

Visuelle Navigation: Dynamik der Wahrnehmung von Eigenbewegung



Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr.rer.nat.)

dem Fachbereich Physik
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt

von
Diplom-Physiker
Matthias Lich
geboren in
Lich

2010

E-Mail:
matthias.lich@web.de

Vom Fachbereich Physik der Philipps-Universität Marburg
als Dissertation angenommen am: 25.11.2010

Erstgutachter: Prof. Dr. Frank Bremmer
Zweitgutachter: Prof. Dr. Karl Gegenfurtner

Tag der mündlichen Prüfung: 31.1.2011

Abstract

Visual navigation is of ultimate importance in everyday life. A system that navigates must have a number of capabilities like estimating its own motion, recognizing obstacles and moving objects, determining a possible time of impact or finding particular places in an environment.

The present study was dedicated to the analysis of the dynamics of self-motion perception. The major goal was the investigation of changes in motion dynamics and how the system develops and alters over the life-span. Self-motion through space generates a visual pattern on the retina the so-called optic flow field. This visual pattern allows under certain circumstances to determine the direction in which one is moving (heading). Yet, interaction with an environment requires also a precise estimate of space and time.

I have performed three experimental series and a modelling study to gain insight into how visually simulated self-motion in space is processed behaviorally. More specifically, I concentrated on the description of the functional development of self-motion perception with age, on the direction- and speed sensitivity of self-motion perception and on the modulation of time perception during self-motion.

In the first experiment I asked, whether or not the estimation of heading is a function of age. Two groups, older test observers and younger controls, were shown optic flow stimuli in a virtual reality setup. Visual stimuli simulated self motion through a 3-D cloud of dots and subjects had to indicate their perceived heading direction. I found decrements in heading performance with age. Furthermore, I investigated the dependence of self-motion perception on the depth structure of a visual scene. Horizontal disparity improved the performance with longer presentation times and higher dot densities. The data can be modelled by the neural network implementing an age related neuronal cell loss. This result points to changes in the neuronal processing in certain visual cortical areas as neural basis for the observed variation in heading performance.

In the second experiment I investigated the discrimination of direction and speed during self-motion along different axes-of-motion in the horizontal plane. Thresholds for both, direction and speed, varied across movement axes and were different from each other. Direction discrimination was better for movements in depth as compared to movements along a frontoparallel axis. In contrast speed discrimination was better for movement along a frontoparallel direction as compared to movement in depth. For slower self-motion this effect was even more pronounced. Consequently, the discrimination performance during self-motion of both direction and speed is a function of the spatial movement direction and therefore spatially non-isotropic. It is possibly the overrepresentation of lateral

heading preferences in area MST that accounts for improved heading discrimination around straight ahead.

In the third experiment I determined whether or not visually simulated self-motion leads to a change in temporal perception. Subjects viewed behaviorally irrelevant stimuli simulating forward or backward self-motion with different speed profiles. Indeed, self-motion led to a global dilation of subjective time. In more detail, I observed a relatively small dilation of perceptual time intervals during self-motion with constant speeds. Stimuli obtaining acceleration (or deceleration) led to even stronger effects. Non-coherent motion did not influence temporal judgements. As a conclusion, the processing of temporal and spatio-temporal (velocity) signals are linked in the brain. Yet, only specific forms of motion (coherent) lead to modulatory effects of motion on time perception.

In this thesis I have shown that the analysis of the dynamics of self-motion perception is a rich source for understanding visual navigation and the visual system in general. A detailed knowledge of self-motion requires the consideration of the entire underlying parameters (direction, speed, depth, time, distance) and the dynamic interaction of the separate parameters.

Zusammenfassung

Visuelle Navigation ist im täglichen Leben von erheblicher Bedeutung. Ein navigierendes System muss über eine Vielzahl von Möglichkeiten verfügen, dazu gehört das Einschätzen der eigenen Bewegung, das Erkennen von Hindernissen wie auch das Erkennen sich bewegender Objekte, die Bestimmung von Kollisionszeitpunkten oder das Auffinden von bestimmten Orten in einer Umgebung.

Diese Arbeit hatte die Untersuchung der Dynamik visueller Eigenbewegung in experimenteller wie theoretischer Hinsicht zum Gegenstand. Vordringliches Interesse war dabei auf die Veränderung der Bewegungsdynamik gerichtet und auch darauf, wie das System sich mit der Zeit entwickelt und verändert. Die Abbildung einer kontinuierlichen Bewegung auf der Netzhaut wird als Vektorfeld beschrieben. Dieses optische Flussfeld erlaubt die Bestimmung der Bewegungsrichtung. Eine zusätzliche Interaktion mit der Umgebung verlangt außerdem eine präzise Abschätzung von Raum und Zeit.

Ich habe drei Serien von Experimenten durchgeführt. Die Resultate sollen verstehen helfen, wie visuell simulierte Eigenbewegung im Raum verarbeitet wird. Besonderes Interesse war hier auf ein differenziertes Verständnis der funktionellen Entwicklung von altersbezogener Eigenbewegungswahrnehmung gerichtet, gleichermaßen auf den Einfluss des stereoskopischen Sehens bezüglich der Eigenbewegung, ebenso auf die Sensitivität von Richtungserkennung und Geschwindigkeitserkennung bei Bewegung in die Tiefe und auch auf die Modulation der Zeitwahrnehmung während Eigenbewegung.

Im ersten Experiment untersuchte ich, ob Eigenbewegungswahrnehmung eine Funktion des Alters ist. Zwei Gruppen, einer Testgruppe mit älteren Personen und einer Kontrollgruppe mit jüngeren Personen, wurden optische Flussfelder auf einem Virtual-Reality-Helm gezeigt. Dazu wurde ein Algorithmus entwickelt, mit dem man Vektorfelder dreidimensional darstellen kann. Die Versuchspersonen mussten bei simulierter Eigenbewegung durch eine dreidimensionale Punktwolke hindurch ihre Eigenbewegungsrichtung angeben. Ein Teilergebnis war, dass die Genauigkeit mit zunehmendem Alter abnahm. Des Weiteren untersuchte ich die Abhängigkeit der Eigenbewegungswahrnehmung von der Tiefenstruktur der visuellen Szene. Horizontale Disparität verbesserte die Genauigkeit bei langen Präsentationsdauern und hohen Punktezahlen. Disparität konnte explizit zur Verbesserung der Eigenbewegung beitragen. Die Resultate lassen sich in einer Modellrechnung durch Deaktivierung von Neuronen nachvollziehen. Das könnte weitere grundsätzliche Hinweise zu den neuronalen Korrelaten von Alterungsprozessen liefern.

Im zweiten Experiment wurden Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination während simulierter Eigenbewegung entlang verschiedener Bewegungsachsen in horizontaler Ebene simuliert. Die Resultate zeigten, dass Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimi-

nation von der jeweiligen Referenzrichtung abhingen. Richtungsdiskrimination war bei Bewegung in die Tiefe besser als bei frontoparalleler Bewegung. Im Gegensatz dazu war Geschwindigkeitsdiskrimination besser für Bewegung in frontoparalleler Richtung. Für langsamere Bewegungen war dieser Effekt sogar stärker ausgeprägt. Daraus folgt, dass die Diskriminationsleistung für Richtung und Geschwindigkeit eine Funktion der räumlichen Bewegungsrichtung und daher räumlich anisotrop war. Erklärbar ist dies durch die Überrepräsentation von lateralen Eigenbewegungsvorzugsrichtungen im Areal MST.

Im dritten Experiment untersuchte ich, ob visuell simulierte Eigenbewegung zu einer Veränderung der Zeitwahrnehmung führt. Dazu habe ich die Interaktion der Wahrnehmung von Zeitintervallen und Eigenbewegung mit verschiedenen Geschwindigkeitsprofilen untersucht. Im Ergebnis erwies es sich, dass visuell simulierte Eigenbewegung zu einer globalen Dilatation subjektiver Zeit führte. Zeitintervalle wurden bei Eigenbewegung länger wahrgenommen, als sie tatsächlich waren. Die Zeitdilatationen waren bei Beschleunigungen durchweg größer als bei konstanten Geschwindigkeiten. Inkohärente Bewegung beeinflusste die Beurteilung der Zeitintervalle nicht. Folglich ist die Verarbeitung von zeitlichen und raumzeitlichen (vektorielle Geschwindigkeit) Signalen im Kortex miteinander verknüpft. Nur bestimmte kohärente Bewegungsformen führten zu einer Modulation der Zeitwahrnehmung.

In dieser Arbeit habe ich gezeigt, dass die Analyse der Dynamik der Wahrnehmung von Eigenbewegung wichtige Informationen zum Verständnis der visuellen Navigation und des visuellen Systems im Allgemeinen liefert. Kenntnisse über Eigenbewegung benötigen die Berücksichtigung der einzelnen beteiligten Parameter (Richtung, Geschwindigkeit, Tiefe, Weg, Zeit), gleichermaßen auch der dynamischen Interaktion der separaten Parameter.

Inhaltsverzeichnis

Abstract	iii
Zusammenfassung	v
Inhaltsverzeichnis	vii
1 Einleitung	1
1.1 Präludium	1
1.2 Visuelle Navigation und Eigenbewegung	2
1.3 Funktionen und Anwendung von Bewegungsanalyse	3
1.4 Thema der Arbeit	3
1.5 Inhaltlicher Überblick	5
1.6 Neuronale Grundlagen der Bewegungsverarbeitung	6
1.6.1 Visuelle Verarbeitungswege	6
1.6.2 Physiologie der Verarbeitung von Bewegung	7
1.7 Bewegungsverarbeitung	12
1.7.1 Klassifizierungen	12
1.7.2 Theorie-Modelle zur Bewegungsverarbeitung	13
1.8 Räumliches Sehen und Disparität	16
1.8.1 Geometrische Grundlagen	16
1.8.2 Disparität	17
1.9 Optischer Fluss	20
1.9.1 Geschwindigkeitsvektorfeld	20
1.9.2 Optischer Fluss	27
1.10 Wahrnehmung von Eigenbewegung mittels optischen Flusses	30
1.10.1 Klassifikationen von Eigenbewegung	30
1.10.2 Eigenschaften von Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung	32
2 Experimenteller Aufbau und Methoden	39
2.1 Experimentelle Anlage A: Virtual-Reality-Aufbau	39
2.1.1 Gesamtaufbau	39
2.1.2 Head-Mounted-Display	40
2.2 Experimentelle Anlage B: Projektionsapparatur	41
2.2.1 Gesamtaufbau	41
2.2.2 Augenpositionsmesssystem	42
2.3 Versuchspersonen	44

2.4	Entwicklung eines Verfahrens zur stereoskopischen Eigenbewegungswahrnehmung	46
2.4.1	Kamera-Position und Projektion	47
2.4.2	Stereo-Geometrie	47
2.5	Grundlegende Verfahren zur Datenanalyse	49
2.5.1	Direkte Identifikation der Eigenbewegungsrichtung	49
2.5.2	Identifikation von Schwellen mit der Konstanzmethode	49
2.5.3	Statistische Tests	50
3	Experiment 1: Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter	51
3.1	Einleitung	51
3.1.1	Stand der visuellen Altersforschung und der relevanten biologischen Prozesse	52
3.1.2	Beeinträchtigung des Bewegungssehens	52
3.1.3	Überblick Experiment 1	53
3.2	Methoden Experiment 1	54
3.3	Experiment 1.1 Translatorische Eigenbewegung	56
3.4	Experiment 1.2 Eigenbewegung mit horizontaler Disparität	64
3.5	Experiment 1.3 Eigenbewegung bei inkohärentem optischen Fluss	69
3.6	Experiment 1.4 Rotatorische Eigenbewegung	74
3.7	Simulation des Maximalfehlers	77
3.8	Kontrolluntersuchung: Lokalisation eines stationären Punktes	80
3.9	Simulation der Eigenbewegung in Abhängigkeit vom Alter	81
3.9.1	Grundlagen des Population-Heading-map-Modells	81
3.9.2	Implementierung des Neuronenausfalls	82
3.9.3	Ergebnisse der Simulation	83
3.10	Diskussion Experiment 1	84
3.11	Conclusio Experiment 1	88
4	Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung	89
4.1	Einleitung	89
4.1.1	Neuronale Repräsentation von Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination	91
4.1.2	Effekte durch Adaptation der Geschwindigkeit	92
4.1.3	Modelle zur Kodierung visueller Geschwindigkeit	92
4.1.4	Überblick Experiment 2	93
4.2	Methoden Experiment 2	93
4.3	Experiment 2.1 Richtungsdiskrimination	97
4.3.1	Vergleich der Richtungsdiskrimination für verschiedene Referenz-Bewegungsachsen	97
4.3.2	Richtungsdiskrimination in Abhängigkeit der Geschwindigkeit	100
4.4	Experiment 2.2 Geschwindigkeitsdiskrimination	102
4.4.1	Interstimulusintervall	108

4.5	Experiment 2.3 Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination	111
4.5.1	Freie Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung . . .	111
4.5.2	Überblick Experiment 2.3	111
4.5.3	Methoden Experiment 2.3	111
4.5.4	Augenbewegungen während simulierter frontoparalleler Bewegung	113
4.5.5	Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung in die Tiefe	118
4.6	Diskussion Experiment 2	124
4.6.1	Richtungsdiskrimination komplexer Bewegung	124
4.6.2	Geschwindigkeitsdiskrimination komplexer Bewegung	125
4.6.3	Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination	127
4.7	Conclusio Experiment 2	128
5	Experiment 3: Zeitdilatation während simulierter visueller Eigenbewegung	129
5.1	Einleitung	129
5.2	Methoden Experiment 3	131
5.3	Resultate	134
5.3.1	Zeitwahrnehmung bei konstanter Geschwindigkeit	134
5.3.2	Zeitwahrnehmung bei beschleunigter Bewegung	135
5.3.3	Zeitwahrnehmung bei verlangsamter Bewegung	135
5.3.4	Zeitwahrnehmung bei inkohärenter Bewegung	135
5.3.5	Übersicht aller Versuchsbedingungen	136
5.4	Modell: Maximale Grenzgeschwindigkeit	141
5.5	Diskussion Experiment 3	142
5.6	Conclusio Experiment 3	145
6	Zusammenfassung und Ausblick	147
6.1	Visuelle Navigation: Dynamik der Wahrnehmung während simulierter Eigenbewegung	147
6.2	Ausblick und Experimente der 2. Generation	149
A	Anhang	151
A.1	Ergebnisse	151
A.2	HMD-Einstellungen	152
A.3	Stereo-Initiierung: Quellcodes	153
	Literaturverzeichnis	155
	Abbildungsverzeichnis	170
	Tabellenverzeichnis	175
	Danksagung	177

1 Einleitung

1.1 Präludium

Visuelle Wahrnehmung ist seit jeher eine fundamentale Fähigkeit des Menschen. Wegfall des Sehenkönnens ruft schon bei Polyphemos und Samson Emotionen extremen Ausmaßes hervor. Differenziert und abgewandelt hat sich diese Betroffenheit adäquat zur kulturell-zivilisatorischen Entwicklung der Menschheit bis heute erhalten, zumal die Notwendigkeit perfekten Sehens wahrscheinlich nicht an Bedeutung verloren hat, sondern eher noch zwingender geworden ist. Parallel dazu verlaufen kognitive Bemühungen, Sachverhalte zu erschließen und für den Menschen nutzbar zu machen. Auf der Basis des jeweiligen Wissens führt dies zu Verbesserungen der Sehhilfen und zu invasiven Eingriffen am Auge bis hin zur Anbringung von Netzhautimplantaten. Das Faszinierende an visueller Wahrnehmung reicht von poetischer Zuwendung bis zu systematischer Beschäftigung mit der anstehenden Thematik und hat Dichter wie Wissenschaftler durch die Zeiten hindurch gleichermaßen angesprochen. Selbst wenn im 19. Jahrhundert schon Physiker und Mathematiker ganz wesentlich an wissenschaftlicher Progression beteiligt waren, so ist gerade in jüngster Zeit die neurowissenschaftliche Forschung durch Beiträge theoretischer wie experimenteller Physik in hohem Maße bereichert worden. Gedacht ist hier etwa an die Simulation komplexer Systeme und an die Bereitstellung effizienter Modelle in Kohärenz mit Grundsätzen, auf die sich Physik traditionsgemäß stützt, ebenso im Blick auf zukunftseröffnende Möglichkeiten.

Visuelle Wahrnehmung war bereits bei den Griechen vor 2500 Jahren Gegenstand der Forschung (Wade 1998). Das dürfte wohl an ihrem Interesse an Astronomie und Optik gelegen haben, wobei das Auge als optisches Instrument verstanden werden kann. Kepler platzierte die visuellen sensorischen Mechanismen in die Retina. So berechnete er 1604 den Refraktionspfad des Lichtes durch Cornea, Pupille und Linse. Des Weiteren befasste er sich mit einer Theorie zum inversen retinalen Bild. Ende des 19. Jahrhunderts führten Physiker und Mathematiker wie Ernst Mach (1838 bis 1916), Hermann von Helmholtz (1821 bis 1894) und Jules Henri Poincare (1854 bis 1912) Studien zur Funktion und Organisation des Gehirns durch. Dabei untersuchte Helmholtz auf den Grundlagen der physiologischen Optik Zugänge zu den Gehirnfunktionen.

Das Auge steht am Anfang der Sehbahn, die Signale zu anderen Teilen des Gehirns weiterleitet. Das Gehirn besteht wie alle Materie aus Atomen und Molekülen und folgt in seinen Möglichkeiten den Gesetzen der Physik.

1.2 Visuelle Navigation und Eigenbewegung

Ein Großteil der visuellen Reize in der Umwelt besteht aus Bewegungen. Es können Objekte sein, die sich bewegen (Autos, Menschen), Bewegungswahrnehmung kann aber auch durch Eigenbewegung erzeugt werden. Wie funktioniert das Erkennen und Interpretieren der Eigenbewegung, und wie gelingt es, ein Ziel anzusteuern und in einer Umgebung zu navigieren?

Die Visuelle Navigation ist nicht weniger von praktischer als von wissenschaftlicher Bedeutung. Das praktische Interesse reflektiert den Wunsch, Systeme zu produzieren, die sich mit einem gewissen Grad von Autonomie bewegen können. Das wissenschaftliche Interesse ist auf die Tatsache gerichtet, dass Navigation eine der elementaren Funktionen des Sehens in biologischen Systemen darstellt.

Zu wissen, wohin man sich bewegt, ist nicht irgendein Aspekt der Navigation im täglichen Leben und daher vielleicht belanglos, sondern von vordringlicher Wichtigkeit. Wie nehmen wir also unsere eigene Bewegung wahr und wie kontrollieren wir sie? Beim Umhergehen, beim Fahren mit Fahrrad oder Auto ist das Abbild der Umwelt im Auge als Muster und in je eigener Weise in ständigem Fluss. Dieses Muster, bezeichnet als optischer Fluss, dient dem visuellen System dazu, die Bewegung im Raum zu bestimmen. Der Terminus *optischer Fluss* kann als Abbildung einer kontinuierlichen Bewegung auf der Retina im Sinne eines fortgesetzten Fließens verstanden werden. Anders ausgedrückt: der Ausdruck *optischer Fluss* benennt die projizierten Muster aller Objekte auf die Netzhaut, während der Beobachter sich relativ zu diesen bewegt.

Nach den Prinzipien der Physik wird der auf der Retina erscheinende optische Fluss durch ein Vektorfeld beschrieben, also durch eine Funktion, die jedem Punkt eines Raumes einen Vektor zuordnet.

Daraus lassen sich verschiedene Erkenntnisse gewinnen. Zum einen kann die Eigenbewegung rekonstruiert werden (*Egomotion*), zum anderen die Bewegungsrichtung (*Heading*)¹, ebenso die Körperstellung (*Posture*) und die relative Geschwindigkeit.



Abbildung 1.1: Beispiel eines optischen Flussfeldes. Bewegung wird hier durch Eigenbewegung in Geradeausrichtung erzeugt. Jedem Raumpunkt ist ein Vektor zugeordnet, der in der Abbildung durch Pfeile dargestellt wird (Bremmer 2008).

¹Der englische Begriff *Heading* wird im deutschen Sprachgebrauch oft nicht übersetzt und wird auch in dieser Arbeit als Bezeichnung für das Ansteuern einer Bewegungsrichtung eingesetzt.

Die Quelle der Vektoren liegt bei bestimmten Randbedingungen im Punkt der Bewegungsrichtung, dem Expansionsfokus (*Focus of Expansion*, FOE), auch bezeichnet als Singularität. In Abbildung 1.1 repräsentieren die Pfeile Vektoren, der Expansionsfokus ist durch einen Punkt symbolisiert. Nähere Ausführungen zu den theoretischen Aspekten der Thematik sind in den Kapiteln 1.9 (Optischer Fluss) und 1.10 (Eigenbewegung) dargestellt.

Ziel dieser Arbeit ist es, zu untersuchen, wie der optische Fluss vom visuellen System analysiert und wie er genutzt wird, um Eigenbewegungsrichtung (*Heading*) abzuschätzen. Zu diesem Zweck werden Experimente zur Wahrnehmung des optischen Flusses mit dem Einsatz von Computermodellen kombiniert.

1.3 Funktionen und Anwendung von Bewegungsanalyse

Bewegungswahrnehmung ist ein Prozess, bei dem visuelle Bewegung (*visual motion*) extrahiert und interpretiert wird. Für Lebewesen ist es vorteilhaft, wenn sie Bewegung erkennen und analysieren können. Demzufolge kann Bewegungsanalyse als effiziente Komponente im Zusammenhang der visuellen Navigation benannt werden. Einige Lebewesen besitzen eingeschränkte Farbwahrnehmung oder können nicht stereoskopisch sehen, aber alle, die Augen haben, verfügen über Bewegungssehen. Ausfälle wirken sich unersetzbar nachteilig aus (z.B. Hess et al 1989). Auch in der Technik findet die Bewegungsanalyse Anwendung (Übersicht in Tabelle 1.1).

Bei biologischen Funktionen sind nebeneinander nachfolgende Kategorien zu erwähnen: Lebewesen benutzen die Informationen aus dem optischen Fluss, um sich zweckmäßig in ihrer Umgebung zu bewegen und um zu navigieren. Gleichermaßen kann die Existenz von Objekten oder die Erkennung biologischer Bewegung aus der Bewegungsinformation bestimmt werden. Es können Kollisionszeitpunkte abgeschätzt und auch Informationen zur räumlichen Tiefe deduziert werden.

Die Bestimmung von Bewegungsinformationen aus Bildfolgen wird auch in der Technik benutzt: In der Computertechnik werden häufig Sequenzen hintereinander aufgenommener Bilder eingesetzt. Die Extraktion damit verbundener Information ist in der Technik Gegenstand grundlegender Analysen. Bewegte Bildfolgen kann man in Bilder und Teilmuster untergliedern. Aus einem Bild wird dann ein bestimmtes Merkmal extrahiert oder ein Objekt in einer Bildfolge identifiziert. Das Verfahren lässt sich beispielsweise zur autonomen Navigation von Robotern benutzen.

1.4 Thema der Arbeit

Diese Arbeit beschäftigt sich mit der Analyse der Wahrnehmung von visuell simulierter Eigenbewegung in experimenteller wie theoretischer Hinsicht. Beiträge zur Erforschung der Verarbeitung von Eigenbewegung liefern wichtige Informationen über die Eigenschaften

Tabelle 1.1: Biologische Funktionen und technische Anwendung von Bewegungsanalyse.

Biologische Funktionen	Technische Anwendung
• Optischer Fluss zur Navigation	• Maschinensehen
• Erkennung von Objektbewegung	• Bildkompression
• Erkennung von Gliedmassenbewegung	• Autonome Navigation von Robotern
• Erkennung der Bewegung von Lebewesen	• Optische Raumüberwachung
• Bestimmung von Kollisionszeitpunkten	• Verkehrsüberwachung
• Kodierung von Form-aus-Bewegung	• Computerunterstützte medizinische Operationen
• Auslösung von Augenbewegungen	
• Bild-Segmentierung durch Bewegungsdiskontinuität	
• Bildstabilisierung	

des visuellen Systems und darüber, wie der komplexe Zusammenhang der Repräsentation von Bewegung im Raum zu verstehen ist. Mein zentrales Interesse gilt der Dynamik der Wahrnehmung von visueller Eigenbewegung, der Untersuchung von Veränderung der Bewegungsdynamik sowie der Entwicklung und Veränderung des Systems im Zeitverlauf. Neben geometrischen Überlegungen sind auch die Eigenbewegungsrichtung, die Bewegungsgeschwindigkeit, die Tiefe der Szene und die Darstellungstiefe des Fixationspunktes sowie die zurückgelegte Distanz und die wahrgenommene Zeit von Bedeutung. Nachfolgend sind die Kernfragestellungen der Arbeit aufgeführt:

- **Einfluss des Alterns auf die Eigenbewegungswahrnehmung**

In diesem Kontext wurden die relevanten Parameter der Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter untersucht. Auf diese Weise kann man grundlegende Eigenschaften des Bewegungsehens und der Gehirnalterung ableiten. (Experiment 1, Kapitel 3).

- **Einfluss der binokularen Tiefeninformation auf die Eigenbewegungswahrnehmung**

Das Sehen von Bewegung und die Wahrnehmung räumlicher Tiefe sind eng miteinander verknüpft. Beides liefert Informationen über die Lage von Objekten im Raum und der räumlichen Beziehungen zueinander. Untersucht wurde speziell, wie Querdiskrepanz, d.h. binokulare Tiefeninformation, die Eigenbewegungswahrnehmung beeinflusst. (Experiment 1.2, Kapitel 3).

- **Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination bei Eigenbewegung**

Die Vektoren des optischen Flussfeldes (Geschwindigkeitsvektoren) lassen sich jeweils in Richtung und Betrag aufspalten, wobei der Betrag der Geschwindigkeit $|\vec{v}|$ entspricht. Eine wichtige Frage ist in diesem Zusammenhang, welche neuronalen Mechanismen der Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination zugrunde liegen. In einer Reihe von Experimenten zur Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination habe ich untersucht, ob die Diskrimination von Richtung und Geschwindigkeit räumlich invariant ist. (Experiment 2, Kapitel 4).

- **Zeitwahrnehmung während Eigenbewegung**

Die exakte Determination von Zeit ist eine wesentliche Voraussetzung für visuelle Navigation und Orientierung im Raum. Auch für die Einschätzung von zurückgelegten Distanzen und Kollisionszeitpunkten ist Zeitwahrnehmung von elementarer

Bedeutung. Hier habe ich die Interaktion der Wahrnehmung von Zeitintervallen und simulierter Eigenbewegung untersucht. Vorherige Untersuchungen hatten gezeigt, dass Raum und Zeit im visuellen System starken Verzerrungen unterliegen können. Diese Arbeit ist die erste, in der die Dynamik der Zeitwahrnehmung während simulierter Eigenbewegung analysiert wird. (Experiment 3, Kapitel 5).

1.5 Inhaltlicher Überblick

In der vorliegenden Arbeit werden zunächst die neuronalen Grundlagen der Bewegungsverarbeitung dargelegt (Kapitel 1.6). Dazu gehört die Beschreibung des Verarbeitungsweges visueller Information und der Gehirnregionen, die am Bewegungssehen beteiligt sind. Kapitel 1.7 beschäftigt sich mit den fundamentalen Begriffen und Annahmen des Bewegungssehens. Im Anschluss daran werden Prinzipien des räumlichen Sehens zur Sprache gebracht (Kapitel 1.8).

Die nächsten beiden Kapitel behandeln die Grundkonzepte der Arbeit: Das Prinzip des optischen Flusses wird in Kapitel 1.9 hergeleitet und beschrieben. Dann werden Mechanismen der Eigenbewegungswahrnehmung dargestellt und bisherige Studien zum Thema angeführt (Kapitel 1.10). Das Kapitel gibt auch einen Überblick zum Stand der aktuellen Forschung.

Kapitel 2 beschreibt die experimentellen Methoden, mit denen die Daten gewonnen werden. Anschließend werden Arbeitsschritte und Prinzipien der Datenanalyse vorgestellt.

In den drei folgenden Kapiteln schließen sich die experimentellen Teile an: Kapitel 3 behandelt die Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit des Alters. In Kapitel 4 wird die Richtungs- und Geschwindigkeitssensitivität während Eigenbewegung diskutiert. Kapitel 5 behandelt die Zeitwahrnehmung während Eigenbewegung. Kapitel 6 bringt eine Zusammenfassung der Resultate und schließt mit einem Ausblick.

1.6 Neuronale Grundlagen der Bewegungsverarbeitung

1.6.1 Visuelle Verarbeitungswege

Visuelle Information wird zunächst auf der Netzhaut (Retina)² des Auges abgebildet. Nach der Umsetzung der Energie des Lichtes ($E = h \cdot \nu$) in elektrische Energie, und zwar in den Photorezeptoren, führt dies schließlich zur Erregung von einzelnen Nervenzellen (Neuronen), die diese Information mittels elektrischer Impulse (Aktionspotentiale) über eine Zwischenstation, den Thalamus, zum Kortex weiterleiten.

Die erste Stufe der Informationsverarbeitung passiert im Auge (Abbildung 1.2). Licht wird durch Cornea und Linse fokussiert und daraufhin auf einen zweidimensionalen Detektor auf der hinteren inneren Oberfläche des Auges, die Retina projiziert. Dort entsteht ein umgekehrtes, reelles und verkleinertes Bild. Die Retina ist also invertiert aufgebaut: Durch das Auge einfallende Photonen müssen erst mehrere Schichten von Zellen durchdringen, bevor einzelne Photonen von den Photorezeptoren auf der Rückseite der Retina absorbiert werden. Die optischen Signale werden in elektrische umgewandelt und in einer Reihe komplexer Schritte von Horizontal-, Bipolar-, und Amakrinzellen verarbeitet. Deren Signale werden dann entgegen dem einfallenden Licht an die nachgeschalteten Neuronen zurückgeleitet, bis sie die Ganglienzellen erreichen. Diese befinden sich auf der lichtzugewandten Netzhautoberfläche, ihre Axone vereinen sich im optischen Nerv. Die Signale sind als elektrische Pulse (Aktionspotential oder Spikes) kodiert und in zahlreichen parallelen Kanälen organisiert. Die meisten der Fasern des Sehnervs projizieren zunächst in das CGL (corpus geniculatum laterale, seitlicher Kniehöcker) im Thalamus. Nachgeschaltete Neuronen projizieren von dort in den primären visuellen Kortex (area striata). Von hier gelangen die Signale in andere kortikale Areale.

Nach einer allgemeinen Hypothese werden die Sehinformationen auf zwei Pfaden weitergeleitet. Areale entlang des sog. ventralen Pfades analysieren die Objekterkennung, und solche des sog. dorsalen Pfades analysieren Bewegungs- und Raumwahrnehmung. Für eine hier einsetzende Dichotomie wurden die Begriffe Was- und Wo- resp. Wie-System geprägt (Mishkin et al. 1983; Goodale u. Milner 1992; Ungerleider u. Haxby 1994).

Grundsätzlich werden benachbarte Orte im Sehfeld auf benachbarte Orte im Kortex projiziert. Gebiete der Retina mit geringerer Ganglienzellendichte weisen dabei eine kleinere kortikale Repräsentation auf.

$$\rho(x, y) = \text{const} \cdot |\det J_R(x, y)| \quad (1.1)$$

Dabei ist ρ die Dichte der Ganglienzellen, R die Abbildungsfunktion der retinotopen Karte, $|\det J_R(x, y)|$ ist der kortikale Vergrößerungsfaktor mit der Jakobi-Matrix J .

Der Aufbau des visuellen Systems unterscheidet drei wesentliche Elemente: Funktionelle Spezialisierung, parallele Verarbeitung und retinotope Organisation. Das Gehirn bildet

²lat.: rete = Netz

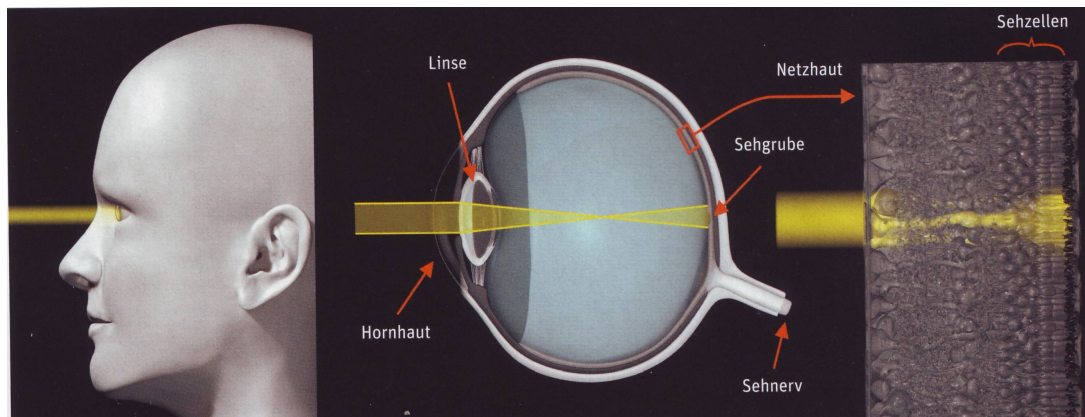


Abbildung 1.2: Beginn des Sehens im Auge. Das Auge besteht aus einem optischen System (Linse), der Hornhaut (Cornea) und der entlang des Augenhintergrundes liegenden Retina. Die Vergrößerung zeigt die Photorezeptoren, die in ihrer Gesamtheit mit anderen Zellklassen die Retina bilden (Abb. mod. nach Spektrum 2007).

die visuelle Welt nicht einfach ab, sondern verarbeitet visuelle Informationen sehr früh nach kategorialen Gesichtspunkten (Bewegung, Form, Farbe etc.), die örtlich getrennt repräsentiert und analysiert werden (Livingstone u. Hubel 1987). Visuelle Wahrnehmung ist also ein konstruktiver Prozess, das Ergebnis einer spezifischen Analyse der elementaren Merkmale der visuellen Welt und nicht nur eine Abbildung der äußeren Welt.

Im nächsten Abschnitt werden Elemente des dorsalen Pfades, in dem Raum- und Bewegungsinformation analysiert wird, näher beschrieben.

1.6.2 Physiologie der Verarbeitung von Bewegung

Nach aktuellem Forschungsstand sind primär folgende Areale an der Verarbeitung von Bewegungsinformation beteiligt: Medio-temporales Areal MT (Born u. Bradley 2005), medio-superior temporales Areal MST (Tanaka u. Saito 1989; Duffy u. Wurtz 1991a; Lagae et al. 1994) und ventral intraparietales Areal VIP (Bremmer 2000). Auch die Areale 7a (Siegel u. Read 1997) und STP (Anderson u. Siegel 1999) sind am Bewegungssehen beteiligt. Im Kapitel 1.6.1 wurde gezeigt, dass die Sehinformation in getrennte Verarbeitungspfade eingeteilt werden kann. Die Verarbeitung von Bewegung beginnt bei den M-Ganglienzellen der Retina, welche in die magnozellulären Schichten des CGL projizieren, und schließlich die Sehinformation von Areal V1, Areal V2 oder Areal V3 nach Areal MT übermitteln (Ungerleider u. Desimone 1986). Von dort gelangt das Signal u.a. in das Areal MST des parietalen Kortex (Abbildung 1.3).

Medio-temporales Areal (MT)

Das Medio-temporale Areal MT, auch V5 genannt, liegt in der posterioren Bank des sulcus temporalis superior (STS). In Läsionsexperimenten konnte der Zusammenhang zwischen

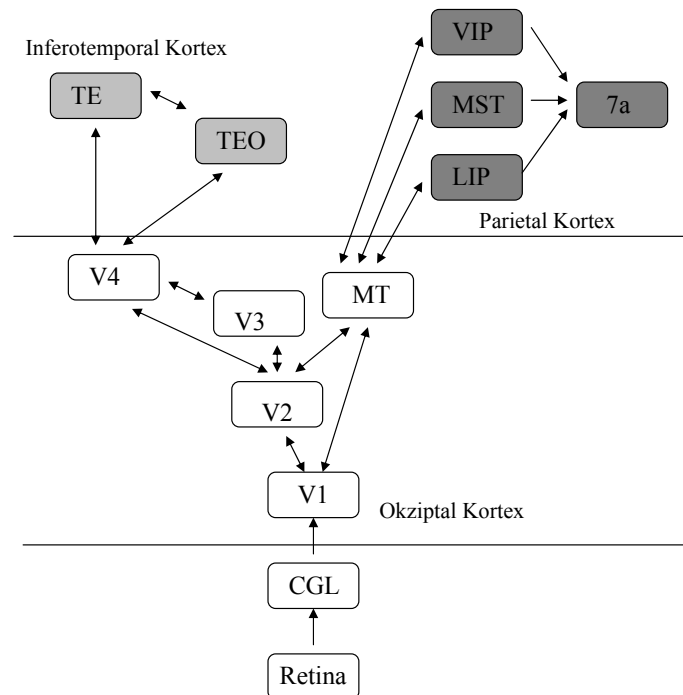


Abbildung 1.3: Schematische Darstellung der Kortexareale, die am Bewegungssehen beteiligt sind und einiger benachbarter Areale. Modifiziert nach Rolls u. Deco (2006).

Neuronen des MT Kortex und Bewegungswahrnehmung gezeigt werden (Newsome u. Pare 1988). Nach einer Läsion des Bereiches waren die Wahrnehmungsschwellen für das Erkennen von Bewegungsrichtungen erhöht. Weitere Hinweise lieferte die Methode der Mikrostimulation. Stimulationen von Neuronen im Areal MT führten dazu, dass die Wahrnehmung der Versuchstiere beeinflusst wurde und ihr Urteil über Bewegungsrichtung eine Veränderung erfuhr (Movshon u. Newsome 1992). Areal MT war demnach direkt mit den perzeptuellen Entscheidungen der Bewegungserkennung verbunden. Eine wichtige Rolle von Areal MT bei der Bewegungserkennung demonstrierten auch Versuche zur Kohärenz bewegter Punktemuster (Newsome et al. 1989). In diesem Experiment wurden einem Punktemuster systematisch zufällig bewegte Störpunkte hinzugefügt, die nicht mit der tatsächlichen Bewegungsrichtung korrelierten. Mit zunehmender Kohärenz wurden die MT-Neuronen schneller aktiviert; außerdem feuerten sie mit größerer Genauigkeit, d.h. der Zeitpunkt, an dem einzelne Spikes (Aktionspotentiale) auftraten, wurde verändert. Damit konnte eine Verknüpfung zwischen Feuerrate und Verhalten nachgewiesen werden.

MT verfügt über eine hohe Anzahl richtungsselektiver Neuronen: diese Neuronen antworten am besten auf Bewegung in einer ganz bestimmten Richtung, genannt Vorzugsrichtung. Etwa 80% der Neuronen in MT sind richtungsselektiv (Maunsell u. van Essen 1983a). Die neuronale Antwort wird reduziert, wenn sich die tatsächliche Bewegungsrichtung von der Vorzugsrichtung entfernt. Die Antwort ist am niedrigsten für die sogenannte Nullrichtung oder Antivorzugsrichtung. Diese Abhängigkeit der Stärke der neuronalen

Reaktion von der Bewegungsrichtung bezeichnet man als *Richtungs-Tuning*. Ein exemplarisches Beispiel für die *Tuningkurve* eines MT-Neurons ist in Abbildung 1.4 dargestellt. Für einige MT-Neuronen konnte auch ein Suppressionseffekt eines Stimulus, der sich in Antivorzugsrichtung bewegt, auf die Antwortstärke nachgewiesen werden (Albright 1984). Neuronen, die bevorzugt auf bestimmte Bewegungsrichtungen reagieren, sind in Areal MT in Säulen organisiert (Albright et al. 1984). Die Säulenorganisation ist ein Strukturmerkmal innerhalb des Kortex. Dabei kodieren die Neuronen, die sich innerhalb einer Säule einer Kortexschicht befinden, bis zu mehreren gemeinsamen Merkmalen.

MT-Neuronen reagieren auch selektiv auf die Geschwindigkeit von Bewegungen. Das Geschwindigkeits-Tuning weist das Verhalten eines Bandpass-Filters auf, das die größten neuronalen Antworten bei mittleren Geschwindigkeiten verzeichnet (Albright 1984; Lagae et al. 1993). Vorzugsgeschwindigkeiten werden mit zunehmender Exzentrizität erhöht (Maunsell u. van Essen 1983a). Neuronen, die bevorzugt auf bestimmte Geschwindigkeiten reagieren, lassen sich keiner eindeutigen Säulenorganisation zuordnen, die Struktur ist nach Ditterich et al. (2003) in Gruppen (Clustern) organisiert. MT-Neuronen sind auch sensitiv für stereoskopische Reize (vgl. Kapitel 3.4). In diesem Zusammenhang konnten DeAngelis u. Newsome (1999) nachweisen, dass MT-Neuronen nach ihrer Disparität organisiert sind.

Ein weiteres wichtiges Merkmal ist die Struktur der rezeptiven Felder von MT-Neuronen. Neuronen im Areal MT reagieren im Sehfeld nur in einem limitierten Bereich. Dieses rezeptive Feld eines Neurons ist der Bereich auf der Retina, der die Aktivität des Neurons beeinflusst. Die Größe der rezeptiven Felder von Areal MT entspricht einem Durchmesser von 1-10° Sehwinkel und ist von der Exzentrizität abhängig (Albright u. Desimone 1987; Maunsell u. van Essen 1983a).

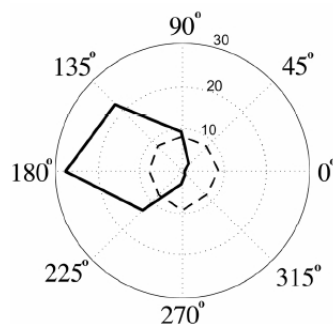


Abbildung 1.4: Richtungstuning eines beispielhaften MT-Neurons. Die Polarwinkel geben die Richtung des präsentierten Stimulus an. Die durch eine Linie verbundenen Messpunkte stellen die durchschnittliche Antwort des Neurons dar. Es zeigt sich, dass dieses Neuron eine Vorzugsrichtung hat. Die gestrichelte Linie gibt die Spontanaktivität des Neurons an (mod nach Haarmeier 2006).

Medio-superior temporales Areal (MST)

In der anterioren Bank des STS liegt das medio-superior temporale Areal MST. Es lässt sich in zwei Teilbereiche aufgliedern, MST-lateral und MST-dorsal. MST-Neuronen weisen im Vergleich zu MT-Neuronen verhältnismäßig große, teilweise sogar bilaterale rezeptive Felder auf (Tanaka et al. 1993). Ein MST Neuron umspannt damit einen Großteil eines retinalen optischen Flussfeldes. Zellen im Areal MST sind ebenfalls an der Analyse von Bewegungsinformation beteiligt. Eine Mehrzahl Neuronen reagiert richtungs- und geschwindigkeitsselektiv auf bewegte Stimuli (Saito et al. 1986). Neuronen reagieren aber auch auf komplexere Bewegungen, wie z.B. Rotation, Expansion und Kontraktion (Sakata et al. 1986; Saito et al. 1986; Ungerleider u. Desimone 1986).

In Areal MST konnten Neuronen nachgewiesen werden, die auf verschiedene Klassen optischer Flussfelder reagieren (Duffy u. Wurtz 1991a,b; Orban et al. 1992): radiale Expansion, radiale Kontraktion, kreisförmige Bewegung sowie frontoparallel planare Flussfelder. Gleichwohl fanden sich auch Neuronen, die auf Kombinationen dieser Klassen reagieren. Neuronen, die auf Expansion antworten, sind überrepräsentiert. Gu et al. (2006) untersuchten für verschiedene Eigenbewegungsrichtungen das Antwortverhalten von MST-Neuronen. Sie fanden, gemittelt über die gemessene Neuronenpopulation, eine ausgeprägte Anisotropie mit einer Überzahl von Neuronen, die auf Eigenbewegung nach recht oder links reagieren. Es gab folglich keine Überrepräsentation von Neuronen, die eine Vorwärtsrichtung bevorzugen.

Weitere Hinweise zur Rolle von MST bei der Bewegungswahrnehmung erbrachte auch hier die Methode der Mikrostimulation. Stimulation des Areal MST von Versuchstieren während des Versuches führte zu einer Verschiebung des Urteils über die Bewegungsrichtung nach abgestimmten Neuronen hin (Britten u. van Wezel 2002).

Das kortikale Areal MST spielt auch eine Rolle beim stereoskopischen Bewegungssehen. Neuronen in MST sind sensitiv für Querdisparität bewegter Stimuli. Zudem ist die Richtungsselektivität einzelner Neuronen abhängig von der Disparität (Roy et al. 1992). Dieser Zusammenhang ist in Kapitel 2.4.3 ausführlich dargestellt. Das Eigenbewegungs-Antwortverhalten ist signifikant verbessert, wenn verschiedene Tiefenebenen einbezogen werden (Upadhyay et al. 2000).

Eine Navigation in natürlicher Umgebung steht mit Bewegungen des Auges und des Kopfes in Verbindung (siehe Kapitel 1.10). Bei der Untersuchung des Antwortverhaltens von MST-Neuronen unter Einbezug von Augenbewegungen zeigte es sich, dass MST-Neuronen Augenbewegungen unter bestimmten Bedingungen kompensieren (Bremmer et al. 2010a; Bradley et al. 1996). Allerdings war die Kompensation nur unvollkommen, sie unterkompensierten diese. Eine hinzugefügte simulierte Tiefe verbesserte die Kompensation jedoch (Britten 2008).

Areal MST spielt nicht nur eine Rolle bei simulierter Bewegung, sondern auch bei tatsächlicher Bewegung. Beim Menschen erfasst das vestibuläre System solche Bewegungen des Körpers im Raum. Stimulation des vestibulären Systems kann während rotatorischer und translatorischer Eigenbewegung erreicht werden. Areal MST-Neuronen sind auch

sensitiv für solche vestibuläre Stimulation. Sie reagieren bei Richtungsdiskrimination basierend auf vestibuläre Hinweise (Bremmer et al. 1999a; Gu et al. 2007).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass das kortikale Areal MST eine wesentliche Rolle bei der Eigenbewegungswahrnehmung spielt. Die Verarbeitung der Integration der Bewegungsinformation hat sich auf dem Weg vom Areal MT zu Areal MST verbessert. Außerdem sind relevante Mechanismen mit stereoskopischer Tiefeninformation gekoppelt. Untersuchungen zur Funktion der Bewegungserkennung anhand der Eigenschaften des Areals MST und der Tiefeninformationen sind daher von hohem Interesse für das Verständnis der Prinzipien der visuellen Navigation. Weiterführende Informationen zum Areal MST lassen sich aus Lappe (2000), Duffy (2000), Britten (2008) entnehmen.

Ventrales intraparietales Areal (VIP)

Das ventrale intraparietale Areal (VIP) befindet sich im intraparietalen Sulcus und weist einige Ähnlichkeiten mit dem Areal MST auf (Bremmer 2005). Grundsätzlich handelt es sich allerdings um ein multimodales Areal, d.h. es enthält Neuronen, die nicht nur auf visuelle (Bremmer et al. 2002a; Colby et al. 1993), sondern auch auf taktile (Duhamel et al. 1998), auditorische (Schlack et al. 2005) und vestibuläre Reize reagieren (Bremmer et al. 2002b). Auch Reaktionen, die mit langsamen Augenfolgebewegungen (Schlack et al. 2003) und Objektbewegungen (Schlack et al. 2003) in Verbindung stehen, konnten gefunden werden.

Eine Mehrzahl der VIP-Neuronen antwortet auf optische Flussfelder (Bremmer et al. 2002a). Verschiedene Klassen von optischen Flussfeldern wurden untersucht: Expansion, Kontraktion und Rotation (im Uhrzeigersinn und gegen den Uhrzeigersinn). Die Mehrzahl aller Neuronen antwortete dabei bevorzugt auf Expansionsbewegungen gegenüber Kontraktionsbewegungen. VIP-Neuronen antworten selektiv auf Richtung und Geschwindigkeit visueller Bewegung. (Colby et al. 1993; Bremmer 2005). Dabei sind die visuellen und somatosensorischen rezeptiven Felder überlagert (Duhamel et al. 1991). Generell ist das Geschwindigkeitstuning von VIP-Neuronen in Richtung höherer Geschwindigkeiten verschoben (Bremmer et al. 1997).

Die Aktivität der Neuronen des Areals VIP korreliert auch mit Tiefenhinweisreizen. Colby (1993) konnte nachweisen, dass Neuronen außerhalb eines definierten Nahfeldes keine Aktivität mehr zeigen. Ein Großteil der Neuronen reagiert zudem bevorzugt auf Reize im nahen Bereich (zwischen Augen und Fixationsebene) (Bremmer et al. 2000). Man nimmt an, dass VIP für Bewegungswahrnehmung im Nahfeld verantwortlich ist (Bremmer et al. 2000), Areal VIP spielt auch bei tatsächlicher Bewegung eine Rolle. Bremmer et al. (2002b) und Schlack et al. (2002) zeigten, dass Neuronen in Areal VIP sensitiv für solche vestibulären Bewegungssignale sind.

Areale des Bewegungssehens beim Menschen

Beim Menschen wie beim Affen gibt es ähnliche strukturelle und funktionelle Organisationen des Bewegungssehens. Mittels funktioneller Magnetresonanztomographie (fMRT) wurde kortikale Aktivierung erfasst (vgl. Bremmer 2008; Culham et al. 2001). Optische Flussmuster bewirkten einen Anstieg des sog. BOLD-Signals in der MT+ Region des Menschen. Diese Region wurde als äquivalent zu MT und MST des Makaken interpretiert (Huk et al. 2002). Weitere Ähnlichkeiten bemerkten Dukelow et al. (2001) und Smith et al. (2006). Auch Areal V6 ist am Bewegungssehen beteiligt (Pitzalis et al. 2010). Das menschliche Pendant zu VIP zeigten Bremmer et al. (2001). Wall u. Smith (2008) wiesen nach, dass das menschliche System eine Unterscheidung zwischen natürlichem und inkonsistentem Fluss treffen kann. Das deutet auf eine spezielle Hierarchie innerhalb des menschlichen kortikalen Systems hin.

1.7 Bewegungsverarbeitung

1.7.1 Klassifizierungen

Bewegungswahrnehmung ist eine grundlegende und multifunktionelle Fähigkeit der Wahrnehmung; sie lässt sich nach verschiedenen Gesichtspunkten klassifizieren. Eine wichtige Unterscheidung ist die Differenzierung zwischen der Wahrnehmung der Objektbewegung und der Wahrnehmung der eigenen Fortbewegung relativ zur Umwelt (Eigenbewegung). Weiter gibt es eine Klassifizierung nach Situationen, in denen Bewegung auftritt.

Auch die Definition der Bewegung lässt sich aus verschiedenen Richtungen angehen. Physikalisch gesehen, ist Bewegung Veränderung der Position in Abhängigkeit von der Zeit. Mathematisch beschreibt man die Bewegung eines punktförmigen Objektes mittels einer vektorwertigen, stetig differenzierbaren Funktion einer reellen Veränderlichen, wobei die Veränderliche mit der Zeit und der Funktionswert mit dem Ortsvektor des Objektes identifiziert wird. Geschwindigkeit ist dann die erste, Beschleunigung die zweite Ableitung dieser Funktion nach der Zeit. Als mögliche Klassifizierungen von Bewegungen gelten:

Reale Bewegung und Scheinbewegung Scheinbewegung entsteht durch eine schnelle Abfolge stehender Bilder. Dabei ist der räumliche Abstand der sich bewegenden Objekte zueinander und das Zeitintervall, in dem die Bilder nacheinander gezeigt werden, für die jeweilige Wahrnehmung von Bedeutung. Das zeitliche Intervall für kontinuierliche Scheinbewegungen beträgt 60 bis 200 ms.

Bewegung mit kurzer Reichweite und langer Reichweite Als Bewegung kurzer Reichweite werden Bewegungen von kleinen Elementen bezeichnet, die sich über kurze Distanzen bewegen; Bewegungen großer Objekte, die sich über lange Distanzen bewegen, nennt man Bewegungen langer Reichweite (Braddick 1980).

Bewegung 1. Ordnung, primäre Bewegung Hier kann zwischen primärer, sekundärer und tertiärer Bewegungswahrnehmung unterschieden werden. Bewegung 1. Ordnung

basiert auf der raum-zeitlichen Veränderung in jeweiliger Helligkeitsverteilung bzw. Leuchtdichte. Bewegungswahrnehmung kann aber auch von raum-zeitlicher Veränderung durch Farbe, Kontrast, Textur oder Raumfrequenzeigenschaften erzeugt werden. Dies bezeichnet man als Bewegung 2. Ordnung. Bewegung 3. Ordnung basiert auf dem Verfolgen von Merkmalen in einer Bildfolge (Lu u. Sperling 2001).

Fourier-, Nicht-Fourier-Bewegung Mit einer Fourier-Analyse zerlegt man ein Signal in dessen Frequenzanteile. Das dient der Dekomposition der Informationen in Einzelteile wie nach räumlichen und zeitlichen Informationen. Bei der Nicht-Fourier-Bewegung können die Signale nicht nach Methode der typischen energie- und gradienten-basierenden Modelle vorhergesagt werden. Dazu gehören beispielsweise Schatten, Okklusionsgrenzen und Bewegungssillusionen durch Aliasing.

Aktive und passive Bewegung Aktive Bewegung beschreibt die selbsttätige Fortbewegung von Individuen.

Lokale Bewegung Sie liegt vor bei Bewegung des gesamten Gesichtsfeldes (Fortbewegung) oder bei Bewegung innerhalb eines Gesichtsfeldes (Objektbewegung).

Wenn Objekte sich bewegen, dann bewegen sich Eigenschaften wie Form, Größe, Farbe und Leuchtdichte kohärent.

$$L = \frac{dI}{dA \cos(\Theta)} \quad \left[\frac{cd}{m^2} \right] \quad (1.2)$$

Leuchtdichte L ist definiert als das Verhältnis der ausgestrahlten Lichtstärke I zur Größe A ihrer scheinbar leuchtenden Fläche. Dabei ist die Lichtstärke I die Strahlungsleistung einer Lichtquelle pro Raumwinkel, gewichtet mit der spektralen Empfindlichkeit des Auges.

1.7.2 Theorie-Modelle zur Bewegungsverarbeitung

Die theoretische Darstellung von Bewegung kann nach verschiedenen Ansätzen unterteilt und beschrieben werden.

• Modelle zur Bewegungs-Detektion

Korrelationsmodell Die Zeitverläufe der Bildintensität werden an zwei Bildpunkten miteinander verglichen. Dieser Ansatz wird beispielsweise im Reichardt-Detektor benutzt (Hassenstein u. Reichardt 1956). Bei diesem Modell kommt eine nichtlineare Kombination von zeitlich verzögerten Rezeptoren an verschiedenen Orten zur Anwendung (Abbildung 1.5).

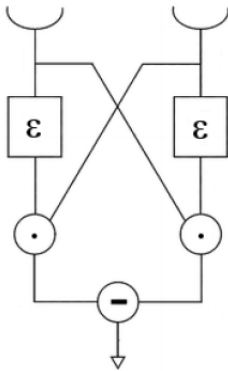


Abbildung 1.5: Reichardt-Modell für die visuelle Bewegungsregistrierung. Der Lichtreiz kann ein bewegter Punkt sein, der beide Rezeptoren (oben im Bild) nacheinander erreicht. Das Modell kann zwischen einer Bewegung nach rechts und einer nach links unterscheiden. Der Operator „ ϵ “ sorgt für eine zeitliche Verzögerung der Erregung. Operator „ \bullet “ bewirkt eine multiplikative Verrechnung der beiden Eingänge. Aufgrund des verzögerten Signals vom ersten Rezeptor und dem Signal vom zweiten Rezeptor kommt es bei einer geeigneten Bewegung zu einer positiven Antwort.

Gradientenverfahren Beim Gradientenverfahren wird die Funktion des sich bewegenden Objektes oder Bildes I partiell nach Ort und Zeit abgeleitet.

$$\vec{v} \cdot \nabla I + \frac{\partial I}{\partial t} = 0 \quad (1.3)$$

Dabei ist \vec{v} der Geschwindigkeitsvektor, t die Zeit, ∇I bezeichnet den Gradienten einer Funktion. Die Gleichung wird auch Constraint-Gleichung genannt. (Beauchemin u. Barron 1995).

Fourier-Transformierte Bewegung wird als Linie oder Ebene in einem Frequenzraum bzw. Fourierraum dargestellt. Die Berechnung der Energiefunktion, hergeleitet aus der quadrierten Intensität der orts-zeitlich gefilterten Bilder, liefert Informationen über die Bewegung (Adelson u. Bergen 1985).

• Modelle zur Bewegungs-Integration

Vektorsummation Die einzelnen lokalen Bewegungsvektoren werden summiert und gemittelt. Sie resultieren im Gesamtbewegungsvektor eines Objektes (Wilson et al. 1992).

IOC-Modell³ Einzelne Bewegungsvektoren werden durch eine Linie („constraint“-Linien) beschrieben. Die resultierende kombinierte Gesamtbewegung entspricht einem linearen Gleichungssystem. Das wird im Modell durch Bestimmung der Schnittpunkte („intersection“) aller Linien gelöst (Adelson u. Movshon 1982).

Bayes-Modell Der Ansatz erlaubt es, die Wahrscheinlichkeiten von verschiedenen Bewegungsrichtungen zu bestimmen und statistisch mit einer Präferenz zu kombinieren. Die wahrgenommene Bewegung ist das Produkt der „likelihood“-Verteilung, basierend auf einer Präferenz und einer „priori“-Verteilung (Weiss et al. 2002).

³(engl.: *intersection of constraints* Modell).

• Modelle zur Berechnung des Optischen Flusses

Bei der theoretischen Berechnung des optischen Flusses ist zwischen zwei verschiedenen Ansätzen zu unterscheiden: dem Differentiellen- und dem *Area-matching*-Ansatz. Differentielle Ansätze entsprechen zunächst dem Gradientenverfahren. Die Positionen einzelner Bildpunkte werden abgeleitet (Gleichung 1.3, vgl. auch Kapitel 1.9). Mit Näherungsverfahren werden dann die Lösungen der Gleichung bestimmt (Beauchemin u. Barron 1995).

Lucas-Kanade-Methode Das Näherungsverfahren basiert auf der lokalen Berechnung der kleinsten Fehlerquadrate (Lucas u. Kanade 1981). Mit der Annahme, dass die Bewegung der Bildpunkte in einem kleinen Bereich konstant ist, kann der optische Fluss durch Minimierung einer gewichteten Anpassung der Gleichung durch kleinste Fehlerquadrate in einem engen Bereich ermittelt werden.

Horn-Schunck Das Verfahren basiert auf einer globalen Regularisierungstechnik. Es wird eine Glattheitsbedingung eingeführt, so dass die Bewegung der Bildpunkte innerhalb eines Zeitintervalls ohne Sprünge verläuft. Diese Bedingung dient als Regularisierer, der die fehlenden Informationen zur Berechnung des optischen Flusses ergänzt (Horn u. Schunck 1981).

• Modelle zur Berechnung der Eigenbewegung

Nennenswert sind hier zwei theoretische Ansätze zur Berechnung der Eigenbewegung: vektor-basierender Ansatz und der Schablonen-Ansatz.

Vektorbasierendes Populationsmodell Bei der vektorbasierenden Populationskodierung ist die Eigenbewegung durch kombinierte Aktivität einer großen Anzahl Neuronen (Neuronenpopulation) repräsentiert. Einzelne Neuronen leisten nur einen Teilbeitrag. Mathematisch handelt es sich um einen Minimierungsalgorithmus, der jeweilige unbekannte Eigenbewegungsparameter aus dem optischen Fluss anpasst. Das Minimum ist dann die mittlere quadratische Abweichung des gemessenen Flussfeldes von allen möglichen Flussfeldern (Lappe et al. 1996).

Template-Modell Das Modell besteht aus einer Klasse von Schablonen (=template). Jede Schablone zeichnet sich durch eine bevorzugte Bewegungsrichtung aus. Die Aktivität jeder einzelnen Schablone wird durch den Fluss auf der Retina bestimmt, und die Aktivität aller Klassen entspricht dann der Eigenbewegungsrichtung (Perrone u. Stone 1994).

In dieser Arbeit kommt ein vektorbasierendes Populationsmodell zur Anwendung, das Arbeiten von Lappe et al. (1996) als Grundlage hat.

1.8 Räumliches Sehen und Disparität

1.8.1 Geometrische Grundlagen

Gegenstand der Arbeit ist auch die Untersuchung des Einflusses von Tiefenhinweisreizen auf die Eigenbewegungswahrnehmung. Das Sehen von Bewegung und die Wahrnehmung räumlicher Tiefe sind eng miteinander verknüpft. Im folgenden Abschnitt werden deshalb die theoretischen Grundlagen zum räumlichen Sehen dargestellt. Der übliche Terminus Stereoskopie ist eine Wortbildung aus dem Griechischen und bedeutet so viel wie räumliches Sehen. Nun gibt es verschiedene Hinweisreize, die das menschliche Sehsystem zur Erzeugung der Tiefenwahrnehmung benutzt. Einige davon sind schon bei Betrachtung mit nur einem Auge gültig (monokular), andere werden ausschließlich durch Betrachtung mit zwei Augen wirksam (binokular).

Monokulare Tiefenhinweise

Ein monokularer Tiefenhinweis ist die *Objektgröße*. Ein Objekt mit kleiner retinaler Abbildung scheint weiter entfernt zu sein als das gleiche Objekt, das eine große retinale Abbildung aufweist. Auch die *Perspektive* liefert Hinweise zur Tiefe. Objekte derselben Größe projizieren bei verschiedenen Entfernungen unterschiedlich große Abbildungen auf die Retina. Ein weiterer Hinweis ist der *Texturgradient*. Die strukturelle Deutlichkeit eines Objektes scheint bei abnehmender Entfernung zuzunehmen. Verdeckte Objekte scheinen grundsätzlich entfernter positioniert zu sein. Diesen Zusammenhang nennt man *Verdeckung und Interposition*. *Licht und Schatten* geben ebenfalls Hinweise zur Tiefe. So lässt der Schatten eines Objektes Rückschlüsse auf die Position im Raum zu.

Bewegungsinduzierte Tiefenhinweise

Relativbewegung und *Bewegungsparallaxe* sind bewegungsinduzierte Tiefenreize. Entfernte Objekte scheinen sich langsamer zu bewegen als nahe Objekte. Bewegungsparallaxe bezieht sich auf die relative optische Versetzung von Objekten während Bewegung. Abbildung 1.6 zeigt einen Beobachter, der sich nach rechts bewegt, während er einen Fixationspunkt in der Mitte der Abbildung fixiert. Objekte, die vor dem Fixationspunkt liegen, bewegen sich für den Beobachter, also scheinbar, nach links. Objekte hinter dem Fixationspunkt bewegen sich, ebenso scheinbar, nach rechts. Objekte, die dem Fixationspunkt näher sind, bewegen sich langsamer; im Bild ist das durch die Länge des Vektorpfeils dargestellt. Als Bewegungsparallaxen bezeichnet man auch die relative Versetzung von Objekten bei Geradeausbewegung.

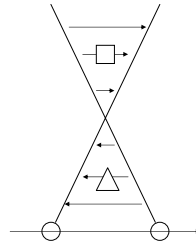


Abbildung 1.6: Schematische Darstellung einer Art von möglichen Bewegungsparallaxen. Der Beobachter bewegt sich von links nach rechts und blickt dabei in Geradeausrichtung. Objekte vor dem Fixationspunkt (im Bild durch ein Dreieck dargestellt) bewegen sich scheinbar nach rechts. Objekte hinter dem Fixationspunkt (dargestellt durch ein Quadrat) bewegen sich scheinbar nach links.

Binokulare Tiefenhinweise

Die Möglichkeiten räumlicher Wahrnehmung werden durch das binokulare Sehen erweitert. Die Augen sind an verschiedenen Positionen im Kopf und etwas oberhalb einer standardisierten Entfernung lokalisiert, ihr jeweiliger Blick auf eine Szene ist leicht ungleich (=disparat). Weitere binokulare Tiefenhinweisreize sind *Akkommodation* (Veränderung der Form der Augenlinse) und *Vergenz* (entgegengerichtete Bewegung der Augenachsen). In den Experimenten dieser Arbeit werden unterschiedliche stereoskopische Hinweisreize herangezogen. Welche das sind, ist in der Beschreibung der Versuchsmethoden aufgeführt.

1.8.2 Disparität

Der binokularen Disparität kommt eine besondere Bedeutung zu. Linkes und rechtes Auge sehen Objekte und Szenen jeweils aus einer anderen Blickrichtung. Dadurch werden perspektivisch unterschiedliche Bilder des Objektes oder der Szene an das Gehirn vermittelt. Diese perspektivisch verschiedenen Bilder werden dann im Kortex zu einer einzigen Wahrnehmung verschmolzen. Abbildung 1.7 skizziert den Zusammenhang geometrisch. Beide Augen fixieren einen Punkt F. Die Ebene, in der sich der Fixationspunkt befindet, nennt man Fixationsebene. Das Bild des Fixationspunktes wird auf jeweils identische Stellen der beiden Netzhäute abgebildet. Hingegen werden Punkte, die sich im Vergleich zum Fixationspunkt weiter oder näher entfernt befinden, auf leicht unterschiedlichen Stellen der beiden Netzhäute abgebildet. Man kann das bei Punkt P in der Skizze einsehen. Punkt P wird auf nichtkorrespondierende Stellen der Netzhäute projiziert. Die Differenz der Bildpositionen nennt man (relative) horizontale binokulare Disparität.

$$D = \beta_r - \beta_l = \alpha - \varphi \quad (1.4)$$

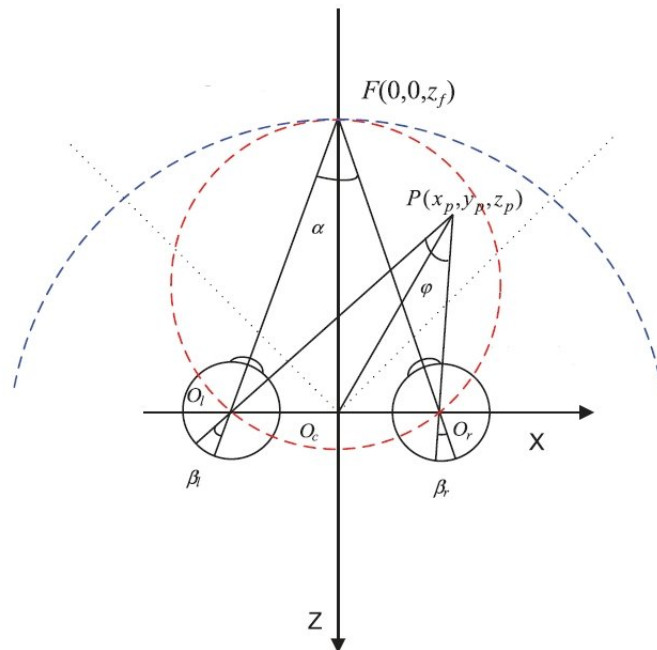


Abbildung 1.7: Geometrische Zusammenhänge der binokularen Disparität. Modifiziert nach Liu et al. (2008). Gekreuzte Disparität tritt bei Objekten vor dem Horopter auf, ungekreuzte bei Objekten hinter dem Horopter.

Dabei ist β_r der Winkel zwischen der rechten visuellen Achse und der rechten Projektion und β_l der Winkel zwischen der linken visuellen Achse und der linken Projektion (vgl. Abbildung 1.7).

Objekte vor der Fixationsebene erscheinen im linken Auge relativ zum Abbild des Fixationspunktes links auf der Retina und im rechten Auge rechts auf der Retina. Man nennt das gekreuzte Disparität, weil man in einem zyklischen Auge (Fusion beider Netzhäute) das Bild der linken Retina rechts und das Bild der rechten Retina links sehen würde. Objekte mit gekreuzter Disparität werden als nahe wahrgenommen, die zugehörige Ebene nennt man Naheebene oder auch Nahfeld. Objekte hinter der Fixationsebene erscheinen im linken Auge rechts vom Abbild des Fixationspunktes und im rechten Auge links davon. In einem zyklischen Auge würde man das Bild auf der linken Retina links sehen und das der rechten Retina rechts. Man nennt dies ungekreuzte Disparität. Objekte hinter der Fixationsebene werden als entfernt wahrgenommen, den Bereich nennt man Fernfeld.

Roy et al. (1992) präsentierten in einem Versuch Objekte entweder in einem Fernfeld, in der Fixationsebene oder in einem Nahfeld. Sie konnten experimentell nachweisen, dass es Neuronen gibt, die ausschließlich auf die Objekte in entsprechenden Bereichen reagieren. In dem Experiment konnte auch aufgezeigt werden, dass die Richtungsselektivität einzelner Neuronen von der Disparität abhängt. Ein und dasselbe Neuron antwortet beispielsweise im Nahbereich auf eine bestimmte Richtung, und im Fernbereich auf die

entgegengesetzte Richtung. Bei einem anderen Neuron verhält es sich umgekehrt. Eine mögliche Erklärung für diesen Befund kann man Abbildung 1.6 entnehmen. Neuronen, die an der Verarbeitung stereoskopischer Tiefeninformation beteiligt sind, konnten z.B. in den Arealen V1 (Cumming et al 1999), in ventralen Arealen (Umeda et al. 2007) und in dorsalen Arealen wie Areal MT (Bradley et al. 1995) und Areal MST (Upadhyay et al. 2000) gefunden werden. Ausführliche Informationen zur Disparität finden sich in Parker (2007).

Parallaktische Bildunterschiede

Neben den Bewegungsparallaxen kann auch ganz allgemein von Parallaxen gesprochen werden. Der Begriff wird in der 3D-Computeranimation benutzt. Gemeint ist dann ein statischer Abstand von Objekten. Grundsätzlich ist zwischen Parallaxe und Disparität zu unterscheiden. Parallaxen werden mit dem Bildschirm als Bezugssystem gemessen, während Disparität sich auf der Retina darstellt. Für die technische Umsetzung der Stereoskopie ist die Geometrie der Parallaxe entscheidend. Parallaxen werden ähnlich wie auch die Disparität entsprechend ihren geometrischen Eigenschaften klassifiziert, die Bezeichnungen sind im Prinzip identisch mit denen der Disparität. Man teilt sie in Nullparallaxe, positive, divergente und negative Parallaxe ein. Die Fixationsebene der Disparität wird zur Bild(schirm)ebene. Bei den Nullparallaxen konvergieren beide Augen und die optischen Achsen beider Augen kreuzen sich in der Bildebene. Bei positiven Parallaxen sind die Achsen des linken und rechten Auges parallel und ungekreuzt. Im Falle divergenter Parallaxe divergieren die Achsen der Augen. Negative Parallaxen resultieren aus gekreuzten optischen Achsen. Objekte befinden sich dann zwischen Bildebene und Beobachter. In Kapitel 2.4 wird erläutert, wie die parallaktische Darstellung computertechnisch umgesetzt wird.

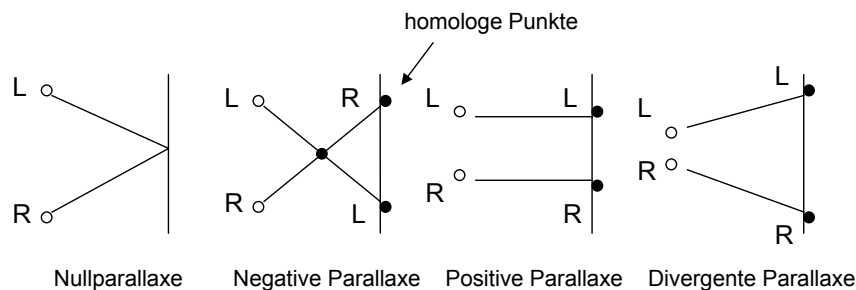


Abbildung 1.8: Schematische Darstellung Parallaxe. L: linkes Auge, R: rechtes Auge (siehe Text).

1.9 Optischer Fluss

In diesem Kapitel wird der Begriff des optischen Flusses theoretisch eingeführt und seine Berechnung aus dem Intensitäts- bzw. Gradientenbild hergeleitet. Hier soll zwischen Geschwindigkeitsvektorfeld und optischem Fluss unterschieden und eine getrennte Behandlung der Termini mit Herleitung und Definition versucht werden.

Ein Beobachter bewege sich in stationärer Umgebung. Die Frage ist, wie ein dreidimensionaler Geschwindigkeitsvektor auf die zweidimensionale Retina abgebildet wird. Die Konstruktion folgt einem mit Bedacht angelegten Konzept in der Absicht, eine Gleichung zu gewinnen, die eine geometrische Beziehung zwischen einem Bildpunkt im Raum und der Abbildung dieses Bildpunktes auf der Retina herstellt.

Die Projektion der Relativbewegung zwischen Beobachter und Raumpunkt auf die Bildebene wird als Geschwindigkeitsvektorfeld bezeichnet. Das Geschwindigkeitsvektorfeld ist ein rein geometrisches Konzept. Beim optischen Flussfeld gehen zeitlich veränderliche Bildintensitäten und Kontrastverhältnisse mit ein. In der Literatur wird häufig schon das Geschwindigkeitsvektorfeld als optischer Fluss bezeichnet und zur Beschreibung des optischen Flusses der Begriff Verschiebungsvektorfeld oder Bildfluss (*image flow*) herangezogen.

1.9.1 Geschwindigkeitsvektorfeld

Im Zusammenhang der Herleitung wird angenommen, dass der Beobachter in einer Umgebung von starren Körpern navigiert. Gemeint sind idealisierte Körper, die ihre Gestalt nicht ändern (keine Deformation, keine Schwingung). Des Weiteren soll die Umgebung statisch sein, es werden also nur stationäre Vektorfelder bzw. Flussfelder betrachtet, die nicht zeitabhängig sind.

Es ist jetzt so, dass jedem Raumpunkt $P(x, y, z)$ ein Vektor \vec{a} zugeordnet werden kann; $\vec{a} = a(x, y, z)$ heißt dann Vektorfeld. Jede Komponente ist dann eine Funktion der

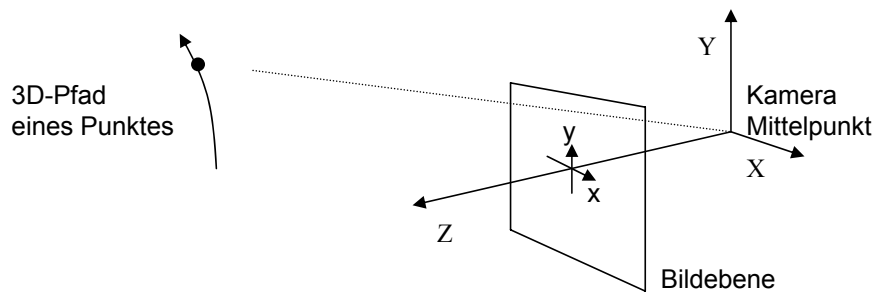


Abbildung 1.9: Geometrische Darstellung der Projektion eines 3D-Punktes der Umwelt auf die 2D-Bildebene.

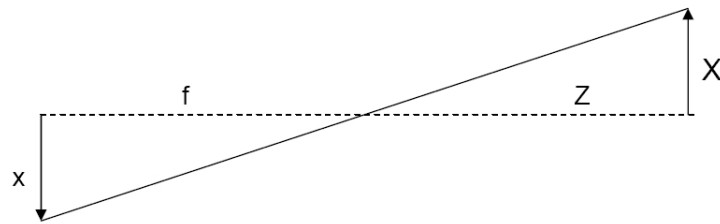


Abbildung 1.10: Perspektivische Projektion für die x -Koordinate. Die Bildebene befindet sich im Abstand f vom Projektionszentrum. Die Konstruktion der perspektivischen Projektion erfolgt nach dem Strahlensatz. X ist die Kamerakoordinate, x die Koordinate auf der Bildebene.

Raumkoordinaten, z.B. $a_x = f(x, y, z)$. Sind die Komponenten außerdem von der Zeit abhängig, so bildet \vec{a} ein zeitlich verändertes Vektorfeld. Ist \vec{a} unabhängig von t , nennt man das Vektorfeld stationär.

Man betrachte zunächst einen dreidimensionalen Bildpunkt. Dem Bildpunkt werden die kartesischen Koordinaten (X, Y, Z) zugewiesen (Kamerakoordinaten). Dabei beschreibt Z die Tiefe im Raum. Die Frage ist, wie dieser dreidimensionale Bildpunkt auf eine zweidimensionale Bildebene (x, y) projiziert wird. Das Verfahren kann Abbildung 1.9 entnommen werden.

Die Position des Punktes im Raum ist anschließend in Matrixform ausgedrückt.

$$\vec{R} = \begin{pmatrix} X \\ Y \\ Z \end{pmatrix} = (X, Y, Z)^T \quad (1.5)$$

Oft benutzt man nur die Schreibweise der transformierten Matrix T . Bei einer Bewegung des Punktes oder des Koordinatensystems (Kamera) erhält man eine Zeitabhängigkeit, beschrieben durch $R(t) = (X(t), Y(t), Z(t))^T$

Die Ableitung nach der Zeit ist der Geschwindigkeitsvektor

$$\vec{v} = \frac{d\vec{R}(t)}{dt} = (X(t), Y(t), Z(t))^T \quad (1.6)$$

Zur Position auf der Bildebene: Die Konstruktion erfolgt nach dem Strahlensatz (Abbildung 1.10). f stellt hier die Brennweite dar, die häufig auch $f=1$ gesetzt wird. In diesem Zusammenhang bezeichnet man den Vorgang als perspektivische Projektion oder Zentralprojektion:

$$\frac{\|x\|}{f} = \frac{\|X\|}{Z} \quad (1.7)$$

Umstellen ergibt:

$$x = f \frac{X(t)}{Z(t)} \quad (1.8)$$

$$y = f \frac{Y(t)}{Z(t)} \quad (1.9)$$

Die Projektion des 3D-Punktes auf die Bildebene wird durch die Ableitung $\vec{u}(t)$ bestimmt:

$$\vec{u} = \frac{d\vec{r}(t)}{dt} = \begin{pmatrix} \frac{dx(t)}{dt} \\ \frac{dy(t)}{dt} \end{pmatrix} \quad (1.10)$$

Mit der Quotientenregel der Differentialrechnung und Einsetzen von 1.9 ergibt sich:

$$\vec{u} = f \begin{pmatrix} \frac{\dot{X}Z - X\dot{Z}}{Z^2} \\ \frac{\dot{Y}Z - Y\dot{Z}}{Z^2} \end{pmatrix} \quad (1.11)$$

Um die Formel übersichtlicher zu machen, kann man Z freistellen und die Faktoren hinsichtlich ihrer Ableitung ordnen. Zunächst wird der Bruchterm umgeschrieben:

$$\vec{u} = f \begin{pmatrix} \frac{\dot{X}}{Z} - \frac{X\dot{Z}}{Z^2} \\ \frac{\dot{Y}}{Z} - \frac{Y\dot{Z}}{Z^2} \end{pmatrix} \quad (1.12)$$

Danach folgt die Ausklammerung von Z (mit $f = 1$):

$$\vec{u} = \frac{1}{Z} \begin{pmatrix} \dot{X} \\ \dot{Y} \end{pmatrix} - \frac{1}{Z^2} \dot{Z} \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix} \quad (1.13)$$

Gleichung 1.13 nennt man auch Projektionsformel für Bewegungsvektoren.

Bewegt sich ein Beobachter in einer starren Umgebung geradlinig in eine Richtung, dann resultiert daraus ein radiales Flussfeld. Diese Bewegung bezeichnet man als Translation (\vec{T}). Dreht sich der Beobachter um eine Rotationsachse, entsteht eine Rotationskomponente ($\vec{\omega}$). In einer natürlichen Umgebung wird eine Rotation beispielsweise durch Augenbewegung hervorgerufen. Eine Bewegung kann auch aus einer Translationskomponente und einer Rotationskomponente zusammengesetzt sein ($\vec{T} + \vec{\omega}$): Nachfolgend ist angenommen, dass sich der Beobachter mit einem Translationsvektor und einer Rotation mit Rotationsachse um den Ursprung bewegt. In Komponentenschreibweise können die Vektoren, wie unten, bestimmt werden:

$$\vec{T} = (T_X, T_Y, T_Z)^T \quad (1.14)$$

$$\vec{\omega} = (\Omega_X, \Omega_Y, \Omega_Z)^T \quad (1.15)$$

Dann kann die Ableitung des Bewegungsvektors \vec{R} geschrieben werden:

$$(\dot{X}, \dot{Y}, \dot{Z})^T = -(\vec{T} + \vec{\omega} \times \vec{R}) \quad (1.16)$$

In Komponentenschreibweise mit Berechnung des Kreuzproduktes lautet dieser Term:

$$\frac{d\vec{R}}{dt} = \begin{pmatrix} \dot{X} \\ \dot{Y} \\ \dot{Z} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -Tx - \Omega_y Z + \Omega_z Y \\ -Ty - \Omega_z X + \Omega_x Z \\ -T_z - \Omega_x Y + \Omega_y X \end{pmatrix} \quad (1.17)$$

Einsetzen von $\dot{X}, \dot{Y}, \dot{Z}$ in 1.12 bzw. 1.13 ergibt:

$$\frac{d\vec{r}}{dt} = \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} \frac{-T_x}{Z} - \Omega_y + \Omega_z \frac{Y}{Z} + T_z \frac{X}{Z^2} + \Omega_x \frac{XY}{Z^2} - \Omega_y \frac{X^2}{Z^2} \\ \frac{-T_y}{Z} - \Omega_z \frac{X}{Z} + \Omega_x + T_z \frac{Y}{Z^2} + \Omega_x \frac{Y^2}{Z^2} - \Omega_y \frac{XY}{Z^2} \end{pmatrix} \quad (1.18)$$

Mit 1.9 kann man schreiben:

$$\frac{d\vec{r}}{dt} = \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} \frac{-T_x}{Z} - \Omega_y + \Omega_z y \cdot \frac{1}{f} + \frac{x}{f} \left(\frac{T_z}{Z} + \frac{y}{f} \Omega_x - \frac{x}{f} \Omega_y \right) \\ \frac{-T_y}{Z} - \Omega_z x \cdot \frac{1}{f} + \Omega_x + \frac{y}{f} \left(\frac{T_z}{Z} + \frac{y}{f} \Omega_x - \frac{x}{f} \Omega_y \right) \end{pmatrix} \quad (1.19)$$

Sortiert man nach Komponenten, nimmt das Geschwindigkeitsvektorfeld nachstehendes Aussehen an:

$$\frac{d\vec{r}}{dt} = \begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{pmatrix} = f \begin{pmatrix} \frac{-T_x}{Z} + \frac{xT_z}{fZ} + \Omega_x \cdot \left(\frac{xy}{f^2} \right) - \Omega_y \cdot \left(1 + \frac{x^2}{f^2} \right) + \Omega_z \left(\frac{y}{f} \right) \\ \frac{-T_y}{Z} + \frac{yT_z}{fZ} + \Omega_x \cdot \left(1 + \frac{y^2}{f^2} \right) - \Omega_y \left(\frac{xy}{f^2} \right) - \Omega_z \cdot \left(\frac{x}{f} \right) \end{pmatrix} \quad (1.20)$$

Man kann die Gleichung auch in Matrixform darstellen:

$$\vec{u} = \frac{1}{Z} \cdot A(x, y) \vec{T} + B(x, y) \vec{\omega} \quad (1.21)$$

Dabei sind:

$$A(x, y) = \begin{bmatrix} -f & 0 & x \\ 0 & -f & y \end{bmatrix}$$

$$B(x, y) = \begin{bmatrix} \frac{xy}{f} & -(f + \frac{x^2}{f}) & y \\ f + \frac{y^2}{f} & \frac{-xy}{f} & -x \end{bmatrix}$$

Die Matrizen A und B sind nur von Bildposition und Brennweite abhängig. Im Folgenden wird die Brennweite $f = 1$ gesetzt. Vereinfacht hat diese Gleichung folgendes Aussehen:

$$\dot{r} = \dot{r}_{Trans} + \dot{r}_{Rot} \quad (1.22)$$

Die Gleichung beschreibt das Geschwindigkeitsvektorfeld als Funktion der Bewegungskomponenten und der Tiefe. Den ersten Term nennt man Translationskomponente, den zweiten Rotationskomponente. Es gibt hier eine inverse Tiefenabhängigkeit (Parameter $1/Z$). Größere Distanzen oder kleinere Translationsbewegungen T führen zu kleineren Abbildungsgeschwindigkeitsvektoren.

Die Gleichung enthält insgesamt 6 Parameter, $T_x, T_y, T_z, \Omega_x, \Omega_y, \Omega_z$. Es ist aber nicht möglich, alle Parameter zu gewinnen. Räumliche Bewegungen können nur bis auf einen konstanten Skalierungsfaktor k bestimmt werden.

$$\vec{m}_1 = \vec{T} + \vec{\omega} \quad (1.23)$$

$$\vec{m}_2 = k \cdot \vec{T} + \vec{\omega} \quad (1.24)$$

Translation und Rotation sollen nun einzeln analysiert werden.

1.9.1.1 Translation

Bei einer reinen Translationsbewegung ohne Rotationskomponente gilt:

$$\vec{\omega} = (0, 0, 0) \quad (1.25)$$

Aus Gleichung 1.20 wird dann:

$$\dot{x} = \frac{-T_x + xT_z}{Z} \quad (1.26)$$

$$\dot{y} = \frac{-T_y + yT_z}{Z} \quad (1.27)$$

Die Bewegungsvektoren werden Null, wenn $x = \frac{T_x}{T_z}$ und $y = \frac{T_y}{T_z}$. Man nennt diesen Punkt *Expansionsfokus* bzw. je nach Vorzeichenwechsel von Z *Kontraktionsfokus*.

Von Bedeutung ist auch der Fall $T_x = 0$ und $T_y = 0$. Hier bewegt sich der Beobachter in Blickrichtung. Dann ergibt sich aus Gleichung 1.20:

$$\dot{r} = \begin{pmatrix} \frac{xT_z}{Z} \\ \frac{yT_z}{Z} \end{pmatrix} \quad (1.28)$$

Für den Ausdruck Z/T_z führt man die Abkürzung τ ein und nennt den Ausdruck Kollisionszeitpunkt (*time-to-contact*).

1.9.1.2 Rotation

Rotation um eine vertikale Rotationsachse führt zu:

$$\dot{r} = \begin{pmatrix} -\Omega_y \cdot (1 + x^2) \\ -\Omega_y \cdot xy \end{pmatrix} \quad (1.29)$$

1.9.1.3 Tiefenabhängigkeit

Man betrachtet zwei Punkte, die auf die gleiche Position abgebildet werden, allerdings unterschiedliche Orte im Raum besetzen (Abbildung 1.11). Die Differenz der Geschwindigkeitsvektoren ist dann:

$$\vec{u}_1 - \vec{u}_2 = \left(\frac{1}{Z_1} - \frac{1}{Z_2} \right) \begin{pmatrix} -T_x + xT_z \\ -T_y + yT_z \end{pmatrix} \quad (1.30)$$

1.9.1.4 Folgerungen

Aus den vorgenannten Berechnungen ergeben sich Folgerungen:

- Jede Bewegung kann in eine Translation und eine Rotation zerlegt werden; beide Anteile überlagern sich additiv.

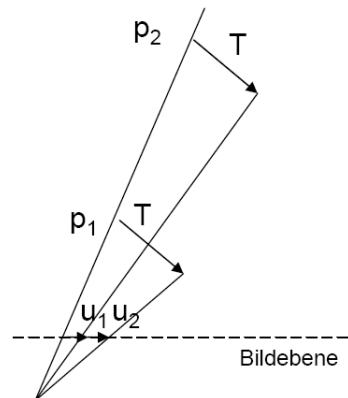


Abbildung 1.11: Auswirkungen von verschiedenen Tiefenpositionen. Die Punkte p_1 und p_2 befinden sich in unterschiedlichen Tiefen entlang einer Geraden. Führen beide die identische Bewegung T durch, so ergibt deren Projektion zwei verschiedene Bewegungsvektoren \vec{u} auf der Bildebene.

- Es gibt eine inverse Tiefenabhängigkeit des Geschwindigkeitsvektorfeldes. Nach geometrisch mathematischen Ableitungen muss die Tiefe des optischen Flussfeldes von Bedeutung sein.
- Nur die Translation ist abhängig von der Tiefe Z , nicht die Rotation. Eine Differenz zweier Flussvektoren muss daher zwangsläufig mit der Tiefe in Verbindung stehen, wobei der Differenzvektor in Richtung der Tiefe zeigt. Reine Rotationsfelder enthalten keine Information über die räumliche Struktur der Umgebung.
- Dieselbe Bewegung führt in größerem Abstand zu einer kleineren Bildbewegung.

Mathematische Anmerkungen:

- Das Geschwindigkeitsvektorfeld ist momentan. Es gibt Position und Geschwindigkeit in einer bestimmten Zeit an. Folglich können nur Ableitungen erster Ordnung auftreten.
- \vec{u} ist nicht unbedingt eindeutig bestimmbar (vgl. Abschnitt 1.9.1.3).
- Das Geschwindigkeitsvektorfeld ist nicht notwendig ein stetig differenzierbares Vektorfeld. Begründung: Eine reale Abbildung der Umwelt enthält Lücken und Verdeckungen.
- In einer ergänzenden Betrachtungsweise kann man das Vektorfeld auf eine Kugel um den Kameraknotenpunkt projizieren. Im Falle einer Translation sind die Flusslinien die Meridiane. Nach dem Satz von Poincaré kann man dann zeigen, dass das Feld mindestens zwei singuläre Punkte enthält, an denen das Feld verschwindet (Mallot 1998).

1.9.2 Optischer Fluss

Der optische Fluss ist das Fließen eines Punktes über die Retina. Der Punkt verändert also in einem bestimmten Zeitintervall dt seine Position. Berücksichtigt werden zudem Kontrastverhältnisse. Der optische Fluss wird im nun folgenden Zusammenhang, auch häufig in der Literatur, mit dem Begriff Bildfluss (*image flow*) bezeichnet.

Zur Herleitung einer Gleichung betrachten wir zwei Zustände des Bildpunktes, einen Zustand $I(x,y)$ und einen weiteren Zustand, in dem sich der Punkt I mit dx und dy in der Zeit dt bewegt (Abbildung 1.12). Es folgt zunächst die Herleitung für den zweidimensionalen, dann für den dreidimensionalen Fall.

$$I(x, y, t) = I(x + dx, y + dy, t + dt) \quad (1.31)$$

Eine stetige, beliebig oft differenzierbare Funktion lässt sich in eine Potenzreihe entwickeln. Das verlangt die Bestimmung von Entwicklungskoeffizienten, die man durch Einsetzen der n -ten Ableitung in die Ausgangsfunktion erhält. Der Vorgang heißt Taylorentwicklung:

$$I(x + dx, y + dy, t + dt) = I(x, y, t) + \frac{\partial I}{\partial x} dx + \frac{\partial I}{\partial y} dy + \frac{\partial I}{\partial t} dt + f(x, y, t) \quad (1.32)$$

Mit Gleichung 1.31 und unter Vernachlässigung der höheren Terme $f(x, y, t)$ erhält man:

$$\frac{\partial I}{\partial x} dx + \frac{\partial I}{\partial y} dy + \frac{\partial I}{\partial t} dt = 0 \quad (1.33)$$

$$\frac{\partial I}{\partial x} \frac{dx}{dt} + \frac{\partial I}{\partial y} \frac{dy}{dt} + \frac{\partial I}{\partial t} \frac{dt}{dt} = 0 \quad (1.34)$$

Und mit $\frac{dt}{dt}=1$ gilt:

$$\frac{\partial I}{\partial x} v_x + \frac{\partial I}{\partial y} v_y + \frac{\partial I}{\partial t} = 0 \quad (1.35)$$

Dabei sind v_x und v_y die x- und y- Komponenten des optischen Flusses und I_x, I_y, I_t die Ableitungen der Bildintensität:

$$v_x = \frac{dx}{dt}, v_y = \frac{dy}{dt} \quad (1.36)$$

$$I_x = \frac{\partial I}{\partial x}, I_y = \frac{\partial I}{\partial y}, I_t = \frac{\partial I}{\partial t} \quad (1.37)$$

Daraus folgt:

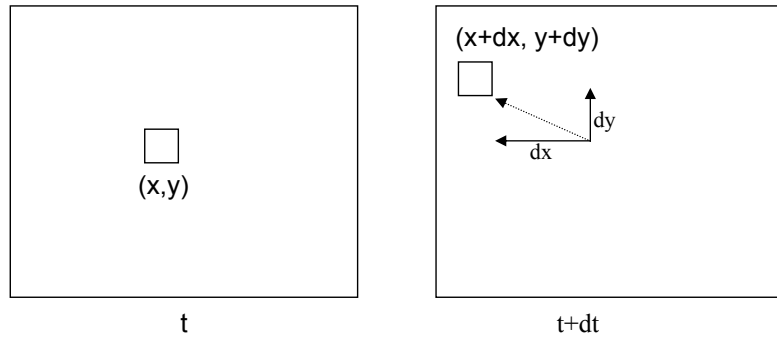


Abbildung 1.12: Links: Bild zum Zeitpunkt t mit dem Quadrat an der Stelle (x,y) . Rechts: Bild zum Zeitpunkt $t + dt$.

$$(I_x, I_y)^T \cdot (v_x, v_y)^T + I_t = 0 \quad (1.38)$$

Man kann die Gleichung auch in Gradientenform ausdrücken:

$$\nabla I \cdot \vec{v} + I_t = 0 \quad (1.39)$$

wobei $\vec{v} = (v_x, v_y)$.

Die Gleichung ist eine lineare Gleichung mit zwei Unbekannten, die wegen Unterbestimmung nicht eindeutig lösbar ist. Wenn das optische Flussfeld an n Positionen im visuellen Feld gemessen wird, erhält man n lineare Gleichungen mit $2n$ Unbekannten und daher unendlich vielen Lösungen. Das Problem ist als *Apertur-Problem* bekannt (Murakami 2004; ausführliche Darstellung z.B. in Beauchemin u. Barron 1995). Nur die Normalkomponente kann berechnet werden, nicht der volle Bewegungsvektor \vec{v} . Der Hauptnormaleneinheitsvektor liegt in Richtung der Kurvenkrümmung, die Tangentialkomponente kann nicht bestimmt werden. Der Tangenteneinheitsvektor zeigt in die Richtung, in die sich der Kurvenpunkt mit wachsendem Parameter wegbewegen würde. Bei Bewegungen in der Tiefe muss man das Problem auf einen dreidimensionalen Fall erweitern. Das Apertur-Problem bedeutet, dass bei geringen Größen des rezeptiven Feldes die Bewegungsrichtung nicht eindeutig bestimmt werden kann. Einen Lösungsansatz kann man mit dem IOC-Modell (vgl. Kapitel 1.7; Adelson u. Movshon 1982) erarbeiten. In dieser Arbeit werden großflächige Bewegungsmuster mit Tiefeninformationen als Stimuli benutzt. Das Problem kann hier primär bei frontoparalleler Bewegung wichtig sein, wenn der Expansionsfokus nicht sichtbar ist.

Im Falle einer dreidimensionalen Bewegung muss man für die Herleitung des optischen Flusses zusätzlich die Koordinate z berücksichtigen:

$$I(x, y, z, t) = I(x + dx, y + dy, z + dz, t + dt) \quad (1.40)$$

$$I_x v_x + I_y v_y + I_z v_z + I_t = 0 \quad (1.41)$$

$$\vec{v} = (v_x, v_y, v_z) = \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}, \frac{dz}{dt} \right) \quad (1.42)$$

$$\nabla \cdot \vec{v} = -I_t \quad (1.43)$$

$$\vec{v} \cdot \vec{n} = v_n \quad (1.44)$$

$$v_n = \frac{-I_t(I_x, I_y, I_z)}{\|(I_x, I_y, I_z)\|} \quad (1.45)$$

Gleichung 1.39 kann man für beide Komponenten durch Näherungsverfahren bestimmen. Ein Verfahren ist die Methode von Horn und Schunk, ein anderes der Algorithmus von Lucas und Kanade (vgl. Kapitel 1.7).

1.10 Wahrnehmung von Eigenbewegung mittels optischen Flusses

Wenn sich ein Beobachter durch eine Umgebung bewegt, dann bewegt sich für ihn die Umgebung. Nähert er sich einem Objekt, so dehnt es sich innerhalb seines Gesichtsfeldes aus. Außenwelt wird auf der Retina abgebildet. Bewegt sich also ein Beobachter durch eine Umgebung oder blickt er umher, dann verschiebt sich die Umwelt um ihn, dann verschiebt sich auch das Netzhautbild der Außenwelt. Der visuellen Wahrnehmung von Bewegung entspricht eine Folge von Abbildungen auf der Retina. Anhand dieser Bilder ist z.B. ein Verkehrsteilnehmer in einer Alltagssituation gezwungen, seine Position in seiner sich fortgesetzt ändernden dreidimensionalen Umwelt und in Anbetracht herannahender Autos und Menschen in kürzester Frist angemessen einzuschätzen und zur Grundlage eigenen Verhaltens zu machen. Gibson wies erstmals im Jahr 1950 darauf hin, dass die Informationen aus dem optischen Fluss zur Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung herangezogen werden können.

1.10.1 Klassifikationen von Eigenbewegung

In diesem Abschnitt wird ein allgemeiner Formalismus zur Beschreibung von Eigenbewegung vorgestellt. Zur Beschreibung und Klassifikation von Eigenbewegung wird das Konzept des optischen Flussfeldes benutzt. Im Zusammenhang mit der Herleitung des optischen Flusses wurden bereits einige grundlegende Begriffe eingeführt (vgl. Abschnitt 1.9). In Hinblick auf eine Formulierung der visuellen Eigenbewegung erweist es sich als günstig, diesen Begriffsapparat zu erweitern. In nachfolgender Weise kann unterschieden werden: Bewegt sich ein Beobachter in einer starren Umgebung geradlinig in einer Richtung, dann nennt man das translatorische Eigenbewegung (\vec{T}) (Gl. 1.26). Dreht sich der Beobachter hingegen um eine Rotationsachse, entsteht eine Rotationskomponente ($\vec{\omega}$). Das Vektorfeld ist dann nicht mehr wirbelfrei, es gilt $\text{rot } \vec{v} \neq 0$. Translatorische und rotatorische Eigenbewegung ($\vec{T} + \vec{\omega}$) entsteht, wenn der Beobachter sich geradlinig in einer starren Umgebung bewegt und dabei Augenbewegungen ausführt, z.B. deswegen, weil er einen von der Bewegungsrichtung abweichenden Punkt fixieren will. Das visuelle System muss in diesem Fall zwischen der Bewegungsrichtung und der Blickrichtung unterscheiden. Eine weitere Möglichkeit ist die Bewegung auf einem Kurvenpfad. Eine solche Bewegung wird beim kreisförmigen Umsteuern eines Hindernisses durchgeführt.

Auf dieser Grundlage bezeichnet der allgemeine Begriff „Navigation“ die Fähigkeit der Planung und nachgeordneten Ausführung von zielgerichteten Wegstrecken. Die Pfadintegration beschreibt demgegenüber eine sukzessive Addition kleiner Bewegungselemente sowie die Repräsentation von Richtung und Distanz von einem Startpunkt aus. Neben den Informationen, die der optische Fluss vermittelt, können vom Beobachter bis zu einem gewissen Grad auch Landmarken, die den Zielort direkt angeben, für die Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung herangezogen werden.

Abbildung 1.13 verdeutlicht noch einmal die verschiedenen Bewegungskategorien. Die Experimente dieser Arbeit fokussieren primär auf die Untersuchung von translatorischer

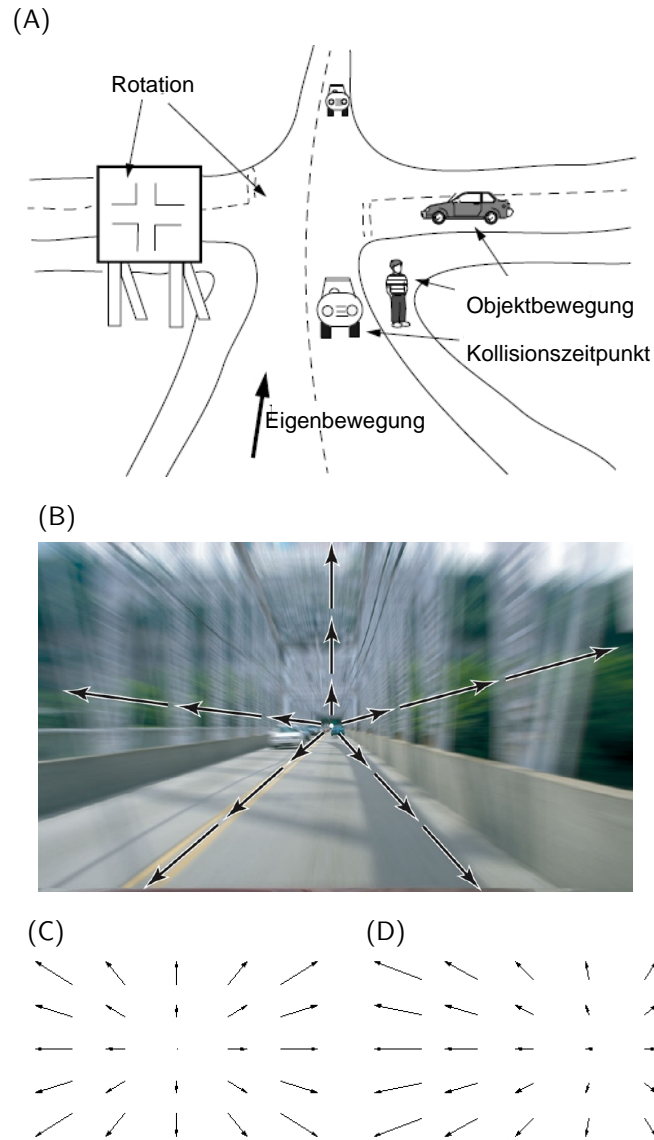


Abbildung 1.13: (A) Beispiele für Bewegungselemente in einer Alltagssituation. Ein Beobachter bewegt sich geradlinig in einer Richtung (translatorische Eigenbewegung). Ein Blick zum Straßenschild oder eine Kurve führt zu einer zusätzlichen rotatorischen Komponente. Dargestellt sind auch Objektbewegungen. Die Bestimmung des Kollisionszeitpunktes mit anderen Objekten ist ebenfalls Gegenstand einer Navigationsanforderung. (B)-(D) Darstellung der Vektorfelder bei translatorischer Eigenbewegung. Es gilt $div \vec{v} \neq 0$, $rot \vec{v} = 0$ (B) Translatorische Eigenbewegung in einer realen Szene. (C) Vektordarstellung, Eigenbewegung geradeaus (D) Vektordarstellung, Eigenbewegung nach rechts.

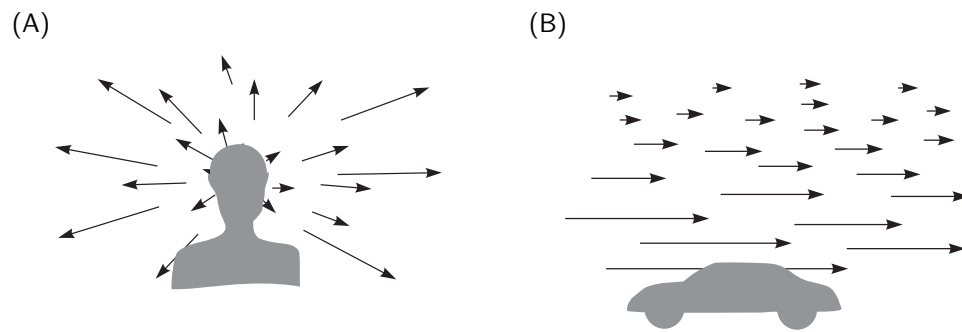


Abbildung 1.14: (A) Vektorfeld, das während Geradeausbewegung entsteht; im Folgenden bezeichnet als translatorische Geradeausbewegung (B) Vektorfeld, das entsteht, wenn der Beobachter seitwärts aus einem sich bewegenden Fahrzeug sieht; im Folgenden bezeichnet als frontoparallele Bewegung. Dargestellt sind auch Geschwindigkeitsgradienten: nahe Gelegenes bewegt sich schneller, weiter Entferntes langsamer. Demonstriert wird dies durch die Länge der Vektorpfeile (modifiziert nach Ware 2004).

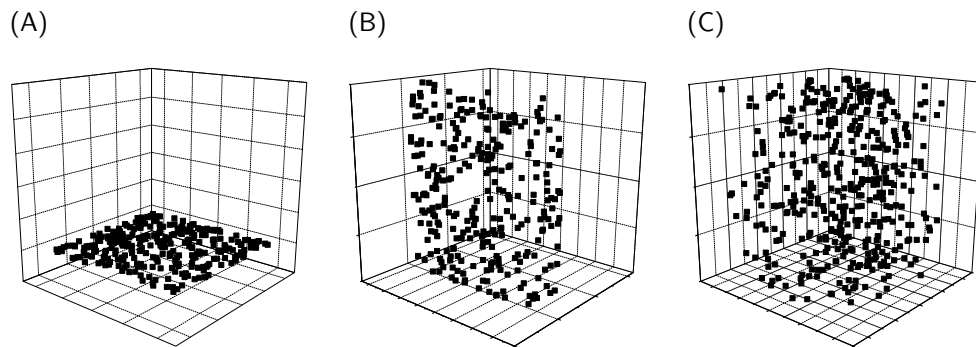


Abbildung 1.15: Konfigurationen für verschiedene Eigenbewegungsszenarien. (A) horizontale Ebene (B) vertikale Wand (C) Punktwolke.

Eigenbewegung. Abbildung 1.14 erklärt die Unterscheidung zwischen translatorischer und frontoparalleler Eigenbewegung.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten bzw. Konstellationen, ein bewegtes Punktemuster visuell darzustellen. Zum einen kann man die Punkte auf einer horizontalen Ebene anordnen, so dass der Eindruck von Bewegung über eine Ebene entsteht. Der zweite Fall ist die Verteilung der Punkte auf einer vertikalen Wand. Auch Punktwolken sind konstruierbar, wobei die Punkte dreidimensional in einem Raum angeordnet sind (Abbildung 1.15).

1.10.2 Eigenschaften von Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung

Dieses Kapitel gibt einen Überblick über die Experimente und Vorergebnisse aus der Literatur, die im Zusammenhang mit Eigenbewegungswahrnehmung relevant sind.

1.10.2.1 Genauigkeit der Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung

Bei einer Translationsbewegung konnte die Eigenbewegungsrichtung (Heading-Genauigkeit)⁴ bis auf 1-2° Sehwinkel genau bestimmt werden (Warren et al. 1988). Diese Ergebnisse waren in psychophysischen Experimenten mit Hilfe der Konstanzmethode und zwei Antwortalternativen oder auch der sogenannten Herstellungsmethode ermittelt worden. Im ersten Fall wurde ein Vergleichsziel eingeblendet, die Versuchsperson musste dann entscheiden, ob sie sich rechts oder links am Vergleichsziel vorbei bewegte. Im zweiten Fall benutzte die Versuchsperson einen Zeiger, um die Headingrichtung anzugeben (Royden et al. 1992). Bei Translationsbewegung war die Leistung der Versuchspersonen bei den verschiedenen Eigenbewegungsszenarien horizontale Wand, vertikale Ebene und Punktwolke vergleichbar (Warren et al. 1991a; Crowell et al. 1993; Warren et al. 1988).

1.10.2.2 Dichte der Flussfeld-Stimuli

Für die Heading-Genauigkeit ist die Anzahl der Flussfeldvektoren (Punktezahl) nicht unerheblich. So war die Heading-Leistung für den Fall einer horizontalen Ebene in einem Bereich von 63 bis 10 Punkten stabil, fiel aber zwischen 10 und 2 Punkten deutlich ab (Warren et al. 1988).

1.10.2.3 Präsentationsdauer der Flussfeld-Stimuli

Auch die Präsentationsdauer ist ein Genauigkeitskriterium. Es gibt an, wie lange der visuelle Reiz der Eigenbewegung gezeigt wird. Eine Präsentationsdauer von 1 s oder 2 s war ausreichend, um die Eigenbewegungsrichtung zu erkennen (van den Berg et al. 1992). Bisherige Untersuchungen legten nahe, dass die Eigenbewegung während Translationsbewegung bereits bei einer Präsentationsdauer von 90 ms bei mittlerer Genauigkeit erkannt werden kann. Eine Verbesserung der Heading-Genauigkeit trat bis zu einer Präsentationsdauer von 300 ms ein (van den Berg 1996). Nach te Pas et al. (1998) war die Heading-Genauigkeit bei einer Präsentationsdauer kleiner 300 ms vermindert, für längere Präsentationsdauern jedoch konstant (te Pas et al. 1998; Crowell et al. 1990).

1.10.2.4 Effekte der Geschwindigkeit des Beobachters

Die Punktegeschwindigkeit für Translation über eine horizontale Ebene zeigte keinen bedeutsamen Einfluss auf die Heading-Genauigkeit der Versuchspersonen. Warren untersuchte Geschwindigkeiten von 1 m/s bis 3.8 m/s. Unterschiede hinsichtlich der Wahrnehmung waren messbar, aber nicht konsistent. Bei der geringsten Geschwindigkeit lag hierbei die mittlere Wahrnehmungsschwelle unter 1.5° Sehwinkel. Auch auf einer Kurven-

⁴Die Begriffe Heading-Genauigkeit und Genauigkeit der Einschätzung von Eigenbewegungsrichtung werden synonym verwendet.

bahn hing die Headingdiskrimination nicht wesentlich von der Vorwärtsgeschwindigkeit ab (Warren et al. 1991b; Warren et al. 1988).

1.10.2.5 Tiefenvariationen in der Umgebung

Geometrische Überlegungen legen nahe, dass die Tiefe der Umgebung eine Rolle bei der Eigenbewegungswahrnehmung beansprucht. Rieger u. Toet (1985) untersuchten die Eigenbewegungswahrnehmung bei zwei sich überlagernden vertikalen Ebenen, die in unterschiedlichen Tiefen angeordnet waren. Im beschriebenen Experiment blieb die Wahrnehmungsleistung mit zunehmender Rotation im Vergleich zu einer einzelnen Ebene konstant. Daraus kann man ableiten, dass Tiefeninformation die Aufspaltung der Bewegungsinformation nach Rotations- und Translationsanteil begünstigte. In Kapitel 1.9 wurde bereits mathematisch gezeigt, dass die Translationskomponente des Geschwindigkeitsvektorfeldes von der Tiefe abhängig ist, die Rotationskomponente aber nicht.

Tiefe trägt nach bisherigen Untersuchungen nicht direkt, bzw. explizit, zur Berechnung der Heading-Richtung bei. Die Heading-Richtung wird lediglich implizit repräsentiert. Der Einfluss der Tiefe auf die Eigenbewegung nahm bei den Untersuchungen in dieser Arbeit einen zentralen Stellenwert ein und wird in Kapitel 3.4 ausführlich diskutiert. In den nächsten beiden Abschnitten werden zudem ergänzende Hinweise bezüglich des Einflusses der Tiefe auf die Eigenbewegungswahrnehmung genannt.

1.10.2.6 Eigenbewegungswahrnehmung während Augenbewegungen

Bei einer Bewegung der Augen oder der Bewegung des Kopfes entstehen Verwirbelungen bzw. Rotationskomponenten des Flussfeldes auf der Retina. Man muss daher zwischen folgenden Fällen unterscheiden: zum einen zwischen dem reinen optischen Fluss, der ausschließlich bei der Eigenbewegung durch Abbildung aller Objekte auf der Retina erzeugt wird, und dem retinalen Fluss, dem endgültigen Abbild auf der Retina, das noch durch Augenbewegungen modifiziert werden kann. Als retinalen Fluss bezeichnet man demnach die Superposition der visuellen Bewegung mit dem Signal der Augenbewegung (Abbildung 1.16). Das visuelle System ist trotz Superposition in der Lage, die Eigenbewegung zu bestimmen. Zwei Möglichkeiten zur Lösung des Problems wurden erwogen: Eine eröffnet sich dadurch, dass das System zusätzlich extraretinale Signale zu Hilfe nimmt. Dabei werden Signale berücksichtigt, die nicht visuell sind, sondern beispielsweise aus motorischen Kommandos der Augen bestehen (Efferenzkopie). Eine Alternative postuliert, dass das visuelle System allein auf die visuellen retinalen Informationen zurückgreift und die Signalsuperposition selbständig kompensiert, indem es etwa eine Trennung der Informationen in Translationskomponente und Rotationskomponente durchführt (vgl. Lappe et al. 1999).

Experimentell kann man folgende Untersuchung anstellen: Ein Beobachter sieht optischen Fluss, der eine Vorwärtsbewegung inklusive Augenbewegung simuliert, wobei der Beobachter selbst keine Augenbewegungen ausführen darf, und einen stationären

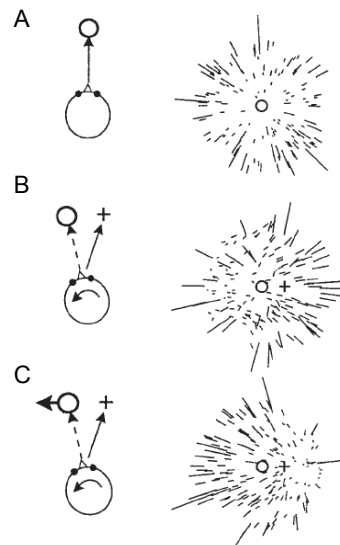


Abbildung 1.16: Rotatorische Komponenten von Flussfeldern. Flussfelder während (A) Translationsbewegung ohne Augenbewegung, (B) Vorwärtsbewegung während Augenbewegung, (C) Vorwärtsbewegung während einer Augenfolgebewegung eines sich horizontal bewegenden Objekts. Die Kreise geben die Heading-Richtung an, das Kreuz die Blickrichtung (modifiziert nach Lappe et al. 1999).

Punkt fixiert. Der Beobachter soll nun die Bewegungsrichtung erkennen. Wenn allein die visuelle Information ausreicht, um die Translationskomponente zu ermitteln, müsste diese Annahme jetzt zutreffen. Anhand dieses Paradigmas fand man, dass bei relativ niedrigen Rotationsgeschwindigkeiten der Augen von unter $1.5^\circ/s$ visuelle Information allein ausreichte, um die Headingrichtung zu bestimmen (Warren u. Hannon 1990), nicht aber bei höheren Rotationsgeschwindigkeiten von $2-10^\circ/s$ (Royden et al. 1992; Royden et al. 1994). In diesen Fällen wurde die simulierte Augenbewegung als kurvige Bewegung interpretiert, und die Angaben wichen entsprechend systematisch von der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung ab. Diese Frage ist allerdings nach Meinung mancher Autoren noch nicht endgültig geklärt, weil das verwendete Paradigma nicht die extra-retinale Information eliminiert, sondern die visuelle Information in einen Konflikt mit ihr bringt. Zudem könnte eine Fixation ebenfalls als extraretinale Information angesehen werden.

1.10.2.7 Eigenbewegung bei inkohärentem optischen Fluss

Ein wichtiger Aspekt ist auch die Untersuchung des Hinzufügens von Störungen des Flussfeldes. In realen Umgebungen kann das Flussfeld durch Störungen bzw. Rauschen überlagert oder verändert sein. Man stelle sich beispielsweise einen Schneesturm während des Autofahrens vor. Des Weiteren kann Rauschen auch durch neuronale Prozesse innerhalb der Informationsverarbeitung hervorgerufen werden.

Man unterscheidet grundsätzlich zwischen Richtungsstörungen und Geschwindigkeitsstörungen. Bei einer Richtungsstörung werden Punkte in das Flussfeld eingefügt, die sich in einer im Vergleich zum Vektorfeld willkürlichen Richtung bewegen. Eine Geschwindigkeitsstörung beinhaltet Punkte, die sich mit inkohärenten Geschwindigkeitsvektoren bewegen (Abbildung 1.17).

Einige Untersuchungen zeigten, dass Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung fehlerfrei bis zu einer mittelgroßen Störung des Flussfeldes blieb. Hingegen hatte Hinzufügung von 20% – 30% Rauschen bei einer Punktwolke einen substantiellen Effekt. Bei Geschwindigkeitsstörungen war nur ein minimaler Effekt zu beobachten, und die Leistungen waren kaum gemindert, falls die Geschwindigkeit der individuellen Punkte im optischen Fluss randomisiert war, die Bewegungsrichtungen der Punkte aber unverändert blieben. Warren leitete aus dem Ergebnis ab, dass im Wesentlichen die globale Struktur des optischen Flusses für die Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung von Bedeutung war, weniger die Geschwindigkeit (Warren et al. 1988; Warren et al. 1991a).

Nach Untersuchungen von van den Berg waren Wahrnehmungsschwellen für ein ebenes Punktemuster robuster gegen Rauschen (van den Berg 1992). Ein wichtiges und oft zitiertes Ergebnis seiner Studie ist ein möglicher Einfluss der Stereo-Tiefe auf das Rauschen. Wurde eine Translationsbewegung in Verbindung mit einer Rotationskomponente durch Rauschen gestört, war die Eigenbewegungswahrnehmung beim Hinzufügen von stereoskopischer Tiefenwirkung besser als die Eigenbewegungswahrnehmung ohne stereoskopische Tiefenwirkung (van den Berg u. Brenner 1994). Ehrlich et al. (1998) fanden dazu widersprechende Ergebnisse.

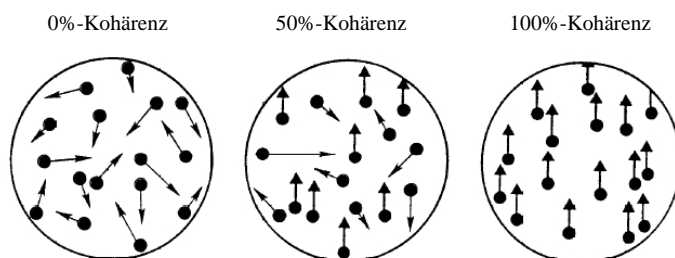


Abbildung 1.17: Schematische Darstellung von bewegten Punktemustern. Jeder Punkt wird für eine kurze Zeitspanne dargestellt, dann verschwindet er und wird durch einen zufällig positionierten Punkt ersetzt. Die Teilbilder zeigen verschiedene Kohärenzgrade.

1.10.2.8 Retinale Exzentrizität

Die Eigenbewegungswahrnehmung schien in ihrer Leistung beeinträchtigt, wenn sich der Expansionsfokus vom Bildschirmmittelpunkt wegbewegte. Die Genauigkeit der Eigenbewegungswahrnehmung war von der Headingexzentrizität (d.h. vom Winkel zwischen der Headingrichtung und dem Mittelpunkt des Stimulus) abhängig. Es spielte aber keine Rolle, an welcher Stelle auf der Retina sich der Expansionsfokus befand; die Genauigkeit war unabhängig von der retinalen Exzentrizität (d.h. vom Winkel zwischen Fovea und dem Mittelpunkt des Stimulus) (Crowell u. Banks 1993). Dem entgegen zeigten Atchley u. Anderson (1999), dass die Heading-Genauigkeit nahe der Fovea am größten war.

1.10.2.9 Effekte durch Hinzufügen von kohärenter laminarer Bewegung

Duffy und Wurtz stießen auf eine Illusion, die mit der Wahrnehmung von optischen Flüssen im Zusammenhang stand. Wenn ein radiales Flussfeld von einem zweiten laminaren Flussfeld überlagert wurde, war der wahrgenommene Expansionsfokus in Richtung der Bewegung des überlagerten laminaren Flusses verschoben (Duffy u. Wurtz 1993). Den Effekt bezeichnet man in der Literatur als Optische-Fluss-Illusion oder Illusionstransformation. Es wurden nun Hypothesen angenommen, die diesen Effekt bewirken können; dazu gehören beispielsweise Bewegungserfassung und Fehler durch Nicht-Geradeaus-Fixation. Auch eine Interaktion von lokalen und globalen Flussfeldern wurde als möglicher Grund für die Transformation angeführt (Duijnhouwer et al. 2006). Grigo und Lappe (1998) konnten deutlich machen und erklären, dass die Optische-Fluss-Illusion durch Tiefeninformation (binokulare Disparität) modifiziert wird.

1.10.2.10 Distanzschätzung und Pfadperzeption

Mittels des optischen Flussfeldes können Beobachter auch Wegdistanzen bestimmen. Frenz (2005) und Kollegen fanden heraus, dass die zurückgelegte Distanz für kurze Bewegungsstimuli unterschätzt wurde. Die Autoren nahmen an, dass die Unterschätzung mit grundlegenden Eigenschaften des Flussfeldes in Verbindung steht (Bremmer u. Lappe 1999b; Frenz et al. 2003; von Hopffgarten u. Bremmer 2010).

1.10.2.11 Landmarken

Nicht weniger stellt sich im Zusammenhang mit visueller Navigation auch die Frage, welchen Einfluss einfache Bewegungsziele oder Landmarken auf die Bewegungswahrnehmung haben. Bei einer Bewegung durch eine Landschaft, in der beispielsweise ein Turm aufragt, könnte allein die Information, die durch die Position des Turmes gegeben ist, für die Eigenbewegung herangezogen werden. Etwas anderes ist die Information des optischen Flusses, der durch Fließen aller Objekte auf der Retina bewirkt wird. Warren et al. (2001) konstruierten eine Studie, in der Versuchspersonen sich in Richtung eines alleinstehenden Zieles bewegen sollten. Beide Fälle (Flussfeld und Landmarke) konnten perzeptuell getrennt werden: zunächst enthielt der Stimulus keine Optische-Fluss-Informationen; wurde zu diesem Stimulus allerdings zusätzlich ein Flussfeld gezeigt, dann verließen sich die Versuchspersonen zunehmend auf die Optische-Fluss-Informationen.

1.10.2.12 Objekte und Eigenbewegungswahrnehmung

In natürlicher Umgebung kann der optische Fluss durch die Bewegung eines Objektes überlagert werden. Die Bewegung eines Fußgängers bildet zunächst ein optisches Flussfeld auf der Retina ab. Wird nun beispielsweise ein Ball in das Blickfeld des Beobachters geworfen, handelt es sich bei dem Ball um ein Objekt, das Überlagerung hervorruft. In den

meisten Fällen hatte ein bewegtes Objekt keinen Einfluss auf die Heading-Genauigkeit. Kleine Fehlwahrnehmungen resultierten daraus, dass ein Objekt den Pfad des Beobachters durchkreuzte (Royden u. Hildreth 1996; Warren 1998). Systematische Fehleinschätzungen ergaben sich, wenn das Objekt den Expansionsfokus überdeckte. Cutting et al. (1999) schlugen einen zum optischen Fluss alternativen Prozess zur Verarbeitung der Eigenbewegung vor. Nach ihrem Modell benutzten Beobachter die Information der relativen Bewegung von Objekten zur Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung. Auch die Tiefe wurde dadurch bestimmt, welches Paar von Objekten sich näher beim Beobachter befand.

2 Experimenteller Aufbau und Methoden

Die Experimente zur Analyse der Eigenbewegung sind im Institut für Physik der Philipps-Universität Marburg durchgeführt worden. Dazu benutzte ich entweder einen Versuchsaufbau, in dem ein Virtual-Reality-Display zum Einsatz kam, oder aber einen Aufbau, in dem mittels eines Videoprojektors großflächige Reize auf einem Projektionsschirm dargestellt wurden. Nachfolgend werden die Komponenten der Experimente im Einzelnen beschrieben.

2.1 Experimentelle Anlage A: Virtual-Reality-Aufbau

2.1.1 Gesamtaufbau

Im Rahmen meiner Arbeit habe ich u.a. Eigenbewegungswahrnehmung mit stereoskopischen Stimuli untersucht. Dabei kam ein Virtual-Reality-Head-Mounted-Display¹ zum Einsatz. Ein eigens dafür von mir erarbeiteter Computeralgorithmus erlaubte eine Stimulus-Darstellung mit horizontaler Disparität. Das Head-Mounted-Display bot neben der Möglichkeit der stereoskopischen Messung noch weitere Vorteile. So werden alle auf dem Bildschirm generierten Anzeigen vom Beobachter als kopfzentriert wahrgenommen. Dreht der Beobachter den Kopf, dann bewegt sich der Bildschirm kohärent mit dem Kopf. Zum anderen wird die Anzahl der zusätzlichen visuellen Referenzen, wie beispielsweise die Anzahl der experimentellen Umgebungsmerkmale (Versuchsraum, Leinwand) minimiert.

Der Virtual-Reality-Aufbau bestand aus folgenden Komponenten:

- Stimulus-Computer
- Videokontrolleinheit (VCU)
- Head-Mounted-Display (HMD)

Der visuelle Stimulus wurde mit einem Computer generiert und einer Grafikkarte mit zwei Ausgängen zugeleitet. Danach liefen die so entstandenen zwei Signale in einen Videosignaltrenner (Splitter), der das eine der Signale ablenkte und einem externen Kontrollmonitor übermittelte. Die beiden anderen Signale liefen dann weiter zu einer Videokontrolleinheit und von hier aus zum Head-Mounted-Display (Abbildung 2.1).

¹Head-Mounted-Display (HMD), etwa „auf dem Kopf getragener Bildschirm“.

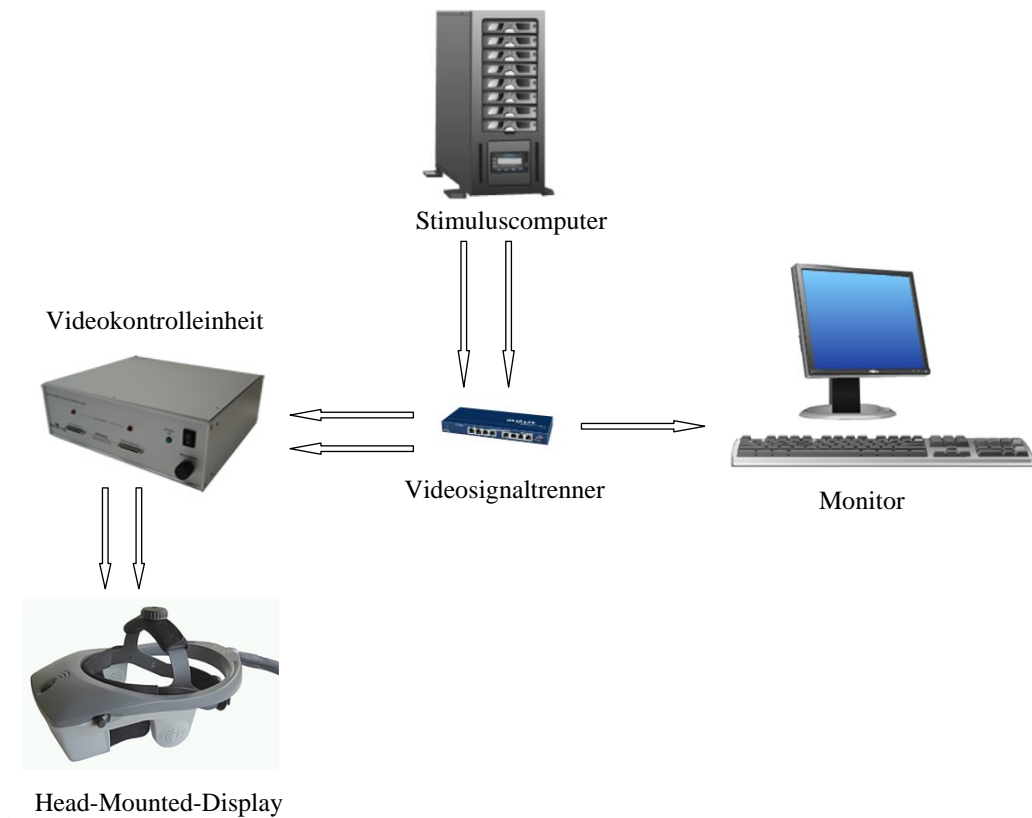


Abbildung 2.1: Schema des Versuchsaufbaus. Die Signale werden vom Stimuluscomputer generiert und an einen Videosignaltrenner (Splitter), eine Videokontrolleinheit und an ein Head-Mounted-Display weitergeleitet.

2.1.2 Head-Mounted-Display

Für die Experimente wurde als Darstellungsmedium ein Head-Mounted-Display (HMD), Modell NVISOR-SX (Nvis Inc., Reston), benutzt (Abbildung 2.2). Das HMD bestand aus zwei kleinen Bildschirmen (LCOS-Displays), die vor je einem Auge positioniert waren. Die Bildschirmauflösung betrug 1280x1024 Pixel mit 60 Hz Frequenz. Die effektive Auflösung machte 2 Bogenminuten aus bei einem diagonalen Sichtfeld von 60 Grad.

Jeder Bildschirm konnte so eingestellt werden, dass er einen Abstand von 23-30 mm zum Auge hatte. Der Abstand für das gemessene Sehfeld betrug 23 mm. Das diagonale Sehfeld machte 60 Grad pro Auge aus bei 100 Prozent Überlappung der beiden Bilder. Das ergab ein Sehfeld von 48 Grad horizontal und 37 Grad vertikal pro Auge. Wichtige technische Merkmale des HMD sind in Tabelle 2.1 zusammengefasst.

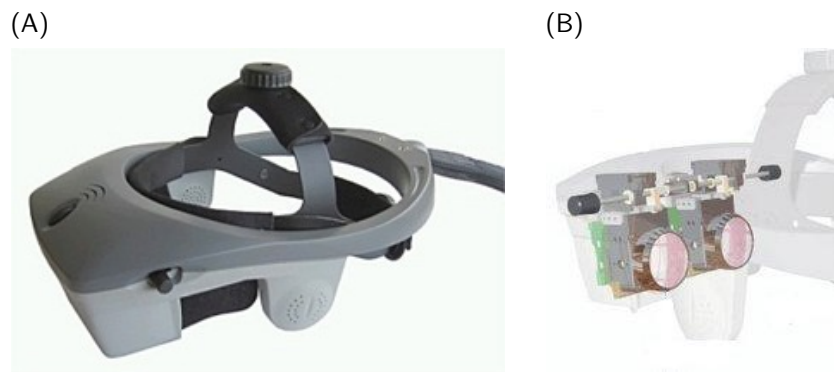


Abbildung 2.2: (A) Aussenansicht des Head-Mounted-Displays. (B) Innenansicht und Darstellung der LCOS-Microdisplays.

2.2 Experimentelle Anlage B: Projektionsapparatur

2.2.1 Gesamtaufbau

Die zweite experimentelle Anlage befand sich in einem eigens dafür hergerichteten Raum. Der Raum war schallgedämpft und geschwärzt, um zusätzliche auditive und visuelle Reize zu verhindern. Der Versuchsaufbau bestand aus folgenden Komponenten:

- Stimulus-Computer
- Aufnahme-Computer
- Projektionsleinwand und Projektor (Beamer)
- Augenbewegungsmesssystem

Hinter der Versuchsperson war ein Videoprojektor (Beamer) angebracht, der das Videosignal auf eine Leinwand projizierte (Frontprojektion). Die Leinwand hatte eine Größe von 1.60x1.20 m. Die Versuchspersonen trugen ein Augenpositionsmesssystem. Der Kopf ruhte auf einer Kinnstütze, um Kopfbewegungen zu minimieren. In Abbildung 2.3 ist der Versuchsaufbau schematisch dargestellt. Die Leuchtdichte des Projektors betrug

Tabelle 2.1: Wichtige Merkmale zu den experimentellen Anlagen.

Spezifikationen Anlage A	Spezifikationen Anlage B
FOV: 60° diagonal	FOV: 70° horizontal x 55° vertikal
Fokus: 2 m oder unendlich	Auflösung: 1152 x 864 Pixel
Überlappung: 100%	Video: CRT Beamer
Auflösung: 1280 x 1024 Pixel pro Auge	
Kontrast: 200:1	
Leuchtdichte: 85.6 cd/m ²	
Farbtiefe: 24 bit	
Videosystem: Reflektives LCOS	

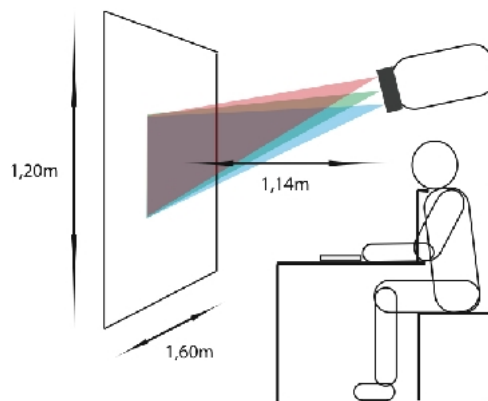


Abbildung 2.3: Ansicht der Versuchsaapparaturen der Anlage B. Dargestellt ist die Position der Leinwand, der Versuchsperson und des Projektors.

für die Farbe Weiß $12 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$ (gemessen mit: UDT Instruments 265 Laser 2000). Die technischen Daten des Projektors sind in Tabelle 2.1 zusammengefasst.

Der visuelle Stimulus wurde mit einem Computer generiert und über eine Grafikkarte nVidia Geforce 7600GS an den Beamer weitergeleitet. Mit einem Aufnahmegerät wurden die Daten der Augenbewegungen detektiert und aufgenommen.

2.2.2 Augenpositionsmesssystem

Augenbewegungen und Kopfbewegungen wurden mit einem Infrarot-Messsystem aufgezeichnet (EyeLink II, SR Research, Mississauga). Das System wurde auf dem Kopf getragen und bestand aus zwei hochauflösenden Infrarot-Kameras (Abbildung 2.4). Jeweils eine Kamera war auf ein Auge gerichtet und nahm mit einer Frequenz von 500 Bildern pro Sekunde (500 Hz) Bilddaten auf. Infrarotwellen sind elektromagnetische Wellen und haben einen Wellenlängenbereich von 780 nm bis 1 mm. Der Augenhintergrund absorbiert Wellenlängen dieser Strahlung, was in den Bilddaten zu einem hohen Kontrast zwischen Pupille und Iris führt. Die Position der Pupille wurde relativ zur Kamera in Echtzeit berechnet und aufgezeichnet. Die Messung wurde ohne Corneareflex durchgeführt. Der Positionsfehler durch Bildrauschen betrug laut Hersteller $< 0.01^\circ$.

Vor Versuchsbeginn musste das Messsystem kalibriert werden. Dazu wurde ein Gitter von Fixationspunkten auf der Leinwand gezeigt. Die Versuchsperson musste ihren Blick bei ruhendem Kopf auf die Fixationspunkte richten. Die Abweichung der tatsächlichen Position von der Blickposition war der Korrekturfaktor der Kalibration. Die Kopfbewegungen wurden zusätzlich durch vier, am Rand der Leinwand angebrachte Infrarotmarker gemessen. Die Positionsdaten wurden während des Versuches in einem speziellen Datenformat gespeichert. Abbildung 2.5 zeigt die Versuchsanordnung des Augenpositionsmesssystems.

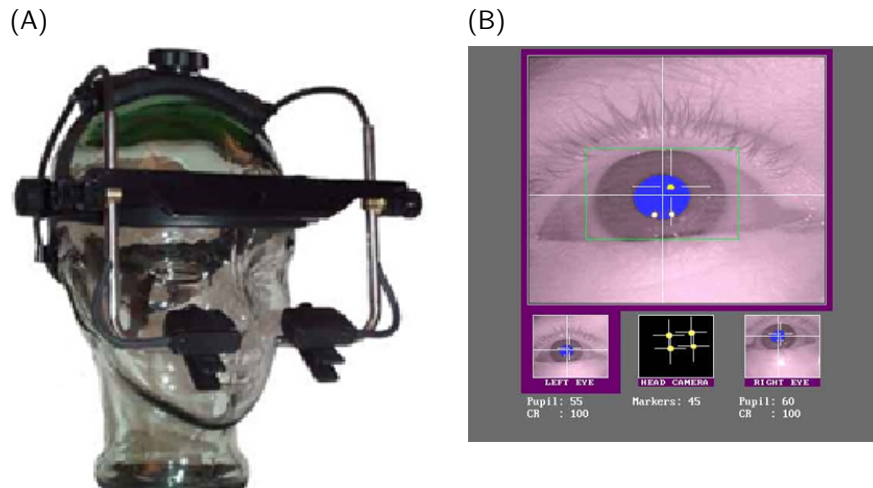


Abbildung 2.4: Augenpositionsmesssystem. (A) Helm-Stirnband mit den Kamerasystemen. (B) Darstellung der Augenposition und Kopfposition.

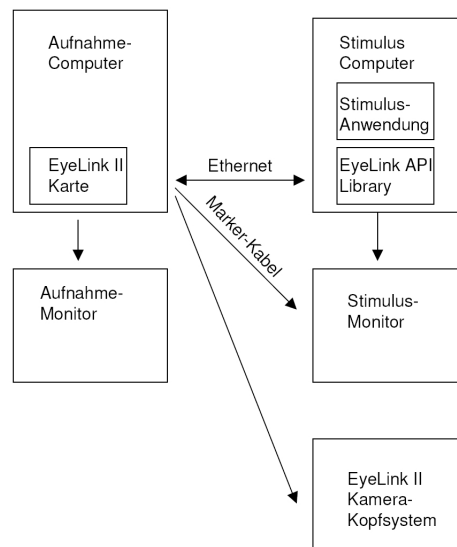


Abbildung 2.5: Versuchsanordnung des Augenpositionsmesssystem.

2.3 Versuchspersonen

An den Experimenten nahmen insgesamt 27 Versuchspersonen (VP) teil. Die Auswahl der Versuchspersonen war an Voraussetzungen geknüpft: Erstens sollten keine neurologischen oder neuropsychologischen (Vor-)Erkrankungen vorliegen. Zweitens sollte Normsichtigkeit (eventuell durch Sehhilfe) gewährleistet sein. Drittens war auch Stereosichtigkeit von jeder VP nachzuweisen (Randot Stereotest, Stereo-Optical 1995).

An Experiment 1 nahmen zwei Personengruppen teil: eine Testgruppe, bestehend aus älteren Versuchspersonen ($n_{VP}=10$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 67.8$ a, Standardabweichung $SD=5.9$ a, min 58 a, max 80 a, 7 m 3 w) und eine Kontrollgruppe aus jungen Versuchspersonen ($n_{VP}=10$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 26.2$ a, $SD=4.7$ a, min 22 a, max 35 a, 7 m 3 w). An Experiment 2 nahmen 10 Versuchspersonen teil ($n_{VP}=10$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 23.7$ a, Standardfehler $SEM=0.7$ a, min 21 a, max 28); an Experiment 3 nahmen 8 Versuchspersonen teil ($n_{VP}=8$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 24.25$ a, $SEM=0.8$, min 21 a, max 28 a).

Vor Beginn der Experimente wurde den VP ein Eigenbewegungsmuster gezeigt, woraufhin die Signalisierung eines deutlichen Vection-Effektes (Bewegungsgefühl) erwartet worden ist. Tabelle 2.2 zeigt eine diskrete Übersicht aller Versuchsteilnehmer einschließlich der Teilnahme an Experimenten. Zusätzliche versuchsrelevante Daten finden sich in den einzelnen Versuchsteilen.

Alle Richtlinien zum Umgang mit Forschung am Menschen, wie sie in der Deklaration von Helsinki (WMA 2000) festgelegt sind, wurden eingehalten.

VP	Alter [a]	Geschlecht	Erfahrung	naiv	Disparität [arcsec]	Versuche
1	25	m	ja	ja	-	0
2	25	w	nein	ja	-	2.1/2.2/3
3	22	w	nein	ja	-	1.2
4	22	w	ja	ja	20	1/2.1/2.2
5	22	w	ja	ja	40	1/2.1/2.2/2.3
6	22	w	ja	ja	-	2.1/2.2/2.3(3
7	21	m	ja	ja	-	2.1/2.2/3
8	22	w	nein	ja	-	0
9	24	w	nein	ja	-	2.1/2.2/3
10	28	m	nein	ja	40	1/2.1/2.2/2.3/3
11	27	w	nein	ja	-	2.1/2.2/2.3/3
12	23	m	nein	ja	-	2.1/2.2
13	23	m	nein	ja	50	1/2.1/ 2.2/3
14	24	w	ja	ja	40	1/3
15	28	m	ja	nein	20	1
16	35	m	ja	nein	20	1
17	34	m	ja	nein	20	1
18	66	w	nein	ja	20	1
19	80	m	nein	ja	20	1
20	58	m	nein	ja	20	1
21	67	m	nein	ja	40	1
22	69	m	ja	nein	50	1
23	70	w	nein	ja	40	1
24	73	m	nein	ja	20	1
25	64	w	nein	ja	20	1
26	63	m	nein	ja	20	1
27	68	m	nein	ja	40	1

Tabelle 2.2: Übersicht zu den Versuchspersonen. Dargestellt sind Alter, Geschlecht, Erfahrungen mit psychophysischen Versuchen, Mindest-Disparitätssehen in Bogensekunden und Bezeichnung des Versuchs. Je kleiner die Querdisparation, desto höher die Qualität des räumlichen Sehens. Versuch 0: Vorversuche; Versuch 1: Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter; Versuch 2.1: Richtungsdiskrimination; Versuch 2.2: Geschwindigkeitsdiskrimination; Versuch 2.3: Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination; Versuch 3: Zeitdilatation während simulierter visueller Eigenbewegung.

2.4 Entwicklung eines Verfahrens zur stereoskopischen Eigenbewegungswahrnehmung

Für die programmiertechnische Umsetzung der virtuellen Umgebung wurde die Programmiersprache C++ in Verbindung mit der Graphikbibliothek OpenGL (Open Graphics Library) benutzt. Für die Darstellung der virtuellen Umgebung wurde das Head-Mounted-Display benutzt (siehe 2.1.2). Es verfügt über zwei Bildschirme. Der Beobachter sieht mit einem Auge jeweils einen Bildschirm. Eine Szene wird dann wie folgt dargestellt: auf jedem Bildschirm wird die Szene aus einem anderen Blickwinkel gezeigt, die Szene wird also disparat dargeboten (vgl. Kapitel 1.8).

Grundsätzlich gibt es zwei technische Methoden zur Programmierung der horizontalen Disparität: die aktive Stereomethode und die passive Stereomethode. Beide Methoden werden nachfolgend im Einzelnen beschrieben. Die Experimente dieser Arbeit basieren auf der passiven Stereomethode.

Aktiv-Stereo

Bei der Aktiv-Stereo-Methode werden mit OpenGL getrennte Zwischenspeicher (buffer) für die Bilder des rechten Auges und des linken Auges definiert. Oft wird der Begriff Aktiv-Stereo auch angewendet, wenn es um die sequentielle Abfolge von Frames geht, wie das z.B. bei sogenannten Shuttergläsern der Fall ist. Dabei werden die Bilder für das rechte und das linke Auge in schneller Abfolge gezeigt. Die Methode erfordert, dass die benutzte Grafikkarte über diese speziellen Zwischenspeicher verfügt (Grafikkarten mit sogenanntem Quadbuffer-Speicher, vgl. Anhang). Außerdem muss die GLUT Bibliothek für die Stereo-Operation initialisiert werden. Ein Aktiv-Stereo-Algorithmus wurde im Rahmen dieser Arbeit programmiert, aber nicht für die Experimente genutzt.

Passiv-Stereo

Beim Passiv-Stereo-Modus besteht ein einzelnes Bild aus einer Kombination von zwei Bildern, ein zusätzlicher Zwischenspeicher (buffer) für ein Stereobild wird nicht benötigt. Dabei wird ein einzelnes Bild so justiert, dass die linke Hälfte des Bildes für das linke Auge bereitgestellt wird und die rechte Seite des Bildes für das rechte Auge (Abbildung 2.6 (A)).

Umgesetzt wird dieser Vorgang, indem ein Objekt von zwei verschiedenen Positionen aus dargestellt wird. Das Bild für das linke Auge projiziert man auf die linke Hälfte des Bildschirms, das Bild des rechten Auges auf die rechte Seite. Der Vorgang wird auch „side-by-side-stereo“ genannt.

Auf der Ebene der Grafikkartentreiber muss für das Passiv-Stereo ein vergrößerter horizontaler Bildschirm definiert werden (nView Option: Horizontal Span, die Auflösung

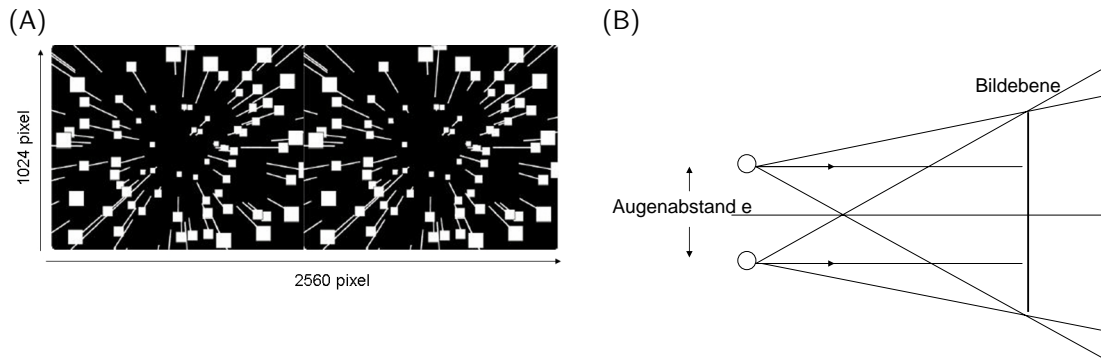


Abbildung 2.6: Passiv-Stereo. (A) Konstruktion der Darstellung auf dem Bildschirm. Man bezeichnet dieses Prinzip *side-by-side-stereo*. (B) Hauptachsenverschobene Darstellungsmethode mit nicht-symmetrischen Kegelstümpfen.

beträgt 2560x1024 Pixel). Der Stereomodus der Grafikkarte muss deaktiviert sein. Die in der Arbeit benutzten zentralen Quellcodes befinden sich im Anhang.

2.4.1 Kamera-Position und Projektion

Es gibt verschiedene Methoden zur Positionierung der virtuellen Kamera und der Projektion des Stereo-Paares. Will man Disparitäten als metrische Größen bestimmen, muss man die Kameras sehr genau kalibrieren. Wählt man nun für jedes Stereo-Paar exakt den gleichen bzw. symmetrischen Kamerawinkel sowie eine identische Form des Kegelstumpfes, dann hat das vertikale Parallaxe zur Folge. In diesem Versuchsaufbau wird nun im Gegensatz dazu auf die sogenannte Hauptachsenverschobene-Methode (*off-axis*-Methode) zurückgegriffen, die einen nicht-symmetrischen Kegelstumpf als Kamera benutzt (Hodges 1992; Carrozzo et al. 1999; Lipton 1997). Geometrisch kann man das, wie in Abbildung 2.6 (B) gezeigt, darstellen.

Zur Positionierung der virtuellen Kamera wird eine Prozedur benötigt, die einen Punkt im dreidimensionalen Raum auf Bildschirmkoordinaten transformiert. Zunächst wird eine perspektivische Projektion durchgeführt, danach folgt ein Aussortieren von Objekten außerhalb des sichtbaren Bereichs, genannt Clipping, das auf einem mathematischen Verfahren basiert. Die Clipping-Ebenen werden als positive Distanz entlang dem Sehrichtungsvektor definiert (Bourke 2002). Die Signale vor der vorderen und hinter der hinteren Ebene sind nicht sichtbar. Alle sichtbaren Signale liegen bei perspektivischer Projektion in einem Pyramidenstumpf.

2.4.2 Stereo-Geometrie

Relevante Größen lassen sich geometrisch ableiten. Wichtige geometrische Größen sind in Abbildung 2.7 aufgeführt. Die Variable e bezeichnet den Augenabstand, Variable f die

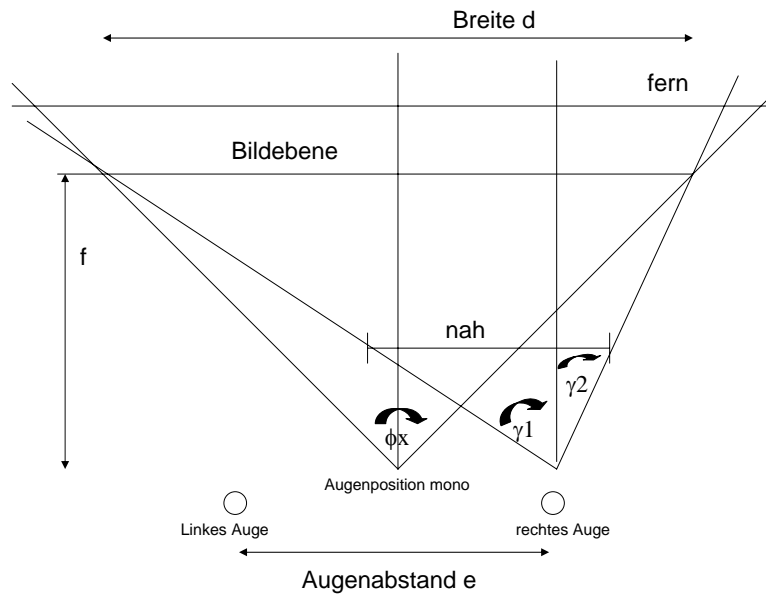


Abbildung 2.7: Stereo-Geometrie, Ansicht von oben.

Brennweite (Tiefe der Bildebene). Φ_x und Φ_y entsprechen den Sehfeldern in x-Richtung bzw. in y-Richtung; d ist die Breite und h die Höhe.

$$\tan\left(\frac{\Phi_x}{2}\right) = \frac{\frac{d}{2}}{f}$$

$$\tan\left(\frac{\Phi_y}{2}\right) = \frac{\frac{h}{2}}{f}$$

$$\tan\left(\frac{\Phi_x}{2}\right) = \frac{d}{h} \cdot \tan\left(\frac{\Phi_y}{2}\right)$$

Für die stereoskopische Darstellung erhält man (für das rechte Auge):

$$\tan(\gamma_1) = \frac{\frac{d}{2} + \frac{e}{2}}{f}$$

2.5 Grundlegende Verfahren zur Datenanalyse

2.5.1 Direkte Identifikation der Eigenbewegungsrichtung

Die Versuchsperson gab die erkannte Eigenbewegungsrichtung direkt an: zunächst wurde der entsprechende Stimulus im zentralen Bereich des Gesichtsfeldes präsentiert. Danach wurde ein Lineal ebenfalls im zentralen Gesichtsfeld eingeblendet, jeder Linealstrich war mit einer Zufallszahl markiert. Die Versuchsperson erhielt die Aufgabe, diejenige Zahl anzugeben, die der erkannten Eigenbewegungsrichtung am nächsten kam. Das entsprechende Verfahren ist in Kapitel 3 detailliert anhand des Experimentes beschrieben.

2.5.2 Identifikation von Schwellen mit der Konstanzmethode

Neben dieser Methode fand ein weiteres Messprinzip Anwendung, die sogenannte Konstanzmethode. In Voruntersuchungen wurden bei dieser Arbeit adaptive Methoden benutzt. Die Reizgröße wurde bei solch einem Ansatz durch die Angabe der Versuchsperson adaptiert bzw. angepasst. Die so gewonnenen Parameter lieferten Hinweise für den Betrag der Wahrnehmungsschwelle. Die weitergehenden Experimente wurden dann von mir mit der Methode der konstanten Stimuli durchgeführt. Vordefinierte Parameter waren bei diesem Verfahren in randomisierter Reihenfolge dargeboten. Die Anzahl der Stimuli war für jeden Parameter gleich groß.

Die Resultate wurden als Prozentzahlen des von der Versuchsperson gewählten Signales als Funktion des variierten Parameters dargestellt. Eine Interpolation dieser Messdaten führte ich mit einer sigmoiden Funktion durch. In dieser Arbeit wurde folgende Funktion benutzt:

$$\Psi(x; \alpha, \beta, \gamma, \lambda) = \gamma + (1 - \gamma - \lambda) \cdot F(x; \alpha, \beta) \quad (2.1)$$

Die Variablen F sind kumulative Gaussfunktionen, γ und λ bezeichnen die oberen und unteren Grenzen der Funktion (Hill 2001).

Am 50%-Punkt dieser Funktion definiert man den Punkt subjektiver Gleichheit (point of subjective equality, PSE). Dort wird der entsprechende Parameter in der Hälfte der Durchgänge einer der beiden möglichen Antworten zugeordnet. Der PSE entspricht dem Wert, der äquivalent zum Referenzwert eingeschätzt wird. Ist der PSE im Vergleich zur Referenz nach links verschoben, wird eine geringe Reizstärke gleich der Referenz empfunden. Das bedeutet, der entsprechende Testreiz wird überschätzt. Ist der PSE im Vergleich zur Referenz nach rechts verschoben, wird eine höhere Reizstärke gleich der Referenz empfunden, der Testreiz wird unterschätzt. Weiter wird der 75%-Punkt als sogenannte Schwelle bezeichnet (Wahrnehmungsschwelle). Der gerade wahrnehmbare Unterschied (just noticeable difference, JND) wird als die Differenz der Stimulusgröße zwischen dem PSE und der Schwelle definiert.

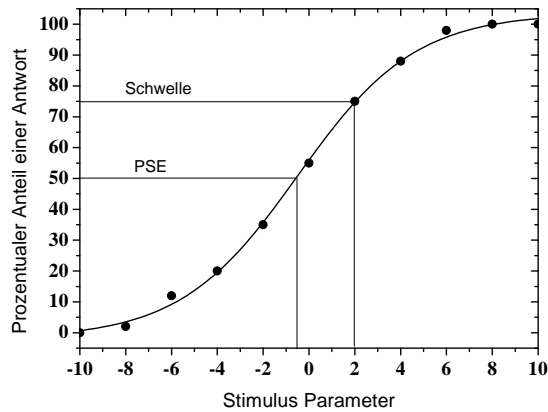


Abbildung 2.8: Psychometrische Funktion und wichtige Parameter der Funktion, der Schwellenwert und der PSE.

$$JND = I(75\%) - I(50\%) \quad (2.2)$$

In Abbildung 2.8 ist eine beispielhafte sigmoide Funktion dargestellt.

2.5.3 Statistische Tests

In dieser Arbeit wurden folgende statistische Verfahren benutzt: t-Test, U-Test, ANOVA (siehe z.B. Köhler et al. 2002) und Bootstrap. Bei dieser Methode werden aus einer Stichprobe durch Ziehen mit Zurücklegen neue Stichproben gezogen, um immer bessere Schätzwerte zu erhalten (Efron u. Tibshirani 1993). Hier wurde die Bootstrap-Methode von Wichmann und Hill (2001a) angewendet. Details zu dem Verfahren lassen sich Wichmann u. Hill (2001a), Wichmann u. Hill (2001b) und Mosteller u. Tukey (1977) entnehmen. Als Korrekturmethode für multiple Vergleiche wurde die FDR-Methode herangezogen (Benjamini u. Hochberg 1995).

3 Experiment 1:

Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter

Das Experiment hatte die Untersuchung von Wahrnehmung simulierter visueller Eigenbewegungsrichtung zum Gegenstand. Vordringliches Interesse galt dabei einerseits dem differenzierten Verständnis der Altersunterschiede bei der Eigenbewegungsrichtungseinschätzung. Andererseits war der Einfluss der Disparität auf die Eigenbewegung von Wichtigkeit. Dabei wurden verschiedene Eigenschaften des optischen Flussfeldes variiert: Punktezahl, Präsentationsdauer, Kohärenz der Bewegung und Rotationskomponente.

3.1 Einleitung

Warum verschlechtern sich visuelle Funktionen im Alter, und wie lässt sich das verhindern oder zumindest verzögern? Bislang konnten bereits einige Studien nachweisen, dass Bewegungsehen durch zunehmendes Alter beeinträchtigt wird. Noch weniger ist darüber bekannt, wie ältere Personen visuelle Eigenbewegung wahrnehmen. Die Anforderung an die Menschen der heutigen Zeit hinsichtlich einer korrekten Navigationsleistung nimmt zu, und die Auswirkungen einer beeinträchtigten Bewegungswahrnehmung werden eher unterschätzt. Eine Rolle spielt dabei nicht nur das Zurechtfinden in der Umgebung. Verhaltensexperimente konnten z.B. belegen, dass beeinträchtigte visuelle Wahrnehmung einen erhöhten Hang zum Fallen hervorruft (Lord 2003).

Weitgehend ungeklärt ist auch die Frage, was neuronale Korrelate von Alterungsprozessen eigentlich sind. Neuroanatomische Studien zeigen, dass verschiedene Areale des Gehirns unterschiedlich altern. Aber wie ist der Alterungsprozess repräsentiert? Bildgebende Verfahren demonstrieren, dass einige Hirnareale schrumpfen (Raz et al. 2005). Aber was genau spiegelt das Schrumpfen wider? Es könnte sich um einen Verlust an Neuronen handeln, einen Verlust an Gliazellen oder einen Verlust an Blutgefäßen. Diesbezügliche experimentelle Untersuchungen sind durch eine geringe Stichprobenzahl in ihrer Aussagekraft eingeschränkt. Die grundlegende Erforschung der Entstehung und der zeitlichen Entwicklung der Verarbeitung des optischen Flusses und der Eigenbewegung ermöglicht den Aufbau eines instruktiven Modells zur Untersuchung der Gehirnalterung und der räumlichen Verarbeitung von Informationen in der Kindheit bis hin zum Alter. Das Wissen, welche visuellen Funktionen durch normale Alterung betroffen sind, kann bei der Früherkennung von abnormalen Effekten des visuellen Systems helfen und gleichermaßen dem Verständnis von allgemeinen Prozessen der Alterung von Gehirnfunktionen dienen.

Wie wichtig zudem die Untersuchung der Verbindung zwischen Bewegungssehen, Objekterkennung und Tiefensehen ist, konnte in einer Studie von Fine et al. (2003) angedeutet werden. Darin geht es um einen Patienten, bei dem nach Erholung von einem Langzeitverlust des Sehens das Bewegungssehen wieder funktionierte. Objekterkennung und Tiefensehen blieben aber eingeschränkt.

3.1.1 Stand der visuellen Altersforschung und der relevanten biologischen Prozesse

Viele visuelle Fähigkeiten werden während früher Kindheit in komplexen Prozessen gelernt (Elleberg et al. 1999), man kann daher annehmen, dass auch Eigenbewegungswahrnehmung in der Kindheit entwickelt wird (Brosseau-Lachaine et al. 2008). Aber visuelle Fähigkeiten ändern sich nicht nur in jungen Jahren, sondern auch im Alter. Eine altersabhängige Verschlechterung der visuellen Wahrnehmung tritt in ganz verschiedenen Bereichen auf. Die Sehschärfe bleibt bis zu einem Alter von etwa 50 Jahren konstant und nimmt dann ab (Pitts et al. 1982). Bereits im mittleren Erwachsenenalter nimmt die Anpassung der Sehschärfe im Nahbereich ab (Carter 1982). Auch Kontrastwahrnehmung verändert sich (insbesondere bei großen Raumfrequenzen) (Owsley et al. 1983). Ältere Personen haben Schwierigkeiten bei der Adaptation von Helligkeitsunterschieden. Die Fähigkeit der raum-zeitlichen Integration (Mayer et al. 1988; Tulunay-Keesey et al. 1988; Wright et al. 1985) und das Farbsehen (Said u. Weale 1959) verschlechtern sich. Ebenfalls betroffen sind Dunkeladaptation und Akkomodation (Pitts et al. 1982). Die stereoskopische Tiefenwahrnehmung zeigt eine leichte Beeinträchtigung ab 50 Jahren (Lord 2003). Im Alter von 60 Jahren nimmt die Größe des wahrgenommenen Sehfeldes ab. Reize müssen daher näher zum Zentrum des Sehfeldes hin dargeboten werden, um wahrgenommen zu werden. Zusätzlich verändern sich bestimmte kognitive Funktionen, die mit visuellen Funktionen im Zusammenhang stehen. Auch Aufmerksamkeit und Verarbeitungsgeschwindigkeit verschlechtern sich im Alter (Kosslyn et al. 1999; Ippolit 1994).

3.1.2 Beeinträchtigung des Bewegungssehens

Einige Studien konnten zeigen, dass auch verschiedene Aspekte des Bewegungssehens mit zunehmendem Alter von Beeinträchtigungen betroffen sind (Pitts et al. 1982; Kline et al. 1982; Habak et al. 2000; Ball et al. 1986; Gilmore et al. 1992; Trick u. Silverman 1991). Ältere Personen (>70 a) erwiesen sich als weniger sensitiv gegenüber Bewegungsreizen und waren signifikant weniger genau bei der Bestimmung der Bewegungsrichtung (Bennet et al. 2006). Sie hatten eine höhere Wahrnehmungsschwelle bei Bestimmung und Diskrimination von Orientierung und Richtung einer Bewegung 2. Ordnung (durch Kontrast definierte Gitter) im Vergleich zu einer Bewegung 1. Ordnung (durch Luminanz definierte Gitter) (Habak et al. 2000). Binokulare Kontrastsensitivität wurde bei Alterung mehr beeinträchtigt als monokulare Kontrastsensitivität (Ross et al. 1985). Die Fähigkeit, kleinere Unterschiede in Bewegungen zu erkennen, war bei Älteren gemindert (Pitts et

al. 1990; Trick u. Silverman 1991); das bedeutet, ältere Personen benötigten größere Bewegungsreize, um eine Bewegung identifizieren zu können.

Hill (1975) untersuchte die Fähigkeit der Erkennung zweier Lichtpunkte, die sich voneinander weg bewegen. Die Problemstellung entsprach zwei Autolichtern, die sich auf einen Beobachter zu bewegten. Er interpretierte die Ergebnisse als eine Verminderung der Sensitivität für Winkelveränderungen der Bewegung. Erkennen von Objektbewegungen in die Tiefe hinein wurde ebenfalls durch Alterung gemindert (Shinar et al. 1977; Schiff et al. 1992). Ältere Autofahrer hatten im Vergleich zu jüngeren Schwierigkeiten, relative Geschwindigkeiten von Objekten zu differenzieren, waren aber unerwartet genauer bei der Schätzung von Absolutgeschwindigkeiten von Fahrzeugen. Im Gegensatz dazu waren offenbar aber auch einige Aspekte der Bewegungswahrnehmung nicht durch Alterung beeinträchtigt (Brown u. Bowman 1987; Gilmore et al. 1992; Schieber 1990; Trick u. Silverman 1991; Habak et al. 2000).

Es ist auch kaum etwas darüber bekannt, ob es eine Altersabhängigkeit von Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung gibt (Warren et al. 1989; Atchley u. Anderson 1998; Chou et al. 2009; Billino et al. 2008). Warren et al. (1989) fanden Anzeichen, dass ältere Personen eine um 1° geringere Heading-Genauigkeit aufweisen. Unterschiedliche Resultate bei der altersabhängigen Bewegungswahrnehmung lassen weitergehenden Experimenten eine aktuelle Bedeutung zukommen.

Weitere Hinweise zum Einfluss der Alterung auf Bewegungssehen lieferten physiologische Untersuchungen. Das Altern erhöhte den Anteil des Rauschens und reduzierte das Richtungstuning eines Neurons im primären visuellen Kortex von Katzen und Affen (Hua et al. 2006; Leventhal et al. 2006). Experimente mit Einzelzelleitung an Tieren (*macaca mulatta*) konnten zeigen, dass zwei Hirnareale im parietalen Kortex an der Eigenbewegungswahrnehmung beteiligt sind: das Medial superior temporale Areal (MST) und das ventrale intraparietale Areal (VIP) (vgl. Kapitel 1.6.2). Beide Areale weisen die funktionellen Fähigkeiten auf, die Eigenbewegungsrichtung aus visuell bewegten Stimuli zu extrahieren (Duffy u. Wurtz 1991a,b; Lappe et al. 1996; Gu et al. 2006; Bremmer et al. 2010; Bremmer et al. 2002a; Bremmer et al. 2002b). Eine Beeinträchtigung der Heading-Leistung könnte mit Veränderungen der neuronalen Verarbeitung in diesen Arealen in Verbindung stehen. Eine mögliche Veränderung beruht auf einem altersbedingten Zelltod (Pakkenberg u. Gunderson 1997). Nach dieser Grundannahme wurde in dieser Arbeit ein neuronales Modell konstruiert.

3.1.3 Überblick Experiment 1

Zunächst wurde in einem ersten Telexperiment die Eigenbewegungswahrnehmung für ein translatorisches optisches Flussfeld analysiert (Abschnitt 3.3, S. 56).

In einem zweiten Telexperiment wurde horizontale Disparität als zusätzliche visuelle Information hinzugefügt. Diese Arbeit ist die erste, die den Einfluss der Disparität auf die Eigenbewegungswahrnehmung untersucht. Das ist in Abschnitt 3.4, S. 64, beschrieben.

Weiterführende Telexperimente untersuchen den Einfluss von Störungen, also Inkohärenz, auf die Wahrnehmung eines translatorischen optischen Flussfeldes und eines stereoskopischen Flussfeldes (Abschnitt 3.5, S. 69). Im Anschluss folgt eine Analyse der Wahrnehmung eines rotatorischen optischen Flussfeldes (Abschnitt 3.6, S. 74).

Danach wurden in einer Simulationsrechnung die maximal möglichen Heading-Fehler des Experimentes ermittelt (Abschnitt 3.7, S. 77). Dann folgte ein Kontrollexperiment (Abschnitt 3.8, S. 80), mit dem die Fähigkeit der Versuchspersonen überprüft wurde, im gegebenen Versuchsaufbau visuelle Ziele zu lokalisieren.

Im letzten Teil des Kapitels wurde eine theoretische Modellrechnung auf der Basis des Populationsmodells von Lappe u. Rauschecker (1993) erstellt (Abschnitt 3.9, S. 81) und mit den experimentellen Ergebnissen verglichen.

3.2 Methoden Experiment 1

Visueller Stimulus

Die visuellen Stimuli dieses Experimentes wurden mit einem Virtual-Reality-Head-Mounted-Display dargestellt (Versuchsaufbau A, vgl. Kapitel 2, S. 39). Gezeigt wurde ein optisches Flussfeld, das unterschiedliche relevante Eigenschaften haben kann. Die simulierte Geschwindigkeit der Punkte war auf $|\vec{v}| = 2.7 \text{ m/s}$ festgelegt worden, die Präsentationsdauer auf 200 bis 2000 Millisekunden und die Anzahl der Punkte variierte im Bereich von 2 bis 100. Die jeweiligen speziellen Parameter des Flussfeldes sind in den Telexperimenten genannt. Nach Präsentation des Stimulus wurde ein Lineal eingeblendet, dabei war jeder Linealstrich mit einer Zufallszahl markiert. Die Versuchsperson erhielt die Aufgabe, diejenige Zahl anzugeben, die der wahrgenommenen Eigenbewegungsrichtung am nächsten kam. Der zeitliche Ablauf des Experimentes ist in Abbildung 3.1 zusammengefasst. Die vorgegebenen Eigenbewegungsrichtungen konnten -15° , -10° , -5° , 0° , 5° , 10° oder 15° betragen. Der Expansionspunkt lag dabei immer auf der x-Achse des Bildschirmmittelpunktes (Abbildung 3.2). Aus Tabelle 3.1 gehen sämtliche möglichen Versuchsparameter hervor.

Tabelle 3.1: Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 1.

Versuchsparameter	
Versuchspersonen	n=20
Methode	Konstante Stimuli
Rohdatenpunkte	560 pro Experiment und Teilnehmer
Heading-Positionen	[-15,-10,-5,0,+5,+10,+15] Grad
Präsentationsdauer t_p	[2000,1000,500,200] ms
Punktezah n_p	[100,50,10,2]
Geschwindigkeit	$v = 2.7 \text{ m/s}$
Kohärenzen	[100 %, 50 %, 20 %, 15 %, 10 %, 5 %]

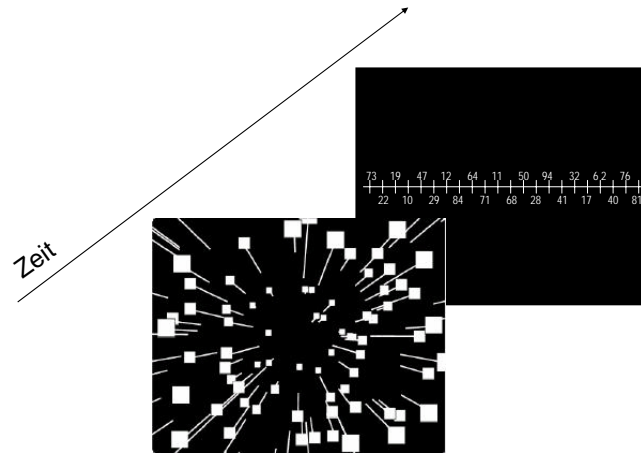


Abbildung 3.1: Versuchsparadigma Experiment 1. Das optische Flussfeld wurde mit einer Dauer von t_p gezeigt und bestand aus einer bestimmten Anzahl von Bewegungsvektoren n_p . Danach wurde ein Lineal mit Zahlenwerten eingeblendet. Die Versuchsperson musste den Zahlenwert angeben, der der wahrgenommenen Eigenbewegungsrichtung entsprach.

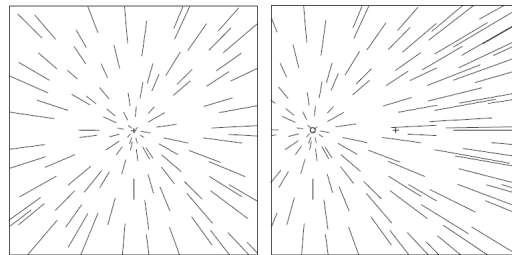


Abbildung 3.2: Schematische Darstellung der vorgegebenen Eigenbewegungsrichtungen. Die Flussvektoren sind als Linien dargestellt. Die Eigenbewegungsrichtungen konnten -15° , -10° , -5° , 0° , 5° , 10° oder 15° Sehwinkel betragen. Der Expansionspunkt lag jeweils auf der x-Achse des Bildschirmmittelpunktes. Die Abbildung zeigt eine Eigenbewegungsrichtung von 0° (linkes Bild) und eine Eigenbewegungsrichtung nach links relativ zum Bildschirmmittelpunkt (rechtes Bild). Symbole: Kreuz gibt den Bildschirmmittelpunkt an, Kreis die Eigenbewegungsrichtung.

Versuchspersonen

An dem Experiment nahmen zwei Personengruppen teil, eine Testgruppe, bestehend aus älteren Versuchspersonen, eine Kontrollgruppe aus jungen Versuchspersonen. Die Zusammensetzung der Personengruppen stellt Tabelle 3.2 dar. Die einzelnen Teilnehmer sind in Tabelle 2.2, Kapitel 2 zusammengefasst.

Auswertungsmethoden und Datenanalyse

Die Angaben der Versuchspersonen wurden zusammen mit den versuchsrelevanten Parametern als Rohdatensätze gespeichert. Festgehalten wurde für jeden Versuchsblock

Tabelle 3.2: Verteilungen der Versuchspersonen innerhalb einer Alterskategorie. \bar{x} arithmetisches Mittel, SD Standardabweichung, n_{VP} Anzahl der Versuchsteilnehmer.

Gruppe	\bar{x} [a]	Minimum [a]	Maximum [a]	SD [a]	n_{VP}
Testgruppe	67.8	58	80	5.9	10
Kontrollgruppe	26.2	22	35	4.7	10

und jede Versuchsperson die Trialzahl, die tatsächliche Eigenbewegungsrichtung, die Tasteneingabe der Versuchsperson und die dazu korrespondierend wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung. Die Datenanalyse erfolgte mit Matlab (Mathwork Corp). Die statistische Analyse erfolgte mit Matlab, R und Origin.

3.3 Experiment 1.1 Translatorische Eigenbewegung

Im ersten Schritt wurde visuell simulierte translatorische Eigenbewegung $\vec{u}(T)$ untersucht. Dabei bewegte sich der Beobachter durch ein radial expandierendes, dreidimensionales (aber nicht stereoskopisches) optisches Flussfeld. Eine Translationsbewegung führt zu Gl. 1.26 (Kapitel 1.9). Gemessen wurden die Antworten der Versuchspersonen.

Die Datenanalyse war dann, wie folgt, gegliedert: Zunächst wurden die Daten hinsichtlich wahrgenommener Eigenbewegungsrichtung und tatsächlicher Eigenbewegungsrichtung sortiert und regressionsanalytisch weiterbearbeitet. Schließlich wurden die Mittelwerte der Antworten berechnet und verglichen.

Regressionsanalyse

Um Aufschluss über die Messergebnisse zu erhalten, habe ich zunächst die wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung (PH) als Funktion der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung (H) betrachtet. Dann wurde eine Regressionsanalyse durchgeführt. Dabei bediente ich mich der Methode der kleinsten Fehlerquadrate und der folgenden Funktion:

$$PH(H) = \Delta P + G_{bias}H \quad (3.1)$$

ΔP ist der Achsenabschnitt der y-Achse (wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung) und G_{bias} die Steigung aus der wahrgenommenen und der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung. Qualitativ repräsentiert G_{bias} die Fähigkeit, verschiedene Eigenbewegungsrichtungen korrekt anzugeben. Eine Steigung von $G_{bias}=1.0$ bedeutet, dass die wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung genau entspricht, also korrekt erkannt wurde. Dahingegen entspricht $G_{bias}=0.0$ dem größten Wahrnehmungsfehler. Die R^2 -Werte der Anpassungsfunktionen waren alle höher als 0.5.

Der Zusammenhang ist in Abbildung 3.3 dargestellt. Jeder Datenpunkt entspricht jeweils einer Versuchspersonantwort. Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung und tatsächliche Eigenbewegungsrichtung waren linear miteinander verknüpft. Die durchgezogene

Linie $f(x) = x$ zeigt auf, wo die korrekten Antworten positioniert wären. Exemplarisch sind die Daten im Falle der Präsentationsdauern von $t_p = 2000$ ms und $t_p = 500$ ms dargestellt, einmal für eine Punktezahl von $n_p = 100$ und einmal für $n_p = 50$ Punkte. Den Abbildungen ist zu entnehmen, dass die Antworten der Testgruppe deutlich um $f(x) = x$ gestreut waren.

Trägt man die relative Häufigkeit $h_i = \frac{n_i}{n}$ mit $n = \sum_i n_i$ gegen den Messwert x_i auf, so erhält man eine Häufigkeitsverteilung. Dabei bedeutet n_i die Anzahl der beobachteten Messwerte, die in einem Intervall x_i zusammengefasst werden. In Abbildung 3.4 sind die Steigungen und Achsenabschnitte für alle Präsentationsdauern ($t_p = 200$ ms,

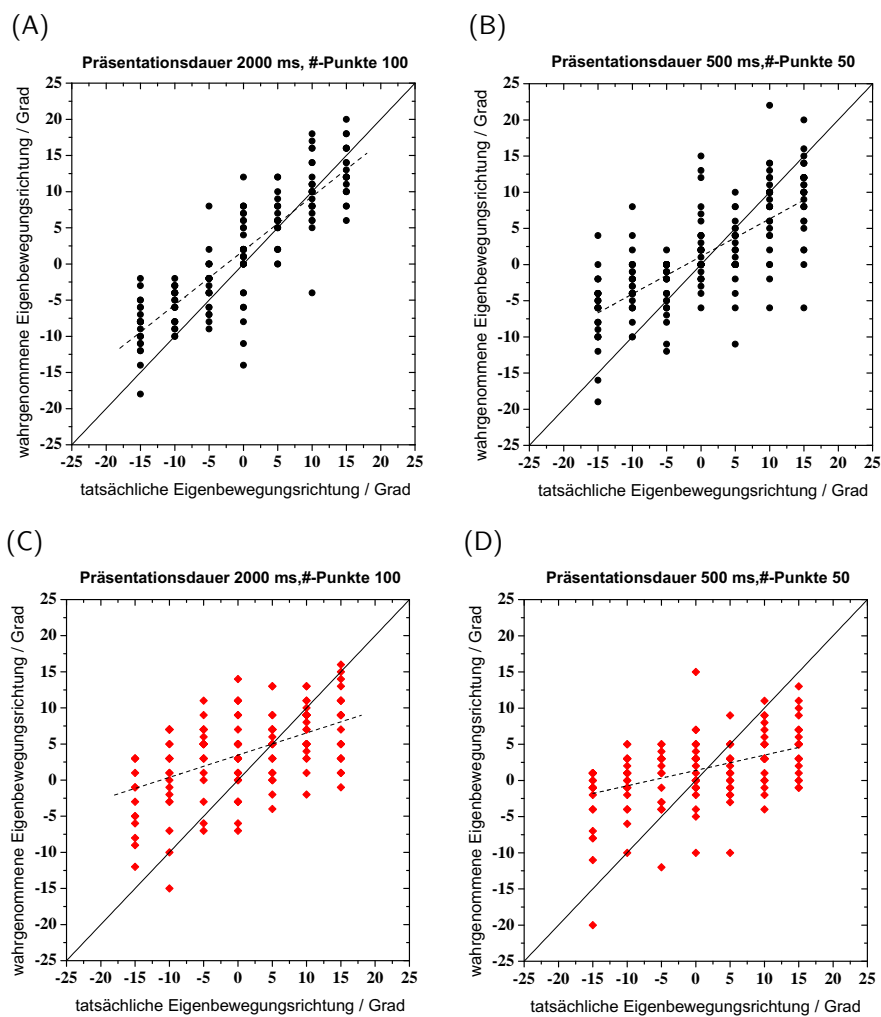


Abbildung 3.3: Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung für die *Kontrollgruppe* ($n_{VP} = 10$) (A)-(B) und die *Testgruppe* ($n_{VP} = 10$) (C)-(D). Jeder Datenpunkt stellt eine Antwort der Versuchspersonen dar. Die durchgezogene Linie zeigt die tatsächliche Bewegungsrichtung als Referenz. Gepunktete Linien stellen Ausgleichsgeraden dar.

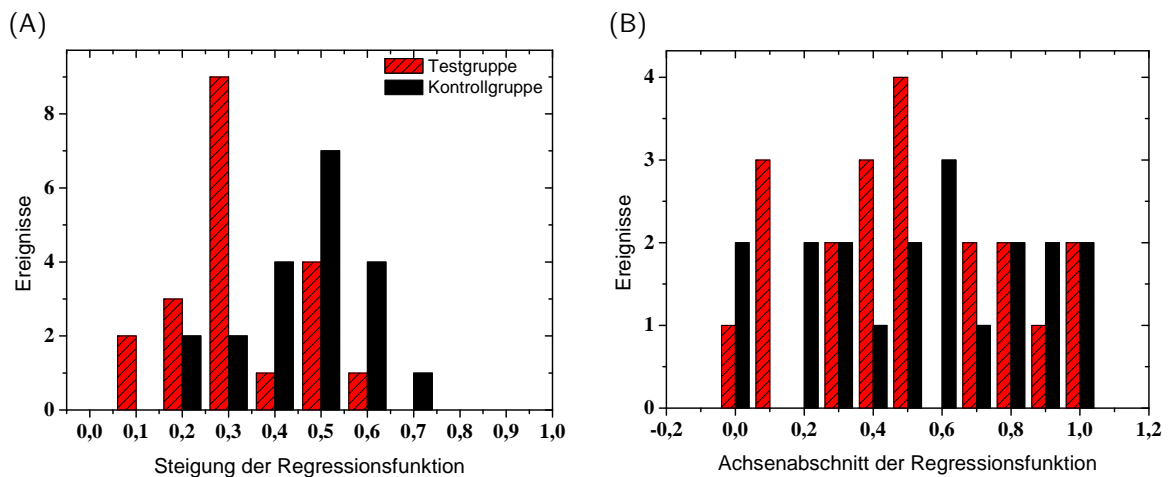


Abbildung 3.4: Histogramm der aus der linearen Regression gewonnenen Steigungen und Achsenabschnitte. Teilbild (A) zeigt die Steigungen, Teilbild (B) die Achsenabschnitte. Rot: Testgruppe, schwarz: Kontrollgruppe.

500 ms, 1000 ms, 2000 ms) und alle Punkteanzahlen ($n_p = 2,10,50,100$) in Form einer Häufigkeitsverteilung eingetragen.

Im Ergebnis erwies es sich, dass die Verteilung der Steigungen in zwei Gruppen aufteilbar war, die sich signifikant voneinander unterschieden (t-test, $p < 0.002$, $df = 15$). Hingegen war die Verteilung der Achsenabschnitte nicht unterschiedlich (t-test, $p > 0.4$, $df = 15$). Die Steigungen der Testgruppe waren signifikant kleiner als die der Kontrollgruppe, d.h. sie unterschieden sich mehr von $f(x) = x$. Die Resultate lieferten einen ersten Hinweis darauf, dass sich die Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung von Testgruppe und Kontrollgruppe unterschied.

Mittelwerte der Eigenbewegungsrichtung

In diesem Abschnitt wurde die Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung hinsichtlich ihrer relevanten Eigenschaften analysiert. Zunächst wurde für alle angegebenen Eigenbewegungsrichtungen der Versuchspersonen der Betrag der Abweichung von der tatsächlichen Richtung bestimmt. Im nächsten Schritt wurde dann für jede Versuchsbedingung das arithmetische Mittel aller Heading-Fehler berechnet.

Abbildung 3.5 zeigt den Fehler der Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punkteanzahl für jeweils verschiedene Präsentationsdauern. Im Folgenden werden die Daten nach verschiedenen Aspekten analysiert.

Vergleich Testgruppe vs. Kontrollgruppe

Sowohl Versuchspersonen der Kontrollgruppe als auch der Testgruppe konnten die Eigenbewegungsrichtung benennen. Deutlich erkennbar war die Heading-Genauigkeit für

ältere Versuchspersonen bei allen Präsentationsdauern und Punktezahlen generell weniger gut als die für jüngere Versuchspersonen (Mann-Whitney, $p < 0.02$, FDR korrigiert). Die beste Genauigkeit ($4.0^\circ \pm 0.3^\circ$ Schwinkel) erzielte die Kontrollgruppe bei langer Präsentationsdauer und großer Punktezahl, während die Testgruppe $6.7^\circ \pm 0.3^\circ$ benötigte. Die über alle Punktezahlen gemittelten Heading-Fehler betragen $4.7^\circ \pm 0.2^\circ$ Schwinkel für die Kontrollgruppe und $6.8^\circ \pm 0.3^\circ$ Schwinkel für die Testgruppe; jeweils im Fall einer Präsentationsdauer von 2000 ms. Da die Daten nicht normalverteilt waren (Shapiro-Wilk test, $p = 0.9$), ist der Mann-Whitney-U-Test für den statistischen Vergleich zwischen Test- und Kontrollgruppe herangezogen worden.

Effekt der Punkteanzahl und Präsentationsdauer

Man erkennt auch, dass die Heading-Genauigkeit der jüngeren Personen hinsichtlich verschiedener Punktezahlen systematisch höher war als die der älteren Versuchspersonen und dass sie mit zunehmender Punktezahl anstieg. Besonders deutlich war das bei langen Präsentationsdauern (≥ 500 ms). Auffallend war, dass dies für die Testgruppe nicht zutraf. Deren Leistung wurde mit zunehmender Punkteanzahl nicht signifikant besser, das galt für alle Präsentationsdauern (ANOVA, $p > 0.7$, Tukey post hoc test).

In einem weiteren Schritt wurde die Heading-Genauigkeit in Abhängigkeit von der Präsentationsdauer aufgezeigt. Dabei wurden die Heading-Fehler über alle Punkteanzahlen gemittelt. Den Zusammenhang stellt Abbildung 3.6 dar. Man erkennt, dass die Leistung der jüngeren Personen hinsichtlich verschiedener Präsentationsdauern systematisch höher war als die der älteren Versuchspersonen (Mann-Whitney, $p < 0.05$, FDR korrigiert).

Auch hier war es so, dass ältere Versuchspersonen nicht von einer längeren Präsentationsdauer profitierten (ANOVA $p > 0.053$, Tukey post hoc), während sich die Leistung jüngerer Versuchspersonen verbesserte (ANOVA, $p < 0.04$, Tukey post hoc). Die beste Leistung wurde insgesamt für lange Präsentationsdauern erzielt (signifikante Unterschiede 200 ms vs 2000 ms, Wilcoxon Rangtest, $p < 0.02$).

Schwinkelabhängigkeit der Eigenbewegungswahrnehmung

Ergänzend wurde die Heading-Genauigkeit noch für den Fall untersucht, dass die tatsächliche Eigenbewegungsrichtung ausschließlich die zentralen Werte -5° , 0° und 5° annimmt (Abbildung 3.7). Dazu wurden die Rohdaten nach zentralen und peripheren Werten getrennt. Es zeigte sich, dass die Absolutwerte der Fehler herabgesetzt waren, wenn die Eigenbewegung nahe dem Bildschirmmittelpunkt ($-5, 0, 5^\circ$) präsentiert wurde. Für periphere Eigenbewegungsrichtungen ($-15, -10, 10, 15^\circ$) waren die Absolutwerte der Fehler generell größer, d.h. die Heading-Genauigkeit war hier bei beiden Gruppen insgesamt reduziert.

Als nächstes wurde der Heading-Fehler in Abhängigkeit des Schwinkels berechnet (Abbildung 3.8). Dazu wurde für jede tatsächliche Eigenbewegungsrichtung der absolute Fehler bestimmt. Auch hier zeigte es sich, dass bei geringeren Exzentrizitäten der Fehler kleiner

war als im peripheren Bereich. Die Abbildung verdeutlicht außerdem, dass die Genauigkeit der Testgruppe, verglichen mit der Kontrollgruppe, bei allen Heading-Winkeln reduziert war.

Ergebnisse: Translatorische Eigenbewegung

- Die Eigenbewegungsrichtung konnte grundsätzlich mit einem Head-Mounted-Display erkannt werden.
- Heading-Genauigkeit für ältere Versuchspersonen war generell weniger gut als diejenige für jüngere Versuchspersonen.
- Ältere Versuchspersonen konnten zusätzliche visuelle Informationen, wie höhere Präsentationsdauer und größere Punktezahl, nicht nutzen.
- Eigenbewegungsrichtungen im peripheren Gesichtsfeld wurden durchweg mit reduzierter Genauigkeit erkannt.

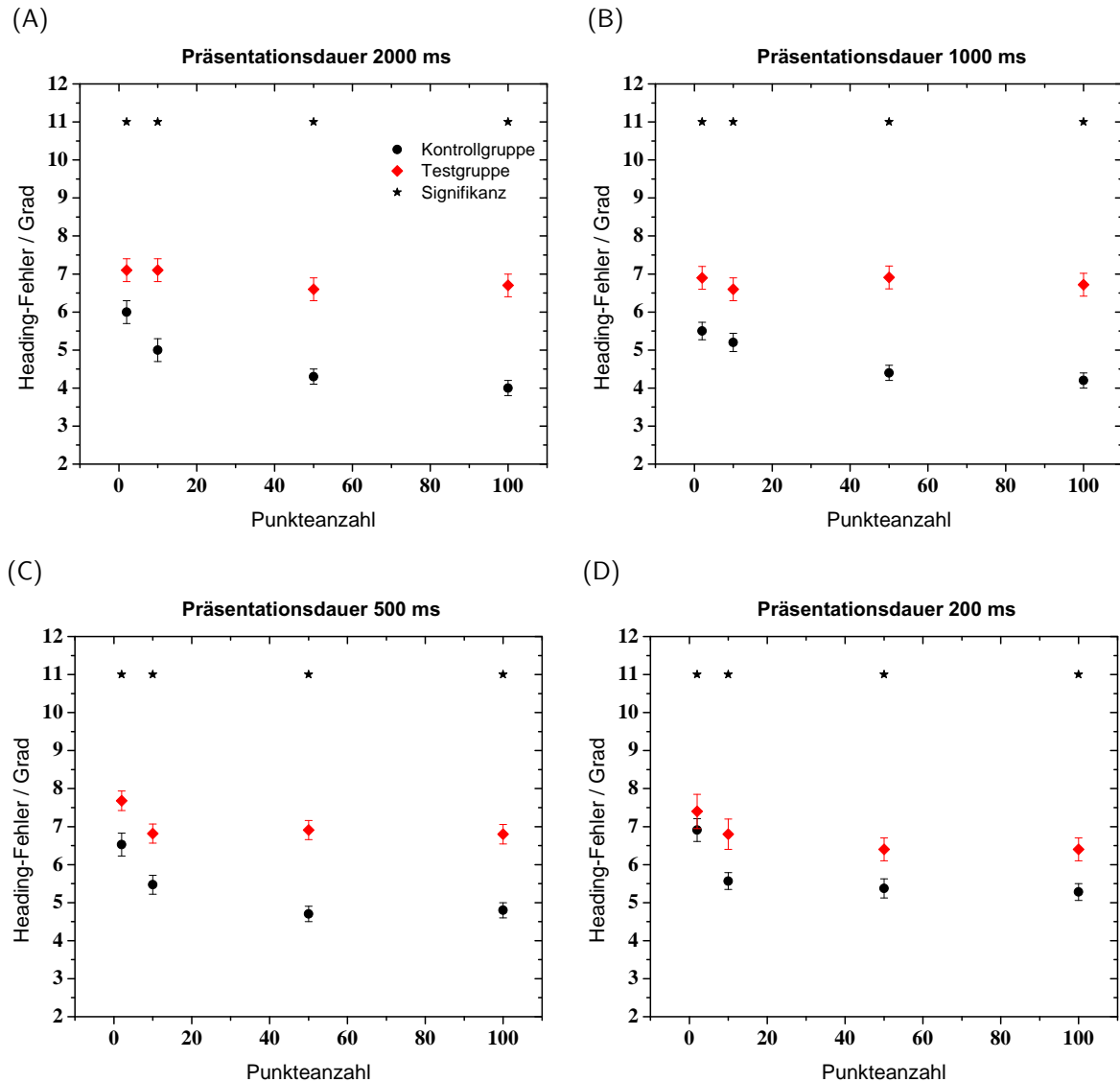


Abbildung 3.5: Mittelwerte der wahrgenommenen Eigenbewegungsrichtungen für translatorische Flussfelder, $\vec{u}(T)$. Dargestellt ist der Eigenbewegungsfehler als Funktion der Punktezahl. Jede Grafik (A)-(D) gibt die Ergebnisse für verschiedene Präsentationsdauern an. Rote Diamant-Datenpunkte repräsentieren die Testgruppe, schwarze Kreis-Datenpunkte die Kontrollgruppe. Die Sterne zeigen auf, welche der Datenpunkte in einer Spalte sich signifikant voneinander unterscheiden (Mann-Whitney-Test). Das entspricht einem Vergleich von Testgruppe und Kontrollgruppe.

3 Experiment 1: Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter

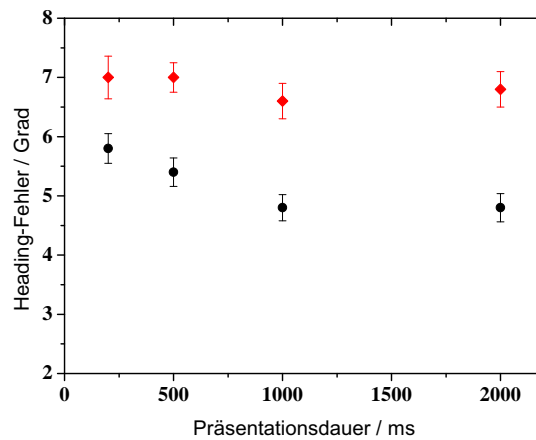


Abbildung 3.6: Heading-Fehler in Abhängigkeit von der Präsentationsdauer (Translation, monoskopisch). Rote Diamanten-Datenpunkte repräsentieren die Testgruppe, schwarze Kreis-Datenpunkte die Kontrollgruppe. Jeder Datenpunkt setzt sich jeweils aus den Ergebnissen für verschiedene Punktzahlen zusammen (100,50,10,2 Punkte).

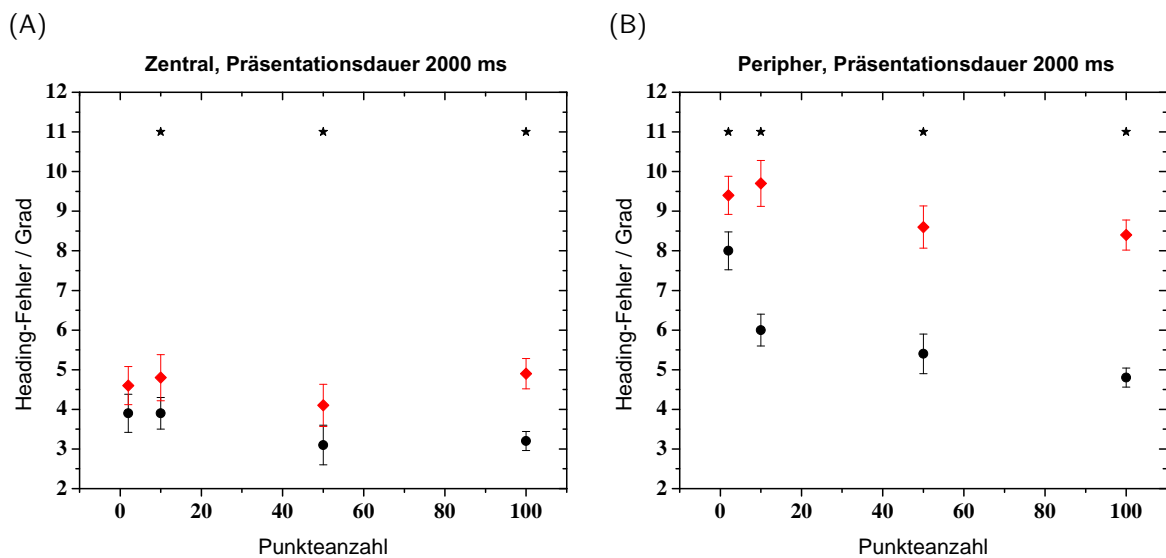


Abbildung 3.7: Heading-Fehler als Funktion der Punktezahlen (A) für zentrale Eigenbewegungsrichtungen ($-5,0,5^\circ$) und (B) für periphere Eigenbewegungsrichtungen ($-15,-10,10,15^\circ$). Rot: Testgruppe, Schwarz: Kontrollgruppe. Beide Abbildungen zeigen Daten bei einer Präsentationsdauer von 2000 ms. Die Sterne zeigen auf, welche der Datenpunkte in einer Spalte sich signifikant voneinander unterscheiden. Das entspricht einem Vergleich von Testgruppe und Kontrollgruppe.

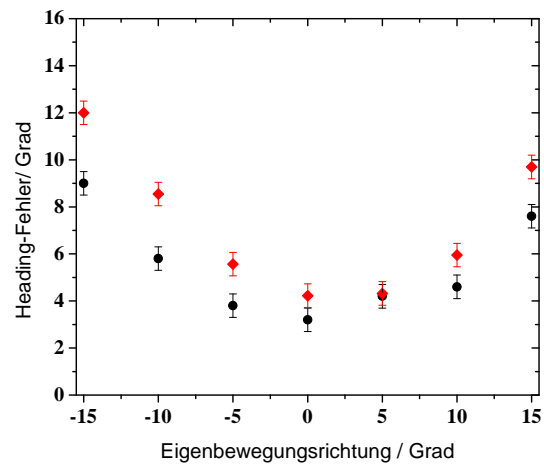


Abbildung 3.8: Heading-Fehler als Funktion der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung. Die Datenpunkte wurden bei allen Präsentationsdauern, gemittelt über alle Punktzahlen, bestimmt.

3.4 Experiment 1.2 Eigenbewegung mit horizontaler Disparität

Ein weiterer Parameter der Experimente war die Einbeziehung von Tiefen- und 3D-Informationen. Der stereoskopische Effekt war im Experiment durch horizontale Disparität erzielt worden. Dazu wurden zwei identische Stimulussequenzen generiert, die mit einem Head-Mounted-Display jeweils einem Auge aus einer anderen (disparaten) Blickrichtung gezeigt wurden. Die perspektivische Projektion der Stimuli erfolgte mit der Methode der Hauptachsentransformation (vgl. Kapitel 2.4).

In Abschnitt 1.9 wurde gezeigt, dass nach geometrisch- mathematischen Ableitungen die Tiefe des optischen Flussfeldes mit in die Gleichung des Geschwindigkeitsvektorfeldes eingeht:

$$\vec{u}_x = \frac{1}{Z}(-T_x + xT_z) - \Omega_y x^2 + \Omega_x xy + \Omega_z y - \Omega_y \quad (3.2)$$

$$\vec{u}_y = \frac{1}{Z}(-T_y + yT_z) + \Omega_x y^2 - \Omega_y xy - \Omega_z x + \Omega_x \quad (3.3)$$

Hier lassen sich verschiedene Zusammenhänge erkennen. Die Translationskomponente \vec{T} ist invers proportional zur Tiefe Z . Bei größerer Tiefe wird demnach die Translationskomponente kleiner. Außerdem zeigt es sich, dass die Rotationskomponente $\vec{\omega}$ unabhängig von der Tiefe ist. Eine Differenz zweier Flussvektoren muss daher zwangsläufig mit der Tiefe in Verbindung stehen, wobei der Differenzvektor in Richtung der Tiefe weist. Im Folgenden wird für ein disparat dargebotenes Flussfeld die Bezeichnung \vec{u}_D gewählt.

Einige andere Studien konnten bereits Zusammenhänge zwischen der Wahrnehmung des optischen Flusses und der stereoskopischen Tiefenwirkung aufzeigen (van den Berg u. Brenner 1994; Ehrlich et al. 1998; vgl. Kapitel 1.10). Neurophysiologische Studien zeigten, dass auch Eigenschaften von Neuronen sensitiv auf Disparität reagierten. So waren Neuronen in MST sensitiv für Querdisparität bewegter Stimuli (Roy et al. 1992), und die Richtungsselektivität einzelner Neuronen hing von der Disparität ab. Upadhyay et al. (2000) wiesen nach, dass Headingtuning von MST-Neuronen sich verbesserte, wenn mehrere Tiefenebenen vorhanden waren. In dieser Arbeit stellte sich nun die Aufgabe, herauszufinden, welche Parameter der Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung durch die Tiefeninformation beeinflusst wurden.

Mittelwerte der Eigenbewegungsrichtung

Von allen angegebenen Eigenbewegungsrichtungen der Versuchspersonen wurde zunächst der Heading-Fehler, also die Abweichung von der tatsächlichen Richtung bestimmt. Für jede Versuchsbedingung wurde jeweils im folgenden Schritt das arithmetische Mittel aller Heading-Fehler berechnet. Abbildung 3.9 stellt die Ergebnisse graphisch dar. Eingezeichnet sind die Mittelwerte der Testgruppe und der Kontrollgruppe.

Effekt der Tiefe während simulierter Translation

Die Ergebnisse zeigten eine Verbesserung der Heading-Genauigkeit bei stereoskopischen Stimuli. Die höchste Heading-Genauigkeit erzielte die Kontrollgruppe mit $2.7^\circ \pm 0.2^\circ$ (2000 ms, 100 Punkte), während die Testgruppe $5.6^\circ \pm 0.3^\circ$ (1000 ms, 100 Punkte) benötigte. Es zeigte sich, dass die Heading-Genauigkeit für Flussfelder mit horizontaler Disparität größer war als die Heading-Genauigkeit bei monoskopischen Flussfeldern. Das Kriterium für eine Verbesserung der Leistung war, dass die Genauigkeit für eine bestimmte Präsentationsdauer bei drei von vier möglichen Punkteanzahlen signifikant besser war. Das galt für eine große Punkteanzahl und für lange Präsentationsdauern (Präsentationsdauer ≥ 1000 ms bei der Kontrollgruppe, 2000 ms bei der Testgruppe, Mann-Whitney, $p < 0.001$ – $p < 0.05$, FDR korrigiert). In Abbildung 3.9 werden die statistischen Unterschiede der Konditionen (stereoskopisch vs monoskopisch) mit Sternen aufgezeigt. Bei kurzen Präsentationsdauern und geringerer Punkteanzahl waren keine Unterschiede erkennbar. Das traf sowohl für die Testgruppe als auch für die Kontrollgruppe zu.

Vergleich Testgruppe vs Kontrollgruppe

Die Heading-Genauigkeit war auch während Eigenbewegung mit horizontaler Disparität bei der Testgruppe generell weniger gut als bei der Kontrollgruppe (Mann-Whitney, $p < 0.001$ – $p < 0.05$, FDR korrigiert); bei $t_p = 2000$ ms und $n_p = 100$ zeigte das Ergebnis z.B. einen signifikanten Unterschied in der Heading-Genauigkeit ($z = -6.8$, $p < 0.001$). Die Leistung der jungen Versuchspersonen hinsichtlich verschiedener Punktezahlen war höher als die der älteren Versuchspersonen. Der Fehler nahm bei zunehmender Punktezahl monoton ab.

Effekt der Präsentationsdauer

In Abbildung 3.10 ist analog zu Abbildung 3.6 die Heading-Genauigkeit in Abhängigkeit der Präsentationsdauer dargestellt. Man kann erkennen, dass die Heading-Genauigkeit bei der Kontrollgruppe mit zunehmender Präsentationsdauer anstieg (ANOVA, $p < 0.02$, Tukey post hoc). Bei der Testgruppe war keine erhöhte Genauigkeit mit zunehmender Präsentationsdauer erkennbar (ANOVA, $p > 0.05$, Tukey post hoc).

Verschiedene Tiefen des optischen Flussfeldes

Um zu überprüfen, welchen Einfluss die wahrgenommene Tiefe des optischen Flussfeldes auf die Heading-Genauigkeit hatte, wurde im folgenden Abschnitt die Darstellungstiefe zweckmäßig variiert. Die Fragestellung wurde in einem separaten Versuchsblock mit 5 Versuchspersonen der Kontrollgruppe durchgeführt (VP3, VP4, VP5, VP16, VP17).

Die maximale Distanz eines Objektes, das stereoskopisch wahrgenommen werden kann, beträgt nach geometrischer Berechnung 660 m (bei einer Tiefenschärfe von 20 Bogensekunden). Die allgemein angenommene Reichweite von stereoskopischen Informationen beträgt 30 m (vgl. auch Liu et al. 2008). In diesem Telexperiment wurde die Darstellungstiefe zwischen 0.1 m und 5 m variiert.

Die Resultate sind in Abbildung 3.11 dargestellt. Unter einer maximalen Darstellungstiefe von 200 cm entsprach die Heading-Leistung der monoskopischen Bedingung. Höhere Darstellungstiefen bewirkten eine höhere Heading-Genauigkeit. Im Ergebnis erwies es sich, dass die Darstellungstiefe einen Einfluss auf die Heading-Genauigkeit hatte.

Ergebnisse: Eigenbewegung und horizontale Disparität

- Horizontale Disparität verbesserte die Heading-Genauigkeit für lange Präsentationsdauern und große Punktezahl.
- Gemittelt über alle Präsentationsdauern und Punktezahlen, bewirkte horizontale Disparität einen Anstieg der Genauigkeit um 0.9° Schwinkel.
- Die Darstellungstiefe hatte generell einen Einfluss auf die Heading-Genauigkeit.

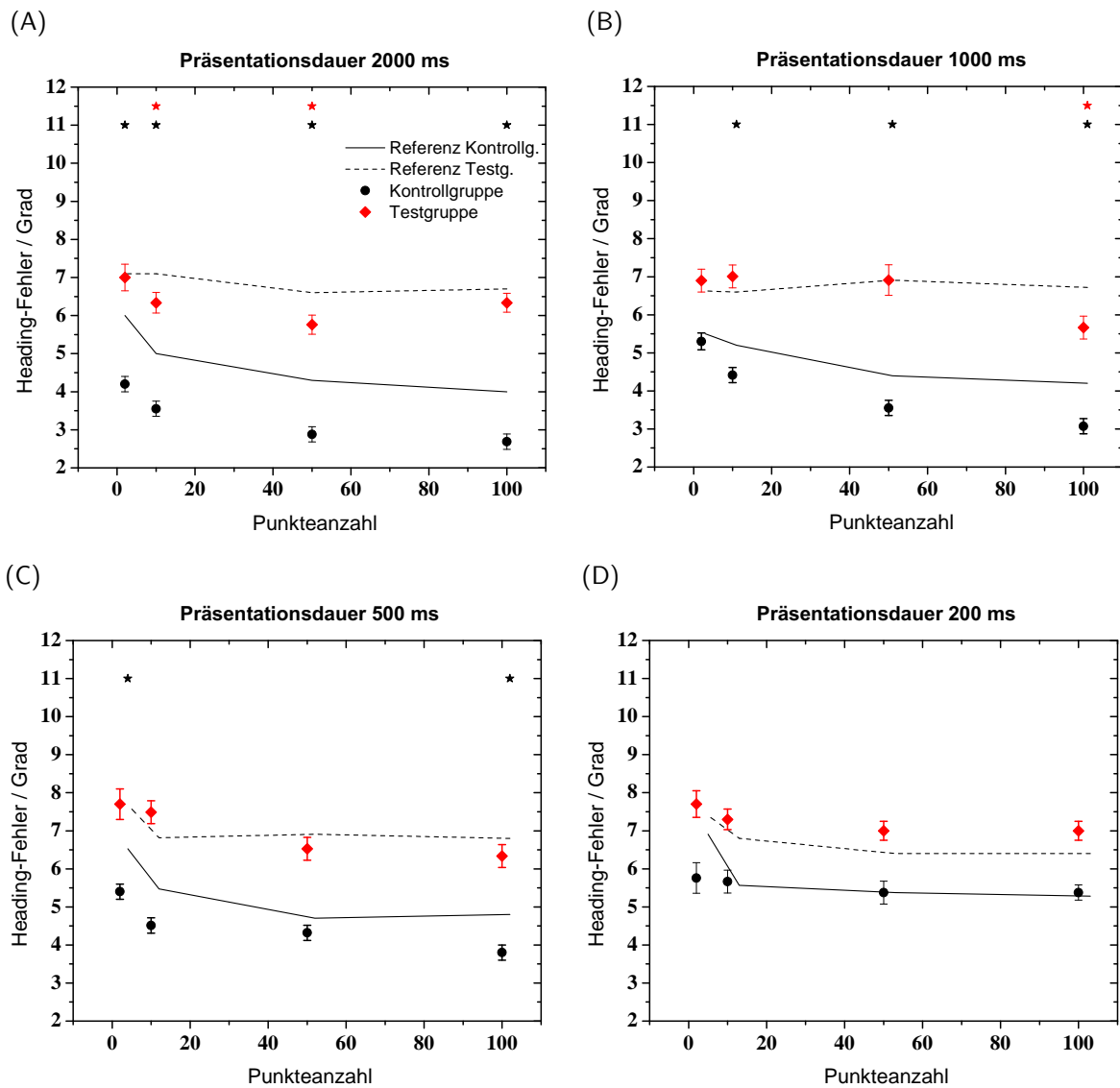


Abbildung 3.9: Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen für eine stereoskopische Stimulation $\vec{u}_D(T)$. Zusätzlich sind noch die Daten für den nicht-stereoskopischen Fall aus Abschnitt 3.3 als Referenzlinien aufgezeigt $\vec{u}(T)$ (durchgezogene Linie: Kontrollgruppe, gepunktete Linie: Testgruppe). Die Sterne zeigen jeweils die signifikanten Unterschiede zwischen monoskopischer und stereoskopischer Bedingung (schwarzer Stern: Kontrollgruppe; roter Stern: Testgruppe).

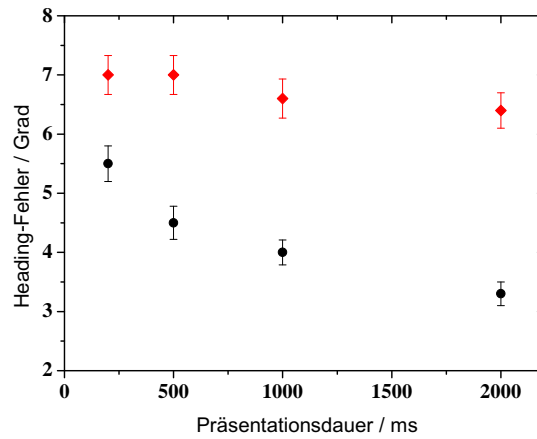


Abbildung 3.10: Heading-Fehler in Abhängigkeit von der Präsentationsdauer (Translation, stereoskopisch). Rot: Testgruppe, schwarz: Kontrollgruppe. Jeder Datenpunkt setzt sich jeweils aus den Ergebnissen für verschiedene Punktzahlen zusammen.

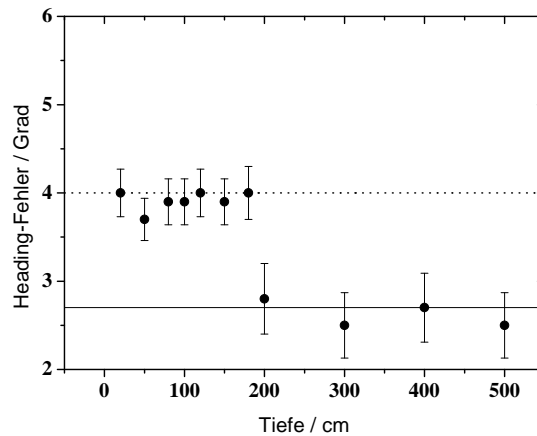


Abbildung 3.11: Einfluss der Stimulustiefe auf den Heading-Fehler, gemessen bei $t_p = 2000$ ms und $n_p = 100$. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse der Kontrollgruppe für die Heading-Genauigkeit bei horizontaler Disparität (durchgezogene Linie) und bei der monoskopischen Bedingung (gepunktete Linie) eingezeichnet.

3.5 Experiment 1.3 Eigenbewegung bei inkohärentem optischen Fluss

Von besonderem Interesse ist auch die Fähigkeit des Sehsystems, mit Störungen umzugehen. Das Ausmaß, in dem sich die Punkte des optischen Flussfeldes in die durch das Vektorfeld vorgegebene Richtung bewegen, bezeichnet man als Kohärenz. Durch anteiliges Hinzufügen von Zufallsbewegungsvektoren kann man Störungen des Flussfeldes, also Inkohärenzen bewirken. Eine Kohärenz von 0 Prozent würde bedeuten, dass sich alle Punkte zufällig bewegen. Kohärenz von 50 Prozent bedeutet, dass sich zu jedem Zeitpunkt die Hälfte aller Punkte in dieselbe Richtung bewegt. In einer Alltagssituation ist dies beispielsweise bei einer Autofahrt durch einen Schneesturm oder bei Regen relevant. Dabei gibt es visuelle Objekte, die sich in beliebige Richtungen relativ zur Eigenbewegungsrichtung des Beobachters bewegen und damit die Determination der Bewegungsrichtung verändern.

Im Folgenden wurde die Richtungs-Störung des optischen Flussfeldes als Versuchsparameter einer Betrachtung unterzogen, zunächst für eine monoskopische Bewegung $\vec{u}'(T')$, dann für eine stereoskopische Bewegung $\vec{u}'_D(T')$. Der Indexstrich kennzeichnet die Störung.

Im Versuch wurde eine Störung folgendermaßen simuliert: Mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit in einem vorgegebenen Intervall wurde festgelegt, ob sich ein Punkt kohärent bewegen sollte, oder ob ihm eine zufällige Richtung mit neuer Position zugewiesen wurde. Der Betrag des Vektors (er entspricht dem Geschwindigkeitsbetrag) wurde dabei nicht randomisiert. Dabei war es so, dass das Verhältnis der kohärent bewegten Punkte zu den randomisierten Punkten aufgrund der statistischen Verteilung nicht zu jedem Zeitpunkt der vorgegebenen Korrelation entsprach. Das Prinzip basiert auf Untersuchungen von Newsome u. Pare (1988). In einer Studie untersuchten die Autoren bei Affen die Wahrnehmungsschwelle für eine Richtungsdiskrimination bei verschiedenen Kohärenzgraden. Mit zunehmender Kohärenz beurteilten Affen die Bewegungsrichtung mit größerer Genauigkeit. Sie konnten Aufwärtsbewegungen und Abwärtsbewegungen von Punktemustern unterscheiden, wenn nur 12.8% der Punkte kohärent waren.

Ein Maß für die Richtungs-Störung gibt auch das Signal-Rausch-Verhältnis an:

$$SNR = \frac{\text{Kohärente Punkteanzahl}}{\text{Inkohärente Punkteanzahl}} \quad (3.4)$$

Eigenbewegung bei verschiedenen Kohärenzen

Zunächst wurde der Einfluss des Kohärenzgrades eines optischen Flussfeldes auf die Heading-Genauigkeit untersucht. Dazu wurde ein stereoskopisches, translatorisches, radial expandierendes Flussfeld mit verschiedenen Richtungskorrelationen als Stimulus benutzt. Das Experiment bestand aus verschiedenen Versuchsblöcken mit jeweils zufällig aus einer vorgegebenen Menge ausgewählter Kohärenz. Die hier untersuchten Kohärenzen waren:

5%, 10%, 20%, 50% und 100%. Die Präsentationsdauer des Stimulus war auf 2000 ms festgelegt, auf dem Bildschirm wurden 100 Punkte dargestellt.

Abbildung 3.12 zeigt den Heading-Fehler als Funktion des Kohärenzgrades. Erkennbar war, dass die Heading-Genauigkeit erst ab einer Kohärenz von 10% und 5% abnahm (ANOVA, signifikante Unterschiede zwischen [5% vs 10%], [10% vs 20 %], $p < 0.05$). Das galt sowohl für die Kontrollgruppe als auch für die Testgruppe. Bis zu einer Kohärenz von 20% war die Leistung bei der Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung überraschenderweise nicht beeinträchtigt. Die Genauigkeit blieb bis zu einer Verringerung der Kohärenz auf 20% konstant; bei kleineren Werten nahm sie ab.

Die Heading-Genauigkeit der Testgruppe war systematisch geringer als die Genauigkeit der Kontrollgruppe. Bei 100%, 50%, 20% und 10% Kohärenz unterschieden sich die Leistungen der beiden Gruppen signifikant (Mann-Whitney, $p < 0.05$, FDR korrigiert). Bei 5% gab es keine signifikante Abweichung.

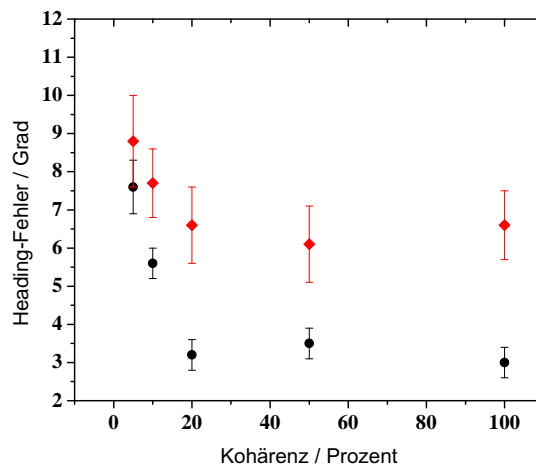


Abbildung 3.12: Einfluss der Inkohärenz von Flussfeldern auf die Heading-Genauigkeit. Translatorisches Flussfeld mit horizontaler Disparität, Präsentationsdauer 2000 ms und Punkteanzahl 100. Bis zu einer Kohärenz von 20% war die Leistung bei der Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung nicht beeinträchtigt.

Im Anschluss wurde der Einfluss der Präsentationsdauer auf verschiedene Kohärenzen analysiert. Dazu wurden bei einer Kohärenz von 50% Messungen mit geringerer Präsentationsdauer (1000 ms, 500 ms) und verschiedenen Punktezahlen durchgeführt. Testgruppe und Kontrollgruppe zeigten keine signifikanten Abweichungen gegenüber einer Kohärenz von 100%. Erst bei einer Präsentationsdauer von 200 ms zeigte die Testgruppe einen signifikanten Effekt (Abbildung 3.13). Die Heading-Genauigkeit der älteren Versuchspersonen war in diesem Fall bereits bei einer Kohärenz von 50% reduziert.

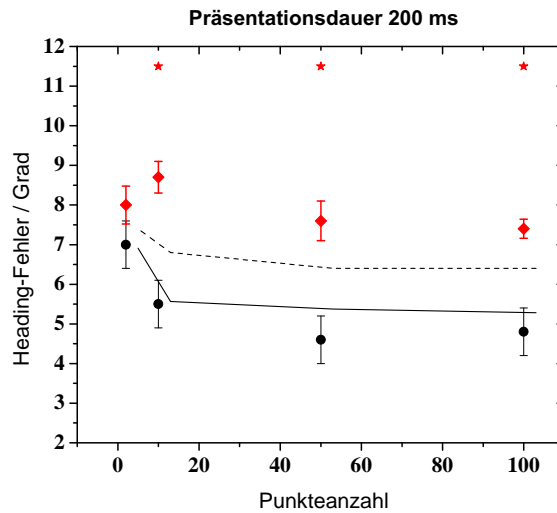


Abbildung 3.13: Einfluss der Inkohärenz von Flussfeldern bei translatorischer Eigenbewegung. Die Kohärenz war 50% und die Präsentationsdauer betrug 200 ms. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse aus Abschnitt 3.3 eingezeichnet.

Mittelwerte: Inkohärente Eigenbewegung

In einem weiteren Experimentblock wurde nun eine festgelegte Kohärenz von 15% gewählt (das entspricht einem SNR von 0.176), dann wurden alle relevanten Versuchsparameter untersucht, dazu gehörten verschiedene Präsentationsdauern, Punkteanzahlen und horizontale Disparität. Analog Kapitel 3.3 und Kapitel 3.4 wurde das arithmetische Mittel der Heading-Fehler berechnet. Aufgetragen wurde der Heading-Fehler als Funktion der Punkteanzahlen. Abbildung 3.14 zeigt Resultate für die Kontrollgruppe, Abbildung 3.15 für die Testgruppe.

Das Experiment machte deutlich, dass inkohärente Flussfelder bei allen Präsentationsdauern und Punkteanzahlen einen Einfluss auf die Eigenbewegungswahrnehmung hatten. Bei monoskopischen, inkohärenten Flussfeldern $\vec{u}'(T')$ war die Heading-Genauigkeit für Testgruppe und für Kontrollgruppe zusätzlich um 1.1° reduziert (gemittelt über alle Punkteanzahlen). Bei stereoskopischen, inkohärenten Flussfeldern $\vec{u}'_D(T')$ war die Genauigkeit für die Testgruppe um 1.6° auf 8° reduziert, für die Kontrollgruppe um 2.6° auf 5.6° .

Verglich man monoskopische und stereoskopische Bedingungen, so fiel auf, dass die zusätzliche stereoskopische Information die Heading-Genauigkeit nicht grundsätzlich verbesserte. Nur junge Personen erzielten eine bessere Leistung bei längeren Präsentationsdauern und großen Punkteanzahlen (Mann-Whitney, $p < 0.05$ bei 2000 ms u. 100 Punkten). Horizontale Disparität bewirkte also in diesem Fall eine Robustheit gegenüber Störungen. Bei älteren Versuchspersonen gab es keine Unterschiede zwischen monoskopischer und stereoskopischer Bedingung.

3 Experiment 1: Eigenbewegungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter

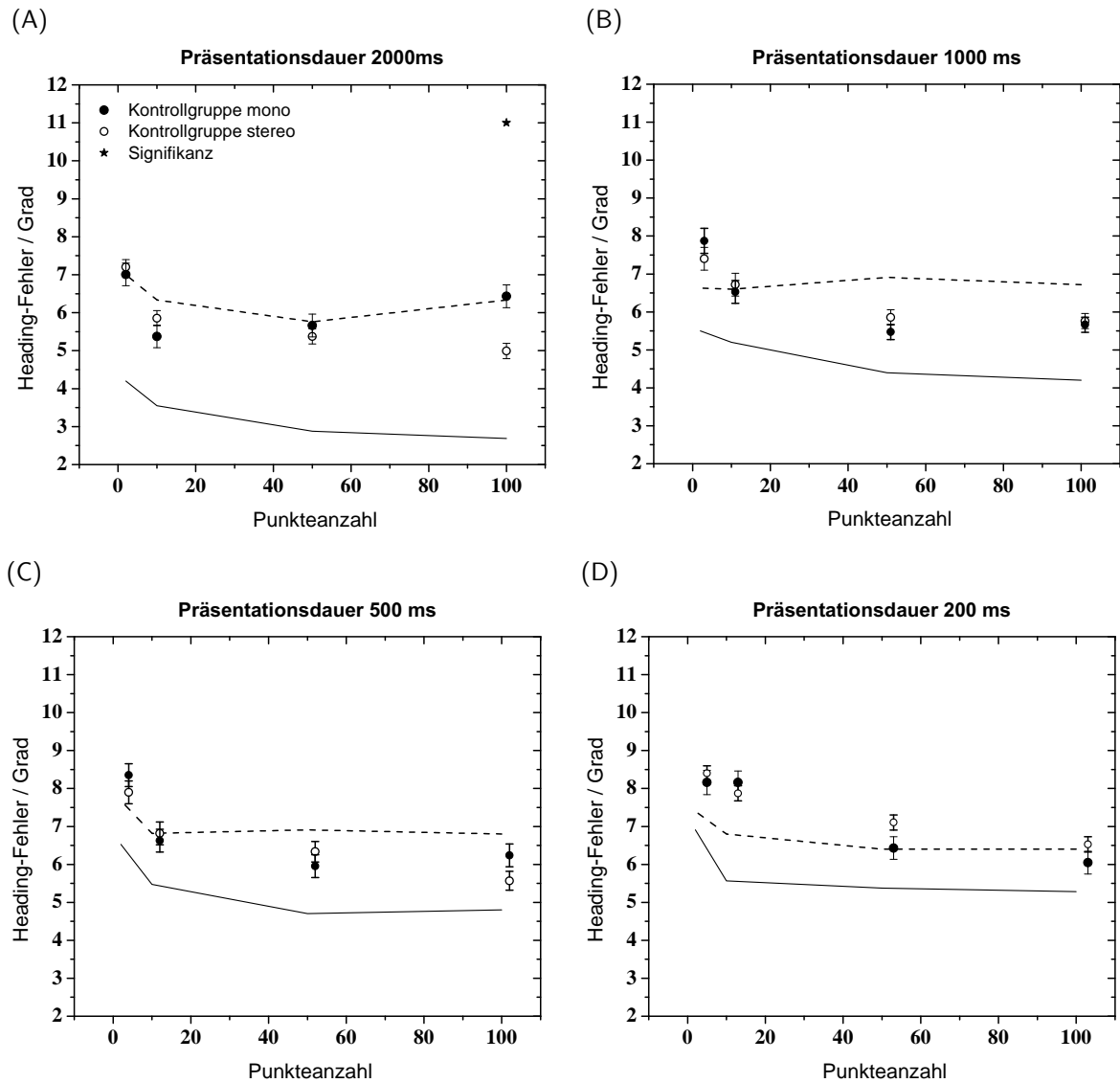


Abbildung 3.14: Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung, *Kontrollgruppe*. Ausgefüllte Symbole repräsentieren jeweils die monoskopische Bedingung und offene Kreise die stereoskopische Bedingung. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse aus Abschnitt 3.4, Eigenbewegung mit horizontaler Disparität, eingezeichnet (durchgezogene Linie: Kontrollgruppe; gepunktete Linie: Testgruppe). Die Kohärenz betrug 15%.

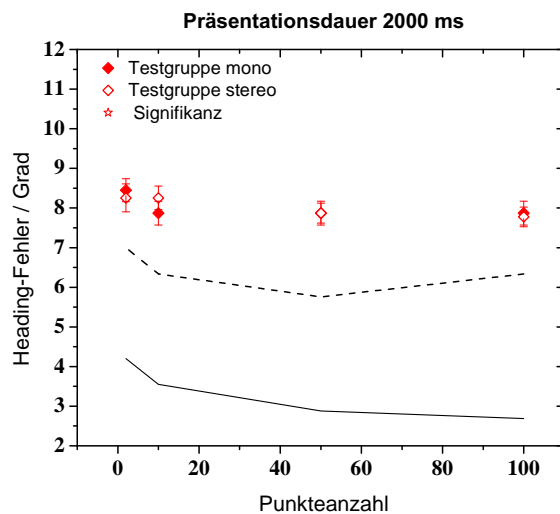


Abbildung 3.15: Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung, *Testgruppe*. Die Kohärenz betrug 15%. Ausgefüllte Symbole repräsentieren jeweils die monoskopische Bedingung und offene Symbole die stereoskopische Bedingung. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse aus Abschnitt 3.4, Eigenbewegung mit horizontaler Disparität, eingezeichnet (durchgezogene Linie: Kontrollgruppe; gepunktete Linie: Testgruppe).

Ergebnisse: Inkohärente Eigenbewegung

- Inkohärente, translatorische Eigenbewegung reduzierte die Heading-Genauigkeit für Testgruppe und Kontrollgruppe. Die Genauigkeit blieb bis zu einer Kohärenz von 20% konstant und nahm bei kleineren Werten ab.
- Horizontale Disparität machte die Heading-Genauigkeit für translatorische Eigenbewegung bei jungen Versuchspersonen robuster gegen Störungen für lange Präsentationsdauern und große Punkteanzahlen, verglichen mit monoskopischen Flussfeldern.
- Mit Rauschen versehene translatorische Flussfelder mit horizontaler Disparität machten die Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung allerdings nicht in allen Bereichen robuster, verglichen mit monoskopischen Flussfeldern.
- Durch Rauschen gestörte translatorische Flussfelder führten bei jüngeren Versuchspersonen im Zusammenhang mit horizontaler Disparität zu stärkeren Leistungsminderungen als bei älteren Versuchspersonen.

3.6 Experiment 1.4 Rotatorische Eigenbewegung

Wie oben bereits gezeigt wurde, kann ein Flussfeld aus einer Translationskomponente und einer Rotationskomponente zusammengesetzt sein (s. Kapitel 1.10.1). Dreht sich der Beobachter um eine Rotationsachse, entsteht zusätzlich zu der Translationskomponente eine Rotationskomponente ($\vec{\omega}$). Im nächsten Abschnitt wird der Einfluss dieser Rotationskomponente auf die Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung experimentell untersucht.

Rotation um eine vertikale Achse führt zu Gl. 1.29 (S. 25). Fundamentale Experimente von Warren u. Hannon (1990) konnten bereits zeigen, dass bei relativ niedrigen Rotationsgeschwindigkeiten der Augen von unter $1.5^\circ/\text{s}$ die Eigenbewegungsrichtung korrekt erkannt werden konnte. Es lässt sich zudem vermuten, dass Tiefeninformation die Aufspaltung der Bewegungsinformation nach Rotations- und Translationsanteil begünstigt (s. Kapitel 1.10).

Dieses Telexperiment wurde in einem separaten Versuchsblock durchgeführt. Gezeigt wurde ein translatorisches, radial expandierendes Flussfeld mit einbezogener simulierter Augenbewegung. Das Flussfeld bestand also aus der Summe einer translatorischen und einer rotatorischen Bewegung, die einer simulierten Augenbewegung entsprach, $\vec{u} = \frac{1}{Z}\vec{T} + \vec{\omega}$. Die Rotation erfolgte um eine vertikale Achse um den im Mittelpunkt stehenden Beobachter. Die Rotationsachse ging durch das simulierte Auge. Das tatsächliche Auge musste einen Punkt in der Mitte des Bildschirms fixieren. Die Rotationsgeschwindigkeit war $|\vec{v}_\omega| = 2.5 \text{ m/s}$ und die Translationsgeschwindigkeit $|\vec{v}_T| = 2.7 \text{ m/s}$, so dass

$$\frac{|\vec{v}_T|}{|\vec{v}_\omega|} = 0.93 \quad (3.5)$$

Die Präsentationsdauer der Punkte war auf 2000 oder 500 Millisekunden festgelegt. Die Anzahl der Punkte variierte im Bereich von 2 bis 100. Insgesamt gab es vier Stimulusbedingungen: der Stimulus konnte monoskopisch dargestellt oder mit horizontaler Disparität versehen sein. Zusätzlich wurden noch monoskopische und stereoskopische, inkohärente Flussfelder untersucht.

Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung während simulierter Rotation

Zunächst wurde die Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung während simulierter Rotation bei monoskopisch dargestellten Flussfeldern $\vec{u}(T, \omega)$ untersucht. Aufgetragen ist der Heading-Fehler als Funktion der Punkteanzahlen (Abb. 3.16). Als Referenz sind die Ergebnisse für translatorische Bewegung ohne Rotation $\vec{u}(T)$ mit angegeben. Die Heading-Genauigkeit war bei der Testgruppe weniger gut als bei der Kontrollgruppe (Mann-Whitney, $p < 0.01$, FDR korrigiert). Offensichtlich war die Leistung der Testgruppe, also der älteren Personen durch die hinzugekommene Rotation gemindert worden. Bei der Kontrollgruppe hingegen hatte die zusätzliche Komponente keine Auswirkung. Die Leis-

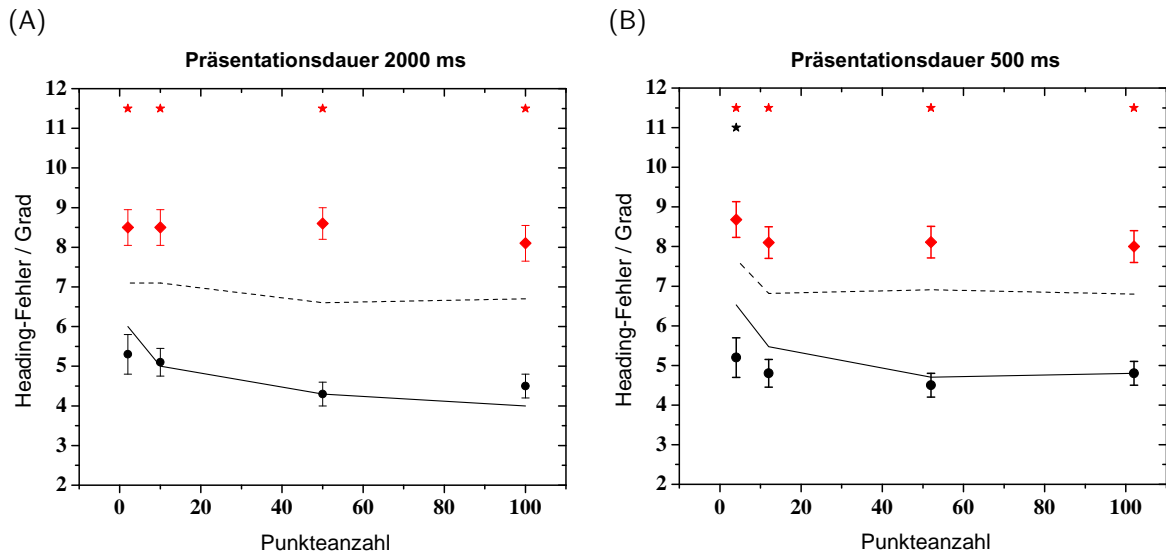


Abbildung 3.16: Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen während simulierter Rotation $\vec{u}(T, \omega)$. Der Stimulus wurde monoskopisch dargestellt. Als Referenzlinien sind die Daten für rein translatorische Stimulation ohne Rotationskomponente aufgezeigt (vgl. Abschnitt 3.3) (durchgezogene Linie: Kontrollgruppe, gepunktete Linie: Testgruppe). Die Sterne zeigen jeweils die signifikanten Unterschiede zwischen $\vec{u}(T, \omega)$ und $\vec{u}(T)$ (Mann-Whitney).

Die Heading-Fehler der Kontrollgruppe entsprachen den Ergebnissen, die bei einer reinen translatorischen Bewegung erzielt worden waren.

Effekt der Tiefe während simulierter Rotation

Im nächsten Abschnitt wurde horizontale Disparität einbezogen, $\vec{u}_D(T, \omega)$. Abbildung 3.17 zeigt den Heading-Fehler als Funktion der Punktzahlen. Als Referenz sind die Ergebnisse für stereoskopische, translatorische Bewegung ohne Rotation $\vec{u}_D(T)$ mit angegeben. Auch hier war die Heading-Genauigkeit bei der Testgruppe weniger gut als bei der Kontrollgruppe (Mann-Whitney, $p < 0.01$, FDR korrigiert). Die hinzugenommene Rotation bewirkte bei der Testgruppe eine Minderung der Leistung. Gleichwohl war bei der Kontrollgruppe im Bereich der hohen Punktzahlen die Leistung reduziert. Die Kontrollgruppe zeigte aber im Vergleich zur monoskopischen Bewegung $\vec{u}(T, \omega)$ eine Leistungsverbesserung. Offensichtlich konnte die Kontrollgruppe die Rotationskomponente hier zwar kompensieren, aber nicht die volle Leistungsverbesserung durch Disparität erzielen.

Effekt der inkohärenten Eigenbewegung während simulierter Rotation

Im Folgenden wurde der Einfluss von inkohärenten Flussfeldern während simulierter Rotation $\vec{u}'(T', \omega)$ analysiert. Dabei wurde analog Versuchsteil 1.3 ein fester Kohä-

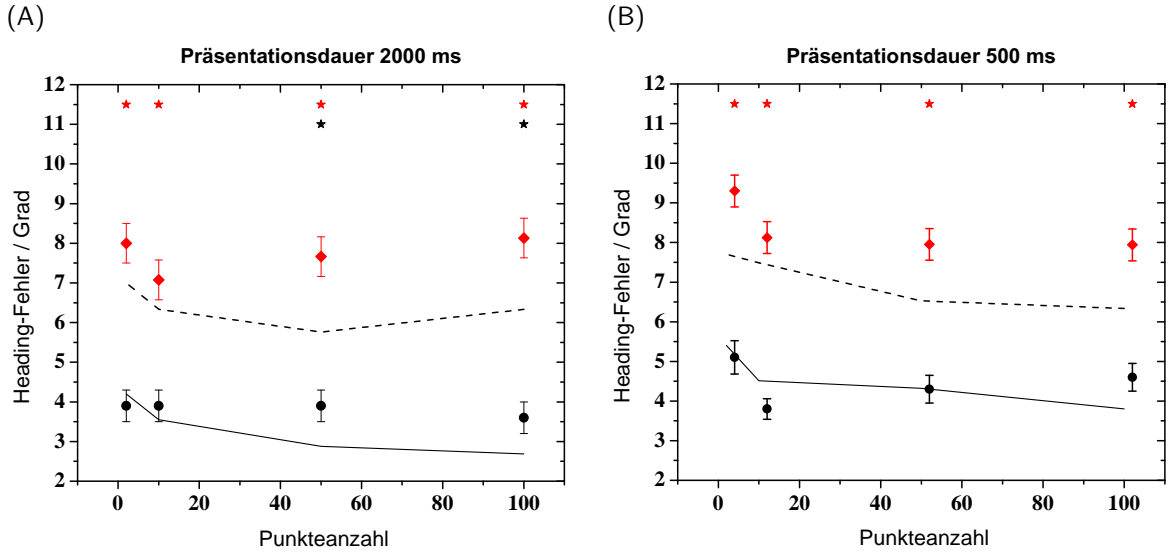


Abbildung 3.17: Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen während simulierter Rotation bei stereoskopischer Darstellung $\vec{u}_D(T, \omega)$. Als Referenzlinien sind die Daten für rein translatorische Stimulation mit horizontaler Disparität ohne Rotationskomponente aufgezeigt (vgl. Abschnitt 3.3) (durchgezogene Linie: Kontrollgruppe, gepunktete Linie: Testgruppe). Die Sterne zeigen jeweils die signifikanten Unterschiede zwischen $\vec{u}_D(T, \omega)$ und $\vec{u}_D(T)$ (Mann-Whitney).

renzgrad von 15% benutzt. Abbildung 3.18 zeigt den Heading-Fehler als Funktion der Punkteanzahlen für die Kontrollgruppe. Folgende Effekte zeigten sich: (1) Tiefeninformation verbesserte die Leistung der Kontrollgruppe für lange Präsentationsdauern. Folglich war in diesem Fall eine Trennung von Translations- und Rotationsanteil begünstigt worden (Mann-Whitney, $p < 0.05$ bei 2000 ms und > 2 Punkten). (2) Bei monoskopischen, inkohärenten Flussfeldern während simulierter Rotation $\vec{u}'(T', \omega)$ war die Genauigkeit der Kontrollgruppe im Vergleich zur kohärenten Kondition $\vec{u}(T, \omega)$ um 1.1° reduziert, bei stereoskopischen, inkohärenten Flussfeldern $\vec{u}'_D(T', \omega)$ im Vergleich zur kohärenten Kondition $\vec{u}_D(T, \omega)$ war sie um 1.8° auf 5.9° gemindert.

Abbildung 3.19 zeigt den Heading-Fehler als Funktion der Punkteanzahlen für die Testgruppe. (1) Die Testgruppe profitierte nicht von der Tiefeninformation (Mann-Whitney, $p > 0.05$, FDR korrigiert). (2) Bei monoskopischen, inkohärenten Flussfeldern während simulierter Rotation $\vec{u}'(T', \omega)$ war die Genauigkeit der Testgruppe im Vergleich zur kohärenten Kondition $\vec{u}(T, \omega)$ um 1.2° reduziert, bei stereoskopischen, inkohärenten Flussfeldern $\vec{u}'_D(T', \omega)$ im Vergleich zur kohärenten Kondition $\vec{u}_D(T, \omega)$ war sie um 0.7° auf 7.4° gemindert.

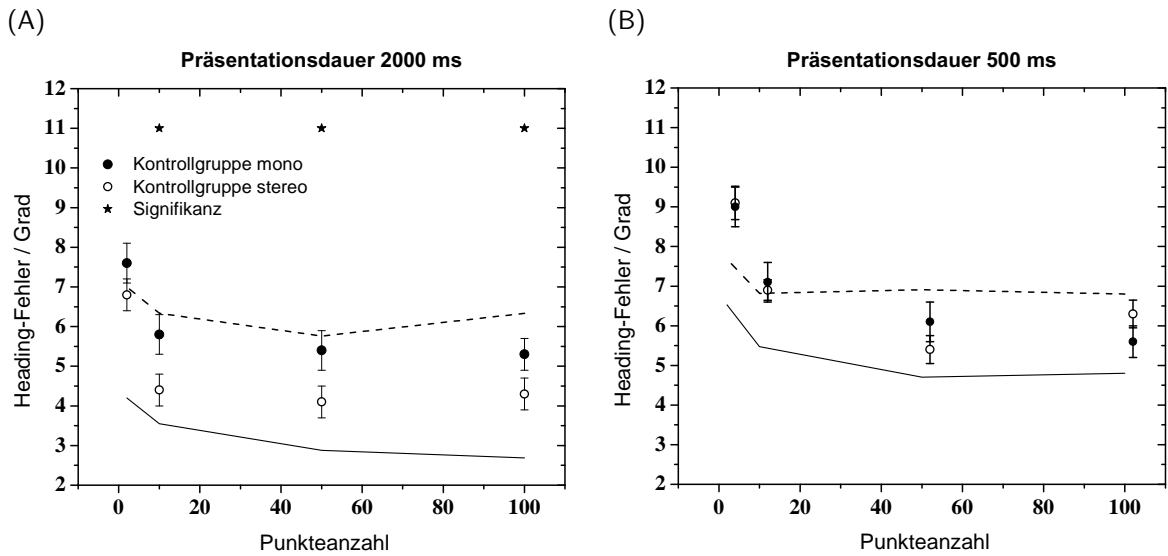


Abbildung 3.18: Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung mit einbezogener Rotation, *Kontrollgruppe*. Ausgefüllte Symbole repräsentieren jeweils die monoskopische Bedingung $\vec{u}'(T', \omega)$ und Kreise die stereoskopische Bedingung $\vec{u}'_D(T', \omega)$. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse für $\vec{u}_D(T)$ (vgl. Abschnitt 3.4) angegeben. Die Kohärenz betrug 15%.

Ergebnisse: Rotatorische Eigenbewegung

Wurde dem Flussfeld zusätzlich eine rotatorische Komponente hinzugefügt, dann wurde die Bestimmung des Expansionsfokus erschwert. Zusammenfassend sind folgende Ergebnisse zu nennen:

- Die Heading-Genauigkeit wurde bei der Kontrollgruppe durch die zusätzliche rotatorische Komponente nicht reduziert.
- Die Heading-Genauigkeit der Testgruppe, also der älteren Versuchspersonen, wurde durch die zusätzliche rotatorische Komponente gemindert. Offensichtlich konnte die Testgruppe Translationskomponente und Rotationskomponente nicht trennen.
- Bei Flussfeldern, die mit Störungen versehen worden waren, verbesserte Tiefeninformation die Leistung der Kontrollgruppe bei langen Präsentationsdauern.

3.7 Simulation des Maximalfehlers

Um die Heading-Leistungen der Versuchspersonen angemessen bewerten zu können, musste die Größe der Heading-Fehler bei zufälliger Angabe einer Heading-Richtung bekannt sein. Es war also sicherzustellen, dass die experimentelle Genauigkeit nicht durch experimentelle Artefakte oder systematische Abweichungen der Versuchspersonen beeinflusst wurde. Dazu wurde eine Monte-Carlo-Simulation erstellt, aus der zufällig die

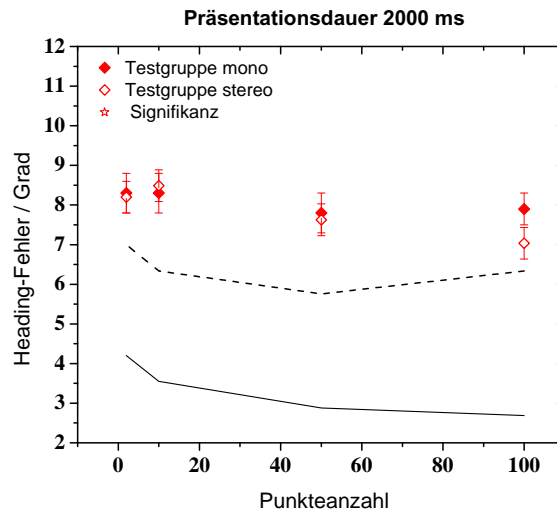


Abbildung 3.19: Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung mit einbezogener Rotation, *Testgruppe*. Ausgefüllte Symbole repräsentieren jeweils die monoskopische Bedingung $\vec{u}'(T', \omega)$ und Kreise die stereoskopische Bedingung $\vec{u}'_D(T', \omega)$. Als Referenzlinien sind die Ergebnisse für $\vec{u}_D(T)$ (vgl. Abschnitt 3.4) angegeben. Die Kohärenz betrug 15%.

im Experiment wählbaren Parameter nachgestellt wurden. Es kommen drei verschiedene Fälle für eine zufällige Parameterwahl zur Betrachtung.

Im ersten Fall gab es keine Randbedingungen für die Zufallsauswahl. Alle wählbaren Parameter wurden mit der gleichen Wahrscheinlichkeit herausgenommen. In Abbildung 3.20 ist die Zufallsverteilung dargestellt. Gemittelt über alle Positionen, ergab sich für diese theoretische Leistung ein Heading-Fehler von 14° Sehwinkel. Der simulierte Fehler war in der Mitte des Bildschirms kleiner. Im peripheren Bereich wurde der simulierte Fehler größer.

Im zweiten Fall genügte die Auswahl der Zufallsrichtungen einer Gaussfunktion, die in der Mitte des Bildschirms zentriert war. Damit sollte ein zufälliges Verhalten simuliert werden, bei dem die Versuchsperson die Neigung hatte, zentrale Bewegungsrichtungen anzugeben. Eine Auswahl im mittleren Bereich des Bildschirms war nach dieser Vorgabe wahrscheinlicher, die Auswahl des Bildschirmrandes hatte eine geringere Wahrscheinlichkeit:

$$f = a \cdot \exp \left\{ -\frac{(x - x_0)^2}{2\sigma^2} \right\} \quad (\sigma = 2^\circ). \quad (3.6)$$

Gemittelt über alle Positionen führte diese Annahme zu einem Heading-Fehler von 8° Sehwinkel. Dieses simulierte Ergebnis war vergleichbar mit den maximalen experimentellen Heading-Fehlern der anspruchsvollsten Versuchsteile.

Im dritten Fall genügte die Auswahl einer Rechteckfunktion mit der Breite 10° (-5° bis $+5^\circ$), das bedeutete, am Bildschirmrand war die Wahrscheinlichkeit für eine Auswahl

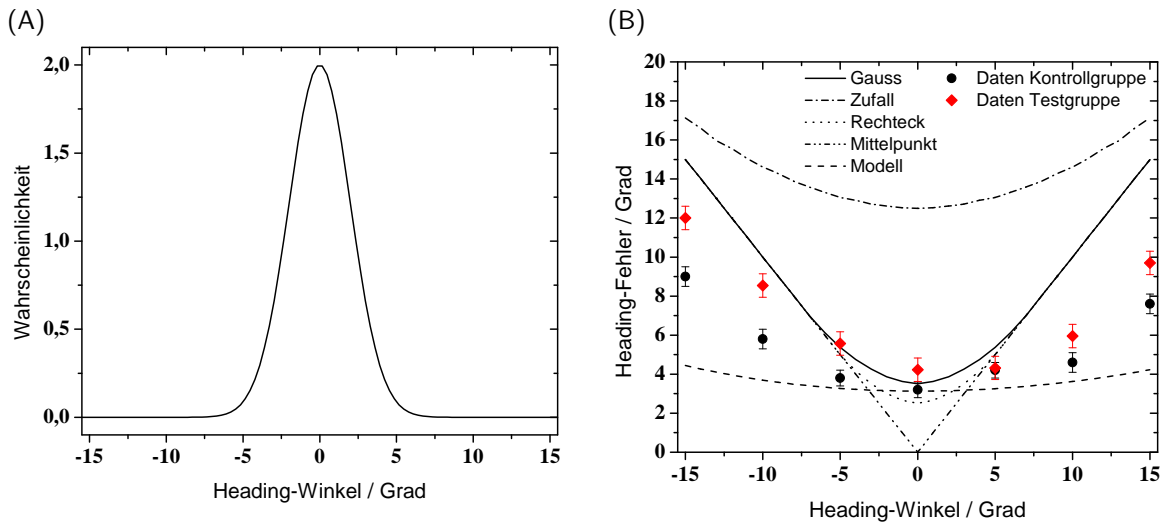


Abbildung 3.20: Simulation des Maximalfehlers: Heading-Fehler bei zufälliger Richtungsangabe. Dargestellt ist der Heading-Fehler für verschiedene Zufallsvorgaben. (A) Zeigt eine Gaussfunktion, deren Integral die Auswahl vorgibt. (B) Simulationsergebnisse für eine Richtungsangabe aus einer Rechteckfunktion (Punkte), einer Gaussfunktion (Linie), einer Richtungsangabe, die nur durch die Breite des Bildschirms vorgegeben wird (Punkt-Strich) und die ausschließlich eine Wahl des Bildschirmmittelpunktes vorsieht (Strich-Punkt-Punkt). Zusätzlich ist noch die Modellrechnung von Crowell (1993) eingebracht (gestrichelt). Die Datenpunkte entsprechen den experimentellen Ergebnissen aus Abschnitt 3.3 (Abbildung 3.8).

$p_i = 0$. Gemittelt über alle möglichen Eigenbewegungsrichtungen, erhielt man mit der Rechteckfunktion als Randbedingung einen Heading-Fehler von 8° Sehwinkel. Der Maximalfehler für den Fall, dass ausschließlich der Mittelpunkt des Bildschirms gewählt wurde, betrug 8.6° Sehwinkel.

Zusätzlich wurde noch die Modellrechnung von Crowell et al. (1993) mit eingebracht. Die Autoren simulierten Heading-Fehler in einem breiten Sehfeld mit großen Exzentrizitäten von 80° . Die Abweichungen der experimentellen Daten dieser Arbeit von den Modellrechnungen von Crowell et al. lassen sich dadurch erklären, dass deren theoretische Werte in dem von mir untersuchten Bereich weniger sensitiv waren. Sie zielten primär auf die Beschreibung des Datenverlaufs bei höheren Exzentrizitäten ab.

Die in Abschnitt 3.3 gewonnenen experimentellen Heading-Fehler bei $\vec{u}(T)$ sind für jede tatsächliche Eigenbewegungsrichtung eingezeichnet. Aus den hier besprochenen Simulationsrechnungen ging hervor, dass tatsächliche experimentelle Ergebnisse mit einem Heading-Fehler kleiner als 8° Sehwinkel demnach außerhalb des Zufallsniveaus lagen.

3.8 Kontrolluntersuchung: Lokalisation eines stationären Punktes

Mit einem Kontrollexperiment wurde überprüft, ob Versuchspersonen Ziele auf dem Bildschirm korrekt angeben können. Ziel war es, ungewollte Differenzen zwischen Test- und Kontrollgruppe auszuschließen. Der Versuch sollte sicherstellen, dass keine spezifische Randbedingung, welche die Fragestellung betrifft, die Messung beeinflusst. Denkbar wäre beispielsweise, dass ältere Versuchspersonen schon aufgrund der geringeren Vertrautheit mit der Technik und dem Virtual-Reality-System eine geringere Leistung erzielten.

Das Kontrollexperiment war eine Lokalisationsaufgabe. An verschiedenen diskreten Positionen wurde stereoskopisch ein stationärer weißer Punkt eingeblendet (Größe $1 \cdot 1^\circ$ Sehwinkel). Die Positionen entsprachen den Positionen der Singularitäten des optischen Flussfeldes in den Hauptexperimenten. Nach 200 ms, 500 ms, 1000 ms oder 2000 ms wurde ein Lineal eingeblendet, und die Versuchsperson musste die Position angeben, die der wahrgenommenen Position des Punktes am nächsten kam. Die Kontrolluntersuchung unterschied sich grundsätzlich vom Hauptexperiment durch die Tatsache, dass kein optisches Flussfeld gezeigt wurde und keine Bewegung stattfand. Abgefragt wurde die Fähigkeit, einen Punkt im Rahmen der Versuchsbedingungen und des Versuchsaufbaus zu erkennen und zu lokalisieren.

Die Ergebnisse sind als Wahrnehmungsfehler gegen die tatsächlichen Positionen aufgetragen, jeweils für die vier verschiedenen Präsentationsdauern (Abb. 3.21). Für die Testgruppe lag der über alle Präsentationsdauern gemittelte Wahrnehmungsfehler bei 1.7° Sehwinkel. Für die Kontrollgruppe betrug der Fehler ebenfalls 1.7° Sehwinkel. Die beiden Gruppen unterschieden sich somit nicht signifikant hinsichtlich ihrer Leistung (Mann-Whitney, $p=0.66$, FDR korrigiert).

Daraus war zu ersehen, dass es, den Versuchsaufbau betreffend, keine grundlegenden Unterschiede bei der Wahrnehmungsleistung von jungen und älteren Versuchspersonen gab. Die in den Experimenten ermittelten Unterschiede dürften demnach nicht auf motorische Veränderungen oder geringere technische Vertrautheit der Testgruppe, sondern auf perzeptuelle Differenzen zurückzuführen sein.

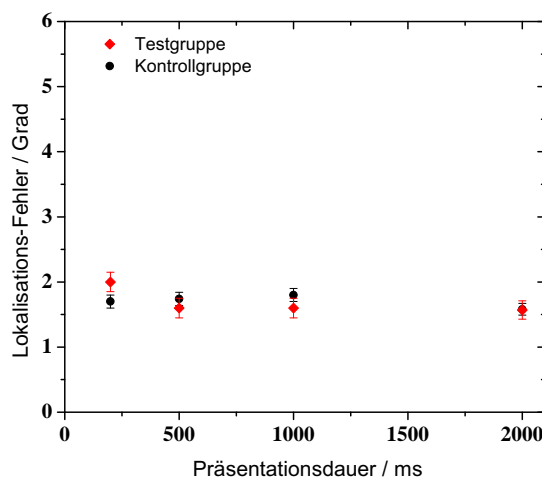


Abbildung 3.21: Lokalisationsfehler der Kontrolluntersuchung. Mittelwerte der Lokalisations-Fehler als Funktion der Präsentationsdauer des dargebotenen Punktes. Eingezeichnet sind die Ergebnisse der Testgruppe (rote Punkte) und der Kontrollgruppe (schwarze Punkte).

3.9 Simulation der Eigenbewegung in Abhängigkeit vom Alter

Im folgenden Kapitel werden die experimentellen Daten durch Modellrechnungen ergänzt. Ziel ist die Entwicklung eines Modells zur Simulation der Effekte des Alterns auf die Genauigkeit der Eigenbewegungsrichtung. Das Modell soll physiologisch plausibel sein, kompatibel mit psychophysischen Daten und Antworteigenschaften von Zellen in Areal MST vorhersagen. Als Grundimplikation wurde dabei angenommen, dass die Alterung mit einem Neuronenverlust einhergeht. Angewendet wurde dieses Prinzip auf eine adaptierte Version des vektorbasierenden Populationsmodells von Lappe u. Rauschecker (1993).

Das Modell von Lappe u. Rauschecker (1993) ist ein neuronales Netzwerkmodell zur Berechnung der Eigenbewegung aus dem optischen Fluss. Das Modell konnte bereits viele fundamentale Eigenschaften der Eigenbewegungswahrnehmung vorhersagen und bestätigen. Es basiert auf der Simulation von Neuronen in den kortikalen Arealen MT und MST, die an der Bewegungsverarbeitung beteiligt sind (Lappe et al. 1996). Grundlage des Modells ist die vektorbasierende Populationskodierung. Das Prinzip wird nachfolgend beschrieben.

3.9.1 Grundlagen des Population-Heading-map-Modells

Bei der vektorbasierenden Populationskodierung ist die Eigenbewegung durch kombinierte Aktivität einer großen Anzahl Neuronen, einer sogenannten Neuronenpopulation, repräsentiert. Einzelne Neuronen leisten nur einen Teilbeitrag.

Der hierarchische Aufbau des Modells kann, wie folgt, beschrieben werden: Das Netzwerk besteht aus zwei Schichten neuronaler Elemente mit dem optischen Flussfeld als Eingang, funktionell äquivalent zu MT, und einer zweiten Schicht von Neuronen als Ausgang, in der die Richtung der Eigenbewegung aus den neuronalen Aktivitäten in der ersten Schicht bestimmt wird, funktionell äquivalent zu MST. Zunächst wird ein Vektorfeld angelegt. Insgesamt sind 300 Modellneurone zufällig im visuellen Feld verteilt. In der zweiten Schicht werden dann die Zellaktivitäten gemessen und ausgewertet. Der Aufbau ist in Abbildung 3.22 dargestellt.

Entscheidend ist der Vergleich der Aktivitäten einzelner Neuronen. Ein einzelnes Neuron stimmt für eine feste Richtung. Die Richtung mit der stärksten Gesamtantwort ist dann die Populationsantwort (Abbildung 3.23).

Ausgangsgleichung ist das Geschwindigkeitsvektorfeld (Gl. 1.21), das bereits in Kapitel 1.9 hergeleitet wurde (vgl. S. 24):

$$\vec{u} = \frac{1}{Z} \cdot A(x, y) \vec{T} + B(x, y) \vec{\omega}$$

Da \vec{T} und $\vec{\omega}$ für jeden Ort des Flussfeldes identisch sind, lassen sich die Flussvektoren von k verschiedenen Punkten zu einer Matrixgleichung kombinieren:

$$\Theta = C(T)q \quad (3.7)$$

Dabei entspricht Θ einem $2k$ -dimensionalen Vektor und q einem $(k+3)$ -dimensionalen Vektor. $C(T)$ ergibt sich aus Kombination der Matrizen A und B .

Mathematisch handelt es sich um einen Minimierungsalgorithmus, der jeweilige unbekannte Eigenbewegungsparameter aus dem optischen Fluss anpasst. Das Minimum ist dann die mittlere quadratische Abweichung zwischen dem gemessenen Flussfeld und allen möglichen Flussfeldern. Die Heading Richtung kann grundsätzlich durch Minimierung der Residuenfunktion gewonnen werden:

$$R(T) = \|\Theta - C(T)q\|^2 \quad (3.8)$$

Der Flussvektor \vec{u} wird repräsentiert durch die Summe der neuronalen Aktivitäten s_k und der verschiedenen Bewegungspräferenzen e_k .

$$\vec{u} = \sum_k s_k e_k \quad (3.9)$$

wobei das Tuning mit Antwortverhalten auf Geschwindigkeit u_0 und Richtung ϕ definiert ist als:

$$s_k = u_0 \cos(\phi - \pi k/2) \quad (3.10)$$

Die synaptische Stärke ist dann:

$$\sum_k J_{kj} s_k = \Theta^t C^\perp(T_j) \quad (3.11)$$

Eine detaillierte Darstellung der Grundannahmen des Modells finden sich in Lappe u. Rauschecker (1993) und Lappe, Bremmer, Pikel, Thiele u. Hoffmann (1996).

3.9.2 Implementierung des Neuronenausfalls

Die Frage, was die neuronalen Korrelate von Alterungsprozessen eigentlich sind, ist weitgehend ungeklärt. In diesem Modell wurde der Alterungsprozeß durch Deaktivierung von Neuronen im Areal MST mit einer bestimmten vorgegebenen Wahrscheinlichkeit repräsentiert.

Mögliche Deaktivierungswahrscheinlichkeiten waren 1% bis 10%, in Anlehnung an neurophysiologische Daten, die eine Neuronenverlust-Rate von 1 – 2% pro Lebensdekade vermuten (Jäncke 2004). Das Verfahren zur Durchführung der Simulationsrechnung lässt sich, wie folgt, angeben: Das optische Flussfeld bewegte sich mit einer Geschwindigkeit von 2.7 m/s. In Betracht gezogen wurde nur der Fall einer Translationsbewegung, die Rotation betrug Null. Die Heading-Richtungen konnten innerhalb $\pm 15^\circ$ Sehwinkel liegen. Die simulierte Punktwolke bewegte sich in einem Abstand von 5-40 m vom Beobachter. Insgesamt wurden 16 000 Neuronen in MST angenommen.

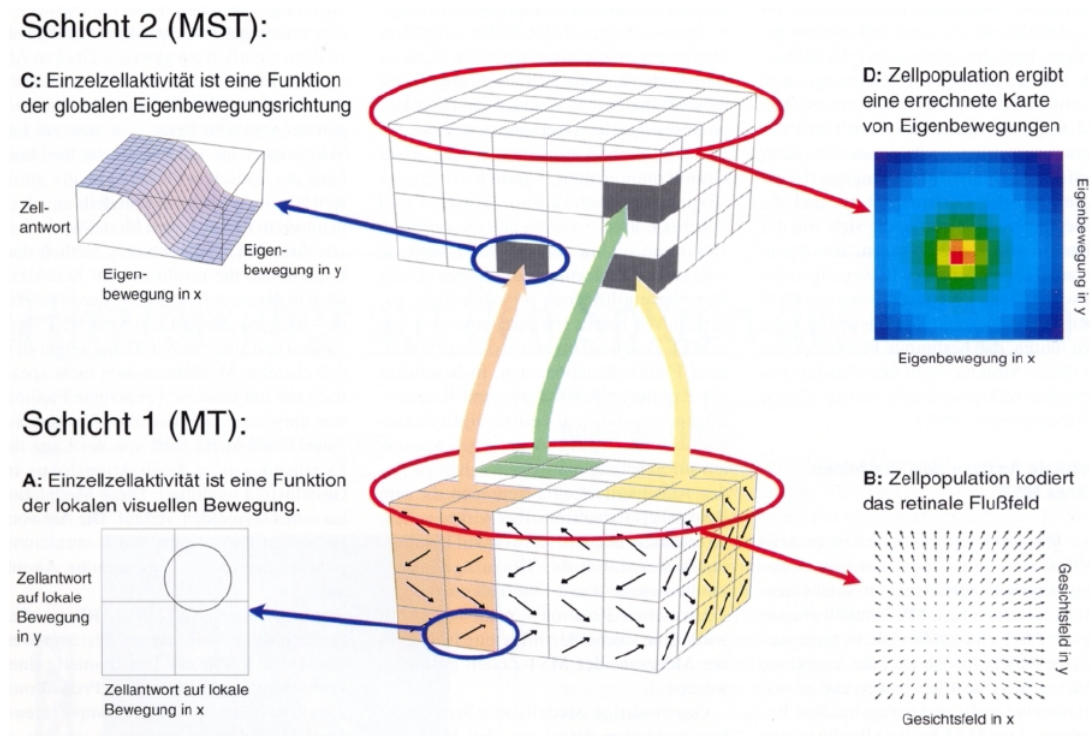


Abbildung 3.22: Struktur des neuronalen Netzwerkes. Es besteht aus zwei Schichten. (A) In einer ersten Schicht von lokalen bewegungssensitiven Neuronen liegt eine Kodierung des optischen Flussfelds vor. Diese Schicht ist funktionell äquivalent zu Areal MT. Einzelne Neuronen antworten richtungsselektiv auf lokale visuelle Bewegung. (B) Gruppen von Neuronen mit unterschiedlicher Vorzugsrichtung, aber gleichen rezeptiven Feldern, signalisieren die lokale Bewegungsrichtung. Die Gesamtpopulation ergibt eine neuronale Kodierung des retinalen Flussfeldes. (C) Eine zweite Schicht von Neuronen bestimmt die Richtung der Eigenbewegung aus den neuronalen Aktivitäten der ersten Schicht und bildet ein Modell für Areal MST. Diese Schicht enthält eine errechnete Karte möglicher Eigenbewegungen. Einzelne Neuronen leisten jedoch nur einen Teilbeitrag. Die gemeinsame Aktivität von Gruppen von Neuronen ist notwendig, um die Eigenbewegungsrichtung vollständig zu errechnen. Die Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung wurde von der Neuronenpopulation durch Überlagerung vieler überlappender, sigmoider Einzelkurven geleistet (aus Lappe et al. 1996).

3.9.3 Ergebnisse der Simulation

Die Ergebnisse für eine Simulation mit 100 Flussvektoren (Punkteanzahl) sind in Abbildung 3.24 dargestellt. Als Vergleich sind die experimentellen Resultate (2000 ms, 100 Punkte) in Form einer Referenzlinie mit angegeben. Die experimentellen Heading-Fehler waren in der gleichen Größenordnung wie die simulierten Heading-Fehler. Bei geringen Wahrscheinlichkeiten einer Neuronendeaktivierung entsprachen die simulierten Daten den Ergebnissen der jungen Kontrollgruppe. Mit zunehmender Wahrscheinlichkeit für eine Deaktivierung wurden die simulierten Heading-Fehler größer. Während eine Wahrscheinlichkeit von 2% einen Heading-Fehler von 4.7° ausmachte, ergab eine Wahrscheinlichkeit

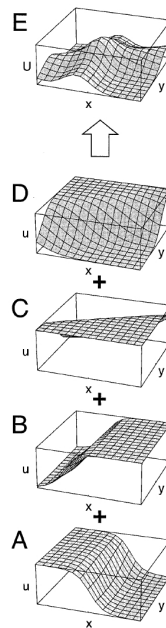


Abbildung 3.23: Schematische Darstellung der Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung mittels einer Neuronenpopulation. (A) Die Antwortaktivität eines zufällig gewählten einzelnen Neurons der 2. Schicht auf ein optisches Flussfeld. Das Neuron antwortet auf Eigenbewegungsrichtungen im linken visuellen Feld. (B) Die Antwort eines zweiten Neurons der gleichen Population. Das Neuron antwortet auf Eigenbewegungsrichtung im rechten visuellen Feld. (C+D) Zwei weitere einzelne Neuronen. (E) Summation der Aktivitäten aller einzelnen Neuronen $A+B+C+D$ führt zu einer Überlagerung der Einzelkurven und resultiert in einem Peak in der errechneten Eigenbewegungsrichtung (aus Lappe et al. 1996).

von 10% einen Fehler von 12° . Die experimentellen Ergebnisse der älteren Testgruppe entsprachen den simulierten Daten bei einer Neuronendeaktivierung von 6 – 8%.

Die experimentellen Effekte konnten mit Modellrechnungen bestätigt werden. Die Simulationen ergaben auch, dass die verminderte Genauigkeit der Testgruppe durch eine Neuronendeaktivierung von 6 – 8% erklärt werden kann. Das ist mit der Annahme, dass für die siebte Lebensdekade ein Masseverlust der Neuronen von 10% gilt, vergleichbar (Jäncke 2004). Insgesamt bilden die Modellrechnungen einen deutlichen Hinweis darauf, dass die Alterung tatsächlich mit einem Neuronenverlust einhergeht.

3.10 Diskussion Experiment 1

Im Experiment wurde der Einfluss des Alterns auf die Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung untersucht. Ziel war es, mögliche Korrelationen des Alterns auf die Verhaltensleistung zu quantifizieren, indem eine große Bandbreite von Stimulusparametern variiert wurde: Punktezahl, Präsentationsdauer, horizontale Disparität, inkohärente-

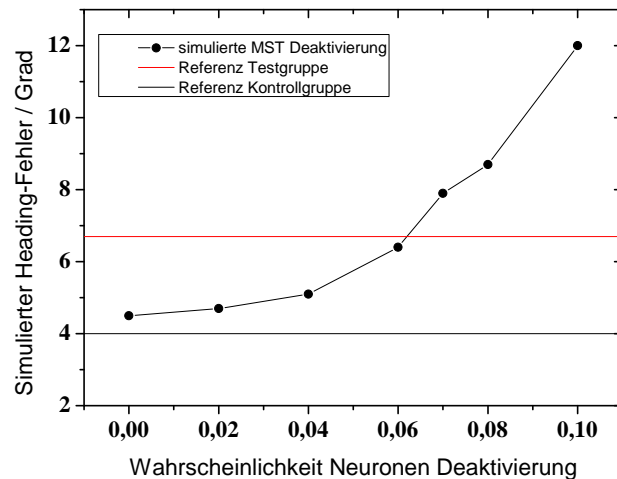


Abbildung 3.24: Ergebnisse der Modellrechnung und Vergleich mit den experimentellen Daten. Die durchgezogenen Linien repräsentieren die experimentellen Ergebnisse (2000 ms, 100 Punkte; schwarz: Testgruppe, rot: Kontrollgruppe). Schwarze Symbole zeigen die simulierte Heading-Fehler als Funktion der Neuronen-Deaktivierungs-Wahrscheinlichkeit.

und rotatorische Bewegung. Die visuellen Stimuli wurden einer älteren Testgruppe und einer jüngeren Kontrollgruppe gezeigt.

Dazu lässt sich festhalten, dass die Heading-Genauigkeit für ältere Versuchspersonen generell weniger gut war als die für jüngere Versuchspersonen. Es konnte jedoch weder ein „Altersparameter“ noch ein „Generalfaktor“ herausgefunden werden, der für die verschlechterte Wahrnehmung maßgeblich verantwortlich gewesen wäre. Alle untersuchten Stimulusparameter waren von der Verschlechterung betroffen. Zudem konnten ältere Versuchspersonen überraschenderweise die zusätzlichen visuellen Heading-Informationen, wie eine höhere Anzahl der Fluss-Vektoren und längere Präsentationsdauer, nicht nutzen. Die Heading-Genauigkeit der jüngeren Versuchspersonen stieg hingegen mit zunehmender visueller Information an. Aus den Kontrollexperimenten lässt sich ableiten, dass die weniger guten Leistungen der älteren Testgruppe nicht durch altersbedingte motorische Veränderungen oder nachlassende Gedächtnisleistung zu erklären sind. Möglicherweise haben ältere Personen aber Schwierigkeiten, den Expansionspunkt des Flussfeldes schnell zu erkennen, was nicht ausschließt, dass infolge suchender Augenbewegungen das Vektorfeld durch Rotationskomponenten verzerrt wurde.

Die Ergebnisse der Experimente sind widerspruchsfrei zu Studien von Warren et al. (1989). Diese Autoren fanden bei älteren Versuchspersonen eine kleine, aber signifikante Minderung der Heading-Genauigkeit von 1° Sehwinkel. Ferner zeigten Berard et al. (2009), dass ältere Versuchspersonen nicht in der Lage waren, Hinweisreize aus optischen Flussfeldern zur Beurteilung der Eigenbewegung heranzuziehen. Dem gegenüber scheinen die Ergebnisse von Experiment 1 den Studien von Billino et al. (2008) zu widersprechen. Billino und Kollegen fanden eine stabile Leistung bei allen Altersstufen mit einer nur geringen Reduktion der Genauigkeit. Deren Messungen erfolgten mit der Konstanzmethode und zwei Antwortalternativen. Der maximale Headingwinkel war 5.6° und die

dargestellte Punktezahl war konstant. Im Gegensatz dazu mussten die Versuchspersonen in meinem Experiment die absolute Heading-Richtung direkt angeben. Es zeigte sich außerdem, dass die Heading-Genauigkeit in zentraler Geradeausrichtung sich nur gering bei Testgruppe und Kontrollgruppe unterschied. Demzufolge betrachten beide Studien verschiedene Aspekte der Bewegungsverarbeitung und widersprechen sich nicht.

Großflächige, visuelle Bewegung wie optische Flussmuster lösen spontane reflexive Augenbewegungen aus (Lappe et al. 1998; Bremmer et al. 2010). Ferner gilt, dass die Latenz von Sakkaden und glatten Augenfolgebewegungen mit zunehmendem Alter ansteigt (Munoz et al. 1998; Knox et al. 2005). Als eine Konsequenz daraus kann die Heading-Leistung bei älteren Versuchspersonen mit einer Verschlechterung der Fähigkeit, Augenbewegungen durchzuführen, in Verbindung stehen. Es gibt allerdings keine experimentellen Hinweise darauf, dass auch die Genauigkeit von Augenbewegungen im Alter nachlässt (Bennet et al. 2007). Demnach legen die Ergebnisse aus Experiment 1 nahe, dass die altersabhängige Reduktion der Heading-Genauigkeit eine Folge von zentralen Defiziten der Bewegungsverarbeitung darstellt, möglicherweise durch Veränderungen der neuronalen Verarbeitung in spezifischen kortikalen Arealen bedingt.

Der zweite Versuchsteil zeigte eine Verbesserung der Heading-Genauigkeit während stereoskopischer Stimuli (horizontale Disparität). Die Heading-Genauigkeit wurde bei jungen Personen für lange Präsentationsdauern und hohe Punktezahl auffallend besser, nicht aber für kurze Präsentationsdauer und geringe Punkteanzahl. Ältere Versuchspersonen wiesen ebenfalls eine verbesserte, aber doch deutlich weniger ausgeprägte Leistungszunahme auf. Diese Ergebnisse sind passend zu Studien von Harwerth et al. (2003), die zeigten, dass Stereopsis eine Anklingzeit von 1000 ms benötigt. Die Annahme liegt nahe, dass die stereoskopische Information bei Eigenbewegungen auch eine Anklingzeit benötigt und damit die Beschränkung der Wahrnehmungsverbesserung auf längere Präsentationszeiten zu erklären ist. Einige andere Studien konnten bereits Zusammenhänge zwischen der Richtungswahrnehmung des optischen Flusses und stereoskopischer Tiefenwirkung aufzeigen. Lappe u. Grigo (1999) nahmen an, dass Disparität als eine Wichtungsfunktion dargestellt werden kann, so dass weiter entfernte Flussvektoren stärker an der Bewegungsverarbeitung beteiligt sind als näher gelegene. Studien von van den Berg u. Brenner (1994) konnten nachweisen, dass simulierte Bewegung mit zusätzlicher Disparität die Heading-Genauigkeit robuster gegenüber Störungen zu machen scheint. Es gibt auch experimentelle Hinweise, dass die dreidimensionale Form von Objekten die Eigenbewegungswahrnehmung beeinflusst (Beusmans et al. 1998). Außerdem kann das Hinzufügen von stereoskopischen Hinweisreizen ein stärkeres Bewegungsgefühl (Vektion) hervorrufen (Palmisano 1996). Neurophysiologische Untersuchungen in Areal MST liefern ebenfalls Hinweise auf Zusammenhänge zwischen Tiefe und Heading. Das Heading-Tuning verbesserte sich bei der Mehrzahl an MST Neuronen mit dem Hinzufügen von Tiefenebenen (Upadhyay et al. 2000). Des Weiteren fanden Roy et al. (1992) bei MST Neuronen eine Abhängigkeit von der Disparität. Die Ergebnisse des zweiten Versuchsteils bekräftigen den verstärkenden Effekt der Eigenbewegungswahrnehmung bei stereoskopischer Simulation und weisen somit nach, dass die Heading-Genauigkeit durch Disparität auch explizit verbessert werden kann. Im zweiten Versuchsteil wurde auch die Heading-Genauigkeit bei

verschiedenen Darstellungstiefen des optischen Flussfeldes analysiert. Die so ermittelten Ergebnisse sind mit der gebotenen Vorsicht zu betrachten. Das Disparitätssehen ist davon abhängig, in welcher Tiefe die Versuchsperson fixiert. Den definierten Volumenbereich um den Fixationspunkt herum bezeichnet man als Panum-Areal, das eine komplexe Funktion der Exzentrizität ist. Die genauesten (relativen) Disparitäts-Beurteilungen kann man am sogenannten Horopter durchführen, aber auch bei hohen Disparitäten können Versuchspersonen erkennen, ob sich Objekte näher oder weiter entfernt vom Fixationspunkt befinden (z.B. Banks et al. 2008). Die minimale Tiefeninformation oder die minimale verfügbare Disparität sind ebenfalls relevant. Neben der Fixationstiefe könnten auch Vergenzbewegungen das Disparitätssehen beeinflussen. Augenbewegungen wurden in diesem Versuchsteil aber nicht kontrolliert. Für eine exakte Messung dieses Teilexperimentes, wäre eine Kontrolle der Augenbewegungen erforderlich gewesen.

Im dritten Versuchsteil wurden inkohärente Eigenbewegungen analysiert. Störungen des Flussfeldes bewirkten durchweg eine geminderte Heading-Leistung bei unterschiedlichem Verhalten im Einzelnen. Auch Störung des 3D-Flussfeldes evoziert eine nachlassende Genauigkeit. Dabei war die Heading-Genauigkeit für die 3D-Aufgabe nicht generell verbessert, horizontale Disparität bewirkte demnach keine Verbesserung der Heading-Genauigkeit schlechthin im Falle einer Störung. Das widerspricht Annahmen von van den Berg u. Brenner (1994), die eine generelle Verbesserung der Heading-Genauigkeit vermuteten. Lediglich junge Personen zeigen eine Verbesserung für lange Präsentationsdauern und große Punktezahlen. Für diesen Fall machten die zusätzlichen Tiefenreize (horizontale Disparität) das visuelle System robuster gegen Störungen.

Im vierten Versuchsteil wurde dem Flussfeld zusätzlich eine rotatorische Komponente hinzugefügt. Die Heading-Genauigkeit der Testgruppe, also der älteren Versuchspersonen, wurde durch die zusätzliche rotatorische Komponente gemindert. Offensichtlich konnte die Testgruppe Translationskomponente und Rotationskomponente nicht trennen. Die Heading-Genauigkeit wurde bei der Kontrollgruppe durch die zusätzliche rotatorische Komponente nicht reduziert. Die Ergebnisse der Kontrollgruppe stimmen mit Studien von Warren (1989) überein, der bereits zeigen konnte, dass bei simulierten Rotationsgeschwindigkeiten der Augen von unter $1.5^\circ/s$ die Eigenbewegungsrichtung korrekt erkannt werden kann. Bei Flussfeldern, die zusätzlich mit Störungen und Rotation versehen wurden, verbesserte Tiefeninformation die Leistung der Kontrollgruppe bei langen Präsentationsdauern. Wie auch im zweiten Versuchsteil, liefert das einen Hinweis darauf, dass die stereoskopische Information bei Eigenbewegungen eine Anklingzeit benötigt.

Die Experimente führen zu der Frage, wie genau Alterung im Gehirn repräsentiert ist. Basierend auf MRI Messungen wurde nachgewiesen, dass einige Hirnregionen mit zunehmendem Alter schrumpfen (Raz et al. 2005), was teilweise auch auf einen Verlust an Neuronen zurückzuführen ist. Die Simulation beruht auf der Annahme eines globalen Neuronenverlustes, wie er beispielsweise von Pakkenberg u. Gunderson (1997) und Jäncke (2004) nahegelegt wurde. Nach solchen Annahmen gibt es einen Neuronenverlust von 1–2% pro Lebensdekade mit dem Beginn des dreißigsten Lebensjahrs. Folglich würde dies einen Masseverlust der Neuronen von etwa 10% in der siebten Lebensdekade bedeuten.

Die geminderte Genauigkeit in meiner Simulation entsprach der gleichen Größenordnung. Die experimentellen Beobachtungen konnten mit einem neuronalen Netzwerkmodell, das auf einem altersbezogenen Neuronenverlust basiert, simuliert werden.

Es wird explizit erwähnt, dass in diesem Experiment die Versuchspersonen in zwei Altersgruppen eingeteilt worden sind und die Ergebnisse auf einen Querschnitt beider Gruppen bezogen wurden. Es wird also angenommen, dass die Änderungen sich linear verhalten und eine Übereinstimmung zwischen Veränderung und Altersdifferenz gegeben war, was nicht zwangsläufig der Fall sein muss. Ontogenetische, phylogenetische oder entwicklungsbedingte Hintergründe bei den Versuchspersonen wurden weder berücksichtigt noch gesucht.

3.11 Conclusio Experiment 1

In dieser experimentellen Serie untersuchte ich, ob Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung eine Funktion des Alters ist und wie binokulare Tiefeninformation die Eigenbewegungswahrnehmung beeinflusst. Die Resultate sollen verstehen helfen, wie das Gehirn Informationen über Bewegung im Raum und über räumliche Zusammenhänge verarbeitet. Erstmals ist auch die Eigenbewegung mit einem Head-Mounted-Display untersucht worden. Dies führt zu neuen Observablen, die benutzt werden können, um Modelle weitergehend zu testen. Die Resultate der experimentellen Analyse sind noch einmal in Tabelle A.1 (Anhang) zusammengefasst.

- *Eigenbewegungsparameter*: Die Eigenbewegung konnte grundsätzlich mit einem Head-Mounted-Display erkannt werden.
- *Altersabhängigkeit*: Die Heading-Genauigkeit war bei älteren Menschen generell weniger gut als bei jüngeren. Von einer Vermehrung der visuellen Informationen konnten ältere Menschen im Gegensatz zu jüngeren nur bedingt profitieren.
- *Disparität*: Auch bei stereoskopischen Experimenten war die Verbesserung von Heading-Genauigkeit zwar gegeben, aber doch unterschiedlich ausgeprägt in den Altersgruppen.
- *Störungen*: Störungen des Flussfeldes machten sich bei älteren und jüngeren Personen negativ bemerkbar. Horizontale Disparität machte die Heading-Genauigkeit nicht grundsätzlich robuster gegenüber Störungen.
- *Simulierte Augenbewegungen*: Die Heading-Genauigkeit der Testgruppe wurde durch die zusätzliche rotatorische Komponente gemindert. Bei rotatorischen Flussfeldern, die mit Störungen versehen wurden, verbesserte Tiefeninformation die Leistung der Kontrollgruppe bei langen Präsentationsdauern.
- *Neuronales Netzwerkmodell*: Die experimentellen Beobachtungen konnten mit einem neuronalen Netzwerkmodell, das auf einem altersbezogenen Neuronenverlust basierte, simuliert werden.

4 Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

Richtung und Geschwindigkeit sind wichtige Komponenten von Bewegung. Im Folgenden wurde untersucht, wie sensitiv das menschliche Gehirn für optische Flussfelder verschiedener Bewegungsrichtungen und Geschwindigkeiten ist. Dazu wurde die Diskrimination von Richtung und Geschwindigkeit während simulierter visueller Eigenbewegung entlang verschiedener Bewegungsachsen in horizontaler Ebene untersucht.

4.1 Einleitung

Menschen können sich in ihrer Umwelt bewegen, um Hindernisse herumsteuern und Kollisionen mit diesen vermeiden. Eine wesentliche Rolle spielt dabei die korrekte Determination der eigenen Bewegungsrichtung und der Bewegungsgeschwindigkeit. Auch die Bewegungsrichtung und die Geschwindigkeit von Objekten können von Menschen erkannt werden. Die Auftreffzeit eines heranfliegenden Balls kann beispielsweise bis zu einer Genauigkeit von ± 2 ms genau bestimmt werden (Gray u. Regan 1998).

Die Vektoren des optischen Flussfeldes sind durch Richtung und Betrag eindeutig festgelegt, wobei der Betrag der Geschwindigkeit $|\vec{v}|$ entspricht. Es stellt sich nun die Frage, wie das visuelle System beide Größen ermittelt. Von Interesse ist hier eine Studie von Duffy (1998). Darin befasste er sich mit der neuronalen Repräsentation von translatorischer Bewegung im Areal MST. Dabei ging er so vor, dass er visuelle, simulierte Eigenbewegungen und reale, vestibuläre Bewegung bei Rhesusaffen untersuchte. Bei der visuellen Bewegung wurden optische Flussfelder dargestellt, die Eigenbewegungen in acht horizontale Raumrichtungen simulieren. Bei der realen Bewegung wurde ein Schlitten benutzt, der sich in die gleichen acht Richtungen bewegen konnte. Duffy fand heraus, dass die Richtungs-Selektivität für alle Richtungen gleich war; es gab eine Isotropie bezüglich der Neuronenpopulation. Ferner gab es einige Neuronen, die bei visueller und vestibulärer Stimulation für die gleiche Richtung selektiv waren. Auch Studien von Bremmer et al. (1999a), Froehler u. Duffy (2002), Schlack et al. (2002), Gu et al. (2006) untersuchten die gleiche Thematik bei MST und VIP Neuronen. Es stellt sich nun die Frage, ob dieses Resultat identisch mit den Untersuchungen am Menschen ist oder zumindest ähnlich.

Geometrische Überlegungen zeigen, dass räumliche Bewegungen grundsätzlich nur bis auf einen konstanten Skalierungsfaktor k bestimmt werden können. Ein optisches Flussfeld, das von einer Umgebung erzeugt wird, kann entweder den Bewegungsvektor $\vec{m}_1 = \vec{T} + \vec{w}$

oder auch $\vec{m}_2 = k \cdot \vec{T} + \vec{\omega}$ aufweisen (vgl. Kapitel 1.9, Gl. 1.24). Bestimmbar ist demnach nur die Richtung, nicht aber die Amplitude bzw. die absolute Geschwindigkeit der Bewegung. Die Richtung ist von der absoluten Geschwindigkeit unabhängig und daher eindeutig und unabhängig bestimmbar.

Bei einer Bewegung in Blickrichtung gilt außerdem die Beziehung $\tau = \frac{T_z}{Z}$. (vgl. Kapitel 1.9, Gl. 1.28). Die Geschwindigkeit der Eigenbewegung kann nur in Relation zur Tiefenstruktur ermittelt werden. Unter dem Begriff Kollisionszeitpunkt werden dann beide Größen zusammengefasst. Geschwindigkeit $|\vec{v}|$, Distanz s und Zeit t stehen des Weiteren über die Beziehung $ds = |\vec{v}| \cdot dt$ im Zusammenhang. Da Geschwindigkeit bei Eigenbewegung nach geometrischen Überlegungen nicht absolut angegeben werden kann, vermag eine kombinierte Information von Distanz und Dauer zur Berechnung der Geschwindigkeit verhelfen. Auch eine relative Bestimmung von Geschwindigkeit, durch Vergleich zwei verschiedener Geschwindigkeiten, ist nach diesen Überlegungen möglich.

Zunächst betrachte ich Studien zur Geschwindigkeits- und zur Richtungsdiskrimination, die sich mit kleinen Bewegungsreizen beschäftigen und keine komplexen Bewegungsmuster sind mit dem Ziel, damit verbundene grundlegende Kenntnisse darzustellen. Experimente zur psychophysischen Geschwindigkeitswahrnehmung, auch mit Stimuli in Gestalt von Punktemustern, Linien, Blenden und Streifenmustern, wurden bereits von verschiedenen Autoren durchgeführt. Im Mittelpunkt stand die Untersuchung von Parametern, gegeben als Kontrast, Raumfrequenz, Zeitfrequenz, Stimulusdauer und Adaptation. Menschen konnten die Geschwindigkeiten zweier benachbarter Stimulismuster sehr genau unterscheiden. Unabhängig vom getesteten Muster betrug der Weber-Faktor $\Delta v/v = 0.04 - 0.08$ bei $4-64^\circ/s$ (McKee u. Watamaniuk 1994). Des Weiteren war Geschwindigkeitsdiskrimination offenbar sensitiver, wenn die Referenzgeschwindigkeit mehr als $2^\circ/s$ betrug (Bravo u. Watamaniuk 1995; Gibson et al. 1957; Johnston et al. 1999; McKee 1981 u. McKee et al. 1986). Versuchspersonen benötigten einen 5%-Unterschied, wenn Streifenmuster sich schneller als $2^\circ/s$ bewegten und einen 10%-Unterschied, wenn die Streifenmuster sich langsamer bewegten (McKee et al. 1986). Unangepasste Geschwindigkeit kann im Straßenverkehr zu Unfällen führen. Kleineren Objekten wurden höhere Geschwindigkeiten zugeschrieben als größeren Objekten, selbst wenn beide sich mit gleicher Geschwindigkeit bewegten (Ryan et al. 2001). Das kann dazu führen, dass die Geschwindigkeit eines Flugzeugs als weniger schnell eingeschätzt wird als die eines Autos mit deutlich geringerer Geschwindigkeit. Auch die Geschwindigkeit herankommender Züge kann in dieser Weise unterschätzt werden. Ferner führt eine Kontrastreduktion, wie es z.B. bei Nebel der Fall ist, zu einer Unterschätzung von Objektgeschwindigkeit.

Studien über kleine Bewegungsreize gab es bereits. De Bruyn und Orban (1988) nannten für Richtungsdiskrimination bei frontoparallelen, planaren Punktemustern und bei Geschwindigkeiten von $4-128^\circ/s$ einen gemittelten Schwellwert von 1.8° . Den zugehörigen Experimenten lag jedoch ein planares Punktemuster zugrunde und die Richtungsänderungen fanden nur nach oben und unten statt. Die Autoren zeigten weiter, dass Richtungsdiskrimination von der Geschwindigkeit abhängig war. Für Geschwindigkeiten in einem Bereich von $4-128^\circ/s$ war die kleinste wahrnehmbare Richtungsänderung aller-

dings konstant. In einem weiteren Experiment konnten Matthews und Qian (1999) sowie Appelle (1972) bereits nachweisen, dass Bewegungen auf senkrechten und horizontalen Bewegungsachsen besser erkannt wurden als Bewegungen auf schrägen Achsen. Untersuchungen zur Eigenbewegungswahrnehmung zeigten, dass die Richtungsdiskrimination weder bei geradliniger Eigenbewegung noch bei Bewegung auf einer Kurvenbahn von der Vorwärtsgeschwindigkeit abhing (Warren et al. 1991b; Warren et al. 1988). Wenn die Geschwindigkeit der individuellen Punkte im optischen Fluss randomisiert wurde und die Bewegungsrichtung der Punkte unverändert blieb, waren die Leistungen der Probanden nicht gemindert. Die Leistung in der Eigenbewegungsrichtungsdiskrimination fiel jedoch auf Zufallsniveau ab, wenn die Geschwindigkeit der Punkte beibehalten, aber ihre Bewegungsrichtung randomisiert wurde.

4.1.1 Neuronale Repräsentation von Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination

In Kapitel 1.6.2 wurden die für die Verarbeitung von Bewegung relevanten Regionen des Kortex vorgestellt. Im Folgenden werden spezifische Funktionen beschrieben, die für die neuronale Repräsentation von Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination von Bedeutung sind. Grundsätzlich lässt sich zwischen Richtungsdetektion und Richtungsdiskrimination unterscheiden. Das visuelle System benutzt unterschiedliche Prinzipien zur Kodierung dieser beiden Eigenschaften (Treue et al. 2000). Demnach ist die Form der Populationsantwort von Neuronen entscheidend und nicht die Position der Peaks. Für eine Detektion wird die Vorzugsrichtung der Neuronen herangezogen; für eine Diskrimination jedoch sind Neuronen entscheidend, die $40\text{-}60^\circ$ abseits der Vorzugsrichtung liegen.

Neuronen der Areale MT, MST und VIP sind selektiv für die Richtung einer visuellen Bewegung. Das Areal MT hat eine ausgesprochen hohe Anzahl bewegungssensitiver Neuronen. Das bedeutet, dass diese Zellen am stärksten auf eine bevorzugte Bewegungsrichtung reagieren, man nennt das Vorzugsrichtung. Neuronen mit einer gleichen Vorzugsrichtung sind physiologisch in Spalten angeordnet. Bewegungssensitivität ist demnach konstant für einen bestimmten Kortexbereich (vgl. Kapitel 1.6.2). Nun ist MT nicht nur sensitiv für Bewegung, sondern auch für Geschwindigkeit. Allerdings findet man für diesen Fall keine Säulenstruktur. Studien an Affen haben gezeigt, dass das Areal MT eine bedeutende Rolle bei der Geschwindigkeitsverarbeitung spielt (Perrone u. Thiele 2002). Mehr als 90% der Neuronen waren geschwindigkeitsbezogen und auf Clustern basierend in ihrer Vorzugsrichtung angeordnet (Liu u. Newsome 2003). Von den untersuchten Neuronen waren 7-9 Neuronen tiefpassgefiltert, d.h. sie reagierten vorzugsweise auf Geschwindigkeiten unter $2^\circ/\text{s}$, 15-21 Neuronen waren hochpassgefiltert (sie reagierten auf Geschwindigkeiten zwischen 20 und $60^\circ/\text{s}$), und überwiegend viele Neuronen antworteten auf einem engen Band mittlerer Geschwindigkeiten (Liu u. Newsome 2003). Die Geschwindigkeitsneuronen schienen zudem unabhängig von räumlichen und zeitlichen Frequenzen zu sein (Perrone u. Thiele 2002). Die Vorzugsgeschwindigkeit war insbesondere von der Exzentrizität abhängig (Maunsell u. van Essen 1983a). Die Autoren zeigten, dass mit zunehmender Exzentrizität die Vorzugsgeschwindigkeit zu-

nahm. Rodman und Albright (1987) fanden heraus, dass Geschwindigkeitstuning in MT unabhängig vom Richtungstuning war.

Einen zentralen Stellenwert bei der Repräsentation von optischen Flussfeldern nimmt Areal MST ein. So konnten in Areal MST Neuronen nachgewiesen werden, die auf verschiedene Klassen optischer Flussfelder reagierten (Duffy u. Wurtz 1991a,b; Orban et al. 1992). Neuronen im Areal MST reagierten am stärksten bei großen Bewegungsfeldern, aber auch kleinere Stimuli konnten MST-Neuronen anregen. MST-Neuronen sind sensitiv für Geschwindigkeit. So konnten Orban et al. (1995) sowie Duffy und Wurtz (1997) bei expandierenden und rotierenden Mustern einen Einfluss von Stimulusgeschwindigkeit auf die Neuronenantwort nachweisen. Die Neuronen waren tiefpassgefiltert, hochpassgefiltert oder bandpassgefiltert, vergleichbar mit MT-Neuronen (Duffy u. Wurtz 1997). Allerdings waren die Vorzugsgeschwindigkeiten bei bandpassgefilterten Neuronen höher als in Areal MT, und die Kurven der Geschwindigkeitselektivität waren flacher. Tuningkurven für Geschwindigkeit waren überwiegend linear bis zu einer bestimmten Vorzugsgeschwindigkeit und fielen dann ab. MST-Neuronen reagierten selektiv auf Geschwindigkeitsgradienten (Duffy u. Wurtz 1997). Bremmer (2005) und Colby et al. (1993) wiesen nach, dass auch VIP-Neuronen selektiv für Richtung und Geschwindigkeit visueller Bewegung waren.

4.1.2 Effekte durch Adaptation der Geschwindigkeit

Aus allgemeinen visuellen Experimenten ist der Effekt der Adaptation bekannt. Das visuelle System justiert ein konstantes Eingangssignal. Bei der Betrachtung eines Stimulus mit einer bestimmten Eigenschaft feuern Neuronen mit einer spezifischen Empfindlichkeit für diese Eigenschaft. Bei fortgesetzter Betrachtung und angemessen langer Zeit adaptieren diese Neuronen. Messungen von Krekelberg et al. (2006) und Smith u. Edgar (1994) haben gezeigt, dass auch Geschwindigkeitsreize einer Adaptation unterliegen. Adaptation reduziert die wahrgenommene Geschwindigkeit (Abbildung 4.1).

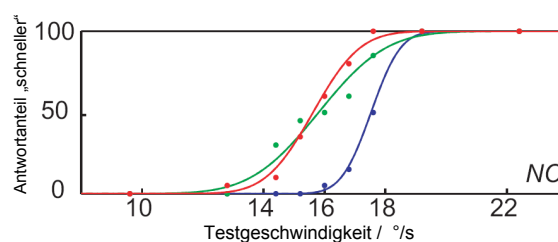


Abbildung 4.1: Adaptation reduziert die wahrgenommene Geschwindigkeit (mod. nach Krekelberg et al. 2006). Grün: Bedingung ohne Adaptation; blau: Bedingung mit Adaptation.

4.1.3 Modelle zur Kodierung visueller Geschwindigkeit

Es gibt bereits Modelle für die Kodierung der visuellen Geschwindigkeit. Einige werden im Folgenden beschrieben. Nach dem Vektor-Durchschnittsmodell (*Vector Average*) ist jedes

Neuron einer Geschwindigkeit zugeordnet (*labeled lines*). Die Antwort auf einen visuellen Reiz erfolgt danach dergestalt, dass jedes Neuron für seine bevorzugte Geschwindigkeit votiert. Die gewählte Antwort wird im Weiteren noch mit der Feuerrate des jeweiligen Neurons gewichtet. Die wahrgenommene Geschwindigkeit ist dann der Mittelwert aller gewichteten Geschwindigkeiten.

Das Verhältnismodell (*ratio model*) basiert auf der relativen Aktivität zweier selektiver Kanäle. Fortgesetzte Betrachtung einer konstanten Geschwindigkeit kann zu einer Reduktion der wahrgenommenen Geschwindigkeit führen (Thompson 1982), während Adaptation an niedrige Geschwindigkeiten auch eine Erhöhung wahrgenommener Geschwindigkeit bewirkt. Der Autor hat diese Effekte modelliert. Er konstatierte, dass die Geschwindigkeitswahrnehmung proportional zum Verhältnis eines Kanals hoher Geschwindigkeiten zu einem Kanal niedriger Geschwindigkeiten ist.

Das Bayesian Model geht auf das Bayes-Theorem zurück. Der Ansatz erlaubt es, die Wahrscheinlichkeiten von Hypothesen zu bestimmen (nicht nur die Wahrscheinlichkeit eines Stichprobenergebnisses wie im klassischen statistischen Ansatz). Die wahrgenommene Geschwindigkeit ist das Produkt der „likelihood“-Verteilung, basierend auf der Messung der Stimulus-Geschwindigkeit und einer „a priori“-Verteilung. Dieses Modell konnte den Effekt des Kontrastes auf die Geschwindigkeitswahrnehmung bereits reproduzieren (Weiss et al. 2002).

4.1.4 Überblick Experiment 2

Zentrales Interesse dieses Experimentes galt der Dynamik und Wechselwirkung von Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination während simulierter Eigenbewegung. Die neuronalen Mechanismen zur Richtungs- und Geschwindigkeitswahrnehmung sind noch weitgehend ungeklärt. Während einige experimentelle Untersuchungen zur Geschwindigkeit von Objektbewegungen bekannt sind, gibt es kaum Hinweise auf die Verarbeitung von Geschwindigkeit bei Eigenbewegung in die Tiefe des Raumes.

Zunächst wurde in einem ersten Telexperiment die Richtungsdiskrimination für verschiedene Bewegungsachsen analysiert (Experiment 2.1). In einem zweiten Telexperiment wurde der Einfluss der Geschwindigkeit des optischen Flussfeldes auf die Richtungsdiskrimination untersucht. Danach folgte ein Experiment zur Geschwindigkeitsdiskrimination (Experiment 2.2). Abschließend wurden Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination ermittelt (Experiment 2.3).

4.2 Methoden Experiment 2

Im folgenden Experiment wurde dem Beobachter ein optisches Flussfeld gezeigt: im ersten Fall eine Eigenbewegung (Translation, Expansion) in z-Richtung (in die Tiefe), im zweiten Fall eine Bewegung in x-Richtung (horizontal, frontoparallel), im dritten Fall eine Bewegung in 45°-Richtung. Untersucht wurde der Einfluss dieser Bewegungsachsen auf

die Richtungsdiskrimination und auf die Geschwindigkeitsdiskrimination. Die Kernfrage war, wie gut eine kleine Veränderung von Richtung und Geschwindigkeit wahrgenommen werden konnte.

Visueller Stimulus

Das Experiment benutzte den in Kapitel 2 beschriebenen Versuchsaufbau B, die Projektionsapparatur. Der Betrachtung wird ein kartesisches Koordinatensystem mit einer x-, y- und z-Achse zugrunde gelegt. Richtung und Maßstab der Koordinatenachsen sind eindeutig festgelegt. Die Bezeichnungen der einzelnen Bewegungsrichtungen und deren Lage im Raum sind in Abbildung 4.2 aufgezeigt.

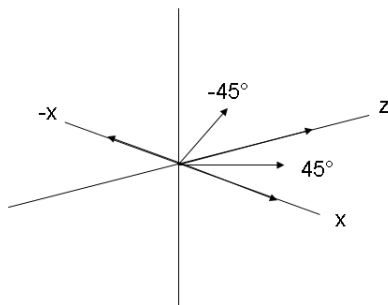


Abbildung 4.2: a) Festlegung des räumlichen rechtwinkligen Koordinatensystems und der einzelnen Bewegungsachsen. Eine Bewegung in die Tiefe wird Bewegung in z-Richtung genannt. Das entspricht in Winkelmaßen 0° . Eine horizontale, frontoparallele Bewegung nach rechts wird als Bewegung in x-Richtung bezeichnet (90°). Eine entgegengesetzte Bewegung nach links gilt als Bewegung in (-x)-Richtung.

Nach einer Initialbewegung, die als Referenzrichtung diente (Dauer 1000 ms) und einer Pause von 500 ms änderte sich die vorgegebene Bewegungsrichtung nach rechts oder links relativ zur Referenzrichtung (maximal $\pm 10^\circ$ Schwinkel, Dauer 1000 ms), die Versuchsperson musste dann entscheiden, in welcher Richtung im Vergleich zur ursprünglichen Bewegung eine Abweichung stattgefunden hatte (Richtungsdiskrimination).

In der zweiten Aufgabe wurde nach der ursprünglichen Referenzbewegung die Geschwindigkeit der Eigenbewegung modifiziert (maximal $\pm 50\%$), und die Versuchsperson musste die vermutete Variation der Geschwindigkeit angeben (Geschwindigkeitsdiskrimination). Ein Schema des Versuchsaufbaues ist in Abbildung 4.3 und Abbildung 4.4 dargestellt.

Im dreidimensionalen euklidischen Raum lassen sich die einzelnen Bewegungsrichtungen, wie folgt, darstellen: Bewegung in z-Richtung entspricht dem Basisvektor

$$\vec{a}_1 = (0, 0, -1)^T \quad (4.1)$$

Für Bewegung in x-Richtung gilt:

$$\vec{a}_1 = (-1, 0, 0)^T \quad (4.2)$$

Bewegungen in beliebigem Winkel relativ zur z-Achse kann man mit einer Drehmatrix bestimmen. Für eine Bewegung um den Winkel α relativ zur z-Richtung erhält man:

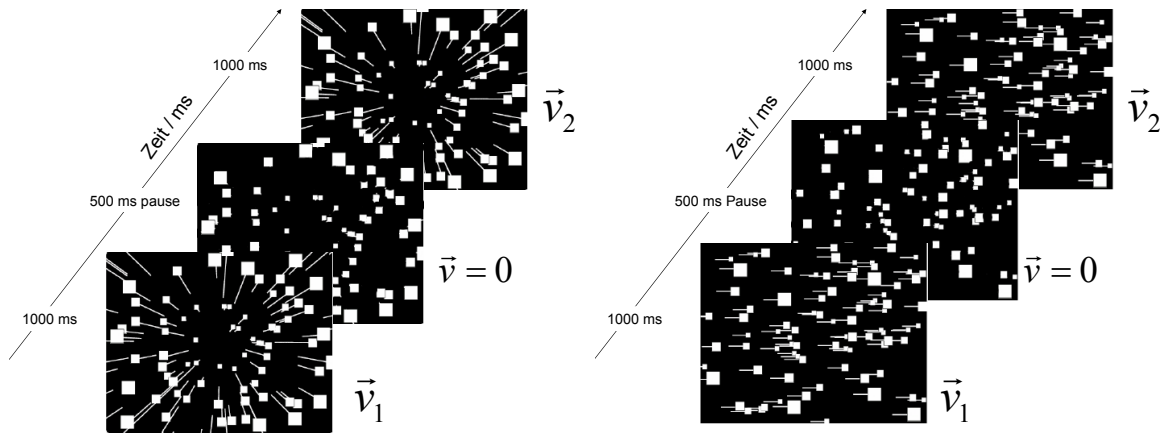


Abbildung 4.3: Schematische Darstellung des Experimentes. Der Beobachter bewegt sich 1000 ms lang durch eine dreidimensionale Punktwolke mit der Geschwindigkeit \vec{v}_1 . Nach einer Pause von 500 ms ändert sich die vorgegebene Bewegungsrichtung (Experiment 2.1) oder die vorgegebene Geschwindigkeit (Experiment Teil 2.2). Exemplarisch sind zwei Bewegungsachsen gezeigt, links: Bewegung in z-Richtung, rechts: Bewegung in x-Richtung.

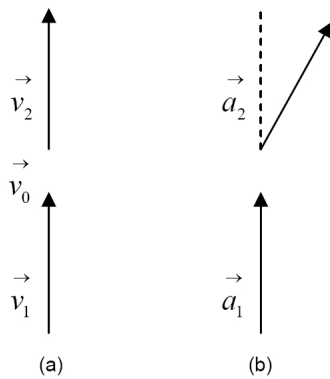


Abbildung 4.4: Schematische Bewegungstrajektorien (Draufsicht), Referenzstimulus und Teststimulus werden sequentiell dargestellt. (a) Geschwindigkeitsdiskrimination: Der Beobachter bewegt sich mit der Geschwindigkeit \vec{v}_1 . Nach einer Pause ändert sich die vorgegebene Geschwindigkeit zu \vec{v}_2 (b) Richtungsdiskrimination: Der Beobachter bewegt sich in die Richtung \vec{a}_1 . Nach einer Pause ändert sich die vorgegebene Richtung zu \vec{a}_2

$$\vec{a}_2 = \begin{pmatrix} \sin(\alpha \cdot \frac{\pi}{180}) \\ a_{1y} \\ a_{1z} \end{pmatrix} \quad (4.3)$$

Eine Bewegung relativ zur x-Achse führt zu:

$$\vec{a}_2 = \begin{pmatrix} -\sin(90 \cdot \frac{\pi}{180} + \alpha \cdot \frac{\pi}{180}) \\ a_{1y} \\ +\cos(90 \cdot \frac{\pi}{180} + \alpha \cdot \frac{\pi}{180}) \end{pmatrix} \quad (4.4)$$

Das Flussfeld bestand aus 100 weißen Quadraten auf schwarzem Hintergrund (Leuchtdichte Punkte: $12 \text{ cd} \cdot \text{m}^{-2}$, Leuchtdichte Hintergrund: $< 0.1 \text{ mcd} \cdot \text{m}^{-2}$). Es enthielt Bewegungsparallaxe und Größenveränderungen der Punkte. Die Geschwindigkeit der

Punkte war eine Funktion der Bewegungstrajektorie. Waren die Punkte näher am Beobachter, bewegten sie sich schneller. Mit dieser Konzeption sollte eine möglichst realitätsnahe Szene simuliert werden. Als relevanter Geschwindigkeitsparameter für das Flussfeld wurde im Folgenden immer die Geschwindigkeit der Punkte auf der Ebene genau in der Mitte zwischen Beobachter und maximaler Tiefe angegeben.

Der visuelle Stimulus wurde durch Anti-Aliasing-Techniken aufgewertet. Damit wurde verhindert, dass kleine Objekte sich ruckartig bewegten (Alias-Effekt, Treppeneffekt). Mit dieser Technik wurden Bildbeschreibungen derart abgetastet, dass Frequenzanteile nur bis zu einer bestimmten Grenzfrequenz vorkamen. Die Versuchsparameter kann man Tabelle 4.1 entnehmen.

Messung der Augenpositionen

Augenbewegungen können die Informationsaufnahme und damit die Antworten der Versuchspersonen beeinflussen oder zusätzliche Effekte induzieren. Daher wurde darauf geachtet, dass die Versuchspersonen während des Experimentes einen vorgegebenen Punkt in der Mitte des Bildschirms fixierten. Mit einem Augenmesssystem wurde zusätzlich überprüft, ob die Fixation gelungen war. Eine Abweichung der Augenposition um mehr als 2.0° Schwinkel in x- oder in y-Richtung führte einen Ausschluss des Durchgangs mit sich.

Versuchspersonen

An dem Experiment haben 10 Versuchspersonen teilgenommen ($n_{VP}=10$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 23.7$ a, SEM=0.7 a, min 21 a, max 28 a). Eine Übersicht der Teilnehmer geht aus Tabelle 2.2, Kapitel 2 hervor.

Auswertungsmethoden und Datenanalyse

Für jede Bedingung wurden psychometrische Funktionen bestimmt. Die Datenpunkte wurden mit kumulativen Gaussfunktionen angenähert (durchgezogene Linien). Die diffe-

Tabelle 4.1: Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 2.

Versuchsparameter	
Versuchspersonen	n=10
Methode	Konstante Stimuli
Anzahl Rohdaten	10 pro Versuchsbedingung und Versuchsperson
Bildschirmgröße	70° horizontal, 55° vertikal
Schwinkel Richtungsänderungen	$\pm [10 ; 5 ; 4 ; 3 ; 2 ; 1 ; 0.5 ; 0.3 ; 0.2 ; 0.1]^\circ$
Referenzgeschwindigkeiten	5°/s - 65°/s
Präsentationsdauer	1000 ms
Interstimulusintervall	500 ms; 200 - 2000 ms

rentielle Wahrnehmungsschwelle JND war hier definiert als der Unterschied zwischen der 50%- und der 75%-Antwortstufe (vgl. Kapitel 2, Methoden).

4.3 Experiment 2.1 Richtungsdiskrimination

4.3.1 Vergleich der Richtungsdiskrimination für verschiedene Referenz-Bewegungsachsen

Im folgenden Telexperiment wurde der Einfluss der Referenzrichtung der Bewegung auf die Richtungsdiskrimination untersucht. Die Punktwolke bewegte sich in der Initialbewegung entweder in z-Richtung (in die Tiefe), in x-Richtung (frontoparallel nach rechts), in (-x)-Richtung (frontoparallel nach links) oder auch schräg in Richtung 45° und $(-45)^\circ$ mit einer Dauer von 1000 ms. Diese Initialbewegungsrichtung war die Referenzrichtung. Nach einer Pause von 500 ms änderte sich die vorgegebene Bewegungsrichtung nach rechts oder links um vordefinierte Werte in einem Bereich von maximal $\pm 10^\circ$ Schwinkel.

Als Messmethode wurde die Methode der konstanten Stimuli benutzt (siehe Kapitel 2.5). Die Schwinkel konnten 20 verschiedene Werte annehmen: $\pm[0.1; 0.2; 0.3; 0.5; 1; 2; 3; 4; 5; 10]^\circ$. In diesem Versuchsteil war die Geschwindigkeit des Flussfeldes konstant ($|\vec{v}| = 10^\circ/\text{s}$). Ein Versuchsdurchgang bestand aus mehreren Stimuli mit jeweils randomisierter Initialbewegung und nachfolgender Testbewegung. Die Versuchspersonen wählten auf einer Computertastatur die Antwortmöglichkeiten „rechts“ oder „links“.

Versuchsdurchgänge waren in Blöcken angeordnet. Jeder Block bestand aus zwei randomisierten Konditionen. Dabei wurde die Bewegung in die Tiefe immer mit einer anderen Bewegungsrichtung verglichen. Mögliche Kombinationen für initiale Bewegungsrichtungen konnten $[z,x]$, $[z,-x]$, $[z,45^\circ]$, $[z,-45^\circ]$ sein.

Abbildung 4.5 zeigt die Ergebnisse, gemittelt über alle Versuchspersonen. Dargestellt sind psychometrische Funktionen verschiedener Bewegungsrichtungen. Als relevante Parameter wurden aus jeder Funktion mit der in Kapitel 2.5, S. 49 beschriebenen Methode PSE und JND bestimmt.

Deutlich erkennbar war, dass der JND bei Bewegung in z-Richtung (Abb. 4.5 (A)) kleiner war als für Bewegung in x-Richtung (Abb. 4.5 (B)). Das indizierte, dass die Richtungsdiskrimination in z-Richtung genauer war. So wies die psychometrische Funktion in z-Richtung einen JND von 1° auf, während der JND in x-Richtung 5.5° betrug. Nach diesen Ergebnissen konnte man bei einer Bewegung in die Tiefe (z-Richtung) Richtungsunterschiede bis zu einer Genauigkeit von 1° wahrnehmen, bei einer Bewegung in frontoparalleler Richtung hingegen nur mit einer Genauigkeit von 5.5° . Die nächste Teilabbildung zeigt die Ergebnisse für die entgegengesetzte frontoparallele Bewegungsrichtung (Abb. 4.5 (C)). Daraus geht hervor, dass der JND bei Bewegung in z-Richtung kleiner war als für Bewegung in (-x)-Richtung. Der JND betrug 5.9° in (-x)-Richtung. Darüber hinaus wurde deutlich, dass die Richtungsdiskrimination in x-Richtung und

(-x)-Richtung nahezu identisch war. Für die Sensitivität ist es demnach unerheblich, ob eine frontoparallele Bewegung nach rechts oder links stattfindet.

Als nächstes wurde Richtungsdiskrimination für Bewegung in z-Richtung mit Bewegung in 45°-Richtung und (-45°)-Richtung verglichen (Abbildung 4.5 (D),(E)). Aus der Abbildung ist zu entnehmen, dass der JND bei Bewegung in z-Richtung kleiner war als für Bewegung in 45°-Richtung und auch für Bewegung in (-45°)-Richtung. Für Bewegung in 45° und (-45°) betrug der JND 3.7°. Die Richtungsdiskrimination war bei den genannten Richtungen aber besser als bei frontoparalleler Bewegung.

Es konnte also gezeigt werden, dass die Richtungsdiskrimination in z-Richtung besser war als in alle anderen getesteten Richtungen. Die Richtungssensitivität war demnach abhängig von der Eigenbewegungsrichtung. Abbildung 4.5 (F) stellt alle psychometrischen Funktionen in einer Abbildung dar.

Auffallend war außerdem, dass der Punkt subjektiver Gleichheit (PSE) bei einer Bewegung von 45° nach links verschoben war. Eine Bewegungsrichtung von -1.2° relativ zur 45°-Bewegung wurde als identisch mit der Initialrichtung wahrgenommen. Bei einer Bewegung von -45° (nach links) war es genau umgekehrt; der PSE war leicht nach rechts verschoben. Eine Veränderung von +1.1° wurde als identisch mit der Initialrichtung wahrgenommen. Daraus lässt sich ableiten, dass eine Bewegung in Richtung 45° und (-45°) fehleingeschätzt wurde, und zwar mit der Tendenz einer Anziehung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung nach außen hin, frontoparallel zum Beobachter.

Abbildung 4.6 fasst die differentiellen Wahrnehmungsschwellen für die einzelnen Initialbewegungsrichtungen in einer Polardarstellung zusammen. Resümierend ist festzuhalten:

- Richtungsdiskrimination: Die Eigenbewegungsrichtung wurde in die Tiefe (z-Richtung) besser wahrgenommen als in frontoparalleler Richtung (in x-Richtung und in (-x)-Richtung) und auch besser als in 45°-Richtung und in (-45°)-Richtung.
- Bewegung in 45°-Richtung und (-45°)-Richtung wurde jeweils nach außen in frontoparalleler Richtung verschoben wahrgenommen.

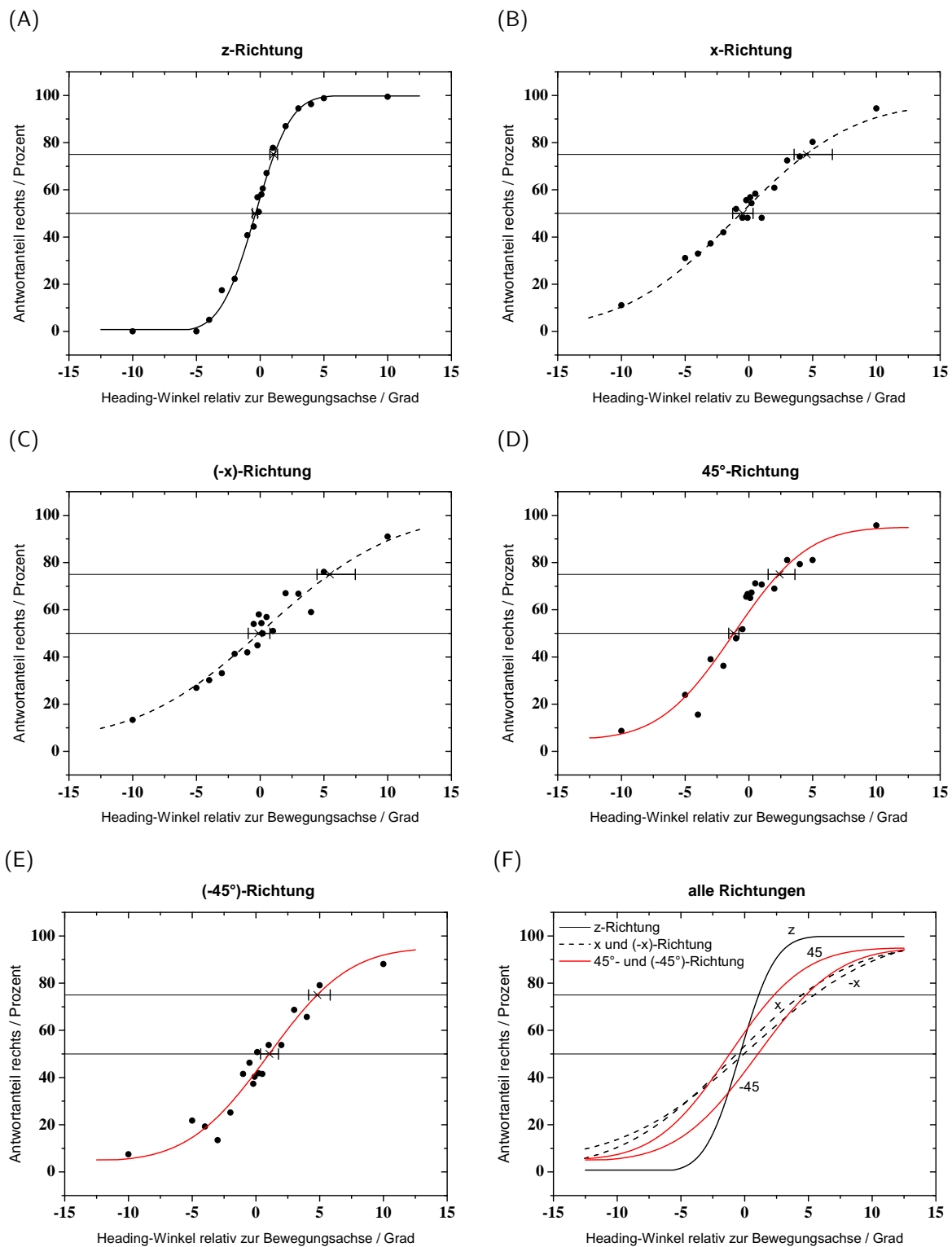


Abbildung 4.5: Richtungsdiskrimination während Eigenbewegung für verschiedene Bewegungsachsen. Dargestellt ist die Antwortmöglichkeit „rechts“ gegen die relative Verschiebung der Referenzrichtung. Jede Teilabbildung zeigt psychometrische Funktionen für bestimmte Initialrichtungen. In Teilabbildung (F) sind alle Richtungen zusammengefasst. Die Fehlerbalken, eingezeichnet an den 50%- und 75%-Schwellen, sind 95%-Konfidenzintervalle, ermittelt mit der Bootstrap-Methode.

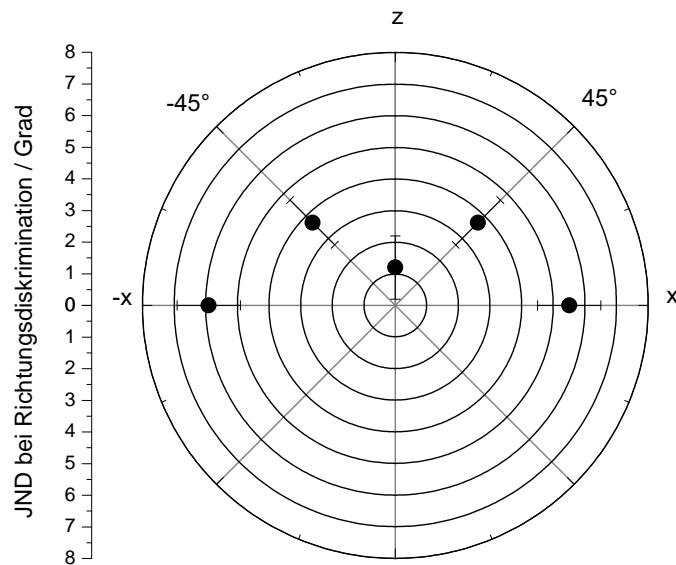


Abbildung 4.6: Zusammenfassung der Wahrnehmungsschwellen für die Richtungsdiskrimination. Aufgetragen ist der JND, d.h. die Differenz der Stimulusgröße zwischen dem PSE und der Schwelle in Abhängigkeit der Initialbewegung.

4.3.2 Richtungsdiskrimination in Abhängigkeit der Geschwindigkeit

Welchen Einfluss hat die Geschwindigkeit des Flussfeldes (Punktegeschwindigkeit) auf die Richtungsdiskrimination? Untersucht wurden die Referenzrichtungen z und x für jeweils unterschiedliche Punktegeschwindigkeiten. Als Geschwindigkeiten wurden die Parameter $|\vec{v}| = 5^\circ/\text{s}$, $|\vec{v}| = 10^\circ/\text{s}$, $|\vec{v}| = 30^\circ/\text{s}$, $|\vec{v}| = 65^\circ/\text{s}$ gewählt. Dabei entsprach $|\vec{v}| = 10^\circ/\text{s} = 23 \text{ cm/s}$.

Abbildung 4.7 zeigt die Ergebnisse des Experimentes in Gestalt psychometrischer Funktionen. Für alle Stimulusgeschwindigkeiten galt, dass die JNDs für Bewegung in die Tiefe (z -Richtung) niedriger waren als für Bewegungen in x -Richtung (Mann-Whitney, $p < 0.005$, FDR korrigiert). In dem untersuchten Bereich ergaben sich Werte für den JND von 3.7° bis 5.9° . Feststellbar war außerdem der Trend einer Abhängigkeit der Diskriminationsleistung von der Geschwindigkeit. Bei geringerer Stimulusgeschwindigkeit fiel die Leistung leicht ab, was zu einem höheren JND führte. Der Unterschied war allerdings nicht signifikant (z -Richtung: ANOVA(3,36), $p = 0.15$; x -Richtung: ANOVA(3,36), $p = 0.07$). Das Ergebnis aller Verteilungen des JND ist in Abbildung 4.8 dargestellt.

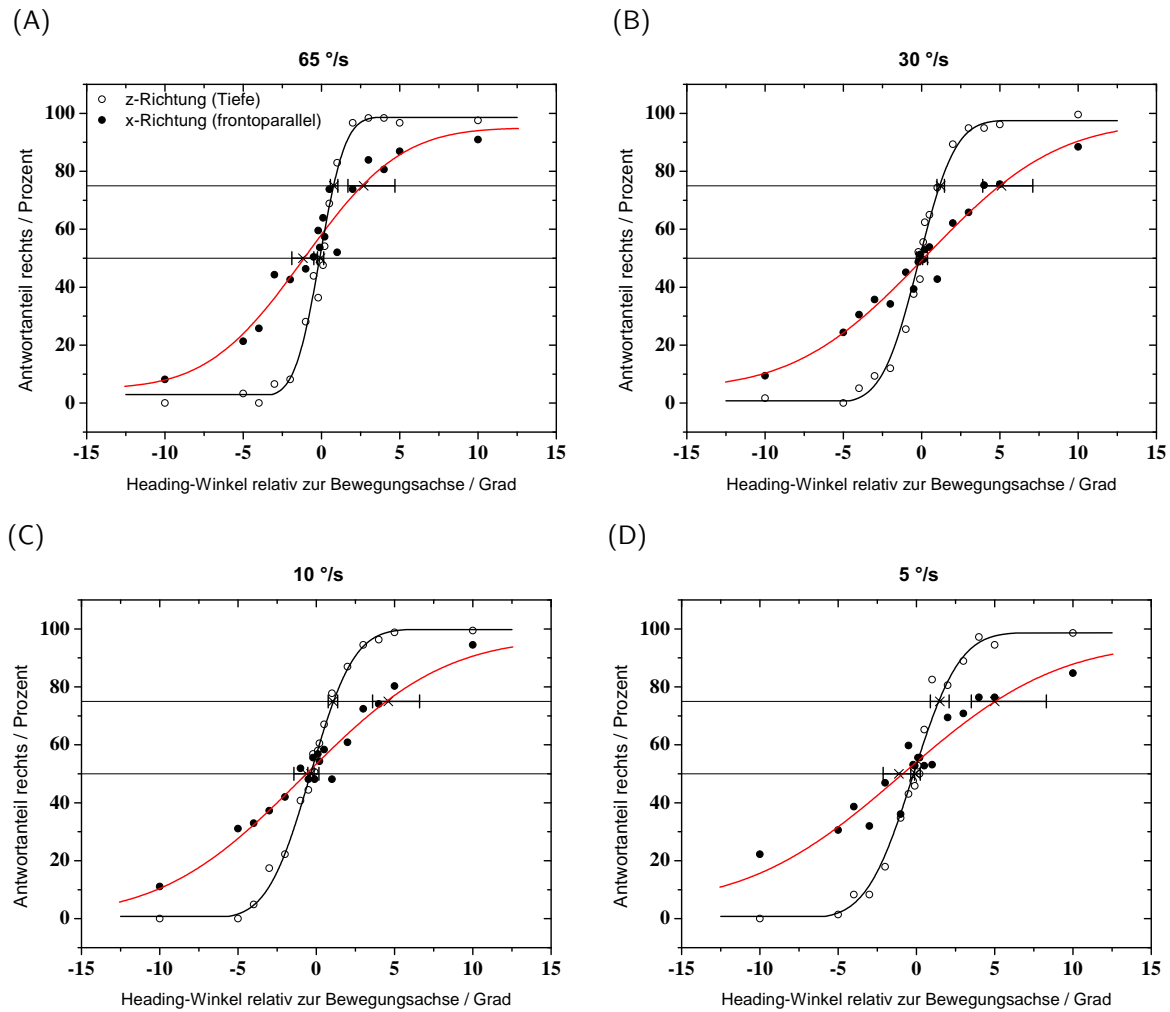


Abbildung 4.7: *Richtungsdiskrimination* während Eigenbewegung in Abhängigkeit der Präsentationsgeschwindigkeit für verschiedene Bewegungsachsen. Dargestellt ist die Antwortmöglichkeit „rechts“ gegen die relative Verschiebung der Referenzrichtung. Jeder Graph steht für verschiedene Präsentationsgeschwindigkeiten. Kreise/schwarze Linie: Initialbewegung in z-Richtung. Gefüllte Punkte/rote Linie: Initialbewegung in x-Richtung. (A) $v_1 = 65^\circ/\text{s}$, (B) $v_1 = 30^\circ/\text{s}$, (C) $v_1 = 10^\circ/\text{s}$, (D) $v_1 = 5^\circ/\text{s}$.

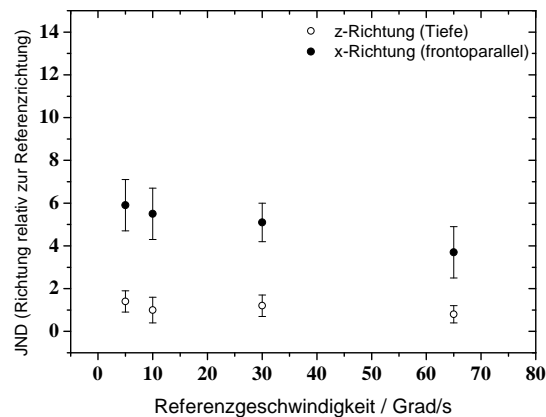


Abbildung 4.8: Richtungsdiskrimination in Abhängigkeit von der Referenzgeschwindigkeit. Aufgetragen ist der JND für verschiedene Geschwindigkeiten. Der Fehlerbalken entspricht dem Standardfehler für $n_{VP}=10$. Offene Kreise: z-Richtung, gefüllte Punkte: x-Richtung.

4.4 Experiment 2.2 Geschwindigkeitsdiskrimination

Das Punktemuster bewegte sich zufällig in z-Richtung oder in x-Richtung mit einer bestimmten Geschwindigkeit $|\vec{v}_1|$ (Referenzgeschwindigkeit). Nach einer Pause von 500 ms bewegte sich das Punktemuster mit der Geschwindigkeit $|\vec{v}_2|$ in die gleiche Richtung weiter (Testgeschwindigkeit). Die schematische Bewegungstrajektorie lässt sich Abbildung 4.4 entnehmen.

Verschiedene Geschwindigkeitsparameter $|\vec{v}_2|$ wurden nach der Methode der konstanten Stimuli dargeboten ($v_2 = v_1 \pm [50\%; 30\%; 20\%; 10\%; 5\%; 4\%; 3\%; 2\%; 1\%]$). Das bedeutet, die Testgeschwindigkeit wurde im Vergleich zur Referenzgeschwindigkeit so modifiziert, dass sich das Punktemuster maximal 50% langsamer oder 50% schneller bewegte. Für jeden Geschwindigkeitsparameter wurde die Anwohnhäufigkeit gezählt. Das Ganze wurde für verschiedene Anfangsgeschwindigkeiten $|\vec{v}_1|$ durchgeführt. Die Versuchsperson musste bei diesem Versuchsteil einen Punkt in der Mitte der Präsentation fixieren, um durch Augenbewegungen hervorgerufene Effekte zu minimieren.

Die Daten sind Abbildung 4.9 zu entnehmen. Dargestellt ist die Anwohnhäufigkeit 'schneller' als Funktion der tatsächlichen Geschwindigkeitsveränderung. Jede Teilabbildung zeigt diesen Zusammenhang jeweils für verschiedene Referenzgeschwindigkeiten. Zu jeder Funktion wurden PSE und JND bestimmt, die dann den einzelnen Parametern zugeordnet und in einem Graph aufgetragen wurden. Abbildung 4.10 (A) zeigt die Verteilung der JNDs, Abbildung 4.10 (B) die der PSEs. Vermerkt ist hier nur die Populationsantwort aller Versuchspersonen ($n_{VP} = 10$).

Es zeigte sich, dass die JNDs bei einer Referenzbewegung in x-Richtung niedriger waren als bei einer Referenzbewegung in z-Richtung. Gegenläufig zur Richtungsdiskrimination war hier Diskrimination in x-Richtung genauer. Die einzelnen Konditionen unterschieden sich signifikant bei Geschwindigkeiten kleiner als $65^\circ/s$ (Mann-Whitney, $p < 0.02$ -

$p < 0.045$). Nach diesen Ergebnissen konnte ein Beobachter bei Bewegung in x-Richtung Geschwindigkeitsunterschiede bereits im Bereich von 10% bis 13% wahrnehmen, während er bei Bewegungen in z-Richtung Unterschiede erst im Bereich von 12% bis 21% wahrnahm.

Nun gab es auch einen Einfluss der Referenzgeschwindigkeit auf den JND. Dies ist ersichtlich aus den verschiedenen Teilabbildungen, die jeweils unterschiedliche Referenzgeschwindigkeiten repräsentieren. Je niedriger die Referenzgeschwindigkeit war, desto größer war der JND, d.h. desto geringer war auch die Leistung der Versuchspersonen (signifikante Unterschiede z-Richtung: ANOVA(3,36), $p < 0.03$; x-Richtung: ANOVA(3,36), $p < 0.045$).

Betrachtet man die Verteilungen der Punkte subjektiver Gleichheit, so fällt auf, dass wahrgenommene PSEs für Bewegung in x-Richtung alle durchweg kleiner waren als der tatsächliche Referenzwert (t-Test, Vergleich aller PSEs mit der Nulllinie, $t(18)$, $p < 0.01$ – $p < 0.025$), die Geschwindigkeit wurde überschätzt. Die PSEs für Bewegung in z-Richtung waren tendenziell größer als der tatsächliche Referenzwert (t-test für alle PSEs, $t(18)$, $p < 0.001$ – $p < 0.045$ bei $v \leq 30^\circ/\text{s}$), die Geschwindigkeit wurde unterschätzt.

Führt man jetzt das gleiche Experiment mit entgegengesetzter frontoparalleler Referenzrichtung durch, so stößt man auf die gleichen Effekte. Abbildung 4.11 verdeutlicht die Ergebnisse und stellt die psychometrischen Funktionen dar. JND und PSE sind in Abbildung 4.12 eingetragen. Im Wesentlichen sind die Ergebnisse identisch mit denen der entgegengesetzten Eigenbewegungsrichtung.

Anschließend wurde der Zusammenhang von jeweiliger Testgeschwindigkeit und korrekten Antworten näher analysiert. In Abbildung 4.13 ist der Anteil der korrekten Antworten bezüglich jeder Testgeschwindigkeit dargestellt. Die Verteilung zeigt, dass bei größeren Geschwindigkeiten weniger Fehler auftraten. Bei geringeren Geschwindigkeiten war der Fehler größer. Die Messpunkte waren zudem für größere Referenzgeschwindigkeiten weitgehend symmetrisch zur tatsächlichen Referenzgeschwindigkeit angeordnet. Wahrnehmungsergebnisse für z-Richtung und x-Richtung waren relativ zueinander verschoben.

Resümierend ist festzuhalten:

- Geschwindigkeitsdiskrimination: Die Geschwindigkeit der Eigenbewegung wurde in x-Richtung genauer wahrgenommen als in z-Richtung.
- Die Geschwindigkeit wurde bei einer Referenzbewegung in x-Richtung überschätzt und bei einer Referenzbewegung in z-Richtung tendenziell unterschätzt.

4 Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

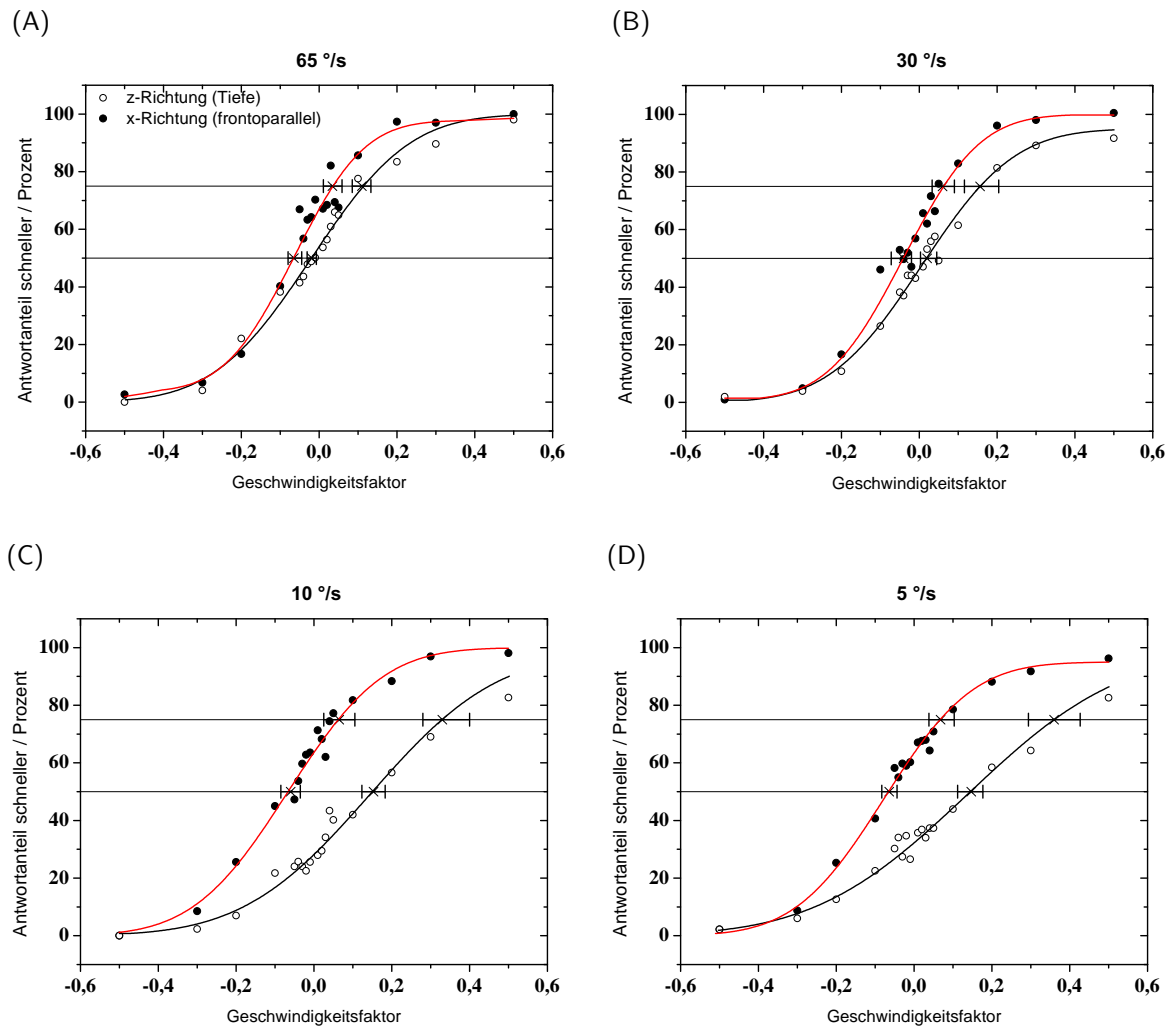


Abbildung 4.9: *Geschwindigkeitsdiskrimination* während visuell simulierter Eigenbewegung in x-Richtung (Kreise/schwarze Linie) und z-Richtung (gefüllte Punkte/rote Linie). Dargestellt ist die Antwortmöglichkeit „schneller“ gegen den tatsächlichen Geschwindigkeitsfaktor. (A) Referenzgeschwindigkeit $v_1 = 65^\circ/s$, (B) $v_1 = 30^\circ/s$, (C) $v_1 = 10^\circ/s$, (D) $v_1 = 5^\circ/s$. Die Fehlerbalken, eingezeichnet an den 50%- und 75%-Schwellen, sind 95%-Konfidenzintervalle, ermittelt mit der Bootstrap-Methode.

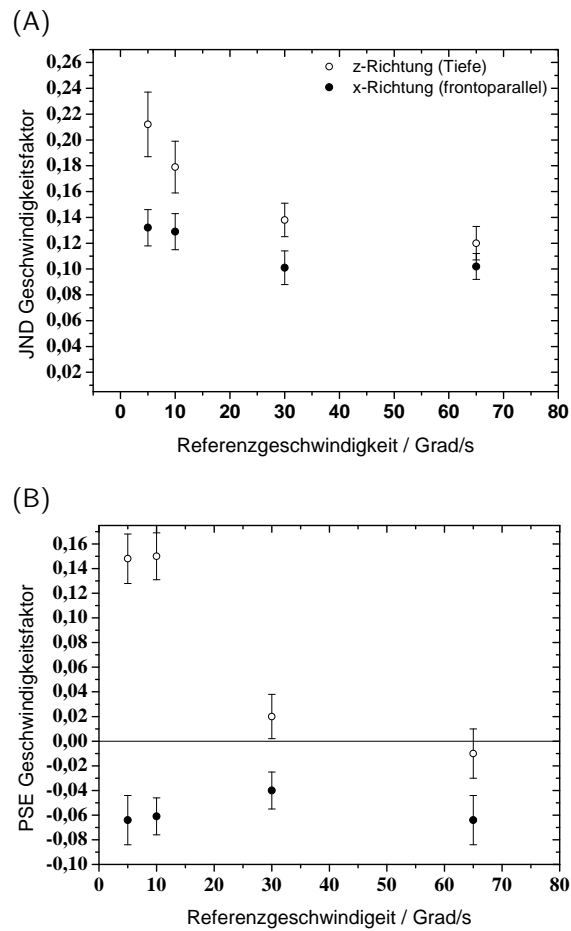


Abbildung 4.10: *Geschwindigkeitsdiskrimination.* Verteilung der (A) JNDs und (B) PSEs, geordnet nach Referenzgeschwindigkeiten v_1 . Die Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler mit $n_{VP}=10$. Offene Kreise z-Richtung, geschlossene Punkte x-Richtung.

4 Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

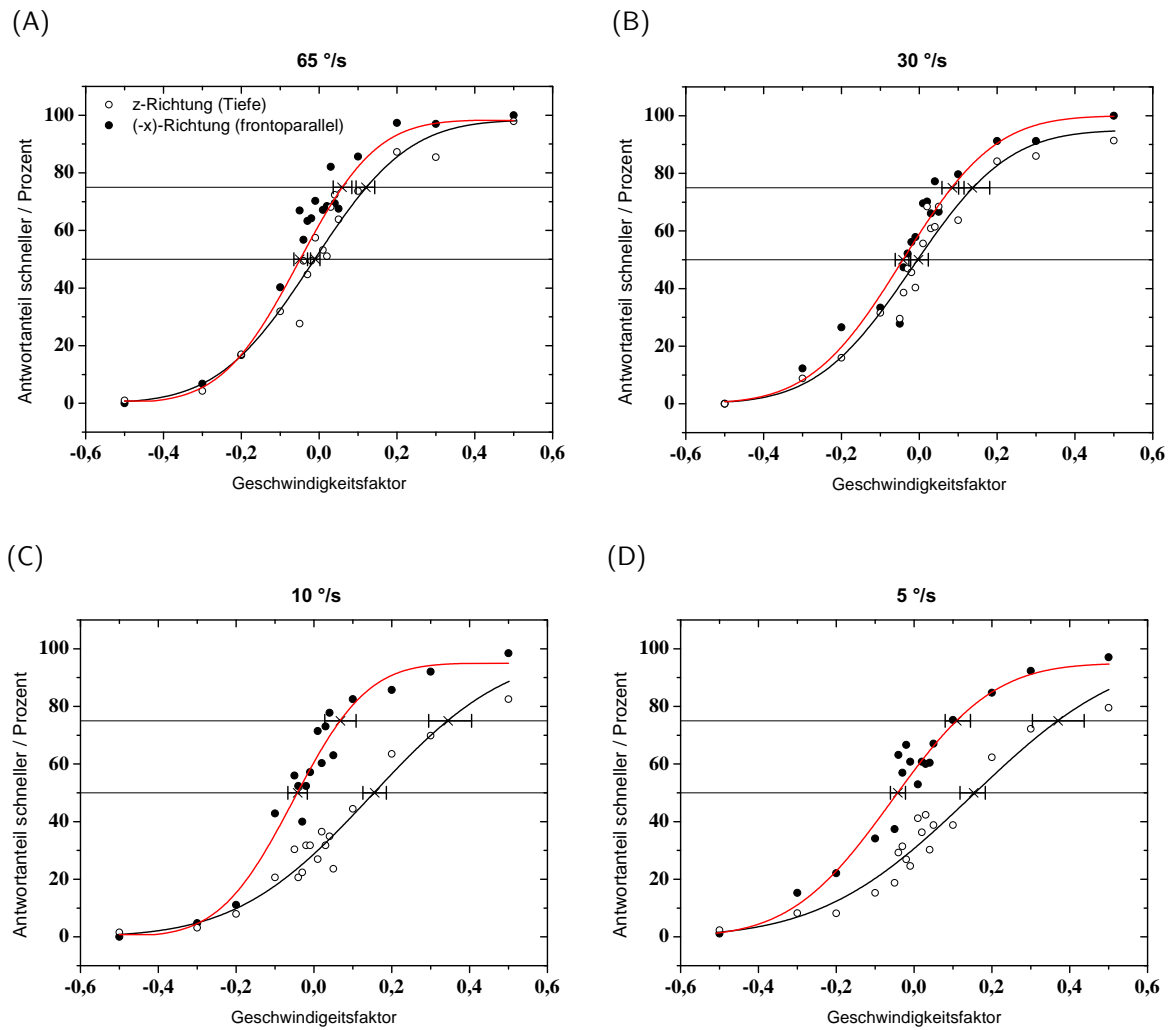


Abbildung 4.11: *Geschwindigkeitsdiskrimination* während visuell simulierter Eigenbewegung in (-x)-Richtung (Kreise/schwarze Linie) und z-Richtung (gefüllte Punkte/rote Linie). Dargestellt ist die Antwortmöglichkeit „schneller“ gegen den tatsächlichen Geschwindigkeitsfaktor. (A) Referenzgeschwindigkeit $v_1 = 65^\circ/\text{s}$, (B) $v_1 = 30^\circ/\text{s}$, (C) $v_1 = 10^\circ/\text{s}$, (D) $v_1 = 5^\circ/\text{s}$. Die Fehlerbalken sind 95%-Konfidenzintervalle, ermittelt mit der Bootstrap-Methode.

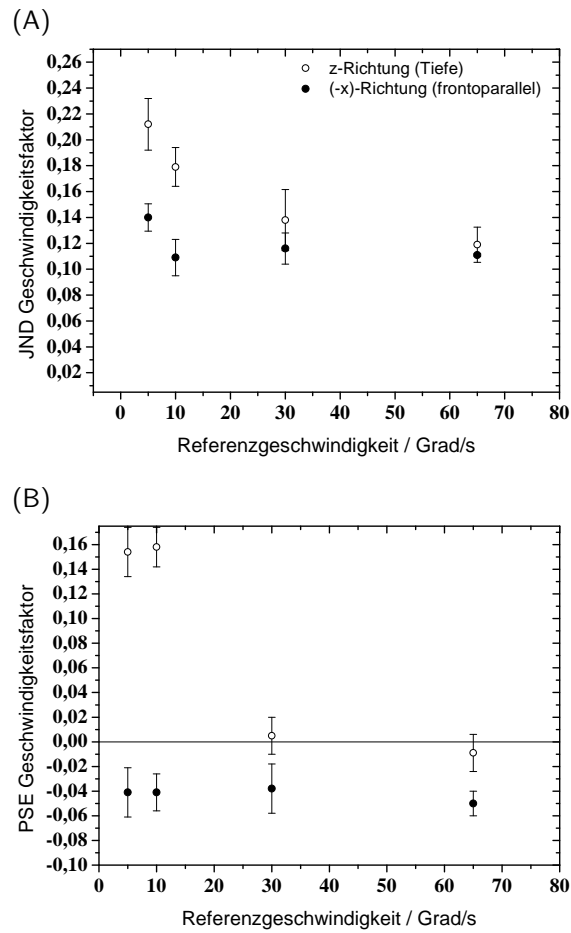


Abbildung 4.12: *Geschwindigkeitsdiskrimination.* Verteilung der (A) JNDs und (B) PSEs, geordnet nach Referenz-Geschwindigkeiten v_1 . Die Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler mit $n_{VP}=10$. Offene Kreise z-Richtung, geschlossene Punkte (-x)-Richtung.

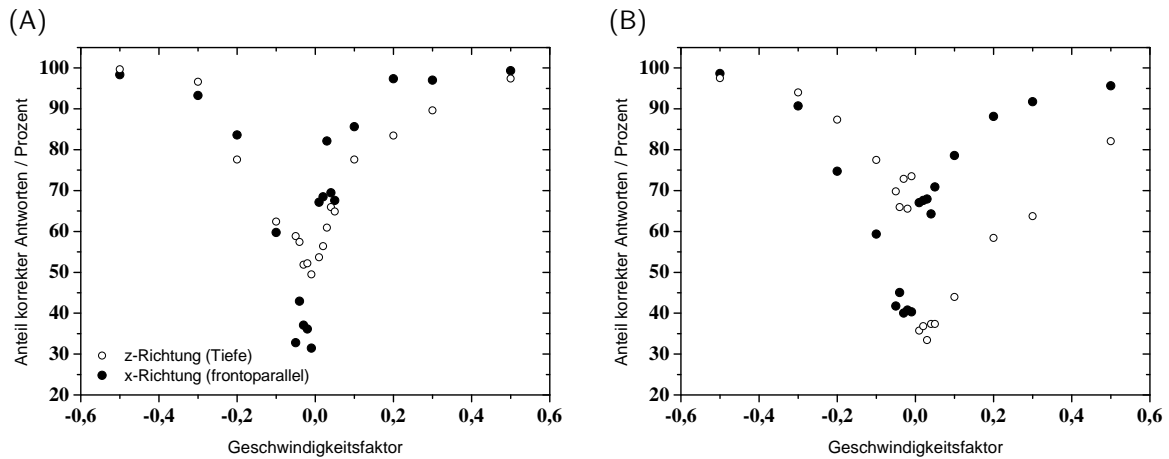


Abbildung 4.13: Prozentuale Verteilung der korrekten Antworten. (A) Große Referenzgeschwindigkeiten (30°/s, 65°/s), (B) kleine Referenzgeschwindigkeiten (5°/s, 10°/s); Offene Kreise z-Richtung, geschlossene Punkte x-Richtung.

4.4.1 Interstimulusintervall

Die Zeit zwischen Referenzstimulus und Teststimulus bezeichnet man als Interstimulusintervall (ISI). Im Experiment war das Intervall konstant bei 500 ms. Nun lieferten Messungen von Raghuram et al. (2005) Hinweise darauf, dass dieses Interstimulusintervall bei Geschwindigkeitsuntersuchungen in Wechselwirkung mit Adaptationseffekten steht. So hatten Geschwindigkeitsstimuli mit einem Interstimulusintervall, das größer war als 1000 ms, eine kleinere Wahrnehmungsschwelle, verglichen mit einem Intervall, das kleiner war.

Der Einfluss des ISI auf dieses Experiment wurde im Folgenden untersucht. Neben dem in den Hauptuntersuchungen benutzten Interstimulusintervall von 500 ms wurden noch weitere Intervalle mit den Werten 2000 ms, 1000 ms und 200 ms angewandt. Die Ergebnisse sind in Abbildung 4.14 und Abbildung 4.15 dargestellt.

Offenbar war der Einfluss des Interstimulusintervalls auf die Geschwindigkeitswahrnehmung in diesem Versuch gering. Es ergab sich lediglich, dass der PSE einer Bewegung in x-Richtung vom Interstimulusintervall abhing (ANOVA(3,36), $p < 0.02$). Bei einem größeren Intervall wurde die Geschwindigkeit der Eigenbewegung stärker unterschätzt als bei einem kleineren Intervall.

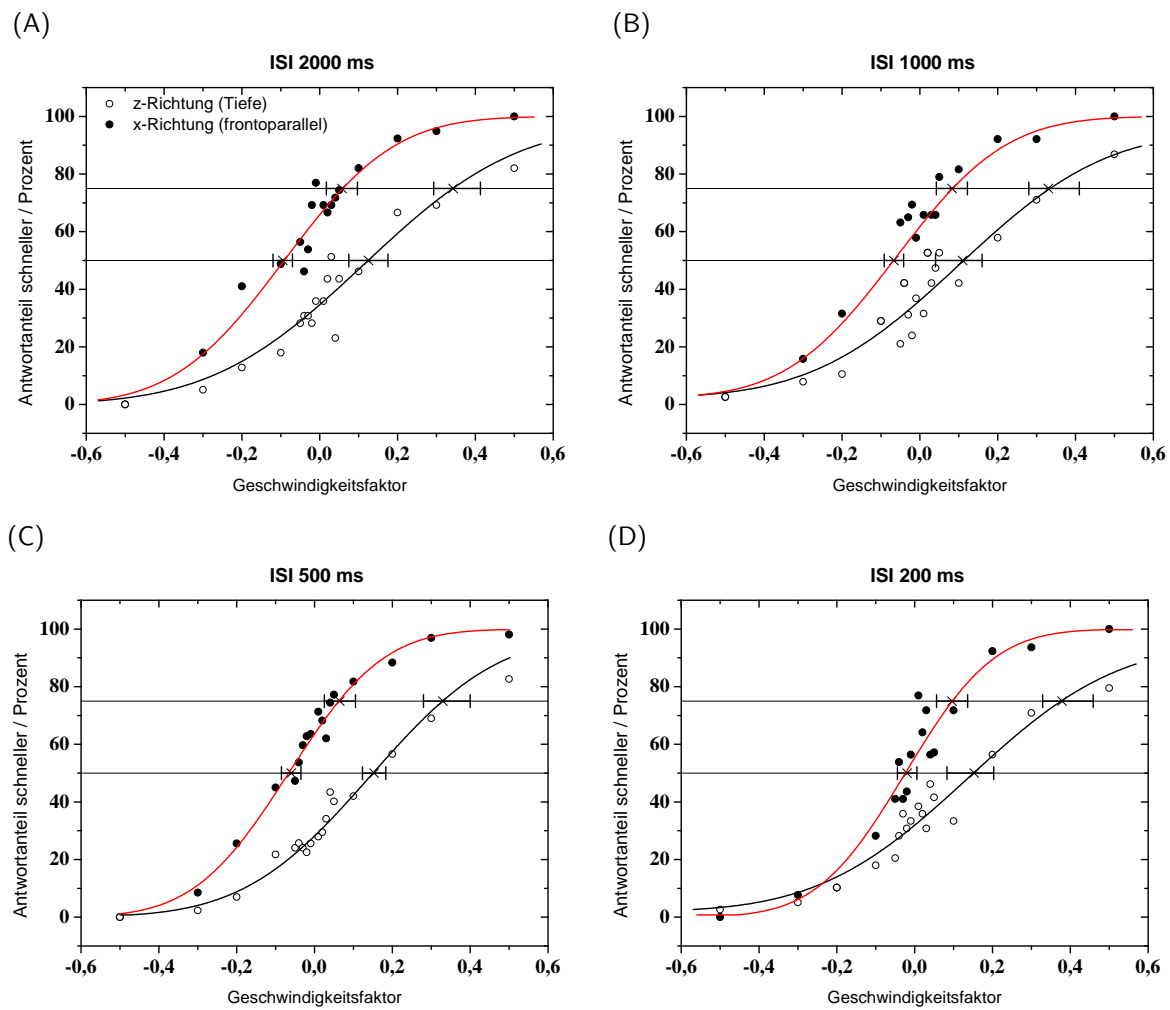


Abbildung 4.14: Interstimulusintervall. Dargestellt ist die Antwortmöglichkeit „schneller“ gegen den tatsächlichen Geschwindigkeitsfaktor. Kreise/schwarze Linie: z-Richtung. Gefüllte Punkte/rote Linie: x-Richtung (A) ISI 2000 ms, (B) ISI 1000 ms, (C) ISI 500 ms, (D) ISI 200 ms. Die Fehlerbalken sind 95%-Konfidenzintervalle, ermittelt mit der Bootstrap-Methode.

4 Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

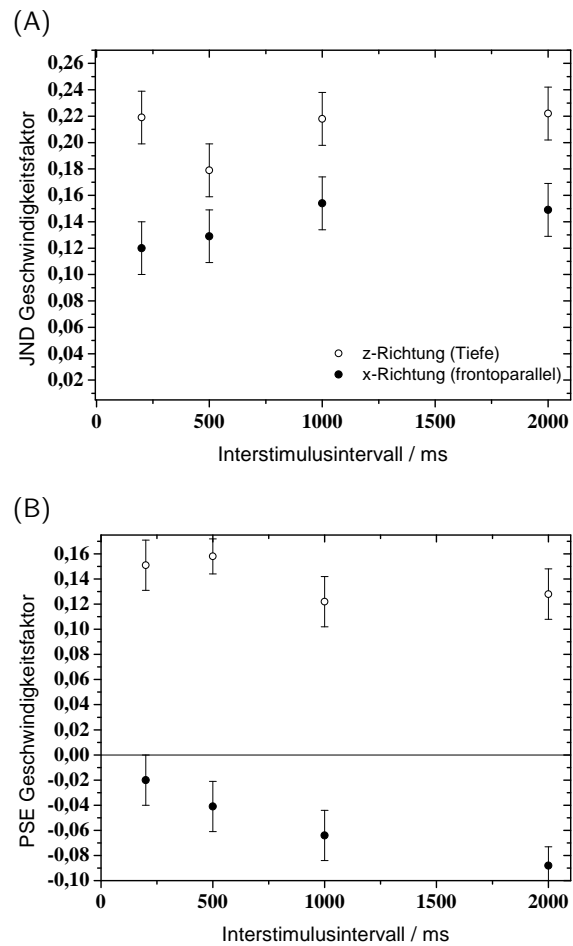


Abbildung 4.15: Effekt des Interstimulusintervalls auf die Geschwindigkeitsdiskrimination. Aufgezeigt sind (A) JNDs und (B) PSEs, geordnet nach der Länge des Interstimulusintervalls. Die Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler mit $n_{VP}=10$. Offene Kreise z-Richtung, geschlossene Punkte x-Richtung.

4.5 Experiment 2.3 Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination

Während der Experimente 2.1 und 2.2 mussten die Versuchspersonen die Fixationsbedingung einhalten. Im nun folgenden Telexperiment entfernte ich im visuellen Stimulus den Fixationspunkt, um den Versuchspersonen freie Augenbewegungen zu ermöglichen. Die Analyse dieser Augenbewegungen sollte Hinweise auf Verarbeitungsstrategien beim Lösen der Verhaltensaufgabe geben.

4.5.1 Freie Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung

Bewegung eines Beobachters durch eine Umgebung erzeugt ein retinales Flussfeld (siehe Kapitel 1.10). Schon frühe Untersuchungen konnten zeigen, dass großflächige visuelle Bewegungen reflexive Augenbewegungen auslösen (Purkinje 1825 [Siehe: Carpenter (1988), S. 40]), die der Bildstabilisierung auf der Retina dienen. Solche Augenbewegungen können der vestibulo-okulare Reflex (VOR) oder der optokinetische Nystagmus (OKN) sein (Bremmer et al. 2010; Lappe et al. 1998; Lappe u. Hoffmann 2000). Auch Vergenzbewegungen und Folgebewegungen können auftreten. Zudem zeigt es sich, dass auch stereoskopische Hinweisreize, wie Disparität und Bewegungsparallaxe, mit dem okularen Folgereflex (OFR), einer frühen Komponente des OKN, in Verbindung stehen (Angelaki u. Hess 2005). Hieran wird deutlich, dass der optische Fluss nicht nur bei der Wahrnehmung von Eigenbewegung eine Rolle spielt, er ist vielmehr auch an der visuellen Stabilität und an der Generierung von Augenbewegungen beteiligt. Die Komplexität dieses Sachverhaltes zeigt sich darin, dass Augenbewegungen die visuelle Bewegungsinformation überlagern (vgl. Kapitel 4) und damit dem retinalen Bild eine zusätzliche Rotationskomponente hinzufügen. Im folgenden Telexperiment sind die Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung bei (i) frontoparallelem und (ii) translatorischem, radial expandierendem Punktemuster analysiert worden. Dabei mussten die Versuchspersonen eine Richtungsdiskriminations- und eine Geschwindigkeitsdiskriminations-Aufgabe durchführen.

4.5.2 Überblick Experiment 2.3

Zunächst werden Methoden und Analyseschritte des Experimentes beschrieben. Dann sind die Ergebnisse, getrennt nach Richtungsdiskrimination in (-x)-Richtung, Geschwindigkeitsdiskrimination in (-x)-Richtung, Richtungsdiskrimination in z-Richtung und Geschwindigkeitsdiskrimination in z-Richtung, dargestellt worden.

4.5.3 Methoden Experiment 2.3

Vier Versuchspersonen (VP5,VP6,VP10,VP11, vgl. Tabelle 2.2) wurden wie in Experiment 2.1 und 2.2 hinsichtlich Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination

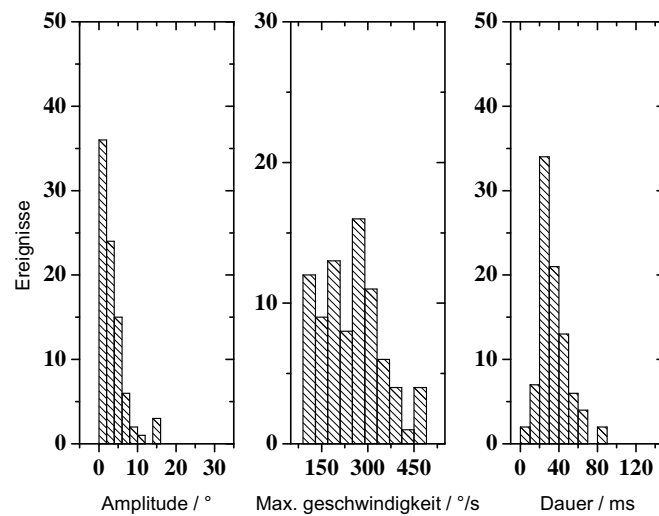


Abbildung 4.16: Häufigkeiten der Amplituden, Maximalgeschwindigkeiten und Dauern der schnellen Augenbewegungen.

getestet. Dabei wurden die Augenbewegungen aufgezeichnet und nach verschiedenen Gesichtspunkten, wie folgt, analysiert:

- Der Zeitverlauf der horizontalen (x) und vertikalen (y) Augenpositionen wurde bestimmt. Die Richtung der Augenbewegung wurde durch den Tangens zwischen x und y angegeben. Nachfolgend wurde die Geschwindigkeit der Augenbewegung durch Differentiation der Positionen innerhalb eines Zeitintervalls ermittelt.
- Die Augenbewegungen wurden in zwei Zeit-Phasen eingeteilt: Phase 1 lag im Bereich von 300-1000 ms, Phase 2 im Bereich von 1800-2500 ms. In der Auswertung wurden nur diese beiden Phasen berücksichtigt. Der Gesamtstimulus bestand aus Referenzstimulus (1-1000 ms), einer Pause (1000-1500 ms) und einem Teststimulus (1500-2500 ms).
- Innerhalb der jeweiligen Phasen wurden schnelle Augenbewegungen detektiert und deren Amplitude, Maximalgeschwindigkeit und Dauer bestimmt. Für die beiden Phasen wurde die Frequenz, d.h. die Anzahl der schnellen Augenbewegungen pro Zeitintervall, berechnet. Abbildung 4.16 zeigt ein Beispiel für die gefundenen Verteilungen der schnellen Augenbewegungen.
- Aus dem Geschwindigkeitsverlauf wurden die schnellen Augenbewegungen herausgenommen. Danach wurde die mittlere Geschwindigkeit der Augenbewegungen bestimmt und ein linearer Proportionalitätsfaktor (Gain), der Quotient aus Augengeschwindigkeit und Stimulusgeschwindigkeit, ermittelt. Zur Bestimmung der mittleren Geschwindigkeit wurde die Methode von Lappe et al. (1998) herangezogen, $g = |\vec{v}|/|\vec{u}| \cos(\alpha)$. Dabei war α der Winkel zwischen Augenbewegungsrichtung und Flussrichtung, $|\vec{v}|$ die Augengeschwindigkeit und $|\vec{u}|$ der Flussvektor.

- Die Zeit zwischen zwei schnellen Augenbewegungen wurde als langsame Phase der Augenbewegung bezeichnet. Eine Vektorfeld-Darstellung der Augenbewegungen wurde konstruiert: jede Linie zeigt Startposition, Richtung und Geschwindigkeit einer einzelnen, gemessenen, langsamen Phase.
- Der Mittelwert der Augenpositionen wurde in jeder Stimulusphase bestimmt.

4.5.4 Augenbewegungen während simulierter frontoparalleler Bewegung

4.5.4.1 Richtungsdiskrimination: Frontoparallele Bewegung

Das optische Flussfeld bewegte sich bei dieser Bedingung frontoparallel von links nach rechts. Die simulierte Eigenbewegung verlief somit in (-x)-Richtung von rechts nach links. In Abbildung 4.17 sind die horizontalen und vertikalen Augenpositionen während dieser Bewegung in Abhängigkeit der Zeit exemplarisch dargestellt. Erkennbar war eine langsame Augenbewegung, die durch schnelle Augenbewegungen unterbrochen wurde und deren horizontale Komponente sich mit zunehmender Präsentationszeit vom vertikalen Meridian wegbewegte. Die Augen bewegten sich demnach nach rechts. Als nächstes ist die vektorielle Geschwindigkeit der Augenbewegung in Abhängigkeit der Zeit verdeutlicht. Die Frequenz der schnellen Augenbewegungen betrug, gemittelt über beide Stimulusphasen, $(1.0 \pm 0.2)s^{-1}$.

Abbildung 4.18 (A) stellt die Verteilung der zweidimensionalen Augenpositionen dar. In den Histogrammen oberhalb und rechts der zentralen Abbildung ist die Häufigkeit der 1-dimensionalen (horizontalen und vertikalen) Augenpositionen dargestellt. Offensichtlich blickten die Versuchspersonen tendenziell nach rechts.

Abbildung 4.18 (B) stellt das Vektorfeld der langsamen Phase der Augenbewegungen während der frontoparallelen Bewegung dar. Jede Linie zeigt Startposition, Richtung und Geschwindigkeit einer einzelnen, gemessenen, langsamen Phase. Die gemittelte Vektorlänge betrug 8° für die 1. Phase (schwarz) und 12° für die 2. Phase (rot dargestellt).

Abbildung 4.18 (C) zeigt die mittlere horizontale Augenposition während Phase 1, und Abbildung 4.18 (D) stellt die mittlere horizontale Augenposition während Phase 2 dar. Die über alle Versuchspersonen gemittelte Augenposition betrug für die 1. Phase 13.25° , für die 2. Phase lag sie bei 24.65° . Die Versuchspersonen blickten demnach schon während der 1. Phase leicht nach rechts, während der 2. Phase verschob sich die Position um weitere 11.4° nach rechts. Die Positionen der beiden Phasen waren signifikant unterschiedlich (t-test, $t(6)=-2.58$, $p=0.04$). Die relevanten Zahlenwerte sind in den Tabellen 4.2 und 4.3 zusammengefasst.

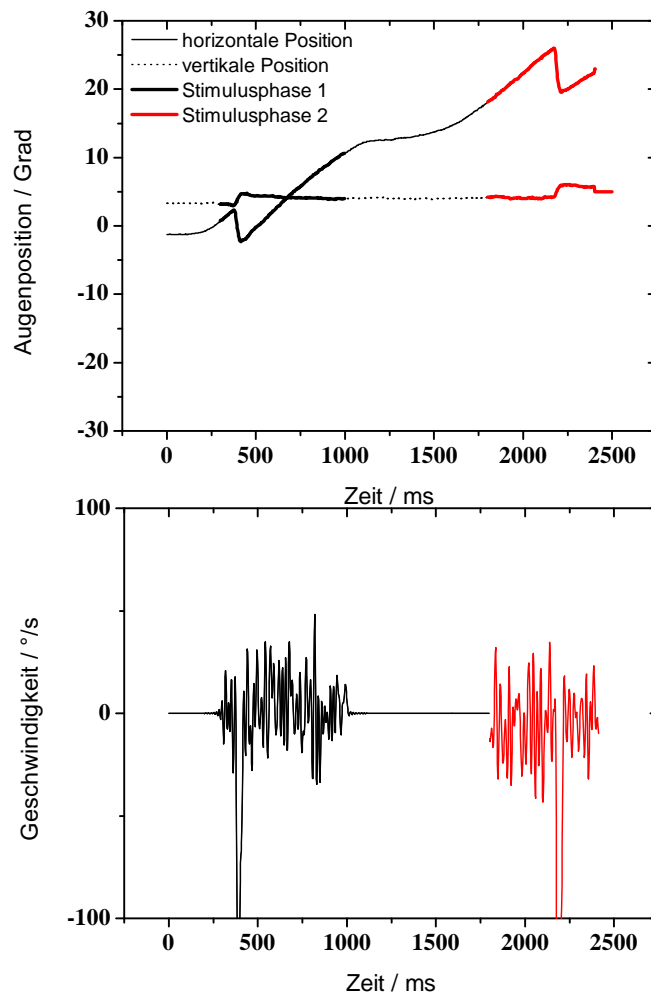


Abbildung 4.17: *Richtungsdiskrimination: frontoparallele Bewegung, (-x).* Horizontale und vertikale Augenbewegungen in Abhängigkeit von der Zeit (obere Abbildung) bei Eigenbewegung in frontoparalleler Richtung mit der Aufgabe einer Richtungsdiskrimination. Die untere Abbildung zeigt die Geschwindigkeit der Augenbewegung in x- und y-Richtung in Abhängigkeit von der Zeit. Dargestellt ist ein exemplarisches Beispiel einer Versuchsperson. Deutlich erkennbar sind zwei schnelle Augenbewegungen, deren Startzeitpunkte bei 369 ms und 2189 ms liegen.

4.5.4.2 Geschwindigkeitsdiskrimination: Frontoparallele Bewegung

Das Punktemuster bewegte sich frontoparallel mit einer vorgegebenen Geschwindigkeit. In der nachfolgenden Testbewegung änderte sich dann die Geschwindigkeit (Abbildung 4.19, Abbildung 4.20).

Die Frequenz der schnellen Augenbewegungen, gemittelt über beide Stimulusphasen, betrug $(1.05 \pm 0.2)s^{-1}$, war also vergleichbar mit den Ergebnissen aus dem letzten Abschnitt (keine signifikanten Unterschiede zur Richtungsdiskrimination in (-x)-Richtung; ANOVA, $p=0.88$). Die mittlere Vektorlänge war allerdings deutlich geringer ($|\vec{a}| = 4.8^\circ$ für die

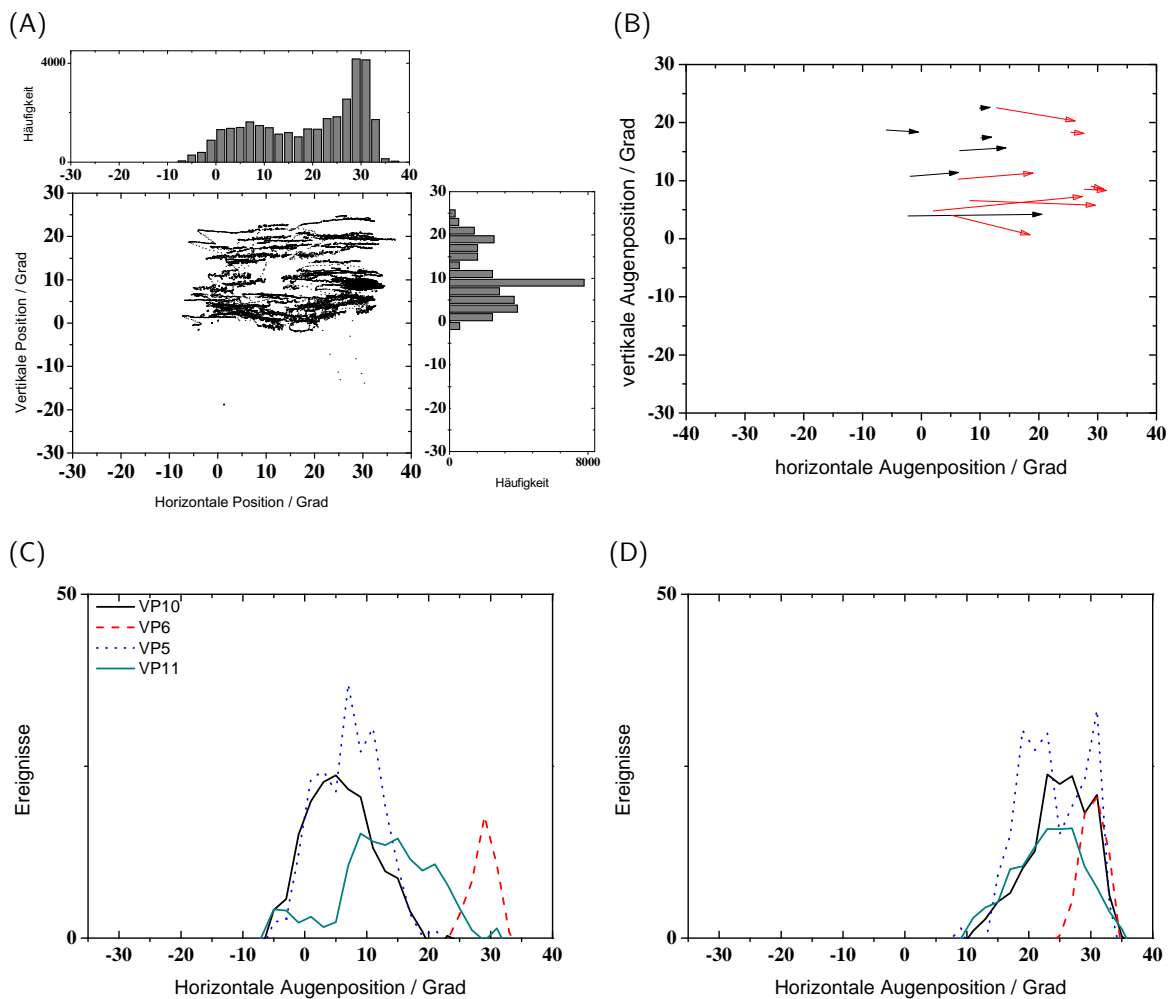


Abbildung 4.18: *Richtungsdiskrimination: frontoparallele Bewegung, (-x).* (A) Streudiagramm der horizontalen und vertikalen Augenposition. (B) Vektorfeld der langsamen Augenbewegungsphase für Stimulusphase 1 (schwarz) und Stimulusphase 2 (rot). (C) Mittlere Augenposition während Stimulusphase 1 und (D) während Stimulusphase 2. Jede Kurve in (C) und (D) repräsentiert eine Versuchsperson.

1. Phase und $|\vec{a}| = 3^\circ$ für die 2. Phase; ANOVA, $p < 0.01$). Die mittlere Augenposition betrug während der 1. Phase 1.8° und während der 2. Phase 11.2° Schwinkel. Die mittlere Augenposition verschob sich also während der 2. Phase um 9.4° . Die Positionen der beiden Phasen waren signifikant unterschiedlich (t-test, $t(6) = -2.5$, $p = 0.04$). Der Betrag der Verschiebung war demzufolge mit der Verschiebung bei Richtungsdiskrimination in (-x)-Richtung vergleichbar. Allerdings blickten die Versuchspersonen insgesamt deutlich weniger weit nach rechts.

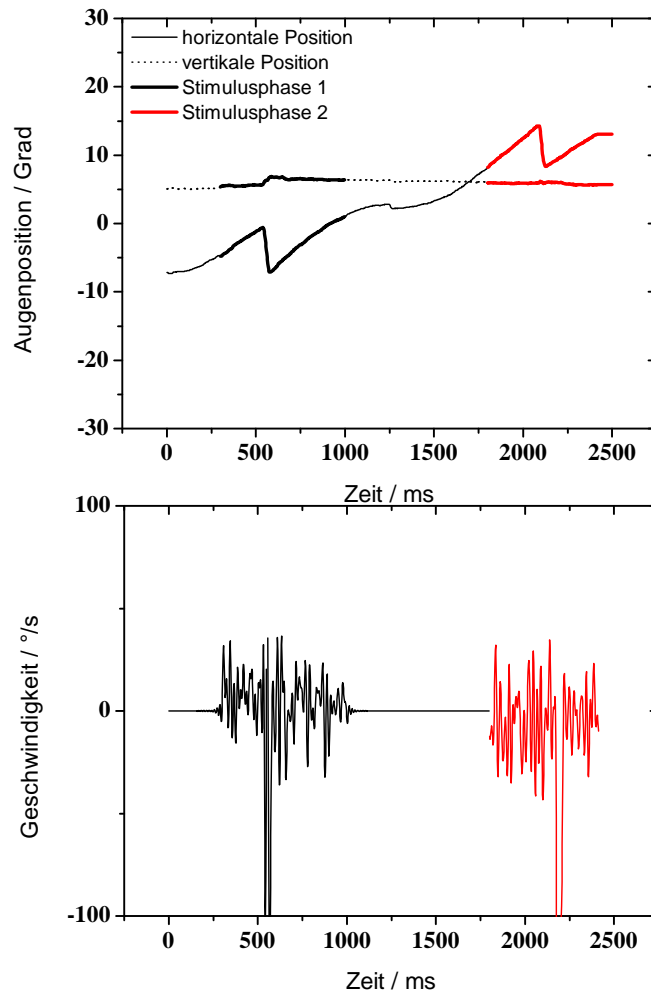


Abbildung 4.19: *Geschwindigkeitsdiskrimination: frontoparallele Bewegung, (-x).* Horizontale und vertikale Augenbewegungen in Abhängigkeit von der Zeit (obere Abbildung) bei Eigenbewegung in frontoparalleler Richtung mit der Aufgabe einer Geschwindigkeitsdiskrimination. Die untere Abbildung zeigt die Geschwindigkeit der Augenbewegung in x- und y-Richtung in Abhängigkeit von der Zeit. Dargestellt ist ein exemplarisches Beispiel einer Versuchsperson.

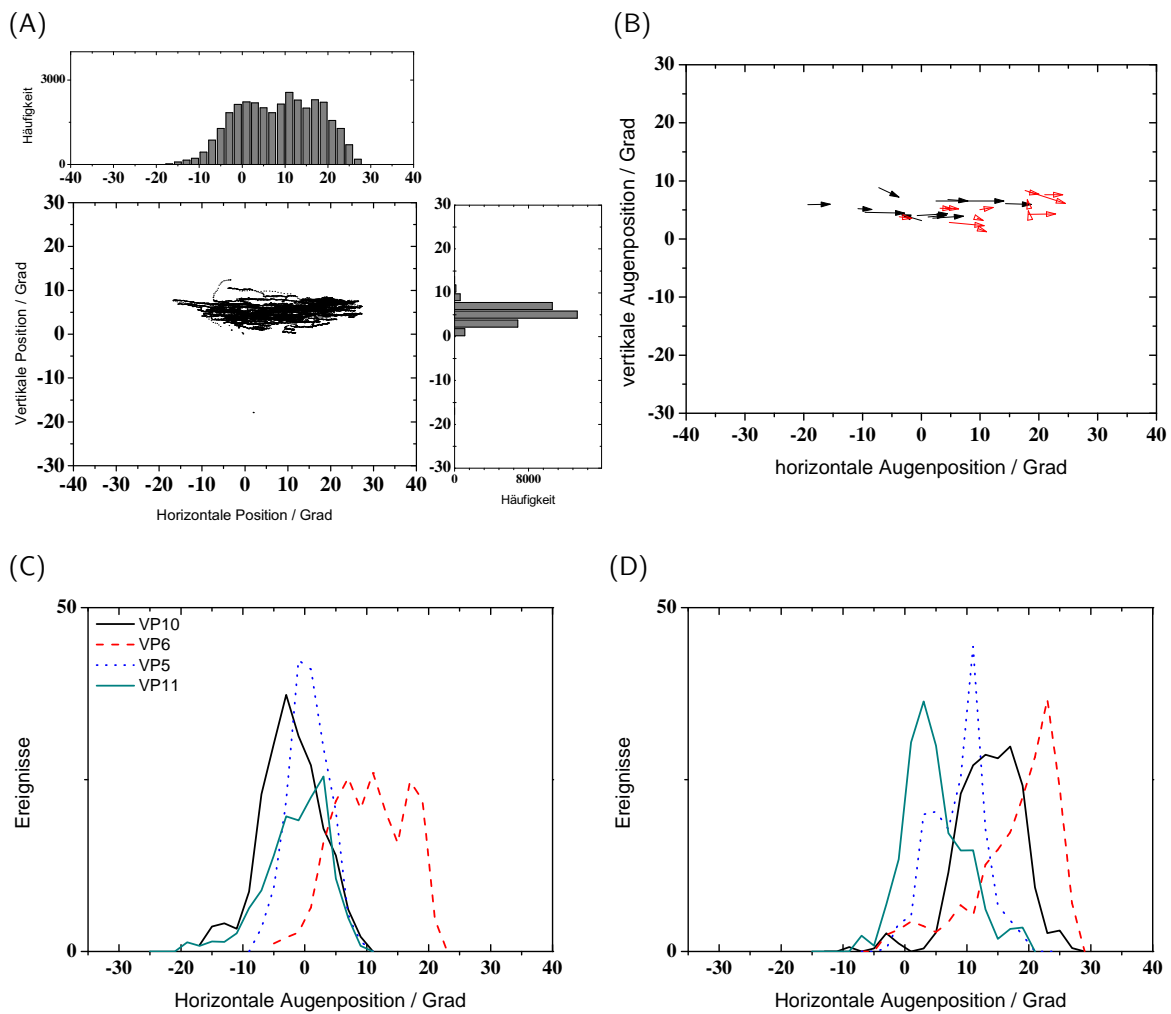


Abbildung 4.20: *Geschwindigkeitsdiskrimination: frontoparallele Bewegung, (-x).* (A) Streudiagramm der horizontalen und vertikalen Augenposition. (B) Vektorfeld der langsamen Augenbewegungsphase für Stimulusphase 1 (schwarz) und Stimulusphase 2 (rot). (C) Mittlere Augenposition während Stimulusphase 1 und (D) während Stimulusphase 2.

4.5.5 Augenbewegungen während simulierter Eigenbewegung in die Tiefe

4.5.5.1 Richtungsdiskrimination in z-Richtung

Simuliert wurde eine Eigenbewegung geradeaus nach vorn (z-Richtung). Dabei expandierte das optische Flussfeld radial in Richtung des Beobachters. Nach Referenzbewegung in Geradeausrichtung (0° Sehwinkel) änderte sich die vorgegebene Bewegungsrichtung nach rechts ($+10^\circ$ Sehwinkel) oder nach links (-10° Sehwinkel). Bei einem derartigen radialen optischen Flussfeld ist das Muster auf der Retina, d.h. der retinalen Fluss, von der Blickrichtung abhängig. Beispielsweise ist das Flussfeld bei einem Blick in Geradeausrichtung symmetrisch. Es gibt keine Bewegung auf der Fovea. Beim Blick in bestimmte Richtungen hängt die Geschwindigkeit der Punkte von der jeweiligen Richtung ab.

Die Ergebnisse der Analyse der Augenbewegungen sind in den Abbildungen 4.21 und 4.22 dargestellt. Es wurde eine Frequenz schneller Augenbewegungen von $(1.0 \pm 0.1)s^{-1}$ gefunden. Die mittlere Vektorlänge war mit $|\vec{a}| = 1^\circ$ (Phase 1) und $|\vec{a}| = 4^\circ$ (Phase 2) deutlich geringer als bei den zuvor dargestellten Resultaten für Richtungsdiskrimination in (-x)-Richtung (ANOVA, $p < 0.001$).

Die mittlere Augenposition während der Stimulusphase 1 betrug $(0.6 \pm 0.7)^\circ$ Sehwinkel. Die Versuchspersonen blickten demnach zentral in die Mitte des Bildschirms. Wenn Richtungsänderungen nach links (-10°) simuliert wurden, betrug die mittlere Augenposition -7° Sehwinkel. Bei simulierten Richtungsänderungen nach rechts ($+10^\circ$) betrug die mittlere Augenposition $+8.4^\circ$ Sehwinkel. Offensichtlich blickten die Versuchspersonen während der Test- und auch der Referenzbewegung im Mittel tendenziell in Richtung des Expansionsfokusses des optischen Flussfeldes.

4.5.5.2 Geschwindigkeitsdiskrimination in z-Richtung

Auch hier wurde eine Eigenbewegung geradeaus in die Tiefe (z-Richtung) simuliert. Der Beobachter bewegte sich während der Referenzbewegung scheinbar mit einer vorgegebenen Geschwindigkeit. In der nachfolgenden Testbewegung änderte sich die Geschwindigkeit.

Abbildungen 4.23 und 4.24 zeigen die relevanten Analyseergebnisse. Die Frequenz schneller Augenbewegungen betrug $(0.7 \pm 0.2)s^{-1}$. Es waren also geringfügig weniger schnelle Augenbewegungen zu verzeichnen als unter den vorhergehenden Versuchsbedingungen. Alle Versuchsbedingungen unterschieden sich hinsichtlich der schnellen Augenbewegungsfrequenz nicht signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-ANOVA, $p > 0.53$). Streudiagramm und Vektordarstellung der glatten Augenbewegungen ließen Strukturen erkennen, die dem optischen Flussfeld ähnlich sind.

Die gemittelten Längen der glatten Augenbewegungen betrugen $|\vec{a}| = 1.3^\circ$ (Phase 1) und $|\vec{a}| = 4^\circ$ (Phase 2). Damit unterschieden sie sich nicht signifikant von den Längen für Geschwindigkeitsdiskrimination in (-x)-Richtung (ANOVA, $p > 0.1$).

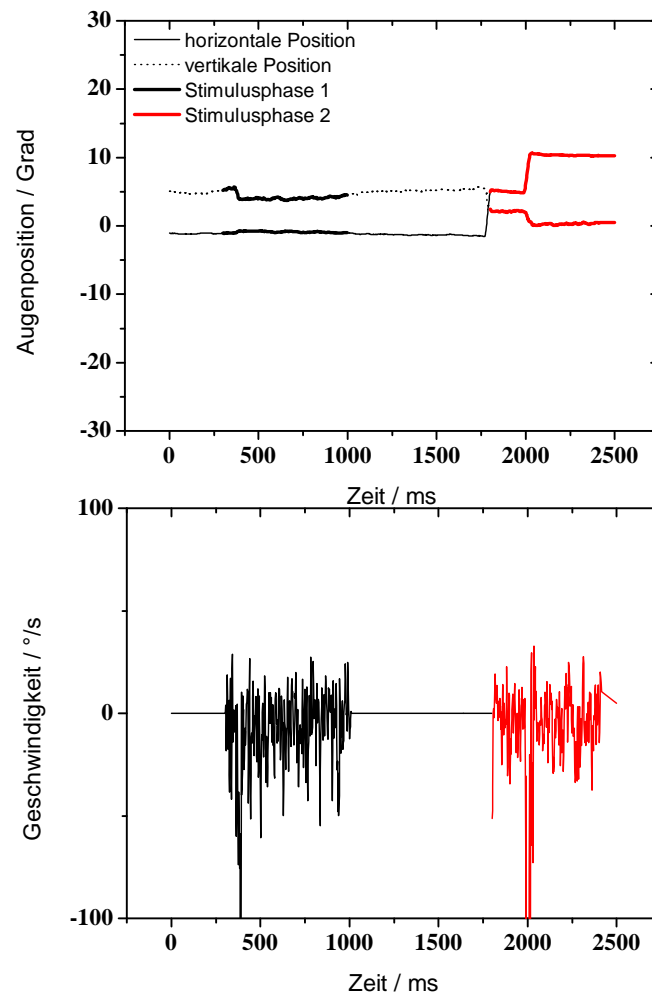


Abbildung 4.21: *Richtungsdiskrimination:* Bewegung in die Tiefe, (z). Horizontale und vertikale Augenbewegungen in Abhängigkeit von der Zeit (obere Abbildung) bei Eigenbewegung in Geradeausrichtung mit der Aufgabe einer Richtungsdiskrimination. Die untere Abbildung zeigt die Geschwindigkeit der Augenbewegung in x- und y-Richtung in Abhängigkeit von der Zeit. Dargestellt ist ein exemplarisches Beispiel einer Versuchsperson.

Die über alle Versuchspersonen gemittelten mittleren Augenpositionen betragen 0.02° für die 1. Phase und 1.32° für die 2. Phase. Die Positionen der beiden Phasen waren nicht signifikant unterschiedlich (t-test, $t(6)=0.18$, $p=0.86$).

4 Experiment 2: Richtungssensitivität und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

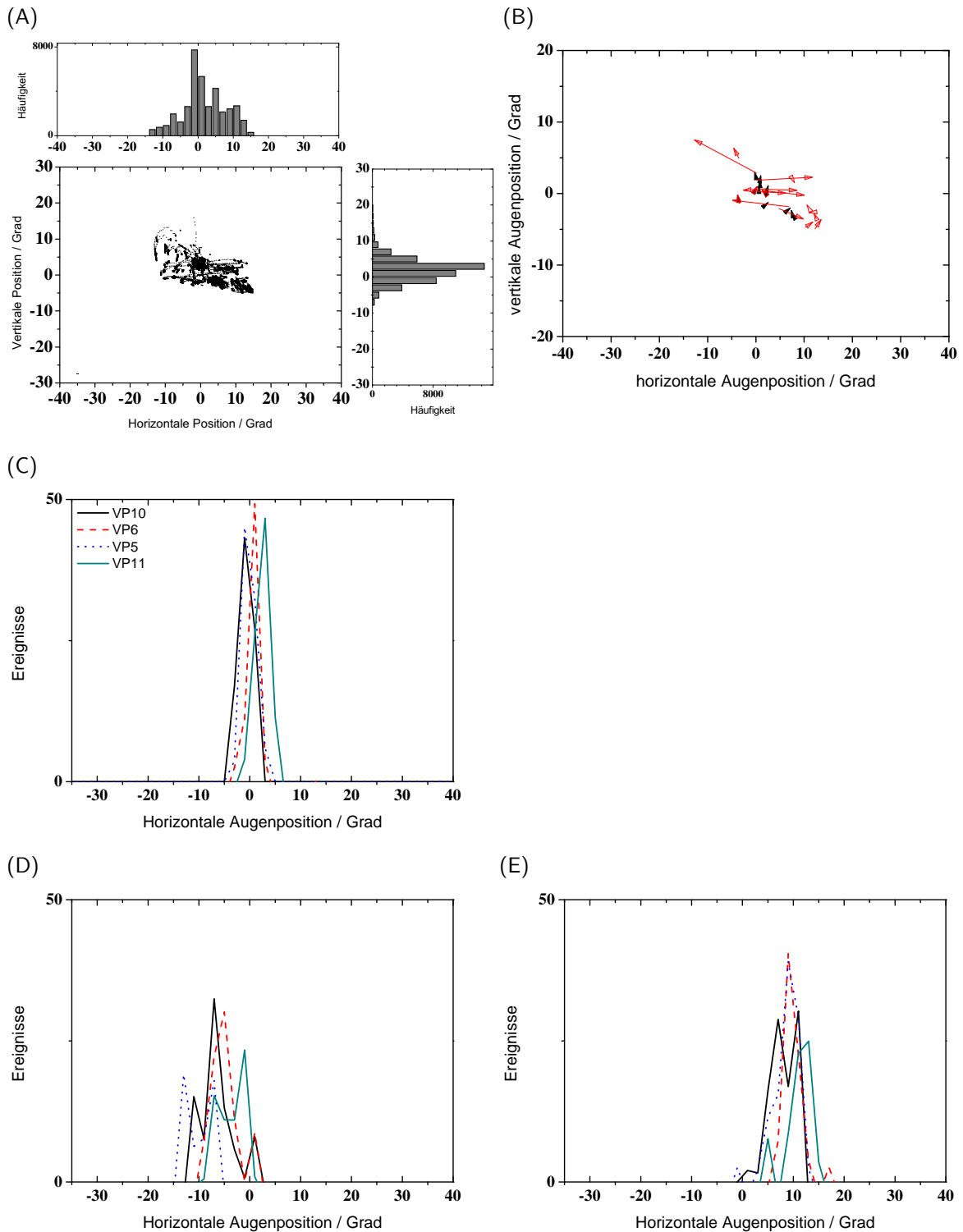


Abbildung 4.22: *Richtungsdiskrimination:* Bewegung in die Tiefe, (z). (A) Streudiagramm der horizontalen und vertikalen Augenposition. (B) Vektorfeld der langsamen Augenbewegungsphase für Stimulusphase 1 (schwarz) und Stimulusphase 2 (rot). (C) Mittlere Augenposition während Stimulusphase 1, (D) während Stimulusphase 2 für Richtungsänderungen -10° und (E) während Stimulusphase 2 für Richtungsänderungen $+10^\circ$.

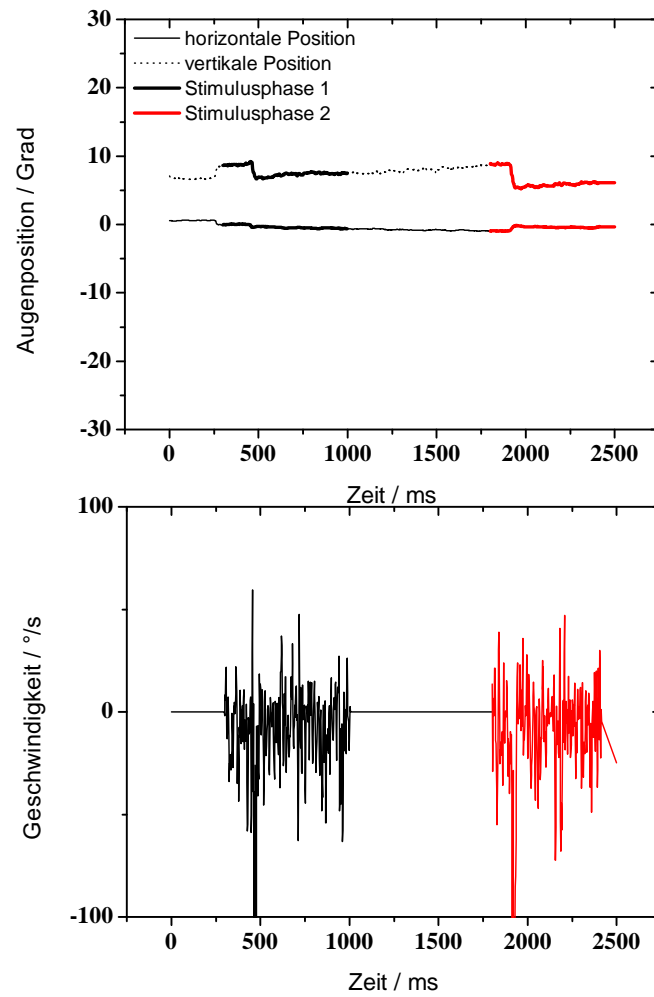


Abbildung 4.23: *Geschwindigkeitsdiskrimination: Bewegung in die Tiefe, (z).* Horizontale und vertikale Augenbewegungen in Abhängigkeit von der Zeit (obere Abbildung) bei Eigenbewegung in Geradeausrichtung mit der Aufgabe einer Richtungsdiskrimination. Die untere Abbildung zeigt die Geschwindigkeit der Augenbewegung in x- und y-Richtung in Abhängigkeit von der Zeit. Dargestellt ist ein exemplarisches Beispiel einer Versuchsperson.

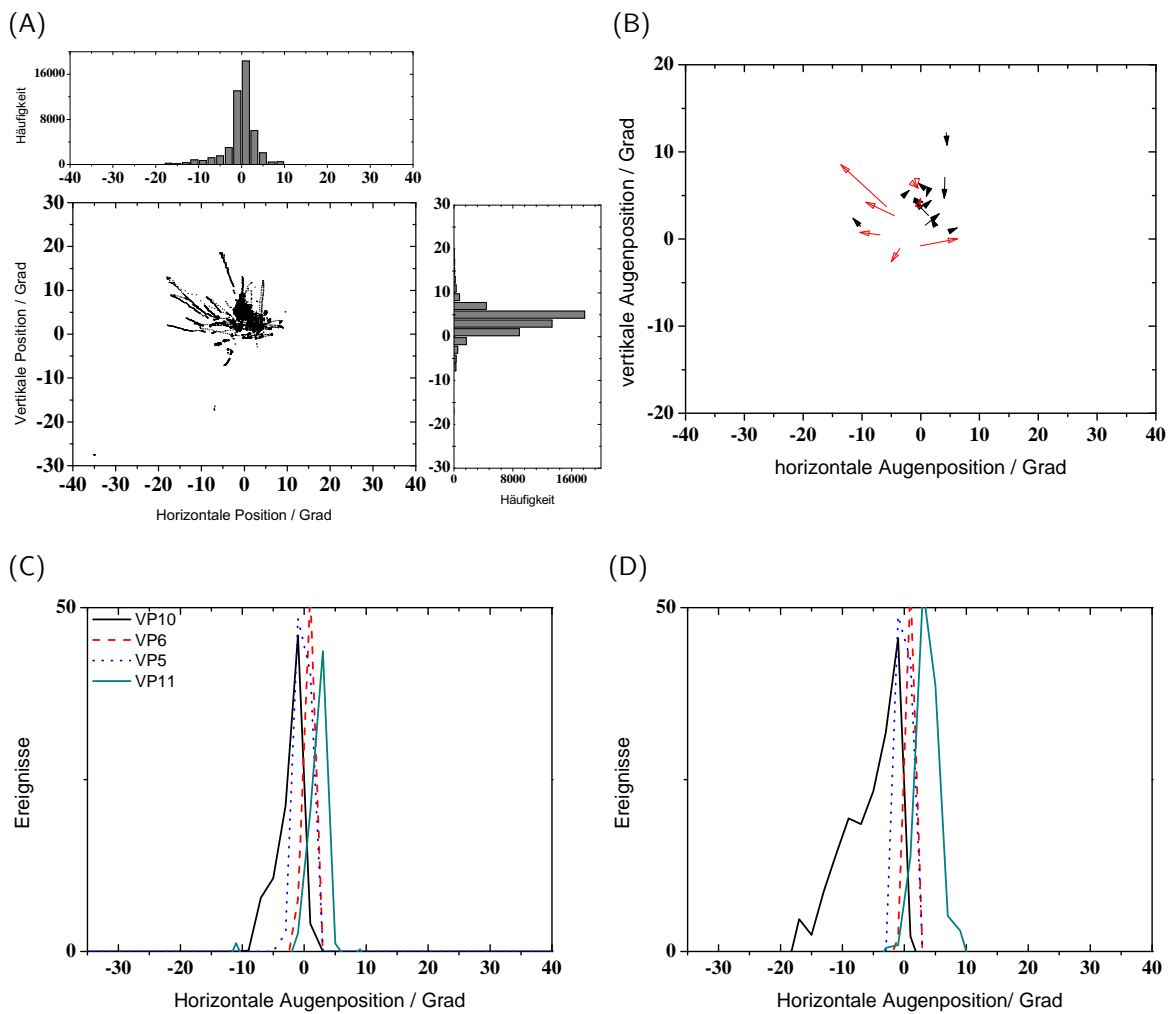


Abbildung 4.24: *Geschwindigkeitsdiskrimination: Bewegung in die Tiefe, (z).* (A) Streudiagramm der horizontalen und vertikalen Augenposition. (B) Vektorfeld der langsamen Augenbewegungsphase für Stimulusphase 1 (schwarz) und Stimulusphase 2 (rot). (C) Mittlere Augenposition während Stimulusphase 1 und (D) während Stimulusphase 2.

4.5 Experiment 2.3 Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination

		Frequenz [$\frac{1}{s}$]	Gain	Amplitude [$^{\circ}$]	vektorielle Geschwindigkeit [$\frac{^{\circ}}{s}$]	Dauer [ms]
Richtung (-x)	Gesamt	1	0.73	3.5	266	32.7
	Phase 1	1.25	0.71			
	Phase 2	0.6	0.74			
Geschwindigkeit (-x)	Gesamt	1.05	0.62	4.5	253	31.2
	Phase 1	0.9	0.64			
	Phase 2	1.2	0.6			
Richtung (z)	Gesamt	1	0.82	2.9	240	37
	Phase 1	1	0.82			
	Phase 2	1	0.82			
Geschwindigkeit (z)	Gesamt	0.7	0.83	2.5	197	24
	Phase 1	0.75	0.83			
	Phase 2	0.65	0.83			

Tabelle 4.2: Parameter für die einzelnen Stimulusphasen der schnellen Augenbewegung. Phase 1 bezeichnet den Zeitraum 300 ms -1000 ms, Phase 2 den Bereich zwischen 1800 ms - 2500 ms. "Gesamt"bezeichnet beide Stimulusphasen.

		mittlere Position [$^{\circ}$]	mittlere Vektorlänge [$^{\circ}$]
Richtung (-x)	Phase 1	13.25	8
	Phase 2	24.65 \rightarrow shift 11.4	12
Geschwindigkeit (-x)	Phase 1	1.8	4.8
	Phase 2	11.2 \rightarrow shift 9.4	3
Richtung (z)	Phase 1	0.6	1
	Phase 2	\rightarrow shift -7.0 (links) +8.5 (rechts)	4.1
Geschwindigkeit (z)	Phase 1	0.02	1.3
	Phase 2	\rightarrow shift 1.3	4

Tabelle 4.3: Mittlere Augenposition und mittlere Vektorlänge der langsamen Augenbewegungen für die jeweiligen Stimulusphasen.

4.6 Diskussion Experiment 2

In diesem Experiment wurden Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination während visuell simulierter Eigenbewegung untersucht. Als Stimuli dienten sequentiell gezeigte optische Flussfelder. Die Flussfelder wiesen Geschwindigkeitsgradienten, Bewegungsparallaxen und Größenreize der Flussvektoren auf. Richtungsänderungen ereigneten sich im Experiment nicht planar, sondern räumlich in der Tiefe. Die Resultate zeigten, dass Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination von der jeweiligen Referenzbewegungsrichtung abhingen. Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination waren folglich räumlich anisotrop. Man kann sich den Ergebnissen unter verschiedenen Gesichtspunkten nähern, was im Folgenden dargestellt ist.

4.6.1 Richtungsdiskrimination komplexer Bewegung

Es wurde gezeigt, dass die Leistung der Richtungsdiskrimination davon abhing, in welcher Richtung die Referenzbewegung stattgefunden hatte. Die kleinste wahrnehmbare Richtungsdivergenz unterschritt bei simulierter Eigenbewegung in die Tiefe (z-Richtung) die kleinste wahrnehmbare Richtungsdivergenz erstens bei frontoparalleler Eigenbewegung in x-Richtung und in (-x)-Richtung, zweitens bei Eigenbewegung in 45°-Richtung und in (-45°)-Richtung. Demnach wurde bei der Richtungsdiskrimination die Eigenbewegungsrichtung in z-Richtung besser wahrgenommen als in alle anderen experimentell untersuchten Richtungen. Die kleinste wahrnehmbare Richtungsdivergenz betrug, gemittelt über alle Bewegungsgeschwindigkeiten, 1.1° in z-Richtung und 5.05° in x-Richtung. Richtungsdiskrimination war folglich räumlich anisotrop, d.h. die Richtungsdiskrimination im Raum war ausgezeichnet.

Eine Abhängigkeit der Heading-Genauigkeit von der Exzentrizität bei komplexen optischen Flussmustern untersuchten Crowell und Banks (1993). Die Autoren fanden, dass die Heading-Diskrimination in Geradeausrichtungen präziser war als mit zunehmenden Exzentrizitäten. Allerdings wurde eine geringe Bildschirmgröße benutzt (10°), so dass der Expansionsfokus bei großen Exzentrizitäten außerhalb des visuellen Feldes lag.

Was könnten mögliche neuronale Korrelate für die Ergebnisse von Experiment 2 sein? Wie oben angegeben, gilt die Annahme, dass für eine Diskriminationsaufgabe die Gestalt der Tuningkurven der Populationsantworten von Neuronen entscheidend ist und nicht die Position der Peaks (Treue et al. 2000). Weiter zeigten Hol u. Treue (2001), dass Neuronen bestimmend für die Diskriminationsantwort sind, die 40°-60° abseits der Vorzugsrichtung liegen. Andere Studien wiesen nach, dass die maximale Diskriminationsfähigkeit für einzelne Neuronen nahe der steilsten Steigung der Tuningkurve eintritt (Gu et al. 2008; Pouget et al. 1998). Auch Regan (1985) zeigte, dass für die Bestimmung des JNDs die Steigung der Tuningkurve die relevante Eigenschaft ist.

Gu et al. (2006) fanden eine ausgeprägte Anisotropie für bevorzugte Heading-Richtungen, gemittelt über MST Neuronenpopulationen. In dieser Untersuchung reagierten Neuronen überwiegend auf Bewegungsrichtungen nach rechts oder links relativ zum Beobachter.

Auch Lappe et al. (1996) zeigten, dass die meisten Neuronen am stärksten antworteten, wenn sich die Eigenbewegungsrichtung von der Geradeausrichtung entfernte. MSTd-Neuronen besitzen eine breite, cosinusähnliche Tuningkurve bezüglich der Eigenbewegungsrichtungen. Die meisten Zellen mit bevorzugtem Tuning in lateraler Richtung haben Tuningbreiten zwischen 90° und 180° (Gu et al. 2010, Abbildung 4.25 (A)). Nun ist es außerdem so, dass Neuronen mit Vorzugsrichtung in lateraler Eigenbewegungsrichtung überrepräsentiert sind (vgl. hierzu Häufigkeitsverteilung der Vorzugsrichtungen, Abbildung 4.25 (A)).

Ich betrachte nun die Steigungen von Tuningkurven, deren Peak in lateraler Bewegungsrichtung liegt (90°) und deren Tuningbreite $90^\circ - 180^\circ$ beträgt (Abbildung 4.25 (B)). Dargestellt sind idealisierte Gausskurven. Die Steigung als Funktion der Position wurde durch die Ableitung der Funktionen ermittelt. Man erkennt, dass die Tuningkurven eine große Steigung in Geradeausrichtung haben (gestrichelte Linien). Nimmt man nun an, dass die Steigung der Tuningkurve die relevante Eigenschaft für die Richtungsdiskrimination ist, und dies auch für Bewegung in die Tiefe gilt, so würde das eine verbesserte Richtungsdiskrimination in Geradeausrichtung bewirken. Die von mir experimentell ermittelten Ergebnisse zur Leistung der Richtungsdiskrimination können folglich mit neuronalen Mechanismen erklärt werden. Für eine noch exaktere Untersuchung müsste man die kombinierte Aktivität einer großen Anzahl von Neuronen (Neuronenpopulation) und deren Populationskodierung bei Richtungsdiskrimination betrachten.

4.6.2 Geschwindigkeitsdiskrimination komplexer Bewegung

Die Diskriminationsleistung war weniger gut bei geringeren Referenzgeschwindigkeiten ($v = 5^\circ/\text{s}$) und besser bei höheren Geschwindigkeiten ($v = 60^\circ/\text{s}$). Dieses Resultat stimmte in der Tendenz mit anderen Studien überein, die den gleichen Zusammenhang für einfache Stimuli fanden (McKee 1981; De Bruyn u. Orban 1988).

In den Experimenten dieser Arbeit benötigten Versuchspersonen eine Geschwindigkeitsänderung von 10-21%, um die Referenzgeschwindigkeit von der Testgeschwindigkeit unterscheiden zu können. Diese Leistung lag etwas unterhalb der Ergebnisse, die einige bisherige Experimente zur Geschwindigkeitsdiskrimination dokumentieren. Bravo und Watamaniuk (1995) gaben an, dass die Versuchspersonen eine Geschwindigkeitsänderung von 5-6% benötigten, um eine Ziel- von einer Referenzgeschwindigkeit mit $v = 2^\circ/\text{s}$ zu trennen. Clifford et al. (1999) nannten 3-5% als relevante Parameter bei einer Geschwindigkeit von $21^\circ/\text{s}$. Für geringere Referenzgeschwindigkeiten waren 10% Änderung notwendig (McKee et al. 1986). Ahmed et al. (2005) hingegen fanden Werte im Bereich von 13-37% bei Referenzgeschwindigkeiten von $1.5-6^\circ/\text{s}$. Lakshminarayanan et al. (2005) nannten 10-13% bei $2^\circ/\text{s}$.

Eine mögliche Einschränkung meiner Versuchsergebnisse ergäbe sich aus folgender Überlegung: Die Versuchspersonen könnten die vordefinierte Präsentationsdauer des Flussfeldes nutzen, um durch Zählen der Flussvektoren, die den Fixationspunkt passieren, einen Maßstab für die zurückgelegte Distanz zu erhalten und damit dann die Geschwindigkeit

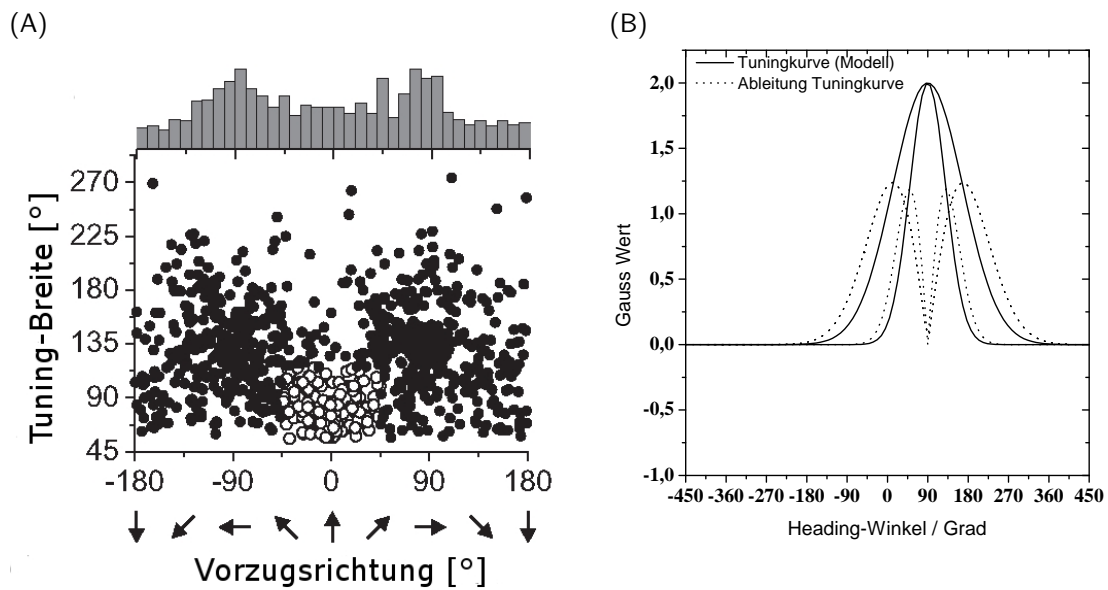


Abbildung 4.25: (A) Populationsantwort von MST-Neuronen zur Analyse der Richtungsabhängigkeit von Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung. Gezeigt ist die Tuningbreite (Halbwertsbreite) jeder Zelle als Funktion der Vorzugsrichtung. Zusätzlich sind die Häufigkeiten, mit denen die verschiedenen Vorzugsrichtungen auftreten, als Histogramm dargestellt (mod. nach Gu et al. 2010). (B) Modellhafte Tuningkurven mit Tuningbreiten von 90° und 180° (solide Linien) und die Ableitungen der Funktionen, welche die Steigung repräsentieren. Erkennbar ist, dass eine breite Tuningkurve eine höhere Steigung in Geradeausrichtung (0°) bewirkt.

abschätzen. Allerdings wäre eine solche Strategie bei höheren Geschwindigkeiten erheblich schwieriger zu realisieren als bei langsameren Geschwindigkeiten. Die Experimente zeigten aber nun gegenteilige Ergebnisse, so dass man die Annahme einer solchen Strategie vernachlässigen kann.

Die Frage nach den räumlichen Zusammenhängen der Geschwindigkeitsdiskrimination hat in dieser Arbeit neue Erkenntnisse erbracht. Es wurde gezeigt, dass die Leistung der Geschwindigkeitsdiskrimination davon abhängt, in welcher Richtung die Referenzbewegung stattgefunden hat. So genügte bei Bewegung in z-Richtung bereits eine Geschwindigkeitsänderung von 10-13%, um die Referenzgeschwindigkeit von der Testgeschwindigkeit zu unterscheiden. Bei einer Bewegung in x-Richtung hingegen waren Geschwindigkeitsänderungen von 11-21% erforderlich. Dem gegenüber fanden Bex et al. (1998) heraus, dass sich die Leistungen der Geschwindigkeitsdiskrimination bei radialen und frontoparallelen Gittermustern nicht wesentlich unterschieden. Auch Matthews und Qian (1999) fanden bei Zufallspunktemustern für eine Referenzgeschwindigkeit von $16^\circ/\text{s}$ keine Unterschiede bei der Geschwindigkeitsdiskrimination von Bewegungen auf verschiedenen Bewegungsachsen. In den Studien von Matthews und Qian wurden allerdings keine Tiefenreize, wie Bewegungsparallaxe und Größenhinweise, benutzt.

Die Ergebnisse von Experiment 2 zeigten weiterhin deutlich, dass die Geschwindigkeit bei einer Referenzbewegung in x-Richtung überschätzt und bei einer Referenzbewegung in z-Richtung tendenziell unterschätzt wird. In einer Alltagssituation würde das bedeuten, dass bei einer Eigenbewegung in Geradeausrichtung die Geschwindigkeit höher eingeschätzt wird, als sie tatsächlich ist. Diese Ergebnisse signalisieren Übereinstimmungen mit Untersuchungen von Recarte und Nunes (1996), die insbesondere bei Autofahrern eine generelle Tendenz der Überschätzung von Geschwindigkeit gefunden haben. Dem entgegen stehen Experimente von Bex et al. (1998). Die Autoren verglichen die Geschwindigkeitsdiskrimination von radial expandierenden, sinusförmigen Gittermustern mit derjenigen von frontoparallelen Gittermustern gleicher Frequenz. Mit einigen Einschränkungen wiesen radial expandierende Gitter Gemeinsamkeiten mit Bewegung in z-Richtung auf. Bewegungen des frontoparallelen Gitters waren Bewegung in x-Richtung ähnlich. Radiale Gitter wurden schneller als frontoparallele empfunden.

4.6.3 Augenbewegungen während Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination

In diesem Telexperiment habe ich die Augenbewegungen bei simulierten Eigenbewegungen in Geradeausrichtung und in frontoparalleler Richtung bei Versuchspersonen untersucht, die eine Diskriminationsaufgabe bezüglich der Richtung resp. der Geschwindigkeit der simulierten Bewegung lösen mussten.

Alle Probanden zeigten abwechselnd schnelle und langsame Augenbewegungen mit Frequenzen im Bereich von 0.65-1.25 Hz. Lappe et al. (1998) beschrieben bereits in einer umfangreichen Studie an Affen diesbezügliche Augenbewegungen bei geradeausgerichteten und radialen optischen Flussfeldern. Allerdings hatten die Affen keine Aufgabenstellung und schauten daher passiv auf den Bildschirm. Die Autoren fanden ein Muster abwechselnd schneller und langsamer Augenbewegungen mit einer Frequenz von 2 Hz.

Auffallend waren unterschiedliche Bewegungsmuster in Folge verschiedener Stimulus-Konstellationen. Bei Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination sowie Eigenbewegung nach links (in (-x)-Richtung) befand sich die mittlere Augenposition während der Stimulusphase 1 rechts vom Bildschirnmittelpunkt und verschob sich während der Stimulusphase 2 noch weiter nach rechts (um 9.4-11.4°). Dabei war die Augenposition bei Richtungsdiskrimination im Mittel weiter rechts als bei Geschwindigkeitsdiskrimination. Festzuhalten ist also, dass die mittlere Augenposition gegen die Eigenbewegungsrichtung und damit in Richtung der Punktebewegung verschoben war. Dieses Verhalten entsprach nicht der typischen sogenannten Schlagfeldverlagerung, der Verschiebung der mittleren Augenposition gegen die Stimulusrichtung (Jung u. Mittermaier 1939), wie sie beim Stiernystagmus auftritt. Für Stiernystagmus war auch die Frequenz der schnellen Phasen zu niedrig. Das lässt annehmen, dass die gefundenen Augenbewegungen keine Stiernystagmus-Bewegungen sind. Die niedrige Frequenz und die Verschiebung der Augenpositionen in Stimulusrichtung wiesen vielmehr Ähnlichkeiten mit dem Schaunystagmus auf (Ter Braak 1936).

Analyse der Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination in (z)-Richtung ergab folgende Resultate: Wenn der Expansionsfokus exzentrisch war, verschob sich die mittlere Augenposition während Stimulusphase 1 kaum ($<0.6^\circ$). Bei einer Verschiebung der horizontalen Position des Expansionsfokusses bei Richtungsdiskrimination verschob sich die mittlere Augenposition in die gleiche Richtung, allerdings in geringerem Ausmaß. Dieser Effekt konnte auch schon von Lappe et al. (1998) beobachtet werden. Eine mögliche Erklärung ist, dass die Heading-Leistung genauer ist, wenn der Expansionsfokus nahe der Fovea ist (Warren u. Kurtz 1992) und die Versuchspersonen daher die Augen in Richtung Expansionsfokus bewegen. Im Fall der Geschwindigkeitsdiskrimination, waren die mittleren Augenpositionen allerdings breit um den Expansionsfokus verteilt. Die Analyse der Richtungsdiskrimination bei Bewegung nach links zeigte, dass die Versuchspersonen nach rechts blickten.

4.7 Conclusio Experiment 2

- Richtungsdiskrimination war besser bei Geradeausbewegung in die Tiefe (z-Richtung) als bei frontoparalleler Bewegung (x-Richtung). Erklärbar war dies durch die Überrepräsentation von lateralen Eigenbewegungsvorzugsrichtungen im Areal MST.
- Geschwindigkeitsdiskrimination war besser bei frontoparalleler Bewegung (x-Richtung) als bei Bewegung in die Tiefe (z-Richtung). Für langsamere Bewegungsgeschwindigkeiten war der Effekt noch größer.
- Bei Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination während simulierter frontoparalleler Eigenbewegung nach links war die mittlere Augenposition gegen die Eigenbewegungsrichtung und damit in Richtung der Punktebewegung verschoben. Bei Richtungsdiskrimination während simulierter Eigenbewegung in die Tiefe verschob sich die mittlere Augenposition in Richtung des Expansionsfokusses. Im Fall der Geschwindigkeitsdiskrimination bei Bewegung in die Tiefe, waren die mittleren Augenpositionen breit um den Expansionsfokus verteilt.

5 Experiment 3: Zeitdilatation während simulierter visueller Eigenbewegung

Wie wird die Zeit während visueller Eigenbewegung wahrgenommen? In den vorhergehenden Experimenten wurden die räumlichen Aspekte der Eigenbewegung untersucht. Im nachfolgenden Experiment soll der Einfluss der visuellen Eigenbewegung auf die Zeitwahrnehmung oder auch ihr Anteil an der visuellen Navigation betrachtet und analysiert werden.

5.1 Einleitung

Zeitwahrnehmung hat Bedeutung für fast alle Aktionen im täglichen Leben. Eine korrekte Determination von Zeit ist eine Grundvoraussetzung für Navigation und Orientierung in der Umgebung, für die Bestimmung von Kollisionszeitpunkten und für Bewegung im Allgemeinen. Auch bei komplexen Aufgaben wie Klavierspielen und Autofahren ist Zeitwahrnehmung wichtig. Alle diese Aktionen erfordern die Bestimmung des jeweils richtigen Zeitpunktes auf einer in Millisekunden unterteilten Zeitskala.

In der Physik ist Zeit eine fundamentale Grundeinheit und auch messtechnisch eine erfassbare Größe. Als Definition der Zeit dient eine Messvorschrift. Die Zeit zwischen zwei Ereignissen am gleichen Ort wird gemessen, indem man parallel zu den Ereignissen einen physikalischen Prozess als Zeitnormal beobachtet, der nach bisherigen Erkenntnissen streng periodisch oder gleichmäßig verläuft. Die wahrgenommene Zeit ist die Erkennung einer Abfolge von Ereignissen und auch die Determination von Zeitintervallen. Dabei werden die aus der Wahrnehmung resultierenden Signale verschiedener Quellen (so etwa Bewegung des Körpers und Augensignale) in unterschiedlichen kortikalen Bereichen verarbeitet. Die Signale müssen dann gewichtet und wahrgenommenen Ereignissen zugeordnet werden. Das ist eine komplexe Aufgabe. Der Einfluss von Faktoren, wie Kausalität, Aufmerksamkeit und Augenbewegungen, fließt in aktuelle Untersuchungen mit ein.

Biologische Systeme können zeitliche Informationen in der Größenordnung von Sub-Millisekunden verarbeiten (Grothe 2003). Untersuchungen zeigen nun, dass Raum und auch Zeit im visuellen System starken Verzerrungen unterliegen können. Beispielsweise wird die wahrgenommene Zeit während schneller Augenbewegungen verzerrt (Morrone et al. 2005). Auch Bewegungswahrnehmung kann von Verzerrungen betroffen sein (Kenai u. Watanabe 2006). Im Folgenden werden zunächst Studien zu bekannten räumlichen Effekten dargestellt und im Anschluss daran zeitliche Effekte genannt.

Der Raum wird während Sakkaden verzerrt. Messbar wird das durch Fehllokalisationen von Zielen bei Sakkaden. Ein möglicher Effekt ist der perisakkadische Shift: in kompletter Dunkelheit werden Ziele, die kurz vor und nach der Sakkade eingeblendet werden, gegen Sakkadenrichtung fehllokalisiert (Cai et al. 1997; Honda 1993). Eine weitere Möglichkeit ist die perisakkadische Kompression (Ross et al. 1997): bei gleichzeitiger Anwesenheit einer visuellen Referenz werden Ziele in Sakkadenrichtung oder auch gegen Sakkadenrichtung fehllokalisiert (Honda 1993). Der Effekt ist abhängig von der relativen Position des Ziels zu Sakkadenbeginn.

Die Untersuchungen stehen im Einklang mit Studien, in denen gezeigt worden ist, dass auch die Zeit während Sakkaden verzerrt wird. Eagleman et al. (2005) quantifizierten die wahrgenommene Verzerrung der Zeit während schneller Augenbewegungen. Morrone et al. (2005) wiesen darauf hin, dass Zeit während der Startphase von Sakkaden komprimiert wird. In ihrer Studie sollten Versuchspersonen das Zeitintervall von zwei horizontalen Balken einschätzen, die zunächst während der Startphase von Sakkaden gezeigt wurden. Ein zweites Balkenpaar wurde nach der Sakkade präsentiert. Versuchspersonen schätzten die Intervalle gleich ein, wenn das Intervall des ersten Balkenpaares 100 ms und das Intervall des zweiten Balkenpaares 50 ms betrug. Die Zeit wurde demnach während Sakkaden um den Faktor zwei erhöht. Außerdem konnte die zeitliche Abfolge zweier aufeinanderfolgender perisakkadischer Stimuli invertiert werden (Morrone et al. 2005). Ein weiterer zeitlicher Effekt ist die sogenannte Chronostasis, eine Überschätzung der Dauer von Stimuli, die nach Bewegungen präsentiert werden (Yarrow et al. 2006). Im Weiteren liegt die Vermutung nahe, dass die Verzerrung von Raum und die Verzerrung von Zeit miteinander in Verbindung stehen. Hypothesen dazu liefern Binda et al. (2009).

Die neuronalen Grundlagen für die Zeitwahrnehmung sind unbekannt. Es gibt aber Überlegungen zu den neuronalen Korrelaten der Raumverzerrung (Duhamel et al. 1992; Krekelberg et al. 2003). Die beobachteten Zeitverzerrungen sind möglicherweise eine Konsequenz aus schnellen Neuordnungen (remapping) von Neuronen in verschiedenen Kortexarealen, mit der Absicht, die durch schnelle Augenbewegungen hervorgerufenen Störungen zu kompensieren (Duhamel et al. 1992; Umeno et al. 1997; Walker et al. 1995). Physiologische Experimente belegen, dass Neuronen in LIP die Zeit relativ zu einer Standardzeit repräsentieren (Leon u. Shadlen 2003).

Es gibt zwei grundsätzliche Modelle zur Zeitwahrnehmung. In sogenannten „dedizierten Modellen“ (Ivry u. Schlerf 2008) wird angenommen, dass es im Gehirn einen spezialisierten Mechanismus gibt, der die zeitliche Beziehung zwischen zwei Ereignissen repräsentiert. (Modell einer inneren Uhr bzw. eines Referenzsystems als Taktgeber). „Intrinsische Modelle“ hingegen gehen davon aus, dass es keinen spezialisierten Bereich für zeitliche Informationen gibt. Zeit ist vielmehr durch die neuronale Dynamik bestimmt (Ivry u. Schlerf 2008; Karmarkar u. Buonomano 2007). Schließlich könnte Zeitverzerrung unter Vorbehalt auch im Einklang mit der Speziellen Relativitätstheorie stehen. Ein Zeitintervall, das zwischen zwei Ereignissen ausgebreitet ist, die in einem Bezugssystem am selben Ort stattfinden, heißt Eigenzeit. In einem anderen Bezugssystem finden diese Ereignisse an verschiedenen Orten statt, dann ist das Zeitintervall zwischen den Ereignissen um

einen Faktor gedehnt (Zeitdilatation). Uhren in einem bewegten Bezugssystem laufen nach der Lorentz-Transformation langsamer. Eine andere Theorie geht von der Hypothese aus, dass die Zeitwahrnehmung auf der Anzahl der Veränderungen eines Ereignisses basiert. Nach dieser Annahme ist eine Bewegung, die einem statischen Ereignis folgt, gleichermaßen eine Veränderung, die dann auch eine Zeitverzerrung mit sich bringt. Allerdings wäre, so betrachtet, das Phänomen nicht speziell auf die Bewegung zurückzuführen, sondern könnte beispielsweise auch schon durch Veränderungen der Raumfrequenz ausgelöst worden sein (Brown 1995).

Es gibt Anzeichen dafür, dass auch Bewegungswahrnehmung von Verzerrungen betroffen ist. Zeitwahrnehmung ist nach Adaptation an einen flackernden, sich bewegenden Stimulus verzerrt (Johnston et al. 2006), gleichermaßen während der Wahrnehmung von Zeitlupenaufnahmen biologischer Bewegung (Eagleman 2004). Kenai u. Watanabe (2006) beobachteten Zeitdilatation während Translationsbewegungen von Objekten. Diese Ergebnisse sind mit der Wahrnehmung auf niederen visuellen Verarbeitungsstufen verknüpft. Nun gibt es auch Studien, die Zeitverzerrung mit Aufmerksamkeitseffekten in Verbindung bringen (Tse et al. 2004).

Zusammenfassend kann Folgendes festgehalten werden: Die genannten Studien zeigen, dass es einen Einfluss von visueller Bewegung auf Zeitwahrnehmung gibt. Es ist aber nicht bekannt, ob auch die exakte Form der Bewegung eine Rolle spielt. Hinsichtlich der ökologischen Relevanz dieser Fragestellung (z.B. zur Verhinderung von Kollisionen), wurde in dieser Arbeit die Wahrnehmung von Zeitintervallen bei Eigenbewegung mit verschiedenen Geschwindigkeitsprofilen analysiert.

5.2 Methoden Experiment 3

Die Versuchspersonen erhielten die Aufgabe, zwei Zeitintervalle miteinander zu vergleichen und deren Zeitdauer einzuschätzen. Die Zeitintervalle wurden durch zwei horizontale Balken repräsentiert, die in einer bestimmten Zeitdifferenz eingeblendet worden waren. Während des ersten Intervalls fand keine Bewegung statt, das zweite Intervall wurde während einer simulierten Eigenbewegung gezeigt. Im ersten Teil der Untersuchung handelte es sich dabei um eine Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit (Abschnitt 5.3). Nachfolgend wurde die Wahrnehmung im Falle einer beschleunigten Bewegung (Abschnitt 5.4) und einer verlangsamten Bewegung (Abschnitt 5.5) betrachtet.

Visueller Stimulus

Das Experiment benutzte Versuchsaufbau B (vgl. Kapitel 2). Der Versuchsablauf wird in Abbildung 5.1 gezeigt und anschließend im Einzelnen beschrieben. Der Stimulus war aufgeteilt in Referenz- und Teststimulus. Zunächst wurde für 3000 ms der Referenzstimulus dargeboten, der aus einem statischen Flussfeld mit der Bewegung $v = 0$ bestand. In diesem Zeitraum wurde entweder zunächst im oberen Bildschirmbereich, dann im unteren

Bildschirmbereich ein horizontaler Balken eingeblendet, getrennt durch ein bestimmtes Zeitintervall $\Delta t_1 = 200$ ms. Die Sequenz des Einblendens konnte auch in umgekehrter Reihenfolge stattfinden. Daraufhin trat eine Pause von 500 ms ein.

Anschließend folgte der Teststimulus: es wurde jetzt ein weiteres Flussfeld für 3000 ms gezeigt, das erstens statisch sein konnte ($v = 0$), das zweitens eine Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit ($v_1 = 1.3$ m/s, $v_2 = 2.6$ m/s) vermittelte, das drittens eine gleichmäßige Beschleunigung ($a_1 = 0.65$ m/s², $a_2 = 1.3$ m/s²) oder eine gleichmäßige Verlangsamung ($d_1 = 0.65$ m/s², $d_2 = 1.3$ m/s²) simulierte. Diese zweite Phase wird als Testbewegung bezeichnet. Die Testbewegung wurde dabei zufällig aus den genannten Parametern ausgewählt. Die Beschleunigung a_1 entsprach einem bequemen Sprint, während a_2 einen anstrengenden Sprint simulierte. Innerhalb der Testbewegung wurde erneut eine Balkensequenz mit einem Zeitintervall Δt_2 eingeblendet, Δt_2 variierte zwischen 100 ms und 300 ms.

Die Versuchsperson erhielt die Aufgabe, dieses zweite Testintervall mit dem ersten Intervall zu vergleichen. Dabei waren die einzelnen Zeitintervalle nach der Methode der konstanten Stimuli geordnet (siehe Kapitel 2). In einem Vorversuch wurden die relevanten Parameter mit der Staircase-Methode sondiert.

Abbildung 5.2 verdeutlicht den zeitlichen Ablauf des Experimentes durch ein t-v-Diagramm. Man kann dem Diagramm die verschiedenen Bewegungstrajektorien entnehmen, die in dem Experiment benutzt wurden. Jede Trajektorie wurde so gewählt, dass die Punkte zum Zeitpunkt des Teststimulus jeweils die gleiche Geschwindigkeit hatten. Alle Versuchsparameter kann man Tabelle 5.1 entnehmen.

Während des Experimentes wurden die Augenbewegungen der Versuchspersonen aufgezeichnet (EyeLink II, SR Research, Mississauga). Um auszuschließen, dass Augenbewegungen die Resultate unkontrolliert verändern, mussten die Versuchspersonen einen Punkt ($1^\circ \cdot 1^\circ$ Sehwinkel) in der Mitte des Bildschirms fixieren. Wich eine Versuchsperson in einem Durchgang um mehr als 2° Sehwinkel davon ab, ging das Resultat nicht in die Ergebnisse ein.

Tabelle 5.1: Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 3.

Versuchsparameter	
Versuchspersonen	n=8
Methode	Konstante Stimuli
Rohdaten	20 pro Datenpunkt und Versuchsperson; Gesamt 12800
Bildschirmgröße	70° horizontal, 55° vertikal
Zeitintervall: Referenz	$\Delta t_1 = 200$ ms
Zeitintervall: Test	$\Delta t_2 = [100; 140; 160; 180; 190; 210; 220; 240; 260; 300]$ ms
Geschwindigkeiten	$v_1 = 1.3$ m/s, $v_2 = 2.6$ m/s
Beschleunigungen	$a_1 = 0.65$ m/s ² , $a_2 = 1.3$ m/s ²
Verlangsamungen	$d_1 = 0.65$ m/s ² , $d_2 = 1.3$ m/s ²
Balkengröße	Größe: 50° horizontal, 5° vertikal
Balkenposition	jeweils 15° vom Bildschirmmittelpunkt

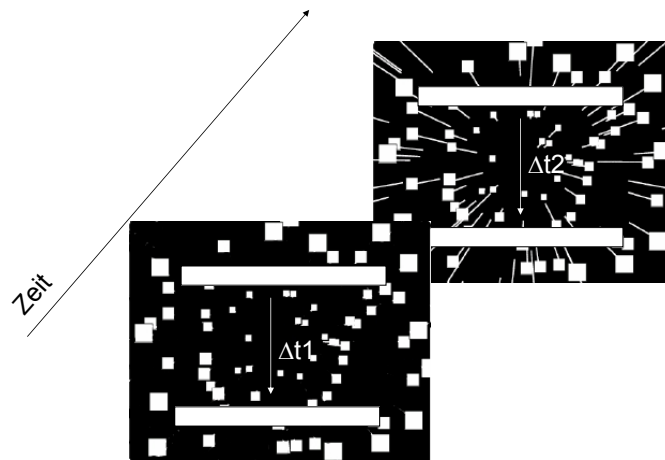


Abbildung 5.1: Schematische Darstellung des experimentellen Stimulus. Versuchspersonen mussten ein Zeitintervall Δt_1 zwischen zwei horizontalen Balken, die nacheinander während eines stationären Flussfeldes angezeigt wurden, mit dem Zeitintervall Δt_2 eines zweiten Balkenpaares vergleichen, das während einer simulierten Eigenbewegung durch eine Punktwolke dargeboten wurde.

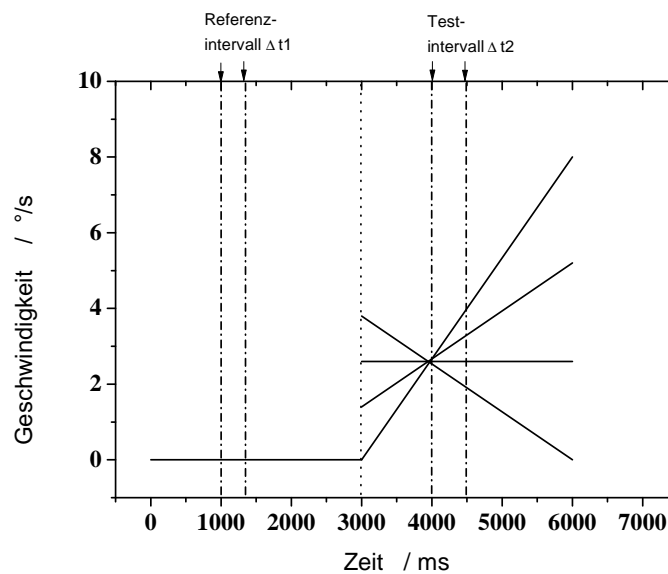


Abbildung 5.2: t-v-Diagramm des Stimulus. Gezeigt sind die Bewegungstrajektorien und der Zeitverlauf des Stimulus für verschiedene Versuchsbedingungen. Bei jedem Punkt des t-v-Diagramms ist der Betrag der Beschleunigung durch den Gradienten der Tangente an jedem Punkt der Kurve gegeben. Das Referenzintervall begann bei 1000 ms, das Testintervall bei 4000 ms. Mit Beginn des Testintervalls hatte das Flussfeld bei allen Bedingungen die gleiche Geschwindigkeit; im Bild ist das am Schnittpunkt der Bewegungstrajektorien erkennbar.

Versuchspersonen

An dem Experiment nahmen 8 Versuchspersonen ($n_{VP}=8$, Durchschnittsalter $\bar{x} = 24.25$ a, Standardfehler=0.8 a, min 21 a, max 28 a) teil. Voraussetzung für die Teilnahme war, dass alle Personen während des Stimulus ein deutliches Bewegungsgefühl hatten. Die Teilnehmer wurden dahingehend instruiert, sich auf die Bewegung einzulassen. Eine Übersicht der Teilnehmer geht aus Tabelle 2.2, Kapitel 2 hervor.

Auswertungsmethoden und Datenanalyse

Die Analyse der Rohdaten erfolgte mit ProgrammROUTINEN der Software Matlab (The Mathworks). Für jede Bedingung wurden psychometrische Funktionen bestimmt. Jedes Symbol gibt die Prozentzahl an, mit der das Zeitintervall als „länger“ wahrgenommen wurde. Die Datenpunkte wurden mit kumulativen Gaussfunktionen angepasst (durchgezogene Linien). Für den statistischen Vergleich der Funktionen wurde das Bootstrap-Verfahren (siehe Kapitel 2) herangezogen.

5.3 Resultate

5.3.1 Zeitwahrnehmung bei konstanter Geschwindigkeit

Zunächst wurde der Fall betrachtet, bei dem die Eigenbewegungsgeschwindigkeit während des Testintervalls konstant ist. Dieses Resultat wurde mit den Ergebnissen für den Fall eines statischen Flussfeldes verglichen.

Abbildung 5.3 (A) stellt alle Antworten dar. Es zeigte sich, dass Versuchspersonen bei der Bestimmung des Zeitintervalls während eines stationären Flussfeldes sehr exakt waren. Der PSE war 200.2 ms und unterschied sich nicht signifikant von dem Referenzintervall 200 ms (t-test, $t(14)$, $p>0.77$). Dagegen waren bei einer Testbewegung während konstanter Geschwindigkeiten die Punkte subjektiver Gleichheit leicht in Richtung kleinerer Zeit verschoben. Bei einer Geschwindigkeit von 1.3 m/s wurde ein Zeitintervall von 191 ms wie ein Zeitintervall von 200 ms wahrgenommen. Bei einer Geschwindigkeit von 2.6 m/s wurde ein Zeitintervall von 187 ms wie ein Zeitintervall von 200 ms wahrgenommen. Die Zeit wurde geringfügig länger wahrgenommen, als sie tatsächlich war, das Zeitintervall wurde überschätzt. Man kann folgern, dass die Testbewegung zu einer subjektiven Zeitdilatation führt. Abbildungen 5.3 (B)-(D) zeigen die Antworten für drei einzelne Versuchspersonen. Das Ergebnis trat auch bei den Einzelergebnissen der Versuchspersonen auf (z.B. Abbildung 5.3 (B)-(C)), nur bei einer Versuchsperson gab es keinen signifikanten Unterschied zwischen den beiden Bedingungen (Abbildung 5.3 (D)).

5.3.2 Zeitwahrnehmung bei beschleunigter Bewegung

Im vorhergehenden Abschnitt wurde gezeigt, dass es einen Einfluss von visuell simulierter Eigenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit auf die Wahrnehmung von Zeitintervallen gibt. Das führt zwangsläufig zu der Frage, ob Eigenbewegung mit nichtkonstanter Geschwindigkeit ebenfalls die Zeitwahrnehmung moduliert. Im Folgenden sind die Ergebnisse für den Fall einer beschleunigten Bewegung während des Testintervalls dargestellt.

Die Daten sind Abbildung 5.4 zu entnehmen. Bei einer größeren Beschleunigung, Bedingung a_2 , war der PSE deutlich in Richtung kleinerer Zeit verschoben. Ein Zeitintervall von 178.4 ms wurde als 200 ms empfunden, die Zeit wurde als länger wahrgenommen als sie tatsächlich war. Verglichen mit dem Ergebnis eines stationären Flussfeldes, entsprach dies einer Fehleinschätzung von 11%.

Bei einer geringeren Beschleunigung, Bedingung a_1 , war der PSE ebenfalls deutlich nach links verschoben. Verglichen mit dem Ergebnis eines stationären Flussfeldes, entsprach dies einer Fehleinschätzung von 9.2%.

5.3.3 Zeitwahrnehmung bei verlangsamerter Bewegung

Im vorstehenden Abschnitt wurde die Zeitwahrnehmung während beschleunigter Bewegung dargelegt. Eine beschleunigte Bewegung bewirkte eine starke Dilatation der wahrgenommenen Zeitintervalle. Als nächstes galt es, eine verlangsamte Bewegung, also ein Abbremsen (=negative Beschleunigung), zu untersuchen. Die Resultate sind in Abbildung 5.5 dargestellt. Aus den Daten ging hervor, dass der PSE sowohl für die schnelle Verlangsamung als auch für eine weniger schnelle Verlangsamung nach links in Richtung kleinerer Zeit verschoben war.

Bei einer geringen Verlangsamung $d_1 = 0.65 \text{ m/s}^2$ wurde ein Zeitintervall von 182.5 ms von den Versuchspersonen als 200 ms wahrgenommen. Bei einer rapideren Verlangsamung, $d_2 = 1.3 \text{ m/s}^2$, wurde ein Zeitintervall von 177.6 ms von den Versuchspersonen als 200 ms wahrgenommen.

Damit wurde bestätigt, dass auch bei verlangsamer Testbewegung eine Verzerrung der Zeitwahrnehmung stattgefunden hatte. Es konnte aber kein prinzipieller Unterschied zwischen einer beschleunigten und einer verlangsamten Bewegung nachgewiesen werden (t-test, $t(14)$, $p > 0.63$).

5.3.4 Zeitwahrnehmung bei inkohärenter Bewegung

Sind die beobachteten experimentellen Ergebnisse tatsächlich ausschließlich mit der Eigenbewegung in Verbindung zu bringen? Wäre es auch möglich, dass allein eine inkohärente Bewegung von Punktemustern, die keine Eigenbewegungsinformation enthält, zu einer Veränderung der Zeitwahrnehmung führt?

Kenai (2006) et al. zeigten in einer Studie, dass nicht Bewegung per se, sondern nur die Zeitfrequenz (*temporal frequency*) der entscheidende Faktor für die Zeitdilatation sein kann. Nach einer weiteren These ist allein die Anzahl der Ereignisse innerhalb eines Intervalls für die Zeitwahrnehmung bedeutsam. Intervalle, die mehr Ereignisse enthalten, werden nach diesen Überlegungen demnach grundsätzlich länger wahrgenommen als Intervalle, die weniger Ereignisse enthalten. Bewegung entspricht einer zeitabhängigen Ortsveränderung und impliziert also mehr Wahrnehmungsereignisse als eine statische Szene. Es ist mithin erforderlich, eine weitere Bedingung experimentell zu untersuchen. Im Folgenden wurde dem Beobachter ein inkohärentes optisches Flussfeld gezeigt, das keine Eigenbewegungsinformation enthielt (Kohärenz 0 %).

Abbildung 5.6 zeigt die Resultate des Experimentes: Der PSE der inkohärenten Bewegung war im Vergleich zum statischen Flussfeld zwar leicht nach links verschoben, aber nahezu identisch mit diesem (PSE 197.7). Offenbar war es so, dass ein inkohärentes optisches Flussfeld keine Zeitdilatation mit sich führte.

5.3.5 Übersicht aller Versuchsbedingungen

Abbildung 5.7 fasst die Ergebnisse zusammen: Gezeigt sind die PSEs für alle Bedingungen, gemittelt über alle Versuchspersonen ($n_{VP} = 8$). Auf der Abszisse sind die Testbedingungen aufgetragen, auf der Ordinate die prozentualen Abweichungen vom Testintervall 200 ms. Bei allen Testbedingungen mit kohärenter, visuell simulierter Eigenbewegung wurde die Zeit als länger wahrgenommen als sie tatsächlich war. Es konnte gezeigt werden, dass während Eigenbewegung die subjektive, versuchsbedingt wahrgenommene Zeit gedehnt wird (Zeitdilatation). Befand sich das Flussfeld in Ruhe, wurde die Zeit als geringfügig kürzer wahrgenommen, als sie tatsächlich war. Bei Eigenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit wurde eine kleine Dilatation $< 6.6\%$ gemessen, bei beschleunigter und verlangsamer Bewegung war die Dilatation größer (bis zu 11.2%). Das Vorzeichen der Beschleunigung beeinflusste nicht das Vorzeichen der Zeitverzerrung. Bei der Präsentation von inkohärenten Flussfeldern gab es keine Dilatation.

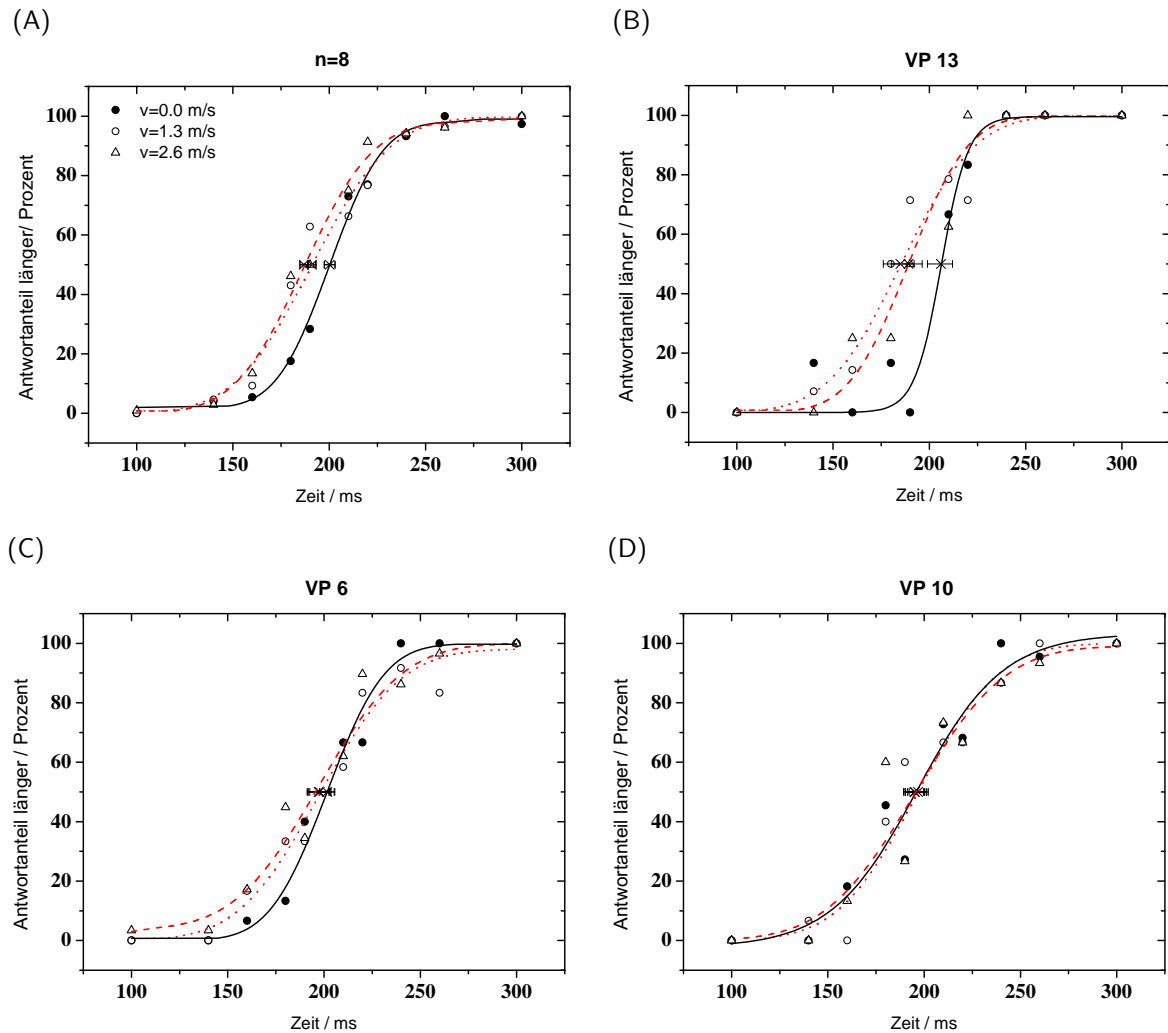


Abbildung 5.3: Einfluss der Eigenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit auf die wahrgenommene Zeit. In der Abbildung werden psychometrische Funktionen gezeigt, die Zeitwahrnehmung während eines stationären Flussfeldes $v = 0$ (ausgefüllte Punkte und durchgezogene Linie) und Zeitwahrnehmung während konstanter Geschwindigkeit vergleichen (offene Punkte und gestrichelte Linie $v_1 = 1.3$ m/s, Dreiecke und gepunktete Linie $v_2 = 2.6$ m/s). Das Zeitintervall des Referenzstimulus betrug 200 ms, der Betrag des Testintervalls wurde variiert und ist auf der x-Achse aufgetragen.

(A) gemittelt über alle Versuchspersonen, (B)-(D) einzelne Versuchspersonen. Die Fehlerbalken sind mit der Bootstrap-Methode berechnete 95%-Konfidenzintervalle.

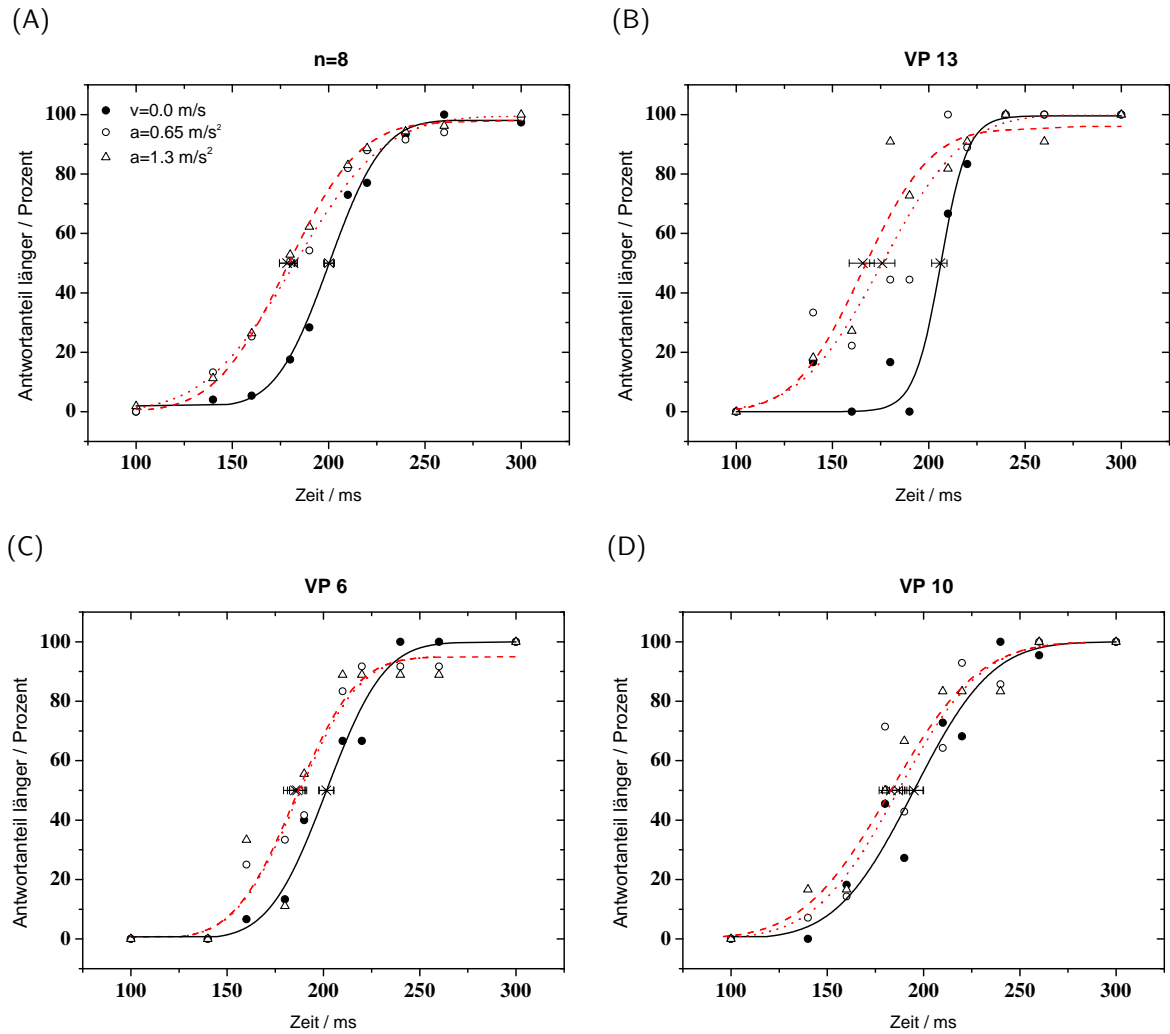


Abbildung 5.4: Einfluss der beschleunigten Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit. Ausgefüllte Punkte und durchgezogene Linie stellen wie im vorhergehenden Abschnitt die stationäre Bedingung dar ($v = 0$), $a_1 = 0.65 \text{ m/s}^2$ (offene Punkte und gestrichelte Linie), $a_2 = 1.3 \text{ m/s}^2$ (Dreiecke und gepunktete Linie). (A) gemittelt über alle Versuchspersonen, (B)-(D) einzelne Versuchspersonen. Die Fehlerbalken sind mit der Bootstrap-Methode berechnete 95%-Konfidenzintervalle.

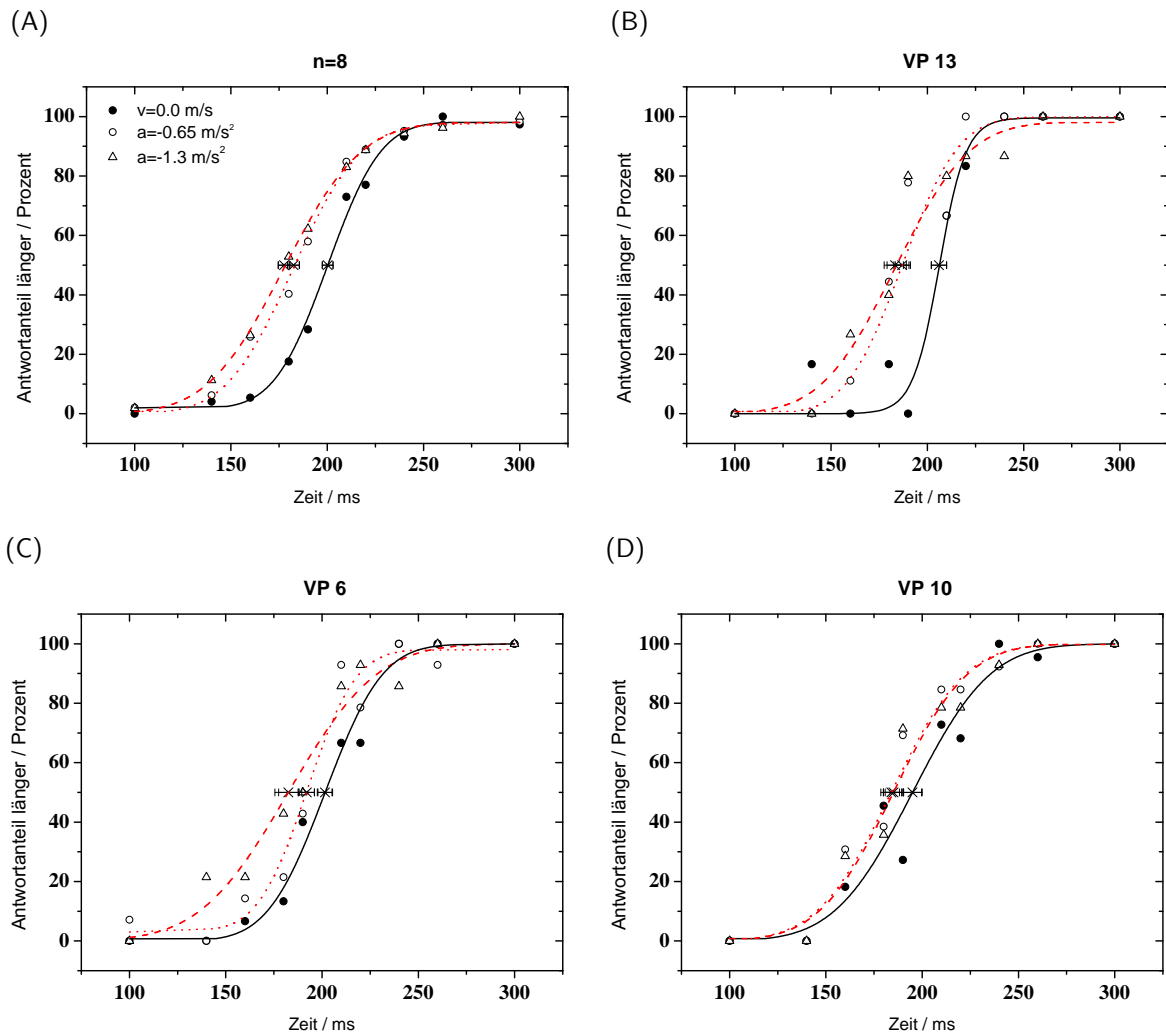


Abbildung 5.5: Einfluss der verlangsamten Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit. Ausgefüllte Punkte und durchgezogene Linie stellen wie im vorhergehenden Abschnitt die stationäre Bedingung dar ($v = 0$), $d_1 = 0.65\text{ m/s}^2$ (offene Punkte und gestrichelte Linie), $d_2 = 1.3\text{ m/s}^2$ (Dreiecke und gepunktete Linie). (A) gemittelt über alle Versuchspersonen, (B)-(D) einzelne Versuchspersonen. Die Fehlerbalken sind mit der Bootstrap-Methode berechnete 95%-Konfidenzintervalle.

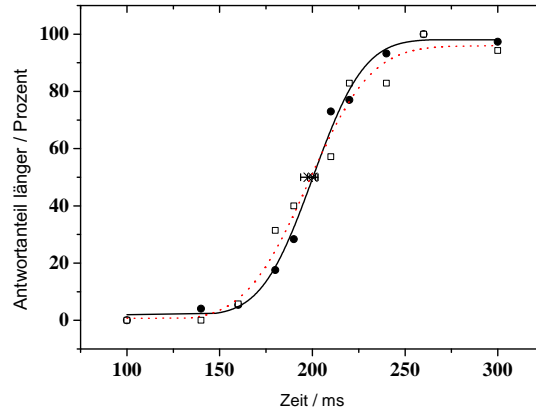


Abbildung 5.6: Einfluss inkohärenter Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit. Ausgefüllte Punkte und durchgezogene Linie stellen die stationäre Bedingung dar ($v = 0$), Quadrate und gestrichelte Linie die inkohärente Bewegung.

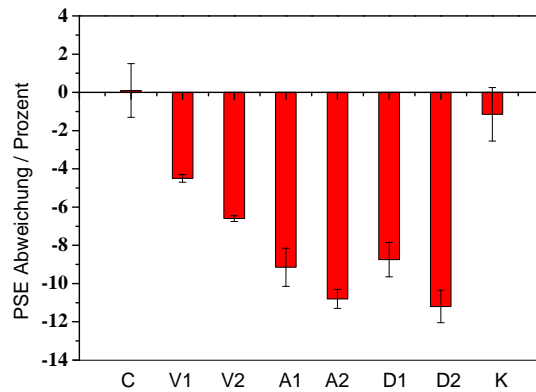


Abbildung 5.7: Zeitwahrnehmung von Eigenbewegung für die verschiedenen getesteten Bewegungstrajektorien. C: statisches Flussfeld $v = 0$, V1: konstante Geschwindigkeit $v = 1.3$ m/s, V2: konstante Geschwindigkeit $v = 2.6$ m/s, A1: Beschleunigung $a = 0.65$ m/s², A2: Beschleunigung $a = 1.3$ m/s², D1: Verlangsamung $d = 0.65$ m/s², D2: Verlangsamung $d = 1.3$ m/s², K: Inkohärentes Flussfeld. Die Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler.

5.4 Modell: Maximale Grenzgeschwindigkeit

Im Zusammenhang mit Experimenten zur Einschätzung von Zeitsequenzen treten Zustände auf, die unter den dort angegebenen Bedingungen als Dilatationen von Zeit bzw. als dilatationsähnlich zu bezeichnen wären. Der Versuch, die Problematik zu dekodieren, führt zwangsläufig zum Formalismus der Speziellen Relativitätstheorie. Es wird im Folgenden überprüft, ob die experimentellen Ergebnisse mathematisch analog zum Konzept der SRT beschrieben werden können (vgl. Greiner 1992).

Als Voraussetzung soll hierbei Folgendes gültig sein: Erstens, einem Beobachter in einem bewegten System erscheinen Zeitintervalle im ruhenden System gedehnt. Zweitens, es gibt eine maximal große, wahrnehmbare Geschwindigkeit. Diese Geschwindigkeit ist die obere Grenze, die in allen Inertialsystemen gleich ist. Der Effekt dieser Konstante wird nun durch die Definition eines Grenzwertes im oberen Bereich des Phasenraums der experimentellen Werte modellhaft hervorgerufen. Als ruhendes System resp. Laborsystem wird der ruhende Beobachter definiert. Als zweites System wird der sich bewegende Beobachter definiert. Unter diesen Bedingungen sollte dann auch ein Vergleich unter Vorbehalt möglich sein.

Grenzwerte der Geschwindigkeit

Analog zur Lichtgeschwindigkeit bzw. in modifizierter Parallelisierung wurde zunächst ein oberer Grenzwert c' definiert. Gibt es eine Maximalgeschwindigkeit, auf die Neuronen antworten können? Dazu betrachtete ich das Antwortverhalten von Neuronen auf Geschwindigkeitsreize in den Arealen MST und VIP. Duffy (2000) konnte in seinen Studien einige MST-Neuronen nachweisen, die bis zu einer Grenzgeschwindigkeit von $80^\circ/\text{s}$ reagieren. Einige Neuronen zeigten dabei ein Sättigungsverhalten. Bremmer (2010) wies VIP-Neuronen nach, die bis zu einer Grenzgeschwindigkeit von $160^\circ/\text{s}$ antworten. Im Areal PMLS der Katze wurden Neuronen entdeckt, die bis zu einer Geschwindigkeit von $300\text{-}500^\circ/\text{s}$ reagieren (Brosseau-Lachaine et al. 2001). Nach diesen physiologischen Untersuchungen scheint es kein eindeutiges Grenzwertverhalten von Neuronen zu geben, allerdings eine deutliche Tendenz zu Grenzgeschwindigkeiten im Bereich $100\text{-}500^\circ/\text{s}$. Als obere Modellgrenzwerte c' wurden daher zwei Werte angenommen: $200^\circ/\text{s}$ und $300^\circ/\text{s}$.

Vergleich Geschwindigkeit und Beschleunigung

Zunächst wurde der Verlauf von Geschwindigkeit und Beschleunigung miteinander verglichen. Für die Modell-Grenzgeschwindigkeit c' , einer Geschwindigkeit $v = 2 \text{ m/s}$ und $a = 20 \text{ m/s}^2$ (v entspricht klassisch bei $t = 0.2 \text{ s}$ einer Beschleunigung von $a = 20 \text{ m/s}^2$) wurde die jeweilige Zeitdilatation berechnet. Bewegt sich ein Beobachter mit einer Geschwindigkeit v , gilt für die Zeitdilatation:

$$t' = \frac{t}{\sqrt{1 - \frac{v^2}{c^2}}} \quad (5.1)$$

Bewegt sich ein Beobachter mit der gleichförmigen Beschleunigung a , gilt für die Zeitdilatation (vgl. z.B. Berkeley 2001, Kap. 13):

$$t' = \frac{c'}{a} \cdot \sinh\left(\frac{a \cdot t}{c'}\right) \quad (5.2)$$

Der Verlauf ist in Abbildung 5.8 dargelegt. Es zeigte sich, dass bei einer Beschleunigung die Zeitdilatation immer höher war als bei einer konstanten Geschwindigkeit. Auch bei den experimentellen Daten war es so, dass die Zeitwahrnehmung bei Beschleunigungen größere Dilatationseffekte aufwies. Die mit den Transformationen verbundenen Erwartungen sind eingetroffen. Sie zeigen sich hier in der numerischen Vergrößerung der Dilatationen.

Vergleich der Daten mit dem Modell

Für zwei angenommene Grenzggeschwindigkeiten wurde der Zusammenhang aus Stimulusgeschwindigkeit und Zeitdilatation ermittelt (Abbildung 5.8). Die experimentellen Daten lagen in der Größenordnung der erwarteten theoretischen Werte. Für eine Grenzggeschwindigkeit von $300^\circ/\text{s}$ lagen die Daten innerhalb des theoretischen Verlaufes.

Die in den Versuchen zur Einschätzung von wahrgenommenen Geschwindigkeitssequenzen ermittelten experimentellen Daten können mit einem Formalismus analog zur Speziellen Relativitätstheorie unter Zuhilfenahme einer Modellgrenzggeschwindigkeit c' beschrieben werden. Es sei hier angemerkt, dass es sich dabei aber nicht um einen physikalischen Effekt per se handelt; auch andere konzeptionelle Beschreibungen sind denkbar.

5.5 Diskussion Experiment 3

In diesem Experiment untersuchte ich die Wahrnehmung von Zeitintervallen bei visuell simulierter Eigenbewegung. Das Experiment lieferte folgende Ergebnisse: Zeitintervalle wurden während eines expandierenden optischen Flussfeldes als länger eingeschätzt, als sie tatsächlich waren. Befand sich ein Beobachter in Ruhe, dann konnte die Zeitsequenz im Rahmen der allgemeinen Erwartung von Genauigkeit gut bestimmt werden. Bewege sich ein Beobachter mit konstanter Geschwindigkeit, dann war die Zeit für ihn länger, als sie tatsächlich war; die Zeit wurde gedehnt. Bewege sich ein Beobachter mit gleichförmiger Beschleunigung, dann wurde die Zeit sehr stark gedehnt, er nahm die Zeit als deutlich länger wahr, als sie tatsächlich war. Es gab keinen Unterschied zwischen positivem oder negativem Beschleunigungsgradienten (Beschleunigen oder Abbremsen bzw. Verlangsamten). Diese Ergebnisse stimmen überein mit Studien, die sagen, dass das menschliche visuelle System Verzerrungen von Raum und Zeit unterliegt (Honda 1993; Ross et al.

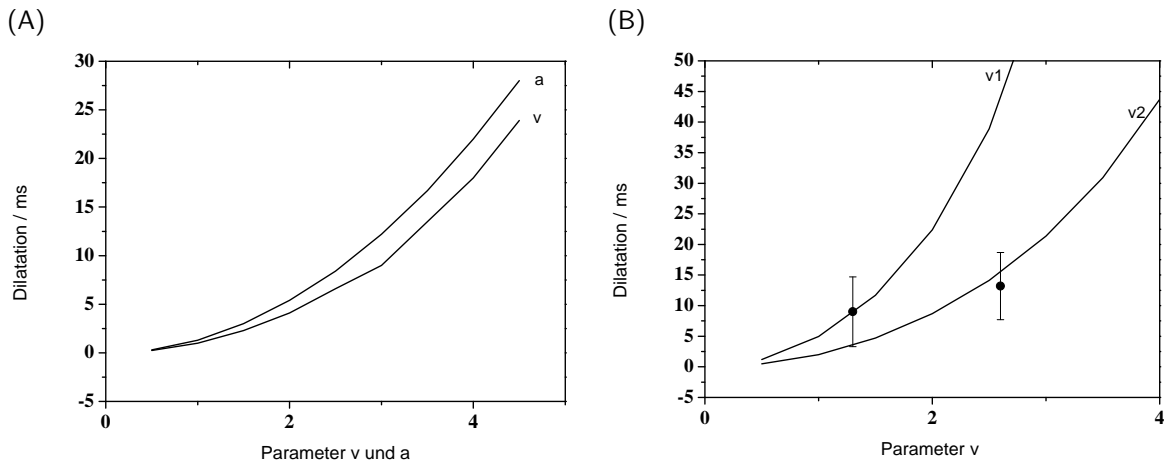


Abbildung 5.8: (A) Einfluss der Geschwindigkeit und Beschleunigung auf die Zeitdilatation für eine Modell-Grenzgeschwindigkeit c' . Für die Beschleunigung wurde die Durchschnittsgeschwindigkeit als relevanter Vergleichsparameter gewählt. (B) Theoretischer Zusammenhang von Stimulusgeschwindigkeit und Zeitdilatation für $v_2 = 300^\circ/\text{s}$ und $v_1 = 200^\circ/\text{s}$. (Linien). Eingezeichnet sind die experimentellen Werte (Punkte). Fehlerbalken sind die Standardabweichungen aller Versuchspersonen.

1997; Morrone et al. 2005). Daraus geht hervor, dass der visuell-räumliche Kontext die neuronale Repräsentation beeinflusst und dies Auswirkungen auf die Wahrnehmung hat.

Was sind mögliche Erklärungen für diese Resultate? Warum ist die Wahrnehmung von Zeitintervallen während konstanter Geschwindigkeit und Beschleunigung unterschiedlich betroffen? Im Folgenden werden mögliche Gründe und Konsequenzen der Resultate diskutiert. Brown (1995) argumentierte, dass höhere Geschwindigkeiten größere räumliche Veränderungen als geringere Geschwindigkeiten bewirken können. Unter der Voraussetzung, dass die Zeitwahrnehmung auf der Anzahl der Veränderungen eines Ereignisses basiert, würden höhere Geschwindigkeiten eine größere Zeitverzerrung bewirken. Tatsächlich konnte dies bereits in einigen Studien nachgewiesen werden (Brown 1995; Goldstone u. Lhamon 1974). In anderen Experimenten zeigte es sich, dass schnellere visuelle Stimuli geringere Zeitverzerrungen bewirken (Bonnet et al. 1965). Kenai et al. (2006) demonstrieren, dass nur die Frequenz der Bewegung der entscheidende Faktor für die Zeitdilatation sein könnte. Die hier vorgestellten Resultate sind teilweise im Einklang mit der Annahme, dass Zeitwahrnehmung auf der Anzahl der Veränderungen während eines Ereignisses basiert. Dagegen spricht, dass bei inkohärenter Bewegung keine Zeitverzerrung messbar war. Eine mögliche Erklärung für die unterschiedlichen Resultate der genannten Studien ist auf die Benutzung unterschiedlicher experimenteller Methoden zurückzuführen. In den Experimenten dieser Arbeit wurden statt absoluter Zeitmessungen relative Zeitmessungen mit kurzen Zeitintervallen durchgeführt. Außerdem wurden im Gegensatz zu den Studien von Kenai und Kollegen große optische Flussfelder als Stimulation benutzt.

Ein grundsätzliches Problem bei der Messung der Zeitintervalle könnte sein, dass die Versuchspersonen sich primär nach der zurückgelegten Distanz bei der Eigenbewegung

richten und daraus ein Zeitintervall ableiten. Eine solche Strategie wird im Experiment durch nacheinander variierte Bewegungstrajektorien eingeschränkt. Kenai et al. (2006) konnten experimentell zeigen, dass die absolute Zeitdauer für kurze Stimuli (200-800 ms) unterschätzt, während die Zeitdauer von längeren Stimuli überschätzt wird. Das kann man möglicherweise damit erklären, dass kurze Zeitintervalle bei absoluten Zeitmessungen nicht exakt bestimmbar sind.

Optische-Fluss-Stimuli regen Zellen in höheren kortikalen Arealen an, zu nennen sind hier z.B. Areal MST und Areal VIP. Da Zeitintervalle während optischer Flussfelder als länger eingeschätzt wurden, als sie tatsächlich waren, sind somit spätere Verarbeitungsstufen an zeitlicher Verarbeitung beteiligt. Als eine Konsequenz aus den experimentellen Resultaten kann festgehalten werden, dass Zeitwahrnehmung weder primär in bestimmten Verarbeitungsstufen noch in sehr frühen Verarbeitungsstufen kodiert wird. Solche Überlegungen stimmen mit Studien zu perisakkadischer Verarbeitung visueller Information in diesen Arealen überein (Krekelberg et al. 2003; Bremmer et al. 2009; Ibbotson et al. 2006; Ibbotson et al. 2008). Insbesondere die Beteiligung des Areals MST steht bei der perisakkadischen Wahrnehmung von Zeit zur Diskussion (Ibbotson et al. 2008).

Die Resultate des Experimentes liefern Hinweise darauf, dass Dilatation mit der Adaptation von Geschwindigkeitsreizen in Verbindung stehen könnte. Adaptation ist eine fundamentale Eigenschaft des visuellen Systems (Barlow u. Földiak 1989). In Kapitel 4.1.2 wurde gezeigt, dass Geschwindigkeitsreize einer Adaptation unterliegen (Krekelberg et al. 2006). Adaptation reduziert die wahrgenommene Geschwindigkeit. Nehme man nun an, dass die Geschwindigkeit reduziert wahrgenommen wurde. Eine kleinere Geschwindigkeit bewirkt dann nach $|\vec{v}| = ds/dt$ eine größere Zeit t . Die Daten weisen genau ein größeres t auf. Demzufolge kann die im Experiment beobachtete Dilatation mit einer Adaptation in Verbindung stehen. Das visuelle System befindet sich offenbar in einem Grundzustand; sensorische Neuronen adaptieren entsprechend der Umgebung, ohne ihren absoluten Referenzrahmen zu verlieren.

Eine weitere Erklärung für die beobachteten Effekte ist, dass Aufmerksamkeit die Zeit streckt. Bewegung würde nun Aufmerksamkeit bewirken und demzufolge eine Zeitdehnung bedeuten.

Die Daten legen Überlegungen bezüglich evolutionärer und ökologischer Zusammenhänge nahe. Man könnte vermuten, dass es ökologisch effektiver wäre, wenn Zeitwahrnehmung während Eigenbewegung eher unterschätzt wird. Nach rein mathematischen Berechnungen führt Zeitdilatation zu einer Überschätzung der zurückgelegten Distanz ($ds = |\vec{v}| \cdot dt$) und zu einer Fehlinterpretation von Kollisionszeitpunkten. Man könnte ebenfalls vermuten, dass eine höhere Bewegungsgeschwindigkeit die Zeitwahrnehmung begünstigt. Diese Überlegungen machen deutlich, dass Menschen unter natürlichen Bedingungen nicht nur visuelle Informationen zur Eigenbewegung heranziehen, sondern eine Kombination verschiedener Signale zur korrekten Determination führt.

Es wird explizit erwähnt, dass in diesem Experiment nicht generell von Zeitwahrnehmung gesprochen werden kann, da nur visuelle Phänomene untersucht wurden. Zeitdilatation

tritt hier ausschließlich bei visuellen Stimuli während der Schätzung von relativen Zeitintervallen auf.

5.6 Conclusio Experiment 3

Das vorliegende Experiment hatte die Untersuchung der Zeitwahrnehmung während visuell simulierter Eigenbewegung zum Inhalt. Dabei konnte gezeigt werden:

- Während simulierter Eigenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit unterlagen wahrgenommene Zeitintervalle einer Dilatation.
- Während simulierter Eigenbewegung mit beschleunigter Bewegung war die Zeitdilatation größer als bei konstanter Geschwindigkeit.
- Während eines stationären optischen Flussfeldes ($v = 0$) und während Bewegung mit 100%-inkohärentem Flussfeld war keine Zeitverzerrung messbar.

6 Zusammenfassung und Ausblick

In dieser Arbeit wurde die Dynamik der Wahrnehmung von visuell simulierter Eigenbewegung untersucht. Visuelle Navigation ist von beträchtlicher Bedeutung im täglichen Leben. Interaktion mit der Umgebung erfordert eine präzise Determination von Raum und Zeit. Während Eigenbewegung ist es notwendig, die Richtung und Geschwindigkeit der Eigenbewegung genau zu kennen. Um Kollisionen mit Hindernissen oder herannahenden Objekten zu verhindern, ist es außerdem wichtig, die Zeit bis zur Kollision zu berechnen. Die Erforschung des Phänomens kann beispielsweise dabei helfen, Autounfälle zu verhindern, realistischere Flugsimulationen zu bauen und die stetig steigende Informationsflut besser zu bewältigen.

Ich habe drei experimentelle Serien und eine Modellrechnung durchgeführt. Die Resultate sollen verstehen helfen, wie das Gehirn Informationen über Bewegung im Raum und über räumliche Zusammenhänge verarbeitet. Die wichtigsten Ergebnisse lassen sich wie folgt formulieren:

6.1 Visuelle Navigation: Dynamik der Wahrnehmung während simulierter Eigenbewegung

In dieser Arbeit wurde zunächst gezeigt, dass man Parameter der Eigenbewegungsrichtungswahrnehmung in Abhängigkeit vom Alter experimentell zugänglich machen kann, gleichermaßen den Einfluss des stereoskopischen Sehens bezüglich der Eigenbewegung, ebenso die Sensitivität von Richtungserkennung und Geschwindigkeitserkennung bei Bewegung in die Tiefe und auch die Zeitwahrnehmung während Eigenbewegung.

Dazu wurde eine experimentelle Prozedur entwickelt, die demonstriert, dass es experimentell möglich und auch praktikabel ist, Eigenbewegungswahrnehmung mit einem Virtual-Reality-System zu untersuchen. Der Aufbau bestand aus einer Videokontrolleinheit und einem Head-Mounted-Display. Zudem wurde ein Algorithmus konstruiert, mit dem man Vektorfelder dreidimensional auf einem Head-Mounted-Display darstellen kann.

Einfluss des Alters auf die Eigenbewegungswahrnehmung

Die Heading-Genauigkeit für ältere Versuchspersonen war generell weniger gut als diejenige für jüngere Versuchspersonen. Von zusätzlichen visuellen Informationen, wie eine höhere Anzahl von Flussvektoren, konnten ältere Menschen im Gegensatz zu jüngeren nicht profitieren. Die ermittelten Ergebnisse zu einer altersbezogenen Entwicklung können neben einem allgemeinen Verständnis der Eigenbewegungsmechanismen auch Zielvorgaben für eine Kompensation liefern. Es gilt durchweg, altersabhängige Faktoren

bei der Erforschung von klinischen Läsionsexperimenten zu berücksichtigen. Die experimentellen Beobachtungen konnten mit einem neuronalen Netzwerkmodell, das auf einem altersbezogenen Neuronenverlust basiert, simuliert werden.

Einfluss der Querdisparität auf die visuelle Eigenbewegungswahrnehmung

Disparität führte im Fall translatorischer Eigenbewegung zu einer expliziten Verbesserung der Eigenbewegungsrichtungseinschätzung bei langen Präsentationsdauern und größeren Punkteanzahlen. Tiefeninformation machte die Heading-Genauigkeit bei jungen Versuchspersonen und langen Präsentationsdauern sowie großen Punktezahlen robuster gegen Störungen. Bei rotatorischen Flussfeldern, die mit Störungen versehen wurden, verbesserte Tiefeninformation die Leistung der jüngeren Versuchspersonen bei langen Präsentationsdauern.

Richtungs- und Geschwindigkeitssensitivität bei simulierter Eigenbewegung

In diesem Experiment wurden Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination während simulierter Eigenbewegung untersucht. Als Stimuli dienten sequentiell gezeigte optische Flussfelder. Richtungsänderungen ereigneten sich im Experiment in der Tiefe entlang verschiedener Bewegungsachsen in horizontaler Ebene. Die Resultate zeigten, dass Richtungsdiskrimination und Geschwindigkeitsdiskrimination von der jeweiligen Referenzbewegungsrichtung abhingen. Das heißt, Richtungs- und Geschwindigkeitsdiskrimination waren räumlich anisotrop. Erklären ließ sich dies durch eine Überrepräsentation von lateralen Eigenbewegungsvorzugsrichtungen im Areal MST. Die Augenbewegungen wiesen bei verschiedenen Stimulus-Konstellationen charakteristische Muster auf: Erstens bei Eigenbewegung in die Tiefe im Vergleich zur Bewegung in frontoparalleler Richtung und zweitens auch bei Richtungsdiskrimination im Vergleich zur Geschwindigkeitsdiskrimination.

Zeitdilatation während simulierter Eigenbewegung

In diesem Experiment habe ich die Interaktion zwischen Wahrnehmung von Zeitintervallen und simulierter Eigenbewegung mit verschiedenen Geschwindigkeitsprofilen untersucht. Befand sich ein Beobachter in Ruhe, dann konnte die Zeitsequenz im Rahmen der allgemeinen Erwartung von Genauigkeit gut bestimmt werden. Bewegte sich ein Beobachter mit konstanter Geschwindigkeit, dann erschien ihm Zeit länger, als sie tatsächlich war; die Zeit war gedehnt. Bewegte sich ein Beobachter mit gleichförmiger Beschleunigung, dann erschien ihm die Zeit sehr stark gedehnt, er nahm die Zeit als deutlich länger wahr als sie tatsächlich war. Es gab keinen Unterschied zwischen positivem oder negativem Beschleunigungsgradienten (Beschleunigen oder Abbremsen bzw. Verlangsamen). Bewegung bei inkohärenten Flussfeldern führte zu keiner Dilatation. Man kann folgern, dass die Verarbeitung von zeitlichen und raum-zeitlichen Signalen im Kortex repräsentiert bzw. verbunden ist. Allerdings führten nur bestimmte Formen von Bewegungen zu modulatorischen Effekten.

6.2 Ausblick und Experimente der 2. Generation

Die Untersuchung der visuellen Navigation bildet in theoretischer wie experimenteller Hinsicht ein interessantes und aktuelles Forschungsgebiet. Aufgrund der Experimente dieser Arbeit sind neue Fragen angestoßen worden. Weiterführende Berechnungen, Extensionen von Modellen und intensive experimentelle Studien werden in Zukunft notwendig sein. Die experimentellen und theoretischen Ergebnisse sind u.a. für die Planung von zukünftigen Messungen zur visuellen Navigation von Bedeutung. Die theoretische Beschreibung von Eigenbewegung lässt Modelle erhoffen, die alle experimentellen Daten gleichzeitig beschreiben können, die also eine einheitliche Darstellung von visueller Navigation liefern.

Insbesondere von Interesse ist dabei die Frage, auf welche Weise sich die verschiedenen Parameter, wie Bewegungsgeschwindigkeit, Eigenbewegungsrichtung, Tiefe und Tiefe des Fixationspunktes, kombinieren lassen und wie diese Parameter von einem 2-dimensionalen Geschwindigkeitsvektorfeld repräsentiert werden. Das Ganze läuft auf die Frage hinaus, wie die einzelnen Informationen in konkreten Situationen zusammenwirken und wie die einzelnen Informationen im System gewichtet und zusammengeführt werden. Die Frage schließt sich an, welches die Funktionen der Auswertung von Bewegung in den einzelnen Stufen des visuellen Systems sind. Quer- und Rückverbindungen zwischen den einzelnen Stufen der Bewegungsverarbeitung sind noch unzureichend analysiert. Neben der Kenntnis von Funktionen sind also auch Kenntnisse zur Konnektivität notwendig.

Um eine robuste Wahrnehmung zu erzeugen, kombiniert und integriert unser Gehirn permanent Informationen von verschiedenen Sinnessystemen. Es kann visuelle, auditive und taktile Reize verbinden, damit mehr Informationen vermittelt werden. Die unterschiedlichen Wahrnehmungskanäle des Menschen ergänzen sich nicht nur, sondern verstärken einander (siehe z.B. von Hopffgarten u. Bremmer 2010; Angelaki u. Hess 2005). Weiterführende Experimente könnten die Ergebnisse in den Kontext der Kombination verschiedener Wahrnehmungskanäle stellen. Es könnte überprüft werden, inwieweit sich der Neuronenverlust bei der Alterung auf vestibuläre Navigation auswirkt. Ebenfalls von Interesse ist es, herauszufinden, ob ältere Testpersonen bei der Navigation einen bestimmten Wahrnehmungskanal bevorzugen und ob sich die Alterung auf die Wechselwirkung zwischen visueller und vestibulärer Navigation auswirkt.

Die neuronalen Mechanismen, die den beschriebenen Ergebnissen bei Zeitdilatation während simulierter Eigenbewegung zugrunde liegen, gilt es zu analysieren. Eine Herangehensweise bestünde darin, in physiologischen Untersuchungen das Grenzwertverhalten bei Geschwindigkeitsreizen von Neuronen weiter zu untersuchen, um zu klären, ob eine maximale Geschwindigkeitsgrenze für die Zeitdilatation verantwortlich ist.

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass Tiefeninformationen bei der Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung eine besondere Bedeutung zukommt. (i) Heading-Genauigkeit wird bei stereoskopischen Flussfeldern besser und (ii) Richtungsdiskrimination ist bei Bewegung in der Tiefe besser. Zukünftige Experimente sollten diesen expliziten Einfluss generell berücksichtigen. Experimentelle Erweiterungen kann man erreichen, indem man ein Augenbewegungsmesssystem mit dem Virtual-Reality-System kombiniert. Mit

Berücksichtigung der Blickposition kann die Stimulusdynamik optimiert werden. In diesem Zusammenhang könnte nicht nur die Tiefe des optischen Flussfeldes, sondern auch die Blickposition relativ zur Bildebene systematisch variiert werden. Es liegt auch nahe, mit elektrophysiologischen Methoden den Zusammenhang von Tiefe und Eigenbewegung systematisch zu erforschen.

A Anhang

A.1 Ergebnisse

Translation	Testgruppe	Kontrollgruppe
Höchste Genauigkeit	(6.7 ± 0.3) Grad	(4.0 ± 0.2) Grad
Gemittelt	(6.9 ± 0.3) Grad	(5.2 ± 0.2) Grad
Hor. Disparität	Testgruppe	Kontrollgruppe
Höchste Genauigkeit	(5.6 ± 0.3) Grad	(2.7 ± 0.2) Grad
Gemittelt	(6.8 ± 0.1) Grad	(4.3 ± 0.1) Grad
Inkohärenz Mono	Testgruppe	Kontrollgruppe
Höchste Genauigkeit	(7.8 ± 0.1) Grad	(5.3 ± 0.1) Grad
Gemittelt	(8.0 ± 0.1) Grad	(6.6 ± 0.1) Grad
Inkohärenz Stereo	Testgruppe	Kontrollgruppe
Höchste Genauigkeit	(7.7 ± 0.1) Grad	(5.0 ± 0.1) Grad
Gemittelt	(8.0 ± 0.1) Grad	(6.6 ± 0.1) Grad

Tabelle A.1: Heading-Genauigkeit für wichtige Versuchsbedingungen.

A.2 HMD-Einstellungen

Im Folgenden sind einige Einstellungen und Informationen das HMD betreffend zusammengetragen.

- **Grafikkarten:**
Das HMD wurde erfolgreich mit folgenden Grafikkarten betrieben: nVidia Quadro4 750 XGL, nVidia Quadro FX 3000, 3DLabs Wildcat 6210.
- **DVI-Anschluss und Analog-Anschluss:**
Es gibt keine gravierenden Qualitätsunterschiede zwischen digitalen und analogen Anschlüssen (Ausnahme: siehe unten). Die Grafikkarte kann auch gemischte Ausgänge haben. Dann müssen aber beide Ausgänge mit VGA-Kabel betrieben werden. In diesem Fall muss auf den DVI-Ausgang an der Grafikkarte ein DVI-zu-VGA Konverter aufgesteckt und beide Eingänge am HMD mit den VGA-auf-DVI Konvertern angeschlossen werden.
- **nVidia nView-Einstellungen:**
Die nVidia Treiber bieten die Option *nView* nur an, wenn ein zweiter Ausgang erkannt wird. Wenn der HMD am zweiten Ausgang analog angeschlossen wird, kann dies zu Problemen führen. Abhilfe schafft ein Video Splitter oder der Betrieb des HMD über zwei DVI Kabel. Der DVI Adapter ist eine nicht zu vernachlässigende Komponente.
- **Linker und rechter HMD-Eingang:**
Wird nur der linke Ausgang des HMD belegt, dann wird automatisch das gleiche Bild auf dem rechten Kanal dargestellt, d.h. am HMD wird der rechte Eingang an der Videokontrolleinheit nicht belegt.
- **Einstellung für Windows-Betriebssysteme:**
Benötigt wird eine Grafikkarte mit zwei separaten Ausgängen. Zusätzlich zum normalen Grafiktreiber muss der Stereo-Treiber von nVidia, etwa Version 56.72, installiert werden. Prinzipiell muss die Grafikkarte so konfiguriert werden, dass die zwei Ausgabekanäle separat angesprochen werden. Folgende Vorgehensweise wird dabei empfohlen: Aufruf von „Eigenschaften Anzeige“ (z.B. rechter Mausklick auf das Desktop), dann die Karte „Einstellungen“ wählen. Zunächst „Erweitert“ anklicken, es öffnen sich die erweiterten Einstellmöglichkeiten der Grafikkarte und des Monitors. Die Karte für die nVidia-Grafikkarte anwählen; links im Ausklappmenü den Punkt „nview“ anwählen. Bei den nview-Modi jetzt im Ausklappmenü die Option „Einzelne Anzeige“ abwählen und ersetzen durch „Horizontaler Bereich“. Den Befehl „Übernehmen“ wählen und zurück zum „Eigenschaften-von-Anzeige“-Menü. Jetzt kann die Auflösung auf 2560x1024 Pixel geändert werden. Schließlich muss unter „Erweitert“ und „Monitor“ gegebenenfalls die Bildschirmfrequenz auf 60 Hz festgelegt werden.

A.3 Stereo-Initiierung: Quellcodes

Folgende Schritte in der Programmierung von OpenGL sind nötig:

- Stereo Initiierung (Listing 1)
- setze viewport auf linke Hälfte des Schirms
- zeichne Szene für linkes Auge (Listing 2)
- setze viewport auf die rechte Hälfte des Schirms
- zeichne Szene für das rechte Auge (Listing 3)

Listing A.1: Stereo-Initiierung

```

1
2  /* Init Stereo Modus */
3  glutInit(&argc , argv );
4
5  /* if (!stereo)*/
6      glutInitDisplayMode (GLUT_DOUBLE | GLUT_RGB);
7      /* else
8          glutInitDisplayMode (GLUT_DOUBLE | GLUT_RGB| GLUT_STEREO);
9      */
10 glutCreateWindow (" Flowfield ");
11
12  if (!stereo)
13      glutReshapeWindow (XRES, YRES);
14  else glutReshapeWindow (2*XRES, YRES); /* Side-by-side-stereo*/
15  if (fullscreen) {
16      printf (" glutFullScreen ()\n");          glutFullScreen ();      }

```

Listing A.2: Linkes Auge: Setup und Darstellung

```

1  glViewport (0,0,XRES,YRES);
2      glMatrixMode (GL_PROJECTION);
3      glLoadIdentity ();
4
5      left  = - (width/height)*nearfactor -0.5*eyeseperation*(near/far2);
6      right =  (width/height)*nearfactor -0.5*eyeseperation*(near/far2);
7      top   =  nearfactor;
8      bottom = - nearfactor;
9      glFrustum (left , right , bottom , top , near , far );
10
11      glMatrixMode (GL_MODELVIEW);
12
13      glLoadIdentity ();
14      gluLookAt (view.x + x,view.y + y,view.z + z,
15                view.x + x + direction.x,
16                view.y + y + direction.y,
17                view.z + z + direction.z,
18                up.x,up.y,up.z);
19
20      drawFlowField ();

```

Listing A.3: Rechtes Auge, Setup und Darstellung

```
1 glViewport(XRES,0,XRES,YRES);
2     glMatrixMode(GL_PROJECTION);
3     glLoadIdentity();
4
5     left  = - (width/high)*nearfactor +0.5*eyeseperation*(near/far2);
6     right =  (width/high)*nearfactor +0.5*eyeseperation*(near/far2);
7     top   =  nearfactor;
8     bottom = - nearfactor;
9     glFrustum(left ,right ,bottom ,top ,near ,far );
10
11     glMatrixMode(GL_MODELVIEW);
12
13     glLoadIdentity();
14     gluLookAt(view.x - x,view.y - y,view.z - z,
15              view.x - x + direction.x,
16              view.y - y + direction.y,
17              view.z - z + direction.z,
18              up.x,up.y,up.z);
19
20     drawFlowField();
```

Literaturverzeichnis

- Adelson EH, Movshon JA (1982) Phenomenal coherence of moving visual patterns. *Nature* 300:523-525.
- Adelson EH, Bergen JR (1985) Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *J Opt Soc Am A* 2:284-299.
- Ahmed IJ, Lewis TL, Ellemberg D, Maurer D (2005) Discrimination of speed in 5-year-olds and adults: are children up to speed? *Vision Res* 45:2129-2135.
- Albright TD (1984) Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *J Neurophysiol* 52:1106-1130.
- Albright TD, Desimone R, Gross CG (1984) Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque. *J Neurophysiol* 51:16-31.
- Albright TD, Desimone R (1987) Local precision of visuotopic organization in the middle temporal area (MT) of the macaque. *Exp Brain Res* 65:582-592.
- Andersen GJ, Atchley P (1995) Age-related differences in the detection of three-dimensional surfaces from optic flow. *Psychol Aging* 10:650-658.
- Andersen RA, Shenoy KV, Crowell JA, Bradley DC (2000) Neural mechanisms for self-motion perception in area MST. *Int Rev Neurobiol* 44:219-233.
- Anderson KC, Siegel RM (1999) Optic flow selectivity in the anterior superior temporal polysensory area, STPa, of the behaving monkey. *J Neurosci* 19:2681-2692.
- Angelaki DE, Hess BJ (2005) Self-Motion induced eye movements: effects on visual acuity and navigation. *Nature Reviews Neuroscience*.
- Appelle S (1972) Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: the oblique effect in man and animals. *Psychol Bull* 78:266-278.
- Atchley, Anderson (1999) The discrimination of heading from optic flow is not retinally invariant. *Perception & Psychophys.* 61 387-396
- Atchley P, Andersen GJ (1998) The effect of age, retinal eccentricity, and speed on the detection of optic flow components. *Psychol Aging* 13:297-308.
- Ball K, Sekuler R (1986) Improving visual perception in older observers. *J Gerontol* 41:176-182.
- Barlow H, Földiák P (1989) *Adaptation and Decorrelation in the Cortex*, pages 54-72. Addison-Wesley Longman Publishing

- Baugh LA, Marotta JJ (2009) When what's left is right: visuomotor transformations in an aged population. *PLoS One* 4:e5484.
- Beauchemin SS, Barron JL (1995) The computation of optical flow. *ACM Computing Surveys* Volume 27:433-466.
- Benjamini, Hochberg (1995) Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B Methodological* 57.
- Bennett PJ, Sekuler R, Sekuler AB (2007) The effects of aging on motion detection and direction identification. *Vision Res* 47:799-809.
- Berard JR, Fung J, McFadyen BJ, Lamontagne A (2009) Aging affects the ability to use optic flow in the control of heading during locomotion. *Exp Brain Res* 194:183-190.
- Betts LR, Sekuler AB, Bennett PJ (2007) The effects of aging on orientation discrimination. *Vision Res* 47:1769-1780.
- Beusmans JM (1998) Perceived object shape affects the perceived direction of self-movement. *Perception* 27:1079-1085.
- Bex PJ, Metha AB, Makous W (1998) Psychophysical evidence for a functional hierarchy of motion processing mechanisms. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 15:769-776.
- Billino J, Bremmer F, Gegenfurtner KR (2008) Differential aging of motion processing mechanisms: evidence against general perceptual decline. *Vision Res* 48:1254-1261.
- Binda P, Cicchini GM, Burr DC, Morrone MC (2009) Spatiotemporal distortions of visual perception at the time of saccades. *J Neurosci* 29:13147-13157.
- Born RT, Bradley DC (2005) Structure and Function of Visual Area MT. *Annu. Rev. Neurosci.* 28:157-89
- Bonnet C (1965) Influence of speed of movement and of space traversed on time estimation. *Annee Psychologique* 65: 357-363
- Bourke P (2002) 3D Stereo Rendering Using OpenGL. <http://local.wasp.uwa.edu.au>
- Braddick OJ (1980) Low-level and high-level process in apparent motion. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 290
- Bradley DC, Qian N, Andersen RA (1995) Integration of motion and stereopsis in middle temporal cortical area of macaques. *Nature* 373:609-611.
- Bradley DC, Maxwell M, Andersen RA, Banks MS, Shenoy KV (1996) Mechanisms of heading perception in primate visual cortex. *Science* 273:1544-1547.
- Bravo MJ, Watamaniuk SN (1995) Evidence for two speed signals: a coarse local signal for segregation and a precise global signal for discrimination. *Vision Res* 35:1691-1697.

-
- Bremmer F, Duhamel JR, Ben HS, Graf W (1997) The representation of movement in near extrapersonal space in the macaque ventral intraparietal area (VIP). In: *Parietal Lobe Contributions to Orientation in 3D Space* (eds Thier P & Karnath) Heidelberg Springer.
- Bremmer F, Kubischik M, Pekel M, Lappe M, Hoffmann KP (1999a) Linear vestibular self-motion signals in monkey medial superior temporal area. *Ann N Y Acad Sci* 871:272-281.
- Bremmer F, Lappe M (1999b) The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion. *Exp Brain Res* 127:33-42.
- Bremmer F, Duhamel JR, Ben HS, Graf W (2000) Stages of self-motion processing in primate posterior parietal cortex. *Int Rev Neurobiol* 44:173-198.
- Bremmer F, Schlack A, Shah NJ, Zafiris O, Kubischik M, Hoffmann K, Zilles K, Fink GR (2001) Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron* 29:287-296.
- Bremmer F, Duhamel JR, Ben HS, Graf W (2002a) Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 16:1554-1568.
- Bremmer F, Klam F, Duhamel JR, Ben HS, Graf W (2002b) Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 16:1569-1586.
- Bremmer F (2005) Navigation in space—the role of the macaque ventral intraparietal area. *J Physiol* 566:29-35.
- Bremmer F (2008) Visual Neuroscience: the brain's interest in natural flow. *Curr Biol* 18:R263-R265.
- Bremmer F, Kubischik M, Hoffmann KP, Krekelberg B (2009) Neural dynamics of saccadic suppression. *J Neurosci* 29:12374-12383.
- Bremmer F, Kubischik M, Pekel M, Hoffmann KP, Lappe M (2010) Visual selectivity for heading in monkey area MST. *Exp Brain Res* 200:51-60.
- Bremmer F (2010) private Kommunikation. unpublizierte Daten.
- Brenner E, van den Berg AV (1994) Judging object velocity during smooth pursuit eye movements. *Exp Brain Res* 99:316-324.
- Britten KH, van Wezel RJ (2002) Area MST and heading perception in macaque monkeys. *Cereb Cortex* 12:692-701.
- Britten KH (2008) Mechanisms of self-motion perception. *Annu Rev Neurosci* 31:389-410.
- Brosseau-Lachaine O, Faubert J, Casanova C (2001) Functional sub-regions for optic flow processing in the posteromedial lateral suprasylvian cortex of the cat. *Cereb Cortex* 11:989-1001.
- Brosseau-Lachaine O, Casanova C, Faubert J (2008) Infant sensitivity to radial optic flow fields during the first months of life. *J Vis* 8:5-14.
- Brown (1931) On time perception in visual movement fields. *Psychological Research* Volume 14, Number 1

- Brown B, Bowman KJ (1987) Sensitivity to changes in size and velocity in young and elderly observers. *Perception* 16:41-47.
- Brown SW (1995) Time, change, and motion: the effects of stimulus movement on temporal perception. *Percept Psychophys* 57:105-116.
- Callisaya ML, Blizzard L, Schmidt MD, McGinley JL, Lord SR, Srikanth VK (2009) A population-based study of sensorimotor factors affecting gait in older people. *Age and Ageing* 38:290-295.
- Carpenter RHS (1988) *Movements of the eyes*. Pion Limited. London
- Carrozzo M (1999) Virtual Reality: A tutorial. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology* 109
- Castellanos A, Jr., Maytin O, Lemberg L, Castillo C (1969) Unusual qrs complexes produced by pacemaker stimuli with special reference to myocardial tunneling and coronary sinus stimulation. *Am Heart J* 77:732-742.
- Chou YH, Wagenaar RC, Saltzman E, Giphart JE, Young D, Davidsdottir R, Cronin-Golomb A (2009) Effects of optic flow speed and lateral flow asymmetry on locomotion in younger and older adults: a virtual reality study. *J Gerontol B Psychol Sci Soc Sci* 64:222-231.
- Churchland MM, Lisberger SG (2001) Shifts in the population response in the middle temporal visual area parallel perceptual and motor illusions produced by apparent motion. *J Neurosci* 21:9387-9402.
- Clifford CW, Beardsley SA, Vaina LM (1999) The perception and discrimination of speed in complex motion. *Vision Res* 39:2213-2227.
- Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME (1993) Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol* 69:902-914.
- Crowell JA, Royden CS, Banks MS, Svenson KH, Sekuler AB (1990) Optic flow and heading judgments. *Investigative Ophthalmology and Visual Science Suppl* 31 522
- Crowell JA, Banks MS (1993) Perceiving heading with different retinal regions and types of optic flow. *Percept Psychophys* 53:325-337.
- Culham JC, Kanwisher NG (2001) Neuroimaging of cognitive functions in human parietal cortex. *Curr Opin Neurobiol* 11:157-163.
- Cumming BG, Parker AJ (1999) Binocular neurons in V1 of awake monkeys are selective for absolute, not relative, disparity. *J Neurosci* 19:5602-5618.
- Cutting JE, Springer K, Braren PA, Johnson SH (1992) Wayfinding on foot from information in retinal, not optical, flow. *J Exp Psychol Gen* 121:41-72.
- Cutting JE, Wang RF, Fluckiger M, Baumberger B (1999) Human heading judgments and object-based motion information. *Vision Res* 39:1079-1105.

-
- De Bruyn BB, Orban GA (1988) Human velocity and direction discrimination measured with random dot patterns. *Vision Res* 28:1323-1335.
- DeAngelis GC, Cumming BG, Newsome WT (1998) Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth. *Nature* 394:677-680.
- DeAngelis GC, Newsome WT (1999) Organization of disparity-selective neurons in macaque area MT. *J Neurosci* 19:1398-1415.
- Ditterich J, Mazurek ME, Shadlen MN (2003) Microstimulation of visual cortex affects the speed of perceptual decisions. *Nat Neurosci* 6:891-898.
- Duffy CJ, Wurtz RH (1991a) Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *J Neurophysiol* 65:1329-1345.
- Duffy CJ, Wurtz RH (1991b) Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *J Neurophysiol* 65:1346-1359.
- Duffy CJ, Wurtz RH (1993) An illusory transformation of optic flow fields. *Vision Research* 33:1481-1490
- Duffy CJ, Wurtz RH (1997) Medial superior temporal area neurons respond to speed patterns in optic flow. *J Neurosci* 17:2839-2851.
- Duffy CJ (1998) MST neurons respond to optic flow and translational movement. *J Neurophysiol* 80:1816-1827.
- Duffy CJ (2000) Optic flow analysis for self-movement perception. *Int Rev Neurobiol* 44:199-218.
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1991) Congruent representation of visual and somatosensory space in single neurons of monkey ventral intraparietal sulcus. In: *Brain and Sapce*, Oxford Univ. Press
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1992) The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science* 255:90-92.
- Duhamel JR, Bremmer F, BenHamed S, Graf W (1997) Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature* 389:845-848.
- Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1998) Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol* 79:126-136.
- Duijnhouwer J, Beintema JA, van den Berg AV, Wezel (2006) An illusory transformation of optic flow fields without local motion interactions. *Vision Research* 46:439-443
- Dukelow SP, DeSouza JF, Culham JC, van den Berg AV, Menon RS, Vilis T (2001) Distinguishing subregions of the human MT+ complex using visual fields and pursuit eye movements. *J Neurophysiol* 86:1991-2000.
- Eagleman DM (2004) Neuroscience. The where and when of intention. *Science* 303:1144-1146.
- Eagleman DM, Tse PU, Buonomano D, Janssen P, Nobre AC, Holcombe AO (2005) Time and the brain: how subjective time relates to neural time. *J Neurosci* 25:10369-10371.

- Eagleman DM (2008) Human time perception and its illusions. *Curr Opin Neurobiol* 18:131-136.
- Efron B, Tibshirani, RJ (1993) An introduction to the bootstrap. Monographs on statistics and applied probability, New York, London: Chapman & Hall
- Ehrlich SM, Beck DM, Crowell JA, Freeman TC, Banks MS (1998) Depth information and perceived self-motion during simulated gaze rotations. *Vision Res* 38:3129-3145.
- Ellemberg D, Lewis TL, Liu CH, Maurer D (1999) Development of spatial and temporal vision during childhood. *Vision Res* 39:2325-2333.
- Elliott D, Whitaker D, MacVeigh D (1990) Neural contribution to spatiotemporal contrast sensitivity decline in healthy ageing eyes. *Vision Res* 30:541-547.
- Fine I, Wade AR, Brewer AA, May MG, Goodman DF, Boynton GM, Wandell BA, MacLeod DI (2003) Long-term deprivation affects visual perception and cortex. *Nat Neurosci* 6:915-916.
- Fraisse P (1963) The psychology of time. Harper & Row.
- Frenz H, Bremmer F, Lappe M (2003) Discrimination of travel distances from 'situated' optic flow. *Vision Res* 43:2173-2183.
- Frenz H, Lappe M (2005) Absolute travel distance from optic flow. *Vision Res* 45:1679-1692.
- Froehler MT, Duffy CJ (2002) Cortical neurons encoding path and place: where you go is where you are. *Science* 295:2462-2465.
- Gibbon J (1977) Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, 84, 279-325.
- Gibson J. (1950) The Perception of the Visual World. Houghton Mifflin.
- Gibson JJ, Smith OW, Steinschneider A, Johnson CW (1957) The relative accuracy of visual perception of motion during fixation and pursuit. *Am J Psychol* 70:64-68.
- Gilmore GC, Wenk HE, Naylor LA, Stuve TA (1992) Motion perception and aging. *Psychol Aging* 7:654-660.
- Goldstone S, Lhamon WT (1974) Studies of auditory-visual differences in human time judgment. *Perceptual & Motor Skills* 39 63-82
- Goodale MA, Milner AD (1992) Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci* 15:20-25.
- Gray R, Regan D (1998) Accuracy of estimating time to collision using binocular and monocular information. *Vision Res* 38:499-512.
- Graziano MS, Andersen RA, Snowden RJ (1994) Tuning of MST neurons to spiral motions. *J Neurosci* 14:54-67.
- Greiner W (1992) Mechanik Teil 1. Frankfurt. Verlag Harry Deutsch

-
- Grigo A, Lappe M (1998) Interaction of stereo vision and optic flow processing revealed by an illusory stimulus. *Vision Res* 38:281-290.
- Grondin S, Rammsayer T (2003) Variable foreperiods and temporal discrimination. *Q J Exp Psychol A* 56:731-765.
- Grothe B (2003) New roles for synaptic inhibition in sound localization. *Nat Rev Neurosci* 4:540-550.
- Gu Y, Watkins PV, Angelaki DE, DeAngelis GC (2006) Visual and nonvisual contributions to three-dimensional heading selectivity in the medial superior temporal area. *J Neurosci* 26:73-85.
- Gu Y, DeAngelis GC, Angelaki DE (2007) A functional link between area MSTd and heading perception based on vestibular signals. *Nat Neurosci* 10:1038-1047.
- Gu Y, Angelaki DE, DeAngelis GC (2008) Neural correlates of multisensory cue integration in macaque MSTd. *Nat Neurosci* 11:1201-1210.
- Gu Y, Fetsch CR, Adeyemo B, DeAngelis GC, Angelaki DE (2010) Decoding of MSTd population activity accounts for variations in the precision of heading perception. *Neuron* 66:596-609.
- Haarmeier T (2006) Bewegungssehen. In: Karnath, Neuropsychologie. Springer Verlag
- Habak C, Faubert J (2000) Larger effect of aging on the perception of higher-order stimuli. *Vision Res* 40:943-950.
- Harwerth RS, Fredenburg PM, Smith EL, III (2003) Temporal integration for stereoscopic vision. *Vision Res* 43:505-517.
- Hassenstein, Reichardt (1956) Systemtheoretische Analyse der Zeit-, Reihenfolgen- und Vorzeichenbewertung bei der Bewegungspertzeption des Rüsselkäfers *Chlorophanus*. *Zeitschrift für Naturforschung* 513-524.
- Hess RH, Baker, Zihl (1989) The "Motion-blind" patient: low level spatial and temporal filters. *J. Neurosci.* 9: 1628-1640
- Hill NJ (2001) Testing Hypotheses about Psychometric Functions - an investigation of some confidence interval methods, their validity, and their use in the evaluation of optimal sampling strategies. D. Phil. thesis, University of Oxford, UK
- Hodges LF (1992) Time multiplexed stereoscopic computer graphics. *IEEE Computer Graphics and Applications App.* 12.
- Hol K, Treue S (2001) Different populations of neurons contribute to the detection and discrimination of visual motion. *Vision Res* 41:685-689.
- Honda H (1993) Saccade-contingent displacement of the apparent position of visual stimuli flashed on a dimly illuminated structured background. *Vision Res* 33:709-716.
- Horn, Schunck (1981) Determining optical flow. *Artificial Intelligence* 17:185-203.
- Hua T, Li X, He L, Zhou Y, Wang Y, Leventhal AG (2006) Functional degradation of visual cortical cells in old cats. *Neurobiol Aging* 27:155-162.

- Hubel DH, WIESEL TN (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* 160:106-154.
- Huk AC, Dougherty RF, Heeger DJ (2002) Retinotopy and functional subdivision of human areas MT and MST. *J Neurosci* 22:7195-7205.
- Ibbotson MR, Crowder NA, Price NS (2006) Neural basis of time changes during saccades. *Curr Biol* 16:R834-R836.
- Ibbotson MR, Crowder NA, Cloherty SL, Price NS, Mustari MJ (2008) Saccadic modulation of neural responses: possible roles in saccadic suppression, enhancement, and time compression. *J Neurosci* 28:10952-10960.
- Ippolit CA (1994) Neuro-ophthalmology of aging, in Albert, Knoefel, *Clinical Neurology of Aging*.
- Ivry RB (1996) The representation of temporal information in perception and motor control. *Curr Opin Neurobiol* 6:851-857.
- Ivry RB, Schlerf JE (2008) Dedicated and intrinsic models of time perception. *Trends Cogn Sci* 12:273-280.
- Jäncke (2004) Neuropsychologie des Alterns. In Kruse & Martin (Hrsg.), *Enzyklopädie der Gerontologie* (S. 207-223). Bern: Huber
- Johnston A, Benton CP, Morgan MJ (1999) Concurrent measurement of perceived speed and speed discrimination threshold using the method of single stimuli. *Vision Res* 39:3849-3854.
- Johnston A, Arnold DH, Nishida S (2006) Spatially localized distortions of event time. *Curr Biol* 16:472-479.
- Jung R, Mittermaier R (1939) Zur objektiven Registrierung und Analyse verschiedener Nystagmusformen: Vestibulärer, optokinetischer und spontaner Nystagmus in ihren Wechselbeziehungen. *Arch Ohren-NasenKehlkopf-Heilkunde* 146:410-439.
- Kaminiarz A (2009) Localization of external stimuli during simulated self- and object-motion. Dissertation, Marburg.
- Kanai R, Paffen CL, Hogendoorn H, Verstraten FA (2006) Time dilation in dynamic visual display. *J Vis* 6:1421-1430.
- Kanai R, Watanabe M (2006) Visual onset expands subjective time. *Percept Psychophys* 68:1113-1123.
- Karmarkar UR, Buonomano DV (2007) Timing in the absence of clocks: encoding time in neural network states. *Neuron* 53:427-438.
- Kline DW, Schieber F, Abusamra LC, Coyne AC (1983) Age, the eye, and the visual channels: contrast sensitivity and response speed. *J Gerontol* 38:211-216.
- Knox PC, Davidson JH, Anderson D (2005) Age-related changes in smooth pursuit initiation. *Exp Brain Res* 165:1-7.

-
- Koch C (2006) Motion I: Introduction to the Reichardt Correlation Model, Lecture Notes
- Köhler, Schachtel, Voleske (2002) Biostatistik, Berlin, Springer-Verlag
- Kosslyn SM, Brown HD, Dror IE (1999) Aging and the scope of visual attention. *Gerontology* 45:102-109.
- Krekelberg B, Kubischik M, Hoffmann KP, Bremmer F (2003) Neural correlates of visual localization and perisaccadic mislocalization. *Neuron* 37:537-545.
- Krekelberg B, van Wezel RJ, Albright TD (2006) Adaptation in macaque MT reduces perceived speed and improves speed discrimination. *J Neurophysiol* 95:255-270.
- Lagae L, Raiguel S, Orban GA (1993) Speed and direction selectivity of macaque middle temporal neurons. *J Neurophysiol* 69:19-39.
- Lagae L, Maes H, Raiguel S, Xiao DK, Orban GA (1994) Responses of macaque STS neurons to optic flow components: a comparison of areas MT and MST. *J Neurophysiol* 71:1597-1626.
- Lakshminarayanan V, Raghuram A, Khanna R (2005) Psychophysical estimation of speed discrimination. I. Methodology. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 22:2262-2268.
- Lappe M, Rauschecker J (1993) A neural network for the processing of optic flow from egomotion in man and higher mammals. *Neural Computation* 5:374-391.
- Lappe M, Bremmer F, Pekel M, Thiele A, Hoffmann KP (1996) Optic flow processing in monkey STS: a theoretical and experimental approach. *J Neurosci* 16:6265-6285.
- Lappe M, Pekel M, Hoffmann KP (1998) Optokinetic eye movements elicited by radial optic flow in the macaque monkey. *J Neurophysiol* 79:1461-1480.
- Lappe M, Bremmer F, van den Berg AV (1999) Perception of self-motion from visual flow. *Trends Cogn Sci* 3:329-336.
- Lappe M, Grigo A (1999) How stereovision interacts with optic flow perception: neural mechanisms. *Neural Netw* 12:1325-1329.
- Lappe M, Hoffmann KP (2000) Optic flow and eye movements. *Int Rev Neurobiol* 44:29-47.
- Lappe M (2000) Computational mechanisms for optic flow analysis in primate cortex. *Int Rev Neurobiol* 44:235-268.
- Lee DN (1980) The optic flow field: the foundation of vision. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 290:169-179.
- Leon MI, Shadlen MN (2003) Representation of time by neurons in the posterior parietal cortex of the macaque. *Neuron* 38:317-327.
- Leventhal AG, Wang Y, Pu M, Zhou Y, Ma Y (2003) GABA and its agonists improved visual cortical function in senescent monkeys. *Science* 300:812-815.
- Lipton L (1997) Creating Stereoscopic Software. In: *Stereo Graphics Developers Handbook*, StereoGraphics Corporation

- Liu J, Newsome WT (2003) Functional organization of speed tuned neurons in visual area MT. *J Neurophysiol* 89:246-256.
- Liu Y, Bovik AC, Cormack LK (2008) Disparity statistics in natural scenes. *Journal of Vision* 8(11):19,1-14
- Livingstone MS, Hubel DH (1987) Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *J Neurosci* 7:3416-3468.
- Loffler G, Orbach HS (2001) Anisotropy in judging the absolute direction of motion. *Vision Res* 41:3677-3692.
- Longuet-Higgins HC, Prazdny K (1980) The interpretation of a moving retinal image. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 208:385-397.
- Lord SR (2003) Vision, Balance and Falls in the Elderly, *Geriatric Times*, Vol. IV, Issue 6
- Lu ZL, Sperling G (2001) Three-systems theory of human visual motion perception: review and update. *J. Opt. Soc. Am. A* (18)9: 385-397
- Mallot HA (1998) *Sehen und die Verarbeitung visueller Informationen*, Braunschweig, Vieweg
- Matthews N, Qian N (1999) Axis-of-motion affects direction discrimination, not speed discrimination. *Vision Res* 39:2205-2211.
- Maunsell JH, Van Essen (1983a) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol* 49:1127-1147.
- Maunsell JH, Van Essen (1983b) Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity. *J Neurophysiol* 49:1148-1167.
- Maunsell JH, Van Essen (1983c) The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *J Neurosci* 3:2563-2586.
- Mayer MJ, Kim CB, Svingos A, Glucs A (1988) Foveal flicker sensitivity in healthy aging eyes. I. Compensating for pupil variation. *J Opt Soc Am A* 5:2201-2209.
- McKee, Watamaniuk (1994) The psychophysics of motion perception. In: *Visual detection of motion*, Smith, Academic Press.
- McKee SP (1981) A local mechanism for differential velocity detection. *Vision Res* 21:491-500.
- McKee SP, Silverman GH, Nakayama K (1986) Precise velocity discrimination despite random variations in temporal frequency and contrast. *Vision Res* 26:609-619.
- Mestre D, Blin O, Serratrice G, Pailhous J (1990) Spatiotemporal contrast sensitivity differs in normal aging and Parkinson's disease. *Neurology* 40:1710-1714.
- Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA (1983) Object vision and spatial vision: Two cortical pathways. *Trends Neurosci* 6

-
- Mishkin M, Ungerleider LG (1982) Contribution of striate inputs to the visuospatial functions of parieto-preoccipital cortex in monkeys. *Behav Brain Res* 6:57-77.
- Morrone MC, Ross J, Burr D (2005) Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nat Neurosci* 8:950-954.
- Mosteller F, Tukey JW (1977) *Data analysis and regression*. Sydney, Addison-Wesley Publishing Company
- Movshon JA, Newsome WT (1992) Neural foundations of visual motion perception. *Current Directions in Psychological Science* 1:35-39.
- Munoz DP, Broughton JR, Goldring JE, Armstrong IT (1998) Age-related performance of human subjects on saccadic eye movement tasks. *Exp Brain Res* 121:391-400.
- Murakami I (2004) The aperture problem in egocentric motion. *Trends Neurosci* 27:174-177.
- Newsome WT, Pare EB (1988) A selective impairment of motion perception following lesions of the middle temporal visual area (MT). *J Neurosci* 8:2201-2211.
- Newsome WT, Britten KH, Movshon JA (1989) Neuronal correlates of a perceptual decision. *Nature* 341:52-54.
- Orban GA, Lagae L, Verri A, Raiguel S, Xiao D, Maes H, Torre V (1992) First-order analysis of optical flow in monkey brain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 89:2595-2599.
- Orban GA, Lagae L, Raiguel S, Xiao D, Maes H (1995) The speed tuning of medial superior temporal (MST) cell responses to optic-flow components. *Perception* 24:269-285.
- Owsley C, Sekuler R, Siemsen D (1983) Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision Res* 23:689-699.
- Pakkenberg B, Gundersen HJ (1997) Neocortical neuron number in humans: effect of sex and age. *J Comp Neurol* 384:312-320.
- Palmisano S (1996) Perceiving self-motion in depth: the role of stereoscopic motion and changing-size cues. *Percept Psychophys* 58:1168-1176.
- Parker AJ (2007) Binocular depth perception and the cerebral cortex. *Nature Reviews Neuroscience* 8:379-391.
- Perrone JA, Stone LS (1994) A model of self-motion estimation within primate extrastriate visual cortex. *Vision Res.* 34(21:2917-2938
- Perrone JA, Thiele A (2002) A model of speed tuning in MT neurons. *Vision Res* 42:1035-1051.
- Pitts DG (1982) Effects of aging on selected visual functions: Dark adaptation, visual acuity stereopsis and brightness contrast.
- Pitzalis S, Sereno MI, Committeri G, Fattori P, Galati G, Patria F, Galletti C (2010) Human v6: the medial motion area. *Cereb Cortex* 20:411-424.

- Pouget A, Zhang K, Deneve S, Latham PE (1998) Statistically efficient estimation using population coding. *Neural Comput* 10:373-401.
- Prokop T, Schubert M, Berger W (1997) Visual influence on human locomotion. Modulation to changes in optic flow. *Exp Brain Res* 114:63-70.
- Raghuram A, Lakshminarayanan V, Khanna R (2005) Psychophysical estimation of speed discrimination. *J. Opt. Sc. AM. A.* 22(10)
- Raz N, Lindenberger U, Rodrigue KM, Kennedy KM, Head D, Williamson A, Dahle C, Gerstorf D, Acker JD (2005) Regional brain changes in aging healthy adults: general trends, individual differences and modifiers. *Cereb Cortex* 15:1676-1689.
- Recarte MA, Nunes NL (1996) Perception of Speed in an Automobile: Estimation and Production. *Journal of Experimental Psychology: Applied*.
- Regan D (1985) Masking of spatial-frequency discrimination. *J Opt Soc Am A* 2:1153-1159.
- Rieger JH, Toet L (1985) Human Visual Navigation in the presence of 3D rotations. *Biological Cybernetics* 52:377-381
- Rodman HR, Albright TD (1987) Coding of visual stimulus velocity in area MT of the macaque. *Vision Res* 27:2035-2048.
- Rolls ET, Deco G (2006) *Computational Neuroscience of Vision*. Oxford University Press. New York.
- Ross JE, Clarke DD, Bron AJ (1985) Effect of age on contrast sensitivity function: unocular and binocular findings. *Br J Ophthalmol* 69:51-56.
- Roy JP, Komatsu H, Wurtz RH (1992) Disparity sensitivity of neurons in monkey extrastriate area MST. *J Neurosci* 12:2478-2492.
- Royden CS, Banks MS, Crowell JA (1992) The perception of heading during eye movements. *Nature* 360:583-585.
- Royden CS, Crowell JA, Banks MS (1994) Estimating heading during eye movements. *Vision Res* 34:3197-3214.
- Said FS, Weale RA (1959) The variation with age of the spectral transmissivity of the living human crystalline lens. *Gerontologia* 3:213-231.
- Saito H, Yukie M, Tanaka K, Hikosaka K, Fukada Y, Iwai E (1986) Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *J Neurosci* 6:145-157.
- Sakata H, Shibutani H, Ito Y, Tsurugai K, Mine S, Kusunoki M (1994) Functional properties of rotation-sensitive neurons in the posterior parietal association cortex of the monkey. *Exp Brain Res* 101:183-202.

-
- Schieber F, Hiris, White (1990) Assessing age differences in motion perception using simple displacement vs. random dot cinematography. *Investigative Ophthalmology and Visual Science* 31.
- Schiff W, Oldak R, Shah V (1992) Aging persons' estimates of vehicular motion. *Psychol Aging* 7:518-525.
- Schlack A, Hoffmann KP, Bremmer F (2002) Interaction of linear vestibular and visual stimulation in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 16:1877-1886.
- Schlack A, Hoffmann KP, Bremmer F (2003) Selectivity of macaque ventral intraparietal area (area VIP) for smooth pursuit eye movements. *J Physiol* 551:551-561.
- Schlack A, Sterbing-D'Angelo SJ, Hartung K, Hoffmann KP, Bremmer F (2005) Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci* 25:4616-4625.
- Schmolesky MT, Wang Y, Pu M, Leventhal AG (2000) Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys. *Nat Neurosci* 3:384-390.
- Siegel RM, Read HL (1997) Analysis of optic flow in the monkey parietal area 7a. *Cereb Cortex* 7:327-346.
- Sloane ME, Owsley C, Jackson CA (1988) Aging and luminance-adaptation effects on spatial contrast sensitivity. *J Opt Soc Am A* 5:2181-2190.
- Smith AT, Edgar GK (1994) Antagonistic comparison of temporal frequency filter outputs as a basis for speed perception. *Vision Research* 32:1535-1549
- Smith AT, Wall MB, Williams AL, Singh KD (2006) Sensitivity to optic flow in human cortical areas MT and MST. *Eur J Neurosci* 23:561-569.
- Spektrum (2007) Lichtleiter in der Netzhaut. In: *Spektrum der Wissenschaft*. Oktober 2007.
- Tanaka K, Hikosaka K, Saito H, Yukie M, Fukada Y, Iwai E (1986) Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *J Neurosci* 6:134-144.
- Tanaka K, Saito H (1989) Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *J Neurophysiol* 62:626-641.
- Tanaka K, Sugita Y, Moriya M, Saito H (1993) Analysis of object motion in the ventral part of the medial superior temporal area of the macaque visual cortex. *J Neurophysiol* 69:128-142.
- Te Pas SF, Kappers AML, Koenderink J.J. (1998) Locating the Singular Point in First-Order Optical Flow Fields. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 24 (5):1415-1430.
- Ter Braak (1936) Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus. *Arch Neerl Physiol* 21:309-376.

- Thompson P. (1982) Perceived rate of movement depends on contrast. *Vision Research* 22: 377-380
- Treisman M (1963) Temporal discrimination and the indifference interval. Implications for a model of the internal clock. *Psychol Monogr* 77:1-31.
- Treue S, Hol K, Rauber HJ (2000) Seeing multiple directions of motion-physiology and psychophysics. *Nat Neurosci* 3:270-276.
- Trick GL, Silverman SE (1991) Visual sensitivity to motion: age-related changes and deficits in senile dementia of the Alzheimer type. *Neurology* 41:1437-1440.
- Tse PU, Intriligator J, Rivest J, Cavanagh P (2004) Attention and the subjective expansion of time. *Percept Psychophys* 66:1171-1189.
- Tulunay-Keesey U, Ver Hoeve JN, Terkla-McGrane C (1988) Threshold and suprathreshold spatiotemporal response throughout adulthood. *J Opt Soc Am A* 5:2191-2200.
- Umeda K, Tanabe S, Fujita I (2007) Representation of stereoscopic depth based on relative disparity in macaque area V4. *J Neurophysiol* 98:241-252.
- Umeno MM, Goldberg ME (1997) Spatial processing in the monkey frontal eye field. I. Predictive visual responses. *J Neurophysiol* 78:1373-1383.
- Ungerleider LG, Desimone R (1986) Cortical connections of visual area MT in the macaque. *J Comp Neurol* 248:190-222.
- Ungerleider LG, Haxby JV (1994) 'What' and 'where' in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 4:157-165.
- Upadhyay UD, Page WK, Duffy CJ (2000) MST responses to pursuit across optic flow with motion parallax. *J Neurophysiol* 84:818-826.
- van den Berg AV (1992) Robustness of perception of heading from optic flow. *Vision Res* 32:1285-1296.
- van den Berg AV, Brenner E (1994) Why two eyes are better than one for judgements of heading. *Nature* 371:700-702.
- van den Berg AV (1996) Judgements of heading. *Vision Res* 36:2337-2350
- von Hopffgarten A, Bremmer F (2010) The influence of auditory velocity cues on distance reproduction during simulated self motion. Submitted
- Wade NJ (1998) Light and sight since antiquity. *Perception*, 27, 637-670
- Walker MF, Fitzgibbon EJ, Goldberg ME (1995) Neurons in the monkey superior colliculus predict the visual result of impending saccadic eye movements. *J Neurophysiol* 73:1988-2003.
- Wall MB, Smith AT (2008) The representation of egomotion in the human brain. *Curr Biol* 18:191-194.

-
- Wang Y, Zhou Y, Ma Y, Leventhal AG (2005) Degradation of signal timing in cortical areas V1 and V2 of senescent monkeys. *Cereb Cortex* 15:403-408.
- Ware C (2004) *Information Visualization*. San Francisco. Elsevier
- Warren WH, Jr., Morris MW, Kalish M (1988) Perception of translational heading from optical flow. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 14:646-660.
- Warren WH, Jr., Blackwell AW, Morris MW (1989) Age differences in perceiving the direction of self-motion from optical flow. *J Gerontol* 44:147-153.
- Warren WH, Jr., Hannon DJ (1990) Eye movements and optical flow. *J Opt Soc Am A* 7:160-169.
- Warren WH, Jr., Blackwell AW, Kurtz KJ, Hatsopoulos NG, Kalish ML (1991a) On the sufficiency of the velocity field for perception of heading. *Biol Cybern* 65:311-320.
- Warren WH, Jr., Mestre DR, Blackwell AW, Morris MW (1991b) Perception of circular heading from optical flow. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 17:28-43.
- Warren WH, Jr., Kurtz KJ (1992) The role of central and peripheral vision in perceiving the direction of self-motion. *Percept. Psychophys.* 51: 443-454
- Warren WH, JR (1998) The state of flow. In Watanabe, High-level motion processing, p 315-358. London: MIT Press
- Warren WH, Jr., Kay BA, Zosh WD, Duchon AP, Sahuc S (2001) Optic flow is used to control human walking. *Nat Neurosci* 4:213-216.
- Weiss Y, Simoncelli EP, Adelson EH (2002) Motion illusions as optimal percepts. *Nat Neurosci* 5:598-604.
- Wichmann FA, Hill NJ (2001a) The psychometric function: I. Fitting, sampling, and goodness of fit. *Percept Psychophys* 63:1293-1313.
- Wichmann FA, Hill NJ (2001b) The psychometric function: II. Bootstrap-based confidence intervals and sampling. *Percept Psychophys* 63:1314-1329.
- Wilson HR, Ferrera VP, Yo C (1992) A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Vis Neurosci* 9:79-97.
- Wright CE, Drasdo N (1985) The influence of age on the spatial and temporal contrast sensitivity function. *Doc Ophthalmol* 59:385-395.
- Yarrow K, Whiteley L, Haggard P, Rothwell JC (2006) Biases in the perceived timing of perisaccadic perceptual and motor events. *Percept Psychophys* 68:1217-1226.

Abbildungsverzeichnis

1.1	Ein optisches Flussfeld in schematischer Darstellung	2
1.2	Das Auge und der Beginn des Sehens	7
1.3	Schematische Darstellung der am Bewegungssehen beteiligten Kortexareale	8
1.4	Richtungs-Tuning eines beispielhaften MT-Neurons	9
1.5	Reichardt-Modell	14
1.6	Bewegungsparallaxe	17
1.7	Geometrische Zusammenhänge bei der binokularen Disparität	18
1.8	Parallaktische Bildunterschiede	19
1.9	Geometrische Darstellung der Projektion eines 3D-Punktes der Umwelt auf die 2D-Bildebene	20
1.10	Perspektivische Projektion	21
1.11	Auswirkungen von verschiedenen Tiefenpositionen	26
1.12	Positionsänderung eines Bildpunktes	28
1.13	Darstellung von Vektorfeldern bei Eigenbewegung	31
1.14	Optische Flussfelder bei translatorischer und frontoparalleler Bewegung .	32
1.15	Konfigurationen für verschiedene Eigenbewegungsszenarien	32
1.16	Optische Flussfelder bei Augenbewegungen	35
1.17	Schematische Darstellung verschiedener Kohärenzgrade von Punktemustern	36
2.1	Versuchsaufbau Anlage A	40
2.2	Head-Mounted-Display	41
2.3	Versuchsaufbau Anlage B	42
2.4	Augenpositionsmesssystem	43
2.5	Versuchsanordnung des Augenpositionsmesssystems	43
2.6	Konstruktion Stereo-Geometrie	47
2.7	Stereo-Geometrie	48
2.8	Formalismus der psychometrischen Funktionen	50
3.1	Versuchsparadigma Experiment 1	55
3.2	Schematische Darstellung der vorgegebenen Eigenbewegungsrichtungen. .	55
3.3	Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung	57
3.4	Histogramm der aus der linearen Regression gewonnenen Steigungen und Achsenabschnitte	58
3.5	Mittelwerte der wahrgenommenen Eigenbewegungsrichtungen für transla- torische Flussfelder	61

3.6	Heading-Fehler in Abhängigkeit von der Präsentationsdauer (Translation, monoskopisch)	62
3.7	Heading-Fehler als Funktion der Punktezahlen für zentrale und für periphere Eigenbewegungsrichtungen	62
3.8	Heading-Fehler als Funktion der tatsächlichen Eigenbewegungsrichtung	63
3.9	Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen für eine stereoskopische Stimulation	67
3.10	Heading-Genauigkeit in Abhängigkeit von der Präsentationsdauer (Translation, stereoskopisch)	68
3.11	Einfluss der Stimulustiefe auf den Heading-Fehler	68
3.12	Einfluss der Inkohärenz von Flussfeldern auf die Heading-Genauigkeit	70
3.13	Einfluss von 50% Inkohärenz auf die Heading-Genauigkeit	71
3.14	Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung, Kontrollgruppe	72
3.15	Einfluss von Inkohärenz auf translatorische Eigenbewegung, Testgruppe	73
3.16	Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen während simulierter Rotation	75
3.17	Wahrgenommene Eigenbewegungsrichtung als Funktion der Punktzahlen während simulierter Rotation bei stereoskopischer Darstellung	76
3.18	Einfluss von Rauschen auf translatorische Eigenbewegung mit einbezogener Rotation, Kontrollgruppe	77
3.19	Einfluss von Rauschen auf translatorische Eigenbewegung mit einbezogener Rotation, Testgruppe	78
3.20	Simulation des Maximalfehlers	79
3.21	Kontrolluntersuchung	80
3.22	Struktur des neuronalen Netzwerkes	83
3.23	Schematische Darstellung der Bestimmung der Eigenbewegungsrichtung mittels einer Neuronenpopulation	84
3.24	Ergebnisse der Modellrechnung und Vergleich mit den experimentellen Daten	85
4.1	Adaptation von Geschwindigkeit	92
4.2	Festlegung des räumlichen rechtwinkligen Koordinatensystems und der einzelnen Bewegungsachsen	94
4.3	Versuchsparadigma Experiment 2	95
4.4	Schematische Bewegungstrajektorien	95
4.5	Richtungsdiskrimination bei Eigenbewegung für verschiedene Bewegungsachsen	99
4.6	Zusammenfassung der Wahrnehmungsschwellen für die Richtungsdiskrimination	100
4.7	Richtungsdiskrimination bei Eigenbewegung in Abhängigkeit der Geschwindigkeit für verschiedene Bewegungsachsen	101
4.8	Richtungsdiskrimination in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit, JNDs und PSEs	102

4.9	Geschwindigkeitsdiskrimination bei visuell simulierter Eigenbewegung in (x)-Richtung	104
4.10	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Eigenbewegung in (x)-Richtung. JNDs und PSEs	105
4.11	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Eigenbewegung in -(x)-Richtung . . .	106
4.12	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Eigenbewegung in -(x)-Richtung. JNDs und PSEs	107
4.13	Prozentuale Verteilung der korrekten Antworten	108
4.14	Effekt des Interstimulusintervalls auf die Geschwindigkeitsdiskrimination	109
4.15	Interstimulusintervall. JNDs und PSEs	110
4.16	Histogramm der Eigenschaften schneller Augenbewegungen	112
4.17	Richtungsdiskrimination bei Bewegung in (-x)-Richtung. Augenbewegungen	114
4.18	Richtungsdiskrimination bei Bewegung in (-x)-Richtung. Augenpositionen	115
4.19	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Bewegung in (-x)-Richtung. Augenbewegungen	116
4.20	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Bewegung in (-x)-Richtung. Augenpositionen	117
4.21	Richtungsdiskrimination bei Bewegung in (z)-Richtung. Augenbewegungen	119
4.22	Richtungsdiskrimination bei Bewegung in (z)-Richtung. Augenpositionen	120
4.23	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Bewegung in (z)-Richtung. Augenbewegungen	121
4.24	Geschwindigkeitsdiskrimination bei Bewegung in (z)-Richtung. Augenpositionen	122
4.25	Populationsantwort MST-Neuronen	126
5.1	Versuchsparadigma Experiment 3	133
5.2	Zeit-Geschwindigkeits-Diagramm des Stimulus	133
5.3	Einfluss der Eigenbewegung mit konstanter Geschwindigkeit auf die wahrgenommene Zeit	137
5.4	Einfluss der beschleunigten Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit	138
5.5	Einfluss der verlangsamten Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit	139
5.6	Einfluss inkohärenter Eigenbewegung auf die wahrgenommene Zeit . . .	140
5.7	Zeitwahrnehmung bei Eigenbewegung. Übersicht aller Bedingungen . . .	140
5.8	Einfluss von Geschwindigkeit und Beschleunigung auf die Zeitdilatation für eine Modell-Grenzgeschwindigkeit	143

Tabellenverzeichnis

1.1	Biologische Funktionen und technische Anwendung von Bewegungsanalyse	4
2.1	Wichtige Merkmale zu den experimentellen Anlagen	41
2.2	Übersicht zu den Versuchspersonen	45
3.1	Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 1	54
3.2	Verteilungen der Versuchspersonen innerhalb einer Alterskategorie. Experiment 1	56
4.1	Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 2	96
4.2	Parameter für die einzelnen Stimulusphasen der Augenbewegung	123
4.3	Mittlere Augenposition und mittlere Vektorlänge der langsamen Augenbewegungen für die jeweiligen Stimulusphasen	123
5.1	Übersicht zu den Versuchsparametern. Experiment 3	132
A.1	Heading-Genauigkeit für alle Versuchsbedingungen	151

Danksagung

Der Autor ist sich in Dankbarkeit bewusst, wie viele Menschen zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Besonders danke ich Herrn Prof. Dr. Frank Bremmer für Innovationen, interessante Themenstellungen in einem aktuellen Forschungsbereich, für wertvolle Anregungen und offene Diskussionsbereitschaft.

Besonders danke ich auch Herrn Prof. Dr. Markus Lappe, der sein umfassendes Wissen für die Modellrechnungen großzügig zur Verfügung gestellt hat.

Dank sei auch Sigrid Thomas abgestattet, die für alles zuständig war, was Wissenschaft direkt und indirekt anging.

Ich danke allen meinen Kollegen am Institut Neurophysik, die mir so großzügig ihre Zeit für Diskussionen schenkten, vor allem Prof. Dr. Wolfgang Einhäuser-Treyer, Marius Blanke, Stefan Dowiasch, Kurt Gerlach-Hahn, Gina Grünhage, Marius 't Hart, Philipp Hesse, Peter Holl, Anna von Hopffgarten, Jan Hüsers, Dr. Andre Kaminiarz, Susanne Klauke, Steffen Klingenhöfer, Jonas Knöll, Dr. Christina Konen, Kerstin Königs, Svenja Marx, Marnix Naber, Tobias Reh, Josef Stoll, Sebastian Thias, Björn-Olaf Werner.

Darüber hinaus möchte ich mich bei allen bedanken, die sich auf längere Rückfragen und spannende Gespräche eingelassen haben, wie Dr. Vincent Prevosto, Dr. Mario Lorenz, Hans Philipp Annen, Dr. Pierre Bayerl, Marc Foglia, Matthias Winter, Dr. Jutta Billino.

Ich bedanke mich bei den Probanden für ihre Langmut.

Ich bedanke mich bei allen, die nicht ausdrücklich erwähnt werden, aber doch so wichtig gewesen sind.

Dankend erwähnt sei auch, dass diese Doktorarbeit durch zwei Promotionsstipendien der Europäischen Union gefördert worden ist.

Insbesondere bedanke ich mich bei meinen Eltern, bei meiner Mutter post mortem.