

2m11.2919.10

Université de Montréal

La vitesse perçue du mouvement chromatique
et l'illusion du cœur flottant

par
David Nguyen-Tri

École d'optométrie

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maître ès science
en Sciences de la vision
option mémoire

Août 2001

©, David Nguyen-tri, 2001



WW

5

U58

2002

V.002

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:
La vitesse perçue du mouvement chromatique
et l'illusion du cœur flottant

présenté par:
David Nguyen-Tri

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Christian Casanova

Jocelyn Faubert

Etty Bitton

SOMMAIRE

L'illusion du cœur flottant constitue un phénomène classique dans la vision et consiste en un glissement perçu d'une cible de couleur collée sur un fond d'une autre couleur. Il a été proposé que cet effet soit dû à un différentiel dans les latences des différentes couleurs, un différentiel entre les latences de réponses des bâtonnets et des cônes ou à des interactions bâtonnets-cônes. Nous proposons ici une explication alternative à l'illusion du cœur flottant : que le phénomène soit dû à un différentiel dans les vitesses perçues des mouvements chromatiques et achromatiques.

Le premier article étudie laquelle des explications proposées à l'illusion du cœur flottant peut expliquer le mieux le phénomène. Nous avons mesuré les délais perçus entre une cible chromatique et une cible achromatique. Un fond rouge était présenté et les délais entre une cible chromatique et une cible achromatique ont été mesurés dans deux conditions à différents niveaux de contraste de cône du fond : dans la condition L-M la cible présentée était verte, une cible dans la condition L-S, une cible chromatique bleue. De plus, nous avons testé des sujets ayant une vision des couleurs normale et des sujets deutéranopes car ces derniers ne possèdent pas de cônes M fonctionnels. Toutes les théories proposées à l'illusion du cœur flottant sauf celle proposant que l'effet soit dû à un différentiel de vitesse perçue prédisent que les délais mesurés devraient être plus importants dans la condition L-S

que dans la condition L-M peu importe qu'un sujet possède une vision des couleurs normale ou soit deutéranope. Nous avons trouvé un effet de contraste chez les sujets normaux et les deutéranopes : plus le contraste de cône du fond augmentait, plus les délais perçus diminuaient. Nous avons également trouvé que les délais perçus étaient plus grands dans la condition L-S que dans la condition L-M chez les sujets normaux. Chez les sujets deutéranopes, nous avons trouvé l'inverse : les délais étaient plus longs pour la condition L-M que L-S. Ceci indique que l'illusion du cœur flottant n'est pas due à un différentiel de latence dans la perception de différentes couleurs, un différentiel entre la latence des bâtonnets et des cônes ou à des interactions bâtonnets-cônes. Nous avons donc suggéré qu'il est rapporté que l'illusion du cœur flottant peut être observée lorsque les couleurs bleues et rouges sont utilisées comme cible et comme fond parce que les deux systèmes chromatiques postréceptoraux ne sont pas aussi efficaces dans le traitement du mouvement chromatique.

Le deuxième article étudie si l'explication qu'un différentiel de vitesse perçue peut également expliquer pourquoi il est rapporté que l'illusion du cœur flottant peut être observée de façon optimale lorsque les couleurs bleues et rouges sont utilisées. Si l'effet est dû à un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique, un plus grand ralentissement devrait être observé pour des réseaux chromatiques stimulant le système chromatique $S-(L+M)/2$ que pour des réseaux chromatiques

stimulant le mécanisme $L-M$. Nous avons donc étudié la vitesse perçue de réseaux chromatiques dans un espace cardinal des couleurs. La vitesse perçue de réseaux chromatiques modulés dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$ et du mécanisme $S-(L+M)/2$ a été mesurée afin de déterminer si l'information provenant de ces deux mécanismes peut être utilisée aussi efficacement afin de traiter le mouvement chromatique. La vitesse perçue de réseaux chromatiques a également été évaluée pour des réseaux stimulant les deux mécanismes chromatiques post-réceptoraux afin d'évaluer s'il se produit des interactions entre les deux mécanismes post-réceptoraux dans le traitement de l'information de mouvement chromatique. Une importante diminution de vitesse perçue a été observée pour des réseaux chromatiques modulés dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$. Ceci supporte l'hypothèse que l'illusion du cœur flottant soit due à un différentiel de vitesse perçue. Cette diminution de vitesse perçue n'est pas graduelle : la vitesse perçue diminue soudainement lorsqu'on s'approche de l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$.

Une seconde expérience fût menée afin de déterminer si cette diminution de vitesse perçue est due à une diminution de la réponse du mécanisme $L-M$ lorsqu'on s'approchait de l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$ ou à une augmentation de la réponse du mécanisme $S-(L+M)/2$ lorsqu'on s'approchait de l'axe cardinal de ce mécanisme. Si le système $S-(L+M)/2$ est impliqué dans le traitement de l'information chromatique, la

vélocité perçue d'un réseau possédant une amplitude de modulation constante dans l'axe cardinal $L-M$ devrait changer si on ajoute de la modulation dans l'axe cardinal $S-(L+M)/2$. Si le système $S-(L+M)/2$ n'est pas impliqué dans le traitement du mouvement chromatique, la vitesse d'un réseau chromatique isoluminant ayant une amplitude de modulation constante dans l'axe cardinal $L-M$ devrait demeurer constante même si on ajoute de la modulation dans l'axe cardinal $S-(L+M)/2$. Il fût trouvé qu'ajouter de la modulation dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)/2$ n'a pas d'effet sur la vitesse perçue de réseaux chromatiques. Cependant, si on ajoute de la modulation dans la direction cardinale du mécanisme $L-M$ tout en gardant l'amplitude de la modulation dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$ constante, la vitesse perçue d'un réseau chromatique augmente avec l'amplitude de modulation dans la direction de l'axe cardinal $L-M$. La vitesse perçue d'un réseau chromatique isoluminant ne dépend donc que de l'amplitude de la modulation dans l'axe cardinal $L-M$. Ceci suggère que l'information provenant du mécanisme $S-(L+M)/2$ n'est pas utilisée par le système visuel dans le traitement du mouvement chromatique.

Le délai perçu d'une cible chromatique par rapport à une cible achromatique dépend donc du contraste de cône, des couleurs utilisées et de la vision de couleurs des sujets. Chez des sujets possédant une vision de couleur normale, une plus grande diminution de la vitesse perçue de réseaux chromatiques se produit lorsqu'on présente un réseau chromatique modulé

dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$ que lorsqu'on présente un réseau chromatique modulé dans l'axe cardinal du mécanisme postréceptoral $L-M$. Il semble que cette diminution de vitesse perçue pour des stimuli modulés dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)/2$ provienne de l'incapacité du système visuel d'utiliser l'information provenant de ce système afin de traiter le mouvement chromatique. Lorsqu'on considère les résultats de ces deux études ensemble, il apparaît que, parmi les hypothèses proposées jusqu'à maintenant à l'illusion du cœur flottant, seule l'hypothèse de la vitesse perçue peut expliquer les résultats de la première expérience. De plus, cette hypothèse peut expliquer pourquoi il est rapporté que l'illusion se produit optimalement avec les couleurs bleues et rouges car la vitesse perçue d'un stimulus dépend du mécanisme postréceptoral stimulé. Un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique semble donc à la base de l'illusion du cœur flottant.

SUMMARY

The fluttering heart illusion is a classical visual phenomenon and is a perceived sliding of a color target over a background of another color when the two are oscillated together. It has been proposed that the effect is due to a differential in the perceptual latencies of different colors, a differential between rod and cone latencies as well as rod-cone interactions. Here, we propose a new explanation to the fluttering heart illusion: we suggest that the phenomenon is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion.

The first article evaluates which of the proposed hypotheses for the fluttering heart illusion can best account for the phenomenon. We measured the perceived delays between a chromatic target and an achromatic target. A red background was presented and the delays were measured for different levels of background cone contrast. In condition L-M, a green target was presented and in condition L-S, the target was blue. Furthermore, we tested observers possessing a normal color vision and deuteranopes because these observers do not possess functional M-cones. All the theories proposed to account for the fluttering heart illusion except the one suggesting that the effect is caused by a differential in perceived velocity predict that the measured delays should be longer in condition L-S than in condition L-M, regardless of whether an observer possesses normal color vision or is deuteranope. We found an effect of background cone contrast: for all observers, perceived

delays increased with decreasing cone contrast. We also found that perceived delays were greater in condition L-S than in condition L-M for normal observers. For deuteranopes, the reverse was found: perceived delays were longer for condition L-M than L-S. This indicates that the illusion is not caused by a differential in the perceptual latency of different colors, a differential between rod and cone latencies or by rod-cone interactions. We thus suggested that reports that the illusion is best observed with the colors red and blue is because information from the two postreceptoral chromatic mechanisms cannot be used with equal efficiency in the processing of chromatic motion.

The second article tests if the explanation that a differential in perceived velocity can also account for reports that the fluttering heart illusion is optimally perceived with the colors red and blue. If the effect is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion, a greater decrease in perceived velocity should be observed for isoluminant chromatic gratings stimulating the $S-(L+M)/2$ mechanism than for gratings stimulating the L-M mechanism. We thus studied the perceived velocity of chromatic grating modulated along the cardinal axes of the L-M and the $S-(L+M)/2$ mechanism in order to compare the efficiency with which input from both of these mechanisms can be used to process chromatic motion. The perceived velocity of chromatic gratings was also assessed for gratings stimulating both postreceptoral chromatic mechanisms in order to determine if and how input

from these two mechanisms interact in chromatic motion processing. A dramatic decrease in perceived velocity occurred for gratings modulated along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis. This finding supports the hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion. This decrease in perceived velocity was not gradual: the perceived velocity of a chromatic grating decreases sharply at for gratings modulated along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis and at nearby directions in color space.

A second experiment was conducted in order to determine if this sharp decrease in perceived velocity around the $S-(L+M)/2$ cardinal axis was caused by a decreased response of the L-M mechanism or by an increase in the response of the $S-(L+M)/2$ system. If the $S-(L+M)/2$ mechanism is involved in processing chromatic motion, the perceived velocity of a grating of constant amplitude of modulation along the L-M cardinal axis should be affected by the amplitude of modulation along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis. If information from the $S-(L+M)/2$ system does not contribute to chromatic motion processing, the perceived velocity of a chromatic grating possessing a constant amplitude of modulation along the L-M cardinal direction should not be affected by the grating's amplitude of modulation along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis. The amplitude of modulation along the $S-(L+M)/2$ cardinal direction was found to have no effect on the perceived velocity of chromatic gratings. However, adding modulation in the cardinal direction of the L-M mechanism while

keeping the amplitude of modulation in the $S-(L+M)/2$ cardinal direction constant resulted in an increase in perceived velocity. Thus, the perceived velocity of an isoluminant chromatic grating only depends on the amplitude of modulation in the L-M cardinal axis. This suggests that the information from the $S-(L+M)/2$ mechanism is not used by the visual system in the processing of chromatic motion.

The perceived delay of a chromatic target depends on the background cone contrast, of the colors used and on the observers' color vision. Among observers possessing normal color vision, a greater decrease in perceived velocity occurred when a chromatic grating was modulated along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis than for gratings modulated along the L-M cardinal axis. It seems that this decrease in perceived velocity for gratings modulated along the $S-(L+M)/2$ cardinal axis is due to the visual system's inability to use the input coming from this mechanism to process motion. When the results of these two articles are taken together, it appears that, among the hypotheses proposed to account for the fluttering heart illusion, only the perceived velocity hypothesis can adequately account for the results of the first article and that this hypothesis can also account for reports that the illusion is best observed with the colors red and blue. A differential between the perceived velocities of chromatic and achromatic motion therefore seems to be the cause of the fluttering heart illusion.

TABLE DES MATIÈRES

Sommaire.....	i
Summary.....	vi
 <i>Chapitre I</i>	
1. Introduction Générale.....	1
2. Espaces des Couleurs.....	5
2.1 Mécanismes de Cônes.....	5
2.1.1 Espace d'excitation de cônes.....	5
2.1.2 Espace de contraste de cônes.....	8
2.2 Espace Cardinal.....	12
2.2.1 Mécanismes postréceptoraux.....	12
2.2.2 Direction cardinale vs direction du mécanisme.....	16
3. Théories de l'illusion du Cœur Flottant.....	19
3.1 Latences perceptives des couleurs.....	19
3.2 Différences temporelles bâtonnets-cônes.....	24
3.3 Interactions bâtonnets-cônes.....	25
4. Différentiel de Vitesse Perçue.....	27
4.1 Séparation de la couleur et du mouvement.....	27
4.2 Mouvement chromatique.....	31

4.3 Vitesse perçue et l'illusion du cœur flottant.....	35
--	----

Chapitre II

Premier article: The fluttering heart illusion: a new hypothesis.....	37
1. Introduction.....	39
2. Methods.....	43
3. Results.....	47
4. Discussion.....	49
5. References.....	55

Chapitre III

Deuxième article : The Perceived velocity of chromatic gratings modulated along different axes in color space: Perceived velocity is mechanism dependent.....	59
1. Introduction.....	69
2. Methods.....	73
3. Results.....	81
4. Discussion.....	86
5. Conclusion.....	97
6. References.....	98

Chapitre IV

Discussion générale.....101

Chapitre V

Conclusion générale.....106

Bibliographie.....108

Glossaire.....xiv

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Chapitre I

1. Espace d'excitation de cônes.....	7
2. Espace de contraste de cônes.....	9
3. Espace tridimensionnel des couleurs.....	15
4. Stimulus du test de mouvement.....	22
5. Voies visuelles.....	29

Chapitre II

1. Representation of the Display.....	45
2. Perceived Delay measurements.....	48

Chapitre III

1. Stimulus du mouvement minimal.....	63
2. Mesure de l'axe cardinal L-M.....	67
3. Figure 1: Three-Dimensional Color Space.....	75
4. Figure 2: Stimulus Example.....	77
5. Figure 3: Relative Velocity Results as a Function of Azimuth.....	82
6. Figure 4: Relative Velocity Results as a Function of Amplitude of Modulation.....	85
7. Figure 5: Model Predictions.....	90

GLOSSAIRE

bâtonnets : Cellules photoréceptrices de la rétine renfermant la rhodopsine. Ces cellules sont impliquées dans la vision scotopique (luminances inférieures à 10^{-3}cd/m^2).

cd/m² : Le candela par mètre carré est une unité décrivant la luminance d'un stimulus.

CGE : Corps genouillé externe.

CIE : Sigle de la commission internationale de l'éclairage.

cônes : Cellules photoréceptrices impliquées dans la vision des couleurs et fonctionnant en vision photopique (luminances supérieures à 10cd/m^2).

cpd : Cycles par degrés.

deutéranope : Personne présentant un type de dichromatisme se manifestant par une confusion du rouge et du vert alors même que leurs luminosités spectrales relatives sont pratiquement conformes à la normale.

Hz : Hertz. Unité de fréquence temporelle. Défini comme étant le nombre de cycles par seconde.

MT : Aire médio-temporale.

V1 : Cortex strié ou aire visuelle primaire

V4 : Aire visuelle spécialisée dans le traitement de l'information sur la couleur.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon superviseur, Dr. Jocelyn Faubert, dont l'apport continu, les habiletés d'enseignant, le soutien et les encouragements sont incomparables.

Je tiens également à remercier Dr. Marcel Sankeralli, Dr. Michelle Kwas, Vasile Diaconu, Armando Bertone, et Claudine Habak pour leur disposition à partager leurs connaissances ainsi que pour leur soutien.

Finalement, je souhaite remercier ma famille et mes amis pour leur soutien et leurs encouragements continus.

Chapitre I

INTRODUCTION

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'illusion du cœur flottant (fluttering heart illusion) figure parmi les phénomènes classiques impliquant la vision des couleurs. Cette illusion se produit lorsqu'on colle une figure d'une couleur (cible) sur un fond d'une autre couleur (Helmholtz, 1867). Lorsque ces stimuli sont oscillés devant un observateur, celui-ci rapporte que la cible semble glisser sur le fond. Il est rapporté que ce phénomène se produit de façon optimale lorsqu'on utilise les couleurs bleues et rouges et qu'on doit utiliser des couleurs très saturées et vives pour que l'effet soit observé (Helmholtz, 1867). Von Kries (p. 446 de la traduction anglaise, 1924) ajoute que l'effet est optimalement perçu sous des conditions d'éclairage faible (i.e. en vision mésopique). L'originalité de ce travail consiste dans l'évaluation de l'hypothèse que l'illusion soit due à un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique au phénomène et à l'évaluation de la capacité avec laquelle cette hypothèse peut expliquer certaines caractéristiques du phénomène.

Plusieurs explications ont été proposées à l'illusion du cœur flottant : il a été suggéré que l'effet soit causé par un différentiel entre les latences perceptives de différentes couleurs (Helmholtz, 1867), par des différentiels de latences de réponse entre les bâtonnets et les cônes (von Kries, 1896), ou par des interactions bâtonnets-cônes (von Grünau, 1976). Cependant, la contribution possible d'un différentiel dans la vitesse perçue du mouvement chromatique et du mouvement achromatique au phénomène n'a pas été étudiée jusqu'à maintenant. Si l'illusion du cœur flottant est due à un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique, cette hypothèse doit également pouvoir expliquer pourquoi il est rapporté que l'illusion est perçue de façon optimale lorsque les couleurs de la cible et du fond sont bleues et rouges. Nous avons donc étudié la vitesse perçue du mouvement chromatique dans un espace cardinal des couleurs afin d'évaluer l'efficacité avec laquelle l'information provenant des deux systèmes chromatiques post-réceptoraux peut être utilisée afin de traiter le mouvement.

Puisqu'il a été rapporté que la vitesse perçue du mouvement chromatique dépend du contraste (Gegenfurtner & Hawken, 1996), l'hypothèse de ces travaux est donc que les délais perçus d'une cible chromatique soient plus longs lorsque le contraste de cônes est faible. De plus, chez les sujets deutéranopes, les délais perçus de la cible chromatique devraient être plus grands en rouge-vert car ces sujets ne possédant pas de système de cônes-M fonctionnel et donc, pas de système post-réceptoral L-M

fonctionnel. Finalement, puisqu'il est rapporté que l'illusion se produit optimalement avec les couleurs bleues et rouges, la vitesse perçue du mouvement chromatique devrait varier selon le système postréceptoral chromatique stimulé.

La première section de ce chapitre a pour objectif de familiariser le lecteur avec les espaces de couleurs utilisés au cours des expériences psychophysiques de cette thèse. Ceci inclut l'espace de contraste de cônes ainsi que l'espace cardinal des couleurs.

La deuxième section de ce chapitre vise à expliquer les diverses théories qui ont été proposées jusqu'à maintenant afin d'expliquer l'illusion du cœur flottant. Cette section traite des différentiels de latences des couleurs, les différentiels de latence bâtonnets-cônes ainsi que les interactions bâtonnets-cônes.

La troisième section de ce chapitre présente l'hypothèse que l'illusion du cœur flottant soit due à un différentiel entre la vitesse perçue du mouvement chromatique et du mouvement achromatique et fait une révision des travaux portant sur la perception du mouvement chromatique.

Le premier article mesure les délais entre une cible chromatique et une cible achromatique chez des sujets normaux et des contrôles deutéranopes. Cet article démontre un lien entre le contraste de cônes du fond et le délai

perçu d'une cible chromatique et que le délai perçu d'une cible chromatique dépend de la cible et de la vision des couleurs d'un sujet. Le second article étudie la vitesse perçue du mouvement chromatique dans différentes directions dans l'espace cardinal des couleurs. Cette étude démontre que la vitesse perçue d'un réseau chromatique dépend du mécanisme postréceptoral stimulé par le réseau et peut donc expliquer pourquoi il est rapporté que le phénomène est optimalement perçu lorsque certaines couleurs sont utilisées. Cette étude s'attarde également sur des considérations théoriques telle la possibilité que l'information provenant d'un des mécanismes chromatiques postréceptoraux ne soit pas utilisée dans le traitement de l'information sur le mouvement.

2. ESPACES DES COULEURS

2.1 MÉCANISMES DES CÔNES

2.1.1 Espace d'excitation des cônes

En vision photopique, trois types de cônes sont actifs chez l'humain : les cônes L, M et S (pour long, medium et short). Ces trois types de photorécepteurs possèdent chacun une sensibilité spectrale différente : les cônes S absorbent la lumière optimalement vers 419 nm, les cônes M environ à 531 nm et les cônes L approximativement à 558 nm (Dartnall, Bowmaker & Mollon, 1983). Les sensibilités spectrales de ces trois types de photorécepteurs sont bien connues (Smith & Pokorny, 1975; Vos, Estevez & Walraven, 1990). L'excitation des cônes constitue une représentation des réponses des trois types de cônes à une lumière.

Il est donc possible de représenter n'importe quelle lumière par trois nombres décrivant le niveau d'excitation que cette lumière suscite auprès des trois mécanismes de cônes. Il est pratique de représenter le taux d'excitation des trois mécanismes de cône dans un espace tridimensionnel avec trois axes orthogonaux dans lequel chaque axe représente le niveau d'excitation d'un des mécanismes de cône. Un exemple d'un espace d'excitation de cônes est fourni à la Figure 1. Dans cet exemple, seules les excitations des cônes L et M sont représentées. L'origine de cet espace correspond à une lumière

n'excitant aucun des trois mécanismes de cônes ou à une absence de lumière. Même si les trois mécanismes de cônes possèdent chacun une sensibilité spectrale différente, il existe un chevauchement dans les sensibilités de ces trois mécanismes de cônes, surtout entre les cônes M et L.

À cause de ce chevauchement entre les sensibilités des différents cônes, il est impossible de créer un stimulus n'excitant qu'un seul type de cône : une lumière excitant les cônes L excitera aussi les cônes M. Il existe donc des régions dans l'espace d'excitation de cônes qui représentent des lumières physiquement impossibles. Ces lumières physiquement impossibles sont représentées par les zones hachurées dans la Figure 1. De plus, il est également impossible pour un stimulus d'avoir une valeur d'excitation de cône négative. Une approche différente qu'un espace d'excitation de cônes est donc nécessaire afin d'étudier les trois mécanismes de cônes séparément et d'évaluer les effets d'une baisse d'excitation de cônes. Cet espace comporte cependant l'avantage de contrôler l'absorption de la lumière par les différents cônes en fonction de la longueur d'onde.

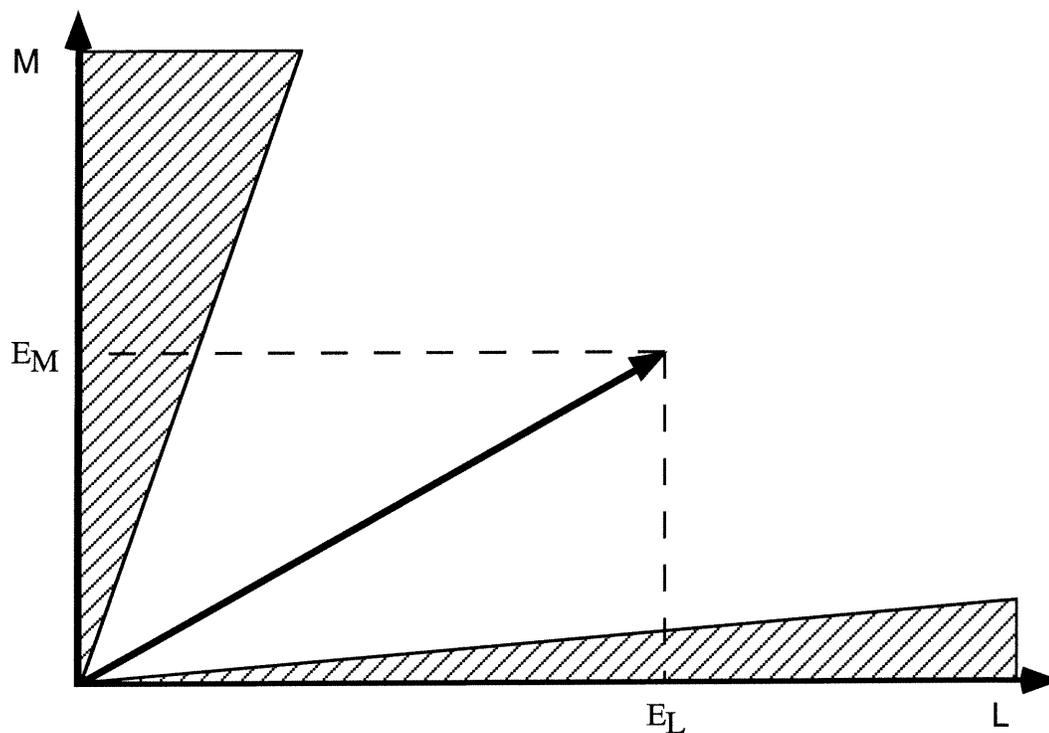


Figure 1. Espace d'excitation de cônes. Seules les réponses des cônes L et M sont représentées. Un stimulus est représenté par le niveau d'excitation qu'il produit auprès des trois mécanismes de cônes. À cause du chevauchement entre les sensibilités des cônes L et M, toute lumière excitant les cônes L excite aussi les cônes M. Les zones hachurées représentent des lumières physiquement impossibles. Le vecteur partant de l'origine représente l'excitation qu'une lumière produit auprès des cônes L et M. *Figure adaptée de Cole & Hine (1992).*

2.1.2 Espace de contraste de cônes

Comme il a été mentionné dans la section précédente, puisqu'il existe un chevauchement important dans les sensibilités spectrales des différents mécanismes de cônes, il est impossible de créer un stimulus n'excitant qu'un seul type de cône. De plus, il est impossible pour un stimulus d'avoir une valeur d'excitation de cône négative. L'espace de contraste de cônes constitue donc un moyen d'étudier les mécanismes de cônes séparément l'un de l'autre ainsi que d'évaluer les effets d'une baisse d'excitation des cônes.

Si un stimulus test est superposé brièvement sur un champ d'adaptation ayant des valeurs d'excitation de cônes constantes, il est possible de ne causer un changement dans le niveau d'excitation que d'un seul type de cône. De plus, ce changement d'excitation peut être une augmentation ou une diminution de l'excitation des différents mécanismes de cônes. L'origine d'un espace de contraste de cône correspond au niveau d'excitation que le champ d'adaptation produit auprès des trois mécanismes de cône. Un exemple d'un espace de contraste de cône est fourni dans la figure 2. Tout comme dans la figure 1, seules les réponses des cônes L et M sont représentées.

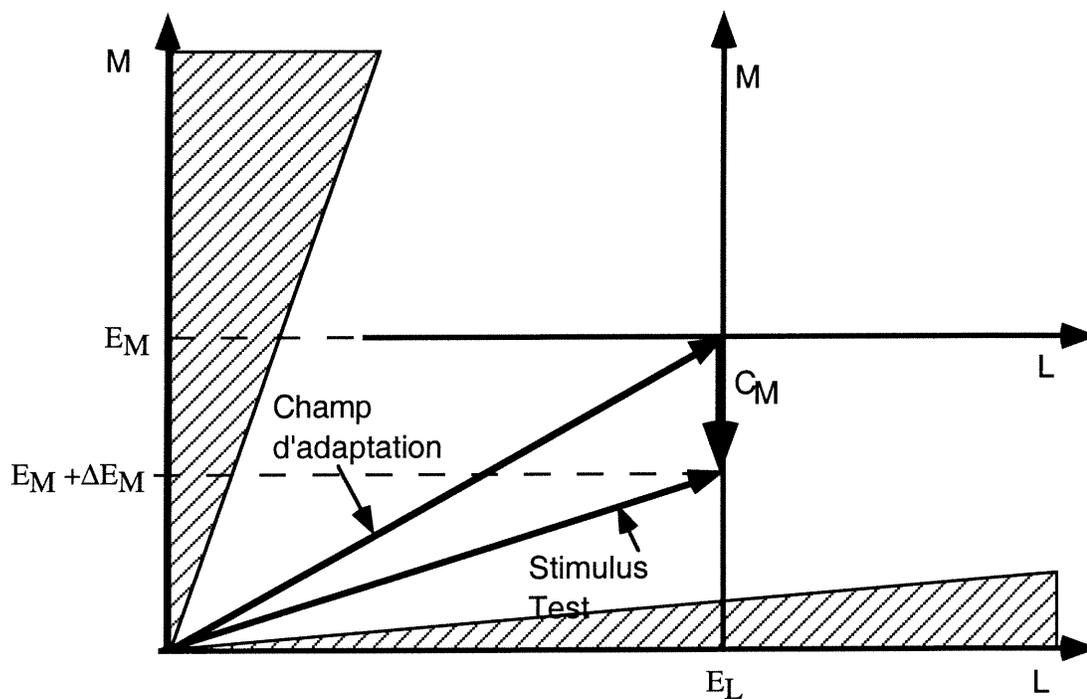


Figure 2. Espace de contraste de cône. Seules les réponses des cônes L et M sont représentées. L'origine d'un tel espace correspond au niveau d'excitation qu'un champ d'adaptation constant produit auprès des trois mécanismes de cônes. Un stimulus test est brièvement superposé sur le champ d'adaptation. Tel qu'illustré le stimulus test peut ne causer un changement dans l'excitation que d'un seul type de cône par rapport au champ d'adaptation. De plus, tel qu'illustré, ce changement d'excitation peut être une augmentation ou une diminution dans l'activité d'un type de cône. *Figure adaptée de Cole & Hine (1992).*

Le contraste de cônes est défini par trois valeurs représentant le changement d'excitation qu'un stimulus produit chez les trois types de cônes par rapport à un champ d'adaptation constant. Ces trois valeurs peuvent être obtenues par:

$$\begin{aligned} C_L &= \Delta E_L / E_L, \\ C_M &= \Delta E_M / E_M, \\ C_S &= \Delta E_S / E_S. \end{aligned}$$

où C_L , C_M et C_S représentent les contrastes de cônes des mécanismes L, M et S respectivement, ΔE_L , ΔE_M et ΔE_S le changement d'excitation que le stimulus test produit auprès de ces trois types de cône par rapport au champ d'adaptation et où E_L , E_M et E_S représentent l'excitation que produit le champ d'adaptation chez les trois mécanismes de cônes.

Utiliser un espace de contraste de cône comporte divers avantages relativement à un espace d'excitation de cône. D'abord, parce qu'il est possible de présenter un stimulus test ne causant un changement dans l'excitation que d'un seul mécanisme de cône par rapport au champ d'adaptation, l'espace de contraste de cône permet d'étudier chacun des trois mécanismes de cônes séparément. De plus, parce qu'il est possible que le stimulus test ait une moins grande valeur d'excitation de cône que le champ d'adaptation, l'espace de contraste de cônes permet d'étudier l'effet d'un contraste négatif (i.e. une diminution de l'excitation d'un mécanisme de cône)

alors que l'espace d'excitation de cônes, il est impossible d'avoir une valeur d'excitation négative. L'espace de contraste de cône montre un meilleur accord avec la loi de Weber qui dicte qu'au-dessus d'un certain niveau d'activation, nous sommes sensible au contraste entre un stimulus et un fond et non à la différence absolue d'activation qu'un stimulus cause relativement au fond. Finalement, étant donné que le contraste de cône est un ratio, il permet d'éliminer les effets de l'échelle utilisée dans l'espace d'excitation de cône, pouvant varier selon les « cone fundamentals » utilisés.

2.2 ESPACE CARDINAL

2.2.1 Mécanismes postréceptoraux

Le modèle de Hering (1964) suggère que la vision dépende de trois mécanismes postréceptoraux : deux mécanismes chromatiques et un mécanisme de luminance. Le mécanisme postréceptoral de luminance fait une sommation des réponses des cônes L et M avec une contribution très faible, sinon inexistante, des cônes S (Cavanagh, MacLeod & Anstis, 1987; Lee & Stromeyer, 1989; Cavanagh & Anstis, 1991, Sankeralli & Mullen, 1996). La réponse du mécanisme de luminance est donc représentée par la fonction :

$$LUM = kL + M,$$

dans laquelle L et M représentent la réponse des mécanismes de cône L et M et dans laquelle k représente la contribution inégale de ces deux systèmes de cônes au mécanisme de luminance. La valeur de k varie pour chaque individu ainsi qu'en fonction de divers facteurs telle la fréquence temporelle d'un stimulus (Sankeralli & Mullen, 1996, Bilodeau & Faubert, 1997).

Les deux mécanismes chromatiques postréceptoraux font une opposition entre les réponses des différents types de cônes. Un système reçoit une contribution égale des cônes L et M (Sankeralli & Mullen, 1997) et fait une

opposition entre la réponse de ces deux types de cônes ($L-M$). L'autre mécanisme chromatique postréceptoral fait une soustraction entre l'excitation des cônes S et la somme de l'excitation des cônes L et M [$S-(L+M)$]. Ces deux mécanismes chromatiques décrivent bien les propriétés des cellules des couches parvocellulaires du corps genouillé externe chez le macaque (Derrington, Krauskopf & Lennie, 1984).

Les espaces des couleurs contemporains utilisent trois axes afin de représenter les changements dans le niveau d'excitation qu'un stimulus produit auprès des trois mécanismes postréceptoraux (MacLeod & Boynton, 1979; Krauskopf, Williams & Heeley, 1982; Derrington et al., 1984). Similairement à l'espace de contraste de cône dans lequel l'origine correspond au niveau d'excitation qu'un champ d'adaptation produit auprès des trois mécanismes de cônes, l'origine de l'espace des couleurs correspond au niveau d'excitation qu'un champ d'adaptation (généralement blanc) produit auprès des trois mécanismes postréceptoraux. De plus, tout comme dans un espace de contraste de cônes, on représente un stimulus sur trois axes orthogonaux représentant le changement d'excitation que ce stimulus produit auprès des deux mécanismes chromatiques et dans l'axe cardinal du mécanisme de luminance. On peut calculer un espace des couleurs à partir d'un espace de contraste de cône de cette façon :

$$\begin{bmatrix} L-M \\ LUM \\ S-(L+M) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1/\sqrt{2} & -1/\sqrt{2} & 0 \\ 1/\sqrt{3} & 1/\sqrt{3} & 1/\sqrt{3} \\ -1/\sqrt{6} & -1/\sqrt{6} & 2/\sqrt{6} \end{bmatrix} \cdot \begin{bmatrix} C_L \\ C_M \\ C_S \end{bmatrix},$$

où $L-M$ et $S-(L+M)$ représentent le changement d'excitation qu'un stimulus produit auprès des mécanismes chromatiques postréceptoraux et LUM , la direction cardinale du mécanisme de luminance. Il est à noter que la direction cardinale du mécanisme de luminance et la direction du mécanisme de luminance ($L+M$) ne sont pas la même. Nous nous attarderons davantage à faire la distinction entre la direction d'un mécanisme postréceptoral et sa direction cardinale dans la prochaine section.

Un exemple d'un tel espace des couleurs est présenté à la figure 3. Plutôt que d'utiliser des coordonnées cartésiennes [$L-M$, LUM , $S-(L+M)$] afin de représenter l'excitation qu'un stimulus produit auprès des trois mécanismes postréceptoraux dans l'espace des couleurs, il est plus pratique de définir un stimulus dans un système sphérique par trois valeurs : le contraste (C), l'azimut (θ) et l'élévation (ϕ). Le contraste d'un stimulus correspond à la distance séparant le stimulus et l'origine (le champ d'adaptation blanc) dans l'espace des couleurs et correspond approximativement à la saturation du stimulus. L'azimut représente la composante chromatique d'un stimulus et l'élévation correspond à la composante achromatique du stimulus.

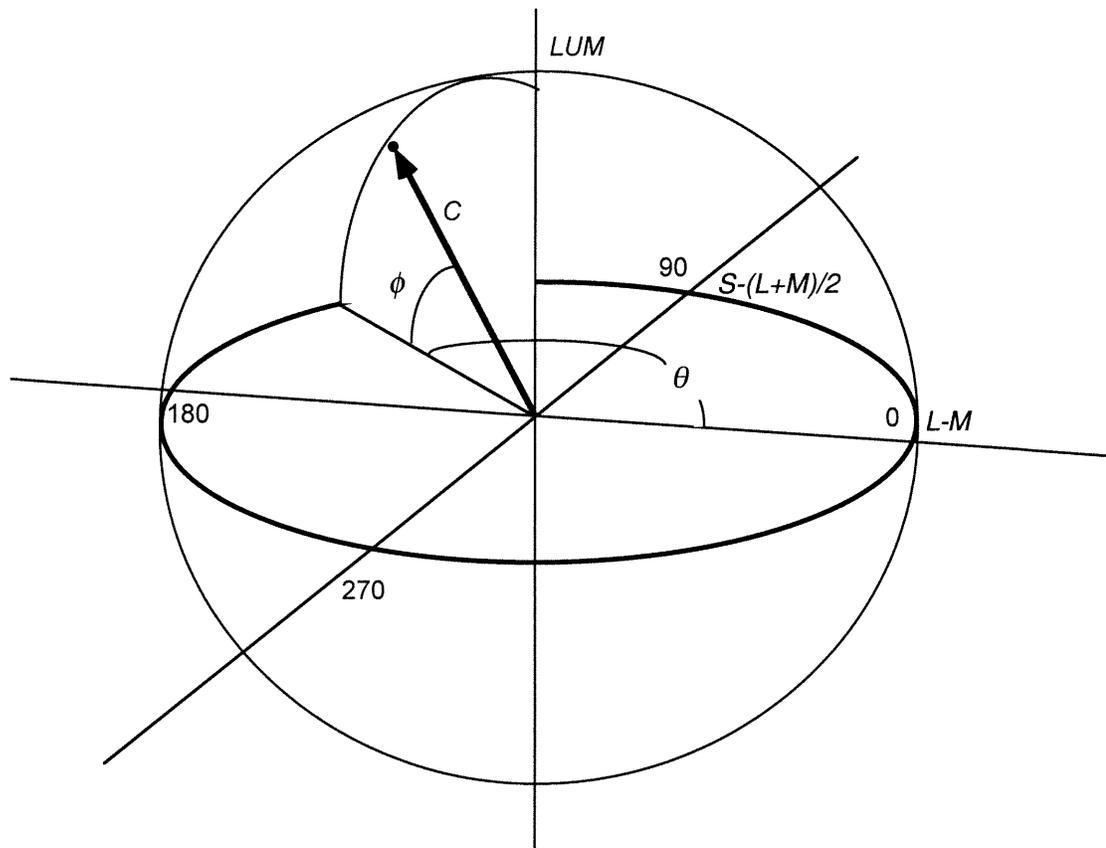


Figure 3. Espace tridimensionnel des couleurs. L'origine est située à un point blanc. Trois valeurs sont définies afin de décrire un stimulus : le contraste (C), l'azimut (θ) et l'élévation (ϕ). L'axe LUM correspond à la direction cardinale du mécanisme de luminance : cette direction correspond au point dans l'espace des couleurs dans laquelle aucun des deux mécanismes chromatique n'est stimulé. L'axe $0-180^\circ$ correspond à la direction du mécanisme $L-M$ et l'axe $90-270^\circ$ correspond à la direction du mécanisme $S-(L+M)$ dans l'espace des couleurs.

2.2.2 Direction cardinale vs. Direction du mécanisme

Il est essentiel de bien faire la distinction entre la direction de l'axe d'un mécanisme chromatique postréceptoral et la direction de l'axe cardinal du même système postréceptoral. L'axe d'un mécanisme postréceptoral représente la direction de l'axe dans l'espace cardinal des couleurs où ce mécanisme est stimulé de façon optimale. Si on présente un réseau modulé dans l'axe d'un mécanisme dans l'espace des couleurs, ce mécanisme ne sera pas le seul système stimulé. Cependant, l'axe cardinal d'un système coïncide avec la direction dans l'espace cardinal des couleurs à laquelle uniquement ce mécanisme est stimulé. Il est donc important de bien distinguer l'axe d'un mécanisme de l'axe cardinal de ce mécanisme car ceux-ci ne correspondent pas à la même direction dans l'espace des couleurs.

Par exemple, l'axe du mécanisme $L-M$ correspond à la direction dans l'espace des couleurs dans laquelle le mécanisme postréceptoral $L-M$ est stimulé de façon optimale. Toutefois, un stimulus modulé dans cet axe causera également un changement dans l'activité du mécanisme de luminance ($kL+M$). L'axe cardinal du mécanisme $L-M$ correspond à la direction unique dans l'espace des couleurs où le mécanisme $L-M$ est stimulé et où les mécanismes postréceptoraux $S-(L+M)$ et de luminance ne sont pas stimulés. Cet axe correspond à la direction orthogonale aux directions du mécanisme de luminance et du mécanisme $S-(L+M)$ dans l'espace de contraste de cône. Un réseau modulé dans la direction cardinale du mécanisme $L-M$ causera donc

un changement dans l'activité du mécanisme postréceptoral $L-M$, mais ne causera aucun changement dans l'activité des mécanismes postréceptoraux de luminance et $S-(L+M)$. Puisque les axes $L-M$ et $S-(L+M)$ sont déjà orthogonaux, il suffit de déterminer l'isoluminance afin d'être en mesure d'isoler le mécanisme $L-M$.

Il est important de remarquer que dans l'espace des couleurs (voir figure 3), l'axe LUM correspond à la direction cardinale du mécanisme de luminance et non à la direction dans laquelle le mécanisme de luminance est stimulé de façon optimale. Un réseau modulé dans l'axe LUM sera donc achromatique car l'excitation des deux mécanismes chromatiques postréceptoraux demeurera constante à travers le réseau. Cependant, l'axe du mécanisme chromatique $L-M$ correspond à la direction du mécanisme $L-M$ et non à sa direction cardinale.

Parce que la contribution relative des cônes L et M au mécanisme de luminance ($kL+M$) diffère pour chaque individu et varie également en fonction de l'excentricité, du champ visuel où le stimulus est présenté et de la fréquence temporelle d'un stimulus (Bilodeau & Faubert, 1997), la direction de l'axe cardinal du mécanisme chromatique postréceptoral $L-M$ varie également pour chaque individu et en fonction de ces facteurs. Un réseau chromatique isoluminant ne stimule cependant pas le système de luminance car la luminance demeure constante à tous les points d'un tel réseau. Puisqu'un réseau modulé dans la direction cardinale d'un mécanisme chromatique

postréceptoral ne doit stimuler uniquement que ce mécanisme chromatique, on doit mesurer l'isoluminance pour chaque observateur, à chaque location et à chaque fréquence temporelle testée afin de déterminer la direction de l'axe cardinal de ce système.

3. THÉORIES DE L'ILLUSION DU CŒUR FLOTTANT

3.1 LATENCES PERCEPTUELLES DES COULEURS

Cette théorie fût proposée par Helmholtz (1867). Celui-ci propose qu'un différentiel au niveau de la latence dans la perception des couleurs de la cible et du fond soit responsable de l'illusion du cœur flottant. Un sujet percevrait donc un retard d'une cible bleue par rapport à un fond rouge lorsque la cible et le fond sont oscillés ensemble car la latence perceptive de la cible serait plus longue que la latence perceptive du fond. Ce retard causerait l'illusion que la cible glisse par rapport au fond lorsqu'on les oscille ensemble. Cette explication repose sur la présomption qu'il existe une relation directe entre la longueur d'onde d'un stimulus visuel et la latence perceptive du système visuel à ce stimulus. Cette hypothèse visant à expliquer l'illusion du cœur flottant est acceptée par la majorité des auteurs qui font mention du phénomène (e.g., Piéron, 1952; Le Grand, 1957).

Les résultats d'expériences portant sur la relation entre la longueur d'onde d'un stimulus et la latence perceptive à ce stimulus ne sont pas clairs quant à l'effet de la longueur d'onde. Si certains ont trouvé une relation entre la longueur d'onde d'un stimulus et sa latence perceptive (Piéron, 1932; Liang & Piéron, 1947; Cohen & Gordon, 1949) et que des stimuli ayant une longueur d'onde courte ont des latence perceptives plus longues d'autres n'ont trouvé

aucune influence de la longueur d'onde d'un stimulus sur la latence perceptive visuelle à ce stimulus (e.g., Guth, 1963).

Une approche différente et plus moderne consiste à mesurer les latences entre les différents mécanismes de cônes plutôt que de mesurer les latences dans la perception de différentes couleurs. Mollon et Krauskopf (1973) ont trouvé que la latence perceptive d'un mécanisme de cône dépend du niveau d'adaptation de ce mécanisme de cône et non de la rétine au complet. Cependant, de plus longues latences se produisaient pour des stimuli de longueur d'onde courte. De tels stimuli devraient stimuler davantage les cônes S.

Stromeyer, Chaparro, Tolia et Kronauer (1997) mesurèrent la différence de phase des mécanismes M et L en fonction de la longueur d'onde d'un champ d'adaptation. Les retards de phases du mécanisme de luminance M et L étaient mesurés à l'aide d'un test de mouvement. Deux réseaux monochromatiques (un rouge et un vert) étaient utilisés. Un réseau avait des propriétés fixes (le piédestal) tandis que la différence de phase temporelle de l'autre réseau (le test) avec le piédestal variait. Une illustration de cette méthode est montrée à la figure 4. Il y avait toujours une différence de 90° dans la phase spatiale entre des deux réseaux. À chaque essai, les deux réseaux étaient présentés en même temps et l'observateur devait rapporter la direction perçue du mouvement. La direction perçue du mouvement indique

quel réseau produit la réponse ayant un retard de phase. En avançant la phase temporelle relative de ce réseau, la réponse aux deux réseaux peut être ramenée en phase temporellement, annulant ainsi le mouvement perçu. Cette technique permet donc de mesurer les retards de phases relatifs entre les signaux provenant des différents mécanismes de cône.

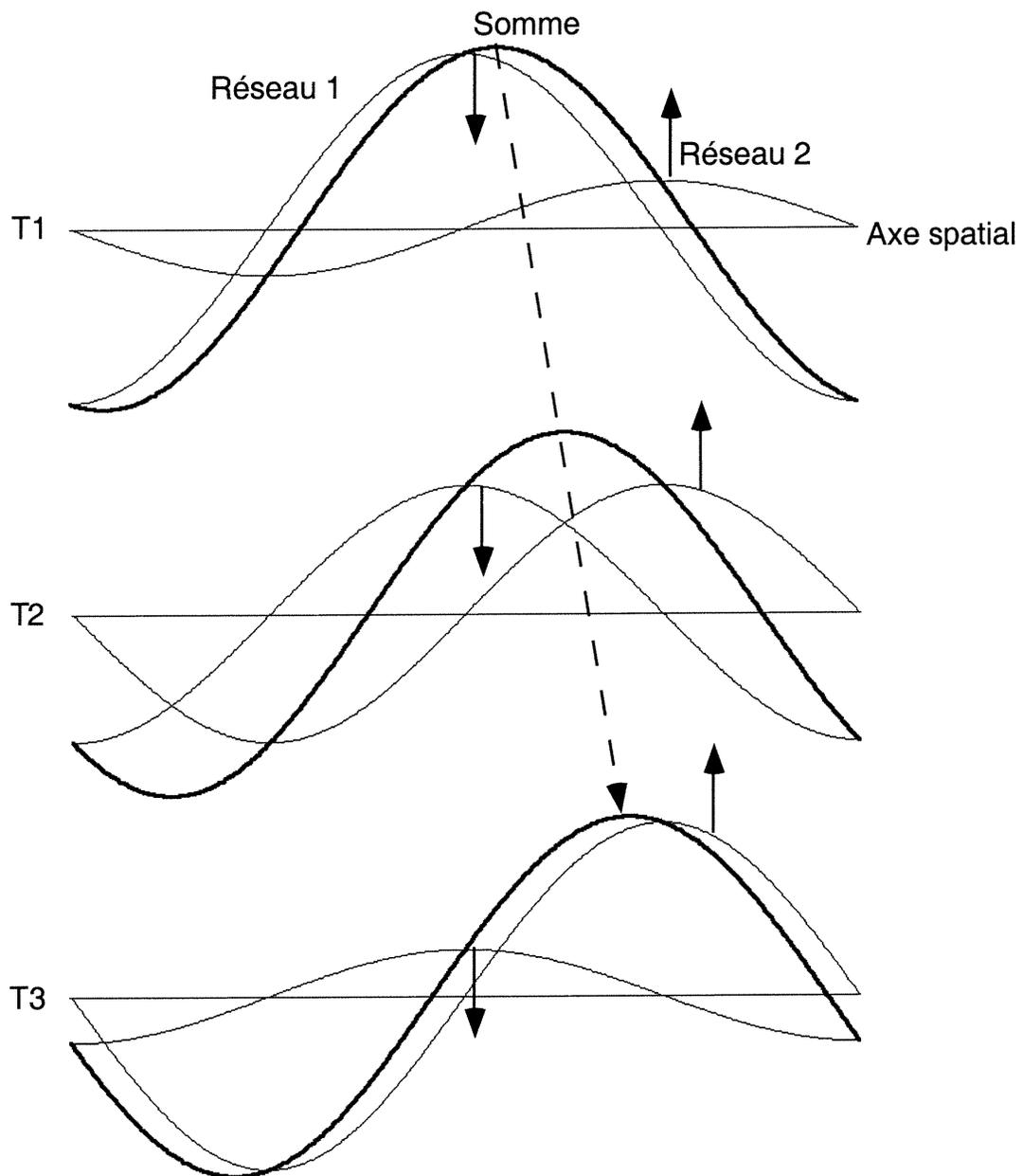


Figure 4. Stimulus du test de mouvement. L'amplitude de modulation de deux réseaux monochromatiques un quart de cycle spatialement hors phase est modulée temporellement de façon sinusoïdale. Les propriétés temporelles d'un des réseaux (le piédestal) demeurent constantes tandis que la phase de l'autre réseau est manipulée. La ligne épaisse représente le mécanisme de luminance faisant la somme des deux réseaux. Si la contribution d'un des deux réseaux au mécanisme de luminance est temporellement hors phase, ce déphasement résultera en du mouvement perçu dont la direction dépendra du retard ou de l'avance par rapport au piédestal. Si les deux réseaux sont temporellement en phase, aucun mouvement ne sera perçu.

Stromeyer et al. (1997) trouvèrent des retards substantiels en phase entre les mécanismes des cônes L et M. Stromeyer et al. rapportent de retards de phases allant jusqu'à 70° entre les signaux des mécanismes M et L. Ces déphasements dépendent cependant du niveau d'adaptation de chacun des mécanismes ainsi que les fréquences temporelles auxquelles les stimuli sont présentés. Ainsi, si le champ d'adaptation sur lequel le stimulus test est présenté est de couleur verte, excitant davantage le mécanisme de cône M, le signal M aura un retard de phase pouvant aller jusqu'à 70° par rapport au signal du système de cône L dans le système de luminance. Cependant, ces retards de phases ne sont observés que pour le système de luminance : aucun retard de phase entre les mécanismes M et L n'a été observé pour le système chromatique *L-M*.

Stromeyer, Eskew Kronauer et Spillman (1991) ont également trouvé un retard de phase substantiel des cônes S relativement au signal du mécanisme *L-M*. Donc, bien qu'il ait été démontré que le délai perceptif à une couleur dépendait du niveau d'adaptation des mécanismes de cônes (Mollon & Krauskopf, 1973 ; Stromeyer et al., 1997), il demeure plausible que l'illusion du cœur flottant soit causée par un différentiel dans la latence des différents mécanismes de cône du système visuel à la cible et au fond. Cette explication pourrait expliquer pourquoi il est rapporté que l'effet peut être observé de façon optimale avec les couleurs bleu et rouge.

3.2 DIFFÉRENCES TEMPORELLES BÂTONNETS-CÔNES

Une seconde théorie tentant d'expliquer l'illusion du cœur flottant fût proposée par von Kries (1896). Cette théorie propose qu'un différentiel entre les latences de réponse des cônes et des bâtonnets (i.e. que les bâtonnets ont une plus grande latence et sont donc plus "lents" que les cônes) soit la cause du phénomène. Von Kries suggère qu'une cible bleue ou verte tirerait de l'arrière par rapport à un fond rouge parce qu'une cible bleue ou verte stimulerait les bâtonnets davantage que le fond rouge et qu'un fond rouge exciterait surtout les cônes (en condition d'éclairage faible). Ce délai ferait en sorte que la cible semble glisser sur le fond lorsqu'ils sont oscillés ensemble.

Cette théorie peut expliquer pourquoi il est rapporté que l'illusion est plus apparente lorsqu'on observe les stimuli sous des conditions d'éclairage faibles dans lesquelles les systèmes des bâtonnets et des cônes sont tous deux actifs (i.e. à des intensités mésopiques) (von Kries, 1924). L'explication de von Kries peut aussi expliquer pourquoi il est rapporté que le bleu et le rouge sont les couleurs rapportées comme étant les plus efficaces pour créer l'illusion car ces couleurs seront celles isolant le mieux les systèmes des bâtonnets et des cônes. Cette théorie peut également expliquer pourquoi il est observé que l'illusion est plus visible lorsque la cible de couleur est située en périphérie car cette région de la rétine contient des bâtonnets et des cônes.

3.3 INTERACTIONS BÂTONNETS-CÔNES

Une autre hypothèse pour tenter d'expliquer l'illusion du cœur flottant fut suggérée par von Grünau (1975b, 1976). Ce dernier propose que des interactions entre les mécanismes des bâtonnets et des cônes soient la cause du phénomène. Selon cette théorie, la cible de couleur stimule un mécanisme (e. g., les cônes) tandis que le fond d'une autre couleur stimule l'autre mécanisme (e. g., les bâtonnets). Von Grünau propose que le système stimulé par le fond inhibe temporellement le mécanisme stimulé par la cible. Selon von Grünau, cette inhibition temporelle créerait un délai dans le traitement de l'information de la bordure de la cible. Cela résulterait également dans un délai dans le traitement de la cible au complet. Il est proposé que ces délais dans le traitement de l'information de la cible de couleur causent un délai dans la perception de la cible relativement au fond

Cette théorie peut expliquer pourquoi on rapporte que le phénomène est perçu de façon optimale dans des conditions d'éclairage faible (i.e., à des intensités mésopiques) car les bâtonnets et les cônes sont actifs dans ces conditions, permettant de plus importantes interactions entre bâtonnets et cônes qu'à des intensités photopiques où l'activité des bâtonnets est inhibée ou en vision scotopique, où la vision est assumée principalement par les bâtonnets. Cette hypothèse peut également expliquer l'observation que le bleu et le rouge soient les couleurs les plus efficaces pour observer l'effet car il s'agit des couleurs avec lesquelles les interactions seront les plus importantes.

En effet, dans des conditions de vision mésopique, il est proposé que la cible bleue exciterait davantage les bâtonnets que le fond rouge tandis que le rouge exciterait surtout les cônes.

La théorie proposée par von Grünau afin d'expliquer l'illusion du cœur flottant peut donc potentiellement aussi expliquer pourquoi l'effet est optimalement observé dans certaines conditions. Cependant, bien qu'il ait été démontré que des interactions bâtonnets-cônes puissent affecter la vision des couleurs dans des conditions mésopiques (e. g., Stabell & Stabell, 1998), aucune recherche ne rapporte le type d'interactions temporelles entre les mécanismes des bâtonnets et des cônes que von Grünau suggère être la cause de l'illusion du cœur flottant. Conséquemment, même si une inhibition temporelle entre les mécanismes des cônes et des bâtonnets peut expliquer adéquatement le phénomène, une telle hypothèse repose sur la présomption non-soutenue que des inhibitions temporelles existent.

4. DIFFÉRENTIEL DE VÉLOCITÉ PERÇUE

4.1 SÉPARATION DE LA COULEUR ET DU MOUVEMENT

Il a été proposé que le traitement de l'information sur la couleur et de l'information sur le mouvement se faisaient séparément (Zeki, 1978; Ramachandran & Gregory 1978; Livingstone & Hubel, 1988), et que la voie responsable du traitement du mouvement ne répondait qu'à l'information sur la luminance (Ramachandran & Gregory, 1978). Cette affirmation est supporté par le fait que des singes ayant subi des lésions dans les couches parvocellulaires du corps genouillé externe (CGE) perdaient leur capacité de détecter la couleur tandis que des singes ayant subi une lésion dans les couches magnocellulaires du CGE avaient perdu leur capacité à détecter le mouvement (Schiller, Logothetis & Charles, 1990). Les couches parvocellulaires et magnocellulaires du CGE projettent à des endroits différents dans la couche IVc du cortex strié. De plus, dans l'aire V1, les cellules ayant une sélectivité pour une direction de mouvement ne sont pas sélectives pour la couleur tandis que les cellules répondant à la couleur ne sont pas sensibles au mouvement (Livingstone & Hubel, 1984). Finalement, dans le cortex strié, ces cellules sensibles à la couleur sont concentrées dans les « blobs » (Livingstone & Hubel, 1984).

Cette séparation entre le traitement de l'information sur la couleur et sur le mouvement est également présente dans le cortex préstrié. Peu de

neurones de l'aire V4 répondent à la direction du mouvement tandis que la plupart des neurones de l'aire MT sont sélectifs pour la direction du mouvement (Felleman & Van Essen, 1987). Dans l'aire V4, approximativement 60% des cellules répondent à la couleur, tandis que dans l'aire MT, presque aucune cellule ne répond à la couleur (Felleman & Van Essen, 1987). Ungerleider et Mishkin (1982) proposent que cette ségrégation entre les voies parvocellulaire et les voies magnocellulaires se poursuivent dans les aires préstriées du cortex visuel et sont reflétées par une voie pariétale spécialisée dans la localisation et une voie temporale spécialisée pour l'identification d'objets. Un modèle simplifié des voies visuelles est présenté à la figure 5.

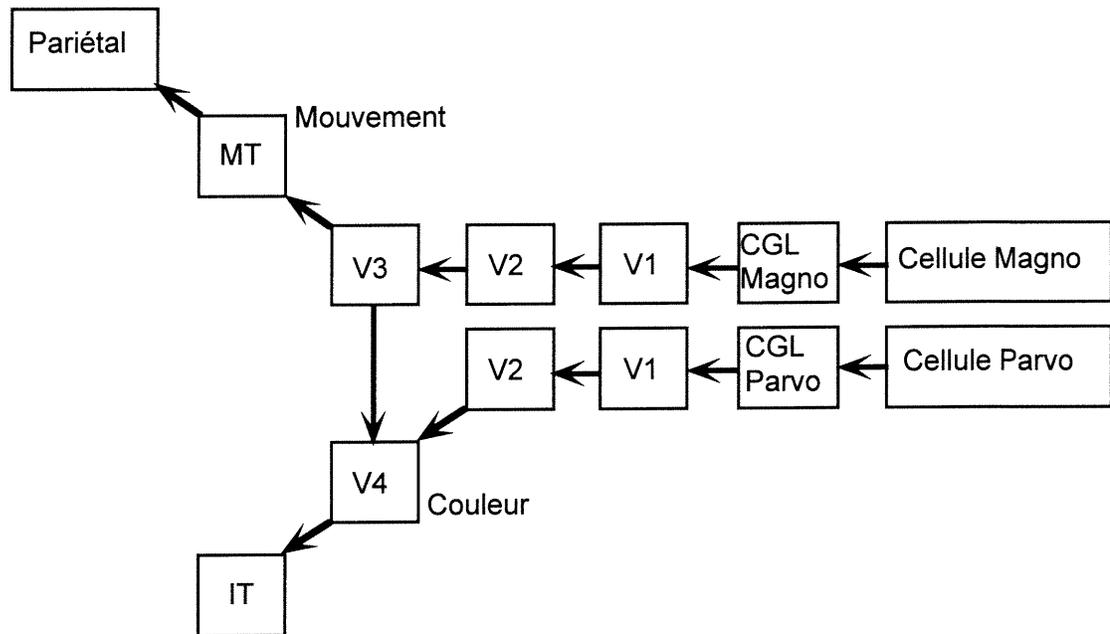


Figure 5. Représentation simplifiée des voies visuelles. Les cellules ganglionnaires magnocellulaires et parvocellulaires projettent vers les voies pariétales et temporelles respectivement. *Figure adaptée de Goldstein (1996).*

La suggestion de Zeki (1978) que le mouvement et la couleur impliquent des aires différentes du cortex préstrié et sont traités indépendamment l'un de l'autre (Ramachandran & Gregory, 1978) semble donc plausible. Plus spécifiquement, l'aire V4 est hypothétisée comme étant l'aire où se produit le traitement de l'information sur la couleur tandis que le mouvement était traité par les cellules directionnelles de l'aire MT. Si, comme il a été suggéré, la voie du mouvement n'est pas sensible à la couleur, la perception du mouvement de stimuli définis uniquement par la couleur devrait être problématique pour le système visuel.

4.2 MOUVEMENT CHROMATIQUE

Les résultats d'expériences psychophysiques démontrent que le système visuel est bel et bien capable de percevoir le mouvement de stimuli chromatiques isoluminants (e. g. Moreland, 1982; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Mullen & Baker, 1985; Gorea & Pappathomas, 1989; Bilodeau & Faubert, 1997, 1999a; Faubert et al., 2000). Cependant, il est rapporté de façon consistante que le mouvement perçu de stimuli chromatiques isoluminants est dégradé : une diminution de la vitesse perçue et une moins grande fluidité sont rapportés pour des stimuli chromatiques isoluminants (e.g., Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Derrington & Badcock, 1985; Troscianko & Fahle, 1988; Cavanagh & Anstis 1991; Kooi & Devalois, 1992; Mullen & Boulton, 1992). Plusieurs hypothèses ont été proposées afin d'expliquer cette diminution de vitesse perçue pour des stimuli chromatiques isoluminants.

Un modèle proposé pour expliquer le ralentissement perçu des stimuli chromatiques estime que ce ralentissement est dû à un plus faible contraste effectif de ces stimuli. Ce modèle propose que la vitesse perçue augmente directement avec le contraste jusqu'à une asymptote (Troscianko & Fahle, 1988). Selon ce modèle, le mouvement chromatique et le mouvement achromatique sont détectés par les mêmes mécanismes. Troscianko et Fahle (1988) estiment donc que le ralentissement du mouvement chromatique est dû

à un contraste effectif plus faible des réseaux chromatiques relativement à des réseaux achromatiques.

Il existe cependant plusieurs problèmes avec le modèle proposé par Troscianko et Fahle (1988). D'abord, l'estimation de la vitesse de réseaux achromatiques démontre une constance de vitesse pour des réseaux pour des réseaux de contraste pouvant aller jusqu'à 1-5% (Cavanagh et al., 1984). De plus, lorsque les mouvements opposés de réseaux chromatiques et achromatiques s'annulent, ils doivent être considérés comme ayant le même contraste effectif. Lorsque présentés séparément, ces deux réseaux devraient donc, selon ce modèle, avoir l'apparence de se déplacer à la même vitesse. Cependant, le réseau chromatique apparaît ralenti lorsque vu seul tandis que le réseau achromatique qui annule son mouvement a l'apparence de se déplacer à sa vitesse réelle (Cavanagh et al., 1984). Le modèle proposée par Troscianko et Fahle (1988) ne peut donc expliquer adéquatement pour la perception du mouvement chromatique et le ralentissement de ce type de mouvement comparativement au mouvement achromatique.

Cavanagh et Anstis (1991) estiment que les différences observées dans la vitesse perçue de réseaux chromatiques et achromatiques sont plutôt dues à une décalibration dans le décodage de la vitesse du mouvement de réseaux chromatiques. Plusieurs facteurs supportent cette affirmation. La réponse d'une unité sélective pour la direction dépend à la fois de la vitesse et du contraste du stimulus (e. g. Holub & Morton-Gibson, 1981). Pour que le

système visuel puisse évaluer correctement la vitesse d'un stimulus, il a donc besoin d'un autre type d'unité mesurant le contraste. Cavanagh et Anstis (1991) suggèrent que ces unités sont non directionnelles. Si ces unités non-directionnelles répondent au contraste de façon similaire aux unités directionnelles, elles pourraient être utilisées afin de corriger la réponse des unités directionnelles. Cependant, si les unités non-directionnelles sont plus sensibles au contraste que les unités directionnelles, la contribution estimée du contraste à la réponse de l'unité directionnelle sera trop élevée et, conséquemment, la vitesse estimée, trop basse.

Cavanagh et Anstis (1991) suggèrent donc que la moins grande vitesse perçue de réseaux chromatiques soit due à une plus grande sensibilité au contraste de stimuli chromatiques des unités non-directionnelles. Une comparaison des seuils de discrimination de direction et des seuils de détection démontre que les unités non-directionnelles sont plus sensibles aux stimuli chromatiques (Cavanagh & Anstis, 1991, Lindsey & Teller, 1990). Cette affirmation est supportée par le fait qu'il est possible de créer des conditions dans lesquelles un réseau chromatique rouge-vert sera visible, mais dont le mouvement ne sera pas perçu (Cavanagh & Anstis, 1991).

Il a également été proposé que le mouvement chromatique était perçu par des mécanismes de plus haut niveau tel un mécanisme de troisième ordre (Lu, Lesmes & Sperling, 1999a, 1999b), ou par un mécanisme de « tracking » positionnel (Seiffert & Cavanagh, 1999). Il est donc également possible que le

ralentissement perçu du mouvement chromatique soit dû à une moins grande efficacité de ces systèmes dans le traitement de l'information sur le mouvement que pour les mécanismes responsables de la perception du mouvement de premier ordre. Une autre possibilité est qu'une faible différence de salience relative entre les composantes d'un réseau chromatique soit la cause de la diminution de vitesse perçue (Lu et al. 1999b).

4.3 VÉLOCITÉ PERÇUE ET L'ILLUSION DU COEUR FLOTTANT

Jusqu'à maintenant, la contribution d'un différentiel dans la vitesse perçue du mouvement chromatique et achromatique à l'illusion du cœur flottant n'a pas été étudiée. Il a été proposé qu'un différentiel de vitesse perçue soit la cause de délais dans la perception du départ du mouvement de réseaux chromatiques et achromatiques (Burr, Fiorentini & Morrone, 1998). Il est donc plausible que l'illusion du cœur flottant soit due à un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique.

Il est rapporté que l'illusion du cœur flottant se produit lorsqu'une cible de couleur est collée sur un fond d'une autre couleur. Il existe donc une bordure chromatique entre la cible et le fond. Il est souvent rapporté que l'effet est observé lorsque les couleurs utilisées sont très vives et lorsqu'on observe les stimuli dans des conditions d'éclairage faible. Ceci résulte probablement en un fond défini par la luminance. Puisque la bordure de la cible est chromatique et celle du fond est achromatique, le mouvement de la cible serait chromatique tandis que celui du fond serait achromatique. Puisqu'il a été démontré que la vitesse perçue du mouvement chromatique est plus faible que celle du mouvement achromatique, il y aurait un différentiel entre la vitesse perçue de la cible et du fond. Ce différentiel de vitesse perçue serait la cause de l'illusion que la cible semble glisser sur le fond lorsque ces deux stimuli sont oscillés ensemble.

Les délais mesurés entre une cible chromatique et une cible achromatique par von Grünau (1975a) pourraient également être expliqués par un différentiel de vitesse perçue entre le mouvement chromatique et le mouvement achromatique. Dans l'expérience de von Grünau, deux cibles étaient présentées sur un fond de couleur stationnaire : une cible neutre noire et une cible de couleur. La cible neutre possède une différence de luminance avec le fond tandis que la cible chromatique est définie par une différence de chromaticité par rapport au fond. Lorsque ces deux cibles seront en mouvement sur un fond stationnaire, le mouvement de la cible neutre sera achromatique tandis que celui de la cible de couleur aura une composante chromatique. Puisqu'il est rapporté que la vitesse perçue du mouvement chromatique est plus lente que celle du mouvement achromatique, il semble donc probable que le mouvement des deux cibles n'aura pas la même vitesse perçue. Ce différentiel de vitesse perçue pourrait occasionner les délais mesurés par von Grünau puisqu'il est rapporté qu'un différentiel de vitesse perçue pouvait occasionner un délai dans la perception du départ du mouvement (Burr et al, 1998).

Chapitre II

PREMIER ARTICLE

**THE FLUTTERING HEART ILLUSION:
A NEW HYPOTHESIS**

David Nguyen-Tri & Jocelyn Faubert

ABSTRACT

The fluttering heart illusion is a perceived lagging behind of a color target on a background of a different color when the two are oscillated together. It has been proposed that the illusion is caused by a differential in the perceptual latencies of different colors (Helmholtz, 1867), a differential in rod-cone latencies (von Kries, 1896) and rod-cone interactions (von Grünau, 1975). The purpose of this experiment was to assess the hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion. To evaluate this hypothesis, we tested observers possessing normal color vision and deuteranopes. The perceived delay of a chromatic target relative to an achromatic target was measured as a function of background cone contrast and target color. For observers with normal color vision, the perceived delay of the chromatic target is greater in the L-S than the L-M testing conditions. The reverse is observed in deuteranope observers. We suggest that this is caused by the absence of an L-M opponent mechanism contributing to chromatic motion in deuteranopes. Greater background cone contrasts tended to yield smaller perceived delays in both normal and deuteranope observers, indicating that greater chromatic modulation decreases the perceived delay of the color target. These results support the hypothesis that the fluttering heart illusion can be explained by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion.

1. INTRODUCTION

The classic visual phenomenon of the fluttering heart illusion is a phenomenon occurring when a piece of colored paper (target) is glued onto a larger one of a different color (background) (Helmholtz, 1867). When the sheets are oscillated in front of an observer, the observer reports that the target seems to slide over the background. Helmholtz (1867) reports that red and blue are the most effective colors to observe the illusion and that the colors must be very vivid and saturated for the effect to occur. It is also reported that the phenomenon is most apparent when observed in conditions of low illumination. Helmholtz argued that the phenomenon is caused by a differential in the perceptual latencies to the different colors of the target and background. A blue target would thus appear to lag behind a red background when the two are oscillated together because the perceptual latency for the color blue is longer than that for red.

von Kries (1896) suggested that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the response latencies of the rod and cone mechanisms. This explanation assumes that rods possess longer response latencies than the cone systems. He proposes that in the conditions of dim illumination under which the effect is most apparent, a blue target would stimulate the rods more than a red background and red would excite mainly cones. According to von Kries (1896), a blue target would thus appear to lag behind a red background when the two are oscillated together because the rods possess longer

response latencies than the cones. This theory can account for reports that the phenomenon is most apparent when observed under conditions of dim illumination in which both rods and cones are active (mesopic intensities). It can also explain why it is reported that the illusion is more readily perceived when the target lies in the near periphery (≈ 5 deg away from the fovea) because that area of the retina has both rods and cones. Finally, von Kries' theory can also account for the observation that blue and red are reported to be the optimal colors to observe the effect.

The most recent attempt at explaining the fluttering heart illusion was proposed by von Grünau (1975 a, b, 1976). He suggested that lateral interactions between the rod and cone systems occurring at the chromatic border between the color target and the background cause the effect. In this account, the system stimulated by the background is hypothesized to inhibit temporally the system stimulated by the target at the border between the target and the background. This temporal inhibition would create a delay in the processing of the color target's border information and in the processing of the entire target as well, causing it to appear to lag behind the background when the two are moving together in the classic demonstration of the illusion. This explanation can account for the observation that the effect is optimal when viewed at mesopic intensities at which both rods and cones are active. It would also explain why the illusion is reported to be most apparent when blue and red are used because these two colors would result in the largest rod-cone interactions. Though rod-cone interactions have been demonstrated to affect

color vision in the mesopic range, no research has reported the type of interactions hypothesized by von Grünau to be the cause of the fluttering heart illusion.

To this day, the possible contribution of a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion to the fluttering heart illusion still remains uninvestigated. It has been proposed that two distinct pathways carry the analyses of color and motion (Zeki, 1978; Ramachandran & Gregory, 1978; Livingstone & Hubel, 1987) and that the motion pathway responds only to luminance information (Ramachandran & Gregory, 1978). Many studies have demonstrated the existence of a motion response to moving isoluminant color stimuli (Moreland, 1982; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Mullen & Baker, 1985; Gorea & Pappathomas, 1989; Bilodeau & Faubert, 1997; Bilodeau & Faubert, 1999a; Faubert, Bilodeau & Simonet, 2000). However, the perceived velocity of moving isoluminant chromatic stimuli consistently has been reported to be slower than that of achromatic stimuli of the same velocity (Cavanagh et al, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Derrington & Badcock, 1985; Troscianko & Fahle 1988; Cavanagh & Anstis, 1991; Kooi & De Valois, 1992; Mullen & Boulton, 1992b). In some cases, a phenomenon known as motion standstill in which an observer cannot see the motion of a clearly visible chromatic stimulus has been reported (Cavanagh et al. 1984; Livingstone & Hubel, 1987; Mullen & Boulton, 1992 a; Teller & Lindsey, 1993; Lu et al., 1999 b). Thus, in this article, we propose to assess the hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the

perceived velocities of chromatic (isoluminant) and achromatic (isochromatic) motion.

2. METHODS

2.1 Observers

Five normal observers with normal color vision naive to the purpose of the experiment were tested. Normal subjects were undergraduate students from the Université de Montréal School of Optometry. Two deuteranope observers, as determined with HRR color plates and a Nagel anomaloscope, were also tested. These observers were selected because they do not possess a functional M-cone mechanism and could therefore serve as control subjects. One deuteranope was naive to the experiment and the other is one of the authors (DN).

2.2 Apparatus and stimuli

Observers were tested using a Power Macintosh G3 with an Apple Multiscan CRT monitor (CIE (x, y) coordinates (0.60, 0.36) for red, (0.28, 0.59) for green and (0.14, 0.06) for blue) with an 8 bit per gun video card. The experiment was written using MATLAB and the extensions provided by the high-level Psychophysics Toolbox (Brainard, 1997) and low-level Videotoolbox (Pelli, 1997). Prior to each trial, only a near equal energy white adapting field (CIE (x, y) coordinates: (0.29, 0.30)) of an intensity of 33 cd/m² and a fixation point were visible. During trials, a red background of 11 deg in height and 6.5 deg in width was presented. The background differed from the white adapting

field by 10%, 20% or 30% in L-cone contrast (CIE (x, y, Y) coordinates of (0.323, 0.297, 35.13), (0.35, 0.294, 37.28) and (0.375, 0.291, 39.42) respectively) (Bilodeau & Faubert, 1999b; Cole & Hine, 1992).

The display consisted of the stationary red background and two targets presented simultaneously on each trial; a color target and a “neutral” (luminance) target. The processing of the luminance target may also be delayed, however, the variable of interest here is the relative delay between the chromatic motion of the color target and the achromatic motion of the neutral one. Both targets were 1 deg in width by 3 deg in height. A fixation point was present at all times during testing 5 deg below the center of the display. An illustration of the display used in the experiment is shown in Figure 1. The color target was isoluminant with the background. The color target was either blue (condition L-S), because blue on red has been reported to be the condition in which the effect is most apparent, or green (condition L-M) in order to assess the contribution of a chromatic motion mechanism to the effect. The neutral target possessed the same CIE coordinates as the background but differed by the same amount of cone excitation from the background as the color target. The center of the display was 5 deg above fixation. The two targets oscillated at an amplitude of 5 deg and a frequency of 0.94 Hz, which are the frequency and amplitude used by von Grünau. Velocity of the targets remained constant and direction of the motion changed abruptly. The two targets were separated by 0.75 deg in order to make judgements about delays easier for observers.

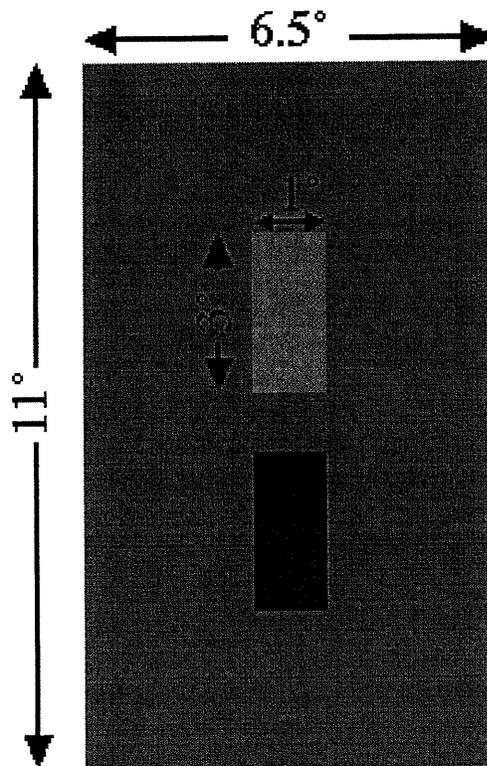


Figure 1. Representation of the display. A fixation point was presented 5° below the center of the display. The two targets were separated by 0.75° . Observers were instructed to remain fixated on a fixation point. The neutral and color targets oscillated with a frequency of 0.94 Hz and at an amplitude of 5° . The neutral target differed by the same amount of cone excitation from the background as the color target. A delay in phase could be created between the two targets. The observer's task was to indicate whether the color target appeared in front of or behind the neutral target in terms of phase (2AFC).

Procedure

Observers viewed the monitor at a distance of 57 cm. Isoluminance between the color target and the background had been determined prior to testing for each observer at each condition at the tested location using the method of heterochromatic flicker photometry. The perceived delay of the color target (i.e., the delay in the phase of the neutral target relative to that of the color target necessary for the two targets to appear to move in phase) was determined using the method of constant stimuli. Observers initiated each trial with a keypress, which was followed immediately by a presentation of the display for two cycles (2133 msec.). Observers were instructed to remain fixated on the fixation point, which remained present during trial presentations.

The observers' task was to determine whether the color target appeared ahead of or behind the neutral target in terms of phase (2 AFC). The minimal step size in delay of the neutral target was 8.33 msec. Five delay values around the expected perceptual delay of the color target were presented in random order. The position (top or bottom) of the two targets was randomized to prevent possible effects of eccentricity on perceived delay. Each target appeared an equal number of times at each position.

3. RESULTS

The amount of perceived delay of the color target was estimated for each block of trials using a threshold estimation procedure (Foster & Bischof, 1991) with a criterion of 0.75 for correctly answering the color target is ahead in phase. The data of normal and deuteranope observers are presented in Figure 2. Perceived delays were comparable to the ones obtained by von Grünau (1975 a) when he measured delays at low levels of illumination. Two trends can be observed in normal observers. The first trend is that perceived delay decreases with increasing background cone contrast. The other trend is that blue-red yields greater lag values than green-red. This trend is reversed in deuteranope observers: greater delays were observed in condition L-M than L-S. As in normal observers, lag values decreased with increasing background cone contrast for deuteranope observers.

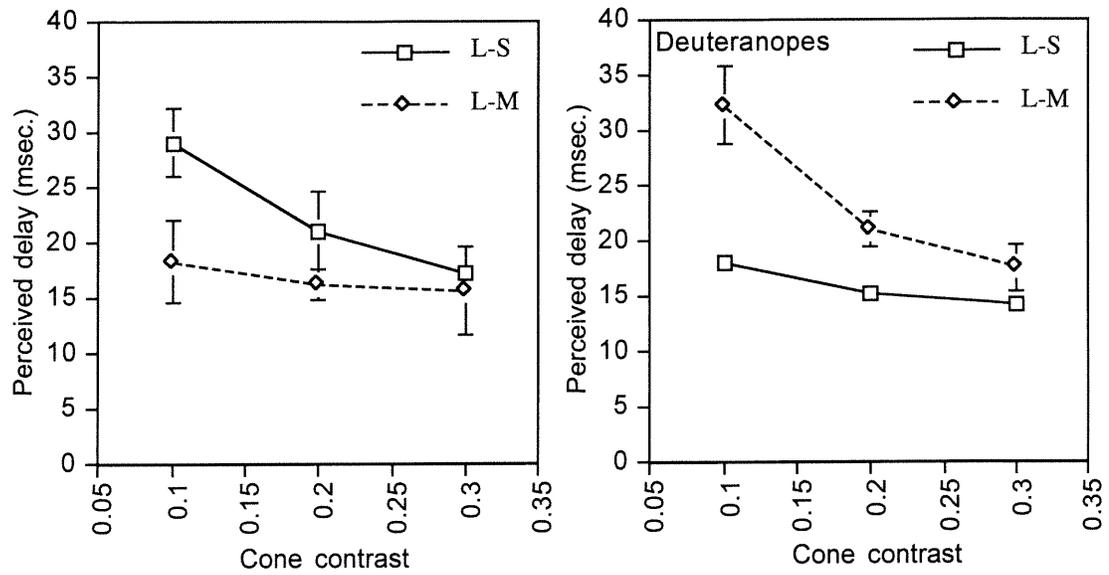


Figure 2. Perceived delay of color target relative to the neutral target for normal observers and deuteranope observers as a function of background cone contrast and test conditions. Error bars represent standard error of the mean

4. DISCUSSION

Helmholtz' explanation that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceptual latencies of different colors cannot account for the effect's dependence on background cone contrast because it simply assumes that perceptual latency is a function of stimulus wavelength. It also cannot account for the greater perceived delays in condition L-M than in condition L-S in deuteranope observers, the reverse of normal observers, because deuteranopes only possess functional S and L-cone mechanisms. The hypothesis that the illusion is caused by a differential in the latencies of the rod and cone mechanisms also cannot account for the current results because it predicts that the effect should be strongest in L-S regardless of whether an observer is a deuteranope or possesses normal color vision. We thus conclude that neither a differential in the perceptual latencies of different colors nor a differential in the response latencies of rods and cones can explain our results.

von Grünau's data (1975 a, b) concord with our hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion. When an oscillating color and neutral (black) target are presented on a stationary background, von Grünau found that the color target always seemed ahead of a neutral target in terms of phase, regardless of the display arrangement (red target on a blue background or blue target on a red background). Both earlier accounts of the phenomenon predict that a red target on a blue background should be perceived as ahead in

phase relative to a neutral target. Therefore, von Grünau concluded that neither of the earlier attempts at explaining the phenomenon were adequate. However, a contribution to the effect of a differential in the perceptual latencies of different colors or a differential in the response latencies of rod and cone mechanisms cannot be ruled out completely because measured delays were twice as long in the blue on red condition than in the red on blue condition.

The hypothesis that the illusion is caused by lateral rod-cone interactions at the border between the color target and the background cannot explain the results obtained in this article. Like the account that the illusion is caused by a differential between rod and cone latencies, it predicts the effect should be strongest in condition L-S, regardless of whether an observer is deuteranope or has normal color vision. Also, these two hypotheses can best account for the phenomenon when it is observed at mesopic intensities, in which both rods and cones are active. However, the conditions at which this experiment was conducted were clearly photopic due to the intensity of the adapting field (33 cd/m^2). Although rod-cone interactions may still occur at these luminance levels, they should be minimized (He & MacLeod, 2000; Aguilar & Stiles, 1954). Furthermore, the use of isoluminant stimuli should also work to minimize rod-cone interactions. The fact that perceived delays in our experiment were comparable to those obtained by von Grünau (1975 a) when he measured delays under mesopic conditions strongly suggests that increased luminance could not account for our results.

The results of this experiment support the hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion. The perceived delays decreased with increasing contrast between target and background, in agreement with findings which found a contrast dependence of perceived velocity of chromatic gratings (Gegenfurtner & Hawken, 1996) and in the reaction times to motion onset of chromatic gratings (Burr, Fiorentini & Morrone, 1998) at low velocities. The conclusion that the effect is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion is in agreement with Burr et al (1998), who concluded that the reaction times to the motion onset of chromatic and achromatic gratings are determined by the gratings' perceived velocity. The greater perceived delays of the color target in condition L-M than in condition L-S in deuteranope observers is consistent with the hypothesis that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceived velocities of chromatic and achromatic motion. We suggest that these greater perceived delays in condition L-M than L-S occur because deuteranopes do not possess an adequate L-M opponent mechanism, which has been suggested to contribute to the processing of chromatic motion of red-green stimuli (Cavanagh & Anstis, 1991).

In the classic demonstration of the illusion, the colors of the background and target are very vivid and saturated. When viewed in conditions of dim illumination, the background would be defined by luminance differences. However, the target would differ from the background in terms of chromaticity.

The target and the background need not be isoluminant as adding chromatic modulation to a drifting grating with a constant low luminance contrast has been demonstrated to cause a decrease in its perceived velocity (Cavanagh et al., 1984). When the display used in the classic demonstration of the illusion is oscillated laterally, the motion of the background would be achromatic whereas that of the color target would have a chromatic component. This could create a differential in the perceived velocities of the target and the background. This perceived velocity differential could result in a delay in the perceived onset and offset of the motion of the color target relative to that of the background. This would also result in a delay in the perceived change of direction of the color target relative to that of the background and hence the percept of the color target lagging behind the background.

In von Grünau's (1975 a, b) experiments on the fluttering heart illusion, the neutral target was always black and thus a luminance difference existed between it and the background. The color target had a different color than the background and thus there was a chromatic difference between the two. We suggest the measured delays of the color target relative to the neutral target results from a differential between the perceived velocities of the neutral and the color targets. The motion of the color target thus had a chromatic component whereas the motion of the neutral target was achromatic. The measured delays between the two targets could therefore be explained by a differential in the perceived velocities of the two targets causing a difference in their perceived motion onset and offset.

It has been reported that the fluttering heart illusion is best observed at mesopic intensities (Helmholtz, 1867). We suggest that a reduction in cone responses during dark adaptation cause a decrease in the responses of “opponent-color” mechanisms, resulting in a greater loss in the perceived velocity of chromatic motion. This would be in agreement with findings supporting the involvement of “opponent-color” mechanisms in the processing of chromatic motion (Cavanagh & Anstis, 1991).

We also propose that the effect is most apparent in peripheral vision because of a greater decrease in the perceived velocity of chromatic motion with increasing eccentricity. This would be in agreement with findings of a greater decrease in sensitivity to chromatic motion than to achromatic motion with increasing eccentricity (Bilodeau & Faubert, 1997). We suggest that the phenomenon is reported to be most apparent when using blue on red because the processing of this type of chromatic motion would involve the S-(L+M) system whose contribution to motion has been demonstrated to be much weaker than that of the L-M opponent mechanism (Cavanagh & Anstis, 1991).

In conclusion, we reject the previous hypotheses that the fluttering heart illusion is caused by a differential in the perceptual latencies of different colors (Helmholtz, 1867) a differential in rod and cone response latencies (von Kries, 1896) or by rod-cone interactions (von Grünau, 1976). A difference in perceived velocity between chromatic and achromatic motion mechanisms

appears adequate and sufficient to account for the effects related to the fluttering heart illusion.

This work was supported by NSERC grant #OGP0121333 to Jocelyn Faubert.

REFERENCES

- Aguilar, M. & Stiles, W. S. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of illumination. *Optica Acta*, 1, 59-65.
- Bilodeau, L. & Faubert, J. (1997). Isoluminance and chromatic motion perception throughout the visual field. *Vision Research*, 37, 2073-2081.
- Bilodeau, L. & Faubert, J. (1999a). Global motion cues and the chromatic system. *Journal of the Optical Society of America A*, 16, 1-5.
- Bilodeau, L. & Faubert, J. (1999b). The oblique effect with color defined motion throughout the visual field. *Vision Research*, 39, 757-763.
- Burr, D. C., Fiorentini, A., Morrone, C. (1998). Reaction time to motion onset of luminance and chromatic gratings is determined by perceived speed. *Vision Research*, 38, 3681-3690.
- Brainard, D. H. (1997) The Psychophysics Toolbox, *Spatial Vision*, 10, 443-446.
- Cavanagh, P. & Anstis, S. (1991). The contribution of color to motion in normal and color deficient observers. *Vision Research*, 31, 2109-2148.
- Cavanagh, P. & Favreau, O. E. (1985). Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Research*, 25, 1595-1601.
- Cavanagh, P., Tyler, C. W. & Favreau, O.E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America A*, 1, 893-899.
- Cole G. R. & Hine, T. (1992). Computation of cone contrasts for color vision research. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers*, 24, 22-27.

- Derrington, A. M. & Badcock, D. R. (1985). The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Research*, 25, 1879-1884.
- Faubert J., Bilodeau L. & Simonet P. (2000). Transverse chromatic aberration and color-defined motion. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 20, 274-280.
- Foster D. H. Bischof W. F. (1991). Thresholds from psychometric functions: superiority of bootstrap to incremental and probit variance estimators. *Psychological Bulletin*, 109, 152-159.
- Gegenfurtner K. R. Hawken M. J. (1996). Perceived velocity of luminance, chromatic and non-Fourier stimuli: influence of contrast and temporal frequency. *Vision Research*, 36, 1281-1290.
- Gorea A. & Pappathomas T. V, (1989). Motion processing by chromatic and achromatic pathways. *Journal of the Optical Society of America A*, 6, 590-602.
- He, S. & MacLeod, D. I., (2000), Spatial and temporal properties of light adaptation in the rod system. *Vision Research*, 40, 3073-3081.
- Helmholtz, H. (1867). *Handbook of Physiological Optics* (English translation edited by Southall J. P. C.). Optical Society of America (1924-1925).
- Kooi, F. L. & De Valois, K. K. (1992). The role of color in the motion system. *Vision Research*, 32, 657-668.
- Le Grand, Y. (1957). *Light, Color, and Vision*. Wiley, New York.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for perception of form, color, movement and depth, *Journal of the Neurosciences*, 7, 3416-3468.

- Lu, Z.-L., Lesmes, L. A. & Sperling, G. (1999b). Perceptual motion standstill in rapidly moving chromatic displays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 15374-15379.
- Moreland, J. D. (1982). Spectral sensitivity measured by motion photometry. In Verriest, G. (Ed.) *Color Deficiencies VI* (pp. 61-66). Junk, The Hague.
- Mullen, K. T. & Baker, C. L. (1985). A motion aftereffect from an isoluminant stimulus. *Vision Research*, 25, 685-688.
- Mullen, K. T. & Boulton, J. C. (1992a). Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Research*, 32, 483-488.
- Mullen, K. T. & Boulton, J. C. (1992b). Interactions between color and luminance contrast in the perception of motion. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 12, 201-205.
- Pelli, D.G. (1997) The VideoToolbox software for visual psychophysics : Transforming numbers into movies, *Spatial Vision*, 10, 437-442.
- Piéron, H. (1932). La sensation chromatique. Données sur la latence propre et l'établissement des sensations de couleur. *Année Psychol.*, 32, 1-29.
- Ramachandran, V.S. & Gregory, R. (1978). Does color provide an input to human motion perception? *Nature*, 275, 55-56.
- Teller, D. Y. & Lindsey, D. T. (1993). Motion at isoluminance: motion dead zones in three-dimensional color space. *Journal of the Optical Society of America A*, 10, 1324-1331.
- Troscianko, T. & Fahle, M. (1988). Why do isoluminant stimuli appear slower. *Journal of the Optical Society of America A*, 5, 871-880.

von Grünau, M. W. (1975a). The « fluttering heart » and spatio-temporal characteristics of color processing-I: reversibility and the influence of luminance. *Vision Research*, 15, 431-436.

von Grünau, M. W. (1975b). The « fluttering heart » and spatio-temporal characteristics of color processing-II: lateral interactions across the chromatic border. *Vision Research*, 15, 437-440.

von Grünau, M. W. (1976).). The « fluttering heart » and spatio-temporal characteristics of color processing-III: interactions between the systems of the rods and the long wavelength cones. *Vision Research*, 16, 397-401.

von Kries, J. (1896). Über die Wirkung kurzdauernder Lichtreize auf das Sehorgan. *Z. Psychol. Physiol. Sinnersog.* 12, 81-101.

Zeki, S. M. (1978). Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate cortex. *Journal of Physiology*, 277, 273-290.

*Chapitre III***DEUXIÈME ARTICLE**

The Perceived Velocity of Chromatic
Gratings Modulated along Different Axes in Color Space:
Perceived Velocity is Mechanism-Dependent.

David Nguyen-Tri & Jocelyn Faubert

PRÉAMBULE

Afin de déterminer l'axe cardinal des mécanismes postréceptoraux, il était nécessaire de pouvoir déterminer l'isoluminance afin que les réseaux chromatique ne stimulent pas le mécanisme postréceptoral de luminance. Nous avons donc utilisé la technique du mouvement minimal afin de déterminer l'isoluminance des réseaux chromatiques modulés dans l'espace cardinal des couleurs. Puisque la technique utilise un stimulus relativement complexe afin de déterminer l'isoluminance, il est utile de s'attarder à la technique et de décrire comment elle a été modifiée afin de pouvoir mesurer l'isoluminance dans un espace cardinal des couleurs.

Comme il a été mentionné dans le premier article, l'axe cardinal du mécanisme chromatique $L-M$ correspond à la direction unique dans l'espace cardinal des couleurs dans laquelle le mécanisme $L-M$ est stimulé, mais l'excitation du mécanisme de luminance ainsi que du mécanisme $S-(L+M)$ demeurent constantes. Conséquemment, afin de déterminer la direction cardinale du mécanisme $L-M$, il est nécessaire de mesurer l'isoluminance à l'azimut de l'axe du mécanisme $L-M$ dans l'espace des couleurs. Nous avons donc adapté la technique du mouvement minimal (Anstis & Cavanagh, 1983; Cavanagh, MacLeod & Anstis, 1987) afin de pouvoir déterminer l'isoluminance dans l'espace cardinal des couleurs. La technique de mouvement minimal utilisée au cours de cette expérience partage plusieurs similarités avec le

stimulus décrit dans Cavanagh et al. (1987) et repose sur le même principe général.

Le stimulus de base du mouvement minimal est une alternance entre des réseaux chromatiques et des réseaux achromatiques de luminance. Une représentation du stimulus du mouvement minimal est présentée à la Figure 1. Si on présente un réseau chromatique rouge-vert (i.e., un réseau monochromatique rouge et un réseau monochromatique vert un déphasés spatialement par un demi cycle) brièvement suivi d'un réseau achromatique composé de barres jaune claires et de barres jaune foncées déphasé spatialement par un quart de cycle (i.e., une demie largeur de barre) relativement au réseau chromatique, un sujet percevra du mouvement dans une direction dépendant de la luminance relative des barres du réseau chromatique.

Une représentation du stimulus de mouvement minimal est présentée à la Figure 1. Si les barres rouges du réseau chromatique possèdent une plus grande luminance que les barres vertes, le mouvement perçu des barres rouges du réseau chromatique sera vers les parties jaunes claires du réseau achromatique et celui des barres vertes sera vers les parties foncées du réseau achromatique. Il en résultera donc un mouvement perçu vers la droite (Figure 1). Cependant, si la composante rouge du réseau chromatique possède une plus petite luminance que la composante verte, la direction du mouvement perçu sera dans la direction opposée. Si le cycle de quatre

intervalles présenté à la Figure 1 est répété continuellement, il en résultera une impression de sauts continus à chaque intervalle. Si les barres rouges et vertes ont la même luminance relative, un sujet ne percevra pas de mouvement dans une direction et ne percevra que du papillotement.

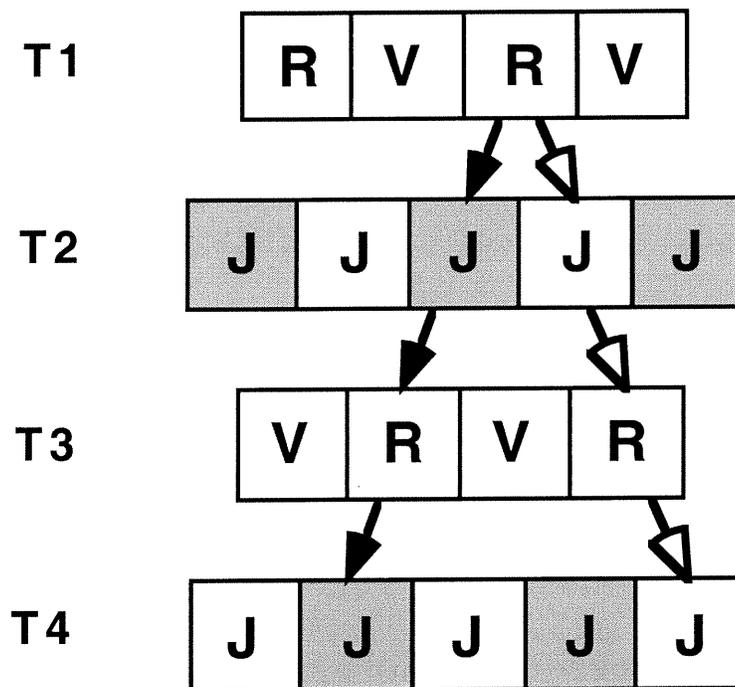


Figure 1. Représentation du stimulus du mouvement minimal. Quatre réseaux sont présentés au même endroit à quatre intervalles temporels différents. Les réseaux de l'intervalle 1 et 3 sont des réseaux chromatiques rouge vert et les réseaux de l'intervalle 2 et 4 sont des réseaux achromatiques jaunes clair-jaune foncé. Il est à noter que le réseau chromatique de l'intervalle 3 est le réseau chromatique de l'intervalle 1 avec un contraste inversé et que le réseau achromatique présenté lors de l'intervalle 4 est copie de contraste inversé du réseau achromatique de l'intervalle 2. Les réseaux chromatiques et les réseaux achromatique sont déphasés spatialement par un quart de cycle. Si la partie rouge du réseau chromatique a une plus grande luminance que la partie verte, un mouvement vers la droite sera perçu. Si ces quatre intervalles sont répétées, un mouvement continu vers la droite sera perçu. Cependant, si la luminance de la partie rouge du réseau chromatique est plus faible que celle de la composante verte, un saut vers la gauche sera perçu à chaque intervalle. Si la luminance de la composante verte et rouge du réseau chromatique est la même, un sujet ne percevra aucune direction de mouvement. *Figure adaptée de Cavanagh et al. (1987).*

Le stimulus utilisé par Cavanagh et al. (1987) diffère quelque peu de celui décrit plus haut. Plutôt qu'utiliser des réseaux ayant un profil de luminance carré, des réseaux sinusoïdaux sont utilisés. Le réseau chromatique est la somme de deux réseaux monochromatiques déphasés spatialement par un demi cycle : un réseau rouge et un réseau vert. Le réseau de luminance est un réseau sinusoïdal achromatique jaune clair jaune foncé. Le profil temporel des réseaux diffère également du stimulus décrit plus haut. Il est possible de concevoir les réseaux présentés à l'intervalle 3 comme étant une copie de contraste inversé du réseau de l'intervalle 1 et le réseau présent à l'intervalle 4 comme étant une copie de contraste inversé du réseau de l'intervalle 2. De plus, lorsque les réseaux achromatiques sont présents, les réseaux chromatiques sont absents et vice-versa. Il est donc possible de concevoir le stimulus du mouvement minimal comme étant le papillotement d'un réseau chromatique et d'un réseau achromatique déphasés temporellement par un quart de cycle. La modulation temporelle du réseau chromatique et du réseau achromatique est donc sinusoïdale et déphasée par un quart de cycle.

La technique du mouvement minimal que nous avons utilisée afin de déterminer l'isoluminance d'un réseau chromatique ressemble à celle décrite dans Cavanagh et al. (1987) et repose sur le même principe de mouvement apparent. D'abord, tout comme dans Cavanagh et al. (1987), un réseau sinusoïdal achromatique et un réseau sinusoïdal chromatique sont présentés au sujet. Cependant, le réseau achromatique est modulé dans l'axe cardinal

du mécanisme de luminance. De plus, l'amplitude de modulation de ces deux réseaux est modulée temporellement de façon sinusoïdale. Le réseau chromatique et le réseau achromatique sont également déphasés spatialement et temporellement par un quart de cycle. Finalement, si le mécanisme de luminance est stimulé par le réseau chromatique, un observateur percevra du mouvement dans une direction, selon la luminance relative des composantes du réseau chromatique.

Bien que la technique que nous avons utilisée afin de déterminer l'isoluminance soit basée sur le même principe que celle décrite dans Cavanagh et al. (1987), certains points de la technique du mouvement minimal ont cependant été modifiés afin de pouvoir l'utiliser dans un espace cardinal des couleurs. Dans la technique décrite par Cavanagh et al. (1987), la luminance moyenne d'un des phosphores est manipulée par l'observateur et la luminance moyenne des autres phosphores demeure constante. Cependant, dans la technique utilisée au cours de l'expérience présentée ici, l'azimut de l'axe dans lequel le réseau chromatique est modulé demeure constant et son élévation dans l'espace cardinal des couleurs est manipulée par le sujet. De plus, la luminance et la chromaticité moyenne du réseau achromatique et du réseau chromatique demeurent toujours à l'origine de l'espace cardinal des couleurs, peu importe l'azimut et l'élévation du réseau chromatique, tandis que dans la technique de mouvement minimal décrite par Cavanagh et al. (1987), la chromaticité et la luminance moyenne du réseau achromatique et du réseau chromatique changent avec la luminance moyenne du phosphore

manipulé par l'observateur. Un exemple de la démarche utilisée afin de déterminer l'axe cardinal du mécanisme $L-M$ est illustré à la Figure 2. Dans le plan orthogonal à la direction du mécanisme $S-(L+M)$, l'élévation de l'axe dans lequel le réseau chromatique est modulé est manipulé par le sujet.

Le stimulus était une sommation des vecteurs du réseau chromatique et du réseau achromatique dans l'espace des couleurs à chaque position sur l'axe horizontal et à chaque point dans la phase temporelle du stimulus. L'azimut du stimulus demeurait toujours le même au cours d'un cycle. Lorsque le réseau chromatique ne stimule pas le mécanisme postréceptoral de luminance, un sujet percevra du papillotement et aucune direction de mouvement n'est perçue. Cependant, si le mécanisme de luminance est stimulé par le réseau, un sujet percevra du mouvement vers la gauche ou vers la droite, dépendant de quelle composante du réseau chromatique possède une plus grande luminance.

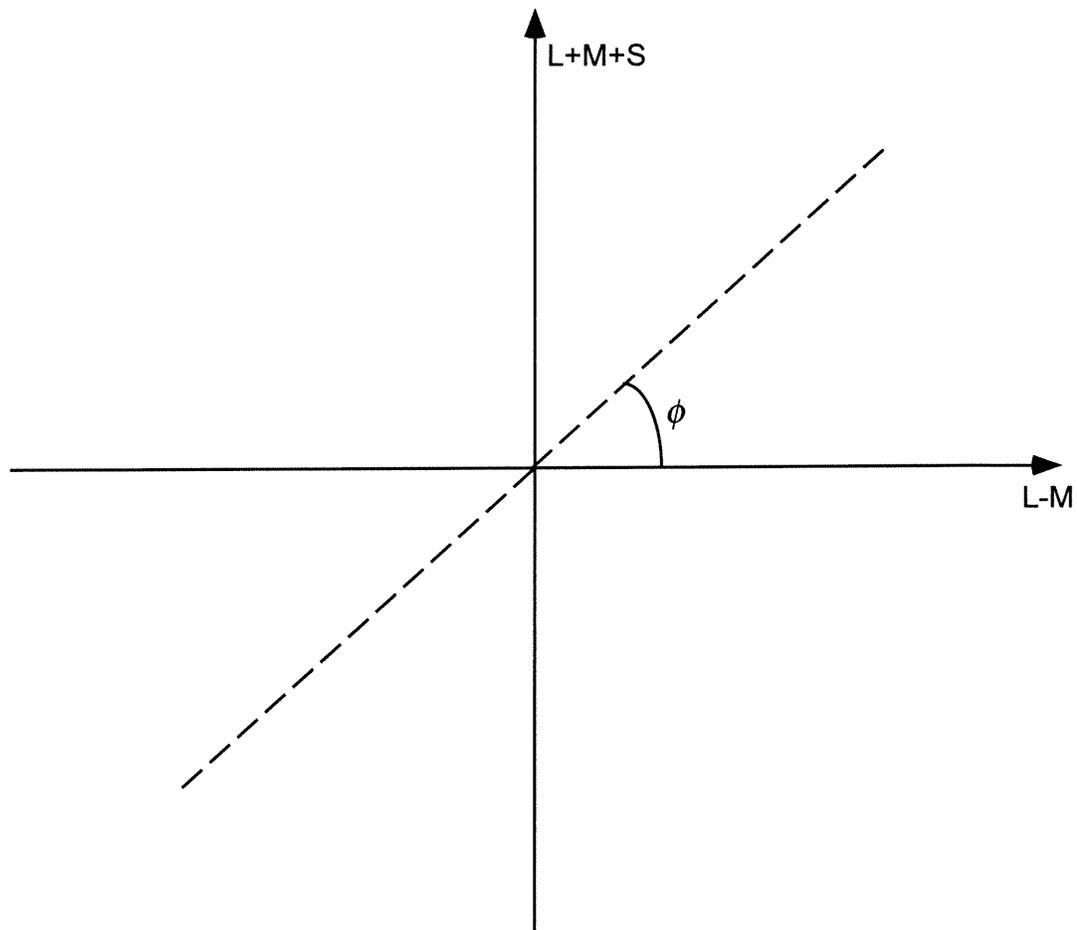


Figure 2. Procédure utilisée afin de déterminer la direction cardinale du mécanisme postréceptoral $L-M$. Dans le plan orthogonal à l'axe du mécanisme $S-(L+M)$, l'élévation de l'axe dans lequel le réseau chromatique est modulé est manipulée par un sujet. L'azimut demeure donc constant alors que l'élévation est manipulée par l'observateur.

ABSTRACT

The perceived velocity of drifting chromatic gratings modulated along the cardinal axes of the two postreceptoral chromatic mechanisms [$L-M$ and $S-(L+M)$] were investigated, as well as along axes in color space along which both chromatic systems are stimulated. The task consisted of adjusting the velocity of a drifting achromatic grating to match the perceived velocity of an isoluminant chromatic grating, which drifted at a velocity of 8 degrees per second (temporal frequency of 4 Hz). Results demonstrate that the perceived velocity of chromatic motion was good for gratings modulated in the $L-M$ cardinal axis whereas a substantial decrease in the perceived velocity of chromatic motion occurred for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis. One of the observers even reported motion standstill for gratings modulated along this axis in color space. Further testing demonstrated that the perceived velocity of isoluminant chromatic gratings depended solely on the extent to which it stimulated the $L-M$ mechanism. Thus, the $S-(L+M)$ postreceptoral mechanism does not appear to contribute to the processing of chromatic motion under the parameters that were investigated.

1. INTRODUCTION

It has been proposed that color and motion are processed independently of each other in the visual cortex (Zeki, 1978; Ramachandran & Gregory, 1978; Livingstone & Hubel, 1987). It has also been suggested that the system which processes motion is only sensitive to luminance information (Ramachandran & Gregory, 1978). These studies have generated an interest for the visual system's capacity to process color defined motion. Several studies have demonstrated that the motion of isoluminant chromatic gratings can be perceived (e.g., Moreland, 1982; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Mullen & Baker, 1985; Gorea & Papathomas, 1989; Bilodeau & Faubert, 1997; Bilodeau & Faubert, 1999a; Faubert, Bilodeau & Simonet, 2000). However, it has also consistently been reported that chromatic motion appears slowed down and less smooth than achromatic motion (e.g., Cavanagh *et al.*, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Derrington & Badcock, 1985; Troscianko & Fahle 1988; Cavanagh & Anstis, 1991; Kooi & De Valois, 1992; Mullen & Boulton, 1992b).

It has thus been suggested that chromatic motion is processed by low-level mechanisms such as motion energy analyzers (Zaidi & DeBonet, 2000) or color-opponent mechanisms (Derrington & Badcock, 1985; Cavanagh & Anstis, 1991). It has also been proposed that higher order mechanisms such as position tracking (Seiffert & Cavanagh, 1999) or a third order motion mechanism (Lu, Lesmes & Sperling, 1999a, 1999b) underlie the perception of

chromatic motion. Finally, it has been suggested that two distinct mechanisms are responsible for chromatic motion processing and that these two mechanisms operate to detect chromatic motion at different velocities and contrasts (Seiffert & Cavanagh, 1999; Gegenfurtner & Hawken, 1996).

Motion nulling experiments have demonstrated that much less luminance contrast is needed to null the motion of a drifting isoluminant blue-yellow grating than the motion of an isoluminant red-green grating (Cavanagh & Anstis, 1991). Because of this, it has been suggested that the $S-(L+M)$ mechanism contributes very weakly, if at all, to the processing of chromatic motion. However, this lesser contribution of the $S-(L+M)$ to the processing of chromatic motion has not been found to affect the perceived velocity of drifting chromatic gratings: when investigating the perceived velocity of chromatic motion, Cavanagh *et al.* (1984) found that drifting isoluminant red-green and blue-yellow chromatic gratings resulted in a similar reduction in perceived velocity. However, the blue-yellow and red-green gratings used in the Cavanagh *et al.* (1984) experiment did not isolate the postreceptoral chromatic mechanisms. Because of this, the blue-yellow chromatic grating stimulated both postreceptoral chromatic systems, which does not allow for direct comparison between the two mechanisms. Therefore, the perceived velocity of gratings isolating the $S-(L+M)$ postreceptoral system has not been measured directly.

The purpose of Experiment 1 was to investigate the perceived velocity of drifting chromatic gratings modulated along the cardinal axes of the $L-M$ and

the $S-(L+M)$ postreceptoral chromatic mechanisms in order to compare the efficiency with which information from these two systems can be used to process chromatic motion. If these two postreceptoral chromatic systems do not contribute equally to motion processing, the perceived velocity of a chromatic grating should be most diminished in the cardinal direction of the mechanism that contributes the least to motion perception. However, if the input from both postreceptoral chromatic mechanisms can be used to process motion equally well, the perceived velocity of a chromatic grating should be the same in the $L-M$ and the $S-(L+M)$ cardinal directions. The perceived velocity of isoluminant chromatic gratings needed to be measured at directions in color space at which these two mechanisms are stimulated, in order to assess if and how the two postreceptoral chromatic systems interact to determine the perceived velocity of chromatic motion.

Experiment 2 was conducted in order to assess if the two postreceptoral chromatic mechanisms interact to determine perceived velocity. Two models were proposed to account for the results of experiment 1: we referred to them as a weight model and a residual model. A residual model predicts that, when both postreceptoral chromatic mechanisms depends solely on the $L-M$ mechanism, the amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction should not affect the perceived velocity of a chromatic grating of constant amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis. On the other hand, if the $S-(L+M)$ mechanism contributes to motion perception when both postreceptoral chromatic mechanisms are stimulated by a grating, then the

perceived velocity of a chromatic grating should change with the amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction.

2. METHODS

2.1 *Experiment 1*

2.1.1 *Observers*

Three experienced psychophysical observers were tested for the purpose of this experiment (JF, CH and MS). All observers had normal or corrected to normal visual acuity as well as normal color vision as assessed by H-R-R pseudoisochromatic plates and a Nagel anomaloscope. Observer JF is one of the authors of this paper. Observers MS and CH were naive to the goals of the experiment.

2.1.2 *Apparatus and stimuli*

Observers were tested using a Power Macintosh G3 computer equipped with an 8-bit per gun video card and an Apple Multiscan CRT monitor. The monitor possessed CIE (x, y) coordinates of (0.60, 0.36) for the red phosphor, (0.28, 0.59) for the green phosphor and (0.14 0.06) for the blue phosphor. Stimuli were generated and the data was collected using MATLAB and the extensions provided in the Psychophysics Toolbox (Brainard, 1997) and low-level Videotoolbox (Pelli, 1997). Lookup tables were used to ensure that phosphor irradiance was linear.

In order to compare the efficiency with which input from the *L-M* and the *S-(L+M)* mechanisms can be used to process chromatic motion, the perceived velocity of sinusoidal chromatic gratings modulated along the cardinal axes of the two systems was assessed (Derrington, Krauskopf & Lennie, 1984). This allowed for assessment and comparison of the relative efficiency of these two systems in the processing of chromatic motion. The perceived velocity of chromatic gratings modulated along axes in color space at which both postreceptoral chromatic mechanisms are stimulated was also investigated. This permitted to evaluate if and how the two chromatic mechanisms interact to determine perceived velocity when both systems are stimulated. A representation of the color space used in this experiment is shown in Figure 1. The *L-M* mechanism cardinal direction is the direction in color space at which a stimulus will only stimulate this mechanism and not the other two postreceptoral mechanisms.

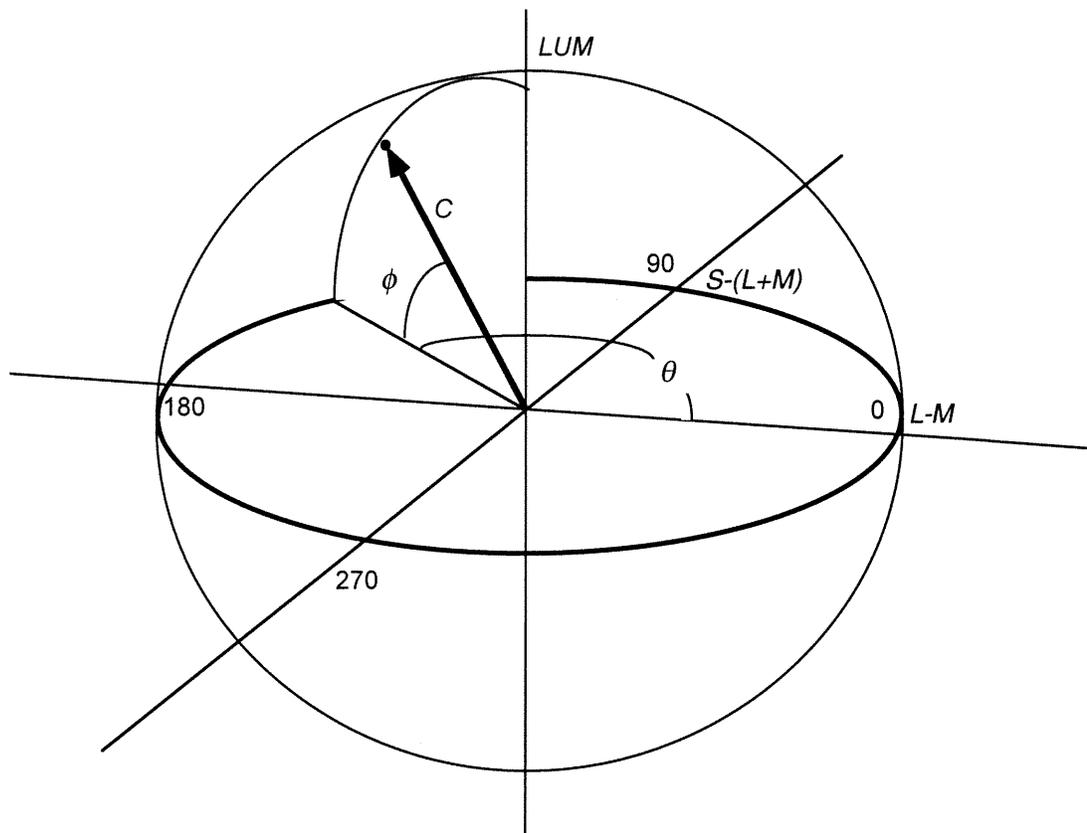


Figure 1. Three-dimensional cardinal color space used in the experiment. The origin is at a white point. The vertical axis represents the luminance variation. The $L-M$ and $S-(L+M)$ axes represent the coordinates within the isoluminant plane. Three stimulus quantities were defined: contrast (C), azimuth (θ) and elevation (ϕ). The azimuth (θ) represents the angular deviation from the $L-M$ axis and the elevation (ϕ) represents the deviation of the stimulus from isoluminance. The vector length (C) represents the amplitude of modulation.

As opposed to a Cartesian representation, a spherical system that defined three stimulus quantities was used: contrast C , azimuth θ and elevation ϕ . A near equal energy white adapting field [CIE (x, y) coordinates: (0.29, 0,30)] with an intensity of 33 cd/m^2 was presented. A fixation point was present on the monitor at all times during testing. Stimuli consisted of sinusoidal gratings modulated through the origin in color space. On each trial, observers were presented a chromatic and an achromatic grating. Gratings were presented through 4° square apertures centered at eccentricities of 2.5° above and below fixation. A representation of the stimuli used in this experiment is shown in Figure 2.

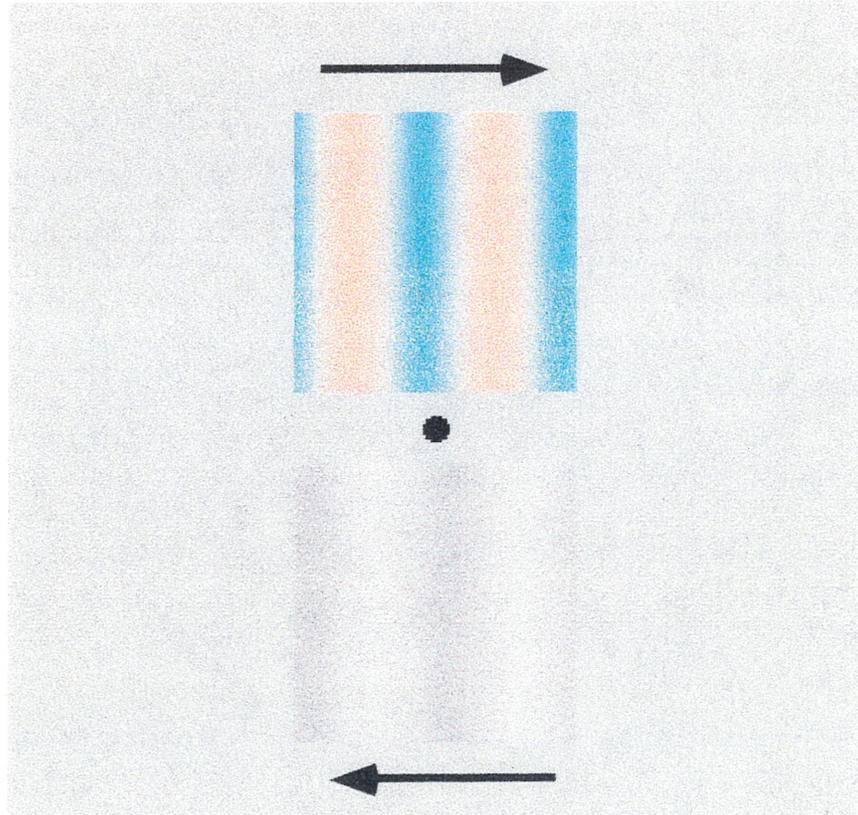


Figure 2. Illustration of the stimuli used in the experiment. A chromatic and an achromatic grating were presented at equal distances from fixation. Both gratings had a spatial frequency of 0.5 cpd and were presented through 4 deg. windows. The two gratings drifted in opposite directions to prevent observers from matching the spatial location of the two gratings. The position of the two gratings (top or bottom) changed from trial to trial. The chromatic grating drifted at a velocity of 8 deg. per seconds.

Both gratings were composed of a 0.5 cpd (spatial frequency) sine wave to minimize potential luminance artifacts from transverse chromatic aberration most evident at higher spatial frequencies (Faubert, Bilodeau & Simonet, 2000). All gratings had an amplitude of modulation of 15% in color space. The chromatic grating drifted at a velocity of $8^\circ/\text{sec}$ (temporal frequency of 4 Hz). Observers were tested with chromatic gratings modulated along 12 different azimuths ranging from the 0-180° axis up to the 165-345° axis in color space. The azimuth of the chromatic grating in color space was changed for each condition. Achromatic and chromatic gratings always drifted in opposite directions in order to prevent observers from matching the spatial location of the two gratings.

2.1.3 Procedure

All testing was conducted monocularly. Observers viewed the display at a distance of 57 cm. A chin rest and forehead bar were used to maintain the proper viewing distance and stability of the head. Isoluminance had been determined prior to testing for each observer at each azimuth in color space and for each testing position using a minimum motion technique with gratings possessing a spatial frequency of 0.5 cpd and a temporal frequency of 4 Hz. The display was viewed through natural pupils.

Observers were instructed to keep their gaze fixated on a fixation point located at the center of the monitor at all times during testing. The observers'

task consisted of adjusting the velocity of the drifting achromatic grating to match the perceived velocity of the chromatic grating by using the mouse. When the perceived velocity of the two gratings appeared equal, observers indicated a response by pressing the button. The relative velocity of the achromatic grating (velocity of the achromatic grating, which matched the perceived velocity of the chromatic grating, divided by the velocity of the chromatic grating) was recorded on each trial. The direction of drift (left or right) was varied between trials. The position of the two gratings (top or bottom) also changed between trials to prevent differences between the upper and lower visual field regarding the efficiency of chromatic motion processing from causing differences in the perceived velocity of chromatic motion.

Experiment 2

2.2.1 Observers

Two of the observers from the first experiment were tested (MS and CH).

2.2.2 Stimuli and apparatus

The same apparatus as in Experiment 1 was used. The gratings had the same spatial and temporal frequencies as those used in Experiment 1. In one condition, amplitude of modulation along the *L-M* cardinal direction remained

constant at 15% and modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction was varied in order to assess which of the two models can account for the results obtained in Experiment 1. If the $S-(L+M)$ mechanism makes no contribution to motion, then perceived velocity of a grating with constant $L-M$ modulation amplitude should be unaffected when the amplitude modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction is changed. It is also possible that perceived velocity is achieved by weighting the responses of the two postreceptoral chromatic systems. If that is the case, then increased amplitudes of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal axis should result in a decrease in the perceived velocity of a chromatic grating, with a notable decrease in perceived velocity occurring at higher levels of $S-(L+M)$ modulation. A condition in which the amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction remained constant and amplitude in the $L-M$ cardinal direction was varied was also tested.

2.2.3 Procedure

We used the same procedure as in Experiment 1 in order to assess the perceived velocity of drifting chromatic gratings.

3. RESULTS

3.1 *Experiment 1*

The velocity of an achromatic grating relative to that of a chromatic grating of equal perceived velocity is shown as a function of azimuth in color space for each observer in Figure 3. A significant decrease in the relative velocity of the drifting achromatic grating can be observed for every observer at azimuths near the $S-(L+M)$ cardinal axis ($90-270^\circ$ axis). This indicates that the perceived velocity of an isoluminant chromatic grating decreases at these axis azimuths in color space. For all observers, the largest reduction in perceived velocity was reported in the $S-(L+M)$ cardinal direction. Observer JF even reported motion standstill at this axis but not for other azimuths in color space. Greater perceived velocities of chromatic motion were obtained in the $L-M$ cardinal axis than in the $S-(L+M)$ mechanism cardinal axis.

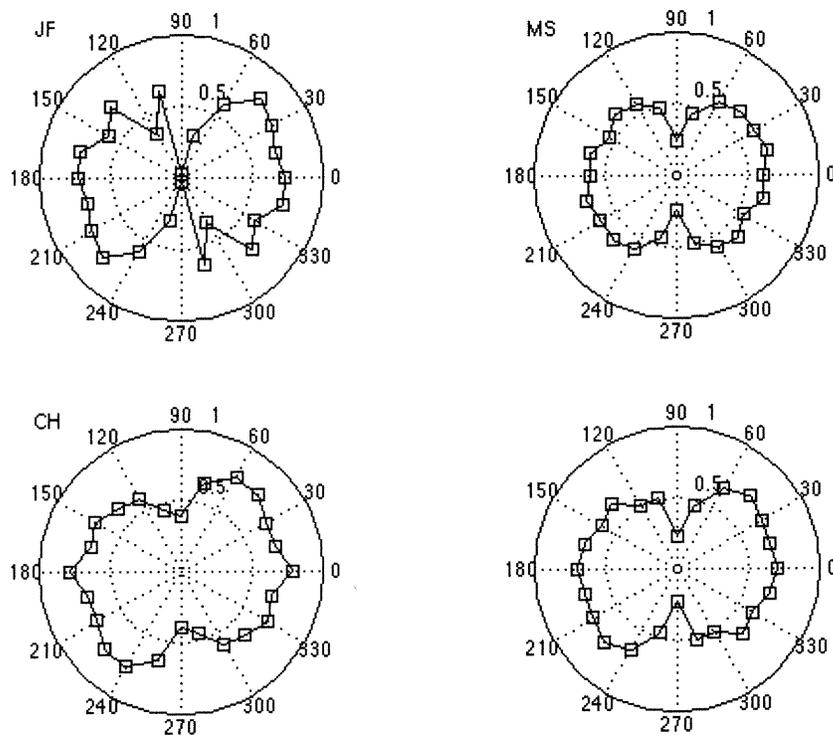


Figure 3. Relative velocity of an achromatic grating and a chromatic grating of the same perceived velocities (velocity of the achromatic grating divided by the velocity of the chromatic grating) as a function of azimuth in color space for observers JF, MS and CH. Distance from origin represents the relative speed of the achromatic grating and angle represents the azimuth of modulation of the grating in cardinal color space. The *L-M* cardinal direction is on the 0-180° axis and the *S-(L+M)* cardinal direction is on the 90-270° axis.

The data were analyzed using a single factor within subjects ANOVA. The azimuth of a stimulus' axis of modulation in color space was found to have a highly significant effect on the relative velocity of an achromatic grating whose perceived velocity matches that of a chromatic grating ($F(11, 22) = 6.493, p < 0.0001$). This indicates that the azimuth of the axis in color space along which a chromatic grating is modulated has an effect on its perceived velocity. This suggests that chromatic gratings modulated along the $S-(L+M)$ postreceptoral chromatic system cardinal direction resulted in greater decreases in perceived velocity than chromatic gratings in the $L-M$ chromatic system cardinal direction.

3.2 Experiment 2

The velocities of an achromatic grating relative to that of a chromatic grating of equal perceived velocity when the modulation amplitude of the chromatic grating along the $S-(L+M)$ mechanism or the $L-M$ cardinal axes was held constant are shown in Figure 4. When the amplitude of modulation of the $S-(L+M)$ chromatic mechanism remained constant, the perceived velocity of a chromatic grating increased with the amplitude of modulation in the $L-M$ mechanism cardinal direction.

When the amplitude of modulation of a chromatic grating along the $L-M$ cardinal direction remained constant, increasing the amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ cardinal axis did not cause a significant change in the

perceived velocity of the grating. Therefore, it appears that, when an isoluminant chromatic grating stimulates both chromatic mechanisms, the perceived velocity of a chromatic grating is solely dependent upon the extent to which the *L-M* mechanism is stimulated.

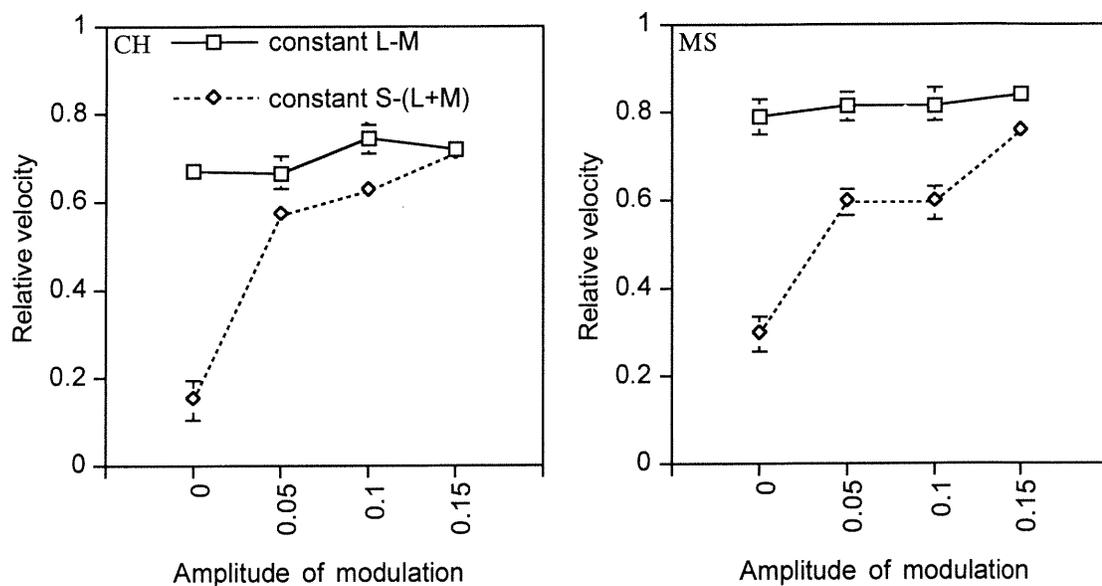


Figure 4. Relative velocity of an achromatic grating which matched the perceived velocity of a chromatic grating as a function of amplitude of modulation. The filled line with squares represents the perceived velocity results when the $L-M$ modulation was maintained constant and the amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ was varied. The dashed line with diamonds represents the perceived velocity results when the amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction was held constant and the amplitude of modulation in the $L-M$ cardinal direction was varied. Error bars represent SEM.

4. DISCUSSION

4.1 Experiment 1

The results of this experiment indicate that the perceived velocity of a chromatic grating is strongly dependent on the extent to which the two postreceptoral chromatic systems are stimulated. The perceived velocity of chromatic gratings decreased significantly at azimuths in color space that stimulated mainly the $S-(L+M)$ postreceptoral chromatic mechanism. Observer JF even reported motion standstill when gratings were modulated along the cardinal axis of the $S-(L+M)$ mechanism. The $L-M$ cardinal direction and other azimuths in cardinal color space yielded good perceived velocities. This mechanism dependence of perceived velocity strongly suggests that the two postreceptoral chromatic mechanisms do not contribute equally to the perception of motion. This conclusion is in agreement with reports that the contribution of the $S-(L+M)$ mechanism to chromatic motion processing is much weaker than that of the $L-M$ mechanism (Cavanagh & Anstis, 1991).

Interactions between the two postreceptoral chromatic systems

A butterfly shaped pattern can be observed for the relative velocity data presented in Figure 1. This is due to a sharp decrease in the perceived velocity of chromatic gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis and to a lesser decrease in perceived velocity for gratings modulated along nearby

azimuths in color space. Two models can potentially account for this pattern of results.

The first model which could possibly account for the butterfly shape of the polar plot of velocity as a function of azimuth presupposes that, at azimuths at which both the $L-M$ and the $S-(L+M)$ mechanisms are stimulated, the visual system receives two disparate velocity inputs: one derived using the information from the $L-M$ units and the other from the $S-(L+M)$ units. To determine the perceived velocity of chromatic gratings when both chromatic mechanisms are stimulated, the amount of stimulation of $S-(L+M)$ and $L-M$ units is compared. If the grating stimulates the $L-M$ system greatly and the $S-(L+M)$ very little, perceived velocity will be determined mainly by the $L-M$ system. The perceived velocity of such a grating would thus be a weighted average of the two chromatic mechanisms' velocity inputs. The weights would be proportional to the activity of the two mechanisms relative to each other. Perceived velocity would thus be most decreased along the cardinal direction of the $S-(L+M)$ mechanism because motion detection would rely solely on this mechanism, which used very inefficiently to process chromatic motion. This model will be referred to as the weight model.

Perceived velocity of an isoluminant chromatic grating as a function of azimuth predicted by a weight model can be described by the following function:

$$V_P = V_{L-M} \cdot \cos(\theta) + V_{S-(L+M)} \cdot \sin(\theta).$$

In which V_P is the perceived velocity of a chromatic grating, θ is the azimuth of the axis along which the isoluminant grating was modulated, V_{L-M} is the perceived velocity of a grating modulated along the L-M cardinal axis and $V_{S-(L+M)}$ is the perceived velocity of a chromatic grating modulated along the S-(L+M) cardinal axis.

A second model can account for the data of Experiment 1. This model proposes that the perceived velocity of a chromatic grating is determined by using the information of a single postreceptoral chromatic mechanism. In such a model, the S-(L+M) mechanism does not contribute to the perception of motion when both mechanisms are active. It is also possible that the S-(L+M) mechanism does not contribute to chromatic motion processing at all. Any perceived motion in the S-(L+M) cardinal direction could thus be the result of residual responses from other postreceptoral mechanisms. Therefore, a sharp decrease in perceived velocity could be observed for gratings modulated along the S-(L+M) cardinal axis because it is at this direction in color space that the L-M mechanism is the least responsive. The perceived velocity of the chromatic grating would thus be dependent solely on the level of L-M stimulation and not that of the S-(L+M) mechanism. We will refer to this as the residual model.

If the amplitude of modulation remains constant, the predicted perceived velocity of a chromatic grating as a function of azimuth in color space in such a model is:

$$V_P = (V_{L-M} - V_{S-(L+M)}) \cdot \sin(\theta) + V_{S-(L+M)}$$

The predictions of these two models are shown against the averaged experimental data of the three observers in Figure 5.

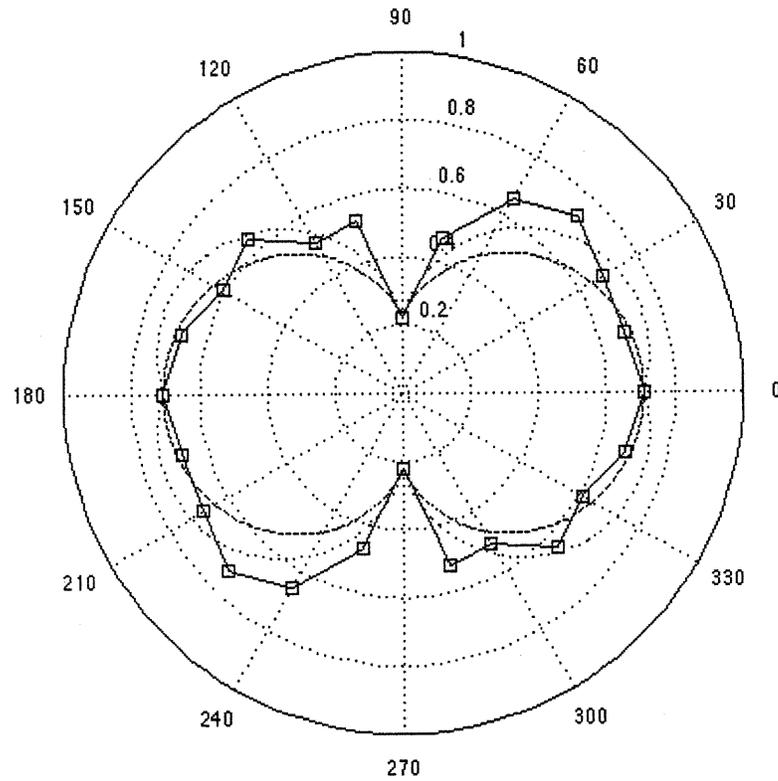


Figure 5. Predicted relative velocity results of a weight and a residual model as a function of azimuth in color space. The predicted values of a weight model are indicated by the dotted line. The predicted values of a residual model are indicated by a dashed line. The mean results from the three subjects of Experiment 1 are shown with the full black line with clear squares.

As can be seen in Figure 5, both models show a good fit to the experimental data. These two models differ in the predicted velocity of a chromatic grating if the amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis remains constant and the amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ cardinal axis is increased. Specifically, the residual model predicts that the perceived velocity of a grating should remain constant if the amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis remains constant, even with increasing levels of $S-(L+M)$ modulation. However, the weight model predicts that a decrease in perceived velocity should occur in the same condition.

4.2 Experiment 2

The constant perceived velocity with increasing amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ cardinal direction when the amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis remained constant in Experiment 2 suggests that only the information coming from the $L-M$ postreceptor mechanism was used when both postreceptor mechanisms are stimulated by chromatic gratings. The results thus support a model suggesting that the human visual system detects chromatic motion using the information of a single chromatic mechanism with no input from the $S-(L+M)$ units. The constant perceived velocity with increasing amplitude of modulation in the $S-(L+M)$ cardinal direction when the $L-M$ modulation was held constant cannot be accounted for by a model based on comparing the activity of the two postreceptor mechanisms. These results are consistent with earlier suggestions that there is

no contribution of the $S-(L+M)$ mechanism to the perception of chromatic motion (Cavanagh & Anstis, 1991; Cavanagh *et al.*, 1987).

The conclusion that the two chromatic systems do not interact to determine the perceived velocity of chromatic motion is consistent with earlier suggestions that signals along different cardinal axes are not combined to form a net direction of motion (Webster & Mollon, 1997). In contrast, the results of Cropper *et al.* (1996) suggest that the two chromatic systems interact to determine the perceived direction of a plaid pattern consisting of two chromatic gratings modulated along different chromatic cardinal axes. However, when a plaid was made of a chromatic grating and a luminance grating, no coherent motion occurred. This is somewhat surprising because it has been demonstrated that luminance and chromatic mechanisms interacted to determine perceived velocity (Cavanagh *et al.*, 1984). In the second experiment, we demonstrated the reverse effect for cross-axis chromatic stimuli: although the two chromatic mechanisms interact to determine the perceived direction of a plaid pattern (Cropper *et al.*, 1996), the two mechanisms do not appear to interact to determine the perceived velocity of a chromatic grating.

The effect of increasing the amplitude of modulation along the cardinal direction of one of the chromatic mechanisms while keeping the amplitude of modulation in the cardinal direction of the other chromatic system constant was asymmetric: increasing the amount of modulation along the $L-M$ axis

caused an increase in the perceived velocity of a grating with a constant amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ axis, but the reverse caused no change in perceived velocity of a chromatic grating. This indicates that, when both postreceptoral chromatic mechanisms are stimulated by a chromatic grating, only the $L-M$ input was used to determine the perceived velocity of chromatic motion.

4.3 General Discussion

Experiment 1 demonstrated that the perceived velocity of an isoluminant chromatic grating depends on its axis of modulation in color space. Experiment 2 found that the perceived velocity of a chromatic grating depends solely on the amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis. Earlier experiments have found that observers are able to perceive the motion of isoluminant chromatic gratings (e.g., Moreland, 1982; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Mullen & Baker, 1985; Gorea & Pappathomas, 1989; Bilodeau & Faubert, 1997; Bilodeau & Faubert, 1999a; Faubert, Bilodeau & Simonet, 2000). Consistent with earlier experiments which found that observers are able to detect the motion of isoluminant chromatic gratings (e.g., Moreland, 1982; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Favreau, 1985; Mullen & Baker, 1985; Gorea & Pappathomas, 1989; Bilodeau & Faubert, 1997; Bilodeau & Faubert, 1999a; Faubert, Bilodeau & Simonet, 2000), motion standstill was not reported in this experiment except by one observer along one direction [the $S-(L+M)$ cardinal direction] in color space. It

thus appears that there is a contribution of color to motion. These results also call into question the contribution of the $S-(L+M)$ system to motion detection.

It could be argued that the greater decrease in perceived velocity for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis reported in Experiment 1 may be due to a difference in the contrast sensitivity of the two chromatic systems. At the temporal frequencies used in Experiment 1, it has been found that the perceived velocity of a red-green chromatic grating increases only weakly with increasing levels of chromatic contrast (Gegenfurtner & Hawken, 1996). This suggests that it is unlikely that the decrease in perceived velocity observed for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis is caused by a lower perceived contrast of the chromatic grating per se. In contrast with Gegenfurtner and Hawken's (1996) findings, Experiment 2 demonstrated that the perceived velocity of an isoluminant chromatic grating depends upon the amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis, but that the amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ cardinal axis had little effect on perceived velocity. This also supports the suggestion that the lower perceived velocity of chromatic gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis in Experiment 1 is not caused by a lower perceived contrast for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal direction. These results also raise the question of whether or not the $S-(L+M)$ system input contributes at all to the processing of motion. It is possible that any reported motion in the $S-(L+M)$ cardinal direction comes from small imperfections in the isoluminance settings, demands of the task or from a residual response of the other postreceptoral mechanisms.

In Experiment 2, adding modulation along the $S-(L+M)$ cardinal axis of constant amplitude of modulation along the $L-M$ cardinal axis did not cause any change in the perceived velocity of a grating. In addition, increasing modulation along the cardinal $L-M$ axis to a grating of constant amplitude of modulation along the $S-(L+M)$ caused an increase in its perceived velocity. This suggests that the perceived velocity of a chromatic grating seems to be solely dependent on the amplitude modulation along the $L-M$ cardinal axis. Furthermore, in Experiment 1, a sharp decrease in perceived velocity occurred for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis, with the greatest amount of decrease occurring along the $S-(L+M)$ cardinal axis itself. These results suggest that the contribution of this system to the perception of motion is very weak compared to that of the $L-M$ system. This result further supports the suggestion that the $S-(L+M)$ system does not contribute to the processing of chromatic motion at these temporal frequencies.

Higher order mechanisms such as a third order motion system (Lu *et al.*, 1999a, b) or a position tracking mechanism (Seiffert & Cavanagh, 1999) may underlie chromatic motion perception. These higher order mechanisms are thought to operate at low temporal frequencies: temporal frequency cutoff of 3 Hz for the third order motion system (Lu & Sperling, 1995) and 2 Hz for the position tracking system (Seiffert & Cavanagh, 1999). It thus seems unlikely that the greater decrease in perceived velocity for gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis than along the $L-M$ cardinal axis in Experiment 1 is due to a differential in the contribution of the two chromatic mechanisms to

a third-order motion or a position-tracking system. At the temporal frequency used in this experiment, it has been suggested that chromatic motion is detected primarily by low-level motion mechanisms such as motion-energy analyzers (Seiffert & Cavanagh, 1999; Gegenfurtner & Hawken, 1996). The fact that the perceived velocity of a chromatic grating depended solely on the amplitude of modulation along the cardinal $L-M$ axis in Experiment 2 suggests that the $S-(L+M)$ system does not make a significant contribution to low-level motion mechanisms.

6. CONCLUSION

Efferent information from the two postreceptoral chromatic mechanisms cannot be used with equal efficiency in the processing of chromatic motion. This is reflected by the greater decrease in relative velocity of gratings modulated along the $S-(L+M)$ cardinal axis in color space than in the $L-M$ cardinal direction in color space. The $S-(L+M)$ mechanism does not contribute to the processing of chromatic motion at these temporal frequencies because the greatest decrease in perceived velocity in Experiment 1 occurred for gratings modulated along this mechanism's cardinal axis. Furthermore, the perceived velocity of a chromatic grating in Experiment 2 was determined solely by the depth of modulation along the $L-M$ cardinal axis.

This work was supported by NSERC OGP0121333 grant to JF

REFERENCES

- Bilodeau, L. & Faubert, J. (1999a). Global motion cues and the chromatic system. *Journal of the Optical Society of America A*, 16, 1-5.
- Brainard, D. H. (1997). The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, 10, 443-446.
- Cavanagh, P., Tyler, C. W. & Favreau, O. E. (1984). Perceived velocity of moving chromatic gratings. *Journal of the Optical Society of America A*, 1, 893-899.
- Cavanagh, P. & Favreau, O. E. (1985). Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Research*, 25, 1595-1601.
- Cavanagh, P., MacLeod, D. I. & Anstis, S. M. (1987). Equiluminance: spatial and temporal factors and the contribution of blue-sensitive cones. *Journal of the Optical Society of America A*, 4, 1428-1438.
- Cavanagh, P. & Anstis, S. M. (1991). The contribution of color to motion in normal and color deficient observers. *Vision Research*, 31, 2109-2148.
- Cropper, S. J., Mullen, K. T. & Badcock, D. R. (1996). Motion coherence across different chromatic axes. *Vision Research*, 36, 2475-2488.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. & Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 357, 241-265.
- Derrington, A. M. & Badcock, D. R. (1985). The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Research*, 25, 1879-1884.

- Faubert, J., Bilodeau, L. & Simonet, P. (2000). Transverse chromatic aberration and colour-defined motion. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 20, 274-280.
- Gegenfurtner, K. R. & Hawken, M. J. (1996). Perceived velocity of luminance, chromatic and non-Fourier stimuli: influence of contrast and temporal frequency. *Vision Research*, 36, 1281-1290.
- Gorea, A. & Pappathomas, T. V. (1989). Motion processing by chromatic and achromatic pathways. *Journal of the Optical Society of America A*, 6, 590-602.
- Kooi, F. L. & De Valois, K. K. (1992). The role of color in the motion system. *Vision Research*, 32, 657-668.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for perception of form, color, movement and depth. *Journal of the Neurosciences*, 7, 3416-3468.
- Lu, Z.-L., Lesmes, L. A. & Sperling, G. (1999a). The mechanism of isoluminant chromatic motion perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 8289-8294.
- Lu, Z.-L., Lesmes, L. A. & Sperling, G. (1999b). Perceptual motion standstill in rapidly moving displays. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 15374-15379.
- Moreland, J. D. (1982). Spectral sensitivity measured by motion photometry. In Verriest, G., *Color Deficiencies IV*, (61-66), The Hague, Junk.
- Mullen, K. T. & Baker, C. L. (1985). A motion aftereffect from an isoluminant stimulus. *Vision Research*, 25, 685-688.

- Mullen, K. T. & Boulton, J. C. (1992). Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Research*, 32, 483-488.
- Pelli, D. G. (1997). The Videotoolbox software for psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, 10, 437-442.
- Ramachandran, V. S. & Gregory, R. (1978). Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, 275, 55-56.
- Seiffert, A. E. & Cavanagh, P. (1999). Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Research*, 39, 4172-4185.
- Teller, D. Y. & Lindsey, D. T. (1993). Motion at isoluminance: motion dead zones in three dimensional color space. *Journal of the Optical Society of America A*, 10, 1324-1331.
- Troscianko, T. & Fahle, M. (1988). Why do isoluminant stimuli appear slower? *Journal of the Optical Society of America A*, 5, 871-880.
- Webster, M. A. & Mollon, J. D. (1997). Motion minima for different directions in color space. *Vision Research*, 37, 1479-1498.
- Zaidi, Q. & DeBonet, J. S. (2000). Motion energy versus position tracking: spatial, temporal and chromatic parameters. *Vision Research*, 40, 3613-3635.
- Zeki, S. M. (1978). Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate cortex. *Journal of Physiology*, 277, 273-290.

*Chapitre IV***DISCUSSION GÉNÉRALE**

Les résultats obtenus démontrent qu'un différentiel dans la vitesse perçue du mouvement chromatique et du mouvement achromatique peut expliquer de façon adéquate l'illusion du cœur flottant. De plus, cette hypothèse peut également expliquer pourquoi il est rapporté que le phénomène est perçu de façon optimale lorsque les couleurs bleues et rouges sont utilisées comme cible et comme fond puisque nous avons démontré une plus grande diminution dans la vitesse perçue d'un réseau chromatique lorsque ce réseau est modulé dans l'axe cardinal du mécanisme chromatique post-réceptoral $S-(L+M)$ que dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$.

L'asymétrie de l'influence de l'amplitude de modulation dans la direction cardinale d'un mécanisme chromatique quand l'amplitude de modulation dans la direction cardinale de l'autre mécanisme chromatique demeure constante suggère que la perception du mouvement chromatique dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$ semble provenir d'une réponse résiduelle du mécanisme $L-M$. Il est donc également plausible que le fait qu'il est rapporté que l'illusion du cœur flottant est plus visible lorsque les couleurs bleues et rouges sont utilisées soit dû à une incapacité du système visuel de traiter l'information provenant du mécanisme chromatique $S-(L+M)$ afin de percevoir

le mouvement chromatique. La découverte que la vitesse perçue d'un réseau est dépendante du système chromatique post-réceptoral stimulé peut être étudiée de différentes façons dans des recherches futures.

D'abord, il faudrait contrôler pour la sensibilité au contraste dans la seconde expérience : il est possible que la plus grande vitesse perçue d'un réseau chromatique modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$ que d'un réseau modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)$ résulte d'une plus faible sensibilité au contraste du mécanisme $S-(L+M)$. Il a été trouvé que le contraste d'un réseau chromatique pouvait influencer sa vitesse perçue à de basses fréquences spatiales (Gegenfurtner & Hawken, 1996) et, dans la seconde expérience, il fut trouvé que seule l'amplitude de la modulation dans la direction cardinale du mécanisme $L-M$ affectait la vitesse perçue d'un réseau chromatique. Il est donc plausible que la plus faible vitesse perçue de réseaux modulés dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$ résulte de la plus faible sensibilité au contraste de ce mécanisme.

Afin de tester cette possibilité, on doit d'abord mesurer les seuils de détection de réseaux modulés dans la direction cardinale des deux mécanismes chromatiques post-réceptoraux. Si la vitesse perçue de réseaux chromatiques résulte d'une plus faible sensibilité au contraste dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$, la vitesse perçue de réseaux modulés dans

les directions cardinales des mécanismes $S-(L+M)$ et $L-M$ devrait être la même si les deux réseaux ont le même multiple du seuil de détection. Par exemple, si la plus faible vitesse perçue pour un réseau modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)$ est due à une plus faible sensibilité au contraste dans cette direction cardinale, un réseau modulé dans l'axe cardinal $L-M$ ayant le double du seuil d'amplitude de modulation dans une tâche de détection d'un réseau modulé dans cette direction cardinale devrait résulter dans la même vitesse perçue qu'un réseau modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)$ ayant une amplitude de modulation égale au double du seuil de détection dans l'axe cardinal de ce mécanisme. Cependant, si la vitesse perçue d'un réseau chromatique modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)$ demeure inférieure à la vitesse perçue d'un réseau modulé dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$ lorsque ceux-ci ont le même multiple de leur seuil de détection respectif, on peut conclure que la différence de vitesse perçue est due à une plus faible contribution du système $S-(L+M)$ au traitement de l'information sur le mouvement.

Il serait également intéressant de comparer les délais requis pour détecter le mouvement de réseaux chromatiques relativement au mouvement de réseaux achromatiques dans les directions cardinales des mécanismes chromatique $S-(L+M)$ et $L-M$. Il a été suggéré que le temps requis pour détecter le début du mouvement d'un réseau dépende de la vitesse perçue du mouvement (Burr et al., 1998). Puisque la vitesse perçue du mouvement chromatique est plus diminuée dans la direction cardinale du système $S-(L+M)$

qu'à d'autres azimuts dans l'espace des couleurs, il serait prévu que les délais entre la perception du mouvement chromatique et du mouvement achromatique seraient plus longs dans l'axe cardinal de ce mécanisme que dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$. Nous pourrions également mesurer le délai entre un réseau chromatique et un réseau achromatique pour percevoir le changement de direction pour des réseaux chromatiques modulés dans la direction cardinale des deux mécanismes chromatiques postréceptoraux. Si l'illusion du cœur flottant est bel et bien due à un différentiel de vitesse perçue, les délais du réseau chromatique devraient être plus longs pour des réseaux modulés dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$ que pour des réseaux modulés dans la direction cardinale du mécanisme $L-M$ car c'est dans l'axe cardinal du mécanisme $S-(L+M)$ que la plus grande diminution de vitesse perçue d'un réseau chromatique a été observée au cours de l'expérience menée dans le deuxième chapitre.

Puisqu'il est rapporté que l'illusion du cœur flottant est perçue de façon optimale dans des conditions mésopiques (von Kries, p. 446 de la traduction anglaise, 1924), il serait également intéressant d'étudier le mouvement chromatique dans des conditions mésopiques. Plus spécifiquement, il serait intéressant d'étudier la vitesse perçue du mouvement chromatique dans des conditions mésopiques. Puisqu'il y a une diminution dans la réponse des cônes dans des conditions mésopiques par rapport aux conditions photopiques, l'apport des cônes aux mécanismes postréceptoraux serait diminué. Il serait intéressant de voir si cette diminution a un effet sélectif sur

les mécanismes chromatiques et si elle affecte un mécanisme postréceptoral sélectivement. Si oui, il devrait y avoir un effet sur la vitesse perçue.

Nous avons proposé plusieurs études futures. Cependant, les causes du ralentissement de la vitesse perçue du mouvement chromatique ainsi que les mécanismes impliqués dans le traitement de ce type de mouvement demeurent toujours incompris. Les résultats présentés au cours de ce travail présentent une nouvelle explication au phénomène de l'illusion du cœur flottant ainsi qu'une explication possible à un nouveau phénomène : un plus grand ralentissement dans la vitesse perçue de réseaux chromatiques lorsque ceux-ci ne stimulent que le système chromatique $S-(L+M)$.

*Chapitre V***CONCLUSION**

Le premier article a démontré que le délai perçu d'une cible chromatique dépendait du contraste de cône des stimuli. De plus, les délais étaient plus longs dans la condition L-S que dans la condition L-M pour les observateurs normaux alors que l'inverse était observé pour les observateurs deutéranopes. Le premier article a également démontré que des délais importants pouvaient se produire entre une cible chromatique et une cible achromatique en vision photopique. Le deuxième article a démontré que la vitesse perçue du mouvement chromatique était plus diminuée dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$ que dans la direction cardinale du mécanisme $L-M$. Il a également été démontré dans cet article que le mouvement perçu dans la direction cardinale du mécanisme $S-(L+M)$ semblait provenir d'une réponse résiduelle d'autres mécanismes postréceptoraux et que le seul mécanisme chromatique utilisé dans le traitement de l'information sur le mouvement chromatique est le système postréceptoral $L-M$.

Les résultats du premier article nous permettent de conclure que l'illusion du cœur flottant ne peut être expliquée de façon adéquate par un différentiel dans la latence perceptive des couleurs, un différentiel dans la latence de réponse des cônes et des bâtonnets ou des interactions bâtonnets-

cônes. La diminution plus grande de la vitesse perçue dans la direction cardinale du mécanisme chromatique $S-(L+M)$ que dans l'axe cardinal du mécanisme $L-M$ trouvés lors du deuxième article peut expliquer les délais plus importants dans la condition L-S que dans la condition L-M chez les sujets normaux au cours de la première expérience et peut également expliquer pourquoi il est rapporté que l'effet est perçu de façon optimale avec les couleurs bleues et rouges. Il semble que l'information provenant du système $S-(L+M)$ ne peut être utilisée afin de détecter le mouvement chromatique. Ces résultats indiquent qu'un différentiel dans la vitesse perçue du mouvement chromatique et du mouvement achromatique peut expliquer adéquatement de l'illusion du cœur flottant.

BIBLIOGRAPHIE

- Anstis, S. M. & Cavanagh, P.** (1983) A minimum motion technique for judging equiluminance. In *Color Vision: Physiology and Psychophysics*, Mollon, J. D. & Sharpe, L. T. (Eds.), 155-166, Academic Press, London.
- Bilodeau, L. & Faubert, J.** (1997) Isoluminance and chromatic motion perception throughout the visual field. *Vision Res.*, **37**, 2073-2081.
- Bilodeau, L. & Faubert, J.** (1999a) Global motion cues and the chromatic system. *J. Opt. Soc. Am. A*, **16**, 1-5.
- Bilodeau, L. & Faubert, J.** (1999b) The oblique effect with colour defined motion throughout the visual field. *Vision Res.*, **39**, 757-763.
- Blaser, E., Sperling, G. & Lu, Z.-L.** (1999) Measuring the amplification of attention. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 11681-11686.
- Brainard, D. H.** (1997) The psychophysics toolbox. *Spatial Vision*, **10**, 443-446.
- Burr, D. C., Fiorentini, A. & Morrone, C.** (1998) Reaction time to motion onset of luminance and chromatic gratings is determined by perceived speed. *Vision Res.*, **38**, 3681-3690.
- Cavanagh, P., Tyler, C. W. & Favreau, O. E.** (1984) Perceived velocity of moving chromatic gratings. *J. Opt. Soc. Am. A*, **1**, 893-899.
- Cavanagh, P. & Favreau, O. E.** (1985) Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Res.*, **25**, 1595-1601.

- Cavanagh, P., MacLeod, D. I. & Anstis, S. M.** (1987) Equiluminance: spatial and temporal factors and the contribution of blue-sensitive cones. *J. Opt. Soc. Am. A*, **4**, 1428-1438.
- Cavanagh, P.** (1991) Contribution of color to motion. In *From pigments to perception: advances in understanding visual processes*, Valberg, A. & Lee, B. B. (Eds.), 151-164, Plenum press, New York.
- Cavanagh, P. & Anstis, S. M.** (1991) The contribution of color to motion in normal and color deficient observers. *Vision Res.*, **31**, 2109-2148.
- Cole, G. R. & Hine, T.** (1992) Computation of cone contrasts for color vision research. *Behavior Research Methods*, **24**, 22-27.
- Dartnall, H. J. A., Bowmaker, J. K. & Mollon, J. D.** (1983) Human visual pigments: Microspectrophotometric results from the eyes of seven persons. *Proceedings of the Royal Society of London*, **220B**, 115-130.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. & Lennie, P.** (1984) Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J. Physiol.*, **357**, 241-265.
- Derrington, A. M. & Badcock, D. R.** (1985) The low level motion system has both chromatic and luminance inputs. *Vision Res.*, **25**, 1879-1884.
- Derrington, A. M.** (2000) Can color contribute to motion. *Current Biology*, **10**, 268-270.
- Faubert, J., Bilodeau, L. & Simonet, P.** (2000) Transverse chromatic aberration and colour-defined motion. *Ophthalmic and Physiological Optics*, **20**, 274-280.

- Felleman, D. J. & Van Essen, D. C.** (1987) Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, **57**, 889-920.
- Foster, D. H. & Bischof, W. F.** (1991) Thresholds from psychometric functions: superiority of bootstrap to incremental and probit variance estimators. *Psychological Bulletin*, **109**, 152-159.
- Gegenfurtner, K. R. & Hawken, M. J.** (1996) Perceived velocity of luminance, chromatic and non-Fourier stimuli: influence of contrast and temporal frequency. *Vision Res.*, **36**, 1281-1290.
- Goldstein, E. B.** (1996). *Sensation & Perception*. Brooks/Cole Publishing Company, Pacific Grove.
- Guth, S. L.** (1964) The effect of wavelength on visual perceptual latency. *Vision Res.*, **4**, 567-578.
- Helmholtz, H.** (1867). *Handbook of physiological Optics*. Optical Society of America,
- Hering, E.** (1964). *Outlines of a theory of the light sense*. Harvard University Press, Cambridge.
- Holub, R. A. & Morton-Gibson, M.** (1981) Response of visual cortical neurons of the cat to moving sinusoidal gratings: Response-contrast functions and spatio temporal interactions. *Journal of Neurophysiology*, **46**, 1244-1259.
- Kooi, F. L. & De Valois, K. K.** (1992) The role of color in the motion system. *Vision Res.*, **32**, 657-668.
- Krauskopf, J., Williams, D. R. & Heeley, D. W.** (1982) Cardinal directions of color space. *Vision Res.*, **22**, 1123-1131.

- Le Grand, Y.** (1957). *Light, Color, and Vision*. Wiley, New York.
- Liang, T. & Piéron, H.** (1947) Recherches sur la latence de la sensation lumineuse par la méthode de l'effet chronostéréoscopique. *Année Psychol.*, **43-44**, 1-53.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H.** (1984) Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, **4**, 309-356.
- Livingstone, M. S. & Hubel, D. H.** (1987) Psychophysical evidence for separate channels for perception of form, color, movement and depth. *Journal of the Neurosciences*, **7**, 3416-3468.
- Lu, Z.-L. & Sperling, G.** (1995) The functional architecture of human visual motion perception. *Vision Res.*, **35**, 2697-2722.
- Lu, Z.-L., Lesmes, L. A. & Sperling, G.** (1999a) The mechanism of isoluminant chromatic motion perception. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 8289-8294.
- Lu, Z.-L., Lesmes, L. A. & Sperling, G.** (1999b) Perceptual motion standstill in rapidly moving displays. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **96**, 15374-15379.
- MacLeod, D. I. & Boynton, R. M.** (1979) Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *J. Opt. Soc. Am.*, **69**, 1183-1186.
- Merigan, W. H. & Maunsell, J. H. R.** (1993) How parallel are the primate visual pathways. *Annual Review of Neuroscience*, **16**, 369-402.
- Millodot, M.** (1997). *Le nouveau dictionnaire de la vision*. Médiacom Vision Éditeur, Bures-sur-Yvette.
- Moreland, J. D.** (1982) Spectral sensitivity measured by motion photometry. In *Color Deficiencies IV*, Verriest, G. (Eds.), 61-66, Junk, The Hague.

- Mullen, K. T. & Baker, C. L.** (1985) A motion aftereffect from an isoluminant stimulus. *Vision Res.*, **25**, 685-688.
- Mullen, K. T. & Boulton, J. C.** (1992) Interactions between colour and luminance contrast in the perception of motion. *Ophthalmic and physiological optics*, **12**, 201-205.
- Mullen, K. T. & Boulton, J. C.** (1992) Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Res.*, **32**, 483-488.
- Pappathomas, T. V., Gorea, A. & Julesz, B.** (1991) Two carriers for motion perception: color and luminance. *Vision Res.*, **31**, 1883-1891.
- Pelli, D. G.** (1997) The Videotoolbox software for psychophysics: transforming numbers into movies. *Spatial Vision*, **10**, 437-442.
- Piéron, H.** (1932) La sensation chromatique. Données sur la latence propre et l'établissement des sensations de couleur. *Année Psychol.*, **32**, 1-29.
- Piéron, H.** (1952). *The Sensations: Their Functions, Processes and Mechanisms*. Yale University Press, New Haven.
- Ramachandran, V. S. & Gregory, R.** (1978) Does colour provide an input to human motion perception? *Nature*, **275**, 55-56.
- Sankeralli, M. J. & Mullen, K. T.** (1996) Estimation of the L-, M- and S-cone weights of the postreceptoral detection mechanisms. *J. Opt. Soc. Am. A*, **13**, 906-915.
- Schiller, P. H., Logothetis, N. K. & Charles, E. R.** (1990) Functions of the colour-opponent and broad band channels of the visual systems. *Nature*, **343**, 68-70.

- Seiffert, A. E. & Cavanagh, P.** (1999) Position-based motion perception for color and texture stimuli: effects of contrast and speed. *Vision Res.*, **39**, 4172-4185.
- Smith, V. C. & Pokorny, J.** (1975) Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Res.*, **15**, 161-172.
- Stabell, B. & Stabell, U.** (1998) Chromatic rod-cone interaction during dark adaptation. *J. Opt. Soc. Am. A*, **15**, 2809-2815.
- Stromeyer, C. F., Eskew, R. T. J. & Kronauer, R. E.** (1991) Temporal phase response of the short wave cone signal for color and luminance. *Vision Res.*, **31**, 781-803.
- Stromeyer, C. F., Chaparro, A., Toliás, A. S. & Kronauer, R. E.** (1997) Colour adaptation modifies the long-wave versus middle wave cone weights temporal phases in human luminance (but not red-green) mechanism. *J. Physiol.*, **499**, 227-254.
- Teller, D. Y. & Lindsey, D. T.** (1993) Motion at isoluminance: motion dead zones in three dimensional color space. *J. Opt. Soc. Am. A*, **10**, 1324-1331.
- Troscianko, T. & Fahle, M.** (1988) Why do isoluminant stimuli appear slower? *J. Opt. Soc. Am. A*, **5**, 871-880.
- Ungerleider, L. G. & Mishkin, M.** (1982) Two cortical visual systems. In *Analysis of visual behavior*, Goodale, M. A. & Mansfield, R. J. (Eds.), 549-580, MIT Press, Cambridge.
- von Grünau, M. W.** (1975a) The "fluttering heart" and spatio-temporal characteristics of color processing-I: reversibility and the influence of luminance. *Vision Res.*, **15**, 431-436.

von Grünau, M. W. (1975b) The "fluttering heart" and spatio-temporal characteristics of color processing-II: lateral interactions across the chromatic border. *Vision Res.*, **15**, 437-440.

von Grünau, M. W. (1976) The "fluttering heart" and spatio-temporal characteristics of color processing-III: interactions between the systems of the rods and the long-wavelength cones. *Vision Res.*, **16**, 397-401.

von Kries, J. (1896) Über die Wirkung kurzdaernder Lichtreize auf das Sehorgan. *Z. Psychol. Physiol. Sinnersog.*, **12**, 81-101.

Vos, J. J., Estevez, O. & Walraven, P. L. (1990) Improved color fundamentals offer a new view on photometric additivity. *Vision Res.*, **30**, 937-943.

Webster, M. A. & Mollon, J. D. (1997) Motion minima for different directions in color space. *Vision Res.*, **37**, 1479-1498.

Zaidi, Q. & DeBonet, J. S. (2000) Motion energy versus position tracking: spatial, temporal and chromatic parameters. *Vision Res.*, **40**, 3613-3635.

Zeki, M. (1993). *A Vision of the Brain*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Zeki, S. (1983a) Color coding in the cerebral cortex: The responses of wavelength selective and color coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition. *Neuroscience*, **9**, 767-781.

Zeki, S. M. (1978) Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate cortex. *J. Physiol.*, **277**, 273-290.