

Université de Montréal

L'intégration de la perception visuelle du mouvement

par  
Sarah Lagacé-Nadon

Département de physiologie  
Faculté de médecine

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise (M.Sc.)  
en sciences neurologiques

29 août 2008

© Sarah Lagacé-Nadon, 2008

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :  
L'intégration de la perception visuelle du mouvement

présenté par :  
Sarah Lagacé-Nadon

a été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes :

Dave St-Amour, Ph.D.  
président-rapporteur

Jocelyn Faubert, Ph.D.  
directeur de recherche

Franco Leporé, Ph.D.  
membre du jury

## Résumé

La perception visuelle du mouvement est essentielle à l'exécution de déplacements sécuritaires ainsi qu'à l'interaction efficace avec notre environnement. C'est pourquoi il est nécessaire de comprendre la nature des mécanismes responsables de l'analyse de l'information sur le mouvement, ainsi que l'effet du vieillissement sur la réponse de ces mécanismes. Deux études seront présentées. La première avait pour but l'analyse des mécanismes responsables de la perception du mouvement de rotation fractale, nouveau stimulus introduit par Benton, O'Brien & Curran (2007). Ce type de stimulus a été créé afin d'isoler les mécanismes sensibles à la forme. Plusieurs auteurs ont suggéré que les mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre utiliseraient les indices de position afin d'extraire l'information sur le mouvement (Seiffert & Cavanagh, 1998). Ainsi, la présente étude visait à déterminer si la rotation fractale est analysée par de tels mécanismes. Les résultats obtenus suggèrent que les mécanismes sensibles à la rotation fractale seraient basés sur l'orientation; tandis que ceux sensibles à la rotation de premier ordre, basés sur l'énergie. De plus, une certaine dissociation des mécanismes responsables du traitement de la rotation fractale et de premier ordre serait présente. La deuxième étude avait pour but, quant à elle, d'établir l'effet du vieillissement sur l'intégration du mouvement de premier et deuxième ordre. Les résultats indiquent que les mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre seraient davantage affectés, comparativement à ceux de premier ordre. Ainsi, les fonctions

visuelles requérant une intégration corticale de plus haut niveau seraient davantage affectées par l'effet du vieillissement.

Mots clés: perception du mouvement, mécanismes de premier/deuxième ordre, rotation, fractal, vieillissement

## Summary

Motion perception ensures the execution of safe navigation, as well as efficient interaction with the environment. As such, it is essential to understand the nature of mechanisms ensuring motion perception, as well as effects of aging on their response. Two studies will be presented. The first aimed at identifying the nature of mechanisms responsible for the perception of fractal rotation, a novel stimulus introduced by Benton et al. (2007). This stimulus has been created to isolate form sensitive mechanisms. Several authors have suggested that second-order motion sensitive mechanisms use position cues to extract motion (Seiffert & Cavanagh, 1998). Hence, the following study aimed at determining whether fractal rotation is analyzed by such mechanisms or not. Results suggest fractal rotation sensitive mechanisms use orientation changes, whereas first-order sensitive mechanisms use energy. Moreover, dissociation between first-order and fractal rotation mechanisms has been observed. The second study aimed at establishing the effect of aging on first- and second-order motion integration. Results indicate second-order sensitive mechanisms would be more affected by aging, than first-order mechanisms. Accordingly, visual functions requiring higher order cortical integration are more likely to be more affected by aging.

Key words: motion perception, first-/second-order mechanisms, rotation, fractal, aging

## Table des matières

RÉSUMÉ .....	I
SUMMARY .....	III
TABLE DES MATIÈRES .....	IV
Liste des tableaux et figures .....	VIII
Liste des sigles et abréviations .....	X
REMERCIEMENTS .....	XI
<b>CHAPITRE I.....</b>	<b>1</b>
INTRODUCTION .....	1
RECENSION DE LA LITTÉRATURE .....	10
<i>1. Perception du mouvement.....</i>	<i>10</i>
1.1 Mouvement de premier et deuxième ordre .....	11
1.2 Mécanismes communs ou distincts?.....	15
1.2.1 Preuves en psychophysique de l'existence de mécanismes distincts : .....	20
1.2.2 Preuves en neurophysiologie et neuroanatomie de l'existence de mécanismes distincts.....	22
1.3 Rôles de la perception du mouvement .....	27
<i>2. Vieillesse normale du système visuel.....</i>	<i>30</i>
2.1 Effet du vieillissement sur la perception du mouvement.....	33
<i>3. Rotation fractale .....</i>	<i>37</i>
<b>CHAPITRE II .....</b>	<b>39</b>

ARTICLE 1 .....	39
ABSTRACT .....	39
INTRODUCTION .....	421
EXPERIMENT 1: TEMPORAL FREQUENCY FUNCTION OF FRACTAL ROTATION.....	47
METHODS .....	48
<i>Subject selection</i> .....	48
<i>Apparatus and stimuli</i> .....	48
<i>Procedure</i> .....	50
RESULTS AND DISCUSSION .....	51
EXPERIMENT 2: ORIENTATION-BASED OR ENERGY-BASED MECHANISMS?.....	52
METHODS .....	53
<i>Stimuli</i> .....	53
<i>Procedure</i> .....	54
RESULTS AND DISCUSSION .....	55
EXPERIMENT 3: COMMON OR DISTINCT MOTION PROCESSING PATHWAYS ?.....	56
METHODS .....	57
<i>Stimuli</i> .....	57
<i>Procedure</i> .....	58
RESULTS AND DISCUSSION .....	59
DISCUSSION .....	60
CONCLUSION.....	64
REFERENCES.....	65

<b>CHAPITRE III.....</b>	<b>79</b>
ABSTRACT .....	39
INTRODUCTION .....	81
EXPERIMENT 1: DISCRIMINATION OF DIRECTION OF FIRST-ORDER AND FRACTAL ROTATION.....	87
METHODS .....	89
<i>Subject selection</i> .....	89
<i>Apparatus and stimuli</i> .....	89
<i>Procedure</i> .....	92
RESULTS .....	93
EXPERIMENT 2: ORIENTATION DISCRIMINATION OF FIRST-ORDER AND FRACTAL ROTATION ANALOGUES .....	95
METHODS .....	96
<i>Stimuli</i> .....	96
<i>Procedure</i> .....	97
RESULTS .....	97
GENERAL DISCUSSION.....	98
CONCLUSION.....	104
REFERENCES.....	106
<b>CHAPITRE IV.....</b>	<b>122</b>
DISCUSSION .....	122
<b>CHAPITRE V.....</b>	<b>134</b>



CONCLUSION..... 134

RÉFÉRENCES ..... 137

## Liste des tableaux et figures

Figure 1: Représentation de stimuli définis par une modulation de premier et deuxième ordre .....	p.13
Figure 2: Traitement neuronal de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre .....	p.19
Movie 1 : Example of first-order rotation stimulus.....	p.73
Movie 2 : Example of fractal rotation stimulus.....	p.73
Figure 3 : Direction discrimination sensitivity to first-order and fractal rotation at various temporal frequencies.....	p.74
Movie 3 : Example of first-order oscillating stimulus.....	p.75
Movie 4 : Example of fractal oscillating stimulus.....	p.75
Figure 4: Displacement thresholds for first-order and fractal rotation at various temporal frequencies.....	p.76
Movie 5: Example of first-order stimulus used in Experiment 3.....	p.77
Movie 6: Example of fractal rotation stimulus used in Experiment 3.....	p.77
Movie 7: Example of composite stimulus used in Experiment 3.....	p.78
Table 1: Performance for discrimination of direction on Experiment 3.....	p.78
Figure 5: First-order rotation stimulus example.....	p.119
Figure 6: Fractal rotation stimulus example.....	p.119
Figure 7: Direction discrimination sensitivity for younger and older adult groups to first-order and fractal rotation .....	p.120
Figure 8: Example of stimulus presented in first-order control condition.....	p.120

Figure 9: Example of stimulus presented in fractal control condition.....p.121

Figure 10: Orientation sensitivity to first-order and fractal controls for younger  
and older adult groups.....p.121

## Liste des sigles et abréviations

cd : candela (candela)

cm : centimeter (centimètre)

CM : contrast modulated (modulé par le contraste)

cpd : cycle per degree (cycle par degré)

deg : degree (degré)

dva : degree of visual angle (degré d'angle visuel)

fMRI: functional magnetic resonance imaging (imagerie par résonance magnétique fonctionnelle)

Hz : Hertz (Hertz)

LM : luminance modulated (modulé par la luminosité)

m : meter (mètre)

MEG : magnétoencéphalographie

ms: millisecond (milliseconde)

MST area : middle superior temporal area (aire temporale médiane supérieure)

MT area: middle temporal area (aire temporale médiane)

sec: second (seconde)

V1 area: visual area 1 (aire visuelle 1)

V2 area: visual area 2 (aire visuelle 2)

V3 area: visual area 3 (aire visuelle 3)

V5 area : visual area 5 (aire visuelle 5)

VP area: ventral parietal area (aire ventrale pariétale)

## **Remerciements**

Remerciements tout d'abord à Jocelyn Faubert, professeur et chercheur à l'Université de Montréal, pour son support, sa patience et sa confiance. Je tiens également à remercier Rémy Allard pour sa patience, son soutien et ses nombreuses relectures d'ébauches.

Merci à Jean-Marie Hanssens pour ses bons conseils et sa disponibilité, puis à tous les membres du laboratoire. Finalement merci à Jean-François pour son soutien constant et ses encouragements.

## *Chapitre I*

### **Introduction**

La perception du mouvement peut être induite par des modulations de premier et de deuxième ordre des propriétés spatiotemporelles d'un stimulus (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989). Aussi, la perception du mouvement serait-elle assurée par deux mécanismes distincts, soient ceux sensibles au mouvement de premier et de deuxième ordre (Nishida, Ledgeway, & Edwards, 1997; Schofield & Georgeson, 1999; Solomon & Sperling, 1994). Plusieurs études soutiennent que les mécanismes d'analyse du mouvement de premier ordre seraient sensibles aux variations locales d'énergie, telles que celles induites par des changements de luminosité; tandis que ceux responsables de l'analyse du mouvement de deuxième ordre nécessiteraient l'intégration de la structure spatiale, puisque basés sur les changements de position des éléments constituant l'image (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989; Seiffert & Cavanagh, 1998; Wilson, Ferrera, & Yo, 1992). Ainsi, une certaine dichotomie des mécanismes de traitement de l'information sur le mouvement serait présente au sein du système visuel. C'est pourquoi il est essentiel d'utiliser des stimuli permettant d'activer sélectivement les mécanismes sensibles au mouvement de premier et deuxième ordre, dans l'étude de la perception visuelle sur le mouvement.

Le vieillissement normal du système visuel induit plusieurs déficits au niveau perceptif. C'est ainsi que plusieurs études ont observé une diminution de la perception du mouvement avec l'âge (Andersen & Enriquez, 2006; Atchley & Andersen, 1998; Bennett, Sekuler, & Sekuler, 2007; Casson, Johnson, & Nelson-Quigg, 1993; Elliott, Whitaker, & MacVeigh, 1990; Gilmore, Wenk, Naylor, & Stuve, 1992; Habak & Faubert, 2000; Norman, Ross, Hawkes, & Long, 2003; Owsley, Sekuler, & Siemsen, 1983; Raghuram, Lakshminarayanan, & Khanna, 2005; Scialfa, Guzy, Leibowitz, Garvey, & Tyrrell, 1991; Snowden & Kavanagh, 2006; Tran, Silverman, Zimmerman, & Feldon, 1998; Tulunay-Keeseey, Ver Hoeve, & Terkla-McGrane, 1988; Wood & Bullimore, 1995). Toutefois, une seule d'entre elles a effectué une distinction entre le mouvement de premier et deuxième ordre (Habak & Faubert, 2000). Aussi, au cours de cette étude, il a été démontré que la diminution à la discrimination de la direction du mouvement était supérieure pour les stimuli de deuxième ordre que pour ceux de premier ordre. Ces résultats suggèrent que l'intégration de stimuli requérant une intégration corticale de plus haut niveau, telle les stimuli de deuxième ordre, serait plus affectée par l'effet de l'âge. Ainsi, le vieillissement normal du système visuel pourrait-il induire une détérioration accrue des mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre, par rapport à ceux sensibles au mouvement de premier ordre. C'est pourquoi, dans l'étude de l'effet du vieillissement sur la perception du mouvement, il est essentiel de considérer à la fois les mécanismes sensibles au mouvement de premier et deuxième ordre.

Le présent projet visait à évaluer l'effet du vieillissement sur la perception du mouvement de premier et deuxième ordre, afin d'évaluer leur contribution respective dans la diminution de la perception du mouvement observée avec l'âge. Pour se faire, la sensibilité au contraste à la discrimination de la direction de la rotation de premier et deuxième ordre a été mesurée chez deux groupes d'âge. La plupart des stimuli de deuxième ordre utilisés dans la littérature sont constitués de hautes fréquences spatiales (Allard & Faubert, 2008a; Benton & Johnston, 2001; Bertone & Faubert, 2003; A. Derrington & Cox, 1998; A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Georgeson & Schofield, 2002; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Johnston & Benton, 1997; Johnston, Benton, & McOwan, 1999; Ledgeway & Hutchinson, 2006; Ledgeway & Smith, 1994, 1995; Lu & Sperling, 1995; Nishida et al., 1997; Schofield, Ledgeway, & Hutchinson, 2007; Scott-Samuel & Georgeson, 1999a; Scott-Samuel & Smith, 2000; Smith, Hess, & Baker, 1994; Smith & Ledgeway, 1997, 1998). Toutefois, lors de l'estimation de la sensibilité au contraste à la perception du mouvement chez la population vieillissante, l'introduction de telles fréquences pourrait induire faussement une diminution de la perception du mouvement. En effet, une diminution de la sensibilité au contraste lors de tâches de détection de stimuli statiques serait observée lors de l'utilisation de stimuli constitués de hautes fréquences spatiales. Toutefois, lors de la présentation de stimuli contenant uniquement de basses fréquences spatiales, soient inférieures ou égales à 1 cycle par degré (cpd), aucune différence d'âge ne serait observée (Crassini, Brown, & Bowman, 1988; Kline, Schieber, Abusamra, & Coyne, 1983; Morrison & McGrath, 1985; Owsley et al., 1983). C'est



pourquoi, il est essentiel d'utiliser de basses fréquences spatiales à l'intérieur des stimuli utilisés, lors de l'étude de la sensibilité au contraste à la perception du mouvement chez la population vieillissante, afin de s'assurer que les résultats obtenus ne sont pas attribuables à une différence de visibilité des stimuli, mais bien plutôt à une diminution de la capacité d'intégration temporelle.

La rotation fractale est un nouveau stimulus ayant été introduit par Benton, O'Brien et Curran (2007). Ce type de stimulus a été créé afin d'isoler les mécanismes sensibles au mouvement basés sur l'analyse de la forme, tel que suggéré par Benton, O'Brien et Curran (2007). C'est ainsi que les mécanismes sensibles à la rotation fractale pourraient bien être sensibles au mouvement de deuxième ordre. Aussi, le stimulus présenté par Benton, O'Brien et Curran (2007) est intéressant, puisqu'il permettrait la création d'un stimulus constitué uniquement de basses fréquences spatiales. En effet, le stimulus de rotation fractale est construit à partir de bruit fractal, soit de la forme  $1/f$ , où  $f$  = fréquences spatiales. Ce type de bruit présente la propriété d'être riche en basses fréquences spatiales (Field, 1987). Toutefois, au cours de l'étude réalisée par Benton, O'Brien et Curran (2007), les moyennes et hautes fréquences spatiales auraient été préservées. En effet, le filtre d'orientation appliqué au bruit fractal conservait toutes les fréquences spatiales présentes à l'intérieur de ce bruit. C'est ainsi que nous avons utilisé la rotation fractale comme stimulus de deuxième ordre, afin d'étudier l'effet de l'âge sur la perception du mouvement. Toutefois, l'étendue des fréquences spatiales présentes à l'intérieur du stimulus de rotation fractale a

été restreinte grâce à l'application d'un filtre spatial sélectif pour les fréquences situées entre 0.125 et 0.5 cpd.

La nature des mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale n'est pas clairement établie. En effet, bien que la rotation fractale serait analysée à l'aide de mécanismes sensibles à la forme, tel que suggéré par Benton, O'Brien et Curran (2007), aucune étude détaillée des propriétés spatio-temporelles de ces mécanismes n'a encore été faite. Le présent travail avait donc pour but, dans un premier temps, de déterminer la nature des mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale, en comparaison avec ceux assurant la perception de la rotation de premier ordre. Dans un deuxième temps, l'effet de l'âge sur la sensibilité au mouvement, plus précisément de discrimination à la direction, pour chacun de ces mécanismes a été évalué.

Deux études seront présentées. La première, comprenant une série de trois expériences, visait à déterminer la nature des mécanismes responsables de l'analyse de la rotation fractale. Plus précisément, la première expérience visait à évaluer de manière précise la fonction temporelle de la rotation fractale, en comparaison avec celle de la rotation de premier ordre, afin de déterminer si la rotation fractale est traitée par des mécanismes sensibles au mouvement de premier ou de deuxième ordre. En effet, les mécanismes sensibles au mouvement de premier ordre présenteraient une sensibilité de type passe-bande, avec une sensibilité optimale pour les stimuli présentés aux fréquences temporelles situées

entre 2 et 4 Hz (Hutchinson & Ledgeway, 2006); tandis que ceux sensibles au mouvement de deuxième ordre présenteraient une sensibilité au mouvement de type passe-bas, avec une sensibilité optimale pour les fréquences temporelles inférieures à 2 Hz (Hutchinson & Ledgeway, 2006). Ainsi, une certaine distinction entre les mécanismes de premier et deuxième ordre peut être établie sur la base des fonctions temporelles, telle que soutenue par plusieurs (Hutchinson & Ledgeway, 2006; Lu & Sperling, 1995). C'est ainsi que la première expérience visait à déterminer si de telles propriétés peuvent être associées aux mécanismes sensibles à la rotation fractale et de premier ordre. La deuxième expérience avait pour but, quant à elle, de déterminer si les mécanismes responsables du traitement de l'information sur la rotation fractale sont sensibles aux changements de position, de manière similaire aux mécanismes de deuxième ordre (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Seiffert & Cavanagh, 1998), ou sensibles aux déplacements d'énergie (Seiffert & Cavanagh, 1998). En effet, étant donné l'absence de variation locale de luminosité, à l'intérieur du stimulus de rotation fractale, ce type de stimulus pourrait bien être invisible aux mécanismes sensibles au mouvement de premier ordre. Ainsi, la perception de la rotation fractale devrait être assurée par des mécanismes capables d'extraire l'information sur la structure spatiale d'une image, tels ceux de deuxième ordre. C'est ce que nous avons tenté de déterminer dans cette seconde expérience. La troisième expérience visait à déterminer si les mécanismes responsables de l'analyse de la rotation fractale sont communs ou distincts de ceux responsables de l'analyse de la rotation de premier ordre. Si l'on considère que la rotation fractale devrait être invisible aux

mécanismes de premier ordre, les mécanismes assurant la perception de la rotation de premier ordre et de rotation fractale ne peuvent être que distincts, tel que suggéré par plusieurs études en psychophysique (Georgeson & Schofield, 2002; Kingdom, Prins, & Hayes, 2003; Ledgeway & Hutchinson, 2005; Nishida et al., 1997; Schofield & Georgeson, 1999, 2003; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000; Solomon & Sperling, 1994). Les résultats obtenus au cours de cette première étude démontrent clairement que la rotation fractale serait analysée par des mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre. Ainsi, étant donné la nature des mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale bien définie, nous avons tenté, par la suite, de déterminer si la sensibilité des mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale et de premier ordre est affectée par le vieillissement. En effet, plusieurs études démontrent une diminution de la discrimination à la direction des stimuli de premier ordre (Elliott et al., 1990; Habak & Faubert, 2000) associée à l'âge. Ainsi, sur la base de ces données, une réduction de la sensibilité à la direction du mouvement de premier et deuxième ordre serait attendue. De plus, les résultats obtenus par Habak & Faubert (2000) suggèrent un effet plus important de l'âge sur la perception du mouvement de deuxième ordre que de premier ordre. Ainsi, la discrimination à la direction de la rotation fractale pourrait être davantage affectée que celle de premier ordre. C'est pourquoi, au cours de la deuxième étude, nous avons mesuré la sensibilité au contraste à la discrimination de la direction de la rotation fractale et de premier ordre, pour deux groupes d'âge, soient pour des individus âgés entre 18 et 35 ans ou entre 65 et 75 ans. La deuxième étude comprenait deux

expériences, soient l'évaluation de la discrimination à la direction du mouvement de premier et deuxième ordre, ainsi qu'une condition contrôle permettant de vérifier que la visibilité des stimuli de rotation fractale et de premier ordre était équivalente pour chacun des deux groupes d'âge étudiés.

Le présent mémoire est divisé en cinq chapitres. Le premier chapitre contient une recension de la littérature, laquelle est subdivisée en trois parties. La première partie aborde la question de la perception du mouvement. Ainsi, la distinction entre le mouvement de premier et deuxième ordre sera présentée. Aussi, la controverse sur la nécessité de l'existence de mécanismes communs ou distincts assurant la perception du mouvement au sein du système visuel sera par la suite abordée. L'importance de la perception du mouvement sera également discutée au cours de cette première partie. La deuxième partie portera sur l'effet du vieillissement sur le système visuel, plus précisément sur la perception du mouvement. Finalement, une description détaillée de la rotation fractale, stimulus utilisé au cours des deux études présentées, sera fournie dans la dernière partie. À l'intérieur du deuxième et troisième chapitre seront présentés, respectivement le premier et deuxième article, tels que décrits précédemment. Le quatrième chapitre présentera une discussion portant sur la structure des mécanismes assurant la perception du mouvement de rotation fractale et de premier ordre, ainsi que sur les effets du vieillissement sur les mécanismes responsables du traitement de l'information du mouvement de premier et deuxième ordre. Finalement, la

conclusion ainsi que les perspectives futures, suite aux résultats obtenus, seront présentées à l'intérieur du cinquième chapitre.

## **Recension de la littérature**

### **1. Perception du mouvement**

Le système visuel dispose de plusieurs mécanismes permettant d'extraire l'information nécessaire à la détection ainsi qu'à l'identification de la direction et de la vitesse du mouvement. Aussi, le processus de perception du mouvement est-il initié par le déplacement de l'image sur la rétine. Ce mouvement de l'image peut être causé à la fois par le déplacement d'un objet à l'intérieur du champ visuel de l'observateur et par le déplacement de l'observateur lui-même. Ce type de mouvement est appelé mouvement réel (Anstis & Rogers, 1986). Une impression de mouvement peut également être induite lors de la présentation successive de deux points lumineux possédant chacun un emplacement spatial distinct (Anstis, 1980). Ce type de mouvement est appelé mouvement apparent (Anstis, 1980). La comparaison locale de la réponse neuronale de cellules sélectives à la direction permettrait l'identification de la direction du mouvement (Anstis, 1980). Le système responsable de la perception du mouvement lors de court déplacement spatial sera ainsi appelé de courte portée. Ainsi, ce type d'analyse pourrait s'effectuer à des niveaux inférieurs du système visuel, tel que proposé par (Braddick, 1974) et (Anstis, 1980). Toutefois, ce modèle ne pourrait assurer la perception du mouvement avec une augmentation de la distance séparant chacune des images présentées. Ainsi, suite à l'analyse de la structure spatiale de l'image, une mise en correspondance, à travers le temps, des différents

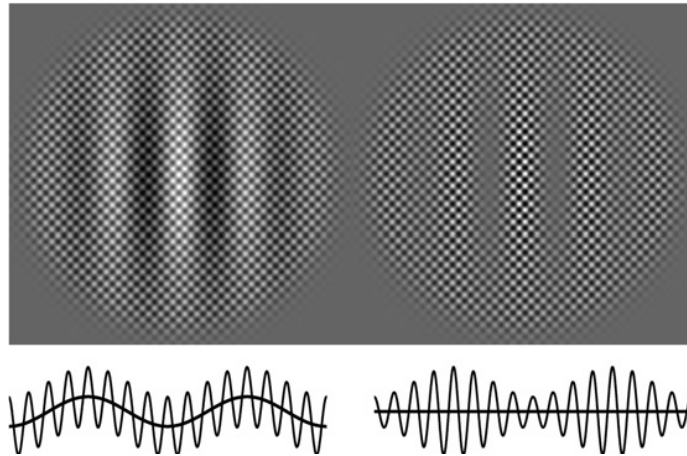
éléments de cette image assurerait l'extraction du signal de mouvement (Anstis, 1980). Ce type d'analyse requerrait, quant à lui, un traitement à des niveaux supérieurs du système visuel, puisque nécessitant une intégration globale (Anstis, 1980; Braddick, 1974). Le type de système assurant la perception du mouvement lors de l'exécution de déplacements sur de longue distance sera défini par Braddick (1974) comme étant de longue portée. Une certaine dichotomie du processus d'analyse de l'information visuelle sur le mouvement serait ainsi présente au sein du système visuel. La notion de l'existence de systèmes à courte et longue portée assurant la perception du mouvement sera reprise plus tard par Cavanagh et Mather (1989) pour être redéfinis comme constituant des mécanismes sensibles au mouvement de premier et deuxième ordre, respectivement.

### 1.1 Mouvement de premier et deuxième ordre

Une impression de mouvement peut être induite par des variations de premier et de deuxième ordre des propriétés spatiotemporelles d'une image. Le terme mouvement de premier ordre, également appelé mouvement fourrier ou linéaire, a été introduit afin de décrire le mouvement défini par des variations locales de luminosité (Cavanagh & Mather, 1989). C'est pourquoi ce type de stimulus serait directement accessible aux filtres linéaires du système visuel (figure 1). Ainsi, l'extraction des signaux d'énergie sur le mouvement pourrait s'effectuer au niveau du cortex strié, où sont retrouvées des cellules sélectives à l'orientation et



la direction du mouvement, permettant ainsi un filtrage spatiotemporel orienté (Hubel & Wiesel, 1959, 1968; Weliky, Bosking, & Fitzpatrick, 1996). Les canaux de fréquence spatiale et d'orientation ont longtemps été représentés comme effectuant une décomposition linéaire de l'image dans le domaine de Fourier (Campbell & Robson, 1968; Watson & Ahumada, 1985). Toutefois, la transformation d'une image dans le domaine de Fourier ne peut toutefois constituer qu'un mode de représentation, plutôt que d'analyse, de l'image, tel que soutenu par Wilson et Wilkinson (1997). Malgré tout, la plupart des modèles sur la perception du mouvement de premier et deuxième ordre utilisent la représentation de l'énergie spectrale des stimuli dans le domaine de Fourier, afin que ces signaux d'énergie soient par la suite analysés par les neurones. Par opposition, le terme mouvement de deuxième ordre, également appelé mouvement non fourrier ou non-linéaire, a été introduit afin de décrire le mouvement perçu grâce à un changement au niveau de la distribution spatiale, temporelle ou oculaire de l'image, en l'absence de variation locale de luminosité, tel que décrit par Cavanagh et Mather (1989). Ainsi, un tel type de mouvement demeurerait-il invisible aux mécanismes linéaires de détection du mouvement (Chubb & Sperling, 1988, 1991; Taub, Victor, & Conte, 1997). Par exemple, les stimuli définis par le contraste, l'orientation, la stéréoscopie ou la polarité (Petersik, 1995; Seiffert & Cavanagh, 1998) constituent tous des stimuli de deuxième ordre, ces derniers possédant une luminosité moyenne constante au cours de la présentation des différentes images constituant le stimulus en mouvement (figure 1).



**Figure 1<sup>1</sup>** : Représentation de stimuli modulés par la luminosité et le contraste. La figure de gauche représente un stimulus de premier ordre, soit un signal sinusoïdal modulé par la luminosité; tandis que la figure de droite, un stimulus de deuxième ordre, soit un signal sinusoïdal modulé par le contraste. Sous chacune de ces figures, le profil de luminosité (trait mince) ainsi que la variation moyenne de luminosité (trait large) sont représentés. Ainsi, l'on peut voir que les stimuli de deuxième ordre seraient invisibles aux filtres linéaires du système visuel, puisque la luminosité moyenne demeure inchangée pour ce type de stimulus.

Les mécanismes standard d'analyse du mouvement, soient ceux effectuant une transformation linéaire du signal, sont souvent modélisés par des détecteurs de Reichardt. Ces derniers effectuent une mise en correspondance spatiotemporelle de la réponse neuronale de cellules possédant leur champ récepteur à des emplacements différents du champ visuel (Reichardt, 1987; van Santen &

(1) Tirée de "Double dissociation between first- and second-order processing", par R.Allard et J. Faubert, 2007, *Vision Research*, 47, p.1130. Adaptée avec la permission des auteurs.

Sperling, 1985). Le traitement linéaire de l'information sur le mouvement est également souvent représenté par des unités spatiotemporelles formées à partir de paires de neurones possédant des champs récepteurs en quadrature et donnant une réponse spatiale de type Gausienne ou Gabor (Adelson & Bergen, 1985; Clifford, Freedman, & Vaina, 1998). Ces modules d'analyse du mouvement sont tous constitués de filtres spatiaux et temporels en série. Ainsi, une analyse linéaire des différentes composantes énergétiques du signal en mouvement dans le domaine de Fourier est effectuée (Adelson & Bergen, 1985). Toutefois, lorsqu'en présence de mouvement de deuxième ordre, aucune composante locale de direction ne peut être extraite de l'amplitude spectrale du stimulus (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988; Sperling, Chubb, Solomon, & Lu, 1994). Par exemple, l'annulation de la somme énergétique des composantes se déplaçant dans des directions opposées pour une même fréquence spatiale, pour un stimulus donné, pourrait rendre invisible aux filtres linéaires du système visuel un tel déplacement (Chubb & Sperling, 1988; Sperling et al., 1994). Ainsi, un traitement non linéaire de l'information serait nécessaire afin de rendre celle-ci accessible aux systèmes d'analyse linéaires du système visuel et ainsi permettre l'interprétation des signaux d'énergie de deuxième ordre présents dans le stimulus en mouvement (Chubb & Sperling, 1988, 1991; Solomon & Sperling, 1994; Sperling et al., 1994). Ainsi, un traitement linéaire, tandis que non linéaire serait nécessaire à la perception du mouvement de premier et deuxième ordre, respectivement.

## 1.2 Mécanismes communs ou distincts?

L'introduction de stimuli invisibles aux mécanismes linéaires d'analyse du mouvement (Chubb & Sperling, 1988, 1989) a ouvert le débat sur la structure du système responsable de la perception du mouvement. En effet, bien que la nécessité de la présence de non-linéarités au niveau du système visuel dans le processus du traitement de l'information sur le mouvement soit clairement établie (Chubb & Sperling, 1988, 1991; Taub et al., 1997), une controverse subsiste quant à l'emplacement d'une telle non-linéarité. En effet, des distorsions du signal neuronal peuvent être introduites à divers niveaux du traitement de l'information visuelle (Benardete & Kaplan, 1997; MacLeod, Williams, & Makous, 1992; Smith & Ledgeway, 1997). C'est ainsi qu'au niveau des photorécepteurs, des non-linéarités du signal peuvent être observées (MacLeod et al., 1992). De manière intéressante, certaines auraient lieu avant même que ne se produise l'intégration neuronale de l'information visuelle (MacLeod et al., 1992). Ainsi, l'introduction de telles distorsions non spécifiques au niveau du signal transmis pourrait rendre accessible, aux systèmes linéaires d'analyse, l'information sur le mouvement de deuxième ordre. Toutefois, plusieurs études ont démontré que ces non-linéarités inhérentes au système visuel ne pourraient expliquer de manière satisfaisante la détection de stimuli définis par le contraste (A. M. Derrington & Henning, 1994; Scott-Samuel & Georgeson, 1999a). De la même manière, les mécanismes d'analyse du mouvement pourraient inclure un tel traitement non linéaire de l'information permettant à la fois la perception du mouvement de premier et

deuxième ordre (Johnston et al., 1999). Ainsi, le pré-traitement non linéaire de l'information, rendant les stimuli de deuxième ordre directement accessible aux filtres linéaires du système visuel, tel que suggéré par plusieurs (Chubb & Sperling, 1988, 1991; Solomon & Sperling, 1994; Sperling et al., 1994; Wilson et al., 1992), serait superflu. C'est pourquoi l'existence d'un mécanisme d'analyse du mouvement permettant à la fois la détection des stimuli Fourier et non-Fourier a été émise par plusieurs (Benton & Johnston, 2001; Benton, Johnston, & McOwan, 2000; Benton, Johnston, McOwan, & Victor, 2001; Johnston et al., 1999; Taub et al., 1997). C'est ainsi qu'au cours d'une étude réalisée par Taub, Victor et Conte (1997), il a été démontré que suite à une transformation non linéaire d'un stimulus visuel  $p$ , de la forme

$$T(p) = \begin{cases} |p|^\alpha, p \geq 0 & \text{pour } \alpha = 0,72 \\ -g|p|^\alpha, p < 0 & \text{pour } g = 0,08 \end{cases}$$

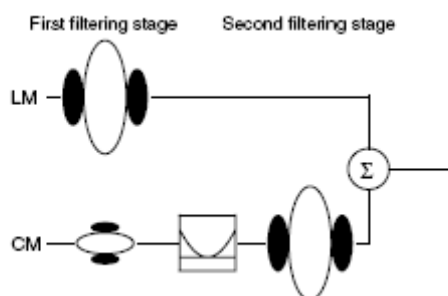
, les seuils de contraste à la discrimination de la direction du mouvement demeuraient inchangés, indépendamment de l'ordre du stimulus présenté, soient pour les stimuli de premier ou deuxième ordre, contrairement à ce qui était observé en l'absence d'une telle transformation. En effet, lors de l'application d'une simple transformation linéaire, une augmentation des seuils de contraste avec l'augmentation de l'ordre du stimulus était enregistrée. Ainsi, l'introduction de ce type de non-linéarité soutiendrait la possibilité de l'existence d'un mécanisme commun à l'analyse du mouvement de premier et deuxième ordre. Toutefois, au cours de cette même étude, une certaine dissociation du traitement de l'information sur la discrimination de la vitesse semblait présente. Ces résultats

ont été obtenus suite à l'utilisation d'une tâche de discrimination de la vitesse lors de la présentation de deux stimuli visuels de même fréquence spatiale, mais de fréquence temporelle distincte. Aussi, deux types de stimuli ont été utilisés, soient ceux Fourier et ceux non-Fourier. Ainsi, lors de la comparaison de deux stimuli de mêmes natures, soit Fourier vs Fourier ou non-Fourier vs non-Fourier, le critère d'incertitude lors de la discrimination de la vitesse était moindre que lors de la présentation de deux stimuli de nature distincte, soient Fourier vs non-Fourier. De plus, le niveau d'incertitude était supérieur lors de la présentation de deux stimuli de non-Fourier, comparativement à celle de deux stimuli de Fourier. Ces résultats suggèrent qu'une certaine dissociation des mécanismes de traitement de l'information sur le mouvement de premier et de deuxième ordre serait possible. Malgré tout, les auteurs soutiennent qu'un seul mécanisme de détection asymétrique et compressif pourrait bien être responsable de la perception du mouvement de premier et deuxième ordre. Néanmoins, à la lueur de ces observations, il semble possible d'affirmer qu'un certain traitement non linéaire de l'information visuelle, effectué à des niveaux inférieurs du système visuel, permettrait la détection du mouvement de deuxième ordre. De manière similaire au modèle proposé par Taub, Victor et Conte (1997), le modèle d'analyse par gradient permettrait la perception du mouvement de premier et deuxième ordre, plus particulièrement des stimuli définis par le contraste, à l'aide d'un seul mécanisme (Benton & Johnston, 2001; Benton et al., 2000; Benton et al., 2001). En effet, selon ce modèle la vitesse de déplacement pourrait être estimée à partir du ratio local du gradient temporel sur le gradient spatial

(Johnston & Clifford, 1995). Toutefois, ce modèle a-t-il été validé sur un nombre limité de stimuli de deuxième ordre, soient les patrons de battements ainsi que ceux modulés par le contraste, construit à partir de bruit binaire statique (Benton & Johnston, 2001; Johnston et al., 1999). Le modèle par analyse de gradient pourrait bien être incapable d'expliquer la perception de la direction du mouvement de tous les types de mouvement de deuxième ordre, puisque basé sur une intégration davantage locale de l'image. Par exemple, lorsque du bruit binaire dynamique est utilisé dans la construction de stimuli définis par le contraste, il devient difficile de déterminer la direction et la vitesse du mouvement, tel que démontré par Benton et Johnston (2001). Ainsi, tel que suggéré par Benton et Johnston (2001), le modèle par analyse de gradient n'exclue pas la possibilité qu'un traitement additionnel de l'information soit requis afin d'extraire l'information sur le mouvement de deuxième ordre.

C'est ainsi que plusieurs modèles faisant appel à des mécanismes distincts pour la détection du mouvement de premier et deuxième ordre ont été émis afin d'expliquer la perception visuelle du mouvement. Entre autres, le modèle émis par Wilson, Ferrera et Yo (1992), couramment appelé filtre-rectification-filtre, permettrait la détection du mouvement de deuxième ordre en deux étapes (figure 2). Dans un premier temps, un traitement initial de l'information serait effectué à l'aide de filtres orientés situés au niveau de l'aire V1. Dans un deuxième temps, une mise au carré, suivie d'un second filtrage orienté, serait effectuée au niveau de l'aire V2 (figure 2). L'identification de neurones au niveau de l'aire 17 et 18

chez le chat, répondant de manière sélective aux stimuli de deuxième ordre soutiendrait une telle spécificité du traitement de l'information sur le mouvement de deuxième ordre (Zhou & Baker, 1993). En effet, lors de la présentation de stimuli modulés par le contraste, une augmentation significative du taux de décharge chez 70% des neurones complexes de l'aire 18 a pu être observée. Toutefois, seulement 20% des neurones complexes situés au niveau de l'aire 17 répondaient au stimulus de deuxième ordre. Ainsi, la sensibilité aux stimuli de deuxième ordre serait présente à des niveaux supérieurs du système visuel, tel que proposé par Ferrera et Yo (1992).



**Figure 2<sup>1</sup>** : Représentation du traitement neuronal de l'information de premier et deuxième ordre. La partie supérieure du schéma, identifiée LM, représente le traitement du signal défini par la luminosité. Ainsi, l'on peut voir que le traitement de l'information de premier ordre, est directement accessible aux mécanismes linéaires d'analyse du système visuel. La partie inférieure du schéma, identifiée CM, quant à elle, représente le traitement du signal modulé par le contraste. En effet, tel que représenté ci-dessus, un traitement non linéaire de l'information de deuxième ordre est nécessaire avant que le signal d'énergie ne puisse être analysé par les filtres linéaires du système visuel.

(1) Tirée de "Double dissociation between first- and second-order processing", par R.Allard et J. Faubert, 2007, *Vision Research*, 47, p.1130. Adaptée avec la permission des auteurs.



### 1.2.1 Preuves en psychophysique de l'existence de mécanismes distincts :

Du point de vue psychophysique, plusieurs études soutiennent la nécessité d'avoir deux mécanismes de détection indépendants pour le traitement de l'information visuelle de premier et deuxième ordre (Allen, Hess, Mansouri, & Dakin, 2003; Elleberg, Allen, & Hess, 2006). En effet, plusieurs études ont démontré que la capacité de discrimination à la direction du mouvement demeurait intacte lors de la présentation de stimuli constitués à la fois d'indices du mouvement de premier et deuxième ordre se déplaçant dans des directions opposées (Scott-Samuel & Smith, 2000; Solomon & Sperling, 1994). En effet, lors de la présentation de stimuli de premier (Qian, Andersen, & Adelson, 1994; Scott-Samuel & Smith, 2000) ou deuxième ordre (Scott-Samuel & Smith, 2000) pour lesquels la somme locale des signaux d'énergie du mouvement, à l'intérieur d'un même champ récepteur, sont de forces égales et opposées, une annulation du mouvement apparent serait observée. Toutefois, l'absence de l'annulation de la perception du mouvement pour les stimuli composés de bandes de premier et deuxième ordre se déplaçant dans des directions opposées démontre bien l'absence d'interaction intermodale significative. Aussi, une telle absence de l'annulation du mouvement apparent ne peut être expliquée que par l'existence de canaux responsables du traitement de l'information visuelle de premier et deuxième ordre distincts.

De la même manière, plusieurs études ont rapporté le caractère distinct de la perception du mouvement de premier et deuxième ordre (Baker & Hess, 1998;

Elleberg, Allen, & Hess, 2004; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Kristjansson, 2001; Ledgeway & Hutchinson, 2005; Manahilov, Calvert, & Simpson, 2003; Schofield & Georgeson, 2000; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000; Seiffert & Cavanagh, 1998, 1999). Une sensibilité aux fréquences spatiales et temporelles distinctes serait observée pour la perception du mouvement de premier et deuxième ordre (Elleberg et al., 2006; Hutchinson & Ledgeway, 2006). C'est ainsi qu'au cours d'une étude réalisée par Hutchinson et Ledgeway (2006), la capacité de discrimination à la direction du mouvement pour trois types de stimuli de deuxième ordre, soient modulés par le contraste, la polarité et la longueur spatiale, ont été comparés à un stimulus modulé par la luminosité. Les stimuli possédaient une fréquence spatiale allant de 0,5 à 16 cycles par degré (cpd) et une fréquence temporelle variant de 0,5 à 16 Hz. C'est ainsi que les propriétés de type passe-bande des stimuli de premier ordre ainsi que de type passe-bas des stimuli de deuxième ordre ont pu être observées. En effet, pour ce qui est du stimulus de premier ordre, la sensibilité à la discrimination de la direction était optimale pour une valeur de fréquence temporelle allant de 2 à 4 Hz, telle que rapportée par les auteurs. Aussi, une baisse de sensibilité a pu être enregistrée pour les fréquences spatiales supérieures à 4cpd. Par opposition, les sujets présentaient une sensibilité accrue pour les stimuli de deuxième ordre présentés à basse fréquence spatiale et temporelle, soient inférieures à 2 cpd et 2 Hz, respectivement (Hutchinson & Ledgeway, 2006). La différence de sensibilité retrouvée entre les mécanismes de détection de premier et deuxième ordre

soutiendrait l'existence de mécanismes visuels de détection du mouvement indépendant.

Finalement, la nature distincte des mécanismes sensibles au mouvement de premier/deuxième ordre serait également révélée par l'absence de nystagmus induit suite à la présentation d'un stimulus de deuxième ordre modulé par le contraste, contrairement à ce qui est normalement observé pour les stimuli de premier ordre (Harris & Smith, 1992). Ainsi, un nombre grandissant d'études en psychophysique soutiennent l'existence de mécanismes distincts assurant la perception du mouvement de premier et deuxième ordre.

### 1.2.2 Preuves en neurophysiologie et neuroanatomie de l'existence de mécanismes distincts

Plusieurs données en neurophysiologie ainsi qu'en neuroanatomie soutiennent l'existence de zones d'activation cérébrale spécifiques au traitement de l'information sur le mouvement de deuxième ordre (Dumoulin, Baker, Hess, & Evans, 2003; Smith, Greenlee, Singh, Kraemer, & Hennig, 1998). En outre, au cours d'une étude en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) réalisée chez l'homme, une activation préférentielle de l'aire visuelle 3 (V3) et l'aire ventrale pariétale (VP) pour les stimuli de deuxième ordre a été démontrée (Smith et al., 1998). Ces résultats ont été obtenus suite à l'utilisation de stimuli construits à partir d'une plage de bruit binaire statique ou dynamique modulée par

le contraste ou la luminosité. Les enregistrements effectués au niveau de l'aire visuelle 1 (V1) et 2 (V2), ont démontré une activité sensible aux modulations spatiotemporelles de luminosité, plutôt qu'au déplacement de l'image. Les régions corticales V3, V3A, V3B et VP présentaient, quant à elles, une activation sélective au mouvement de deuxième ordre. Finalement, l'aire V5 constituerait possiblement une aire intégrative sur le mouvement. En effet, les potentiels évoqués étaient supérieurs lors de la présentation de stimuli en mouvement, comparativement aux stimuli statiques, indépendamment de la nature de ce mouvement. Ainsi, aucune distinction, sur la base des potentiels évoqués enregistrés, ne pouvait être établie entre les stimuli de premier et deuxième ordre à ce niveau (Smith et al., 1998). De la même façon, une certaine spécialisation corticale pour le traitement de l'information du mouvement de deuxième ordre a été rapportée au cours d'une étude réalisée par Dumoulin et al. (2003). C'est ainsi que la réponse corticale au niveau des aires V1, V2, V3/VP, V3a, V3b, V4 et V7 a été enregistrée par IRMf, suite à la présentation de stimuli modulés par la luminosité ou le contraste. Les résultats démontrent une ségrégation des structures anatomiques responsables du traitement de l'information de premier et deuxième ordre. En effet, le mouvement de premier ordre induirait l'activation des régions occipitales médianes, tandis que le mouvement de deuxième ordre, les régions occipitales latérales. Lors de la comparaison du niveau d'activation corticale, l'amplitude du signal enregistrée pour le lobe occipital latéral ainsi que le lobe pariétal antérieur supérieur était supérieure lors de la présentation du stimulus de deuxième ordre comparativement à celle du stimulus de premier ordre. De la

même façon, le précuneus présentait un niveau d'activation supérieur lors de la présentation du stimulus de premier ordre par rapport à celle du stimulus de deuxième ordre. Toutefois, peut-être aurait-il été intéressant de comparer la réponse corticale obtenue suite à la modulation spatiale de premier et deuxième ordre à la modulation temporelle de premier et deuxième ordre des stimuli présentés, afin d'isoler la réponse reflétant l'activation corticale permettant la perception du mouvement. Malgré tout, les résultats rapportés par Smith et al. (1998) et Dumoulin et al. (2003) soutiennent l'hypothèse d'une certaine dissociation corticale du traitement de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre.

La présence de structures anatomiques responsables du traitement spécifique de l'information du mouvement de deuxième ordre semble d'autant plus probable, si l'on considère l'existence de déficits visuels affectant de manière sélective la perception du mouvement de deuxième ordre, suite à des lésions corticales localisées (Plant, Laxer, Barbaro, Schiffman, & Nakayama, 1993; Plant & Nakayama, 1993). En effet, la résection chirurgicale unilatérale de l'aire l'occipitale latérale effectuée chez trois patients, aurait induite de tels déficits. Plus spécifiquement, une diminution de la sensibilité à la discrimination de la direction du mouvement de deuxième ordre était observée chez ces patients. La sensibilité au mouvement de premier ordre demeurait toutefois inchangée (Plant et al., 1993; Plant & Nakayama, 1993). Toutefois, ces résultats n'excluent pas la possibilité qu'une partie de l'information de premier ordre soit analysée au niveau

de l'aire l'occipitale latérale, étant donné la nature diffuse du traitement de ce type d'information. En effet, plusieurs régions corticales seraient activées lors de la présentation de stimuli de premier ordre, telles que les régions V1, V2, V3, VP et V5 (Dumoulin et al., 2003; Seiffert, Somers, Dale, & Tootell, 2003; Smith et al., 1998). En accord avec l'hypothèse d'un certain chevauchement du traitement cortical de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre, une étude réalisée par Braun, Petersen, Schonle et Fahle (1998) démontre une diminution de la sensibilité à la direction équivalente pour les stimuli de premier et deuxième ordre, suite à des lésions unilatérales du cortex pariétal postérieur. Toutefois, un tel déficit n'a-t-il pu être observé que chez deux des neuf sujets étudiés. Aussi, la présence de lésions diffuses chez les sujets présentés par Braun et al. (1998) pourrait expliquer l'absence de spécificité des déficits visuels observés.

Malgré la dichotomie présente au sein du système visuel entre les mécanismes responsables du traitement de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre, une certaine interaction entre ces mécanismes serait possible, tel que suggéré à l'aide d'enregistrements en magnétoencéphalographie (MEG). En effet, au cours d'une étude réalisée par Sofue, Kaneoke et Kakigi (2003), une différence significative de l'amplitude du signal, soit une amplitude plus élevée lors de la présentation de stimuli de premier ordre, a pu être observée. Aussi, lors de la présentation d'un stimulus composé à la fois d'indices de mouvement de premier et deuxième ordre, une augmentation de l'amplitude du potentiel évoqué

était enregistrée comparativement à celle générée lors du visionnement du stimulus en mouvement défini par les propriétés de deuxième ordre uniquement. Néanmoins, l'amplitude du signal demeurait inférieure à celle du signal induit par la présentation du stimulus de premier ordre. Ainsi, une certaine interaction entre les mécanismes responsables du traitement de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre serait possible (Sofue et al., 2003). Toutefois, les enregistrements ayant tous été effectués au niveau de l'aire occipitopariétale temporale, il semble difficile de déterminer si les différences observées lors de la présentation de chacun de ces types de stimuli seraient tout simplement attribuables à une certaine spécificité au sein de la population neuronale aux différentes propriétés spatiotemporelles de l'image ou bien attribuables à la présence d'une certaine interaction des mécanismes sensibles à la perception du mouvement de premier et deuxième ordre. Malgré tout, une intégration commune à des niveaux supérieurs du système visuel, de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre serait possible. C'est ainsi que la réponse neuronale au mouvement de premier et deuxième ordre pourrait bien être combinée au niveau des aires intégratives du cortex extrastrié, tel que suggéré par Wilson, Ferrera et Yo (1992). Entre autres, l'aire V5, pourrait bien remplir une telle fonction, puisqu'activée de manière équivalente par les stimuli en mouvement de premier et deuxième ordre (Smith et al., 1998). Les régions corticales V3 et VP, quant à eux, présenteraient une sensibilité accrue pour les stimuli de deuxième ordre. Ainsi, il serait possible que le traitement initial de l'information de deuxième ordre se produise, de manière spécifique, au niveau des régions V3 et VP. L'information

serait par la suite transmise à l'aire V5 où un traitement additionnel serait effectué (Smith et al., 1998).

### 1.3 Rôles de la perception du mouvement

La perception du mouvement est essentielle, puisqu'elle nous permet, entre autres, d'estimer la structure tridimensionnelle de notre environnement, d'évaluer les distances des objets par rapport à notre propre corps, ainsi que d'améliorer la ségrégation d'un objet par rapport au plan sur lequel il se situe (Eby, 1992; Landy, Doshier, Sperling, & Perkins, 1991; Ullman, 1979). La perception du mouvement semble d'autant plus essentielle à notre bon fonctionnement que le développement des connexions intercolonnaires aurait lieu, en premier lieu, au niveau des aires 4b et 5, soit avant celles apparaissant au niveau des aires corticales V2 et V3 (Burkhalter, Bernardo, & Charles, 1993). Ainsi, la mise en place de circuits responsables de l'analyse du mouvement s'effectuerait bien avant ceux responsables de la perception de la couleur et de la forme, tel que proposé par Burkhalter, Bernardo et Charles (1993).

La perception du mouvement joue un rôle essentiel dans l'évaluation de la structure tridimensionnelle de notre environnement. En effet, tel que démontré par Ullman (1979), il serait possible de reconstituer la structure de l'environnement visuel à partir de sa représentation deux dimensionnelle en mouvement au niveau de la rétine. En effet, une décomposition de l'image en ces différents éléments est



rendue possible grâce à la perception du mouvement (Ullman, 1979). Une telle reconstruction de la structure tridimensionnelle de l'image serait toutefois dépendante de plusieurs facteurs spatiotemporels, dont la vitesse et la distance parcourue par l'objet en mouvement (Eby, 1992). En effet, une diminution de la profondeur serait perçue lors de la réduction de la fréquence temporelle. De la même façon, l'augmentation de la distance parcourue par un objet se déplaçant à l'intérieur du champ visuel induirait une impression de profondeur accrue (Eby, 1992). Les indices de profondeur étant induits à la fois par le mouvement de premier et deuxième ordre (Hegde, Albright, & Stoner, 2004), une reconstruction efficace de la structure tridimensionnelle est ainsi assurée.

La détection du mouvement permet également de distinguer des objets, autrement invisibles lorsque statiques, de l'arrière-plan (Regan, 1986). Ainsi, la discrimination de la forme d'un objet peut être réalisée à partir du mouvement de celui-ci (Regan, 1986). En effet, la détection d'un objet, lorsque placé sur un arrière-plan uniforme, est rendue possible lorsque celui-ci se déplace dans une direction opposée à celle de l'arrière-plan ainsi que lors de l'arrêt du mouvement de ce même objet, tel que démontré par Kandil et Fahle (2004). La possibilité de la ségrégation d'un objet par rapport à son arrière-plan semble d'autant plus plausible si l'on considère la présence de neurones capables de discriminer la direction du déplacement d'un objet par rapport à son environnement (Frost & Nakayama, 1983). Entre autres, chez le pigeon, plusieurs neurones présentant une amplitude de réponse élevée lors de la présentation d'un objet se déplaçant dans

une direction opposée à celle de l'arrière-plan auraient été identifiés au niveau du tectum optique. Toutefois, une inhibition était enregistrée lors d'un mouvement en phase du stimulus et de son arrière-plan. De plus, Frost et Nakayama (1983) ont démontré que la réponse neuronale est dépendante de la direction du mouvement d'un objet indépendamment de la direction du déplacement de l'observateur .

Finalement, la perception du mouvement permet de déterminer la direction du déplacement d'un observateur par rapport à son environnement. En effet, le flux optique généré, entre autres, au cours de la locomotion (Duffy, 2000), nous permet d'évaluer la direction et la vitesse du déplacement effectué. Le flux optique permet également une meilleure estimation des distances ainsi que des profondeurs. Ces paramètres nous permettent non seulement une meilleure approximation du déplacement corporel, mais également une meilleure interaction avec l'environnement. C'est ainsi que la perception du mouvement corporel soutient, en partie, le principe d'action perception à l'aide des parallaxes de mouvement générées au cours de déplacements (Bernier, Chua, & Franks, 2005; Koenderink, 1986; Warren, Kay, Zosh, Duchon, & Sahuc, 2001).

## **2. Vieillesse normale du système visuel**

Le vieillissement normal du système visuel induit plusieurs changements physiologiques et perceptuels. Entre autres, une diminution de la qualité de la transmission optique serait observée. Cette diminution pourrait être attribuable, entre autres, au jaunissement du cristallin, à l'augmentation de la densité lenticulaire (Cook, Koretz, Pfahnl, Hyun, & Kaufman, 1994), à la perte du pouvoir accommodatif, au durcissement du cristallin (Glasser & Campbell, 1999) ainsi qu'une myosis sénile (Winn, Whitaker, Elliott, & Phillips, 1994). De la même manière, une augmentation de l'aberration optique, telle que mesurée par la fonction de transfert modulateur (Artal, Ferro, Miranda, & Navarro, 1993; McLellan, Marcos, & Burns, 2001), plus spécifiquement de la surface oculaire interne (Artal, Berrio, Guirao, & Piers, 2002) serait également observée avec le vieillissement. Ces changements au niveau du médium optique pourraient-ils réduire la qualité de la transmission de l'information visuelle en provenance de l'environnement.

Plusieurs fonctions visuelles sont affectées avec une augmentation de l'âge, telles que l'acuité visuelle (Owsley et al., 1983; Weale, 1975), la sensibilité au contraste (Owsley et al., 1983) et la sensibilité au mouvement (Snowden & Kavanagh, 2006). Toutefois, plusieurs études démontrent que la diminution des capacités visuelles observables avec l'âge ne peut être attribuable aux facteurs optiques (Ball & Sekuler, 1986; Elliott et al., 1990; Morrison & McGrath, 1985; Weale,

1975; Zlatkova, Coulter, & Anderson, 2003). Par exemple, Morrison & McGrath (1985) ont évalué l'effet de l'aberration d'excentricité chez des sujets âgés présentant une aphakie monoculaire, sur la vision. Ainsi, les auteurs ont comparé la sensibilité monoculaire au contraste entre les deux yeux chez ces sujets. Les résultats obtenus suggéraient que l'aberration d'excentricité associée à l'âge n'avait aucun effet significatif sur la sensibilité au contraste. Aussi, chez le groupe de jeunes adultes, la sensibilité au contraste demeurait inchangée malgré le visionnement des stimuli au travers d'une pupille artificielle à diamètre restreint ou de filtre à densité neutre. Aussi, la performance chez ce groupe d'âge demeurait-elle supérieure à celle du groupe des personnes âgées. De la même façon, Elliott, Whitaker et MacVeigh (1990) ont démontré que la différence, associée à l'âge, de sensibilité au contraste à la direction du mouvement de stimuli modulés par la luminosité persistait malgré l'induction pharmacologique de myosis pupillaire chez les jeunes adultes. Ces données indiquent la contribution minimale des facteurs optiques à la diminution de la sensibilité à la discrimination de la direction du mouvement, associée avec le vieillissement. Ainsi, des changements au niveau cortical pourraient être à l'origine des déficits observés.

La diminution de la qualité du traitement visuel de l'information sur le mouvement peut être attribuable à plusieurs changements au niveau cortical. Entre autres, une diminution de l'activité GABAergique au niveau de l'aire corticale V1 contribuerait, en partie, à la diminution de la sélectivité neuronale, tel que rapporté par Schmolesky, Wang, Pu et Leventhal (2000). En effet, une telle

diminution de l'inhibition intracorticale induite, par une réduction de la proportion de neurones GABAergiques retrouvés au sein du cortex strié (Hua, Kao, Sun, Li, & Zhou, 2008) ainsi que par une augmentation de l'activité neuronale spontanée des cellules de l'aire visuelle primaire (Schmolesky et al., 2000), pourrait bien être responsable de la réduction de la sensibilité à l'orientation (Betts, Sekuler, & Bennett, 2007) et à la direction du mouvement observées avec l'âge (Tran et al., 1998). C'est ainsi que la modulation de la quantité de neurotransmetteurs GABA libérés pourrait avoir une influence sur les fonctions du système visuel vieillissant, tel que soutenu par Leventhal, Wang, Pu, Zhou et Ma (2003). En effet, au cours d'enregistrement en neurophysiologie de 257 neurones du cortex strié chez sept singes âgés, tandis que de 242 neurones chez 6 jeunes singes, l'absence de sélectivité à l'orientation spatiale d'un stimulus serait observée chez les animaux âgés. Toutefois, l'administration chez ces animaux de bicuculline, un antagoniste des récepteurs GABAergiques, avait peu d'effet sur la sélectivité à l'orientation et la direction du mouvement, contrairement à ce qui était observé chez les jeunes singes, soit une réduction de ces fonctions visuelles. L'administration de muscimol, un agoniste des récepteurs GABAergiques, induisait, quant à elle, une augmentation de la sélectivité neuronale à l'orientation et la direction du mouvement chez les singes âgés (Leventhal et al., 2003). Ces résultats suggèrent, non seulement, qu'une diminution de la quantité de neurotransmetteurs GABA libérés serait réduite chez les sujets âgés, mais également qu'une augmentation de la production de ces

neurotransmetteurs pourrait avoir un effet bénéfique sur les fonctions visuelles de cette population.

## 2.1 Effet du vieillissement sur la perception du mouvement

Une diminution de la qualité du traitement de l'information visuelle sur le mouvement serait observée avec l'âge. Entre autres, une diminution de l'acuité visuelle dynamique (Long & Crambert, 1990), de la détection du mouvement (Wood & Bullimore, 1995); (Tran et al., 1998), de la discrimination de la direction du mouvement (Bennett et al., 2007; Habak & Faubert, 2000; Tran et al., 1998) ainsi que de la discrimination de la vitesse (Norman et al., 2003; Raghuram et al., 2005; Scialfa et al., 1991; Snowden & Kavanagh, 2006), seraient tous tributaires de cette réduction de la perception du mouvement. En effet, lors de la présentation d'un cinématogramme à points aléatoires, une diminution du seuil de détection ainsi que de discrimination de la direction du mouvement serait observée (Tran et al., 1998). Ces résultats ont été enregistrés chez 46 sujets âgés entre 19 et 92 ans. Le seuil de détection du mouvement était défini comme étant le pourcentage de points se déplaçant dans une direction cohérente, nécessaire à l'obtention d'un nystagmus optocinétique dans 75% des cas, telle que mesurée par oculographie à infrarouge. De la même façon, le seuil de discrimination de la direction du mouvement correspondait au pourcentage de points de déplaçant dans une même direction, nécessaire à l'identification subjective de la direction du mouvement dans 75% des enregistrements. Les résultats obtenus au cours de

cette étude sont intéressants, puisqu'ils combinent à la fois les mesures physiologiques à celles psychophysiques (Tran et al., 1998). De la même façon, une diminution de la détection du mouvement a été rapportée au cours d'une étude réalisée par Wood & Bullimore (1995). En effet, une augmentation du déplacement minimal requis afin d'induire une impression de mouvement serait observée chez cette population. Ces résultats ont été obtenus suite à l'évaluation de la perception du mouvement chez 91 sujets âgés entre 21 et 82 ans. Toutefois, les résultats démontrent bien une diminution davantage marquée pour les individus âgés de plus de 70 ans. Une détérioration des capacités d'intégration spatiotemporelle de l'information visuelle serait également observée chez la population vieillissante (Bennett et al., 2007; Mendelson & Wells, 2002; Raghuram et al., 2005). En effet, une réduction de la vitesse de traitement de l'information serait observée, tel que démontré chez le rat (Mendelson & Wells, 2002). Ainsi, une diminution moyenne de la vitesse préférée par les cellules situées au niveau de l'aire corticale 17 et 18 serait observée chez les animaux âgés. De la même manière, une diminution de la fréquence temporelle de stimuli clignotants à laquelle les cellules enregistrées étaient capables de répondre, était observée chez les sujets âgés. C'est ainsi, qu'une augmentation du temps d'intégration, entre autres, de l'information sur le mouvement serait associée au vieillissement (Bennett et al., 2007; Raghuram et al., 2005). Finalement, une diminution de la discrimination de la vitesse serait observée avec l'âge. En effet, Scialfa et al. (1991) ont démontré chez les personnes âgées, grâce à une simulation automobile, l'augmentation de la vitesse perçue lorsque le véhicule se

déplaçait à basse vitesse; tandis que la diminution de la vitesse perçut lorsque le véhicule se déplaçait à haute vitesse (Scialfa et al., 1991). Ainsi, selon les données actuelles, plusieurs facteurs contribueraient à la qualité de la perception du mouvement associée au vieillissement en santé du système visuel.

La diminution de la qualité de la perception du mouvement observée chez la population vieillissante constitue un facteur essentiel à considérer lors de l'évaluation de la mobilité de ces individus, puisqu'elle pourrait affecter l'interaction efficace avec son environnement. C'est ainsi qu'au cours d'une étude de cohorte menée chez 9704 femmes âgées de plus de 65 ans, une diminution de l'acuité visuelle et de la sensibilité au contraste a pu être associée à une augmentation du taux de mortalité, plus particulièrement du taux de mortalité traumatique (Pedula et al., 2006). En effet, le taux de mortalité traumatique était trois fois plus élevé chez les individus présentant une acuité visuelle ainsi qu'une sensibilité au contraste se situant dans le dernier quartile, comparativement aux individus se situant dans le premier quartile (Pedula et al., 2006). De la même manière, une diminution de la mobilité serait associée à une réduction des capacités visuelles (Salive et al., 1994). Ainsi, chez les individus présentant une acuité visuelle de moins de 20/40, 39% rapportaient avoir une limitation dans les activités de la vie quotidienne, telle que prendre son bain, s'habiller, manger ou marcher, comparativement à seulement 7% chez les sujets possédant une acuité visuelle supérieure à 20/40. Aussi, 70% des individus possédant une acuité visuelle inférieure à 20/40 présentaient une limitation au niveau de la mobilité,



soient étaient incapables de monter un escalier ou encore marcher un demi-mile sans assistance, contre seulement 29% chez ceux ayant une acuité visuelle supérieure à 20/40 (Salive et al., 1994). Les résultats mentionnés précédemment indiquent tous l'importance des fonctions visuelles, plus particulièrement de l'acuité visuelle et de la sensibilité au contraste, sur la mobilité.

### **3. Rotation fractale**

La rotation fractale est un nouveau stimulus ayant été introduit par Benton, O'Brien et Curran (2007). Tel que démontré par Benton, O'Brien et Curran (2007), la rotation fractale peut être créée à partir d'un filtre appliqué à du bruit fractal, dans le domaine fourrier. L'orientation de l'image peut être définie de manière uniforme à partir de l'orientation sélectionnée pour le filtre. C'est ainsi qu'en appliquant le filtre à la transformée de fourrier du bruit, l'orientation de la structure spatiale de l'image peut être définie. Le stimulus de rotation fractale peut être créé en prenant l'inverse de la transformée de fourrier de l'image filtrée, pour laquelle le filtre a subi une rotation dans une direction donnée, tel que décrit par Benton, O'Brien et Curran (2007). Le filtre passant par l'origine du domaine de fourrier, chaque portion de l'image subie une rotation d'égale amplitude, puisqu'aucun emplacement spatial ne peut être attribué à ce dernier, d'où la qualification de stimulus de rotation fractal, tel que présenté par Benton, O'Brien et Curran (2007). De plus, afin de créer une impression de rotation sur 360 °, le filtre ayant subi un changement d'orientation de 3° par rapport à l'image précédente était appliqué à chaque image présentée à l'intérieur de la séquence. Une nouvelle image étant générée pour chaque changement d'orientation, un mouvement non rigide de la structure spatiale du stimulus était ainsi obtenu (Benton et al., 2007).

Si l'on considère l'absence de variation locale de luminosité au sein du stimulus de rotation fractale, ce type de stimulus devrait être invisible aux mécanismes sensibles au mouvement de premier ordre. Ainsi, la perception de ce stimulus requerrait l'intégration de sa structure spatiale, plus précisément de son orientation. Par la suite, l'analyse des changements d'orientation de la structure spatiale de l'image à travers le temps permettrait de déterminer le sens de la rotation du stimulus. Les mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre étant capables d'extraire l'information sur le mouvement à partir des changements de position d'une image (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Seiffert & Cavanagh, 1998), ces derniers pourraient bien être responsables de l'analyse du mouvement de rotation fractal. Toutefois, au cours de l'étude présentée par Benton, O'Brien & Curran (2007), la nature exacte des mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale n'a pu être déterminée.

## *Chapitre II*

### **Article 1**

#### **Exploring the spatiotemporal properties of fractal rotation**

Sarah Lagacé-Nadon

Rémy Allard

Jocelyn Faubert

#### **Abstract**

In this study, a series of three experiments were conducted. The aim of these experiments was to determine the nature of fractal rotation, a new stimulus introduced by Benton, O'Brien & Curran (2007), in comparison with first-order rotation. This stimulus has been proposed to be invisible to first-order sensitive mechanisms considering the absence of local motion energy. Rather, motion perception would require the analysis of spatial structure, more specifically the orientation, changing over time. In experiment I, the spatiotemporal properties of fractal rotation have been explored, in comparison with first-order rotation. In experiment II, a motion paradigm similar to the one developed by Nakayama & Tyler (1981) and later used by Seiffert & Cavanagh (1998) has been used to characterize the motion processing mechanism responsible for fractal rotation perception. Finally, in experiment III, we have used a paradigm similar to the one employed by Scott-Samuel & Smith (2000) to evaluate whether fractal rotation is

analyzed by common or distinct mechanisms to those for first-order rotation. Results indicate that fractal rotation possesses second-order spatiotemporal properties. Moreover, fractal rotation processing mechanisms are orientation-based, similarly to contrast-modulated, orientation- and stereo-defined stimuli. Therefore, we can conclude that fractal rotation constitutes a second-order type of stimulus and that second-order mechanisms are sensitive to changes of spatial structure, more specifically changes in orientation, over time. Given the absence of cancellation of first-order and fractal rotation motion signals we can therefore conclude that the first- and second-order motion sensitive pathways are dissociable at early stages of the visual processing stream.

Keywords: fractal, rotation, feature tracking, linear\ nonlinear systems, motion perception, motion processing, spatial structure

## **Introduction**

Motion perception ensures the execution of safe navigation, as well as efficient interaction with the environment. Accordingly, it is essential for figure ground segregation (Kandil & Fahle, 2004; Regan, 1986; Regan & Beverley, 1984), evaluating the tridimensional structure of our environment (Eby, 1992; Hegde et al., 2004; Ullman, 1979) and determining distance between an object and its observer (Gray & Regan, 1999).

Motion perception can be induced through first- and second-order variations of the spatiotemporal properties of an image (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989). First-order stimuli, often termed Fourier motion, are those defined by local variation of luminosity (Anstis & Mather, 1985; Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989; Wilson et al., 1992). Motion energy being found at the modulating frequency in the Fourier spatiotemporal frequency domain, these stimuli are directly accessible to linear filters of the visual system (Campbell & Robson, 1968; Chubb & Sperling, 1988, 1991; Watson & Ahumada, 1985). Second-order stimuli, also called non-Fourier motion, are those for which no local variation of luminosity is found. Rather, these stimuli are defined by other properties for which higher level cortical visual processing is required (Chubb & Sperling, 1988, 1989; Wilson et al., 1992). For example, variation of contrast, polarity, orientation, binocular disparity and spatial length are all considered as stimuli attributes defining second-order motion

(Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Seiffert & Cavanagh, 1998). These stimuli are all considered invisible to standard linear motion sensitive mechanisms. Accordingly, nonlinear preprocessing of the signal is required for motion to be perceived by the visual system (Benton & Johnston, 2001; Benton et al., 2001; Chubb & Sperling, 1988, 1991; Solomon & Sperling, 1994; Taub et al., 1997; Wilson et al., 1992). As such, several models integrating such nonlinear transformation have been proposed. Full- and half-wave rectification (Chubb & Sperling, 1988, 1991; Solomon & Sperling, 1994), filter-rectify-filter (Wilson et al., 1992) and spatiotemporal gradient (Benton & Johnston, 2001; Benton et al., 2000; Benton et al., 2001; Johnston et al., 1999) all constitute examples of models using nonlinear transformation to extract second-order motion signal.

### **First- and second-order motion processing**

Sensitivity to direction, velocity and orientation of luminosity are found as early as the primary visual cortex (Hubel & Wiesel, 1959, 1962; Movshon, 1975). As such, first-order motion signal could be extracted based on the responses of the striate cortex, at which level an oriented spatiotemporal filtering is performed (Dumoulin et al., 2003). Therefore, luminance-based motion analysis is thought to occur at lower levels of the visual system, through local integrative processes (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wilson et al., 1992). In contrast, second-order motion perception would arise at higher levels of the visual system,

possibly at the level of the extrastriate cortex (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wenderoth, Watson, Egan, Tochon-Danguy, & O'Keefe G, 1999). Considering the absence of local linear variations of the spatiotemporal frequency content of second-order motion signal, visual processing would require some form of global integration, as well as analysis of the spatial structure of the image. Indeed, Seiffert & Cavanagh (1998) demonstrated that various types of second-order motion stimuli, such as contrast-, orientation- and stereo-defined, are analyzed by position-based mechanisms. Similar results have been obtained by Derrington & Ukkonen (1999) using contrast-modulated stimuli. These authors demonstrated that second-order mechanisms are sensitive to changes in spatial location of features of the image under motion, using a pedestal motion paradigm (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999). Nevertheless, uncertainty remains as to the specific cortical regions involved in the analysis of this motion percept. One study suggests that V3 and VP correspond to the first cortical regions responsible for second-order motion processing (Smith et al., 1998), as recorded using functional magnetic resonance imaging (fMRI). Another study recorded a specific increase in activity, again using fMRI, in the lateral occipital lobe and anterior superior parietal lobule, following the presentation of a second-order motion stimulus (Dumoulin et al., 2003). Together, these studies suggest higher level visual cortical areas are involved in second-order motion processing.



### **Fractal rotation**

Fractal rotation is a novel type of stimulus introduced by Benton, O'Brien & Curran (2007). It has been created to isolate mechanisms responsible for form-dependent motion analysis. The stimulus is obtained using an orientation filter rotating around the origin in the Fourier domain. Consequently, every part of the image undergoes an equal amount of rotation. Because the quality of rotation is fractal, there is no net local variation of luminosity, as argued by the authors. Therefore, such a stimulus would be invisible to first-order motion processing mechanisms. Accordingly, a significant reduction in the motion after-effect elicited following presentation of fractal rotation, as compared to first-order rotation, was observed by Benton, O'Brien & Curran (2007). These results suggest different mechanisms than those responsible for processing of first-order stimulus are involved in the analysis of fractal rotation. The only motion cue available being orientation changes, mechanisms sensitive to fractal rotation would need to extract spatial structure, in this case orientation, prior to motion analysis. Uncertainty remains as to whether such form-dependent motion constitutes feature tracking. As stated by Benton, O'Brien & Curran (2007), fractal rotation is characterized by the absence of spatial features that can be tracked. It thus constitutes an excellent means for selectively stimulating mechanisms responsible for perception of form-dependent motion.

### **Common or distinct mechanisms?**

A debate remains as to whether first- and second-order motion sensitive mechanisms constitute common or distinct pathways. From a psychophysical point of view, several studies suggest distinct mechanisms are required to integrate second-order motion, at least at lower stages of the visual processing stream (Ledgeway & Hutchinson, 2005; Nishida et al., 1997; Schofield & Georgeson, 1999, 2003; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000; Solomon & Sperling, 1994). However, this may depend on the stimulus parameters such as motion speed (Allard & Faubert, 2008a). Similarly, several neuroimaging and neurophysiological studies reported such a dichotomy of the visual motion perception system (Dumoulin et al., 2003; Mareschal & Baker, 1998; Smith et al., 1998). Moreover, selective deficit for non-Fourier motion has been reported following lateral occipital lobe lesions (Plant et al., 1993; Plant & Nakayama, 1993; Vaina & Soloviev, 2004). The above mentioned studies all support the existence of initially distinct processing streams for first- and second-order motion information. However, these do not exclude the possibility of later interaction in the visual system. As such, Smith and al. (1998) demonstrated a selective activation of V3/VP by second-order, but equal activation of V5 by first- and second-order motion signals. This suggests that areas V3/VP constitute the initial step in the processing of second-order motion, but that V5 would merge first- and second-order motion signals for further processing. Such a common integration of both types of motion signals can be evidenced by the existence of

cross-adaptation between first- and second-order motion (Ledgeway & Smith, 1994). Nevertheless, a growing number of evidence suggests a dissociation of both processing streams exists within the visual system.

## **Objectives**

The present study aimed at determining the specific nature of fractal rotation. That is, to evaluate whether fractal rotation is analyzed by second-order motion mechanisms or not. Using a motion paradigm that could reveal the nature of the motion mechanisms, Seiffert & Cavanagh (1998), were able to demonstrate that both contrast and orientation-modulated stimuli are processed by mechanisms sensitive to position-changes. Because fractal rotation perception requires the analysis of changes in spatial structure, i.e. orientation, over time, this type of stimulus could potentially be analyzed by second-order motion mechanism. A series of three experiments have been conducted. In experiment I, the temporal properties of fractal rotation have been explored, in comparison with first-order rotation. In experiment II, a motion paradigm similar to the one developed by Nakayama & Tyler (1981) and later used by Seiffert & Cavanagh (1998) has been employed to determine whether mechanisms sensitive to fractal rotation are position- or energy-based. Finally, in experiment III, we adapted a paradigm developed by Scott-Samuel & Smith (2000) to evaluate whether fractal rotation is analyzed by common or distinct mechanisms than those responsible for first-order rotation processing.

## **Experiment 1: Temporal frequency function of fractal rotation**

Distinct spatiotemporal properties have been reported for first- and second-order type of stimuli (Ellemberg et al., 2006; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Lu & Sperling, 1995). For example, Hutchinson & Ledgeway (2006) have demonstrated that sensitivity to first-order stimuli is bandpass in nature. Accordingly, sensitivity to direction of motion was optimal for temporal frequencies between 2 and 4 Hz. A relatively good sensitivity could be preserved for temporal frequencies up to 8 Hz. By opposition, second-order sensitive mechanisms presented lowpass properties. As measured by Hutchinson & Ledgeway (2006), sensitivity to contrast-, polarity- and spatial length-modulated stimuli were optimal for temporal frequencies lower than 2Hz. Moreover, discrimination of motion direction of second-order stimuli became impossible for stimuli presented at temporal frequencies equal or above 4Hz. Results reported by the authors were obtained at a relatively low spatial frequency, i.e. 1 cycle per degree (cpd) (Hutchinson & Ledgeway, 2006). These results clearly highlight the lowpass responses to spatial and temporal frequencies of second-order sensitive mechanisms.

Similarly to contrast-, polarity-, and spatial length-modulated stimuli, fractal rotation presents no net local variation of luminosity. Hence, in the following

experiment, we attempted to determine if fractal rotation presents spatiotemporal properties similar to those reported for second-order type of stimuli.

## **Methods**

### **Subject selection**

Participants were aged between 18 and 30 years old (mean age =  $21,2 \pm 1,53$  for experiment I, mean age =  $26,2 \pm 1,46$  for experiment II, mean age =  $23,6 \pm 2,06$  for experiment III). Four subjects for experiment I, while five for experiment II and III have participated. Subjects needed to have a minimal binocular acuity of 6/6 after optimal optical correction. Moreover, participants presenting strabismus and/or amblyopia were excluded. Informed consent was given by each participant upon evaluation.

### **Apparatus and stimuli**

Stimuli were generated by a Pentium 4 computer. Images were presented on a ViewSonic E90FB .25CRT computer screen using a Matrox Parhelia 512 graphic card. The Noisy-Bit method (Allard & Faubert, 2008b) implemented with the error of the green color gun inversely correlated with the error of the two other color guns made the 8-bit display perceptually equivalent to an analog display having a continuous luminance resolution. Mean luminance of the screen was  $47\text{cd/m}^2$  and refresh rate was 60Hz. Each pixel possessed  $1/64$  degrees of visual angle for a viewing distance of 114 cm. The monitor was the only source of light

in the room. A Minolta CS100 photometer interfaced with a homemade program calibrated the output intensity of each gun. Two types of stimuli were presented: first-order and fractal rotation. Fractal rotation stimulus used in this experiment was similar to the one introduced by Benton, O'Brien & Curran (2007). To reproduce such a stimulus, a rotating oriented filtered noise pattern was utilized, for which orientation varied from frame to frame. Moreover, noise was resampled for every presented frame. The first-order rotation stimulus was identical to fractal rotation, except a single rotating oriented filtered noise frame was used. Stimuli were built using  $1/f$  noise pattern, which has been shown to be scale invariant (Field, 1987). Both stimuli were circular soft, half cosine edge patches displayed on a gray background. At a viewing distance of 114 cm, stimuli subtended 4 degrees of visual angle (dva). A spatial filter ranging from 0,25 to 1 cpd was applied to each noise frame. Stimuli had an initial Michelson contrast of 1. However, following filtering, starting contrast was 0,184. A lowpass spatial filter was applied to the stimuli. The purpose of such a filter was twofold. First, it ensured optimal recruitment of first- and second-order motion sensitive mechanisms (Elleberg et al., 2006; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Smith & Ledgeway, 1998). Second, it allowed us to obtain a second-order motion stimulus defined solely by low spatial frequencies. This was of significance, considering we aimed at using fractal rotation in future research to assess higher-order perceptual processing of older observers (Faubert, 2002; Habak & Faubert, 2000). Most studies looking at second-order motion sensitive mechanisms have used carrier rich in high spatial frequencies (Allard & Faubert, 2008a; Benton &

Johnston, 2001; A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Johnston & Benton, 1997; Ledgeway & Smith, 1994; Lu & Sperling, 1995; Nishida et al., 1997; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000). However, a decrease in contrast sensitivity to static stimuli presented at high spatial frequencies is observed with normal aging (Crassini et al., 1988; Kline et al., 1983; Morrison & McGrath, 1985; Owsley et al., 1983). This could constitute a confounding factor in studying motion sensitivity with advancing age. Examples of resulting stimuli are given in Movie 1 and 2. As stated previously, considering the absence of local motion energy, fractal rotation stimulus should be invisible to first-order motion sensitive mechanisms. Consequently, motion perception would need to be based on the analysis of the spatial structure of the stimulus (orientation) changing over time. For a first-order rotation stimulus, motion energy is readily available to standard motion detectors by way of a pure autocorrelation of spatiotemporal luminance intensity distribution.

### **Procedure**

A single-interval, two-alternative-temporal-forced choice procedure was used with a direction discrimination task. A staircase protocol of 2-down, 1-up type has been utilized to measure contrast thresholds. One staircase comprised 10 reversals, but threshold was obtained on the basis of the last 6 contrast values for reversal. Trials always started with the onset of the fixation bullseye. Subjects were asked to always maintain fixation in the course of the experiment. On the onset of the stimulus, subjects were required to identify whether it was turning

right or left. Responses were given by participants using a keyboard. Moreover, a computer generated auditory feedback was provided to participants. Stimulus and interstimulus durations were 1 sec and 0.5 sec respectively. For each type of stimuli, various temporal frequencies were tested, i.e. 0.25, 0.5, 1, 2, 4 and 8 Hz. Within a single block of trials, only one type of stimulus, presented at one temporal frequency, was used. A total of 12 conditions were tested. Fourteen blocks of trials were executed by each participant. Two of them constituted practice trials to ensure participants understood the task. Presentation order of conditions was randomized. Thresholds were defined as the minimal contrast required to produce a 70.7% correct performance level. Contrast thresholds were calculated for each stimulus at each temporal frequency. Sensitivity was defined as the reciprocal of the contrast threshold.

## **Results and discussion**

Figure 3 shows contrast sensitivity for direction discrimination as a function of temporal frequencies for both first-order and fractal rotation. Individual and group results are reported. Based on these psychometric functions, it can be seen that the mechanisms sensitive to first-order rotation presents the expected bandpass spatiotemporal properties. Accordingly, optimal sensitivity was observed for stimuli presented at temporal frequencies located between 0.5 and 2 Hz. As well, discrimination of direction was still possible for stimuli presented at temporal frequencies as high as 8 Hz. On the contrary, results clearly indicate mechanisms



sensitive to fractal rotation are lowpass in nature. Indeed, contrast sensitivity was optimal for temporal frequencies ranging from 0.25 to 0.5 Hz, after which sensitivity started decreasing. Similarly, it was impossible to obtain threshold values for temporal frequencies equal or above 4 Hz. Moreover, sensitivity to direction was considerably lower for fractal rotation stimulus than that for first-order rotation, for temporal frequencies equal or above 0.5Hz.

## **Experiment 2: orientation-based or energy-based mechanisms?**

Seiffert and Cavanagh (1998) demonstrated that second-order types of stimuli are processed by position-based mechanisms, whereas first-order types of stimuli are analyzed by energy-based mechanisms. To do so, these authors have used a motion paradigm which was developed initially by Nakayama & Tyler (1981). The motion paradigm, as adapted by Seiffert & Cavanagh (1998), used oscillation as a means to dissociate between velocity and displacement of the stimulus. Accordingly, displacement thresholds have been measured at various temporal frequencies for first- and second-order oscillating stimuli. If the stimulus was to be processed by a velocity-dependent mechanism, then displacement threshold should decrease with an increase in temporal frequency. As demonstrated by Seiffert & Cavanagh (1998) and Nakayama & Tyler (1981), this reduction is expected to follow a slope of approximately -1 for temporal frequencies ranging between 0,1 and 1 Hz. By opposition, stimuli analyzed by position-based mechanisms should be insensitive to variation of temporal frequency. In other

words, for any given spatial displacement, position-based mechanisms should remain relatively unaffected by the speed at which such a displacement is executed and thresholds should therefore remain unchanged.

In the case of fractal rotation, every part of the image undergoes an equal amount of rotation on each presented frame. Such a stimulus characterizes itself by the absence of any position changes, with the only cue being orientation changes over time. Hence, any mechanism sensitive to changes in the spatial structure, such as position-based mechanisms as described by Seiffert & Cavanagh (1998) and Lu & Sperling (1995), would need to extract orientation changes to perceive fractal rotation. For this reason, such mechanisms will be called orientation-based, rather than position-based, in the present study. To determine whether fractal rotation is analyzed by mechanism sensitive to velocity or orientation, we have used the paradigm mentioned above.

## **Methods**

### **Stimuli**

Stimuli were identical to those used in the first experiment except that they oscillated sinusoidally about the vertical axis. Initial phase of stimuli was randomized on each trial. Temporal frequencies of oscillating stimuli were 0.25, 0.5, 0.75, 1 and 2 Hz. These parameters were defined based on the sensitivity profile of first-order and fractal rotation sensitive mechanisms obtained in the

previous experiment. Stimulus presentation time was 4 sec to allow for a complete cycle of oscillation to occur at the lowest temporal frequency, i.e. 0.25 Hz. Interstimulus presentation time was 0.5 sec. Examples of oscillating first-order and fractal rotation stimuli are provided in Movie 3 and 4 respectively.

### **Procedure**

A two-alternative-temporal-forced choice procedure was used with a motion detection task. A 2-down, 1-up staircase protocol was used to measure thresholds. Subject's task consisted in identifying which of the two intervals comprised the oscillating pattern. The non-stimulus and stimulus intervals consisted, respectively, in a static replica and an oscillating pattern of first-order or fractal rotation stimulus, depending on the tested condition. Each block of trials consisted of a single temporal frequency and rotation type, i.e. first-order or fractal rotation. Two practice trials were executed at the beginning of each session to ensure subjects understood the task correctly. A total of 12 conditions were tested for each participant. Displacement thresholds for detecting oscillation of fractal and first-order stimuli were measured for each stimulus type and temporal frequency. Displacement threshold represented the minimal spatial shift, expressed in degrees, required to perceived oscillation. A linear regression analysis was performed on the results to verify the dependence of fractal and first-order rotation on temporal frequency.

## Results and discussion

For each observer, displacement thresholds as a function of temporal frequency, for first-order and fractal rotation, were obtained (Figure 4). Results shown in blue and orange correspond to first-order and fractal rotation displacement thresholds respectively. As well, a black curve corresponding to a -1 slope of a linear regression function has been represented on every graph to allow direct comparison between the first-order psychometric function slopes and the -1 slope expected for velocity-based mechanisms. As seen in Figure 4, displacement thresholds for first-order rotation decreased with increasing temporal frequency. The observed reduction is proportional to the increase in temporal frequency. Accordingly, following linear regression analysis, an average slope of  $-0.95 \pm 0.138$  has been obtained for thresholds measured at temporal frequencies ranging between 0.25-1Hz. Thereby, revealing the velocity-dependent nature of first-order rotation sensitive mechanisms. By opposition, displacement thresholds for fractal rotation remained unchanged at all temporal frequencies for all observers. Hence, it can be established that fractal rotation processing mechanisms are, within the spatiotemporal sensitivity limits established in experiment 1, unaffected by velocity changes of oscillating stimuli. Therefore, it can be concluded that mechanisms responsible for fractal rotation perception are not operating by means of a pure motion energy analysis, but rather by extraction of the changes of spatial structure of the image over time.

### **Experiment 3: Common or distinct motion processing pathways?**

Results obtained from the first experiment demonstrated the lowpass nature of fractal rotation. The second experiment results indicate that mechanisms responsible for analysis of this type of stimulus do not respond to energy and therefore require orientation-based spatio-temporal integration. These findings all suggest that fractal rotation is analyzed by a second-order mechanism. However, to further verify this hypothesis, we wanted to directly contrast whether fractal rotation is processed by common mechanisms than those responsible for analysis of first-order rotation. In this perspective, we adapted a paradigm developed by Scott-Samuel & Smith (2000), which was initially elaborated based on the results of Qian, Andersen & Adelson (1994). According to Qian, Andersen & Adelson (1994), cancellation of motion transparency can be obtained after locally balancing motion signals, so that oppositely drifting motion signals fall within a single receptive field. Scott-Samuel & Smith (2000) integrated this principle into a motion paradigm to investigate whether first- and second-order motion perceptions are using a single or multiple processing mechanisms. In their study, a stimulus composed of spatially alternating segments of oppositely drifting sinusoidal modulation of first- and/or second-order type was used. By using segment height, cancellation of motion signals was induced when stimuli were constructed exclusively of first- or second-order type of modulation. However, when stimuli composed of both first- and second-order were used, there was no motion cancellation. These results suggested first- and second-order stimuli

(contrast-modulated stimuli) were processed by separate pathways (Scott-Samuel & Smith, 2000). Our third experiment aimed at determining whether these findings can be reproduced using first-order and fractal rotation.

Last experiment was divided into three parts, following Scott-Samuel & Smith (2000). The first two manipulations were aimed at equating the visibility of first-order and fractal rotation motion signals. Third manipulation allowed us to establish whether first-order and fractal rotation stimuli are processed by common or distinct mechanism.

## **Methods**

### **Stimuli**

Stimuli consisted in radial gratings displayed in an annulus of 1.5-4 dva of eccentricity to homogenize the temporal frequency content of the stimuli. The annuli were composed of spatially alternating and oppositely rotating segments of either first-order or fractal rotation stimuli, or both (composite). First-order and fractal stimuli were each composed exclusively of first-order and fractal rotation segments, respectively. Composite stimuli were made of spatially alternating first-order and fractal rotation segments. First-order and fractal rotation segments were constructed following the same procedure as described in the first experiment. An example of each of these stimuli is provided in Movies 5, 6 and 7.

**Procedure**

A two-alternative-temporal-forced choice procedure was used in combination with a direction discrimination task for all three manipulations. A fixation bullseye was always visible during the experiment. The subjects were asked to identify direction of rotation of the central segment located directly above the fixation point. A staircase protocol of 2-down, 1-up type was used for the first two manipulations; whereas a constant stimuli protocol was used for the last manipulation.

For the first manipulation, the width of the fractal rotation stimuli segments were reduced until cancellation of motion signals was obtained. Segments all had a Michelson contrast fixed at 1 before spatial filtering of the noise frame. These threshold values were then used to determine the width of the segments for the first-order rotation stimuli used in the next manipulation. The second manipulation served to establish the contrast value at which local cancellation of motion signal of first-order rotation was obtained with the predetermined segment width from the first manipulation. The third manipulation consisted of determining the performance of subjects using the composite stimuli. Segment width of fractal rotation stimuli was fixed at threshold, as determined from the first manipulation. A Michelson contrast value of 1, before filtering, was applied. The first-order stimuli had the same segment width as was used in manipulation 2. The threshold contrast value, as determined in the second manipulation, was used.

For all manipulations, segment width and contrast thresholds corresponded to a 70.7% performance criterion. In the third manipulation, discrimination of direction performance, expressed in percentages, was measured.

## **Results and discussion**

Motion cancellation was obtained for fractal rotation stimuli presented at a Michelson contrast of 1 before filtering, with a mean segment width of  $27.56 \pm 2.79$  degrees. Similarly, motion cancellation could also be observed for first-order stimuli presented at the segment width value determined in the first manipulation, with a mean Michelson contrast value of  $0.26 \pm 0.027$  before filtering. Unlike first-order and fractal rotation stimuli, motion transparency was observed for composite stimuli. Therefore, for images presented at threshold levels for motion direction discrimination of first-order and fractal rotation, performance for each observer in the composite condition was above threshold levels as shown in table 1. As such, mean performance for discrimination of direction of composite stimuli was  $93.83 \pm 1.66\%$ . A one-sample t-test indicates a statistically significant difference between group performance on third manipulation and threshold value ( $t=26.25$ ,  $df=19$ ,  $p<0.01$ ). Motion transparency for equal strength oppositely rotating motion signals of first-order and fractal stimuli indicate that separate mechanisms are responsible for perception of each stimuli type.



## **Discussion**

### **Fractal rotation is analyzed by second-order sensitive mechanisms**

Results from Experiments 1 and 2 suggest fractal and first-order rotation are analyzed by second- and first-order sensitive mechanisms, respectively. Accordingly, experiment 1 has shown that mechanisms sensitive to first-order rotation are bandpass in nature in accordance with the temporal window of visibility of luminance-based motion stimuli (A. Derrington & Cox, 1998; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Kelly, 1979; Lu & Sperling, 1995; Smith & Ledgeway, 1998). More importantly, results from the second experiment demonstrated first-order rotation perception is ensured by velocity-based mechanisms. These findings are in accordance with those obtained by Seiffert & Cavanagh (1998) for luminance defined stimuli. Moreover, first-order rotation sensitivity was greater, for temporal frequencies above 0.5 Hz, than that for fractal rotation stimuli. These results are in accordance with the difference in sensitivity to discrimination of direction of first- and second-order motion stimuli (Bertone & Faubert, 2003; A. Derrington & Cox, 1998; Ledgeway & Hutchinson, 2006). Therefore, our first-order rotation stimulus constitutes an appropriate comparison stimulus. In contrast, fractal rotation can be considered as being processed by second-order motion mechanisms based on the findings of the first and second experiment. Accordingly, in Experiment 1, mechanisms sensitive to fractal rotation presented lowpass temporal sensitivity profile. These findings are

compatible with those reported for contrast-, polarity, spatial length- and stereo-depth modulated stimuli (A. Derrington & Cox, 1998; Ledgeway & Hutchinson, 2006; Lu & Sperling, 1995; Smith & Ledgeway, 1998). Consequently, fractal rotation spatiotemporal properties correspond with those of second-order motion stimuli. Similarly, results from experiment 2 have shown fractal rotation perception is ensured by orientation-based mechanisms. These are consistent with the findings reported by Seiffert & Cavanagh (1998). Accordingly, contrast-, orientation- and stereo-defined stimuli were all found to be analyzed by mechanisms sensitive to changes in spatial structure, i.e. position (Seiffert & Cavanagh, 1998). Hence, computational processing of fractal rotation is apparent to those of other stimuli in second-order motion class.

### **Separate pathways ensure first-order and fractal rotation perception**

Looking more specifically at mechanisms responsible for fractal rotation perception, Experiment 3 demonstrated that motion transparency could be observed for oppositely rotating first-order and fractal motion information segments of equal saliency. Therefore, fractal rotation perception must be ensured by distinct pathways from those responsible for first-order rotation. Findings obtained in the course of the third experiment once again suggest the second-order nature of mechanisms sensitive to fractal rotation. Our results are in accordance with those presented by Scott-Samuel & Smith (2000), showing motion

transparency for stimuli composed of superposed rows of spatially alternating luminance- and contrast-modulated strips.

### **Orientation-based mechanisms?**

The second-order properties of fractal rotation perception have been revealed through Experiments 1, 2 and 3. These findings indicate second-order motion sensitive mechanisms have the capacity to extract spatial structure information on the sole basis of orientation changes. Similarly, another study reported the ability of the visual system to perceive motion from the prior extraction of spatial structure (Schrater, Knill, & Simoncelli, 2001). As such, using a sequence of spatially bandpass filtered, uncorrelated noise frame, for which filter central frequency decreased in an exponential manner over time, these authors demonstrated that expansion rate could still be inferred from changes in spatial scale in the absence of optic flow field (Schrater et al., 2001). These results combined with those of the present study, suggest the visual system has the ability to analyze the spatial structure of an image and this, even in the absence of features, as reported by Benton, O'Brien & Curran (2007).

By definition second-order motion processing requires some form of nonlinear analysis (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1991). However, a debate remains as to the precise nature of second-order processing mechanisms. Several studies proposed a specialized non-Fourier energy-based mechanism

would account for the perception of second-order motion stimuli (Benton & Johnston, 2001; Benton et al., 2000; Benton et al., 2001; Chubb & Sperling, 1988, 1991; Johnston et al., 1999; Solomon & Sperling, 1994; Wilson et al., 1992). Others suggest a correspondence-based process, feature tracking, would ensure the perception of second-order motion stimuli (Del Viva & Morrone, 1998; A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Lu & Sperling, 1995; Scott-Samuel & Georgeson, 1999b; Seiffert & Cavanagh, 1998; Smith, 1994). Interestingly, several studies indicate second-order motion stimuli are either analyzed by energy- or position-based mechanisms, depending on the viewing conditions (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Seiffert & Cavanagh, 1999). As such, Derrington & Ukkonen (1999) suggest contrast-modulated stimuli are processed by energy-based processes at high, but by position-based mechanisms at low carrier contrast. Similarly, Seiffert & Cavanagh (1999) demonstrated texture-defined motion stimuli are analyzed by position-based mechanisms in conditions of low contrast and slow speeds. However, with increasing contrast and speed, these stimuli are perceived by energy-based mechanisms. Allard & Faubert (2008a) also reported that distinct mechanisms were required for the perception of luminance- and contrast-modulated stimuli at low temporal frequencies. However, at high temporal frequencies, common mechanisms analyzed first- and second-order motion stimuli. These results once again suggest that distinct pathways could ensure the perception of second-order motion, depending on the testing parameters (speed). Results obtained in the present study demonstrate fractal

rotation is processed by orientation-based mechanisms, at the selected viewing parameters.

## **Conclusion**

The present study establishes the second-order nature of fractal rotation processing mechanisms. As such, fractal rotation perception is ensured by orientation-based mechanisms, similar to contrast-, orientation- and stereo-defined stimuli (Seiffert & Cavanagh, 1998). Moreover, results of Experiments 2 and 3 reinforce the notion that first- and second-order motion stimuli are initially processed by distinct mechanisms.

Of interest, would be to determine whether fractal rotation is still analyzed by feature tracking mechanisms in condition of high carrier contrast as energy-based mechanisms might be more sensitive in conditions of high contrast (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Seiffert & Cavanagh, 1999). The present series of experiments demonstrate that fractal rotation perception is ensured by orientation-based mechanisms, at low carrier contrast. Hence, feature tracking mechanisms, as initially described by Ullman (1979) could be able to perceive motion in the absence of any position cues. This study demonstrates that the visual system has not only the ability to extract the spatial structure of an image prior to motion analysis, but also to track changes in its structure over time.

## References

- Allard, R., & Faubert, J. (2008a). First- and second-order motion mechanisms are distinct at low but common at high temporal frequencies. *J Vis*, *8*(2), 12-17.
- Allard, R., & Faubert, J. (2008b). The noisy-bit method for digital displays: converting a 256 luminance resolution into a continuous resolution. *Behavior Research Methods*, *40*(3), 735-743.
- Anstis, S. M., & Mather, G. (1985). Effects of luminance and contrast on direction of ambiguous apparent motion. *Perception*, *14*(2), 167-179.
- Benton, C. P., & Johnston, A. (2001). A new approach to analysing texture-defined motion. *Proc Biol Sci*, *268*(1484), 2435-2443.
- Benton, C. P., Johnston, A., & McOwan, P. W. (2000). Computational modelling of interleaved first- and second-order motion sequences and translating 3f+4f beat patterns. *Vision Res*, *40*(9), 1135-1142.
- Benton, C. P., Johnston, A., McOwan, P. W., & Victor, J. D. (2001). Computational modeling of non-Fourier motion: further evidence for a single luminance-based mechanism. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *18*(9), 2204-2208.
- Benton, C. P., O'Brien, J. M., & Curran, W. (2007). Fractal rotation isolates mechanisms for form-dependent motion in human vision. *Biol Lett*, *3*(3), 306-308.

- Bertone, A., & Faubert, J. (2003). How is complex second-order motion processed? *Vision Res*, *43*(25), 2591-2601.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J Physiol*, *197*(3), 551-566.
- Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: the long and short of it. *Spat Vis*, *4*(2-3), 103-129.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *J Opt Soc Am A*, *5*(11), 1986-2007.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *86*(8), 2985-2989.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1991). Texture quilts: basic tools for studying motion-from-texture. *Journal of Mathematical Psychology*, *35*, 411-442.
- Crassini, B., Brown, B., & Bowman, K. (1988). Age-related changes in contrast sensitivity in central and peripheral retina. *Perception*, *17*(3), 315-332.
- Del Viva, M. M., & Morrone, M. C. (1998). Motion analysis by feature tracking. *Vision Res*, *38*(22), 3633-3653.
- Derrington, A., & Cox, M. (1998). Temporal resolution of dichoptic and second-order motion mechanisms. *Vision Res*, *38*(22), 3531-3539.
- Derrington, A. M., & Ukkonen, O. I. (1999). Second-order motion discrimination by feature-tracking. *Vision Res*, *39*(8), 1465-1475.

- Dumoulin, S. O., Baker, C. L., Jr., Hess, R. F., & Evans, A. C. (2003). Cortical specialization for processing first- and second-order motion. *Cereb Cortex, 13*(12), 1375-1385.
- Eby, D. W. (1992). The spatial and temporal characteristics of perceiving 3-D structure from motion. *Percept Psychophys, 51*(2), 163-178.
- Elleberg, D., Allen, H. A., & Hess, R. F. (2006). Second-order spatial frequency and orientation channels in human vision. *Vision Res, 46*(17), 2798-2803.
- Faubert, J. (2002). Visual perception and aging. *Can J Exp Psychol, 56*(3), 164-176.
- Field, D. J. (1987). Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells. *J Opt Soc Am A, 4*(12), 2379-2394.
- Gray, R., & Regan, D. (1999). Do monocular time-to-collision estimates necessarily involve perceived distance? *Perception, 28*(10), 1257-1264.
- Habak, C., & Faubert, J. (2000). Larger effect of aging on the perception of higher-order stimuli. *Vision Res, 40*(8), 943-950.
- Hegde, J., Albright, T. D., & Stoner, G. R. (2004). Second-order motion conveys depth-order information. *J Vis, 4*(10), 838-842.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol, 148*, 574-591.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol, 160*, 106-154.



- Hutchinson, C. V., & Ledgeway, T. (2006). Sensitivity to spatial and temporal modulations of first-order and second-order motion. *Vision Res*, *46*(3), 324-335.
- Johnston, A., & Benton, C. P. (1997). Speed discrimination thresholds for first- and second-order bars and edges. *Vision Res*, *37*(16), 2217-2226.
- Johnston, A., Benton, C. P., & McOwan, P. W. (1999). Induced motion at texture-defined motion boundaries. *Proc Biol Sci*, *266*(1436), 2441-2450.
- Kandil, F. I., & Fahle, M. (2004). Figure-ground segregation can rely on differences in motion direction. *Vision Res*, *44*(27), 3177-3182.
- Kelly, D. H. (1979). Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *J Opt Soc Am*, *69*(10), 1340-1349.
- Kline, D. W., Schieber, F., Abusamra, L. C., & Coyne, A. C. (1983). Age, the eye, and the visual channels: contrast sensitivity and response speed. *J Gerontol*, *38*(2), 211-216.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2005). The influence of spatial and temporal noise on the detection of first-order and second-order orientation and motion direction. *Vision Res*, *45*(16), 2081-2094.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2006). Is the direction of second-order, contrast-defined motion patterns visible to standard motion-energy detectors: a model answer? *Vision Res*, *46*(4), 556-567.
- Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1994). The duration of the motion aftereffect following adaptation to first-order and second-order motion. *Perception*, *23*(10), 1211-1219.

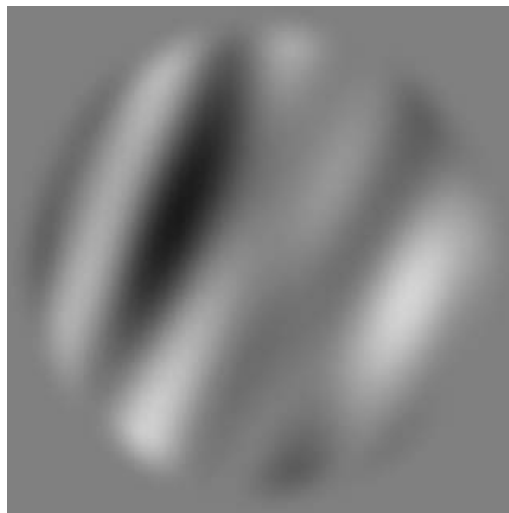
- Lu, Z. L., & Sperling, G. (1995). The functional architecture of human visual motion perception. *Vision Res*, 35(19), 2697-2722.
- Mareschal, I., & Baker, C. L., Jr. (1998). Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *J Neurophysiol*, 80(6), 2811-2823.
- Morrison, J. D., & McGrath, C. (1985). Assessment of the optical contributions to the age-related deterioration in vision. *Q J Exp Physiol*, 70(2), 249-269.
- Movshon, J. A. (1975). The velocity tuning of single units in cat striate cortex. *J Physiol*, 249(3), 445-468.
- Nakayama, K., & Tyler, C. W. (1981). Psychophysical isolation of movement sensitivity by removal of familiar position cues. *Vision Res*, 21(4), 427-433.
- Nishida, S., Ledgeway, T., & Edwards, M. (1997). Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Res*, 37(19), 2685-2698.
- Owsley, C., Sekuler, R., & Siemsen, D. (1983). Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision Res*, 23(7), 689-699.
- Plant, G. T., Laxer, K. D., Barbaro, N. M., Schiffman, J. S., & Nakayama, K. (1993). Impaired visual motion perception in the contralateral hemifield following unilateral posterior cerebral lesions in humans. *Brain*, 116 ( Pt 6), 1303-1335.
- Plant, G. T., & Nakayama, K. (1993). The characteristics of residual motion perception in the hemifield contralateral to lateral occipital lesions in humans. *Brain*, 116 ( Pt 6), 1337-1353.

- Qian, N., Andersen, R. A., & Adelson, E. H. (1994). Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. I. Psychophysics. *J Neurosci*, *14*(12), 7357-7366.
- Regan, D. (1986). Form from motion parallax and form from luminance contrast: vernier discrimination. *Spat Vis*, *1*(4), 305-318.
- Regan, D., & Beverley, K. I. (1984). Figure-ground segregation by motion contrast and by luminance contrast. *J Opt Soc Am A*, *1*(5), 433-442.
- Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (1999). Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behaviour. *Vision Res*, *39*(16), 2697-2716.
- Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (2003). Sensitivity to contrast modulation: the spatial frequency dependence of second-order vision. *Vision Res*, *43*(3), 243-259.
- Schofield, A. J., Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2007). Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first- and second-order cues and among different second-order cues. *J Vis*, *7*(8), 1.
- Schrater, P. R., Knill, D. C., & Simoncelli, E. P. (2001). Perceiving visual expansion without optic flow. *Nature*, *410*(6830), 816-819.
- Scott-Samuel, N. E., & Georgeson, M. A. (1999). Feature matching and segmentation in motion perception. *Proc Biol Sci*, *266*(1435), 2289-2294.

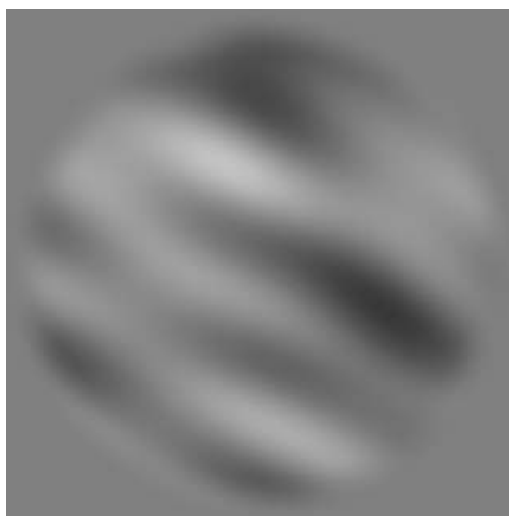
- Scott-Samuel, N. E., & Smith, A. T. (2000). No local cancellation between directionally opposed first-order and second-order motion signals. *Vision Res*, *40*(25), 3495-3500.
- Seiffert, A. E., & Cavanagh, P. (1998). Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Res*, *38*(22), 3569-3582.
- Seiffert, A. E., & Cavanagh, P. (1999). Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Res*, *39*(25), 4172-4185.
- Smith, A. T. (1994). Correspondence-based and energy-based detection of second-order motion in human vision. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(7), 1940-1948.
- Smith, A. T., Greenlee, M. W., Singh, K. D., Kraemer, F. M., & Hennig, J. (1998). The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *J Neurosci*, *18*(10), 3816-3830.
- Smith, A. T., & Ledgeway, T. (1998). Sensitivity to second-order motion as a function of temporal frequency and eccentricity. *Vision Res*, *38*(3), 403-410.
- Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994). Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Res*, *34*(17), 2239-2257.
- Taub, E., Victor, J. D., & Conte, M. M. (1997). Nonlinear preprocessing in short-range motion. *Vision Res*, *37*(11), 1459-1477.

- Ullman, S. (1979). The interpretation of structure from motion. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 203(1153), 405-426.
- Vaina, L. M., & Soloviev, S. (2004). First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Prog Brain Res*, 144, 197-212.
- Watson, A. B., & Ahumada, A. J., Jr. (1985). Model of human visual-motion sensing. *J Opt Soc Am A*, 2(2), 322-341.
- Wenderoth, P., Watson, J. D., Egan, G. F., Tochon-Danguy, H. J., & O'Keefe G, J. (1999). Second order components of moving plaids activate extrastriate cortex: a positron emission tomography study. *Neuroimage*, 9(2), 227-234.
- Wilson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992). A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Vis Neurosci*, 9(1), 79-97.

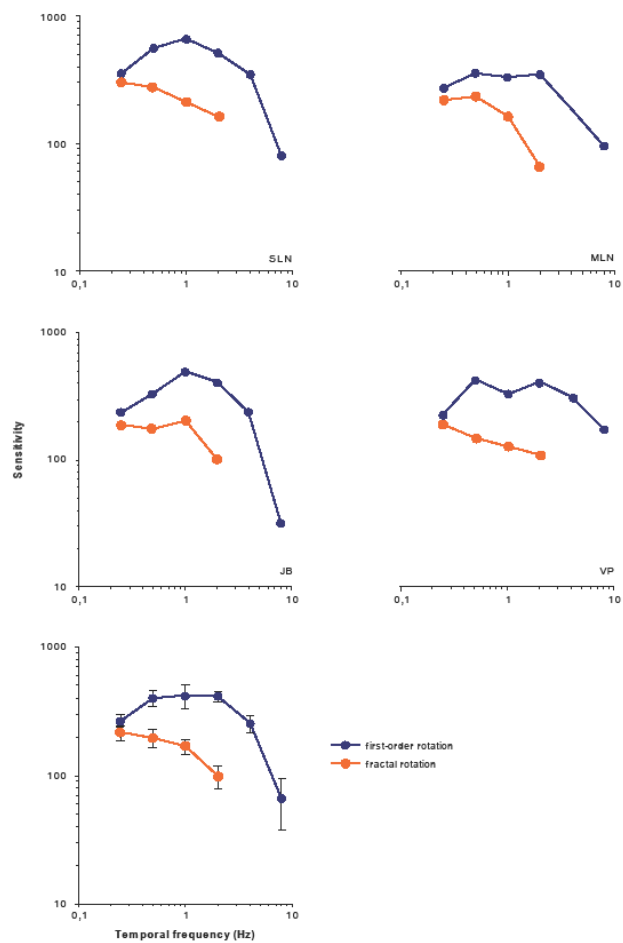
## Figures



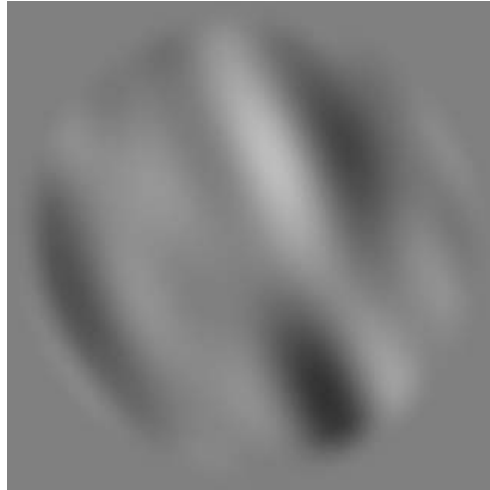
**Movie 1.** Example of first-order rotation stimulus.



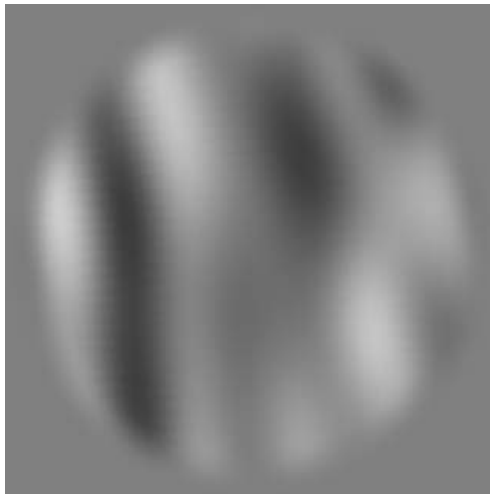
**Movie 2.** Example of fractal rotation stimulus.



**Figure 3.** The first four graphics show individual results on experiment 1. Last graph represents group results. All graphs represent sensitivity to discrimination of direction of first-order and fractal rotation stimuli as a function of temporal frequency. Blue and orange lines represent results obtained for first-order and fractal rotation stimuli respectively.

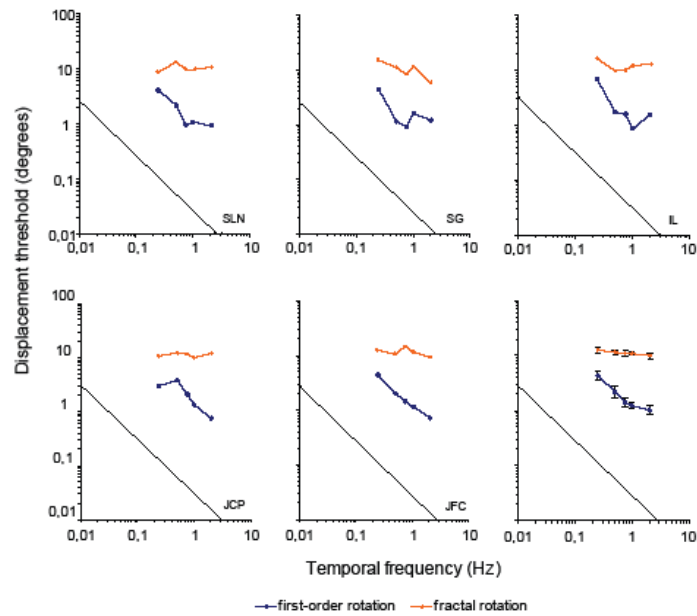


**Movie 3.** Example of first-order oscillating stimulus.

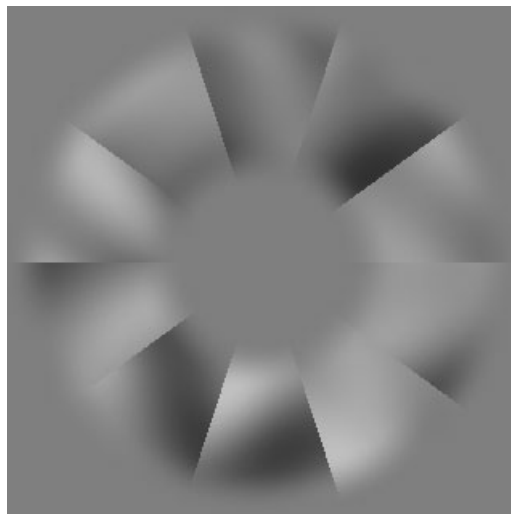


**Movie 4.** Example of fractal oscillating stimulus.

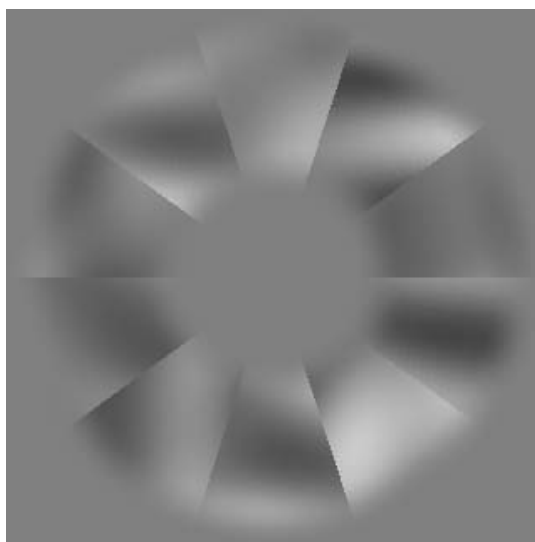




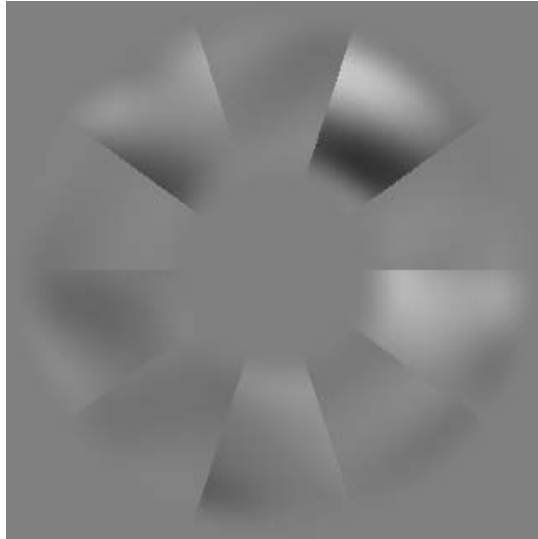
**Figure 4.** The first five graphs constitute individual results and the last graph represents group results for Experiment 2. All graphics represent displacement thresholds on a motion detection task as a function of temporal frequency. Blue and orange lines indicate first-order and fractal rotation stimuli respectively.



**Movie 5.** Example of first-order stimulus used in Experiment 3.



**Movie 6.** Example of fractal rotation stimulus used in Experiment 3.



**Movie 7.** Example of composite stimulus used in Experiment 3.

Observer	Mean performance (%)	S.E.
SLN	91,65	0,95
JFC	97,5	1,6
MLN	94,17	1,6
DNT	90,83	2,5
VP	95,00	1,7
Average	93,83	1,66

**Table 1.** Performance for discrimination of direction task on third manipulation.

## *Chapitre III*

### **Article 2**

#### **Motion integration with aging**

Sarah Lagacé-Nadon

Rémy Allard

Jean-Marie Hanssens

Jocelyn Faubert

#### **Abstract**

Healthy aging of the visual system induces several cortical changes, which underlie the observed perceptual impairments. Of specific relevance are age-related changes in the capacity to perceive motion. Cortical motion processing is believed to be mediated by at least two distinct mechanisms called first- and second-order. The present study aimed at determining the effects of aging on integration of a complex motion signal, more specifically rotation for both first-order (energy based) and second-order (feature based) processing mechanisms. Fractal rotation was used as the second-order stimulus as previous experiments in our laboratory have shown that fractal rotation is analyzed by second-order

sensitive mechanisms. Further, we could devise such a stimulus without any high spatial frequency components thus avoiding age-related acuity artifacts. A total of 22 subjects took part into this study. Participants were divided into two groups: the younger adult group (n=10, range=18-32 years old) and the older adult group (n=12, range=65-75 years old). A first experiment assessed direction discrimination contrast sensitivity for both first-order and fractal rotation stimuli, as a function of age. The second experiment verified whether both motion stimuli had equal visibility for younger and older adults. Results indicated decreased rotational motion sensitivity with aging for both types of stimuli. However, the observed age-related reduction in motion direction sensitivity was more pronounced and consistent throughout the different rotating speeds for second-order motion stimuli. Given that second-order processing requires more complex neural networks with more neural integration, the results suggest that higher order visual functions are more susceptible to age-related healthy aging than energy based (first-order) type information.

Keywords: aging, motion integration, motion perception, rotation, first/second-order motion

## Introduction

Healthy aging induces several physiological, perceptual and cognitive changes. At the level of the visual system, several functions are found to decrease with advancing age, such as contrast sensitivity (Owsley et al., 1983), visual acuity (Owsley et al., 1983; Weale, 1975) and perceptual processing (Owsley et al., 1983). Studies have come to a general agreement that optical factors cannot account for all visual function decline and that neural processing alterations must occur (Ball & Sekuler, 1986; Elliott et al., 1990; Morrison & McGrath, 1985; Weale, 1975; Zlatkova, Coulter, & Anderson, 2006).

In regards to neurobiological alterations of aging, initial findings indicated substantial striatal neuronal death (Devaney & Johnson, 1980). This loss was hypothesized to constitute the neurobiological substrate of visual impairments with aging. However, recent studies suggest that no significant neuronal loss occurs within the primary visual cortex (Hof, Nimchinsky, Young, & Morrison, 2000; Peters, Nigro, & McNally, 1997; Peters & Sethares, 1993), except for layer 1 (Peters, Moss, & Sethares, 2001). More specifically, no significant changes in the thickness, surface area and volume of the striate cortex were found in the senescent monkey (Peters et al., 1997). Similarly, no effect of age on the number of Meynert and layer IVB cells in the primary visual cortex of rhesus monkeys has been observed (Hof et al., 2000; Peters & Sethares, 1993). Age-related losses of synapses, thinning and degeneration of cell bodies of layer 1 have been

reported by some authors (Peters et al., 2001; Peters et al., 1997). Nevertheless, as shown by Peters, Moss & Sethares (2001), thinning of layer 1 was not correlated with the cognitive impairment index, defined by the authors as the normalized scores on three visual memory tasks. Therefore, there does not appear to be clear evidence of neuroanatomical changes associated with age-related visual perception decline.

Age-related decrease in neuronal functioning and transmission are more likely to be in the source of the observed visual function decrease (Hua et al., 2008; Hua et al., 2006; Park et al., 2004; Wang, Zhou, Ma, & Leventhal, 2005). Reduced intracortical inhibition in primary and secondary visual cortex has recently been demonstrated to adversely affect orientation and direction biases of neuronal response in senescent primates (Hua et al., 2006; Schmolesky et al., 2000). Decreased GABA-mediated inhibition would also increase spontaneous neural activity (Hua et al., 2006; Schmolesky et al., 2000), which could account for the observed reduction in signal-to-noise ratio in humans (Betts et al., 2007). Degradation of intracortical and intercortical visual processing (as evidenced by an increase in neural response latency) and spontaneous and peak firing rates in visual areas 1 and 2 have also been reported with advancing age (Wang et al., 2005). However, the observed difference in speed of signal transmission was more pronounced for area V2, than V1 of the visual cortex (Wang et al., 2005). Hence, higher level cortical areas are likely to be more affected by aging.

**Motion processing**

Motion perception can be induced through first- and second-order variations of the spatiotemporal properties of an image (Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989). First-order stimuli are defined by local variations of luminosity (Anstis & Mather, 1985; Cavanagh & Mather, 1989; Chubb & Sperling, 1988, 1989; Wilson et al., 1992). These stimuli are directly accessible to standard linear filters of the visual system (Campbell & Robson, 1968; Chubb & Sperling, 1988, 1991; Watson & Ahumada, 1985). That is, motion signal can be extracted based on the response of the primary visual cortex where cells sensitive to direction, velocity and orientation of luminosity are found (Dumoulin et al., 2003; Hubel & Wiesel, 1959, 1962; Movshon, 1975). Hence, first-order motion analysis is thought to occur primarily at lower levels of the visual system, through local integrative processes (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wilson et al., 1992). In contrast, second-order stimuli are those for which no local variation of luminosity is found. Rather, these stimuli are defined by other properties, such as contrast, polarity and orientation for which global integration as well as analysis of the spatial structure of the image are required. Hence, higher level cortical processing underlies second-order motion perception (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wilson et al., 1992). Some neuroimaging studies suggest that the cortical locus of second-order motion percept arises at the level of the extrastriate cortex, such as area V3 and VP (Smith et al., 1998) or the lateral occipital lobe and anterior superior parietal lobule (Dumoulin et al., 2003). Similarly, lesional studies indicate selective deficit for second-order motion



perception is observed following lateral occipital lobe lesions (Plant et al., 1993; Plant & Nakayama, 1993; Vaina & Soloviev, 2004). Based on these findings and those of several psychophysical studies (Dumoulin et al., 2003; Georgeson & Schofield, 2002; Kingdom et al., 2003; Ledgeway & Hutchinson, 2005; Nishida et al., 1997; Schofield & Georgeson, 1999, 2003; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000; Smith et al., 1998; Solomon & Sperling, 1994), a certain level of cortical dissociation is believed to exist between first- and second-order processing streams.

#### **Motion processing with aging**

Alterations in motion detection (Snowden & Kavanagh, 2006; Tran et al., 1998; Wood & Bullimore, 1995), direction discrimination (Bennett et al., 2007; Habak & Faubert, 2000) and speed discrimination abilities have been reported in aging (Norman et al., 2003; Raghuram et al., 2005; Scialfa et al., 1991; Snowden & Kavanagh, 2006). Decreased sensitivity to optic flow components has also been reported with advancing age (Atchley & Andersen, 1998). Accordingly, Andersen & Enriquez (2006) found decrease sensitivity to detection of impending collision events with increasing time to collision and speed of moving objects in older adults. Furthermore, a positive correlation between reduced visual acuity and mobility impairments has been observed in individuals aged over 70 (Salive et al., 1994). Similarly, poor visual acuity and contrast sensitivity have been reported to be associated with an increase in mortality rate in this particular population (Pedula et al., 2006).

The above mentioned studies all used motion stimuli with first-order defined elements except for Habak & Faubert (2000) where a greater impact of age on motion perception of second- than on first-order stimuli was observed. Authors suggested these results may reflect the increase in processing requirements for perceiving second-order stimuli as represented by higher level cortical processing. These findings indicate that a dissociation between age-related effects on first- and second-order motion perception exists. Other studies have used random dot kinematograms to evaluate the effects of aging on global motion integration (Atchley & Andersen, 1998; Bennett et al., 2007; Tran et al., 1998; Wood & Bullimore, 1995). Because extraction of the directional content from complex motion stimuli, such as optic flow, requires initial local, followed by subsequent global motion integration (Smith, Snowden, & Milne, 1994; Williams & Phillips, 1987), such type of stimulus requires higher level cortical processing (Morrone, Burr, & Vaina, 1995). As such, extrastriate areas, such as visual areas 3A, 4d, medial temporal (MT), and medial superior temporal (MST) (Tanaka & Saito, 1989), are all essential in the analysis of optic flow components (Koyama et al., 2005), areas that are also involved in second-order processing.

### **Objectives**

This study aimed at determining the effects of aging on integration of first- and second-order complex motion, more specifically rotation. Age-related visual perception deficits are thought to be mediated mainly by neural factors (Spear,

1993). Therefore, it is essential to evaluate different level of cortical motion processing to improve our understanding of the neural bases of visual declines observed with aging. Some authors suggest extrastriate areas would be more affected by aging than striate cortex (Wang et al., 2005) where the age-related increase in response latency of neurons located in area V2 was greater than that observed in area V1 of macaque monkeys (Wang et al., 2005). This delayed intercortical signaling might be explained in part by the reduction in corticocortical connectivity. A decrease in dendritic spine numbers and density of corticocortical projection from the superior temporal cortex to the dorsolateral prefrontal area 46 of macaque monkeys has been reported by Duan and colleagues (2003). Moreover, considering the normal increase response latency associated with higher level cortical processing (Schmolesky et al., 1998), second-order motion analysis might be more affected by healthy aging. In accordance with this hypothesis, Habak & Faubert (2000) found a greater effect of aging on second-order than on first-order translational motion perception. Furthermore, Faubert (2002) suggested that the underlying physiological processes involved in both low and higher-level perceptual functions are probably altered in aging but the age-related effects should be more apparent functionally when processing higher level information. The rationale here is that when there are subtle neurobiological changes as a result of aging, some perceptual functions may still be performed at similar levels by the elderly because of the recruitment of alternate neural networks. However, when processing is more complex or requires larger simultaneous networks, performance will break down. On this basis it is expected

that second-order processing will be more affected (as it was shown for symmetry perception and inter-attribute spatial frequency processing (see Faubert (2002) for review)).

Hence, the present study had the following objectives: First we wanted to verify if first and second-order motion processing was differentially affected by aging when the stimuli were rotating as opposed to translating (as used by Habak and Faubert (2000)) as it is assumed that rotational and translation motion patterns are processed differently (Bertone & Faubert, 2003). The second objective was to devise a second-order stimulus that was exempt of high frequency components in order to clearly demonstrate that, the age-related losses demonstrated by Habak and Faubert (2000), were not due to the inherent high frequency components of the second-order images they used. Two experiments were conducted. In the first experiment, the effects of aging on sensitivity to first- and second-order rotation have been evaluated. Second experiment consisted in a control condition aimed at verifying equal visibility of first-order and second-order rotation stimuli in both age groups.

### **Experiment 1: Discrimination of direction of first-order and fractal rotation**

In the following experiment, contrast sensitivities to motion direction discrimination of first-order and fractal rotation (Benton et al., 2007) were

measured for two age groups. Fractal rotation has been chosen as our second-order motion stimulus as it allowed us to generate images composed exclusively of low spatial frequencies. This is essential if we consider perception of second-order motion signal typically requires the modulation of a first-order signal, called the carrier. Most studies have used carriers rich in high spatial frequencies, such as white noise or high spatial frequency sine wave grating (Allard & Faubert, 2008a; Benton & Johnston, 2001; Bertone & Faubert, 2003; A. Derrington & Cox, 1998; A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Georgeson & Schofield, 2002; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Johnston & Benton, 1997; Johnston et al., 1999; Ledgeway & Hutchinson, 2006; Ledgeway & Smith, 1994, 1995; Lu & Sperling, 1995; Nishida et al., 1997; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Georgeson, 1999a; Scott-Samuel & Smith, 2000; Smith, Hess et al., 1994; Smith & Ledgeway, 1997, 1998). However, introducing high spatial frequencies into the motion stimulus could artificially induce an age-related decrease in contrast sensitivity to motion perception, if we consider the diminished contrast sensitivity to detection of static stimuli presented at high spatial frequencies in the aging population (Crassini et al., 1988; Kline et al., 1983; Morrison & McGrath, 1985; Owsley et al., 1983). The use of a low-pass spatial filter within our stimuli ensures the observed decline in contrast sensitivity to motion direction is attributable to the effect of age on motion integration, rather than to diminished visibility of the presented stimuli.

## Methods

### **Subject selection**

Participants were divided into two groups, the younger and the older adult groups. All subjects completed both experiments. Ten individuals aged between 18 and 35 years of age (mean age  $23.8 \pm 5.01$  years, range 18-32 years old) participated in the young group. Thirteen individuals between 65 and 75 years of age (mean age  $68.46 \pm 2.65$  years, range 65-75 years old) participated in the older group. All participants needed to have a minimal binocular visual acuity of 6/6 after optical correction. Subjects were required to have a good ocular health to be included and any subject with strabismus, amblyopia, cataract, age-related macular degeneration, glaucoma, cerebral vascular accident history or visual field dysfunctions were excluded. Subjects from the older adult group all had a complete visual examination done by an optometrist at the School of Optometry of Université de Montréal within the year before the experiment. Informed consent was given by each participant upon evaluation.

### **Apparatus and stimuli**

Stimuli were generated by a Pentium 4 computer. Images were presented on a ViewSonic E90FB .25CRT computer screen using a Matrox Parhelia 512 graphic card. The Noisy-Bit method (Allard & Faubert, 2008b) implemented with the error of the green color gun inversely correlated with the error of the two other

color guns made the 8-bit display perceptually equivalent to an analog display having a continuous luminance resolution. Mean luminance of the screen was  $47\text{cd/m}^2$  and refresh rate was 60Hz. Each pixel possessed  $1/64$  degrees of visual angle for a viewing distance of 114 cm. The monitor was the only source of light in the room. A Minolta CS100 photometer interfaced with a homemade program calibrated the output intensity of each gun. Stimulus and interstimulus duration were, respectively, 1 and 0.5 sec to ensure optimal temporal integration for the older adult group. These parameters have been chosen based on recent studies looking at temporal integration efficiency for motion tasks in the older population (Bennett et al., 2007; Raghuram et al., 2005). Age-related differences on a speed discrimination task were found to reduce to non significant levels with increasing stimulus duration from 500 to 1000 ms (Raghuram et al., 2005). These findings have been reproduced by Bennett, Sekuler & Sekuler (2007). Accordingly, the authors observed an increase in performance on a motion discrimination of direction task for subjects aged between 70-81 years old with longer stimulus duration, approaching comparable levels to younger subjects for stimulus durations of 500 ms (Bennett et al., 2007).

Two types of stimuli were presented: first-order and fractal rotation (Benton et al., 2007). As demonstrated in previous experiments (Lagacé-Nadon, Allard, & Faubert, 2008), fractal rotation is analyzed by second-order sensitive mechanisms. A similar version of Benton, O'Brien & Curran's (2007) stimulus has been utilized. Stimuli were built using a  $1/f$  noise pattern, which possesses a low pass

amplitude spectra corresponding to what is observed in natural images (Field, 1987). Noise was resampled on each frame. Moreover, an orientation filter was applied to each presented noise frame, such that the image spatial structure was rich in orientation cues. Filter orientation varied from frame to frame. Because the filter function rotated around the origin in the Fourier domain, every part of the image underwent an equal amount of rotation. Hence, to perceive rotation, one needs to integrate changes in spatial structure over time, rather than local luminosity variations. A spatial filter ranging from 0.125 to 0.5 cpd was applied to each noise frame. Low spatial filtering of the stimuli ensured that differences in motion direction sensitivities were attributable to motion perception, rather than selective age-related contrast sensitivity losses for high spatial frequency patterns (Crassini et al., 1988; Elliott et al., 1990; Morrison & McGrath, 1985; Owsley et al., 1983; Tulunay-Keesey et al., 1988). Furthermore, despite a decrease in average pupil size for the older adults, sensitivity to static sinusoidal gratings presenting low spatial frequency content, i.e. equal or below 1 cpd, remains unaffected by age (Owsley et al., 1983). Hence, our testing conditions assured equal stimulus visibility for the younger and older adults. The same stimulus parameters as for fractal rotation was used for first-order rotation except a single noise frame was generated therefore the rotation information is driven by energy transformation over time. Both stimuli were presented within a circular aperture, subtending 8 dva at the viewing distance and were displayed on a gray background. Initial phase of stimuli was randomized on each trial. Examples of resulting stimuli are given in figure 5 and 6.



## **Procedure**

A Mini-Mental State Examination (MMSE) was administered to participants prior to psychophysical evaluation. Average score on the MMSE for the older adult population was  $29.5/30 \pm 0.1946$  (range: 28-30/30). All subjects were located in the 75<sup>th</sup> percentile or above for their age and educational level, except for two subjects who were located between the 50-75<sup>th</sup> percentiles (Crum, Anthony, Bassett, & Folstein, 1993). Ametropies, astigmatism and presbyopia were all corrected, after which measures of monocular acuity on both eyes and binocular acuity were performed to ensure optimal correction was obtained for the testing distance. Subjects all had a minimal binocular acuity of 6/6. Before starting testing session, subjects were given 20 minutes at room luminance testing condition to ensure rod-cone break has been reached by both younger and older adults (Jackson, Owsley, & McGwin, 1999). A single-interval, two-alternative-forced choice procedure has been used in combination with a direction discrimination task. A 2-down, 1-up staircase protocol was used to measure contrast thresholds (Levitt, 1971). A staircase consisted of 10 reversals and thresholds corresponded to the geometric mean contrast value of the last 6 reversals. Each trial started with the apparition of the fixation bullseye, to maintain subject's attention. Participants were asked to always maintain fixation in the course of the experiment. Subjects' task consisted in identifying the direction of rotation, i.e. clockwise or counterclockwise. Moreover, a computer generated auditory feedback was always provided to participants. Temporal

frequencies used were 0.25, 0.5, 1, 2 Hz and 0.25, 0.5, 1, 2, 4, 6, 8 Hz for fractal and first-order rotation, respectively. Speeds of presented stimuli were determined based on the temporal frequency functions of both first-order and fractal rotation stimuli, as established in a previous experiment conducted in our laboratory (Lagacé-Nadon et al., 2008). Within a single block of trials, only one type of stimulus, presented at one temporal frequency, was used. A total of 11 conditions were tested. Fifteen blocks of trials were executed by each participant. Four of them consisted in practice trials to familiarize subjects with first-order and fractal rotation stimuli. Trials and practice trials were divided into two equal testing sessions, which were conducted on separate days. Presentation order of conditions was randomized. Stimuli were viewed binocularly.

## Results

Contrast thresholds for discrimination of direction of first-order and fractal rotation stimuli were obtained for each participant as a function of temporal frequencies. Group results for both younger and older adults are presented in figure 7. Results are expressed in terms of contrast sensitivity, which was defined as the reciprocal of the contrast threshold value. Temporal frequency sensitivity function of first-order rotation was band-pass, whereas that of fractal rotation was low-pass in nature. These results indicate first-order rotation and fractal rotation stimuli are analyzed by first- and second-order sensitive mechanisms, respectively (A. Derrington & Cox, 1998; Hutchinson & Ledgeway, 2006; Lu & Sperling, 1995; Smith & Ledgeway, 1998).

As can be seen, decrease contrast sensitivity for low (i.e. 0.25, 0.5, 1 Hz) and high temporal frequencies (6, 8 Hz) for the first-order stimuli can be observed for the older adult group. Similarly, reduced contrast sensitivity at all temporal frequencies, for second-order motion stimuli, were recorded for the older adult as compared to the younger adult group. A three-way repeated measures ANOVA (age x stimulus type x temporal frequency) was performed on logarithmic contrast values with stimulus type (2 levels: first- and second-order) and temporal frequency (4 levels: 0.25, 0.5, 1 and 2 Hz) as within-subjects factors and age as between-subjects factors (2 levels: younger and older adult). Analysis revealed a significant three-way interaction ( $F[2.043, 40.852]=5.399, p=0.002$ ). Further analyses were performed to identify main effects of age and stimulus type for fixed temporal frequency values. As such, a significant main effect of age for both first- and second-order motion was found at 0.25, 0.50 and 1 Hz ( $F[1, 20]=16.839, p=0.001$ ) for 0.25 Hz,  $F[1, 20]=11.258, p=0.003$  for 0.50 Hz and  $F[1, 20]=9.600, p=0.006$ ). A significant main effect of stimulus type was also found at 0.50 and 1 Hz ( $F[1,20]=58.519, p < 0.001$  for 0.50 Hz and  $F[1,20]=26.854, p < 0.001$  for 1 Hz). There was no interaction between age and stimulus type at those temporal frequencies ( $F[1,20]=0.390, p=0.539$  for 0.25 Hz,  $F[1, 20]=0.295, p=0.593$  for 0.50 Hz and  $F[1, 20]=0.292, p=0.595$  for 1 Hz). However, a significant age x stimulus type interaction was identified at 2 Hz ( $F[1, 20]=21.897, p < 0.001$ ). Independent samples t-test revealed significant effect of age for second-order motion stimuli when presented at 2 Hz ( $t_{20}=4.915, p < 0.001$ ). Another two-way repeated measures ANOVA have been performed with

temporal frequency as the within-subjects factors (3 levels: 4, 6 and 8 Hz) and age as the between-subjects variable (2 levels: younger and older adult). A significant interaction between age and speed of presented stimuli was found  $F[2, 40]=3.313$ ,  $p < 0.047$ ). Independent sample t-test revealed significant effect of age at 6 and 8 Hz for first-order motion stimuli ( $t_{20}=3.588$ ,  $p=0.004$  for 6 Hz and  $t_{20}=2.149$ ,  $p=0.044$  for 8Hz) such that thresholds for discrimination of direction were higher for the older individuals. However, no significant effect of age was observed for first-order stimuli presented at 4 Hz ( $t_{20}=0.996$ ,  $p=0.331$ ). Findings indicate significant effect of age on perception of direction of first-order rotation at low and high temporal frequencies, as well as to fractal rotation at all temporal frequencies, as evidenced by decrease sensitivity at those testing conditions.

## **Experiment 2: Orientation discrimination of first-order and fractal rotation analogues**

First experiment demonstrated age-related decrease sensitivity to direction of first-order and fractal rotation. However, the observed elevation of contrast thresholds to both these motion stimuli could be induced by a reduction in contrast sensitivity to the filtered noise frames used for first-order and fractal rotation stimuli. To differentiate between the potential age-related decreases in contrast sensitivity to noise frame and to direction of first- and second-order motion, an orientation discrimination task of static replicas of first-order and

fractal stimuli used in the first experiment has been conducted. Age-related deficits in orientation discrimination for small differences in stimuli orientation, i.e.  $12^\circ$ , has been observed in condition of low, but not high, external noise (Betts et al., 2007). Moreover, no age-related deficit of contrast sensitivity to orientation would be observed for large differences in grating orientation, i.e.  $90^\circ$  (Habak & Faubert, 2000). The following experiment verifies if these findings replicate to orientation discrimination of first-order and fractal rotation static replicas.

## Methods

### **Stimuli**

Replicas of first-order and fractal rotation stimuli used in experiment I were presented to subjects, except in this experiment temporal frequency was 0. Hence, a single noise frame was generated for first-order rotation control condition. For fractal rotation control stimulus, noise frame was refreshed for every presented frame, as defined in experiment I, resulting in a flickering pattern. For both stimuli, orientation of the spatial filter was randomly assigned a value of  $0$  or  $90^\circ \pm 20^\circ$ . Importantly, both stimuli used in this control condition are accessible to first-order sensitive mechanisms. Examples of presented stimuli are given in figure 8 and 9.

## Procedure

A single interval, two-alternative-forced choice procedure has been used in combination with a discrimination of orientation task. As in first experiment, a staircase protocol of 2-down, 1-up type was used to measure contrast thresholds (Levitt, 1971). Subject's task consisted in identifying whether the presented noise pattern was horizontal or vertical. Subjects were given two practice trials, one for each stimulus type.

## Results

For each observer, contrast sensitivity for first-order and fractal rotation controls was obtained. Group results are represented in figure 10. Independent samples t-test, performed on logarithmic transformed contrast values, indicate no significant effect of age on contrast thresholds for discrimination of orientation of both first-order ( $t_{20}=0.063$ ,  $p=0.950$ ) and fractal rotation ( $t_{20}=1.078$ ,  $p=0.294$ ) controls. Moreover, as can be seen in figure 10, sensitivity to orientation discrimination was greater for fractal than first-order controls. Results explain themselves by the presence of a flickering pattern within the fractal control condition. These results are in accordance with those obtained by Habak & Faubert (2000). As such, these authors reported an increase in sensitivity to contrast on an orientation discrimination task for first-order stimuli drifting at 2, 4 and 8 Hz, as compared to static stimuli.

## **General discussion**

Results obtained in experiment I indicate aging induces decrease sensitivity to direction identification of both first- and second-order motion. Reduced sensitivity was observed even using stimuli rich in low spatial frequencies. However, impairment in discrimination of direction was more pronounced for second- than first-order motion. As demonstrated in the second experiment, age-related decrease of first- and second-order motion perception are not attributable to decrease visibility of first-order and fractal rotation stimuli used in this study.

### **Age-related decrease sensitivity to first-order motion**

Findings indicate first-order rotation perception was impaired with advancing age under certain conditions. The effects of aging on motion integration were present only at low (i.e.  $\leq 1$  Hz) and high speeds (i.e.  $\geq 6$  Hz), but absent at medium ones (i.e.  $\geq 2$  and  $\leq 4$  Hz). Preserved dynamic visual functions at medium temporal frequencies for low spatial frequencies is in accordance with previous findings (Elliott et al., 1990; Habak & Faubert, 2000; Snowden & Kavanagh, 2006). Elliott and colleagues (1990) found a non significant effect of age on contrast sensitivity to 1 cpd sinusoidal gratings presented at 4 Hz, but a significant effect of age for gratings presented at 16 Hz. Similarly, Habak & Faubert (2000) reported no significant effects of aging on motion direction identification for first-order stimuli translating at medium temporal frequencies. However, diminished perception of first-order motion for stimuli presented at low and high temporal

frequencies was observed (Habak & Faubert, 2000). Findings from the first experiment suggests the absence of any age effect on motion integration of first-order sensitive mechanisms for motion stimuli presented at low spatial and medium temporal frequencies. These results would be in accordance with the notion of a relative sparing of lower visual functions with healthy aging.

Nevertheless, decrease direction sensitivity to first-order rotation could be observed at low and high temporal frequencies. Two possible explanations might account for the age-related decrease in first-order integration at these specific temporal frequencies. First, at low temporal frequencies, motion discrimination of direction would be based mainly on orientation changes over time. Hence, the decrease in sensitivity observed at these temporal frequencies could be accounted for by the reduction in cell orientation biases with advancing age (Schmolesky et al., 2000; Yu, Wang, Li, Zhou, & Leventhal, 2006). The observed decrease sensitivity to motion direction at low temporal frequencies is in accordance with the previously reported increase in the minimum speed required to perceive direction of motion (Snowden & Kavanagh, 2006). Similarly, a decrease in motion coherence level has been reported at low speeds (i.e. 0.5 and 1 deg/s) of displacement of random dot kinematograms while there was absence of an age-related effect for dot displacements at 2 and 4 deg/s (Snowden & Kavanagh, 2006). Nonetheless, one could argue that for an equivalent presentation time, lower speed stimuli would undergo smaller displacement. This means that for our lowest speed, i.e. 0.25 Hz, stimulus would undergo  $90^\circ$  of rotation or  $\frac{1}{4}$  of a cycle.



Control conditions within experiment II, as well as results on an orientation discrimination task from the study done by Habak & Faubert (2000) indicate no age-related differences in sensitivity to detection of such spatial structure orientation changes. Moreover, this amount of displacement is largely above the minimum displacement required to perceive motion in this age group (Wood & Bullimore, 1995). Second, reduced first-order discrimination of direction at higher temporal frequencies is consistent with a decrease efficiency in temporal integration with aging, as proposed by several authors (Bennett et al., 2007; Mendelson & Wells, 2002; Raghuram et al., 2005). These results are in accordance with the observed reduction in temporal resolution of cells within areas 17 and 18 of the senescent rat's visual cortex, as evidenced by the slowing of the preferred speed, as well as the decrease in the critical flicker frequency threshold (Mendelson & Wells, 2002). These neurophysiological findings support the notion of an age-related decrement sensitivity to high temporal frequencies. It has been suggested that age-related decrease of temporal integration could be induced by increase in internal noise (Bennett et al., 2007; Betts et al., 2007). Hence, the observed decrease in contrast threshold to discrimination of direction of first-order motion stimuli at low and high temporal frequencies with advancing age would not be caused by a decrease in sensitivity to first-order motion per se. Rather, diminished sensitivity to small orientation changes, as well as a general slowdown of the visual system could be at cause.

**Age-related decrease sensitivity to second-order motion**

Aging induces a systematic reduction in sensitivity to second-order motion perception at all temporal frequencies, as opposed to first-order perception. It can be concluded that age-related loss in direction sensitivity is more pronounced for second- than for first-order motion stimuli. These results are in accordance with those of Habak & Faubert (2000). As such, these authors found a statistically significant difference on a discrimination of direction task of second-order motion between younger and older adults at all measured temporal frequencies (i.e. 2, 4 and 8 Hz) (Habak & Faubert, 2000). However, our results could be influenced, in part, by the introduction of a flickering pattern within our fractal stimulus. Decrease flicker sensitivity as a function of age as been reported by some authors (Casson et al., 1993; Culham & Kline, 2002; Kim & Mayer, 1994). Nevertheless, results from fractal rotation control condition in experiment II allow us to exclude such a possibility. Accordingly, no statistically significant differences in visibility of a flickering pattern could be established between both age groups. Findings from the present study and those of Habak & Faubert (2000) all point to an age-related decrease sensitivity to second-order motion perception, which visual function is more impaired than first-order motion perception. Second-order motion perception requires higher level cortical integration (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wilson et al., 1992). Hence, higher order visual functions are potentially more affected by normal aging given that they solicit more complex neural networks and that there is an exponential increase in the

alternate networks recruited to perform the task during aging as proposed by Faubert (2002).

### **Neural correlates of reduced motion integration with aging**

Our present and previous findings indicate age-related decrement in motion direction sensitivity is selective for higher-order motion perception, such as second-order. One possible explanation for this pattern of results is that of a functional dedifferentiation caused by nonselective cortical activation (Li, Lindenberger, & Sikstrom, 2001; Reuter-Lorenz & Lustig, 2005). Decrease in intracortical inhibition could lead to reduced stimulus selectivity, as evidenced by the induced reduction in orientation bias to visual stimulation following administration of bicuculline, a GABA type A receptor antagonist (Leventhal et al., 2003). Reduced GABA-mediated inhibition characterizes the aging visual system. Accordingly, recent findings indicate decrease density and proportion of GABAergic neurons within the primary visual cortex of senescent monkeys (Hua et al., 2008). On the other hand, improved orientation and direction biases of striatal cells of senescent monkeys would be obtained following GABA and muscimol, a GABA type A receptor agonist, administration (Schmolesky et al., 2000; Yu et al., 2006). Intracortical inhibitory mechanisms at the level of the extrastriate cortex, such as MT area, might also constitute an important factor for stimulus selectivity and ultimately, accurate internal neural representation of presented stimulus. As such, suppression of the intracortical GABAergic inhibitory mechanisms within the macaque MT area, through bicuculline-

methiodide administration, would induce a loss of direction selectivity in the first 200 ms of neuronal response to visual stimulation (Thiele, Distler, Korbmacher, & Hoffmann, 2004). The studies mentioned above suggest that the observed reduction in intracortical inhibition has detrimental effects on visual functions.

Recent human findings support a notion of a nonspecific change in cortical activation with aging. For example, age-related neuronal dedifferentiation within the ventral visual cortex would be observed during visual recognition task of faces, houses, words and chairs (Park et al., 2004). Similarly, Bennett, Sekuler & Sekuler (2007) demonstrated that age-related decrement in direction identification sensitivity could be modeled either by increasing older adults directional motion channels' internal noise or by increasing internal noise and motion channels bandwidth. As proposed by Bennett and colleagues (2007), both these findings would be in accordance with the observed decrease in directional biases and increase in spontaneous neural activity in senescent monkeys (Schmolesky et al., 2000; Yu et al., 2006). Again, these results would reflect the age-related diminished GABAergic activity (Betts, Taylor, Sekuler, & Bennett, 2005; Leventhal et al., 2003).

However, others have interpreted this cortical overactivation pattern as evidence of a functional reorganization of the aging brain (Beason-Held, Kraut, & Resnick, 2008; Bennett, Sekuler, McIntosh, & Della-Maggiore, 2001; Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002; DiGirolamo et al., 2001; McIntosh et al., 1999;

Tisserand, McIntosh, van der Veen, Backes, & Jolles, 2005). As such, some studies identified regions of unique activation in the older subjects, as compared to their younger counterparts, for equivalent performance on spatial frequency memory (McIntosh et al., 1999) and words recall and source memory tasks (Cabeza et al., 2002). Age-related neural network reorganization implies greater dependence on cognitive reserve to ensure optimal functioning (Scarmeas et al., 2003). Hence, limited compensatory reorganization could also be at cause for the selective deficit in motion direction sensitivity to higher-order motion in the older population (Faubert, 2002).

In accordance with both cortical functional dedifferentiation and reorganization hypotheses, results from the present study indicate higher level cortical functions are more affected by aging.

## **Conclusion**

This study indicates stimulus type and temporal frequency are all major determinants in the observed age-related motion integration decline. Accordingly, stimulus requiring higher level cortical processing would induce greater motion perception deficits in the older population (Faubert, 2002). Moreover, stimulus presented with increasing temporal frequency would elicit greater deficits in motion perception, as evidence of the age-related diminished temporal integration efficiency. These findings are essential if we consider the influence of visual

functions on mobility (Salive et al., 1994). Better understanding of the environmental factors placing older adults at risk of falls can be ensured through knowledge of specific factors impairing motion integration in this particular population.

## References

- Allard, R., & Faubert, J. (2008a). First- and second-order motion mechanisms are distinct at low but common at high temporal frequencies. *J Vis*, 8(2), 12-17.
- Allard, R., & Faubert, J. (2008b). The noisy-bit method for digital displays: converting a 256 luminance resolution into a continuous resolution. *Behavior Research Methods*, 40(3), 735-743.
- Andersen, G. J., & Enriquez, A. (2006). Aging and the detection of observer and moving object collisions. *Psychol Aging*, 21(1), 74-85.
- Anstis, S. M., & Mather, G. (1985). Effects of luminance and contrast on direction of ambiguous apparent motion. *Perception*, 14(2), 167-179.
- Atchley, P., & Andersen, G. J. (1998). The effect of age, retinal eccentricity, and speed on the detection of optic flow components. *Psychol Aging*, 13(2), 297-308.
- Ball, K., & Sekuler, R. (1986). Improving visual perception in older observers. *J Gerontol*, 41(2), 176-182.
- Beason-Held, L. L., Kraut, M. A., & Resnick, S. M. (2008). I. Longitudinal changes in aging brain function. *Neurobiol Aging*, 29(4), 483-496.
- Bennett, P. J., Sekuler, A. B., McIntosh, A. R., & Della-Maggiore, V. (2001). The effects of aging on visual memory: evidence for functional reorganization of cortical networks. *Acta Psychol (Amst)*, 107(1-3), 249-273.

- Bennett, P. J., Sekuler, R., & Sekuler, A. B. (2007). The effects of aging on motion detection and direction identification. *Vision Res*, 47(6), 799-809.
- Benton, C. P., & Johnston, A. (2001). A new approach to analysing texture-defined motion. *Proc Biol Sci*, 268(1484), 2435-2443.
- Benton, C. P., O'Brien, J. M., & Curran, W. (2007). Fractal rotation isolates mechanisms for form-dependent motion in human vision. *Biol Lett*, 3(3), 306-308.
- Bertone, A., & Faubert, J. (2003). How is complex second-order motion processed? *Vision Res*, 43(25), 2591-2601.
- Betts, L. R., Sekuler, A. B., & Bennett, P. J. (2007). The effects of aging on orientation discrimination. *Vision Res*, 47(13), 1769-1780.
- Betts, L. R., Taylor, C. P., Sekuler, A. B., & Bennett, P. J. (2005). Aging reduces center-surround antagonism in visual motion processing. *Neuron*, 45(3), 361-366.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17(3), 1394-1402.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J Physiol*, 197(3), 551-566.
- Casson, E. J., Johnson, C. A., & Nelson-Quigg, J. M. (1993). Temporal modulation perimetry: the effects of aging and eccentricity on sensitivity in normals. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 34(11), 3096-3102.



- Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: the long and short of it. *Spat Vis*, 4(2-3), 103-129.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *J Opt Soc Am A*, 5(11), 1986-2007.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 86(8), 2985-2989.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1991). Texture quilts: basic tools for studying motion-from-texture. *Journal of Mathematical Psychology*, 35, 411-442.
- Crassini, B., Brown, B., & Bowman, K. (1988). Age-related changes in contrast sensitivity in central and peripheral retina. *Perception*, 17(3), 315-332.
- Crum, R. M., Anthony, J. C., Bassett, S. S., & Folstein, M. F. (1993). Population-based norms for the Mini-Mental State Examination by age and educational level. *Jama*, 269(18), 2386-2391.
- Culham, J. C., & Kline, D. W. (2002). The age deficit on photopic counterphase flicker: contrast, spatial frequency, and luminance effects. *Can J Exp Psychol*, 56(3), 177-186.
- Derrington, A., & Cox, M. (1998). Temporal resolution of dichoptic and second-order motion mechanisms. *Vision Res*, 38(22), 3531-3539.
- Derrington, A. M., & Ukkonen, O. I. (1999). Second-order motion discrimination by feature-tracking. *Vision Res*, 39(8), 1465-1475.

- Devaney, K. O., & Johnson, H. A. (1980). Neuron loss in the aging visual cortex of man. *J Gerontol*, 35(6), 836-841.
- DiGirolamo, G. J., Kramer, A. F., Barad, V., Cepeda, N. J., Weissman, D. H., Milham, M. P., et al. (2001). General and task-specific frontal lobe recruitment in older adults during executive processes: a fMRI investigation of task-switching. *Neuroreport*, 12(9), 2065-2071.
- Duan, H., Wearne, S. L., Rocher, A. B., Macedo, A., Morrison, J. H., & Hof, P. R. (2003). Age-related dendritic and spine changes in corticocortically projecting neurons in macaque monkeys. *Cereb Cortex*, 13(9), 950-961.
- Dumoulin, S. O., Baker, C. L., Jr., Hess, R. F., & Evans, A. C. (2003). Cortical specialization for processing first- and second-order motion. *Cereb Cortex*, 13(12), 1375-1385.
- Elliott, D., Whitaker, D., & MacVeigh, D. (1990). Neural contribution to spatiotemporal contrast sensitivity decline in healthy ageing eyes. *Vision Res*, 30(4), 541-547.
- Field, D. J. (1987). Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells. *J Opt Soc Am A*, 4(12), 2379-2394.
- Georgeson, M. A., & Schofield, A. J. (2002). Shading and texture: separate information channels with a common adaptation mechanism? *Spat Vis*, 16(1), 59-76.
- Habak, C., & Faubert, J. (2000). Larger effect of aging on the perception of higher-order stimuli. *Vision Res*, 40(8), 943-950.

- Hof, P. R., Nimchinsky, E. A., Young, W. G., & Morrison, J. H. (2000). Numbers of meynert and layer IVB cells in area V1: a stereologic analysis in young and aged macaque monkeys. *J Comp Neurol*, *420*(1), 113-126.
- Hua, T., Kao, C., Sun, Q., Li, X., & Zhou, Y. (2008). Decreased proportion of GABA neurons accompanies age-related degradation of neuronal function in cat striate cortex. *Brain Res Bull*, *75*(1), 119-125.
- Hua, T., Li, X., He, L., Zhou, Y., Wang, Y., & Leventhal, A. G. (2006). Functional degradation of visual cortical cells in old cats. *Neurobiol Aging*, *27*(1), 155-162.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol*, *148*, 574-591.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, *160*, 106-154.
- Hutchinson, C. V., & Ledgeway, T. (2006). Sensitivity to spatial and temporal modulations of first-order and second-order motion. *Vision Res*, *46*(3), 324-335.
- Jackson, G. R., Owsley, C., & McGwin, G., Jr. (1999). Aging and dark adaptation. *Vision Res*, *39*(23), 3975-3982.
- Johnston, A., & Benton, C. P. (1997). Speed discrimination thresholds for first-- and second-order bars and edges. *Vision Res*, *37*(16), 2217-2226.
- Johnston, A., Benton, C. P., & McOwan, P. W. (1999). Induced motion at texture-defined motion boundaries. *Proc Biol Sci*, *266*(1436), 2441-2450.

- Kim, C. B., & Mayer, M. J. (1994). Foveal flicker sensitivity in healthy aging eyes. II. Cross-sectional aging trends from 18 through 77 years of age. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(7), 1958-1969.
- Kingdom, F. A., Prins, N., & Hayes, A. (2003). Mechanism independence for texture-modulation detection is consistent with a filter-rectify-filter mechanism. *Vis Neurosci*, *20*(1), 65-76.
- Kline, D. W., Schieber, F., Abusamra, L. C., & Coyne, A. C. (1983). Age, the eye, and the visual channels: contrast sensitivity and response speed. *J Gerontol*, *38*(2), 211-216.
- Koyama, S., Sasaki, Y., Andersen, G. J., Tootell, R. B., Matsuura, M., & Watanabe, T. (2005). Separate processing of different global-motion structures in visual cortex is revealed by FMRI. *Curr Biol*, *15*(22), 2027-2032.
- Lagacé-Nadon, S., Allard, R., & Faubert, J. (2008). *Exploring the spatiotemporal properties of fractal rotation*. Unpublished manuscript.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2005). The influence of spatial and temporal noise on the detection of first-order and second-order orientation and motion direction. *Vision Res*, *45*(16), 2081-2094.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2006). Is the direction of second-order, contrast-defined motion patterns visible to standard motion-energy detectors: a model answer? *Vision Res*, *46*(4), 556-567.

- Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1994). The duration of the motion aftereffect following adaptation to first-order and second-order motion. *Perception*, 23(10), 1211-1219.
- Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1995). The perceived speed of second-order motion and its dependence on stimulus contrast. *Vision Res*, 35(10), 1421-1434.
- Leventhal, A. G., Wang, Y., Pu, M., Zhou, Y., & Ma, Y. (2003). GABA and its agonists improved visual cortical function in senescent monkeys. *Science*, 300(5620), 812-815.
- Levitt, H. (1971). Transformed up-down methods in psychoacoustics. *J Acoust Soc Am*, 49(2), Suppl 2:467+.
- Li, S. C., Lindenberger, U., & Sikstrom, S. (2001). Aging cognition: from neuromodulation to representation. *Trends Cogn Sci*, 5(11), 479-486.
- Lu, Z. L., & Sperling, G. (1995). The functional architecture of human visual motion perception. *Vision Res*, 35(19), 2697-2722.
- McIntosh, A. R., Sekuler, A. B., Penpeci, C., Rajah, M. N., Grady, C. L., Sekuler, R., et al. (1999). Recruitment of unique neural systems to support visual memory in normal aging. *Curr Biol*, 9(21), 1275-1278.
- Mendelson, J. R., & Wells, E. F. (2002). Age-related changes in the visual cortex. *Vision Res*, 42(6), 695-703.
- Morrison, J. D., & McGrath, C. (1985). Assessment of the optical contributions to the age-related deterioration in vision. *Q J Exp Physiol*, 70(2), 249-269.

- Morrone, M. C., Burr, D. C., & Vaina, L. M. (1995). Two stages of visual processing for radial and circular motion. *Nature*, *376*(6540), 507-509.
- Movshon, J. A. (1975). The velocity tuning of single units in cat striate cortex. *J Physiol*, *249*(3), 445-468.
- Nishida, S., Ledgeway, T., & Edwards, M. (1997). Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Res*, *37*(19), 2685-2698.
- Norman, J. F., Ross, H. E., Hawkes, L. M., & Long, J. R. (2003). Aging and the perception of speed. *Perception*, *32*(1), 85-96.
- Owsley, C., Sekuler, R., & Siemsen, D. (1983). Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision Res*, *23*(7), 689-699.
- Park, D. C., Polk, T. A., Park, R., Minear, M., Savage, A., & Smith, M. R. (2004). Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *101*(35), 13091-13095.
- Pedula, K. L., Coleman, A. L., Hillier, T. A., Ensrud, K. E., Nevitt, M. C., Hochberg, M. C., et al. (2006). Visual acuity, contrast sensitivity, and mortality in older women: Study of osteoporotic fractures. *J Am Geriatr Soc*, *54*(12), 1871-1877.
- Peters, A., Moss, M. B., & Sethares, C. (2001). The effects of aging on layer 1 of primary visual cortex in the rhesus monkey. *Cereb Cortex*, *11*(2), 93-103.
- Peters, A., Nigro, N. J., & McNally, K. J. (1997). A further evaluation of the effect of age on striate cortex of the rhesus monkey. *Neurobiol Aging*, *18*(1), 29-36.

- Peters, A., & Sethares, C. (1993). Aging and the Meynert cells in rhesus monkey primary visual cortex. *Anat Rec*, 236(4), 721-729.
- Plant, G. T., Laxer, K. D., Barbaro, N. M., Schiffman, J. S., & Nakayama, K. (1993). Impaired visual motion perception in the contralateral hemifield following unilateral posterior cerebral lesions in humans. *Brain*, 116 ( Pt 6), 1303-1335.
- Plant, G. T., & Nakayama, K. (1993). The characteristics of residual motion perception in the hemifield contralateral to lateral occipital lesions in humans. *Brain*, 116 ( Pt 6), 1337-1353.
- Raghuram, A., Lakshminarayanan, V., & Khanna, R. (2005). Psychophysical estimation of speed discrimination. II. Aging effects. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 22(10), 2269-2280.
- Reuter-Lorenz, P. A., & Lustig, C. (2005). Brain aging: reorganizing discoveries about the aging mind. *Curr Opin Neurobiol*, 15(2), 245-251.
- Salive, M. E., Guralnik, J., Glynn, R. J., Christen, W., Wallace, R. B., & Ostfeld, A. M. (1994). Association of visual impairment with mobility and physical function. *J Am Geriatr Soc*, 42(3), 287-292.
- Scarmeas, N., Zarahn, E., Anderson, K. E., Hilton, J., Flynn, J., Van Heertum, R. L., et al. (2003). Cognitive reserve modulates functional brain responses during memory tasks: a PET study in healthy young and elderly subjects. *Neuroimage*, 19(3), 1215-1227.

- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., et al. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *J Neurophysiol*, *79*(6), 3272-3278.
- Schmolesky, M. T., Wang, Y., Pu, M., & Leventhal, A. G. (2000). Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys. *Nat Neurosci*, *3*(4), 384-390.
- Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (1999). Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behaviour. *Vision Res*, *39*(16), 2697-2716.
- Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (2003). Sensitivity to contrast modulation: the spatial frequency dependence of second-order vision. *Vision Res*, *43*(3), 243-259.
- Schofield, A. J., Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2007). Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first- and second-order cues and among different second-order cues. *J Vis*, *7*(8), 1.
- Scialfa, C. T., Guzy, L. T., Leibowitz, H. W., Garvey, P. M., & Tyrrell, R. A. (1991). Age differences in estimating vehicle velocity. *Psychol Aging*, *6*(1), 60-66.
- Scott-Samuel, N. E., & Georgeson, M. A. (1999). Does early non-linearity account for second-order motion? *Vision Res*, *39*(17), 2853-2865.



- Scott-Samuel, N. E., & Smith, A. T. (2000). No local cancellation between directionally opposed first-order and second-order motion signals. *Vision Res*, *40*(25), 3495-3500.
- Smith, A. T., Greenlee, M. W., Singh, K. D., Kraemer, F. M., & Hennig, J. (1998). The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *J Neurosci*, *18*(10), 3816-3830.
- Smith, A. T., Hess, R. F., & Baker, C. L., Jr. (1994). Direction identification thresholds for second-order motion in central and peripheral vision. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(2), 506-514.
- Smith, A. T., & Ledgeway, T. (1997). Separate detection of moving luminance and contrast modulations: fact or artifact? *Vision Res*, *37*(1), 45-62.
- Smith, A. T., & Ledgeway, T. (1998). Sensitivity to second-order motion as a function of temporal frequency and eccentricity. *Vision Res*, *38*(3), 403-410.
- Smith, A. T., Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1994). Is global motion really based on spatial integration of local motion signals? *Vision Res*, *34*(18), 2425-2430.
- Snowden, R. J., & Kavanagh, E. (2006). Motion perception in the ageing visual system: minimum motion, motion coherence, and speed discrimination thresholds. *Perception*, *35*(1), 9-24.

- Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994). Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Res*, *34*(17), 2239-2257.
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Res*, *33*(18), 2589-2609.
- Tanaka, K., & Saito, H. (1989). Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *J Neurophysiol*, *62*(3), 626-641.
- Thiele, A., Distler, C., Korbmacher, H., & Hoffmann, K. P. (2004). Contribution of inhibitory mechanisms to direction selectivity and response normalization in macaque middle temporal area. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *101*(26), 9810-9815.
- Tisserand, D. J., McIntosh, A. R., van der Veen, F. M., Backes, W. H., & Jolles, J. (2005). Age-related reorganization of encoding networks directly influences subsequent recognition memory. *Brain Res Cogn Brain Res*, *25*(1), 8-18.
- Tran, D. B., Silverman, S. E., Zimmerman, K., & Feldon, S. E. (1998). Age-related deterioration of motion perception and detection. *Graefes Arch Clin Exp Ophthalmol*, *236*(4), 269-273.
- Tulunay-Keesey, U., Ver Hoeve, J. N., & Terkla-McGrane, C. (1988). Threshold and suprathreshold spatiotemporal response throughout adulthood. *J Opt Soc Am A*, *5*(12), 2191-2200.

- Vaina, L. M., & Soloviev, S. (2004). First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Prog Brain Res, 144*, 197-212.
- Wang, Y., Zhou, Y., Ma, Y., & Leventhal, A. G. (2005). Degradation of signal timing in cortical areas V1 and V2 of senescent monkeys. *Cereb Cortex, 15*(4), 403-408.
- Watson, A. B., & Ahumada, A. J., Jr. (1985). Model of human visual-motion sensing. *J Opt Soc Am A, 2*(2), 322-341.
- Weale, R. A. (1975). Senile changes in visual acuity. *Trans Ophthalmol Soc U K, 95*(1), 36-38.
- Williams, D., & Phillips, G. (1987). Cooperative phenomena in the perception of motion direction. *J Opt Soc Am A, 4*(5), 878-885.
- Wilson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992). A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Vis Neurosci, 9*(1), 79-97.
- Wood, J. M., & Bullimore, M. A. (1995). Changes in the lower displacement limit for motion with age. *Ophthalmic Physiol Opt, 15*(1), 31-36.
- Yu, S., Wang, Y., Li, X., Zhou, Y., & Leventhal, A. G. (2006). Functional degradation of extrastriate visual cortex in senescent rhesus monkeys. *Neuroscience, 140*(3), 1023-1029.
- Zlatkova, M. B., Coulter, E. E., & Anderson, R. S. (2006). The effect of simulated lens yellowing and opacification on blue-on-yellow acuity and contrast sensitivity. *Vision Res, 46*(15), 2432-2442.

## Figures

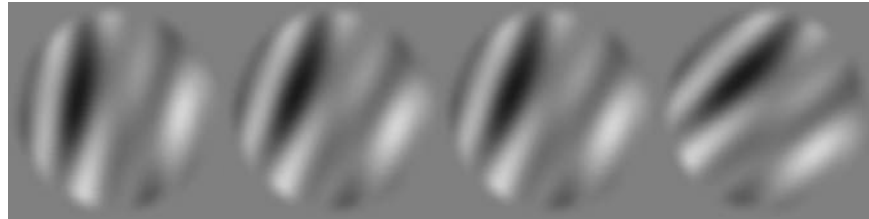


Figure 5. First-order rotation stimulus example. Stimulus is rotating clockwise. A sequence of four presented frame is shown. From this sequence, it can be seen that a single noise frame is rotated in time.

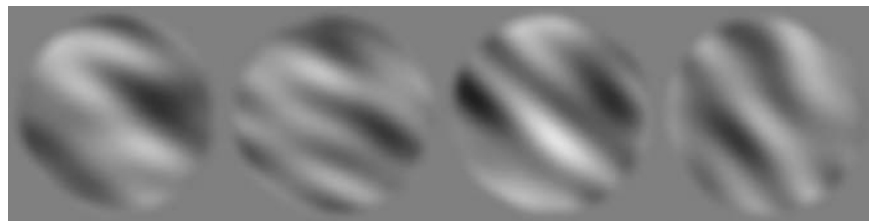


Figure 6. Fractal rotation stimulus example. Stimulus is rotating clockwise. A sequence of four presented frame is shown. From this sequence, it can be seen that a noise frame is resampled on every presented frame. Moreover, an orientation filter is applied to every frame. Orientation of the filter changes for every presented frame.

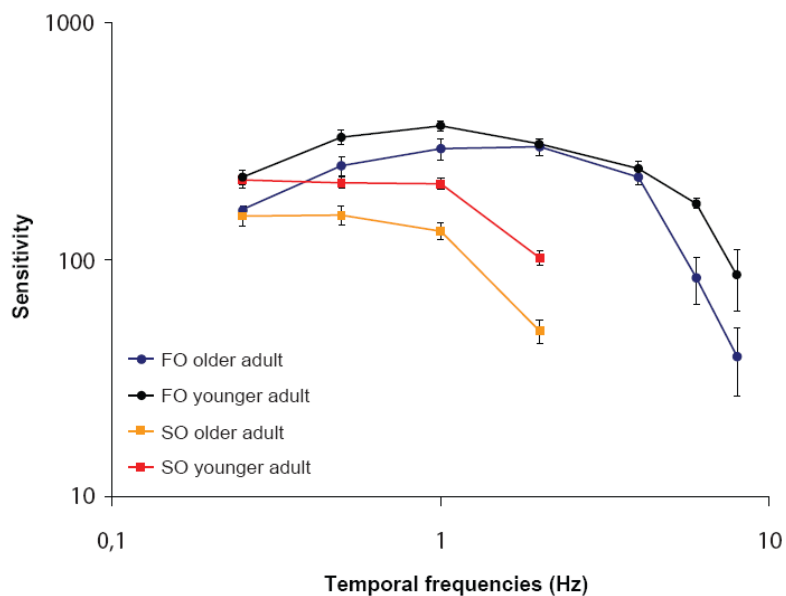


Figure 7. Mean contrast sensitivity to direction discrimination of first-order and fractal rotation stimuli as a function of temporal frequency. Results for both age groups are presented.

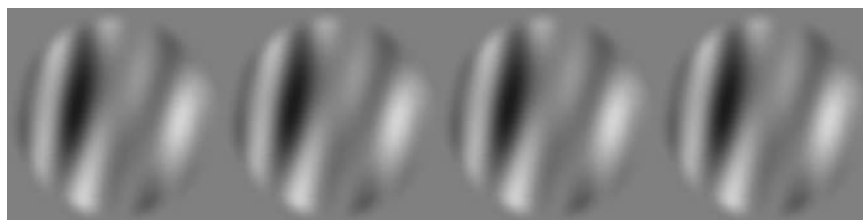


Figure 8. Example of stimulus presented in first-order control condition. A sequence of four presented frames on a single interval is shown. A single noise frame is generated. Presented stimulus is vertical.

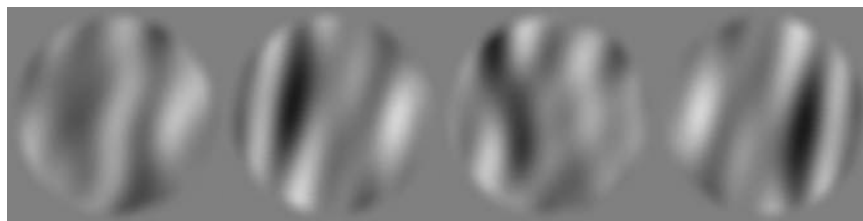


Figure 9. Example of stimulus presented in fractal control condition. A sequence of four presented frames on a single interval is shown. Noise is resampled on every presented frame. As can be seen, a flickering pattern is obtained. Presented stimulus is vertical.

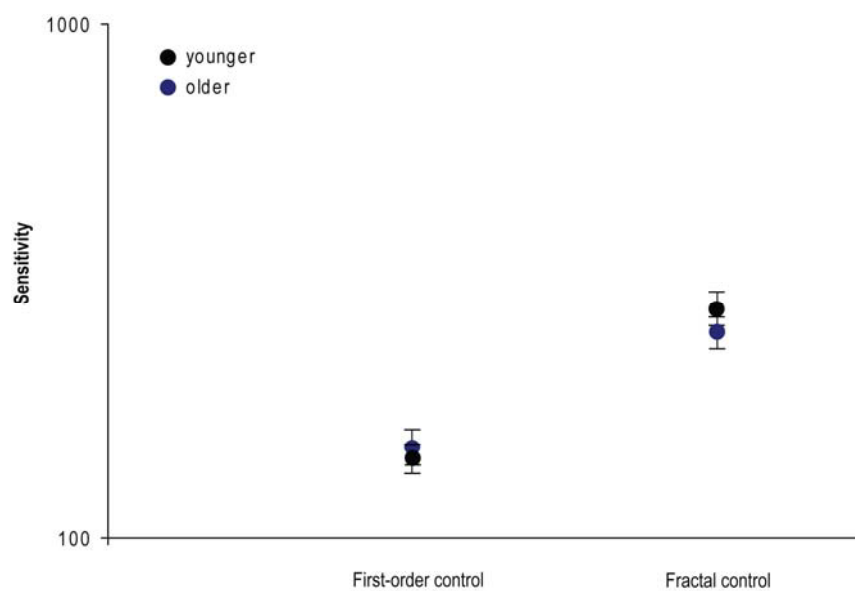


Figure 10. Mean contrast sensitivity to orientation discrimination on both control conditions. Results for both age groups are presented.

## *Chapitre IV*

### **Discussion**

Au cours de la première expérience du premier article, la discrimination de la direction de la rotation fractale et de premier ordre a été évaluée à plusieurs fréquences temporelles, allant de 0.25 à 8 Hz. La fonction temporelle de la sensibilité au contraste à la discrimination de la direction de la rotation fractale illustre bien les propriétés de type passe-bas des mécanismes responsables de la perception de ce type de stimulus. Par opposition, les mécanismes sensibles à la rotation de premier ordre présentaient une fonction temporelle de type passe-bande. Ces résultats suggèrent que les stimuli de rotation fractale et de premier ordre, utilisés dans le cadre de cette étude, seraient analysés par les mécanismes sensibles au mouvement de deuxième et premier ordre, respectivement. En effet, au cours d'une étude réalisée par Hutchinson & Ledgeway (2006), les mécanismes sensibles au mouvement défini par la luminosité démontraient une sensibilité optimale pour les stimuli présentés à moyenne fréquence temporelle, avec une détérioration de la sensibilité pour ceux présentés à basse ainsi qu'à haute fréquence temporelle. De manière similaire, Lu & Sperling (1995) ont obtenus une diminution de la sensibilité à la discrimination de la direction du mouvement pour des stimuli modulés par la luminosité présentés à haute fréquence temporelle. Ces résultats correspondent au patron de sensibilité à la discrimination de la direction de la rotation de premier ordre obtenu au cours de la

première expérience. De la même manière, Hutchinson & Ledgeway (2006) ont rapporté une sensibilité optimale à la discrimination de la direction du mouvement de stimuli modulés par le contraste, la polarité et la grandeur spatiale, tous des stimuli de deuxième ordre, pour de très basses fréquences temporelles. Encore une fois, ces résultats sont-ils en accord avec ceux obtenus pour la rotation fractale, suggérant ainsi la nature de deuxième ordre des mécanismes sensibles au mouvement de rotation fractale.

Les résultats obtenus au cours de la seconde expérience soutiennent également l'hypothèse selon laquelle la rotation fractale serait analysée par des mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre. En effet, la rotation fractale serait analysée par des mécanismes sensibles aux changements d'orientation; tandis que la rotation de premier ordre par ceux sensibles aux variations d'énergie. Aussi, plusieurs études soutiennent que la perception du mouvement de plusieurs stimuli de deuxième ordre, tels ceux modulés par le contraste, dans certaines conditions, l'orientation et la stéréoscopie serait assurée par l'extraction des indices de position de l'image (A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Seiffert & Cavanagh, 1998). Bien qu'aucun indice de position local ne soit présent à l'intérieur de la rotation fractale, sa structure est riche en indices d'orientation. Aussi, les mécanismes responsables de la perception de la rotation fractale seraient-ils sensibles aux changements de la structure spatiale, plus précisément aux changements d'orientation, de manière analogue aux mécanismes responsables de la perception du mouvement de deuxième ordre qui eux seraient sensibles aux



changements de position. C'est pourquoi les mécanismes sensibles à la rotation fractale constitueraient des mécanismes de deuxième ordre. Ainsi, le système visuel serait capable d'extraire l'information sur le mouvement malgré l'absence d'attributs à l'intérieur de l'image permettant la poursuite des déplacements.

La structure exacte des mécanismes de deuxième ordre demeure inconnue. Plusieurs études ont proposé que ces mécanismes perçoivent le mouvement grâce à l'extraction et la poursuite des indices de position, permettant une mise en correspondance à travers le temps des éléments de l'image (Del Viva & Morrone, 1998; A. M. Derrington & Ukkonen, 1999; Lu & Sperling, 1995; Scott-Samuel & Georgeson, 1999b; Seiffert & Cavanagh, 1998; Smith, 1994). Les modèles, jusqu'à présent proposés (Del Viva & Morrone, 1998; Marr & Hildreth, 1980; Marr & Ullman, 1981), impliquent tous une approche intégrative locale. Entre autres, Del Viva et Morrone (1998) suggèrent la localisation spatiale des attributs de l'image, à partir d'une analyse locale énergétique effectuée à l'aide de paires de cellules sélectives à l'orientation placées en quadrature. Les attributs de l'image correspondraient aux maxima des fonctions locales d'énergie, telles que mesurées à l'aide de la réponse neuronale des cellules orientées. L'intégration temporelle de ces fonctions locales d'énergie permettrait l'extraction de la vitesse de déplacement des divers attributs de l'image (Del Viva & Morrone, 1998). Ainsi, ce modèle permettrait de déterminer de manière efficace la vitesse de déplacement de plusieurs stimuli de deuxième ordre, tels que ceux modulés par le contraste, tel que démontré par les auteurs (Del Viva & Morrone, 1998).

Toutefois, chaque portion de l'image du stimulus de rotation fractale possédant une quantité égale d'énergie rotationnelle, ce type de stimulus serait invisible aux mécanismes basés sur la poursuite des attributs de l'image proposés par Del Viva et Morrone (1998). Ainsi, les modèles proposés de mécanismes basés sur les changements de position devraient-ils être adaptés afin de rendre compte du mouvement causé par un changement de structure spatiale en l'absence d'indices de position.

Au cours de la troisième expérience, présentée à l'intérieur du premier article, il a pu être démontré que l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre est analysée par des mécanismes distincts. Ces résultats ont été obtenus grâce à l'utilisation de stimuli composés de segments spatialement distincts, définis alternativement par le mouvement de rotation fractale et de premier ordre. Étant donné que les segments définis par les signaux de mouvement de rotation fractale et de premier ordre allaient dans des sens opposés, une annulation des signaux d'énergie aurait dû être obtenue avec la réduction de la largeur des segments, si le traitement de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre était assuré par un seul mécanisme. En effet, tel que mentionné précédemment, plusieurs études ont démontré que lorsque les composantes d'un stimulus en mouvement signalent des déplacements de force égale dans des directions opposées à l'intérieur d'un même champ récepteur, il est impossible de déterminer la direction du mouvement (Qian et al., 1994; Scott-Samuel & Smith, 2000). Toutefois, lorsque les signaux d'énergie locaux se déplaçant dans des

directions égales et opposées ne sont pas balancés, l'absence de l'annulation de la capacité à la discrimination de la direction du mouvement est observée, appelée transparence du mouvement. C'est ainsi que Scott-Samuel & Smith (2000) ont démontré que lors de la présentation de stimuli composés uniquement de segments définis par le mouvement de premier ordre (c.-à-d. par la luminosité) ou de deuxième ordre (c.-à-d. par le contraste), se déplaçant dans des directions opposées, la transparence du mouvement pouvait être induite. Toutefois, lorsque les stimuli étaient composés à la fois d'indices de mouvement de premier et deuxième ordre, aucune annulation de la direction du mouvement ne pouvait être observée. Les auteurs ont ainsi suggéré que les mécanismes sensibles au mouvement de premier et deuxième ordre seraient distincts (Scott-Samuel & Smith, 2000). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus au cours de la troisième expérience. En effet, la transparence du mouvement était observée lors de la présentation de stimuli composés à la fois d'indices de rotation fractale et de premier ordre. Ainsi, les mécanismes sensibles à la perception de la rotation fractale et de premier ordre seraient-ils séparés. De manière intéressante, Qian & Andersen (1994) ont démontré que la région corticale MT pourrait constituer le substrat neurologique de la transparence du mouvement chez le singe. Ainsi, la ségrégation des mécanismes de premier et deuxième ordre pourrait être maintenue à des niveaux relativement élevés du système visuel. La distinction établie entre les mécanismes de premier et deuxième ordre au cours de la troisième expérience est en accord avec plusieurs études en psychophysiques soutenant la nécessité de l'existence de mécanismes séparés afin d'assurer la perception du mouvement

(Georgeson & Schofield, 2002; Kingdom et al., 2003; Ledgeway & Hutchinson, 2005; Nishida et al., 1997; Schofield & Georgeson, 1999, 2003; Schofield et al., 2007; Scott-Samuel & Smith, 2000; Solomon & Sperling, 1994).

Au cours de la première étude il a été démontré que la rotation fractale est analysée par les mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre. Aussi, la nature distincte des mécanismes responsables du traitement de l'information sur la rotation fractale et de premier ordre a pu être identifiée. Telles que mentionnées précédemment, plusieurs études soutiennent qu'une diminution de la discrimination à la direction du mouvement serait observée avec l'âge (Bennett et al., 2007; Habak & Faubert, 2000). Aussi, étant donné que deux mécanismes séparés assureraient la perception du mouvement, ces derniers pourraient être affectés de manière différente par le vieillissement, tel que suggéré par Habak & Faubert (2000). C'est ainsi que la deuxième étude présentée tentait d'établir l'effet de l'âge sur la discrimination à la direction du mouvement, à l'aide de stimuli de rotation fractale et de premier ordre, tels que définis à l'intérieur du premier article.

La première expérience à l'intérieur du deuxième article visait à évaluer la sensibilité au contraste à la discrimination de la direction de la rotation fractale et de premier ordre, en fonction de la fréquence temporelle. Pour se faire, les stimuli de rotation fractale ont été présentés à quatre valeurs de fréquence temporelle, soient 0.25, 0.5, 1 et 2 Hz; tandis que ceux de rotation de premier ordre, à sept

fréquences temporelles, soient 0.25, 0.5, 1, 2, 4, 6 et 8 Hz. Ces valeurs ont été choisies afin de respecter la fenêtre de visibilité temporelle des mécanismes sensibles au mouvement de rotation fractale et de premier ordre, telle que définie à l'aide des fonctions de sensibilité temporelle au cours de la première étude. Au cours de cette expérience, les mêmes stimuli que ceux utilisés lors de la première expérience de la première étude ont été présentés. Le seul paramètre qui a été modifié, pour la présente expérience, est la distance à l'écran. Ainsi, afin de s'assurer de l'absence de l'effet d'une diminution de la sensibilité au contraste, causée par la présence de hautes fréquences spatiales, sur la perception du mouvement chez les personnes âgées, le stimulus présenté était constitué de très basses fréquences spatiales, soient allant de 0.125 à 0.5 cpd. Ainsi, en réduisant de moitié la distance à l'écran, soit de 114 à 57 cm pour la première et deuxième étude respectivement, la grandeur du stimulus présenté était doublée. Le stimulus présenté n'était plus de 4 dav, mais bien de 8 dav. Ainsi, les fréquences spatiales définissant les stimuli présentés n'allaient plus de 0.25 à 1 cpd, mais bien de 0.125 à 0.5 cpd.

Les résultats obtenus au cours de cette première expérience démontrent clairement un effet plus prononcé de l'âge sur la perception du mouvement de deuxième ordre, comparativement à celle de premier ordre. En effet, la sensibilité à la discrimination de la direction de la rotation fractale était diminuée significativement chez les personnes âgées, à toutes les fréquences temporelles. Par opposition, la sensibilité aux stimuli de premier ordre était diminuée, chez les

sujets âgés, pour certaines valeurs de fréquence temporelle seulement, soit à basse ainsi qu'à haute fréquence temporelle. Toutefois, la sensibilité à la discrimination de la direction demeurerait comparable entre les deux groupes d'âge pour les stimuli de rotation de premier ordre présentés à moyenne fréquence temporelle. Si l'on considère que la perception des stimuli de deuxième ordre requiert un traitement cortical additionnel (Dumoulin et al., 2003; Smith et al., 1998; Wilson et al., 1992), les fonctions visuelles requérant une intégration corticale de plus haut niveau seraient possiblement davantage affectées par le vieillissement, comparativement aux fonctions requérant un moindre niveau d'analyse. Ainsi, les aires corticales de plus haut niveau à l'intérieur de la hiérarchie du système visuel, tel que défini par exemple par Coogan & Burkhalter (1993) et Hochstein & Ahissar (2002) pourraient-elles être davantage affectées par l'âge.

Les résultats suggèrent également la relative préservation des fonctions visuelles requérant un niveau d'analyse de plus bas niveau. En effet, la diminution associée à l'âge de la sensibilité à la discrimination de la direction du mouvement de premier ordre était observée uniquement lorsque les stimuli étaient présentés à basses (c.-à-d.  $\leq 1$  Hz) ou hautes fréquences temporelles (c.-à-d.  $\geq 6$  Hz). La diminution de la perception du mouvement de premier ordre à basse fréquence temporelle pourrait s'expliquer par le fait qu'à cette vitesse, la perception du mouvement serait davantage basée sur le changement d'orientation. Plusieurs études soutenant la perte de sélectivité neuronale pour l'orientation avec l'âge (Leventhal et al., 2003; Schmolesky et al., 2000; Yu et al., 2006), la diminution

observée à basse fréquence temporelle pourrait ainsi être expliquée. De manière similaire, une augmentation de la vitesse minimum requise afin de percevoir un déplacement cohérent aurait été rapportée au cours d'une étude réalisée par Snowden & Kavanagh (2006). Ainsi, une diminution de la sensibilité à la direction du mouvement serait possible à basse fréquence temporelle chez cette population. Pour ce qui est des stimuli de premier ordre présentés à haute fréquence temporelle, la diminution à la discrimination de la direction pourrait s'expliquer par une diminution de l'efficacité de l'intégration temporelle de l'information visuelle avec l'âge, tel que soutenu par plusieurs auteurs (Bennett et al., 2007; Raghuram et al., 2005). En effet, les sujets âgés auraient besoin d'un temps de présentation de stimulus supérieur avant d'atteindre un niveau de performance équivalent à celui des jeunes adultes (Bennett et al., 2007; Raghuram et al., 2005). De la même manière, la réduction de la vitesse préférée par les cellules situées au niveau de l'aire 17 et 18 chez le chat soutiendrait également la notion d'une diminution de la qualité de la résolution temporelle avec l'âge. La diminution de la perception du mouvement de premier ordre étant observée à certaines fréquences temporelles seulement, cette dernière pourrait bien ne pas être causée par une détérioration des mécanismes sensibles au mouvement de premier ordre, mais bien plutôt par une atteinte de la capacité d'intégration temporelle et de l'orientation.

La deuxième expérience constituait une condition contrôle permettant de vérifier la visibilité équivalente, pour chacun des deux groupes d'âge, des stimuli de

rotation fractale et de premier ordre utilisés au cours de cette étude. Pour se faire, les stimuli de rotation fractale et de premier ordre présentés dans la première expérience ont été repris. Toutefois, la fréquence temporelle à laquelle ils étaient présentés était nulle, permettant ainsi d'éliminer la composante du mouvement, tout en conservant intacte les composantes spatiotemporelles de ces stimuli. Les résultats obtenus démontrent que la différence, associée à l'âge, de perception de la rotation fractale et de premier ordre ne peut être attribuable à une diminution de la sensibilité au contraste des stimuli eux-mêmes, mais bien plutôt à une diminution de la perception du mouvement de premier et deuxième ordre.

Les résultats obtenus au cours de cette deuxième étude démontrent une diminution plus importante de la capacité d'intégration de l'information sur le mouvement de deuxième ordre, par rapport à celle de premier ordre, avec le vieillissement. Cette diminution marquée de la perception de deuxième ordre pourrait s'expliquer, entre autres, par une dédifférentiation fonctionnelle au niveau cortical (Li et al., 2001; Park et al., 2004; Reuter-Lorenz & Lustig, 2005). La dédifférentiation fonctionnelle implique une diminution de la spécialisation des fonctions corticales causée par une dégradation de l'activité neuronale (Park et al., 2004). La perception du mouvement de deuxième ordre requérant un traitement additionnel de l'information, un niveau de spécialisation corticale plus élevé serait nécessaire. Ainsi, ce type de perception pourrait être davantage affecté avec l'âge. Toutefois, aucune étude n'a encore regardé le patron d'activation cortical chez l'humain vieillissant lors de la perception du mouvement. Ainsi, il semble



difficile de déterminer si la dédifférentiation fonctionnelle pourrait être à l'origine de la dégradation de la capacité d'intégration du mouvement de deuxième ordre, comparativement à celle de premier ordre. Malgré tout, une étude en imagerie fonctionnelle réalisée par Park et al. (2004) suggère qu'une dédifférentiation fonctionnelle de la voie responsable de la reconnaissance des objets serait observée chez la population vieillissante. En effet, un patron de suractivation au niveau de l'aire visuelle ventrale, causée par un recrutement neuronal non spécifique, était observé chez les sujets âgés lors de la reconnaissance de visages, de mots, de maisons ou de chaises. Toutefois, plusieurs auteurs soutiennent qu'une telle activation non spécifique serait symptomatique d'une réorganisation fonctionnelle du cortex vieillissant (Beason-Held et al., 2008; Bennett et al., 2001; Cabeza et al., 2002; DiGirolamo et al., 2001; McIntosh et al., 1999; Tisserand et al., 2005). L'hypothèse d'une réorganisation corticale fonctionnelle a été émise suite à l'identification, chez des sujets âgés, d'une sous activation des aires corticales normalement recrutées chez les sujets jeunes; accompagnée de l'activation de régions corticales non sollicitées chez les jeunes adultes, au cours de tâches cognitives (McIntosh et al., 1999); (Bennett et al., 2001); (DiGirolamo et al., 2001); (Cabeza et al., 2002); (Tisserand et al., 2005); (Beason-Held et al., 2008). Par exemple, une suractivation de l'aire frontale (Logan, Sanders, Snyder, Morris, & Buckner, 2002), ainsi que des aires préfrontale et prémoteur (Tisserand et al., 2005) au cours de tâches de reconnaissance de mots aurait été rapportée chez cette population. Ces données sont intéressantes puisqu'elles suggèrent l'activation de zones corticales additionnelles afin de compenser pour la sous

activation corticale observée avec l'âge (Cabeza et al., 2002; McIntosh et al., 1999). La présence d'un tel recrutement cortical non sélectif chez les sujets âgés, malgré une performance équivalente à celle des sujets jeunes, soutiendrait la possibilité d'une réorganisation fonctionnelle (Cabeza et al., 2002; McIntosh et al., 1999). De manière intéressante, une étude réalisée par Logan et al. (2002) suggérerait qu'il serait possible de réduire la sous activation du cortex frontal observée chez les personnes âgées au cours d'une tâche d'encodage de mots, en augmentant le support environnemental favorisant l'adoption d'une stratégie d'encodage efficace. Toutefois, l'activation corticale non sélective ne pouvait être diminuée. Ainsi, la sous activation corticale serait causée, en partie, par l'adoption d'une stratégie d'encodage inefficace. Le recrutement cortical non spécifique, quant à lui, pourrait être à l'origine du déclin cognitif observé avec le vieillissement normal, tel que suggéré par les auteurs et serait irréversible (Logan et al., 2002). Ainsi, sur la base des résultats obtenus au cours de la présente étude, il serait possible que la réorganisation corticale fonctionnelle puisse compenser pour une diminution de la perception du mouvement de premier ordre, puisque requérant un moindre niveau d'analyse cortical. Toutefois, si l'on considère que l'information sur le mouvement de deuxième ordre requiert un niveau de traitement supérieur (Wilson et al., 1992), la réorganisation des circuits neuronaux pourrait bien être incapable de compenser pour une perte de sensibilité au mouvement de deuxième ordre.

## *Chapitre V*

### **Conclusion**

La première étude démontre que la rotation fractale est analysée par des mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre. Aussi, la perception de la rotation fractale et de premier ordre sont-ils assurés par des mécanismes distincts. La deuxième étude, quant à elle, indique une diminution de la capacité de discrimination à la direction du mouvement associée à l'âge. Aussi, cette diminution serait davantage marquée pour les stimuli de deuxième ordre, tandis que spécifique à certaines fréquences temporelles pour les stimuli de premier ordre. Ainsi, ces résultats indiquent que les fonctions visuelles requérant une intégration corticale de plus haut niveau seraient davantage affectées par le vieillissement. Le type de stimulus ainsi que la vitesse à laquelle les stimuli sont présentés constituent des facteurs déterminants dans la bonne performance de la discrimination à la direction du mouvement chez la population vieillissante. Ces données permettent non seulement une meilleure compréhension des mécanismes responsables de la perception du mouvement de deuxième ordre, mais également une meilleure compréhension de l'effet du vieillissement sur la performance des mécanismes sensibles au mouvement de premier et deuxième ordre. Ces résultats sont d'autant plus intéressants qu'une seule étude, portant sur l'effet du vieillissement sur la perception du mouvement, a jusqu'à présent établi une distinction entre le mouvement de premier et deuxième ordre (Habak & Faubert,

2000). Les données obtenues, en accord avec celles présentées par Habak & Faubert (2000), suggèrent qu'il est essentiel de faire une telle distinction. Néanmoins, il serait intéressant de répéter la présente étude, mais cette fois-ci en utilisant des méthodes d'imagerie, telle l'IRMf, afin de déterminer les zones d'activation corticales associées au traitement de l'information sur le mouvement de premier et deuxième ordre. Ainsi, en comparant les données obtenues pour divers groupe d'âge, il serait possible de déterminer si la diminution de la perception du mouvement de deuxième ordre chez les personnes âgées serait causée par une sous-activation des aires corticales responsables du traitement de l'information sur le mouvement de deuxième ordre ou simplement par une incapacité du cortex à palier pour la dégradation de la réponse neuronale des mécanismes sensibles au mouvement de deuxième ordre, malgré la présence d'une réorganisation fonctionnelle. De la même manière, il serait important de déterminer si l'effet distinct de l'âge sur l'intégration du mouvement de premier et deuxième ordre persiste lors de l'évaluation d'autres aspects de la perception du mouvement, telle que la discrimination de la vitesse et la vitesse minimale requise afin de percevoir le mouvement. Finalement, il serait également intéressant de vérifier si la diminution de sensibilité au mouvement de premier et deuxième ordre pourrait être associée à une augmentation de l'incidence de chutes chez les personnes âgées. En effet, plusieurs études indiquent l'influence de plusieurs facteurs visuels statiques, telles que l'acuité visuelle et la sensibilité au contraste, sur l'incidence de chutes au sein de la population vieillissante (Pedula et al., 2006; Salive et al., 1994). Toutefois, peu d'entre elles ont encore considéré l'effet de la

vision dynamique sur le risque de chute. Une meilleure compréhension de l'importance de chacun de ces facteurs dans l'exécution de déplacements sécuritaires permettrait une intervention davantage ciblée chez cette population.

## Références

- Adelson, E. H., & Bergen, J. R. (1985). Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *J Opt Soc Am A*, 2(2), 284-299.
- Allard, R., & Faubert, J. (2008a). First- and second-order motion mechanisms are distinct at low but common at high temporal frequencies. *J Vis*, 8(2), 11-17.
- Allard, R., & Faubert, J. (2008b). The noisy-bit method for digital displays: converting a 256 luminance resolution into a continuous resolution. *Behavior Research Methods*, 40(3), 735-743.
- Allen, H. A., Hess, R. F., Mansouri, B., & Dakin, S. C. (2003). Integration of first- and second-order orientation. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 20(6), 974-986.
- Andersen, G. J., & Enriquez, A. (2006). Aging and the detection of observer and moving object collisions. *Psychol Aging*, 21(1), 74-85.
- Anstis, S. M. (1980). The perception of apparent movement. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 290(1038), 153-168.
- Anstis, S. M., & Mather, G. (1985). Effects of luminance and contrast on direction of ambiguous apparent motion. *Perception*, 14(2), 167-179.
- Anstis, S. M., & Rogers, B. J. (1986). Illusory continuous motion from oscillating positive-negative patterns: implications for motion perception. *Perception*, 15(5), 627-640.

- Artal, P., Berrio, E., Guirao, A., & Piers, P. (2002). Contribution of the cornea and internal surfaces to the change of ocular aberrations with age. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *19*(1), 137-143.
- Artal, P., Ferro, M., Miranda, I., & Navarro, R. (1993). Effects of aging in retinal image quality. *J Opt Soc Am A*, *10*(7), 1656-1662.
- Atchley, P., & Andersen, G. J. (1998). The effect of age, retinal eccentricity, and speed on the detection of optic flow components. *Psychol Aging*, *13*(2), 297-308.
- Baker, C. L., Jr., & Hess, R. F. (1998). Two mechanisms underlie processing of stochastic motion stimuli. *Vision Res*, *38*(9), 1211-1222.
- Ball, K., & Sekuler, R. (1986). Improving visual perception in older observers. *J Gerontol*, *41*(2), 176-182.
- Beason-Held, L. L., Kraut, M. A., & Resnick, S. M. (2008). I. Longitudinal changes in aging brain function. *Neurobiol Aging*, *29*(4), 483-496.
- Benardete, E. A., & Kaplan, E. (1997). The receptive field of the primate P retinal ganglion cell, II: Nonlinear dynamics. *Vis Neurosci*, *14*(1), 187-205.
- Bennett, P. J., Sekuler, A. B., McIntosh, A. R., & Della-Maggiore, V. (2001). The effects of aging on visual memory: evidence for functional reorganization of cortical networks. *Acta Psychol (Amst)*, *107*(1-3), 249-273.
- Bennett, P. J., Sekuler, R., & Sekuler, A. B. (2007). The effects of aging on motion detection and direction identification. *Vision Res*, *47*(6), 799-809.
- Benton, C. P., & Johnston, A. (2001). A new approach to analysing texture-defined motion. *Proc Biol Sci*, *268*(1484), 2435-2443.

- Benton, C. P., Johnston, A., & McOwan, P. W. (2000). Computational modelling of interleaved first- and second-order motion sequences and translating 3f+4f beat patterns. *Vision Res*, 40(9), 1135-1142.
- Benton, C. P., Johnston, A., McOwan, P. W., & Victor, J. D. (2001). Computational modeling of non-Fourier motion: further evidence for a single luminance-based mechanism. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, 18(9), 2204-2208.
- Benton, C. P., O'Brien, J. M., & Curran, W. (2007). Fractal rotation isolates mechanisms for form-dependent motion in human vision. *Biol Lett*, 3(3), 306-308.
- Bernier, P. M., Chua, R., & Franks, I. M. (2005). Is proprioception calibrated during visually guided movements? *Exp Brain Res*, 167(2), 292-296.
- Bertone, A., & Faubert, J. (2003). How is complex second-order motion processed? *Vision Res*, 43(25), 2591-2601.
- Betts, L. R., Sekuler, A. B., & Bennett, P. J. (2007). The effects of aging on orientation discrimination. *Vision Res*, 47(13), 1769-1780.
- Betts, L. R., Taylor, C. P., Sekuler, A. B., & Bennett, P. J. (2005). Aging reduces center-surround antagonism in visual motion processing. *Neuron*, 45(3), 361-366.
- Braddick, O. (1974). A short-range process in apparent motion. *Vision Res*, 14(7), 519-527.



- Braun, D., Petersen, D., Schonle, P., & Fahle, M. (1998). Deficits and recovery of first- and second-order motion perception in patients with unilateral cortical lesions. *Eur J Neurosci*, *10*(6), 2117-2128.
- Burkhalter, A., Bernardo, K. L., & Charles, V. (1993). Development of local circuits in human visual cortex. *J Neurosci*, *13*(5), 1916-1931.
- Cabeza, R., Anderson, N. D., Locantore, J. K., & McIntosh, A. R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, *17*(3), 1394-1402.
- Campbell, F. W., & Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *J Physiol*, *197*(3), 551-566.
- Casson, E. J., Johnson, C. A., & Nelson-Quigg, J. M. (1993). Temporal modulation perimetry: the effects of aging and eccentricity on sensitivity in normals. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, *34*(11), 3096-3102.
- Cavanagh, P., & Mather, G. (1989). Motion: the long and short of it. *Spat Vis*, *4*(2-3), 103-129.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1988). Drift-balanced random stimuli: a general basis for studying non-Fourier motion perception. *J Opt Soc Am A*, *5*(11), 1986-2007.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1989). Two motion perception mechanisms revealed through distance-driven reversal of apparent motion. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *86*(8), 2985-2989.
- Chubb, C., & Sperling, G. (1991). Texture quilts: basic tools for studying motion-from-texture. *Journal of Mathematical Psychology*, *35*, 411-442.

- Clifford, C. W., Freedman, J. N., & Vaina, L. M. (1998). First- and second-order motion perception in Gabor micropattern stimuli: psychophysics and computational modelling. *Brain Res Cogn Brain Res*, 6(4), 263-271.
- Coogan, T. A., & Burkhalter, A. (1993). Hierarchical organization of areas in rat visual cortex. *J Neurosci*, 13(9), 3749-3772.
- Cook, C. A., Koretz, J. F., Pfahnl, A., Hyun, J., & Kaufman, P. L. (1994). Aging of the human crystalline lens and anterior segment. *Vision Res*, 34(22), 2945-2954.
- Crassini, B., Brown, B., & Bowman, K. (1988). Age-related changes in contrast sensitivity in central and peripheral retina. *Perception*, 17(3), 315-332.
- Crum, R. M., Anthony, J. C., Bassett, S. S., & Folstein, M. F. (1993). Population-based norms for the Mini-Mental State Examination by age and educational level. *Jama*, 269(18), 2386-2391.
- Culham, J. C., & Kline, D. W. (2002). The age deficit on photopic counterphase flicker: contrast, spatial frequency, and luminance effects. *Can J Exp Psychol*, 56(3), 177-186.
- Del Viva, M. M., & Morrone, M. C. (1998). Motion analysis by feature tracking. *Vision Res*, 38(22), 3633-3653.
- Derrington, A., & Cox, M. (1998). Temporal resolution of dichoptic and second-order motion mechanisms. *Vision Res*, 38(22), 3531-3539.
- Derrington, A. M., & Henning, G. B. (1994). Implications of motion detection for early non-linearities. *Ciba Found Symp*, 184, 211-220; discussion 220-216, 269-271.

- Derrington, A. M., & Ukkonen, O. I. (1999). Second-order motion discrimination by feature-tracking. *Vision Res*, *39*(8), 1465-1475.
- Devaney, K. O., & Johnson, H. A. (1980). Neuron loss in the aging visual cortex of man. *J Gerontol*, *35*(6), 836-841.
- DiGirolamo, G. J., Kramer, A. F., Barad, V., Cepeda, N. J., Weissman, D. H., Milham, M. P., et al. (2001). General and task-specific frontal lobe recruitment in older adults during executive processes: a fMRI investigation of task-switching. *Neuroreport*, *12*(9), 2065-2071.
- Duan, H., Wearne, S. L., Rocher, A. B., Macedo, A., Morrison, J. H., & Hof, P. R. (2003). Age-related dendritic and spine changes in corticocortically projecting neurons in macaque monkeys. *Cereb Cortex*, *13*(9), 950-961.
- Duffy, C. J. (2000). Optic flow analysis for self-movement perception. *Int Rev Neurobiol*, *44*, 199-218.
- Dumoulin, S. O., Baker, C. L., Jr., Hess, R. F., & Evans, A. C. (2003). Cortical specialization for processing first- and second-order motion. *Cereb Cortex*, *13*(12), 1375-1385.
- Eby, D. W. (1992). The spatial and temporal characteristics of perceiving 3-D structure from motion. *Percept Psychophys*, *51*(2), 163-178.
- Elleberg, D., Allen, H. A., & Hess, R. F. (2004). Investigating local network interactions underlying first- and second-order processing. *Vision Res*, *44*(15), 1787-1797.
- Elleberg, D., Allen, H. A., & Hess, R. F. (2006). Second-order spatial frequency and orientation channels in human vision. *Vision Res*, *46*(17), 2798-2803.

- Elliott, D., Whitaker, D., & MacVeigh, D. (1990). Neural contribution to spatiotemporal contrast sensitivity decline in healthy ageing eyes. *Vision Res*, 30(4), 541-547.
- Faubert, J. (2002). Visual perception and aging. *Can J Exp Psychol*, 56(3), 164-176.
- Field, D. J. (1987). Relations between the statistics of natural images and the response properties of cortical cells. *J Opt Soc Am A*, 4(12), 2379-2394.
- Frost, B. J., & Nakayama, K. (1983). Single visual neurons code opposing motion independent of direction. *Science*, 220(4598), 744-745.
- Georgeson, M. A., & Schofield, A. J. (2002). Shading and texture: separate information channels with a common adaptation mechanism? *Spat Vis*, 16(1), 59-76.
- Gilmore, G. C., Wenk, H. E., Naylor, L. A., & Stuve, T. A. (1992). Motion perception and aging. *Psychol Aging*, 7(4), 654-660.
- Glasser, A., & Campbell, M. C. (1999). Biometric, optical and physical changes in the isolated human crystalline lens with age in relation to presbyopia. *Vision Res*, 39(11), 1991-2015.
- Gray, R., & Regan, D. (1999). Do monocular time-to-collision estimates necessarily involve perceived distance? *Perception*, 28(10), 1257-1264.
- Habak, C., & Faubert, J. (2000). Larger effect of aging on the perception of higher-order stimuli. *Vision Res*, 40(8), 943-950.

- Harris, L. R., & Smith, A. T. (1992). Motion defined exclusively by second-order characteristics does not evoke optokinetic nystagmus. *Vis Neurosci*, *9*(6), 565-570.
- Hegde, J., Albright, T. D., & Stoner, G. R. (2004). Second-order motion conveys depth-order information. *J Vis*, *4*(10), 838-842.
- Hochstein, S., & Ahissar, M. (2002). View from the top: hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, *36*(5), 791-804.
- Hof, P. R., Nimchinsky, E. A., Young, W. G., & Morrison, J. H. (2000). Numbers of meynert and layer IVB cells in area V1: a stereologic analysis in young and aged macaque monkeys. *J Comp Neurol*, *420*(1), 113-126.
- Hua, T., Kao, C., Sun, Q., Li, X., & Zhou, Y. (2008). Decreased proportion of GABA neurons accompanies age-related degradation of neuronal function in cat striate cortex. *Brain Res Bull*, *75*(1), 119-125.
- Hua, T., Li, X., He, L., Zhou, Y., Wang, Y., & Leventhal, A. G. (2006). Functional degradation of visual cortical cells in old cats. *Neurobiol Aging*, *27*(1), 155-162.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol*, *148*, 574-591.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, *160*, 106-154.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol*, *195*(1), 215-243.

- Hutchinson, C. V., & Ledgeway, T. (2006). Sensitivity to spatial and temporal modulations of first-order and second-order motion. *Vision Res*, *46*(3), 324-335.
- Jackson, G. R., Owsley, C., & McGwin, G., Jr. (1999). Aging and dark adaptation. *Vision Res*, *39*(23), 3975-3982.
- Johnston, A., & Benton, C. P. (1997). Speed discrimination thresholds for first- and second-order bars and edges. *Vision Res*, *37*(16), 2217-2226.
- Johnston, A., Benton, C. P., & McOwan, P. W. (1999). Induced motion at texture-defined motion boundaries. *Proc Biol Sci*, *266*(1436), 2441-2450.
- Johnston, A., & Clifford, C. W. (1995). Perceived motion of contrast-modulated gratings: predictions of the multi-channel gradient model and the role of full-wave rectification. *Vision Res*, *35*(12), 1771-1783.
- Kandil, F. I., & Fahle, M. (2004). Figure-ground segregation can rely on differences in motion direction. *Vision Res*, *44*(27), 3177-3182.
- Kelly, D. H. (1979). Motion and vision. II. Stabilized spatio-temporal threshold surface. *J Opt Soc Am*, *69*(10), 1340-1349.
- Kim, C. B., & Mayer, M. J. (1994). Foveal flicker sensitivity in healthy aging eyes. II. Cross-sectional aging trends from 18 through 77 years of age. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(7), 1958-1969.
- Kingdom, F. A., Prins, N., & Hayes, A. (2003). Mechanism independence for texture-modulation detection is consistent with a filter-rectify-filter mechanism. *Vis Neurosci*, *20*(1), 65-76.

- Kline, D. W., Schieber, F., Abusamra, L. C., & Coyne, A. C. (1983). Age, the eye, and the visual channels: contrast sensitivity and response speed. *J Gerontol*, *38*(2), 211-216.
- Koenderink, J. J. (1986). Optic flow. *Vision Res*, *26*(1), 161-179.
- Koyama, S., Sasaki, Y., Andersen, G. J., Tootell, R. B., Matsuura, M., & Watanabe, T. (2005). Separate processing of different global-motion structures in visual cortex is revealed by FMRI. *Curr Biol*, *15*(22), 2027-2032.
- Kristjansson, A. (2001). Increased sensitivity to speed changes during adaptation to first-order, but not to second-order motion. *Vision Res*, *41*(14), 1825-1832.
- Lagacé-Nadon, S., Allard, R., & Faubert, J. (2008). *Exploring the spatiotemporal properties of fractal rotation*. Unpublished manuscript.
- Landy, M. S., Doshier, B. A., Sperling, G., & Perkins, M. E. (1991). The kinetic depth effect and optic flow--II. First- and second-order motion. *Vision Res*, *31*(5), 859-876.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2005). The influence of spatial and temporal noise on the detection of first-order and second-order orientation and motion direction. *Vision Res*, *45*(16), 2081-2094.
- Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2006). Is the direction of second-order, contrast-defined motion patterns visible to standard motion-energy detectors: a model answer? *Vision Res*, *46*(4), 556-567.

- Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1994). The duration of the motion aftereffect following adaptation to first-order and second-order motion. *Perception*, 23(10), 1211-1219.
- Ledgeway, T., & Smith, A. T. (1995). The perceived speed of second-order motion and its dependence on stimulus contrast. *Vision Res*, 35(10), 1421-1434.
- Leventhal, A. G., Wang, Y., Pu, M., Zhou, Y., & Ma, Y. (2003). GABA and its agonists improved visual cortical function in senescent monkeys. *Science*, 300(5620), 812-815.
- Levitt, H. (1971). Transformed up-down methods in psychoacoustics. *J Acoust Soc Am*, 49(2), Suppl 2:467+.
- Li, S. C., Lindenberger, U., & Sikstrom, S. (2001). Aging cognition: from neuromodulation to representation. *Trends Cogn Sci*, 5(11), 479-486.
- Logan, J. M., Sanders, A. L., Snyder, A. Z., Morris, J. C., & Buckner, R. L. (2002). Under-recruitment and nonselective recruitment: dissociable neural mechanisms associated with aging. *Neuron*, 33(5), 827-840.
- Long, G. M., & Crambert, R. F. (1990). The nature and basis of age-related changes in dynamic visual acuity. *Psychol Aging*, 5(1), 138-143.
- Lu, Z. L., & Sperling, G. (1995). The functional architecture of human visual motion perception. *Vision Res*, 35(19), 2697-2722.
- MacLeod, D. I., Williams, D. R., & Makous, W. (1992). A visual nonlinearity fed by single cones. *Vision Res*, 32(2), 347-363.



- Manahilov, V., Calvert, J., & Simpson, W. A. (2003). Temporal properties of the visual responses to luminance and contrast modulated noise. *Vision Res*, 43(17), 1855-1867.
- Mareschal, I., & Baker, C. L., Jr. (1998). Temporal and spatial response to second-order stimuli in cat area 18. *J Neurophysiol*, 80(6), 2811-2823.
- Marr, D., & Hildreth, E. (1980). Theory of edge detection. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 207(1167), 187-217.
- Marr, D., & Ullman, S. (1981). Directional selectivity and its use in early visual processing. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 211(1183), 151-180.
- McIntosh, A. R., Sekuler, A. B., Penpeci, C., Rajah, M. N., Grady, C. L., Sekuler, R., et al. (1999). Recruitment of unique neural systems to support visual memory in normal aging. *Curr Biol*, 9(21), 1275-1278.
- McLellan, J. S., Marcos, S., & Burns, S. A. (2001). Age-related changes in monochromatic wave aberrations of the human eye. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 42(6), 1390-1395.
- Mendelson, J. R., & Wells, E. F. (2002). Age-related changes in the visual cortex. *Vision Res*, 42(6), 695-703.
- Morrison, J. D., & McGrath, C. (1985). Assessment of the optical contributions to the age-related deterioration in vision. *Q J Exp Physiol*, 70(2), 249-269.
- Morrone, M. C., Burr, D. C., & Vaina, L. M. (1995). Two stages of visual processing for radial and circular motion. *Nature*, 376(6540), 507-509.
- Movshon, J. A. (1975). The velocity tuning of single units in cat striate cortex. *J Physiol*, 249(3), 445-468.

- Nakayama, K., & Tyler, C. W. (1981). Psychophysical isolation of movement sensitivity by removal of familiar position cues. *Vision Res*, *21*(4), 427-433.
- Nishida, S., Ledgeway, T., & Edwards, M. (1997). Dual multiple-scale processing for motion in the human visual system. *Vision Res*, *37*(19), 2685-2698.
- Norman, J. F., Ross, H. E., Hawkes, L. M., & Long, J. R. (2003). Aging and the perception of speed. *Perception*, *32*(1), 85-96.
- Owsley, C., Sekuler, R., & Siemsen, D. (1983). Contrast sensitivity throughout adulthood. *Vision Res*, *23*(7), 689-699.
- Park, D. C., Polk, T. A., Park, R., Minear, M., Savage, A., & Smith, M. R. (2004). Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *101*(35), 13091-13095.
- Pedula, K. L., Coleman, A. L., Hillier, T. A., Ensrud, K. E., Nevitt, M. C., Hochberg, M. C., et al. (2006). Visual acuity, contrast sensitivity, and mortality in older women: Study of osteoporotic fractures. *J Am Geriatr Soc*, *54*(12), 1871-1877.
- Peters, A., Moss, M. B., & Sethares, C. (2001). The effects of aging on layer 1 of primary visual cortex in the rhesus monkey. *Cereb Cortex*, *11*(2), 93-103.
- Peters, A., Nigro, N. J., & McNally, K. J. (1997). A further evaluation of the effect of age on striate cortex of the rhesus monkey. *Neurobiol Aging*, *18*(1), 29-36.
- Peters, A., & Sethares, C. (1993). Aging and the Meynert cells in rhesus monkey primary visual cortex. *Anat Rec*, *236*(4), 721-729.

- Petersik, J. T. (1995). A comparison of varieties of "second-order" motion. *Vision Res, 35*(4), 507-517.
- Plant, G. T., Laxer, K. D., Barbaro, N. M., Schiffman, J. S., & Nakayama, K. (1993). Impaired visual motion perception in the contralateral hemifield following unilateral posterior cerebral lesions in humans. *Brain, 116 ( Pt 6)*, 1303-1335.
- Plant, G. T., & Nakayama, K. (1993). The characteristics of residual motion perception in the hemifield contralateral to lateral occipital lesions in humans. *Brain, 116 ( Pt 6)*, 1337-1353.
- Qian, N., & Andersen, R. A. (1994). Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. II. Physiology. *J Neurosci, 14*(12), 7367-7380.
- Qian, N., Andersen, R. A., & Adelson, E. H. (1994). Transparent motion perception as detection of unbalanced motion signals. I. Psychophysics. *J Neurosci, 14*(12), 7357-7366.
- Raghuram, A., Lakshminarayanan, V., & Khanna, R. (2005). Psychophysical estimation of speed discrimination. II. Aging effects. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis, 22*(10), 2269-2280.
- Regan, D. (1986). Form from motion parallax and form from luminance contrast: vernier discrimination. *Spat Vis, 1*(4), 305-318.
- Regan, D., & Beverley, K. I. (1984). Figure-ground segregation by motion contrast and by luminance contrast. *J Opt Soc Am A, 1*(5), 433-442.

Reichardt, W. (1987). Computation of optical motion by movement detectors.

*Biophys Chem*, 26(2-3), 263-278.

Reuter-Lorenz, P. A., & Lustig, C. (2005). Brain aging: reorganizing discoveries about the aging mind. *Curr Opin Neurobiol*, 15(2), 245-251.

Salive, M. E., Guralnik, J., Glynn, R. J., Christen, W., Wallace, R. B., & Ostfeld, A. M. (1994). Association of visual impairment with mobility and physical function. *J Am Geriatr Soc*, 42(3), 287-292.

Scarmeas, N., Zarahn, E., Anderson, K. E., Hilton, J., Flynn, J., Van Heertum, R. L., et al. (2003). Cognitive reserve modulates functional brain responses during memory tasks: a PET study in healthy young and elderly subjects. *Neuroimage*, 19(3), 1215-1227.

Schmolesky, M. T., Wang, Y., Hanes, D. P., Thompson, K. G., Leutgeb, S., Schall, J. D., et al. (1998). Signal timing across the macaque visual system. *J Neurophysiol*, 79(6), 3272-3278.

Schmolesky, M. T., Wang, Y., Pu, M., & Leventhal, A. G. (2000). Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys. *Nat Neurosci*, 3(4), 384-390.

Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (1999). Sensitivity to modulations of luminance and contrast in visual white noise: separate mechanisms with similar behaviour. *Vision Res*, 39(16), 2697-2716.

Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (2000). The temporal properties of first- and second-order vision. *Vision Res*, 40(18), 2475-2487.

- Schofield, A. J., & Georgeson, M. A. (2003). Sensitivity to contrast modulation: the spatial frequency dependence of second-order vision. *Vision Res*, 43(3), 243-259.
- Schofield, A. J., Ledgeway, T., & Hutchinson, C. V. (2007). Asymmetric transfer of the dynamic motion aftereffect between first- and second-order cues and among different second-order cues. *J Vis*, 7(8), 1.
- Schrater, P. R., Knill, D. C., & Simoncelli, E. P. (2001). Perceiving visual expansion without optic flow. *Nature*, 410(6830), 816-819.
- Scialfa, C. T., Guzy, L. T., Leibowitz, H. W., Garvey, P. M., & Tyrrell, R. A. (1991). Age differences in estimating vehicle velocity. *Psychol Aging*, 6(1), 60-66.
- Scott-Samuel, N. E., & Georgeson, M. A. (1999a). Does early non-linearity account for second-order motion? *Vision Res*, 39(17), 2853-2865.
- Scott-Samuel, N. E., & Georgeson, M. A. (1999b). Feature matching and segmentation in motion perception. *Proc Biol Sci*, 266(1435), 2289-2294.
- Scott-Samuel, N. E., & Smith, A. T. (2000). No local cancellation between directionally opposed first-order and second-order motion signals. *Vision Res*, 40(25), 3495-3500.
- Seiffert, A. E., & Cavanagh, P. (1998). Position displacement, not velocity, is the cue to motion detection of second-order stimuli. *Vision Res*, 38(22), 3569-3582.

- Seiffert, A. E., & Cavanagh, P. (1999). Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Res*, *39*(25), 4172-4185.
- Seiffert, A. E., Somers, D. C., Dale, A. M., & Tootell, R. B. (2003). Functional MRI studies of human visual motion perception: texture, luminance, attention and after-effects. *Cereb Cortex*, *13*(4), 340-349.
- Smith, A. T. (1994). Correspondence-based and energy-based detection of second-order motion in human vision. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(7), 1940-1948.
- Smith, A. T., Greenlee, M. W., Singh, K. D., Kraemer, F. M., & Hennig, J. (1998). The processing of first- and second-order motion in human visual cortex assessed by functional magnetic resonance imaging (fMRI). *J Neurosci*, *18*(10), 3816-3830.
- Smith, A. T., Hess, R. F., & Baker, C. L., Jr. (1994). Direction identification thresholds for second-order motion in central and peripheral vision. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis*, *11*(2), 506-514.
- Smith, A. T., & Ledgeway, T. (1997). Separate detection of moving luminance and contrast modulations: fact or artifact? *Vision Res*, *37*(1), 45-62.
- Smith, A. T., & Ledgeway, T. (1998). Sensitivity to second-order motion as a function of temporal frequency and eccentricity. *Vision Res*, *38*(3), 403-410.

- Smith, A. T., Snowden, R. J., & Milne, A. B. (1994). Is global motion really based on spatial integration of local motion signals? *Vision Res*, *34*(18), 2425-2430.
- Snowden, R. J., & Kavanagh, E. (2006). Motion perception in the ageing visual system: minimum motion, motion coherence, and speed discrimination thresholds. *Perception*, *35*(1), 9-24.
- Sofue, A., Kaneoke, Y., & Kakigi, R. (2003). Physiological evidence of interaction of first- and second-order motion processes in the human visual system: a magnetoencephalographic study. *Hum Brain Mapp*, *20*(3), 158-167.
- Solomon, J. A., & Sperling, G. (1994). Full-wave and half-wave rectification in second-order motion perception. *Vision Res*, *34*(17), 2239-2257.
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Res*, *33*(18), 2589-2609.
- Sperling, G., Chubb, C., Solomon, J. A., & Lu, Z. L. (1994). Full-wave and half-wave processes in second-order motion and texture. *Ciba Found Symp*, *184*, 287-303; discussion 303-288, 330-288.
- Tanaka, K., & Saito, H. (1989). Analysis of motion of the visual field by direction, expansion/contraction, and rotation cells clustered in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *J Neurophysiol*, *62*(3), 626-641.
- Taub, E., Victor, J. D., & Conte, M. M. (1997). Nonlinear preprocessing in short-range motion. *Vision Res*, *37*(11), 1459-1477.

- Thiele, A., Distler, C., Korbmacher, H., & Hoffmann, K. P. (2004). Contribution of inhibitory mechanisms to direction selectivity and response normalization in macaque middle temporal area. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *101*(26), 9810-9815.
- Tisserand, D. J., McIntosh, A. R., van der Veen, F. M., Backes, W. H., & Jolles, J. (2005). Age-related reorganization of encoding networks directly influences subsequent recognition memory. *Brain Res Cogn Brain Res*, *25*(1), 8-18.
- Tran, D. B., Silverman, S. E., Zimmerman, K., & Feldon, S. E. (1998). Age-related deterioration of motion perception and detection. *Graefes Arch Clin Exp Ophthalmol*, *236*(4), 269-273.
- Tulunay-Keesey, U., Ver Hoeve, J. N., & Terkla-McGrane, C. (1988). Threshold and suprathreshold spatiotemporal response throughout adulthood. *J Opt Soc Am A*, *5*(12), 2191-2200.
- Ullman, S. (1979). The interpretation of structure from motion. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, *203*(1153), 405-426.
- Vaina, L. M., & Soloviev, S. (2004). First-order and second-order motion: neurological evidence for neuroanatomically distinct systems. *Prog Brain Res*, *144*, 197-212.
- van Santen, J. P., & Sperling, G. (1985). Elaborated Reichardt detectors. *J Opt Soc Am A*, *2*(2), 300-321.



- Wang, Y., Zhou, Y., Ma, Y., & Leventhal, A. G. (2005). Degradation of signal timing in cortical areas V1 and V2 of senescent monkeys. *Cereb Cortex*, *15*(4), 403-408.
- Warren, W. H., Jr., Kay, B. A., Zosh, W. D., Duchon, A. P., & Sahuc, S. (2001). Optic flow is used to control human walking. *Nat Neurosci*, *4*(2), 213-216.
- Watson, A. B., & Ahumada, A. J., Jr. (1985). Model of human visual-motion sensing. *J Opt Soc Am A*, *2*(2), 322-341.
- Weale, R. A. (1975). Senile changes in visual acuity. *Trans Ophthalmol Soc U K*, *95*(1), 36-38.
- Weliky, M., Bosking, W. H., & Fitzpatrick, D. (1996). A systematic map of direction preference in primary visual cortex. *Nature*, *379*(6567), 725-728.
- Wenderoth, P., Watson, J. D., Egan, G. F., Tochon-Danguy, H. J., & O'Keefe G, J. (1999). Second order components of moving plaids activate extrastriate cortex: a positron emission tomography study. *Neuroimage*, *9*(2), 227-234.
- Williams, D., & Phillips, G. (1987). Cooperative phenomena in the perception of motion direction. *J Opt Soc Am A*, *4*(5), 878-885.
- Wilson, H. R., Ferrera, V. P., & Yo, C. (1992). A psychophysically motivated model for two-dimensional motion perception. *Vis Neurosci*, *9*(1), 79-97.
- Wilson, H. R., & Wilkinson, F. (1997). Evolving concepts of spatial channels in vision: from independence to nonlinear interactions. *Perception*, *26*(8), 939-960.

- Winn, B., Whitaker, D., Elliott, D. B., & Phillips, N. J. (1994). Factors affecting light-adapted pupil size in normal human subjects. *Invest Ophthalmol Vis Sci*, 35(3), 1132-1137.
- Wood, J. M., & Bullimore, M. A. (1995). Changes in the lower displacement limit for motion with age. *Ophthalmic Physiol Opt*, 15(1), 31-36.
- Yu, S., Wang, Y., Li, X., Zhou, Y., & Leventhal, A. G. (2006). Functional degradation of extrastriate visual cortex in senescent rhesus monkeys. *Neuroscience*, 140(3), 1023-1029.
- Zhou, Y. X., & Baker, C. L., Jr. (1993). A processing stream in mammalian visual cortex neurons for non-Fourier responses. *Science*, 261(5117), 98-101.
- Zlatkova, M. B., Coulter, E., & Anderson, R. S. (2003). Short-wavelength acuity: blue-yellow and achromatic resolution loss with age. *Vision Res*, 43(1), 109-115.
- Zlatkova, M. B., Coulter, E. E., & Anderson, R. S. (2006). The effect of simulated lens yellowing and opacification on blue-on-yellow acuity and contrast sensitivity. *Vision Res*, 46(15), 2432-2442.