

メタコントラストにおける色選択性の一対比較法による解析

前田 青広*・山本 洋紀*・江島 義道**

* 京都大学 大学院人間・環境学研究科

〒 606–8501 京都市左京区吉田二本松町

** 京都工芸繊維大学

〒 606–8585 京都市左京区松ヶ崎橋上町

(受付：2010 年 12 月 28 日；受理：2011 年 4 月 19 日)

A Paired Comparison Analysis of Color Selectivity in Metacontrast

Kiyohiro MAEDA*, Hiroki YAMAMOTO* and Yoshimichi EJIMA**

* Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University

Yoshida-nihonmatsu-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606–8501, Japan

** Kyoto Institute of Technology

Matsugasaki, Sakyo-ku, Kyoto 606–8585, Japan

(Received 28 December 2010; Accepted 19 April 2011)

In metacontrast masking of chromatic stimuli, visibility of a target stimulus is reduced by a similar-colored mask. The degree of metacontrast was measured as a function of color difference between target and mask for 8 isoluminant colors using the paired-comparison method. Color selectivity of metacontrast did not differ between cardinal (L–M or S–(L+M)) and intermediate mask colors. The width of color tuning was comparable to that predicted from linear combinations of cone outputs. These results suggest that color-selective metacontrast results from intra-channel interaction of color signals in multiple channels that combine cone signals in a linear fashion.

1. はじめに

メタコントラストとは通常ならはっきりと見える視覚刺激（ターゲット）が，その呈示直後にそれとは重ならない位置に呈示される別の刺激（マスク）のせいで見えなくなる視覚マスキングである．網膜へは十分な光入力があるにもかかわらずそれが意識されないこの現象は視覚的意識の仕組みを研究するための格好の題材になってきた¹⁾．

最近，Maeda ら²⁾ は色刺激の場合のメタコントラストに着目した研究を行い，L–M 錐体反対軸^{3,4)} 上の赤や緑のマスクが同色のターゲットを強くマスキングするのに対し，補色のターゲットはほとんどマスキングしないことを示し

た．この色選択的な特性はメタコントラストが赤と緑の信号を同一のチャンネル内で処理する錐体反対過程⁵⁾ で生じるのではなく，それより高次の，両信号を分離して別々のチャンネルで処理する過程^{6,7)} で生じることを示唆している．メタコントラストが色選択的になるのはターゲット信号が入力されたのと同じチャンネルにマスク信号が入力された場合にのみ，これら2つの信号が干渉するからだと考えられる．さらに彼らはメタコントラストを経験している際の被験者の脳活動を機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) で測定し，ターゲット刺激によって引き起こされた第2次視覚野の fMRI 応答が，同色のマスクによってターゲットが見えにくくなったときに低下することを示した．この結果は，

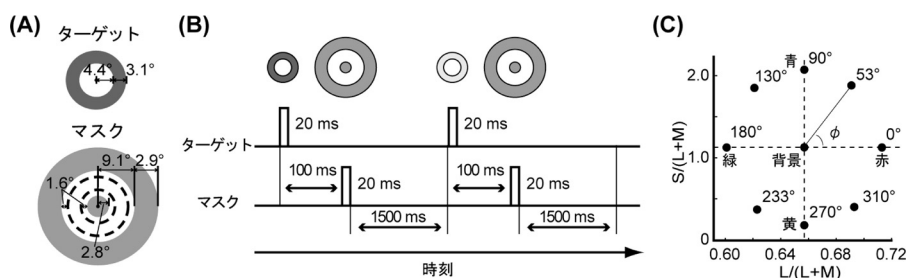


図1 視覚刺激。(A) 視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激から構成された。(B) ターゲットの少し後にマスクを呈示することでターゲットが見えにくくなる(メタコントラスト)。実験の1試行ではこのメタコントラスト刺激を2回呈示した。2回の呈示の間でマスクの色は共通で、ターゲットの色が変化した。被験者はどちらのターゲットがより見えやすいかを回答した。(C) 視覚刺激の色はMacLeod-Boynton空間⁴⁾上で定義された等輝度8色から選ばれた。図中横軸($L/(L+M)$)はL-M(赤-緑)方向、縦軸($S/(L+M)$)はS-(L+M)(青-黄)方向に相当する。

第2次視覚野に赤と緑を別個に処理する神経機構があって、それらが色の視覚的意識に密接に関わっていることを示唆している。

しかし、Maedaら²⁾はもう一つの錐体反対軸であるS-(L+M)軸^{3,4)}上の青と黄や、軸外の間色についてのメタコントラストの特性は調べておらず、メタコントラストの色選択性に関する色覚機構に関する知見は限定的なものである。したがって、色選択的なメタコントラストが多段階色覚処理過程⁷⁾(考察参照)のどの段階で生じているかについては不明な点が多い。そこで、本研究ではL-M軸上の2色だけでなく、S-(L+M)軸上および軸外の等輝度8色のマスクそれぞれについて、メタコントラストの色チューニング、すなわち、色空間上でターゲットの色がマスクの色から遠ざかるにつれてマスキングの強さがどう変化するかを一対比較法⁸⁾で調べた。

2. 方法

2.1 被験者

被験者は正常矯正視力および正常色覚を有する成人2名(KM, MT)であった。そのうちの1名は著者であった。両名とも実験の目的を知っていた。

2.2 視覚刺激呈示装置および刺激の校正

視覚刺激はグラフィックスカードVSG2/4

(Cambridge Research Systems)を搭載したコンピュータVersaProVA10(NEC)にて描画し、CRTモニターGDM-17SE(ソニー)に呈示した。モニターの解像度は1024×768画素、フレーム周波数は100Hzであった。被験者は暗室内で椅子に座って顎台を使用し刺激を観察した。視距離は34cmであった。視覚刺激の色度と輝度の較正は標準的な手順^{9,10)}で行った。

2.3 視覚刺激および実験デザイン

視覚刺激はリング状のターゲット刺激とそれを取り囲むマスク刺激の2つであった(図1A)。マスクは中心窩近傍の円盤と周辺視野のリングから構成されていた。刺激の中心には注視点が設けられた。ターゲットの内半径は視角で4.4°、幅は3.1°であった。マスクを構成する円盤の半径は2.8°、リングの内半径は9.1°、幅は2.9°であった。ターゲットとマスク間には1.6°の間隙が設けられた。このターゲットとマスクを順にオンセット間隔100msで呈示することでメタコントラスト錯視を生じさせた(図1B)。ターゲットとマスクの呈示時間はそれぞれ20msであった。

ターゲット色とマスク色のさまざまな組み合わせについて、マスキング効果の強さを一対比較法⁸⁾で測定した(図1B)。実験に先立ち、被験者は5分間の暗順応の後、白色背景に5分間順応した。実験の1試行では上記メタコントラ

スト刺激を2回呈示した。試行内でマスクの色は固定され、ターゲットの色が1回目呈示と2回目呈示の間で変化した。被験者は注視点を固視するよう教示されていた。被験者は1試行が終わるたびに、1回目呈示、2回目呈示のどちらのターゲットが見えやすかったかをボタン押しで回答した。実験の1ランではマスクの8色それぞれについて、ターゲットの8色が総当たりになるような $8 \times 8 C_2 = 224$ 試行が行われた。試行の呈示順はランダムであった。各被験者につき15ランの実験を行った。これに加え、ターゲットを単独で呈示し、色による見えやすさの違いを測定するベースライン実験を2ラン行った。実験デザインはマスクが呈示されないことを除いて主実験と同じであった。

ターゲットとマスクの色は背景と等輝度 (50 cd/m^2) の8色から選ばれた (図1C)。これらの色はDe Valois ら¹¹⁾による色相スケール実験において、知覚的に彩度がほぼ等しく、色差もほぼ等間隔になるように決められた色であった。これらの色のMacLeod-Boynton色空間⁴⁾における(L/(L+M), S/(L+M))座標値(それぞれL-M, S-(L+M)方向に相当する)はそれぞれ(0.713, 1.134), (0.691, 1.890), (0.657, 2.081), (0.621, 1.860), (0.601, 1.134), (0.623, 0.378), (0.657, 0.187), (0.693, 0.409)であった。錐体出力の計算にはSmith-Pokornyの錐体分光感度特性¹²⁾を用いた。以降、色の指定は図中の角度 ϕ によって行う。背景は標準光源C相当の白(0.657, 1.134)であった。

2.4 データ解析

データ解析は次の手順で行った。(1) 各マスク色に対し、ターゲット色の選択確率(ある色のターゲットが他の色のターゲットより見えやすいと判断される確率)を計算した。(2) 選択確率から各ターゲット色の知覚強度(見えやすさ)をThurstoneの比較判断の法則ケースV⁸⁾に基づいて尺度化した。ターゲットを単独呈示した場合の知覚強度も同様に尺度化した。(3) ターゲット色ごとに、ターゲットを単独呈示した場合の知覚強度からマスクを呈示した場合の

知覚強度を減算し、見えやすさの減少幅(マスキング強度)を算出した。(4) マスキング強度を線形に正規化し、見えやすさの減少幅が最も大きいターゲット色で1、最も小さいターゲット色で0となるようにした。(5) Wilcoxonの符号付順位検定を用い、ターゲットがマスクと同色の場合とマスクの補色の場合との間でマスキング強度に差があるかを検定した。有意水準は $p=0.05$ とした。(6) マスクの色ごとに、マスキング効果が及ぶ色範囲の広さ(チューニング幅)を推定するため、マスキング強度をターゲット色の角度ごとにプロットしたものにモデル関数¹³⁾ $\hat{y}=[hwr(\cos(\phi-\phi_0))]^n$ (hwr は負数をゼロに切り上げる半波整流処理を表す)を最小二乗フィッティングした。フリーパラメータは位相 ϕ_0 、指数 n であった。チューニング幅はフィットされたモデル関数の半値半幅で表した。指数 n が1のとき、チューニング幅は錐体出力の線形結合から計算されるものに合致する。このとき半値半幅は 60° になる。

3. 結 果

図2はマスキング強度がターゲットの色に依存してどのように変化するかをマスクの色ごとに示したものである。図中のマスキング強度値はターゲットを単独で呈示した場合に比べ、マスクを呈示した場合にどれだけターゲットが見えにくくなったかを示しており、見えやすさの低下幅が最も大きかったターゲット色で1を、最も小さかったターゲット色で0を取るよう正規化している(正規化に先立って、マスクの有無やマスクの色の違いによって知覚強度の分散に有意な差が認められないことを確認した)。

いずれの被験者においても、マスクの色と同じ色(図中白丸)あるいは最も近い色のターゲットで強いマスキング効果が観察された。8色のマスク中、被験者KM(図2A)では6色($0^\circ, 130^\circ, 180^\circ, 233^\circ, 270^\circ, 310^\circ$)、被験者MT(図2B)では4色($53^\circ, 180^\circ, 233^\circ, 310^\circ$)のマスクにおいて、マスクと同色のターゲットが最も強くマスキングされた。

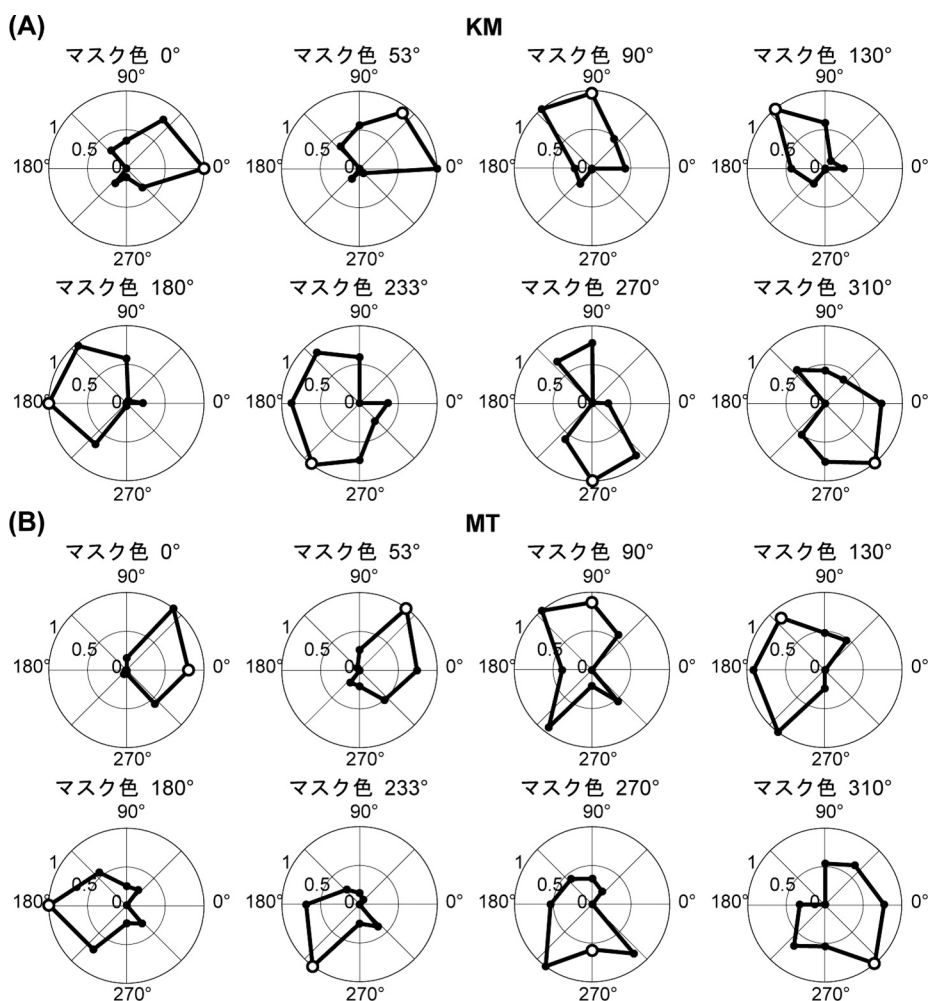


図2 マスキングの色選択性. マスキング強度をターゲット色の関数としてプロットしたものである. パネルの違いはマスク色の違いに対応する. 極座標の角度は図1Cの ϕ に対応し, ターゲットの色を表す. 原点からの距離はマスキング強度を表す. 丸印が各ターゲット色において観察されたマスキング強度である. 白丸印はマスクと同色のターゲットにおけるマスキング強度である. マスキング強度は見えやすさの低下幅が最も大きかったターゲット色で1を, 最も小さかったターゲット色で0を取るよう正規化している. (A)は被験者KM, (B)は被験者MTの結果である.

一方, マスクの色から180°離れた補色のターゲットは, 少数の例を除き, あまりマスキングされなかった. 例えば, 両被験者において0°(L-M軸上の赤)のマスクは180°(L-M軸上の緑)のターゲットに対しては最小のマスキング効果しか及ぼさなかった. ほかの多くのマスク色でも同様の傾向であった. 例外は被験者KM(図2A)の270°と310°(S-(L+M)軸上の黄付近)のマスク, 被験者MT(図2B)の90°と270°(S-(L+M)軸上の青と黄)のマスクで, 補

色のターゲットも一定程度マスキングした. ただし, これらの例においても, 補色のターゲットは同色のターゲットほどにはマスキングされなかった.

図3はマスキング強度をターゲットがマスクと同色の場合と補色の場合のそれぞれについて平均したものである. いずれの被験者においても, 補色のターゲットでは同色のターゲットに比べて, 受けたマスキング効果が顕著に小さいことが確認できる. この同色と補色の間でのマ

スキング強度の差は両被験者において統計的に有意であった (Wilcoxon の符号付順位検定, KM: $p=0.014$, MT: $p=0.014$, $n=8$).

図4はメタコントラストのチューニング幅を推定した結果を示している。チューニング幅は

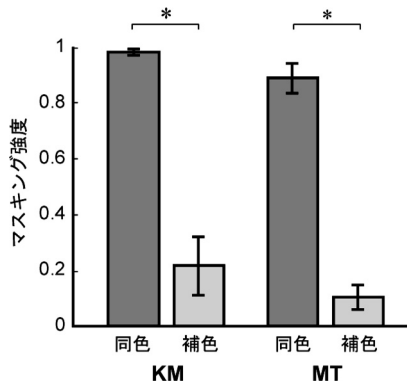


図3 ターゲットとマスクが同色および補色の関係にある場合のマスク強度。図2のデータより、ターゲットとマスクが同色の関係にある場合、補色の関係にある場合の測定点を抽出し、それぞれについてマスク強度を平均した。エラーバーは標準誤差である。*印は有意差 ($p<0.05$) を表す。

マスク強度をターゲット色の関数としてプロットしたものにフィッティングしたモデル関数の半値半幅として定量化した (図4A, 方法参照)。結果、いずれの被験者においても、L-M または S-(L+M) 軸上の色のマスクと軸外の間色との間でチューニング幅はほとんど変わらなかった (図4B)。そこで、軸上と軸外のデータを合算してチューニング幅を推定したところ、被験者 KM では $65.4 \pm 10.4^\circ$ (95% 信頼区間), 被験者 MT では $66.9 \pm 7.7^\circ$ であった。

4. 考 察

本研究はメタコントラストにおいて、マスクの色がターゲットに類似しているほど強いスキングが生じること (図2), および、S-(L+M) 軸付近の色のマスクを除いて、マスクの色に対して補色のターゲットはほとんどスキングされないことを示した (図2, 3)。この結果はメタコントラストにおいてターゲットとマスクの色の組み合わせごとにターゲットが知覚される頻度を調べた研究¹⁴⁾、ターゲットの見えやすさ

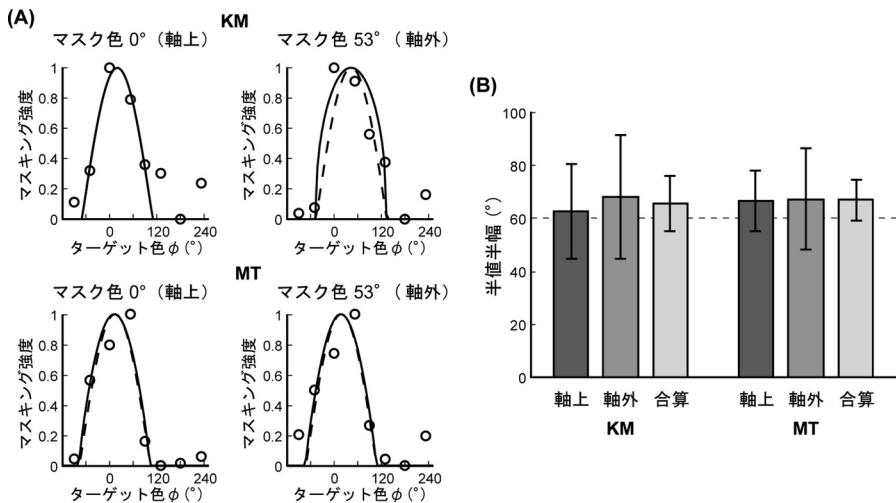


図4 マスキングが及ぶ色範囲の広さ (チューニング幅)。(A) チューニング幅は、マスク強度をターゲット色の関数としてプロットしたものにフィッティングしたモデル関数 (方法参照) の半値半幅として定量化した。丸印は測定されたマスク強度、実線はフィッティングされたモデル関数、破線は錐体出力の線形結合から予想されるチューニングである。軸上色マスクの例として 0° の結果を、軸外色マスクの例として 53° の結果を示した。(B) L-M 軸上および S-(L+M) 軸上の色のマスク、軸外の間色マスク、両者の合算、においてチューニング幅を推定した。破線は錐体出力の線形結合から予想されるチューニング幅 (60°) である。エラーバーは 95% 信頼区間である。

を点数づけした研究¹⁵⁾、ターゲットの検出閾値を測定した研究¹⁶⁻¹⁸⁾の結果と一致している。

メタコントラストの色選択性はどのような視覚機構によって生じているのだろうか？ひとつの可能性はメタコントラストに固有の機構、すなわち、時空間的に離れたターゲットとマスクを比較する機構が色選択性を持つことによって生じているのかもしれない。あるいは、ターゲットやマスクの色を表象している、より一般的な色覚機構の選択性によって生じているのかもしれない。メタコントラスト以外のさまざまな刺激事態においても、補色同士を分離して表象する機構^{6,19-21)}や軸外の間間色を選択的に表象する機構^{6,21-24)}がはたらくことが示されている。これらの刺激事態と共通した色表象機構がメタコントラストの色選択性にも関わっている可能性がある。

いずれにせよ、本研究によって、メタコントラストに関与する機構の色選択性に関して重要な2つの知見が得られた。第一に、メタコントラストの色チューニングの幅がL-M、S-(L+M)軸上の色のマスクと軸外の間間色のマスクとで同程度であることがわかった(図4)。図5に示したように、もしメタコントラストに関わっているのが軸上の機構だけならば、軸上色のマスクと軸外の間間色マスクでチューニング幅が異なると予想される。しかし、そのような違いは観察されなかった。このことから、軸外の間間色を選択的に処理する機構も色選択的メタコントラストに関与している可能性が高い。

第二に、そのチューニングの幅が錐体出力の線形結合から予想されるもの(60°)と同程度であることがわかった(図4)。この結果は、少なくとも本研究で用いた刺激におけるメタコントラストには錐体出力を線形に組み合わせて色を表象する機構が主に関与していることを示唆している。一方で、1例の先行研究¹⁵⁾がメタコントラストの色チューニングが上記予想よりも狭い場合があることを報告しており、本研究の結果と一致しない。この不一致は刺激や測定法の違いに起因している可能性があるものの、同先

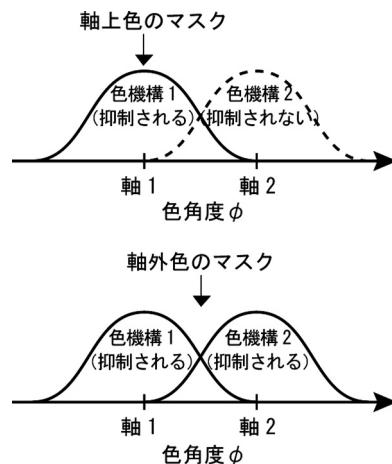


図5 軸上の色機構だけを仮定し、マスキングが及ぶ色範囲を軸上色のマスクと軸外色のマスクで比較したもの。軸上色のマスクは2つの機構のうち1つしか抑制しない(上)のに対し、軸外の間間色マスクは2つの機構を抑制する(下)ため、軸上色のマスクに比べて軸外色のマスクの方がマスキングする色範囲が広くなる。色角度 ϕ は図1Cのものに対応する。

行研究は予備的な報告であるため、現時点では詳しく検討することができない。

メタコントラストではないが、錐体出力を線形に結合する色覚機構の関与を示す報告がある。D'ZmuraとKnoblauch²²⁾は色ノイズを重畳した色刺激を検出させる課題において、本研究と同様、錐体出力の線形結合から予想されるものと同程度(60°)のチューニング幅を得ている。けれども、より狭い、非線形性を示唆するチューニング幅の報告もある^{21,23,24)}。例えばGodaとFujii²³⁾は、閾上の色モザイク刺激の弁別課題においてチューニング幅の狭い(40°程度)非線形な機構が関与することを見出している。この相違の原因は定かではない。しかし、本研究と同じく線形性を見出したD'ZmuraとKnoblauch²²⁾の研究が、本研究と同様に色刺激の可視性に関するものである点は興味深い。錐体線形の色機構は色が見える・見えないという色知覚の最も根幹の部分を担当しているのかもしれない。

興味深いことに、本研究の結果においてL-M軸上の赤と緑のマスクは補色のターゲットをあまりマスキングしなかったのに対し、S-(L+M)

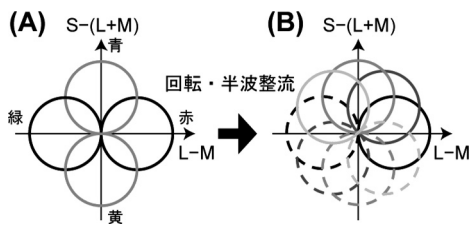


図 6 多チャンネル色表象の形成モデル. $L-M$, $S-(L+M)$ の 2 つの錐体反対信号 (A) が線形に組み合わせられて回転され, 軸外の間間色の表象が形成される (B). また, このとき信号が半波整流され, 補色のペアはそれぞれ分離されて別個に表象されるようになる.

軸上の青と黄のマスクは補色のターゲットも一定程度マスキングする例が見られた. この違いはこれら 2 系統の信号が変換される過程の違いを反映している可能性がある. 少なくともサルでは, $L-M$ 信号と $S-(L+M)$ 信号とでは外側膝状体から大脳に伝えられる経路が解剖学的に異なることが知られている²⁵⁾.

本研究の結果と Maeda ら²⁾ による $L-M$ 軸上の刺激を用いた脳イメージング研究の結果を総合すると, $L-M$ 軸上の色に限らず, さまざまな色を個別に表象する神経機構群がヒト大脳に存在していて, その各機構内での色処理がメタコントラストにおける視覚的意識の色選択的な消失に関わっていることが示唆される. さまざまな色を個別に表象する神経機構群がヒト大脳に存在することは非錯視的な色刺激を用いた脳イメージング研究からも示唆されている²⁶⁻²⁸⁾. 広く引用されている多段階色覚処理モデル⁷⁾によると, 視床の外側膝状体レベルまでに形成された $L-M$, $S-(L+M)$ の 2 つの錐体反対信号 (図 6A) が, 大脳において線形に組み合わせられて回転されることで, 軸外の間間色の表象が形成される (図 6B). これにより, さまざまな色が個別のチャンネルによって多軸的に表象される. 色選択的メタコントラストは 2 つの色チャンネルしか持たない外側膝状体までのレベルではなく, 大脳における多チャンネル表象のレベルで生じている可能性が高い.

謝 辞 貴重なコメントを下さった山城博幸氏と齋木潤博士に謝意を表する.

文 献

- 1) B. G. Breitmeyer and H. Ogmen: *Visual Masking: Time Slices Through Conscious And Unconscious Vision, Second Edition*. Oxford University Press, New York, 2006.
- 2) K. Maeda, H. Yamamoto, M. Fukunaga, M. Umeda, C. Tanaka and Y. Ejima: Neural correlates of color-selective metacontrast in human early retinotopic areas. *Journal of Neurophysiology*, **104**, 2291–2301, 2010.
- 3) A. M. Derrington, J. Krauskopf and P. Lennie: Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, **357**, 241–265, 1984.
- 4) D. I. MacLeod and R. M. Boynton: Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *Journal of Optical Society of America*, **69**, 1183–1186, 1979.
- 5) J. Krauskopf, D. R. Williams and D. W. Heeley: Cardinal directions of color space. *Vision Research*, **22**, 1123–1131, 1982.
- 6) J. Krauskopf, D. R. Williams, M. B. Mandler and A. M. Brown: Higher order color mechanisms. *Vision Research*, **26**, 23–32, 1986.
- 7) R. L. De Valois and K. K. De Valois: A multi-stage color model. *Vision Research*, **33**, 1053–1065, 1993.
- 8) L. L. Thurstone: A law of comparative judgment. *Psychological Review*, **34**, 273–286, 1927.
- 9) D. H. Brainard: Colorimetry. *M. Bass (ed): OSA Handbook of optics: Volume 1. Fundamentals, Techniques, and Design*. McGraw-Hill, New York, 26.1–26.54, 1995.
- 10) W. Cowan: Displays for vision research. *M. Bass (ed): OSA Handbook of optics: Volume 1. Fundamentals, Techniques, and Design*. McGraw-Hill, New York, 27.1–27.44, 1995.

- 11) R. L. De Valois, K. K. De Valois, E. Switkes and L. Mahon: Hue scaling of isoluminant and cone-specific lights. *Vision Research*, **37**, 885–897, 1997.
- 12) V. C. Smith and J. Pokorny: Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Research*, **15**, 161–171, 1975.
- 13) R. L. De Valois, N. P. Cottaris, S. D. Elfar, L. E. Mahon and J. A. Wilson: Some transformations of color information from lateral geniculate nucleus to striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 4997–5002, 2000.
- 14) W. Bevan, J. Jonides and S. C. Collyer: Chromatic relationships in metacontrast suppression. *Psychonomic Science*, **19**, 367–368, 1970.
- 15) R. von der Heydt, P. Kaloudis, H. Friedman and C. Vemuri: Metacontrast masking reveals narrowly tuned colour channels. *Perception*, **27**, S180, 1998.
- 16) J. I. Yellott Jr. and B. A. Wandell: Color properties of the contrast flash effect: monoptic vs dichoptic comparisons. *Vision Research*, **16**, 1275–1280, 1976.
- 17) C. R. Cavonius and A. J. Reeves: The interpretation of metacontrast and contrast-flash spectral sensitivity functions. *J. D. Mollon and L. Sharpe (eds): Colour Vision: Physiology and Psychophysics*. Academic Press, London, 471–478, 1983.
- 18) D. Beer and D. I. A. MacLeod: Color selectivity in metacontrast: asymmetrical and anisotropic. *Journal of Vision*, **3**, 138a, 2003.
- 19) M. J. Sankeralli and K. T. Mullen: Bipolar or rectified chromatic detection mechanisms? *Visual Neuroscience*, **18**, 127–135, 2001.
- 20) D. J. McKeefry, S. Abdelaal, B. T. Barrett and P. V. McGraw: Chromatic masking revealed by the standing wave of invisibility illusion. *Perception*, **34**, 913–920, 2005.
- 21) I. Kuriki: Aftereffect of contrast adaptation to a chromatic notched-noise stimulus. *Journal of Optical Society of America A*, **24**, 1858–1872, 2007.
- 22) M. D’Zmura and K. Knoblauch: Spectral bandwidths for the detection of color. *Vision Research*, **38**, 3117–3128, 1998.
- 23) N. Goda and M. Fujii: Sensitivity to modulation of color distribution in multicolored textures. *Vision Research*, **41**, 2475–2485, 2001.
- 24) T. Hansen and K. R. Gegenfurtner: Classification images for chromatic signal detection. *Journal of Optical Society of America A*, **22**, 2081–2089, 2005.
- 25) S. Roy, J. Jayakumar, P. R. Martin, B. Dreher, Y. B. Saalman, D. Hu and T. R. Vidyasagar: Segregation of short-wavelength-sensitive (S) cone signals in the macaque dorsal lateral geniculate nucleus. *European Journal of Neuroscience*, **30**, 1517–1526, 2009.
- 26) G. J. Brouwer and D. J. Heeger: Decoding and reconstructing color from responses in human visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **29**, 13992–14003, 2009.
- 27) 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): 1, 1–13, 2009.
- 28) 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**(5): 25, 1–17, 2010.