

# De visuele waarneming van langzame en snelle beweging

Maarten J. van der Smagt\*, Frans A.J. Verstraten\*\* en Wim A. van de Grind\*\*

*Een belangrijk aspect van het menselijke visuele systeem is het vermogen beweging waar te nemen. Dit lijkt makkelijk, maar is een niet-triviale taak van ons brein. Zo kunnen zowel objecten als de gehele omgeving ten opzichte van de waarnemer bewegen met langzame maar ook met zeer hoge snelheden. De hier gepresenteerde experimenten tonen aan dat de waarneming van beweging gebaseerd is op minimaal twee nagenoeg on-*

*afhankelijke systemen: een systeem dat vooral is afgesteld op relatief langzame bewegingen en een systeem dat vooral is afgesteld op hoge snelheden. Deze bevinding kan spectaculair zichtbaar worden gemaakt door een verrassend simpel experiment, waarbij de bewegingsnaeffecten van beide systemen tegelijkertijd kunnen worden waargenomen. Tevens wordt een aantal verdere testen besproken die tot dezelfde conclusie leiden.*

## Inleiding

Een van de belangrijke functies van het menselijke brein is het waarnemen van beweging. We gebruiken deze (visuele) bewegingsinformatie niet alleen voor het ontdekken en volgen van bewegende objecten, maar ook voor het plannen en bijsturen van onze eigen beweging tijdens bijvoorbeeld lopen of autorijden. Thans weten we dat als hersengebieden gespecialiseerd in visuele bewegingsverwerking uitvallen (bijv. door een hersenbloeding), dit zware gevolgen heeft voor het dagelijks functioneren van de ongelukkige persoon (bijv. Zihl, Von Cramon & Mai, 1983).

Het onderzoek naar bewegingszien kent een rijke geschiedenis. Hoewel het moeilijk is om van systematisch onderzoek te spreken, werden sommige bewegings-

fenomenen reeds beschreven door de klassieke filosofen (Aristoteles, uitg. 1955; Lucretius, uitg. 1975). Het echte onderzoek begon in de negentiende eeuw, en vele artikelen uit die tijd gelden thans als klassiekers (bijv. Exner, 1875). Onderzoek naar bewegingszien heeft in de jaren veel informatie opgeleverd. Niet alleen over de cellulaire mechanismen die nodig zijn om beweging te kunnen waarnemen maar ook over hogere-ordeprocessen, zoals hoe lokale bewegingsinformatie kan worden gecombineerd tot een percept van een bewegend object of oppervlak en hoe visuele bewegingsinformatie kan worden gebruikt voor navigatie door onze omgeving (voor een uitgebreid overzicht zie Smith & Snowden, 1994; Watanabe, 1998).

We weten tegenwoordig bijvoorbeeld ook dat de mens in staat is om een zeer groot bereik aan snelheden, van erg langzaam tot erg snel, waar te nemen. Een belangrijke vraag blijft echter: hoe doet ons brein dat? In dit artikel proberen we deze vraag te beantwoorden met twee visuele fenomenen, die pas relatief recent goed bruikbaar zijn geworden voor gecontroleerde experimenten: het bewegingsnaeffect en bewegingstransparantie. Beide worden hieronder nader geïntroduceerd.

\* Salk Institute for Biological Studies, VCL, 10010 North Torrey Pines Road, La Jolla, CA 92037, USA. E-mail: maarten@salk.edu

\*\* Universiteit Utrecht.

Onze dank gaat uit naar Eric Fredericksen en Paulion van Hof voor hun hulp en discussie. Het hier beschreven werk werd gefinancierd door NWO-ALW en de KNAW.

## Bewegingsnaeften en bewegings- transparantie

Een van de leukere en zeker een van de beroemdste visuele fenomenen gerelateerd aan bewegingszien is bekend als het bewegingsnaeffect. Als een waarnemer enige tijd naar een waterval kijkt (de zgn. adaptatieperiode, bijv. dertig seconden) en vervolgens naar iets dat stilstaat, bijvoorbeeld de rotspartij naast de waterval, dan lijkt deze naar boven te bewegen. Dit is een illusoire beweging; de rotsen bewegen immers niet werkelijk. Dit specifieke voorbeeld van een bewegingsnaeffect werd door Addams in 1834 beschreven en in navolging daarvan wordt het effect vaak met de term 'waterval-illusie' aangeduid (Thompson, 1880). De richting van het bewegingsnaeffect is in het algemeen tegenovergesteld aan de bewegingsrichting waaraan werd geadapteerd (zie voor een overzicht Mather, Verstraten & Anstis, 1998).

Tot voor kort behoorden computers nog niet tot de standaarduitrusting van het psychologisch laboratorium. Experimenten werden dan ook vaak op ingenieuze wijze in elkaar gezet, waarbij schaar, papier en lijm een belangrijke rol vervulden. Voor wat betreft bewegingszien was het probleem nog groter, aangezien de stimulus moet bewegen. Oplossingen werden gevonden in een lopende band, draaiende schrijven en later stroboscopische aanbiedingen. Maar zelfs toen computers meer en meer gemeengoed werden, waren sommige bewegingsstimuli nog steeds moeilijk te realiseren. Een daarvan staat bekend als bewegingstransparantie.

Bewegingstransparantie (ofwel transparante beweging) kan ontstaan als op een plaats op het netvlies twee bewegingen worden geprojecteerd die voldoende verschillen in richting en/of snelheid. Het ene patroon lijkt dan achter het andere langs te schuiven. Dit fenomeen is te demonstreren door bijvoorbeeld puntjes te tekenen op twee overheadtransparanten. Als deze vervolgens op elkaar op een projector worden gelegd en los van elkaar maar tegelijk bewogen, dan ervaart de waarnemer bewegingstransparantie.

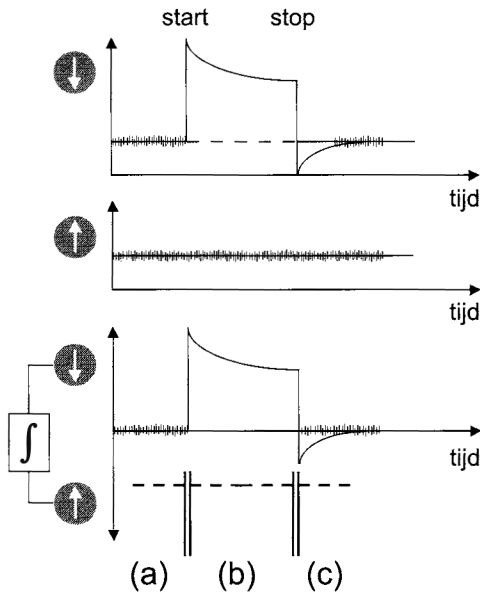
Zoals zo vaak, als je ver genoeg zoekt, is er toch al lang geleden iemand in geslaagd om bewegingstransparantie te realiseren zonder de hulp van geavanceerde hulpmiddelen. Die eer komt toe aan de Tsjech Dvorak. In een artikel uit 1870 beschrijft hij een stimulus als volgt (onze vertaling): 'Als je twee gelijke maar tegenovergesteld lopende spiralen op een schijf tekent, elk in een verschillende kleur, dan zijn beide amper herkenbaar als spiralen omdat er zoveel intersecties zijn. Ze zijn echter makkelijk herkenbaar als de schijf draait. Eén spiraal lijkt dan te krimpen en de andere te expanderen.' Gege-

ven dat er twee bewegingen zijn op dezelfde plaats in het visuele veld, kunnen we hier van een soort bewegings-transparantie spreken. Even later schrijft Dvorak iets over het naeffect: 'Als de spiralen worden gestopt na een behoorlijke tijd van fixatie, dan is er niet het geringste teken van een schijnbare beweging.' Met andere woorden, hij neemt geen naeffect waar. Deze bevinding, een twintigtal jaren geleden door verschillende groepen bevestigd (Mather, 1980; zie ook Verstraten, Fredericksen & Van de Grind, 1994), is interessant en ligt aan de basis van ons verhaal.

### Inleiding tot de nieuwe experimenten

Dvorak vond dus geen naeffect. Hoe kan dat? Om dit te begrijpen, moeten we eerst het onderliggende mechanisme van naeften bespreken. Hiervoor kunnen we kijken naar een verklaring voor de illusie zoals deze begin jaren zestig is geformuleerd door de onlangs overleden Nicholas Sutherland (1961) en Barlow en Hill (1963; zie echter ook Exner, 1887). Deze verklaring gaat uit van een koppeling tussen twee (populaties van) bewegingsgevoelige cellen of sensoren, afgestemd op tegenovergestelde richtingen (in het geval van een waterval naar beneden en naar boven). Deze cellen hebben een spontane activiteit, dat wil zeggen dat ze actief zijn zelfs als ze niet worden gestimuleerd. Als er geen bewegende stimulus is, zijn beide activiteiten even hoog en compenseren ze elkaar. Er wordt dan dus geen beweging waargenomen (zie figuur 1a).

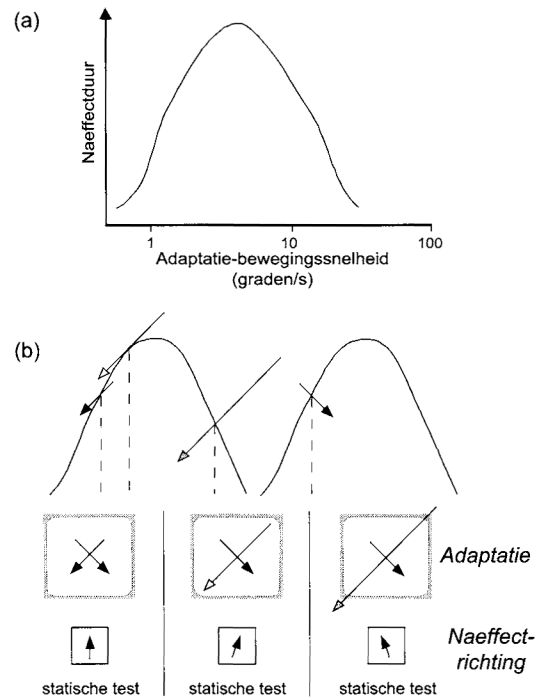
Op het moment dat we naar de waterval kijken, zal de activiteit van de cel die op deze richting is afgestemd toenemen. De activiteit van de cellen die afgestemd zijn op de richting naar boven blijft ongewijzigd. De balans is doorgeslagen in het voordeel van de cel voor neerwaartse beweging, en dus wordt deze beweging waargenomen (zie figuur 1b). Door adaptatie zal de activiteit van de gestimuleerde cel afnemen, maar hij blijft ruim boven de spontane activiteit. Als nu vervolgens de beweging wordt stopgezet (of, in het geval van de waterval, naar de rotsen wordt gekeken), daalt als gevolg van de adaptatie de activiteit van de voorheen gestimuleerde cel tot onder de spontane activiteit. Aangezien de cel die afgestemd is op de 'opwaartse' richting nog steeds de gelijke spontane activiteit heeft, slaat de balans nu door in het voordeel van deze cel (zie figuur 1c) en wordt beweging omhoog waargenomen: het bewegingsnaeffect. Aangezien we hier over relatieve activiteiten spreken, staat dit model ook wel bekend als het 'ratiomodel'. Het feit dat Dvorak geen naeffect waarnam, zou je kunnen verklaren door te stellen dat de naeften van de krimpende en expande-



Figuur 1. Het ratiomodel. Twee cellen, afgestemd op neerwaartse (boven) en opwaartse (midden) beweging zijn aan elkaar gekoppeld (onder). (a) Er is geen stimulus en beide cellen vertonen spontane activiteit. Er wordt geen beweging waargenomen. (b) Er is beweging naar beneden. De hierop afgestemde cel reageert met een verhoogde activiteit. Als gevolg van adaptatie neemt deze activiteit iets af bij voortdurende van de beweging. De op opwaartse beweging afgestemde cel vertoont spontane activiteit, hetgeen 'netto' resulteert in een neerwaarts gerichte activiteit. De beweging wordt waargenomen. (c) De beweging stopt. Als gevolg hiervan daalt de activiteit van de 'neer'cel tot onder de spontane activiteit, terwijl de 'op'cel nog steeds de spontane activiteit vertoont. De balans is nu doorslagen in het voordeel van de 'op'cel. Het bewegingsnaeffect (beweging omhoog) wordt waargenomen.

rende spiraal elkaar compenseerden. We komen hier later op terug.

Een van de vele aspecten van bewegingszien die met naeffecten kunnen worden gemeten, is de bewegingsgevoeligheidskromme van een waarnemer. Het idee is dat als het naeffect langer duurt, je gevoeliger bent voor die snelheid. Zo kun je de duur meten voor een groot aantal snelheden, van laag tot hoog, en deze duur zet je vervolgens uit in een grafiek tegen de adaptatiesnelheid. In zo'n typisch experiment kijkt de waarnemer dertig seconden naar een bewegend patroon waarna er een stilstaand (statisch) testpatroon verschijnt. Vervolgens geeft de waarnemer aan wanneer de illusoire beweging verdwenen of gestopt is. Als dit voor een aantal snelheden wordt gedaan, krijgen we een curve (zie figuur 2a). Er is een aantal dingen dat moet opvallen. Zo lijkt ons visuele systeem vooral gevoelig voor langzame snelheden, en wordt er geen naeffect waargenomen voor snelheden hoger dan circa 25 graden per seconde.<sup>1</sup> Dit ter-



Figuur 2. (a) Een voorbeeld van de duur van het bewegingsnaeffect als functie van de bewegingssnelheid tijdens adaptatie. Aangenomen wordt dat de naeffectduur evenredig is aan de gevoeligheid voor de adaptatiebeweging. (b) Een voorbeeld van hoe de naeffectrichting afhangt van de gevoeligheid voor de afzonderlijke componenten van een transparante adaptatiestimulus. Bij gelijke gevoeligheid (zwarte pijlen) voor de adaptatiecomponenten is het naeffect tegenovergesteld aan de vectorsom. Als een van de componenten sneller is (witte pijl) en de proefpersoon hiervoor meer gevoelig is, zal het naeffect iets meer tegenover de snellere component zijn. Echter is deze component veel sneller (grijze pijl), dan is de proefpersoon hier minder gevoelig voor, en zal het naeffect iets afwijken in de richting tegenover de langzame component.

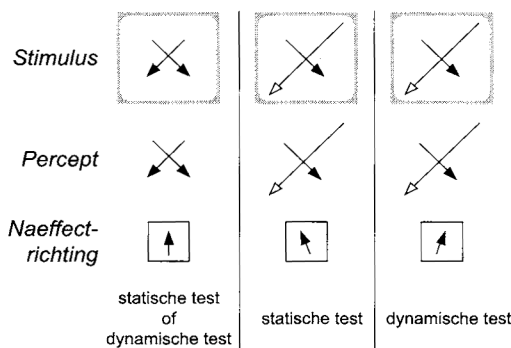
wijl mensen onder extreme omstandigheden snelheden die oplopen tot tienduizend graden per seconde kunnen waarnemen (Burr & Ross, 1982).

Als we dit even laten rusten en aannemen dat de curve een juiste weergave is van de gevoeligheid van ons visuele systeem, dan kunnen we een aantal voorspellingen doen. Stel, we construeren een transparante stimulus bestaande uit twee patronen die met dezelfde snelheid in tegenovergestelde richtingen bewegen. Omdat ze dezelfde snelheid hebben, zijn we voor beide even gevoelig en zullen de naeffecten elkaar compenseren (waarbij

1. De snelheid van een visuele stimulus wordt weergegeven in graden per seconde (hoek)snelheid), aangezien ons visuele systeem slechts kan meten hoe snel iets over ons netvlies beweegt. Een auto die op een kilometer afstand met 100 km/u voorbijrijdt, heeft dus slechts een betrekkelijk lage (hoek)snelheid op ons netvlies.

we aannemen dat de gevoeligheid niet verschilt voor verschillende richtingen, wat niet altijd helemaal waar is; zie Van de Grind, Koenderink, Van Doorn, Milders & Voerman, 1993). Als we nu een van de snelheden veranderen, dan zien we iets anders. Omdat we gevoeliger zijn voor een van beide snelheden, zal het naeffect hiervan dat van het andere patroon niet alleen compenseren maar zelfs iets sterker zijn. Het gevolg is dat we een naeffect zien in de richting tegenovergesteld aan de meest gevoelige richting. Onze groep heeft in het verleden reeds aangetoond (Verstraten, 1994) dat als je de richtingen orthogonaal (onder een hoek van 90 graden; zie figuur 2b en 4c) aanbiedt, de naeffectrichting tegengesteld is aan een, op basis van gevoeligheid, gewogen vectorsom van beide patronen (zie figuur 2b). Het mechanisme is in een eerder artikel in dit tijdschrift uitvoerig besproken (Verstraten, Fredericksen & Van de Grind, 1995). Wat de lezer hier moet onthouden, is dat de naeffectrichting voorspelbaar is op basis van gevoeligheden voor de adaptatiecomponenten, zoals weergegeven in figuur 2b.

In de jaren negentig van de vorige eeuw werd een nieuwe test voor naeffecten geïntroduceerd. Was tot dan toe de teststimulus vooral statisch (bijv. een schaakbord), nu werd het dynamische testpatroon belangrijk. Zo'n dynamisch patroon ziet er bijvoorbeeld uit als de ruis op een televisie waarvan de antenne niet is aangesloten. Een verrassende ontdekking (zie Verstraten, Van der Smagt, Fredericksen & Van de Grind, 1999) was dat na adaptatie aan dezelfde transparante beweging, het naeffect afhankelijk van het soort teststimulus verschillende richtingen bleek te hebben (zie figuur 3). Dit kan niet ver-



*Figuur 3. Een transparante adaptatiestimulus met twee even snelle componenten leidt tot dezelfde naeffectrichting op een statisch en een dynamisch testbeeld (links). Echter, als de twee adaptatiecomponenten verschillen in snelheid, resulteert het statische testbeeld (midden) in een naeffect meer tegenover de langzamere component, en de dynamische test (rechts) in een naeffect meer tegenover de snellere adaptatiebeweging.*

klaard worden met de gevoeligheidscurve in figuur 2, en dus moesten we op zoek naar een nieuwe verklaring.

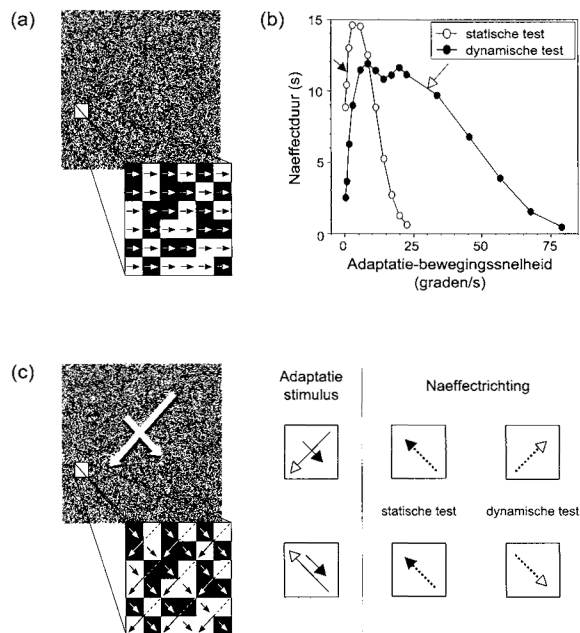
### Twee afstemmingskrommen

Het eerste experiment ligt voor de hand. In het verleden was de gevoeligheidskromme bepaald met een statische test. Wij vroegen ons af wat er met de curve zou gebeuren als we dit experiment met een dynamische test zouden herhalen. Het hierboven beschreven standaardexperiment werd daartoe uitgebreid met een dynamisch testpatroon en een groter bereik aan adaptatiesnelheden (0,35 tot 79 graden per seconde). Na dertig seconden adaptatie aan een bewegend 'random pixel array'-patroon (RPA; zie figuur 4a) verscheen een stilstaand RPA (statische test) of een RPA waarvan iedere pixel elke 22 ms (45 Hz) random een nieuwe waarde (donker of licht) werd toegekend (dynamische test). De proefpersonen gaven de duur van het bewegingsnaeffect aan.

In figuur 4b is goed te zien dat de snelheidsafhankelijkheid van het bewegingsnaeffect flink verschilt tussen de twee testcondities. Voor het statische testbeeld is de afstemkromme vergelijkbaar met wat we weten uit de literatuur. De duur is maximaal bij adaptatiesnelheden van circa 3 graden per seconde en er is nauwelijks nog een naeffect bij snelheden boven de 25 graden per seconde. Met het dynamische testbeeld treden er zelfs bij de hoogst geteste snelheden nog naeffecten op, terwijl de duur maximaal is bij adaptatiesnelheden ergens tussen de 10 en 20 graden per seconde. Dit kan echter behoorlijk verschillen tussen proefpersonen.

Als we nu adapteren aan transparante beweging, maar dan met de snelheden van de adaptatiecomponenten zo gekozen dat de langzame component voornamelijk een naeffect op een statisch testbeeld geeft en de snelle component slechts op een dynamische test (zie de pijlen in figuur 4b), dan zien we bij een statisch testbeeld het naeffect zo goed als tegenover de langzame component en bij de dynamische test tegenover de snelle component (zie figuur 4c). Een verschil dus van 90 graden of, als we tegenovergestelde adaptatierichtingen gebruiken, zelfs 180 (!) graden. Bedenk dat we het hier hebben over identieke adaptatiecondities, en dat slechts het testpatroon verschilt.

En hiermee lijken we de verklaring al in handen te hebben: blijkbaar hebben we te maken met (minimaal) twee populaties bewegingsdetectors. Eén voor de verwerking van langzame bewegingen, waarvan de adaptatie zichtbaar gemaakt kan worden in het 'statische naeffect' en een voor snellere bewegingen met een 'dynamisch naeffect'. De 'snelle populatie' heeft een veel bredere snel-



Figuur 4. (a) Een voorbeeld van een bewegend 'random pixel array'. (b) De naeffectduur op een statisch en een dynamisch testbeeld, als functie van de adaptatiebewegingssnelheid. Data van twee proefpersonen (geschaald en gecombineerd) uit Verstraten, Van der Smagt en Van de Grind, 1998. (c) Voorbeeld van de transparante adaptatiestimulus (voor de gebruikte snelheden, zie de pijlen in 4b) en de naeffectrichting op een statisch en een dynamisch testbeeld. Het verschil in naeffectrichting voor de statische en dynamische test loopt op tot 180 graden, afhankelijk van adaptatierichtingen.

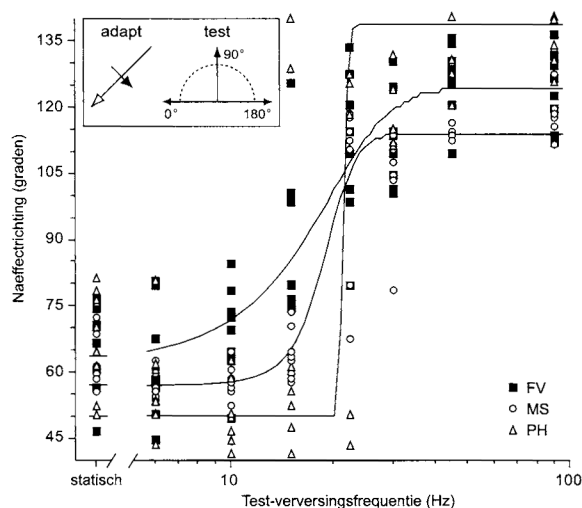
heidsafstemming dan de 'langzame populatie', en de twee populaties overlappen elkaar aanzienlijk in het snelheidsdomein (zie figuur 4b).

### De temporele frequentie van het testbeeld

Het idee van twee afzonderlijke kanalen is op zich niet helemaal nieuw. Al in de jaren zeventig werden twee onafhankelijke kanalen voor hoge en lage temporele frequentie<sup>2</sup> (TF) aangetoond (bijv. Kulikowski & Tolhurst, 1973), en als je de spatiële frequentie van een bewegend sinusraster constant houdt, bepaalt de temporele frequentie de snelheid. Volgens dat oude idee echter was het hoge TF-kanaal voor beweging en het lage TF-kanaal voor vorm. Later bleek dat ook het lage TF-kanaal (lang-

2. De termen temporele en spatiële frequentie geven weer hoeveel periodes van bewegend sinusraster in één seconde dan wel één graad visuele hoek passen. Samen bepalen deze twee grootheden de snelheid (in graden per seconde) van het raster. Met behulp van de Fourier-analyse is iedere visuele scene in principe te herleiden tot een verzameling sinusrasters. Vandaar dat deze eendimensionele stimulus veel gebruikt wordt in visueel onderzoek.

zame) beweging verwerkt (Anderson & Burr, 1985; Green, 1981; Murray, MacCana & Kulikowski, 1983). De twee populaties bewegingsdetectors, zoals hierboven beschreven, zouden goed overeen kunnen komen met het hoge en lage TF-kanaal. Om dit te testen lieten we proefpersonen wederom adapteren aan transparante beweging, waarvan de componenten loodrecht op elkaar staan. Een van de componenten was weer een 'langzame' en de andere een 'snelle' beweging. De richting van het bewegingsnaeffect werd gemeten als functie van de verversingsfrequentie van het testpatroon, welke werd gevarieerd van 0 (statisch) tot 90 Hz. Zoals blijkt uit figuur 5, is de richting van het bewegingsnaeffect voor langzame testvervalsingsfrequenties vrijwel tegenovergesteld aan de langzame adaptatiecomponent. Als de verversingsfrequentie van het testbeeld hoger wordt dan 20 Hz, zien we dat de naeffectrichting omslaat naar recht tegenover de snelle component. Deze scherpe omslag duidt wederom op de aanwezigheid van twee afzonderlijke detectorpopulaties, te meer daar de omslag alleen optreedt wanneer een langzame en een snelle beweging als adaptatiestimulus worden gebruikt. Twee (in snelheid van elkaar verschillende) langzame of twee snelle bewegingen (zie verder) geven geen verandering in naeffectrichting als functie van de testvervalsingsfrequentie.



Figuur 5. De richting van het bewegingsnaeffect voor drie proefpersonen als functie van testvervalsingsfrequentie, na adaptatie aan transparante beweging met een langzame en een snelle component. De symbolen geven afzonderlijke trials aan, de s-krommen zijn fits per proefpersoon. Er zijn duidelijk twee afzonderlijke clusters datapunten te onderscheiden: een met testvervalsingsfrequentie <math>< 20</math> Hz en naeffectrichting <math>< 90^\circ</math> (tegenover de langzame component), de ander met frequenties > 20 Hz en naeffectrichting >math>> 90^\circ</math> (tegenover de snelle component).

## Onafhankelijke kanalen?

Willen we werkelijk spreken over twee afzonderlijke kanalen voor de verwerking van snelle en langzame bewegingsinformatie, dan moeten we kunnen aantonen dat deze een hoge mate van onafhankelijkheid vertonen. Gaan we hiervan uit, dan volgt een tweetal voorspellingen die we in een experiment kunnen testen.

- a De beide naeffecten (statisch en dynamisch) moeten op hetzelfde moment zichtbaar zijn als we de juiste adaptatie en testcondities gebruiken. We hebben hierboven laten zien (zie figuur 4c) dat adaptatie aan transparante beweging met een snelle en een langzame component resulteert in een naeffect tegenover de langzame component op een statische test en tegenover de snelle adaptatiecomponent op een dynamisch testbeeld. Gebruiken we nu een testbeeld dat zowel statische als dynamische kenmerken heeft, dan zouden we beide naeffecten tegelijk zichtbaar moeten kunnen maken.
- b Als twee bewegingsrichtingen dichoptisch worden aangeboden (een in het linker- en de ander in het rechteroog) dan treedt over het algemeen binoculaire rivaliteit op. Op iedere locatie in het visuele veld wordt maar een van de twee bewegingen waargenomen, hetgeen resulteert in een soort legpuzzelpatroon van bewegingsrichtingen of in het waarnemen van slechts een van de twee stimuli. De voorspelling is dat als we de snelheden van de componenten zo kiezen dat een van beide uit het langzame domein komt en de ander uit het snelle, er geen rivaliteit optreedt maar dat de beide bewegingen als transparant worden gezien.

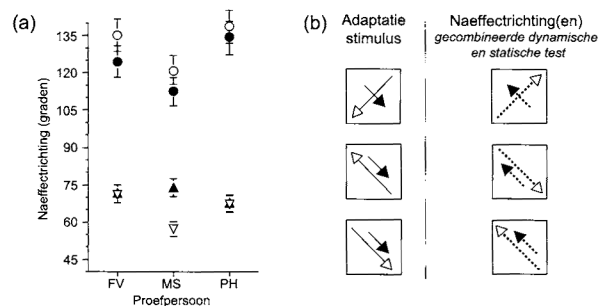
### HET TRANSPARANTE BEWEGINGS- NAEFFEKT

In dit experiment werd nogmaals geadapteerd aan twee orthogonaal bewegende RPA's (zie figuur 4c). Het testpatroon bestond uit een stilstaand RPA, een dynamisch ververst RPA (zie boven) of een combinatie van de twee. In het laatste geval werden de twee RPA-patronen op dezelfde manier gecombineerd als tijdens de transparante adaptatiestimulus. De taak van de proefpersoon was het aangeven van de richting van het bewegingsnaeffect bij de statische test, de dynamische test en bij de statische of dynamische component uit het gecombineerde testbeeld. Er werden drie combinaties van adaptatiesnelheden gebruikt: langzaam (beide uit het 'langzame domein' in figuur 4b), snel (beide uit het 'snelle domein') en gemengd (een langzame en een snelle beweging). Er was nauwelijks een dynamisch naeffect bij de lang-

zame conditie, terwijl het statische naeffect bij de snelle conditie vrijwel afwezig was. Echter, in de gemengde conditie gaven beide componenten in het gecombineerde testbeeld een duidelijk naeffect. De richting van deze componentnaeffecten waren vrijwel dezelfde als voor het afzonderlijke statische en dynamische testbeeld (zie figuur 6a). Het resultaat is een transparant bewegingsnaeffect, waarbij de statische testcomponent langzaam tegenovergesteld aan de langzame adaptatiecomponent lijkt te bewegen en de dynamische testcomponent snel tegenovergesteld aan de snelle adaptatiecomponent. Deze nieuwe visuele illusie blijkt opmerkelijk robuust. Zolang als een van de adaptatiecomponenten uit het langzame en de andere uit het snelle domein komt, resulteert een groot aantal snelheidscombinaties in het transparante naeffect. Sterker, ook de richting van de adaptatiecomponenten is van weinig belang. Zelfs als zowel de langzame als de snelle adaptatiebeweging dezelfde richting hebben, geeft het gecombineerde testbeeld een transparant naeffect, waarin de statische testcomponent langzaam en de dynamische testcomponent snel lijkt te bewegen (zie figuur 6b).

### BINOCULAIRE TRANSPARANTIE

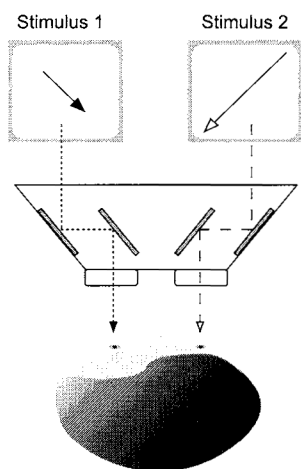
In alle tot nu toe beschreven experimenten is gekeken naar het bewegingsnaeffect na adaptatie aan een of meer bewegingen tegelijk. Hoewel dit tot duidelijke resultaten leidt, willen we beide detectorpopulaties natuurlijk



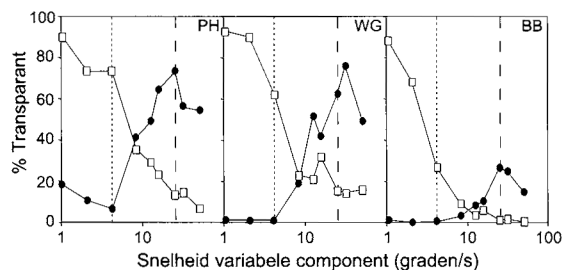
Figuur 6. (a) De richting van het bewegingsnaeffect voor drie proefpersonen, na adaptatie aan transparante beweging met een langzame en een snelle component (gemengde conditie). Zwarte driehoekjes geven de naffectrichting op een statisch testbeeld, zwarte cirkels op een dynamisch testbeeld. De witte driehoekjes en cirkels tonen de naffectrichting van respectievelijk de statische en de dynamische component van het gecombineerde testbeeld. De componentnaffectrichtingen zijn vergelijkbaar met de richtingen voor de afzonderlijke statische en dynamische testbeelden. Dit resulteert in het transparante bewegingsnaeffect voor het gecombineerde testbeeld. (b) De richting van de adaptatiecomponenten is niet van belang. Zelfs als beide componenten (langzaam en snel) in dezelfde richting bewegen (onder) wordt het transparante naeffect waargenomen.

ook kunnen onderscheiden tijdens de adaptatiefase. Als de twee populaties aan het begin staan van twee onafhankelijke bewegingskanalen die gescheiden blijven tot de hogere niveaus van de visuele cortex, kan men verwachten dat er tussen beide kanalen geen of weinig interactie is. Deze interactie uit zich in binoculaire rivaliteit als in linker- en rechteroog een verschillende stimulus wordt aangeboden, voor bijvoorbeeld stimuli met dezelfde snelheid maar een andere richting. In dit experiment werden weer twee bewegingen aangeboden die in richting loodrecht op elkaar staan. De twee bewegingstimuli werden ieder op een aparte monitor afgebeeld. Met behulp van een spiegelstereoscoop, werd het beeld van de ene monitor op het linker netvlies en dat van de andere op het rechter netvlies geprojecteerd (zie figuur 7). Een van de twee bewegingen had telkens een referentiesnelheid; deze was laag of hoog. De andere beweging had een snelheid die gevarieerd werd tussen de 1 en 51 graden per seconde. De proefpersonen gaven telkens na de presentatie van de stimulus (1 seconde) aan of de twee bewegingen als transparant werden waargenomen of niet (in welk geval er legpuzzelrivaliteit optrad of slechts een van beide bewegingen zichtbaar was).

In figuur 8 is duidelijk te zien dat voor de lage referentiesnelheid het percentage transparantie groeit met de snelheid van de testbeweging, terwijl het voor de hoge referentiesnelheid juist andersom is. Hier wordt de transparantiescore hoger als de testbeweging trager wordt. Hoewel dit effect minder robuust lijkt dan het transparante naeffect, onderstrepen de resultaten de on-



Figuur 7. Voorbeeld van de opstelling voor dichoptische presentatie van de stimuli. Beide stimuluscomponenten worden op afzonderlijke monitoren afgebeeld. Via een spiegelstereoscoop valt het beeld van de linker monitor op het linker netvlies, en dat van de rechter monitor op het rechter netvlies.



Figuur 8. Transparantiescore voor drie proefpersonen als functie van de snelheid van de variabele component bij dichoptische presentatie van de stimuli. Zwarte cirkels geven de transparantiescore voor de langzame referentiecomponent (gestippelde lijn) en witte vierkantjes die voor de snelle referentiecomponent (onderbroken lijn). Duidelijk te zien is dat voor de langzame referentiecomponent de transparantiescore toeneemt bij een snelheidstoename van de variabele component. Voor de snelle referentiecomponent is het juist andersom: hoe lager de snelheid van de variabele component, hoe hoger de transparantiescore.

afhankelijkheid tussen het langzame en snelle(re) bewegingskanaal. Interessant in dit verband is dat bij heel hoge snelheden en de lage referentiesnelheid, de transparantiescore weer daalt. In de gevallen dat er geen transparantie gezien werd, zagen de proefpersonen hier altijd alleen de snelle beweging (dus geen legpuzzelrivaliteit). De mate van interactie tussen de twee kanalen, en dus het percentage binoculaire rivaliteit, kan voor iedere waarnemer worden afgeleid uit de afzonderlijke afstemmingskrommen voor het statische en dynamische naeffect (Van de Grind, Van Hof, Van der Smagt & Verstraten, in druk).

## Discussie

De hierboven beschreven experimenten leiden tot een drietal conclusies.

- Er zijn ten minste twee afzonderlijke kanalen voor lage en hoge(re) snelheden, en deze kanalen adapteren afzonderlijk van elkaar. Het bewegingsnaeffect van het lage respectievelijk hoge snelheidskanaal is zichtbaar onder verschillende testcondities (Verstraten e.a., 1998).
- Beide kanalen zijn in hoge mate onafhankelijk van elkaar. Bij blootstelling aan het nieuwe gecombineerde testpatroon vertonen beide kanalen een onafhankelijk (maar tegelijk aanwezig) naeffect. De adaptatie van beide kanalen wordt dus niet geïntegreerd in het naeffect maar resulteert in een nieuwe visuele illusie: het transparante bewegingsnaeffect (Van der Smagt e.a., 1999).
- Het lage en hoge snelheidskanaal blijven grotendeels gescheiden tot waar onze 'bewuste' waarneming

plaatsvindt. Een ‘dichoptische’ presentatie van een hoge en een lage snelheid leidt niet tot binoculaire rivaliteit, maar tot het waarnemen van transparante beweging (Van de Grind e.a., in druk). Wederom geen interactie tussen de twee kanalen.

Het hoge en lage TF-kanaal zijn wel in verband gebracht met de anatomisch (deels) gescheiden magnocellulaire en parvocellulaire banen door de hersenen. Een simpele aanname zou dus kunnen zijn dat het ‘dynamische naeffect’ een manifestatie is van adaptatie in de magnocellulaire baan, terwijl het ‘statische naeffect’ adaptatie in de parvocellulaire baan laat zien. Bekend is dat ganglioncellen in het netvlies die op de magnocellulaire baan zijn aangesloten, een veel hogere contrastgevoeligheid bezitten dan de ganglioncellen die zijn aangesloten op de parvocellulaire baan. Een voor de hand liggende test om de bovengenoemde aanname te onderzoeken, is dus het verlagen van het contrast van de adaptatiestimulus. Op de duur van het dynamische naeffect zou dit vrijwel geen effect moeten hebben maar het statische naeffect zou in sterkte (duur) moeten afnemen. Het plaatje blijkt echter helaas niet zo simpel te zijn. Het effect op het dynamische naeffect is minder sterk maar wel degelijk aanwezig (Van der Smagt, Van Hof, Verstraten & Van de Grind, 2000).

Een interessante casestudy in verband met een mogelijke anatomische scheiding van langzame en snelle beweging is die van de inmiddels beroemde patiënt L.M. (Shipp, De Jong, Zihl, Frackowiak & Zeki, 1994; Zihl e.a., 1983). Een laesie van hersengebied V5/MT, gespecialiseerd in het verwerken van bewegingsinformatie, zorgt voor grote problemen in het dagelijks leven van de patiënt. Sommige taken, zoals een straat oversteken of een kopje thee inschenken zonder morsen, worden moeilijk, zo niet onmogelijk. Het blijkt dat de patiënt nog wel (zeer) langzame bewegingen kan waarnemen. Een ander hersengebied (V3A) blijkt actief tijdens de waarneming van deze langzame beweging. V3(A) wordt door sommigen (bijv. Zeki, 1993) aangeduid als het gebied dat verantwoordelijk is voor (o.a.) de waarneming van vorm uit beweging. Wellicht komt het langzame bewegingskanaal hiermee overeen, terwijl het snelle bewegingskanaal meer overeenkomt met het pad via V5/MT. Het zou interessant zijn deze werkhypothese te testen, door met behulp van bijvoorbeeld fMRI te kijken welke hersendelen actief zijn tijdens het bewegingsnaeffect op zowel dynamische als statische testbeelden.

Over de resterende vraag – waarom ons visuele systeem twee afzonderlijke kanalen gebruikt voor de verwerking

van langzame en snelle beweging – kunnen we vooralsnog slechts speculeren. Het is goed mogelijk dat de kanalen ook functioneel gescheiden zijn. Zo zou het langzame kanaal gebruikt kunnen worden voor bijvoorbeeld ‘vorm uit beweging’ of de sturing van oogbewegingen die een object volgen. Het bereik van snelheden voor deze processen lijkt ruwweg op dat van het hier beschreven langzame kanaal. Het snelle kanaal lijkt meer gebruikt te worden voor navigatie (het bijsturen van de eigen beweging). Hiervoor is het uiteraard van belang om zowel hoge als lagere snelheden te kunnen verwerken. Zoals in figuur 4 goed is te zien, is het bereik aan snelheden dat door het snelle kanaal wordt verwerkt, veel groter dan dat van het langzame kanaal. De toekomst zal echter moeten uitwijzen of deze speculatieve functionele tweedeling juist is.

#### LITERATUUR

- Addams, R. (1834). An account of a peculiar optical phenomenon seen after having looked at a moving body. *London & Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science*, 5, 373-374.
- Anderson, S.J., & Burr, D.C. (1985). Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research*, 25, 1147-1154.
- Aristoteles (uitg. 1955). *Parva naturalia* (Revised text with introduction and commentary by W.D. Ross). Oxford: Oxford University Press.
- Barlow, H.B., & Hill, R.M. (1963). Evidence for a physiological explanation for the waterfall phenomenon and figural aftereffects. *Nature*, 200, 1345-1347.
- Burr, D.C., & Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, 22, 479-484.
- Dvorak, V. (1870). Versuche über die Nachbilder von Reizveränderungen. *Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften*, 61, 257-262.
- Exner, S. (1875). Über das Sehen von Bewegung und die Theorie des zusammengesetzten Auges. *Sitzungsberichte/Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klassen. Abteilung III: Anatomie und Physiologie des Menschen und der Tiere, sowie theoretische Medizin*, 72, 156-190.
- Exner, S. (1887). Einige Beobachtungen über Bewegungsnachbilder. *Centralblatt für Physiologie*, 1, 135-140.
- Green, M. (1981). Psychophysical relationships among mechanisms sensitive to pattern, motion and flicker. *Vision Research*, 21, 971-983.
- Grind, W.A. van de, Koenderink, J.J., Doorn, A.J. van, Milders, M.V., & Voerman, H. (1993). Inhomogeneity and anisotropies for motion detection in the monocular visual field of human observers. *Vision Research*, 33, 1089-1107.
- Grind, W.A. van de, Hof, P. van, Smagt, M.J. van der, & Verstraten, F.A.J. (in druk). *Slow and fast visual motion channels have independent binocular rivalry stages*.
- Kulikowski, J.J., & Tolhurst, D.J. (1973). Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. *The Journal of Physiology*, 232, 149-162.
- Lucretius (uitg. 1975). *De rerum natura* (vert. W.H.D. Rouse). Cambridge, MA: Harvard University Press.



- 
- Mather, G. (1980). The movement aftereffect and a distribution-shift model for coding the direction of visual movement. *Perception*, 9, 379-392.
  - Mather, G., Verstraten, F.A.J., & Anstis, S.M. (Eds.) (1998). *The motion aftereffect: A modern perspective*. Cambridge, MA: The MIT Press.
  - Murray, I., MacCana, F., & Kulikowski, J.J. (1983). Contribution of two movement detecting mechanisms to central and peripheral vision. *Vision Research*, 23, 151-159.
  - Shipp, S., Jong, B.M. de, Zihl, J., Frackowiak, R.S., & Zeki, S. (1994). The brain activity related to residual motion vision in a patient with bilateral lesions of v5. *Brain*, 7, 1023-1038.
  - Smagt, M.J. van der, Hof, P. van, Verstraten, F.A.J., & Grind, W.A. van de (2000). Differential contrast dependence for motion aftereffects tested with static and dynamic test patterns. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 41, s793.
  - Smagt, M.J. van der, Verstraten, F.A.J., & Grind, W.A. van de (1999). A new transparent motion aftereffect. *Nature Neuroscience*, 2, 595-596.
  - Smith, A.T., & Snowden, R.J. (Eds.) (1994). *Visual detection of motion*. Londen: Academic Press.
  - Sutherland, N.H. (1961). Figural aftereffects and apparent size. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 13, 222-228.
  - Thompson, S.P. (1880). Some new optical illusions. *Brain*, 3, 289-298.
  - Verstraten, F.A.J. (1994). *Multi-vectorial motion and its aftereffect(s)* (ongepubliceerde doctoraalscriptie). Utrecht: Rijksuniversiteit Utrecht.
  - Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1994). Movement aftereffect of bi-vectorial transparent motion. *Vision Research*, 34, 349-358.
  - Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1995). Het bewegingsnaeffect: een nieuwe kijk op een oud fenomeen. *Nederlands Tijdschrift voor de Psychologie*, 50, 213-222.
  - Verstraten, F.A.J., Smagt, M.J. van der, Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1999). Integration after adaptation to transparent motion: Static and dynamic test patterns result in different aftereffect directions. *Vision Research*, 39, 803-810.
  - Verstraten, F.A.J., Smagt, M.J. van der, & Grind, W.A. van de (1998). Aftereffect of high speed motion. *Perception*, 27, 1055-1066.
  - Watanabe, T. (Ed.) (1998). *High-level motion processing: Computational, neurobiological, and psychophysical perspectives*. Cambridge, MA: The MIT Press.
  - Zeki, S. (1993). *A vision of the brain*. Oxford: Blackwell Scientific.
  - Zihl, J., Cramon, D. von, & Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 06, 313-340.
- Ontvangen: 29 augustus 2000; geaccepteerd: 14 december 2000.
- 
- Smagt, M.J. van der, Verstraten, F.A.J., & Grind, W.A. van de (2000). On the perception of slow and fast motion. Nederlands Tijdschrift voor Psychologie, 56, 1-9.*
- One of the important faculties of the human visual system is its ability to detect movement. At first sight motion detection seems effortless, yet it is not a trivial task for our brain. For example, the speeds of objects or environments moving with respect to the observer can range from very low to very high. The experiments presented by the authors of the current paper, show that motion perception is based on at least two, highly independent, systems. One system is tuned for the lower part of the speed range and the other more for higher speeds. This distinction can be demonstrated by a surprisingly simple experiment, in which the motion after-effects of both the low and high speed system are perceived simultaneously. More supporting evidence will also be presented.
-