

Dynamik der Wahrnehmung von Optischem Fluß*

Antje Grigo†, Markus Lappe
Allgemeine Zoologie und Neurobiologie
Ruhr-Universität Bochum
44780 Bochum

Zusammenfassung

Die visuelle Kontrolle von Eigenbewegung basiert auf der Analyse der optischen Abbildung der Umwelt auf der Retina des Beobachters. Es wird untersucht, inwieweit Versuchspersonen in retinalen Flußfeldern die zugrundeliegende Eigenbewegungsrichtung detektieren können, ohne daß ihnen zusätzliche Information über Augenbewegungen zur Verfügung steht. Dabei ist die dynamische Entwicklung eines in einer speziellen Bewegungssituation auftretenden charakteristischen Bestimmungsfehlers zu beobachten. Daraus läßt sich auf eine Dynamik im kognitiven Prozeß der visuellen Eigenbewegungsschätzung schließen.

Einführung

Eigenbewegung in einer strukturierten Umgebung erzeugt eine optische Relativbewegung der Umwelt auf der Netzhaut des Auges. Dieses visuelle Bewegungsmuster bezeichnet man als den *optischen Fluß*. Man muß dabei unterscheiden zwischen dem optischen Fluß, der die visuelle Bewegung um den Beobachter beschreibt, und dem *retinalen Fluß*, der der Abbildung dieses Bewegungsmusters auf der Retina entspricht. Während ersterer vollständig durch die Bewegung des Beobachters im Raum bestimmt ist, wird der retinale Fluß durch eventuelle zusätzliche Augenbewegungen des Beobachters verändert. Jede Kombination von Eigenbewegung und Augenrotation erzeugt ein spezifisches retinales Flußfeld. Das Gehirn verwendet die im retinalen Flußfeld enthaltene Information, um die zugrundeliegende Eigenbewegung zu analysieren und sie gegebenenfalls korrigieren zu können. Aus der täglichen Erfahrung wissen wir, daß diese Analyse meist problemlos geleistet wird. In Wahrnehmungsexperimenten haben wir die Fähigkeit von Versuchspersonen untersucht, aus retinalen Flußfeldern auf die zugrundeliegende Eigenbewegung zurückzuschließen. Speziell interessierte uns dabei die mögliche Dynamik der kognitiven Verarbeitung von Eigenbewegungsflußfeldern.

*Die Arbeit wurde unterstützt von der DFG, SFB 509 'Neurobiologie des Sehens'

†e-mail: grigo@neurobiologie.ruhr-uni-bochum.de

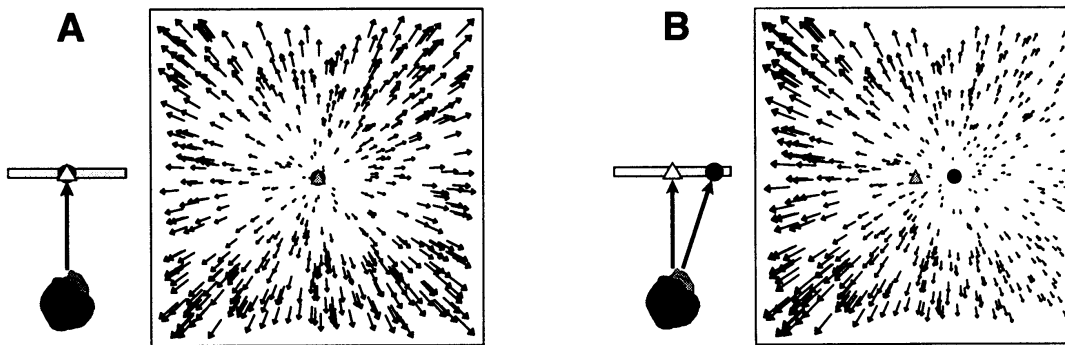


Abbildung 1: Vektordarstellung von retinalen Flußfeldern, die bei der Bewegung eines Beobachters senkrecht auf eine Wand zu erzeugt werden. Jeder Vektor entspricht der Geschwindigkeit eines einzelnen Bildelements auf der Wand. Das Dreieck gibt die Bewegungsrichtung des Beobachters in retinalen Koordinaten an, der Kreis die Blickrichtung. **A:** Bei konstant gehaltenem Blick, z.B. in Bewegungsrichtung, zeigt das retinale Flußfeld ein reines Expansionsmuster, dessen Zentrum mit der Bewegungsrichtung übereinstimmt. **B:** Führt der Beobachter eine Augenrotation aus, um einen Punkt auf der Wand zu seiner Rechten zu fixieren, zeigt das Flußfeld ein radiales Muster mit einem singulären Punkt in Blickrichtung.

Einfluß von Augenbewegungen auf das retinale Flußfeld

Seit der ersten Beschreibung des optischen Flusses durch Gibson (1950) wird diskutiert, ob die visuelle Information im optischen bzw. retinalen Fluß allein zur Eigenbewegungsbestimmung ausreicht, oder ob dazu anderweitige Information, wie zum Beispiel eine Efferenzkopie der auftretenden Augenbewegungen, notwendig ist. Flußfelder zeigen strukturelle Merkmale, die vom visuellen System zu ihrer Analyse herangezogen werden können. So zeigt jedes retinale Flußfeld, das durch eine geradlinige Bewegung eines Beobachters mit konstanter Blickrichtung entsteht, eine radiale Struktur. Alle Bildpunkte bewegen sich radial von einem singulären Punkt, dem Expansionszentrum, fort. Dieser *Expansionsfokus* entspricht in retinalen Koordinaten der Bewegungsrichtung des Beobachters. Aufgrund solcher geometrischer Betrachtungen von optischen Flußfeldern postulierte Gibson (1950, 1966), daß das visuelle System die im Flußfeld enthaltene radiale Information zur Eigenbewegungsanalyse nutze. Nun können aber Augenbewegungen die Struktur des retinalen Flusses gravierend verändern, was die rein auf visuellen Informationen basierende Analyse des Flußfeldes beeinflussen sollte (Regan & Beverly, 1982; Warren & Hannon, 1990).

Ein einfaches Beispiel einer Bewegungssituation, bei der die auf der radialen Struktur beruhende Analyse des retinalen Flusses durch zusätzliche Augenbewegungen des Beobachters irregeleitet wird, ist die geradlinige Annäherung eines Beobachters an eine vertikale Wand. Bei konstant gehaltener Blickrichtung zeigt der retinale Fluß ein einfaches Expansionsmuster, dessen Zentrum mit der Bewegungsrichtung des Beobachters übereinstimmt (siehe Abb. 1A). Fixiert der Beobachter während seiner Vorwärtsbewegung jedoch einen Punkt auf der Wand, der nicht in Richtung seiner Eigenbewegung liegt, so erfordert das eine Augenrotation zur Stabilisierung des Punktes auf der Fovea. Das resultierende Flußfeld zeigt dann zwar ebenfalls eine radiale Struktur, deren Zentrum liegt nun aber in Blick-

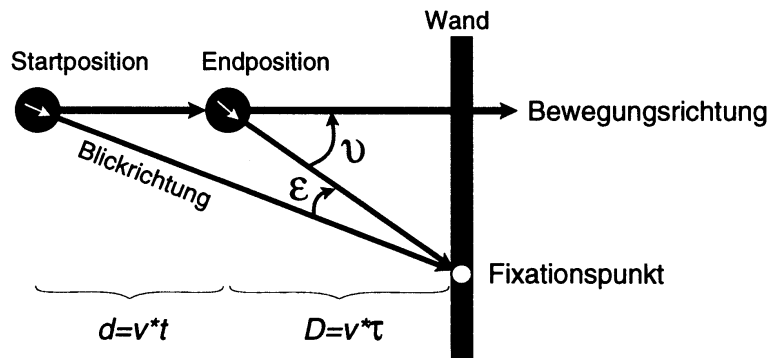


Abbildung 2: Die simulierte Bewegungssituation in einer Aufsicht. Ein Beobachter läuft in der Zeit t mit einer Geschwindigkeit v senkrecht auf eine vertikale Wand zu, wobei er einen Punkt auf der Wand fixiert, der nicht mit seiner Bewegungsrichtung übereinstimmt. Dazu muß er während seiner Bewegung eine Augenrotation um den Winkel ϵ ausführen. Der Winkel zwischen Blick- und Bewegungsrichtung an der Endposition im Abstand D von der Wand beträgt ν . Die an dieser Stelle verbleibende Zeit bis zum Auftreffen auf die Wand ist τ .

richtung, also auf der Fovea. Abb. 1B illustriert ein retinales Flußfeld eines Beobachters, der während seiner Annäherung an die Wand einen Punkt zu seiner Rechten fixiert. Die Bewegungsrichtung des Beobachters, markiert durch das Dreieck, ist kein ausgezeichneter Punkt mehr, wohingegen die Blickrichtung (Kreis) als Singularität im Flußfeld erscheint. Da sich die radiale Struktur besonders in der Peripherie von dem Expansionsmuster unterscheidet, das durch eine reine Translationsbewegung ohne Augenrotation erzeugt würde, bezeichnet man diesen singulären Punkt als *Pseudofokus*. Falls das visuelle System allein die radiale Information des Flußfeldes zur Eigenbewegungsanalyse heranzieht, kann die Bewegungsrichtung aus diesem Flußfeld nicht korrekt zu bestimmen sein. In psychophysischen Experimenten haben wir die visuelle Wahrnehmung von solchen retinalen Flußfeldern untersucht.

Dynamische Perzeption

Mit Hilfe eines Grafik-Computers haben wir retinale Flußfelder simuliert, die bei einer bestimmten Bewegung durch eine definierte Umgebung entstehen. Versuchspersonen sollten darin die von ihnen wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung anzeigen. Als eine strukturell einfache Umgebung wählten wir eine vertikale Wand. Die simulierte Bewegung des Beobachters ist in Abb. 2 in einer Aufsicht skizziert. Der Beobachter bewegt sich mit einer Geschwindigkeit v von einem Startpunkt aus senkrecht auf die Wand zu. An seiner Endposition hat er eine Entfernung D von der Wand. Die bei Erreichen der Endposition verbleibende Zeit bis zur Kollision mit der Wand beträgt τ . Während der Annäherung fixiert der Beobachter einen Punkt auf der Wand. Das erfordert eine Augenrotation um den Winkel ϵ in der Bewegungszeit t . Der Winkel zwischen Blickrichtung und Bewegungsrichtung am Ende der Bewegung beträgt ν .

Das bei einer solchen Bewegung erzeugte retinales Flußfeld wurde auf einer Silicon Gra-

phics Workstation durch die Bewegung zufallsverteilter Punkte simuliert. Dieses Bewegungsmuster wurde auf eine $90^\circ \times 90^\circ$ umfassende Leinwand projiziert. Versuchspersonen hatten die Aufgabe, nach der Betrachtung des Flußfeldreizes die von ihnen wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung mit Hilfe eines Mauszeigers anzuzeigen. Das große Gesichtsfeld von $90^\circ \times 90^\circ$ ist sinnvoll, da damit im Vergleich zu dem bei üblicher Bildschirmpräsentation nur etwa $40^\circ \times 35^\circ$ betragenden Gesichtsfeld auch die in der Peripherie enthaltene wichtige Bewegungsinformation geliefert werden kann. Der positive Einfluß des großen Gesichtsfeldes auf die Eigenbewegungsdetektion konnte im Rahmen dieser Versuchsreihe gezeigt werden (Grigo & Lappe, 1998).

Für den retinalen Blickwinkel ν bei Bewegungsende haben wir Werte von $\pm 3^\circ$ und $\pm 6^\circ$ gewählt. Die simulierte Geschwindigkeit des Beobachters betrug $2m/s$, die Zeit bis zur Kollision am Bewegungsende $2s$. Unser besonderes Interesse galt der Untersuchung dynamischer Effekte. Dazu haben wir die Präsentationsdauer t des Bewegungsmusters zwischen 0.4 und 3.2 Sekunden variiert.

Die Ergebnisse des Wahrnehmungsexperiments sind in Abb. 3 dargestellt. Gegen die verschiedenen Präsentationszeiten ist die über 9 Versuchspersonen gemittelte wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung aufgetragen, relativ zu der simulierten Bewegungsrichtung und der Blickrichtung. Erstaunlicherweise zeigt sich ein deutlicher Einfluß der Präsentationsdauer auf die Eigenbewegungswahrnehmung. Bei kurzer Reizdarbietung konnten die Versuchspersonen die simulierte Eigenbewegungsrichtung korrekt detektieren. Für eine Präsentationsdauer von über $1s$ ist dagegen eine signifikante Abweichung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung von der simulierten zu erkennen. Die Versuchspersonen zeigen dann die Tendenz, statt der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung den Fixpunkt, also die Blickrichtung als Bewegungsrichtung anzugeben. Diese Tendenz nimmt mit der Dauer der Stimuluspräsentation unabhängig von der Wahl der übrigen Parameter zu. Sie zeigt sich auch bei größer gewählten Blickrichtungen ν , anders gewählter Geschwindigkeit v und höheren Rotationsraten ε/s (nicht abgebildet).

Bedeutung struktureller Merkmale

Diese zeitliche Änderung in der Eigenbewegungsdetektion läßt auf eine dynamische Änderung der Wahrnehmung von retinalen Flußfeldern schließen. Diese Dynamik kann mit einer zeitlichen Änderung der Relevanz von Flußfeldcharakteristika, die vom visuellen System zur Analyse von retinalen Flußfeldern genutzt werden, zusammenhängen. In der von uns simulierten Bewegungssituation tritt neben der schon oben beschriebenen radialen Struktur ein weiteres strukturelles Merkmal im retinalen Flußfeld auf, das ebenfalls am kognitiven Prozeß der Eigenbewegungsbestimmung beteiligt sein kann. Es handelt sich dabei um das Maximum der Divergenz, d.h. um den Ort des Bildelements mit der maximalen Vergrößerungsrate. Das Divergenzmaximum tritt bei einer Bewegung relativ zu einer Ebene im retinalen Fluß in der Mitte zwischen den Projektionspunkten der Bewegungsrichtung und der Wandnormalen auf (Koenderink & van Doorn, 1981). Die Lage

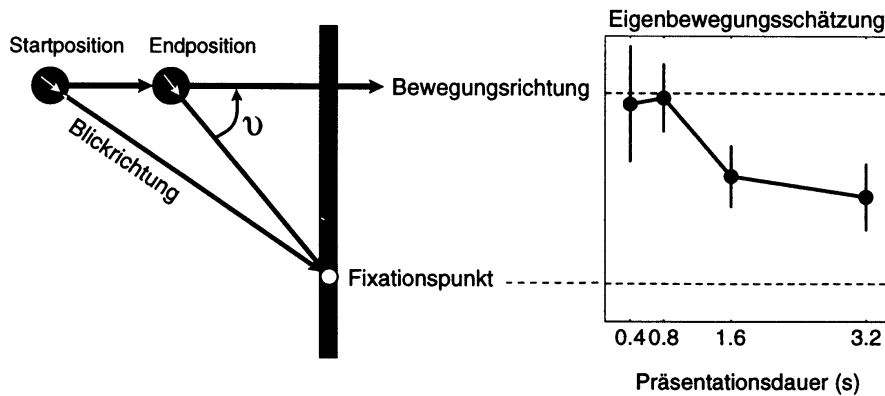


Abbildung 3: Abhängigkeit der Eigenbewegungsschätzung von der Präsentationsdauer des Flußfeldes. Dargestellt ist die von 9 Versuchspersonen im Mittel angezeigte, wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung relativ zu der tatsächlich simulierten und der Blickrichtung. Während die Antworten bei kurzer Reizdarbietung korrekt sind, tritt für zunehmende Präsentationsdauer eine signifikante Tendenz zum Ort des Fixpunktes auf.

ist dabei unabhängig von eventuellen Augenbewegungen. Bei einer senkrechten Annäherung an eine vertikale Ebene liegt das Divergenzmaximum demnach immer am retinalen Projektionsort der Eigenbewegungsrichtung. Blickt der Beobachter zudem in diese Richtung, fallen das Divergenzmaximum und das Zentrum des Expansionsmusters im retinalen Flußfeld zusammen. Fixiert der Beobachter hingegen einen Punkt auf der Wand, der nicht in Richtung seiner Bewegung liegt, separieren sich der singuläre Punkt des radialen Musters und das Divergenzmaximum. Der Pseudofokus der Expansion tritt dann, wie oben beschrieben, am retinalen Ort der Blickrichtung auf.

Frühere Untersuchungen der Eigenbewegungswahrnehmung in dieser Bewegungssituation lieferten sowohl Hinweise für die Hypothese, daß das visuelle System die radiale Flußfeldinformation zur Eigenbewegungsdetektion nutzt (Warren, Morris, & Kalish, 1988; Warren & Hannon, 1990), als auch Argumente für die Relevanz des Divergenzmaximums in dieser Aufgabenstellung (Regan & Beverly, 1982). Unsere Ergebnisse lassen sich mit einem dynamischen Übergang in der Nutzung dieser zwei Merkmale erklären. In den ersten einigen hundert Millisekunden zieht das visuelle System demnach das Divergenzmaximum als Eigenbewegungsindikator heran. Bei längerer Beobachtungszeit nimmt jedoch die Relevanz der Radialstruktur zu, so daß der Pseudofokus in der Eigenbewegungsschätzung an Bedeutung gewinnt. Bestätigt werden konnte diese Hypothese durch weiterführende Experimente, in denen eine schräg auf eine Wand zulaufende Bewegung simuliert wurde (hier nicht dargestellt). In dieser Bewegungssituation separiert sich das Divergenzmaximum von der Eigenbewegungsrichtung. Während die Versuchspersonen für längere Flußfeldpräsentationen beim Anzeigen der wahrgenommenen Eigenbewegungsrichtung wieder eine Tendenz zum Fixationspunkt zeigten, detektierten sie bei kurzen Flußfeldreizen das Divergenzmaximum.

Einfluß okulomotorischer Reafferenz

Die dynamische Änderung in der Eigenbewegungsdetektion kann ebenso im Zusammenhang mit einem dynamischen Einfluß extraretinaler Augenbewegungsinformation stehen. Die von uns zumindest für längere Stimuluspräsentationen gefundene Tendenz, die Blickrichtung als die Eigenbewegungsrichtung wahrzunehmen, wurde bereits in früheren Arbeiten beschrieben (Warren & Hannon, 1990; Royden, Crowell, & Banks, 1994). Die Verwechslung von Bewegungs- und Blickrichtung wurde mit dem Fehlen der okulomotorischen Information über die im Flußfeld enthaltene Rotationskomponente erklärt. In Untersuchungen derselben Bewegungssituation, in denen die Augenbewegungen nicht simuliert sondern von den Versuchspersonen real durchgeführt wurden, war nämlich eine korrekte Eigenbewegungsschätzung möglich (Warren & Hannon, 1990; Royden et al., 1994). Allerdings wurden die Reize in diesen Experimenten stets länger als 1s präsentiert. Nach unseren Ergebnissen ist Eigenbewegungsdetektion bei kurzer Reizdarbietung auch ohne Augenbewegungssignal möglich. Das könnte bedeuten, daß das visuelle System zu Beginn der Stimuluspräsentation allein die visuelle Information des Flußfeldes nutzt, daß bei fortschreitender Zeit jedoch das Augenbewegungssignal mehr und mehr an Bedeutung gewinnt. Da die Okulomotorik in unserer Versuchsbedingung eine statische Augenstellung signalisiert, wird das Flußfeld für längere Reizdarbietungen dadurch so interpretiert, als sei es aus einer Bewegung ohne Augenrotationsbeitrag entstanden. Das äußert sich im Experiment an der zunehmenden Fehlschätzung der Eigenbewegungsrichtung.

Eine solche Erklärung setzt voraus, daß zu Beginn der Reizdarbietung entweder das visuelle System nicht auf die Augenbewegungsinformation zurückgreift, oder aber daß diese Information noch nicht zur Verfügung steht und sich erst im Laufe der Zeit entwickelt. Was aber hat eine solche dynamische Änderung des Einflusses des okulomotorischen Referenzsignals auf die Flußfeldanalyse für einen Sinn in natürlichen Bewegungssituationen? Bei einer natürlichen Bewegung durch eine strukturierte Umgebung treten im wesentlichen zwei Arten von Augenfolgebewegungen auf. Zum einen sind das länger andauernde, willkürliche Augenfolgebewegungen, mit denen bewußt Fixation auf einem bestimmten Objekt gehalten wird. Daneben kommt es zu 300 – 500ms kurzen, unwillkürlichen Augenfolgebewegungen, nämlich in den intersakkadischen Intervallen zwischen den 2 bis 3 unbewußten Sakkaden, die der Mensch pro Sekunde ausführt (Lappe, Pekel, & Hoffmann, 1998). Diese werden durch einen Reflexmechanismus generiert und dienen der Stabilisierung der visuellen Umwelt bei Kopf- und Körperbewegungen. Die simulierte Augenbewegung in unserem kurz präsentierten Flußfeldreiz von 400ms Dauer könnte als eine unwillkürliche Folgephase während der Fixationsperiode zwischen zwei Sakkaden interpretiert werden, die in dem über 1s lang dargebotenen Reiz dagegen eher als eine willkürliche Augenfolgephase. Unser Befund, daß die Verarbeitung kurzer Flußfeldreize vorrangig auf visueller Information beruht, läßt sich dann so deuten, daß unwillkürliche Augenbewegungen im Gegensatz zu willkürlichen kein oder nur ein unvollständiges okulomotorisches Referenzsignal hervorrufen. Diese Hypothese unterstützt eine entsprechende Theorie von

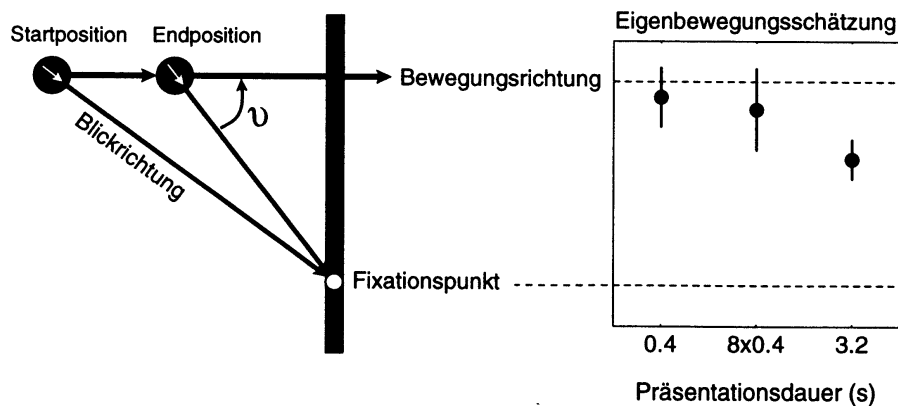


Abbildung 4: Vergleich der Ergebnisse der Eigenbewegungsschätzung von 4 Versuchspersonen bei kontinuierlicher und sequentieller Flußfelddarbietung. Während eine kontinuierliche Darbietung über 3.2s eine signifikante Tendenz zum Fixpunkt verursacht, ist die Eigenbewegungsschätzung bei einer Präsentation von 8 Sequenzen von je 400ms nicht signifikant verschieden von der bei kurzzeitiger Präsentation von einmalig 400ms.

Post und Leibowitz (1985), nach der nur willkürliche Augenbewegungen ein extraretinales Signal erzeugen. Die Frage nach der Verbindung zwischen willkürlichen Augenbewegungen und entsprechenden extraretinalen Signalen wird allerdings kontrovers diskutiert (Bedell, Klopfenstein, & Yuan, 1989).

Auswirkung sequentieller Präsentation

Der Befund, daß kurze Flußfeldreize offensichtlich anders verarbeitet werden als lange, führt zu der Überlegung, wie sich eine sequentielle Darbietung des Flußfeldreizes auf die Eigenbewegungsschätzung auswirkt. Nach jeder unbewußten Sakkade bei natürlicher Bewegung entsteht für eine Dauer von 300 – 500ms ein neues Flußfeld auf der Retina, das nach unserem Befund vorrangig auf visueller Basis verarbeitet wird. Wenn man in der Simulation nun einen längeren Flußfeldreiz als mehrere kurze Flußsequenzen von jeweils der Dauer eines intersakkadischen Intervalls präsentiert, müßte die okulomotorische Information einen weniger starken Einfluß haben als bei kontinuierlicher Darbietung. Dies sollte zu einer Verbesserung der Eigenbewegungsdetektion führen. Zu diesem Test haben wir eine dem vorherigen Experiment entsprechende Bewegung über 3.2s simuliert, aber die Punktverteilung auf der Wand alle 400ms neu generiert. Das führte zu 7 sprunghaften Veränderungen des Flußfeldes, wobei aber die Bewegungs- sowie Blickrichtung und damit das globale Bewegungsmuster beibehalten wurde. Neben dieser sakkadenartigen Präsentation wurde zum Vergleich der kontinuierliche Stimulus von 3.2s Dauer gezeigt.

Abb. 4 zeigt die wahrgenommene Bewegungsrichtung relativ zur Blickrichtung und der tatsächlichen Bewegungsrichtung für 4 Versuchspersonen, die bereits am vorherigen Experiment teilgenommen hatten. Dargestellt sind die Ergebnisse für die Darbietung des kurzen Stimulus von 400ms, der 8 400ms-Sequenzen und der kontinuierlichen Präsentation von 3.2s. Die Daten der 0.4s und 3.2s langen Präsentationen sind gemittelt über

die Ergebnisse des vorherigen Experiments und die der Messung im Rahmen dieses Experiments. Während die Eigenbewegungsschätzung für die kontinuierliche Darbietung von 3.2s Dauer signifikant von der bei kurzer Präsentation abweicht, liegt bei sequentieller Darbietung kein signifikanter Unterschied vor (Wilcoxon-Paartest, $p \leq 0.05$).

Wir finden somit einen weiteren Hinweis auf einen Unterschied in der visuellen Verarbeitung von kurzen Flußfeldsequenzen und langen, kontinuierlichen Flußfeldreizen. Dieser Unterschied kann in Zusammenhang gebracht werden mit einem dynamisch variablen Einfluß extraretinaler, okulomotorischer Referenzsignale sowie einer dynamischen Extraktion struktureller Flußfeldmerkmale.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde die dynamische Änderung der visuellen Wahrnehmung von retinalen Flußfeldern untersucht. Die Ergebnisse zeigen, daß es sich bei der vom Gehirn zu leistenden Aufgabe der Eigenbewegungsbestimmung auf rein visueller Basis um einen komplexen dynamischer Prozeß handelt. Dabei interagieren die dem visuellen System zur Verfügung stehenden visuellen und extraretinalen Informationen, wodurch verschiedene Informationsinhalte des Flußfeldes zu verschiedenen Zeitpunkten verarbeitet werden.

Literatur

- Bedell, H., Klopfenstein, J. F., & Yuan, N. (1989). Extraretinal information about eye position during involuntary eye movement: Optokinetic afternystagmus. *Percep.Psychophys.*, 46, 579–586.
- Gibson, J. J. (1950). *The Perception of the Visual World*. Houghton Mifflin, Boston.
- Gibson, J. J. (1966). *The Senses Considered As Perceptual Systems*. Houghton Mifflin, Boston.
- Grigo, A., & Lappe, M. (1998). An analysis of heading towards a wall. In Harris, L. R., & Jenkin, M. (Eds.), *Vision and Action*. Cambridge University Press. (in press).
- Koenderink, J. J., & van Doorn, A. J. (1981). Exterspecific component of the motion parallax field. *J.Opt.Soc.Am.*, 71(8), 953–957.
- Lappe, M., Pekel, M., & Hoffmann, K.-P. (1998). Optokinetic eye movements elicited by radial optic flow in the macaque monkey. *J.Neurophysiol.*, 79, 1461–1480.
- Post, R. B., & Leibowitz, H. W. (1985). A revised analysis of the role of efference in motion perception. *Perception*, 14, 631–643.
- Regan, D., & Beverly, K. I. (1982). How do we avoid confounding the direction we are looking and the direction we are moving?. *Science*, 215, 194–196.
- Royden, C. S., Crowell, J. A., & Banks, M. S. (1994). Estimating heading during eye movements. *Vision Res.*, 34, 3197–3214.
- Warren, Jr., W. H., & Hannon, D. J. (1990). Eye movements and optical flow. *J.Opt.Soc.Am.A*, 7(1), 160–169.
- Warren, Jr., W. H., Morris, M. W., & Kalish, M. (1988). Perception of translational heading from optical flow. *J.Exp.Psychol.: Hum.Percept.Perform.*, 14(4), 646–660.