

## GÖRSEL SİSTEMDE PARALEL İŞLEM

Canan Kalaycıoğlu\*

### ÖZET

Fizyolojik, anatomik ve psikolojik çalışmalar, görsel uyarının alt modaliteler halinde retinadan görme korteksine iletiildiğini ve farklı paralel kanallarda işlendiğini göstermektedir.

Retinadan kortikal birincil görme alanına kadar bir-biri ile bağlantısız 2 kanal vardır. M kanalı (magno kanal), görsel uyarıların zamansal analizinde gereklidir; P kanalı (parvo kanal) ise renkli görme ve ince uzaysal analiz ile ilişkilidir.

Kortekste, birincil görme alanından başlayan ventral ve dorsal kanal tanımlanmıştır. Ventral kanal, inferior temporal alana; dorsal kanal, posterior parietal alana projekte olur.

Ventral kanal, renkler, şekiller, objeler gibi ince uzaysal çözümlene gerektiren modalitelerin tanınmasından sorumludur. Dorsal kanalın ise, hareket algısı, uzaysal ilişkiler gibi kaba uzaysal çözümlene ve ince zamansal çözümlene gerektiren modalitelerde önemli olduğu düşünülmektedir.

Sunulan derlemede, görsel hayalin alt modaliteler halinde paralel yollarda işlenmesi, bütünleştirilmesi ve paralel işlemin evrimsel avantajı gözden geçirilmiştir.

**Anahtar kelimeler:** Görsel sistem, görsel korteks, retina

### SUMMARY

#### Parallel Processing on the Visual System

Physiological, anatomical and psychological studies have indicated that the visual stimuli is transmitted from the retina to the visual cortex as submodalities and is processed at different parallel channels.

There are two channels that remain segregated from the retina to the primary visual cortex. The M channel (mango channel) is essential for the temporal analysis of the visual stimuli; P channel is related to the color vision and fine spatial analysis.

At the cortex, Ventral and Dorsal channels which start from the primary visual area, have been described. The ventral channel projects to the inferior temporal area and the dorsal channel projects to the posterior parietal area.

The ventral channel is involved in identification of modalities which require fine spatial analysis such as colors, forms or objects. The dorsal channel is thought to be important for modalities which require coarse spatial and fine temporal analysis such as movement or spatial relationships.

In this article, processing and integration of visual images at the parallel channels as submodalities and evolutionary benefits of parallel processing are reviewed.

**Key Words:** Visual system, visual cortex, retina

### GÖRSEL SİSTEMDE PARALEL İŞLEM

Görsel sistem, birbirine seri olarak bağlanmış basamaklar halinde organize olmuştur ve bir basamaktaki hücreler bağlantılı olduğu önceki basamak hücrelerine göre daha kompleks uyarılara yanıt verir ve daha kompleks bir işlem yaparlar (hiyerarşik işlem). Görsel uyarılar aynı zamanda belirli görsel modalitelere özelleşmiş bağlantılı görsel alanlarda ve ayrı fakat bağlantılı yollarda işlenmektedir (paralel işlem) (1). Bu derleme görsel uyarıların paralel işlenmesi üzerinedir.

Görüntülerin renklerini, hareketlerini, şekillerini ayrı parçalar halinde değil bir bütün halinde görmemize karşılık, anatomik, fizyolojik çalışmalar ve algı çalışmalarını görsel sistemimizin ayrı görsel modalitelere özelleşmiş alt bölümler içerdiğini göstermektedir, ancak renk, hareket, şekil algısı gibi modalitelerin hangi alt sistemde işlendiği tartışmalıdır. Genel olarak bir modalitenin işlenmesinde bir yolun ağırlıklı olarak işlem yaptığı diğer yolların ve alanların ise karşılıklı bağlantılar yolu ile asıl görevli kanalı fonksiyonel olarak tamamladığı düşünülmektedir (2, 3).

\* A.Ü. T.F. Fizyoloji Anabilim Dalı

## UYARILARIN RETİNADAN KORTEKSE İLETİMİ VE İŞLENMESİ

Görme iki basamakta gerçekleşir. İlk basamakta ışık korneayı geçerek gözün retina tabakalarına gelir, fotoreseptörlerde elektriksel sinyallere dönüştürülür. 2. basamakta sinyaller daha ileri işlemler için optik sinir yolu ile beynin yüksek merkezlerine gönderilerek işlenir. 2. basamak, uyarıların retinadan kortekse iletimi-işlenmesi ve kortikal alanlarda görsel algıya dönüştürülmesi olarak iki alt bölümde incelenebilir (4).

Retinada iki tip fotoreseptör bulunur. Bunlar aydınlıkta (gün ışığında), renkli görme ile ilişkili koni fotoreseptörleri ve alacakaranlıkta, renksiz görme ile ilişkili basil fotoreseptörleridir.

Fotoreseptörlerde ışık uyarısı ile oluşan sinyaller, retinanın orta tabakalarında yer alan bipolar hücreler aracılığı ile dış tabakadaki ganglion hücrelerine iletilir. Retinada her bir fotoreseptör tipi farklı histolojik ve fonksiyonel özelliklere sahip ganglion hücrelerini uyandırır (5).

Ganglion hücrelerinin çoğu iki gruptan birine girerler. Bunlar M (P alfa) tipi ve P (P beta) tipi ganglion hücreleridir. Koni fotoreseptörleri iki tip ganglion hücrelerini de uyandırırken basil fotoreseptörleri ağırlıklı olarak M tipi ganglion hücrelerini uyarmaktadır. P tipi ganglion hücreleri daha az oranda basil hücrelerinden de uyarılmaktadırlar (6). Bu hücrelerin yapısal ve işlevsel özellikleri tablo 1'de verilmiştir.

Ganglion hücrelerinin aksonları optik siniri oluşturur, aksonların çoğu P tipi ganglion hücrelerinden kaynaklanır, M tipi ganglion hücrelerinin aksonları daha az orandadır. Optik sinir, görsel reflekslerle ilgili olarak pretektal alana, süperior kollikulusa ve görsel algı ile ilgili olarak talamusun spesifik çekirdeklerinden posterior lateral genikulat nukleusa (pLGN) projekte olur (2).

Primatlarda ve insanlarda pLGN 6 tabakalıdır. İlk iki tabaka diğer tabakalara göre büyük hücrelerden oluşur ve magnoselüler tabakalar olarak adlandırılır, bu tabakalarda M tipi ganglion hücrelerinin aksonları sonlanır, hücreler histolojik özellikleri ve yanıt özellikleri yönünden M tipi ganglion hücrelerine benzemektedir. Diğer 4 tabaka küçük hücreler içerir, parvoselüler tabakalar olarak adlandırılır. P tipi ganglion hücreleri parvoselüler tabakalara projekte olur (Şekil 1). Bu tabakalarda bulunan parvoselüler hücrelerin çoğunun özellikleri retinanın P tipi ganglion hücrelerine benzemektedir, çok az sayıda bazı parvoselüler tabaka hücreleri ise geniş band hücre özelliğindedirler (5, 7, 8).

Optik kiazmada nazal retinadan gelen liflerin çaprazlaşması, temporal retinadan gelen liflerin çaprazlaşmaması nedeniyle, uyarılar her bir LGN'a karşı taraf görme alanından gelir. Karşı taraf görme alanı, LGN'un her tabakasında, retinaya birebir karşılık gelen retinotopik bir harita ile temsil edilmektedir. LGN'un her tabakası yalnızca bir gözün P tipi ya da M tipi ganglion hücrelerinden impuls alır. Bir gözün yarı

Tablo 1: Görsel sistemde paralel işlem.

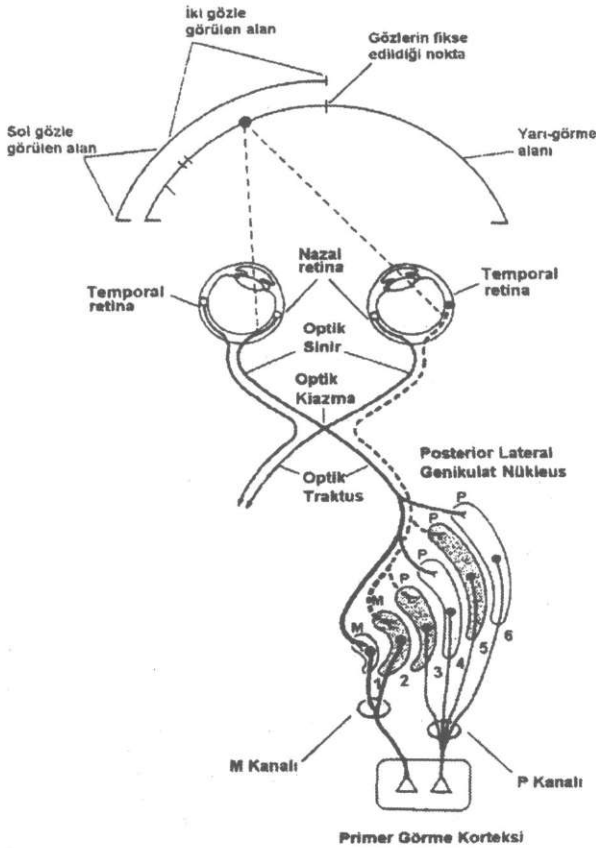
Ganglion Hücresi Tipi	M Tipi Ganglion hücresi	P Tipi Ganglion Hücresi
Ganglion Hücrelerine Oranı	% 10	% 80
Hücre Gövdesi	Büyük	Küçük
Dentritik Dallanma	Fazla	Az
Uyarı Aldığı Retinal Alan (Reseptif Alan)	Büyük	Küçük
Yanıt Özellikleri	Geçici Yanıt	Uyarı Süresince Yanıt
Akson İletim Hızı	Hızlı	Yavaş
Spektral Duyarlılık	Farklı dalga boylarına özelleşmemiş (Geniş band hücre)	Farklı dalga boylarına özelleşmiş (Color opponent hücre)
Parlaklık Kontrastına Duyarlılık	Düşük kontrastlarda yüksek duyarlılık Yüksek kontrastlarda kontrast değişikliklerine duyarlılığı azdır.	Yüksek kontrastlarda kontrast değişikliklerine M hücresinden daha fazla duyarlıdır.

retinası projekte olduğu lateral genikulat nükleusta 2 parvoselüler, 1 magnoselüler tabakalarda olmak üzere 3 kere temsil edilir. Böylece görme alanının yarısı karşı taraf LGN'da 3 tabakada bir gözden, 3 tabakada diğer gözden gelen projeksiyonlarla üstüste 6 harita ile temsil edilmektedir.

Lateral genikulat nükleus hücrelerinin aksonları optik radyasyonu oluşturur, optik radyasyo, oksipital lobda kalkarin sulkusun iki tarafında bulunan Broadmann'ın 17. alanına projekte olur (2, 5).

### RETİNADAN KORTEKSE KADAR PARALEL İŞLEM

Farklı görsel modalitelerin ayrı yollarda işlenmesi işlemi retinada başlar, retinadan kortekse kadar görsel uyarıların işlenmesi ve iletimi başlıca iki kanalda ger-



**Şekil 1:** Retinadan kortekse kadar görme yolları. Optik kiazmadaki çaprazlaşma nedeniyle sol görme alanından gelen uyarılar, sağ LGN ve sağ hemisfere, sağ görme alanından gelen uyarılar sol LGN ve sol hemisfere iletilmektedir. LGN'un 1., 4., ve 6. tabakaları karşı taraf gözden; 2., 3. ve 5. tabakaları ise aynı taraf gözden uyarı almaktadır. 1. ve 2. tabaka magnoselüler (M), 3. - 6. tabakalar ise parvoselüler (P) tabakalardır. Şekilde de görüldüğü gibi her tabaka yalnızca bir göz tarafından uyarılır (2).

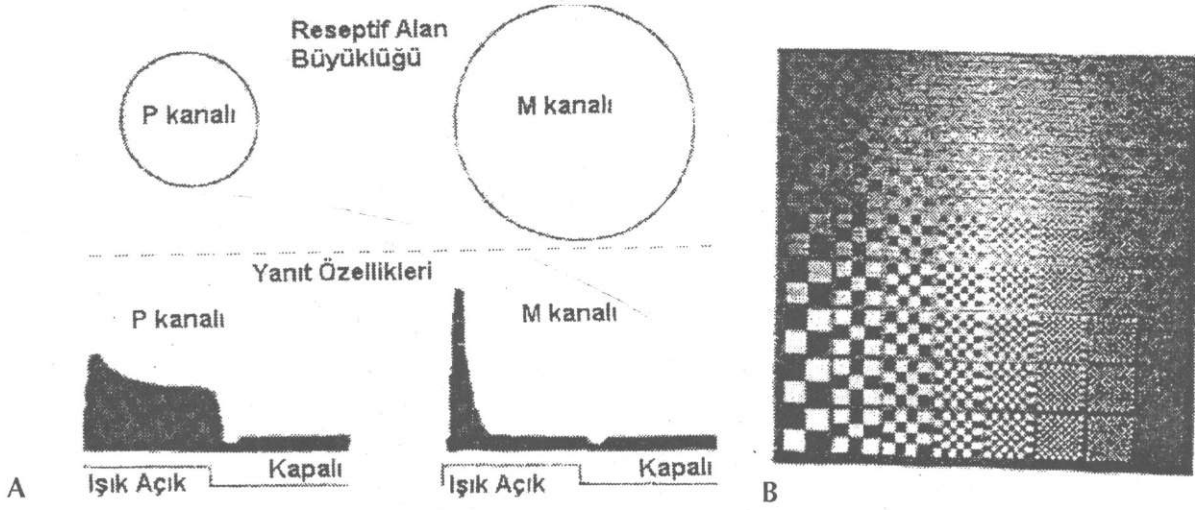
çekleşir: Retinanın M tipi ganglion hücrelerinden başlayan ve LGN magnoselüler tabakalarına, buradan da oksipital korteksteki birincil görme alanına projekte olan magno kanal (M kanalı, geniş band kanal) ve P tipi ganglion hücrelerinden başlayan, LGN parvoselüler tabakalarına buradan da birincil görme alanına projekte olan parvo kanal (P kanalı, color opponent kanal) (8, 9). P ve M kanalları arasında kortekse kadar anatomik bağlantı gösterilememiştir. Bu iki alt bölüm arasında hız, kontrast, renk ve keskinlik olmak üzere görsel uyarının 4 ana yönüne yanıt açısından belirgin farklılıklar vardır.

1) Spektral duyarlılık: M ve P kanalları arasında en belirgin farklılık görünür ışığın dalga boyuna duyarlılıklarındadır. P kanalı hücreleri ışığın dalga boyuna farklı duyarlıdır, eşit parlaklıkta renkli uyarılarda renk değişikliklerine, renklere göre farklı yanıt verirler. M kanalı hücreleri ise genel olarak spektral duyarlılık göstermez. Eşit parlaklıkta renk değişikliklerine aynı yanıt verir. Bu hücrelerin eşit parlaklıkta renk değişikliklerine verdiği yanıtın, renk algısında değil, uyarının zamansal kodlanmasında rolü olduğu düşünülmektedir (7, 8, 10, 11, 12, 13).

2) Keskinlik: Magno kanalın uzaysal çözümüme özelliği parvo kanala göre daha azdır. M ve P kanalında bulunan ganglion hücreleri ve pLGN hücreleri spot ışığı şeklindeki uyarılarla uyarılırlar. Aynı retina bölgesinden uyarı alan M kanalı hücreleri ve P kanalı hücrelerinin uyarılardan etkilendikleri alan (reseptif alan) büyüklüğü farklıdır. Bir M kanalı hücresi reseptif alanının, retinanın aynı bölgesinden uyarı alan P kanalı hücresi reseptif alanından daha geniş olduğu ileri sürülmekte ve iki kanal arasındaki keskinlik farkı reseptif alan genişliği ile açıklanmaktadır (8, 11) (Şekil 2a).

3) Hız: M kanalı hücreleri uyarılara geçici yanıt verirler ve hızlı iletim özelliğine sahiptirler. Bu nedenle yüksek zamansal frekanslı uyarılara M kanalı duyarlıdır. P kanalı hücreleri ise uyarının geldiği süre boyunca yanıt verirler ve yavaş iletim özelliğine sahiptirler (Şekil 2a). Sonuç olarak uyarının zamansal karakterine M kanalı P kanalına göre daha fazla duyarlıdır. Örneğin parlaklık farkı ile oluşturulan hızlı kontrast değişiklikleri olasılıkla M sisteminin uyarılması ile farkedilirken, parlaklığı eşit renklerin yüksek hızlarda değişmesi renk körü olan M sisteminin uyarılmaması, P sisteminin ise yüksek hız değişikliklerine duyarsız olması nedeniyle farkedilmemektedir. Hız düşürülürse, renkler algılanabilmektedir (10, 11, 13).

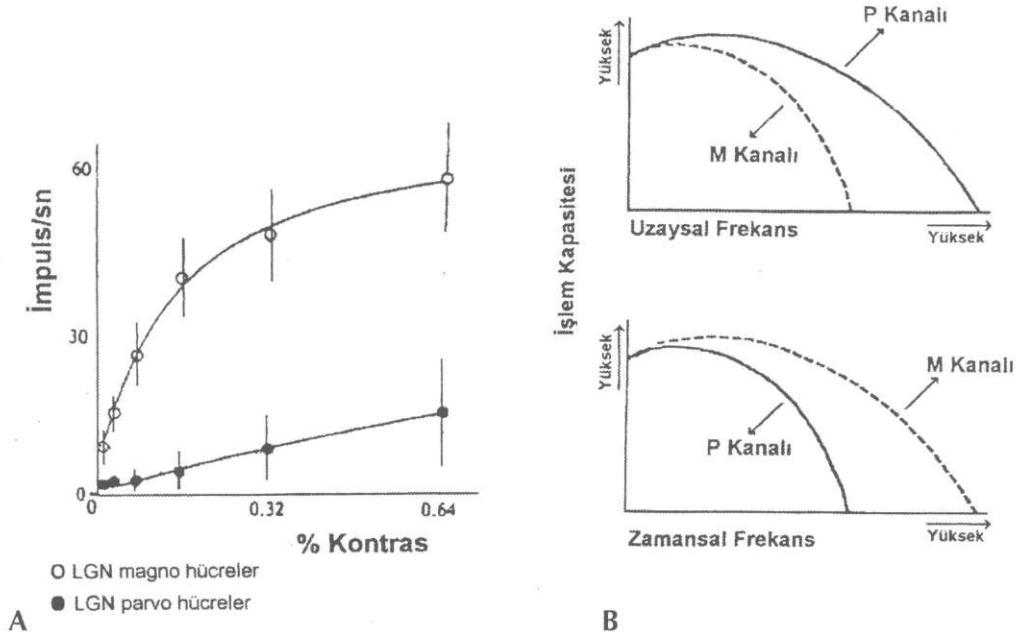
4) Parlaklık Kontrastı: Kontrast, uyarıdaki ortalama ışık miktarı değişimidir. Işığı yansıtan objelerin kont-



Şekil 2: A) M ve P kanalı hücrelerinin reseptif alan büyüklükleri ve yanıt özellikleri karşılaştırması. P kanalı hücreleri uyarı geldiği süre boyunca sürekli yanıt vermektedirler. M kanalı hücreleri ise uyarıya geçici yanıt verirler. B) Algi deneylerinde kullanılan kontrast ve uzaysal frekans değişkenlerine bir örnek. Sağa doğru uzaysal frekans, aşağıya doğru parlaklık kontrastı artmaktadır (9).

rasları, aydınlanma değişikliklerinden bağımsızdır. Böylece güneş ışığı değişimlerinden, gölgelerden, havadan ileri gelen aydınlanma farklılıklarında, görüntünün özellikleri ile ilgili bilgi beyne aydınlanmadan bağımsız olarak gönderilmektedir (Şekil 2b).

Magno kanal düşük kontrastlı uyarılarla uyarıldığında, kontrast değişikliklerine duyarlıdır. Yüksek kontrastlı uyarılarla uyarıldığında ise kontrast değişikliklerine duyarlılığı azalır. Parvo kanal, düşük kontrastlarda kontrast değişikliklerine yanıt vermez ancak yüksek



Şekil 3: A) P kanalı ve M kanalı hücrelerinin, uyarının uzaysal ve zamansal frekans değişiminde işlem kapasiteleri. P kanalı, M kanalına göre daha yüksek uzaysal frekanslı uyarıları işleyebilmektedir. M kanalı ise P kanalına göre daha yüksek zamansal frekanslı uyarılara yanıt verebilmektedir (9). B) LGN parvo (boyalı daireler) ve magno hücreler düşük kontrastlarda kontrast değişikliklerine parvo hücrelerden daha duyarlıdır, ancak yüksek kontrastlarda doygunluğa ulaşırlar (14).

kontraslarda kontrast değişikliklerine duyarlıdır. İki hücre grubu da kontrastla oluşturulan bir sınıra, parlaklık farkı %1-2 olunca yanıt vermeye başlarlar, ancak parvo sistem hücreleri parlaklık farkı artışına daha duyarsızdır ve daha geç doygunluğa ulaşır. Magno hücrelerin ateşlemeleri ise parlaklık farkı %10-15 olana dek hızla artar, ancak erken doygunluğa ulaşırlar (10, 11, 12, 13) (Şekil 3a).

Bu 4 ana farklılık, iki kanalın görsel algının farklı yönleriyle ilgili olduklarını desteklemektedir. Magno kanalın zamansal çözünürlük yeteneğinin fazla, uzaysal çözünürlük yeteneğinin az oluşu ve akromatik özelliği, görüntünün kaba özellikleri ve hareket algısıyla ilgili bilgiyi ilettiğini desteklemektedir. Parvo kanal ise zamansal çözünürlük yeteneğinin az, uzaysal çözünürlük yeteneğinin fazla oluşu ve spektral duyarlılık özelliği nedeniyle görüntünün ince detayları ve renkli görme ile ilgili bilgiyi ilettiği sanılmaktadır (Şekil 3b) (8, 9, 14).

Algısal deneyler, hareket algısının karakteristiklerinin renk körlüğü, çabukluk, kontrast duyarlılığı ve düşük uzaysal çözünürlük olduğunu göstermektedir (15, 16).

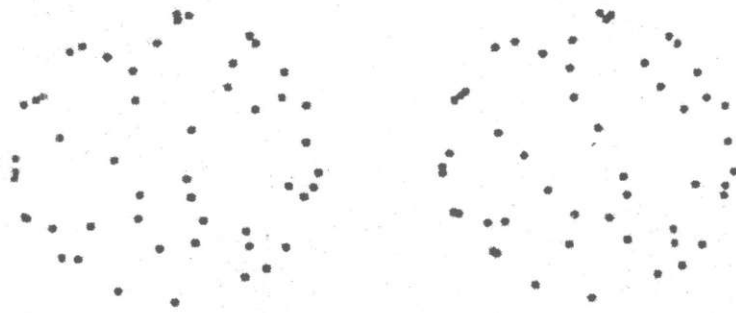
Parlaklıkla ilgili kontrast bilgisi aynı aydınlanma şiddetinde uyarılarla azaltılabilir. Bu şekilde eş aydınlanmalı, farklı renklerle oluşturulan sınırlar kullanıldığında aydınlanma ipucunun yokluğuna bağlı olarak renklerin analizini yapamayan magno kanal yanıtlaştırılır, görsel bilgiyi parvo kanal tarafından iletilir (17).

Eş aydınlanmalı, renkli, hareketli çubuk şeklinde uyarılar kullanılarak gerçekleştirilen deneylerde, renk algısının korunduğu, hareket algısının kaybolduğu gösterilmiştir. Ayrıca yüksek uzaysal frekanslı, hareketli uyarılar kullanıldığında hareket algısı bozulmaktadır. Bu bulgular, renklerin algılanmasında rol almayan ve düşük uzaysal çözünürlük özelliği olan magno kanalın hareket algısı işlevini desteklemektedir (14, 16).

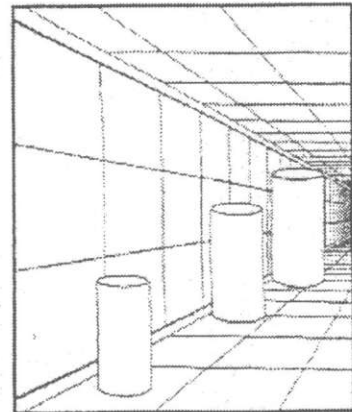
Derinlik algısının incelendiği çalışmalarda noktalardan oluşan stereogramlar kullanılmaktadır (Şekil 4a). Kişi stereogramlara baktığında iki göze farklı şekillerde sunulan noktalar topluluğunda derinlik algılamaktadır. Eş aydınlanmalı renkli noktalardan oluşan stereogramlarda derinlik algısının kaybolması, ancak hareketli stereogramlarda ya da düşük kontrastlı stereogramlarda derinlik algısının korunması magno kanalın derinlik algısı ile de ilişkili olduğunu göstermektedir. Ayrıca üç boyutlu izlenimi veren çizimlerde siyah beyaz yerine aynı parlaklıkta farklı renkli çizimler kullanılırsa derinlik algısı kaybolmaktadır (15, 16) (Şekil 4b).

Zemin kodlamasında özellikle M kanalının, figür kodlamasında ise özellikle P kanalının rol aldığı bildirilmiştir (18).

Lezyon çalışmaları da M ve P kanalının görsel bilgiye katkısının farklı olduğunu göstermektedir. LGN'un parvoselüler veya magnoselüler tabakalarını spesifik olarak hasarlayan lezyon çalışmalarında, M kanalının hasarlanması ile bu kanalın duyarlı olduğu



A



B

**Şekil 4:** A) Belirli bir hızda döndürülen noktalar grubuna 2 gözle bakıldığında, 3 boyutlu dönen bir küre algılanmaktadır. Ancak yeşil zemin üzerinde kırmızı noktalar ya da kırmızı zeminde yeşil noktalar, eşit parlaklık şiddetinde kullanıldığında derinlik algısı kaybolmakta, yalnızca hareketli noktalar görülmektedir (14). B) Siyah-beyaz kontrast ile algılanan derinlik, parlaklık şiddeti eşit renklerle oluşturulan çizimlerde kaybolmakta ve şekildeki 3 silindir aynı büyüklükte görülmektedir (15).

yüksek zamansal frekanslı ve düşük uzaysal frekanslı uyarılarda kontrast verilen yanıt bozulmaktadır. Eş aydınlanmalı renklere verilen yanıt ve keskinlik ise etkilenmemektedir. P kanalının hasarlanması ise M kanalı lezyonunun tersine düşük zamansal frekanslı ve yüksek uzaysal frekanslı uyarılarda kontrast değişikliklerine verilen yanıtı bozmaktadır ve renkli görme hemen tamamen ortadan kalkmaktadır. Görüntüdeki renk, detay analizinin ve derinlik görmenin parvoselüler tabakaların hasarlanmasıyla etkilendiği, magnoselüler tabakaların hasarında ise hareket analizi ve derinlik algılamanın bozulduğu gösterilmiştir. Ancak renk algısı dışındaki modalitelerde kayıpların tam olmayışı, bu alt modalitelerle iki kanalın da ilişkili olduğunu göstermektedir (16, 19).

Sonuç olarak parvo ve magno kanalların, anatomik olarak ayrı ancak işlevsel olarak birbirini tamamlayan üstüste iki sistem gibi organize oldukları söylenebilir. Kortekse kadar birbiriyle bağlantısı olmadığı ileri sürülen iki sistem yüksek kortikal düzeylerde kısmen bağlantılı hale gelmektedir. Uzaysal frekans, zamansal frekans, hız ve renk gibi görmenin ilk basamaklarında farklı modalitelere özelleşen subkortikal kanalların, hareket, şekil algısı, uzaysal algı gibi daha ileri seviyelerdeki görsel modalitelerin analizinde sinyalleri birleştirir (11, 12).

### KORTİKAL GÖRME YOLLARI VE GÖRSEL ALANLAR

Primer Görme Korteksi (V1 alanı):

Karşı taraf görme alanından gelen sinyaller pLGN'dan optik radyasyon yolu ile primer görme kor-

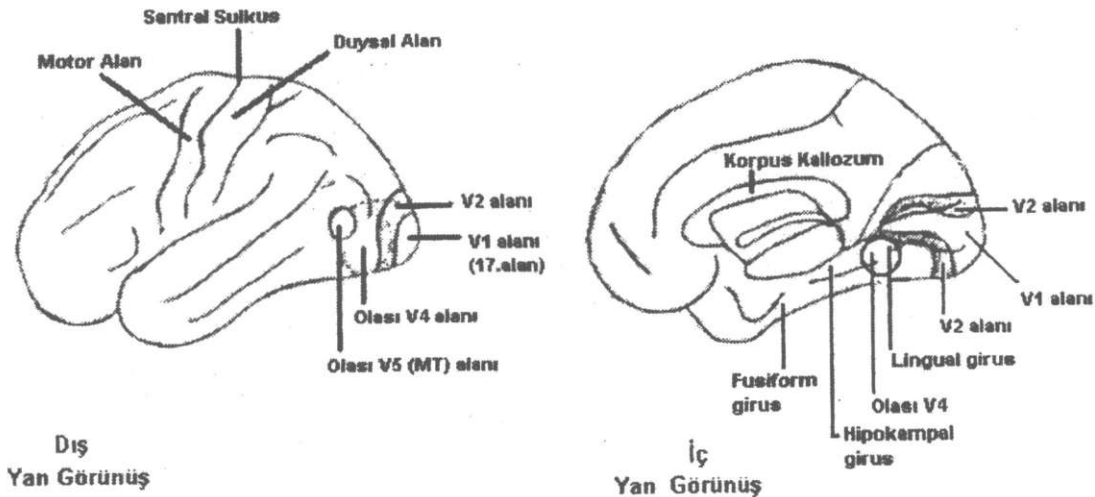
teksine (V1 alanı) iletilir. Oksipital kortekste kalkanin sulkusun çevresinde bulunan bu bölge Brodmann'ın 17. alanına karşılık gelir (Şekil 5). 4. tabakasında sonlanan miyelinli aksonlar nedeniyle çizgili bir görünüme sahiptir, çizgili korteks denir. Retinayı topografik olarak temsil eden bir harita içerir (2, 3).

V1 alanı 6 tabakalıdır. pLGN'dan gelen efferentler başlıca 4. tabakada sonlanır. Dördüncü tabaka kendi içinde 4A, 4B, 4C- $\alpha$  ve 4C- $\beta$  olmak üzere 4 alt tabakaya ayrılır (2).

Magno kanal büyük ölçüde V1'in 4C- $\alpha$  tabakasına projekte olur. 4C- $\alpha$ , 4B tabakasına ve blob alanlara lif gönderir (8, 19). 4B tabakasında bulunan hücreler renk duyarlılığı göstermezler, spot ışığı şeklindeki uyarılara değil doğrusal uyarılara yanıt verirler; doğrusal uyarıların eğimine ve doğrusal hareketli uyarıların hareket yönüne duyarlıdır. Örneğin horizontal bir çizgiye yanıt veren hücre, çizgi yukarı doğru hareket ederken en fazla yanıtı verir, çizgi aşağı doğru giderken yanıt vermemektedir (15)(Şekil 6). 4B tabakası, diğer kortikal görme alanlarından V3 ve V5 (MT) alanlarına ve V2 alanına projekte olur (20).

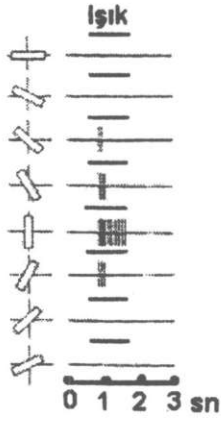
Parvo kanal 4C- $\beta$  tabakasına ayrıca 2. ve 3. tabakalarda blob alanlara projekte olur. Blob alanlar, maymunlarda ve insanlarda mitokondriyal sitokrom oksidaz enzimi (CO) ile yapılan çalışmalarda özellikle 2. ve 3. tabakalarda belirgin olan, 5. ve 6. tabakalarda da izlenen koyu boyanan bölgelerdir (21, 22). 2.-3. tabaka, inputunun çoğunu 4C- $\beta$  tabakasından alır (8, 11, 23, 24, 25)(Şekil 7a).

V1 alanı, yüzeye dik, 30-100  $\mu$ m genişliğinde ve 2 mm derinliğinde fonksiyonel sütunlar halinde organi-

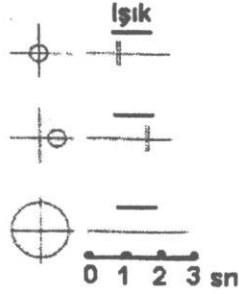


Şekil 5: Kortekste V1 alanı ve sekonder görsel alanların yerleri şematize edilmiştir (21).

## 1) Işık Çubuğu



## 2) Spot Işığı Şeklinde Işık



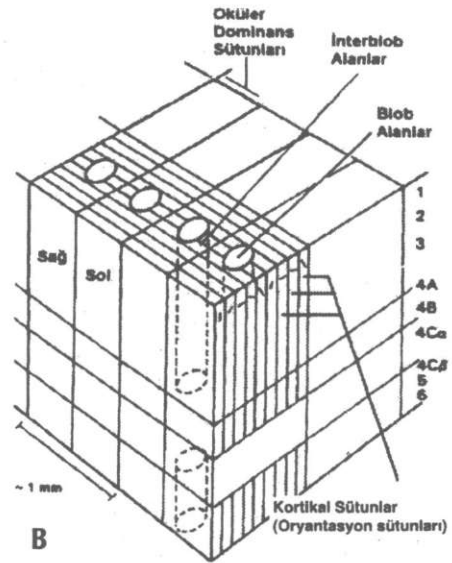
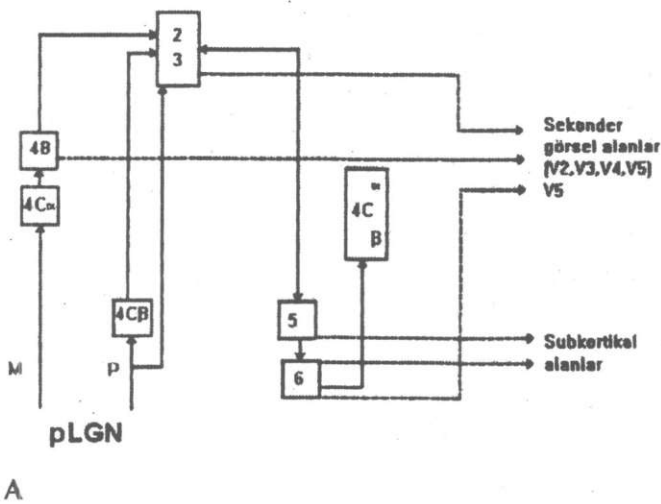
## 3) Hareketli Işık Çubuğu



Şekil 6: A) Doğrusal uyarının dikey yönüne duyarlı bir hücrenin yanıt özelliği. Hücre reseptif alanındaki doğrusal uyarıya, dikey doğrultuda ise en fazla yanıt vermekte, diğer yönlerdeki doğrusal uyarılara ve spot ışığı şeklindeki uyarılara çok az veya hiç yanıt vermemektedir (2). B) Hareketli doğrusal uyarılara duyarlı bir kortikal hücrenin hareketli uyarıya yanıtı şematize edilmiştir. Hücre, aşağı doğru hareket eden bir ışık çubuğuna yanıt verirken, ışığın yukarı doğru hareketine yanıt vermemektedir (3).

ze olmuştur. Sütunlarda 4C tabakası hücreleri ile bunun aşağısında ve yukarısında yaklaşık aynı görme alanı parçasından impuls alan, doğrusal görsel uyarının belirli bir eğim derecesine duyarlı hücreler yer alır. Kortikal yüzeye paralel hareket ettirilen elektrotlarla yapılan çalışmalarda sütunlarda bulunan hücrelerin duyarlı oldukları eğimin, sütunlar arasında belirli açı değişikliği ile birbirini izlediği gösterilmiştir. Bu nedenle sütunlara oryantasyon sütunları denilir (22, 26) (Şekil 7b).

Düzenli açı değişiklikleri, 2. ve 3. tabakalarda blob alanlar tarafından kesintiye uğrar (22). Blob alan hücreleri spot ışığı şeklindeki uyarılara duyarlıdır. Işığın tüm dalga boylarına aynı yanıtı veren hücreler ve spektral duyarlılık gösteren hücreler içermektedirler. Aynı blobdaki komşu elektrotlardan alınan kayıtlar, blob alanda bulunan hücrelerin aynı spektral duyarlılığa sahip olduklarını göstermektedir, bu da bir blobun tek tip renkli uyarıyı analiz ettiğini desteklemektedir. Belirli bir dalga boyuna duyarlı bir blob alanın altında yer alan ve bu blob alana projekte olan 4C tabakası hücrelerinin aynı dalga boyuna duyarlı olduğu gösterilmiştir. Ayrıca 4C tabakasının üstündeki tabakalarda da az sayıda renklere duyarlı hücre tespit edilmiştir. Bu durum oryantasyon sütunlarına benzer şekilde renk sütunlarının da varlığını desteklemektedir. Ancak renk sütunları silindirik biçimde değil orta kısımda inceliyor üst kısımda genişleyen sütun yapısın-



Şekil 7: A) V1 alanında başlıca uyarı iletim yolları. (M), LGN magnoselüler tabakalarından kaynaklanan; (P), parvoselüler tabakalarından kaynaklanan iletim yollarını göstermektedir. B) V1 alanının işlevsel sütunlar şeklinde organizasyonu şematize edilmiştir. Sol oküler dominans sütununda bulunan hücreler sol gözden, sağ oküler dominans sütununda bulunan hücreler sağ gözden ağırlıklı olarak uyarı almaktadırlar (2).

da olabilirler (22, 25). Düşük uzaysal frekanslı uyarılar blob alanlarda aktivasyona neden olur. Renkli uyarıların çözümlenmesi uzaysal frekans arttıkça azalmaktadır, bu da blob alanlarda düşük uzaysal frekans duyarlılığını açıklar niteliktedir (24).

Blob alanlar daha açık boyanan interblob alanlarla ayrılır. Interblob bölgelerde bulunan hücrelerin reseptif alan ve uyarılma özellikleri subkortikal parvo kanaldan input alan 4C-β tabakasına benzemektedir (24). Hemen tüm hücreler doğrusal uyarının eğimine duyarlıdır. 4B tabakasına benzemeksizin hareket yönüne duyarlılıkları yoktur. Hücrelerin %10-%20'si doğrusal uyarının boyuna da duyarlıdır. Bu bölgelerde renk algısıyla ilgili, ışığın dalga boylarına farklı duyarlılık gösteren hücreler de bulunur. Interblob bölgede yer alan hücrelerin reseptif alanları küçüktür, uzaysal frekans duyarlılıkları büyüktür, aydınlanma farkıyla oluşan kontrast değişikliklerine yanıt verirler, eş aydınlanmalı renkli sınırlara da duyarlıdır. Ancak blob alanlar diffüz renkli uyarılarla daha fazla aktive olmaktadır (22, 23, 24, 27).

Oryantasyon sütunu içerisinde yer alan hücreler birbirleri ile vertikal olarak bağlantılıdır, ayrıca horizontal bağlantılarla farklı sütunlarda aynı tip uyarılara yanıt veren hücre tabakaları birbirine bağlanmıştır. Horizontal bağlantılar, yüzeye paralel integrasyonda ve hücrenin impuls aldığı görme alanı dışındaki uyarılardan etkilenmesinde rol alıyor olabilir (25, 28).

Tüm bu organizasyon, V1 alanında farklı modalitelere ait haritaların üstüste bulunduğunu ve M ve P kanallarının ayrılığının devam ettiğini düşündürmektedir.

### **Sekonder Görsel Alanlar:**

V1 alanının çevresinde bulunan, görsel uyarılara yanıt veren, projeksiyonları bilinen kortikal ve subkortikal görsel alanlardan gelen, görme alanının kısmi veya tam haritasını içeren kortikal bölgelere sekonder görsel alanlar denir (Şekil 5). Ekstrasriat alan ve prestriat alan olarak da adlandırılırlar. Çoğu oksipital lobda yer alır (4). Bu alanların her biri mezensefalona, talamusa ve ikiden fazla kortikal alana projekte olur, projekte olduğu alanlardan impuls alır (3). Oksipital lob dışındaki loblarda da görme ile ilgili alanlar vardır. Örneğin frontal kortekste göz hareketleriyle ilişkili bir bölge, pariyetal kortekste ve inferior temporal kortekste görme ile ilgili birkaç alan vardır (1, 26).

V1 alanının posterolateralinde, Brodmann'ın 18. alanına karşılık gelen bölgede ikinci bir görme alanı-

nın varlığı gösterilmiştir. Bu alan V2 alanı olarak adlandırılır (3). İnsanda V2 alanının lingual girusun alt kısmında V1'e bitişik olarak yer aldığı ileri sürülmektedir (29). En büyük sekonder görsel alandır, V1 gibi tam bir retinotopik haritaya sahiptir. Sitokrom oksidaz enzimi ile V2 alanının da V1 alanı gibi metabolik yapısı ortaya konmuştur: V2 alanı, korteksten beyaz cevhere uzanan, koyu boyanan kalın çizgi, az boya alan çizgiler arası bölge ve koyu boyanan ince çizgi şeklinde tekrarlayan çizgili görünüme sahiptir (8, 23). Birbirini izleyen açık çizgi, kalın çizgi ve ince çizgide bulunan hücreler yaklaşık olarak aynı görme alanı bölgesinden uyarı almaktadır (3). Metabolik yapı, V1 alanında olduğu gibi, anatomik ve fonksiyonel yapı ile bağlantılıdır, farklı boyanma bölgeleri farklı fonksiyonlarla ilişkilidir (20, 30).

V1 alanının 2. ve 3. tabakalarında bulunan blob bölge hücreleri, V2 alanında ince çizgilere projekte olurlar. Eğime duyarlı olmayan hücreler daha çok ince çizgili bölgelerde yer alırlar. Bu bölgelerdeki hücrelerin yaklaşık yarısı bloblarda olduğu gibi renkleri kodlamaktadır. Ayrıca bloblarla benzer reseptif alan özellikleri taşımaktadır (20, 22).

V1 alanında 2 ve 3. tabakalarda interblob bölgelerde bulunan hücreler, V2'de az boya alan açık renkli, çizgiler arası bölgelere projekte olurlar. Açık çizgilerde bulunan hücreler çizgilerin eğimine ve boyuna duyarlı, ancak hareketin yönüne duyarlı değildir. Çizgi boyuna duyarlılık bu hücrelerin uyarıların biçimiyle ilgili informasyonu işlediğini düşündürmektedir (20, 22, 30). Açık çizgilerdeki hücreler renkleri kodlamamaktadırlar ancak muhtemelen eş parlak renklerle oluşturulan sınırlara duyarlıdır (15, 27, 30).

V2 'de kalın çizgilere input, başlıca V1 alanında M kanalından sinyal alan 4B tabakasından gelmektedir (23). Kalın çizgili alanlarda bulunan hücrelerin çoğu doğrusal uyarıların eğimine ve hareketin yönüne duyarlıdır, ancak nadir hücre çizgilerin boyuna duyarlılık göstermektedir. Bu alanlarda gözlenen belirgin bir özellik stereoskopik derinlik duyarlılığıdır. Çoğu hücrenin ateşleme frekansı yalnızca tek gözden gelen uyarılarla zayıf olarak artarken, hücreler iki gözden gelen uyarılara şiddetle yanıt vermektedir. Çoğu hücre, uyarının iki gözdeki birbirine göre horizontal pozisyonundaki değişikliklere yanıt verir (retinal eşitsizlik). Benzer retinal eşitsizliğe duyarlı hücreler, V1 alanında 4B tabakasında da gösterilmiştir. Açık boyanan alanlarda olduğu gibi bu hücreler renk duyarlılığı göstermemektedirler (8, 20, 23, 30).



Maymunlarda, V1 ve V2 alanlarında lezyon oluşturulduğunda V1 lezyonu sonucunda çoğu görsel aktivite etkilenirken, V2 lezyonunda görme keskinliğinin ve kontrast duyarlılığının etkilenmediği gözlenmiştir. Bu sonuç, görsel algı ile ilgili projeksiyonların hemen tümünün LGN'dan, önce V1 alanına geldiğini ancak V1 alanından V2 alanına uğramaksızın diğer görsel alanlara projeksiyonların da varlığını desteklemektedir. Aynı çalışmada V1 lezyonunda görme keskinliğinin azaldığı, V2 lezyonunda ise daha kompleks görsel ayırım testlerinin etkilendiği, bir diğer çalışmada V2 alanında birden fazla modaliteye yanıt veren hücre sayısının, V1 alanından daha fazla olduğu bulunmuştur. Bu bulgular, V2 alanının V1 alanına göre daha kompleks görsel işlemlerle ilişkili olduğunu göstermektedir (19, 27).

V1 alanı ve V2 alanı sekonder görsel alanlardan farklı olarak derinlik, şekil, renk, hareket gibi tüm görsel modalitelere yanıt verirken, sekonder kortikal alanlar farklı görsel modalitelere özelleşmiş görünmektedir. İmpulslar diğer görsel alanlara V1 ve V2 alanından direkt veya indirekt olarak geldiğine göre, V2 ve özellikle V1 alanı farklı görsel modaliteleri ayırdıktan sonra diğer alanlara impuls gönderiyor olmalıdır (29).

V3 alanı insanlarda Brodmann'ın 18. alanında, V5 alanının arka üst kısmında, V1 ve V2 alanlarının çevresinde bulunur. Retinotopik bir harita içerir. İmpulslarını başlıca V2 ve V1 alanlarında magno kanaldan impuls alan bölgelerden alır, V4 ve V5 alanlarına, ayrıca parietookspital bölgeye projekte olur. Bu alan, magno kanala benzer şekilde yüksek kontrast duyarlılığı gösterir. V3 nöronlarının yaklaşık yarısı uyarıların eğimine ve şekillerine, çoğu hücre renklere duyarlıdır. Bu alanın hareketli şekillerin analizi ile ve objelerin 3 boyutlu algılanması ile ilişkili olduğu ileri sürülmektedir. Hareket analizi yapamayan hastalarda hareketli uyarılarla V3 alanında aktivasyon gözlenmesi, bazı hastaların yalnızca hareket eden şekilleri tanıyabilmeleri, hareketli şekil analizinin hareket analizinden ayrı olarak bu alanla ilişkili olarak gerçekleştiğini düşündürmektedir (3, 17, 20, 31, 32, 33, 34).

V4 alanının insanda posterior inferior oksipital bölgede lingual ve fusiform giruslarda bulunduğu düşünülmektedir (21, 29). V4 alanı, primer görme korteksinden direkt impuls alır (17, 29). Ancak impulsunun çoğu, V2 alanında açık boyanan çizgiler arası bölgelerden ve ince çizgi bölgelerinden kaynaklanır (29, 35). V4 alanı, V1 ve V2 alanları gibi sitokrom oksidaz enzimi ile farklı boyanma bölgeleri içermez, ancak V2'nin ince çizgili ve çizgiler arası bölgelerinde bulunan

hücrelerin V4 alanında ayrı hücre grupları ile bağlantılı olduğu ya da aynı hücre grubunda konverjans yaptığı gösterilmiştir (35). V2 alanının işlevsel olarak farklı bu iki bölgesinden gelen uyarıların, V4 alanında aynı hücreler üzerinde konverje olduğunu destekleyen bir bulgu da V4 alanındaki eğime duyarlı hücrelerin çoğunun değişen derecelerde renklere de duyarlı olmasıdır (15). Bu bulgular, V1 ve V2 alanında sitokrom enzimi ile gösterilen modüler organizasyonun V4 alanında da devam ettiğini ve V1-V2 arasındaki düzenli bağlantıların, V2-V4 arasında da bulunduğunu desteklemektedir (35). V4 alanı büyük ölçüde inferior temporal kortekse projekte olmaktadır. V4 hücreleri, çizgisel uyarıların eğimine duyarlıdır; kompleks şekillere yanıt vermektedirler (36). V4 alanında renkli uyarılar sırasında kan akım artışı gösterilmiştir (29). Objelerin ve renklerinin analizi ile ilgili olduğu düşünülen V4, görme alanının tam bir temsili içermez. Renkli görmenin en iyi olduğu foveal ve fovea çevresi alanın temsili vardır (3). V4 alanının hasarında biçim ya da hareket algısı bozulmaksızın renk algısının bozulduğu hastalar tanımlanmıştır (20, 34). Ancak renk ve biçim algısının tamamen kaybolmaması, diğer görsel alanların da biçim ve renk analizine katkıda bulunduğunu göstermektedir (37). V4 alanında harekete duyarlı hücreler bildirilmiştir (38, 39). V4 alanının hareketi, objeleri zeminden ayırmada ve objelerin analizinde kullandığı ileri sürülmektedir. Bu alan hücreleri ile V5 alanı arasındaki hareket, kontrast ve doğrusal uyarıların boyuna duyarlılık arasındaki benzerlikler, V4 alanının magno kanaldan da sinyal aldığını ve iki alanın birbiri ile ilişkili olduğunu düşündürmektedir (38).

V5 alanı; en küçük sekonder görsel alandır. Makak maymununda üst temporal sulkusa gömülüdür. MT (middle temporal) alan olarak bilinir. İnsanlarda oksipital ve temporal lob birleşiminde, temporal loba daha yakın olarak 19. ve 37. Brodmann alanlarında bulunduğu ileri sürülmektedir (21, 29, 34). V5 alanı, inputunun çoğunu V2 alanında kalın çizgilerde bulunan derinlik algısı ile ilgili hücrelerden ayrıca V1 alanı 4B tabakasından direkt olmak üzere magno kanaldan alır (3, 40). V1 alanı inaktivasyonu ile V5 alanında hareketli uyarılara yanıtın kaybolmaması, subkortikal alanlardan direkt input aldığını göstermektedir (41). Tam bir topografik harita içermez. Diğer kortikal görsel alanlara göre yüksek oranda (%90) eğime ve hareketin yönüne duyarlı hücre içerir (17). Hücreler yüksek kontrast duyarlılığına sahiptir, eş aydınlanmalı, renkli, hareketli uyarılara duyarlılıkları azdır (33). V5 alanında hareketli uyarılarla kan akımı artışı gösteril-

miştir (29, 33). V5 nöronlarının mikrostimülasyonu, hareketli obje olmadığı halde, gözlerin hedefi izlemesinde rol alan göz hareketlerine neden olmaktadır (42). V5 alanı lezyonu ile diğer modaliteler etkilenmeksizin hareketin analizi bozulmaktadır (20, 37). Bu alanın hareket analizi ve derinlik algısı ile ilgili olduğu düşünülmektedir (19, 29, 38).

### KORTEKSTE PARALEL İŞLEM

Görsel informasyonun kortekste de subkortikal alanlardakine benzer şekilde iki büyük işlem kanalında iletildiği ve işlendiği ileri sürülmektedir. Bunlardan primer görme korteksinden başlayarak diğer kortikal görme alanlarından V2, V3, V4'e direkt ya da indirekt olarak projeksiyonlarla inferior temporal kortekse uzanan ventral kanal objelerin 'Ne' oldukları ile ilgili işlem yapar, tanımaya yöneliktir (12, 15, 21, 43). Ventral kanalda 2 paralel yol tanımlanmaktadır. V1 alanı Blob bölgeler → V2 alanı ince çizgiler → V4 alanı şeklinde inferior temporal kortekse projekte olan kanalın renkli görme ile ilgili olduğu ileri sürülmektedir (5, 8, 20). V1'de interblob bölgeler → V2 alanı açık boyanan çizgiler arası bölgeler → V4 alanı şeklinde temporal kortekse projekte olan kanalın ise şekil algısı ile ilgili olduğu ileri sürülmektedir (Şekil 8).

Diğer kanal, V1 alanı 4C-α tabakası → V1 alanı 4B tabakası → V2 alanı kalın çizgilere uğrayarak veya direkt olarak V3 alanı → (direkt olarak veya V3 alanı yolu ile) V5 alanından pariyetal kortekse projekte olan dorsal kanaldır (3, 5, 20). Dorsal kanal da V2 → V5 → Posterior pariyetal kortekse giden hareketin analizi ile ilgili kanal ve V2 → V3 → Parietookspital bölgeye projekte olan objelerin uzaysal konumu ve 3 boyutlu algıları ile ilgili kanal olmak üzere iki bölüm içermektedir (32). Özet olarak dorsal kanal objelerin ve gözlemcinin uzaysal konumları ile ve hareket analizi ile ilişkilidir. Objelerin 'Nerede' olduklarına yönelik işlem yapmaktadır (5, 12, 21, 43)(Şekil 8).

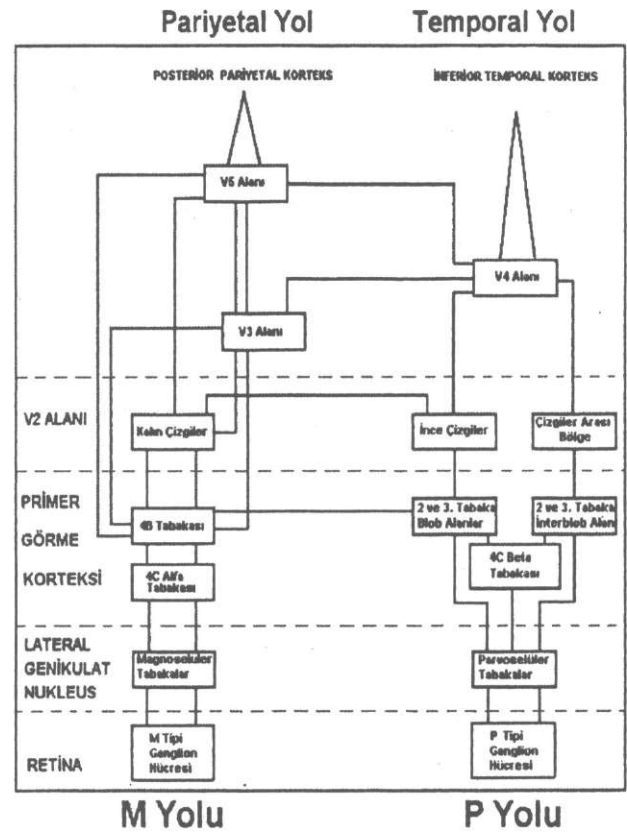
Inferior Temporal Korteks ve Posterior Pariyetal Korteksin Görsel Algıda Rolü:

Kortekste dorsal kanalın projekte olduğu posterior pariyetal bölgenin görsel uyarıların uzaysal yönü ile, ventral kanalın projekte olduğu inferior temporal lobun ise objelerin tanınması ile ilgili olarak işlev gördüğünü destekleyen bulgular vardır.

Inferior temporal bölge inputunun çoğunu V4 alanından almaktadır. Ayrıca parahipokampal girusla, temporal kutupla ve superior temporal sulkuyla da bağlantılıdır. V4 alanı hasarında bu bölge hücreleri,

görsel uyarılara zayıflamış olarak yanıt vermektedirler. Inferior temporal korteks, amigdalooid nukleus, entorinal korteks yolu ile hipokampus gibi limbik alanlara ve frontal kortekste görsel, işitsel ve somatik duysal inputlar alan, inputunun çoğu posterior pariyetal korteksten gelen 46. alan ve göz hareketleri ile ilgili 8a alanına projekte olmaktadır (5, 44).

Inferior temporal kortekste objenin yapısal ve fonksiyonel özelliklerinin, farklı görüş açılarından ve farklı aydınlanmalardan etkilenmeksizin belirlendiği 'obje merkezli' bir kodlamadan söz edilmektedir. Nöronların yerleşimi, V1, V2 ve V4 alanında olduğu gibi işlevsel gruplar halindedir, bir nöron grubu, belirli şekillerle aktive olmaktadır (35, 45, 46). Inferior temporal lob nöronları, objelerin şekillerine, yüzey özelliklerine duyarlı olmakla beraber yüz, el gibi belirli objelere spesifik yanıtlar vermektedir. Hatta yalnızca tek bir yüze yanıt veren veya belirli el hareketleri ile uyarılan nöronlar vardır. Inferior temporal lob lezyonlu maymunlarda şekil tanıma ve şekil ayırtma bozulmaktadır. Inferior temporal lob lezyonlu hastalarda benzer şekilde objelere ulaşma ve yakalamanın bozulmadığı



Şekil 8: Görsel uyarının paralel işlenmesi hipotezinde ileri sürülen paralel yollar (4, 11).

ve şekil ayırtetme yeteneğinin, obje tanımanın ve görsel belleğin etkilendiği gözlenmiştir (5, 11, 12, 47).

Inferior temporal korteksin ön ve arka kısımlarının objelerin tanınması ile ilişkili olarak farklı işlevlerinin olduğu düşünülmektedir. Arka temporal lobun objelerin fiziksel özellikleri ile ilgili kodlama yaparken, ön inferior temporal lobun arka temporal lobdan aldığı bilgiyi bellek depoları ile ilişkili olarak obje tanımada kullandığı ileri sürülmektedir (44, 48).

Maymunlarda V2, V4, posterior inferior temporal bölge ve anterior inferior temporal bölge hücrelerinin görev sırasında aktivasyonlarının incelendiği bir çalışmada kompleks şekillere en fazla yanıt veren hücrelerin anterior inferior temporal lobda bulunduğu bunu posterior inferior temporal lob ve V4 alanı nöronlarının izlediği gösterilmiştir. Aynı çalışmada anterior inferior temporal bölge nöronlarının aynı zamanda en büyük reseptif alana sahip oldukları da gözlenmiştir (36). Başka çalışmalarda anterior temporal lob hücrelerinin posterior temporal loba göre daha kompleks obje şekilleri ile uyarıldığı ancak şekli oluşturan basit çizgilere yanıt vermediği gösterilmiştir (46, 49). Ayrıca anterior temporal lob nöronlarının kompleks şekillere verdikleri yanıtın şiddeti, uyarı tekrarlandıkça artmaktadır (50).

Bu sonuçlar V4 alanı ve posterior inferior temporal alanının obje kodlama için gerekli integrasyonda rol aldığını, anterior temporal bölgenin ise büyük reseptif alanlı, kompleks yanıt özelliğindeki hücrelerle, obje kodlama ve tanıma ile ilişkili olduğunu düşündürmektedir (12).

Posterior pariyetal korteks, sekonder görsel alanlarla, retina ile bağlantılı subkortikal bölgelerle (superior colliculus ve pulvinar), somatik duysal, proprioseptif, işitsel, denge ile ilgili, göz hareketleri ile ilgili alanlarla ve singulat korteksle bağlantılıdır. Posterior pariyetal korteksin prefrontal korteksle de yaygın bağlantıları vardır. Ayrıca posterior pariyetal korteks ve prefrontal korteks paralimbik korteks, temporal korteks ve hipokampusta aynı bölgelere projekte olur. Bu bağlantılar muhtemelen hareketin görsel uzaysal kontrolünde rol alırlar (1, 5, 51).

Posterior pariyetal lob lezyonlu maymunlar objelere ulaşmakta ve yakalamakta güçlük çekmektedirler. İnsanlarda da benzer şekilde posterior pariyetal bölgeyi etkileyen lezyonlarda hedefe ulaşma ve hedefi yakalama ile ilgili hareketler bozulmakta, ancak hastalar objeleri tanıyabilmektedirler. Hastalar objelerin büyüklüğü, biçimi ve oryantasyonu ile ilgili bilgileri yakalama sırasında el ve parmak hareketlerinin kontrolü

için kullanamamakta ancak objeleri tanımakta aynı bilgileri kullanabilmektedirler (1, 11, 12, 51). Özet olarak bu bölgenin hasarlanmasında hareketin kontrolüne ait görsel motor ve oryantasyonel uzaysal bozukluklar ortaya çıkmaktadır.

Posterior pariyetal loba uzanan dorsal yolda nöronların reseptif alan genişlikleri ventral yolda olduğu gibi giderek artmaktadır. Pariyetal lobdaki nöronların reseptif alanları orta hattı geçmektedir ve bu bölgede, V1 ve V5 alanına göre daha kompleks hareketlere yanıt veren hücreler bulunmaktadır (51). Posterior pariyetal lob nöronları, yanıt verdikleri stimuluslara göre farklı sınıflara ayrılırlar. Bir maymun hareketli bir objeye bakarken, önce objeye doğru sakkadik göz hareketleri yapar, gözleri objeye fikse olur, izler, ulaşmak için hareket eder ve objeyi yakalar. Posterior pariyetal bölgede, birbirini izleyen bu farklı davranışlara yanıt veren farklı nöron grupları bulunmaktadır (5, 12, 32). Bu alan objenin hareketinin analizi, yakalama sırasında el ve parmak hareketlerinin koordinasyonuna yönelik şekil kodlama, objenin retinal pozisyonundan bağımsız olarak uzaysal koordinatlarını belirleme, gözlerin hedefe ulaşma hareketi ile ilgili olarak objeye yöneltilmesi gibi görsel duyu ile motor hareketin bütünleştirilmesine yönelik işlev görür (5, 12, 51). Bu işlevler harekete hareket sırasında rehberlik etmekle beraber uzaysal bilginin bellekte depolanmasına yönelik değildir.

#### **Dorsal ve Ventral Kanallar M ve P Kanallarının Kortikal Uzantısı mı?**

Projeksiyonları, ortak yanıt özellikleri nedeniyle subkortikal M ve P kanallarının V1 alanında da büyük ölçüde ayrı kaldığı ve kortikal kanalların bu iki kanalın devamı olduğu ileri sürülmektedir (11, 12, 23). Bu görüşe göre dorsal kanal, retinanın M tipi ganglion hücrelerinden pLGN magnoselüler tabakaları yolu ile V1'de 4C- $\alpha$  tabakasına projekte olan magno kanalın devamıdır. Blob bölgelerden başlayan renklerin analizi ile ilişkili ve interblob bölgelerden başlayan şekil analizi ile ilgili ventral kanallar ise retinanın P tipi ganglion hücrelerinden pLGN parvoselüler tabakaları yolu ile V1 alanına projekte olan parvo kanalın devamı niteliğindedir.

V1 alanında 4B tabakası hücrelerinin büyük oranda M kanalından input almaları, 4B tabakasının V2 alanında kalın çizgilere projeksiyonu, kalın çizgili bölgelerin ise dorsal kanalla ilgili V5 alanına uyarı gönderiyor olması, V5 alanına V1'in 4B tabakasından direkt projeksiyonların varlığı ve V5 alanı hücrelerinin

M kanalı hücrelerine benzer şekilde kontrast duyarlılığı göstermesi, M kanalının kortikal dorsal kanalla devam ettiğini desteklemektedir (11, 33).

Benzer şekilde V1 alanında blob ve interblob bölge hücrelerinin P kanalından input almaları, blob ve interblob bölgelerin V2 alanında ince çizgili ve açık boyanan çizgiler arası alanlara projeksiyonu, bu alanların ventral kanalla ilgili V4 alanında belirli hücre gruplarına uyarı gönderiyor olması, P kanalının kortikal ventral kanalla devam ettiğini desteklemektedir (11). Ayrıca V2-V4 alanı arası projeksiyonlarda gözlenen modüler organizasyonun, V4 alanı ile inferior temporal lob arasında da devam ettiği gösterilmiştir: V2'de ayrı bölgelerle bağlantılı V4 bölgeleri, inferior temporal lobda farklı bölgelerle ilişkilidir ya da aynı nöron grubu üzerine konverje olmaktadır (35).

Ancak ventral kanalın P kanalının, dorsal kanalın ise M kanalının devamı olduğu görüşü ile çelişen bulgular vardır. Subkortikal M ve P kanallarının birbirinden ayrıldığı kontrast, renk, uzaysal frekans ve zamansal frekans gibi modaliteler yönünden ventral ve dorsal kanallar birbiri ile tam olarak ayrılmamakta, nöronlar birbirine benzer yanıtlar vermektedir ve iki kortikal kanal arasında bağlantılar vardır.

V2 alanında sitokrom oksidazla gösterilen ve V1'in farklı işlevsel bölgelerinden projeksiyon alan, farklı fonksiyonlarla ilişkili olduğu ileri sürülen açık, koyu kalın ve koyu ince çizgi bölgelerinde bulunan hücrelerin yanıt özellikleri birbirlerine benzerlikler göstermektedir, açık, ince ve kalın çizgiler birbiri ile bağlantılıdır (11, 27, 30).

Renkli görme ve şekil algısındaki rolü nedeniyle parvo kanalla ilişkili olduğu ileri sürülen V4 alanında harekete duyarlı hücreler de bulunmaktadır ve V4 alanı hem parvo kanaldan hem magno kanaldan input almaktadır (16, 38, 43, 52).

V1 alanında sitokrom oksidazla ortaya konan blob ve interblob alan hücreleri iki subkortikal kanaldan da projeksiyon almaktadır (8, 10, 11, 16). Ekstrasriat alanlar arasında da karşılıklı projeksiyonlar vardır. Örneğin V4 alanı ve magno kanalla ilişkili olan V5 alanı arasında yaygın bağlantılar bildirilmiştir (12, 16). V4 ve V5 alanında bulunan hücreler hareketin hızı, uyarının boyu ve kontrast duyarlılığı açısından birbirine benzer özellikler içermektedirler (38).

Maymunlarda gerçekleştirilen lezyon deneyleri de kortikal ve subkortikal kanallar arasında birebir bağlantıların olmadığını desteklemektedir. LGN parvose-lüler tabakalarının hasarı sonucu oluşan renk algısı bozukluğu renkli görme ile ilişkili olduğu ileri sürülen V4

alanı hasarıyla oluşan renk algısı bozukluğundan farklıdır. Hareket analizinde rolü olan V5 alanı lezyonu ile ortaya çıkan hareket algısı bozukluğu zamanla düzelenirken LGN magnoselüler kanallarının harabiyeti sonucu oluşan hareket algısı kaybı düzelmemektedir. Bu durum kortekste hareket algısı ile ilişkili tek bir alanın olmadığını göstermektedir. LGN M tabakalarının harabiyetinde V5 alanı yanıtları önemli ölçüde azalırken P tabakası lezyonunda etkilenme çok az olmaktadır. P kanalı hasarında olduğu gibi ve M kanalı hasarında da V4 alanı yanıtları etkilenmektedir (53).

Sonuç olarak P ve M kanalları V1 alanına kadar ayrı kalmakla beraber korteksten itibaren dorsal yol ve ventral yol her iki kanaldan ve karşılıklı birbirinden input almaktadır (13). Ancak LGN M tabakaları hasarında dorsal kanalla ilişkili bölgelerin aktivasyonunun çok azalması, P tabakaları hasarında dorsal kanalın etkilenmeyişi buna karşılık hem M hem de P tabakalarının hasarında ventral kanal yanıtlarının etkilenmesi, subkortikal kanalların kortikal kanallara asimetric projeksiyonunu göstermektedir. Buna göre dorsal kanal büyük ölçüde subkortikal M kanalından input alırken ventral kanal hem M hem de P kanalından input almaktadır (40, 52, 53).

Tüm bu bulgular kortekste farklı alanların P ve M kanallarından izole input almamakla birlikte farklı modalitelerin farklı alanlarda ve birbiri ile bağlantılı yollarda işlendiğini göstermektedir (16).

#### Dorsal ve Ventral Kanalların Birbiriyle İlişkisi:

Kortikal görme alanlarının karşılıklı projeksiyonları ve posterior pariyetal bölge ile inferior temporal korteks arasındaki karşılıklı bağlantılar nedeniyle dorsal ve ventral kanalların izole sistemler olmadığı söylenebilir (11).

Maymunlarda V5 alanının ön tarafı ve V4 alanının, hem posterior pariyetal kortekse hem de inferior temporal kortekse projekte olduğu gösterilmiştir. Ancak posterior pariyetal bölgeye ve inferior temporal bölgeye projekte olan hücrelerin yerleşimleri farklıdır (43). Maymunlarda V4 ve V5 alanının izole ve birlikte lezyonunda, bu alanlarla ilişkili renkli görme, hareket algısı, şekil algısı gibi modalitelerde gözlenen kayıplar alana göre değişiklik göstermekle beraber hiçbir modalitede tamamen bozulma gözlenmemiştir (37).

Eş parlak, renkli, hızlı hareketli uyarılarla hareket algısı bozulmakta, ancak hareket yavaşladığında hareket algısı korunmaktadır. Burada yavaş hareketin algılanmasında eş parlak renkli uyarılara duyarsız olan M

sisteminin ve V5 alanının değil, ventral kanalın rol aldığı ileri sürülmektedir. Hareketli uyarılarla V5 ve V4 alanlarındaki hücre aktivasyonlarının incelendiği bir araştırmada, belleğe dayanan hareket uyarısı ile V4 alanında, hareket analizi ile ilgili olduğu ileri sürülen V5 alanına göre daha fazla aktivasyon belirlenmiştir. Bu sonuçlar, hareket algısında iki kortikal kanalın da rol aldığını göstermektedir. Hareketin analizine özelleşmiş, hızlı ileten, renk körü olan dorsal kanalın hareketli uyarıların anlık değerlendirmesi ile ilişkili olduğu ileri sürülmektedir. Bu kanalda özellikle V5 alanı hareket analizinde rol almaktadır (17, 39). Ventral kanalın ise hareketi hatırlamaya ve daha önceki durumlarla karşılaştırmaya yönelik olarak analiz ettiği belirtilmektedir. Harekete dayanan şekil analizi, yön karşılaştırma ve harekete dayanan tanıma işlevleri özellikle temporal lobla ilişkili olabilir (39). Bu görüşe göre hareketli şekillerin tanınmasında V4 ve V5 alanlarına projekte olan ventral kanalla ilişkili V3 alanı rol almaktadır (17, 20).

Posterior pariyetal korteksin uzaysal dikkatle ilişkisi vardır (5, 51). Aslında hem inferior temporal korteks ve V4 nöronlarının hem de posterior pariyetal bölge nöronlarının uzaysal dikkatle ilişkisi vardır (12). V4 alanı nöronlarının objeye dikkat sırasında, objenin parçalarının uzaysal konumlarına farklı yanıt veren gruplar halinde organize oldukları gösterilmiştir (54). Ancak ventral kanal nöronlarının dikkat işlevi objeye yöneliktir, dorsal kanal nöronlarının dikkat işlevi ise uzaysal alanda verilecek yanıtı yöneliktir (12).

Sonuç olarak, M kanalından ağırlıklı uyarı alan dorsal kanal ve M ve P kanallarından uyarı alan ventral kanallar, hız, keskinlik, kontras, renk gibi ayrı modaliteler halinde kendilerine ulaşan işlenmemiş uyarıyı farklı şekilde ve farklı amaçlara yönelik olarak işlemektedirler. İki sistemin de oryantasyon, uzayda yer tesbiti, derinlik algısı gibi uzaysal bilgiyi analiz etme özellikleri vardır, ancak ventral sistem objenin sabit özelliklerine yönelik işlem yaparken, dorsal sistem objenin geçici özelliklerine yönelik işlem yapmaktadır, işlevi görsel alanın bütünü algılamaya yöneliktir. Ventral sistem obje merkezli kodlama, dorsal sistem gözleyici merkezli kodlama yapmaktadır (1, 11, 17). Objeye şekillerinin işlenmesi sırasında hem dorsal kanalda hem de ventral kanalda aktivasyon gösterilmiştir. Objenin yerleşiminin analizi sırasında objeyi tanıma ile ilişkili olarak ventral kanal da aktive olmakta, objenin tanınması sırasında ise obje yerleşiminin de analizine yönelik olarak dorsal kanal aktive olmaktadır (55).

Dorsal ve ventral kanalların anatomik yerleşimi organizmaya avantaj sağlamaktadır. Milner ve Goodale isimli araştırmacılar, uzaysal görsel algı ve 'Nerede' analizi ile sınırlı bir dorsal kanaldan çok, motor fonksiyonları da kapsayan bir pariyetofrontal sistemin varlığını ileri sürmektedirler. Böylece primatlarda, inferior pariyetal lobülle premotor ve prefrontal korteksin buna komşu alanları, hareketin görsel kontrolüne rehberlik eden, objeye yönelmek için gerekli duysal-motor transformasyonları gerçekleştiren bir sistem oluşturmaktadır (51). Posterior pariyetal lezyonlu hastalarda ve maymunlarda, uzaysal algıda defektle beraber gözlenen objeye yönelme, objeyi yakalamak için gerekli el hareketleri de etkilenmektedir. Posterior pariyetal bölgenin frontal ve prefrontal motor alanlarla özellikle kolların uzanması, ellerin ulaşması ve göz hareketleri ile ilgili alanlarla yaygın bağlantıları da bu görüşü desteklemektedir. Buna karşılık aynı araştırmacılar, oksipitotemporal kanalın, anterior temporal lobla beraber objelerin görsel tanınması ve görsel bellek gibi işlevlerle ilişkili bir sistem oluşturduğunu ileri sürmektedirler (1, 10, 12).

### GÖRSEL SİSTEM NEDEN ALT BÖLÜMLERE AYRILMIŞTIR?

Görsel algı, görülenin kusursuz algılanmasına yönelik olarak değil, amaca yönelik davranış sisteminde hareketin duysal kontrolünü sağlamak üzere evrimleşmiştir. Bu evrimleşme tehlikelere açık bir yaşam sürdüren canlıya türünü sürdürme avantajı sağlamıştır. Böylece doğayı; mükemmel gören organizmalar değil iyi avlanabilen ve tehlikeleri zamanında farkedip kaçabilen organizmalar doğada varlığını korumuştur.

Evrimsel olarak magno sistem parvosistemden daha primitiftir. Muhtemelen primat öncesi memelilerin tüm görme sisteminin homologudur. Bu durum bu hayvanlarda görsel sistemin amacıyla uyumludur. Hareketin analizinde ve uzaysal algıda özelleşmiş bir sistem organizmaya avlanma ve av olmama yönünden avantaj sağlar. Yalnızca primatlarda iyi gelişmiş olan P sistemi ise objelerin şekilleriyle, renkleriyle ilgili daha detaylı bilgi vermekte ve görüntüyü zenginleştirilmektedir. P sistemi detaylı analiz ve tanıma gibi daha yüksek fonksiyonlarla ilişkilidir. İnsanlarda şekil tanıma ile ilişkili alanlar maymunlardaki eş değerlerinden daha geniştir (34).

İki alt bölüm halinde evrimleşme, farklı yönlerin farklı yollarda daha hızlı ve kolay taşınmasını ve analizini sağlıyor olabilir. Ayrıca her sistem özelleştiği

yönlerle ilgili olarak daha kolay gelişebilir (15, 16).

Gündüz görme ile ilgili koni ve gece görme ile ilgili basil fotoreseptörlerinin evrimleşmesi ile görsel sistemin duyarlı olduğu aydınlanma şiddeti aralığı genişlemiştir. M ve P kanallarının evrimleşmesi ile benzer şekilde görsel sistemin duyarlı olduğu modaliteler artmıştır. Bu modalitelerin birden fazla kanal gerektirmesinin nedeni ise modalitelerin özelliklerinden ileri geliyor olabilir. Örneğin şekil algısı yüksek uzaysal çözümlenme gerektirir, yüksek uzaysal çözümlenme ise ancak küçük reseptif alanlarla sağlanabilir. Öte yandan durağan uzaysal informasyonun iletimi, uyarıya sürekli şekilde yanıt veren hücreleri gerektirir. Renkli görme ise farklı uzaysal yerleşimli konverje olmayan hücrelerle gerçekleştirilebilir. Ancak bu özelliklere sahip bir sistem zamansal çözümlenme yeteneğini kısıtlar. Zamansal çözünürlüğün yüksek olması, geçici ve hızlı yanıt veren, büyük reseptif alanlı ve daha fazla konverje olan bir sistemi gerektirir. Böylece görsel sistem görsel algının zamansal ve uzaysal yönlerini ayrı kanallarda işleyen bir sistem olarak evrimleşmiştir (16).

### GÖRSEL SİSTEMDE BÜTÜNLEŞTİRME:

Paralel yollarda işlenen ayrı modaliteler, tam bir görsel algı için bütünleştirilmelidir (2, 3, 56). Bütünleştirme, bir görüntünün işlenmesi bittikten sonra değil, görüntünün analizi işlemleri sırasında birbirine bağlantılı 3 basamakta gerçekleştirilir (20).

İlk işlem basamağında hücrelerin reseptif alanları giderek büyür ve görme alanının gitgide daha büyük parçalarından informasyon toplanır (2, 3, 36). Görsel sistemde en büyük reseptif alana sahip hücreler inferior temporal korteks ve posterior pariyetal kortekste bulunur (12, 19).

İkinci işlem basamağı birinci işlemle aynı zamanda olmaktadır. Bu basamakta hücreler gitgide daha kompleks ve spesifik uyarılara duyarlı hale gelmektedirler. Örneğin inferior temporal korteks hücreleri V4 alanı hücrelerine göre, V4 alanı V2 alanına göre, V2 alanı V1 alanına göre, V1 alanı lateral genikulat hücrelerine göre daha kompleks uyarılara yanıt vermektedir (13, 19, 27, 36).

Üçüncü işlem basamağında, renk, biçim, hareket gibi değişik görsel modalitelerle ilgili değişik kortikal

alanlardan gelen sinyaller bütünleştirilir (3). Görsel kanallar boyunca giderek belirli modalitelere özelleşen bütün alanların projekte olduğu en üst düzeyde bilişsel özelliklere sahip tek bir alan gösterilememiştir. Ancak özelleşmiş alanlar birbirleri ile yaygın olarak bağlantılıdır (örneğin V4 ve V5 alanı arasındaki, inferior temporal bölge ve posterior pariyetal bölgeler arasındaki bağlantılar gibi) (20). Bu nedenle bütünleştirmenin, sinyallerin tek bir kortikal alan üzerinde biraraya getirilmesi ile değil; birbirine uzak alanlardaki, bütünleştirilen algı ile ilgili hücrelerin eş zamanlı aktivitesi sonucu gerçekleştiği düşünülmektedir (3, 20, 56).

Görsel algının, dikkatin odaklandığı görüntü ile bellekte depolanmış hayalin birleşiminden oluştuğu ileri sürülmektedir. Odaklanmış dikkat, uzaysal seçici spot ışığı gibi görüntüdeki objelere yöneltilir. V1 alanında dikkatin odaklandığı görüntü, farklı modaliteleri analiz eden kortikal görsel alanlarda işlenir ve bu alanlardaki aktive nöron gruplarının oluşturduğu bir kalıp ortaya çıkar. Eğer bu aktivasyon kalıbı depolanmış bir bellek kalıbına benziyorsa tanıma gerçekleşir. Bu işlev sırasında ilgili tüm görsel alanlar arasında ileriye ve geriye doğru sürekli bir aktivasyon söz konusudur (57, 58). Aynı şekilde, görsel sistemde reseptif alanların posterior pariyetal ve inferior temporal kortekse doğru giderek büyümesi, uyarının lokalizasyonu bilgisinin kaybolmasına neden olmaktadır. Uzaysal algı için de sürekli geriye-ileriye doğru bağlantılarla informasyon kaybı engellenmektedir (20).

Bağlantılı paralel sistemlerde, sistemlerin tek başlarına ortaya çıkaracakları bütünden farklı bir bütün elde edilir. Görsel sistem, çeşitli alanlardan gelen informasyonu basitçe toplamaz. Bunun yerine, görsel uyarıyı kodlarken, aktif bir şekilde uyarıyı oluşturan parçalara sadık kalmaz. Görme alanındaki tamamlanmamış sınırlar, alanlar, beyin tarafından doldurulmaktadır. Örneğin kör nokta zemin olarak algılanır. Bu olay şekil tanımada önemlidir. Tamamlanmamış bir şeklin beyin tarafından algılanması için eksik bölgelelerin doldurulması gereklidir. Bu, aktivasyonun uyarı almayan bölgelere yayılması anlamına gelmektedir. Bir-biri ile bağlantılı sistemlerde böyle bir işlem olasıdır. Böylece beyin sınırlı bir informasyonu global hale getirebilmektedir (59).

## KAYNAKLAR

1. Goldman-Rakic P.: Topography of cognition: Parallel distributed networks in primate association cortex. *Annu Rev Neurosci* 11: 137-156, 1988.
2. Kandel E., Mason C.: Perception of Form and Motion. *Essentials of Neural Sciences*, 1st Ed., Ed: Kandel R.E., Schwartz H.J., Jessel M.T., USA, Appleton & Lange Company: 425-452, 1996.
3. Zeki S.: *A Vision of the Brain*, 1st Ed., USA, 1993, Blackwell Scientific Publications.
4. Kandel E.: Construction of the visual image. *Essentials of Neural Sciences*, 1st Ed., Ed: Kandel R.E., Schwartz H.J., Jessel M.T., USA, Appleton&Lange Company: 387-406, 1996.
5. Kolb B., Whishaw I.Q.: *Fundamentals of Human Neuropsychology*, 4th Ed., USA, W. H. Freeman and Company.
6. Lennie P., Fairchild M.D.: Ganglion Cell Pathways for rod vision. *Vision Res* 34(4): 477-482, 1994.
7. Schiller P.H., Malpeli J.G.: Functional specificity of lateral geniculate nucleus laminae of the rhesus monkey. *J Neurophysiol* 41(3): 788-797, 1978.
8. Shapley R.: Parallel retinocortical channels: X and Y and P and M. *Advances in Psychology* 86: 3-36, 1992.
9. Schiller P.H., Logothetis N.K.: The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system. *Trends Neurosci* 13(10): 392-399, 1990.
10. Goodale M.A., Milner A.D.: Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15(1): 20-25, 1992c.
11. Merigan W.H. and Maunsell J.H.R.: How parallel are the primate visual pathways? *Annu Rev Neurosci* 16: 369-402, 1993.
12. Milner A.D., Goodale M.A.: Visual pathways to perception and action. *Prog Brain Res* 95: 317-337, 1993.
13. Van Essen D.C., Anderson C.H., Felleman D.J.: Information processing in the primate visual system: An integrated systems perspective. *Science* 255:419-423, 1992.
14. Livingstone M., Hubel D.H.: Psychophysical Evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7(11): 3416-3468, 1987.
15. Livingstone M., Hubel D.: Segregation of form, color, movement, and depth: Anatomy, physiology, and perception. *Science* 240: 740-749, 1988.
16. Schiller P.H., Logothetis N.K., Charles E.R.: Functions of the color-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature* 343: 68-70, 1990.
17. Gegenfurtner K.R., Hawken M.J.: Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends Neurosci* 19(9): 394-401, 1996.
18. Weisstein N., Maguire W., Brannan J.R.: M and P pathways and the perception of figure and ground. *Advances Psychol* 86: 137-166, 1992.
19. Merigan W.H., Nealy T.A., Maunsell J.H.R.: Visual effects of lesions of cortical area V2 in macaques. *J Neurosci* 13(7): 3180-3191, 1993.
20. Zeki S.: The visual image in mind and brain. *Scientific American* September: 69-76, 1992.
21. Kaas J.H.: Do humans see what monkeys see? *Trends Neurosci* 15(1): 1-3, 1992.
22. Livingstone M., Hubel D.H.: Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *J Neurosci* 4(1): 309-356, 1984.
23. Livingstone M., Hubel D.H.: Connections between layer 4B of area 17 and the thick cytochrome oxidase stripes of area 18 in the squirrel monkey. *J Neurosci* 7(11): 3371-3377, 1987.
24. Tootell R.B.H.: Spatial Frequency organization in macaque striate cortex. *J Neurosci* 8(5): 1988.
25. Ts'o D.Y., Gilbert C.D.: The organization of chromatic and spatial interactions in the primate striate cortex. *J Neurosci* 8(5): 1712-1727, 1988.
26. Carpenter R.H.S.: *Neurophysiology*, 2nd Ed., England, 1990, Edward Arnold, Hodder and Stoughton Li. Sayfa: (a): 150-208; (b): 302-334.
27. Tamura H., Sato H., Katsuyama N., Hata Y., Tsumoto T.: Less segregated processing of visual information in V2 than in V1 of the monkey visual cortex. *Eur J Neurosci* 8: 300-309, 1996.
28. Gilbert C.D., Wiesel T.N.: Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci* 9(7): 2432-2442, 1989.
29. Zeki S., Watson J.D.G., Lueck C.J., Friston K.J., Kennard C., Frackowiak R.S.J.: A direct demonstration of functional specialization in human visual cortex. *J Neurosci* 11(3): 641-649, 1991.
30. Levitt J.B., Kiper D.C., Movshon J.A.: Receptive fields and functional architecture of macaque V2. *J Neurophysiol* 71(6): 2517-2542, 1994.
31. Humphreys G.W., Donnelly N., Riddoch M.J.: Expression is computed separately from facial identity, and it is computed separately for moving and static faces: Neuropsychological evidence. *Neuropsychologia* 31(2): 173-181, 1993.
32. Sakata H., Taira M., Kusunoki M., Murata A., Tanaka Y.: The parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends Neurosci* 20: 350-357, 1997.
33. Tootell R.B.H., Reppas J.B., Kwong K.K., Malach R., Born R.T., Brady T.J., Rosen B.R., Belliveau J.W.: Functional analysis of human MT and related visual cortical areas using magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 15(4): 3215-3230, 1995.
34. Tootell R.B.H., Dale A.M., Sereno M.I., Malach R.: New images from human visual cortex. *Trends Neurosci* 19: 481-489, 1996.

35. Felleman D.J., Xiao Y., McClendon E.: Modular organization of occipito-temporal pathways: Cortical connections between visual area 4 and visual area 2 and posterior inferotemporal ventral area in macaque monkeys. *J Neurosci* 17(9): 3185-3200, 1997.
36. Kobatake E., Tanaka K.: Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *J Neurophysiol* 71(3): 856-867, 1994.
37. Schiller P.H.: The effects of V4 and middle temporal (MT) area lesions on visual performance in the rhesus monkey. *Visual Neurosci* 10: 717-746, 1993.
38. Cheng K., Hasegawa T., Saleem K. S., Tanaka K.: Comparison of neural selectivity for stimulus speed, length, and contrast in the prestriate visual cortical areas V4 and MT of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 71(6): 2269-2280, 1994.
39. Ferrera V.P., Rudolph K.K., Maunsell J.H.R.: Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. *J Neurosci* 14(10): 6171-6186, 1994.
40. Maunsell J.H.R., Nealey T. A., DePriest D.D.: Magnocellular and parvocellular contributions to responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *J Neurosci* 10(10): 3323-3334, 1990.
41. Girard F., Salin P.A., Bullier J.: Response selectivity neurons in area MT of the macaque monkey during reversible inactivation of area V1. *J Neurophysiol* 67(6): 1437-1446, 1992.
42. Groh J.M., Born R.T., Newsome W.T.: How is a sensory map read out? Effects of microstimulation in visual area MT on saccades and smooth pursuit eye movements. *J Neurosci* 17(11): 4312-4330, 1997.
43. Baizer J.S., Ungerleider L.G., Desimone R.: Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *J Neurosci* 11(1): 168-190, 1991.
44. Miyashita Y.: Inferior temporal cortex: Where visual perception meets memory. *Annu Rev Neurosci* 16: 245-263, 1993.
45. Fujita I., Tanaka K., Ito M., Cheng K.: Columns for visual features of objects in monkey inferotemporal cortex. *Nature* 360: 343-346, 1992.
46. Tanaka K., Saito H.A., Fukado Y., Moriya M.: Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 66(1): 170-189, 1991.
47. Hasselmo M.E., Rolls E.T., Baylis G.C., Nalwa V.: Object-centered encoding by face-selective neurons in the superior temporal sulcus of the monkey. *Exp Brain Res* 75: 417-429, 1989.
48. Gochin P.M., Colombo M., Dorfman G.A., Gerstein G.L., Gross C.G.: Neural ensemble coding in inferior temporal cortex. *J Neurophysiol* 71(6): 2325-2337, 1994.
49. Nakamura K., Matsumoto K., Mikami A., Kubota K.: Visual response properties of single neurons in the temporal pole of behaving monkeys. *J Neurophysiol* 71(3): 1206-1221, 1994.
50. Miyashita Y., Date A., Okuno H.: Configurational encoding of complex visual forms by single neurons of monkey temporal cortex. *Neuropsychologia* 31(10): 1119-1131, 1993.
51. Andersen R.A.: Visual and eye movement functions of the posterior parietal cortex. *Annu Rev Neurosci* 12: 377-403, 1989.
52. Ferrera V.P., Nealey T.A., Maunsell J.H.R.: Responses in macaque visual area V4 following inactivation of the parvocellular and magnocellular LGN pathways. *J Neurosci* 14(4): 2080-2088, 1994.
53. Ferrera V.P., Nealey T.A., Maunsell J.H.R.: Mixed parvocellular and magnocellular geniculate signals in visual area V4. *Nature* 358: 756-758, 1992.
54. Connor C.E., Preddie D.C., Gallant J.L., Van Essen D.C.: Spatial attention effects in macaque area V4. *J Neurosci* 17(9): 3201-3214, 1997.
55. Kraut M., Hart J., Soher B.J., Gordon B.: Object shape processing in the visual system evaluated using functional MRI. *Neurology* 48: 1416-1420, 1997.
56. Singer W.: Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning. *Annu Rev Physiol* 55: 349-374, 1993.
57. Aurell C.G.: Man's triune conscious mind: Part III. Perceptual and Motor Skills 81: 463-466, 1995.
58. Treisman A, Gormican S.: Feature analysis in early vision: Evidence from search asymmetries. *Psychol Rev* 95(1): 15-48, 1988.
59. Williams D.: Cooperative parallel processing in depth, motion and texture perception. *Advances in Psychology* 86: 167-225, 1992.
60. Lee B.B.: Receptive field structure in the primate retina. *Vision Res* 36(5): 631-644, 1996.