・東京大学 大学院新領域創成科学研究科
〒277–8561 千葉県柏市柏の葉5–1–5

1. はじめに

この解説記事は視覚学会2013年冬季大会チュートリアルにおいてレビューした，脳活動計測を用いた視覚情報処理システムに関する研究の最近の事例を紹介したものである．機能的MRI（functional MRI: 以下，fMRI）については栗木が，脳波／脳磁(EEG/MEG)については天野が担当した．fMRIの研究では，特に脳活動の分類解析法を用いた研究について，EEG/MEGの研究では，特にα波の位相に着目した研究について，知覚との対応に焦点をあてて紹介する．

それぞれの計測原理をきちんと理解すれば，短所を活用することも可能である．fMRIは時間解像度が低いが分布的な活動部位の特定に長所があり，EEG/MEGは時間解像度が高いという長所があることが知られている．詳細は後述するが，例えば，fMRIの時間解像度の低さを逆手に取れば，脳活動デコーディングに用いる技術によって，視覚メカニズムの一端を明らかにすることが可能となることが示されている．

以下の節では，それぞれの計測方法の最近のトピックスについて解説を進めていく．

2. Functional MRIを用いた脳活動解析

2.1 BOLD信号

fMRIで使用される主な信号はBOLD (blood oxygenation level dependent) 信号と呼ばれる[1]．これは酸素化ヘモグロビンと脱酸化ヘモグロビンの磁化率の違いを応用した血液動態の計測方法であり，神経活動そのものというよりは，神経活動に伴うエネルギー消費（代謝）を観測することにより神経活動を計測する方法である．

図1は神経活動に伴うBOLD信号強度の変化を模式的に示したものである．神経活動に伴い酸素が消費され，脱酸化ヘモグロビンが増大する．これはBOLD信号を下げる働きがあるが，グリア細胞が周囲の毛細血管に拡張を促すため，大脳皮質の組織内における酸素化ヘモグロビンを含む血液の流量(cerebral blood flow: CBF)および体積(cerebral blood volume: CBV)が増大し，総体的に酸素化ヘモグロビンが増大する．その結果，BOLD信号強度の上昇が神経活動に関連して生じていると考えられている．

2.2 知覚との対応と注意による変調

Tootellら[2]は，固視点を中心とする同心円状のグレーティング刺激を拡大／縮小させたときの運動残効と，BOLD信号値の相関を調べた研究を報告した．一定の方向に40秒間順応した直後のV5/MT＋のBOLD信号値と，心理物理的に測定した運動残効強度(nulling)を比較し，運動知覚に対応した脳活動変化であると報告した．Heら[3]も順応視野とテスト視野の切り替えに対応してMT＋の活動が変化するという報告により，運動残効の知覚とBOLD信号変化が対応していることを報告した．

しかし，その後Hukらの報告[4]により，被験者が運動刺激に対して注意を向けたか否かによってBOLD信号強度が有意に変化することが報告された．この報告は被験者の注意状態に

2013年冬季大会チュートリアル講演．
† 現所属：情報通信研究機構 脳情報通信融合研究センター(CiNet)　〒565–0871　大阪府吹田市山田丘1–4

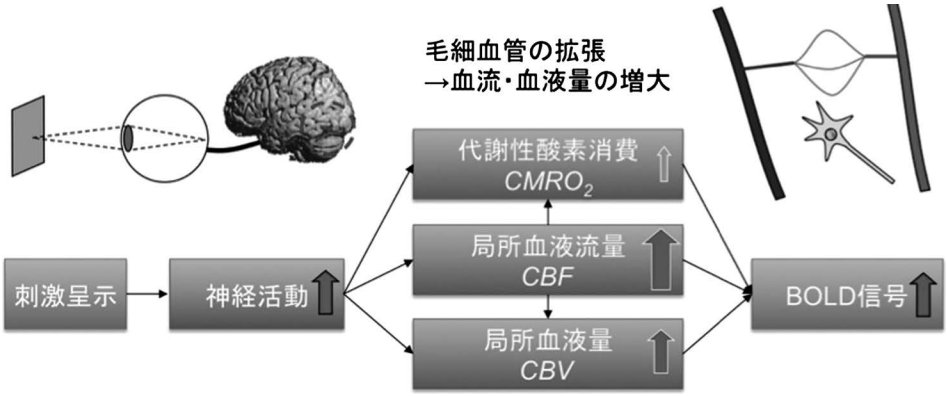

図1　神経活動によるBOLD信号の発生機序に関する模式図.

よってBOLD信号に変調が生じることを示唆しており，注意状態がBOLD信号を使った脳活動計測では重要な統制要因であることを指摘している.

2.3 知覚との対応とBOLD信号の分類解析

分類解析(classification analysis)は多変量パターン解析(multivariate pattern analysis: MVPA)とも呼ばれる．MVPA以前から行われている単一変量解析(univariate analysis)では，例えば関心領域（region of interest: 通常ROIと呼ばれる）に含まれる全voxel（MRI画像の立体的画素）のBOLD信号値を平均し，刺激条件による平均値の変動を統計的に比較する解析を行う．例えば，刺激変化に依存して，同一ROI内の特定のvoxelの信号値は上昇し，別のvoxelの信号値が同時に低下する事態が安定的に起こる場合，ROIのBOLD信号値の平均が変化せずunivariate analysisではパターンの変化を取り出すことができない．しかし，MVPAではBOLD信号の（時）空間的パターンに着目することにより，刺激に対応した脳活動変化の抽出が可能性となる．視覚研究との対応を明確に示したパイオニア的研究としてはKamitaniとTong[5]，Haynesら[6]の研究が挙げられるだろう．KamitaniとTongは，ガボール図形を用いた視覚刺激の傾きにより，方位選択性メカニズムが生じさせるミリメーター・レベルの脳活動の空間パターンの変化をfMRIで測定し，機械学習した分類器(classifier)によって

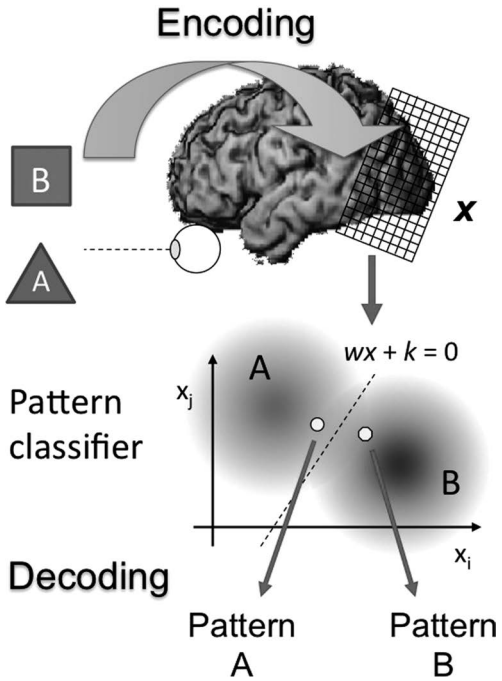

図2　MVPAのプロセスに関する模式図.

統計的に有意な成績で刺激クラスに分類可能であることを示した.

MVPAによる分類解析の流れを簡単に説明すると，**図2**のようになる．簡単のために2クラス（2分類）の場合を考える．あるROIに含まれるn個のvoxelについて，個々のvoxelの出力を要素とみなすと脳活動パターンはn次元の空間の点で表すことができる．刺激Aと刺激Bに対する脳活動パターンがconsistentに異なる場合，それぞれの刺激に対応する脳活動パター

ンはn次元空間の中で異なる位置にクラスターを形成する．一般にvoxel数を増やすほど正答率は上がるが，ノイズの多いvoxelが含まれやすくなって正答率が頭打ちになり，場合によっては分類器の機械学習が収束しにくくなる．したがって，通常は必要十分なvoxel数に絞り込む操作を予備的に行う．

2つのクラスターの間に判別境界（超平面）を設定する分類器を，サポートベクターマシン(SVM)などの機械学習において，各クラスターの点（データ）の位置と正解（クラス）の対応に関するフィードバックを与えながら作成する．あらかじめデータセットからランダムに除外し，学習で使わなかったサンプルをこの分類器にかけて判別させ，正答／誤答の結果を得る(cross validation)．この機械学習と判別のサイクルを複数回（サンプル数で決まるが，通常，数百回以上）行い，全体の正答率を得る．また，ブートストラップなどの方法により，95%信頼区間を得る．

KamitaniとTongの研究[5]では，さらに2つの傾きが共存する格子型の視覚刺激に対し，被験者が一方の傾きに注意を向けた状態を脳活動から推定する試みについても報告され，脳活動のデコーディング（復号）という言葉が広く知られるようになった．その後も，自然画像に対する脳活動を機械学習に用いたものとは別の自然画像でデコードする試み[7]，図形要素に対する分類器の応答を組み合わせた文字の判読[8]，自然動画に対する脳活動応答のデコード[9]に関する試みが行われている．視覚に関するデコーディング以外にも，多くの知覚モダリティ，認知課題について脳活動の分類解析を用いた研究が行われており，これらのレビューについてはTongとPratteのレビュー論文[10]に幅広く平易に紹介されているのでご参照頂きたい．

2.4 分類解析に関する議論とBOLD信号の広がり

2010年のNeuroImage誌にデコーディングの本質に関する考察を主題とした論文特集が組まれている．Op de BeeckはfMRI画像の解像度を下げてもデコーディング（分類解析）の成績が低下しない事例を示し，BOLD信号のMVPAは何をデコード（解読）しているか，という問題提起を行っている[11]．KamitaniとSawahataは空間解像度の変更が可逆な変換である限りにおいては，情報量が変化しないことを解説している[12]．Gardnerは，多くの神経細胞に酸素供給した後の血液が集まる，大きめの静脈に多くの情報が集約される事を指摘している[13]．その他，関連する論文が複数掲載されており，興味のある方はぜひご一読頂きたい．

そもそも，空間解像度を検討する場合にはBOLD信号の点像関数(point spread function)の広がりを知っておく必要があるだろう．ヒト被験者におけるfMRIで通常使われる測定プロトコルにおいて，視覚刺激のシャープエッジに対して誘発されるBOLD信号の，皮質上での広がりを計測した研究では，静磁場強度3テスラのfMRIで3.5 mm程度[14]，7テスラのfMRIで2.5 mm程度[15]と推定した報告例がある．これらの研究結果を踏まえると，多くのfMRI研究において2～3 mmのvoxelサイズを用いているのはおおむねリーズナブルな選択であると考えられる．このサイズは，BOLD信号にまつわる神経や皮質の組織，血液動態のスケールによって決まる部分が大きいと考えられている．したがって，装置の設定上は可能であっても，組織および撮像機器に固有のBOLD信号の空間解像度に比較して，過度に細かい空間サンプリングになっていては意味がないことを考慮頂くべきであろう．

2.5 分類解析を用いた視覚基礎研究の例：脳内の色情報表現

この項では，脳活動計測の分類解析を色情報処理の脳内メカニズムに関する基礎研究に使った例を示す．

人の脳の中では，色に関わる信号が3錐体(L, M, S cone)の応答やその差分(L－M, S－(L＋M))による錐体反対色チャネルの成分ではない形で表現されていることが心理物理実験などでも指摘されている（Webster and Mollon[16]

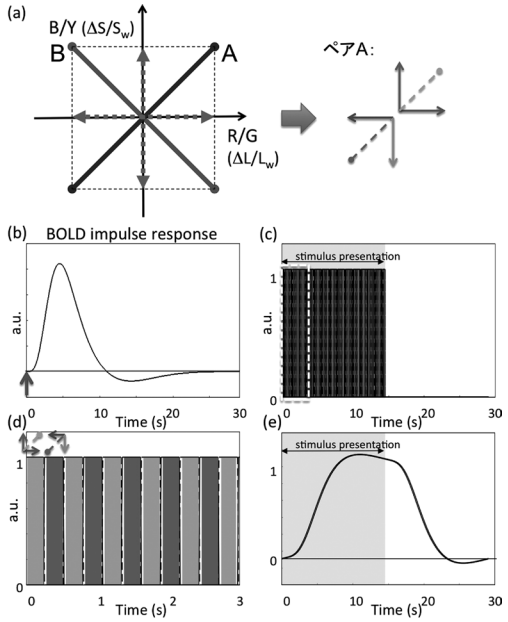

図3　色符号化の検証に関するfMRI実験の原理.

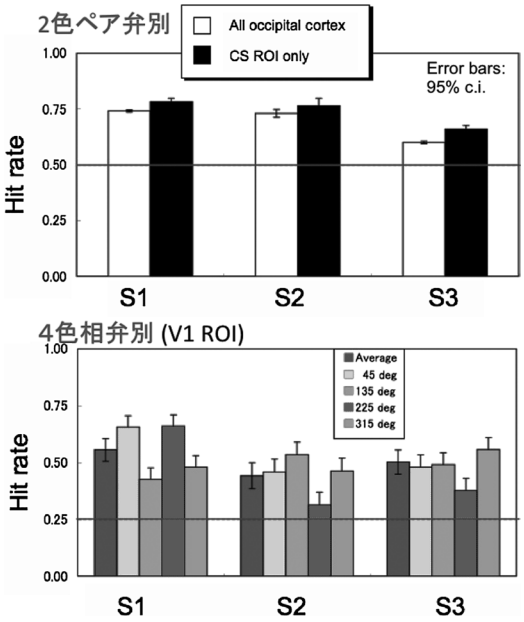

図4　MVPAに関する実験結果．文献[23]より.

など）．サルの電気生理学的研究でも，脳内での色情報が錐体反対色系以外の表現を持っていることを示唆する報告がある[17–19]．これらの知見に対応するように，人を被験者としたfMRIでも脳内の色情報表現の構造を示唆する研究報告が相次いでいる[20–23]．我々の研究[23]を例に挙げ，この課題に対する分類解析の応用アプローチについて解説する．

まず，錐体反対色空間における等輝度平面において，**図3**(a)の2色のペアAとB（合計4色）を選ぶが，それぞれのペアはL−MおよびS錐体選択的な方向の錐体反対色軸成分を同じだけ含んでいる．

例えば，Aのペアに含まれる2色を考えると，反対色メカニズムの＋L−Mと＋Sでマゼンダ，−L＋Mと−Sで黄緑を表現できる（図3(a)右）．この2色を1秒間に5回のスピードで交互に呈示する場合，知覚的には色の交代が明瞭に見える．しかし，BOLD信号の典型的なインパルス応答（hemodynamic response function: HRF；図3(b)）は，ピークに達するまでに5〜6秒程度を要する．これをおのおのの色の出現のタイミング（図3(d)）に畳みこむと，2色に対するBOLD信号は図3(e)のようにほぼ重なってしまう．同じパターンがBのペアの2色を交代した場合にも得られることを考え，さらに計測ノイズが重なることを考慮すると，もしも脳内でAとBに含まれる4色が錐体反対色応答のみで表現されていた場合には，BOLD信号は実質的に分離不可能になると予想される．この予想を帰無仮説とし，それを棄却することによって，反対色応答だけで色情報が表現されているという仮定が不合理であり，色相選択的な色表現が行われていることを示す，という原理で実験を行った．

図4(a)は2色のペア×2に対する脳活動をBOLD fMRIで計測し（理研BSI所有，Varian スキャナ4T, 2×2×3 mm^3, 6 slice, TR＝2 s），後頭葉全部のvoxelから活動の変動が大きいものを上位200個選んだ場合と，第一次視覚野だけから選んだ場合について分類解析を行った結果を示している[23]．3名の被験者のいずれも第一次視覚野のvoxelだけでも統計的に有意なレベルで分類が可能である事を示しており，色相選択的な色メカニズムの存在を示している．また，4つの色相を個別に分類する解析でもチャ

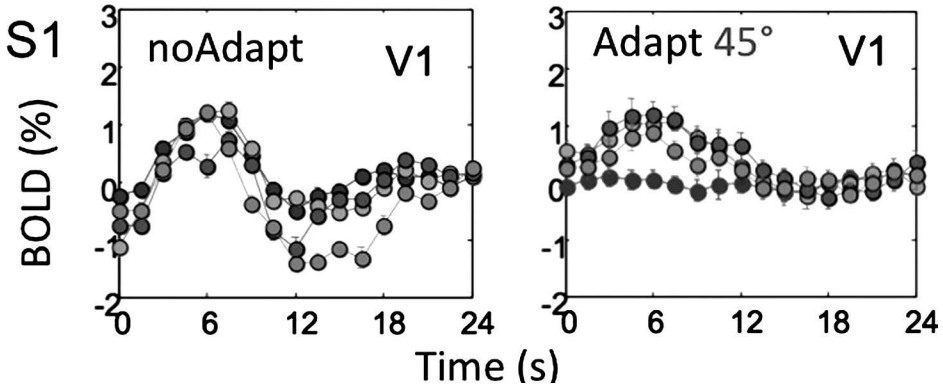

図5　fMRIによる色順応実験の結果[24]の一例.

ンスレベル以上の正答率を得ることができている.

選択的順応によって4色相がそれぞれの色選択的メカニズムによって構築されていることを示唆する結果も得られている（**図5**[24]）．脳内メカニズムがなぜ冗長性の高い多チャネルの色情報表現をとっているのか，その多チャネル信号をどのように色知覚に結びつけているかについては，今後の研究の進展が必要となる.

2.6 まとめ

本原稿では，脳活動の分類解析が視覚科学の基礎研究に使った事例を示した．刺激の設定と帰無仮説をうまくデザインすることにより，特定のシステムの存在を示すことも可能となる．しかし一方で，基礎研究のツールとしては使いづらい部分も存在する．例えば，分類正答率がクラスターの分離度に関する線形な尺度にならない問題がある．図2の2分類の模式図において，クラスター間の重なり具合／裾の広がり具合を信号検出理論におけるd'のような尺度で評価する必要がある．低次の視覚野では，視覚刺激の強度（コントラスト等）とBOLD信号強度が部分的に比例する場合もあると報告されている[25]が，多くの場合，BOLD信号強度が素直に知覚強度と比例しないことが最も厄介な問題となる.

3　脳波／脳磁図を用いた脳活動解析

3.1 脳波／脳磁図で計測される信号

脳の電気的な活動を非侵襲的に計測する方法として，脳波(electroencephalography: EEG)，脳磁図(magnetoencephalography: MEG)がある．EEG/MEGで計測しているのは，軸索を流れる活動電位ではなく，主として樹状突起を流れる興奮性後シナプス電位(Excitatory post-synaptic potential: EPSP)であると考えられている[26]．これは活動電位の持続時間が1 msと短く個々の細胞の活動が加重しない一方，EPSPは持続時間が10 ms以上あるため細胞間の加重が起こるためである．MEGは脳溝の活動をEEGは主として脳回の活動を計測しており両者は相補的な関係にある．MEGは頭蓋骨や頭皮による抵抗の影響を受けにくいため，EEGに比べて活動源の推定がしやすいが，それでも不良設定な（解が一意に定まらない）逆問題を解いて活動源を推定する必要があり，空間解像度ではfMRIに劣る．このため研究上の問いに応じて，空間分解能の高いfMRI，時間分解能の高いMEG，EEGを適切に選択する必要がある.

MEG, EEGの時間分解能を活かす解析の一つが周波数解析である．脳活動の帯域ごとに名前が付けられており，1～3 Hzをデルタ波，4～7 Hzをシータ波，8～13 Hzをアルファ波，13～30 Hzをベータ波，30～100＋ Hzをガン

マ波と呼ぶ．さまざまな脳機能と各周波数帯における脳活動の相関を調べる研究は数多く行われており，例えばガンマ波は注意によって増大すること，情報のバインディングに関与していること[27]，などが報告されている．アルファ帯の活動は他の周波数帯と比べて強度が強く，閉眼時に顕著となることからアイドリング状態を反映しているとの考えもあったが[28]，近年の研究によって視覚情報処理における機能が少しずつわかってきた．本稿では，アルファ波と視覚皮質の興奮性の関係を示唆する最近の知見をいくつか紹介する．

3.2. アルファ波と知覚の関係

最近の研究から，アルファ波に脳内で視覚情報処理のクロックを刻むような機能がある可能性が示唆されている．我々は，Motion Induced Spatial Conflict (MISC) と呼ばれる錯視を利用してアルファ波が視覚的な振動として知覚される可能性を見いだした．MISCとは，赤の正方形の中央に等輝度の緑のバーを配置した図形を黒の背景上で動かすと緑のバーが揺れているように感じられる現象である[29]．赤緑の等輝度運動の知覚速度が赤黒の輝度運動の知覚速度より遅いことによって生じる緑のバーの遅れを脳内で補正していることによって生じていると考えられる．我々はこの現象を利用して，見えの周波数を心理物理学的に，ジター知覚に関係した脳活動をMEGで計測した．その結果，ジターの見えの周波数が10 Hz程度であること，ジター知覚時に見えの周波数と同じアルファ帯の脳活動が増大することを見いだした（図6）[30]．アルファ帯の増大は，ジター錯視を伴わない等輝度運動やジター錯視を模擬した物理的ジターでは増大しなかったことから，アルファ波が視覚情報処理のクロックとして機能しており，物理的速度は同じだが知覚速度が異なる複数の運動によって生じる空間的不一致をアルファ波のリズムで補正している可能性が示唆された．

Mathewsonらはメタコントラストマスキングを使ってターゲットの見えとアルファの関係を検討した[31]．その結果，刺激提示時のアルファ波の強度が大きいほどターゲットの検出率が低下すること，刺激提示時のアルファ位相に

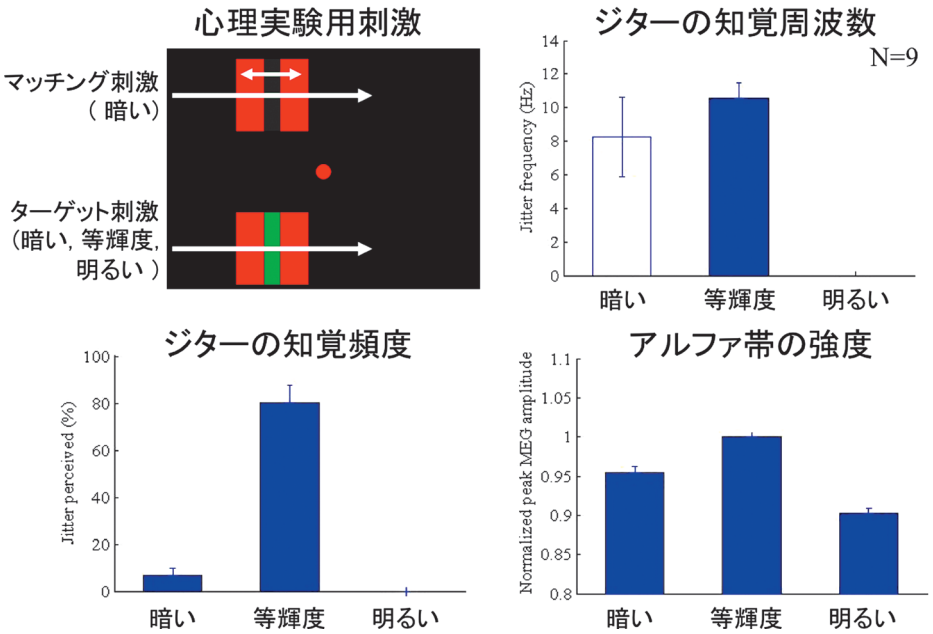

図6　Motion induced spatial conflictによる10 Hz程度の視覚的振動と同一周波数（アルファ帯）の脳活動の相関を示唆する実験結果．文献[30]より．

よってターゲットの検出率が変化すること（ただしアルファ強度が強い場合のみ）が示された．閾レベルのフラッシュ刺激を使った場合も同様に，刺激の検出率がアルファ波の強度および位相によって変化することが報告されている[32]．視覚刺激を与えなくても，視覚野に磁気刺激 (trans-cranial magnetic stimulation: TMS) を与えるとフォスフィンが知覚されるが，Dugueらは，脳波を計測しながらTMSを与え，アルファ波の位相に応じて，フォスフィンの知覚の有無が有意に変化することを見いだした[33]．

3.3 アルファ波と皮質の興奮性の関係

視知覚とアルファ波の関係を示した上述の実験は，皮質の興奮性がアルファ波位相に応じて変化していることを示唆するが，より直接的にアルファ波とBOLD強度あるいは発火率の関係を調べた研究も報告されている．チェッカーボード刺激に対するBOLD反応と脳波を同時計測したところ，同一の刺激に対するBOLD強度がアルファ波の位相に応じて有意に変化することが示された[34]．また，触覚弁別課題遂行中のサルの感覚運動野からLFPとスパイクを同時計測したところ，スパイク頻度がアルファ強度のみならずアルファの位相に応じて変化することが示された[35]．

アルファ波とガンマ波の間の周波数間カップリング (cross-frequency coupling) も，ヒト，サル両方において報告されている．MEGを用いてヒトの閉眼時の脳活動を計測した実験によって，ガンマ帯 (30～70 Hz) のパワーがアルファ波の位相に応じて変化することが示唆されている[36]．さらにサルの第一次視覚野 (V1) からの多点同時記録によって，層間の周波数間カップリングを調べた研究も報告されている[37]．この研究から，アルファ帯の活動はV1の第5/6層で顕著であること，第2/3層，第4層におけるガンマ帯のパワーが，第5/6層のアルファ位相によって変調されることが示された．第2/3層や第4層は主としてフィードフォーワードの処理，第5/6層は主としてフィードバックの処理に関与していることを考えると，アルファ波がトップダウン処理に関係しており，その位相に応じて皮質の興奮性が変化することでボトムアップ処理に影響を与えている可能性が示唆される．

3.4 Pulsed inhibition仮説

これら一連の結果を説明する仮説の一つとしてPulsed inhibition仮説が提唱されている[38]．この仮説ではアルファ波の強度が抑制の強さを反映しており，アルファの山で抑制が最大，谷で抑制が最小となるとする．モデルの特徴として，1. 刺激のSaliencyの情報を時間コードに変換することができる，2. タスクに無関係な入力を抑制し，Salientな情報のみを処理できる，などの利点が考えられる．

まず前者に関しては，アルファ位相に沿って，以下の流れで時間コードが成立する．1. アルファのピーク付近では抑制が強くどの細胞群も発火できない，2. アルファピークから位相が進んで抑制が減少するのに伴い，最も反応性の高い細胞群 (a) がまず発火，3. 抑制性フィードバックを引き起こすGABA回路の活動により，10～30 ms程度他の活動が抑制，4. 抑制がなくなると次の神経群 (b) が活動，5. 10～30 ms程度他の活動が抑制，6. 10～30 ms間隔，すなわちガンマ波のリズム (30～100 Hz) で次々に異なる細胞群が活動．この流れを繰り返すことによって，刺激のSaliencyを反応のタイミングとして時間コードに変換することができ，相対的な発火潜時がSaliencyの情報を表現するようになる．ここで，アルファ周期内での時間コードの順番は，入力のSaliencyのみならずトップダウンの影響も受けると考えられ，発火率に基づくコードより効率的なコードが成立する．

続いて後者，すなわち注意を向けていない場合にも同様に抑制の大きさがアルファの位相に応じて変化する．この場合には，アルファ波の振幅が大きいため，アルファのピーク以外の位相でも抑制が強く細胞群が発火できず，アルファによる抑制が最小になったところで最も反

応性の高い細胞群(a)が発火し，他の神経群は発火しない．すなわち，アルファは注意を向けていない領域ではSalientな情報のみ処理し，タスクに無関係な入力を抑制するメカニズムとして機能すると考えられる．

3.5 まとめ

アルファ波の位相に応じて皮質の興奮性が変化していることを示唆する実験結果として，視覚刺激の検出率やTMSによるフォスフィンの知覚，スパイク，ガンマ帯の活動，BOLD信号強度のアルファ位相依存性を示した研究を紹介した．アルファ波はV1のフィードバックに関連した層において顕著であることを考えると，アルファ波が注意による修飾などトップダウン処理によって影響を受け，その強度および位相によってボトムアップ処理を反映するガンマ波の強度を変調していると推測される．最後に実験結果を説明するモデルの一例としてアルファ波のpulsed inhibitionモデルを紹介した．このモデルによって，Saliencyの情報を時間コードに変換し，かつタスクに無関係な入力を抑制し，Salientな情報のみ処理することが可能となる．今後pulsed inhibitionモデルの検証も含めて，アルファ波が視覚情報処理に果たす役割をさらに検討していく必要がある．

4. おわりに

脳活動計測を用いた視覚メカニズムの研究は昨今では珍しいものではない．ただし，脳活動を計測するだけで何か新しいことが解るわけではなく，あくまで実験デザインと解析手法が適確に組み合わされて初めて有効な示唆を与えるツールの1つであると考えるべきである．視覚科学の研究において脳活動計測を活用するには，ツールで可能なことと不可能な事を知悉する必要がある．そこで，それぞれの計測法で得られる信号が何を起源としているのか，その限界は何かについても簡単に触れることを心がけた．視覚科学研究において脳活動計測の活用の機会が増えていく中で，本解説を何かのお役に立てて頂ければ幸いである．

謝　辞　fMRI研究は科学研究費補助金（基盤研究(B) 21330165および24330205）の補助を得て行われた．MVPA解析によるfMRI実験は，理化学研究所・脳科学総合研究センター（孫沛，上野賢一，田中啓治，程康各研究員）との共同研究で行われた．（栗木）・ジター知覚に関するMEG実験は，ロンドン大学（アラン・ジョンストン教授，デレック・アーノルド博士）との共同研究で行われた（天野）．

文　献

1) 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. *Proceedings of National Academy of Science of U.S.A.*, **89**, 5951–5955, 1992.
2) 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**, 139–141, 1995.
3) 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. *Current Biology*, **8**, 1215–1218, 1998.
4) A. C. Huk, D. Ress and D. J. Heeger: Neuronal basis of the motion aftereffect reconsidered. *Neuron*, **32**, 161–172, 2001.
5) Y. Kamitani and F. Tong: Decoding the visual and subjective contents of the human brain. *Nature Neuroscience*, **8**, 679–685, 2005.
6) J. D. Haynes and G. Rees: Predicting the orientation of invisible stimuli from activity in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, **8**, 686–691, 2005.
7) K. N. Kay, T. Naselaris, R. J. Prenger and J. L. Gallant: Identifying natural images from human brain activity. *Nature*, **452**, 352–355, 2008.

8) Y. Miyawaki, H. Uchida, O. Yamashita, M. A. Sato, Y. Morito, H. C. Tanabe, N. Sadato and Y. Kamitani: Visual image reconstruction from human brain activity using a combination of multiscale local image decoders. *Neuron*, **60**, 915–929, 2008.
9) S. Nishimoto, A. T. Vu, T. Naselaris, Y. Benjamini, B. Yu and J. L. Gallant: Reconstructing visual experiences from brain activity evoked by natural movies. *Currrent Biology*, **21**, 1641–1646 2011.
10) F. Tong and M. S. Pratte: Decoding patterns of human brain activity. *Annual Review of Psychology*, **63**, 483–509, 2012.
11) H. P. Op de Beeck: Against hyperacuity in brain reading: spatial smoothing does not hurt multivariate fMRI analyses? *Neuroimage*, **49**, 1943–1948, 2010.
12) Y. Kamitani and Y. Sawahata: Spatial smoothing hurts localization but not information: pitfalls for brain mappers. *Neuroimage*, **49**, 1949–1952, 2010.
13) J. L. Gardner: Is cortical vasculature functionally organized? *Neuroimage*, **49**, 1953–1956, 2010.
14) L. M. Parkes, J. V. Schwarzbach, A. A. Bouts, R. H. Deckers, P. Pullens, C. M. Kerskens and D. G. Norris: Quantifying the spatial resolution of the gradient echo and spin echo BOLD response at 3 Tesla. *Magnetic Resonance in Medicine*, **54**, 1465–1472, 2005.
15) A. Shmuel, E. Yacoub, D. Chaimow, N. K. Logothetis and K. Ugurbil: Spatio-temporal point-spread function of fMRI signal in human gray matter at 7 Tesla. *Neuroimage*, **35**, 539–552, 2007.
16) M. A. Webster and D. Mollon: Changes in colour appearance following post-receptoral adaptation. *Nature*, **349**, 235–238, 1991.
17) P. Lennie, J. Krauskopf and G. Sclar: Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, **10**, 649–669, 1990.
18) A. Hanazawa, I. Murakami and H. Komatsu: Neural selectivity for hue and saturation of colour in the primary visual cortex of the monkey. *European Journal of Neuroscience*, **12**, 1753–1763, 2000.
19) T. Wachtler, T. J. Sejnowski and T. D. Albright: Representation of color stimuli in awake macaque primary visual cortex. *Neuron*, **37**, 681–691, 2003.
20) L. M. Parkes, J. B. Marsman, D. C. Oxley, J. Y. Goulermas and S. M. Wuerger: Multivoxel fMRI analysis of color tuning in human primary visual cortex. *Journal of Vision*, **9**, 1–13, 2009.
21) G. J. Brouwer and D. J. Heeger: Decoding and reconstructing color from responses in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **29**, 13992–14003, 2009.
22) E. Goddard, D. J. Mannion, J. S. McDonald, S. G. Solomon and C. W. Clifford: Combination of subcortical color channels in human visual cortex. *Journal of Vision*, **10**, 25, 2010.
23) I. Kuriki, S. Nakamura, P. Sun, K. Ueno, K. Matsumiya, K. Tanaka, S. Shioiri and K. Cheng: Decoding color responses in human visual cortex. *IEICE Transactions*, **E94-A**, 473–479, 2011.
24) I. Kuriki, P. Sun, K. Ueno, K. Tanaka and K. Cheng: fMRI study on the hue selectivity of neurons in human visual cortex. *Neuroscience Research*, **65**, s44, 2009.
25) G. M. Boynton, S. A. Engel, G. H. Glover and D. J. Heeger: Linear systems analysis of fMRI in human V1. *Journal of Neuroscience*, **16**, 4207–4221, 1996.
26) 原　宏，栗城真也（編）：脳磁気科学，オーム社, 1997.
27) C. Tallon-Baudry, O. Bertrand, C. Delpuech and J. Pernier: Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *Journal of Neuroscience*, **16**, 4240–4249, 1996.
28) E. D. Adrian and B. H. Matthews: The interpretation of potential waves in the

cortex. *Journal of Physiology*, **81**, 440–471, 1934.

29) D. H. Arnold and A. Johnston: Motion-induced spatial conflict. *Nature*, **425**, 181–184, 2003.

30) K. Amano, D. H. Arnold, T. Takeda and A. Johnston: Alpha band amplification during illusory jitter perception. *Jornal of Vision*, **8**, 1–8, 2008.

31) K. E. Mathewson, G. Gratton, M. Fabiani, D. M. Beck and T. Ro: To see or not to see: Prestimulus phase predicts visual awareness. *Journal of Neuroscience*, **29**, 2725–2732, 2009.

32) N. A. Busch, J. Dubois and R. van Rullen: The phase of ongoing EEG oscillations predicts visual perception. *Journal of Neuroscience*, **29**, 7869–7876, 2009.

33) L. Dugue, P. Marque and R. van Rullen: The phase of ongoing oscillations mediates the causal relation between brain excitation and visual perception. *Journal of Neuroscience*, **31**, 11889–11893, 2011.

34) R. Scheeringa, A. Mazaheri, I. Bojak, D. G. Norris and A. Kleinschmidt: Modulation of visually evoked cortical FMRI responses by phase of ongoing occipital alpha oscillations. *Journal of Neuroscience*, **31**, 3813–3820, 2011.

35) S. Haegens, V. Nacher, R. Luna, R. Romo and O. Jensen: Alpha-Oscillations in the monkey sensorimotor network influence discrimination performance by rhythmical inhibition of neuronal spiking. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 19377–19382, 2011.

36) D. Osipova, D. Hermes and O. Jensen: Gamma power is phase-locked to posterior alpha activity. *PLoS One*, **3**, e3990, 2008.

37) E. Spaak, M. Bonnefond, A. Maier, D. A. Leopold and O. Jensen: Layer-specific entrainment of gamma-band neural activity by the alpha rhythm in monkey visual cortex. *Current biology*, **22**, 2313–2318, 2012.

38) O. Jensen, M. Bonnefond and R. van Rullen: An oscillatory mechanism for prioritizing salient unattended stimuli. *Trends in Cognitive Sciences*, **16**, 200–206, 2012.