

The resolution of visually guided behaviour

Citation for published version (APA):

Kortmann, L. J. (2003). *The resolution of visually guided behaviour*. [Doctoral Thesis, Maastricht University]. Datawyse / Universitaire Pers Maastricht. <https://doi.org/10.26481/dis.20030704lk>

Document status and date:

Published: 01/01/2003

DOI:

[10.26481/dis.20030704lk](https://doi.org/10.26481/dis.20030704lk)

Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

www.umlib.nl/taverne-license

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

repository@maastrichtuniversity.nl

providing details and we will investigate your claim.

Summary

Animals act in a visual world. To perceive the visual world accurately, many animals have developed dedicated mechanisms to detect fast changes. For instance, the light-sensitive cells in the eyes of the blowfly *Calliphora* are well able to follow the switching on and off of TL-tubes (100 times per second). Since people detect changes much less well than blowflies do, they perceive a TL-tube as a constant light source. The ability to detect changes is termed 'temporal resolution'. The example above shows that the temporal resolution has developed much better in the eyes of blowflies than in those of humans.

In contrast to the high temporal resolution it is generally known that blowflies detect little detail in still images. For instance, from earlier research it has appeared that blowflies distinguish much less detail than humans do. This difference is caused by the design of the eyes of humans and blowflies. The level of detail that an animal may detect is called 'spatial resolution'. Therefore, people possess a higher spatial resolution than blowflies do. The highest spatial resolution is found in the eyes of birds of prey that need to detect small prey species on the surface from high altitudes. The research in this thesis aims to explain why some animals have developed the ability to see much detail in still images (high spatial resolution; *e.g.*, humans and birds of prey) while others have developed a visual system that detects fast changes (high temporal resolution; *e.g.*, blowflies).

Maximising both spatial and temporal resolution is important for accurate perception of the visual world. However, from the neurobiological literature it appears that the simultaneous maximisation of both types of resolution does not occur in nature. It is even suggested that a high spatial resolution is only found when the temporal resolution is low, and *vice versa*. It is generally assumed that such a trade-off between spatial and temporal resolution arises to optimise the visually guided behaviour of animals to their ecological habitats. For instance, the habitat of birds of prey contains small prey species. Therefore, the visually guided hunting behaviour of such birds is optimised when they are able to detect much detail in visual images (when they possess a high spatial resolution as was indicated above). Up to now it has been undecided which are the generic causes of the trade-off between spatial and temporal resolution. Generic causes are defined as factors that (a) explain the existence of a trade-off in many occurrences of visually guided behaviour, that (b) cause a trade-off in biological visual systems, and that (c) cause a trade-off in

artificial visual systems. Therefore, the central question in the research, formulated in chapter 1, reads: "which are the generic causes of the trade-off between spatial and temporal resolution in visually guided behaviour?"

Answering this question starts with selecting an appropriate research approach. In chapter 2, a taxonomy is established to categorise the different approaches to studying visually guided behaviour. After careful comparison of these approaches, it is decided to use so called situated computer models. These models simulate the visually guided behaviour of animals in their ecological habitat. Several arguments indicate that this research approach is more appropriate than its two main alternatives: controlled behavioural experiments on animals and the use of information theory.

Chapter 3 investigates how the research approach may be optimally used to answer the central research question. To this aim the two most important control systems of visually guided behaviour in animals are selected: position-detection systems and motion-detection systems. These two biological control systems serve as a starting point for the construction of situated models of visually guided behaviour. Subsequently, five so-called determinants are identified as candidate causes of the trade-off: light sensitivity, contrast sensitivity, motion sensitivity, heat production, and energy consumption. These determinants are properties of visual systems that (1) are important for visually guided behaviour, that (2) depend on the spatial and temporal resolution, and that (3) may cause a trade-off. Finally, a procedure is established to determine whether the determinants constitute the generic causes of the trade-off. The procedure involves the maximisation of the behavioural success of the situated models of visually guided behaviour that were mentioned above. The success is maximised by tuning the spatial and temporal resolution to values that optimise the determinants (optimal light sensitivity, optimal contrast sensitivity, etc.). The maximisation process is repeated for different simulated ecological habitats. If the tuned resolution values are positioned on a so-called trade-off curve, it is concluded that the determinants cause a trade-off in the models that are used. A trade-off curve describes how the spatial resolution is traded for temporal resolution, and *vice versa*. The procedure concludes with a comparison between the models and a set of biological systems to verify that the causes are generic.

In chapter 4 the procedure is applied to a situated model of position-detection systems. An evolutionary algorithm maximises the behavioural success of the model by optimising the values of spatial and temporal resolution. The optimal resolution values are positioned on a trade-off curve. This observation leads to the conclusion that the determinants cause a trade-off between spatial and temporal resolution in the model. Moreover, it follows from the experiment that the velocity of moving targets determines whether the model develops a high temporal or a high spatial resolution. This result provides an explanation for the differences in resolution values of humans and blowflies that were mentioned above. The velocity of moving targets in an ecological habitat determines the trade-off between spatial and temporal resolution. In the daily activities of blowflies the average velocity of targets is much higher than in the case of humans. Therefore, it is likely that the differences

between the ecological habitats of blowflies and humans determine that the former species has developed a high temporal resolution, whereas the visual system of the latter species has specialised in a high spatial resolution.

In chapter 5 the trade-off is studied in a model of motion-detection systems. To this aim the behavioural success of the model is maximised by setting the resolution values manually. The experiment differs from the one in chapter 4 in two important ways. First, the detection of position differs fundamentally from the detection of motion. Second, the experiment in chapter 5 takes into consideration how the statistical properties of natural visual images influence the control of behaviour. The results generalise the conclusions of chapter 4 on position-detection systems: the determinants cause a trade-off in the model of motion-detection systems as well.

Arguments to choose situated modelling as our research approach have been provided in chapter 2. The appropriateness of the approach is verified later in chapter 6. For this, the results from chapters 4 and 5 are compared to those of the two main alternative approaches. The comparison leads to the following two findings. First, in qualitative comparison to controlled behavioural experiments on animals the situated modelling studies yield results that (1) are better comparable to each other, that (2) are available in unlimited quantities, and that (3) lead to a better understanding of the trade-off. Second, in quantitative comparison to the use of information theory it is determined that situated modelling produces results that are more plausible from an evolutionary point of view. In conclusion it is stated that the use of situated modelling outperforms the two main alternative approaches when applied to finding the generic causes of the trade-off.

The results from chapters 4 and 5 show that the five determinants cause a trade-off between spatial and temporal resolution in the two models that are employed. In chapter 7 it is determined whether the causes are generic. To this purpose, two critical notes are raised: first, besides the five original determinants of the trade-off, the experiments mentioned above have yielded ten additional determinants. Therefore, the original determinants may not uniquely constitute the generic causes of the trade-off. Second, additional studies have revealed that the two selected systems (that detect position or motion in visual scenes) do not control all occurrences of visually guided behaviour. Therefore, the determinants may not be truly generic. To resolve the critical notes, the resolution of the situated models is compared to that of animals. To this aim, a set of biological resolution values is compiled. After matching the resolution of models and animals it has been found that the five original determinants explain a significant part of the ordering of the biological resolution values. The remaining part is explained by taking into consideration three additional determinants. Besides a comparison to animals, the chapter shows that the five determinants cause a trade-off in artificial visual systems as well. Based on the two comparisons, it is concluded that the five original determinants are the most important causes of the trade-off. Future research is expected to reveal what influence the additional determinants and the alternative occurrences of visually guided behaviour have on the composition of the generic causes of the trade-off.

Chapter 8 answers the research question as follows. The five determinants are

the generic causes of the trade-off between spatial and temporal resolution for the following three reasons. First, they cause a trade-off in many occurrences of visually guided behaviour. Second, they explain the differences between the resolution values of different animals (such as humans and blowflies). Third, they yield principles that may be used to determine the optimal resolution of artificial visual systems. Aside from the aforementioned conclusions, the chapter concludes that the research approach used (situated modelling) is important for studying the trade-off between spatial and temporal resolution as it outperforms its two main alternative approaches.

The differences between the spatial and temporal resolution of humans and blowflies, as were illustrated in the beginning of this summary, have been fully explained by the research presented in this thesis. Owing to a number of important properties of visual systems, such as light sensitivity and heat production, and due to the development of high spatial resolution, natural selection voted for a temporal resolution in the human visual system that is lower than in the visual system of blowflies. As for many natural phenomena, the saying “you cannot have your cake and eat it” goes for spatial and temporal resolution as well.

Samenvatting

Dieren bewegen zich in een visuele wereld. Om deze wereld nauwkeurig te kunnen waarnemen hebben veel dieren zich gespecialiseerd in het zien van snelle veranderingen. Zo kunnen de lichtgevoelige cellen in de ogen van de bromvlieg *Calliphora* het aan- en uitgaan van een TL-buis (100 keer per seconde) goed volgen. Omdat mensen veranderingen veel minder goed zien dan bromvliegen, nemen zij een TL-buis waar als een constante lichtbron. Het vermogen om veranderingen waar te nemen wordt aangeduid met de term 'temporele resolutie' en is bij bromvliegen dus veel beter ontwikkeld dan bij mensen.

Tegenover de hoge temporele resolutie staat dat bromvliegen weinig details kunnen waarnemen in een stilstaand beeld. Zo is uit eerder onderzoek gebleken dat zij veel minder details detecteren dan mensen. Dit wordt veroorzaakt door het soort ogen van de bromvlieg. De hoeveelheid detail die een dier kan waarnemen heet 'spatiële resolutie'. Mensen bezitten dus een hogere spatiële resolutie dan bromvliegen. De hoogste spatiële resolutie is gevonden bij roofvogels die vanaf grote hoogten hun prooi op de grond zoeken. Het onderzoek in dit proefschrift beoogt uit te leggen waarom sommige dieren zich gespecialiseerd hebben in het zien van details in stilstaande beelden (hoge spatiële resolutie; voorbeelden zijn mensen en roofvogels) en andere in het zien van snelle veranderingen (hoge temporele resolutie; een voorbeeld is de bromvlieg).

Het maximaliseren van zowel de spatiële als de temporele resolutie is belangrijk voor een nauwkeurige visuele waarneming. Uit de neurobiologische literatuur blijkt echter dat de gelijktijdige maximalisatie van beide soorten resolutie niet voorkomt bij dieren. Men vermoedt zelfs dat een hoge spatiële resolutie alleen voorkomt wanneer de temporele resolutie laag is, en omgekeerd. Deze uitwisseling van resolutiewaarden wordt aangeduid met de Engelse term 'trade-off'. Aangenomen wordt dat de trade-off tussen spatiële en temporele resolutie optreedt om het visueel gestuurd gedrag van dieren te optimaliseren voor hun ecologische leefomgeving. Zo bevat de ecologische leefomgeving van roofvogels kleine prooidieren. Het visueel gestuurd jaaggedrag van een roofvogel is daarom optimaal als hij veel details kan zien (hoge spatiële resolutie, zie hierboven). Tot nu toe was het evenwel onbekend welke factoren de generieke oorzaken zijn van de trade-off. Generieke oorzaken zijn de factoren die (a) de trade-off verklaren in veel soorten visueel gestuurd gedrag, die (b) een trade-off veroorzaken in biologische visuele systemen en die (c) een trade-off veroorzaken

in kunstmatige visuele systemen. De centrale vraag in het onderzoek (hoofdstuk 1) luidt derhalve: "Welke factoren zijn de generieke oorzaken van de trade-off tussen spatiële en temporele resolutie in visueel gestuurd gedrag?"

Het beantwoorden van deze vraag begint met het selecteren van een onderzoeksbenadering. In hoofdstuk 2 wordt een taxonomie opgesteld om de verschillende benaderingen, die visueel gestuurd gedrag onderzoeken, te categoriseren. Aan de hand van een zorgvuldige vergelijking wordt besloten zogenaamde gesitueerde computermodellen te gebruiken. Gesitueerde computermodellen simuleren het visueel gestuurd gedrag van dieren in hun ecologische leefomgeving. Er wordt met argumenten aangegeven dat deze benadering geschikter is dan de twee belangrijkste alternatieven: gecontroleerde gedragsexperimenten met dieren en het gebruik van informatietheorie.

In hoofdstuk 3 wordt onderzocht hoe de gekozen benadering kan worden ingezet om de onderzoeksvraag te beantwoorden. Daartoe worden eerst de twee belangrijkste controle systemen voor visueel gestuurd gedrag in dieren geselecteerd: positiedetectiesystemen en bewegingsdetectiesystemen. Deze twee biologische systemen dienen als uitgangspunt voor gesitueerde modellen van visueel gestuurd gedrag. Vervolgens worden vijf zogeheten determinanten geïdentificeerd als kandidaat-oorzaken van de trade-off: lichtgevoeligheid, contrastgevoeligheid, bewegingsgevoeligheid, warmteproductie en energieverbruik. Determinanten zijn eigenschappen van visuele systemen die (1) belangrijk zijn voor visueel gestuurd gedrag, (2) afhankelijk zijn van de spatiële en temporele resolutie en (3) een trade-off kunnen veroorzaken. Ten slotte wordt een procedure opgesteld om te bepalen of de determinanten de generieke oorzaken van de trade-off zijn. In deze procedure wordt het gedragsmatig succes van bovengenoemde modellen gemaximaliseerd. Dit gebeurt door de spatiële en temporele resolutie in te stellen op waarden die corresponderen met optimale determinanten (dat wil zeggen optimale licht-, contrast- en bewegingsgevoeligheid, etc.). Deze handelingen worden herhaald voor verschillende gesimuleerde ecologische leefomgevingen. Indien de ingestelde waarden van spatiële en temporele resolutie op een zogenaamde trade-off curve liggen volgt de conclusie dat de vijf determinanten de oorzaken van de trade-off in de modellen zijn. Een trade-off curve beschrijft hoe de spatiële resolutie wordt uitgewisseld voor temporele resolutie, en omgekeerd. De procedure besluit met een vergelijking tussen de modellen en een aantal biologische visuele systemen om uit te wijzen of de gevonden oorzaken universeel zijn.

In hoofdstuk 4 wordt de hierboven beschreven procedure toegepast op een model van positiedetectiesystemen. Een evolutionair algoritme maximaliseert het gedragsmatig succes van het model door de waarden van de spatiële en temporele resolutie te optimaliseren. De optimale resolutiewaarden liggen op een trade-off curve. Daaruit wordt geconcludeerd dat de determinanten een trade-off tussen de spatiële en temporele resolutie veroorzaken in het model. Tevens blijkt uit het experiment dat de snelheid van bewegende objecten bepaalt of het model zich specialiseert in de spatiële resolutie, dan wel de temporele resolutie. Dit levert een verklaring op voor de hierboven geobserveerde verschillen in resolutie van de mens en de bromvlieg. De snelheid van objecten in de leefomgeving bepaalt de trade-off tussen de spatiële

en temporele resolutie. Voor bromvliegen is de gemiddelde snelheid van objecten hoger dan voor mensen. Daarom is het aannemelijk dat de verschillende ecologische leefomgevingen bepalen dat bromvliegen zich hebben gespecialiseerd in hoge temporele resolutie, terwijl mensen zich hebben gespecialiseerd in hoge spatiële resolutie.

In hoofdstuk 5 wordt de trade-off onderzocht in een model van bewegingsdetectiesystemen. Hiertoe wordt het gedragsmatige succes van het model gemaximaliseerd. Dit experiment verschilt van dat in hoofdstuk 4 op twee manieren: ten eerste verschilt het detecteren van beweging fundamenteel van het detecteren van positie en ten tweede wordt rekening gehouden met de statistische kenmerken van de natuurlijke leefomgeving van dieren. De resultaten generaliseren de conclusies van hoofdstuk 4 over positiedetectiesystemen naar bewegingsdetectiesystemen: de determinanten veroorzaken een trade-off tussen de spatiële en temporele resolutie van bewegingsdetectiesystemen.

De in hoofdstuk 2 beargumenteerde geschiktheid van de gekozen onderzoeksbenadering (het gebruik van gesitueerde modellen) wordt geverifieerd in hoofdstuk 6. Hiervoor worden de resultaten uit hoofdstukken 4 en 5 vergeleken met die van de belangrijkste alternatieve benaderingen. Dit leidt tot de volgende twee bevindingen. Ten eerste, in kwalitatieve vergelijking tot gecontroleerde gedragsexperimenten met dieren leveren de modelleringsstudies resultaten op die (1) beter vergelijkbaar zijn, (2) in grotere getalen beschikbaar zijn en (3) tot een beter begrip van de trade-off leiden. Ten tweede, in kwantitatieve vergelijking tot informatietheorie blijkt dat het gebruik van gesitueerde modellen resultaten oplevert die evolutionair plausibeler zijn. De conclusie luidt dat in dit onderzoek het gebruik van gesitueerde modellen de alternatieve benaderingen overtreft.

De resultaten uit hoofdstukken 4 en 5 tonen aan dat de vijf determinanten een trade-off van resolutiewaarden veroorzaken in de twee gebruikte modellen van visueel gestuurd gedrag. In hoofdstuk 7 wordt bepaald of deze oorzaken universeel zijn. Hiertoe worden eerst twee punten van kritiek geformuleerd. Ten eerste worden tien additionele determinanten opgesomd die werden gevonden in hoofdstukken 4 en 5. Deze opsomming toont aan dat de vijf originele determinanten mogelijk niet de enige oorzaken van de trade-off zijn. Ten tweede worden alternatieve voorkomens van visueel gestuurd gedrag nader bestudeerd. Hieruit blijkt dat de twee geselecteerde systemen (positie- en bewegingsdetectiesystemen) niet alle voorkomens van visueel gestuurd gedrag besturen. Om deze twee punten van kritiek weg te nemen wordt de resolutie van de twee modellen vergeleken met die van dieren. Hiertoe wordt een verzameling van biologische resolutiewaarden samengesteld. De vergelijking toont aan dat de vijf oorspronkelijke determinanten de ordening van deze waarden voor een significant gedeelte verklaren. Het overige gedeelte wordt verklaard wanneer drie additionele determinanten in aanmerking worden genomen. Naast een vergelijking met dieren wordt bepaald dat de vijf determinanten tevens de trade-off in kunstmatige visuele systemen veroorzaken. Op grond van de twee vergelijkingen wordt geconcludeerd dat de vijf originele determinanten de belangrijkste oorzaken van de trade-off zijn. Toekomstig onderzoek moet uitwijzen welke invloed de additionele determinanten en de alternatieve voorkomens van gedrag hebben op de generieke oorzaken van de

trade-off.

Hoofdstuk 8 beantwoordt de onderzoeksvraag als volgt. De vijf determinanten zijn generieke oorzaken van de trade-off om de volgende drie redenen. Ten eerste veroorzaken zij de trade-off tussen spatiële en temporele resolutie in veel verschillende soorten visueel gestuurd gedrag. Ten tweede verklaren zij de verschillen in spatiële en temporele resolutie in verschillende diersoorten (zoals de mens en de bromvlieg). Ten derde leveren zij principes op voor het bepalen van de optimale resolutie van kunstmatige visuele systemen. Daarnaast leidt dit laatste hoofdstuk tot de conclusie dat de gebruikte onderzoeksbenadering (gesitueerd modelleren) belangrijk is voor het onderzoek naar de trade-off tussen spatiële en temporele resolutie.

De verschillen in de visuele capaciteiten van de mens en de bromvlieg, zoals die zijn geschetst in het begin van deze samenvatting, worden verklaard door het onderzoek in dit proefschrift. Vanwege een aantal belangrijke eigenschappen van visuele systemen, zoals lichtgevoeligheid en warmteproductie, en vanwege hun hoge spatiële resolutie, hebben mensen een lagere temporele resolutie dan bromvliegen. Zoals voor veel natuurlijke fenomenen blijkt ook voor spatiële en temporele resolutie te gelden: het is kiezen of delen.