

**Aus dem Zentrum für Neurologie Tübingen
Abteilung für Kognitive Neurologie
Ärztlicher Direktor: Professor Dr. H.-P. Thier**

**Einfluß extraretinaler Signale auf die Analyse visueller
Flußfelder**

**Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Medizin**

**der Medizinischen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen**

**vorgelegt von
Eva Maria Sybille Berret
aus
Mühlacker**

2005

Dekan: Professor Dr. C.D. Claussen

1. Berichterstatter: Professor Dr. H.-P. Thier

2. Berichterstatter: Professor Dr. U.Schiefer

Meinen Eltern

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
1.1.	Visuelle Flußfelder.....	1
1.2.	Neurophysiologische Grundlagen der Analyse visueller Flußfelder.....	1
1.3.	Verzerrung visueller Flußfelder durch Augenbewegungen.....	4
1.4.	Ergebnisse bisheriger psychophysischer Untersuchungen.....	7
1.5.	Probleme der bisherigen psychophysischen Untersuchungen...	9
2.	Material und Methoden	11
2.1.	Allgemeine Methoden	11
2.1.1.	Versuchsanordnung.....	11
2.1.2.	Visuelle Reize.....	14
2.1.3.	Versuchspersonen, Erfassung und Auswertung psychophysischer Daten.....	16
2.2.	Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp	18
2.3.	Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – <i>Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)</i>	19
2.4.	Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – <i>Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen</i>	24
2.5.	Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals	29
2.5.1.	Experiment 4.1: <i>Modifikation des Referenzsignals</i>	29
2.5.2.	Experiment 4.2: <i>Modifikation der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung</i>	34

3.	Ergebnisse	36
3.1.	Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp	36
3.2.	Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)	38
3.2.1.	Ergebnisse unter der Bedingung <i>tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung</i>	38
3.2.2.	Ergebnisse unter der Bedingung <i>simulierter Augenfolgebewegung</i>	41
3.2.3.	Vergleich zwischen <i>tatsächlich durchgeführter</i> und <i>simulierter Augenfolgebewegung</i>	44
3.3.	Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen	47
3.4.	Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals	50
3.4.1.	Experiment 4.1: <i>Modifikation des Referenzsignals</i>	50
3.4.2.	Experiment 4.2: <i>Modifikation der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung</i>	54
4.	Diskussion	57
4.1.	Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp	58
4.2.	Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)	60

4.3.	Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – <i>Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen</i>	62
4.4.	Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals – <i>Modifikation des Referenzsignals und der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung</i>	63
5.	Zusammenfassung	67
6.	Literaturverzeichnis	70
7.	Anhang	77

1. Einleitung

1.1. Visuelle Flußfelder

Visuelle Bewegung liefert wesentliche Informationen über die Bewegung von Objekten in der Außenwelt, aber auch über die Bewegung des Betrachters. Wenn wir uns z.B. vorwärts bewegen, entsteht auf unserer Netzhaut (Retina) ein Muster visueller Bewegung, ein sogenanntes Flußfeld, das aus einem Punkt heraus, dem Expansionsfokus (X, vgl. Abb. 1 A) expandiert (Gibson, 1950). Solange wir dabei geradeaus schauen, d.h. den Punkt, auf den wir zusteuern, fixieren, zeigt der Expansionsfokus die Richtung der eigenen Bewegung an (O, vgl. Abb. 1 A). Gibson (1950) schlußfolgerte aus dieser Tatsache, daß die Analyse visueller Flußfelder für die Einschätzung unserer Eigenbewegung und damit auch für unsere Navigation und Fortbewegung von großer Bedeutung ist – eine Schlußfolgerung, die mittlerweile durch umfangreiche Studien gestützt ist. Es gilt heute als erwiesen, daß unser visuelles System aus Flußfeldern sowohl die Richtung der Eigenbewegung als auch Kollisionszeitpunkte berechnet und daß wir auf der Grundlage der Flußfelder unsere Fortbewegung zielgerichtet steuern können (Warren Jr. et al., 2001).

1.2. Neurophysiologische Grundlagen der Analyse visueller Flußfelder

Die Tatsache, daß Patienten mit Alzheimer Demenz, die typischerweise eine Atrophie des parietalen Kortex zeigen, schwere Defizite in der Analyse von Flußfeldern aufweisen und sich möglicherweise auch deshalb in ihrer vertrauten Umgebung nicht mehr zurechtfinden (Tetewsky und Duffy, 1999), mag als erster Hinweis darauf dienen, daß das kortikale Substrat der Flußfeldanalyse im Bereich des parieto-temporalen Kortex angesiedelt sein dürfte. Tatsächlich wurde durch elektrophysiologische Untersuchungen beim Affen ein Bereich des

Kortex ausgewiesen, der spezifisch zur Flußfeldanalyse beiträgt. Dieses Areal wird aufgrund seiner Lokalisation im superioren temporalen Sulcus des Affenkortex als Area MST (englisch: **m**edial **s**uperior **t**emporal) bezeichnet. Die Neurone in Area MST empfangen ihre visuelle Information vor allem aus der vorgeschalteten Area MT (englisch: **m**edial **t**emporal), die ihrerseits visuelle Signale aus dem primär visuellen Kortex (Area striata, V1 = Area 17) und anderen frühen visuellen Arealen bezieht. Die Aktivität der Zellen in Area MT hängt in einfacher Weise von der Stimulusrichtung und -geschwindigkeit ab.

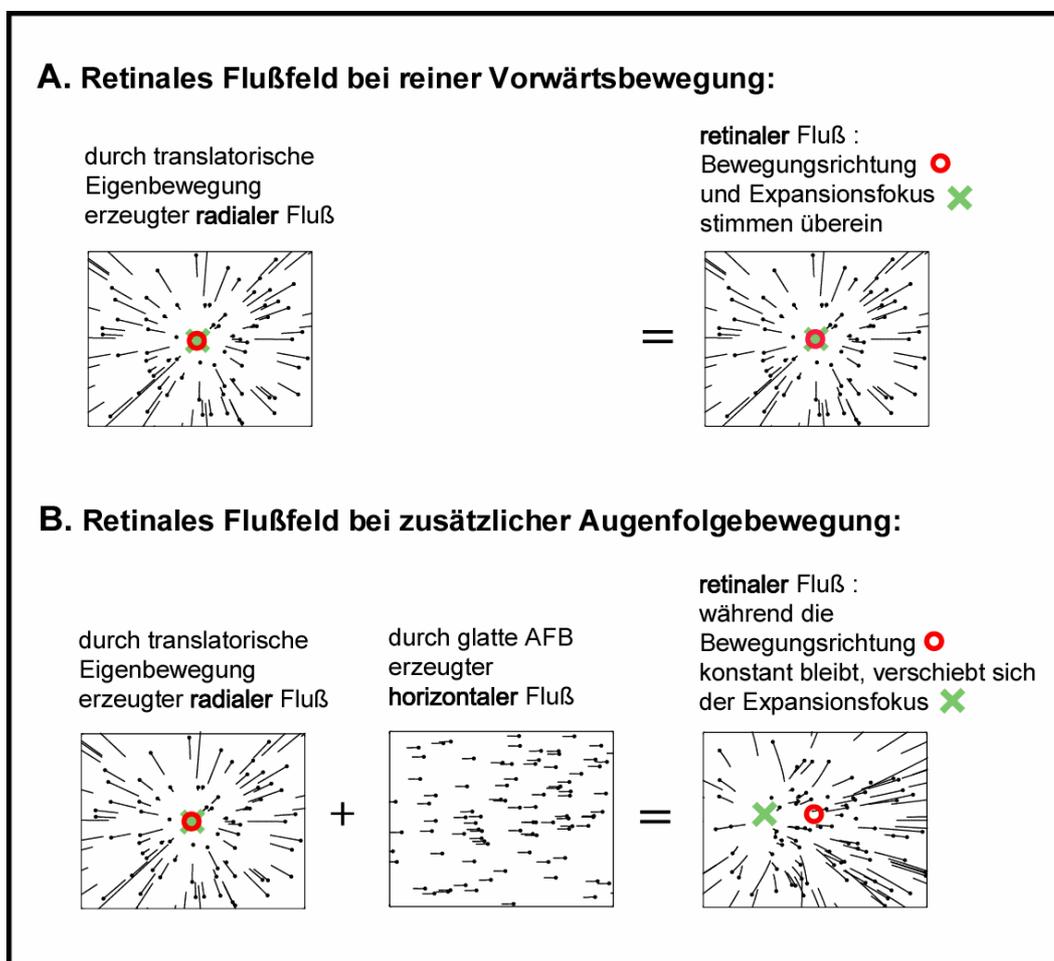


Abb. 1: (A) Retinales Flußfeld bei reiner Vorwärtsbewegung ohne eine zusätzliche Augenfolgebewegung (AFB) – die Bewegungsrichtung und der Expansionsfokus stimmen für diese Bedingung überein. (B) Retinales Flußfeld bei einer Vorwärtsbewegung und zusätzlich durchgeführter AFB – während die Bewegungsrichtung konstant bleibt, verschiebt sich der Expansionsfokus.

In ihrer Gesamtheit stellen die Neurone der Area MT visuelle Bewegung in einem retinalen Koordinatensystem dar. Anders als Neurone in Area MT, die keinerlei Spezifität für Flußfelder aufweisen, antworten solche im dorsalen Segment von Area MST (MSTd) spezifisch auf Flußfelder wie radialen Fluß, Stimulusrotationen oder sich kontrahierende bzw. expandierende Reizmuster – sie sind also durch visuelle Reize aktiviert, wie sie typischerweise infolge von Eigenbewegung des Beobachters erzeugt werden (Duffy und Wurtz, 1991a, 1991b). Den direkten Hinweis auf eine Beteiligung von Area MST in der Verarbeitung von optischer Flußinformation lieferten Britten und van Wezel (1998). Bei Rhesusaffen, die trainiert worden waren, ihre „wahrgenommene“ Bewegungsrichtung anzuzeigen, konnten die Untersucher durch eine elektrische Mikrostimulation eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung hervorrufen.

Die aus diesen und anderen tierexperimentellen Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse über die Eigenschaften der MT- und MST-Neurone haben in zahlreichen theoretischen Modellvorstellungen ihren Eingang gefunden. Diese versuchen die Verarbeitung von visuellen Flußfeldern durch klar definierte Algorithmen zu formalisieren und zu simulieren, zudem die Zuverlässigkeit der implementierten Mechanismen zu testen. Wesentliche Kernstücke der meisten dieser Modelle sind zwei Stufen mit neuronähnlichen Elementen, die den retinalen Fluß als Eingang (MT Layer) und die berechnete Bewegungsrichtung als Ausgang (MST Layer) repräsentieren (Beintema und van den Berg, 1998; Hanada und Ejima, 2000; Krekelberg und Lappe, 2000; Lappe und Rauschecker, 1993; Lappe, 1998; Perrone und Stone, 1994, 1998; van den Berg und Beintema, 1997). Diese theoretischen Arbeiten haben die Vorstellung gestützt, daß Area MST in ihrer Gesamtheit eine Repräsentation der eigenen Bewegungsrichtung bereithält – ein Befund, der zusätzlich an Bedeutung gewonnen hat, insofern kürzlich der Nachweis des homologen MST-Areals im Menschen (Area MT+) gelang. Konkret konnten Morrone et al. (2000) mit Hilfe der funktionellen Kernspintomographie eine Region im Bereich des humanen temporo-okzipitalen Kortex ausweisen, die spezifisch auf optischen Fluß antwortet.

1.3. Verzerrung visueller Flußfelder durch Augenbewegungen

Die Analyse von Flußfeldern wird erschwert, wenn wir zusätzlich Augenfolgebewegungen durchführen, z.B. um ein Objekt der Umwelt, in der wir uns bewegen, zu fixieren. In diesem Fall ist das retinale Flußfeld die Resultierende aus zwei Flußfeldkomponenten, einer ersten, die sich aus der eigenen Vorwärtsbewegung ergibt und einer zweiten, die durch die Bulbusauslenkung, im Folgenden als Augenrotation bezeichnet, hervorgerufen wird (vgl. Abb. 1B). Während die Bewegungsrichtung also konstant bleibt, verschiebt sich der Expansionsfokus und kann deshalb im Falle durchgeführter Augenfolgebewegung nicht mehr als Indikator der Bewegungsrichtung herangezogen werden. Um auch in dieser Situation die eigene Bewegungsrichtung aus dem visuellen Flußfeld ableiten zu können, muß die expandierende Komponente, also der radiale Fluß, der die Vorwärtsbewegung reflektiert, isoliert werden. Wie extrahiert unser Gehirn die Bewegungsrichtung aus visuellen Flußfeldern während glatter Augenfolgebewegung?

Bisherige Untersuchungen konnten dieses Problem nicht eindeutig klären, verschiedene Lösungsmodelle wurden vorgeschlagen:

➤ **Retinale Lösung:**

Allen retinalen Lösungen ist die Annahme gemein, daß das visuelle System allein durch die Analyse der retinalen Information die radiale Flußkomponente, welche die Eigenbewegungsrichtung anzeigt, extrahieren kann (Gibson, 1950). Als mögliche Informationsquellen, die eine Zerlegung des visuellen Flusses in seine zwei Komponenten erlauben, kommen verschiedene Parameter in Betracht, die wiederum in verschiedenen Modellen berücksichtigt wurden:

- **Diskrete Modelle:** Diese erfordern die Bestimmung der sechs Komponenten von Translation und Rotation (jeweils drei Freiheitsgrade) der Versuchsperson aus der Bildverschiebung einer geringen Anzahl von Punkten der Umgebung. Eine solche Ermittlung ist mathematisch möglich, wird aber, da sie die exakte Bestimmung einiger weniger

Bezugspunkte erfordert, als zu anfällig gegenüber Störfaktoren wie z.B. sensorischem Rauschen angesehen (Longuet-Higgins, 1981, 1984).

- **Differentielle Modelle:** Zur Bestimmung der radialen und horizontalen Komponenten verwenden diese Modelle unterschiedliche Invarianten des Flußfeldes. Die wesentliche invariante Größe hierbei ist der konstante horizontale Fluß, der tiefenunabhängig das gesamte Flußmuster gleichermaßen beeinflusst. Wird diese konstante Flußkomponente, z.B. durch Differenzierung, isoliert und vom Gesamtflußfeld subtrahiert, resultiert der tiefenabhängige radiale Fluß, der über die Bewegungsrichtung informiert (Koenderink und van Doorn, 1976, 1981, 1987; Nakayama, 1985).
- **Bewegungs-Parallaxe:** Der Bewegungs-Parallaxe liegt die Tatsache zugrunde, daß sich Objekte, die sich in der Nähe des Beobachters befinden, schneller relativ zueinander bewegen als weiter entfernte Dinge: die Geschwindigkeit ist umgekehrt proportional zum Quadrat des Beobachterabstandes. Für die Analyse von Flußfeldern ist die Bewegungs-Parallaxe von Bedeutung, da Flußgeschwindigkeiten, die sich aus der Vorwärtsbewegung einer Versuchsperson ergeben, von der Entfernung zu den jeweiligen Objekten beeinflusst werden, während dies für die Komponente, die aus einer Augenrotation herrührt, nicht zutrifft. Longuet-Higgins und Prazdny (1980) z.B. zeigten, daß die Eigenbewegungsrichtung mathematisch durch Analyse der Bewegungs-Parallaxe zwischen zwei Elementen in unterschiedlichen Tiefen abgeleitet werden kann.

➤ **Extraretinale Lösung:**

Anders als retinalen Modellen liegt extraretinalen Lösungen die Annahme zugrunde, daß das visuelle System extraretinale Informationen für die Zerlegung von Flußfeldern verwendet. Als mögliches extraretinales Signal, das die Geschwindigkeit der Augenrotation anzeigt, kommt eine Kopie des efferenten Signals, das als Bewegungssignal an die Augenmuskeln entsendet wird, die sog. *Efferenzkopie* (von Holst und Mittelstaedt, 1950),

oder auch *propriozeptive Information* aus den Spindeln der Augenmuskeln in Betracht. Durch Subtraktion eines solchen Augengeschwindigkeitssignals, welches der horizontalen Flußkomponente entspricht, vom visuellen Bewegungssignal wird der radiale Fluß extrahiert (Royden et al., 1994).

Im Vergleich zu retinalen Lösungen bietet das extraretinale Lösungsmodell drei wesentliche Vorteile:

1. Die Genauigkeit des extraretinalen Signals und somit die Genauigkeit der Bestimmung der horizontalen Komponente ist unabhängig von der Struktur des Flusses und auch von der Größe des Gesichtsfeldes.
2. Durch extraretinale Signale kann eine Augenrotation von einer Rotation des Kopfes, wie sie z.B. bei der Bewegung auf einer gekrümmten Bahn resultiert, unterschieden werden, obgleich unter beiden Bedingungen (Geradausbewegung *und* Augenrotation bzw. Bewegung auf einer gekrümmten Bahn *ohne* zusätzliche Augenbewegung) weitgehend das identische retinale Flußfeld resultiert. Mit anderen Worten, extraretinale Signale können Mehrdeutigkeiten auflösen, gegenüber denen retinale Modelle versagen.
3. Es ist denkbar, daß durch Integration eines Augengeschwindigkeitssignals die Augenposition relativ zum Kopf ermittelt wird. Dies ist eine Information, die für die Bestimmung der Bewegungsrichtung relativ zum Kopf, d.h. der eigentlichen Bewegungsrichtung, unentbehrlich ist.

Da die bisher vorgestellten Lösungsmodelle die Ergebnisse vieler Experimente nicht hinreichend zu erklären vermochten, schlugen andere Forscher ein drittes Modell vor:

➤ **Hybrid-Hypothese:**

Hier wird die Möglichkeit erwogen, daß das visuelle System sowohl retinale als auch extraretinale Lösungsmodelle verwendet, um die Bewegungsrichtung zu bestimmen. Zum Beispiel könnte das visuelle System retinale und extraretinale Schätzungen der Bewegungsrichtung vergleichen (Banks et al., 1996), retinale und extraretinale Bestimmungen

der Rotation kombinieren (Ehrlich et al., 1998), oder primär ein visuelles Signal nutzen und in einem zweiten Schritt auf Grundlage extraretinaler Information die Flußfeldanalyse präzisieren (Beintema und van den Berg, 1998; Lappe, 1998).

Die bisher durchgeführten psychophysischen Untersuchungen testeten die verschiedenen Lösungsmodelle in folgender Weise. Grundgedanke war der Vergleich von wahrgenommenen Bewegungsrichtungen unter *identischen retinalen*, jedoch *unterschiedlichen okulomotorischen* Bedingungen. Zu diesem Zweck wurden Versuchspersonen visuelle Flußfelder, die eine Eigenbewegung simulierten, während einer Augenfolgebewegung (*Bedingung 1*) oder unter Fixation (*Bedingung 2*) dargeboten. Der unter *Bedingung 1* durch die Augenfolgebewegung resultierende horizontale Fluß wurde unter *Bedingung 2* durch externe Stimulusbewegung simuliert, es wurde hier also die Summe aus radialer und horizontaler Flußkomponente gezeigt. Die Rationale dieses experimentellen Ansatzes ist die folgende: Da unter *Bedingung 2 (Fixation)* kein extraretinales Signal vorliegt, sehr wohl jedoch unter *Bedingung 1 (durchgeführte Augenfolgebewegung)*, sind zwei unterschiedliche Voraussagen zu treffen. Sollten **extraretinale Signale** verwendet werden, müssen Unterschiede in der Bewegungswahrnehmung unter diesen zwei Bedingungen resultieren. Konkret muß ein Zusammenbruch der Sehleistung unter der Bedingung simulierter Augenrotation erwartet werden. Umgekehrt sagt das **retinale Lösungsmodell** keine Leistungsunterschiede voraus, da sich die retinalen Größen unter den beiden Bedingungen nicht unterscheiden (vgl. Abb. 1).

1.4. Ergebnisse bisheriger psychophysischer Untersuchungen

Unter Anwendung des oben genannten Paradigmas fanden Warren und Hannon (1988) keine perzeptuellen Unterschiede ihrer Versuchspersonen für die zwei genannten Bedingungen. Hieraus schlußfolgerten sie, daß ein

extraretinales Signal für die Zerlegung des Flußfeldes in seine radiale und horizontale Komponente nicht notwendig sei – erster experimenteller Beleg für das Konzept von Gibson (1950). Warren und Hannon (1988) verwendeten in ihren Untersuchungen jedoch sehr langsame Augen- und Rotationsgeschwindigkeiten (bis zu 1,5 WiGrad/s). Die genannten Ergebnisse wurden für ähnlich niedrige Rotationsgeschwindigkeiten in etlichen Studien bestätigt (Banks et al., 1996; Royden et al., 1992, 1994; van den Berg, 1993). Royden et al. (1992, 1994) und Banks et al. (1996) wählten jedoch auch höhere Rotationsgeschwindigkeiten und fanden für diese große Fehler in der Bestimmung der Bewegungsrichtung unter der simulierten Bedingung, während die Leistung bei tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung unverändert gut blieb. Sie schlußfolgerten deshalb, daß die allein durch retinale Analyse abgeleitete Bewegungsrichtung nur für sehr langsame Augenbewegungen korrekt ist, währenddessen Rotationsraten, die eine Geschwindigkeit von 1 WiGrad/s überschreiten, extraretinale Information erforderlich machen. Wiederum andere Studien (Rieger und Toet, 1985; Stone und Perrone, 1997; van den Berg, 1996) zeigten auch für hohe simulierte Rotationsraten (bis zu 16 WiGrad/s) eine relativ genaue Bestimmung der Bewegungsrichtung, die sich von der Leistung unter tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung nicht signifikant unterschied. Möglicherweise spielten hier zusätzliche Stimuluseigenschaften wie Tiefeninformation und Stimulustyp (Ebene versus Wolke) eine Rolle (van den Berg, 1992; Warren und Hannon, 1988).

Zusammenfassend wurde die Widersprüchlichkeit der bisher vorliegenden Ergebnisse in der Weise gedeutet, daß das visuelle Signal unter besonderen Beobachtersituationen hinreichend sei, um eine valide Analyse der Flußfelder vorzunehmen, währenddessen unter den meisten Bedingungen zusätzlich oder auch ausschließlich extraretinale Information für die Zerlegung des Gesamtflusses herangezogen wird.

1.5. Probleme der bisherigen psychophysischen Untersuchungen

Die Widersprüche der bisher berichteten Experimente sind möglicherweise darauf zurückzuführen, daß eine wesentliche Annahme des experimentellen Konzepts falsch sein könnte. Konkret wird angenommen, daß unter simulierter Augenfolgebewegung (Fixationsbedingung) keine extraretinale Referenz vorliege. Diese Annahme erscheint bei genauerer Betrachtung unplausibel, da die Fixation eine willkürlich kontrollierte okulomotorische Leistung darstellt, die ähnlich wie langsame Augenfolgebewegungen von einem extraretinalen Signal begleitet sein sollte. Im besten Fall und im Sinn des vorgestellten Experimentes beträgt das extraretinale Signal unter Fixation Null. Jedoch gibt es gute Gründe anzunehmen, daß dieses Signal unter der Bedingung simulierter Augenbewegung ungleich Null ist, da hier durch den horizontalen Fluß ein optokinetischer Nystgmus (OKN) ausgelöst werden dürfte, zu dessen Unterdrückung es wiederum einer erhöhten Fixationsanstrengung bedarf (Wertheim, 1994). Es erscheint also möglich, daß die guten Einschätzungen der Bewegungsrichtung unter der Bedingung simulierter Augenfolgebewegung Ausdruck eines erhöhten extraretinalen Signals waren. Das erste Hauptproblem früherer Untersuchungen ist somit die Möglichkeit, daß der visuelle Beitrag zur Kompensation der visuellen Folgen von Augenbewegungen überschätzt wurde. Schlußendlich muß deshalb der Beitrag retinaler Information zur Zerlegung der Flußfelder gänzlich angezweifelt und mit besser geeigneten Paradigmen geprüft werden.

Anders als der Beitrag visueller Signale zur Zerlegung von Flußfeldern in seine möglichen Komponenten ist der Beitrag extraretinaler Signale zu dieser Funktion unumstritten (Banks et al., 1996; Freeman, 1999; Freeman et al., 2000; Haarmeier et al., 1997; Royden et al., 1992, 1994; Royden, 1994; Wertheim, 1987, 1994). In den zitierten Studien wurde jedoch bisher ein grundsätzliches Problem dieser extraretinalen Signale, die im Folgenden auch als Referenzsignale bezeichnet werden sollen, vernachlässigt: Das extraretinale Signal ist mit hoher Wahrscheinlichkeit unpräzise und deshalb eine Quelle für

Fehler in der Bestimmung der Eigenbewegung. Dies gilt, sofern es nicht fortlaufend angepaßt wird, damit es das visuelle Signal, das aus der Augenbewegung resultiert, vollständig kompensieren kann. Der Grund ist, daß das visuelle Signal nicht nur von der ausgeführten Augenbewegung abhängt, sondern auch von einer Vielzahl visueller Parameter wie Helligkeit, Kontrast oder Raumfrequenz, die natürlicherweise variieren (Smith und Edgar, 1990; Thompson, 1982). Außerdem führt der gleiche motorische Befehl zu einem unterschiedlichen Ausmaß an Augenbewegung, abhängig von der Ansprechbarkeit der okulomotorischen Muskeln, die durch Müdigkeit oder Krankheit beeinflußt sein könnte. So erscheint die Wahl einer fixen Kopie des motorischen Befehls, d.h. einer invarianten Efferenzkopie (von Holst und Mittelstaedt, 1950), von der in den allermeisten Studien ausgegangen wird, als ungeeignet – ein zweites Hauptproblem, das in den bisherigen Studien zur Wahrnehmung von Flußfeldern nicht berücksichtigt wurde. Konkret muß aufgrund der oben ausgeführten Erwägungen eine kontinuierliche Anpassung des Referenzsignals an die jeweiligen Anforderungen und äußeren Bedingungen erwartet werden, damit sichergestellt ist, daß extraretinale Referenzgrößen den erwarteten retinalen Fluß vollständig kompensieren.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, durch Anwendung geeigneter psychophysischer Paradigmen zur Klärung folgender Fragen beizutragen:

1. Welches sind die entscheidenden Signale, die die durch Augenbewegung hervorgerufenen Flußfeldverzerrungen kompensieren?
2. Werden extraretinale Signale den perzeptuellen Erfordernissen entsprechend angepaßt?

Die hier vorgestellten Ergebnisse bestätigen die Notwendigkeit eines extraretinalen Signals, das in der Tat fortlaufend Optimierungsprozessen unterliegt. Die in dieser Arbeit nachgewiesene Kalibrierung des Referenzsignals basiert, so wird zu zeigen sein, auf einer richtungsselektiven Interaktion zwischen dem okulomotorischen Befehl und dem während der Augenfolgebewegung empfangenen horizontalen retinalen Fluß.

2. Material und Methoden

Ziel der durchgeführten Experimente war es, zu untersuchen, in welcher Weise extraretinale Signale auf die Analyse visueller Flußfelder und damit auf die Wahrnehmung von Eigenbewegung beim Menschen einwirken und ob sie nützlichen Modifikationen unterliegen. Für die entsprechenden Untersuchungen war ein geeigneter visueller Reiz notwendig, der reproduzierbar die Wahrnehmung einer translatorischen Eigenbewegung erzeugte. Ein solcher Reiz wurde auf Grundlage erster Beobachtungen in Experiment 1 festgelegt. Mit diesem Stimulus wurden nachfolgend Versuche durchgeführt (Experiment 2), die dem oben skizzierten Paradigma bisheriger psychophysischer Untersuchungen (Vergleich der Wahrnehmung von Bewegungsrichtungen unter *durchgeführter* und *simulierter Augenfolgebewegung*) folgten und somit einen Vergleich mit Ergebnissen früherer Studien (Regan und Beverly, 1982; Royden et al., 1992; van den Berg, 1992; Warren und Hannon, 1988) zuließen. In einem dritten Experiment wurde unter Anwendung eines alternativen experimentellen Ansatzes der Beitrag eines extraretinalen Referenzsignals zur Analyse von Flußfeldern nachgewiesen, für welches schließlich in Experiment 4 geprüft wurde, ob es durch adaptive Anpassungen optimiert wird.

2.1. Allgemeine Methoden

2.1.1. Versuchsanordnung

Die Versuchspersonen saßen mit einem Abstand von 145 cm vor einer Projektionsfläche in einem ansonsten völlig abgedunkelten Raum. Ihre Kopfposition wurde dabei mit einer Stirn- und Kinnstütze stabilisiert; ihre Sicht war binokular (vgl. Abb. 2).

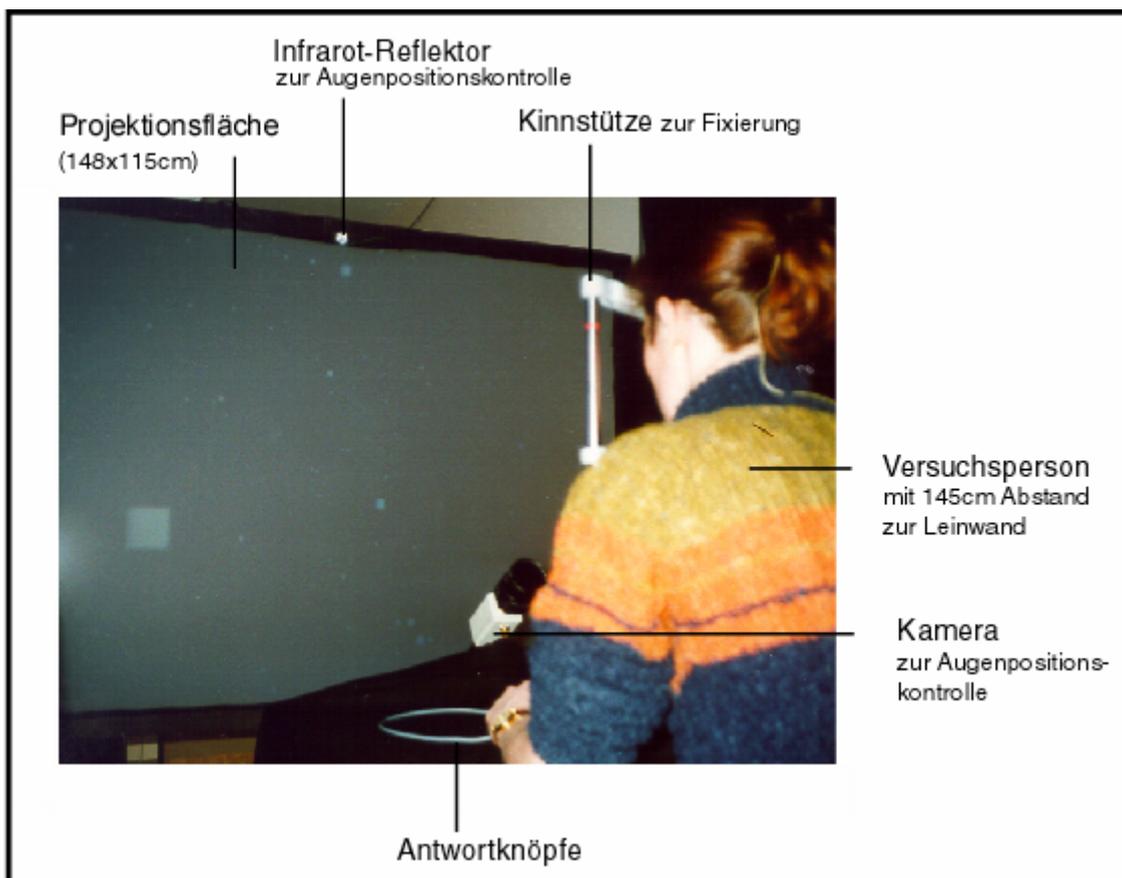


Abb. 2: Versuchsanordnung im Labor – die Versuchsperson sitzt mit einem Abstand von 145 cm vor der Projektionsfläche in dem ansonsten völlig abgedunkelten Raum. Die Kopfposition wird durch die Kinnstütze stabilisiert. Während der Reizdarbietung erfolgt eine Augenpositionskontrolle durch eine Videokamera.

Die Reize wurden auf einem Computer (Silicon Graphics workstation; „Computer 1“, Abb. 3) erzeugt und über einen Video-Projektor (Electro-Home; 1280 x 1024 Bildpunkte, Bildwiederholungsrate: 72 Hz) auf die Rückseite einer lichtdurchlässigen Projektionsfläche (148 x 115 cm) geworfen (vgl. schematische Darstellung in Abb. 3). Die Stimulusmaße betragen 56 x 44 WiGrad.

Während jeder einzelnen Stimuluspräsentation wurden die Augenbewegungen registriert. Hierzu wurde ein in der Abteilung für Kognitive Neurologie der Universitätsklinik Tübingen entwickeltes Videosystem verwendet. Dieses System basiert auf der Analyse von Purkinje-Reflexen, die durch zwei Infrarot-Reflektoren auf der Kornea erzeugt und von einer Infrarot-Kamera

aufgenommen werden. Die relativen Abstände zwischen Purkinje-Reflex und Pupillenmitte liefern hierbei das Maß der Augenposition.

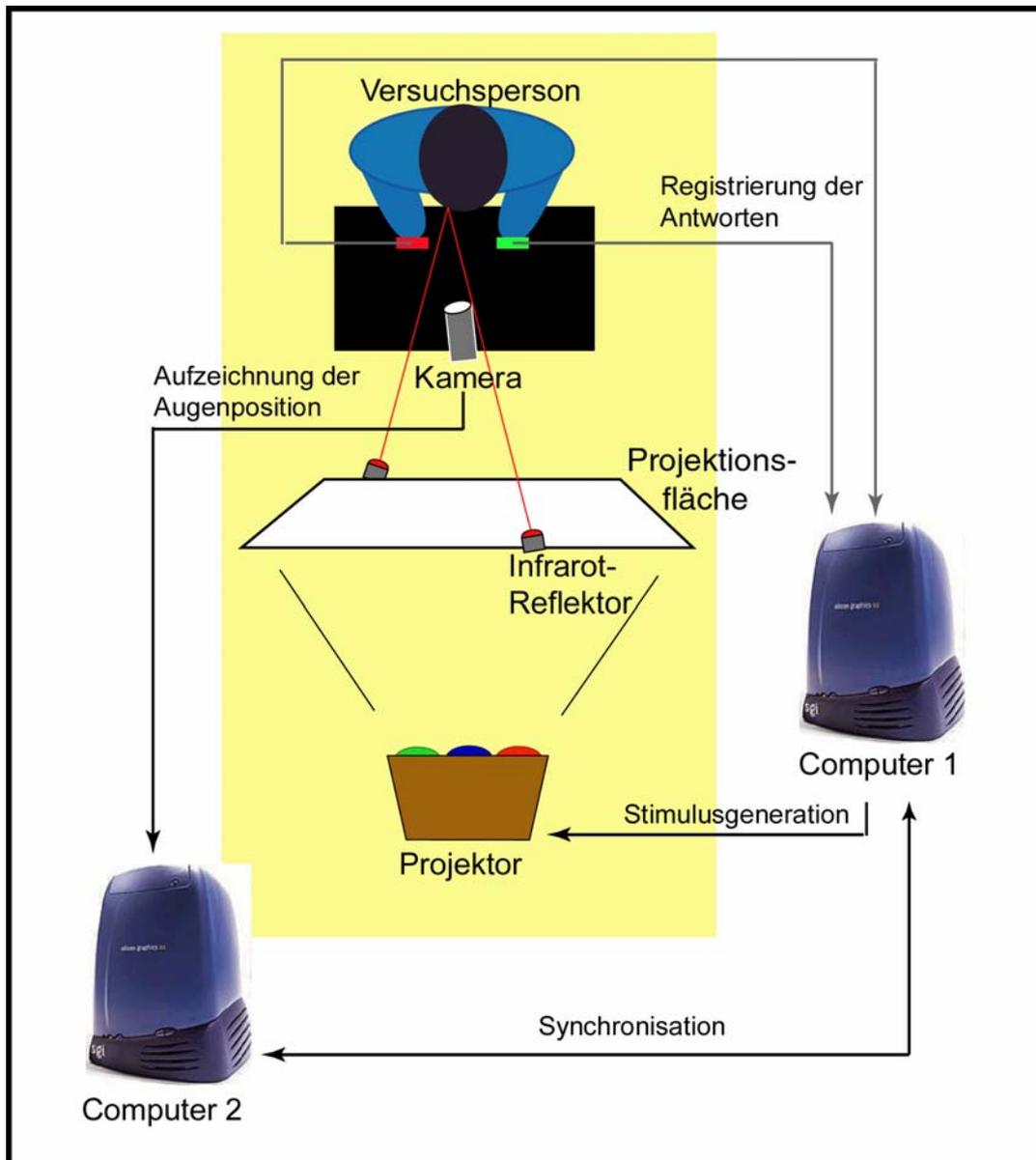


Abb. 3: Schematische Darstellung der Versuchsanordnung. „Computer 1“ generiert den visuellen Reiz, der über den Projektor auf die Projektionsfläche geworfen wird. Die Versuchsperson teilt ihre perzeptuelle Antwort durch das Drücken eines von zwei möglichen Antwortknöpfen mit. Während der Reizpräsentation erzeugen die Infrarot-Reflektoren auf der Kornea zur Augenpositionskontrolle Purkinje-Reflexe, die von der Kamera aufgenommen und in Echtzeit durch „Computer 2“ analysiert werden. Weicht die Augenposition von der jeweiligen Zielreizposition um mehr als 2 WiGrad ab, wird ein akustisches Fehlersignal ausgelöst und die entsprechende Präsentation als ungünstig bewertet.

Die so ermittelten Augenpositionsdaten wurden mit einer Frequenz von 50 Hz durch einen zweiten Computer („Computer 2“, Abb. 3) aufgenommen und analysiert, so daß die Augenpositionen mit der jeweiligen Zielreizposition noch im Experiment verglichen werden konnten. Wichen die beiden Positionen um mehr als 2 WiGrad voneinander ab, wurde ein akustisches Fehlersignal ausgelöst und die entsprechende Präsentation als ungültig bewertet. Sämtliche Augenpositionsdaten wurden zudem nach Abschluß der Experimente ausgewertet. Damit sich die Probanden an die Versuchsbedingungen gewöhnen und ihre Aufgabe lernen konnten, durchliefen sie zu Beginn bis zu 80 Probedarbietungen. In keiner der Untersuchungen wurde eine Rückmeldung über die Richtigkeit getroffener Einschätzungen gegeben.

2.1.2. Visuelle Reize

Die eingesetzten visuellen Reize simulierten die visuellen Konsequenzen einer translatorischen Eigenbewegung und sollten – im besten Fall – eine robuste Bewegungswahrnehmung hervorrufen.

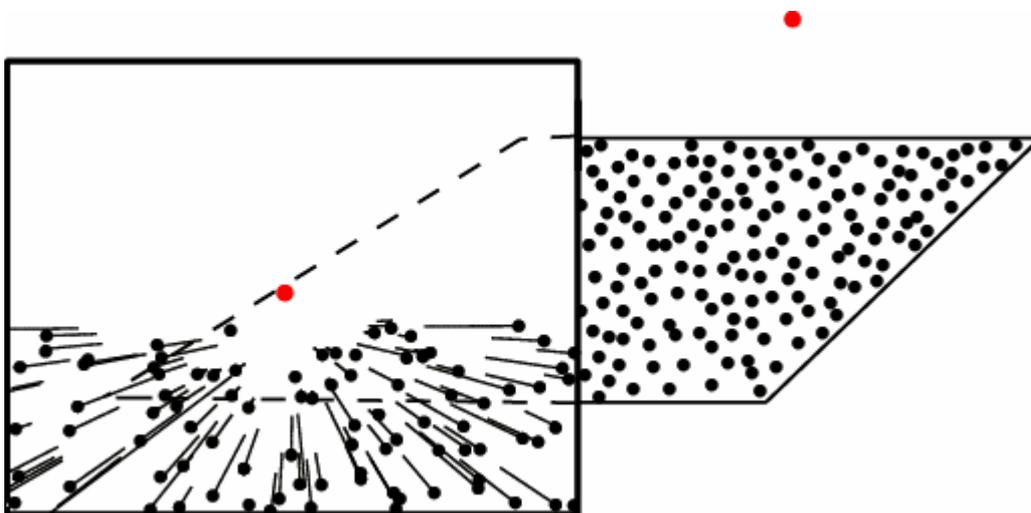


Abb. 4: Der **Ebene**-Stimulus (links) ergibt sich durch mathematische Projektion einer vorgegebenen Ebene (rechts) auf eine frontoplanare Fläche. Gezeigt ist die Simulation einer reinen Vorwärtsbewegung für die Position des Fixationspunktes bei 0 WiGrad.

Ein erster Stimulus simulierte die Bewegung über eine **Ebene**, d.h. über eine glatte Oberfläche, deren Grundmuster aus 1500 zufällig angeordneten Punkten

(Durchmesser 4 WiMin; weiß, Leuchtdichte $3,6 \text{ cd/m}^2$ im Vergleich zu dem ansonsten dunklen Hintergrund [$0,0 \text{ cd/m}^2$]) bestand (vgl. Abb. 4). Die simulierte Sichtweite betrug hierbei 50 m. Ein stationärer Fixationspunkt (Durchmesser 6,7 WiMin; rot) befand sich in einer simulierten Augenhöhe von 1,6 m über der Ebene (war somit kein Punkt der Ebene). Seine horizontale Position variierte in den einzelnen Versuchen.

Da dieser Ebene-Stimulus in nur unzureichender Weise den Eindruck einer Eigenbewegung erzeugte (siehe Ergebnisse Experiment 1), wurde ein zweiter Reiz, eine Punktwolke (vgl. Abb. 5), eingesetzt: Diese simulierte eine Bewegung durch einen mit Quadraten ausgefüllten Raum (vergleichbar mit der Bildfolge des bekannten Windows-Bildschirmschoner ‚Starfield Stimulation‘).

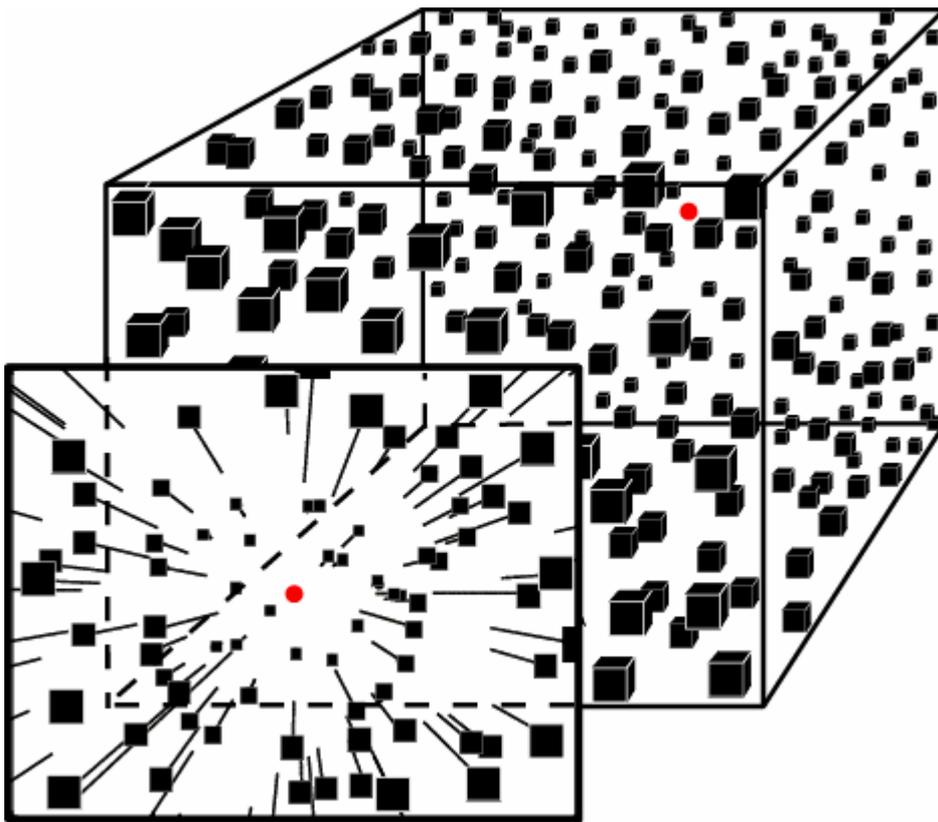


Abb. 5: Der **Wolke**-Stimulus (links) ergibt sich durch mathematische Projektion einer vorgegebenen Punktwolke (rechts) auf eine frontoplanare Fläche. Gezeigt ist die Simulation einer reinen Vorwärtsbewegung für die Position des Fixationspunktes bei 0 WiGrad.

Die **Wolke** bestand aus 1000 oder 1500 Quadraten (weiß, Leuchtdichte 3,6 cd/m² im Vergleich zu dem ansonsten dunklen Hintergrund [0,0 cd/m²]) bei einer simulierten Sichtweite von 40 m. Die Quadrate änderten während der Stimuluspräsentation ihre Größe, entsprechend ihrer simulierten Entfernung (bei 40 m: 4,5 WiMin Seitenlänge). Die simulierte Augenhöhe betrug 20 m. Der rote Fixationspunkt befand sich entweder im Zentrum der Wolke oder auf der Horizontalen durch das Zentrum, stellte jedoch nie einen Punkt der Wolke dar.

2.1.3. Versuchspersonen, Erfassung und Auswertung psychophysischer Daten

Insgesamt nahmen 34 Probanden (24 Frauen, 10 Männer, Alter zwischen 20 und 33 Jahre) mit und ohne Korrekursionsbedarf an den Experimenten teil, die meisten an mehreren Versuchen. Zu Beginn der Untersuchungen waren alle Versuchspersonen, mit Ausnahme von dreien, bezüglich psychophysischer Untersuchungen naiv.

Aufgabe der Versuchspersonen war es, die Richtung der wahrgenommenen Eigenbewegung anzuzeigen, die durch die Flußfelder erzeugt wurde. Die Probanden wurden instruiert ihre Wahrnehmung entweder durch Auswahl einer von zwei möglichen Antworten mitzuteilen (Experimente 1, 3 und 4.1) oder mittels einer über eine Computermaus verschieblichen vertikalen Linie direkt auf der Projektionsfläche zu markieren (Experimente 2 und 4.2).

- Wahl zwischen zwei Antwortmöglichkeiten (two alternative forced choice = 2AFC-Versuche)

Die Versuchspersonen mußten sich hier zwischen den beiden Antwortmöglichkeiten *rechts* oder *links* entscheiden, d.h. ob ihre wahrgenommene Bewegungsrichtung nach rechts oder links von ihrem subjektiven Geradeaus abwich. Die Mitteilung ihrer Antwort erfolgte über das Drücken eines von zwei möglichen Antwortknöpfen.

Zur Ermittlung psychophysischer Schwellen in diesem Experimenttyp wurde eine definierte Stimuluseigenschaft während eines Versuches durch eine

adaptive Staircase-Methode (Experimente 1 und 4.1) – eine PEST-Strategie (Parameter Estimation by Sequential Testing; Liebermann und Pentland, 1982) – oder gemäß eines Protokolls mit vorgegebenen Stimulusgrößen variiert (Experiment 3).

Die Auswertung der so gewonnenen Daten erfolgte durch Probit-Analysen (McKee et al., 1985), mit deren Hilfe definierte Schwellenwerte bestimmt wurden. Der Punkt mit gleich häufigen Rechts- und Linksantworten markierte hier diejenige Stimulusgröße, die mit einer subjektiven Vorwärtsbewegung verbunden war. Entsprechend zeigten Punkte mit 75% Rechts- bzw. Linksantworten die Schwellen für die Wahrnehmung einer Eigenbewegung nach *rechts* bzw. nach *links* an.

- Direktes Anzeigen der wahrgenommenen Bewegungsrichtung auf der Projektionsfläche

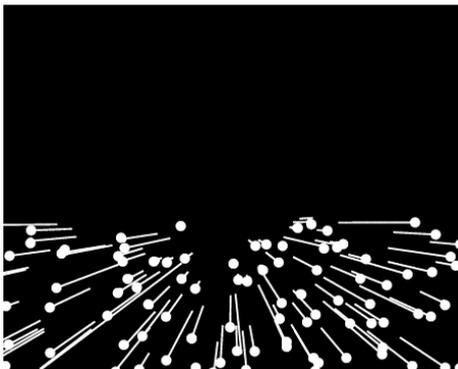
Nach dem jeweiligen Reizende erschien in diesen Versuchen auf der Projektionsfläche eine weiße vertikale Linie (3 WiMin breit und 60 WiMin hoch), welche sich über die Computermaus in der Horizontalen verschieben ließ. Durch Klicken mit der linken Maustaste markierten die Probanden hier diejenige Position, die ihrer subjektiv wahrgenommenen Bewegungsrichtung entsprach. Innerhalb eines Versuchs wurden dabei vorgegebene simulierte Bewegungsrichtungen in randomisierter Abfolge und mehrfach präsentiert (Experimente 2.1 und 4.2). Somit erfolgte für eine Reizbedingung die Registrierung mehrerer Markierungen, die, anschließend gemittelt, die durchschnittlich empfundene Bewegungsrichtung widerspiegeln.

Die statistische Auswertung der psychophysischen Schwellen erfolgte mit Hilfe von Varianzanalysen (ANOVA) und nachfolgenden t-Tests (Duncan).

2.2. Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp

Wie bereits erwähnt, mußte zunächst ein möglichst „optimaler“ Reiz definiert werden, durch den eine robuste Eigenbewegungswahrnehmung ausgelöst werden konnte. In einem ersten Experiment wurde geprüft, welcher der beschriebenen Reize – **Ebene** oder **Wolke** – (vgl. Abb. 6) hierzu besser geeignet war. Geprüft wurde, ob die wahrgenommene Eigenbewegung für den **Ebene**-Stimulus (Experiment 1.1) oder für den **Wolke**-Stimulus (Experiment 1.2) besser mit der simulierten Eigenbewegung übereinstimmte.

Experiment 1.1: **Ebene**



Experiment 1.2: **Wolke**

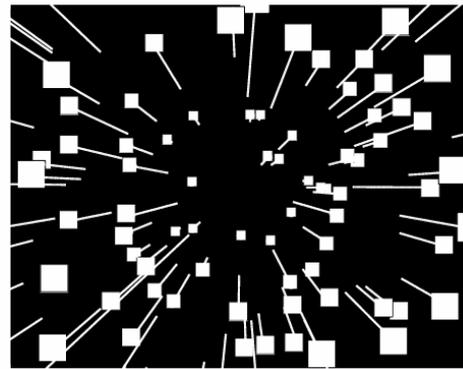


Abb. 6: Schematische Darstellung der verwendeten Reize in Experiment 1.1: **Ebene** (links) und Experiment 1.2: **Wolke** (rechts). In beiden Abbildungen wird eine reine Vorwärtsbewegung simuliert. Der Expansionsfokus stimmt also mit der simulierten Bewegungsrichtung überein.

Ermittelt wurde die simulierte Bewegungsrichtung, die mit dem subjektiven Eindruck einer reinen Vorwärtsbewegung verbunden war. Diese Größe wurde für fünf verschiedene Blickrichtungen in fünf Einzelversuchen (horizontale Position des Fixationspunktes $-19,4$; $-10,0$; $0,0$; $+10,0$; $+19,4$ WiGrad) bestimmt. In jeder Einzelmessung liefen zwei PEST-Strategien (PEST-Startwerte -20 bzw. $+20$ WiGrad) parallel, in denen die simulierte Bewegungsrichtung variiert wurde.

Für jede Schwelle wurden mindestens 50 gültige (insgesamt mindestens 100) Einzeldarbietungen präsentiert. Als Schwelle diente hier, wie ausgeführt, diejenige simulierte Bewegungsrichtung, die gleich häufig mit einer subjektiven Bewegung nach links und nach rechts verbunden war.

Für die Dauer der Reizpräsentation (2 s) war der Fixationspunkt (Durchmesser 6,7 WiMin) sichtbar und wurde die Augenposition kontrolliert.

In Experiment 1.1 trugen insgesamt zwölf Probanden zu den Ergebnissen bei. Für jede der fünf Bedingungen (fünf Blickrichtungen) wurden Messungen von acht Probanden erhoben. An Experiment 1.2 nahmen acht Versuchspersonen teil, von denen jede einzelne alle fünf Bedingungen absolvierte.

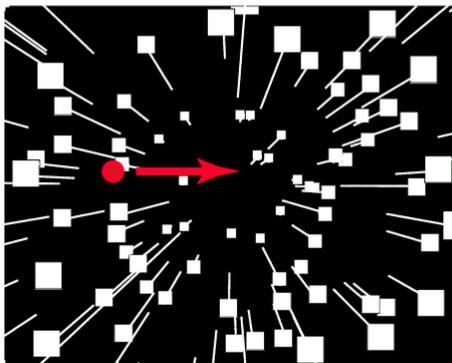
2.3. Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)

Experiment 2 diente dem Vergleich der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung bei *tatsächlich durchgeführter (Bedingung 1)* und *simulierter Augenfolgebewegung (Bedingung 2)* und griff somit auf das bisher in der Literatur eingesetzte Paradigma zurück (Banks et al., 1996; Regan und Beverly, 1982; Royden et al., 1992, 1994; van den Berg, 1992, 1993, 1996; Warren und Hannon, 1988).

Es wurden Reize dargeboten, die fünf unterschiedliche Bewegungsrichtungen (-8; -4; 0; +4; +8 WiGrad) simulierten und die durch direktes Anzeigen mit der Maus bezüglich der wahrgenommenen Bewegungsrichtung zu bewerten waren. Unter *Bedingung 1* folgten die Probanden einem Zielpunkt (Durchmesser 10 WiMin, rot), der sich mit einer vorgegebene Geschwindigkeit (1,15; 1,72; 6,89 oder 10,34 WiGrad/s) von links nach rechts bewegte (vgl. Abb. 7A). Durch die Augenbewegung wurde hier notwendigerweise eine horizontale Flußfeldkomponente auf der Netzhaut erzeugt, deren Geschwindigkeit derjenigen der Augenfolgebewegung entsprach. Dieser horizontale Fluß wurde

unter *Bedingung 2* künstlich erzeugt (vgl. Abb. 7B). Hier wurde den Versuchspersonen, die einen stationären Fixationspunkt (Durchmesser 10 WiMin, rot) betrachteten, ein Flußfeld dargeboten, das eine zusätzliche horizontale Bewegungskomponente enthielt. Die Geschwindigkeit dieser horizontalen Flußfeldkomponente entsprach derjenigen des Zielpunktes in *Bedingung 1* (Rotationsgeschwindigkeit: 0; 1,15; 1,72; 6,89 oder 10,34 WiGrad/s), so daß in beiden Bedingungen weitgehend identische retinale Stimulationen erzeugt wurden (vgl. Abb. 8).

A Stimulus für *tatsächlich* durchgeführte AFB:
Fixationspunkt **bewegt**



B Stimulus für *simulierte* AFB:
Fixationspunkt **stationär**

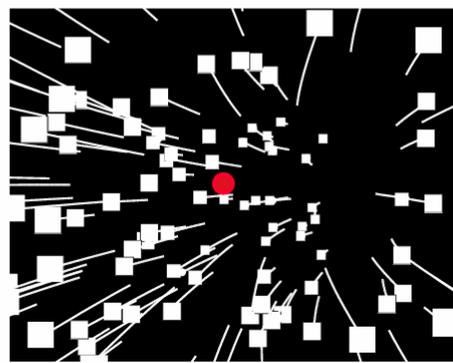
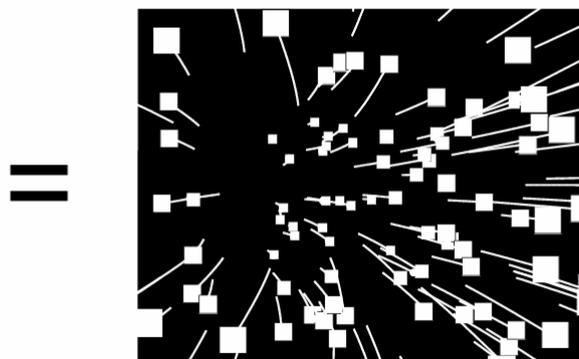
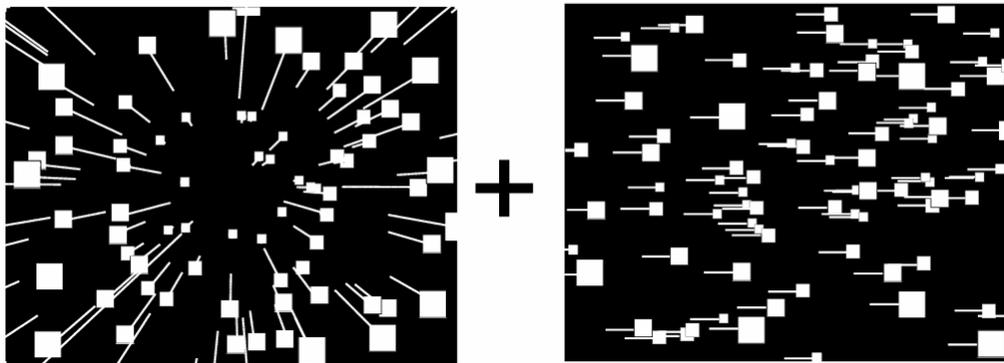


Abb. 7: Schematische Darstellung der verwendeten Reize in Experiment 2. Der Stimulus simuliert in diesem Beispiel unter beiden Bedingungen eine reine Vorwärtsbewegung (Bewegungsrichtung = 0 WiGrad). (A) Für die Bedingung der *tatsächlich durchgeführten Augenfolgebewegung (AFB)* wird ein rein radiales Flußfeld und ein bewegter Fixationspunkt präsentiert. (B) Für die Bedingung der *simulierten AFB* wird ein Flußfeld mit einer radialen und einer zusätzlichen horizontalen Komponente präsentiert, während der Fixationspunkt stationär bleibt.

radialer Fluß auf der Retina
durch *simulierte*
Vorwärtsbewegung

horizontaler Fluß auf der Retina
durch entweder *echte AFB*
oder durch *simulierte AFB*



resultierender **retinaler Fluß**
(für *echte* und *simulierte AFB* identisch)

Abb. 8: Der aus den dargebotenen Reizen (vgl. Abb. 7) resultierende retinale Fluß (unten) setzt sich in Experiment 2 aus zwei Komponenten zusammen: 1. Radiale Flußkomponente, die hier eine Vorwärtsbewegung nach geradeaus simuliert und für beide Bedingungen gleich ist (oben links) und 2. Horizontale Flußkomponente, entweder hervorgerufen durch die *tatsächlich durchgeführte Augenfolgebewegung (AFB)* nach links oder durch zusätzliche *Simulation dieser AFB* im präsentierten Reiz (oben rechts). Der resultierende retinale Fluß ist somit für die beiden Bedingungen weitgehend identisch.

Der Unterschied lag – der Deutung bisheriger psychophysischer Studien folgend – einzig und allein darin, daß unter der Bedingung *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung* zusätzlich extraretinale (okulomotorische) Information verfügbar war. Insgesamt wurden vier Messungen durchgeführt, die sich bezüglich der Fixationsbedingung (*Bedingung 1* versus *2*) und der Reizdauer (*Präsentationszeit 1,5* und *3 s*) unterschieden. Jede Einzelmessung

bestand aus 200 bis 220 Präsentationen, die sich in der Geschwindigkeit der tatsächlich durchgeführten bzw. simulierten Augenfolgebewegung (fünf Geschwindigkeiten, wobei 0 WiGrad/s für beide Bedingungen identisch war und nur einmal getestet wurde) oder der simulierten Bewegungsrichtung (fünf Richtungen) unterschieden, so daß jede Bedingung durchschnittlich achtmal getestet wurde.

Für jede der vier Bedingungen wurden acht Probanden untersucht.

Eine Stimulusdarbietung lief nach folgendem zeitlichen Schema ab: Zu Beginn jeder Präsentation wurde der zentrale Fixationspunkt für 0,5 s gezeigt, anschließend bewegte er sich entweder auf einer unsichtbaren „Rampe“ mit vorgegebener Geschwindigkeit (*Bedingung 1* – vgl. Abb. 9) oder er blieb stationär im Zentrum der Wolke (*Bedingung 2* – vgl. Abb. 10).

Die Rampenlänge in *Bedingung 1* wurde der jeweiligen Zielpunktgeschwindigkeit (1,15; 1,72; 6,89; 10,34 WiGrad/s) angepasst, um zu gewährleisten, daß die Präsentationszeit des Zielpunktes konstant 3,5 s bzw. 5 s blieb. Auch in *Bedingung 2* wurde der Fixationspunkt für 3,5 s bzw. 5 s gezeigt. So fixierten die Versuchspersonen in beiden Fällen den Fixationspunkt bereits 1 s, bevor der jeweilige Wolke-Stimulus für die Reizdauer von 1,5 s bzw. 3 s präsentiert und die Augenposition in diesem Zeitraum kontrolliert wurde. Eine weitere Sekunde nach Reizende erschien zur direkten Markierung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung die weiße Linie.

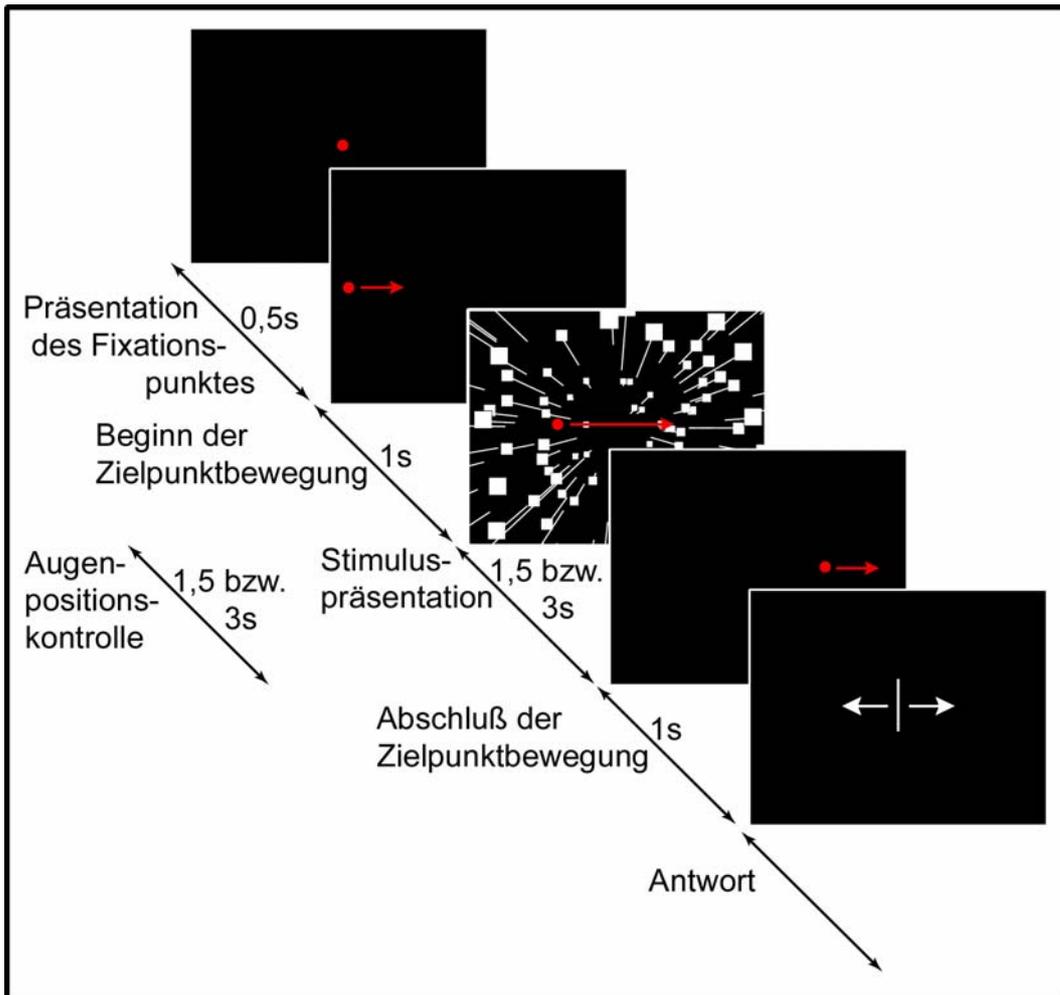


Abb. 9: Zeitlicher Ablauf einer einzelnen Präsentation in Experiment 2 – *tatsächlich durchgeführte Augenfolgebewegung*: Die Darbietung beginnt mit der Präsentation des Fixationspunktes im Zentrum der Projektionsfläche. Nach 0,5 s bewegt sich der Fixationspunkt mit vorgegebener Geschwindigkeit von links nach rechts. 1 s nach Beginn der Rampe beginnt die Präsentation des Wolke-Stimulus (Dauer 1,5 oder 3 s). Nach Abschluß der Zielpunktbeziehung erscheint eine weiße Linie, die von dem Probanden durch eine Maus in die Position seiner wahrgenommenen Bewegungsrichtung zu verschieben ist.

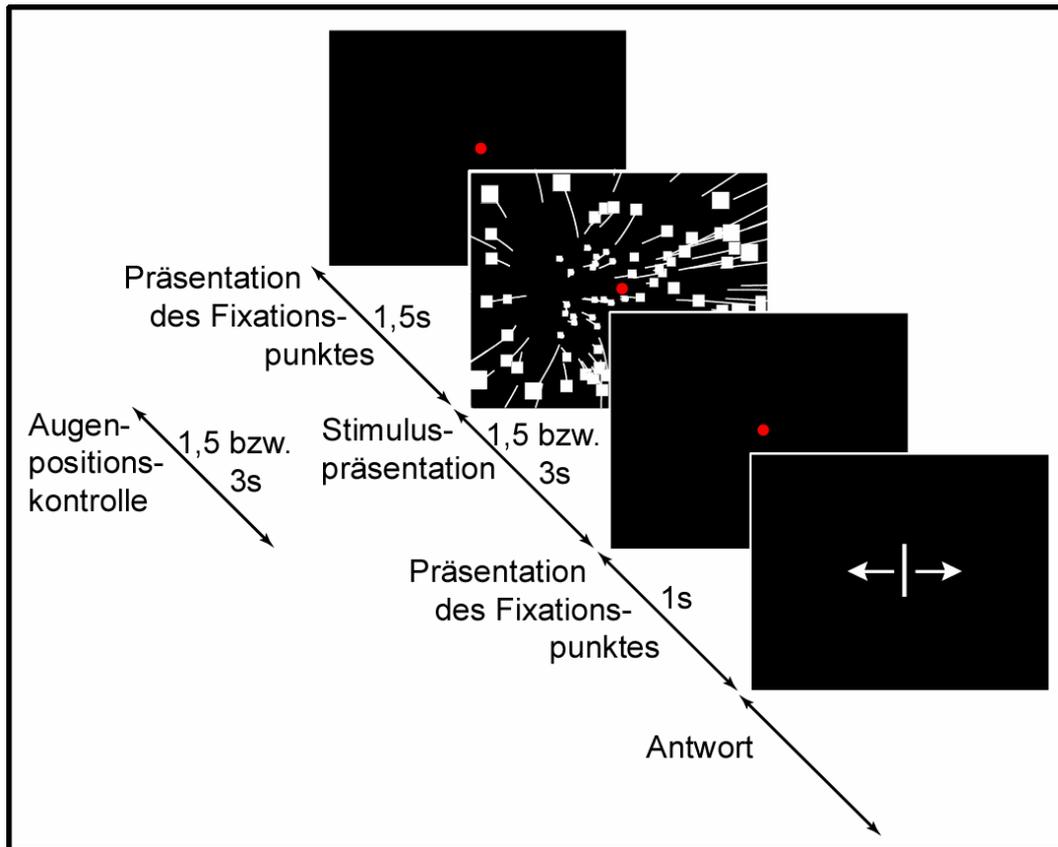


Abb. 10: Zeitlicher Ablauf einer einzelnen Präsentation in Experiment 2 – *simulierte Augenfolgebewegung*: Die Darbietung beginnt mit der Präsentation des Fixationspunktes im Zentrum der Projektionsfläche. Der Fixationspunkt bleibt für die gesamte Dauer der Stimulusdarbietung stationär. 1,5 s nach Beginn der Präsentation des Fixationspunktes erscheint der Wolke-Stimulus (Dauer 1,5 oder 3 s). Anschließend muß der Proband durch eine Maus die am Ende erscheinende Markierung in die Position seiner wahrgenommenen Bewegungsrichtung verschieben.

2.4. Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – *Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen*

Mit diesem Experiment sollte unter Anwendung eines alternativen Paradigmas der Beitrag eines durch extraretinale Signale gespeisten Referenzsignals geprüft werden.

Die Versuchspersonen führten hier Augenfolgebewegungen unterschiedlicher Geschwindigkeiten aus und betrachteten währenddessen ein Flußfeld, das immer eine reine Vorwärtsbewegung simulierte. Dieses radiale Flußfeld wurde

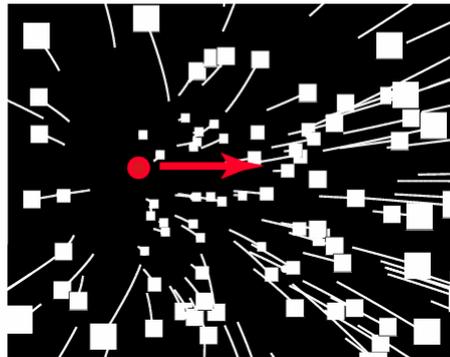
mit einer horizontalen Flußkomponente kombiniert, deren Geschwindigkeit variiert wurde (vgl. Abb. 11). Somit ergänzte die zweite Komponente den durch die Augenbewegung hervorgerufenen kohärenten horizontalen Fluß und simulierte hierdurch retinal eine andere Augengeschwindigkeit als die tatsächlich vorliegende (vgl. Abb. 12).

Für diesen Stimulus können zwei unterschiedliche Voraussagen getroffen werden: Wenn die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung allein auf der Analyse des visuellen Signals beruhte, indem jede horizontale Flußkomponente vollständig entfernt würde, um die visuellen Konsequenzen der Augenbewegung auszugleichen, sollte immer eine reine Vorwärtsbewegung wahrgenommen werden, unabhängig von der Größe des horizontalen retinalen Flusses (Banks et al., 1996; Freeman, 1999; Freeman et al., 2000). Da die Versuchspersonen mitteilen mußten, ob die Bewegungsrichtung rechts oder links von ihrem subjektiven Geradeaus lag, sollten die Häufigkeit von Rechts- und Links-Antworten für alle Geschwindigkeiten des empfangenen horizontalen Flusses gleich sein. Andererseits, wenn extraretinale Signale zur Zerlegung des Flußmusters beitragen sollten, würde die Wahrnehmung einer Geradeausbewegung nur unter einer einzigen Bedingung möglich sein, nämlich unter der Bedingung, in der die Geschwindigkeit des zusätzlich simulierten horizontalen Flusses einen Fehler des extraretinalen Signals ausgleicht. Diese zwei entgegengesetzten Voraussagen der retinalen bzw. extraretinalen Modelle sollten in Experiment 3 geprüft werden.

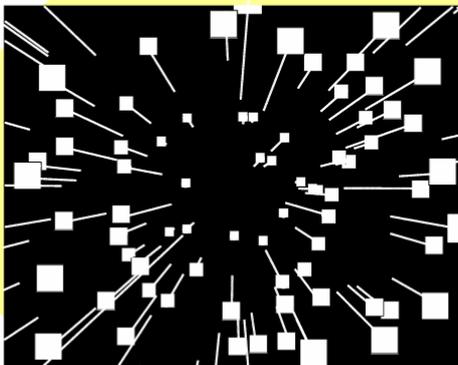
Innerhalb einer Messung wurde das radiale Flußfeld, welches immer eine reine Vorwärtsbewegung (0 WiGrad) simulierte, mit elf definierten horizontalen Flußkomponenten kombiniert, wodurch eine zusätzliche Augenrotation unterschiedlicher Stärke simuliert wurde (vgl. Abb. 11 und Abb. 12). Die simulierten Rotationsgeschwindigkeiten waren gleich verteilt (Abstand je 2 WiGrad/s) und lagen zwischen -10 bis +10 WiGrad/s (negative Rotationsraten simulierten eine Augenfolgebewegung nach links, während positive Werte eine zusätzliche horizontale Komponente nach rechts erzeugten). In einem randomisierten Verfahren wurde jeder einzelne Stimulus mindestens sechsmal

präsentiert, so daß sich eine Anzahl von mindestens 66 Einzeldarbietungen ergab.

Stimulus mit *simulierter Vorwärtsbewegung*
und *simulierter AFB* bei *bewegtem Fixationspunkt*



ein **radialer Fluß** *simuliert*
die Vorwärtsbewegung



ein **horizontaler Fluß**
simuliert eine AFB



Abb. 11: Schematische Darstellung des verwendeten Reizes in Experiment 3. Der präsentierte Stimulus (oben) setzt sich aus zwei Komponenten zusammen: 1. Radialer Fluß, der eine Vorwärtsbewegung nach geradeaus simuliert (unten links) und 2. Horizontaler Fluß, der eine Augenfolgebewegung (AFB) simuliert (unten rechts). Während der Stimuluspräsentation bewegt sich der Fixationspunkt von links nach rechts.

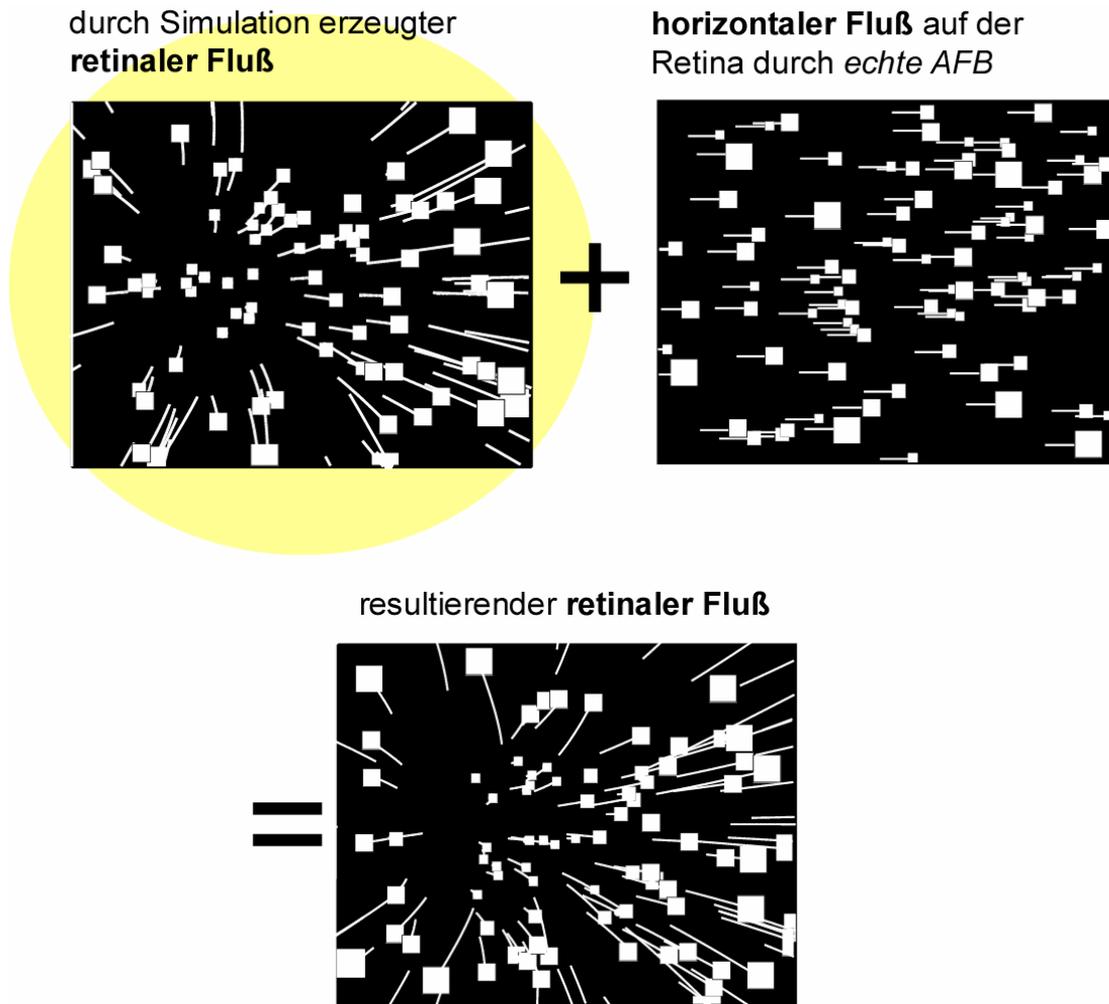


Abb. 12: Der aus dem dargebotenen Reiz (vgl. Abb. 11 oben) und der durchgeführten Augenfolgebewegung (AFB) resultierende retinale Fluß (unten) setzt sich in Experiment 3 folgendermaßen zusammen: Die radiale Flußkomponente, die hier eine Vorwärtsbewegung nach geradeaus simuliert (vgl. Abb. 11 unten links) ergibt zusammen mit der horizontalen Flußkomponente (vgl. Abb. 11 unten rechts) den durch die Stimuluspräsentation erzeugten retinalen Fluß (oben links). Dieser wird durch eine weitere horizontale Flußkomponente, ausgelöst durch die tatsächlich durchgeführte Augenfolgebewegung (oben rechts), ergänzt.

Die Versuchspersonen mußten sich zwischen einer der beiden Antwortmöglichkeiten *rechts* oder *links* entscheiden. Jeder der acht untersuchten Probanden nahm an drei Versuchen teil, die sich hinsichtlich der Zielpunkt- und somit der Augengeschwindigkeit unterschieden (1,72; 6,89 oder 10,34 WiGrad/s; Augenfolgebewegung immer von links nach rechts).

Wie in den vorausgegangenen Experimenten wurde zunächst der zentrale Fixationspunkt für 0,5 s gezeigt. Anschließend bewegte sich dieser wiederum auf einer horizontalen Rampe mit definierter Geschwindigkeit. Die Rampenlänge wurde in Abhängigkeit der Zielpunktgeschwindigkeit (7 WiGrad für 1,72 WiGrad/s; 28 WiGrad für 6,89 WiGrad/s und 42 WiGrad für 10,34 WiGrad/s) so gewählt, daß die Versuchspersonen bereits ca. 1 s lang eine glatte Augenfolgebewegung ausführten, bevor der Wolke-Stimulus für eine Reizdauer von 1,5 s präsentiert wurde (vgl. Abb. 13).

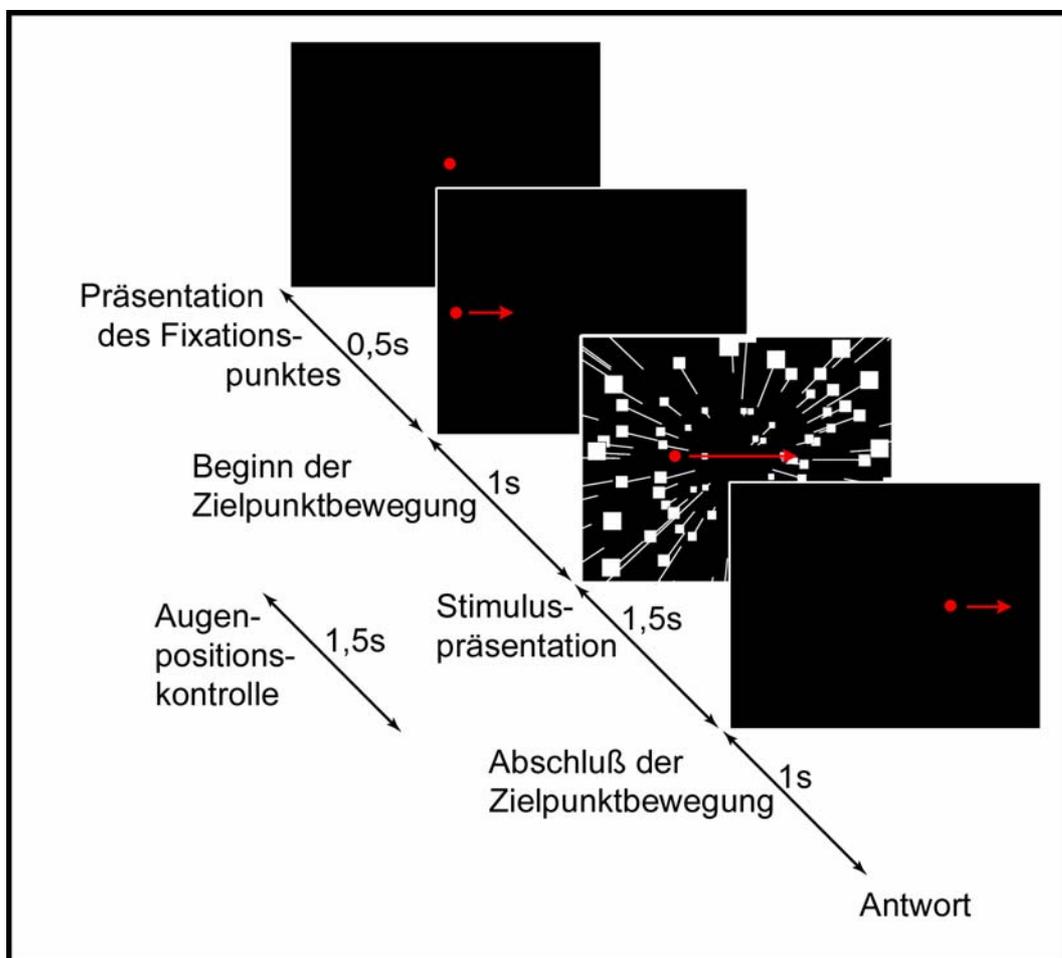


Abb. 13: Zeitlicher Ablauf einer einzelnen Stimuluspräsentation in Experiment 3 und 4.1: Die Darbietung beginnt mit der Präsentation des Fixationspunktes im Zentrum der Projektionsfläche. Nach 0,5 s bewegt sich der Fixationspunkt mit vorgegebener Geschwindigkeit von links nach rechts. Ca. 1 s nach Beginn der Rampe beginnt die Präsentation des Wolke-Stimulus für 1,5 s. Nach Abschluß der Zielpunktbewegung muß sich der Proband zwischen den beiden Antwortmöglichkeiten *rechts* oder *links* entscheiden.

2.5. Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals

2.5.1. Experiment 4.1: *Modifikation des Referenzsignals*

Wie im Ergebnisteil darzustellen sein wird, war in Experiment 3 die Wahrnehmung einer Geradeausbewegung auf eine bestimmte Geschwindigkeit der horizontalen Flußkomponente des Stimulus beschränkt. Der am Punkt wahrgenommener Geradeausbewegung vorliegende horizontale retinale Fluß zeigt somit die Größe des extraretinalen Signals an. In Experiment 4.1 sollte getestet werden, ob das so zu messende Referenzsignal einer adaptiven Anpassung unterliegt.

Um diese Frage zu untersuchen, wurden die in Experiment 3 eingesetzten Reize, die im folgenden als *Test-Reize* bezeichnet werden und die Bestimmung des Referenzsignals ermöglichten, in eine größere Anzahl von Reizen eingebettet, durch die während der Durchführung einer glatten Augenfolgebewegung eine Augenfolgebewegung anderer Geschwindigkeit simuliert wurde. In diesen *Konstant-Reizen* (prozentualer Anteil 70 %) bestand eine große Diskrepanz zwischen der Geschwindigkeit der ausgeführten Augenbewegung und der Größe des empfangenen horizontalen retinalen Flusses. Somit wurde in den *Konstant-Reizen* ein Fehler des Referenzsignals simuliert und untersucht, ob das visuelle System in der Lage sein würde, diese Diskrepanz durch entsprechende Änderung des Referenzsignals (zumindest teilweise) auszugleichen.

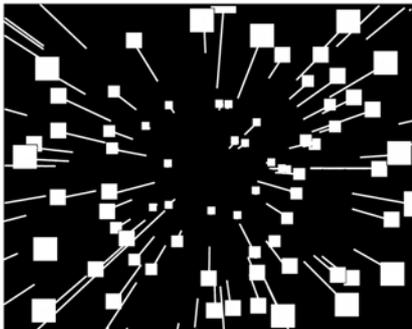
In allen Messungen wurde ein radiales Flußfeld gezeigt, das wiederum eine reine Vorwärtsbewegung simulierte und während einer Augenfolgebewegung mit einer Geschwindigkeit von 10,34 WiGrad/s (Zielpunktdurchmesser 10 WiMin) betrachtet wurde. Durch die *Test-Reize*, in denen die Augenbewegung immer nach rechts gerichtet war, wurde durch geeignete PEST-Strategien diejenige Geschwindigkeit des horizontalen Stimulusflusses ermittelt, für den die Versuchsperson eine reine Vorwärtsbewegung wahrnahm (vgl. Abb. 14).

horizontaler Fluß durch
tatsächlich durchgeführte AFB



+

radialer Fluß
simuliert Vorwärtsbewegung



zusätzlicher horizontaler Fluß
simuliert AFB



resultierender retinaler Fluß

=

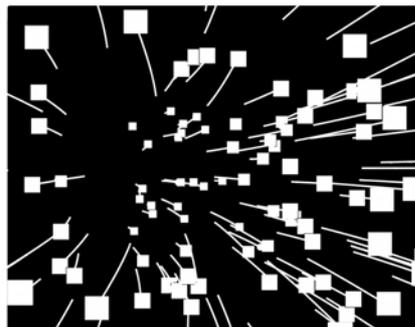
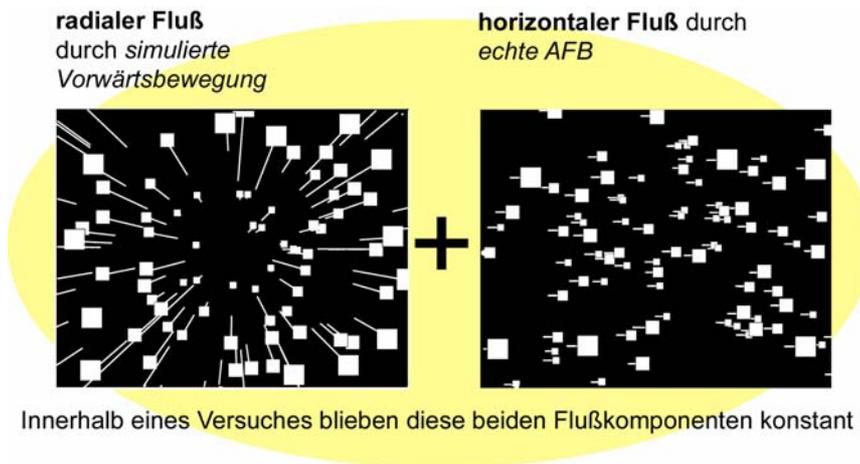


Abb. 14: Der resultierende retinale Fluß (unten) in Experiment 4 (**Test-Reize**) setzte sich zusammen aus zwei horizontalen Flußkomponenten (bedingt durch Augenbewegung einerseits und durch Stimulusbewegung andererseits) sowie eine radiale Flußfeldkomponente, die eine Vorwärtsbewegung nach geradeaus simulierte. Bestimmt wurde die Geschwindigkeit der horizontalen Flußfeldkomponente des Stimulus, die mit der Wahrnehmung einer Geradeausbewegung assoziiert war. Die *Test-Reize* in Experiment 4 dienten somit der Bestimmung der Größe des Referenzsignals.

Durch die *Test-Reize* wurde also die Größe des Referenzsignals ermittelt. Diese Größe wurde nun für zwei Bedingungen bestimmt, die sich bezüglich der *Konstant-Reize* unterschieden. In der ersten Bedingung, die im Folgenden als *„Referenzsignal zu groß“-Bedingung (RS_zu_groß)* angesprochen werden soll, wurde der radiale Fluß mit einer horizontalen Flußkomponente von 9 WiGrad/s kombiniert. Die Richtung dieser Flußkomponente war dieselbe wie die der Augenfolgebewegung. Der horizontale retinale Fluß wurde hier also beträchtlich reduziert. Ein Referenzsignal, das die physikalische Geschwindigkeit der Augenbewegung widerspiegelte, würde diesen reduzierten retinalen Fluß ($10,34 \text{ WiGrad/s} - 9 \text{ WiGrad/s} = 1,34 \text{ WiGrad/s}$) überkompensieren, d.h. es würde unangemessen hoch sein. In der zweiten Bedingung (*„Referenzsignal zu klein“-Bedingung, RS_zu_klein*), war der simulierte horizontale Fluß (12 WiGrad/s) entgegengesetzt zur Augenbewegung und simulierte entsprechend ein zu kleines Referenzsignal (vgl. Abb. 15). Untersucht werden sollte, ob die Simulation eines unangemessen großen (oder zu kleinen) Referenzsignals eine Modifikation dieser Größe induzieren könnte – eine Modifikation, die durch die Bestimmung der Größe des Referenzsignals in den *Test-Reizen* sichtbar werden sollte. Während in allen Experimenten die Größe des Referenzsignals für nach rechts gerichtete Augenfolgebewegungen gemessen wurde, wurden Unzulänglichkeiten des Referenzsignals (*RS_zu_groß, RS_zu_klein*) für drei verschiedene Augenfolgebedingungen simuliert:

1. Zielpunkttrichtung während der *Konstant-Reize* nur von links nach rechts (vgl. Abb. 16A)
2. Zielpunkttrichtung während der *Konstant-Reize* nur von rechts nach links (vgl. Abb. 16B)
3. Zielpunkttrichtung während der *Konstant-Reize* randomisiert, d.h. gleich häufig nach rechts oder links (vgl. Abb. 16C).

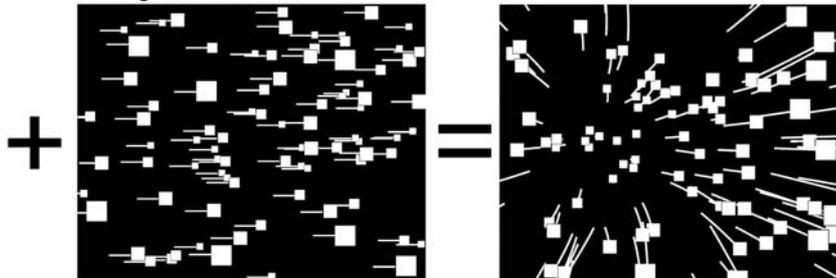
Somit ergaben sich sechs Messungen (mit je 80 gültigen *Test-Reiz-Darbietungen*), deren zeitlicher Ablauf in Abb. 13 gezeigt ist. Die sechs Messungen wurden von zehn Versuchspersonen absolviert.



Bedingung 1: Referenzsignal zu groß (*RS_zu_groß*)

sehr starker horizontaler Fluß *in Richtung* der durchgeführten AFB

resultierender *retinaler* Fluß, der ein *zu großes Referenzsignal* simuliert



Bedingung 2: Referenzsignal zu klein (*RS_zu_klein*)

sehr starker horizontaler Fluß *entgegengesetzt der Richtung* der durchgeführten AFB

resultierender *retinaler* Fluß, der ein *zu kleines Referenzsignal* simuliert

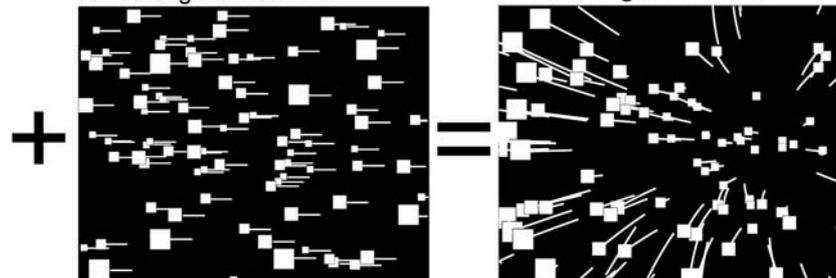


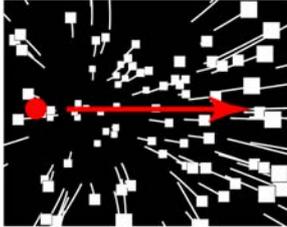
Abb. 15: Der resultierende retinale Fluß (Mitte und unten rechts) in Experiment 4 (**Konstant-Reize**) setzte sich zusammen aus einer radialen Flußkomponente, die immer eine reine Vorwärtsbewegung simulierte (oben links) und einer augenbewegungsinduzierten horizontalen Flußkomponente (oben rechts) sowie einer kräftigen horizontalen Flußkomponente des Stimulus (Mitte und unten links) mit dem Ergebnis eines reduzierten (*RS_zu_groß*) oder eines verstärkten (*RS_zu_klein*) horizontalen Flusses auf der Retina.

Konstant-Reize

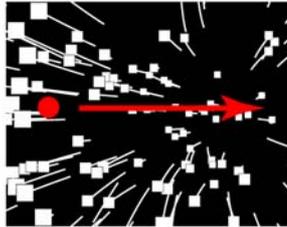
Test-Reize

A AFB immer von links nach rechts

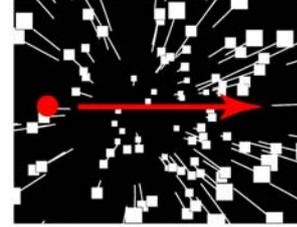
RS_zu_groß



RS_zu_klein

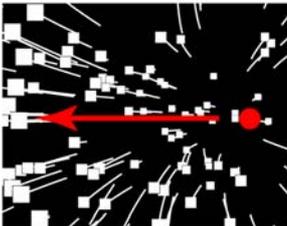


AFB immer von links nach rechts

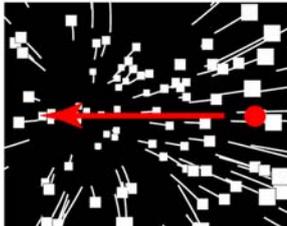


B AFB immer von rechts nach links

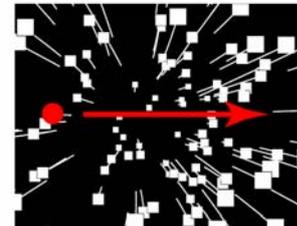
RS_zu_groß



RS_zu_klein

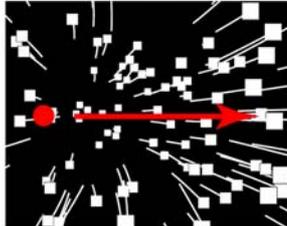


AFB immer von links nach rechts

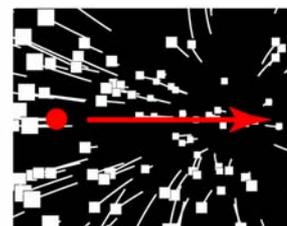


C AFB von links nach rechts *oder*

RS_zu_groß

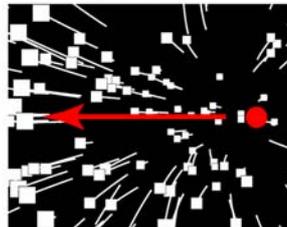


RS_zu_klein

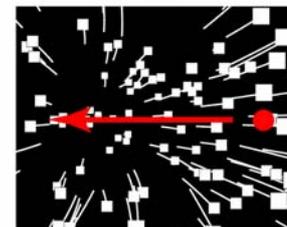


AFB von rechts nach links (*randomisiert*)

RS_zu_groß



RS_zu_klein



AFB immer von links nach rechts

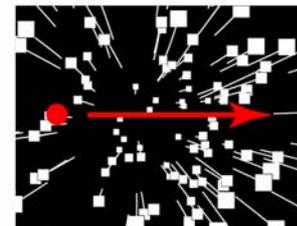


Abb. 16: Schematische Darstellung der Stimuluspräsentationen in Experiment 4.1 für die verschiedenen Bedingungen der Augenfolgebewegungen (AFB). Während in Bedingung **A** die Augenfolgebewegung während der *Konstant-Reize* immer von links nach rechts gerichtet war, wurde sie in Bedingung **B** immer von rechts nach links und in Bedingung **C** randomisiert, d.h. abwechselnd nach rechts oder links durchgeführt. Demgegenüber war die Richtung der Augenfolgebewegung in den *Test-Reizen* immer von links nach rechts.

2.5.2. Experiment 4.2: *Modifikation der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung*

Während die Bestimmung des retinalen horizontalen Flusses, mit dem eine reine Vorwärtsbewegung verbunden wurde, eine Quantifizierung des Referenzsignals zuließ, wurde durch den in Experiment 4.1 verwendeten experimentellen Ansatz keine direkte Messung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung erreicht. In einem abschließenden Experiment sollten die Versuchspersonen deshalb ihre wahrgenommene Bewegungsrichtung wieder direkt markieren. Hier simulierten die *Test-Reize* (prozentualer Anteil aller Darbietungen 30%; vgl. Abb. 14) eine von fünf möglichen Bewegungsrichtungen (-8; -4; 0; +4; +8 WiGrad). Diese waren wie in Experiment 4.1 in eine größere Anzahl an *Konstant-Reizen* (70%) eingegliedert. Die *Konstant-Reize* (vgl. Abb. 15) waren mit den in Experiment 4.1 verwendeten identisch und unterschieden sich, wie beschrieben, für die zwei zu vergleichenden Bedingungen (*Referenzsignal zu groß* und *Referenzsignal zu klein*). Die Richtung der Augenfolgebewegung erfolgte hier stets von links nach rechts, sowohl in den *Test-* wie auch in den *Konstant-Reizen*. Eine Änderung des Referenzsignals, die den simulierten Unzulänglichkeiten Rechnung tragen würde, sollte eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung unabhängig von den fünf präsentierten Bewegungsrichtungen zur Folge haben. Ein kompensatorischer Anstieg des Referenzsignals, wie unter der Bedingung *Referenzsignal zu klein* erwartet, würde also eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung entgegengesetzt zur Augenbewegung (d.h. nach links) hervorrufen, die unabhängig von der simulierten Bewegungsrichtung gleich stark ausgeprägt sein sollte.

Die beiden *Konstant*-Bedingungen (*Referenzsignal zu groß* bzw. *Referenzsignal zu klein*) wurden für zwei Zielpunktgeschwindigkeiten (1,72 bzw. 10,34 WiGrad/s) untersucht, so daß sich insgesamt vier Messungen ergaben, die mit je acht Probanden durchgeführt wurden. Innerhalb einer Messung wurde jede einzelne der fünf möglichen Bewegungsrichtungen (*Test-Reize*) mindestens siebenmal präsentiert (Anzahl der gültigen Darbietungen insgesamt: 140). Die Geschwindigkeit der horizontalen Flußkomponente der

Konstant-Reize betrug entweder +9 WiGrad/s (*Referenzsignal zu groß*) oder -12 WiGrad/s (*Referenzsignal zu klein*).

Der zeitliche Ablauf der Reizpräsentation war identisch zu Experiment 2 – *tatsächlich durchgeführte Augenfolgebewegung* (vgl. Abb. 9).

3. Ergebnisse

3.1. Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp

Dieses Experiment diente, wie im Methodenteil erörtert, vorrangig der Ermittlung eines für die weiterführenden Untersuchungen geeigneten Stimulus. Für unterschiedliche Positionen des Fixationspunktes wurde hier bestimmt, für welche simulierte Bewegungsrichtung eine reine Vorwärtsbewegung wahrgenommen wurde. Bei optimaler Einschätzung sollte die Wahrnehmung einer Vorwärtsbewegung, unabhängig von der Position des Fixationspunktes, immer bei einem Expansionsfokus von 0 WiGrad liegen (perzeptuelles Optimum).

Für den **Ebene**-Stimulus wurde eine valide Vorwärtsbewegung nur dann wahrgenommen, wenn sich der Fixationspunkt selbst im Zentrum, also bei 0 WiGrad, befand. Je weiter exzentrisch der Fixationspunkt präsentiert wurde, desto stärker wich die wahrgenommene Bewegungsrichtung vom subjektiven Geradeaus ab. Konkret zeigte sich eine Verschiebung in Richtung des Fixationspunktes (vgl. Abb. 17A). So unterschieden sich die Schwellen für die Wahrnehmung einer Eigenbewegung nach rechts bzw. nach links für die einzelnen Fixationsbedingungen hoch signifikant (einfaktorielle ANOVA mit dem Faktor Position des Fixationspunktes: $p < 0,0005$).

Für den **Wolke**-Stimulus fand sich eine Wahrnehmung, die besser dem perzeptuellen Optimum entsprach. Auch bei diesem Stimulus ließ sich die Tendenz einer Verschiebung der Wahrnehmung einer Vorwärtsbewegung hin zur Position des Fixationspunktes erkennen (vgl. Abb. 17B; einfaktorielle ANOVA mit dem Faktor Position des Fixationspunktes: $p < 0,001$ für Rechts- und Linksschwellen). Diese Abweichung war jedoch deutlich kleiner als für den **Ebene**-Stimulus (ANOVA mit den zwei Faktoren: Position des Fixationspunktes, $p < 0,0001$; Ebene- versus Wolke-Stimulus, $p < 0,0001$). Dieses Ergebnis legte somit nahe, daß der **Wolke**-Stimulus auf zuverlässigere Weise den Eindruck

einer Eigenbewegung erzeugte. Dieser Stimulus wurde deshalb in den weiteren Experimenten als Grundstimulus verwendet.

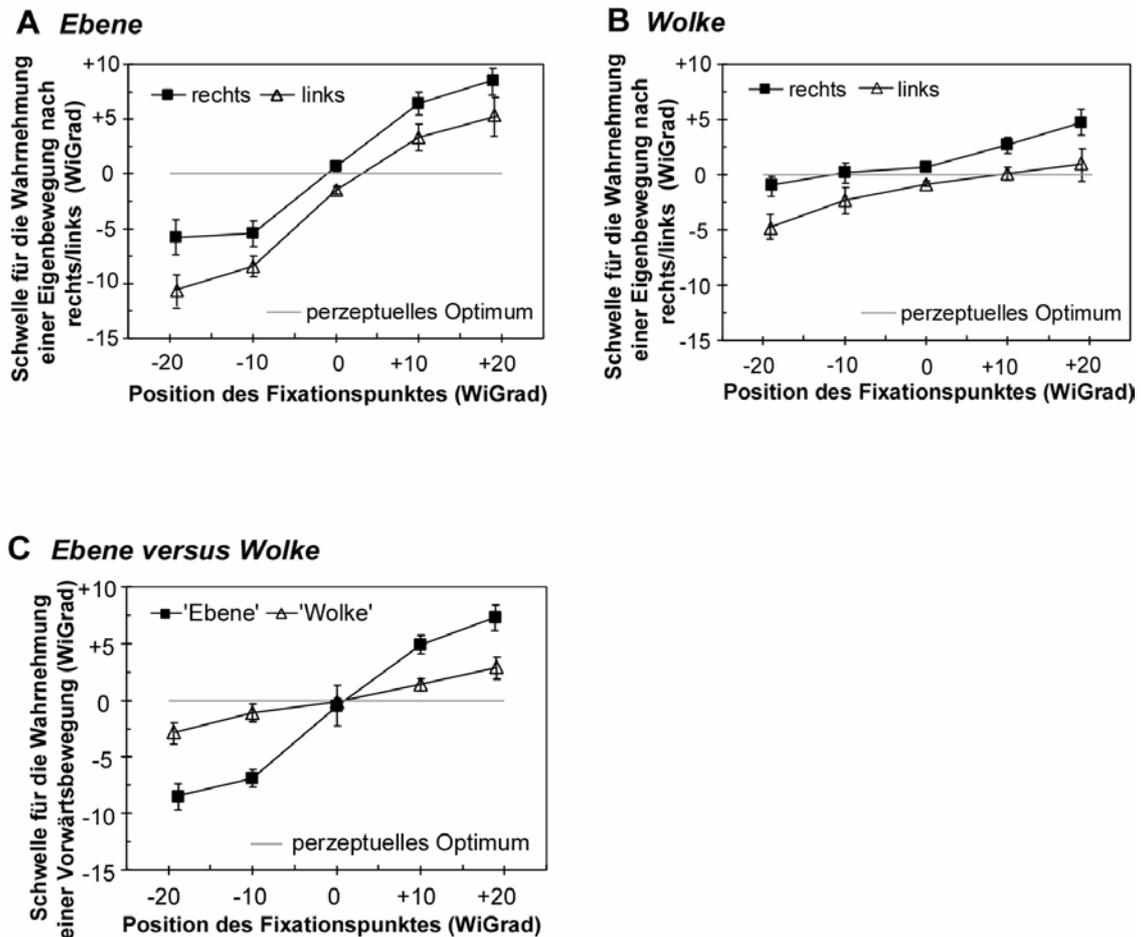


Abb. 17: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung in Abhängigkeit vom Stimulustyp: (A) **Ebene** und (B) **Wolke**. Aufgetragen sind die Schwellenwerte für die Wahrnehmung einer Bewegung nach rechts bzw. links (y-Achse), d.h. die simulierte Bewegungsrichtung, die in 75% zu einer Rechts- (ausgefüllte Quadrate) bzw. Linksantwort (leere Dreiecke) führte, als Funktion der Position des Fixationspunktes (x-Achse). (C) Direkter Vergleich zwischen **Ebene** (ausgefüllte Quadrate) und **Wolke** (leere Dreiecke). Dargestellt sind die 50%-Schwellenwerte für Rechts- bzw. Linksantworten, d.h. die simulierte Bewegungsrichtung, die mit der Wahrnehmung einer reinen Vorwärtsbewegung verbunden war. Gezeigt sind Mittelwerte und einfacher Standardfehler des Mittelwertes.

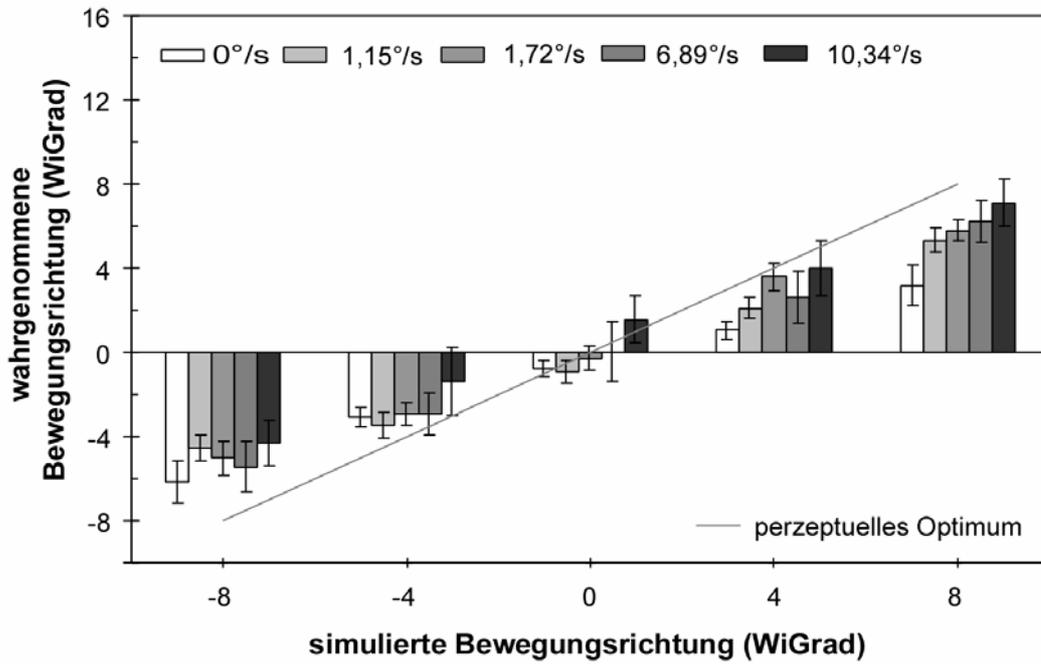
3.2. Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)

In diesen Versuchen, die dem Konzept bisheriger psychophysischer Untersuchungen folgten (Banks et al., 1996; Regan und Beverly, 1982; Royden et al., 1992, 1994; van den Berg, 1992, 1993, 1996; Warren und Hannon, 1988) wurden Flußfelder präsentiert, die verschiedene Bewegungsrichtungen simulierten. Unter der Bedingung *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung (Bedingung 1)* führten die Probanden während der Stimuluspräsentation eine Augenfolgebewegung vorgegebener (und variiertes) Geschwindigkeit aus, wodurch retinal zusätzlich ein horizontaler Fluß erzeugt wurde. Diese horizontale Flußkomponente wurde unter der Bedingung *simulierter Augenfolgebewegung (Bedingung 2)* durch externe Stimulusbewegung unter stationärer Fixation simuliert. Die wahrgenommene Bewegungsrichtung markierten die Versuchspersonen hier direkt durch Einstellung eines Mauscursors. Beide Bedingungen wurden für eine Reizdauer von 1,5 s und 3 s untersucht.

3.2.1. Ergebnisse unter der Bedingung *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung*

Wie in Abb. 18A gezeigt, erwies sich die wahrgenommene Bewegungsrichtung bei einer Reizdauer von 1,5 s als abhängig von der Zielpunktgeschwindigkeit (ANOVA; $p=0,002$; Ergebnisse der post-hoc Analysen [Duncan]: signifikante Unterschiede für 0 WiGrad/s und 1,72 WiGrad/s, 0 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s, 1,15 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s, sowie für 6,89 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s). Im Gegensatz dazu waren die Unterschiede in der Bewegungswahrnehmung bei einer Reizdauer von 3 s für die getesteten Augengeschwindigkeiten nicht statistisch signifikant (vgl. Abb. 18B).

A Reizdauer 1,5s



B Reizdauer 3s

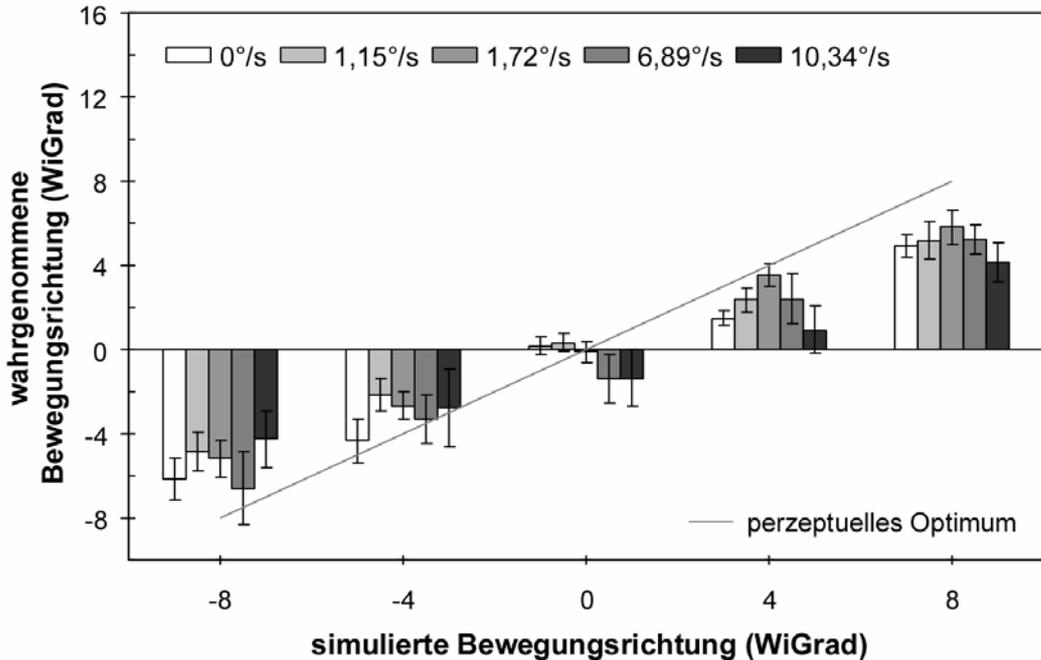


Abb. 18: Analyse von visuellen Flußfeldern während *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung*: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung und für verschiedene Augengeschwindigkeiten. Aufgetragen sind die Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) für die Reizdauer von 1,5 s (A) und für die Reizdauer von 3 s (B).

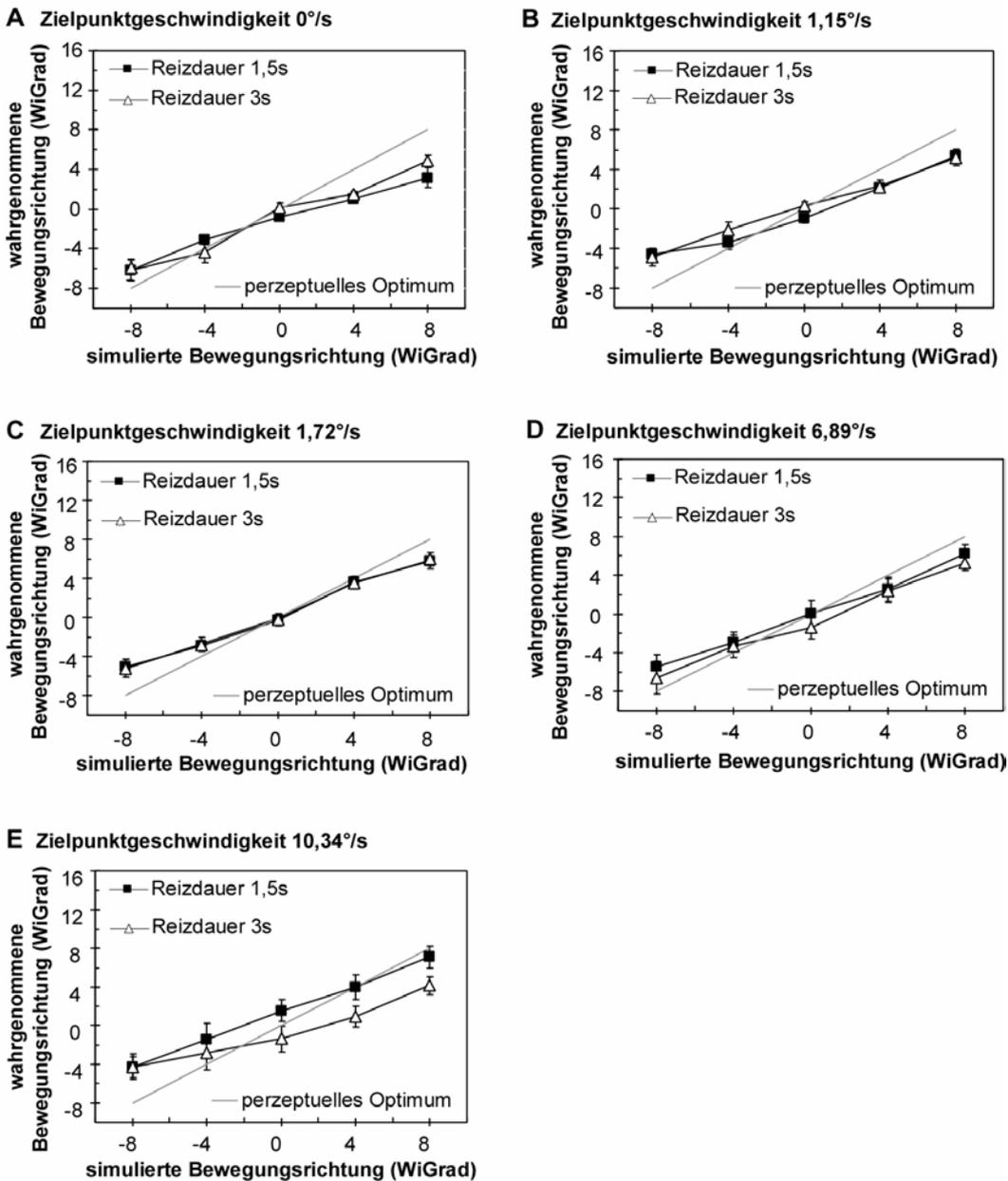


Abb. 19: Analyse von visuellen Flußfeldern während *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung*: Vergleich der wahrgenommenen Bewegungsrichtung für die zwei getesteten Reizdauern. Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) für die Reizdauer von 1,5 s (ausgefüllte Quadrate) und 3 s (leere Dreiecke) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) und für die unterschiedlichen Zielpunktgeschwindigkeiten (A-E).

Die Abweichung der Einschätzungen vom perzeptuellen Optimum war bei *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung* für beide Reizdauern vergleichsweise gering (vgl. Abb. 18 und Abb. 19). Ein Vergleich der

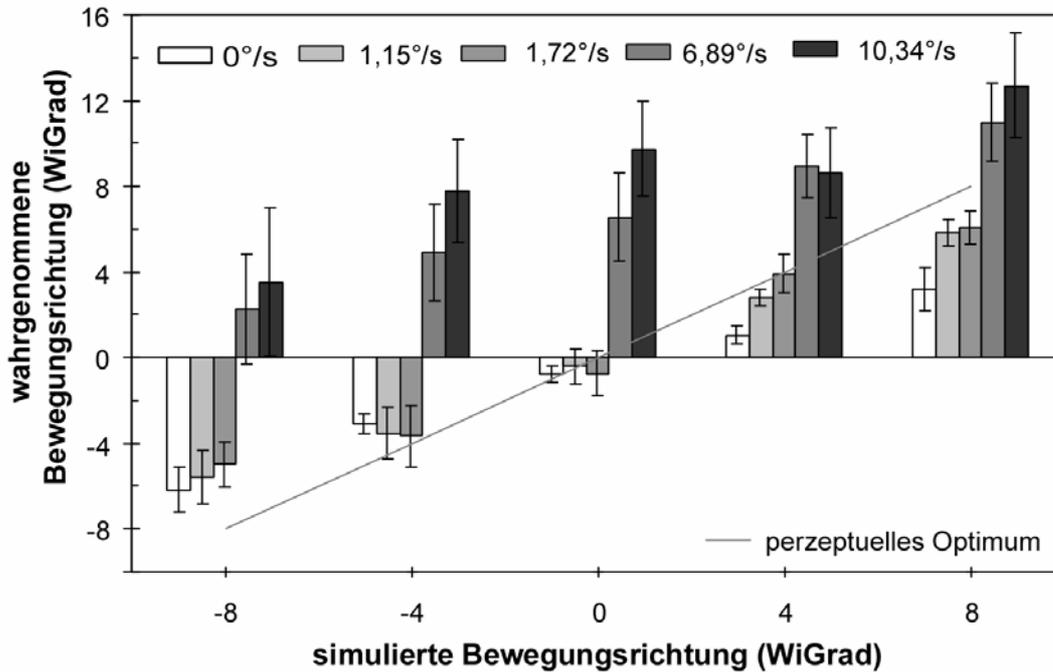
Ergebnisse für die zwei untersuchten Präsentationsdauern zeigte keinen statistisch signifikanten Unterschied (einfaktorielle ANOVA mit dem Faktor der Reizdauer: $p=0,23$).

3.2.2. Ergebnisse unter der Bedingung *simulierter Augenfolgebewegung*

Im Gegensatz zur Bedingung der *durchgeführten Augenfolgebewegung* war die Wahrnehmung der Eigenbewegung für die Bedingung der *simulierten Augenfolgebewegung* für beide Reizdauern abhängig von der Geschwindigkeit des vorliegenden horizontalen Flusses (vgl. Abb. 20) (ANOVA mit dem Faktor der simulierten Rotationsgeschwindigkeit: $p<0,0001$). Diese Abhängigkeit bestätigte sich für die Reizdauer von 1,5 s in post-hoc-Analysen, die statistisch hoch signifikante Unterschiede der Wahrnehmung für die hohen Geschwindigkeiten (6,89 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s) verglichen zu den niedrigen Geschwindigkeiten (1,15 WiGrad/s und 1,72 WiGrad/s) zeigten, während sich im Vergleich der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung zwischen 1,15 WiGrad/s und 1,72 WiGrad/s, sowie zwischen 6,89 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s keine statistisch signifikanten Unterschiede fanden. Bei der längeren Reizdauer zeigte sich prinzipiell ein gleiches Ergebnis, wenngleich der Einfluß der Rotationsgeschwindigkeit geringer ausgeprägt war als bei kürzerer Reizdauer (vgl. Abb. 21D, E).

Der Einfluß der Geschwindigkeit der simulierten Augenfolgebewegung auf die wahrgenommene Bewegungsrichtung spiegelte sich auch in einer unterschiedlich großen Abweichung vom perzeptuellen Optimum wider (vgl. Abb. 21).

A Reizdauer 1,5s



B Reizdauer 3s

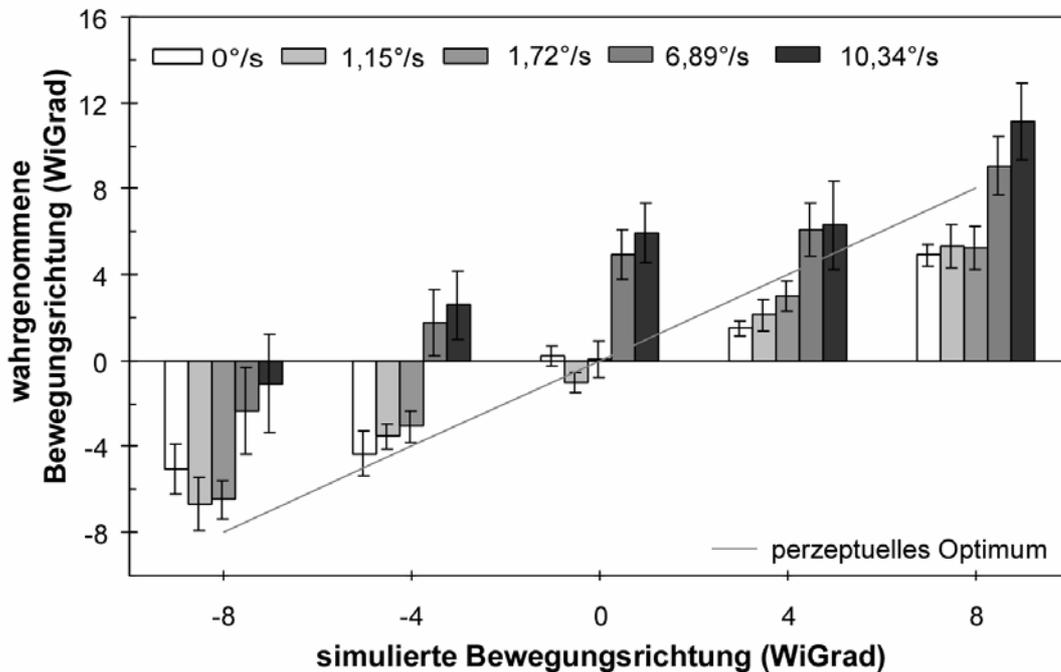


Abb. 20: Analyse von visuellen Flußfeldern während Fixation – *simulierter Augenfolgebewegung*: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung und für die verschiedenen simulierten Augengeschwindigkeiten. Aufgetragen sind die Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) für die Reizdauer von 1,5 s (A) und für die Reizdauer von 3 s (B).

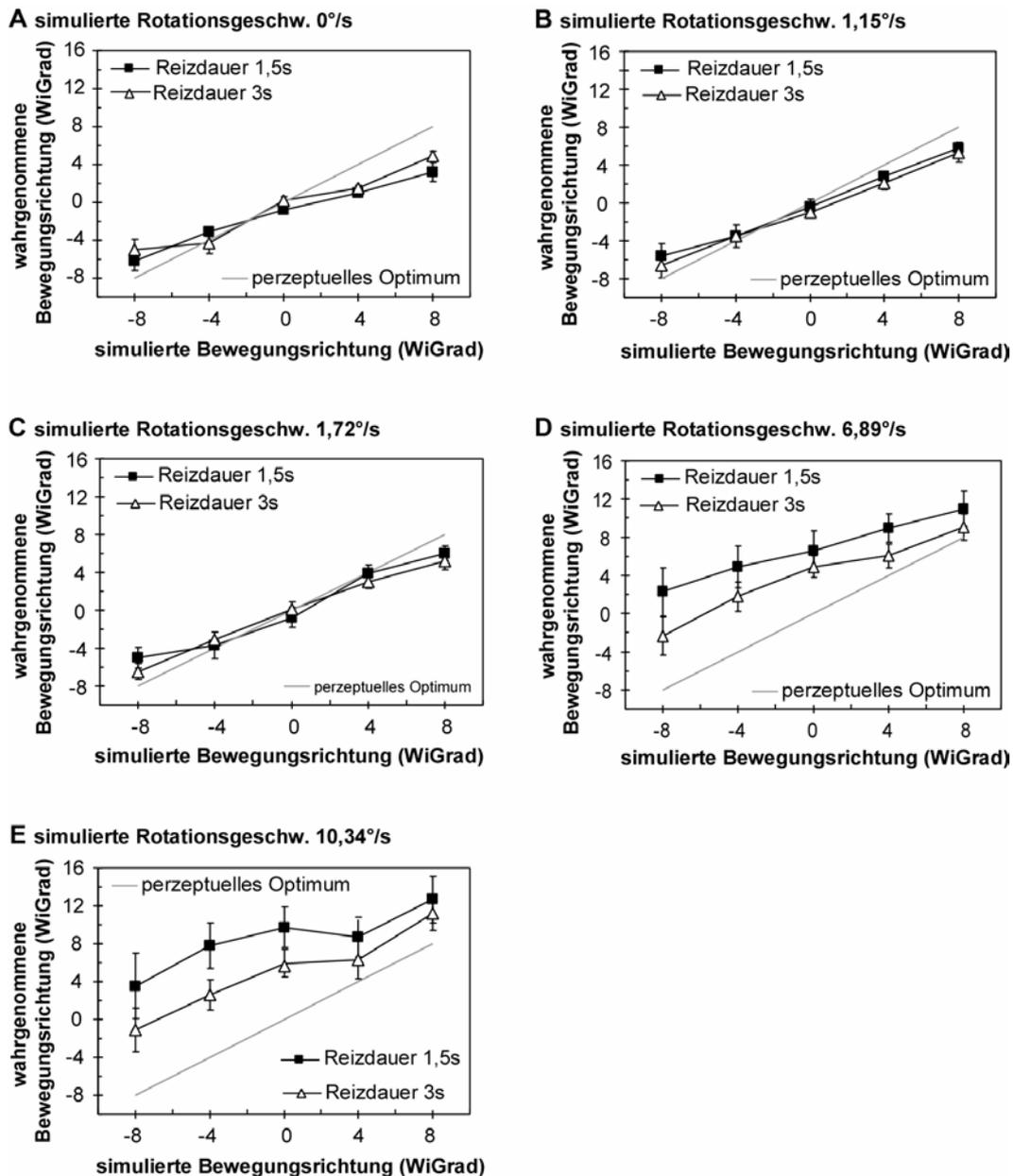


Abb. 21: Analyse von visuellen Flußfeldern während Fixation – *simulierter Augenfolgebewegung*: Vergleich der wahrgenommenen Bewegungsrichtung für die zwei getesteten Reizdauern. Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) für die Reizdauer von 1,5 s (ausgefüllte Quadrate) und 3 s (leere Dreiecke) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) und für die unterschiedlichen simulierten Augengeschwindigkeiten (A-E).

So fand sich die stärkste Abweichung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom perzeptuellen Optimum, d.h. der simulierten Bewegungsrichtung, für die Rotationsgeschwindigkeit von 10,34 WiGrad/s, die

für alle simulierten Bewegungsrichtungen größer war als für die Rotationsgeschwindigkeit von 6,89 WiGrad/s. Demgegenüber wichen die Ergebnisse der niedrigen Rotationsgeschwindigkeiten (1,15 WiGrad/s und 1,72 WiGrad/s) deutlich weniger vom perzeptuellen Optimum ab (vgl. auch Abb. 20 und 21).

3.2.3. Vergleich zwischen *tatsächlich durchgeführter* und *simulierter Augenfolgebewegung*

Mit Zunahme der Zielpunkt- bzw. Rotationsgeschwindigkeit, also mit Zunahme der Geschwindigkeit der *durchgeführten* bzw. der *simulierten Augenfolgebewegung*, zeigte sich eine wachsende Diskrepanz der wahrgenommenen Bewegungsrichtung zwischen den beiden Augenbedingungen. Dies bestätigte sich in post-hoc-Analysen, die statistisch hoch signifikante Unterschiede der Wahrnehmung für die beiden Augenbedingungen bei hohen Geschwindigkeiten (6,89 WiGrad/s und 10,34 WiGrad/s) ergaben ($p < 0,001$) (vgl. Abb. 22 und 23D, E), während sich die Ergebnisse für die beiden Augenbedingungen bei den niedrigen Geschwindigkeiten (1,15 WiGrad/s und 1,72 WiGrad/s) statistisch nicht signifikant unterschieden ($p > 0,05$) (vgl. Abb. 22 und 23B, C). Zusammenfassend fand sich also bei höheren Rotationsgeschwindigkeiten für die *tatsächlich durchgeführte Augenfolgebewegung* eine zuverlässigere Wahrnehmung der Bewegungsrichtung oder, anders ausgedrückt, eine zuverlässigere Kompensation des horizontalen Flusses.

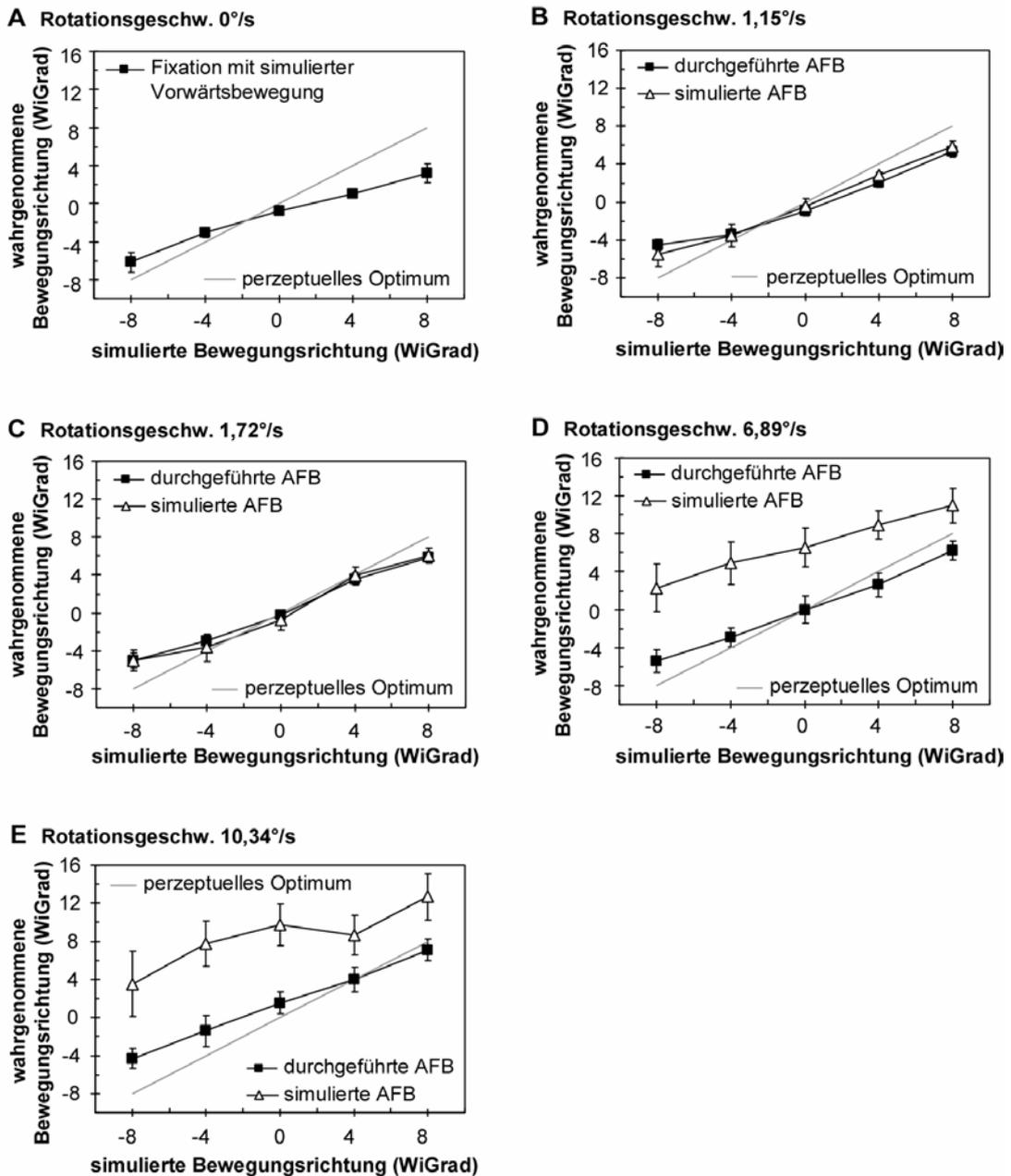
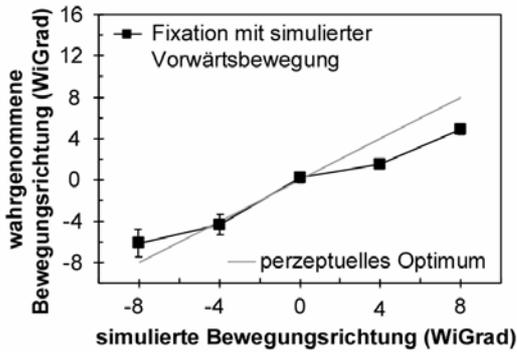
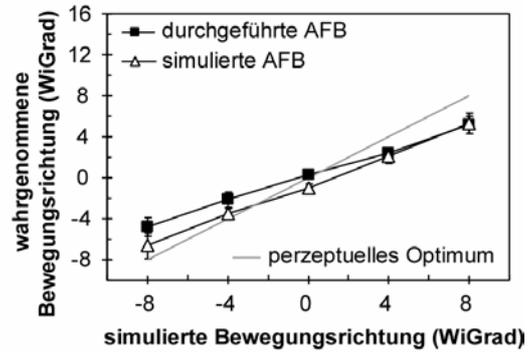


Abb. 22: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung bei *tatsächlich durchgeführter* und *simulierter Augenfolgebewegung (AFB)* im Vergleich – **Reizdauer 1,5 s**. Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) für die Bedingung *tatsächlich durchgeführter AFB* (ausgefüllte Quadrate) und die Bedingung *simulierter AFB* (leere Dreiecke). A-E: Ergebnisse für die unterschiedlichen Rotationsgeschwindigkeiten.

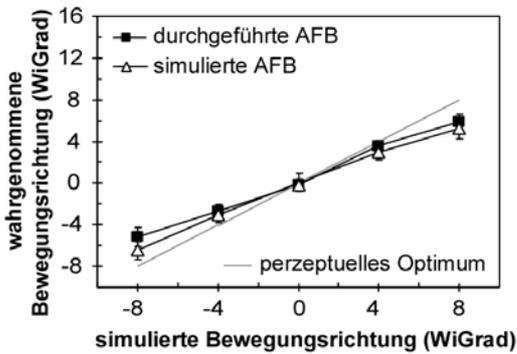
A Rotationsgeschw. 0°/s



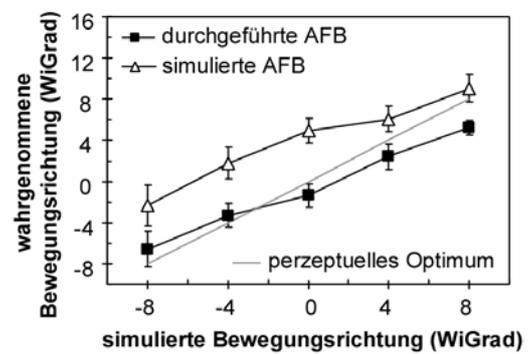
B Rotationsgeschw. 1,15°/s



C Rotationsgeschw. 1,72°/s



D Rotationsgeschw. 6,89°/s



E Rotationsgeschw. 10,34°/s

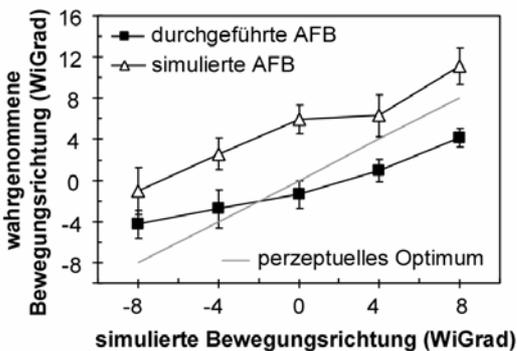


Abb. 23: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung bei *tatsächlich durchgeführter* und *simulierter Augenfolgebewegung (AFB)* im Vergleich – **Reizdauer 3 s**. Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse) für die Bedingung *tatsächlich durchgeführter AFB* (ausgefüllte Quadrate) und die Bedingung *simulierter AFB* (leere Dreiecke). A-E: Ergebnisse für die unterschiedlichen Rotationsgeschwindigkeiten.

3.3. Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – *Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen*

Wie im Abschnitt Material und Methoden ausführlich beschrieben, führten die Versuchspersonen in diesem Experiment Augenfolgebewegungen nach rechts durch (Zielpunktgeschwindigkeit in den einzelnen Versuchen: 1,72, 6,89 oder 10,34 WiGrad/s), während ihnen ein Flußfeld präsentiert wurde, das immer eine reine Vorwärtsbewegung simulierte. Dieser radiale Fluß wurde mit einer simulierten horizontalen Flußkomponente kombiniert, deren Richtung und Geschwindigkeit variiert wurden. Durch diese zusätzliche Komponente, welche den durch die Augenbewegung erzeugten horizontalen Fluß ergänzte, wurde somit retinal eine andere Augengeschwindigkeit als die tatsächlich vorliegende vorgetäuscht (vgl. Abb. 11 und 12).

Ziel war es, die folgenden Voraussagen zu prüfen: sollte die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung ausschließlich auf der Analyse des visuellen Signals beruhen, würden die Versuchspersonen unabhängig von der Größe des simulierten horizontalen Flusses immer eine reine Vorwärtsbewegung wahrnehmen. Ein solches Ergebnis würde sich in einer gleichen Verteilung der Antworten (50% Rechts- bzw. Linksantworten – vgl. gestrichelte Linie in Abb. 24) widerspiegeln. Sollten, im Gegensatz hierzu, extraretinale Signale zur Zerlegung des Flußmusters beitragen, würde die Wahrnehmung einer reinen Vorwärtsbewegung nur dann resultieren, wenn die Geschwindigkeit des zusätzlich simulierten horizontalen Flusses einen Fehler des extraretinalen Signals ausglich. In diesem Fall wäre also die Wahrnehmung einer Vorwärtsbewegung auf einen kleinen Geschwindigkeitsbereich des zusätzlich simulierten horizontalen Flusses beschränkt.

Als Ergebnis zeigte sich für alle Probanden eine klare Abhängigkeit ihrer Bewegungswahrnehmung von dem zusätzlich simulierten horizontalen Fluß und damit eine klare Abweichung von dem Muster gleichverteilter Antworten, wie es unter der Annahme der retinalen Lösung gefordert werden mußte (vgl. Abb. 24).

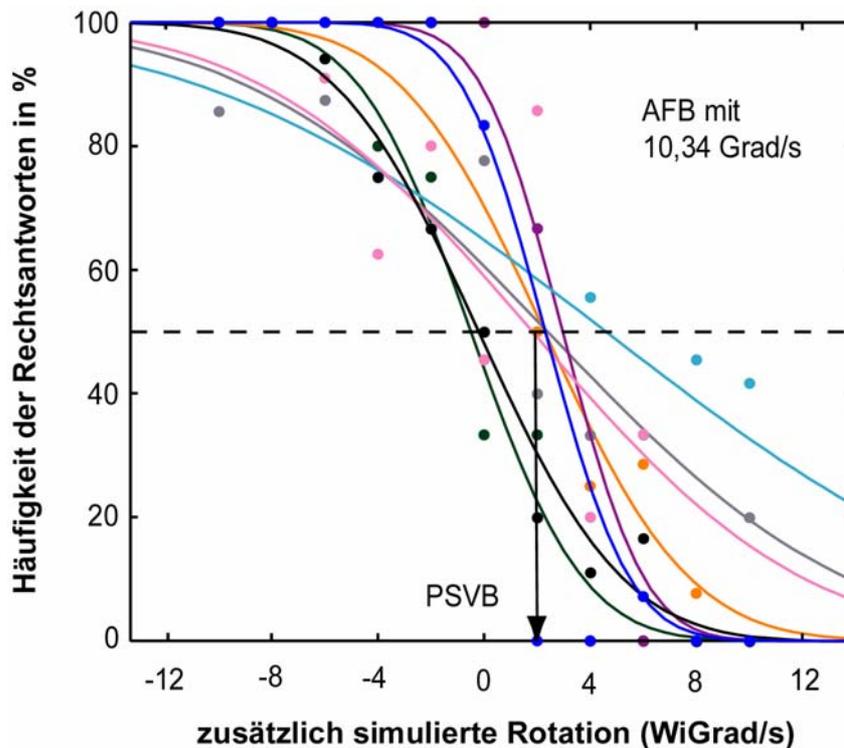


Abb. 24: Antwortverteilung als Funktion der Geschwindigkeit des zusätzlich simulierten horizontalen Flusses (acht Versuchspersonen – dargestellt durch verschiedene Farben, jeder Punkt markiert die Häufigkeit der Rechtsantworten eines Probanden für die simulierte Rotation). Positive Rotationsraten bedeuten einen zusätzlichen horizontalen Fluß in die gleiche Richtung der Augenbewegung. Die gestrichelte Linie markiert die 50%-Schwelle. Am PSVB (Punkt subjektiver Vorwärtsbewegung) hat die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses genau die Größe, damit eine reine Vorwärtsbewegung wahrgenommen wird. AFB: Augenfolgebewegung

Wie oben bereits erwähnt, ist die Geschwindigkeit des zusätzlich simulierten horizontalen Flusses, bei der eine reine Vorwärtsbewegung wahrgenommen wird (definiert als die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am Punkt subjektiver Vorwärtsbewegung = PSVB), ein Maß für die Genauigkeit des extraretinalen Signals. Die Wahrnehmung einer reinen Vorwärtsbewegung wird dann möglich, wenn der Fehler des extraretinalen Signals extern durch horizontalen Fluß ausgeglichen wird. Mit anderen Worten, die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB ist ein quantitatives Maß für den Fehler des nichtretinalen Referenzsignals.

Für eine Zielpunktgeschwindigkeit von 10,34 WiGrad/s ergaben sich im Mittel gleich häufige Rechts-/Linksantworten und somit die Wahrnehmung einer

reinen Vorwärtsbewegung bei einer zusätzlich simulierten Rotationsgeschwindigkeit von +1,96 WiGrad/s (vgl. Abb. 24). Die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB von 1,96 WiGrad/s in die gleiche Richtung wie die Zielpunkt- bzw. Augenfolgebewegung beschreibt ein Referenzsignal, das die Geschwindigkeit der Augenbewegung um etwa 20% ($1,96/10,34$) unterschätzt.

Bei Variation der Zielpunktgeschwindigkeit und damit der Geschwindigkeit der tatsächlich durchgeführten Augenfolgebewegung zeigte sich eine signifikante Abhängigkeit der Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB von der Augengeschwindigkeit (ANOVA: $p < 0,002$) (vgl. Abb. 25).

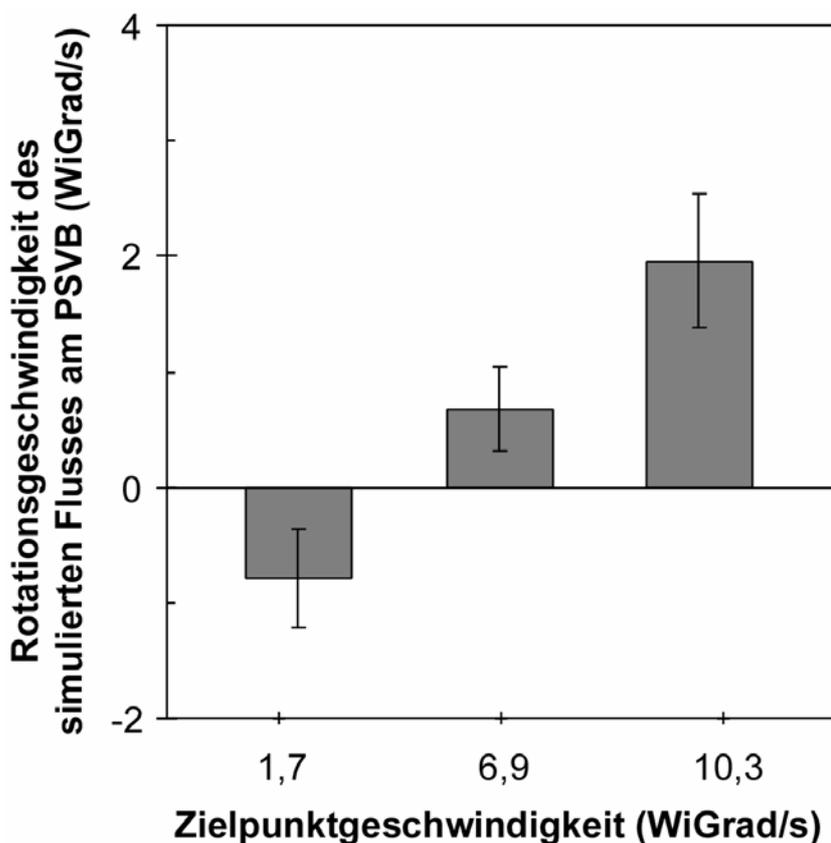


Abb. 25: Abhängigkeit der Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB (Punkt subjektiver Vorwärtsbewegung) von der Zielpunktgeschwindigkeit. Mittelwerte und Standardfehler des Mittelwertes von je acht Probanden.

Zusammenfassend konnte somit gezeigt werden, daß in der Tat ein Referenzsignal zur Zerlegung des während einer Augenfolgebewegung empfangenen retinalen Flußfeldes beiträgt und daß dieses Referenzsignal geringe Abweichungen vom Optimum aufweist.

3.4. Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals

In dem folgenden Experiment sollte die weiterführende Frage geklärt werden, ob dieses extraretinale Signal eine konstante Größe besitzt oder ob dieses Signal einer adaptiven Anpassung unterliegt, mit anderen Worten, ob es den spezifischen Gegebenheiten entsprechend verändert werden kann.

3.4.1. Experiment 4.1: *Modifikation des Referenzsignals*

Die in Experiment 3 verwendeten *Test-Reize* wurden hier in eine größere Anzahl von *Konstant-Reizen* eingebettet, in denen während der Durchführung einer glatten Augenfolgebewegung (Zielpunktgeschwindigkeit 10,34 WiGrad/s) retinal eine Augenfolgebewegung gänzlich anderer Geschwindigkeit simuliert wurde. Es bestand so eine große Diskrepanz zwischen der Geschwindigkeit der ausgeführten Augenbewegung und der Größe des empfangenen horizontalen retinalen Flusses. Sowohl für die *Test-* als auch für die *Konstant-Reize* simulierte das radiale Flußfeld immer eine reine Vorwärtsbewegung. Durch die *Test-Reize* wurde mit Hilfe zweier PEST-Strategien die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses, für den eine reine Vorwärtsbewegung wahrgenommen wurde (entsprechend der Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB) und somit die Größe des Referenzsignals für zwei unterschiedliche Bedingungen ermittelt. In der ersten Bedingung ‚*Referenzsignal zu groß*‘ (*RS_zu_groß*) wurde der radiale Fluß mit einer horizontalen Flußkomponente von 9 WiGrad/s in dieselbe Richtung wie die Augenfolgebewegung kombiniert, während der simulierte horizontale Fluß in der zweiten Bedingung ‚*Referenzsignal zu klein*‘ (*RS_zu_klein*) 12 WiGrad/s entgegengesetzt zur

Augenbewegung gerichtet war (vgl. Abb. 14 und 15). Diese beiden Bedingungen wurden in drei verschiedenen Experimenten getestet, die sich bezüglich der Augenbewegungsrichtung während der *Konstant-Reize* unterschieden (zum Überblick vgl. Abb. 16).

In der ersten Messung stimmte die Richtung und Geschwindigkeit der Augenfolgebewegung in den beiden Bedingungen der *Konstant-Reize* mit der in den *Test-Reizen* überein. Die Augenbewegung war somit hier immer von links nach rechts gerichtet (vgl. Abb. 16A). Die in den jeweiligen *Test-Reizen* ermittelte Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB zeigte für die zu vergleichenden Bedingungen ‚Referenzsignal zu groß‘ und ‚Referenzsignal zu klein‘ eine deutliche Differenz (vgl. Abb. 26A, Messung A – schwarze Balken, Betrag der Differenz = 5,58 WiGrad/s), die sich statistisch als hoch signifikant erwies ($p < 0,001$). Eine genauere Betrachtung der Rotationsgeschwindigkeit am PSVB für die beiden Bedingungen zeigt, daß die Modifikation des Referenzsignals in einer Weise erfolgte, die den simulierten Fehler des Referenzsignals reduzierte: Für die ‚Referenzsignal zu groß‘-Bedingung zeigten sich deutlich kleinere Referenzsignale als für die ‚Referenzsignal zu klein‘-Bedingung.

Um zu prüfen, ob Veränderungen des Referenzsignals richtungsselektiv erfolgten, wurde eine zweite Messung durchgeführt, in der die Richtung der Augenbewegung für die *Test-Reize*, die der Bestimmung der Größe des Referenzsignals dienten, und für die *Konstant-Reize*, in denen Unzulänglichkeiten des Referenzsignals simuliert wurden, entgegengesetzt waren. In den *Konstant-Reizen* wurde also eine Augenbewegung von rechts nach links ausgeführt (vgl. Abb. 16B). Trotz der identischen Bedingungen für die *Test-Reize* im Vergleich zur ersten Messung, fand sich hier kein signifikanter Einfluß der beiden unterschiedlichen *Konstant-Reiz*-Bedingungen auf die Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB (vgl. Abb. 26A, Messung B – weiße Balken; $p = 0,75$; Betrag der Differenz = 0,47 WiGrad/s). Die Größe der hier bestimmten Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB entsprach für beide Bedingungen der in Experiment 3 ermittelten Größe

des Referenzsignals (vgl. Abb. 26A, gestrichelte Linie). Eine Unzulänglichkeit des Referenzsignals, simuliert für eine Augenbewegung nach links, hatte also keinen Einfluß auf die Größe des Referenzsignals für eine Augenbewegung nach rechts.

Um zu prüfen, ob der in der ersten Messung gefundene Unterschied durch eine Änderung des visuellen Bewegungssignals wie z.B. einen Bewegungsnacheffekt bedingt sein könnte, wurde eine dritte Messung durchgeführt, die so konzipiert wurde, daß ein Bewegungsnacheffekt von vornherein auszuschließen war. In dieser Messung war die Diskrepanz zwischen dem Referenzsignal und dem horizontalen retinalen Fluß genauso groß wie in der ersten Messung, die in den Konstant-Reizen hervorgerufene retinale Bildbewegung betrug jedoch Null. Dies wurde dadurch erreicht, daß die Richtung der Augenfolgebewegung während der *Konstant-Reize* zufällig gewählt wurde (entweder nach rechts oder links), wobei der horizontale Fluß wiederum entweder in die gleiche Richtung wie die Augenbewegung (*Referenzsignal zu groß*) oder entgegengesetzt zur Augenfolgebewegung (*Referenzsignal zu klein*) gerichtet war.

Obwohl die Nettobewegung auf der Retina in dieser Messung minimiert war, zeigte sich wie in der ersten Untersuchung ein signifikanter Unterschied der Geschwindigkeit des horizontalen Flusses am PSVB für die beiden Bedingungen (vgl. Abb. 26A, Messung C – graue Balken; Betrag der Differenz = 4,80 WiGrad/s, $p < 0,01$). Auch hier erfolgte eine Veränderung der Größe des Referenzsignals in einer Weise, die geeignet war, den simulierten Fehler zu minimieren.

Die beschriebenen Veränderungen in der Wahrnehmung gingen nicht mit Veränderungen der Augenbewegungen einher. So unterscheiden sich die Augengeschwindigkeiten der Versuchspersonen während der *Test-Reize* in den einzelnen Messungen und Bedingungen nicht signifikant ($p > 0,05$, Abb. 26B).

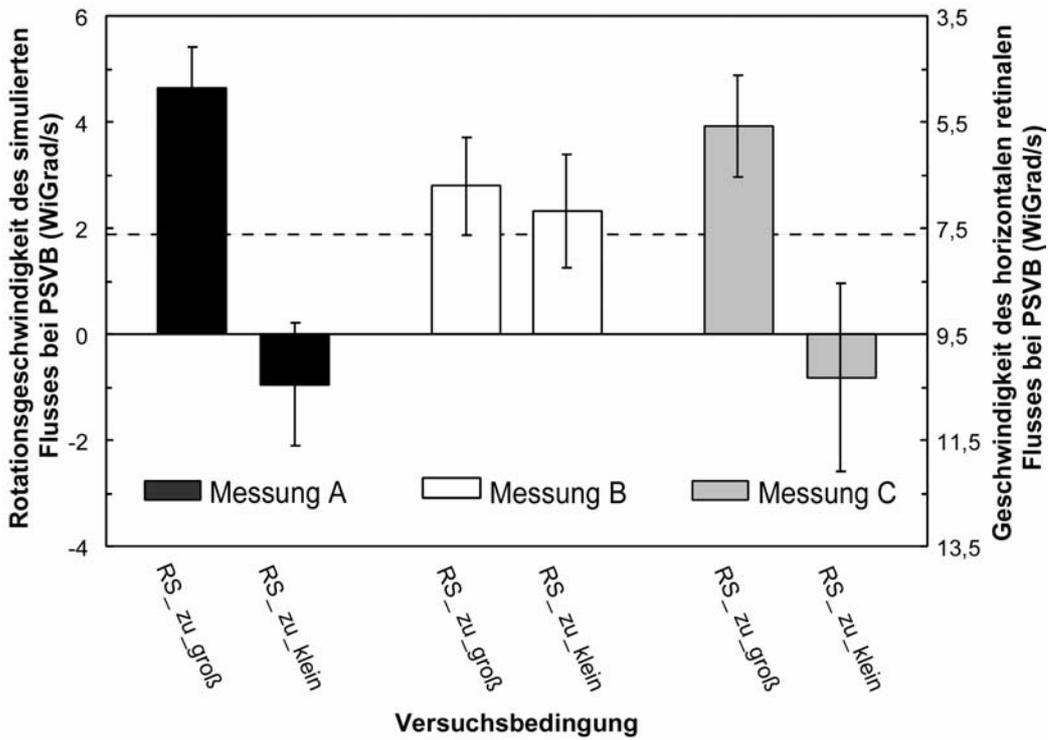
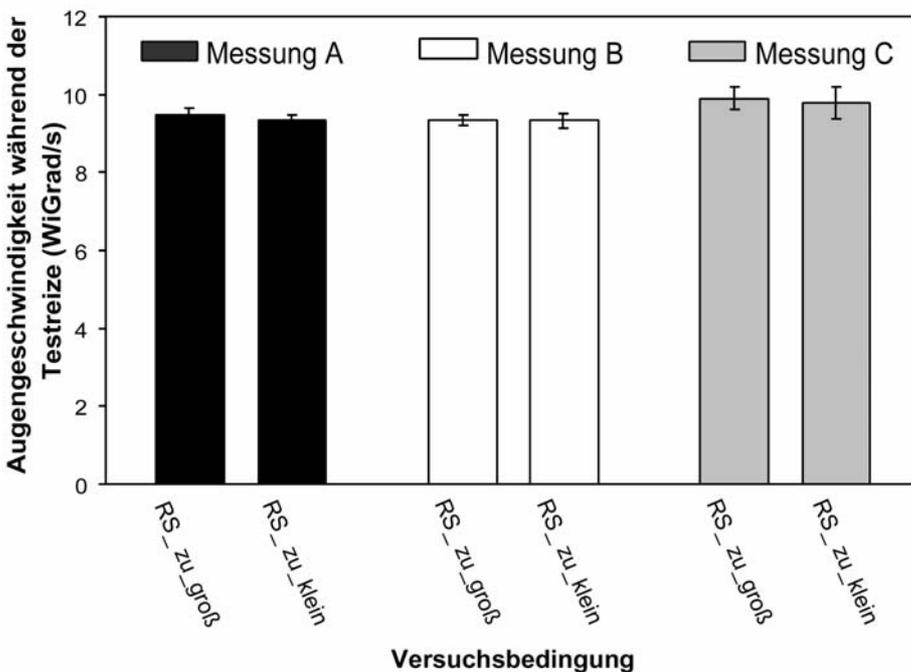
A**B**

Abb. 26: (A) Abhängigkeit der Größe des Referenzsignals als Funktion simulierter Unzulänglichkeiten des Referenzsignals: Mittelwerte und Standardfehler der Geschwindigkeit am PSVB für die Bedingungen ‚Referenzsignal zu groß‘ (*RS_zu_groß*) und ‚Referenzsignal zu klein‘ (*RS_zu_klein*). Positive Rotationsgeschwindigkeiten am PSVB (linke y-Achse) bedeuten, daß der horizontale

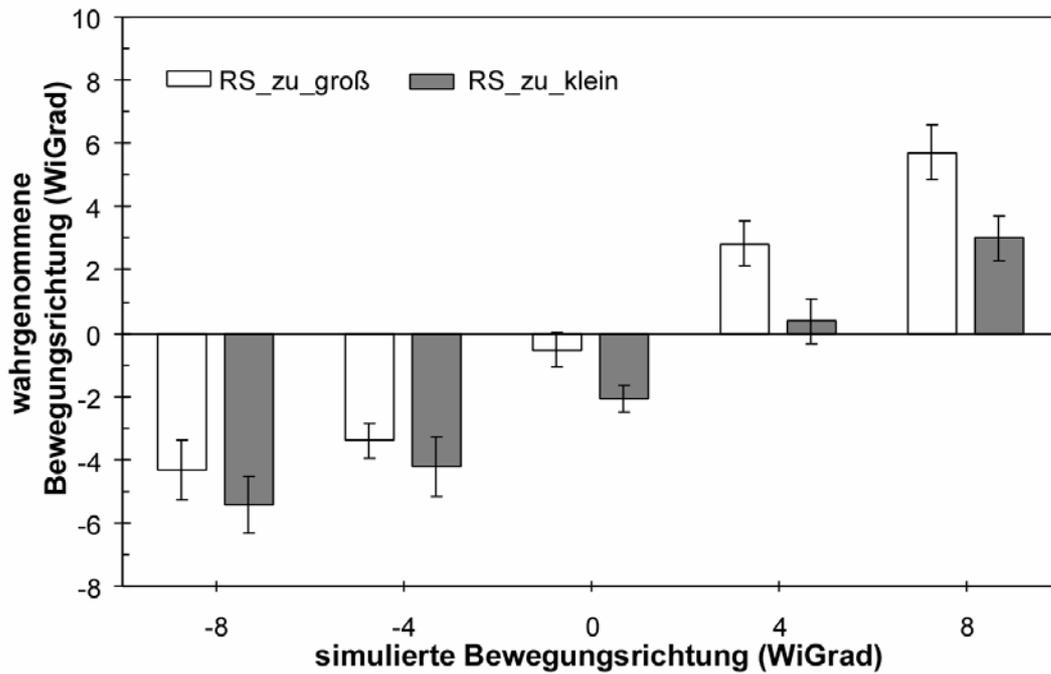
Fluß des Stimulus dieselbe Richtung hatte wie die Augenbewegung (in den *Test-Reizen* immer nach rechts) und zeigen deshalb kleine Referenzsignale an (rechte y-Achse). Balken mit unterschiedlichen Farben kennzeichnen drei Messpaare, die sich bezüglich der Augenbewegungsrichtung in den *Konstant-Reizen* unterschieden. Schwarz: Augenbewegung in *Test-* und *Konstant-Reizen* identisch (nach rechts). Grau: Augenbewegung in *Test-* und *Konstant-Reizen* entgegengesetzt (*Konstant-Reize*: nach links). Weiß: Randomisierung von Augenbewegungen nach rechts und nach links in *Konstant-Reizen*. Die gestrichelte Linie markiert den PSVB für die Ausgangsbedingung ohne *Konstant-Reize* (vgl. Abb. 24 und 25). (B) Mittelwerte und Standardfehler der Augengeschwindigkeiten für die verschiedenen Bedingungen (korrespondierend zu A).

3.4.2. Experiment 4.2: Modifikation der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung

In diesem abschließenden Experiment sollte die direkte Auswirkung der Größenänderung des Referenzsignals auf die Wahrnehmung der Bewegungsrichtung untersucht werden. Hierzu wurden wiederum *Test-Reize*, die eine von fünf möglichen Bewegungsrichtungen simulierten, in eine große Anzahl von *Konstant-Reizen* (identisch mit denen aus Experiment 4.1) eingebettet. Während die beiden Bedingungen der *Konstant-Reize* – ‚Referenzsignal zu groß‘ und ‚Referenzsignal zu klein‘ – ebenfalls identisch waren zu Experiment 4.1, wurde die Augenfolgebewegung ausschließlich von links nach rechts ausgeführt. Im Unterschied zu Experiment 4.1 markierten die Versuchspersonen ihre wahrgenommene Bewegungsrichtung direkt.

Folgende Voraussage war zu prüfen: Eine Änderung des Referenzsignals sollte eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung unabhängig von den fünf simulierten Bewegungsrichtungen zur Folge haben. Ein kompensatorischer Anstieg des Referenzsignals, wie unter der Bedingung ‚Referenzsignal zu klein‘ angenommen, würde eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung nach links hervorrufen, unabhängig von der präsentierten Bewegungsrichtung. Entsprechend umgekehrt hätte eine kompensatorische Reduzierung des Referenzsignals, wie unter der Bedingung ‚Referenzsignal zu groß‘ induziert, eine Verschiebung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung nach rechts zur Folge. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigten diese Voraussagen voll und ganz (vgl. Abb. 27):

A Zielpunktgeschwindigkeit 1,72°/s



B Zielpunktgeschwindigkeit 10,34°/s

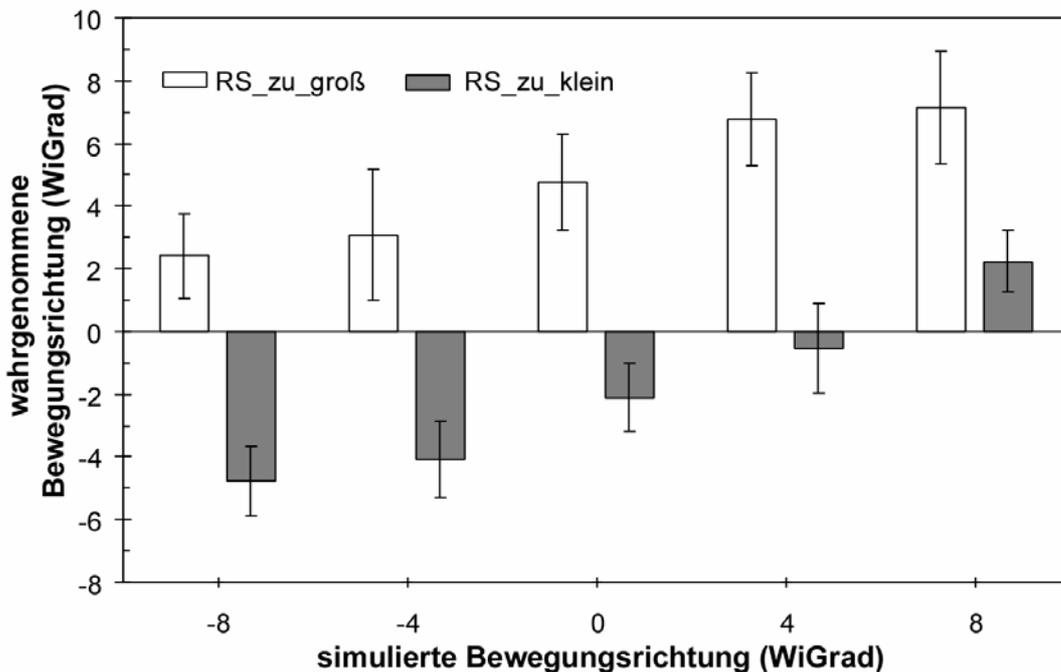


Abb. 27: Wahrnehmung der Bewegungsrichtung für die beiden *Konstant-Reiz*-Bedingungen (*Referenzsignal zu groß* = *RS_zu_groß* – weiße Balken, *Referenzsignal zu klein* = *RS_zu_klein* – graue Balken). Mittelwerte der wahrgenommenen Bewegungsrichtung von acht Versuchspersonen mit einfachem Standardfehler des Mittelwertes (y-Achse) als Funktion der simulierten Bewegungsrichtung (x-Achse). (A) Augengeschwindigkeit 1,72 WiGrad/s. (B) Augengeschwindigkeit 10,34 WiGrad/s.

So fanden sich für die unterschiedlichen simulierten Bewegungsrichtungen sowohl bei einer Zielpunktgeschwindigkeit von 1,72 WiGrad/s als auch von 10,34 WiGrad/s signifikante Unterschiede in der Wahrnehmung für die beiden Bedingungen ‚Referenzsignal zu groß‘ und ‚Referenzsignal zu klein‘ ($p < 0,0001$, Abb. 27). Dieser Unterschied war für die höhere Zielpunktgeschwindigkeit deutlicher ausgeprägt als für die kleinere Augengeschwindigkeit (Abb. 27A und B).

Die Analyse der Augenbewegungen während der Präsentation der *Test-Reize* zeigte auch in diesem Experiment zwischen den beiden *Konstant-Reiz*-Bedingungen keine statistisch signifikanten Unterschiede ($p > 0,05$).

4. Diskussion

Visuelle Flußfelder halten wertvolle Information über den Raum, in dem wir uns bewegen, und über unsere eigene Bewegung bereit und sind deshalb für zielgerichtete Navigation unentbehrlich (Gibson, 1950). Um diese Information zu nutzen, muß das visuelle System Kontaminationen, wie sie unweigerlich durch Augenbewegungen entstehen, eliminieren, d.h. es muß in der Lage sein, die komplexen retinalen Flußfelder in ihre einzelnen Komponenten zu zerlegen. Das Problem der perzeptuellen Kompensation von augenbewegungsinduzierten Bildverschiebungen stellt sich in ähnlicher Weise, wenn sich der Betrachter nicht fortbewegt: Die unausweichlich mit jeder Augenbewegung verbundene Verschiebung des Abbildes der stationären Welt auf der Netzhaut darf nicht als Umweltbewegung fehlgedeutet werden. Umfangreiche psychophysische Untersuchungen haben gezeigt, daß die Wahrnehmung einer stabilen Umwelt trotz z.B. durch langsame Augenfolgebewegungen hervorgerufener Bildbewegungen auf der Nutzung nicht-retinaler Referenzsignale beruht (Haarmeier und Thier, 1996, 1998; Haarmeier et al., 1997; von Holst und Mittelstaedt, 1950; Wertheim, 1994). Diese Referenzsignale stellen eine Erwartung des visuellen Signals dar und könnten zum Beispiel durch eine Kopie der an die okulomotorischen Effektoren entsendeten motorischen Kommandosignale zur Verfügung gestellt sein (von Holst und Mittelstaedt, 1950; Wertheim, 1994). Während die Nutzung nicht-retinaler Referenzsignale in Abwesenheit translatorischer Eigenbewegung unstrittig erscheint, wird die Frage, ob das visuelle System bei der Analyse durch Fortbewegung induzierter Flußfelder in ähnlicher Weise auf Referenzsignale zurückgreift, widersprüchlich beantwortet (Übersicht z.B. bei Lappe et al., 1999). Erstes Ziel der vorliegenden Arbeit war es, den Beitrag von Referenzsignalen zu der Analyse während Augenbewegungen empfangener Flußfelder zu spezifizieren. Zweites Ziel war es, erstmalig überhaupt ein Problem zu beforschen, das unausweichlich mit dem Gebrauch nicht-retinaler Referenzgrößen verbunden ist: Entscheidend für diesen Gebrauch ist eine möglichst genaue Übereinstimmung des empfangenen visuellen Signals mit dem Referenzsignal,

das anders als die sensorische Größe aus internen Quellen (z.B. aus den motorischen Kommandosignalen) gespeist wird. Wie wird diese Übereinstimmung erstmalig erreicht? Ein und dasselbe zentralnervöse okulomotorische Kommandosignal z.B. kann – abhängig von Ermüdung, Krankheit oder Alter – zu gänzlich unterschiedlich schnellen Augenbewegungen führen. Umgekehrt ist das durch eine bestimmte Augenbewegung induzierte visuelle Signal nicht allein durch die Augengeschwindigkeit determiniert, sondern es hängt von einer Vielzahl von Parametern der visuellen Gegebenheiten ab wie z.B. Helligkeit oder Zusammensetzung räumlicher Frequenz (Smith und Edgar, 1990; Thompson, 1982; Wertheim, 1994), die natürlicherweise variieren. Mit anderen Worten, eine fixe Efferenzkopie dürfte durch Augenbewegungen induzierte Bildverschiebungen nur unzureichend kompensieren. Das aus diesen Überlegungen abgeleitete zweite Ziel der Untersuchung war deshalb, zu prüfen, ob interne Referenzsignale in geeigneter Weise geeicht werden, um den durch die Augenbewegung hervorgerufenen retinalen Fluß zuverlässig zu eliminieren. Die Ergebnisse zeigen, daß die Analyse visueller Flußfelder in der Tat auf der Nutzung nicht-retinaler Referenzsignale beruht, die in geeigneter Weise kalibriert werden, um Imbalancen zwischen dem Referenzsignal und dem durch Augenbewegung hervorgerufenen kohärenten retinalen Fluß zu minimieren. Diese Schlußfolgerung stützt sich auf eine Reihe von hier durchgeführten Experimenten, in denen zum Teil auf etablierte Strategien (Experimente 1 und 2), zum Teil auf neue experimentelle Ansätze (Experimente 3 und 4) zurückgegriffen wurde. Diese Experimente sollen im Folgenden separat diskutiert werden.

4.1. Experiment 1: Abhängigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung vom Stimulustyp

Erste Grundvoraussetzung für die Untersuchungen war die Entwicklung eines Stimulus, der es ermöglichte, eine robuste Wahrnehmung von Eigenbewegung auszulösen. In bisherigen psychophysischen Untersuchungen wurde zur

Bestimmung der wahrgenommenen Bewegungsrichtung entweder eine Bewegung über eine Ebene mit einem endlichen Horizont, eine Bewegung durch eine Wolke oder auf eine frontoparallele Ebene zu simuliert. Diese Untersuchungen zeigen, daß für die Erzeugung einer robusten Eigenbewegungswahrnehmung Reize mit relativ großem Gesichtsfeld (Grigo und Lappe 1999; Koenderink und van Doorn, 1987), hoher Punktdichte (Warren Jr. et al. 1988), ausreichender Lebensdauer der Punktelemente (van den Berg, 1992) und ausreichender Präsentationszeit (Crowell et al., 1990; Hooge et al., 1999; Te Pas et al., 1998) erforderlich sind. Auch scheint eine höhere Geschwindigkeit des radialen optischen Flusses die Bestimmung der Bewegungsrichtung zu erleichtern (Warren et al., 1989). Während die Struktur des Reizes entscheidend ist für die Wahrnehmung einer Eigenbewegung, hat die retinale Position der Stimulation keinen entscheidenden Einfluß (Albright, 1984; Bardy et al. 1999; Crowell und Banks, 1996; Duffy, 1998; McKee und Nakayama, 1984). Die Invarianz der Bewegungswahrnehmung gegenüber retinaler Position bietet deshalb eine Möglichkeit, Flußfelder auf ihre Eignung zu prüfen, ein valides Perzept von Eigenbewegung zu induzieren. Wie im Ergebnisteil ausgeführt, zeigte sich die Bewegungswahrnehmung für den **Wolke**-Stimulus deutlich weniger abhängig von der retinalen Position – variiert durch Änderung der Blickrichtung – als für den **Ebene**-Stimulus. Da frühere Untersuchungen zuverlässige Bewegungseinschätzungen auch für Simulationen einer Bewegung über eine Ebene gezeigt haben (van den Berg, 1992; van den Berg und Brenner, 1994b; Warren und Hannon, 1988), muß angenommen werden, daß die Unterschiede in der vorliegenden Untersuchung vor allem auf die Tiefeninformation des **Wolke**-Stimulus zurückzuführen sind, die hier zusätzlich durch Größenänderung der Punktelemente (entsprechend ihrem simulierten Abstand) zur Verfügung gestellt wurde. Diese Interpretation stützt sich auf zahlreiche Studien, die eine deutliche Abhängigkeit der Bewegungswahrnehmung von der Tiefeninformation der eingesetzten visuellen Reize zeigen (Hanada und Ejima, 2000; Pack und Mignolla, 1998; Reagan und Beverly, 1982; Rieger und Toet, 1985; Tanaka und Saito, 1989; Upadhyay et al., 2000; Vishton et al., 1994; Warren Jr. und Hannon, 1990). Ungeachtet der

Frage, ob der **Wolke**-Stimulus aufgrund der größeren Stimulusdimension oder aufgrund der reichhaltigeren Tiefeninformation eine validere Eigenbewegungswahrnehmung auszulösen vermochte als der **Ebene**-Stimulus, zeigte der **Wolke**-Stimulus die geforderten Eigenschaften, um die eingangs angesprochenen Fragen in weiterführenden Untersuchungen zu studieren.

4.2. Experiment 2: Retinale oder extraretinale Lösung? – Vergleich der Wahrnehmung von Eigenbewegung bei tatsächlich durchgeführter und simulierter Augenfolgebewegung (traditioneller Ansatz)

Um zu testen, ob extraretinale Referenzsignale zur Analyse von Flußfeldern während Augenbewegungen beitragen, wurde in einem ersten Schritt die Wahrnehmung von Eigenbewegung für zwei verschiedene Fixationsbedingungen untersucht. In einer ersten Bedingung wurde eine langsame Augenfolgebewegung durchgeführt, in einer zweiten stationär fixiert. Die Stimulation wurde so gewählt, daß das hierbei empfangene retinale Flußfeld für beide Bedingungen identisch war. Die Ergebnisse stimmen sehr gut mit früheren Untersuchungen überein, in denen ähnliche Paradigmen zum Einsatz kamen (Beintema und van den Berg, 2000; Bremmer und Lappe, 1999; Gibson, 1950, 1970, 1994; Kappers et al., 1994, 1996; Koenderink, 1986; Koenderink und van Doorn, 1976, 1987; Palmisano, 1996; Regan und Beverly, 1982; Rieger und Lawton, 1985; Rieger und Toet, 1985; van den Berg, 1992, 1993, 1996; van den Berg und Brenner, 1994a, 1994b; Warren und Hannon, 1988; Warren Jr. et al., 1988, 1991; Warren Jr. und Hannon, 1990; Warren Jr. und Saunders, 1995). Konkret zeigte sich, daß die induzierte Wahrnehmung der Bewegungsrichtung bei niedrigen Rotationsraten (1,15 und 1,72 WiGrad/s) für die stationäre Fixation und für durchgeführte langsame Augenbewegungen weitgehend identisch war und nur geringfügig vom perzeptuellen Optimum abwich. Bei den hohen Rotationsgeschwindigkeiten (6,89 und 10,34 WiGrad/s) jedoch war die Bewegungseinschätzung unter Fixation derjenigen bei

Durchführung echter Augenbewegungen unterlegen. Ein ähnlicher Einbruch der Bewegungsdiskrimination für die Bedingung simulierter Augenbewegung wurde von Royden et al. (1992, 1994) und Banks et al. (1996) für höhere Geschwindigkeiten gezeigt. Die naheliegende Schlußfolgerung ist die, daß extraretinale Referenzsignale nur bei höheren Rotationsgeschwindigkeiten erforderlich sind, währenddessen die Zerlegung von Flußfeldern mit schwachen kohärenten Flußfeldkomponenten allein durch Analyse des visuellen Signals möglich ist. Dieses offensichtliche und in der Literatur mehrfach diskutierte (Banks et al., 1996; Beintema und van den Berg, 1998; Brenner, 1991; Ehrlich et al., 1998; Lappe, 1998; Lappe und Rauschecker, 1994; Lappe et al., 1999; Lishman und Lee, 1973; van den Berg, 1993) Paradoxon – Einsatz zweier völlig unterschiedlicher Strategien für dieselbe Wahrnehmungsleistung – gibt Anlaß, die Strategie dieses bisher eingesetzten experimentellen Paradigmas kritisch zu hinterfragen. Wie bereits in der Einleitung ausgeführt, basiert diese Strategie auf der Annahme, daß unter stationärer Fixation keine extraretinale Referenzsignale verfügbar seien, die Wahrnehmung unter Fixation deshalb allein auf der Analyse des visuellen Signals beruhe. Diese Annahme erscheint unbegründet, da Fixation eine willentlich kontrollierte, durch aktive okulomotorische Prozesse geleistete Funktion darstellt. Dies gilt um so mehr in Experimenten mit visuellen Flußfeldern, die geeignet sind, durch optokinetische Antworten Abweichungen von der stationären Fixation zu evozieren. Es gibt also gute Gründe anzunehmen, daß während Fixation Referenzsignale nicht nur verfügbar sind, sondern auch von Null abweichen (Wertheim, 1984). Vereinbar mit einem Beitrag extraretinaler Referenzsignale auch unter Fixation ist die Beobachtung der vorliegenden Untersuchung, daß Abweichungen vom perzeptuellen Optimum unter Fixation bei längerer Präsentationszeit (3 s) geringer ausgeprägt waren als bei kürzerer Präsentation (1,5 s). Dieser Befund könnte anzeigen, daß die visuelle Integration bei längerer Präsentationszeit zuverlässiger erfolgt und deshalb eine validere Interpretation des retinalen Signals erlaubt. Genauso plausibel jedoch erscheint die alternative Möglichkeit, daß der besseren Wahrnehmungsleistung die größere Fixationsanforderung zugrunde liegt. Ein zweites Problem, das der Befunddiskrepanz für niedrige und

höhere Rotationsgeschwindigkeiten zugrunde liegen könnte, ist der Umstand, daß die unter stationärer Fixation dargebotenen Flußfelder sich nur geringfügig von solchen unterscheiden, wie sie bei Bewegung auf einer gekrümmten Bahn entstehen (Lappe et al., 1999), die perzeptuelle Interpretation deshalb mehrdeutig ausfallen kann.

4.3. Experiment 3: Retinale oder extraretinale Lösung? – *Alternativer Ansatz zur Klärung der Frage, ob extraretinale Signale zur Wahrnehmung der Eigenbewegung beitragen*

Um die angesprochenen Unzulänglichkeiten des bisherigen experimentellen Vorgehens auszuräumen, wurde ein alternativer Ansatz gewählt, in dem Sicherheit darüber bestand, daß extraretinale Referenzsignale (zumindest prinzipiell) verfügbar waren. Grundgedanke des hierzu durchgeführten dritten Experimentes war derselbe wie für Experiment 2: Es wurde erneut retinal eine Augenbewegung simuliert, die in dieser Form nicht tatsächlich durchgeführt wurde, und geprüft, ob die Bewegungswahrnehmung gegenüber einer zusätzlich dargebotenen kohärenten Flußfeldkomponente invariant sein würde. Der entscheidende Unterschied zu den früheren Untersuchungen jedoch war, daß die Probanden immer eine echte Augenfolgebewegung durchführten. Wie aus den Abbildungen 24 und 25 hervorgeht, bestand eine klare Abhängigkeit der Wahrnehmung der Eigenbewegungsrichtung (bei ausschließlich simulierter reiner Vorwärtsbewegung) von der simulierten Augengeschwindigkeit. Dies galt nicht nur für hohe Augengeschwindigkeiten (10,34 WiGrad/s; 6,89 WiGrad/s), sondern genauso auch für die niedrigste getestete Augengeschwindigkeit (1,72 WiGrad/s). Dieser Befund belegt, daß auch bei niedrigen Rotationsraten extraretinale Referenzsignale zur Kompensation augenbewegungsinduzierter Flußfeldkomponenten beitragen und daß die vergleichsweise gute Bewegungswahrnehmung, die in früheren Untersuchungen unter Fixation und bei niedrigen Rotationsraten (vgl. Experiment 2) beobachtet wurde, vermutlich den Einfluß dieser Referenzsignale widerspiegelt. Die Abbildungen 24 und 25

zeigen auch, daß die Referenzsignale etwa 80% des durch Augenrotation bedingten Flußfeldes eliminieren. Sie weisen damit eine Größenordnung auf, wie sie auch in früheren Untersuchungen zur Wahrnehmung von Hintergrundbewegungen während Augenfolgebewegungen beobachtet wurde (Haarmeier und Thier, 1996; Haarmeier et al. 1997; Wertheim, 1994).

4.4. Experiment 4: Simulation von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals – *Modifikation des Referenzsignals und der Wahrnehmung der Bewegungsrichtung*

In der letzten Meßserie wurde gezeigt, daß das visuelle System die notwendige Entsprechung zwischen dem empfangenen visuellen Signal und dem aus internen Quellen gespeisten Referenzsignal durch geeignete Eichungsprozesse erreicht. Diese Schlußfolgerung leitet sich aus der kräftigen Modulation der Bewegungswahrnehmung ab, die durch Minderung bzw. Verstärkung des während einer vorgegebenen Augenbewegung empfangenen kohärenten Flusses induziert werden konnte. Veränderungen der Wahrnehmung spiegelten sich in einer Verschiebung des Punktes subjektiver Vorwärtsbewegung, d.h. in einer Veränderung der Stärke des kohärenten retinalen Flusses, der durch das Referenzsignal kompensiert werden konnte. Im Rahmen der Inferenz-Theorie der Wahrnehmung (von Helmholtz, 1962; von Holst und Mittelstaedt, 1950; Wertheim, 1994) können solche Veränderungen entweder durch eine Veränderung des visuellen Signals, des Referenzsignals oder beider Größen hervorgerufen sein. Der einzig denkbare Mechanismus, der zu einer Änderung des visuellen Signals führen könnte, ist eine Bewegungsadaptation im Sinne eines Bewegungsnacheffektes (zur Übersicht siehe z.B. Mather et al., 1998), der möglicherweise durch die wiederholte Präsentation der unidirektionalen Bewegungskomponente in den *Konstant-Reizen* hervorgerufen wurde. Diese Möglichkeit muß jedoch aus zweierlei Gründen verworfen werden: Erstens konnte eine starke Veränderung der Bewegungswahrnehmung auch für eine Bedingung beobachtet werden, unter der die dargebotene Nettobewegung in

den *Konstant-Reizen* minimiert wurde (vgl. Abb. 26). Zweitens waren Veränderungen der visuellen Bewegungswahrnehmung während nach rechts gerichteter Augenfolgebewegung auf solche Bedingungen beschränkt, unter denen Unzulänglichkeiten des Referenzsignals für eine Augenfolgebewegung in die gleiche Richtung simuliert wurden. Mit anderen Worten, retinale Bildbewegung während nach links gerichteter Augenfolgebewegung hatte keinen Einfluß auf die Wahrnehmung der Bewegung während nach rechts gerichteter Augenfolgebewegung. Diese Richtungsselektivität zeigt, daß der zu Grunde liegende Mechanismus eng mit den okulomotorischen Kommandosignalen verknüpft ist, jenen efferenten Signalen also, von denen angenommen wird, daß sie die wesentliche Komponente des Referenzsignals ausmachen (Efferenzkopie). Interessanterweise wurde die Modulation der wahrgenommenen visuellen Bewegung nicht von einer Änderung der Augenfolgebewegungen begleitet. Dies deutet darauf hin, daß die Vorstellung einer Efferenzkopie (von Holst und Mittelstaedt, 1950), die Idee einer starren Kopie des motorischen Befehls also, eine zu grobe Vereinfachung ist. Vielmehr ist davon auszugehen, daß die Kopie des motorischen Befehls, das extraretinale Signal, kontinuierlich an die visuellen Bedürfnisse des Beobachters angepaßt (rekalibriert) wird, ohne dabei den motorischen Befehl zu beeinflussen: Falls der während einer Augenbewegung empfangene kohärente Fluß die Größe des Referenzsignals übersteigt, resultiert eine kompensatorische Vergrößerung des Referenzsignals, während unerwartet kleiner retinaler Fluß zu einer Verringerung führt.

Elektrophysiologische Untersuchungen beim Affen zufolge erscheint die Area MSTd (**d**orsales Segment der **m**edialen **s**uperioren **t**emporalen Area) als geeignete kortikale Area, in der das Inferenzprinzip einschließlich der Rekalibrierung des Referenzsignals implementiert sein könnte. Neurone der Area MSTd antworten auf optischen Fluß (s. z.B. Duffy und Wurtz, 1991a, b) und einige sind darüber hinaus in der Lage, durch Augenfolgebewegung hervorgerufene Änderungen des retinalen Flußfeldes auszugleichen (Bradley et al., 1996; Shenoy et al., 1999). Da andere Neurone (VT-Neurone = **v**isual **t**racking Neurone) in Area MSTd und in der angrenzenden Area MSTl

extraretinale Signale über die Geschwindigkeit von Augenbewegungen bereit halten (Komatsu und Wurtz, 1988; Thier und Erickson, 1992), spiegelt die für flußsensitive Neurone gezeigte Augenbewegungsinvarianz möglicherweise den Einfluß dieser VT-Neurone wider. So erscheint es denkbar, daß die Rekalibrierung durch eine Änderung der Aktivität der VT-Neurone oder, alternativ, durch eine Änderung ihres Einflusses auf flußsensitive Neurone erreicht wird.

Unabhängig des neuronalen Substrates stellt sich die Frage, wodurch eine Rekalibrierung des Referenzsignals in Gang gesetzt wird. Mit anderen Worten, welches ist das Fehlersignal, das eine Unzulänglichkeit des Referenzsignals anzeigt? Aufgrund der Tatsache, daß Eigenbewegung in praktisch jede Richtung erfolgen kann, dürfte ein a priori Wissen über die Korrektheit der visuellen Interpretation fehlen. Es ist deshalb anzunehmen, daß das visuelle System auf a posteriori Information über die Augenbewegung angewiesen ist. In den vorliegenden Untersuchungen wurde keinerlei Rückmeldung bezüglich der Richtigkeit der wahrgenommenen Bewegungsrichtung gegeben. Somit war die einzig verfügbare Informationsquelle, die ein unangemessenes extraretinales Signal anzeigen konnte, rein visuell – der kohärente, horizontale Fluß, der in das komplexe Flußfeld eingebettet war. Um diese Information für die Rekalibrierung zu gewinnen, muß die konstante Flußkomponente, die durch die Augenrotation ausgelöst wurde, extrahiert werden. Theoretische Betrachtungen zeigen, daß diese Aufgabe prinzipiell lösbar ist (vgl. z.B. Koenderink und van Doorn, 1976; Longuet-Higgins und Prazdny, 1980; Rieger und Lawton, 1985).

Wenn es richtig sein sollte, daß für die Kalibrierung des Referenzsignals die visuelle Extraktion der rotatorischen Flußfeldkomponente erforderlich ist, stellt sich zwangsläufig die Frage, warum das Sehsystem nicht ausschließlich auf visuelle Information vertraut, um eine ökologisch sinnvolle Interpretation visueller Bewegung zu erarbeiten. Eine mögliche Antwort auf dieses scheinbare Paradoxon könnte darin liegen, daß die Natur die Anstrengungen gescheut hat, eine neuronale Maschinerie zu entwerfen, die in der Lage ist, die hohen rechnerischen Anforderungen einer Flußfeldanalyse präzise und schnell genug

zu bewältigen. Eine vergleichsweise grobe und langsame Bestimmung des horizontalen visuellen Flusses erscheint jedoch ausreichend, um eine ebenso langsame Rekalibrierung des Referenzsignals anzustoßen. Ein anderer Vorteil extraretinaler Signale ist darin zu suchen, daß die Information über die Augengeschwindigkeit, die in erster Linie zur Zerlegung der visuellen Flußfelder genutzt wird, durch Integration auch Information über die Stellung der Augen bereithalten kann. Diese Augenpositionssignale sind notwendig, um die Bewegungsrichtung relativ zum Kopf zu bestimmen. In jedem Fall schließt die Beobachtung auf der Basis visueller Erfahrung rekalibrierter Referenzsignale eine Lücke zwischen der Inferenz-Theorie und der Theorie direkter Wahrnehmung, die in der Vergangenheit völlig unvereinbar schienen.

5. Zusammenfassung

Wenn wir uns vorwärts bewegen und hierbei den Punkt, auf den wir zusteuern, fixieren, empfängt unsere Netzhaut ein aus der Fovea expandierendes Muster visueller Bewegung, ein visuelles Flußfeld, das wir für die Bestimmung unserer Bewegungsrichtung ausnutzen können. Die durch Fortbewegung ausgelösten Flußfelder halten zudem wichtige Information über den Raum, in dem wir uns bewegen, bereit und unterstützen zielgenaue Navigation, eine Funktion, die zum Beispiel bei Patienten mit Alzheimer Demenz beeinträchtigt ist und gelegentlich auf eine gestörte Flußfeldanalyse zurückgeführt wird. Eine ökologisch sinnvolle Interpretation visueller Flußfelder wird erschwert, wenn wir zusätzlich langsame Augenbewegungen ausführen, z.B. um während Translation ein Objekt der Umwelt zu fixieren. In diesem Fall ist das retinale Flußfeld die Resultierende aus zwei Flußfeldkomponenten, einer ersten, die sich aus der eigenen Vorwärtsbewegung ergibt und einer zweiten, die durch die Augenrotation hervorgerufen wird. Während die Richtung der Eigenbewegung also konstant bleibt, verschiebt sich der Expansionsfokus und kann deshalb im Falle durchgeführter Augenfolgebewegung nicht mehr als Indikator der Bewegungsrichtung herangezogen werden. Um auch in dieser Situation die eigene Bewegungsrichtung aus dem visuellen Flußfeld ableiten zu können, muß die expandierende Komponente, die die Vorwärtsbewegung reflektiert, isoliert werden.

In der vorliegenden Arbeit wurde an 34 Probanden (24 Frauen, 10 Männer, Alter zwischen 20 und 33 Jahre) untersucht, durch welche Mechanismen die Invarianz unserer Bewegungswahrnehmung gegenüber Kontaminationen durch Augenbewegungen erreicht wird. Konkret sollten zwei Fragen beantwortet werden.

1. Greift das visuelle System für die Zerlegung komplexer Flußfelder auf extraretinale Signale zurück, Augengeschwindigkeitssignale etwa, deren Subtraktion von dem Gesamtflußfeld die augenbewegungsinduzierte Komponente zu eliminieren erlaubt, oder beruht die Zerlegung komplexer Flußfelder auf rein visuellen Mechanismen?

2. Sollten extraretinale Signale (Referenzsignale) verwendet werden, wie erreicht das visuelle System eine genaue Entsprechung zwischen zwei Größen unterschiedlicher Herkunft, dem visuellen Signal einerseits (dem durch Augenbewegung induzierten kohärenten Fluß) und dem aus internen Größen gespeisten Referenzsignal?

Zur Beantwortung dieser Fragen wurden nach Entwicklung geeigneter Stimulationsbedingungen psychophysische Untersuchungen mit gesunden Humanprobanden durchgeführt, in denen unter präziser Kontrolle der Augenbewegungen die perzeptuelle Bewertung visueller Flußfelder als Funktion verschiedener Einflußfaktoren untersucht wurde.

(i) Um zu testen, ob extraretinale Referenzsignale zur Analyse von Flußfeldern während Augenbewegungen beitragen, wurde in einem ersten Schritt die durch Flußfeldpräsentation induzierte Wahrnehmung von Eigenbewegung für zwei verschiedene Fixationsbedingungen untersucht. In einer ersten Bedingung wurde eine langsame Augenfolgebewegung durchgeführt, in einer zweiten stationär fixiert. Die Stimulation wurde so gewählt, daß das hierbei empfangene retinale Flußfeld für beide Bedingungen identisch war, d.h. das in der Bedingung *tatsächlich durchgeführter Augenfolgebewegung* selbst induzierte kohärente Flußfeld wurde in der zweiten Bedingung durch den visuellen Reiz extern ergänzt. Hier zeigte sich, daß die Wahrnehmung der simulierten Eigenbewegung für die Bedingung *tatsächlich durchgeführter Augenbewegungen* für hohe Augengeschwindigkeiten zuverlässiger war als für die Bedingung *stationärer Fixation* – erster Hinweis auf die Nutzung extraretinaler Referenzgrößen, die unter Fixation nicht in gleicher Weise zur Verfügung stehen wie für tatsächlich durchgeführte Augenbewegungen.

(ii) In einer weiteren Meßserie wurde der Versuch unternommen, die Größe des Referenzsignals quantitativ zu erfassen. Hierzu wurde diejenige Geschwindigkeit der kohärenten (horizontalen) Komponente des präsentierten Flußfeldes bestimmt, die bei einer vorgegebenen Augenfolgebewegung mit dem Perzept einer Eigenbewegung in die physikalisch simulierte

Bewegungsrichtung verbunden war. Mit anderen Worten, es wurde die Geschwindigkeit des kohärenten Flußfeldes bestimmt, die das Referenzsignal perzeptuell zu kompensieren vermochte. Für verschiedene Geschwindigkeiten der Augenfolgebewegung zeigte sich, daß das Referenzsignal etwa 80% des augenbewegungsinduzierten retinalen Flusses kompensieren kann.

(iii) In einer letzten Untersuchung wurde geprüft, ob das so gemessene Referenzsignal in einer sinnvollen Weise den spezifischen visuellen Gegebenheiten angepaßt werden kann. Hierzu wurde getestet, ob Simulationen von Unzulänglichkeiten des Referenzsignals – induziert durch Kombination einer Augenfolgebewegung vorgegebener Geschwindigkeit mit durch externe Stimulation entweder verstärktem oder reduziertem kohärenten retinalen Fluß – Modifikationen des Referenzsignals nach sich ziehen, die die simulierten Unzulänglichkeiten minimieren. Die Ergebnisse zeigen, daß die Referenzsignale in der Tat Rekalibrierungsprozessen unterliegen, die geeignet sind, auf der Basis richtungsselektiver Interaktionen zwischen der durchgeführten Augenfolgebewegung und dem hierbei empfangenen retinalen Fluß die Referenzsignale dem augenbewegungsinduzierten visuellen Signal anzupassen. Dieser Mechanismus dürfte wesentlich dazu beitragen, daß eine ökologisch sinnvolle Interpretation von Flußfeldern erstmalig in der Ontogenese gelernt und lebenslang bewahrt bleibt.

6. Literaturverzeichnis

Albright, T.D. (1984) Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *J. Neurophysiol.* 52: 1106-1130.

Banks, M.S., Ehrlich, S.M., Bachus, B.T., Crowell, J.A. (1996) Estimating heading during real and simulated eye movements. *Vision Research* 36, 3: 431-443.

Bardy, B.G., Warren Jr., W.H., Kay, B.A. (1999) The role of central and peripheral vision in postural control of walking. *Perception and Psychophysics* 61(7): 1356-1368.

Beintema, J.A., van den Berg, A.V. (1998) Heading detection using motion templates and eye velocity gain fields. *Vision Research*, 38: 2155-2179.

Beintema, J.A., van den Berg, A.V. (2000) Perceived heading during simulated torsional eye movements. *Vision Research* 40: 549-566.

Bradley, D.C., Maxwell, M.A., Andersen, R.A., Banks, M.S., Shenoy, K.V. (1996) Neural mechanisms for heading perception in primate visual cortex. *Science* 273: 1544-1547.

Bremmer, F., Lappe, M. (1999) The use of optical velocities for distance discrimination and reproduction during visually simulated self motion. *Experimental Brain Research* 127: 33-42.

Brenner, E. (1991) Judging object motion during smooth pursuit eye movements: the role of optic flow. *Vision Research* 31: 1893-1902.

Britten, K.H., van Wezel, R.H.A. (1998) Electrical microstimulation of cortical area MST biases heading perception in monkey's. *Nature Neuroscience* Vol 1, No 1, May: 59-63.

Crowell, J.A., Royden, C.S., Banks, M.S., Swenson, K.H., Sekuler, A.B. (1990) Optic flow and heading judgements. *Invest. Ophthalmol. Visual Sci. Suppl.* 31: 522.

Crowell, J.A., Banks, M.S. (1996) Ideal observer for heading judgements. *Vision Research* 36: 471-490.

Duffy, C.J., Wurtz, R.H. (1991a) Sensivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *J Neurophysiol.* 65: 1329-1345.

Duffy, C.J., Wurtz, R.H. (1991b) Sensivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *J. Neurophysiol.* 65: 1346-1359.

Duffy, C.J. (1998) MST neurons respond to optic flow and translational movement. *J. Neurophysiol.* 80: 1816-1827.

Ehrlich, S.M., Beck, D.M., Crowell, J.A., Freeman, T.C.A., Banks, M.S. (1998) Depth infromation and perceived self-motion during simulated gaze rotations. *Vision Research* 38: 3129-3145.

Freeman, T.C.A. (1999) Path perception and Filehne illusion compared: model and data. *Vision Research* 39: 2659-2667.

Freeman, T.C.A., Banks, M., Crowell, J. (2000) Extraretinal and retinal amplitude and phase errors during Filehne illusion and path perception. *Perception and Psychophysics* 62: 900-909.

Freeman, T.C.A., Fowler, T.A. (2000) Unequal retinal and extra-retinal signal produce different perceived slants of moving surfaces. *Vision Research* 40: 1857-1868.

Gibson, J.J. (1950) *The perception of the visual world.* Boston, Mass.: Houghton Mifflin.

Gibson, J.J. (1970) On the theories for visual space perception (A reply to Johansson). *Scand. J. Psychol.* 11: 75-79.

Gibson, J.J. (1994) The visual perception of objective motion and subjective movement. *Psychological Review*, Vol. 101 No.2: 318-323.

Grigo, A., Lappe, M. (1999) Dynamical use of different sources of information in heading judgements from retinal flow. *J. Opt. S. Am. A.* 16: 2079-2091.

Haarmeier, T., Thier, P. (1996) Modification of the Filehne illusion by conditioning visual stimuli. *Vision Research* 36: 741-750.

Haarmeier, T., Thier, P., Repnow, M., Petersen, D. (1997) False perception of motion in a patient who cannot compensate for eye movements. *Nature* 389: 849-852.

Haarmeier, T., Thier, P. (1998) An electrophysiological correlate of visual motion awareness in man. *J. Cogn. Neurosc.* 10: 464-471.

Hanada, M., Ejima, Y. (2000) A model of human heading judgement in forward motion. *Vision Research*, 40: 243-263.

Hooge, I.Th.C., Beintema, J.A., van den Berg, A.V. (1999) Visual search of heading direction. *Experimental Brain Research* 129: 615-628.

Kappers, A.M.L., van Doorn, A.J., Koenderink, J.J. (1994) Detection of velocity in optic flow fields. *J. Opt. Soc. Am. A/Vol. 11*: 48-54.

Kappers, A.M.L., Te Pas, S.F., Koenderink, J.J., van Doorn, A.J. (1996) Simulating the detection of first-order optical flow components. *Vision Research* 36: 3539-3547.

Koenderink, J.J., van Doorn, A.J. (1976) Local structure of movement parallax of the plane. *J. Opt. Soc. Am.* 66: 717-723.

Koenderink, J.J., van Doorn, A.J. (1981) Exterospesific component of the motion parallax field. *J. Opt. Soc. Am.* 71: 953-957.

Koenderink, J.J. (1986) Optic flow. *Vision Research* 26: 161-180.

Koenderink, J.J., van Doorn, A.J. (1987) Facts on optic flow. *Biological Cybernetics*, 56: 247-254.

Komatsu, H., Wurtz, R.H. (1988) Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye-movements. I. Localization and visual properties of neurons. *J. Neurophysiol.* 60: 580-603.

Krekelberg, B., Lappe, M. (2000) A model of the perceived relative positions of moving objects based upon a slow averaging process. *Vision Research* 40: 201-215.

Lappe, M., Rauschecker, J.P. (1993) A neural network for the processing of optic flow from ego-motion in man and higher mammals. *Neural Computation*, 5: 374-391.

Lappe, M., Rauschecker, J.P. (1994) Heading detection from optic flow. *Nature*, Vol. 369: 712-713.

Lappe, M. (1998) A model of the combination of the optic flow and extraretinal eye movement signals in primate extrastriate visual cortex / Neural model of self-motion from optic flow and extraretinal cues. *Neural Networks* 11: 397-414.

Lappe, M., Bremmer, F., van den Berg, A.V. (1999) Perception of self-motion from visual flow. *Trends in Cognitive Sciences* 3: 329-336.

Liebermann, H.R., Pentland, A.P. (1982) Microcomputer-based estimation of psychophysical thresholds: The best PEST. *Behav. Res. Meth. and Instr.* 14: 21-25.

Lishman, J.R., Lee, D.N. (1973) The autonomy of visual kinaesthesia. *Perception* 2: 287-294.

Longuet-Higgins, H.C., Prazdny, K. (1980) The interpretation of a moving retinal image. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 208: 385-397.

Longuet-Higgins, H.C. (1981) A computer algorithm for reconstructing a scene from two projections. *Nature* 293: 133-135.

Longuet-Higgins, H.C. (1984) The visual ambiguity of a moving plane. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 223: 165-175.

Mather, G., Verstraten, F., Anstis, S. (1998) *The Motion Aftereffect*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

McKee, S.P., Nakayama, K. (1984) The detection of motion in the peripheral visual field. *Vision Research* 24: 25-32.

McKee, S.P., Klein, S.A., Teller, D.Y. (1985) Statistical properties of forced choice psychometric functions: Implications of probit analysis. *Perception and Psychophysics* 37: 286-298.

Morrone, M.C., Tosetti, M., Montanaro, D., Fiorentini, A., Cioni, G., Burr, D.C. (2000) A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI. *Nature Neuroscience*, 3: 1322-1328.

Nakayama, K. (1985) Extraction of higher-order derivatives of the optical velocity vector field: limitations imposed by biological hardware. In *Brain Mechanisms and Spatial Vision*, D. Ingle, M. Jeannerod, D. Lee, eds (Narinius-Nijhoff, The Hague, The Netherlands).

Pack, C., Mingolla, E. (1998) Global induced motion and visual stability in an optic flow illusion. *Vision Research* 38: 3083-3093.

Palmisano, S. (1996) Perceiving self-motion in depth: The role of stereoscopic motion and changing-size cues. *Perception and Psychophysics* 58: 1168-1176.

Perrone, J.A., Stone, L.S. (1994) A model of self-motion estimation within primate extrastriate visual cortex. *Vision Research*, 34: 2917-2938.

Perrone, J.A., Stone, L.S. (1998) Emulating the visual receptive-field properties of MST neurons with a template model of heading estimation. *Journal of Neuroscience*, 18: 5958-5975.

Regan, D., Beverly, K.I. (1982) How do we avoid confounding the direction we are looking and the direction we are moving? *Science* 215: 194-196.

Rieger, J.H., Lawton, D.T. (1985) Processing differential image motion. *J. Opt. Soc. Am. A* 2: 354-360.

Rieger, J.H., Toet, L. (1985) Human visual navigation in the presence of 3D rotations. *Biol. Cybern.* 52: 377-381.

Royden, C.S., Banks, M.S., Crowell, J.A. (1992) The perception of heading during eye movements. *Nature* 360: 583-585.

Royden, C.S., Crowell, J.A., Banks, M.S. (1994) Estimating heading during eye movements. *Vision Research* 34: 3197-3214.

Royden, C.S. (1994) Analysis of misperceived observer motion during simulated eye rotations. *Vision Research* 34: 3215-3222.

Shenoy, K.V., Bradley, D.C., Andersen, R.A. (1999) Influence of gaze rotation on the visual response of primate MSTd neurons. *J. Neurophysiol.* 81: 2764-2786.

Smith, A.T., Edgar, G.K. (1990) The influence of spatial frequency on perceived temporal frequency and perceived speed. *Vision Research* 30: 1467-1474.

Stone, L.S., Perrone, J.A. (1997) Human heading estimation during visually simulated curvilinear motion. *Vision Research* 37: 573-590.

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 medial superior temporal area of the Macaque monkey. *J. Neurophysiol.* 62: 626-641.

Te Pas, S.F., Kappers, A.M.L., Koenderink, J.J. (1998) Locating the singular point in first-order optical flow fields. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 24: 1-17.

Tetewsky, S.J., Duffy, C.J. (1999) Visual loss and getting lost in Alzheimer's disease. *Neurology*, 52: 958-965.

Thier, P., Erickson, R.C. (1992) Responses of visual tracking neurons from cortical area MST-I to visual, eye and head motion. *Eur. J. Neurosci.* 4: 539-553.

Thompson, P. (1982) Perceived rate of movement depends on contrast. *Vision Research* 22: 377-380.

Upadhyay, U.D., Page, W.K., Duffy, C.J. (2000) MST responses to pursuit across optic flow with motion parallax. *J. Neurophysiol.* 84: 818-826.

Van den Berg, A.V. (1992) Robustness of perception of heading from optic flow. *Vision Research* 32: 1285-1296.

- Van den Berg, A.V. (1993) Perception of heading. *Nature* 365: 497-498.
- Van den Berg, A.V., Brenner, E. (1994a) Humans combine the optic flow with static depth cues for robust perception of heading. *Vision Research* 34: 2153-2167.
- Van den Berg, A.V., Brenner, E. (1994b) Why two eyes are better than one for judgements of heading. *Nature* Vol. 371: 700-702.
- Van den Berg, A.V. (1996) Optic flow and the kinematics of eye movements. *Proc. R. Soc.* 263: 975-981.
- Van den Berg, A.V., Beintema, J.A. (1997) Motion templates with eye velocity gain fields for transformation of retinal to head centric flow. *Neuro Report* 8: 835-840.
- Vishton, P.M., Nijhawan, R., Cutting, J.E. (1994) Moving observers utilize static depth cues in determining their direction of motion. *Investigative Ophthalmology and Visual Science Suppl.* 35(4): 2000.
- Von Helmholtz, H. (1962) *Physiological optics* Vol. III (Dover, New York, tr. From 3rd German edn of 1910).
- Von Holst, E., Mittelstaedt, H. (1950) Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften* 37: 464-476.
- Warren, W.H., Hannon, D.J. (1988) Direction of self-motion from optic flow. *Nature* 336: 162-163.
- Warren, W.H., Blackwell, A.W., Morris, M.W. (1989) Age differences in perceiving the direction of self-motion from optical flow. *J. Geontol.* 44: 147-153.
- Warren Jr., W.H., Morris, M.W., Kalish, M. (1988) Perception of translational heading from optical flow. *J. Exp. Psychol. Hum. Percep. Perf.* 14: 646-660.
- Warren Jr., W.H., Hannon, D.J. (1990) Eye movements and optical flow. *J. Opt. Soc. Am. A/Vol.* 7: 160-169.
- Warren Jr., W.H., Blackwell, A.W., Kurtz, K., Hatsopoulos, N.G., Kalish, M.L. (1991) On the sufficiency of the velocity field for perception of heading. *Biol. Cybern.* 65: 311-320.
- Warren Jr., W.H., Saunders, J. (1995) Perceiving heading in the presence of moving objects. *Perception* 24: 315-331.
- Warren Jr., W.H., Kay, B.A., Zosh, W.D., Duchon, A.P., Sahuc, S. (2001) Optic flow is used to control human walking. *Nature Neuroscience*, 4: 213-216.

Wertheim, A.H. (1987) Retinal and extraretinal information in movement perception: how to invert the Filehne illusion. *Perception* 16: 299-308.

Wertheim, A.H. (1994) Motion perception during self-motion: The direct versus inferential controversy revisited. *Behavioral and Brain Sciences* 17: 293-355.

Danksagung

Ich danke meinem Doktorvater Herrn Professor Dr. Thier für die Bereitstellung des Themas dieser Arbeit und vor allem Herrn Priv.-Doz. Dr. Haarmeier für die Betreuung, sowie für ihre Anregungen zur Bearbeitung des Themas. Bei Herrn Bunjes bedanke ich mich für die Programmierung der Stimuli und die Einführung in die Labortätigkeit. Außerdem danke ich Frau Dr. Golla und Herrn Lindner für ihre Unterstützung bei technischen und anderen Problemen.

Mein ganz besonderer Dank gilt all meinen Probanden, die sich mehrmals in ihrer Freizeit zur Verfügung stellten und ohne deren Geduld diese Arbeit in diesem Umfang nicht möglich gewesen wäre.

Nicht zuletzt bedanke ich mich bei meinen Eltern, meiner Familie und meinen Freunden, die mich motiviert, sowie meine Höhen und Tiefen mit getragen haben und mir durch ihre Unterstützung das Anfertigen dieser Arbeit erst ermöglichten.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name	Eva Maria Sybille Berret
Geburtstag	30.05.1977
Geburtsort	Mühlacker
Eltern	Brigitte und Peter Berret
Staatsangehörigkeit	deutsch
Familienstand	ledig

Schulbildung

08/83-06/87	Ullrich-von-Dürrmenz-Grundschule, Mühlacker
08/87-06/96 06/96	Theodor-Heuss-Gymnasium, Mühlacker Abitur

Studium

10/96-09/98 09/98	Universität des Saarlandes, Homburg/Saar: Humanmedizin Ärztliche Vorprüfung
10/98-05/03 03/00 03/02	Eberhard-Karls-Universität, Tübingen: Humanmedizin Erster Abschnitt der Ärztlichen Prüfung Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
04/02-03/03	Praktisches Jahr: - Marienhospital Stuttgart: Innere Medizin - Marienhospital Stuttgart: Neurologie - Kantonsspital Schwyz, Schweiz: Chirurgie
13.05.2003	Dritter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung

Berufliche Tätigkeit

07/03-09/04	Ärztin im Praktikum der Neurologischen Klinik, Marienhospital Stuttgart, Ärztlicher Direktor: Professor Dr. A. Lindner
seit 10/04	Assistenzärztin der Neurologischen Klinik, Marienhospital Stuttgart Ärztlicher Direktor: Professor Dr. A. Lindner

