

# Het bewegingsnaeffect: een nieuwe kijk op een oud fenomeen

Frans A.J. Verstraten, R. Eric Fredericksen en Wim A. van de Grind\*

*Een van de meest tot de verbeelding sprekende visuele fenomenen is het bewegingsnaeffect, ook wel bekend als de 'waterval-illusie'. Het betreft het illusoir bewegen van een stationaire omgeving nadat voor een bepaalde tijd naar een bewegende stimulus is gekeken. Er is wellicht geen beter gedocumenteerde illusie, tenminste als de hoeveelheid gedrukt papier als maat geldt. In de eerste helft van de jaren zestig werd een simpele en elegante verklaring voor dit fenomeen gepostuleerd die de tand des tijds met kleine aanpassingen lange tijd heeft kunnen doorstaan. Dit model, bekend als het ratiomodel, kwam in de jaren tachtig sterk onder druk te staan en is momenteel niet meer te handhaven, althans niet als verklaring voor de perceptuele manifestatie van*

*het naeffect. In deze bijdrage wordt een beknopte geschiedenis van het fenomeen gegeven en ingegaan op een aantal onderzoeken dat het klassieke ratiomodel onder druk zette. Betoogd wordt dat ratiomodellen nog steeds als verklaring kunnen gelden voor lokale adaptatie van bepaalde centra op het pad van retina tot en met cortex, maar dat het naeffect dat een waarnemer als perceptuele illusie ondervindt een samengang is van verschillende lokale adaptaties. Welke van deze lokale adaptaties meedoen aan het percept (het waargenomen bewegingsnaeffect) is afhankelijk van de taak die de proefpersoon heeft, de adaptatiecondities en vooral de aard van de teststimulus.*

## Geschiedenis

Tijdens een reis in de Schotse Hooglanden belandde de Brit Robert Addams in het plaatsje Foyers, een kleine twintig kilometer van Inverness direct aan de zuidzijde van het beroemde meer van Loch Ness. In Foyers bevindt zich een prachtige waterval, *the Fall of Foyers* genaamd

(zie figuur 1). Addams bezocht deze waterval en onderging een verrassende ervaring: nadat hij een tijdje naar de waterval had gekeken, veranderde hij zijn blikrichting naar de rotsen die de waterval aan beide zijden begrenzen. Tot zijn verbazing leken deze rotsen te bewegen en wel in een richting tegenovergesteld aan die van het vallende water: Addams ondervond een bewegingsnaeffect.

\* F.A.J. Verstraten is werkzaam bij Vision Sciences Laboratory, Department of Psychology, William James Hall, Harvard University, 33 Kirkland Street, room 760, Cambridge, MA 02138, USA (frans@isr.harvard.edu); tevens correspondentie-adres. Hij is eveneens verbonden aan de Neuro-ethologiegroep te Utrecht. R.E. Fredericksen is verbonden aan de McGill Vision Research Unit, Department of Ophthalmology, McGill University, 687 Pine Avenue West (H4, 14), Montreal, Quebec, H3A 1A1 Canada (eric@bradman.vision.mcgill.ca). W.A. van de Grind is werkzaam bij de Neuro-ethologiegroep van de Vakgroep Vergelijkende Fysiologie, Helmholtz Instituut, Universiteit Utrecht, Padualaan 8, 3584 CH Utrecht (van-degrind@neuretp.biol.ruu.nl).

Dit manuscript kon geschreven worden door steun van de Niels Stensen Stichting en de Nederlandse organisatie voor Wetenschappelijk Onderzoek (NAVO-Talent stipendium). Het experimentele werk van de Neuro-ethologiegroep (vakgroep Vergelijkende Fysiologie) in Utrecht werd in een eerder stadium uitgevoerd met financiële steun van NWO-SLW. Onze dank gaat uit naar dr. Andrea van Doorn, dr. Naomi Ellemers, prof. dr. Otto-Joachim Grüsser, dr. ir. Martin Lankheet, drs. Maarten van de Smagt, drs. Reinder Verlinde, drs. Richard van Wezel en twee anonieme reviewers voor samenwerking en/of commentaar. Verder dank aan prof. dr. Robert Hess voor de gastvrijheid die Frans Verstraten mocht genieten tijdens zijn verblijf aan de Vision Research Unit in Montreal.



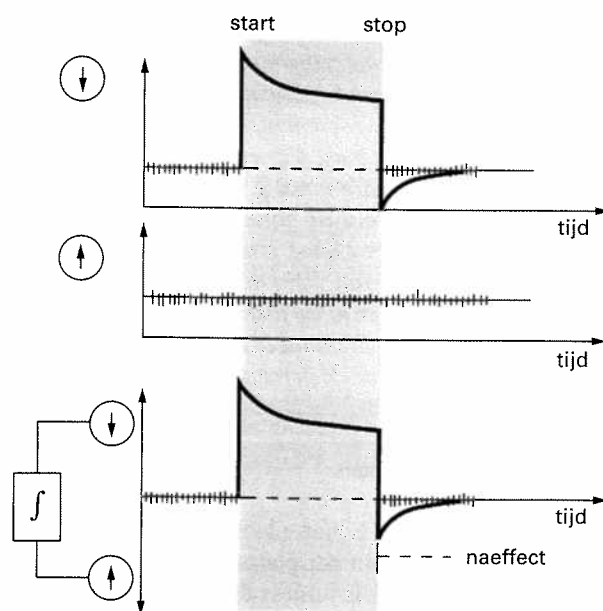
Figuur 1. Een onlangs door prof. Eugene Wist (Düsseldorf) ontdekte 19e eeuwse gravure van de Waterval van Foyers. Dit is de waterval waaraan de illusie haar naam ontleent (met dank aan prof. Nicholas Wade voor het beschikbaar stellen van de gravure).

Addams' bevindingen werden in 1834 gepubliceerd in het *London & Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science*. Dat bibliotheken in die tijd niet zo goed gesorteerd waren blijkt uit het feit dat Addams geen nieuwe ontdekking had gedaan (of misschien was zijn literatuuronderzoek niet afdoende). De Griekse filosoof Aristoteles beschreef het fenomeen reeds in zijn verhandeling over dromen (*Parvu Naturalia*, 1931). Een paar eeuwen later was het Lucretius die het effect beschreef in zijn werk *De Rerum Natura*. Lucretius was hoogstwaarschijnlijk de eerste die de richting van het naeffect aangaf, zoals gezegd tegenovergesteld aan de beweging die het naeffect induceert (Wade, 1994). Maar ook in 1825, negen jaar voor de publikatie van Addams, rapporteerde de wetenschappelijke alleskunner Johann Purkinje het effect. Hij zag een cavalerie-optocht aan zich voorbijtrekken en onderging een naeffect toen de laatste deelnemers aan de stoet het zicht vrijmaakten voor de huizen aan de overkant van de straat. Er waren

minimaal drie vermeldingen in de literatuur voordat Addams zijn manuscript gedrukt zag. Daarnaast lag een stromende rivier ten grondslag aan de klassieke beschrijvingen van Aristoteles en Lucretius. Toch werd het effect bekend onder de naam de 'waterval-illusie'. De reden hiervoor is niet duidelijk maar wellicht wetenschappelijk niet relevant.

Veel wetenschappers in de negentiende eeuw dachten na over een verklaring van het effect. Zie daarvoor het (nog steeds) meest imposante werk over bewegingsnaeffecten, de monografie van Adolf Wohlgemuth uit 1911.

In de jaren vijftig van deze eeuw werd het naeffect vooral gebruikt voor – soms discutabele – klinische doeleinden. Zo werden relaties gelegd tussen bewegingsnaeffect en bijvoorbeeld hersenbeschadigingen en verschillen in persoonlijkheid. Het zou echter tot de eerste helft van de jaren zestig duren voordat er echt schot in het bewegingsnaeffectonderzoek kwam.



Figuur 2. Een vereenvoudigde illustratie van het klassieke ratiomodel (zie tekst voor details). Lange tijd werd gedacht dat het bewegingsnaeffect de perceptuele manifestatie was van het herstel van adaptatieproces (het terugkeren van de geadapteerde sensors naar spontane activiteitsniveau). Thans weten we dat dit proces niet geheel zichtbaar is als een illusoire beweging (Verstraten, Lankheet, Verkaik, & Van de Grind, 1994).

## Nieuw elan

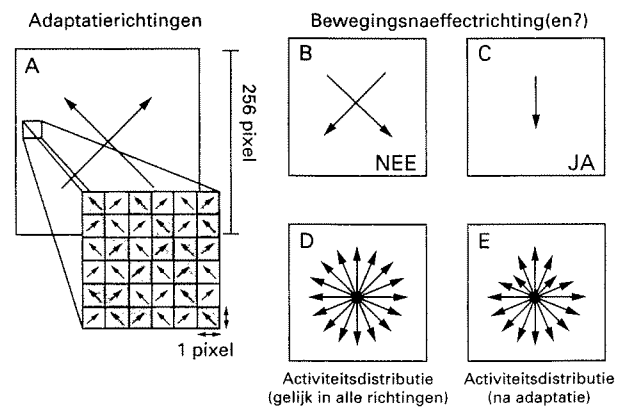
Geïnspireerd door ontdekkingen in de elektrofysiologie postuleerde de Brit Stuart Sutherland in 1961 een model dat bekend zou worden als het *ratiomodel*. Dit model kreeg extra impact toen twee jaar later Horace Barlow en Dick Hill van de Universiteit van Cambridge elektro-fysiologische evidentie vonden voor het bestaan van neuronen die zich gedroegen als door Sutherland was voorgesteld. Sutherlands en Barlow en Hills model is in sterk vereenvoudigde vorm weergegeven in figuur 2. Het model is gebaseerd op het bestaan van richtingsgevoelige sensoren die paarsgewijs gekoppeld zijn. De koppeling bestaat uit sensoren die gevoelig zijn voor tegenovergestelde richtingen. Neem het voorbeeld van de waterval. Als naar een stationaire omgeving wordt gekeken voordat de waterval in het blikveld verschijnt zijn beide (groepen) sensoren niet actief. Dat wil zeggen, ze hebben beide een spontane activiteit maar omdat deze activiteiten gelijk zijn wordt er geen beweging waargenomen (zie onderste activiteitsprofiel in figuur 2). Als echter naar de waterval wordt gekeken, verhogen de sensoren die gevoelig zijn voor de neerwaartse beweging hun activiteit (zie 'start' in bovenste profiel van figuur 2) en de beweging wordt waargenomen. Na verloop van tijd treedt adaptatie op (de vuurfrequentie – activiteit – van de sensoren neemt af). Op het moment dat de waarnemer zijn blik naar de rotsen richt (zie 'stop' in figuur 2) verliezen deze richtingsgevoelige sensoren hun input. Omdat de sensoren geadapteerd zijn valt hun activiteit terug tot *onder* het niveau van spontane activiteit. Op dat moment is de spontane activiteit van de niet gestimuleerde sensoren, die voor opwaartse richting coderen, nog steeds op hetzelfde niveau als voorheen. De *relatieve* activiteit van deze sensoren is nu echter hoger, met als gevolg dat een opwaartse illusoire beweging wordt waargenomen. Het activiteitsratio tussen de twee (groepen) sensoren is dus van belang. Vandaar de naam het *ratiomodel*.

Deze elegante en vooral simpele verklaring veroorzaakte een sterke toename in het bewegingsnaeffectonderzoek en lange tijd werd dit model gezien als de ultieme verklaring. Het duurde tot de jaren tachtig voordat het model zwaar werd uitgedaagd.

## Transparante beweging

Het eerste grote probleem voor de klassieke ratiomodelen is het bewegingsnaeffect van transparante bewe-

ging. Van transparante beweging wordt gesproken als op dezelfde plek in het visuele veld twee of meer richtingen of snelheden worden waargenomen. Zo kan men puntjes tekenen op willekeurige plaatsen op een overhead-sheet. Als twee van deze transparanten vervolgens op elkaar worden gelegd en onafhankelijk worden bewogen, wordt transparante beweging waargenomen. Dit soort beweging komt veel voor in natuurlijke omgevingen. Een voorbeeld: stel je voor, je maakt een herfstwandeling stroomopwaarts langs een langzaam kabbelend beekje. Transparante beweging is zichtbaar als je spiegelbeeld in het water de gevallen blaadjes tegenkomt die door het beekje meegevoerd worden. De blaadjes bewegen stroomafwaarts en je spiegelbeeld stroomopwaarts. Zowel jij als de blaadjes zijn zichtbaar terwijl beiden hetzelfde deel van het visuele veld bezetten, maar in tegenovergestelde richting bewegen.



Figuur 3. A: Representatie van transparante beweging. In dit geval bewegen de pixels met dezelfde snelheid in de 45 en 135 graden-richting. De pijlen geven de richting aan waarin de pixels bewegen. B: Het verwachte naeffect op basis van het klassieke ratiomodel, dat echter niet optreedt. C: Het bewegingsnaeffect dat wel optreedt: een naeffect in de 270 graden-richting. D: Het distribution-shift-model waarbij de activiteit voor alle richtingen wordt verdisconteerd. In dit geval is de activiteit voor alle richtingen op hetzelfde niveau (lengte van de pijlen), dus er wordt geen richting waargenomen. E: Na adaptatie aan een stimulus als weergegeven in figuur 3A is een deel van de sensoren die coderen voor de adaptatie richtingen 'vermoeid' en als een gevolg is de meeste activiteit naar beneden (270 graden) gericht. Dat is ook de waargenomen richting van het naeffect.

Het probleem voor de ratiomodellen is zichtbaar als geadapteerd wordt aan orthogonale transparante beweging (zie figuur 3a). Op basis van de koppeling tussen de voor tegenovergestelde richtingen gevoelige sensoren zou je twee naeffectrichtingen verwachten (zie figuur 3b). Dit is echter niet het geval, er wordt maar één richting waar-

genomen (Mather, 1980; Van Doorn, Koenderink & Van de Grind, 1984, zie figuur 3c). De richting waarin het naeffect zich beweegt is de inverse van de op basis van gevoeligheid gewogen vectorsom van de adaptatierichtingen (Verstraten, Fredericksen & Van de Grind, 1994a). De gevoeligheid is hier gedefinieerd als de richtingsgevoeligheid voor bepaalde snelheden. Het bewegingsziensysteem is gevoeliger voor bepaalde snelheden, waarschijnlijk omdat er meer sensoren voor die snelheden aanwezig zijn. Dus, als een transparante beweging wordt aangeboden waarvan het ene patroon met een hoge snelheid (bijvoorbeeld 10 graden per seconde) beweegt en het andere patroon met een meer gevoelige snelheid (bijvoorbeeld 4 graden per seconde), dan zal de naeffectrichting meer (maar niet geheel!) worden bepaald door de richting van het patroon dat met een snelheid beweegt waarvoor het systeem meer gevoelig is. Er moest dus een verklaring komen voor het gegeven dat het naeffect van transparante beweging maar één richting heeft. George Mather (1980) postuleerde daarvoor het *distribution-shift-model*. Dit model is een uitbreiding op het klassieke ratiomodel. In het distribution-shift-model worden echter niet alleen de relatieve activiteit van koppels tegenovergesteld afgestemde sensoren verwerkt maar de activiteit van *alle* sensoren, afgestemd voor *alle* richtingen (zie figuur 3d). In het geval van de stimulus die weergegeven staat in figuur 3a zijn er twee richtingen hoofdzakelijk geadapteerd met een afnemende adaptatiegraad afhankelijk van de bandbreedte van de geactiveerde sensoren. Een stimulus die in de 45 graden-richting beweegt zal immers tot in zekere mate ook de sensoren die gevoelig zijn voor bijvoorbeeld beweging in de 15 en 75 graden-richting stimuleren. Als *na* adaptatie de distributie van de activiteit wordt bekeken is de meeste *relatieve* activiteit in de 270 graden-richting (figuur 3e). Deze verklaring deed het goed. Enerzijds was het een uitbreiding op het bestaande ratiomodel en anderzijds gaf het een afdoende verklaring voor het nieuwe verschijnsel. In de tweede helft van de jaren tachtig werd het bewegingsnaeffect meer gebuikt als een gereedschap om andere fundamentele vragen over de organisatie van het visuele systeem te beantwoorden (zie o.a. Wade, 1994 voor een selectief overzicht).

### De jaren negentig

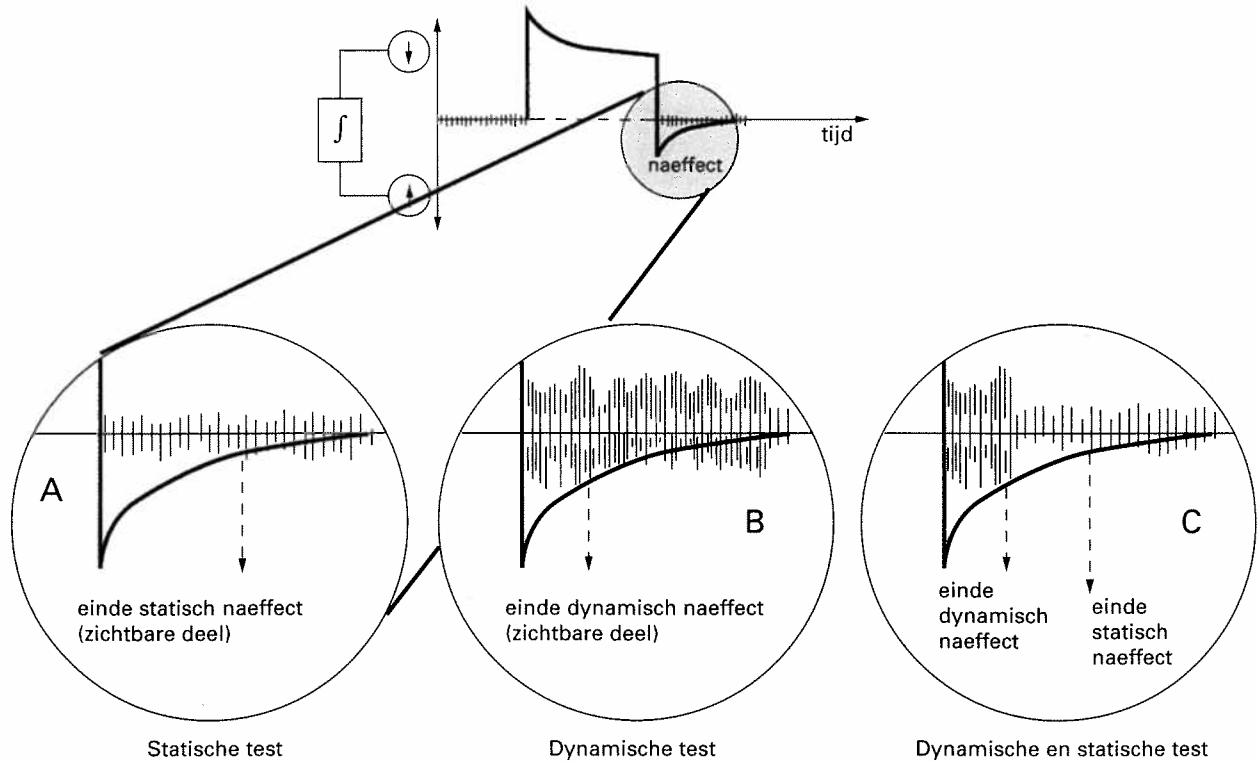
Begin jaren negentig ontstond er weer veel interesse voor het fenomeen op zichzelf. In Nashville aan de

Vanderbilt Universiteit startte Randolph Blake samen met een aantal PhD studenten een project dat ten dele berustte op de fundamentele vraag of een statische teststimulus wel de juiste keuze vormt voor het onderzoeken van het bewegingsnaeffect. Zoals gezegd wordt in het algemeen verondersteld dat het bewegingsnaeffect een perceptuele manifestatie is van een evenwichtsverstoring (disequilibrium) in de activiteit van bewegingssensoren. Het is echter de vraag of een statische stimulus de adaptatiegraad van deze bewegingsdetectoren wel laat zien gedurende de testperiode. Met andere woorden, waarom zou een *statisch* patroon *bewegings*sensoren activeren en hun graad van adaptatie zichtbaar maken! Hiris en Blake (1992; zie ook Blake & Hiris, 1993) ontwikkelden een nieuwe test, een dynamische teststimulus. Het idee is dat een dynamische teststimulus wel het bewegingsziensysteem aanslaat gedurende de testperiode. Een voorbeeld van een dynamische test is ruis wanneer op een televisie de antenne niet aangesloten is. Een statische teststimulus is bijvoorbeeld een schaakbordpatroon, waar de zwarte en witte vlakken willekeurige posities bezetten.

Hiris en Blake (1992) onderzochten of er verschillen zijn tussen bewegingsnaeffecten gemeten met een statische en dynamische teststimulus. Eén van de verrassende bevindingen was het perceptuele verschil tussen 'statische bewegingsnaeffecten' (dat wil zeggen met bijvoorbeeld een schaakbord als teststimulus) en 'dynamische bewegingsnaeffecten' (bijvoorbeeld puntjes die in willekeurige richtingen bewegen). Proefpersonen konden altijd aangeven wanneer een adaptatiefase overging in een testfase als het een statisch testpatroon betrof. Voor dynamische teststimuli bleek dit veel moeilijker. Vaak verwarde de proefpersoon het bewegingsnaeffect met echte beweging.<sup>1</sup> De vraag bleef echter waarom er toch een bewegingsnaeffect wordt waargenomen bij statische teststimuli.

Omstreeks dezelfde tijd rapporteerde een Japanse groep resultaten die grote verschillen te zien gaven tussen statische en dynamische teststimuli. In een van hun vele elegante experimenten (Nishida & Sato, 1995) werd gebruik gemaakt van een bewegingsstimulus die de laatste jaren veel aandacht heeft getrokken en bekend staat als tweede-orde beweging (second-order motion, e.g. Cavanagh & Mather, 1989). Een voorbeeld van eerste-orde beweging is een patroon van random-puntjes dat

1 Hoewel later gepubliceerd, werd een soortgelijke bevinding impliciet eerder gerapporteerd door Van Kruysbergen in zijn doctoraalscriptie (NICI-KU Nijmegen, 1988) (zie ook Van Kruysbergen & De Weert, 1993).



Figuur 4. Inzet: Het profiel als weergegeven in figuur 2. A: de duur van naeffect met een statische test. Het naeffect duurt zolang de relatieve activiteit boven een ruisdrempel blijft. B: Als een dynamische test wordt aangeboden zal de interne ruis in het systeem toenemen en het signaal eerder in de ruis wegzinken met als gevolg een korter durend naeffect. C: Als het dynamische naeffect niet meer zichtbaar is en de dynamische teststimulus wordt vervangen door een statische, moet het naeffect weer zichtbaar worden. Als het een onderliggend mechanisme betreft moet de duur voor situatie C net zo lang zijn als in A wanneer enkel een statisch patroon wordt aangeboden.

als geheel in een bepaalde richting beweegt. De richting waarin deze stimulus wordt waargenomen kan worden voorspeld op basis van een Fourier-analyse van de spatio-temporele luminantiefunctie (Campbell & Robson, 1968). Een voorbeeld van een tweede-orde stimulus is een stationair random-puntjespatroon waarvan het contrast wordt gemoduleerd met een bewegend sinus raster. De richting kan niet op basis van Fourier-analyse worden voorspeld (althans niet zonder het introduceren van bepaalde mechanismen). Onderzoek naar de verschillen tussen eerste- en tweede-orde beweging lijkt te laten zien dat er verschillende mechanismen verantwoordelijk zijn voor beide soorten van bewegingsdetectie en hun naeffecten. Nishida en Sato (1995) lieten hun proefpersonen adapteren aan een stimulus die zowel eerste-orde als tweede-orde beweging bevatte. De eerste-orde beweging was echter tegenovergesteld in richting ten opzichte van de tweede-orde beweging. Na adaptatie werd getest met een statische of een dynamische teststimulus. Het bleek dat als de proefpersoon een statische

test (een raster) gepresenteerd kreeg, het bewegingsnaeffect tegenovergesteld was aan de eerste-orde richting. Als echter een dynamische test (een raster in tegenfase gemoduleerd) werd gegeven was het naeffect tegenovergesteld aan de adaptatiestimulus in de tweede-orde bewegingsrichting. Nishida en Sato concludeerden dat er twee mechanismen moeten zijn die verantwoordelijk zijn voor het verschil tussen statisch en dynamisch testen. Het statische naeffect komt van het eerste-orde bewegingsmechanisme dat wellicht vroeg in het bewegingsziensysteem is gesitueerd. Het dynamische naeffect daarentegen komt volgens Nishida en Sato van een hoger niveau mechanisme en gebruikt het kanaal dat second-order motion verwerkt.

Het verhaal zou echter gecompliceerder worden. In de Neuro-ethologiegroep van de Universiteit Utrecht werd aangetoond dat zelfs met een eerste-orde stimulus meer dan één soort bewegingsnaeffect kan worden gegenereerd, afhankelijk van de gebruikte teststimulus (Verstraten, Fredericksen, Van Wezel, Lankheet & Van

de Grind, 1995). Deze naeffecten kunnen niet verklaard worden met één onderliggend mechanisme. In het experiment werd na adaptatie een statische of een dynamische teststimulus aangeboden en de duur van het naeffect gemeten. Het bleek dat het 'statische' naeffect langer duurde dan het 'dynamische' naeffect. In eerste instantie werd onderzocht of de resultaten met één mechanisme verklaard konden worden. Een mogelijke verklaring in termen van één onderliggend mechanisme is weergegeven in figuur 4.

De redenering is als volgt. Het zou kunnen zijn dat de kortere duur van het dynamische naeffect het gevolg is van de ruis die in het bewegingszelsysteem wordt geïntroduceerd door een dynamische stimulus. Hoewel geen globale bewegingsrichting wordt waargenomen worden veel bewegingsdetectoren (vgl. Reichardt, 1961) willekeurig gestimuleerd door pixels die verspringen. Door deze ruis bereikt de curve die het herstel van adaptatie beschrijft eerder een drempel waar geen beweging meer wordt gezien (zie figuur 4b). Dit kan gemakkelijk getest worden door het volgende experiment. Als na adaptatie een dynamische test wordt gegeven tot dat de proefpersoon aangeeft dat het naeffect niet meer zichtbaar is en vervolgens het dynamische patroon wordt vervangen door een statisch patroon, dan moet het naeffect weer verschijnen. Dit omdat op dat moment de externe bron van de interne ruis in het systeem is verwijderd (zie figuur 4c). Als één systeem verantwoordelijk zou zijn dan is de verwachting dat de totale duur – de som van het dynamische en het statische naeffect – even lang is als wanneer direct na adaptatie met een statisch patroon wordt getest. Dit is niet het geval. Als het dynamische naeffect verdwijnt en vervolgens met het statische patroon wordt getest is de duur van het statische naeffect bijna even lang als wanneer enkel met een statisch patroon wordt getest. Met andere woorden, het statische naeffect blijft opgeslagen (een effect bekend onder de term 'storage', vgl. Spigel, 1960). Omgekeerd is dit niet het geval: als direct na adaptatie een statisch patroon wordt gegeven tot het naeffect niet meer zichtbaar is en vervolgens een dynamisch patroon, dan komt het naeffect niet meer terug. Het systeem dat verantwoordelijk is voor het dynamische naeffect herstelt dus van adaptatie ongeacht wat er in het gezichtsveld aanwezig is. Dit wijst op twee bronnen voor het naeffect, zelfs na adaptatie aan eerste-orde beweging.

Een andere lijn van onderzoek werd geïnstigeerd door Avi Chaudhuri (die wellicht zijn inspiratie kreeg door het werk van Wohlgemuth uit 1911 te lezen; pikant detail is dat Wohlgemuth nagenoeg hetzelfde experiment

deed, andere resultaten vond en niet door Chaudhuri werd geciteerd). In een artikel dat in 1990 in het gezaghebbende tijdschrift *Nature* verscheen liet Chaudhuri zien dat de duur van het bewegingsnaeffect korter was als er tegelijkertijd een aandacht (attentie) vereisende taak werd verricht. Chaudhuri liet zijn proefpersonen aan een random-puntjespatroon adapteren en registreerde vervolgens de duur van het naeffect. Daarna herhaalde hij het experiment, maar nu werd de proefpersoon een taak gegeven. Gedurende de adaptatieperiode verscheen er op de plaats van fixatie een letter of een cijfer. De proefpersoon werd gevraagd te reageren als er een cijfer verscheen. Deze taak vereist aandacht en het bleek dat de duur van het bewegingsnaeffect significant korter was dan voor de taak waarvoor geen aandacht nodig was. Dit is een probleem, omdat veelal gedacht werd dat het naeffect een manifestatie is van geadapteerde bewegingssensoren die vrij onafhankelijk van hogere hersenfuncties, zoals aandacht er wellicht één is, functioneren. Dit gegeven werd door verschillende wetenschappers opgepakt. In Rochester, New York, aan het Center for Visual Science werd in samenwerking met het Helmholtz Instituut van de Universiteit Utrecht aangetoond dat de mate van adaptatie in het geval van twee transparante patronen die met dezelfde snelheid in tegenovergestelde richtingen bewegen via aandacht te manipuleren is. Wordt er aandacht gegeven aan het patroon dat bijvoorbeeld naar rechts beweegt dan is de mate van adaptatie voor deze richting groter dan voor de tegenovergestelde richting (Lankheet, Verstraten & Møller, 1993; Lankheet & Verstraten, 1995). Thans is deze aandachtsafhankelijke modulering van adaptatie terug te vinden in onderzoek aan verschillende visuele illusies zoals de *tilt-illusie* (vgl. Spivey-Knowlton & deSa, 1994).

Aan de Universiteit Utrecht startte in 1991 een onderzoek naar bewegingsnaeffecten waarbij transparante beweging weer als uitgangsstimulus werd gebruikt. Naast het reeds besproken onderzoek naar de determinanten van de richting van het naeffect van transparante beweging werden een aantal andere interessante bevindingen gedaan. Zo werd gevonden dat het *distribution-shift-model*, dat zoals gezegd de activiteit van alle richtingsgevoelige bewegingssensoren integreert in het naeffect, grenzen heeft aan het integratiegebied. Dat wil zeggen dat de activiteit van alle bewegingssensoren niet altijd zo maar op een hoop worden gegooid. Het bleek dat als transparante beweging wordt gepresenteerd waarbij de transparant bewegende patronen op verschillende diep-

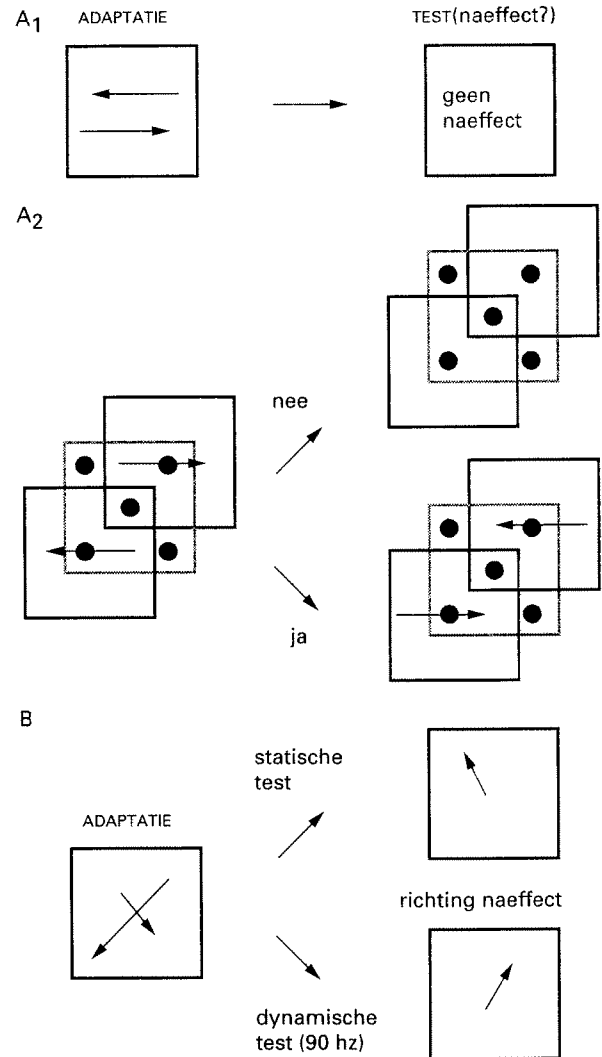
ten worden aangeboden (het ene patroon beweegt bijvoorbeeld vóór een fixatiepunt en het andere patroon achter het fixatiepunt), het naeffect niet integreert maar transparant is. Met andere woorden, normaliter als beide vlakken in het fronto-parallele vlak bewegen zonder dat er diepte tussen beide vlakken is, wordt voor tegenovergestelde richtingen die dezelfde snelheid hebben geen bewegingsnaeffect waargenomen omdat de naeffecten van beide richtingen elkaar compenseren. Wordt echter diepte geïntroduceerd in de adaptatie- en testfase, dan zijn de naeffecten tegenovergesteld aan de beweging in de specifieke vlakken, een zogenaamd contingent naeffect, zie figuur 5a (Verstraten, Verlinde, Fredericksen & Van de Grind, 1994).

Een ander onderzoek van hetzelfde lab in Utrecht gaf nog een aanwijzing dat het *distribution-shift-model* meer randvoorwaarden en beperkingen heeft dan werd verondersteld. Zo bleek dat als aan orthogonale transparante beweging wordt geadapteerd en vervolgens de richting van het naeffect wordt gemeten, deze ook afhankelijk is van de gepresenteerde teststimulus. Voor *dezelfde* adaptatiestimulus kan de naeffectrichting tot 50 graden verschillen als in plaats van statische ruis dynamische ruis wordt gepresenteerd (zie figuur 5b). Hier is een afhankelijkheid van de temporele frequentie van de dynamische ruis, dat wil zeggen het aantal keren per seconde dat de pixels worden ververst (Verstraten, Van Wezel, Fredericksen & Van de Grind, 1994). Belangrijk is hier dat de voorspelling van de naeffectrichting op basis van de gewogen gevoeligheid (Verstraten et al., 1994) niet meer geldig is.

### Integratie

Uit het voorgaande zal duidelijk zijn dat het oude *ratio-model* en het meer recente *distribution-shift-model* hun beste tijd hebben gehad. Hoe moeten we echter het gegeven plaatsen dat bepaalde cellen zich gedragen als door het *ratio-model* wordt voorspeld? Was dat niet één van de sterke redenen voor de populariteit van *ratio-modellen*? Daarvoor moet het bewegingsnaeffect wat strikter worden gedefinieerd.

In principe ligt adaptatie ten grondslag aan het bewegingsnaeffect. Adaptatie kan op verschillende plekken in het brein optreden. We noemen dit *lokale* adaptaties. Sommige van deze lokale adaptaties zouden zich kunnen gedragen als door *ratio-modellen* voorspeld (hier zou het *ratio-model* nog wel kunnen als verklaring). Deze



Figuur 5. A<sub>1</sub>: Als transparante beweging wordt aangeboden die bestaat uit twee tegenovergesteld gerichte patronen in hetzelfde fronto-parallele vlak, dan zal er geen naeffect zichtbaar zijn. A<sub>2</sub>: Als dezelfde stimulus wordt aangeboden maar nu met diepte tussen de twee vlakken voor het fixatievlak (het vlak met de vijf puntjes) en achter het fixatievlak, dan wordt er wel een naeffect waargenomen en wel een zogenaamd contingent naeffect. Zie de pijlen. B: Als aan twee orthogonaal gerichte patronen met verschillende snelheden in hetzelfde vlak wordt geadapteerd en vervolgens met verschillende testpatronen wordt getest, kan het naeffect – dat geïntegreerd is – een verschillende richting hebben afhankelijk van de aard van de teststimulus (zie pijlen).

lokale adaptaties hoeven zich echter niet altijd te manifesteren als een zichtbaar naeffect. Het zichtbare naeffect noemen we het *globale* naeffect. Het is het product van een complex – meestal integratief – proces dat de informatie van verschillende lokale adaptaties ge-

bruikt. Hoe deze integratie verloopt en welke informatie gebruikt wordt is de vraag, maar het feit dat bijvoorbeeld de aard van de teststimulus de richting van het naeffect drastisch kan veranderen lijkt erop te wijzen dat de lokale adaptaties afhankelijk van de teststimulus meedoen aan het percept (het globale bewegingsnaeffect). Ze kunnen dan geïntegreerd worden (één richting voor het naeffect van transparante beweging) en soms onafhankelijk blijven (zie het transparante naeffect). De plaatsen voor de lokale naeffecten kunnen zich op hetzelfde niveau van bewegingsinformatieverwerking bevinden (zie het transparante naeffect) maar ook op verschillende niveaus (zie het voorbeeld waarbij mechanismen geadapteerd door eerste-orde beweging alleen reageren op een statische teststimulus, en adaptatie aan tweede-orde beweging een naeffect geeft als een dynamische teststimulus gepresenteerd wordt).

### Toekomst

Hoe de toekomst met betrekking tot bewegingsnaeffecten er uit gaat zien is moeilijk te voorspellen, vooral omdat er onlangs nieuwe, technisch zeer geavanceerde technieken zijn geïntroduceerd. Technieken zoals functional Magnetic Resonance Imaging (f-MRI) en Visual Evoked Potentials (VEP) worden thans toegepast in bewegingsnaeffectonderzoek en enkele resultaten zijn reeds voorhanden (voor VEP-studies: vgl. Wist, Gross & Niedeggen, 1994; voor f-MRI: Tootell, Reppas, Dale, Look, Sereno, Malach, Brady & Rosen, 1995).

Het verschil tussen dynamische en statische naeffecten en de invloed van aandacht op het naeffect zal zeker verder onderzocht worden. Ook is de invloed van oogbewegingen tijdens adaptatie aan een bewegend patroon weer actueel. Het lijkt dat bewegingsinformatie over de retina en efference-copy signalen met elkaar integreren tijdens de adaptatiefase (vgl. Chaudhuri, 1991; Grüsser, Fredericksen, Van de Grind & Verstraten, 1992).

Een spannende ontwikkeling is in gang gezet door de Schotten Mike Swanston en Nicholas Wade (1992). Zij verdedigen de stelling dat het bewegingsnaeffect niet zo zeer het gevolg is van adaptatie van bewegingsgevoelige sensoren, maar veel meer van adaptatie van systemen die verantwoordelijk en gevoelig zijn voor het detecteren van *relatieve* beweging.

Er wordt ook gezocht naar een functie voor het bewegingsnaeffect. Het idee is dat het naeffect niet zomaar een bijverschijnsel is van een stelletje geadapteerde neuronen maar dat het een functioneel aspect van het

zien is. Eén verklaring, het aanpassen (recalibreren) van het organisme aan veranderende omgevingsomstandigheden, is reeds vaker genoemd in de literatuur (Harris, Morgan & Still, 1981; Wiesenfelder & Blake, 1992; Verstraten, Fredericksen, Grüsser & Van de Grind, 1994). Het idee is dat een organisme er baat bij heeft om het bewegingsziensysteem aan te passen als bijvoorbeeld van een stationaire naar een bewegende situatie wordt overgegaan en vice versa. De signalen die over de retina gaan door het bewegen van het organisme geven aanleiding tot het zien van een optisch stroomveld (optic flow). Dit optisch stroomveld is belangrijk voor het verkrijgen van informatie over je positie in de ruimte, maar in principe niet zo heel relevant. Een patroon dat zich discontinu met het optisch stroomveld gedraagt is veel interessanter: het zou je dagelijkse hapje kunnen zijn of iets dat jou op het menu heeft staan. Om deze discontinuïteiten te contrasteren met het optisch stroomveld zou het gunstig zijn als de sensoren voor de beweging in het stroomveld minder gevoelig worden in afstemming. Als na enige tijd bewegen terug wordt gegaan naar een stationaire omgeving is het belangrijk dat het bewegingssysteem weer optimaal voor die omstandigheden wordt afgesteld (maximale gevoeligheid). Het bewegingsnaeffect zou de perceptuele manifestatie van deze afstemming kunnen zijn. Voor deze tot de verbeelding sprekende redenering is echter nog geen uitsluitend bewijs gevonden.

Een ander punt dat aandacht verdient en in de toekomst zeker onderzocht zal worden is de bevinding dat de spontane activiteit van bepaalde neurale mechanismen die ten grondslag zouden kunnen liggen aan het bewegingsnaeffect te laag is (bijvoorbeeld simpele cellen in laag IV van gebied 17, gemeten in de cortex van een kat; Van Wezel, persoonlijke communicatie 1995). Zoals beschreven aan de hand van figuur 2 moet er een spontane activiteit zijn om het naeffect als het herstel van adaptatie te zien. Als de spontane activiteit heel laag is dan is een verklaring in die termen echter niet te handhaven (simpelweg omdat de activiteit niet onder nul kan zakken). Hoewel de huidige evidentie verre van uitsluitend is en de cortex vol zit met cellen die wel een flinke spontane activiteit hebben, zijn er al aanzetten tot modellen die het probleem zouden kunnen ondervangen. Zo veronderstelt Jane Raymond (1993) dat beweging in een bepaalde richting niet resulteert in een adaptatie van de gestimuleerde bewegingsdetectoren, maar in een verhoging van de gevoeligheid van de niet-gestimuleerde sensoren. Als het naeffect een verstoring is in de balans tussen twee voor tegenovergestelde richtingen afgestel-

de bewegingssensoren maakt het niet uit of de activiteit van de ene sensor afneemt of de andere toeneemt. In beide gevallen slaat de balans door naar de juiste zijde. De toekomst zal ons leren welke veronderstellingen onjuist zijn. Eén ding is echter wel duidelijk: het bewegingsnaeffect is in ieder geval meer dan een stelletje neuronen die moe zijn van het kijken naar een rivier, waterval of een cavalerie-optocht.

## LITERATUUR

- Addams, R. (1834). An account of a peculiar optical phenomenon seen after having looked at a moving body, etc. *London & Edinburgh Philosophical Magazine and Journal of Science*, 5, 373-374.
- Aristotle (1931). *Parva Naturalia. De Somni*. In The works of Aristotle, vertaald in het Engels, vol III. London: Oxford University Press.
- Barlow, H.B., & Hill, R.M. (1963). Evidence for a physiological explanation of the waterfall illusion and figural aftereffects. *Nature*, 200, 1434-1435.
- Blake, R., & Hiris, E. (1993). Another means for measuring the motion aftereffect. *Vision Research*, 33, 1589-1592.
- Campbell, F.W., & Robson, J.G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of Physiology*, 197, 551-556.
- Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: The long and short of it. *Spatial Vision*, 4, 103-129.
- Chaudhuri, A. (1990). Modulation of the motion aftereffect by selective attention. *Nature*, 344, 60-62.
- Chaudhuri, A. (1991). Eye movements and the motion aftereffect: Alternatives to the induced motion hypothesis. *Vision Research*, 31, 1639-1645.
- Doorn, A.J. van, Koenderink, J.J., & Grind, W.A. van de (1984). Limits in spatio-temporal correlation and the perception of visual movement. In A.J. van Doorn, W.A. van de Grind & J.J. Koenderink (Eds), *Limits in perception, essays in honour of Maarten A. Bouman*. Utrecht: VNU Science Press.
- Grüsser, O.-J., Fredericksen, R.E., Grind, W.A. van de, & Verstraten, F.A.J. (1992). Spatial summation of movement aftereffects and its modification by eye pursuit movements. *Soc. Neurosci. Abstracts*, 18, 1034.
- Harris, L.R., Morgan, M.J., & Still, A.W. (1981). Moving and the motion after-effect. *Nature*, 293, 139-141.
- Hiris, E., & Blake, R. (1992). Another perspective on the visual motion aftereffect. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89, 9025-9028.
- Kruysbergen, N.A.W.H. van, & Weert, Ch. M.M. de (1993). Apparent motion perception: The contribution of the binocular and monocular systems. An improved test based on motion aftereffect. *Perception*, 22, 771-784.
- Lankheet, M.J.M., Verstraten, F.A.J., & Møller, P. (1993). Selective attention to the components of transparent motion stimuli modulates the motion aftereffect. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 34, 1363 (suppl.).
- Lankheet, M.J.M., & Verstraten, F.A.J. (1995). Attentional modulation of adaptation to two-component transparent motion. *Vision Research*, 35, 1401-1412.
- Lucretius (1975). *De Rerum Natura*. Vertaald in het Engels door 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.
- Nishida, S., & Sato, T. (1995). Motion aftereffect with flickering test patterns reveals higher stage of motion processing. *Vision Research*, 35, 477-490.
- Purkinje, J.E. (1825). *Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne. Band II. Neuere Beiträge zur Kenntnis des Sehens in subjectiver Hinsicht*. Berlin: Reimer.
- Reichardt, W. (1961). Auto-correlation, a principle for the evaluation of sensory information by the central nervous system. In Rosenblith (Ed.), *Sensory Communication*. New York: Wiley.
- Spigel, I.M. (1960). The effects of differential post-exposure illumination on the decay of the movement after-effect. *Journal of Psychology*, 50, 209-210.
- Spivey-Knowlton, M.J., & deSa, V.R. (1994). Voluntary spatial attention modulates the direct tilt aftereffect. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 35, 2147 (suppl.).
- Sutherland, N.S. (1961). Figural aftereffects and apparent size. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 13, 222-228.
- Swanston, M.T., & Wade, N.J. (1992). Motion over the retina and the motion aftereffect. *Perception*, 21, 569-582.
- Tootell, R.G.H., Reppas, J.B., Dale, A.M., Look, R.B., Sereno, M.I., Malach, R., Brady, T.J., & Rosen, B.R. (1995). Visual motion aftereffect in human cortical area MT revealed by functional magnetic resonance imaging. *Nature*, 375, 139-141.
- Verstraten, F.A.J. (1994). Multi-vectorial motion and its aftereffect(s). *Dissertatie Universiteit Utrecht\**.
- Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1994). The movement aftereffect of bi-vectorial transparent motion. *Vision Research*, 34, 349-358.
- Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., Grüsser, O.-J., & Grind, W.A. van de (1994). Recovery from motion adaptation is delayed by successively presented orthogonal motion. *Vision Research*, 34, 1149-1155.
- Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., Wezel, R.J.A. van, Lankheet, M.J.M., & Grind, W.A. van de (1995). Different recovery from adaptation for dynamic and static motion aftereffects. *Vision Research*. In press.
- Verstraten, F.A.J., Lankheet, M.J.M., Verkaik, E.V., & Grind, W.A. van de (1994). What is the relation between motion aftereffect duration and recovery from adaptation? *Perception*, 23, 58 (suppl.).
- Verstraten, F.A.J., Verlinde, R., Fredericksen, R.E. & Grind, W.A. van de (1994). A transparent motion aftereffect contingent on binocular disparity. *Perception*, 23, 1181-1188.
- Verstraten, F.A.J., Wezel, R.J.A. van, Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1994). Movement aftereffects of transparent motion: The art of 'test' noise. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 35, 1838 (suppl.).
- Wade, N.J. (1994). A selective history of the study of visual motion aftereffects. *Perception*, 23, 1111-1134.
- Wiesenfelder, H., & Blake, R. (1992) Binocular rivalry suppression disrupts recovery from motion adaptation. *Visual Neuroscience*, 9, 143-148.

- Wist, E.R., Gross, J.D., & Niedeggen, M. (1994). Motion aftereffects with random-dot chequerboard kinematograms: Relation between psychophysical and VEP measures. *Perception*, 23, 1155-1162.
- Wohlgenuth, A. (1911). On the aftereffect of seen movement. *British Journal of Psychology Monographs* (Suppl. No. 1).

\* Op aanvraag verkrijgbaar bij W.A. van de Grind.

*Ontvangen: 28 april 1995; geaccepteerd: 18 juli 1995.*

---

*Verstraten, F.A.J., Fredericksen, R.E., & Grind, W.A. van de (1995). Motion after effect: A new vision on an old phenomenon. Nederlands Tijdschrift voor de Psychologie, 50 (5), 213-222.*

One of the best documented visual illusions is the motion aftereffect (MAE), also known as the *waterfall illusion*. This phenomenon refers to an illusory drift of a physically stationary pattern after a moving pattern was viewed for some time. *Ratio models* have long been regarded as the ultimate explanation for this illusion, especially because of their elegance and logical appeal. Here we discuss new developments in MAE research, indicating that the classic and more elaborate ratio models cannot explain the results. We argue that ratio models can still be used to explain local adaptations along the path of visual motion processing. The MAE as an illusion, the perceptual manifestation, however is a result of a combination of several of these local adaptations. Which of these local adaptations is involved in the process to generate the perceptual appearance depends on the subjects' task, the adaptation conditions and especially the nature of the test-stimulus.

---