

Université de Montréal

La contribution du système chromatique à la
perception du mouvement dans l'ensemble du
champ visuel

par

Lynda Bilodeau

Département de Psychologie

Faculté des Arts & Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en Psychologie, option neuropsychologie expérimentale

Décembre 1998

©Lynda Bilodeau



Page d'identification du jury

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

La contribution du système chromatique à la perception du mouvement dans
l'ensemble du champ visuel

présenté par:

Lynda Bilodeau

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

| | | |
|--------------------|-------------------------------------------------|------------------------|
| Franco Lepore | F.A.S.-Psychologie | Président du jury |
| Jocelyn Faubert | Ecole d'optométrie | Directeur de recherche |
| Christian Casanova | Ecole d'optométrie | Membre du jury |
| Patrick Cavanagh | Department of Psychology, Harvard University | Examineur externe |
| Rita Demanins | Ecole d'optométrie | Représentante du doyen |

Thèse acceptée le 6 août 1999

SOMMAIRE

La nature de la contribution des mécanismes chromatiques à la perception du mouvement chez l'humain a été étudiée. Les études précédentes affirment que l'apport des mécanismes chromatiques est faible au système responsable de la perception du mouvement simple (à indices locaux) et complexe (processus d'intégration des indices locaux). Ces études se sont limitées à la partie centrale du champ visuel. L'objectif de cette thèse a été de déterminer si les mécanismes chromatiques rouge-vert apportent une contribution à la perception du mouvement simple dans l'ensemble du champ visuel. Ensuite, de déterminer les caractéristiques de la perception du mouvement, et plus précisément s'il y a spécificité de la direction pour le mouvement chromatique simple. L'approche psychophysique a été utilisée afin d'isoler les mécanismes chromatiques. L'équiluminance, une condition dans laquelle l'input de luminance de deux couleurs est perceptivement égale, a été obtenue à l'aide du paradigme d'annulation de mouvement par opposition de phase. Les résultats de ces études ont démontré que la perception d'équiluminance change de la fovéa à la périphérie du champ visuel, et ce changement s'accorde avec les changements dans la distribution des photorécepteurs au niveau de la rétine. La contribution des mécanismes chromatiques à la perception du mouvement diminue en augmentant l'excentricité rétinienne. Les mécanismes rouge-vert démontrent une spécificité de la direction du mouvement, tel que démontré par l'effet oblique

(EO). Toutefois, la force relative du mécanisme chromatique, par rapport au mécanisme achromatique, est similaire en champ visuel périphérique. Finalement, la capacité à intégrer les indices locaux de mouvement, et donc d'analyser le mouvement complexe, a été évaluée. Le paradigme du mouvement global de points aléatoires (random-dot kinematograms) a été utilisé. Les sujets devaient identifier la direction globale du mouvement. La contribution respective des mécanismes chromatiques et achromatiques a été comparé en égalisant le contraste de cônes. En condition d'équiluminance, les sujets n'arrivaient pas à identifier la direction du mouvement, tandis que les seuils de discrimination en condition achromatique se situaient dans les environs de 20 pourcent. Les seuils de discrimination des conditions chromatiques et achromatiques augmentaient en périphérie. Les résultats démontrent que les mécanismes chromatiques peuvent analyser le mouvement simple dans l'ensemble du champ visuel, alors qu'ils ne contribuent pas significativement à la perception du mouvement global. Lorsque le type de mouvement présenté exige une analyse rapide et globale, les mécanismes chromatiques ne semblent qu'ajouter de l'information supplémentaire, ils ne semblent pas être efficaces dans l'analyse du mouvement global. Finalement, les données de ces études suggèrent que les mécanismes chromatiques et achromatiques analysent le mouvement simple de façon indépendante, tandis qu'une interaction de ces mécanismes se produit pour l'analyse du mouvement global

TABLE DES MATIERES

| | |
|-------------------------------------------------------------|----|
| Sommaire..... | I |
| | |
| Chapitre 1 | |
| | |
| 1.Introduction..... | 1 |
| 1.1. La vision des couleurs..... | 2 |
| 1.2 Distribution des cellules rétiniennes..... | 5 |
| 1.3 Champs récepteurs..... | 8 |
| 1.4 Sensation colorée et la périphérie du champ visuel..... | 8 |
| | |
| 2. La perception du mouvement..... | 12 |
| 2.1 Le mouvement à indices locaux..... | 12 |
| 2.2 Le mouvement à indices globaux..... | 18 |
| | |
| 3. Approche expérimentale..... | 20 |
| | |
| 4. Hypothèses..... | 24 |

Chapitre 2

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Premier article: Equiluminance et perception du mouvement chromatique rouge-vert dans l'ensemble du champ visuel..... | 26 |
| 1. Introduction..... | 31 |
| 2. Experiment I..... | 32 |
| 2.1 Methods..... | 33 |
| 2.2 Results and Discussion..... | 36 |
| 3. Experiment II..... | 42 |
| 3.1 Methods..... | 43 |
| 3.2 Results and Discussion..... | 48 |
| 4. Conclusion..... | 56 |

Chapitre 3

| | |
|--------------------------------------------------------------------------|----|
| Deuxième article: Effet oblique et mouvement chromatique rouge-vert..... | 61 |
| 1. Introduction..... | 64 |
| 2. Methods..... | 66 |
| 3. Results..... | 70 |
| 4. Discussion..... | 76 |

Chapitre 4

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------|----|
| Quatrième article: Les mécanismes chromatiques et le mouvement global | 81 |
| 1.Introduction..... | 85 |
| 2. Methods..... | 87 |
| 3. Results..... | 92 |
| 4. Discussion..... | 94 |
| 5. Conclusion..... | 96 |

Chapitre 5

| | |
|------------------------------------|-----|
| Discussion..... | 99 |
| 1. Discussion générale..... | 99 |
| 2. Résumé des résultats | 100 |
| 3. Implications..... | 104 |
| 4. Limites..... | 109 |
| 5. Sortir des sentiers battus..... | 111 |

Chapitre 6

| | |
|-----------------|-----|
| Conclusion..... | 113 |
|-----------------|-----|

Bibliographie.....115

Remerciements.....129

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

| | |
|--------------------------------------------|----|
| Figure 1.1 Modèle de Reichardt..... | 14 |
| Figure 1.2 Mouvement à indices locaux..... | 16 |
| Figure 1.3 Mouvement global..... | 19 |

Chapitre 2

| | |
|------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 2.1 Motion nulling paradigm for isoluminance..... | 35 |
| Figure 2.2 Isoluminance values..... | 37 |
| Figure 2.3 Isoluminance values as a function of eccentricity | 39 |
| Figure 2.4 Average isoluminance values as a function of eccentricity.. | 41 |
| Figure 2.5 Stimuli representation..... | 45 |
| Figure 2.6 Motion nulling paradigm for chromatic motion..... | 47 |
| Figure 2.7 Isoluminance values for Experiment II..... | 49 |
| Figure 2.8 Average isoluminance for Exp I and Exp II..... | 50 |
| Figure 2.9 Chromatic motion sensitivity..... | 52 |

Chapitre 3

| | |
|-------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 3.1 Isoluminance values as a function of eccentricity..... | 71 |
| Figure 3.2 Chromatic motion sensitivity..... | 74 |
| Figure 3.3 Equivalent contrast values at the fovea..... | 75 |

Chapitre 4

| | |
|----------------------------------------------------------------------------|----|
| Figure 4.1 Equivalent cone contrast representation..... | 90 |
| Figure 4.2 Global motion sensitivity as a function of dot velocity..... | 98 |

LISTE DES SIGLES ET ABREVIATIONS

| | |
|---------------------|-------------------------------------------------------------------------------|
| °: | degré |
| AFC: | Choix forcé à deux alternatives, méthode psychophysique |
| cd/m ² : | Candella par mètre carré, unité de mesure d'intensité lumineuse |
| CIE: | Commission Internationale de l'Eclairage |
| CGL: | Corps genouillés latéraux, structures qui se situe dans le thalamus |
| CGLd: | Partie dorsale des corps genouillés latéraux |
| cpd: | Cycle par degré |
| dav: | Degrés d'angle visuel, représente 1/57 cm |
| deg: | Degré |
| dps: | Degrés par seconde, mesure de vitesse |
| EO ou OE: | Effet oblique |
| EOM ou MOE: | Effet oblique méridional |
| Hz: | Hertz, correspond à cycles par seconde, mesure de vitesse |
| Konio: | Koniocellulaire |
| L-: | Cônes sensibles aux longues longueurs d'ondes |
| LO: | Oblique vers la gauche |
| M-: | Cônes sensibles aux moyennes longueurs d'ondes |
| Magno: | Magnocellulaire |
| min. of arc: | Minutes d'arc, représente 1/60 de degré |
| MT: | Aire extrastriée, se situe dans le cortex temporal médian |
| nm: | Nanomètre, unité de mesure des ondes lumineuse, il définit la longueur d'onde |
| Parvo: | Parvocellulaire |
| R/G: | Rouge-vert |

- RO: Oblique vers la droite
- V1: Cortex visuel primaire, se situe dans le lobe occipital
- V2: Aire du cortex extrastrié, se situe dans le lobe occipital
- V4: Aire du cortex extrastrié, se situe dans le lobe occipital

Chapitre 1

INTRODUCTION

1. Introduction générale

La perception des couleurs est possible chez les humains et chez certaines espèces animales grâce à des récepteurs au niveau de la rétine qui répondent aux différentes longueurs d'ondes lumineuses. Chaque onde lumineuse peut être mesurée en longueur d'onde et en quantité d'énergie. La longueur d'onde définit la teinte ou la couleur, tandis que l'énergie détermine l'irradiance ou la luminance. Chacun des types de récepteurs répond optimalement à une longueur d'onde en particulier, c'est-à-dire une teinte particulière. Lorsqu'un récepteur à la rétine est stimulé suffisamment, ce récepteur transmet l'information de couleur et de luminance sous forme chimique à des cellules bipolaires, puis ces dernières transforment cette information en influx nerveux et la relaient aux cellules ganglionnaires. Toujours situées dans la rétine, les cellules ganglionnaires relaient l'information aux thalami, et plus particulièrement aux corps genouillés latéraux (CGL). Ces derniers ont des couches dorsales parvocellulaires (parvo) ainsi que des couches ventrales magnocellulaires (magno). Finalement, les influx nerveux se rendent au cortex occipital, ou cortex visuel, par les voies parvo et magno.

1.1 La vision des couleurs

Deux types de récepteurs sont présents sur la rétine humaine: les cônes et les bâtonnets. Brièvement, les cônes fonctionnent de manière maximale à la lumière du jour, ils sont sensibles à la longueur d'onde (ou bande spectrale) et sont responsables de l'acuité visuelle, tandis que les bâtonnets fonctionnent en condition d'obscurité et ils répondent plutôt à l'intensité de la lumière (luminance).

Les processus par lesquels nous percevons les couleurs ont été le sujet de nombreuses études. Si nous remontons au XIXe siècle, Young (1802, tel que cité dans Zrenner, Abramov, Akita, Cowey, Livingstone, & Valberg, 1990) a observé que seulement trois teintes de lumière, le bleu, le vert, et le rouge, étaient nécessaires afin de reproduire toutes les couleurs présentes dans la nature. Il a donc proposé que trois types de cellules rétiniennes (les trois types de cônes) répondent aux différentes lumières colorées. Une lumière d'une certaine longueur d'onde stimule un cône puis un influx nerveux produit la perception de couleur. Helmholtz a poussé ces recherches et a proposé qu'une teinte stimule tous les types de cônes, et en stimule un type de façon optimale. En s'appuyant sur le postulat de couleurs primaires de Young (bleu, vert, et rouge), Helmholtz (1866, tel que cité dans Zrenner, Abramov, Akita, Cowey, Livingstone, & Valberg, 1990) a proposé trois courbes de sensibilité spectrale distinctes à chaque type de récepteur. Par exemple, la perception du rouge est causée par une forte stimulation des pigments des cônes rouges et d'une faible stimulation des pigments des cônes verts et bleus, tandis qu'une lumière jaune stimule de façon égale les pigments des cônes rouges et verts alors que les pigments des cônes bleus ne sont presque pas

stimulés. Cette théorie des couleurs se nomme la théorie trichromatique des récepteurs de Young-Helmholtz. Ainsi chaque couleur de l'environnement peut être construite à partir du mélange des réponses de trois types de récepteurs.

La deuxième théorie trichromatique, élaborée à la fin du XIXe siècle, repose sur un processus neuronal antagoniste. Après avoir observé que le jaune était utilisé comme couleur primaire en peinture, Hering a proposé un système chromatique composé de trois paires de processus antagonistes: rouge-vert, bleu-jaune, et blanc-noir. Ainsi chaque paire peut soit agir en inhibiteur ou en excitateur à une lumière donnée. Par exemple, une lumière rouge excite les pigments des cônes rouges du processus rouge-vert, alors que la portion vert est inhibée. Une lumière jaune stimule les pigments des cônes rouges et verts, les cônes rouges, eux, excitent la portion rouge de la paire rouge-vert, alors que la portion verte est inhibée, et les cônes verts excitent la partie jaune du processus jaune-bleu, alors que la partie bleue est inhibée. Le processus antagoniste se situe à un niveau post-réceptoral, c'est-à-dire à une étape successive par rapport à la théorie proposée par Young-Helmholtz.

Hurvich et Jameson (1955) ont élaboré sur les théories précédentes en incluant les trois types de cônes, chacun sensible à une aire du spectre des couleurs, et qui affectent de façon différente les trois mécanismes antagonistes. Ils ont proposé que le mécanisme antagoniste se situe à un niveau post-réceptoral, où les cellules ganglionnaires reçoivent un input des trois types de cônes afin de transmettre l'information aux trois paires de processus antagonistes. Une autre distinction par rapport aux théories précédentes provient du fait que tous les récepteurs donnent un input au

processus antagoniste achromatique (noir-blanc). Ce dernier processus répond à toutes les stimulations lumineuses, et ce processus transmet l'information concernant l'énergie lumineuse (luminance) et la saturation de la lumière colorée. Ils ont quantifié la force relative de chacun des processus antagonistes à l'aide de la méthode d'annulation de la teinte (hue cancellation method). Leur postulat est que le rouge et le vert ne sont pas simultanément présents dans une teinte donnée, il y a soit du rouge ou du vert. Le même phénomène est présent pour le processus antagoniste bleu-jaune. Supposant que chaque processus comprend une paire de teintes qui sont mutuellement antagonistes, la force d'un des membres de la paire peut être mesurée à partir de la quantité d'énergie nécessaire afin d'éliminer la sensation colorée provenant de l'autre membre de la paire. Alors la quantité de lumière verte nécessaire afin d'éliminer la sensation de rouge représente la force relative du membre vert dans le processus antagoniste rouge-vert.

Il est possible de percevoir toute la gamme des couleurs (plusieurs millions) au centre du champ visuel. Ceci est grandement dû à la présence des nombreux cônes sur la rétine centrale. Chacune des sensations colorées est le résultat de la combinaison d'une teinte (ou longueur d'onde) et de la saturation (la quantité de lumière blanche présente dans la teinte). Boynton et Gordon (1965) ont réalisé une étude qui avait pour but de lier les longueurs d'ondes, c'est-à-dire les nanomètres (nm) de lumière, à la sensation colorée. Dans leur étude ils ont présenté des lumières monochromatiques et ont demandé à des sujets naïfs de nommer la couleur perçue en termes de pourcentage de bleu-jaune et de rouge-vert. Ces échelles de couleurs opposées ont été choisies puisque l'on ne retrouve pas de bleu pour une sensation de jaune, ni de rouge dans une sensation de vert et vice-versa.

Lorsque qu'une lumière de 600 nm était présentée, lumière qui est habituellement associée à la teinte orange, les sujets répondaient que la couleur possédait 50 pourcent de rouge et 50 pourcent de jaune. Ainsi, la théorie des processus antagonistes proposée par Hering lors du siècle dernier s'avère à être confirmée empiriquement.

1.2 Distribution des cellules rétiniennes

La distribution des récepteurs a été illustrée par les travaux de Osterberg (1935). Il a compté le nombre de cellules sur deux rétines prélevées de yeux humains. C'est à la fovéa, la partie centrale de la rétine qui représente environ deux degrés d'angle visuel (dav), que l'on retrouve le plus grand nombre de récepteurs, puis la quantité de récepteurs décroît en s'éloignant de la fovéa. Deux types de cellules sont présentes sur la rétine humaine: les cônes et les bâtonnets. À la fovéa il n'y a que des cônes, alors qu'à quelques millimètres de la fovéa les bâtonnets apparaissent. Cependant les cônes diminuent de manière plus abrupte que les bâtonnets en s'éloignant de la fovéa (Curcio, Sloan, Packer, Hendrickson & Kalina, 1987; Osterberg, 1935), de plus, la rétine nasale, la partie de la rétine qui se situe près de la cloison nasale, est beaucoup plus dense que la rétine temporale, la partie qui se situe du côté de la tempe, alors qu'aucune différence n'a été identifiée entre la rétine supérieure et inférieure. Ainsi la densité des récepteurs au centre de la rétine est supérieure à celle de la rétine périphérique. De même, les cellules ganglionnaires, qui se situent à quelques synapses des cônes et bâtonnets, sont beaucoup plus denses à la fovéa qu'en rétine périphérique. À la fovéa, l'information de couleur provenant de chaque cône atteint une cellule bipolaire, puis une cellule ganglionnaire, tandis qu'en rétine périphérique le

signal de plusieurs cônes ou bâtonnets transmettent à une seule et même cellule ganglionnaire. Cette distribution suggère que les détails spatiaux fins sont mieux captés par la fovéa, par ailleurs la rétine périphérique semble prédestinée à transmettre de l'information plutôt globale par rapport à la fovéa.

Chez le primate, la majorité des cellules ganglionnaires transmettent, par influx nerveux, l'information contenue dans la lumière jusqu'à la couche dorsale des corps genouillés latéraux (CGLd). On estime que la proportion des fibres quittant l'oeil par le nerf optique et se dirigeant vers le CGLd est de 90 pourcent (Perry & Cowey, 1984; Croner & Kaplan, 1995). L'information transmise au CGLd est relayée par les voies magno et parvo jusqu'au cortex visuel primaire (Lund, 1988, pour une revue voir Casagrande & Norton, 1991). Le 10 pourcent de cellules restantes (koniocellulaires ou konio) se relie soit aux collicules supérieurs (Nagakawa & Tanaka, 1984; Casagrande & Norton, 1991), puis au pulvinar et au cortex visuel, ou alors ces cellules forment synapse directement au pulvinar et ensuite au cortex visuel (Nagakawa & Tanaka, 1984; Casagrande & Norton, 1991).

De façon générale, l'information sur la teinte de la lumière est relayée par les voies parvo du CGLd (Perry, Oehler & Cowey, 1984; Schiller, 1990) tandis que l'intensité de la lumière est relayée par les voies magno. Les études anatomiques chez le singe (Perry, Oehler & Cowey, 1984; Casagrande & Norton, 1991; Croner & Kaplan, 1995) ont démontré que la voie parvo possède des axones de plus petits diamètres, tandis que les cellules magno possèdent des axones de plus grand diamètre et leurs dendrites forment plus de connections que les cellules parvo. Puisque les cellules parvo sont

représentées plus au centre de la rétine, elles sont beaucoup plus nombreuses à faire synapse aux CGLd. En effet, le CGLd possède quatre couches parvo (les plus dorsales), tandis que les cellules magno synapsent sur deux couches ventrales du CGLd. En fait, plus de 80 pourcent des cellules sont typiquement parvo (Perry, Oehler & Cowey, 1984; Croner & Caplan, 1995), 10 pourcent sont des cellules magno (Perry & Cowey, 1984; Croner & Caplan, 1995), tandis que le dernier 10 pourcent est composé de cellules konio et font une première synapse au niveau sous-cortical (Casagrande & Norton, 1991; Croner & Caplan, 1995) pour ensuite atteindre le cortex visuel.

Les propriétés des cellules magno et parvo diffèrent non seulement par leurs tailles et par le type d'information qu'elles relaient, mais aussi par leur vitesse de conduction. Des études électrophysiologiques (De Monasterio, 1978) ont démontré que les cellules magno répondent à des stimulations changeantes, par exemple le déplacement d'une cible. La taille de leurs axones permettent une conduction rapide, qui va de pair avec le type d'information encodée par la voie magno (basse résolution spatiale et haute résolution temporelle). Ainsi les cellules magno transmettent rapidement l'information, ce qui leur permet d'être disponible à capter de nouveaux changements plus rapidement. Toutefois, si aucun changement d'information de mouvement ou de lumière ne se manifeste, les cellules magno deviennent silencieuses. A l'opposé, les cellules parvo répondent majoritairement à la couleur, ont une résolution spatiale élevée et une basse résolution temporelle. Par ailleurs, certaines cellules parvo ne répondent pas aux indices de couleur mais plutôt aux indices de lumière. Les cellules parvo répondent à la stimulation tant et aussi longtemps que la cible est présentée. La réponse initiale est plus lente à venir que pour les cellules magno et la

transmission est aussi plus lente, ce qui est dû à la plus petite dimension de leurs axones.

L'information relayée par les voies parvo et magno, ainsi qu'une partie des cellules konio, se projette dans V1 (Casagrande & Norton, 1991). Certaines cellules de la voie magno se projettent dans la couche 4c α (Hubel & Wiesel, 1972), puis à 4b pour enfin atteindre l'aire médiale temporale du cortex (ou MT) (Shipp & Zeki, 1985, 1989; Livinstone & Hubel, 1988; Nealey & Maunsell, 1994). D'autres cellules magno se projettent aussi à la couche 6 de V1, puis directement à MT (Shipp & Zeki, 1989). Et finalement, d'autres cellules magno se projettent dans la couche 4b de V1, puis à V2, pour terminer dans MT (Shipp & Zeki, 1989). Les fibres de la voie parvo se projettent dans la couche 4c β puis à l'aire V2 et ensuite V4 (Livinstone & Hubel, 1988). Certaines cellules konio se projettent également aux couches I et III (blobs) de V1 (Casagrande & Norton, 1991).

1.3 Champs récepteurs

Un champ récepteur est une zone dans l'espace qui, lorsque stimulée par la lumière, va exciter ou inhiber l'activité d'un neurone (Kuffler, 1953). La taille des champs récepteurs dans la région centrale du champ visuel est de petite dimension et elle augmente en augmentant l'excentricité rétinienne (Shapley & Perry, 1986). Au centre du champs visuel les champs récepteurs se touchent et sont juxtaposés, ainsi il y a une surreprésentation de l'information présente en fovéa. Les champs récepteurs périphériques sont de plus grands, ce qui demande des stimulations proportionnellement plus grandes afin de bien stimuler ces champs récepteurs (Shapley & Perry, 1986).

Donc, une cible présentée en champ visuel central stimulera un ou plusieurs champs récepteurs alors que cette même cible présentée en périphérie ne stimulera qu'une petite partie d'un champ récepteur périphérique. Les champs récepteurs de MT sont jusqu'à 10 fois plus grand qu'au cortex primaire (Albright & Desimone, 1987).

1.4 Sensation colorée et la périphérie du champ visuel

La sensation colorée d'un stimulus présenté en fovéa diffère de la sensation en rétine périphérique. Ferree et Rand (1919) ont mesuré la qualité chromatique de plusieurs teintes jusqu'à 80 degrés d'excentricité rétinienne sur l'axe horizontal du champ visuel. Une cible de 620 nm qui apparaît rouge en fovéa, paraît plutôt jaunâtre en périphérie (60 degrés d'excentricité rétinienne) pour ensuite donner une sensation de blanc à 80 degrés d'excentricité. Ce phénomène a été observé pour la plupart des couleurs présentées, les teintes apparaissent désaturées en augmentant la distance par rapport au centre de la rétine. Pour le même nombre de cellules, la rétine nasale est plus courte que la rétine temporale, ce qui implique que la distribution des cônes est plus dense en rétine nasale. Et c'est la raison pour laquelle la rétine nasale est plus sensible aux couleurs jusqu'à 50 degrés d'excentricité.

Les résultats de Ferree et Rand (1919) étaient intéressants, mais c'est avec les travaux de Osterberg (1935) qu'une explication physiologique a pu être connue. Il a fallu attendre 15 ans avant que Osterberg (1935) publie le

résultat de ses travaux sur la topographie rétinienne. D'ailleurs, les résultats de Ferree et Rand (1919) étaient en accord avec la distribution des cônes et des bâtonnets telle que rapportée par Osterberg (1935). En effet, s'il y a moins de cônes en périphérie, il est normal qu'il y ait une perte de sensibilité aux couleurs. On peut s'attendre à ce qu'il y ait des zones où une lumière colorée donnée ne soit pas détectée, par exemple le rouge, parce qu'il n'y a peut-être pas de cônes rouges à une excentricité donnée. Au contraire, toutes les teintes gardaient leur identité mais elles perdent leur saturation, ce qui indique la présence probable de tous les types de cônes sur la surface rétinienne. Il est à noter que nous ne connaissons pas encore très bien la distribution des types de cônes sur la périphérie. C'est pourquoi les études psychophysiques sur la perception des couleurs sont importantes, car ces études nous donnent un meilleur aperçu de la proportion des cônes rouges, verts, et bleus dans le champ visuel.

La perte de sensibilité aux couleurs en champ visuel périphérique peut être reliée à la quantité ou à la qualité des cônes. Nous savons que le nombre de cônes diminue en périphérie et que la taille des cônes augmente (Tyler, 1985) avec l'excentricité rétinienne. Cependant, nos connaissances sur la sensibilité spectrale en périphérie sont encore limitées.

Puisque le nombre de photorécepteurs diminue en augmentant l'excentricité rétinienne, et que la taille des champs récepteurs augmente avec l'excentricité, Abramov, Gordon, et Chan (1991) ont proposé que la perte de sensibilité chromatique pourrait possiblement être remédiée en augmentant la taille de la cible colorée. Une cible de 1 dav à la fovéa stimule plusieurs champs récepteurs, tandis que la même cible présentée à 40 degré

d'excentricité ne stimule possiblement qu'une partie du champ récepteur d'une cellule périphérique. Ainsi Abramov et collaborateurs (1991) ont comparé la qualité chromatique et la saturation de cibles de plusieurs tailles, de 0.25 à 6 dav, de la fovéa à 40 degrés d'excentricité dans les champs nasaux et temporaux. Les sujets humains devaient estimer la proportion de bleu, jaune, vert, et rouge présente dans la cible ainsi que la quantité de lumière émanant de la cible (saturation). Leurs résultats démontrent que le changement le plus marqué est une perte de saturation avec l'excentricité rétinienne, tout comme Ferree et Rand (1919) l'avaient démontré. De plus, pour une cible de 1 dav, la perception chromatique du rouge et du bleu semble la moins atteinte à 40 degrés d'excentricité, tandis que la saturation de toutes les teintes décline plus rapidement dans le champ temporal que nasal. Il semble donc évident que la cible de 1 dav ne comble pas les champs récepteurs périphériques. Jusqu'à 20 degrés d'excentricité il est possible de reproduire une sensation chromatique similaire à celle observée en fovéa si la taille du stimulus est augmentée en conséquence (de 4 à 6 fois la taille présentée en fovéa d'après Abramov, et al., 1991). Cependant, le facteur de magnification du stimulus utilisé par Abramov et collaborateurs (1991) assure que les champs récepteurs périphériques soient complètement stimulés; par contre, ce facteur n'assure pas la constance perceptive de la teinte. Peu importe le facteur de magnification, la saturation perçue diminue aussitôt que la cible est présentée à plus de 5 degrés de la fovéa, ce qui est probablement dû à la qualité de cônes.

2. La perception du mouvement

Le mouvement est une perception de changement dans l'espace et le temps, qu'il soit réel ou apparent. Les premières études sur ce phénomène ont été réalisées par Exner en 1886. Exner a observé que deux sources projetant des étincelles à tour de rôle pouvaient induire une illusion de déplacement (mouvement), et ce, même si les sources étaient si proches l'une de l'autre qu'il était impossible de distinguer les deux mèches. Cependant, il a fallu presque un siècle afin d'obtenir une explication quant à la perception du mouvement.

2.1 Le mouvement à indices locaux

La plus simple forme de mouvement est celle à indices locaux. Elle nécessite de suivre un point qui se déplace, tel que représenté par un changement de luminance ou de couleur du point A au point B. Deux détecteurs sont suffisants pour percevoir ce genre de changement dans l'espace et le temps, et pour cette raison nous appelons ce type de mouvement "simple" ou "de premier-ordre".

Spécificité de la direction

Les enregistrements électrophysiologiques au niveau du cortex strié (Hubel & Wiesel, 1959; Dubner & Zeki, 1971) démontrent que certains neurones répondent à des indices de mouvement. Certains de ces neurones ne répondent qu'à une seule direction de déplacement (Hubel & Wiesel, 1959) et ces neurones sont inhibés par les autres directions de mouvement. De plus, il y a une partie du cortex extrastrié qui est spécialisée dans l'analyse des

indices de mouvement (MT) (Dubner & Zeki, 1971; Maunsell, Nealey & DePriest, 1990; Merigan & Maunsell, 1990; Schiller, 1993).

Les travaux de Reichardt (1959; et aussi Barlow & Levick, 1965) nous ont donné un premier modèle computationnel de détection de la direction du mouvement qui se concentre sur une asymétrie spatiale. Brièvement, le modèle de Reichardt (voir figure 1.1a) débute par une paire de détecteurs, d1 et d2, ces détecteurs se situent au niveau de la rétine à une distance donnée. La stimulation de d1 se traduit par un signal excitatoire envoyé à une cellule ganglionnaire dans un laps de temps, Δt , et ensuite d2 est stimulé, le signal excitatoire de d2 arrive au même moment que celui de d1 à un multiplicateur, qui lui fournit l'information du déplacement et plus spécifiquement de sa direction.

Le modèle de Reichardt est assez simple. En effet, c'est l'espace inter-détecteur qui détermine la réception du signal. Afin de déterminer la spécialisation pour une direction donnée, le système visuel doit calculer l'input des détecteurs plusieurs fois en parallèle, ce qui implique possiblement plusieurs neurones, et qui exige que la stimulation soit présente sur une étendue correspondant aux différentes paires de détecteurs. Si la vitesse du déplacement ne correspond pas, c'est-à-dire si l'information des deux détecteurs n'arrive pas au même moment au multiplicateur, l'excitation de la cellule de mouvement est plus faible. De plus, si la stimulation se déplace dans la direction inverse, le signal est possiblement faible puisque le signal de mouvement ne correspond pas à l'asymétrie spatiale de la paire de détecteurs. L'asymétrie spatiale est donc plus importante que l'asymétrie temporelle pour détecter la direction du

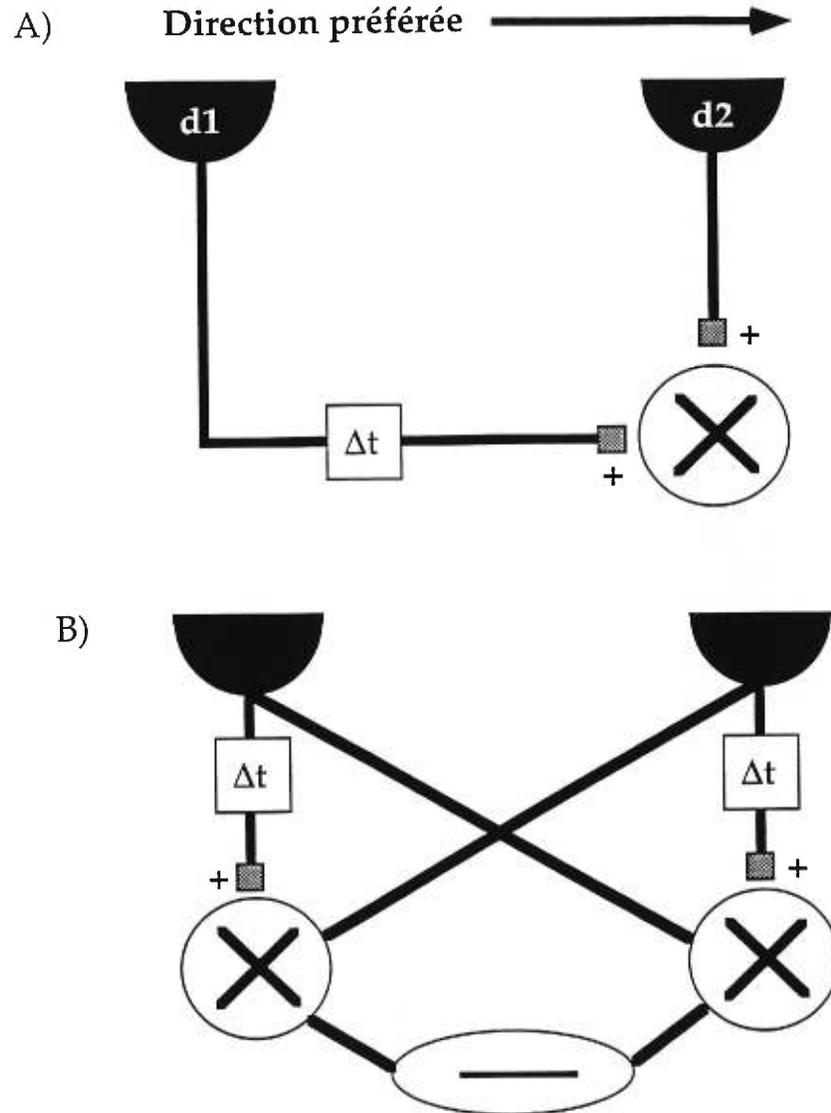


Figure 1.1. Modèle de Reichardt. (a) Ce modèle illustre une paire de détecteurs, d1 et d2, se situant à une distance donnée. d1 est stimulé et envoie un signal à un multiplicateur (X) dans un laps de temps, Δt . Si d2 est ensuite stimulé, un signal est également envoyé au multiplicateur. Le multiplicateur transmet l'information à une cellule ganglionnaire. La cellule va être stimulée si la cible se déplace vers la droite seulement. (b) Modèle de Reichardt transformé. Chaque détecteur répond à une cible en mouvement, et envoie un signal à un des multiplicateurs, selon la direction du mouvement. Puis, les multiplicateurs envoient leurs signaux à une unité qui soustrait l'information provenant des 2 sources afin de spécifier la direction du mouvement.

mouvement. D'autres versions du modèle de Reichardt (van Santan & Sperling, 1985; Watson & Ahumada, 1985; voir Figure 1.1b) tiennent compte de ce problème. Si le détecteur de droite reçoit un input avant le détecteur de gauche, la direction du mouvement captée sera vers la gauche, et vice versa. Tout comme le premier modèle, la version transformée de Reichardt est un modèle excitateur qui en plus contient des filtres temporels afin de capter à la fois un déplacement linéaire et non-rigide.

Le modèle computationnel de Reichardt explique bien la détection du mouvement à indices locaux. La plus simple forme de mouvement local est illustrée par un déplacement de la stimulation sur la rétine. Lorsque la stimulation se déplace, elle stimule une ou plusieurs paires de détecteurs, qui eux transmettent l'excitation à une cellule ganglionnaire, puis aux aires du cortex visuel. L'indice de déplacement peut être un stimulus se déplaçant réellement, par exemple une barre qui se déplace dans un champ récepteur, ou encore virtuellement, par exemple le mouvement apparent ou "phi". Le mouvement apparent correspond à une lumière qui s'allume en t_1 puis s'éteint en t_2 , alors que la deuxième lumière (à une certaine distance de la première) s'allume en t_2 , produisant ainsi une illusion de déplacement dans l'espace et le temps.

Le déplacement des barres d'un réseau à ondes sinusoidales noir-blanc est une forme de mouvement à indices locaux (voir Figure 1.2) puisqu'au temps t_1 , une barre blanche est au point A, puis au temps t_2 , une barre noire apparaît au même point, produisant un changement de luminance dans le temps. Pendant ce temps, une barre noire apparaît au point B, et au temps t_2 , une barre blanche apparaît au même point B. Ce changement de polarité

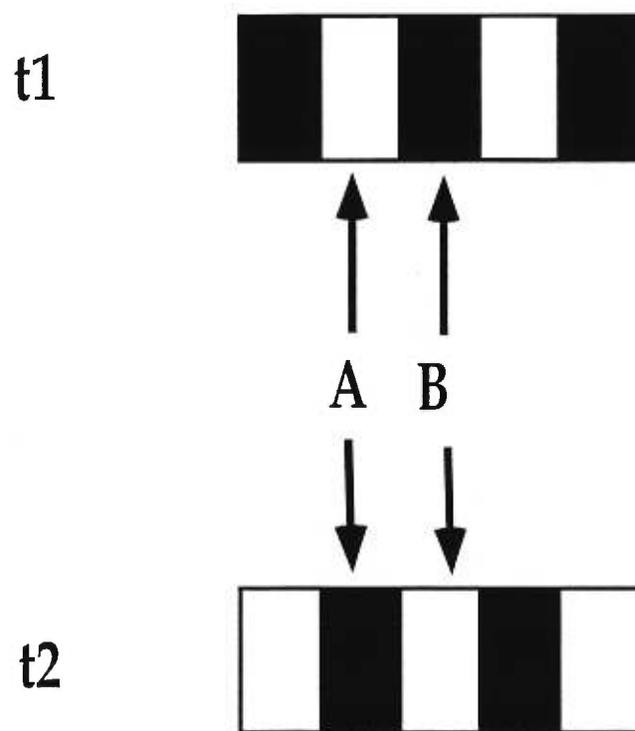


Figure 1.2. Mouvement à indices locaux ou simple. Un réseau sinusoïdal est en mouvement. Au temps t_1 , une barre blanche apparaît au point A, tandis qu'une barre noire apparaît au point B. Au temps t_2 , une barre noire apparaît au point A, alors qu'une barre blanche apparaît au point B. Les détecteurs Reichardt reçoivent ainsi un indice de déplacement (changement de luminance dans l'espace et le temps).

dans le temps correspond à la définition du mouvement simple ou de premier-ordre. Alors, un changement aussi simple qu'un changement de luminance dans le temps produit des indices de mouvement de premier-ordre, tout comme un changement de teinte dans le temps. Ces deux attributs, couleur et luminance, représentent l'information visuelle à sa plus simple forme. Les photorécepteurs transmettent l'information de couleur et de luminance, puis les différentes aires corticales analysent cette information pour en former un tout.

Les indices de luminance voyagent, en grande partie, par la voie magno. Rappelons-nous que la voie magno transmet l'information de faible contraste, de basse fréquence spatiale et de haute fréquence temporelle, ce qui suggère qu'il est possible d'analyser le mouvement simple à haute fréquence temporelle et/ou à fréquence spatiale basse. Les indices de couleur voyagent par la voie parvo qui transmet l'information de fréquence spatiale élevée et/ou de basse fréquence temporelle. Il est à noter que la voie parvo peut également transmettre des signaux de luminance si ces signaux se composent soit d'une basse fréquence temporelle et/ou d'une fréquence spatiale élevée, car certaines cellules ne sont pas sensibles à la couleur. En fait, seulement les cellules parvo peuvent transmettre l'information de luminance lorsque la fréquence spatiale du stimulus est élevée (Shapley, 1990). Ainsi, la voie parvo peut également relayer les indices de mouvement. Cependant, ce que nous connaissons de la physiologie du système visuel suggère que les indices de mouvement, tels que relayés par la voie parvo, doivent se déplacer lentement.

2.2 Le mouvement à indices globaux

Outre les indices de mouvement local, il est possible de capter des indices de mouvement provenant de plusieurs sources différentes et d'en construire un tout. Prenons l'exemple du mouvement biologique. Une source lumineuse est posée sur chaque articulation. Lorsque la personne se déplace dans l'obscurité, la seule source d'information visuelle provient des points lumineux. La majorité des points lumineux se déplacent dans la même direction, bien que les épaules, les coudes, et les poignets peuvent se balancer dans le sens contraire. Toutefois, nous percevons la correspondance entre la trajectoire d'un certain nombre de points pour former un tout cohérent et on reconnaît que les cibles représentent un être humain en mouvement, donc la discrimination de la direction du mouvement requiert que l'observateur porte attention à l'ensemble de la scène ou des stimuli présentés afin d'obtenir une sensation de mouvement global. Si nous posions notre regard au niveau du coude seulement, la perception du mouvement en serait faussée. Contrairement au mouvement à indices locaux, le mouvement global ne peut être extirpé en suivant des yeux un des points dans l'espace. L'information sur la direction du mouvement peut représenter soit la moyenne des directions de tous les points représentés (Williams & Sekuler, 1984), tel qu'illustré à la Figure 1.3a, ou encore la proportion de points se dirigeant dans une même direction (Newsome & Paré, 1988; Watamaniuk, Sekuler & Williams, 1989) (Figure 1.3b).

En reprenant le modèle de Reichardt (1959), il est possible de percevoir la direction de chacun des points de manière indépendante, mais cette information n'est que fragmentaire, et peut autant représenter la direction

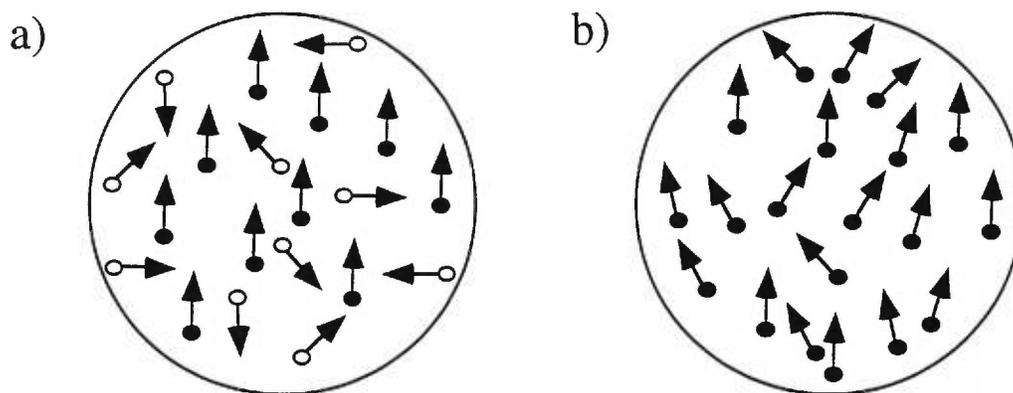


Figure 1.3. Représentation de stimuli utilisés pour les tâches de mouvement global. a) Mouvement aléatoire des points où une proportion des points se dirige dans la même directions (points noirs) tandis que d'autres se déplacent aléatoirement. b) La moyenne des directions nous indique la direction du mouvement.

réelle qu'une direction aléatoire. En supposant que chaque point qui bouge stimule une paire de détecteurs du modèle de Reichardt, beaucoup d'information contradictoire est donc transmise aux cellules ganglionnaires. La perception de mouvement cohérent est possible à partir du moment où les nombreuses paires de détecteurs captent l'information de mouvement en parallèle et la transmettent à MT où l'information fragmentaire, de chaque paire de détecteurs, est intégrée et finalement extraite des signaux de bruit. Par ailleurs, le modèle d'énergie du mouvement de Nowlan et Sejrowski (1994) propose également que l'analyse d'une tâche de mouvement global nécessite une étape d'intégration. Selon ce modèle, deux processus s'exercent en parallèle, le premier consiste à analyser tous les indices de vitesse locaux, tandis que le deuxième sélectionne les indices de vitesses qui sont corrélés parmi les indices locaux. La performance aux tâches de mouvement global demande donc d'intégrer les différentes sources d'information de mouvement, ce qui exige une autre étape d'analyse, et dans ce sens, le mouvement global est un type de mouvement de plus haut niveau que le mouvement simple.

3. Approche expérimentale

Le système visuel capte les stimuli sous forme de luminance et de couleur, puis les reconstruit à l'aide de différentes parties du cortex visuel. Dans certains cas, l'analyse de l'information se fait en parallèle à plusieurs endroits, alors que l'analyse peut également être séquentielle. Généralement, plus le stimulus est simple, moins il y aura d'étapes d'analyse. Nous

connaissons assez bien l'anatomie du cortex visuel, mais nous n'avons pas encore expliqué totalement son fonctionnement.

Nous pouvons utiliser plusieurs méthodes afin d'approfondir nos connaissances sur le fonctionnement du système visuel. D'abord, il faut isoler le mécanisme à étudier. Il existe plusieurs façons d'isoler les systèmes parvo et magno, soit anatomiques, neuropsychologiques, et psychophysiques. Les chirurgies chez le singe consistent à détruire spécifiquement les cellules parvo ou magno à l'aide de neurotoxines, détruisant ainsi le relais des CGL et V1. Ensuite, les lésions dans différentes aires corticales, par exemple léser MT ou V1. Finalement, isoler les attributs des stimuli afin qu'ils ne possèdent que des indices de couleurs ou de luminance.

Les études de lésions des cellules parvo au niveau du CGLd démontrent qu'elles produisent une baisse marquée de la sensibilité aux couleurs, à la texture et à la forme (Schiller & Logothetis, 1990). De plus, la sensibilité au contraste est atteinte au niveau des fréquences spatiales élevées et un peu moins au niveau des fréquences moyennes, alors qu'aucune atteinte n'est observée pour la perception du papillotement et de la luminance, ni pour une tâche de détection de mouvement global (Schiller & Logothetis, 1990; Merigan, 1989). Par contre, léser les neurones magno affecte uniquement la détection du mouvement et du papillotement (Schiller & Logothetis, 1990); la sensibilité aux fréquences temporelles élevées diminue de manière importante (Merigan, Byrne & Maunsell, 1991; pour une revue récente voir Schiller, 1996). Au niveau du CGLd, les indices de mouvement semblent donc être relayés par les cellules magno.

Une seconde approche consiste à détruire une partie du cortex, par exemple l'aire extrastriée MT. Les études réalisées chez le singe démontrent qu'après une lésion de MT, la sensibilité au mouvement global diminue sans altérer la sensibilité au contraste (Newsome & Paré, 1988). Pasternak et Merigan (1994) ont mesuré la sensibilité au mouvement local et global à l'aide de réseaux sinusoidaux de plusieurs fréquences spatio-temporelles et à l'aide de points aléatoires. Leurs résultats démontrent que la sensibilité au contraste est intacte, alors que la discrimination de vitesse est gravement atteinte, ce qui suggère une atteinte sélective de la perception du mouvement. Cependant, une lésion au niveau de MT ne semble toucher que les tâches de mouvement plus difficiles (Schiller, 1993). Et finalement, il semble y avoir une réorganisation suite à une lésion de MT, puisque la force de l'atteinte diminue dans le temps (Schiller, 1993; pour une revue récente voir Schiller, 1996).

Puisque l'anatomie suggère que l'input à MT provient surtout des cellules magno, et que les cellules magno ne relaient pas les indices de couleurs, on s'attend à ce que les cellules de MT ne soient pas sensibles à la couleur. Cependant, une étude réalisée par Gegenfurtner, Kiper, Beusmans, Carandini, Zaidi, et Movshon (1994) a démontré que les cellules de MT répondent à des stimuli équiluminants, c'est-à-dire qui ne possèdent que du contraste de couleur, et aucun indice de luminance. Plus le contraste chromatique était élevé, plus la fréquence de décharge des cellules de MT augmentait. Il semble donc que les cellules MT peuvent analyser l'information de luminance et de couleur.

Enfin, l'approche psychophysique consiste à utiliser des couleurs équiluminantes, ce qui isole les cellules parvo (Cavanagh, 1991). Il est vrai qu'en condition d'équiluminance la voie parvo n'est pas entièrement isolée, puisque seulement une partie des cellules parvo répondent à la couleur, soit au contraste chromatique. Toutefois, en condition d'équiluminance, le mécanisme chromatique des cellules parvo est isolé. A partir du moment où le contraste chromatique est déterminé, il est possible de comparer la performance de ce dernier au mécanisme de luminance (achromatique) en quantité de contraste des cônes (Reisbeck & Gegenfurtner, 1996). Cette approche permet d'isoler les mécanismes de couleur et de luminance chez les humains, afin d'approfondir nos connaissances sur le fonctionnement du système visuel.

Le but de cette thèse est de déterminer le rôle du système chromatique dans la perception du mouvement. Plus précisément:

- 1) Evaluer les variations des valeurs d'équiluminance entre le rouge et le vert sur les quatre axes du champ visuel, et de déterminer les paramètres spatio-temporels qui permettent de stimuler maximalelement le mécanisme chromatique.

- 2) Déterminer la force relative du mécanisme chromatique dans la perception du mouvement à indices locaux dans l'ensemble du champ visuel, et ce pour les mécanismes rouge-vert.

3) Déterminer si le mécanisme chromatique permet l'intégration d'indices de mouvement locaux afin de permettre la perception du mouvement global.

4. Hypothèses

Premièrement, puisque la sensibilité aux couleurs (Ferree & Rand, 1919; Abramov et al., 1991) diminue en augmentant l'excentricité rétinienne et que le champ nasal représente la portion du méridien horizontal qui subit le moins de perte de sensibilité aux couleurs, les valeurs d'équiluminance devraient demeurer plus stable dans le champ nasal que temporal. De plus, il devrait y avoir des différences d'équilibre de luminance rouge-vert avec l'excentricité rétinienne et entre les différents méridiens du champ visuel.

Deuxièmement, puisque la quantité des récepteurs diminue en augmentant l'excentricité rétinienne, il est probable que la sensibilité au mouvement chromatique simple diminuera en périphérie.

Troisièmement, en se basant sur les données comportementales de Previc (1990) ainsi que sur la quantité de cellules parvo (Perry & Cowey, 1984), le champ visuel supérieur devrait être plus sensible au mouvement chromatique que le champ inférieur.

Et finalement, comme les mécanismes chromatiques permettent d'analyser le mouvement simple (ou à indices locaux), nous nous attendons à ce que les mécanismes chromatiques puissent intégrer les indices de

mouvement locaux afin de percevoir la direction globale. La sensibilité au mouvement global sera probablement similaire pour les mécanismes achromatiques et chromatiques.

Chapitre 2

PREMIER ARTICLE

Equiluminance et perception du mouvement chromatique rouge-vert dans l'ensemble du champ visuel

Cette étude est parue comme article sous le nom: "*Isoluminance and Chromatic Motion Perception throughout the Visual Field* " dans le journal *Vision Research*. (Bilodeau et Faubert (1997), *Vision Research*, 37, 2073-2081). Ce chapitre est une reproduction exacte du texte de cet article.

La méthode psychophysique utilisée afin de déterminer les conditions d'équiluminance dans ce premier article est la même que celle publiée par Gregory (1974) et Teller & Lindsey (1989). Comme il est illustré à la Figure 2.1, deux réseaux chromatiques sont superposés, le premier est rouge/rouge-foncé et le deuxième est vert/vert-foncé. Chacun d'eux possède un mouvement interne dans sa propre direction, c'est-à-dire les barres du réseau rouge se déplacent vers la droite tandis que les barres du réseau vert se dirigent vers la

gauche. Les deux réseaux sont superposés, si bien que le résultat final est un réseau avec des barres rouges et vertes. La direction du mouvement du réseau rouge-vert dépend du contraste de luminance des deux composantes (le rouge et le vert). La tâche du sujet est d'ajuster la luminance du réseau rouge jusqu'à ce que les barres rouges et vertes papillotent et qu'il soit impossible de percevoir la direction du mouvement.

Une précision doit être apportée au niveau des valeurs numériques d'équiluminance. Dans la section Résultats de la première expérience, nous expliquons qu'une valeur numérique positive d'équiluminance illustre que la luminance du rouge était plus élevée que celle du vert (luminance du rouge - luminance du vert = valeur positive), qu'une valeur négative représentait une luminance du rouge moins élevée que pour le vert (luminance du rouge - luminance du vert = valeur négative), tandis qu'une valeur nulle, ou zéro, illustre le point où le contraste de luminance entre rouge et le vert est nul selon la calibration des fusils de l'écran d'ordinateur. Toutefois, l'ajustement du contraste de luminance entre le rouge et le vert auquel un sujet perçoit le papillotement est en fait son point nul, ou sa valeur d'équiluminance pour une condition donnée. Alors, le but de cette étude était de trouver le point d'équilibre entre la luminance du rouge et du vert pour chacun des sujets et pour chacune des conditions, et ce point d'équilibre représente la valeur perceptivement "nulle".

RESUME

Nous avons mesuré l'équilibre de luminance (équilibrium) et la perception du mouvement chromatique dans un champ visuel de 80 degrés. En général, les valeurs d'équilibrium rouge-vert changeaient avec l'excentricité rétinienne; par exemple, pour un contraste de luminance du vert donné, les sujets augmentaient le contraste de luminance de rouge. Les valeurs d'équilibrium sont demeurées constantes à l'intérieur des 20 degrés centraux du champ visuel même si la taille du stimulus a été augmentée à chaque excentricité afin de compenser pour les changements de densité des cônes avec l'excentricité. Les valeurs d'équilibrium sont demeurées constantes lorsqu'on a tenté de compenser pour la taille des champs récepteurs périphériques en diminuant la fréquence spatiale des stimuli. Toujours plus de contraste de luminance rouge a été nécessaire afin d'obtenir un niveau d'équilibrium à partir de 20 degrés d'excentricité. Les manipulations n'ont pas permis de compenser pour chaque excentricité rétinienne, ce qui implique que nous devons trouver un facteur de magnification supplémentaire au niveau post-récepteur pour la perception des stimuli chromatiques en mouvement. De plus, les résultats d'équilibrium démontrent une hétérogénéité entre les méridiens. Entre autres, l'équilibre de luminance rouge-vert change de direction sur le méridien supérieur. La perception du mouvement chromatique a été possible sur chacun des huit méridiens dans le champ visuel, et ce jusqu'à 40 degrés d'excentricité, mais la sensibilité avait tendance à diminuer avec l'excentricité. Le champ visuel inférieur a été la partie la plus sensible au

mouvement chromatique, ce qui suggère que le champ visuel inférieur, à l'opposé du champ supérieur, est spécialisé pour les informations de mouvement chromatique.

ABSTRACT

Isoluminance and chromatic motion perception for red/green gratings were measured throughout an 80° visual field. Generally, the red/green isoluminance values changed with increasing eccentricity, i.e. observers increased the red luminance contrast for a fixed green luminance contrast. Enlarging the target size (to compensate for the cone density changes with eccentricity) and decreasing the spatial frequency (to compensate for receptive field property changes with eccentricity) did not change the isoluminance values within the central 20°, but the isoluminance ratios decreased beyond 20°. Our manipulations did not entirely compensate for a given eccentricity which implies the need for a post-receptoral scaling function for the perception of drifting chromatic stimuli. Further, the results for isoluminance show heterogeneity between the visual field meridians where the red to green luminance ratio tends to be greater in the superior visual field. In our present conditions, chromatic motion was always perceived (up to 40° of eccentricity), but sensitivity generally decreased with increasing eccentricity. The inferior visual field was found to be the most sensitive to chromatic motion. We propose that the lower visual field and not the superior visual field is specialized for colour motion information.

1. Introduction

Several psychophysical studies on chromatic motion indicate that the chromatic system can transmit motion information (Cavanagh, 1991; Cavanagh & Anstis, 1991; Cavanagh, Boeglin & Favreau, 1985; Cavanagh & Favreau, 1985; Cavanagh, MacLeod & Anstis, 1987; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cropper & Derrington, 1996; Gorea & Papathomas, 1989; Papathomas, Gorea & Julesz, 1991). Generally, the strength of the motion perception appears degraded, but the chromatic system is capable of achieving motion perception particularly for slower temporal frequencies. However, it has been proposed that the chromatic visual system was unable to relay motion information (Livingstone & Hubel, 1987, 1988; Ramachandran & Gregory, 1978).

Up until now, most studies on chromatic motion have focused on the foveal and parafoveal areas of the visual field. Colour motion sensitivity should peak at the fovea, since the majority of cells that respond to colour can be found in that small area. Nevertheless, there are cells sensitive to colour in the peripheral retina. The colour sensitivity in the peripheral visual field is lower than that of the fovea (Abramov, Gordon & Chan, 1991; Ferree & Rand, 1919; Stabell & Stabell, 1981) and colours appear desaturated, although it is possible to correctly identify them. Metha, Vingrys, and Badcock (1994) compared the contribution of cone-opponent and additive mechanisms to motion in a 24 degrees (°) visual field using a 3° diameter Gabor patch. They failed to obtain thresholds for an cone-opponent mechanism past 12° of eccentricity in the inferior visual field. They concluded that suprathreshold chromatic contrast is necessary to correctly identify the direction of

movement in the peripheral visual field. We still have relatively little knowledge of what role the chromatic system plays in the perception of motion throughout the visual field.

Mullen (1985, 1991) demonstrated that with increasing eccentricity, sensitivity to chromatic gratings decreased at a steeper rate than for achromatic gratings. Also, contrast sensitivity for higher spatial frequency gratings decreased more rapidly than for lower spatial frequency gratings in peripheral locations. It might be possible to maximally stimulate the receptive field of peripheral cells by decreasing the spatial frequency of the stimulus and attempt to compensate for cone topography changes by increasing the stimulus size with increasing eccentricity (Noorlander, Koenderink, den Ouden & Edens, 1983).

The purpose of this study was to first determine the change in red-green (R/G) isoluminance ratio throughout an 80° visual field. A second purpose was to assess whether chromatic motion perception is possible throughout the visual field, and if so, to determine whether compensating for the cone density and/or receptive field properties with eccentric viewing had an effect on the perceived motion.

2. Experiment I

The first study assessed the extent to which different parameters influence isoluminance values throughout the visual field. We determined the effect of visual field location, eccentricity, stimulus size and drift rate on

isoluminance values using the motion nulling paradigm (Anstis & Cavanagh, 1983).

2.1 Methods

Subjects

Three subjects participated in this experiment. Two subjects were the authors (JF and LB) and the third subject was a trained psychophysical observer (AB). They all had normal or corrected to normal vision, as well as normal colour vision.

Stimuli

The stimuli were presented on a 13" Apple colour monitor and generated by a Macintosh IIfx computer. The same general calibration procedures were used as described in Cavanagh, Saida and Rivest (1995). Chromatic and luminance characteristics were measured using a Minolta Chromameter CS-100. The maximum luminance available for the red, green, and blue were 19, 57.5, and 9.5 cd/m^2 respectively. The guns of the monitor had CIE u'v' coordinates of 0.413 and 0.524 for red, 0.124 and 0.556 for green, and 0.170 and 0.157 for blue. The white of the monitor was a standard D-65. The spectral energy functions of the individual guns and the white of our monitor are described in Faubert (1994, 1995). Maximally modulating our red and green guns produced respectively about 15 and 35% modulation of the L-sensitive and M-sensitive cone fundamentals proposed by Smith and Pokorny (1975). The two stimuli used were circular targets with diameters of 8 and 16 cm, viewed at a distance of 57 cm and subtending visual angles of 8° and 16°. The mean luminance of the testing screen was equal to the luminance of the stimuli, which was 19

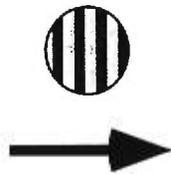
cd/m². Random black and white dots served as the background of the monitor to minimize luminance edge artifacts. Dot size was 4 pixels (1 pixel = 8 min. of arc). The stimuli were circular targets consisting of red-green (R/G) sine wave vertical gratings. The spatial frequency of the stimuli was 0.5 cycles per degree (cpd). The stimuli were composed of two sine wave gratings, a red/dark red and a green/dark green grating superimposed and drifting in opposite directions (Figure 2.1). The contrast of the gratings were preset at 60% of the maximum possible (100%) for each gun. Before every trial a differential of 10% contrast between the two gun outputs was generated so that the guns were not close to isoluminance.

Procedure

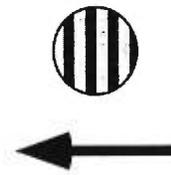
All testing was done monocularly. Eccentricity was varied by having subjects fixate at different locations on 4 axes around the sine wave grating. Observers had to place their head on a chin rest to help maintain fixation. The task was to adjust the luminance contrast of the red grating (the luminance contrast of the green grating was fixed) until the observer could no longer identify a clear motion direction. When the observer perceived the bars as counterphase flickering he/she had established the R/G isoluminance for that specific stimulus combination (Anstis & Cavanagh, 1983).

For any given eccentricity (0, 5, 10, 20, and 40°) two stimuli sizes, 8 and 16°, and three drift rates (2, 4, and 8 Hz) were assessed. For each of the 120 conditions, the observers established their isoluminance equilibrium on the basis of 5 trials. The isoluminance equilibrium refers to the mean of these 5 trials for each location and stimulus combination in the visual field.

a) red/dark red grating
(contrast = ?)



b) green/dark green grating
(contrast = X)



c) red-green isoluminant grating



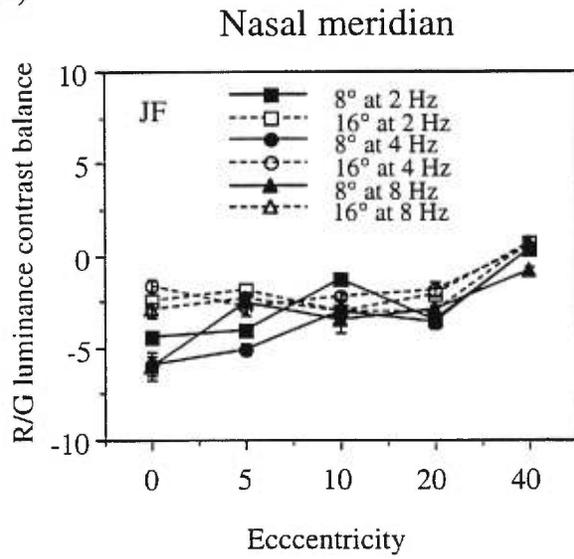
Figure 2.1. (a) A red/dark red sine-wave grating drifting in a given direction is superimposed on a (b) green/dark green sine-wave grating drifting in the opposite direction. The amount of red contrast necessary to produce a counterphase flicker is the isoluminant ratio for a given condition (c).

2.3 Results and Discussion

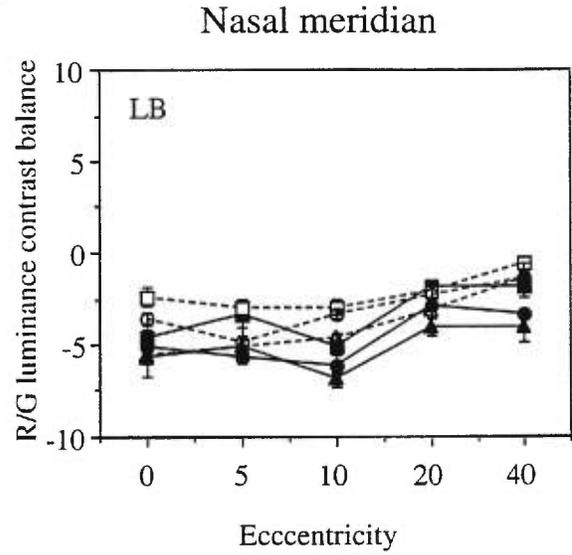
Isoluminance values (representing a difference of luminance between the red and the green components) are plotted as a function of eccentricity in Figure 2.2. A negative value illustrates a lower red contrast to match the green contrast, whereas a positive value indicates a higher red contrast to match the green contrast, and a zero value (0) indicates that the red and the green component luminance are physically equal (equal contrast). Two ANOVAs with repeated measures were performed (one for each subject who completed all the conditions) and the results reveal a significant four-way interaction of field, eccentricity, size, and temporal frequency (subject JF: $F(24,96) = 6.138, p < 0.001$; subject LB: $F(24,96) = 3.836, p < 0.001$). In general, the R/G luminance balance increased with increasing eccentricity. The R/G physically equal contrast (i.e. values approach 0) was generally achieved at 20° of eccentricity for the superior visual fields. However, this physical equality between red and green contrast was not achieved before the 40° positions for the temporal and nasal visual fields.

Both the 8° and 16° stimuli lead to similar results (see Figure 2.3a). We have collapsed the data across stimulus size, and have observed that the isoluminance ratios of the 16° stimulus tended to be higher than those of 8°. This effect is relatively small and probably significant because of the very small variance in the data. Only the collapsed curves for the size effect are shown because they represent well the trend observed in each field. The temporal component of the stimuli used in this experiment influenced the isoluminance equilibrium, as illustrated by the collapsed data (across visual

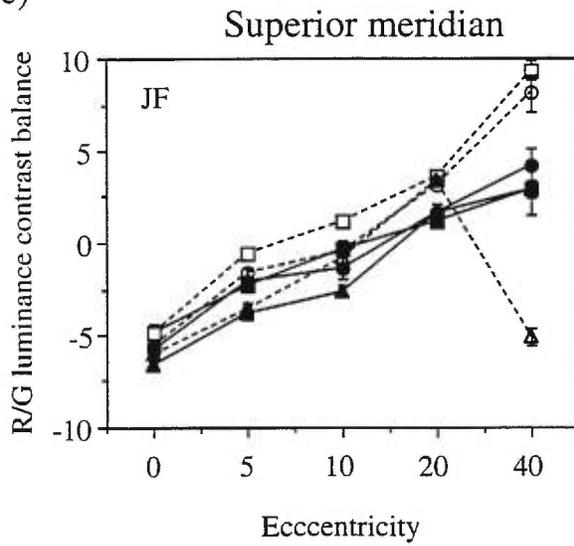
a)



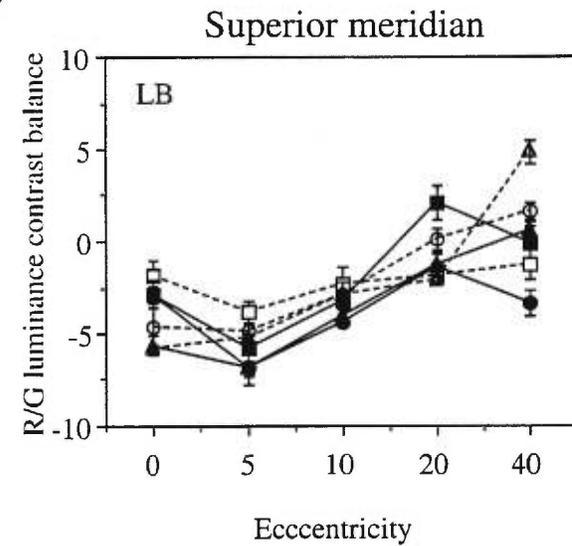
b)



c)



d)



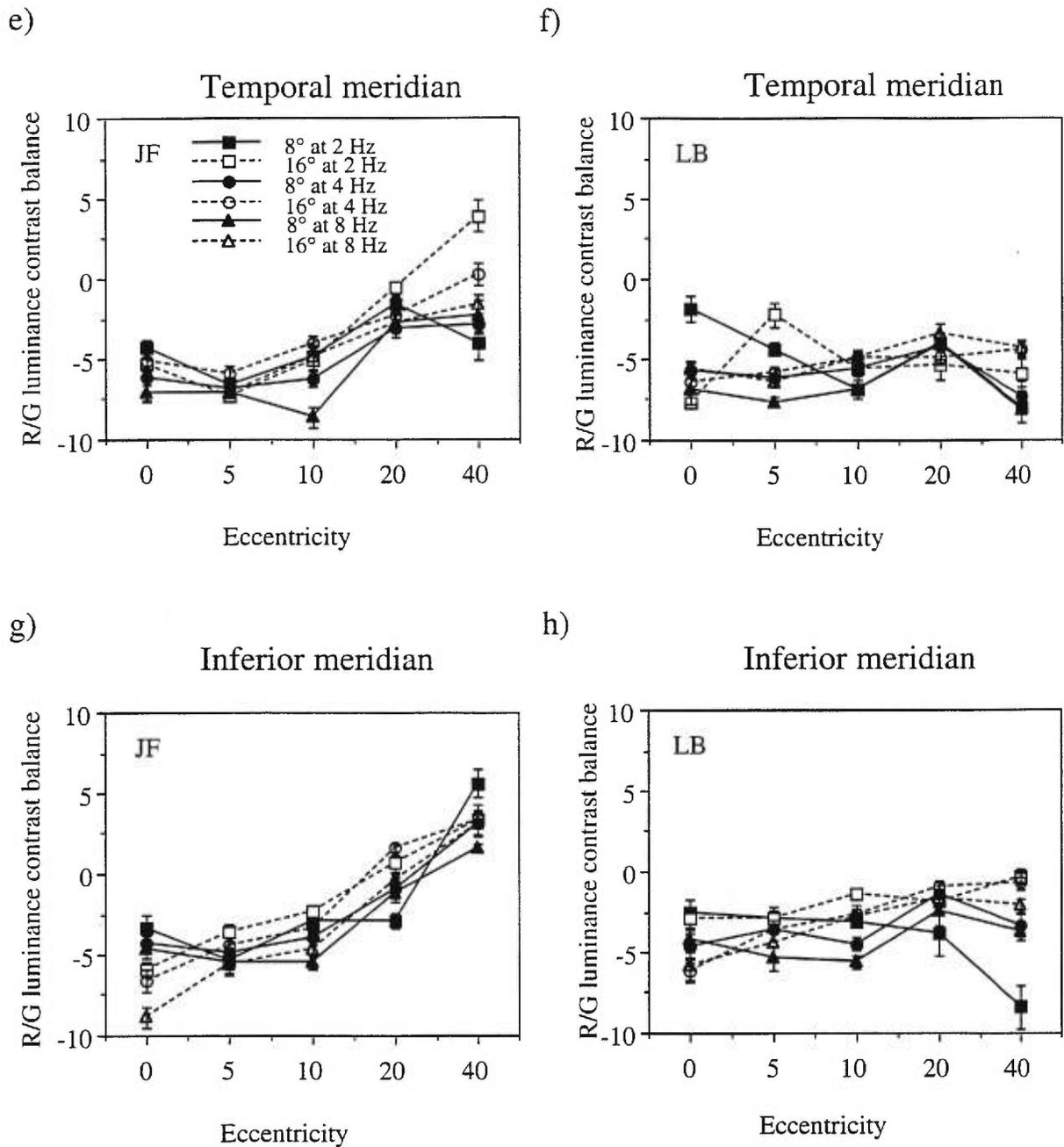


Figure 2.2. Isoluminance values for each observer as a function of eccentricity, visual field meridian, stimulus size, and temporal frequency. (a) and (b) represent the red to green luminance contrast balance for the nasal meridian; (c) and (d) represent the values for the superior meridian; (e) and (f) represent the values for the temporal meridian; and (g) and (h) represent the values for the inferior meridian. Error bars represent the standard error of the mean.

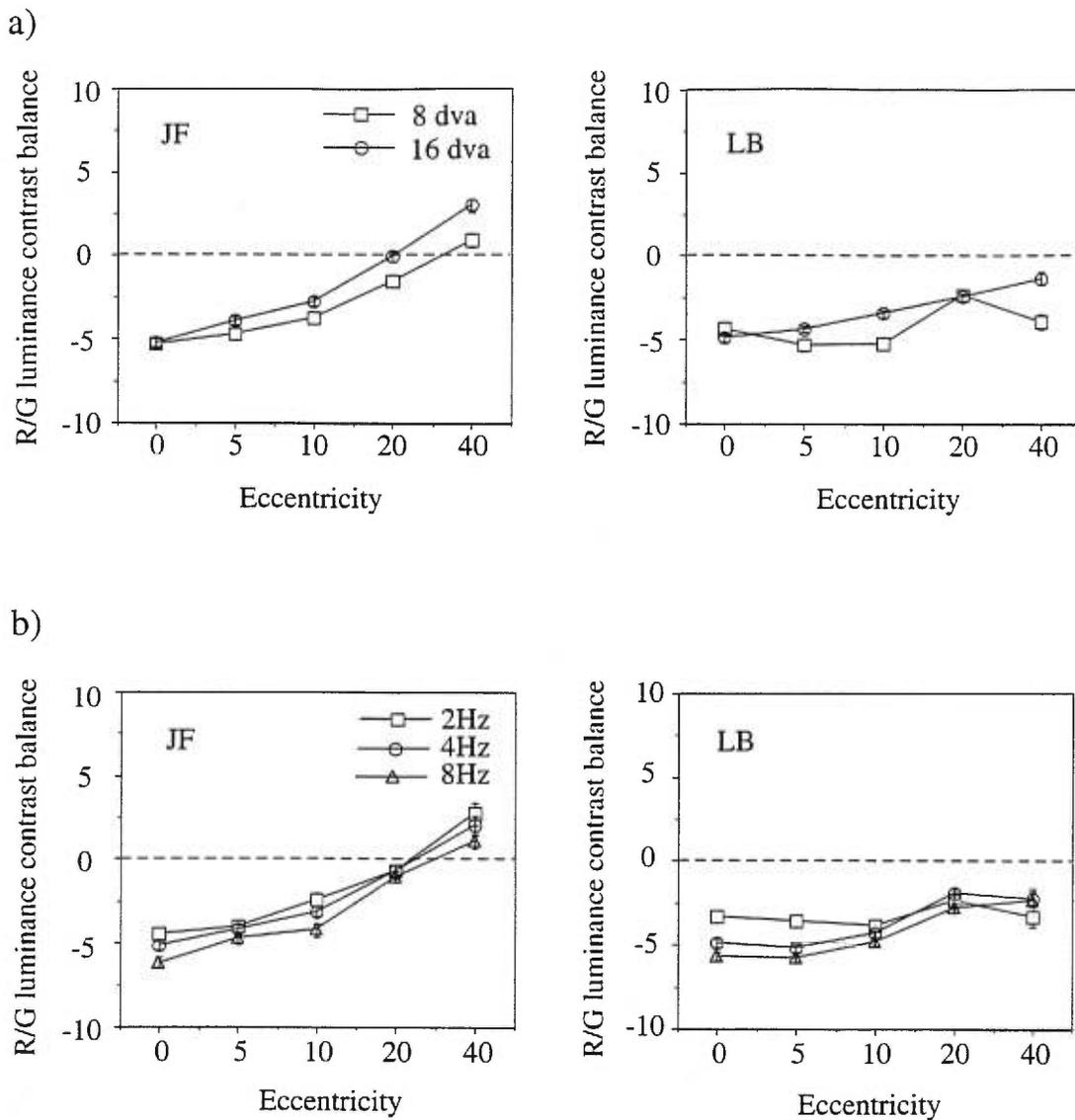


Figure 2.3. Average isoluminance values as a function of eccentricity. Collapsed data across (a) temporal frequency and visual field as a function of eccentricity and stimulus size, (b) stimulus size and visual field as function of eccentricity and temporal frequency. Error bars represent the standard error of the mean.

field and stimulus size) in Figure 2.3b. In general, the higher the temporal frequency the higher the isoluminance ratios as a function of eccentricity.

Further observations of the data show some common findings between individuals. For instance, the superior and inferior meridian tend to show more dramatic changes as a function of eccentricity. This is particularly true for observer JF. To illustrate this point we have collapsed the data across stimulus size and temporal frequency and have tested a third observer (AB) with one stimulus size (16 dva) and a single temporal frequency (see Figure 2.4). Figure 2.4 demonstrates that for the three subjects there is a relatively greater change in R/G luminance balance values for the superior field than all other fields. These data demonstrate that in comparison to the whole visual field, the superior visual field requires an even greater proportion of red relative to green. This may represent one of two things, either there is a greater decrease of L-type receptors in the superior field relative to other areas, or there is a relative increase of M-type receptors in that portion of the visual field. Another possibility could be a weighting of post-receptoral mechanism change with eccentricity.

We can conclude that our results on the nasal-temporal data are similar in nature to Abramov et al. (1991), Ferree and Rand (1919), and Stabell and Stabell (1981) as represented by the very little change in R/G ratio with eccentricity on that particular meridian. However, our results for the superior field show a dramatic change in R/G ratio with eccentricity, which is a novel finding.

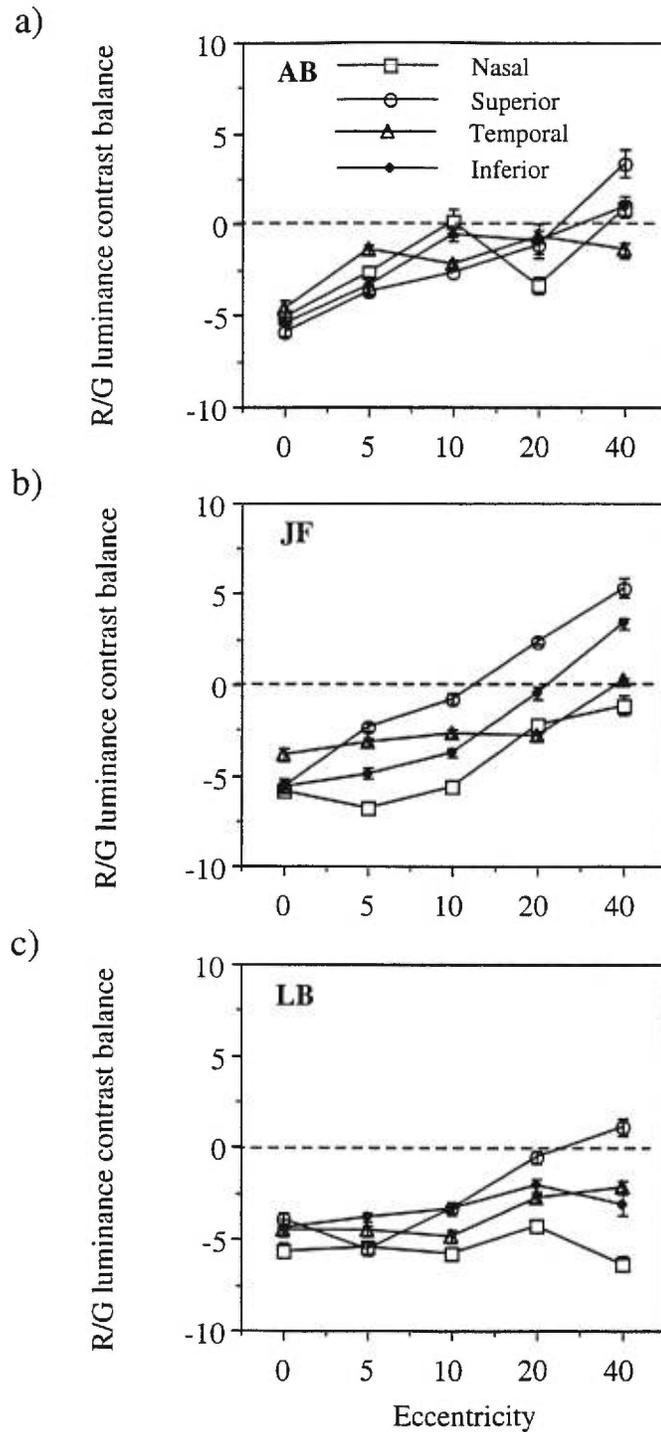


Figure 2.4. Average isoluminance values as a function of eccentricity for each observer. The values are grouped for each visual field meridian.

3. Experiment II

The purpose of this experiment was to assess the contribution of the chromatic system to motion perception throughout the visual field. We know that the cone distribution decreases with increasing eccentricity (Curcio, Sloan, Packer, Hendrickson & Kalina, 1987; Osterberg, 1935), and that colour perception changes with eccentricity, at least along the horizontal meridian (Abramov et al., 1991; Stabell & Stabell, 1981). We also know that the sensitivity to chromatic stimuli in the inferior visual field declines with eccentricity if we do not change the stimulus' parameters (Metha et al., 1994). However, we do not know whether it is possible to perceive chromatic motion throughout the visual field, and if so, which areas of the visual field are the most sensitive.

Given that the sensitivity of the chromatic system is low-pass and decreases as we increase the spatial and temporal frequencies (Kelly, 1983; Mullen, 1985) and that chromatic aberration can produce luminance artifacts for spatial frequencies above 0.5 cpd (Faubert, Bilodeau & Simonet, 1994) we used spatial frequencies of 0.5 cpd and lower, and a fixed temporal frequency of 4 Hz in order to optimize the input from the chromatic system. If we increase the stimuli sizes and decrease the spatial frequency as we test further in the peripheral visual field (up to 40° of eccentricity), we should stimulate more chromatic cells and obtain a better response to colour (Noorlander et al., 1983). Choosing a scaling factor is rather difficult, since many different scaling factors have been proposed thus far and for a given eccentricity the resulting

target sizes vary tremendously between models. For instance, Drasdo (1989) proposed a scaling factor which compares the size of the target presented at the fovea to the size which should include the same amount of cells in the periphery. If we were to use this scaling factor, we would have to present a target of 197° at a 40° eccentricity as compared to 8° in the fovea. Another scaling factor which takes into account the cortical magnification factor is that of Wilson, Levi, Maffei, Rovamo and DeValois (1990). With this scaling factor, a foveal target of 8° would have to be enlarged to 88° for an eccentricity of 40° . Abramov et al. (1991) have proposed a functional summation area for colour sensitivity. Their findings indicate that a critical size of 6° is necessary at 40° eccentricity, further enlarging the target size did not enhance the perception of colour. Our aim was to enlarge the stimuli to enhance the peripheral sensation. Because of the discrepancies between models we arbitrarily decided to use the cone density function as a basis for scaling at the receptor level (Curcio et al., 1991).

3.1 Methods

Subjects

The same observers as in Experiment I were tested in the present experiment.

Stimuli

The calibrations were identical to those of Experiment I. The yellow of the monochromatic grating was a mixture of the equiluminous red and green. All stimuli were circular targets consisting of R/G sine wave gratings. In the two parts of this study (isoluminance and chromatic motion) the stimuli

shared the same attributes. The following eight meridians were tested [temporal (0°), superior-temporal (45°), superior (90°), superior-nasal (135°), nasal (180°), inferior-nasal (225°), inferior (270°), inferior-temporal (315°)]. The eccentricities were created by having the observers fixate at different locations around the sine wave grating, while the stimulus remained exactly in front of the subject. On each meridian, five eccentricities were assessed: 0, 5, 10, 20, and 40° . At each point the stimuli were presented perpendicular to the axis (see Figure 2.5). We presented the stimuli orthogonal to each axes because there is evidence that humans are more sensitive to motion directed toward them (Raymond, 1994). Presentation of the different stimulus orientations was possible by inserting the computer monitor in a rotating box, which permitted to rotate the monitor in 4 orientations. Thus, the stimuli presented on the horizontal meridian were vertical sine wave gratings, the ones presented on the vertical meridian were horizontal sine wave gratings, the ones presented on the superior-temporal and inferior-nasal were a 45° counter-clockwise sine wave gratings, and finally, the ones presented along the superior-nasal and inferior-temporal meridian were 45° clockwise sine wave gratings. Rotating the screen did not have an effect on the screen calibration. The stimuli were respectively of 8, 10, 12.5, 16, and 20° (viewed at a distance of 57 cm) to roughly compensate for the cone density function changes with eccentricity. All stimuli contained four cycles of red-green bars. Therefore, the spatial frequencies used were 0.5, 0.40, 0.32, 0.25, and 0.20 cycles per degrees respectively. These spatial frequencies were also chosen to minimize the effect of transverse chromatic aberration (TCA). The influence of luminance artifacts are minimized if a spatial frequency of 0.5 cpd or lower is used (Faubert et al., 1994). In a previous study (Faubert et al., 1994) we induced transverse chromatic aberrations with prisms up to the order of 0.40Δ

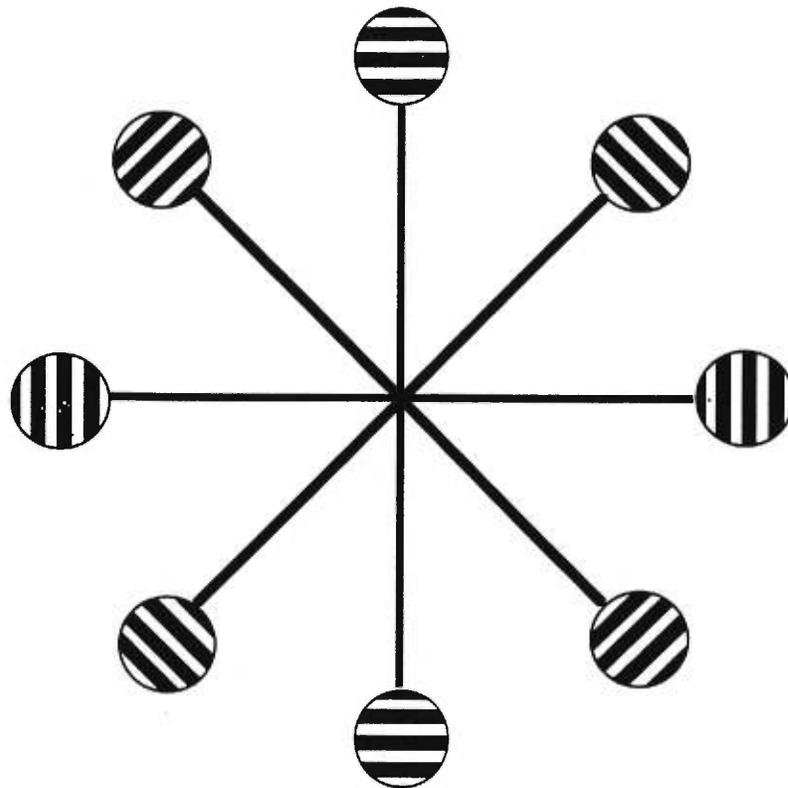


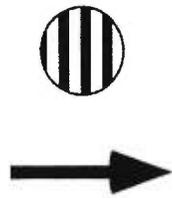
Figure 2.5. Representation of the stimuli positions on the eight meridia of the 80 degree visual field.

which is equivalent to natural TCA out to 40° eccentricity (Ogbo & Bedell, 1987). We found that the chromatic motion for gratings with spatial frequencies of 0.5 and lower was not affected by the large amount of TCA. In the presented experiment we started with gratings of 0.5 cpd at the fovea and reduced spatial frequency with increasing eccentricity. Therefore we considerably reduced any possible contaminations due to chromatic aberrations.

The subjects had to perform two tasks: an isoluminance and a chromatic motion task. These two procedures followed the motion nulling paradigm as used by Cavanagh and Anstis (1991).

In the chromatic motion perception paradigm, two sine wave gratings each containing opposite motion are generated. An isoluminant grating with a chromatic contrast of 60% (that is 60% of the phosphors' maximum modulation) established from the isoluminance task (see method used in Experiment I) and an achromatic grating (yellow-black) of the same size are drifting in opposite directions. The isoluminant grating is in fact composed of the same red/dark red and green/dark green gratings used in Experiment 1 except in this case they are drifting in the same direction superimposed 180° out of phase (Figure 2.6). The achromatic grating is produced by superimposing inputs from the red and green guns in phase (yellow grating). The achromatic contrast necessary to null the motion (by the method of adjustment) was considered the relative strength of the contribution from the chromatic system. The larger the contrast, the larger is the corresponding contribution of the chromatic system.

Red-green isoluminant grating



Achromatic grating

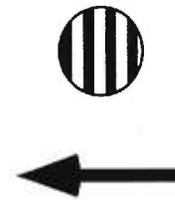


Figure 2.6. The chromatic isoluminant grating (see Exp. I) is superimposed on an achromatic drifting grating. The contrast of isoluminant grating is fixed. The achromatic contrast necessary to produce a counterphase flicker (motion nulling) is the relative contribution from the chromatic system to the perception of motion.

Procedure

For each condition, 5 trials were performed to establish the subject's isoluminance equilibrium. The average of these trials was taken as the R/G isoluminance level for a given visual field location. Then, 5 trials of the motion nulling task were performed at the same visual field location. Again, the average of these trials was taken as the relative contribution of colour to motion for that specific field location. The observer completed 10 trials (5 isoluminance adjustments and 5 chromatic motion adjustments) for each of the combinations of eight meridians and five eccentricities, for a total of 400 trials.

3.2 Results and Discussion

Isoluminance

Average isoluminance values for each observer are plotted as a function of eccentricity in Figure 2.7. We can notice, as in Experiment I, that there are small differences in the subjects' colour perception baseline. Generally, isoluminance equilibrium changes as we present the stimulus further away from the fovea, however the change is not as dramatic as found in the first experiment. Only the collapsed data (for visual field) is shown because the trends were the same as in the first experiment. It seems that increasing the stimulus size and decreasing its spatial components have partly compensated for eccentricity (see Figure 2.8). The fact that we failed to completely compensate for eccentricity implies that post-receptoral scaling

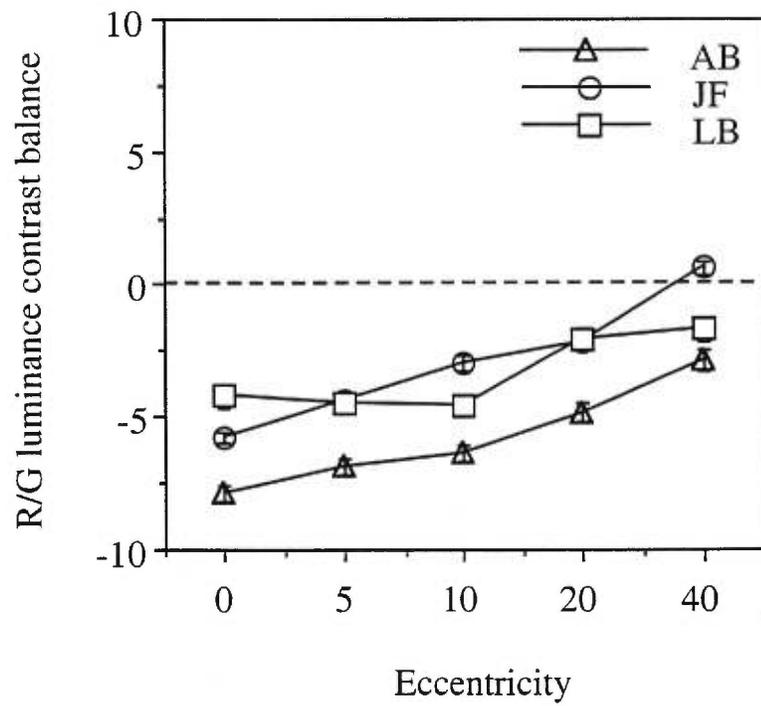


Figure 2.7. Average isoluminance values grouped per subject as a function of retinal eccentricity.

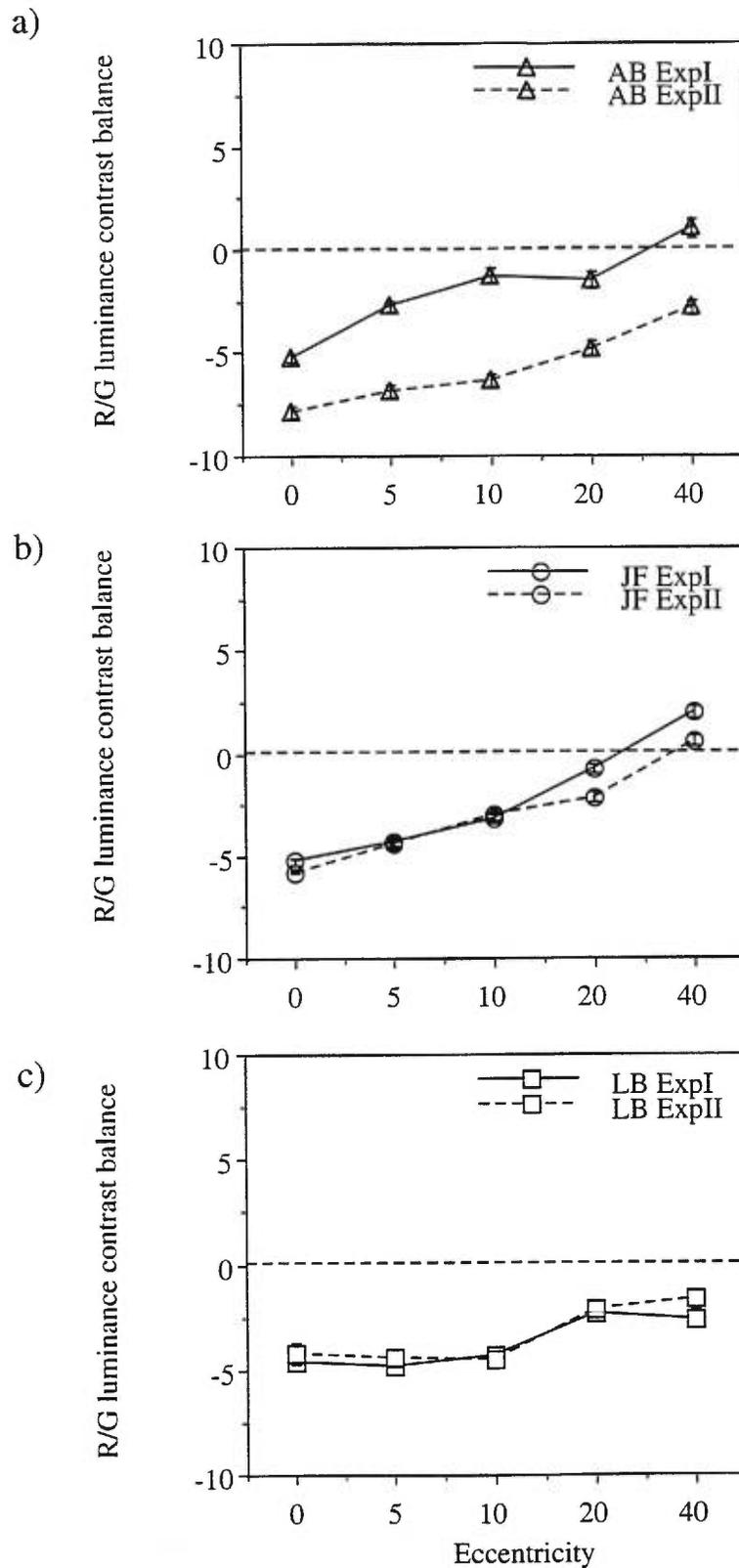


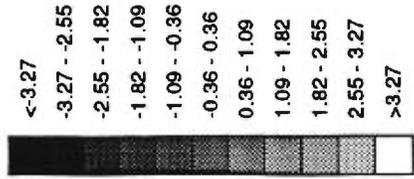
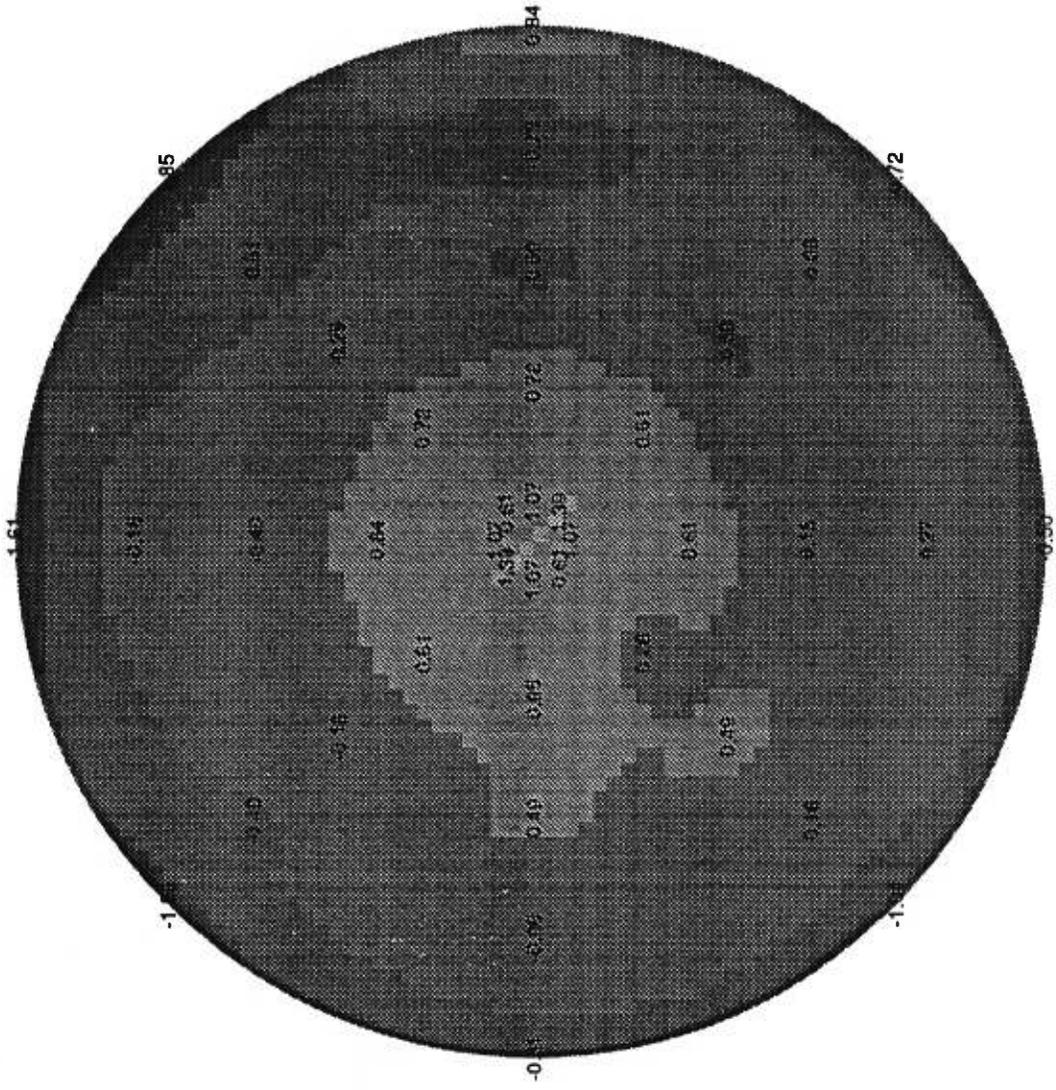
Figure 2.8. Average isoluminance values as a function of retinal eccentricity for each observer. Thick lines represent the isoluminance values obtained in Experiment I; dotted lines represent the isoluminance values obtained in Experiment II where the stimuli sizes increased with increasing eccentricity.

factors might be involved. Still, as compared to the center of the visual field, the peripheral portion needs, in general, more red relative to green contrast to obtain isoluminance.

Motion

A 5 X 8 ANOVA (eccentricity and visual field meridian) with repeated measures was performed on the chromatic motion sensitivity measures for each subject (subject AB: $F(28,112) = 14.862$, $p < 0.001$; subject JF: $F(28,112) = 9.904$, $p < 0.001$; and subject LB: $F(28,112) = 27.009$, $p < 0.001$). In all cases, the results indicate a significant interaction of eccentricity and visual field meridian.

The measures in relative sensitivity to motion show that the chromatic system responded to motion throughout the visual field. As we tested further in the periphery, motion sensitivity decreased. We can examine the results in more detail by mapping each observer's motion sensitivity across the visual field on a grayscale. Figure 2.9 illustrates the normalized scores (Z-scores) of each observer's motion sensitivity as a function of eccentricity and visual field meridian. Since the relative sensitivity baseline to chromatic motion differs between the three subjects (as observed at the fovea), and that we use a finite number of gray levels, we chose to use Z-scores to emphasize the relative changes of motion sensitivity for each observer. The Z-scores were calculated from the average obtained with the 200 trials. The 40 Z-scores of subject AB were calculated from the mean of all AB's motion values (6.278 and a s.d. of 1.753), and so on for the two remaining subjects. Subject JF's Z-scores were based on a mean of 6.131 and a s.d. of 2.250, whereas subject LB's Z-scores were based on a mean of 4.330 and a s.d. of 1.323.



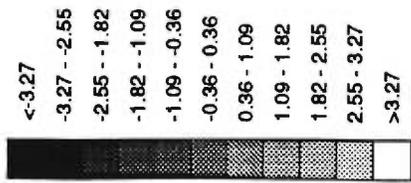
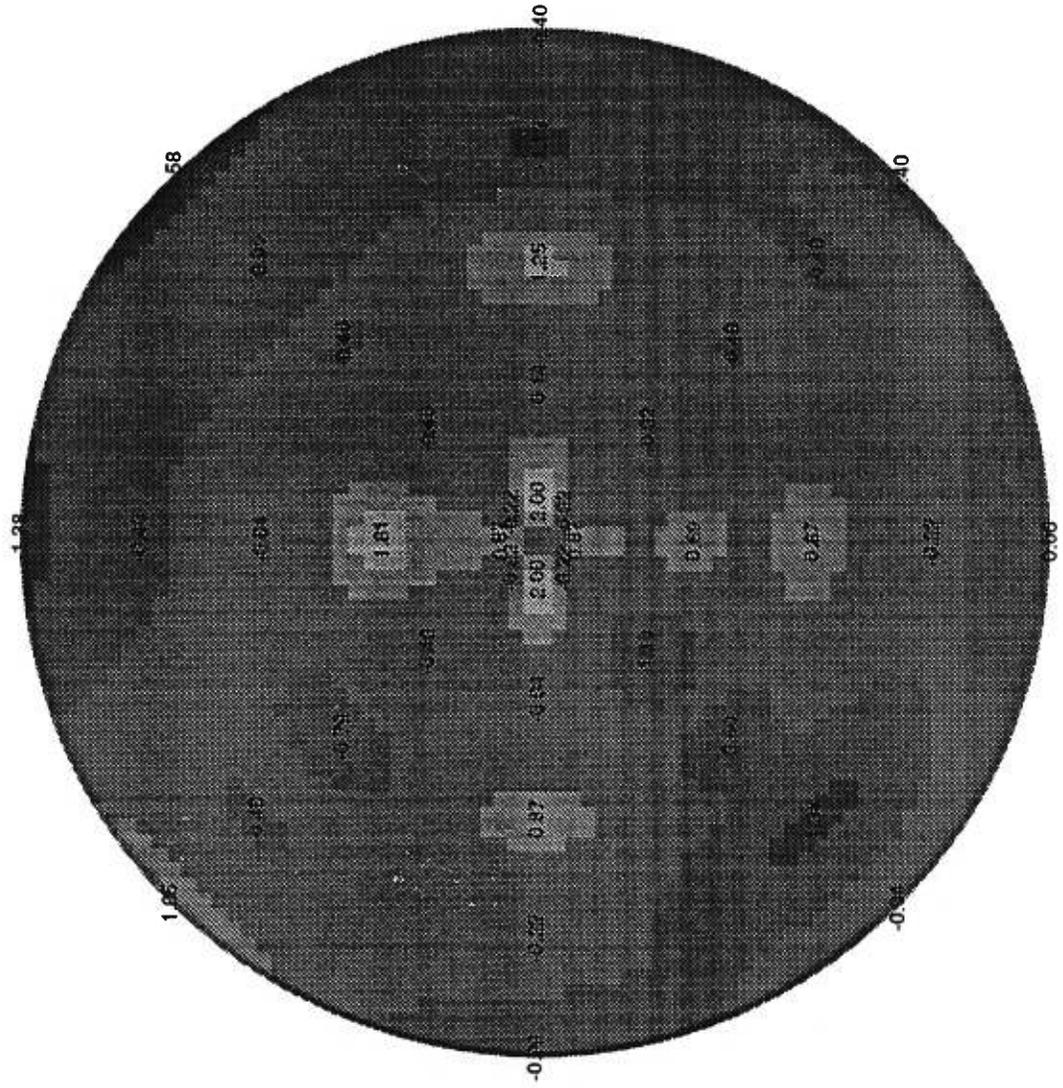


Figure 2.9. Chromatic motion sensitivity as a function of visual field meridian and eccentricity. The center represents the fovea, the edge of the map represent 40 degrees of eccentricity. The temporal meridian (0°) is on the right side, the superior meridian is represented on the top of the map. Sensitivity to chromatic motion is represented by Z-scores. The lighter the area, the more sensitive are the subjects to chromatic motion. Chromatic motion sensitivity measures for (a) subject AB, (b) subject JF, (c) subject LB.

The data of subject AB shows a decrease in motion sensitivity for the superior and temporal axes and also on the inferior-nasal axis starting at 20° of eccentricity. Subject JF obtained a smooth decrease of sensitivity across the visual field, with a steeper slope for the superior and temporal portions of the visual field. At 20° of eccentricity and beyond, subject LB shows a steeper function decrease of chromatic motion sensitivity for the superior and temporal parts of the visual field. At 10° of eccentricity, 2 out of the 3 observers (AB and LB) also showed diminished chromatic motion sensitivity on the oblique axes (superior-temporal and inferior-nasal).

4. Conclusion

Isoluminance

The results of Experiment I indicate that, without changing the target size, the R/G isoluminance equilibrium was relatively constant for the nasal, temporal, and inferior meridians, except for 40° of eccentricity where the subjects significantly increased the red luminance contrast relative to the green luminance contrast to obtain a perception of isoluminance. For the superior meridian, a marked change in R/G isoluminance equilibrium was present at 20° and 40° of eccentricity. One implication could be that the superior meridian contains relatively less L- type versus M- type receptors than other visual areas. Another possible explanation is that the post-receptoral weighting of the two colours involved in our study changes with increasing eccentricity and/or between visual field areas.

Findings of Abramov et al. (1991) and Weitzman and Kinney (1969) state that if we sufficiently increase the stimuli size, it is possible to obtain similar identification thresholds from the fovea to 20° of eccentricity. At further eccentricities, thresholds for colours could not be obtained even with an increased stimulus size. However, our findings indicate that when we scale the target according to the cone density function (Curcio et al., 1991) in Experiment II, the R/G isoluminance equilibrium was similar to Experiment I in the central visual field and up to 10° of eccentricity. A slight difference in R/G ratio was observed at 20° and beyond. The isoluminance ratios decreased in the peripheral visual field, thus suggesting that we have only partially compensated for the lower cone density in the periphery implying the need for a post-receptoral scaling function for red-green isoluminance ratios.

Studies have reported that it is possible to perceive colours beyond 40° of eccentricity (Abramov et al., 1991; Ferree & Rand, 1919; Stabell & Stabell, 1981). Therefore, we still need to know how the peripheral cells code chromatic information (qualitative), and we also need to establish an appropriate scaling factor (quantitative). It was reported that thresholds for green and yellow are greatly reduced in peripheral locations (Abramov et al., 1991; Weitzman & Kinney, 1969), making the peripheral retina more sensitive to short wavelengths (blue) and to long wavelengths (red). Our results clearly show that more red contrast was required to set isoluminance for drifting sinusoidal gratings. This gives us a reason to believe that there must be a post-receptoral mechanism involved for setting isoluminant conditions.

Chromatic motion

First and foremost, we have demonstrated that it is possible to perceive chromatic motion across an 80° visual field at each tested position. Even though each observer established his/her isoluminance equilibrium prior to performing the motion nulling task, we obtained relative chromatic motion measures indicating interindividual differences in the motion sensitivity baseline (as obtained in the fovea). Some observers were more sensitive than others, but they all were able to perceive chromatic motion across the 80° visual field.

Second, the perception of R/G chromatic motion in the periphery was weaker than that observed in the central visual field, as we expected. For further eccentricities (i.e.: 20° and 40°), a motion sensitivity asymmetry becomes more apparent. The superior visual field seems to be the least sensitive to colour motion, whereas the inferior field appears as the most sensitive. Previous findings (on cell distribution) suggested that the inferior visual field was specialized for motion, and that the superior field was more specialized for colours (Previc, 1990). The results obtained in this study clearly indicate that the inferior field is better than the superior field for processing chromatic motion information under isoluminant conditions.

Do the chromatic and achromatic systems stimulate the same motion mechanisms?

We know that the middle temporal (MT) cortical area is the center responsible for motion processing (Maunsell & Van Essen, 1983). Much of the information feeding this area are luminance signals, whereas chromatic information feeds area V4 (Lueck, Zeki, Friston, Deiber, Cope, Cunningham, Lammertsma, Kennard & Frackowiak, 1989). There is also evidence that MT

receives input from the chromatic system (Ferrera, Rudolph & Maunsell, 1994). A recent psychophysical study demonstrates that there are two independent entries in the motion center, one for colour and another for luminance signals (Cropper & Derrington, 1996). Other researchers have proposed that V4 must be linked to MT for higher chromatic motion processing (Cavanagh et al. 1984; 1985). Because we obtain better chromatic motion sensitivity in the inferior visual field it follows that the chromatic motion mechanisms show the topographical specialization pattern for motion (inferior visual field) as opposed to colour (superior field) as proposed by Previc. Therefore, another possibility is that the chromatic motion perception we obtain may be via a portion of the chromatic system which goes directly to MT. It may also imply that the chromatic system for motion stimuli may be primarily localized in the lower visual field which contrasts Previc's assumptions about P and M visual field distribution.

Finally, we observed that the peripheral mechanisms do not seem to respond as strongly to chromatic motion as the foveal mechanisms. Perhaps the respective mechanisms operate on different motion cues. Further research will explore the difference between foveal and peripheral chromatic mechanisms for the perception of local vs global features of motion.

Acknowledgments

This research was supported by grants NSERC OGP0121333 and FCAR 93NC0903 to JF. LB was supported by an FCAR doctoral fellowship. We wish to thank Patrick Cavanagh for providing an earlier version of the software. We thank Anne Bellefeuille for participating in the experiment. We thank François Bellavance for the help provided on the statistical analyses. We also thank Andrew Metha and an anonymous reviewer for constructive comments on the earlier draft.

Chapitre 3

DEUXIEME ARTICLE

Effet oblique et mouvement chromatique rouge-vert

Cette étude est parue comme article sous le nom: "*The Oblique Effect with Colour Defined Motion Throughout the Visual Field*" dans le journal *Vision Research*. (Bilodeau et Faubert (1999), *Vision Research*, 39, 757-763). Ce chapitre est une reproduction exacte du texte de cet article.

RESUME

Nous avons mesuré l'effet oblique (EO) et l'effet oblique méridional (EOM) dans la tâche de mouvement chromatique rouge-vert à plusieurs excentricités dans un champ visuel de 80 degrés. Quatre différentes orientations de réseaux sinusoidaux ont été utilisées. En général, la sensibilité au mouvement chromatique a diminué avec l'excentricité rétinienne, et ce pour l'ensemble des méridiens testés. De plus, la sensibilité au mouvement chromatique a été plus élevée pour les réseaux horizontaux et verticaux, ce qui confirme un EO au détriment d'un EOM. L'EO est présent de la fovéa à 20 degrés d'excentricité, mais la magnitude de l'EO varie entre les sujets. Il a été possible de percevoir le mouvement chromatique jusqu'à 40 degrés d'excentricité, mais l'orientation du réseau sinusoidal n'influence pas la sensibilité au mouvement chromatique de façon constante. La présente étude confirme nos données obtenues précédemment sur la sensibilité au mouvement chromatique ainsi que sur les valeurs d'équiluminance dans l'ensemble du champ visuel. De plus, nos données indiquent que les mécanismes chromatiques peuvent démontrer des EO à des fréquences spatiales plus basses que ce qui a été rapporté pour les mécanismes achromatiques.

ABSTRACT

We assessed the extent of the oblique effect (OE) and the meridional orientation effect (MOE) for a chromatic motion task using red/green gratings throughout an 80 deg visual field. Four different stimulus orientations were tested. Generally, sensitivity to chromatic motion decreased with increasing eccentricity regardless of the visual field meridian. Also, sensitivity was highest for horizontal or vertical gratings, thus supporting the presence of an OE rather than of a MOE. The strength of the OE varied between subjects, but was present from the fovea to 20 deg of eccentricity. At 40 deg of eccentricity, chromatic motion was always perceived but the grating orientation did not consistently influence chromatic motion sensitivity. The present study confirmed our previous results on chromatic motion sensitivity and isoluminance ratios throughout the visual field. In addition, our data show that the chromatic system can exhibit OEs at lower spatial frequencies than is observed for the achromatic system.

1. Introduction

The oblique effect (OE) (Berkley, Kitterle & Watkins, 1975; Rovamo, Virsu, Laurinen & Hyvärinen, 1982; Matin, Rubsamen & Vannata, 1987; for a general review see Appelle, 1972) refers to the observed reduction in sensitivity to oblique stimuli. The OE has been reported in central vision for the detection of achromatic gratings (Heeley, Buchanan-Smith & Heywood, 1993; Caelli, Brettel, Rentschler & Hilz, 1983; Mansfield, 1974; Campbell, Kulikowski & Levinson, 1966) and for the detection of isoluminant stimuli (Reisbeck & Gegenfurtner, 1996). The latter study showed that the magnitude of the effect was equivalent for isochromatic gratings and isoluminant gratings once they were equated for cone contrast by the root-mean-square method. Murasugi and Cavanagh (1988) tested the strength of the OE by contrasting chromatic and achromatic detection thresholds. They tested four grating orientations and obtained the OE, as well as an anisotropy between horizontal and vertical gratings. Sensitivity was higher for vertical gratings than horizontal when they tested with chromatic stimuli, whereas no difference was apparent between vertical and horizontal gratings with achromatic stimuli. OEs for achromatic motion sensitivity have also been reported (Coletta, Segu, & Tiana, 1993; Heeley, Buchanan-Smith, 1992; Yo & Wilson, 1992). In these studies, sensitivity was higher for horizontal or vertical path than for oblique paths.

Investigations of the OE using achromatic gratings have also been carried out in the peripheral visual field, where the OE disappeared between 15 degrees (deg) and 25 deg of retinal eccentricity (Rovamo et al., 1982; Lundh, Lennerstrand & Derefelt, 1983; Temme, Malcus & Noell, 1985). However, an

orientation effect was observed, which depended on the orientation of the stimuli and the visual field meridian tested rather than on the orientation of the stimulus alone as in the classic OE. These authors demonstrated that detection thresholds were lower when the gratings were parallel to the meridian (horizontal grating on the horizontal meridian; vertical grating on the vertical meridian), and this was also true for the 45 deg and 135 deg meridians. This effect is referred to as the meridional orientation effect (MOE). Rovamo et al. (1982) also reported that contrast sensitivity was worst when the gratings were presented orthogonal to the visual field axes (e.g., vertical gratings on the horizontal axis, horizontal gratings on the vertical axes).

Further research in the peripheral visual field (Cormack, Blake & Hiris, 1992; Galvin, Williams & Coletta, 1996) and parafoveal visual field (Coletta et al., 1993) reported OEs for achromatic motion sensitivity. In the periphery, subjects were able to correctly identify the direction of motion when the stimulus was moving vertically or horizontally, but could not do so for gratings displaced along a 45 deg angular path for example. In the parafovea, subjects identified the direction of motion, but performance decreased rapidly as the spatial frequency of the grating was increased (Coletta et al., 1993).

There is clear evidence that the central visual field is more specialized for colour analysis (Mullen, 1991; Stromeyer, Lee & Eskew, 1992), whereas the peripheral visual field appears to be specialized for detecting objects in motion (Previc, 1990). Nonetheless, previous investigations have demonstrated that motion can be perceived with the chromatic system in central vision (Cavanagh & Anstis, 1991; Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Gorea & Papathomas, 1989; Cropper & Derrington, 1996). Motion sensitivity

of the chromatic system has been tested in the inferior visual field, extending to 24 deg of eccentricity (Metha, Vingrys & Badcock, 1994), and we recently demonstrated that chromatic motion could be perceived up to 40 deg of eccentricity (Bilodeau & Faubert, 1997).

The present study was devised to answer the following questions:

- 1) Do we get OEs with suprathreshold colour defined motion stimuli.
- 2) Do we get OEs and/or MOEs throughout the visual field.

We answered these questions by comparing sensitivity for four different grating orientations in an 80 deg visual field, which was divided into eight meridia.

2. Methods

Subjects

Five subjects participated in this study. Three subjects completed all the experimental conditions, two being trained psychophysical observers (JF and LB) and one naive subject (KP). Two additional subjects were tested in central vision only, one trained psychophysical observer (VD) and one naive observer (YV). All subjects had normal or corrected to normal vision, and they all had normal colour vision. Subjects used their preferred eye.

Apparatus and stimuli

Viewing distance was fixed at 57 cm using a chin rest. The stimuli were presented on a standard 13" RGB Apple monitor and generated by a

Macintosh IIfx computer. The radiometric characteristics of the RGB guns and the white used on the monitor have been described previously by Faubert (1994, 1995). The maximum luminance possible for red, green, and blue were 19, 57.5, and 9.3 cd/m^2 respectively. The average luminance of the stimuli and the testing screen was 19 cd/m^2 . The background of the monitor consisted of random black and white dots each measuring 4 pixels (1 pixel = 2.4 min of arc). The stimulus was a circle filled with red-green (R/G) sine wave gratings. The stimulus configurations for the two tasks, isoluminance and chromatic motion, were the same for a given condition. The following eight meridians were tested: temporal (0 deg), superior-temporal (45 deg), superior (90 deg), superior-nasal (135 deg), nasal (180 deg), inferior-nasal (225 deg), inferior (270 deg), inferior-temporal (315 deg). Different eccentricities were tested by having the subjects fixate at different locations around the monitor. A central position (0 deg of eccentricity) was assessed and on each meridian, four eccentricities were assessed: 5, 10, 20, and 40 deg from the center. The stimulus diameter was increased with eccentricity (8, 10, 12.5, 16, and 20 deg respectively) to roughly compensate for the cone density function changes with eccentricity and to allow a direct comparison with our previous study (Bilodeau & Faubert, 1997). All stimuli contained four cycles of red-green bars. Therefore, the spatial frequencies used were 0.5, 0.4, 0.32, 0.25, and 0.2 cycles per deg respectively. For each fixation point, four different stimulus orientations were tested. The gratings were presented horizontally, vertically, right oblique i.e. with 45 deg of clockwise rotation from vertical (RO), and left oblique i.e. with 45 deg of counter-clockwise rotation from vertical (LO).

The stimulus used for the isoluminance task consisted of a light-red/dark-green grating superimposed on a dark-red/light-green grating

(Cavanagh, Anstis & MacLeod, 1987). The waveforms of the colour gratings are given as:

$$R(x,t) = 0.5 * L_R * \{ [1 + m * \sin(2\pi f_S x) * \sin(2\pi f_T t)] + [1 + \cos(2\pi f_S x) * \cos(2\pi f_T t)] \} \quad (3.1)$$

$$G(x,t) = 0.5 * L_G * \{ [(1 + m * \sin(2\pi f_S x) * \sin(2\pi f_T t)) + [1 - \cos(2\pi f_S x) * \cos(2\pi f_T t)] \} \quad (3.2)$$

R was the red luminance, G was the green luminance, L_R corresponded to the red mean luminance, L_G was the green mean luminance, x was the horizontal position, t was time, m was the contrast of the luminance grating, f_S was the spatial frequency of the gratings, and f_T was the temporal frequency of the gratings. A yellow/dark-yellow (luminance) grating was superimposed on the counterphased colour gratings differing by 90 deg of spatial and temporal phase. Any chromatic variations in the colour gratings was accompanied by the same variation in the colours of the luminance grating; therefore, the colours remained identical for the two gratings. The luminance grating was 90 deg out of phase with the colour grating, which added to the luminance contrast of the colour grating allowed the grating to drift (Cavanagh et al., 1987). If the red luminance was higher than the green, rightward motion was perceived. If green luminance was higher than the red, leftward motion was perceived. If the luminance components were equal, a flicker was perceived. Combining Equations (1) and (2) gave the total spatial and temporal luminance variation ($L(x,t)$):

$$\begin{aligned} L(x,t) &= R(x,t) + G(x,t) \\ &= L_R + L_G + 0.5 * [m * (L_R + L_G) + L_R - L_G] * \cos[2\pi(f_S x - f_T t)] \\ &\quad + 0.5 * [m * (L_R + L_G) + L_G - L_R] * \cos[2\pi(f_S x - f_T t)] \end{aligned} \quad (3.3)$$

To get an isoluminance measure the subjects adjusted the luminance contrast of the green waveform until the bars produced a counterphase flicker. The chromatic contrast of the red and green was preset at 60% of the phosphors' maximum. The luminance contrast of the luminance grating was set at 10%, which gave a good range of visible motion and in turn helped the subjects to set isoluminance.

The stimulus used for the colour motion task consisted of the previously established isoluminant grating which remained spatially counterphased but temporally in phase, and an isochromatic grating (yellow/dark-yellow) of the same size drifting in the opposite direction. The strength of the motion corresponded to the contrast of the isochromatic grating necessary to null the drift.

Procedure

The first task was to adjust the luminance contrast of the gratings until the observer could no longer identify a clear motion direction (subjects perceived the bars as counterphase flickering). Subjects were asked to make 5 consecutive adjustments for each condition. The average of these 5 measures ($L_R - L_G$) was considered as the R-G isoluminance value for that condition.

Immediately after completing the isoluminance task for a given condition, the subject adjusted the luminance contrast of the isochromatic grating, which was drifting in the opposite direction to the isoluminant grating, until he/she could no longer perceive a clear motion direction (the bars appeared as counterphase flickering). The average of 5 consecutive

adjustments was treated as the relative contribution of the chromatic system to the perception of motion.

For any given eccentricity, four different stimulus orientations were presented, along 8 visual field meridians for a total number of 132 conditions. For each condition, 5 isoluminance adjustments and 5 motion nulling adjustments were made, for a total of 1320 trials for the entire experiment.

3. Results

Isoluminance

The isoluminance values consisted of $L_R - L_G$. A negative value indicated that red contrast was lower than green at isoluminance, a positive value indicated a higher red contrast to match the green contrast, whereas a null value (0) indicated that the red and green contrasts were physically equal. An 8 X 4 X 4 (meridian, eccentricity, and stimulus orientation) analysis of variance (ANOVA) was performed on the isoluminance values. We obtained a significant interaction between eccentricity and stimulus orientation ($F(9, 256) = 4.577, p < 0.0001$) as well as a meridian effect ($F(7, 256) = 4.911, p < 0.0001$). Isoluminance values averaged across grating orientations are represented for each subject in Figures 3.1a-c.

Our previous study (Bilodeau & Faubert, 1997) had demonstrated a discrepancy in R-G values between the inferior and superior axes, where more red contrast was necessary to set isoluminance along the superior axis than along the inferior axis as eccentricity increased. We averaged the data of

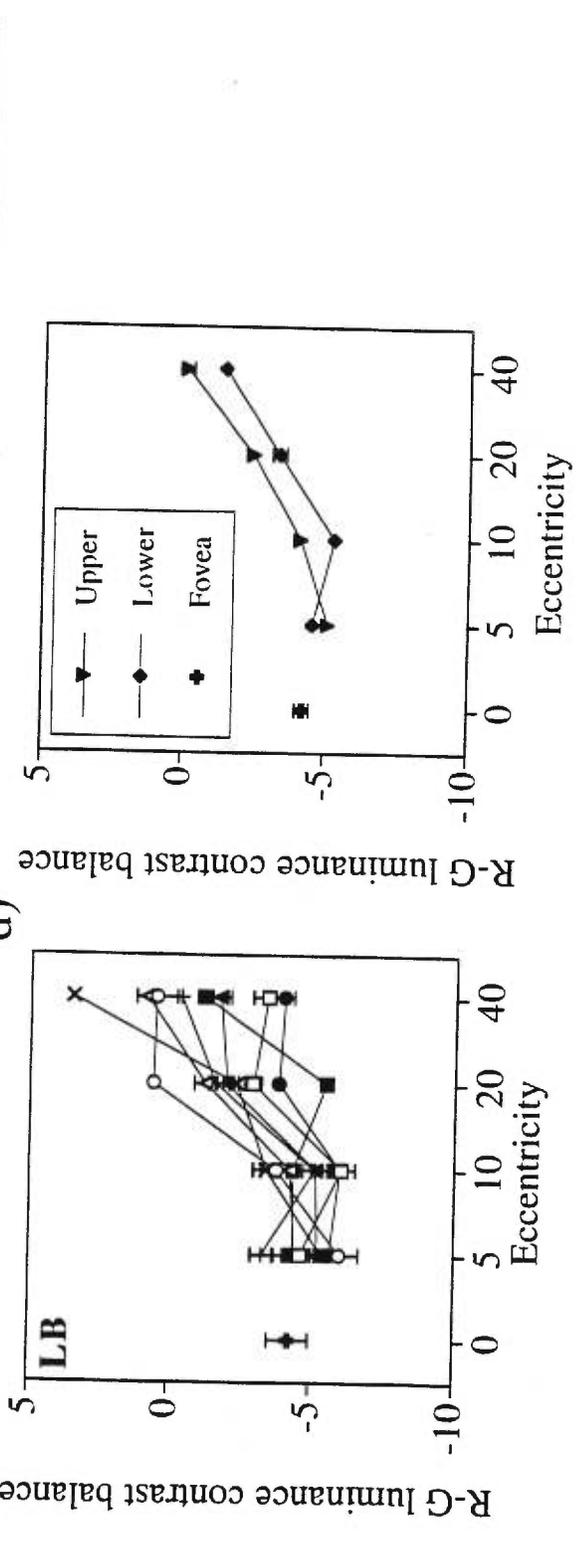
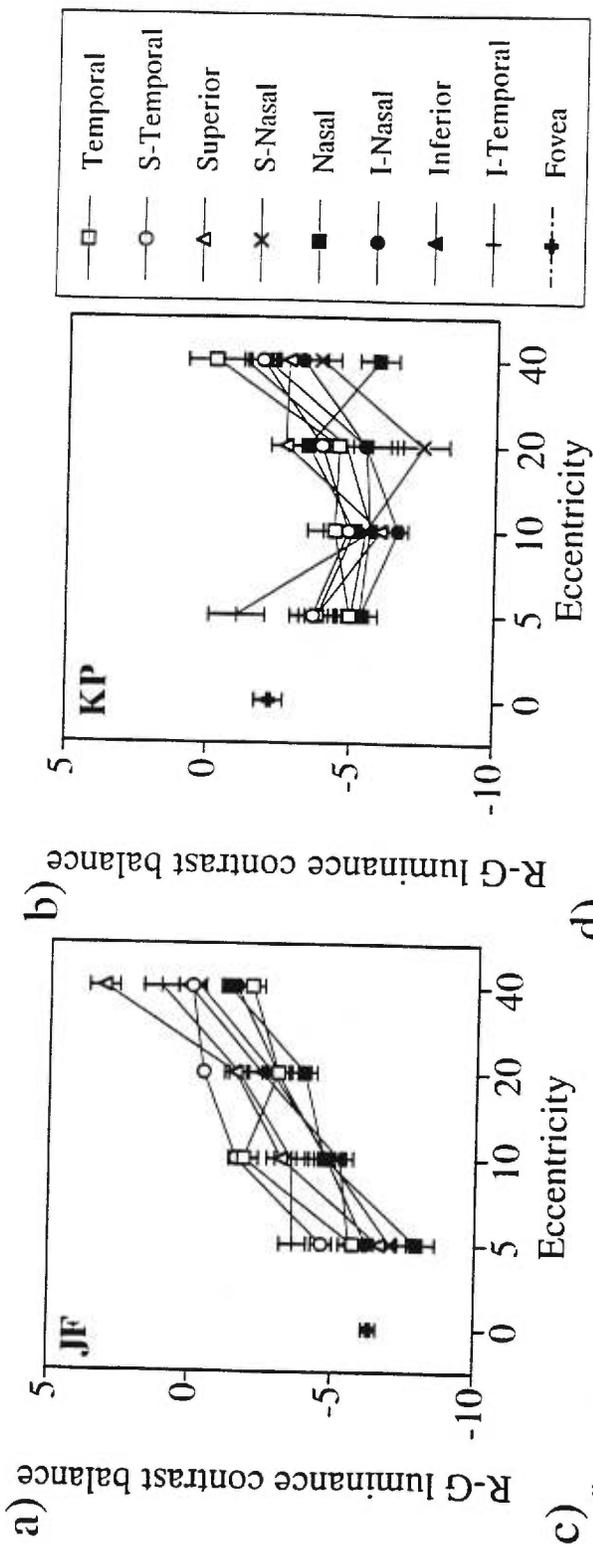


Figure 3.1. Isoluminance values averaged across stimulus orientations and plotted as a function of eccentricity. (a) to (c) represent individual data. (d) Isoluminance values averaged separately for the upper (the values obtained on the superior-temporal, superior, and superior-nasal meridia) and for the lower field (the values obtained on the inferior-temporal, inferior, and inferior-nasal meridia). Error bars represent the standard error of the mean.

the present experiment for the upper field (including superior-temporal, superior, and superior-nasal axes) and for the lower field (including the inferior-temporal, inferior, and inferior-nasal axes) and plotted the mean values as a function of eccentricity in Figure 3.1d. Consistent with our previous observations, we found that more red contrast was necessary to set R-G isoluminance conditions in the upper visual field.

Motion

The higher the equivalent contrast, the stronger the chromatic input to motion. An 8 X 4 X 4 (meridian, eccentricity, and stimulus orientation) ANOVA was performed on the chromatic motion sensitivity expressed as equivalent contrast. Two main effects were found: the eccentricity factor significantly influenced the data ($F(3, 256) = 55.627, p < 0.0001$), and the stimulus orientation factor ($F(3, 256) = 13.028, p < 0.0001$) significantly influenced the data thus suggesting an OE. The two main effects are represented in Figure 3.2a. In general, the relative contribution of the chromatic system to motion significantly decreased with increasing eccentricity, regardless of the visual field meridian. The data are plotted as a function of eccentricity for each stimulus orientation for each observer in Figure 3.2b to 3.2d. The influence of the eccentricity factor was present for each observer, whereas the orientation effect fluctuated between observers. Subject JF showed a clear OE from the fovea to 20 deg of eccentricity, and a weaker one at 40 deg. Subject LB showed a clear OE from the fovea to 10 deg of eccentricity, and at 20 deg of retinal eccentricity the effect was weaker. At the fovea subject KP was more sensitive to obliques than horizontal or vertical gratings, whereas she showed a clear OE only at 10 deg of eccentricity. Because of the reversed pattern at the fovea fixation for observer KP, we

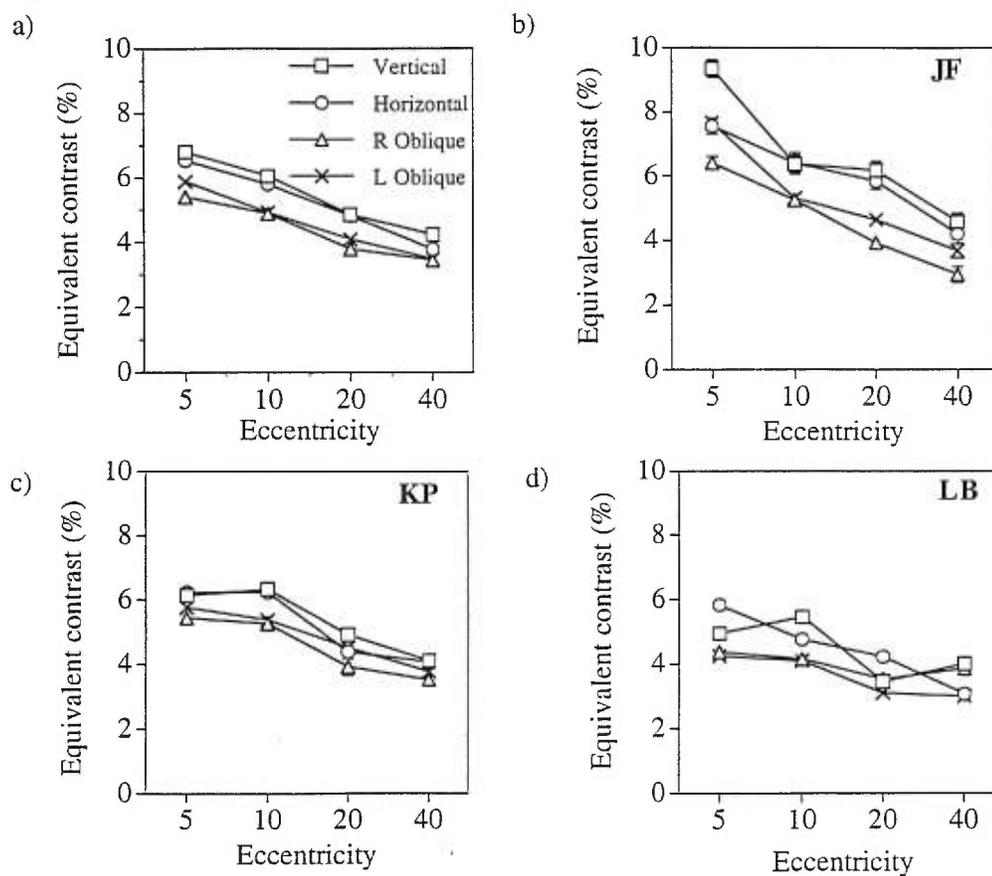


Figure 3.2. Average equivalent contrast measures as a function of eccentricity. The values are grouped for each stimulus orientation. (a) group means; (b) (c) and (d) are individual measures. Error bars represent the standard error of the mean.

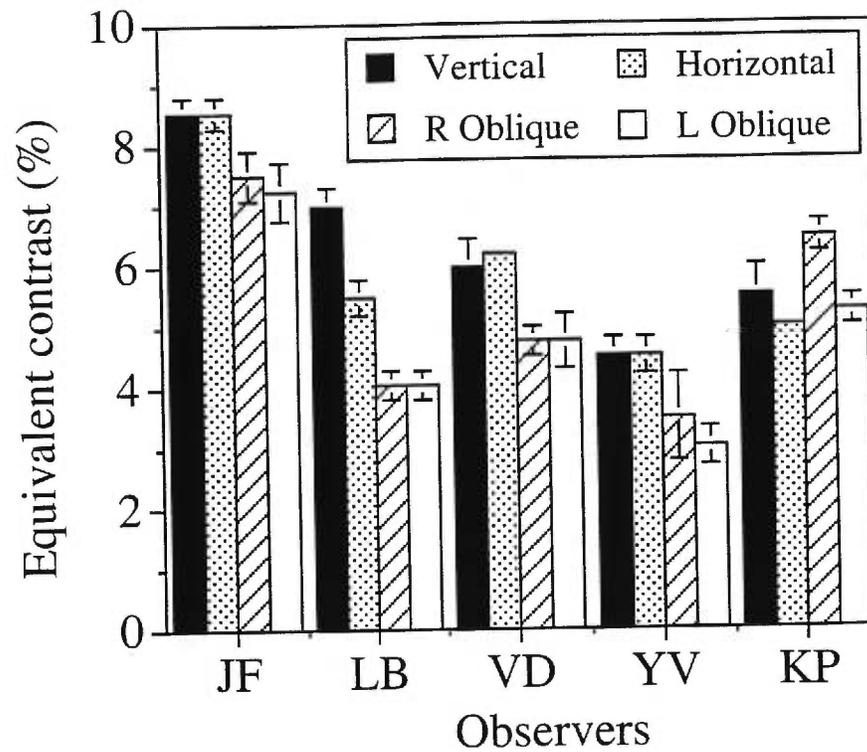


Figure 3.3. Equivalent contrast measures of various stimulus orientations at the central fixation (0 deg) for the five observers. Error bars represent the standard error of the mean.

tested two more subjects for all the orientations at the fovea and compared their results with the other observers (see Figure 3.3). Observer VD showed a marked OE where his sensitivity to chromatic motion was highest for vertical and horizontal orientations and lowest for the two obliques, whereas observer YV showed a weaker OE but showed a similar pattern of sensitivity (higher equivalent contrasts were necessary to null the motion for horizontal and vertical stimuli).

A one-way ANOVA (orientation factor) was performed on the equivalent contrast measures obtained at the fovea. We obtained an OE ($F(3, 9) = 16.141, p < 0.001$) where the highest sensitivity was obtained for horizontal/vertical stimuli as compared to the two obliques.

4. Discussion

The results of this experiment show OEs, as assessed with the chromatic motion task, at the fovea and in the peripheral visual field. At 40 deg of eccentricity, the grating orientation did not influence the motion sensitivity of the chromatic system. Furthermore, the motion sensitivity did not differ as a function of the meridian tested. This suggests a dissociation of the OE from the MOE for chromatic motion, in contrast to the findings of Rovamo et al. (1982) who observed MOEs for achromatic grating acuity.

The spatial component

Murasugi and Cavanagh (1988) have reported a vertical anisotropy that takes place at the fovea with a contrast detection task using isoluminant and

isochromatic gratings presented at 4 different orientations. However, the vertical anisotropy was present for only two of the five subjects. The spatial frequency of the gratings we used for foveal targets was much lower (0.5 cpd) than what Murasugi and Cavanagh (1988) used (2cpd), and the different spatial components might account for the difference among these findings, although we both obtained an OE.

Coletta et al. (1993) argued that many of the motion studies that failed to obtain the OE used either very low spatial frequencies or broadband stimuli. Reisbeck and Gegenfurtner (1996) have demonstrated that the magnitude of the OEs obtained with static isoluminant stimuli were analogous to the OE reported with achromatic gratings, as long as the threshold measures were equivalent. Reisbeck and Gegenfurtner (1996) further argued that the processing of orientation might be the same for chromatic and achromatic gratings for identical spatial frequencies. In the present experiment, the stimuli used were defined by colour and low spatial frequency components. Nonetheless, an OE was observed for drifting isoluminant stimuli presented at the fovea where the spatial frequency was 0.5 cpd, which was the highest frequency that was used (nearly 10 times lower than in Coletta et al., 1993). Scaling the stimuli to roughly compensate for the cone density changes with eccentricity must have influenced the present findings.

The Eccentricity factor

Cormack et al. (1992) and Coletta et al. (1993) have found that the identification or discrimination of direction was impaired in the peripheral visual field for achromatic stimuli moving in oblique directions (for example,

45 deg or 135 deg). Coletta et al. (1993) added that performance was even more impaired if the spatial frequency was increased. The present study used decreasing spatial frequency gratings as retinal eccentricity increased, and an OE is observed at 20 deg of eccentricity, where the spatial frequency of the gratings was rather low (0.25 cpd). However, there was no evidence of an OE at 40 deg of eccentricity. Did we reach an eccentricity at which there are no longer OEs, or is there either a critical stimulus size or spatial frequency for which OEs are no longer present?

The visual field axis

Motion sensitivity did not vary for the different meridia. Therefore the findings for static achromatic gratings of Rovamo et al. (1982) and Temme et al. (1985) were not observed with drifting chromatic gratings. They had previously shown that detection thresholds were lower when the stimulus orientation was parallel to the axis and thresholds were highest when the stimulus orientation was orthogonal to the axis. In contrast, the present results for the chromatic motion task demonstrated the highest sensitivity for horizontally or vertically oriented gratings, regardless of the meridian. If the MOE had been present, the highest sensitivity would have been obtained for conditions where the stimuli were parallel to a given meridian. The data on the oblique axes (superior-temporal, superior-nasal, inferior-temporal, and inferior-nasal) did not show such a tendency. Therefore, the OE rather than a MOE is confirmed throughout the visual field for a chromatic motion task.

In summary, the present study confirmed our previous results on chromatic motion sensitivity and isoluminance values throughout the visual field (Bilodeau & Faubert, 1997). In addition, an OE was found from

the fovea to the peripheral visual field, regardless of the meridian, for chromatic motion. We found no evidence of a MOE. Finally, our data show that the chromatic system can exhibit OEs at lower spatial frequencies than are observed for the achromatic system.

Acknowledgments

This research was supported by grant NSERC OGP0121333 to JF. LB was supported by an FCAR doctoral fellowship. We thank Kamelia Petrova, Vasile Diaconu, and Yen Vo for participating in this study. We thank Andrew Herbert for editorial comments on the paper. We also thank Patrick Cavanagh for his help in the methods section.

Chapitre 4

TROISIEME ARTICLE

Les mécanismes chromatiques et le mouvement global

Cette étude est parue comme article sous le nom: "*Global motion cues and the chromatic system* " dans le *Journal of the Optical Society of America A*. (Bilodeau et Faubert (1999), *Journal of the Optical Society of America A*. 16, 1-5). Ce chapitre est une reproduction exacte du texte de cet article.

Les seuils de cohérence obtenus dans les conditions chromatiques (stimuli défini par la couleur) étaient, en majorité, au-dessus de 50 pourcent. Lorsqu'un seuil se situe à cette valeur cela signifie que la proportion signal-bruit est de 1:1. Si la valeur du seuil se situe au-dessus de 50 pourcent, la proportion signal-bruit augmente et une telle proportion (1.1:1 et plus) indique que le signal est faible, pour l'étude réalisée (100 points présentés à l'écran), il faut 50 points-signaux par rapport à 50 points-bruits pour identifier la direction du mouvement. Par ailleurs, les seuils des conditions achromatiques se situaient entre 10 et 30 pourcent, c'est-à-dire que la

proportion signal-bruit était plus petite que 1:1 (entre 1:9 et 3:7). Ce que nous affirmons dans le résumé et dans la section des résultats est que des seuils au-dessus de 50 pourcent représentent une faible performance de la part du système chromatique.

Le "mouvement global" se définit comme étant le processus par lequel les indices de mouvement locaux sont intégrés dans une étendue spatiale. Dans la tâche de mouvement global les indices de mouvement sont "locaux", tout comme le mouvement par opposition de phase. La distinction entre le mouvement simple utilisé dans les deux études précédentes avec l'annulation de mouvement et le mouvement global de la présente étude se situe au niveau de l'analyse. Cependant, dans les deux premières études, les signaux locaux sont annulés, tandis que dans l'étude de mouvement global, les indices locaux sont intégrés (pooling) afin de former un tout.

RESUME

Nous avons évalué la capacité des mécanismes chromatiques isolés à percevoir le mouvement global à l'aide de points aléatoires (random-dot kinematograms) dans un champ visuel de 40 degrés. La méthode de contraste des cônes équivalents a été utilisée pour comparer directement l'input des mécanismes chromatiques et achromatiques. Le nombre de points minimum permettant d'identifier correctement la direction du mouvement a été d'environ 20% pour les conditions achromatiques, tandis que des seuils ont obtenus pour les conditions chromatiques étaient entre quatre et cinq fois plus élevés. Pour les deux types de conditions, chromatiques et achromatiques, le centre du champ visuel a été l'endroit le plus sensible, alors que le champ visuel périphérique était moins sensible au mouvement global. Les résultats de cette étude proposent que les mécanismes chromatiques n'intègrent pas les indices de mouvement locaux afin de produire la perception du mouvement global.

ABSTRACT

The capacity of the isolated chromatic system to perceive global motion was tested in a 40 deg visual field using random-dot kinematograms. The method of equivalent cone contrasts was used to directly compare the chromatic and achromatic systems. The minimum number of dots necessary to correctly identify the motion direction was in the order of 20% for the isochromatic conditions, whereas thresholds in the chromatic conditions were four to five times higher. For the isochromatic and chromatic conditions, the central visual field was the most sensitive area, whereas the periphery was slightly less sensitive. This study suggests that the chromatic system does not efficiently integrate local motion cues to generate a global motion percept.

1. Introduction

Previous evidence suggests that the chromatic system can process motion information (Cavanagh, Boeglin & Favreau, 1985; Cavanagh & Favreau, 1985; Gorea & Papathomas, 1989; Cavanagh & Anstis, 1991; Papathomas, Gorea & Julesz, 1991; Cropper & Derrington, 1996; Bilodeau & Faubert, 1997). However the role of the chromatic system in the perception of motion is not well defined. The motion system either ignores the colour information, uses both luminance and colour, or treats the colour information as an independent input to motion. The type of input (sole contribution or interaction with the luminance system) of the chromatic system to the motion system may depend on the type of cues used in the motion task and the different parameters.

The motion nulling paradigm (Cavanagh, Tyler & Favreau, 1984; Cavanagh & Anstis, 1991; Bilodeau & Faubert, 1997; Webster & Mollon, 1997) relies on local cues; the chromatic system uses the changing position of the colour defined gratings to produce a motion percept. The percept of moving coloured gratings differs from that of moving achromatic gratings. For example, the perceived speed of moving coloured gratings is slower (Cavanagh et al., 1984), and the motion percept is not smooth (Mullen & Boulton, 1992). A further study (Cropper & Badcock, 1994) has demonstrated that jerky motion is present only for stimuli of low contrast, increasing the contrast of the chromatic display contributed to a smooth motion percept. Nonetheless, the chromatic input is present and is sufficient to produce a motion percept independently of the achromatic system.

Motion studies using plaids have shown that two different sources of local cues (two achromatic gratings) can be combined to produce a single motion percept (a coherent plaid), referred to as a second-order process (Krauskopf & Farell, 1990; Cropper, Mullen & Badcock, 1996). Reports by Krauskopf and Farell (1990) and Cropper, et al. (1996) have shown that chromatic information did not interact with the luminance information: transparent motion was perceived (two motion directions are simultaneously perceived) when a luminance grating and a chromatic grating were superimposed, so in this case local cues were not integrated to generate a unified motion percept. However, two superimposed chromatic plaids produced coherent motion (Cropper, et al., 1996). Furthermore, coherent motion was perceived for gratings along the same chromatic axis, and for gratings along different chromatic axes for small differences in orientation (less than 30 deg). Thus, the chromatic system integrated local cues for the perception of second-order motion.

Other studies have shown that luminance and chromatic information interact to produce a motion percept; for example, motion aftereffects (Cavanagh & Favreau, 1985) and global motion with random-dots (Edwards & Badcock, 1996). Edwards and Badcock (1996) have shown that adding colour to the changing polarity of luminance-contrast signal dots improved performance on a global motion task. In this case, colour helped resolve the ambiguous motion information. This suggests an interaction of chromatic and luminance information for global motion signals.

Thus far, evidence suggests that the chromatic system can process local motion signals (Gorea & Papathomas, 1989; Cavanagh & Anstis, 1991;

Papathomas et al., 1991) and it can do so in a 80 deg visual field (Bilodeau & Faubert, 1997). The present study examined whether the chromatic system alone can integrate local signals to perceive global motion using a random-dot kinematogram motion paradigm (Watamaniuk, Sekuler, & Williams, 1989).

The questions we addressed are:

- 1) Can the chromatic system interpret global motion signals, when it is isolated by using isoluminant stimuli?
- 2) If we equate the chromatic and achromatic systems for cone contrasts, are the two systems equivalent in terms of performance?
- 3) Are there any visual field asymmetries for global motion processing?

2. Methods

Observers

The two authors (JF and LB) and a third observer (AH) participated in this study. All subjects had normal colour vision and normal or corrected to normal acuity.

Apparatus

The stimuli were generated on a Macintosh IIfx and presented on a standard RGB 13" Apple monitor. The spectral output was as described by Faubert (1994, 1995). The entire monitor screen was used, resulting in a 24 X 18 deg² rectangular region viewed from a 57 cm distance. The phosphors' coordinates were measured with a Minolta CS-100 Chromameter (red: $x =$

0.649; $y = 0.495$ and yellow: $x = 0.415$; $y = 0.495$). The mean luminance was 16 cd/m^2 . A diffusing surface was used to filter high spatial frequencies and to minimize the effect of transverse chromatic aberration. The filter, which was a thin drawing paper, absorbed 6 cd/m^2 , thus leaving a mean luminance of 10 cd/m^2 .

Stimuli

The stimuli were developed with characteristics previously described (Watamaniuk et al., 1989). The stimuli consisted of 10 global motion sequences of 100 random-dots. A global motion sequence consisted of 2 frames, therefore each dot's path lasted one jump. A stimulus consisted of 20 frames. The duration of each frame was either 30, 60, 90, or 120 msec, the total stimuli durations were 600, 1200, 1800, and 2400 msec respectively. Dot diameter was 8 pixels, which represented 1 deg. The spatial step of each dot was 1 deg. The stimulus velocities presented were 16.6, 8.3, 5.6, or 4.16 degrees per second (dps). 100 dots were presented in each frame, resulting in a dot density of 0.23 dots/deg^2 per frame. The diffusing surface made the dots appear as blobs. The noise dots shared the same attributes as the signal dots i.e. one jump. The path of the noise dots took any of the 4 possible directions (phi motion). The background of the screen was yellow for the two conditions. In the chromatic condition, all the dots were red and were isoluminant to the yellow background. In the isochromatic condition (luminance defined dots), all the dots were yellow as well as the background (the background had the same luminance profile as in the chromatic condition), with an equivalent cone contrast to the chromatic condition.

Equivalent cone contrast

In the chromatic condition, the subject found his/her isoluminance point between red and yellow using heterochromatic flicker for each different dot velocities. At that specific value, the colours were equal in luminance and differed only in terms of chromatic contrast. We calculated the cone contrast of the L- and M- cones at isoluminance following the cone fundamentals of Smith and Pokorny (1975) (Figure 5.1).

$$C_C = \frac{\vec{OA} - \vec{OB}}{\vec{OA} + \vec{OB}} \quad (5.1)$$

$$OC \Rightarrow C_C = C_i \quad (5.2)$$

$$C_i = \frac{OC - OA}{OC + OA} \quad (5.3).$$

C_C was the chromatic contrast, C_i was the isochromatic (luminance) contrast, O was the point at which the L- and M- cone excitation were equal to zero, OA was the vector describing the L- and M- cone excitation of the background of the screen along the yellow vector, OB was the vector describing the L- and M- cone excitation of the red component. Once we established the value of C_C (which was also the isoluminance point), C_i took the same value (for an equivalent cone excitation). Then we obtained OC which represented the value along the yellow vector. So the background (OA) and the yellow dots (OC) had equivalent cone contrast to the condition with red dots and yellow background, see Figure 5.1. The cone excitation in the both conditions was around 15%, although it varied somewhat between observers and visual field locations.

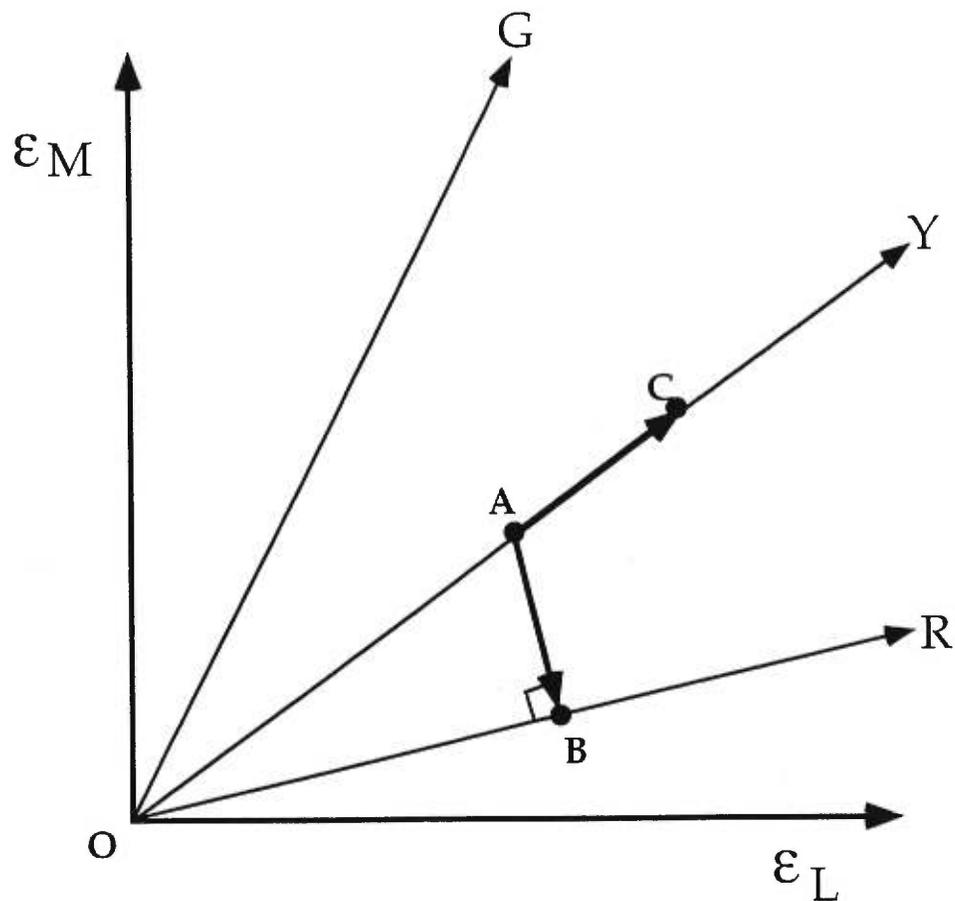


Figure 5.1. Representation of the equivalent cone excitation. ϵ_M represents M-cone excitation, ϵ_L represents L-cone excitation. The vectors G, Y, and R are the green, yellow, and red components. Luminance increases along each vector but chrominance remains identical.

Procedure

During each session, subjects ran 3 randomly determined conditions. The different conditions were global motion sequences presented at one of four different dot velocities (16.6, 8.3, 5.6, and 4.16 dps) and at one of the five different locations in the visual field (fixation at the fovea and at 20 deg of eccentricity from the center of the display in the temporal, superior, nasal, and inferior visual fields) for either the chromatic or luminance dots resulting in a total of 40 conditions. Isoluminance was determined before each chromatic condition i.e. for each visual field location using an heterochromatic flicker method. The method consisted of flickering the stationary chromatic dots at 16 Hz. Testing was done monocularly (preferred eye of each subject).

The number of signal levels were seven, within a range of 50 signal dots between the lowest and highest levels assessed, for both the isochromatic and isoluminant conditions. These levels were log scaled. The number of dots on the screen was always 100. For the isochromatic conditions, the levels were between 5 and 55 signal dots which is between 5 and 55% signal dots. For the majority of the isoluminant conditions, the levels were between 50 to 100 signal dots. However, if the threshold was lower than 50 signal dots (as calculated by a probit analysis) the condition was ran again with a 50 signal dot range between the lowest and highest number of dots. Thresholds were obtained from the minimum number of signal dots necessary to correctly identify the global direction of motion 62.5% of the time. A method of constant stimuli with a 4AFC paradigm was used (up, down, right, left). Twenty trials per coherence level were presented, seven coherence levels

were assessed, for a total of 140 trials per condition. Thresholds were calculated using a probit analysis.

3. Results

Thresholds for the visual field positions are plotted as a function of dot velocity for each observer in Figure 5.2. Thick lines represent data for the isochromatic condition, dotted lines for the isoluminant condition. Most of the thresholds for the isoluminant (chromatic) condition, when we did get a threshold (28 times out of 60 conditions, the remaining thresholds were not attainable even at 100% coherence), were above 50% coherence, indicating that the chromatic system was rather weak at the global motion task when the colour input was the only source of cue. The few instances where the thresholds were lower than 50% were: at the fovea for the 4.16 and 16.6 dps for observer JF, and at the fovea for the 8.6 dps and also in the temporal field for the 5.6 dps for observer LB. At first, we thought that the reason we obtained lower thresholds for these specific conditions might have been due to an incorrect isoluminance set up. We retested the isoluminance equilibrium for these conditions (fovea at 4.16 and 16.6 dps for observer JF, fovea at 8.6 dps and temporal field at 5.6 dps for observer LB). The isoluminance values were the same as originally found, and the thresholds were also identical. In general, decreasing dot velocity had no effect on thresholds for the colour condition.

Thresholds for the isochromatic condition were about four times lower than for the chromatic system. The mean coherence level for the achromatic

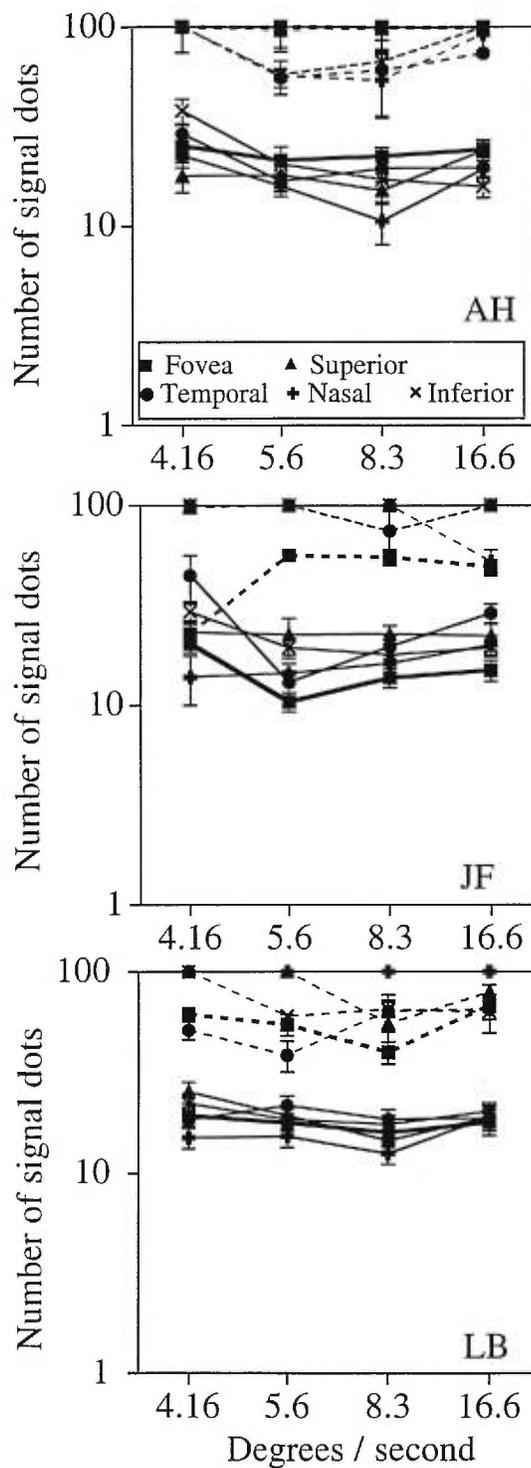


Figure 5.2. Motion thresholds (number of signal dots) of the isochromatic and chromatic conditions as a function of stimulus velocity for the five visual field locations. Thick lines represent achromatic thresholds, dotted lines represent the chromatic thresholds. In many cases, thresholds could not be obtained in the chromatic condition and were plotted arbitrary at 100 signal dots. Error bars represent standard error of the mean.

system was in the order of 19.76 dots, which is within the range of previous reports (Edwards & Badcock, 1996). Performance was stable for the three fastest dot velocities. Decreasing the dots' velocity to 4.16 dps decreased sensitivity for every observer. A three-way ANOVA (2 types of dots x 5 locations x 4 dot velocities) confirmed that the type of dot (chromatic vs luminance) had a significant effect ($F(1, 80) = 400.061, p < .0001$) as well as the type of dot by location interaction ($F(4, 80) = 2.812, p < .03$). The type of dot effect is apparent from the separation between the chromatic threshold curves from the achromatic thresholds (see Figure 5.2). Foveal stimulation (the stimulus covering the central 20 degrees of the visual field) resulted in lowest thresholds.

4. Discussion

The results of the present study suggest that the chromatic system is very inefficient in integrating global motion cues. Movement was perceived, but subjects failed to accurately identify the direction of motion. Therefore, the chromatic system does not reliably use this kind of global cue (random-dots) to extract the motion direction. Colours may increase the input in cases where the signal is weak or ambiguous (Edwards & Badcock, 1996), but as the only cue, colours do not provide a reliable source of input into the global motion system. In fact, observers reported that at the 100% coherence level (all the dots were moving in the same direction) there were a subset of dots perceived as moving in other directions.

We decided to introduce a slower velocity (4.16 dps) that would optimize the input of the chromatic system. Sensitivity increased somewhat in the chromatic condition, but the data does not show a clear trend. At the lowest velocity, for both the isochromatic and chromatic conditions, the motion percept was not smooth; the dots appeared as moving abruptly. Research on colour motion have previously reported the absence of smooth motion (Mullen & Boulton, 1992) with local motion cues, but regarded it as a characteristic of the chromatic system to a motion stimulus and have considered the input of colour as important (Cavanagh et al., 1984; Cavanagh et al., 1985; Cavanagh & Favreau, 1985; Gorea & Papathomas, 1989; Cavanagh & Anstis, 1991; Papathomas et al., 1991; Cropper & Derrington, 1996; Bilodeau & Faubert, 1997). However, the present study does not provide evidence that the chromatic system processes global motion cues independently of the achromatic system.

The aim of the study was to compare the chromatic and achromatic systems. We used the same parameters in the two conditions. The only difference was that in the colour condition, chromatic contrast was used, whereas luminance contrast was used in the isochromatic condition. To compensate for this difference, the L- and M- cone contrast in both conditions were made equivalent. A direct comparison of the chromatic and achromatic systems highlights the weakness of the chromatic system when left on its own for global motion processing. The thresholds for the isochromatic conditions were at least four times lower than for the chromatic conditions. In the chromatic conditions, two out of the three observers obtained thresholds in the central field (foveal fixation), but the thresholds were quite high (around 50% of coherence). Overall, the central field was the most

sensitive area of the visual field in integrating global motion cues in the chromatic conditions. In the isochromatic conditions, thresholds were lower at the foveal fixation and in the nasal field; further global motion cues were integrated for up to 20 deg of eccentricity along each of the four principal axes in the visual field. However, we did not observe a superior vs inferior visual field difference for global motion processing. Previous evidence (Previc, 1990) has suggested that the lower visual field was more specialized for motion detection, whereas the upper visual field was more specialized for colour perception. In our previous study (Bilodeau & Faubert, 1997) we had observed, with a first-order motion task, that the lower visual field was more sensitive to chromatic motion than the upper visual field. Another study by Edwards and Badcock (1993) showed that the lower visual field was more sensitive than the upper visual field to motion-in-depth global motion signals. However, the present study does not demonstrate such a discrepancy. The very nature of a global motion task requires integration of the motion signals over larger receptive fields such as those found in MT (Watamaniuk, et al., 1989). Also, motion-in-depth global motion signals might be processed by a different mechanism that processes translating motion. This may explain why we do not find selective differences in sensitivity across different visual field positions as is found for motion processing of local cues (Previc, 1990; Bilodeau & Faubert, 1997).

5. Conclusion

The chromatic system processes local motion cues (Cavanagh et al., 1984; Cavanagh et al., 1985; Cavanagh & Favreau, 1985; Gorea & Papathomas,

1989; Cavanagh & Anstis, 1991; Papathomas et al., 1991; Cropper & Derrington, 1996; Bilodeau & Faubert, 1997), second-order type motion (plaids) (Cropper et al., 1996), but not global motion cues, whereas the achromatic system processes all of the above. This difference suggests that the chromatic and achromatic systems have independent motion analyzers for both local and global cues. Furthermore, although experiments on chromatic motion using local cues have demonstrated that the chromatic system can be efficient in processing motion we cannot, based on our present results, consider the chromatic system as a complete and efficient motion processing system, at least for the interpretation of global cues. Thus far evidence has suggested that colour can resolve conflicting motion information (Papathomas et al., 1991; Edwards & Badcock, 1996) and in the light of the Edwards and Badcock (1996) study, a more realistic attribution of the chromatic system to global motion is that of a qualitative nature which may serve as an enhancer of already existing global motion inputs from the achromatic system.

Acknowledgments

This research was supported by grant OGP0121333 to J. Faubert from the Natural Science and Engineering Research Council of Canada (NSERC). L. Bilodeau was supported by a pre-doctoral fellowship from Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche (FCAR). We thank Andrew M. Herbert for participating in this study and reviewing the manuscript.

Chapitre 5

DISCUSSION

1. Discussion générale

Tel que décrit au premier chapitre, le but de cette thèse est de déterminer le rôle du système chromatique dans la perception du mouvement. Plus précisément, nous avons exploré des aspects différents de la perception du mouvement et le type de contribution que les mécanismes chromatiques y apportent. D'abord, des valeurs d'équiluminance ont été obtenues à chaque excentricité afin de compenser pour les différences dans la distribution des types de cônes sur la rétine. Ensuite, la force relative du système chromatique au mouvement dans l'ensemble du champ visuel a été testée. De plus, l'effet de plusieurs orientations des réseaux a été vérifié sur la sensibilité au mouvement chromatique défini par le rouge-vert. Par la même occasion, les différentes orientations de stimuli ont permis d'observer la sensibilité au mouvement de plusieurs directions. Finalement, la capacité d'intégration des indices de mouvement locaux (ou simple) par le système chromatique a été testée. Ainsi, nous avons répondu à trois questions portant sur la contribution possible du système chromatique à la perception du mouvement.

2. Résumé des résultats

Équiluminance et perception du mouvement chromatique rouge-vert dans l'ensemble du champ visuel

Au chapitre 2, nous avons débuté par un examen global des différences pour l'équilibre de luminance entre le rouge et le vert dans l'ensemble du champ visuel en utilisant le paradigme d'annulation de mouvement par opposition de phase. La distribution générale des cônes en champs nasal et temporal est connue (Curcio et al, 1987; Curcio, Allen, Sloan, Lerea, Hurley, Klock, Milam, 1991), mais il existe très peu de données sur la représentation des champs inférieurs et supérieurs. Les résultats de cette étude donnent un meilleur aperçu de la distribution des cônes sur les méridiens supérieurs et inférieurs. Les valeurs d'équiluminance changent très rapidement dans la portion inférieure du champ visuel; les sujets ont dû augmenter l'intensité du rouge par rapport à l'intensité du vert à une excentricité moindre que pour tous les autres méridiens. Ces résultats suggèrent que les champs récepteurs en champ inférieur sont plus sensibles au vert.

La deuxième étude du chapitre 2 a examiné la force relative du mécanisme rouge-vert à la perception du mouvement dans l'ensemble du champ visuel. À l'aide du paradigme d'annulation de mouvement par opposition de phase, nous avons quantifié le pouvoir perceptif relatif des indices de couleur. Ainsi, la quantité de contraste du réseau achromatique, nécessaire afin d'annuler le mouvement du réseau équiluminant représente la contribution à la perception du mouvement du mécanisme chromatique. Les résultats ont démontré qu'il était possible de percevoir le mouvement

chromatique dans l'ensemble du champ visuel, c'est-à-dire jusqu'à 40 degrés d'excentricité de par et d'autres de la fovéa. Finalement, la sensibilité au mouvement chromatique diminue en augmentant l'excentricité, et le champ visuel inférieur est le plus sensible au mouvement chromatique.

Effet oblique et mouvement chromatique rouge-vert

Le but de cette étude, présentée au chapitre 3, a été de déterminer si l'orientation du stimulus influence la perception du mouvement chromatique simple. Les résultats de la première étude, présentée au chapitre 2, ont démontré que la perception du mouvement était possible à toutes les excentricités testées, c'est-à-dire à l'intérieur d'un rayon de 40 degrés. Dans ce deuxième article, les sujets ont réussi à annuler le mouvement chromatique, ce qui confirme les résultats précédents, pour toutes les orientations présentées (vertical, horizontal, oblique vers la droite, oblique vers la gauche). Les résultats ont démontré un EO classique jusqu'à 10 degrés d'excentricité, et pour certains sujets, l'EO était présent jusqu'à 20 degrés d'excentricité, indépendamment de l'axe testé. L'EO classique a été obtenu, ce qui infirme les résultats d'études précédentes portant sur la sensibilité au mouvement achromatique en champ visuel périphérique (Rovamo et al., 1982; Temme et al., 1985). Selon ces données précédentes, l'effet oblique observé en périphérie dépend de l'axe, c'est-à-dire un effet d'orientation méridional. Par exemple, la sensibilité à un stimulus horizontal sur l'axe naso-temporal est plus basse que toutes les autres orientations, incluant les obliques; la sensibilité à un stimulus vertical sur l'axe inféro-supérieur est plus faible que pour les autres orientations sur le même axe, et cet effet est aussi vrai pour les stimuli obliques sur les axes obliques (Rovamo et al., 1982; Lundh et al., 1983; Temme

et al., 1985). D'autres études réalisées avec des stimuli achromatiques avaient démontré des EOs pour des fréquences spatiales plus élevées, attribuant l'effet oblique à l'échantillonnage rétinien. Très peu de données ont été obtenues à l'aide de réseaux chromatiques, et en fait seulement les 10 degrés centraux du champ visuel ont fait l'objet de recherches (Murasugi & Cavanagh, 1988; Reisbeck & Gegenfurtner, 1996), et nos résultats corroborent ces résultats antérieurs quant aux paramètres spatio-temporels. Nous savons que les paramètres spatio-temporels optimaux ne sont pas les mêmes pour les systèmes chromatique et achromatique. Alors, il serait possible que l'EO observé dans la présente étude pour la partie périphérique du champ visuel n'illustre qu'une différence d'EO entre les mécanismes chromatique et achromatique, et qu'ainsi un réel effet de la couleur ne soit qu'un biais expérimental. Il y a aussi de fortes probabilités que l'EO observé dans notre étude reflète une caractéristique du système chromatique puisque les fréquences spatiales des réseaux sont similaires à celles des études achromatiques. En effet, seulement la fréquence temporelle est différente, et ainsi nous ne pouvons affirmer, pour l'instant, que l'EO observé en champ visuel périphérique représente un effet dû à la composante chromatique. Les résultats de cette étude démontrent que, comme le système achromatique, un EO pour la direction du mouvement est présent dans le système chromatique, il ne reste qu'à vérifier plus efficacement la force absolue de cet effet en champ visuel périphérique.

Le système chromatique et le mouvement global

Ce chapitre avait comme objectif de déterminer si le système chromatique pouvait intégrer des indices de mouvement locaux afin de percevoir la direction globale du mouvement. Les études précédentes (Papathomas et al., 1991; Edwards & Badcock, 1996) avaient démontré que les indices de couleur permettent de résoudre l'incertitude quant à la direction du mouvement, mais aucune étude n'avait vérifié si le système chromatique intégrait indépendamment les indices de mouvement locaux afin de percevoir le mouvement global. Les seuils de discrimination de la direction du mouvement des systèmes achromatique et chromatique ont été comparés. L'input de contraste a été normalisé pour les deux conditions, le contraste chromatique des stimuli équiluminants a été transformé en contraste des cônes, et à partir de cette valeur le contraste de luminance des stimuli achromatiques a été ajusté afin de représenter un contraste équivalent. Notre étude a démontré que le système chromatique est beaucoup moins efficace que le système achromatique quant à l'intégration des indices de mouvement locaux. Ainsi avec un contraste des cônes équivalent, les seuils de détection du mouvement étaient environ quatre à cinq fois plus élevés en condition chromatique qu'en condition achromatique. Ceci signifie qu'en condition d'équiluminance, nous avons besoin de quatre à cinq fois plus d'information qu'en condition de luminance pour extraire la direction du mouvement.

3. Implications

L'équiluminance

Malgré plus d'un siècle de recherche, nous ne connaissons encore que très peu la vision des couleurs. Les théories proposées par Young-Helmholtz et par Hering furent un point de départ, mais nous ne détenons pas encore la clé du mystère. Ce que nous connaissons sur les types de pigments nous a permis de mesurer la sensibilité aux couleurs en vision centrale (sensibilité spectrale). Au début du XXIème siècle, Ferree et Rand (1919) ont comparé la perception des couleurs en champ visuel périphérique sur l'axe naso-temporal, puis Abramov et al. (1991). A ce jour, il n'existe pas encore une telle étude réalisée dans le champ visuel périphérique sur l'axe inféro-supérieur. Pourtant, il y a des cônes dans ces régions de la rétine (Curcio et al., 1987; 1991). Alors s'il y a des cônes, il va de soi que nous pouvons percevoir la couleur dans ces régions de la rétine.

Previc (1990) a proposé une organisation fonctionnelle des cellules du champs visuel basée sur la vision évolutive. Selon Previc (1990), le champ visuel supérieur a évolué en fonction de la cueillette des fruits, c'est-à-dire que nous sommes plus sensibles à la couleur dans cette partie du champ visuel. De plus, il y a plus de cellules parvo que magno dans le champ supérieur. Alors que le système visuel évoluait, nous avons développé le besoin de voir la couleur afin de déterminer si les fruits étaient prêts à cueillir, et ces fruits étaient positionnés soit à la fovéa ou dans la partie supérieure du champ visuel. La dichotomie supérieur/inférieur existerait aussi pour la perception du mouvement, puisque nous risquons de nous faire

attaquer à partir du sol, d'où l'importance d'être plus sensible au mouvement dans le champ visuel inférieur (Previc, 1990).

Le but de la première étude était de mesurer la force relative du rouge par rapport au vert dans un champ visuel de 80 degrés. Nos résultats ont démontré qu'en général les sujets devaient augmenter la luminance du rouge pour obtenir une condition d'équiluminance en augmentant l'excentricité rétinienne, et que ce phénomène était plus prononcé sur le méridien inférieur. Ces résultats nous indiquent que la perception du vert demeure plus stable en rétine périphérique que la perception du rouge, ce qui confirme en partie les résultats de Ferree et Rand (1919). Le fait d'avoir à augmenter l'intensité du rouge afin d'obtenir l'équiluminance implique que le rouge apparaît plutôt désaturé en rétine périphérique. Donc, à défaut d'avoir mesuré la sensibilité spectrale sur l'axe inféro-supérieur, nous avons un aperçu de la qualité perceptive des couleurs dans un champ visuel de 80 degrés. Il est probable qu'une étude portant sur la qualité perceptive des couleurs sur le méridien inférieur aille dans la même direction, c'est-à-dire que le rouge apparaîtrait désaturé plus rapidement que le vert en fonction de l'excentricité rétinienne. Il faut également souligner que les valeurs d'équiluminance demeurent plus stables sur le méridien supérieur que sur le méridien inférieur, donc le rapport rouge-vert est constant dans le champ supérieur. Ces résultats confirment en quelque sorte que les champs récepteurs du champ supérieur sont plus sensibles à la couleur (Previc, 1990).

Quelle est la nature de la perception du mouvement à indices locaux par le système chromatique?

Les études précédentes (Livingstone & Hubel, 1987; Ramachandran & Gregory, 1978) prétendaient que les mécanismes chromatiques ne peuvent contribuer à la perception du mouvement. La perception de mouvement disparaît lorsque l'on s'approche du niveau d'équiluminance (Ramachandran & Gregory, 1978). L'anatomie et la physiologie du système visuel suggèrent que les mécanismes chromatiques ne semblent pas prédestinés à analyser les indices de mouvement, et que le système achromatique semble être un meilleur choix pour ce type d'analyse. En effet, au niveau des cellules du CGLd il y a déjà une ségrégation des deux types d'information, couleur et luminance, qui doit prendre naissance à la rétine. De plus, les cellules magno possèdent une résolution temporelle élevée ainsi qu'une vitesse de transmission d'influx nerveux plus élevée que les cellules parvo, ce qui correspond mieux aux stimuli en mouvement. Les cellules magno se projettent dans l'aire V1 et enfin à l'aire MT, qui est de toute évidence un centre spécialisé pour l'analyse du mouvement (Newsome & Paré, 1988; Schiller, 1993, 1996; Shipp & Zeki, 1989). Les cellules de MT démontrent également une spécificité pour la direction du mouvement. Les études chez le macaque démontrent une atteinte sélective de la perception du mouvement lorsqu'une partie de MT est lésée (Newsome & Paré, 1988; Pasternak & Merigan, 1994). Par contre, détruire la voie parvo au niveau de V4 provoque une atteinte à la perception du mouvement lent uniquement (Schiller, 1993).

L'input de certaines cellules parvo doit atteindre MT puisqu'un déficit est rapporté lorsque l'on coupe cet accès (Schiller, 1993; 1996; Schiller & Logothetis, 1990). Par ailleurs, ce ne sont pas toutes les cellules parvo qui font partie du système chromatique. Les cellules parvo relayent de basses fréquences temporelles, mais aussi des fréquences spatiales élevées et ce pour l'information de couleur et de luminance. Ainsi, une baisse de performance à une tâche de mouvement lent ne veut pas nécessairement dire que l'information de couleur accède directement à MT, il se pourrait que ce soit des signaux de luminance qui y accèdent. Lorsqu'un stimulus équiluminant est présenté et que la voie parvo est bloquée, les primates sont incapables de répondre au stimulus en mouvement (Maunsell et al., 1990; Merigan, 1987). Par contre, pour le même stimulus équiluminant, les primates répondent au stimulus en mouvement si c'est la voie magno qui est bloquée (Merigan et al., 1991).

Pour de nombreuses raisons, l'input des mécanismes chromatiques à l'aire corticale de mouvement ne semble pas important. Premièrement, la vitesse de conduction des cellules parvo est trop lente. Le ralentissement du stimulus observé lorsque l'on atteint le point d'équiluminance avec des réseaux rouge-vert ou jaune-bleu (Cavanagh et al., 1984) n'implique pas nécessairement que les mécanismes chromatiques soient incapables de donner de l'information de mouvement. Si les mécanismes chromatiques étaient incapables de contribuer à la perception du mouvement les stimuli équiluminants apparaîtraient statiques (Cavanagh & Favreau, 1985). Les stimuli ralentissent, ils ne s'arrêtent pas.

Ensuite, le contraste de luminance en condition d'équiluminance est nul, tandis que le contraste chromatique en condition d'équiluminance varie en fonction des conditions expérimentales. La vitesse perçue d'un réseau en mouvement défini par la luminance dépend du contraste (Thompson, 1982). Une diminution de contraste pour une fréquence temporelle élevée produit une sensation d'accélération, tandis qu'elle produit une sensation de ralentissement pour une basse fréquence temporelle. Il est probable que le même scénario soit présent pour des réseaux équiluminants. Le ralentissement observé au point d'équiluminance pourrait être causé par la diminution de contraste de luminance, plutôt que par l'inefficacité des mécanismes chromatiques. Pour tester cette hypothèse, il faudrait mesurer de façon isolée la vitesse perçue en fonction du contraste chromatique et du contraste de luminance.

Quelle est la nature de la perception du mouvement global par le système chromatique?

Avec un contraste des cônes équivalent, les mécanismes chromatiques fournissent un faible input au mécanisme de mouvement global. En condition équiluminante, les sujets perçoivent du mouvement, mais leurs seuils de discrimination de la direction est bien au-delà de 50 pourcent de cohérence. Ceci implique que l'intégration de la multitude de détecteurs Reichardt ne fonctionnent pas en condition d'équiluminance. Les seuils de discrimination des points achromatiques se situent entre 10 et 20 pourcent de cohérence, ce qui signifie qu'il est possible de percevoir le mouvement global avec environ 15 pourcent de contraste des cônes avec le mécanisme achromatique. Le plafond des seuils de discrimination des mécanismes

achromatiques se situe à environ 5 pourcent de contraste des cônes. Au lieu de mesurer la capacité absolue à déterminer la sensibilité au mouvement global du système visuel, nous avons tenté d'optimiser l'input des mécanismes chromatiques en adaptant les paramètres spatiaux. Les mécanismes chromatiques ne permettent pas de percevoir le mouvement global aussi bien que les mécanismes achromatiques avec un contraste des cônes de 15 pourcent. Toutefois, l'input des mécanismes chromatiques pourrait possiblement être assez puissant avec un contraste des cônes plus élevé. Est-ce que les mécanismes chromatiques pourraient fournir un input indépendant du mécanisme achromatique avec un contraste plus élevé? C'est une question qui mériterait d'être explorée.

4. Limites

Lorsque vient le moment de choisir une approche expérimentale afin de répondre à une ou plusieurs questions, nous nous devons d'adopter celle qui nous semble la meilleure. Nous avons décidé de cibler la population des humains. En faisant ce choix, nous devons faire une croix sur les études de lésions induites. Alors comment s'assurer que les indices de mouvement voyagent par la voie des couleurs? Utiliser des stimuli équiluminants est un bon départ. Cependant, mesurer l'équiluminance n'est pas toujours une tâche facile, puisqu'elle varie dans les différentes régions du champs visuel. De plus, la quantité de cellules diminue en augmentant l'excentricité rétinienne, ce qui rend la tâche un peu plus ardue, sans compter que de maintenir une bonne fixation est primordial. Les sujets qui ont participé aux

différentes études présentées dans cette thèse sont devenus des axes de l'équilibrium et de la fixation en champ visuel périphérique.

Une fois que l'on s'est assuré qu'aucun indice achromatique n'est venu contaminer les stimuli, nous pouvons quantifier la perception du mouvement. Tout ce que l'on connaît vraiment sont les paramètres des stimuli. Nous ne pouvons pas affirmer où se produit l'analyse des informations de mouvement, puisque nous ne pénétrons pas directement dans le cerveau, mais nous pouvons affirmer par quelle voie physiologique voyage l'information de couleur. Les yeux représentent notre porte d'entrée, et la réponse du sujet est le résultat. Par rapport aux études chez les primates, les méthodes consistant à isoler les attributs des stimuli semblent être quelque peu déficientes. Nous ne pouvons être sûr à cent pourcent de l'itinéraire de chaque parcelle d'information. Cependant, le fait d'ouvrir un cerveau et d'y exercer des lésions et d'ainsi détruire un ensemble de neurones ne garantit pas la vérité absolue face au mystère de l'itinéraire d'une bricbe d'information visuelle. Cette dernière méthode permet d'évaluer comment l'information est transmise et analysée par la suite lorsqu'on barre certaines voies, mais cela ne nous fournit pas nécessairement la vérité. Si l'animal ne peut plus percevoir le mouvement suite à une lésion de MT, nous pouvons affirmer que MT joue un rôle dans l'analyse du mouvement, mais lorsqu'une lésion de l'aire V1 est réalisée et que l'animal réussit tout de même à percevoir le mouvement, nous nous demandons par quel endroit passe l'information de mouvement.

Les méthodes d'investigations présentes nous permettent d'extrapoler de la physiologie, de l'anatomie et du comportement pour mieux

comprendre le fonctionnement du cerveau, mais nous sommes limités quant à la généralisation de nos résultats. Il devient de plus en plus évident que l'information visuelle est relayée jusqu'au cortex visuel afin d'être analysée, et ensuite retournée à une étape d'analyse antérieure, pour terminer dans une autre aire (ou la même) visuelle du cortex (Schiller, 1996) comme un processus de feedback négatif.

5. Sortir des sentiers battus

L'information est analysée par le cortex visuel, elle y est décortiquée, diminuée au plus petit morceau possible, puis y est rebâtie pour former un tout sensé. Plus l'analyse est poussée, plus il y a des chances que d'autres processus participent à cette reconstruction d'information.

Ce que nous connaissons sur la perception du mouvement nous donne deux propositions. Soit le mouvement lent et le mouvement rapide sont analysés par deux mécanismes séparés (achromatique et chromatique), soit le mécanisme chromatique a besoin de plus longues présentations. Puisque le mécanisme chromatique semble plus lent à répondre, est-ce que son input serait plus important si on prolongait le temps de présentation du mouvement global? Dans l'affirmative, le mécanisme chromatique responsable de la perception du mouvement global aurait besoin d'une plus longue présentation répétitive des indices de mouvement locaux afin d'en extraire la direction du mouvement. Enfin, il est possible que l'information fragmentaire fournie par les paramètres expérimentaux de notre étude de mouvement global soit trop partielle. Est-ce que l'input du mécanisme

chromatique serait plus important si la durée de vie des points aléatoires était plus longue, sans en augmenter le temps de présentation? Est-ce que la contribution du mécanisme chromatique demeurera qualitative malgré ces manipulations dans l'espace et le temps? Quel est le rôle de l'attention visuelle dans l'intégration du mouvement global? Quels rôles jouent les processus de second-ordre dans la perception du mouvement en général? Ces dernières questions représentent de nouvelles avenues à explorer afin de pousser la compréhension du système visuel plus à fond.

Chapitre 6

CONCLUSION

La perception du mouvement à indices locaux est possible en condition d'équiluminance dans l'ensemble du champ visuel humain. La sensibilité diminue avec l'excentricité rétinienne, mais la contribution des mécanismes chromatiques est bel et bien présente. Les mécanismes chromatiques semblent jouer un rôle quantitatif pour la perception du mouvement à indices locaux. En condition de mouvement simple, les mécanismes chromatiques fonctionnent très bien à des fréquences temporelles basses, c'est-à-dire pour des vitesses lentes. De plus, pour un contraste des cônes équivalent et de basses fréquences temporelles, il est possible que la perception du mouvement soit meilleure avec des stimuli définis par la couleur que défini par la luminance.

Les mécanismes chromatiques contribuent très peu à la perception du mouvement global. Avec un contraste des cônes équivalents, les seuils de discrimination du mouvement sont de quatre à cinq fois plus élevés en condition équiluminante qu'en condition achromatique. Cependant, lorsque le niveau de cohérence est près du seuil, et que la direction du mouvement est ambiguë, ajouter de la couleur aux indices de mouvement locaux aide à

baisser les seuils de discrimination (Papathomas et al., 1991; Edwards & Badcock, 1996). Ainsi, les mécanismes chromatiques interagissent avec le mécanisme achromatique afin d'intégrer les indices de mouvement locaux, mais les mécanismes chromatiques ne semble pas fournir un input indépendant au pour l'analyse de mouvement global.

BIBLIOGRAPHIE

- Abramov, I., Gordon, J., & Chan, H.** (1991) Color appearance in the peripheral retina: effects of stimulus size. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **8**, 404-414.
- Adelson, E.H. & Bergen, J.R.** (1985) Spatio-temporal energy models for the perception of motion. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **2**, 284-299.
- Albright, T.D. & Desimone, R.** (1987). Local precision of visuotopic in the middle temporal (MT) of the macaque. *Exp. Brain Res.* , **65**, 582-592.
- Anstis, S.M. & Cavanagh, P.** (1983). A minimum motion technique for judging equiluminance. In J.D. Mollon & L.T. Sharpe (Eds), *Colour vision: Physiology & Psychophysics* (pp.155-166). London: Academic Press.
- Appelle, S.** (1972) Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The "oblique effect" in man and animals. *Psychol. Bull.* , **78** , 266-278.
- Barlow, H.B. & Levick, W.R.** (1965) The mechanisms of directionally selective units in rabbit's retina. *J. Physiol.*, **178**, 37-68.
- Berkley, M.A., Kitterle, F., & Watkins, D.W.** (1975) Grating visibility as a function of orientation and retinal eccentricity. *Vision Res.* , **15**, 239-244.
- Bilodeau, L. & Faubert, J.** (1999) The oblique effect with chromatic motion throughout the visual field . *Vision Res.* , **39**, 757-763.

Bilodeau, L. & Faubert, J. (1999) Global motion cues and the chromatic system. *J. Opt. Soci. Am. A* , **16**, 1-5.

Bilodeau, L. & Faubert, J. (1997) Isoluminance and chromatic motion perception throughout the visual field. *Vision Res.* , **37**, 2073-2081.

Boynton, R.M. & Gordon, J. (1965) Bezold-Brücke hue shift measured by color-naming technique. *J. Opt. Soc. Am.* , **55**, 78-86.

Caelli, T., Brettel, H., Rentschler, I., & Hilz, R. (1983) Discrimination thresholds in the two-dimensional spatial frequency domain. *Vision Res.*, **23**, 129-133.

Campbell, F.W., Kulikowski, J.J., & Levinson, J. (1966) The effect of orientation on the visual field resolution of gratings. *J. Physiol.* , **187**, 427-436.

Casagrande, V.A. & Norton, T.T. (1991) Lateral geniculate nucleus: A review of its physiology and function. In A.G. Leventhal (Ed.) *Vision and Visual Dysfunction: The Neural Basis of Visual Function* (pp.41-84). London: Macmillan Press.

Cavanagh, P. (1991) Contribution of colour to motion. In Valberg A. & Lee B.B. (Eds), *From Pigments to Perception: Advances in Understanding Visual Processes* (pp. 151-164). New York: Plenum Press.

Cavanagh, P. & Anstis, S.M. (1991) The contribution of color to motion in normals and color-deficient observers. *Vision Res.* , **31**, 2109-2148.

Cavanagh, P., Anstis, S.M., & MacLeod, D.I.A. (1987) Equiluminance: Spatial and temporal factors and the contribution of blue-sensitive cones. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **4**, 1428-1438.

Cavanagh, P., Boeglin, J., & Favreau, O.E. (1985) Perception of motion in equiluminous kinematograms. *Perception* , **14**, 151-162.

Cavanagh, P. & Favreau, O.E. (1985) Color and luminance share a common motion pathway. *Vision Res.* , **25**, 1595-1601.

Cavanagh, P., MacLeod, D.I.A., & 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., Saida, S. & Rivest, J. (1995) The contribution of color to depth perceived from motion parallax. *Vision Res.* , **35**, 1871-1878.

Cavanagh, P., Tyler, C.W., & Favreau, O.E. (1984) Perceived velocity of moving chromatic gratings. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **1**, 893-899.

Coletta, N.J., Segu, P., & Tiana, C.L. (1993) An oblique effect in parafoveal motion perception. *Vision Res.* , **33**, 2747-2756.

Cormack, R., Blake, R., & Hiris, E. (1992) Misdirected visual motion in the peripheral visual field. *Vision Res.* , **32**, 73-80.

Croner, L.J. & Kaplan, E. (1995) Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. *Vision Res.*, **35**, 7-24.

Cropper, S.J. & Badcock, D. (1994) Discriminating smooth from sampled motion: chromatic and luminance stimuli. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **11**, 515-530.

Cropper, S.J. & Derrington, A.M. (1996) Rapid colour-specific detection of motion in human vision. *Nature (London)* , **379**, 72-74.

Cropper, S.J., Mullen, K.T. ,& Badcock, D.R. (1996) Motion coherence across different chromatic axes. *Vision Res.* , **36**, 2475-2488.

Curcio, C.A., Allen, K.A., Sloan, K.R., Lerea, C.L., Hurley, J.B., Klock, I.B., & Milam, AH. (1991) Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *J. Comp. Neurol.* , **312**, 610-624.

Curcio, C.A., Sloan, K.R., Packer, O., Hendrickson, A.E., & Kalina, R.E. (1987) Distribution of cones in humans and monkey retina: Individual variability and radial asymmetry. *Science* , **236**, 579-582.

De Monasterio, F.M. (1978) Properties of concentrically organized X and Y ganglion cells of macaque retina. *J. Neurophysiol.* , **41**, 1394-1417.

Drasdo, N. (1989) Receptive field densities of the ganglion cells of the human retina. *Vision Res.* , **29**, 985-988.

Dubner, R. & Zeki, A.M. (1971) Response properties and receptive fields of cells in an anatomically defined region of the superior temporal sulcus in the monkey. *Brain Res.* , **35**, 528-532.

Edwards, M. & Badcock, D.R. (1993) Asymmetries in the sensitivity to motion in depth: a centripetal bias. *Perception* , **22**, 1013-1023.

Edwards, M. & Badcock, D.R. (1996) Global motion perception: Interactions of chromatic and luminance signals. *Vision Res.*, **36**, 2423-2431.

Faubert, J. (1994) Seeing depth in colour: more than just what meets the eyes. *Vision Res.* , **34**, 1165-1186.

Faubert, J. (1995) Colour induced stereopsis in images with achromatic information and only one other colour. *Vision Res.* , **35**, 3161-3167.

Faubert, J., Bilodeau, L., & Simonet, P. (1994) Colour motion sensitivity and transverse chromatic aberration, in *Ophthalmic & Visual Optics/Noninvasive Assessment of the Visual System Technical Digest* (Optical Society of America, Washington, D.C.), s2, 102-105.

Ferree, C.E. & Rand, G. (1919) Chromatic thresholds of sensation from center to periphery of the retina and their bearing on color theory. *Psychol. Rev.* , **26**, 16-41.

Ferrera, V.P., Rudolph, K.K., & Maunsell, J.H. (1994) Responses of neurons in the parietal and temporal visual pathways during a motion task. *J. Neurosci.*, **14**, 6171-6186.

Galvin, S.J., Williams, D.R., & Coletta, N.J. (1996) The spatial grain of motion perception in human peripheral vision. *Vision Res.*, **36**, 2283-2295.

Gorea, A. & Papathomas, T.V. (1989) Motion processing by chromatic and achromatic visual pathways. *J. Opt. Soc. Am. A.*, **6**, 590-602.

Gregory, R.L. (1974) Patent specification for a heterochromatic photometer. In R.L. Gregory (Ed.) *Concepts and Mechanisms of Perception*, pp. 475-481. New York: Scribner.

Heeley, D.W. & Buchanan-Smith, H.M. (1992) Directional acuity for drifting plaids. *Vision Res.*, **32**, 97-104.

Heeley, D.W., Buchanan-Smith, H.M., & Heywood, S. (1993) Orientation acuity for sine-wave gratings with random variations of spatial frequency. *Vision Res.*, **33**, 2509-2513.

Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1959) Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J. Physiol.*, **158**, 574-591.

Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1972) Laminar and columnar distribution of geniculocortical fibres in macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, **146**, 421-450.

Hurvich, L.M. & Jameson, D. (1955) Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. I. Chromatic responses and spectral saturation. *J. Opt. Soc. Am.*, **45**, 546-552.

Kelly, D.H. (1983) Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. *J. Opt. Soc. Am.*, **73**, 742-750.

Krauskopf, J. & Farell, B. (1990) Influence of colour on the perception of coherent motion. *Nature (London)*, **348**, 328-331.

Kuffler, S.W. (1953) Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *J. Neurophysiol.*, **16**, 37-68.

Livingstone, M.S. & Hubel, D.H. (1987) Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and stereopsis. *J. Neurosci.*, **7**, 3416-3468.

Livingstone, M.S. & Hubel, D.H. (1988) Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, **240**, 740-749.

Lueck, C.J., Zeki, S.M., Friston, K.J., Deiber, M.P., Cope, P., Cunningham, V.J., Lammertsma, A.A., Kennard, C., & Frackowiak, R.S. (1989) The colour center in the cerebral cortex of man. *Nature (London)*, **340**, 386-389.

Lund, J.S. (1988) Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Ann. Rev. Neurosci.*, **11**, 253-288.

Lundh, B.L., Lennerstrand, G., & Derefelt, G. (1983) Central and peripheral normal contrast sensitivity for static and dynamic sinusoidal gratings. *Acta Ophthalmol.* , **61**, 171-182.

Mansfield, R.J. (1974) Neural basis of orientation perception in the primate vision. *Science* , **186**, 1133-1135.

Matin, E., Rubsamen, C., & Vannata, D. (1987) Orientation discrimination as a function of orientation and spatial frequency. *Perception & Psychophysics* , **41**, 303-307.

Maunsell, J.H.T., Nealy, T.A., & De Priest, D.D. (1990) Magnocellular and parvocellular contributions to the responses in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey. *J. Neurosci.* , **10**, 3323-3334.

Maunsell, J.H.R. & Van Essen, D.C. (1983) Functional properties of neurons in the middle temporal visual area (MT) of the macaque monkey: I. Selectivity for stimulus direction, speed and orientation. *J. Neurophysiol.* , **49**, 1127-1147.

Merigan, W.H. (1989). Chromatic and achromatic vision of macaque: role of the P pathway. *J. Neurosci.* , **9**, 776-783.

Merigan, W.H. & Maunsell, J.H.R. (1990) Macaque vision after magnocellular lateral geniculate lesions. *Vis. Neurosci.* , **5**, 347-352.

Merigan, W.H., Byrne, C.E., & Maunsell, J.H.R. (1991) Does primate motion perception depend on the magnocellular pathway? *J. Neurosci.* , **11**, 3422-3429.

Metha, A.B., Vingrys, A.J., & Badcock, D.R. (1994) Detection and discrimination of moving stimuli: the effects of color, luminance, and eccentricity. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **11**, 1697-1709.

Mullen, K.T. (1985) The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *J. Physiol.* , **359**, 381-400.

Mullen, K.T. (1991) Color vision as a post receptor specialization of the central visual field. *Vision Res.* , **31**, 119-130.

Mullen, K.T. & Boulton, J.C. (1992) Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Res.* , **32**, 483-488.

Murasugi, C.M. & Cavanagh, P. (1988) Anisotropy in the chromatic channel: A horizontal-vertical effect. *Spatial Vision* , **3**, 281-291.

Nagakawa, S. & Tanaka, S. (1984) Retinal projections to the pulvinar nucleus in the macaque monkey: A re-investigation using autoradiography. *Exp. Brain Res.*, **57**, 151-157.

Noorlander, C., Koenderink, J.J., den Ouden, R.J., & Edens, B.W. (1983) Sensitivity to spatiotemporal color contrast in the peripheral visual field. *Vision Res.* , **23**, 1-11.

Nowlan, S.J. & Sejrowski, T.J. (1994) Filter selection model for motion segmentation and velocity integration. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **11**, 3177-3200.

Ogbose, Y.U. & Bedell, H.E. (1987) Magnitude of lateral chromatic aberration across the retina of the human eye. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **4**, 1666-1672.

Osterberg, G. (1935) Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophtal. Suppl.* , **6**, 1-103.

Papathomas, T.V., Gorea, A., & Julesz, B. (1991) Two carriers for motion perception: color and luminance. *Vision Res.* , **31**, 1883-1891.

Pasternak, T. & Merigan, W.H. (1994) Motion perception following lesions of the superior temporal sulcus in the monkey. *Cereb. Cortex* , **4**, 247-259.

Perry, V.H. & Cowey, A. (1984) Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. *Neurosci.* , **12**, 1125-1137.

Perry, V.H., Oehler, R., & Cowey, A. (1984) Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neurosci.* , **12**, 1101-1123.

Previc, F.H. (1990) Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications. *Beh. Brain Sci.* , **13**, 519-565.

Ramachandran, V.S. & Gregory, R.L. (1978) Does colour provide an input to human motion perception? *Nature (London)* , **275**, 55-56.

Raymond, J.E. (1994) Directional anisotropy of motion sensitivity across the visual field. *Vision Res.* , **34**, 1029-1037.

Reichardt, W. (1959) Autocorrelation, a principle for the evaluation of sensory communication by the central nervous system. In W.A. Rosenblith (Ed.), *Sensory Communication* , pp. 303-317. MIT Press: Cambridge.

Reisbeck, T.E. & Gegenfurtner, K.R. (1996) Effects of contrast, temporal frequency and achromatic content on orientation discrimination. *Max-Planck Institut fur biologische Kybernetik Arbeitsgruppe Bulthoff Technical Report No. 32.*

Rovamo, J., Virsu, V., Laurinen, P., & Hyvärinen, L. (1982) Resolution of gratings oriented along and across meridians in peripheral vision. *Invest. Ophthal. Vis. Sci.* , **23**, 666-670.

Shapley, R. (1990) Visual sensitivity and parallel retinocortical channels. *Annu. Rev. Psychol.* , **41**, 635-658.

Shapley, R., & Perry, V.H. (1986) Cat and monkey retinal ganglion cells and their functional roles. *TINS* , **9**, 229-235.

Schiller, P.H. (1996) On the specificity of neurons and visual areas. *Beh. Brain Res.*, **76**, 21-35.

Schiller, P.H. (1993) The effects of V4 and middle temporal (MT) lesions on visual performance in the rhesus monkey. *Vis. Neurosci.* , **10**, 717-746.

Schiller, P.H. & Logothetis, N.K. (1990) The color-opponent and broad-band channels of the primate visual system. *TINS* , **13**, 392-398.

Shipp, S. & Zeki, S.M. (1989) The organization of connections between areas V5 and V1 in macaque monkey visual cortex. *Eur. J. Neurosci.* , **1**, 309-332.

Shipp, S. & Zeki, S.M. (1985) Segregation of pathways leading to area V2 to areas V4 and V5 of macaque monkey visual cortex. *Nature (London)*, **315**, 322-325.

Smith, V.C. & Pokorny, J. (1975) Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Res.* , **15**, 161-171.

Stabell, B. & Stabell, U. (1981) Absolute spectral sensitivity at different eccentricities. *J. Opt. Soc. Am.* , **71**, 836-840.

Stromeyer, C.F., Lee, J., & Eskew, R.T. (1992) Peripheral chromatic sensitivity for flashes: A short post-receptoral red-green asymmetry. *Vision Res.* **32**, 1865-1873.

Teller, D.Y. & Lindsey, D.T. (1989) Motion nulls for white versus isochromatic gratings in infants and adults. *J. Opt. Soc. Am. A.*, **6**, 1945-1954.

Temme, L.A., Malcus, L., & Noell, W.K. (1985) Peripheral visual field is radially organized. *Am. J. Optometry. Pysiol. Optics* , **62**, 545-554.

Thompson, P. (1982) Perceived rate of movement depends on contrast. *Vision Res.* , **22**, 377-380.

Tyler, C.W. (1985) Analysis of visual modulation sensitivity. II Peripheral retina and the role of photoreceptor dimensions. *J. Opt. Soc. Am. A.* , **2**, 393-398.

van Santen, J.P.H. & Sperling, G. (1985) Elaborated Reichardt detectors. *J. Opt. Soc. Am. A.*, **2**, 300-321.

Watamaniuk, S.N.J., Sekuler, R., & Williams, D.W. (1989) Direction perception in complex dynamic displays: the integration of direction information. *Vision Res.* , **29**, 47-59.

Watson, A.B. & Ahumada Jr., A.J. (1985) Model of human visual-motion sensing. *J. Opt. Soc. Am. A.*, **2**, 322-341.

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

Weitzman, D.O. & Kinney, J.A.S. (1969) Effect of stimulus size, duration, and retinal location upon the appearance of color. *J. Opt. Soc. Am.* , **59**, 640-643.

Werner, J.S. & Wooten, B.R. (1979) Opponent chromatic mechanisms: Relations to photopigments and hue naming. *J. Opt. Soc. Am.* , **69**, 422-434.

Williams, D.W. & Sekuler, R. (1984) Coherent global motion percept from stochastic local motions. *Vision Res.* , **24**, 55-62.

Wilson, H.R, Levi, D., Maffei, L., Rovamo, J., & DeValois, R. (1990) The perception of form: Retina to striate cortex. In L. Spillman and J.S. Werner (Eds) *Visual Perception: The Neurophysiological Foundations* (pp.231-272). San Diego: Academic Press.

Yo, C. & Wilson, H.R. (1992) Perceived direction of moving two-dimensional patterns depends on duration, contrast and eccentricity. *Vision Res.* , **32**, 135-147.

Zrenner, E., Abramov, I., Akita, M., Cowey, A., Livingstone, M., & Valberg, A. (1990) Color perception : Retina to cortex. In L. Spillman and J.S. Werner (Eds.) *Visual Perception: The Neurophysiological Foundations* (pp.163-204). San Diego: Academic Press.

REMERCIEMENTS

L'auteure désire exprimer sa reconnaissance à son directeur de thèse, Monsieur Jocelyn Faubert, Ph.D., pour ses conseils, ses critiques, son encouragement, son support, son temps illimité et son soutien moral. Jocelyn, sans toi, la route aurait été tellement plus pénible, merci. Les remerciements vont également à tous les membres du laboratoire de psychophysique, mais plus précisément à Anne Bellefeuille, Vasile Diaconu, et Claudine Habak, mes collègues et amis. Merci pour vos conseils, votre aide précieuse dans la révision des textes et votre amitié. Finalement merci à ma famille, mon père, ma mère et mon frère pour tout leur soutien durant ces années. I love you all.