

ファンクショナルMRIを用いた視覚研究

竹市博臣

理化学研究所

〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

1. はじめに

本稿(研究動向)の目的は、いわゆるファンクショナルMRI(fMRI, 磁気共鳴機能イメージング)とよばれる非侵襲脳計測技術を用いた視覚研究の、原理の要点と、現時点でおおよそ確かと思われることをまとめることである。同主旨の評論は他にもあるので参照されたい¹⁾。同じ非侵襲計測でPET(ポジトロン放射断層撮影)を用いたものにも良い仕事がある²⁾が、それは含めなかった。本稿には多少実際のノウハウのようなものも交えた。また本稿じたいが包括的ではないので、参考文献にはなるべく原典ではなく評論的なものを選んだ。

2. 原理

fMRIの原理では、基本的に3つの「P」を理解する必要がある。根本的なところは黎明期からあまり変わっていないので、古くても読みやすい総説も参考になる^{3,4)}。以下順に述べる。

2.1 生理 (physiology)

fMRIは次のような仮設原理に基づいている。何か特定の課題を行うことによって脳の特定の場所(領野)が活動すると、その領野での代謝・酸素需要が増え、それともなってその領野への局所血流量が増える。そこで、この局所血流量の変化を断層撮影することによって間接的に脳の活動を探るのがPETの主要な方法であった。PETでは体外から放射性同位元素で標識された物質をトレーサー

として注入するのに対し、fMRIでは体内に自然に存在するヘモグロビンを「トレーサー」にする。脳の活動で生じる局所血流量(酸素供給)の増大は、マクロ的にいえば局所的な酸素消費の増大より大きいいため、脳の活動が生じた領野では血中酸素濃度が(逆説的に)上昇する。血液中の酸素担体であるヘモグロビンは、還元状態と酸化状態で磁性(磁場に対する反応の仕方)が変わるため、血中酸素濃度の上昇にともなって血液の磁性が変わり、これがMR信号(後述)の強さを変えるのでMR画像上で脳の活動領野が特定できるのだとされている。この仮設原理はBOLD(blood oxygenation level dependent)モデルとかBOLD法とか呼ばれている⁵⁾が、一つ重要な点はこの原理自体に関する直接決定的な証拠はいまのところないということである。また、脳血管がどのようにして神経活動にともなう代謝や酸素消費の増大に反応して血流量を変えるのか(しばしば(neuro-)vascular reflex, hemodynamicsなどとも呼ばれる)ということに関する細かい生理学的な機序も、諸説あるがよくわかっていない⁶⁾。

後で述べる高速撮像法を用いれば、装置としては百ミリ秒オーダーの変化を観測できるが、上で述べたように実際に観測しているのが血中酸素濃度の変化であるために、実際にそこまでの時間解像度があるかどうかについては議論の余地がある。少なくとも脳の活動が発生してから普通のfMRI信号の変化が観測されるまでには数秒程度の遅れがあると考え

られている。もしこの遅れがどの領野でも一定で安定しておれば、理論的には複数の領野の間の活動の開始のずれなどはより高い精度（百ミリ秒から十ミリ秒オーダー）で測定できてよいはずであるが、この遅れがどの程度安定しているのか、また領野間で異なることはないのかといった問題に関する組織的な研究はない。ただ低次の個々の視覚野ごとには安定しているらしいことが後で述べる網膜部位対応の研究⁷⁾から推定される。

観測するのが血中酸素濃度の変化であることから生じるもう1つの問題として「brain versus vein」とよばれるものがある。この問題のために、装置としては数ミリオーダーの空間解像度があるのに、実際の解像度はそこまで良くはないのではないともいわれる。まず第一に、脳活動に伴って生じる血中酸素濃度の上昇は、実際に脳活動が生じている領域を含むより大きな領域において生じるという説がある。もしそうであれば、血中酸素濃度の上昇を指標にする限り、あまり局在した脳活動は観測できないということになる。ただし、網膜部位対応の研究⁷⁾や眼優位性の研究⁸⁾などで示されるように、適切なパラダイムを用いればかなり限局した活動が観測できるという報告もある。第二に、脳活動に伴って生じる血中酸素濃度の増大は、実際に脳活動が生じている領野から流れ出している静脈血管（draining vein）のかなり「下流」、つまり離れた場所でも観測されてしまうという。特に撮像法によっては活動した脳領野よりむしろこうした血管を強く描出してしまわれる。また、皮肉なことにはMR信号の大きな変化、つまり検出しやすい変化は脳実質よりむしろこうした血管に対応するという報告もある。

実際の観測においては、さまざまな生理学的なノイズが存在し、これがfMRIの研究を難しくしている。もっともマクロ的なものは被験者の頭の動きである。ミリオーダーの精度で撮像するのであるから、同じオーダーの精

度で頭部を固定することが必要なのはいうまでもない。放射線治療用の顔マスク、バイトバーなどが用いられるが、タオル、クッションなどの詰め物だけでも、被験者が協力的であれば十分な固定が得られる。頭部の動きを後で補正するためのアルゴリズムやソフトウェアが多数提案されているが、断層面に垂直な動きに対する補正が困難であるなど、問題も多い。また、頭部をいくら固定しても、呼吸や心拍に伴って脳や血管が頭蓋内で動くといわれており、これは固定するわけにはいかないのだから、呼吸や心拍を別にモニタして後で補正するしかない⁹⁾。もう一つ看過されがちなのが、覚醒水準である。典型的なfMRIの視覚実験では、被験者は暗い部屋でこちよい寝台に仰向けに寝て、数十分の間ただじっと視野の一点を見つめるだけであるからどうしても眠くなり、覚醒水準の変動も生理学的なノイズの1つとなる。

2.2 心理 (psychology)

fMRIで用いられるパラダイムデザインのほとんどは、多くのPETないしは反応時間を指標とした研究とまったく同じ、減算法である。すなわち、調べたいと思う心理過程を含む課題ないしは刺激Aと、調べたいと思う心理過程を除いてはまったく同じ課題ないしは刺激Bを交互に提示し、Aによる活動とBによる活動の差が、調べたいと思う心理過程に関与する領野ないしは部位であると推定する。一部の研究ではより進んだ方法も用いられる¹⁰⁾。また刺激強度を連続的に変化させて、刺激強度の変化と活動強度の変化が相関する領野を活動部位とするという方法もある。

fMRIはPETと似ているが、以下の点で決定的に異なる。第一に、PETでは通常複数の被験者のデータをプールするのに対し、fMRIでは1人の被験者各個人のデータから活動部位を得るので空間解像度が高い。第二に、PETが分オーダーの時間解像度であるのに対し、fMRIには秒以上の時間解像度がある。こ

のため、PETではブロックデザインといって、同種の課題・刺激ばかりを提示する試行の繰り返しからなるブロックを複数回繰り返すというデザインにせざるを得ないが、fMRIではシングルトリアルデザインとよばれる、1試行ごとに提示する課題・刺激の種類を(ランダムに)変えるというより自然なデザインをとることができる¹¹⁾。最後にPETは放射性物質の投与を行うため、同一被験者で反復実験することが困難であるが、fMRIでは同一被験者での反復実験が可能なので、学習過程の縦断的な研究なども可能である。

基本的に、普通の心理実験で用いる器材(CRTなど)は高磁場のため用いることができない。液晶プロジェクタから非磁性体で作ったスクリーンに遠隔投影し、これを鏡やプリズムを通して被験者が見る、という方法が最も一般的であるが、光ファイバや特殊ディスプレイを用いた専用刺激提示装置も市販されている。いずれにしても高磁場のため画面輝度の測定すら困難であるから、厳密な刺激統制は難しい。

2.3 物理 (physics)

fMRIは、より厳密に言えばfNMRI(核磁気共鳴機能イメージング)である。人間の体内には無数の水素原子(核)があるが、fMRIでの直接の測定対象は、より厳密に言えば、血中酸化濃度の変化が(主に水に含まれる)水素原子の核磁気共鳴におよぼす影響である。水素原子が強い磁場(主磁場、静磁場などよばれる)の中におかれるとごく弱く磁化される。この状態で特定の周波数の電波を照射されるとこの電波を共鳴吸収し、蓄えられたエネルギーが後で電波として放出される。これがMR(magnetic resonance)信号である。吸収、放出される電波の周波数は磁場の強度と水素原子がおかれている物理化学的環境(例えば、どのような分子のどこに含まれているか)によって異なる。イメージングでは、傾斜磁場とよばれる磁場を主磁場に重畳することによって、場所ごとに磁場強度およ

び共鳴周波数が異なるようにしておき、さまざまな周波数での電波の吸収・放出を調べることによって、場所ごとの水素原子(核)の量と物理化学的環境を調べる。fMRIでは、特に近傍にあるのが酸化ヘモグロビンか還元ヘモグロビンか、つまりヘモグロビンの酸化程度の分布が調べられる。

従来この方法で物体の画像を作るのには数分を要したが、これは、例えばMRIを臨床場面に応用(断層撮影など)するのにあまり便利ではない。そこでさまざまな高速撮像法が開発されてきた。近年頻用されているのはEPI(エコープラナーイメージング)である。実際の撮像では前述の傾斜磁場をさまざまに変え、それぞれの場合のデータを統合することによって1枚の画像を得る必要がある。普通はそれぞれの傾斜磁場設定ごとに、電波を照射、放出されて「帰って」くる電波(MR信号)を受信計測しており、これを数十回繰り返すため撮像に時間がかかっていた。一度電波を照射すると対象の磁化状態が変わるので、次の照射まで少し待たねばならないのである。EPIでは、傾斜磁場をす速く変化させながらMR信号を計測することで、1回の電波の照射だけで1枚の画像を得るのに必要なデータ(またはその何分の1か)を集めてしまう。臨床用のMRI装置で用いられる静磁場の強度(磁束密度)は最大1.5T(テスラ)で、これに対応する水素原子の共鳴周波数は63MHzである。この磁場強度でもfMRIは行われているが、より実験的なfMRIでは現在4Tまでが用いられており、4Tに対応する共鳴周波数は170MHzである。一般には磁場が強くなる程信号強度も強くなり、小さな信号変化を検出しなければならないfMRIでは有利であると考えられている。また高磁場では大きな静脈血管からの信号の影響が相対的に少ないといわれており¹²⁾、前述の「brain vs vein」の問題が軽減されるとされている。他方、共鳴周波数が高くなるので技術的な困難も大きくなる。

fMRI は非侵襲計測とされているが、いくつか注意しなければならない点もある。第一に、電波を照射するので、これによる加熱が安全な範囲になるようにしなければならない。第二に、傾斜磁場を変化させるので、これによって体内（特に末梢神経や筋肉）に生じる誘導電流が安全な範囲になるようにしなければならない。実際の装置ではこれらがさまざまな安全装置で監視、管理できるようになっている。他方、意外に 4 T 程度までの静磁場そのものの危険性に関する明快な報告はない。

3. 現状

fMRI とは何かについて述べたところで現在までわかっているところを簡単にまとめておきたい。

3.1 マッピング

後頭葉で網膜部位対応を持つ領野は、網膜部位対応を手がかりにして容易にマッピングすることができるので、V1, V2, V3, V4, V3A, V4v などの領野の存在が確認されている。また V5 野（運動の知覚に関連する領野、MT 野, hMT 野などともよばれる）、LO 野（lateral occipital complex, 物体認識に関連するとされている）、FF 野（fusiform face area, 顔に選択的に応答するとされている）などの存在が、活性に必要な刺激がはっきりしていることから同定されている^{13,14)}。今のところサルで存在が確認されている領野と相同をとれる場合が多い。頭頂葉や側頭葉（外側部・前部）は、網膜部位対応も活性に必要な刺激もはっきりとしないことから、あまり領野の切り分けや同定が進んでいない。

網膜部位対応がある領野では、扇形のチェッカーボードパターン刺激を弧の中心を軸中心としてゆっくりと回転すると、各領野ごとに独立の網膜部位対応表現があるので、各領野ごとに活動部位の移動が観測される。同様にドーナツ形の刺激の大きさ、つまり被刺激部位の網膜偏心率を徐々に変えても各領野

ごとに活動部位の移動が観測され、これらに基づいて領野の切り分けを行うことができる¹⁵⁾。これを位相法（phase method）などともよぶこともあるが、MRI の撮像法に関連した用語に位相エンコード（phase encoding）というのがありまったく別のことを表わすのでまぎらわしい。実際の研究で得られた活動が、例えば V1 野なのか V2 野なのかを決めるためには、単にランドマークとなる脳溝や脳回だけを手がかりにするのではなく、こうした実験を同時に行うのが望ましい。

3.2 V1 野・V2 野

低次の視覚野はほとんどどのような刺激によっても応答が観察され、強度は刺激のコントラストや色によって異なる。静止した刺激でも暗黒よりは「強い」活動が観察される。Boynton ら¹⁶⁾は、よく用いられる 8 Hz のチェッカーボードパタンの呈示時間とコントラストを変え、V1 野の fMRI 信号変化は刺激のコントラストに依存し、この依存性が呈示時間の効果と独立であることを見出し、他の知見とあわせて V1 野の fMRI 応答を短い刺激のインパルス応答関数として推定している。Engel ら¹⁷⁾は赤緑、青黄のチェッカーボードパターンを用い、フリッカ周波数を変えたときに色コントラストの効果がどのように変わるかを調べ、fMRI 応答と心理物理測定の結果に対応が認められること（青黄コントラストに対する応答が高周波で失われる、など）を見出した。

3.3 皮質拡大係数（因子）

視野の中心部は周辺部と比べて視野上で同じ面積が脳の皮質上では拡大されて表現されているということが知られており、その比率は皮質拡大係数（CMF, cortical magnification factor）と呼ばれる。Serenio ら¹⁸⁾は fMRI によって求めたヒトの V1, V2, VP, V4v 野の皮質拡大係数を報告しているが、それによるとヒトの V1 の視野中心部の皮質表現はサルのそれより大きい、つまり中心視により大きな領野がさかれているという。ただしこれには異論もあるようである。Tootell ら¹⁹⁾は V5 野の皮質

拡大を、周辺視野の刺激への応答と中心視野の刺激への応答を比較して推定しているが、それによればV5野でもV1野と同程度の皮質拡大が認められるという。

3.4 V3野、VP野およびV3A野

Tootellら^{19,20)}によれば、網膜部位対応でみる限り、V3野およびVP野はV2野に隣接し、V3A野はV3野に隣接して後頭葉上部だけで全視野の表現を持ち、またV3野の刺激のコントラストに対する応答特性はV5野と同様（低いコントラストでもよく応答する）で、M系優意の特徴を示し、これらの点ではサルと対応がよくつくが、他方、サルで運動刺激によく応答するとされているV3野は、ヒトでは運動刺激に選択的な応答を示さず、V2野のように運動刺激の方が静止刺激より若干強い応答を示すという程度であるのに対し、その隣のV3A野は運動刺激に選択的な応答を示すという。また、サルのV3野がV1、V2野と比べて細長くなっているのに対し、ヒトではそうした違いが小さくなっている。ヒトとサルの違いは一般的に考えられているよりは大きいかもしれない。

3.5 V4v野

V4野の視野表現について、後頭葉下部に上方視野の表現があることはまちがいないようであるが、ここに下方視野の表現もあるのかどうかについてまだ論争がある。Sakaiら²¹⁾は紡錘状回のV4v野と思われる領野に色刺激に対して、対応する無彩色刺激より強い応答を示す部位があることを報告している。彼等は、観察されるfMRI応答は色残像に対応して刺激の消失後も数十秒間残ること、色残像が生じないように刺激の色を変化させるとこの残効もなくなることも報告し、この領野の色にたいする選択的応答は、この部分の損傷によって大脳性色彩失認が生じることなど他の神経学的・生理学的知見とも合致すると述べている。またKleinschmidtら²²⁾も等輝度で色を変調した刺激によってV1野と側副溝（舌状回と紡錘状回の間にある）周辺に活動が観測さ

れると報告している。

3.6 V5野と運動視関連領野

Tootellら¹⁹⁾はV5野に関する組織的な研究も行った。ヒトの後頭葉外側に運動刺激に選択的に応答する領野があり、刺激の種類（ドット、格子、ドットアレイなど）を問わず、コントラスト感度がV1野などにくらべて格段に高く、等輝度の運動刺激では応答が弱まり、網膜部位対応は弱いという。ただし、この領野は運動刺激だけではなく、単なるフリッカ刺激にも応答し、異なる方向に運動する2つのドット群が重ねられた運動透明視の刺激にも応答する。別の報告²³⁾では運動残効に対応する応答の残効があり、その持続時間が心理物理計測に一致している。彼等はOKNを避けるために拡大・縮小の運動を用いているが、Howardら²⁴⁾は拡大縮小、光流動、バイオロジカルモーションがそれぞれV5野近傍の少しずつ異なる部位の活動を生じると報告している。V5野に関しては難読症者で応答に異常があることが、難読症にM系が関連していることと合致する知見として報告されている²⁵⁾。

Reppasら²⁶⁾は運動で定義された境界にはV1野が最も強く、次いでV2、V3、VP野が応答し、V4v野や通常運動刺激に応答するV3A野、V5野にはほとんど応答がない、境界をはさんだ運動の速度差を変えた場合、応答する領野の応答程度は、心理物理測定で得られる表面の分節の強さに対応する、と報告している。他方Van Oostendeら²⁷⁾は、V3A野やV5野も運動で定義された境界に応答すること、V5野の隣（彼等はKO, kinetic occipital野とよんでいる）に運動そのものではなく、運動で定義された境界に選択的に応答する領野が認められると報告している。

3.7 LO野

Malachら²⁸⁾はV5野に隣接して物体像に選択的に応答する領野があると報告している。この領野はテクスチャや、同じ空間周波成分を持つ物体像のスクランブル（位相を変えたも

の)より物体像によく応答し、応答の程度は既知の物体の像でも未知のものでも差がなく、後述のFF野のように顔に選択的に応答するということなく、物体像にノイズをかけると物体の視認性の低下にともなって応答も低下し、この物体の視認性に対応する応答の低下はリンカン錯視(物体画像の解像度(ピクセル数)を下げた場合ローパスフィルタをかけた方が視認性があがるという現象)でも認められる。こうした傾向はV1野にはないという。他方Kanwisherら²⁹⁾は前線状皮質の下側部に物体の線画に選択的に応答する領野があると報告している。

3.8 FF野

Kanwisherら^{29,30)}は紡錘状回前部に顔に選択的に応答する領野があることを報告し、FF野とよんでいる。この領野はLO野などと異なり、家など他の物体像や手の像より顔の像に選択的に応答し、正面でも、斜め前から見たものでも、二値化像でも応答する。この応答は被験者の半数では右側、残りの半数では両側であった。Puceら^{31,32)}も紡錘状回に顔に選択的に応答する領野の存在を報告している。Puceらは顔に対する応答と文字に対する応答を比較し、顔に対する応答がより右側(右半球)であったのに対し、文字に対する応答はより左側(特に外側)であったと述べている。紡錘状回以外にも顔に反応する領野があり、例えば舌状回も顔に反応するが、単なるテクスチャバタンにも反応するので顔に対する選択的な反応ではない。また、顔と同様のカテゴリ特異性は花については認められない、つまり、花に特異的に反応する領野はないと報告されている^{1,32)}。

3.9 眼優位性コラム

Menonら³⁾は単純な光刺激(LED1つ)を用い、左眼と右眼を交互に刺激し、V1野を含むMRI画像を得て、画像中に左眼入力により強く反応するピクセルと右眼入力により強く反応するピクセルがあることを見出し、これらが人間の視覚野の神経細胞の眼優位性に対

応するものであるとした。ピクセルの大きさは $0.55 \times 0.55 \times 4 \text{ mm}$ であった。これらのピクセルはかならずしも左眼入力のみ、ないしは右眼入力のみに対応するものではない。V1野でも両眼入力に対応する神経細胞があることや、血中酸素濃度の変化がコラムに対応していない可能性を考えると、これらが眼優位性コラムを示したものであるといっても過ちとはいえないと思われるが、著者ら自身はコラムという表現は避けている。

3.10 主観的輪郭

Hirschら³³⁾はKanizsa型の主観的輪郭に選択的に反応する領野として右前線状野をあげているが、より精密な場所の同定は行っていない。領野の切り分けには上で述べた標準的な位相法ではなく、縦横の子午線(視野の垂直水平の中心にあたる線)に刺激を呈示し、それに対する反応を用いている。

3.11 メンタルローテーション

Cohenら³⁴⁾はメンタルローテーションの実験を行い、頭頂葉(7野)、前頭葉(6野、46野)、V5野など多くの領野に活動を認めた。Tagarisら³⁵⁾はさらに進んでどの領野の活動がメンタルローテーションのどの行動指標と関連があるかを分析し、正誤は頭頂葉、後頭葉と関連があるのに対し、回転の速さは前頭葉と関連があることを見出した。同じ報告ではメンタルローテーションの習熟がMRI装置の中でも外でも同じように進行することが示されている。

3.12 視覚的注意の効果

O'Cravenら³⁶⁾は、静止対象と運動対象の両方を含む刺激のなかで、運動対象に注意が向けられている場合の方が、静止対象に注意が向けられている場合より、V5野の反応が大きいことを見出した。眼球運動の同時計測も行い、これが眼球運動のアーチファクトでないことも確認している。ただし、実際に注意が向けられていたかどうかを行動指標などで確認することはしていない。他方Beauchampら³⁷⁾

は同じ運動刺激で運動速度の弁別をさせた場合（空間的注意も特徴に対する注意も運動刺激に向いている条件）、色の弁別をさせた場合（空間的注意のみの条件）、注視点の明るさの変化を検出弁別する場合（いずれの注意も運動刺激に向いていない条件）でV5野の活動を比較し、空間注意、特徴注意とも運動刺激に向いている条件がもっとも活動が強く、以下、空間注意のみ、注意なし、となることを見出した。

Clarkら³⁸⁾は、同一の顔刺激で、顔の弁別を行わせた場合と、刺激の色の弁別を行わせた場合を比較すると、両者の難易度に差がない場合でも、色弁別に選択的に応答する領野が側副溝部分にあることを報告している。同じ報告にはこの両者のいずれにも応答する領野がその外側にあることも述べられている。

fMRIは基本的にヒトを対象とし、行動を指標としない生理学であるが、計測時に刺激に注意が向けられているかどうかで大きな違いがでるようである。このことは実際に視覚系がどのように働いて視覚機能を実現しているか考える上でも重要なことであろう。

文 献

- 1) S. M. Courtney and L. G. Ungerleider: What fMRI has taught us about human vision. *Current Opinion in Neurobiology*, 7, 554-561, 1997.
- 2) R. Cabeza and L. Nyberg: Imaging cognition: an empirical review of PET studies with normal subjects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 1-26, 1997.
- 3) J. D. Cohen, D. C. Noll, and W. Schneider: Functional magnetic resonance imaging: overview and methods for psychological research. *Behavior Research Methods, Instruments, and Computers*, 25, 101-113, 1993.
- 4) M. S. Cohen and S. Y. Bookheimer: Localization of brain function using magnetic resonance imaging. *Trends in Neurosciences*, 17, 268-297, 1994.
- 5) D. W. Tank, S. Ogawa and K. Ugurbil: Mapping the brain with MRI. *Current Biology*, 2, 525-528, 1992.
- 6) A. Villringer and U. Dirnagl: Coupling of brain activity and cerebral blood flow: basis of functional neuroimaging. *Cerebrovascular and Brain Mapping Reviews*, 7, 240-276, 1995.
- 7) S. A. Engel, G. H. Glover and B. A. Wandell: Retinotopic organization in human visual cortex and the spatial precision of functional MRI. *Cerebral Cortex*, 7, 181-192, 1997.
- 8) R. S. Menon, S. Ogawa, J. P. Strupp and K. Ugurbil: Ocular dominance in human V1 demonstrated by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neurophysiology*, 77, 2780-2787, 1997.
- 9) X. Hu, T. H. Le, T. Parrish and P. Erhard: Retrospective estimation and correction of physiological fluctuation in functional MRI. *Magnetic Resonance in Medicine*, 34, 201-212, 1995.
- 10) C. J. Price, C. J. Moore and K. J. Friston: Subtractions, conjunctions, and interactions in experimental design of activation studies. *Human Brain Mapping*, 5, 264-272, 1997.
- 11) A. M. Dale and R. L. Buckner: Selective averaging of rapidly presented individual trials using fMRI. *Human Brain Mapping*, 5, 329-340, 1997.
- 12) R. S. Menon, S. Ogawa, X. Hu, J. P. Strupp, P. Anderson, K. Ugurbil: BOLD based functional MRI at 4 Tesla includes a capillary bed contribution: echoplanar imaging correlates with previous optical imaging using intrinsic signals. *Magnetic Resonance in Medicine*, 33, 453-459, 1995.
- 13) R. B. H. Tootell, A. M. Dale, M. I. Sereno and R. Malach: New images from human visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 19, 481-489, 1996.
- 14) 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. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 93, 2382-2386, 1996.
- 15) S. A. Engel: Looking into the black box: new directions in neuro imaging. *Neuron*, 17, 375-378, 1996.
- 16) G. M. Boynton, S. A. Engel, G. H. Glover, D. J. Heeger: Linear systems analysis of functional magnetic resonance imaging in human V1. *Journal of Neuroscience*, 16, 4207-4221, 1996.
- 17) S. Engel, X. Zhang and B. Wandell: Colour tuning in human visual cortex measured with functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 388, 68-71, 1997.
- 18) M. I. Sereno, A. M. Dale, J. B. Reppas, K. K. Kwong, J. W. Belliveau, T. J. Brady, B. R. Rosen and R. B. H. Tootell: Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging.

- Science*, 268, 889-893, 1995.
- 19) R. B. H. 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. *Journal of Neuroscience*, 15, 3215-3230, 1995.
 - 20) R. B. H. 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. *Journal of Neuroscience*, 15, 7060-7078, 1997.
 - 21) 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. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 261, 89-98, 1995.
 - 22) A. Kleinschmidt, B. B. Lee, M. Requardt, J. Frahm: Functional mapping of color processing by magnetic resonance imaging of responses to selective P- and M-pathway stimulation. *Experimental Brain Research*, 110, 279-288, 1996.
 - 23) R. B. H. 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.
 - 24) R. J. Howard, M. Brammer, I. Wright, P. W. Woodruff, E. T. Bullmore and S. Zeki: A direct demonstration of functional specialization within motion-related visual and auditory cortex of the human brain. *Current Biology*, 6, 1015-1019, 1996.
 - 25) G. F. Eden, J. W. VanMeter, J. M. Rumsey, J. Ma. Maisog, R. P. Woods and T. A. Zeffiro: Abnormal processing of visual motion in dyslexia revealed by functional brain imaging. *Nature*, 382, 66-69, 1996.
 - 26) J. B. Reppas, S. Niyogi, A. M. Dale, M. I. Sereno and R. B. H. Tootell: Representation of motion boundaries in retinotopic human visual cortical areas. *Nature*, 388, 175-179, 1997.
 - 27) S. Van Oostende, S. Sunaert, P. Van Hecke, G. Marchal and G. A. Orban: The kinetic occipital (KO) region in man: an fMRI study. *Cerebral Cortex*, 7, 690-701, 1997.
 - 28) 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. H. Tootell: Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 92, 8135-8139, 1995.
 - 29) N. Kanwisher, M. M. Chun, J. McDermott, P. J. Ledden: Functional imaging of human visual recognition. *Cognitive Brain Research*, 5, 55-67, 1996.
 - 30) N. Kanwisher, J. McDermott and M. M. Chun: The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 17, 4302-4311, 1997.
 - 31) A. Puce, T. Allison, M. Asgari, J. C. Gore and G. McCarthy: Differential sensitivity to human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 16, 5205-5215, 1996.
 - 32) G. McCarthy, A. Puce, J. C. Gore and T. Allison: Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 605-610, 1997.
 - 33) J. Hirsch, R. L. DeLaPaz, N. R. Relkin, J. Victor, K. Kim, T. Li, P. Borden, N. Rubin and R. Shapley: Illusory contours activate specific regions in human visual cortex: evidence from functional magnetic resonance imaging. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 92, 6469-6473, 1995.
 - 34) M. S. Cohen, S. M. Kosslyn, H. C. Breiter, G. J. DiGirolamo, W. L. Thompson, A. K. Anderson, S. Y. Bookheimer, B. R. Rosen and J. W. Belliveau: Changes in cortical activity during mental rotation: a mapping study using functional MRI. *Brain*, 119, 89-100, 1996.
 - 35) G. A. Tagaris, S.-G. Kim, J. P. Strupp, P. Andersen, K. Ugurbil, A. P. Georgopoulos: Mental rotation studied by functional magnetic resonance imaging at high field (4 Tesla): performance and cortical activation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 419-432, 1997.
 - 36) K. M. O'Craven, B. R. Rosen, K. K. Kwong, A. Treisman and R. L. Savoy: Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron*, 18, 591-598, 1997.
 - 37) M. S. Beauchamp, R. W. Cox and E. A. DeYoe: Graded effects of spatial and featural attention on human area MT and associated motion processing areas. *Journal of Neurophysiology*, 78, 516-520, 1997.
 - 38) V. P. Clark, R. Parasuraman, K. Keil, R. Kulansky, S. Fannon, J. Ma. Maisog, L. G. Ungerleider and J. V. Haxby: Selective attention to face identity and color studied with fMRI. *Human Brain Mapping*, 5, 293-297, 1997.