

# Visuelle Informationsverarbeitung im Gehirn

**Karl R. Gegenfurtner, Sebastian Walter und Doris I. Braun**

**Abteilung Allgemeine Psychologie, Justus-Liebig-Universität  
Otto-Behagel-Str. 10F, 35394 Gießen**

**Tel.: 0641/9926100**

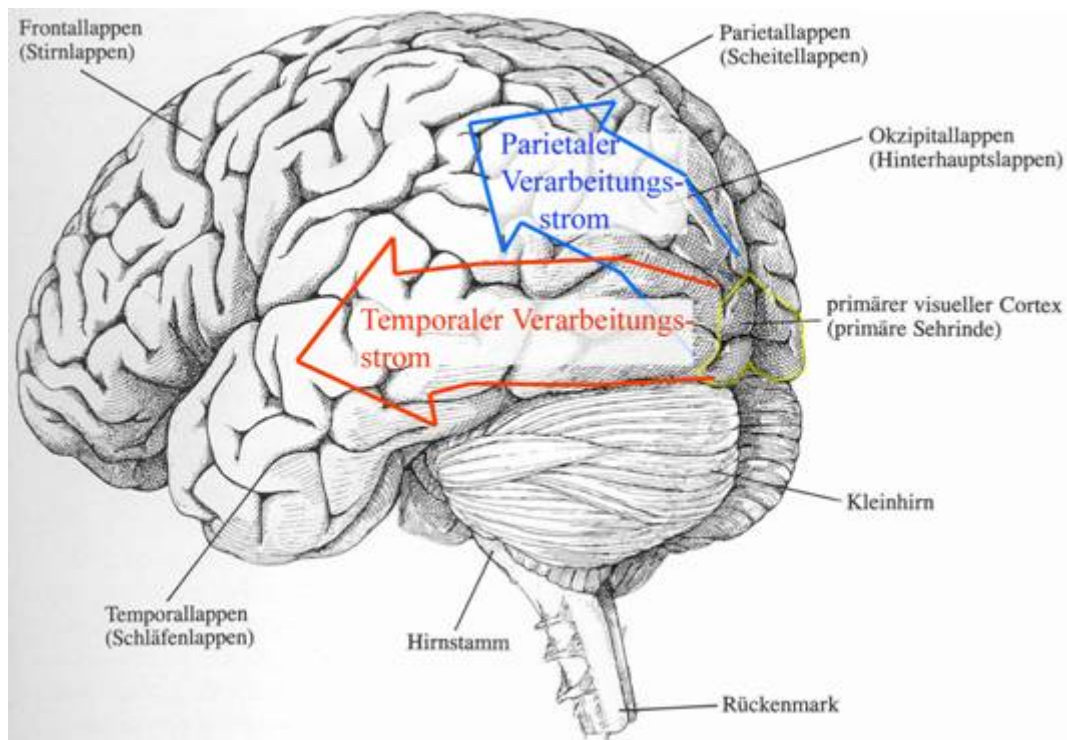
**Fax: 0641/9926119**

**Email: [gegenfurtner@uni-giessen.de](mailto:gegenfurtner@uni-giessen.de)**

## Überblick

Die besondere Bedeutung der visuellen Wahrnehmung für Menschen und andere Primaten kann man an der Größe und der Anzahl der an der Bildanalyse beteiligten Gehirnareale ablesen. Neben der primären Sehrinde (V1), die etwa 15% der gesamten Großhirnrinde ausmacht, wurden bisher mehr als 30 verschiedene visuelle Areale beschrieben. Insgesamt sind etwa 60% der Großhirnrinde an der Wahrnehmung, Interpretation und Reaktion auf visuelle Reize beteiligt.

Analysiert man die Informationsverarbeitung des visuellen Systems auf der Ebene einzelner Neurone, stellt man fest, dass die Eingangsrezeptoren in der Netzhaut (Retina) des Auges die im visuellen Reiz enthaltene Information zerlegen, abstrahieren und in geordneter Form an die nächste Verarbeitungsstufe weiterleiten. Von der primären Sehrinde im Hinterhauptslappen (Okzipitalkortex) ausgehend scheint die kortikale Verarbeitung visueller Information über zwei Hauptpfade zu verlaufen, einem dorsalen parietalen Pfad, der zum Scheitellappen (Parietalkortex) verläuft und einem ventralen temporalen Pfad, der zum unteren Schläfenlappen (Temporalkortex) zieht (siehe Abb. 1). Während der parietale Verarbeitungsstrom der Steuerung von Handlungen bzw. der Bewegungs- und Positionswahrnehmung (daher auch „Wo-Strom“ genannt) dient, ist der temporale Strom für das Erkennen von Objekten bzw. für die Farb-, Muster- und Formwahrnehmung (daher auch „Was-Strom“ genannt) von besonderer Bedeutung (Goodale & Milner, 1992; Ungerleider & Mishkin, 1982). Die Grundlage für die funktionelle Unterteilung des visuellen Kortex in zwei Hauptverarbeitungsströme bilden psychophysische und klinische Untersuchungen an Menschen und physiologische (Einzelzelleableitungen und Läsionsstudien) und anatomische Experimente an Affen.



*Abb. 1: Das menschliche Gehirn von der Seite betrachtet. Ausgehend von der primären Sehinde (gelb umrandet) werden bei der kortikalen Informationsverarbeitung zwei Hauptströme unterschiedlicher Funktion unterschieden: ein temporaler Verarbeitungsstrom (rot), welcher zum Schläfenlappen zieht und wichtig für die Objekterkennung ist und ein parietaler Verarbeitungsstrom (blau), welcher zum Scheitel- oder Parietallappen zieht und für die Objektlokalisierung und Bewegungswahrnehmung wichtig ist.*

Gegenwärtig ist nur unser Wissen über die ersten Stufen der visuellen Verarbeitung ausgehend von der Retina bis zur primären Sehinde, V1, relativ groß. So wissen wir zum Beispiel wie die visuelle Information in V1 verteilt wird und welche Eigenschaften die Neurone in den einzelnen Schichten von V1 besitzen. Von den sich anschließenden höheren sekundären und tertiären Verarbeitungsebenen ist zwar bekannt, auf welche visuellen Reize, wie zum Beispiel Hände, Gesichter oder Bewegungsmuster, einzelne Neurone maximal antworten, aber wie es zu dieser erstaunlichen Selektivität kommt, ist weitgehend unklar. Im Folgenden sollen zunächst die ersten Stufen der Bildanalyse dargestellt werden.

Drei Prinzipien der visuellen Informationsverarbeitung sind besonders hervorzuheben: 1. Die retinotopische Organisation: Das visuelle System zeichnet sich bei der Repräsentation des Gesichtsfeldes durch eine große räumliche Ordnung aus. Diese Ordnung kann von den Eingangsrezeptoren im Auge bis in die höheren Ebenen im Gehirn verfolgt werden, auch wenn durch die Konvergenz der Eingangssignale die Kartierung des visuellen Raumes immer gröber wird. 2. Die Modularität: Neurone, die für bestimmte Eigenschaften visueller Reize empfindlich sind, bilden funktionale Netzwerke oder Säulensysteme. Diese einzelnen Netzwerke bzw. Säulensysteme unterscheiden sich von anderen durch ihre Eingangssignale, ihr Antwortverhalten und ihre Verschaltungen. 3. Spezialisierung: Entlang der Verarbeitungsbahnen nimmt die Spezialisierung auf bestimmte Aspekte der Bildanalyse, d. h. die Komplexität der visuellen Reize, die eine maximale neuronale Antwort hervorrufen können, zu. Während Neurone der primären Sehinde kleine Liniensegmente einer bestimmten Orientierung an einem bestimmten Ort im Gesichtsfeld als Reiz bevorzugen, antworten bestimmte Neurone im unteren Temporallappen nur auf Gesichter, und zwar relativ unabhängig von ihrer Position. In den höheren Verarbeitungsebenen wird das Antwortverhalten auf einen Reiz auch durch andere Faktoren wie Aufmerksamkeit, Gedächtnis oder mit dem Reiz verbundene Handlungen beeinflusst.

## Die Landkarte im Auge - Retinotopie

In der Retina wird eine Ganglienzelle immer von denselben Photorezeptoren erregt, die auf Reize in einem bestimmten Bereich des visuellen Feldes reagieren. Dieser Bereich des Gesichtsfeldes, in dem visuelle Reize eine neuronale Antwort hervorrufen, lässt sich relativ genau bestimmen oder kartieren und wird als das rezeptive Feld des Neurons bezeichnet. Nebeneinander liegende retinale Ganglienzellen besitzen benachbarte und auch überlappende rezeptive Felder und projizieren zu benachbarten Neuronen der nächst höheren Stufe. Diese räumliche Ordnung bleibt von der Rezeptorebene in der Retina bis in die höheren Verarbeitungsebenen im Kortex (neuronale topographische Karten) weitgehend erhalten, auch wenn die rezeptiven Felder von Stufe zu Stufe zunehmend größer werden.

Fast alle (90%) der retinalen Ganglienzellen projizieren zum im Thalamus liegenden seitlichen Kniehöcker, dem Corpus geniculatum laterale (Genikulatum), der wichtigsten subkortikale Schaltstation zwischen Retina und Kortex. Das Geniculatum besteht aus sechs übereinanderliegenden Zellkörperschichten, zwei Schichten (Schicht 1 & 2) mit relativ großen (magno-) Neuronen und 4 Schichten (Schicht 3-6) mit kleinen (parvo-) Neuronen. Durch die Überkreuzung der Retinafasern der nasalen Retinahälften erhält jedes Geniculatum seine Eingänge von den Ganglienzellen, die auf Reize in der gegenüberliegenden Gesichtsfeldhälfte antworten (siehe Abb. 2). So erhält beispielsweise das linke Geniculatum seine Eingänge aus der linken Retinahälfte jedes Auges, die temporale Hälfte des linken ipsilateralen Auges und die nasale Hälfte des rechten kontralateralen Auges. Im Geniculatum kommt es aber zu keiner Vermischung der Ganglienfasern, denn jede Schicht erhält ihre Eingangssignale nur von einem Auge. Die Fasern der nasalen Retinahälfte des jeweils gegenüber liegenden (kontralateralen) Auges enden in den Schichten 1, 4 und 6, die der temporalen Retinahälfte des ipsilateralen Auges enden in den Schichten 2, 3 und 5. Die Information beider Augen wird erst später in V1 zusammengeschaltet. Durch den Erhalt der räumlichen Anordnung der retinalen Ganglienzellen bei der Projektion sind auch die Geniculatumschichten retinotop organisiert. Die sechs Schichten sind also so angeordnet, dass die sechs neuronalen Karten der kontralateralen Gesichtsfeldhälfte genau übereinanderliegen, und sich daher auch die Zentren der rezeptiven Felder von vertikal übereinander liegenden Neuronen aller Schichten an derselben Stelle befinden. Das Geniculatum dient nicht nur als Durchgangsstation für die Eingangssignale vom Auge zum primären visuellen Kortex, sondern es erhält auch zahlreiche Eingänge aus dem Kortex oder vom Hirnstamm. Vermutlich kann der retinale Informationsstrom in Geniculatum reguliert werden, indem beispielsweise ein bestimmter Reiz über Feedbackverbindungen verstärkt wird.

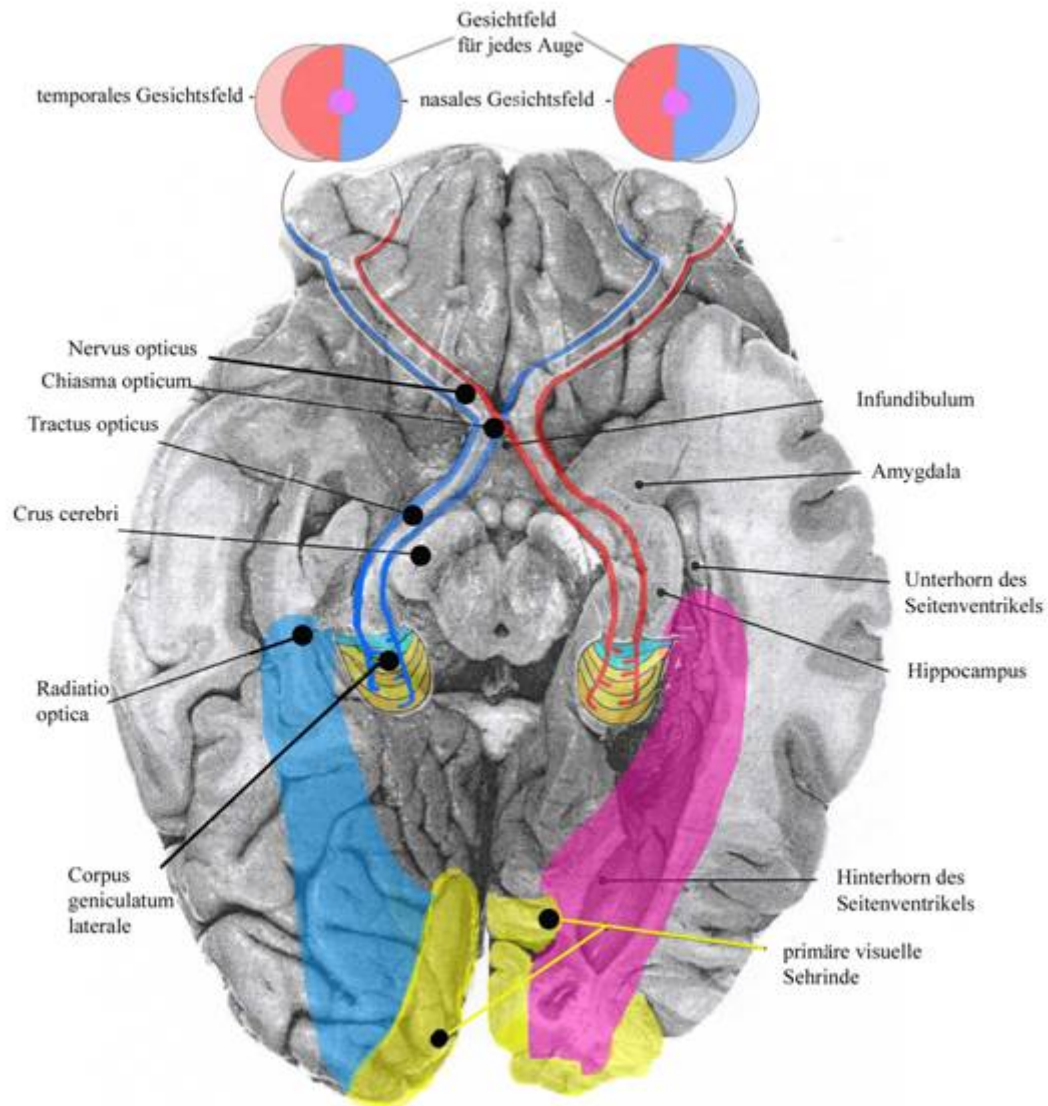
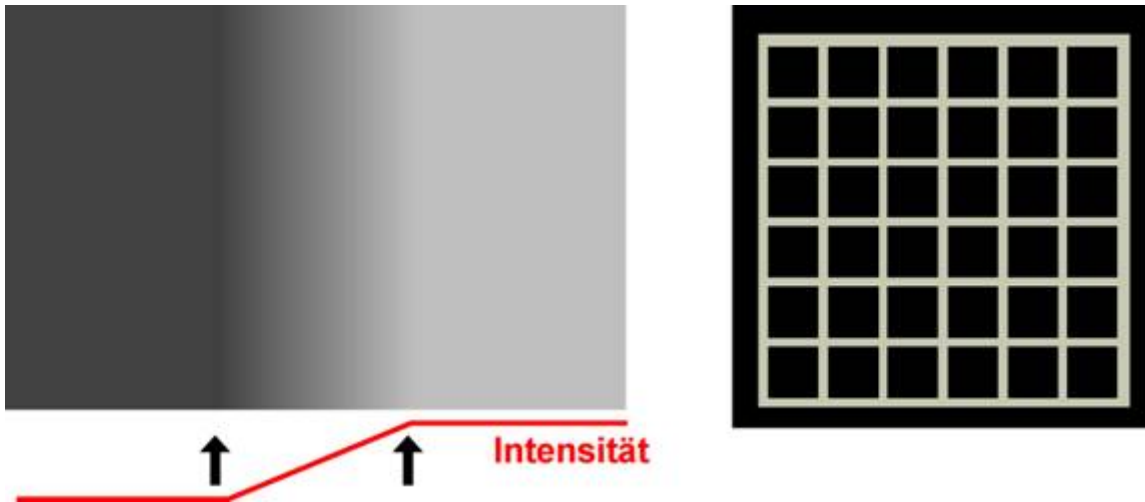


Abb.2: Schematische und anatomische Ansicht von unten auf das menschliche visuelle System. Auf der rechten Seite ist ein Horizontalschnitt gezeigt, welcher durch den Seitenventrikel verläuft. Die Farben der Retinahälften und der Gesichtsfeldhälften repräsentieren die Projektion. Licht aus dem Zentrum des Gesichtsfeldes (lila) fällt auf die Fovea, der dunkelrot und dunkelblau eingezeichnete Bereich des Gesichtsfeldes wird binokular abgebildet. Die Axone der über 1 Mill. Ganglienzellen jedes Auges bilden den Sehnerv (Nervus opticus). Die Nervenfasern der nasalen Retinahälfte beider Augen ziehen zur gegenüberliegenden Hirnhälfte und kreuzen sich im sogenannten Chiasma opticum, während die Fasern der temporalen Retinahälften ungekreuzt bleiben. Über 90% der Sehnervenfasern ziehen zu den sechs verschiedenen Schichten des Corpus geniculatum laterale und von dort als Sehstrahlung (Radiatio optica) in den primären visuellen Kortex. Durch das Chiasma gelangen die Signale des linken (bzw. rechten) Gesichtsfeldes (in rot eingezeichnet) in die rechte (bzw. linke) Hirnhälfte.

## Funktionale Netzwerke und Säulensysteme -Modularität

Retinale Ganglienzellen besitzen kleine kreisförmige rezeptive Felder, die eine antagonistisch verschaltete Zentrum-Umfeld-Organisation aufweisen. Man unterscheidet zwei Typen: Etwa die Hälfte der Ganglienzellen sind On-Zentrum-Ganglienzellen, die durch einen auf ihr Zentrum fallenden Lichtreiz erregt und durch Beleuchtung ihres ringförmigen Umfelds gehemmt werden. Die andere Hälfte sind Off-Zentrum-Ganglienzellen, welche durch einen zentralen Lichtreiz gehemmt und eine reine Umfeldbeleuchtung erregt werden. Wird hingegen das gesamte rezeptive Feld beider Ganglienzelltypen gleichmäßig beleuchtet, antworten sie nur schwach. In der Fovea, der Stelle schärfsten Sehens, beträgt der Durchmesser der

Feldzentren nur einige Bogenminuten, in der Peripherie dagegen bis zu 3-5 Grad. Die antagonistische Verschaltung zwischen einem erregenden Zentrum und einem hemmenden Umfeld bedingt die hohe Empfindlichkeit der Ganglienzellen für örtliche Kontrastveränderungen. Werden Ganglienzellen zum Beispiel schwarz-weiße Muster dargeboten, führt die gleichzeitige Hemmung und Erregung von Zentrum und Umfeld entlang der kontrastreichen Musterkanten zu Zellantworten, die zu einer Verstärkung der Helligkeitsunterschiede (Mach-Bänder) und auch Täuschungen (Hermanngitter) in der Wahrnehmung führen können. Dies wird in Abb. 3 verdeutlicht.



*Abb. 3: Mach-Bänder und Hermann-Gitter. In der linken Abbildung wird ein rampenförmiger Intensitätsverlauf dargestellt. An den Enden der Rampe kommt es zur Wahrnehmung von dunklen und hellen Bändern, die im physikalischen Reiz nicht vorhanden sind. Rechts ist ein gleichförmig graues Gitter dargestellt. Die Kreuzungspunkte werden deutlich dunkler wahrgenommen. Beide Phänomene lassen sich durch wechselseitige Hemmprozesse in retinalen Ganglienzellen erklären.*

Neben den parallel verlaufenden On- und Off-Zentrumsbahnen gibt es noch weitere funktionale Unterteilungen bei der visuellen Informationsverarbeitung. In der Retina existieren 12-15 verschiedene Typen von Ganglienzellen, die sich äußerlich beispielsweise durch ihre Größe und die Verzweigungsmuster ihrer Fortsätze (Dendriten) unterscheiden lassen. Die wichtigsten Ganglienzelltypen sind kleine, sogenannte parvozelluläre oder P-Zellen (auch Zwergzellen) und große, sogenannte magnozellanuläre oder M-Zellen (auch Schirmzellen). Die P-Zellen besitzen eine hohe räumliche Dichte und kleine Dendritenbäume. Daher ermöglichen sie ein hohes Auflösungsvermögen (Sehschärfe). Bei Primaten sind P-Zellen farbeempfindlich, da die Eingangssignale der drei für unterschiedliche Wellenlängenbereiche empfindlichen Photorezeptoren, den Zapfen, getrennt verarbeitet werden. In der Retina werden aus den Signalen der drei Zapfen drei Gegenfarbsignale, welche den sogenannten rot-grünen, blau-gelben, und schwarz-weißen Farbmechanismus bilden. Auch hier antworten Zentrum und ringförmiges Umfeld der rezeptiven Felder in antagonistischer Weise: Ist zum Beispiel eine Ganglienzelle besonders durch zentral dargebotenes langwelliges („rotes“) Licht erregbar, wird sie durch zentrales mittelwelliges („grünes“) Licht gehemmt. Bei Beleuchtung des Umfeldes reagiert die Zelle positiv auf die Gegenfarbe des Zentrums (Grün) und negativ auf die Zentrumsfarbe (Rot). Die Gegenfarbsignale werden anschließend mehr oder weniger unverändert zum Genuculatum weitergeleitet. Die genauen Verschaltungen der retinalen Neurone, die der Kodierung spektraler Information in Gegenfarben zugrunde liegen, wird noch erforscht (Wässle & Boycott, 1991), während die neuronalen Signale vom Genuculatum zu V1 genauestens bekannt sind (Derrington, Krauskopf & Lennie, 1984). Die Farben, die diese Neurone im Genuculatum jeweils optimal stimulieren, werden oftmals auch als „kardinale“ Farben bezeichnet.

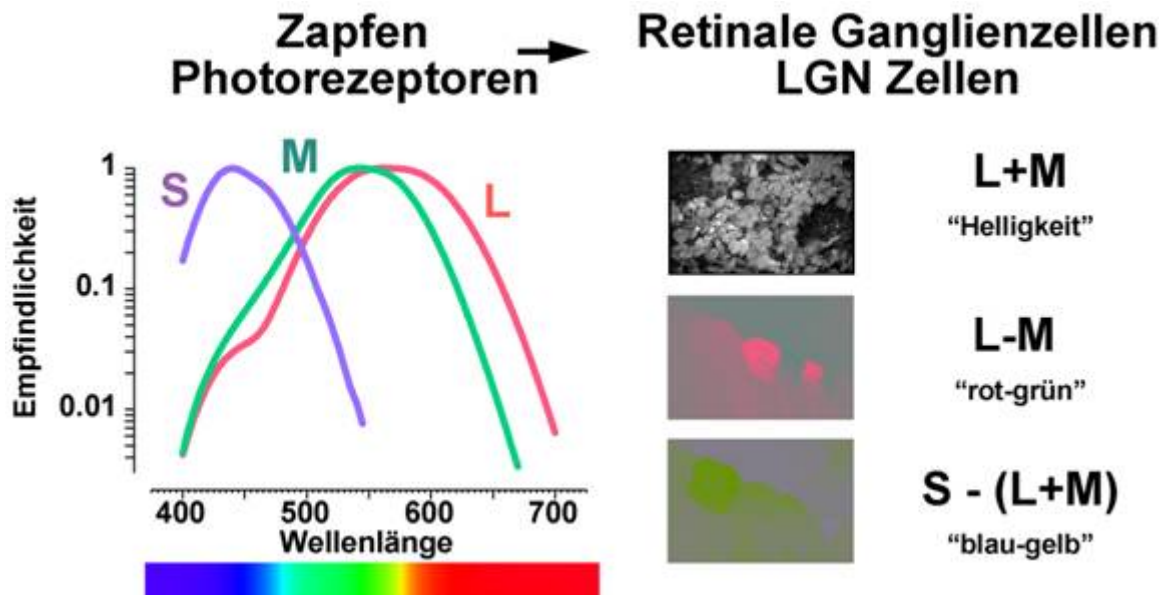


Abb. 4: Transformation der Zapfensignale in Gegenfarbkoordinaten. Links sind die Absorptionsspektren der drei Zapfentypen dargestellt, rechts daneben die Erscheinungsweise von "kardinalen" Reizen, die jeweils nur einen der anschliessenden Gegenfarbmechanismen stimulieren.

Im Gegensatz zu den P-Zellen zeigen die M-Zellen keine Farbempfindlichkeit, da bei ihnen die Eingangssignale der Zapfen nicht voneinander getrennt werden. M-Zellen weisen eine größere Lichtempfindlichkeit und durch weit verzweigte Dendritenbäume auch größere rezeptive Felder auf. Anders als P-Zellen, die während der gesamten Reizdauer erregt bleiben, signalisieren M-Zellen nur kurzfristige Veränderungen eines Lichtreizes und antworten daher nicht auf Dauerbeleuchtung.

In Abhängigkeit des Auges (siehe oben) und des Ganglienzelltyps projizieren die Ganglienzellfasern in eine der sechs Zellkorperschichten des Genuculatum: P-Ganglienzellen sind mit den Neuronen der parvozellulären Schichten (Schicht 3-6) verbunden und M-Ganglienzellen mit den magnozellularen Neuronen der beiden ersten Schichten (Schicht 1 & 2). Da die Eingangssignale der Genuculatumneurone jeweils von nur wenigen Ganglienzellen stammen und die Information nur geringfügig verändert wird, ähnelt ihr Antwortverhalten dem der Ganglienzellen. So weisen die Neurone im Genuculatum ebenfalls kreissymmetrische rezeptive Felder mit einer antagonistischen Zentrum-Umfeld-Organisation und eine Dichotomie von On- und Off-Zentrum-Zellen auf.

Die Funktionen der Magno- und Parvo-Schichten des Genuculatum werden deutlich, wenn man das Verhalten von Affen nach einer gezielten Schädigung der Magno- bzw. Parvo-Schichten untersucht (Schiller, Logothetis & Charles, 1990). Nach einer Magnoschichtzerstörung zeigten Affen deutliche Einschränkungen des Bewegungssehens, während Affen nach Parvoschichtläsionen eine gestörte Farb-, Struktur-, und Tiefenwahrnehmung zeigten.

Die 1,5 Mill. Axone der Genuculatumneurone projizieren als Sehstrahlung in unterschiedliche Bereiche der Eingangsschicht des primären visuellen Kortex. Während die Projektionen der Magnoschichten vermutlich vor allem zum dorsalen kortikalen „Wo-Pfad“ beitragen, bilden die Projektionen der Parvoschichten die Grundlage des ventralen kortikalen „Was-Pfades“. Die Interaktion beider Systeme bei der kortikalen Informationsverarbeitung ist hierbei aber eher die Regel als die Ausnahme.

## Die Betonung auf die Fovea - Foveasierung

Fixieren wir ein Objekt, so wird es im Zentrum der Retina, in der Fovea centralis abgebildet. Die Fovea nimmt circa 2 Grad des Gesichtsfelds ein. In der Fovea ist die Sehschärfe am größten, da in diesem Netzhautbereich die Dichte der Photorezeptoren am größten ist. Nur hier ist höchstauflösendes Detailsehen, wie es zum Beispiel zum Lesen dieses Textes nötig ist, möglich. So gibt es in der Fovea etwa 50 000 Ganglienzellen pro Quadratmillimeter und nur 1000 in der Peripherie. Außerdem ist hier, im Unterschied zu den übrigen Netzhautbereichen, eine 1:1 Verschaltung von Photorezeptoren und Ganglienzellen realisiert. Da nur wenige Ganglienzellen auf ein Neuron im Geniculatum projizieren, wird die Fovea, die nur 0,01 Prozent der gesamten Netzhaut einnimmt, und ihre direkte Umgebung durch etwa die Hälfte der Neuronenmasse im Geniculatum repräsentiert. Auch im primären visuellen Kortex bleibt dieses Verhältnis bestehen: So repräsentieren die Hälfte der Neuronen in V1 die Fovea und direkt angrenzende Regionen. Neuere Untersuchungen legen nahe, dass die vergrößerte Repräsentation der Fovea im Kortex nicht nur durch die hohe foveale Ganglienzelldichte pro Flächeneinheit bedingt ist, sondern dass dem fovealen Input zusätzlicher Raum zugewiesen wird. So beansprucht eine Ganglienzelle nahe der Fovea 3-6 mal soviel Kortexgewebe wie eine Ganglienzelle der Netzhautperipherie. Das Maximum der zur Verfügung stehenden Verarbeitungskapazität wird auf den relativ kleinen Ausschnitt in der Mitte des Gesichtsfelds konzentriert. So ist trotz begrenzter Ressourcen einerseits ein großes Gesichtsfeld (horizontal ca. 180°) und andererseits ein präzises Erkennen von Details möglich.

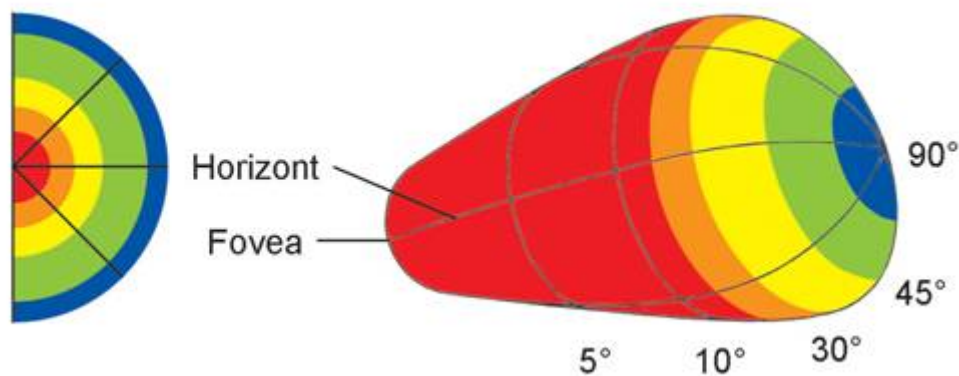


Abb. 5: Foveale Repräsentation im visuellen Kortex. Obwohl die Fovea im Gesichtsfeld (links) nur einen kleinen Bereich von ca. 2 Grad einnimmt, beansprucht sie einen großen Teil der Neurone im Kortex (rechts).

## Der primäre visuelle Kortex – V1

1959 untersuchten David Hubel und Torsten Wiesel, die 1981 für ihre Arbeit den Nobelpreis erhielten, das Antwortverhalten von Neuronen in V1 auf visuelle Reize (Hubel & Wiesel, 1959). Anders als die Neurone in der Retina oder im Geniculatum, antworteten V1-Neurone nur schwach oder gar nicht auf punktförmige Lichtreize, aber sehr heftig auf kurze Lichtstreifen. Je nach Art des visuellen Reizes, der die größte Antwort hervorrief, unterschieden sie 3 Neuronentypen: 1. Einfache Zellen antworten auf Lichtstreifen oder Balken einer bestimmten Orientierung. Die länglichen rezeptiven Felder der einfachen Kortexzellen sind ebenfalls in eine erregende und eine hemmende Zone unterteilt, welche aber nebeneinander liegen und in einer bestimmten Richtung orientiert sind (Abb. 6). Entsprechend erfolgt die stärkste Antwort, wenn ein streifenförmiger Reiz in derselben Orientierung und Breite wie die erregende Zone der Zelle dargeboten wird. Die selektive Empfindlichkeit für die Orientierung eines Reizes ergibt sich aus einem Vergleich der Antworten der Zelle bei unterschiedlichen Orientierungen des Reizes (Orientierungs-Tuningkurve). 2.

Komplexe Zellen zeigen in ihren rezeptiven Feldern keine deutliche Unterteilung in erregende und hemmende Bereiche. Sie antworten ebenfalls selektiv auf die Orientierung streifenförmiger Reize, wobei aber die genaue Position des Reizes innerhalb des rezeptiven Feldes keine Rolle spielt. Sie zeigen darüber hinaus eine Bevorzugung einer bestimmten Bewegungsrichtung. 3. Endinhibierte, oder hyperkomplexe Zellen antworten auf Streifen, Ecken oder Winkel einer bestimmten Länge, die sich in einer bestimmten Richtung über ihr rezeptives Feld bewegen.

Während Zellen in der Eingangsschicht (der Schicht 4C) von V1 konzentrische rezeptive Felder besitzen, weisen die einfachen Zellen direkt über und unter der Schicht 4C längliche rezeptive Felder mit Orientierungsachsen auf. Nach Hubel und Wiesel (1962) entstehen diese länglichen erregenden und hemmenden Zonen der rezeptiven Felder einfacher Zellen durch die Konvergenz von mehreren konzentrisch organisierten Zellen (siehe Abb. 6). Auch die Eigenschaften der rezeptiven Felder komplexer Zellen lassen sich durch konvergente erregende Eingänge einfacher Zellen mit gleich aufgebauten rezeptiven Feldern erklären.

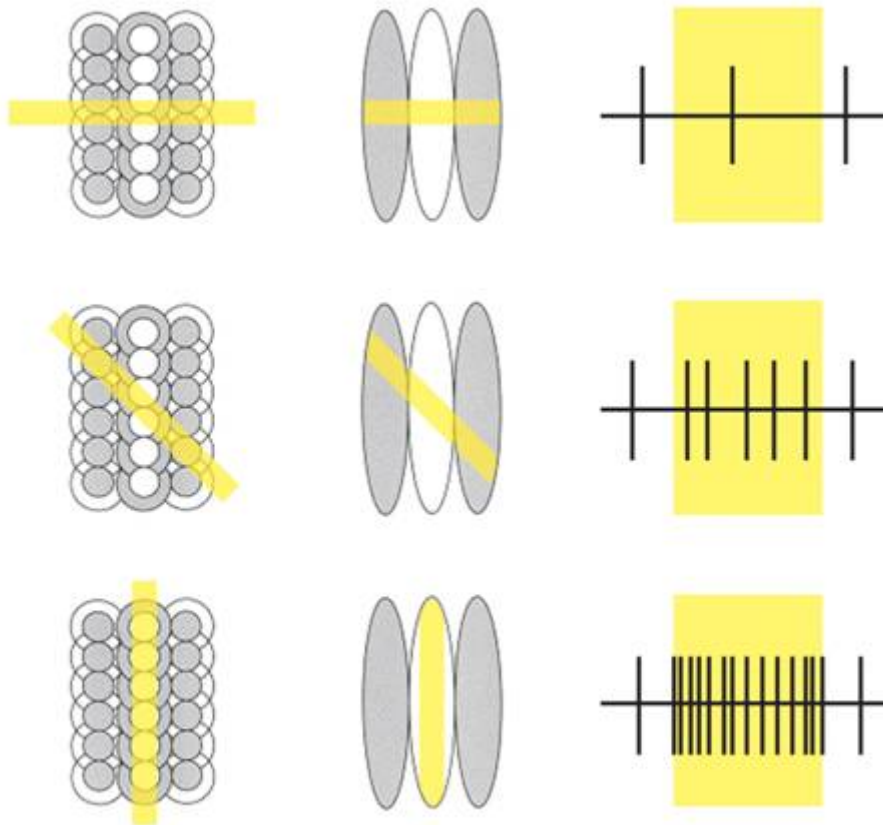


Abb. 6: Orientierungsempfindlichkeit von Neuronen in V1. In der Mitte das rezeptive Feld des Neurons. Links ist dargestellt, wie sich das rezeptive Feld aus einfacheren rezeptiven Feldern zusammensetzt. Rechts ist die Antwort der Zelle auf visuelle Reize unterschiedlicher Orientierung dargestellt. Jeder vertikale Strich entspricht einem Aktionspotential. Das Neuron reagiert am besten auf vertikale Balken.

Mit Hilfe von senkrecht in den Kortex eingeführten Mikroelektroden wurde festgestellt, dass die Zentren der rezeptiven Felder von übereinander liegenden Neuronen sich an derselben Position im Gesichtsfeld befinden und dass diese Neurone auch dieselbe Reizorientierung bevorzugten. Untersucht man die Orientierungspräferenz der Neurone tangential zur Kortexoberfläche, ändert sich die bevorzugte Reizorientierung in kontinuierlichen Schritten. Jede Orientierungssäule ist etwa 30-100 mm breit.



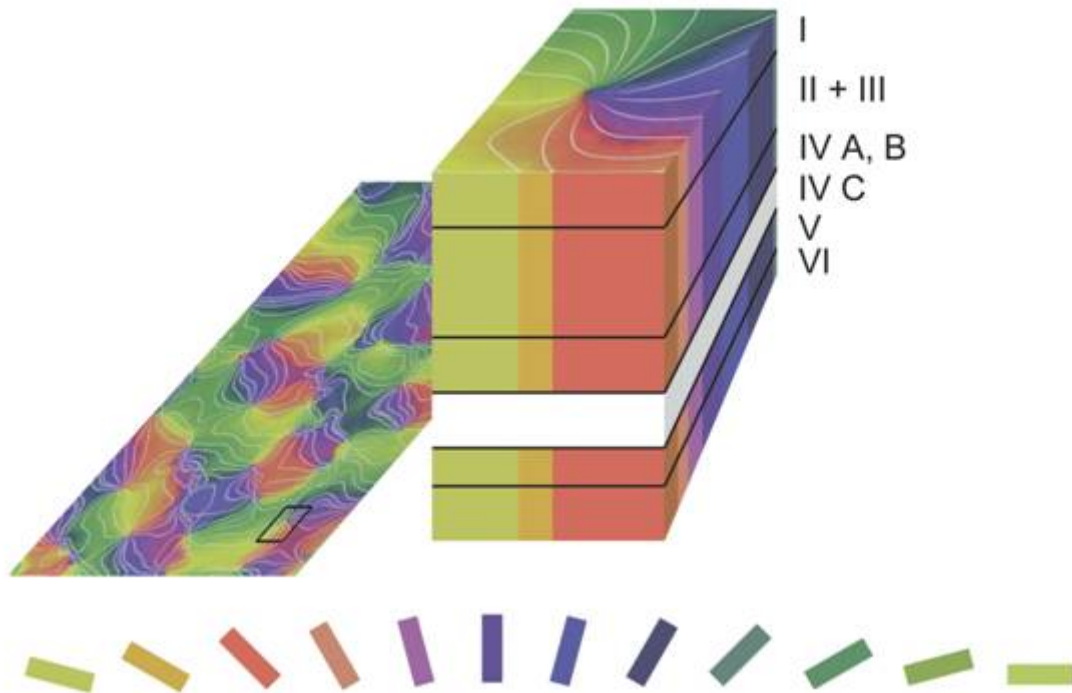


Abb. 7: Orientierungsempfindlichkeit in V1. Neurone mit ähnlichen Orientierungspräferenzen liegen in V1 nahe beisammen. Die Farben kodieren unterschiedliche bevorzugte Orientierungen. Diese sind wie in einem Windrad angeordnet und ziehen sich durch alle Schichten von V1, mit Ausnahme von Schicht IVC, in der die Signale aus dem Geniculatum ankommen.

Mit Hilfe eines optischen bildgebenden Verfahrens, bei dem ein direktes Abbild der Aktivität der Neurone an der Kortexoberfläche erstellt wird (Bonhoeffer & Grinvald, 1991), konnte für V1 eine regelmäßige windmühlenartige Anordnung der Orientierungssäulen um ein in der Mitte liegendes Zentrum nachgewiesen werden. In jedem Windrad („pinwheel“) kommt jede Orientierungssäule nur einmal vor. Neben den Orientierungssäulen wurden auch noch sogenannte Augendominanzsäulen festgestellt. So zeigen etwa die Hälfte der Neurone einer Positionssäule bei der Reizdarbietung eine deutliche Präferenz für das linke oder rechte Auge.

Der visuelle Kortex scheint also aus Säulensystemen zu bestehen, welche durch folgende drei Merkmale bestimmt sind: 1. Nach der Position des rezeptiven Feldes. Alle Neurone einer etwa 1 Quadratmillimeter großen Positionssäule erhalten ihren Input von derselben Retinastelle. 2. Nach der Augendominanz. Innerhalb einer Positionssäule gibt es für jedes Auge eine Augendominanzsäule. Die Säulen des rechten und linken Auges alternieren regelmäßig entlang der Positionssäulen. 3. Nach der Orientierung. Jede Augendominanzsäule enthält einen vollständigen Satz von Orientierungssäulen, deren Neurone auf das gesamte Orientierungsspektrum von 360 Grad reagieren. Eine Positionssäule bestehend aus den zwei Augendominanzsäulen und zahlreichen Orientierungssäulen wird auch als Hyperkolumne bezeichnet. Die Oberfläche des primären visuellen Kortex besteht also aus regelmäßig angeordneten Hyperkolumnen, die als elementare Verarbeitungsmodulare zur Analyse der Orientierung und Länge von Linien- und Kantensegmenten eines bestimmten Retinabereiches die notwendige Voraussetzung zur Formanalyse darstellen.

## Verarbeitung von Farbe & Form

Wenig Konsensus herrscht derzeit über die kortikale Verarbeitung der Farbinformation. Lange Zeit war besonders die Theorie der parallelen kortikalen Verarbeitung populär, nach der die Farbinformation

getrennt von anderen visuellen Reizattributen wie Form oder Bewegung verarbeitet wird. Anatomisch und physiologisch ist laut dieser Theorie die Repräsentation der Farbinformation in V1 auf fleckenartige Bereiche in den obersten Schichten der primären Sehrinde, die sogenannten „Blobs“ beschränkt, während Form- und Bewegungsinformationen außerhalb der „Blobs“ in den sogenannten „Interblobs“ bzw. in tieferen Schichten von V1 repräsentiert sind.

In den „Blobs“ überwiegen Neurone mit konzentrisch organisierten rezeptiven Feldern, welche nicht selektiv auf die Orientierung oder Bewegungsrichtung visueller Reize reagieren aber deutliche Farbpräferenzen aufweisen (Livingstone & Hubel, 1984). Nach der überwiegenden Farbpräferenz der in den Blobs enthaltenen Neurone werden diese in „blau-gelbe“ und „rot-grüne“ unterteilt. Darüber hinaus gibt es in V1 (anders als im Genuculatum) auch Neurone, die nicht Farben um die zwei kardinalen Farbrichtungen bevorzugen, sondern besonders auf bestimmte „Mischfarben“ wie zum Beispiel Orange ansprechen. Dies trifft auch für Neurone in den sekundären Kortexarealen V2 und V3 zu.

Auch für das sich an V1 anschließende visuelle Areal V2 wurde bisher davon ausgegangen, dass die Farbinformation vorwiegend in ganz bestimmten streifenförmigen Bereichen, den sogenannten „dünnen Streifen“, verarbeitet wird, während sich die Verarbeitung von Bewegungsinformationen vor allem auf die „dicken Streifen“ und von Forminformationen auf die „blassen Streifen“ konzentriert. Neuere Ergebnisse physiologischer und psychophysischer Untersuchungen zeigen, dass Neurone in V2 nicht nur auf eines der Reizattribute wie Farbe, Form und Bewegung ansprechen und farbsensitive Neurone in V2 nicht nur auf die dünnen Streifen beschränkt sind (Gegenfurtner, Kiper & Fenstermaker, 1996). Das bedeutet, dass visuelle Reizattribute kombiniert verarbeitet werden und daher keine strikte Aufteilung der visuellen Information in parallele Verarbeitungsbahnen vorliegt. Psychophysisch ist inzwischen eindeutig belegt worden, dass Form und Bewegung auch bei Reizen wahrgenommen werden kann, die ausschließlich durch Farbe definiert (isoluminant) sind (Gegenfurtner & Hawken, 1996).

Die von V1 und V2 ausgehenden Projektionen in Richtung höherer Areale formen einerseits den dorsalen Pfad über Area MT zum Scheitellappen oder Parietalkortex, andererseits den ventralen Pfad über Area V4 zum Inferotemporallappen. Lange Zeit wurde die im temporalen Kortex gelegene Area V4 zum kortikalen Farbzentrum erklärt, da hier die Mehrzahl der Neurone selektiv auf Reize verschiedener Wellenlänge und Farbe antworten (Zeki, 1980). Darüber hinaus zeigen die meisten V4-Neurone ähnlich wie in V2 eine Selektivität für die Form von Reizen, zum Beispiel für ihre Länge, Breite, Orientierung und Größe (Desimone & Schein, 1987). Da aber V4-Neurone auch selektiv auf die Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit eines Reizes reagieren und ihr Antwortverhalten durch Aufmerksamkeitsprozesse (Moran & Desimone, 1985) beeinflusst werden kann, scheinen in diesem Hirnareal eher vielfältige Verarbeitungsprozesse, die vermutlich eine wichtige Vorstufe zur Objekterkennung und Handlungssteuerung darstellen als spezielle Farbanalysen wie z. B. Farbkonstanzbewertungen abzulaufen. Die Neurone der angrenzenden temporalen Bereiche am „Ende“ der ventralen Bahn zeigen jedenfalls eine erstaunliche Selektivität für komplexe Formen und Muster.

## Objekterkennung

Im temporalen Kortex konnten Bereiche identifiziert werden, die spezifisch auf ganz bestimmte Objektkategorien antworten. Untersuchungen an Affen und Menschen zeigten, dass einige Zellen des inferotemporalen Kortex nur auf Hände oder Gesichter ansprechen. Unter den gesichtsspezifischen Zellen gibt es solche, die besonders gut auf frontale Ansichten von Gesichtern ansprechen. Verändert man das

Gesicht, indem man Teile weglässt oder im Profil zeigt, verringern die Neurone ihre Antwort (Bruce, Desimone & Gross, 1981). Andere reagieren bevorzugt auf Profilansichten, bestimmte Gesichtsausdrücke oder nur einzelne Gesichtselemente. Zum Teil genügen schon Grundelemente wie zwei Punkte und ein Strich um eine Reaktion auszulösen (Kobatake & Tanaka, 1994). Es scheint eine Aufteilung in Neuronenpopulationen zum Erkennen allgemeiner Eigenschaften von Gesichtern und solchen zum Erkennen individueller Gesichter zu existieren. An der Erkennung eines Gesichtes sind Verbände von Neuronen mit unterschiedlichen Antworteigenschaften beteiligt. Die Identifizierung eines individuellen Gesichtes geschieht vermutlich aufgrund der spezifischen Aktivitätsmuster solcher Neuronenverbände. Es existiert also kein einzelnes „Großmutterneuron“, das speziell für die Erkennung des Gesichtes der Großmutter zuständig wäre – allerdings sind nur wenige Neurone notwendig um ein Gesicht eindeutig zu erkennen. Im temporalen Kortex des Menschen scheinen auch für die Repräsentation und Erkennung anderer Objektkategorien solche mehr oder weniger spezialisierten Bereiche zu existieren (Kreiman, Koch & Fried, 2000).

## Verarbeitungsgeschwindigkeit

Es ist bereits rätselhaft, wie Neurone im Temporallappen solch komplexe Antworteigenschaften besitzen können. Wenn man sich allerdings vor Augen hält, dass diese Neurone nur 5-10 Schaltstationen nach der primären Sehrinde sitzen, dann wird dieser Prozess noch rätselhafter. Neurone in V1 zeigen eine hohe Empfindlichkeit für die Orientierung und Länge von Kantensegmenten, also für Bestandteile von Objekten. Diese Neurone müssen dann so verschaltet werden, dass ganze Objekte erkannt werden können, und zwar mit nur ganz wenigen Verschaltungsstufen. Dies wurde eindrucksvoll von Simon Thorpe und seinen Kollegen (Thorpe, Fize & Marlot, 1996) nachgewiesen. Sie zeigten ihren Probanden Bilder von natürlichen Szenen, in denen ein Tier enthalten sein konnte. Aufgabe der Probanden war, eine Reaktionstaste gedrückt zu halten und nur dann loszulassen, wenn ein Bild mit einem Tier gezeigt wurde. Nach der Darbietung eines Tierbildes dauerte es in der Regel 300 Millisekunden, bis die Taste losgelassen wurde. Dies beinhaltet jedoch auch die Zeit bis der visuelle Reiz überhaupt im Gehirn angelangt ist, und die Zeit zur Auslösung der motorischen Reaktion. Um einen besseren Eindruck von den Verarbeitungsprozessen im Gehirn zu erhalten, maßen Thorpe und Kollegen die Hirnströme der Probanden mittels des Elektroenzephalogramms (EEG). Im EEG zeigte sich dann, dass bereits nach 150 Millisekunden Unterschiede zwischen den Gehirnströmen in beiden Arten von Bildern bestanden. Das bedeutet, dass das Gehirn bereits nach 150 Millisekunden festgestellt hat, ob in dem Bild ein Tier enthalten ist. Da es ca. 50-80 Millisekunden dauert, bis der visuelle Reiz überhaupt in der primären Sehrinde angelangt ist, bleiben somit nur noch 70-100 Millisekunden an kortikaler Verarbeitung für diese doch sehr komplexe Aufgabe. Das entspricht in etwa 5-10 kortikalen Verarbeitungsschritten.

## Verarbeitung von Bewegung

Über die Verarbeitung der Bewegungsinformation herrscht größere Einstimmigkeit als über diejenige der Farbinformation, auch wenn zum Beispiel die Frage, wie die Richtungsselektivität der Neurone in V1 und V2 entsteht, noch weitgehend ungeklärt ist (Ferster & Miller, 2000). Einzelzellableitungen, Mikrostimulation und Läsionsexperimente machen deutlich, dass für die Bewegungswahrnehmung das mediotemporale Areal (MT oder V5) und sich daran anschließende Areale MST im parietalen Kortex eine ganz zentrale Bedeutung besitzen. Über 80% der Neurone in MT antworten selektiv auf eine bestimmte Bewegungsrichtung eines Reizes. Eine Zerstörung von MT verschlechtert kurzfristig die Fähigkeit Bewegungsrichtungen zu unterscheiden und bewegten Reizen mit den Augen kontinuierlich zu folgen. An Affen konnte gezeigt

werden, dass elektrische Reizungen von Neuronen in Area MT während eines Verhaltenstests die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung von Testmustern verändert (Salzman & Newsome, 1990). Damit konnte zum ersten Mal direkt nachgewiesen werden, dass diese Areale an der Wahrnehmung von Bewegung beteiligt sind.

## Visuelles Gedächtnis

Bisher haben wir uns mit dem Aufbau eines inneren Bildes bei der Betrachtung visueller Reize beschäftigt. Die Wahrnehmungsinhalte gehen aber nicht sofort verloren, sobald die Wahrnehmung eines bestimmten Bildes beendet ist, sondern verbleiben für kürzere oder längere Zeit im visuellen Gedächtnis. Diese visuellen Erinnerungen können für Wahrnehmungsprozesse und die Verhaltenssteuerung genutzt werden.

Das visuelle Gedächtnis besteht aus mehreren Gedächtnissystemen mit unterschiedlichen Eigenschaften und lässt sich in drei Hauptkomponenten gliedern (Palmer, 1999). Im Ikonischen Gedächtnis können für sehr begrenzte Zeit (im allgemeinen kürzer als eine Sekunde) relativ große Informationsmengen gespeichert werden, die jedoch sehr schnell verblässen oder durch nachfolgende Informationen verdrängt werden. Im visuellen Kurzzeitgedächtnis werden Informationen für Minutenbruchteile gespeichert. Dauerhafter wird die Information im visuellen Langzeitgedächtnis niedergelegt, wo sie zum Teil noch nach Jahren abgerufen werden kann. Hier befinden sich unter anderem visuelle Repräsentationen, die wir benutzen um wahrgenommene Objekte zu kategorisieren. Der Einsatz der Gedächtnissysteme erfolgt entsprechend der jeweiligen Situation.

In einem Experiment von Mary Hayhoe et al. (1998) sollten die Versuchspersonen ein vorgegebenes Muster aus verschiedenfarbigen, rechteckigen Flächen nachbauen. Im linken oberen Bereich eines Computermonitors befand sich die nachzubauende Vorlage, rechts daneben ein Feld mit verschiedenen „Bausteinen“, die mit Hilfe der Maus bewegt werden konnten. Im linken unteren Bereich sollte die Vorlage rekonstruiert werden. Während des Bauvorgangs wurden die Augenbewegungen registriert. Typischerweise blickte die Versuchsperson zuerst von der „Baustelle“ zur Vorlage und von dort zum „Materiallager“, während sich die Maus zu den Bausteinen bewegte. Dann blickte sie nochmals zurück auf die Vorlage und anschließend auf die Stelle, wo sie den neuen Baustein einfügte. Die Versuchspersonen speicherten das Bild der Vorlage also nicht längerfristig im visuellen Gedächtnis, um es dauerhaft präsent zu haben, sondern sie benutzten Augenbewegungen und das Kurzzeitgedächtnis. Durch den ständigen Vergleich kann auf den aufwändigen Aufbau von Langzeitinformation verzichtet und schneller auf Veränderungen reagiert werden.

Ein großer Teil der zur Orientierung in der Umwelt notwendigen visuellen Information muss also nicht über längere Zeit im Gehirn abgespeichert werden. Die Umwelt selbst kann hier als der „Bildspeicher“ dienen, auf den je nach Bedarf zugegriffen werden kann. Die Zeiträume zwischen diesen Zugriffen können wir mit Hilfe unseres visuellen Kurzzeitgedächtnisses überbrücken. Um uns in unserer Umwelt orientieren zu können, müssen wir allerdings das wahrgenommene auch in bestimmte Objektkategorien einordnen können. Die im visuellen Langzeitgedächtnis gespeicherte Information versetzt uns in die Lage, bekannte Objekte schnell zu identifizieren.

Betreten wir einen uns bekannten Raum, so haben wir in kürzester Zeit den Eindruck ihn vollständig erfasst zu haben. Das visuelle Gedächtnis hilft uns, schon aus wenigen Sinnesdaten eine vollständige Gestalt zu rekonstruieren, indem die Lücken mit schon gespeicherten Inhalten aufgefüllt werden. Die Rekonstruktion des Gesamtbildes aus wenigen Eckdaten kann jedoch auch zu Fehlleistungen führen. So kann es beispielsweise geschehen dass selbst größere Veränderungen in einer Gesamtszene nicht oder erst nach

längerer, genauer Analyse wahrgenommen werden. Dieses Phänomen wird als „change blindness“ bezeichnet.

Das rekonstruierte Bild der Umwelt beruht zu einem großen Teil auf Annahmen über die Beschaffenheit dieser Umwelt. Nur ein bestimmter Ausschnitt dieser Umwelt ist tatsächlich in unserem visuellen System repräsentiert.

## Aufmerksamkeit

Experimente zur visuellen Aufmerksamkeit liefern weitere Beweise dafür, dass unsere Repräsentation der visuellen Umwelt vielleicht gar nicht so umfassend und naturgetreu ist wie es uns den Eindruck macht.

Um etwas in unserer Umgebung genau wahrzunehmen, müssen wir uns darauf konzentrieren. Die Aufmerksamkeit, die nötig ist um detaillierte Informationen zu erfassen, ist jedoch eine streng begrenzte Ressource. Das „spotlight of attention“ kann nur selektiv auf bestimmte Bereiche gerichtet werden. Wir erkennen nur die Dinge, auf die unser Blick gerade fällt. Aber auch wenn unsere Augen auf einen bestimmten Punkt fixiert sind, verarbeitet das visuelle System nicht einfach alle in diesem Bild zur Verfügung stehenden Informationen. Vielmehr kann die Aufmerksamkeit zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf unterschiedliche Aspekte desselben Bildes gerichtet werden. Wir können unsere Aufmerksamkeit entweder global auf die gesamte Szene verteilen oder auf die Wahrnehmung bestimmter Objekte oder Objekteigenschaften beschränken. Bei Konzentration auf bestimmte Aspekte einer Szene werden ansonsten sehr auffällige Veränderungen in der Szene zum Teil überhaupt nicht bemerkt („attentional blindness“). Simons & Chabris (1999) zeigten Versuchspersonen einen kurzen Film, in dem zwei, durch ihre unterschiedliche Kleidung gekennzeichnete Teams von Basketballspielern gleichzeitig mit je einem Ball spielten. Die Versuchspersonen wurden aufgefordert, zu zählen, wie oft sich die Spieler eines der Teams den Ball zuspielten. Nach ca. 45 Sekunden tritt ein sogenanntes unerwartetes Ereignis ein: Eine Person im schwarzen Gorilla-Kostüm bewegt sich quer durch die gesamte Szene. Als die Versuchspersonen anschließend befragt wurden, ob ihnen etwas besonderes aufgefallen wäre, konnte ein großer Teil nicht davon berichten, den „Gorilla“ gesehen zu haben. Durch die Konzentration auf das Ballspiel war der Auftritt des „Gorillas“ nicht bemerkt worden.

Die Steuerung von Aufmerksamkeitsprozessen geschieht über Feedback-Verbindungen. Informationen, welche Bestimmte Aspekte oder Bereiche einer wahrgenommenen Szene betreffen, können über top-down-Prozesse selektiv verstärkt werden, während andere Informationen ausgefiltert werden (Kandel & Wurtz, 2000).

## Vorstellung

Unsere Aufmerksamkeit können wir nicht nur auf die Wahrnehmung der uns umgebenden Welt richten. Wir sind in der Lage, uns auch Dinge, die wir nicht sehen, bildlich vorzustellen und mit Hilfe eines „geistigen Auges“ zu betrachten. Aus dem Gedächtnis können Bilder von Objekten abgerufen und visualisiert werden. Diese vorgestellten Bilder sind allerdings meist undeutlicher und weniger detailliert als die Wahrnehmung.

Vermutlich liegt bildlichen Vorstellungen eine sog. top-down-Aktivierung visueller Hirnareale zugrunde. Das heißt der Informationsfluss verläuft bei bildhafter Vorstellung umgekehrt zur normalen visuellen Wahrnehmung.

Zumindest ein Teil unserer visuellen kortikalen Areale wird sowohl für die bildhafte Vorstellung als auch für die normale visuelle Wahrnehmung genutzt. In beiden Fällen erfüllen diese Areale bezüglich

spezifischer Informationen über zum Beispiel Farbe, Form, räumliche Orientierung usw. dieselben repräsentationalen Funktionen. Einige der in die Erzeugung mentaler Bilder involvierten Areale sind anscheinend räumlich-kartographisch organisiert. Das bedeutet, dass hier einzelne Bildpunkte entsprechend ihrer verhältnismäßigen Entfernung zueinander abgebildet bzw. repräsentiert werden (Farah, 2000).

Auf eine mehr bildähnliche, räumliche (analoge) Natur der Repräsentation, im Unterschied zu einer eher sprachähnlichen (propositionalen) weisen auch Experimente von Kosslyn (1995) hin. Die Versuchspersonen mussten sich das Bild eines Objekts, zum Beispiel eines Bootes oder einer Insel, einprägen und anschließend bildlich vorstellen. Dann sollte die Versuchsperson einen bestimmten Teil des vorgestellten Objekts fokussieren, woraufhin sie aufgefordert wurde, einen anderen Teil des imaginierten Objekts im mentalen Bild zu suchen. Die Dauer der Suche benötigt umso mehr Zeit, je weiter das gesuchte Objekt vom Ausgangspunkt der Suche entfernt ist. In anderen Versuchen wurden Personen aufgefordert, sich einen Gegenstand, einen Buchstaben oder ein Tier, einmal groß und einmal klein, beziehungsweise in geringer und großer Entfernung vorzustellen. Die Hirnaktivität in den topographisch organisierten Arealen des okzipitalen visuellen Kortex während der Visualisierung entspricht derjenigen während des Betrachtens realer Objekte entsprechender Größe. Bei einer Patientin, der ein Teil des okzipitalen Kortex entfernt werden musste, zeigte sich eine Verringerung der maximal visualisierbaren Größe eines bestimmten Gegenstandes in verhältnismäßiger Übereinstimmung mit der Verringerung der kortikalen Areale (Farah, Soso & Dasheiff, 1992).

Auf die Existenz spezifischer Mechanismen zur Erzeugung mentaler Bilder weisen Untersuchungen an hirngeschädigten Patienten hin, die eine Trennung von Wahrnehmung und Vorstellung sowie eine Lokalisation im linken temporo-okzipitalen Bereich zeigen (Farah, 2000).

Nach einem Modell von Kosslyn könnten aus – im visuellen Langzeitgedächtnis in analoger und propositionaler Form gespeicherten – Repräsentationen, in einem visuellen Puffer (eventuell identisch mit dem visuellen Kurzzeitgedächtnis) bildhafte Vorstellungen als analoge Kurzzeitrepräsentationen generiert werden. Die Bildverarbeitung könnte mit Hilfe von ebenfalls im Langzeitgedächtnis abgespeicherten Routineoperationen durchgeführt werden (Palmer, 1999; Kosslyn & Thompson, 2000).

## Fazit

Visuelle Information wird von lichtempfindlichen Rezeptoren im Auge in Nervenimpulse umgewandelt. Diese werden in das Gehirn weitergeleitet und dort zu Sinnesempfindungen interpretiert. Die Repräsentation dieser Reize im Gehirn ist sehr effizient und auf die Art der Umgebungsreize optimal abgestimmt. Die visuelle Verarbeitung dient in erster Linie dazu, unsere Interaktionen mit der Umwelt zu steuern.

## Literatur

- Bonhoeffer, T. & Grinvald, A. (1991): Iso-orientation domains in cat visual Cortex are arranged in pinwheel-like patterns. *Nature* 353 (6343), 429-31.
- Bruce C., Desimone, R. & Gross, C.G. (1981) Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*. 46, 369-384.
- Derrington, A.M., Krauskopf, J. & Lennie, P. (1984) Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*. 357, 241-265.
- Desimone, R. & Schein, S.J. (1987) Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form. *Journal of Neurophysiology*. 57, 835-868.
- Farah, M. J.; Soso, M. J. & Dasheiff, R. M. (1992): The visual angle of the mind's eye before and after unilateral occipital lobectomy. *J. Exp. Psych.: Human Percept. Perform.* 18, 241-246.

- Farah, M. J. (2000): The Neural Basis of Mental Imagery. In: Gazzaniga, M. S.: The New Cognitive Neurosciences. Cambridge, MIT Press, 2. Aufl.
- Ferster, D. & Miller, K. D. (2000): Neural mechanisms of orientation selectivity in the visual Cortex. *Ann. Rev. Neurosci.* 23, 441-471.
- Gegenfurtner, K. R. & Hawken, M. H. (1996) Interaction of motion and color in the visual pathways. *Trends in Neurosciences*, 19, 394-401.
- Gegenfurtner, K. R.; Kiper, D. C. & Fenstemaker, S. B. (1996): Processing of color, form, and motion in macaque area V 2. *Vis. Neurosci.* 13 (1), 161-172.
- Goodale, M. A. & Milner, A. D. (1992): Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15 (1), 20-25.
- Hayhoe, M. M.; Bensinger, D. G., Ballard, D. H. (1998): Task Constraints in Visual Working Memory. *Vision Research* 38 (1), 125-137.
- Hubel, D. H.; Wiesel T. N. (1959): Receptive fields of single neurons in the cat's striate Cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 148, 574-591.
- Kandel, E. R. & Wurtz, R. H. (2000): Constructing the Visual Image. In: Kandel, E. R.; Schwartz, J. H. & Jessell, T. M. (Hg.): Principles of Neural Science. New York, McGraw-Hill, 4. Aufl.
- Kobatake, E. & Tanaka, K. (1994): Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *J. Neurophys.* 71, 856-867.
- Kosslyn, S. M. (1995): Mental Imagery. In: Kosslyn, S. M. & Osherson, D. N. (Hg.): Visual Cognition. An Invitation to Cognitive Science. Cambridge, MIT Press, 2. Aufl.
- Kosslyn, S. E. & Thompson, W. L. (2000): Shared Mechanisms in Visual Imagery and Visual Perception: Insights from Cognitive Neuroscience. In: : Gazzaniga, M. S.: The New Cognitive Neurosciences. Cambridge, MIT Press, 2. Aufl.
- Kreiman, G.; Koch, C. & Fried, I. (2000): Category-specific visual response of single neurons in the human medial temporal lobe. *Nature Neuroscience* 3 (9), 946-953.
- Livingstone, M.S. and Hubel, D.H. (1984) Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4, 309-356.
- Mishkin, M.; Ungerleider, L. G. & Macko, K. A. (1983): Object vision and spatial vision: Two central pathways. *Trends in Neurosci.* 6, 414-417.
- Moran, J. & Desimone, R. (1985): Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science* 229, 782-784.
- Palmer, S. E. (1999): Vision Science. Photons to Phenomenology. Cambridge, MIT Press.
- Salzman, C.D., Britten, K.H. & Newsome, W.T. (1990) Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature.* 346, 174-177.
- Schiller, P. H.; Logothetis, N. K. & Charles, E. R. (1990): Functions of the colour-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature* 343, 68-70.
- Simons, D. J. & Chabris, C. F. (1999): Gorillas in our midst: sustained inattention blindness for dynamic events. *Perception* 28 (9), 1059-1074.
- Thorpe, S., Fize, D., Marlot, C. (1996) Speed of processing in the human visual system. *Nature.* 381, 520-522.
- Ungerleider, L. D. & Mishkin, M. (1982): Two cortical visual systems. In: Ingle, D. J.; Goodale, M. D. & Mansfield, R. J. (Hg.): Analysis of visual behavior. Cambridge, MIT Press.
- Wässle, H. Boycott, B.B. (1991) Functional architecture of the mammalian retina. *Physiological Reviews.* 71, 447-80.
- Zeki, S. (1980) The representation of colours in the cerebral cortex. *Nature*, 284, 412-418.