



**HAL**  
open science

# Le traitement du signal chromatique dans la rétine: Un modèle de base pour la perception humaine des couleurs.

David Alleysson

## ► To cite this version:

David Alleysson. Le traitement du signal chromatique dans la rétine: Un modèle de base pour la perception humaine des couleurs.. Traitement du signal et de l'image [eess.SP]. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 1999. Français. NNT: . tel-00204901

**HAL Id: tel-00204901**

**<https://theses.hal.science/tel-00204901>**

Submitted on 16 Jan 2008

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**UNIVERSITE JOSEPH FOURIER-GRENOBLE I  
SCIENCES & GEOGRAPHIE**

**THESE**  
pour obtenir le grade de  
**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE JOSEPH FOURIER**

**Discipline : Informatique - Sciences cognitives**

Présentée et soutenue publiquement

par

**ALLEYSSON David**

Le 3 Mars 1999

**LE TRAITEMENT DU SIGNAL CHROMATIQUE  
DANS LA RETINE : UN MODELE DE BASE POUR  
LA PERCEPTION HUMAINE DES COULEURS.**

Directeur de thèse : Jeanny Hérault

**COMPOSITION DU JURY :**

M. JOLION Jean-Michel	Professeur	Président
M. BOLON Philippe	Professeur	Rapporteur
M. BRETTEL Hans	H.D.R.	Rapporteur
M. KNOBLAUCH Ken	Docteur	Examineur
M. VITAL-DURAND François	Professeur	Examineur
N. BURGI Pierre-yves	Docteur	Examineur
M. HERAULT Jeanny	Professeur	Directeur

A ma sœur  
sa générosité, sa patience.

## Remerciements

Je tiens à remercier :

Tous ceux qui ont participé de près ou de loin à l'achèvement de ce travail. Marino, Franck, Alex, Barbara et tous les gens avec qui j'ai eu des discussions passionnées pendant la rédaction du mémoire.

Jean-Michel JOLION pour avoir accepté de présider le jury.

Philippe BOLON et Hans BRETTEL pour avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail et pour leurs conseils avisés qui ont permis d'améliorer ce travail.

Pierres-Yves BURGI pour les efforts qu'il a menés pour assurer le suivi de ce travail auprès du CSEM.

Ken KNOBLAUCH et François VITAL-DURAND pour accepter de participer au jury et pour me permettre de diffuser mes travaux.

Jeanny HERAULT qui dès le début m'a accordé sa confiance, qui m'a formé pour ce travail et m'a permis de trouver un financement. Je le remercie également pour toutes les discussions passionnantes que nous avons eues pendant ces quelques années.

L'équipe du CSEM à Neuchâtel qui a financé ce travail et m'a laissé l'entière liberté sur les sujets à développer.

Les chercheurs permanents (Alain, Denis, Anne, Christian, Jean-Pierre) et thésards (William, Nabil, Anisse, Tonio, Gilles, Aude, Giansalvo, Adrian et j'en oublie) ainsi que tout le personnel du laboratoire avec qui j'ai eu des contacts passionnants et qui ont contribué à éclaircir les objectifs et démarches pour la réalisation des modèles.

Je remercie également mes parents, ma soeur, Alex et tous les amis.

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>7</b>
<b>1 Modèle de rétine linéaire</b>	<b>11</b>
1.1 Biologie du système visuel . . . . .	11
1.1.1 Description générale de l’oeil humain . . . . .	12
1.1.2 Coupe de la rétine . . . . .	17
1.2 Des neurones aux circuits . . . . .	35
1.2.1 Modèle du neurone et des synapses . . . . .	35
1.2.2 Une ligne de récepteurs . . . . .	38
1.3 Propriétés spatio-temporelles . . . . .	44
1.3.1 Simulation numérique du modèle de rétine monochromatique	44
1.3.2 Champ récepteur et réponse impulsionnelle . . . . .	46
1.3.3 Extensions du modèle . . . . .	50
<b>2 Perception de la couleur</b>	<b>55</b>
2.1 Physique de la couleur . . . . .	55
2.2 De la trivalence à la colorimétrie . . . . .	69
2.2.1 Hypothèse trichromatique . . . . .	69
2.2.2 Normes CIE . . . . .	73
2.2.3 Extension de l’observateur de référence 1931 . . . . .	80
2.2.4 Orthogonalité des primaires . . . . .	94
2.3 Non-linéarité des équivalences de couleur . . . . .	98
2.3.1 Espaces chromatiques CIE LUV, CIE LAB . . . . .	101
2.3.2 Espaces physiologiques des couleurs . . . . .	105
2.4 Les couleurs psychophysiques . . . . .	108

2.4.1	Facteurs temporels et spatiaux de la vision des couleurs . . .	108
2.4.2	Théorie de l'opposition de couleur . . . . .	118
2.4.3	Adaptation en vision des couleurs . . . . .	125
<b>3</b>	<b>Modèles d'échantillonnage chromatique</b>	<b>135</b>
3.1	Introduction . . . . .	135
3.2	Modèle régulier hexagonal . . . . .	144
3.2.1	Optimalité du maillage hexagonal . . . . .	144
3.2.2	Cas de proportions équivalentes de cônes rouges, verts et bleus	145
3.2.3	Cas de deux cônes verts pour un rouge . . . . .	155
3.3	Modèle irrégulier, aléatoire . . . . .	159
3.4	Autocorrélation statistique du signal global de rétine . . . . .	165
3.4.1	Analyse statistique des images naturelles . . . . .	166
3.4.2	Analyse de l'échantillonnage spatial . . . . .	167
3.4.3	Analyse des données expérimentales . . . . .	170
3.5	Propriétés de l'échantillonnage chromatique . . . . .	174
3.5.1	Echantillonnage des rétines réelles . . . . .	174
3.5.2	Energie des bandes de la luminance et de la chrominance . .	180
<b>4</b>	<b>Non-linéarité et adaptation</b>	<b>183</b>
4.1	Introduction . . . . .	183
4.2	Seuils de discrimination de couleur . . . . .	186
4.3	Extension des mesures de MacAdam . . . . .	193
4.4	Modèle à trois couches . . . . .	200
4.5	Application du modèle aux données . . . . .	205
4.6	Discussion . . . . .	210
<b>5</b>	<b>Rétine hexagonale couleur</b>	<b>211</b>
5.1	Modèle de la PLE . . . . .	212
5.1.1	Traitement fréquentiel de la luminance et de la chrominance	212
5.1.2	Simulation numérique du modèle de la PLE . . . . .	226
5.1.3	Influence du contrôle de gain des photorécepteurs . . . . .	237
5.2	Modèle de la PLI . . . . .	243
5.3	CGL et cortex primaire . . . . .	253







# Introduction

La couleur n'est pas une manifestation physique proprement dite. Elle résulte de la manière dont l'homme perçoit un spectre de longueurs d'ondes et de la manière dont les neurones du système visuel codent ce spectre. Pour connaître précisément les mécanismes de la couleur il est nécessaire de s'intéresser à la vision humaine. Compte tenu de nos connaissances actuelles du fonctionnement du cerveau, il est possible, aujourd'hui, de poser les bases d'une correspondance entre la physique de la lumière et la perception qui en résulte. Cette correspondance est influencée par de nombreux facteurs entre les individus et, pour un même individu, suivant les conditions d'observations. La psychophysique s'attache à caractériser les éléments qui constituent ces variations. Elle a permis d'établir des principes qui révèlent le fonctionnement de la vision des couleurs.

La principale caractéristique qui a été étudiée est le principe de l'équivalence des couleurs. Savoir dans quelles mesures deux couleurs sont équivalentes et caractériser ces équivalences dans des espaces de représentation. Les principes d'équivalences font l'objet de normalisations par la CIE (Commission Internationale de l'Eclairage) depuis 1924. Elles permettent de caractériser les couleurs, de les manipuler et de les reproduire à partir de procédés industriels différents. Cependant, ces systèmes sont toujours très éloignés de la perception humaine de la couleur et, il existe de nombreux cas pour lesquels ils sont insuffisamment raffinés pour permettre une transposition de la couleur d'un procédé à l'autre. Par exemple, dans le cas de l'impression couleur sur support papier, le rendu est souvent fort différent de celui qui apparaît sur un écran d'ordinateur. L'étude des variations de la vision des couleurs suivant les conditions d'observations est la base de notre motivation dans ce travail.

L'idée, très répandue dans la communauté scientifique, est de définir un espace

qui soit indépendant du procédé par lequel on cherche à reproduire la couleur. Cet espace, appelé *device independent*, doit être établi sur des critères de perception humaine pour répondre aux exigences de qualité de rendu. Mais l'étude de la perception est très difficile et nécessite la collaboration entre diverses spécialités scientifiques, la biologie, la psychophysique, les sciences de l'ingénieur. Chacune de ces spécialités s'appuie sur des connaissances, des méthodes d'investigations et des contraintes qui sont différentes et parfois antagonistes. Le fonctionnement et les propriétés globales ont parfois du mal à transparaître de cette multidisciplinarité. Pour tenter de résoudre cette difficulté nous avons choisi la voie de la modélisation. A partir du modèle des entités biologiques élémentaires (neurones et synapses) nous essayons d'inférer des propriétés globales du réseau de ces neurones et nous les comparons avec les propriétés qui sont mesurées par les études psychophysiques. Cette démarche permet de comprendre les éléments structurels du réseau de neurones qui donnent naissance aux propriétés psychovisuelles.

Dans ce travail, nous nous intéressons particulièrement à la première structure neuronale mise en oeuvre dans la vision des couleurs, la rétine. Les études biologiques sur la rétine sont très avancées et permettent de comprendre les bases du traitement visuel. Dans un premier chapitre nous décrivons les éléments biologiques qui ont été identifiés dans la rétine. La rétine est formée de plusieurs couches de neurones dont les caractéristiques sont différentes, formant un réseau dense dans lequel on peut distinguer plusieurs voies fonctionnelles. Dans la première partie de ce chapitre nous présentons une brève description de l'oeil humain et des éléments qui le composent. Ensuite, nous présentons brièvement les différentes couches de la rétine ainsi qu'un modèle simplifié du traitement qui a lieu au sein de celle-ci. Puis, nous présentons le détail des neurones de la rétine en expliquant leurs fonctions. Les deuxième et troisième parties de ce chapitre montrent comment il est possible de modéliser finement le réseau rétinien, et quelles sont les caractéristiques principales de ce réseau dans le cas où l'on ne considère pas la vision des couleurs. Nous voyons également comment simuler le traitement de la rétine et l'appliquer au traitement d'image.

Dans le deuxième chapitre nous rappelons, tout d'abord, les éléments qui ont permis de construire les systèmes colorimétriques tels que nous les connaissons au-

jourd'hui. Nous détaillons le principe de l'équivalence des couleurs et les espaces colorimétriques qui leur correspondent. Ensuite, nous discutons de la généralisation de ces espaces et de la naissance de la colorimétrie des différences qui tentent de caractériser les non-linéarités de la vision des couleurs. Au cours de cette discussion nous décrivons les limites de ces systèmes et leur incohérence vis à vis de la perception humaine. Enfin, nous introduisons les principales propriétés de la vision des couleurs qui ont été mises en évidence par les expériences de psychophysique et nous montrons les relations qu'elles ont avec les mesures physiologiques.

Ensuite, nous détaillons les modèles que nous avons construits. Nous commençons par un modèle d'échantillonnage de la couleur par la rétine. Nous étudions les caractéristiques de multiplexage de couleur et de luminance induit par l'échantillonnage de la rétine. Nous exposons les propriétés de cet échantillonnage d'une part, dans des cas simplifiés où les récepteurs sont disposés uniformément à la surface de la rétine et, d'autre part, dans des cas plus réalistes d'échantillonnage non uniforme. Nous montrons que ce multiplexage permet d'expliquer la grande acuité en luminance et la formation des canaux d'opposition de couleur dans le système visuel humain. Les canaux d'opposition de couleur sont une conséquence directe de l'échantillonnage, les neurones de la rétine traitent, en parallèle, les informations de luminance et d'opposition de couleur, mais ne sont pas responsables de la formation de ces canaux.

Dans le chapitre suivant, nous détaillons un modèle d'adaptation et de non-linéarité du traitement de la couleur. Ce modèle s'appuie sur les expériences de discrimination de la couleur qui révèlent un comportement non linéaire et adaptatif de la couleur. Nous montrons qu'un modèle comportant deux non linéarités est capable de reproduire fidèlement les données expérimentales sur les seuils de discrimination.

Finalement, nous étudions une simulation complète du modèle rétinien faisant intervenir les différents neurones de la rétine, l'échantillonnage couleur et les non-linéarités. Ce modèle permet de comprendre les caractéristiques des réponses des cellules de la rétine à la couleur. Il permet également d'expliquer les différentes modalités de connexions entre les neurones. Il permet enfin de comprendre la fonctionnalité des différentes voies qui sont caractéristiques de la sortie de la rétine.

Les modèles que nous développons sont basés sur la biologie, leurs paramètres ont une signification biologique qui leur confère un rôle cognitif, explicatif. Nous verrons qu'il peuvent se révéler très importants pour comprendre et vérifier les hypothèses émises par les biologistes et fournir une explication sur les résultats des mesures qu'ils obtiennent. En particulier, il est important d'identifier précisément le lieu où chaque caractéristique de la vision prend naissance. A l'aide des modèles on peut savoir quel signal arrive au cortex visuel et faire la distinction entre le traitement de bas niveau de la rétine et les traitements de haut niveau du cortex cérébral. Nous verrons dans ce travail que beaucoup de caractéristiques de la couleur peuvent être données par le traitement de la rétine.

De plus, les modèles que nous définissons sont directement transposables pour les sciences de l'ingénieur. En effet, indépendamment du matériel biologique, les systèmes naturels sont capables de réaliser des fonctions très évoluées. En particulier, la vision est très efficace et robuste, elle nous permet de détecter rapidement des objets en mouvement, nous renseigne sur la coloration des objets, nous permet de reconnaître des visages familiers, de nous déplacer dans un environnement jonché d'obstacles. On imagine, sans peine, l'utilité de reproduire ces comportements avec la technologie qui est à notre disposition, tant du point de vue de la robotique, que du point de vue des prothèses visuelles. Ce travail permet d'envisager la réalisation matérielle de capteurs de couleur en vue d'une colorimétrie adaptative basée sur le mode de la perception humaine.

# Chapitre 1

## Modèle de rétine linéaire

Ce chapitre présente les éléments de base de la biologie de la rétine. Après une description succincte des mécanismes optiques de l'oeil, nous abordons une étude de la neuroanatomie des cellules qui composent la rétine. Cette étude est illustrée par les aspects fonctionnels de la rétine. Ensuite nous présentons en détail un modèle monochromatique de traitement rétinien spatial et temporel des informations lumineuses, il permet entre autres de comprendre la technique d'élaboration des circuits électriques inspirés de la biologie. Finalement nous présentons les propriétés spatiales et temporelles de ce modèle et les techniques de simulation pour l'appliquer à des signaux unidimensionnels ou à des images.

### 1.1 Biologie du système visuel

La première structure nerveuse impliquée dans la vision est l'oeil, il réalise plusieurs fonctions : tout d'abord c'est un appareil optique très perfectionné, capable de s'adapter à plusieurs niveaux de luminosité, à une grande gamme de focalisation. C'est également un appareil optique mobile, capable de suivre un objet en mouvement et de fixer plusieurs objets en quelques centaines de millisecondes. Mais surtout, l'oeil est composé d'une structure neuronale, la rétine, qui s'apparente à un morceau de cerveau décentralisé dans la cavité optique. Cette structure est essentielle pour garantir une vision efficace. Elle permet de transformer l'information lumineuse en information électrique ou chimique traitable par les neurones.

L'évolution a eu pour conséquence de placer l'appareil optique (l'oeil) éloigné du

cerveau. Les deux parties sont reliées par le nerf optique qui a un débit d'information limité. La rétine doit permettre une vision efficace malgré cette limitation. Pour cela, elle doit préparer l'information lumineuse pour coder le plus efficacement possible les caractéristiques indispensables à la compréhension de notre monde visuel.

Pour chacune des espèces animales douées de vision, les stratégies visuelles sont différentes, privilégiant plutôt une vision nocturne et une détection des objets en mouvement pour le chat, la vision des couleurs pour l'abeille ou l'homme, une vision à 360° pour les oiseaux. Les yeux correspondants sont, en conséquence, très différents. Mais pour toutes ces espèces, la rétine est toujours en bonne correspondance avec les capacités optiques de l'oeil.

### 1.1.1 Description générale de l'oeil humain

L'oeil est constitué de plusieurs parties qui contrôlent, d'une part la quantité de lumière qui éclaire la rétine, par l'intermédiaire de la pupille, d'autre part, la focalisation des objets, grâce au cristallin et la position du regard par les saccades oculaires. La pupille joue le rôle de diaphragme, comme dans un appareil photographique, elle s'ouvre ou se ferme en fonction des conditions de luminosité. Pour que la quantité de lumière projetée sur la rétine soit presque constante, la pupille se ferme lors d'un fort éclaircissement et, au contraire, s'ouvre lorsque la lumière est faible.

Pour que l'image soit nette au centre de la rétine, les rayons lumineux doivent être déviés. Or, lorsqu'un objet que l'on regarde est proche, les rayons lumineux doivent être déviés plus fortement que lorsque l'objet est loin. Le cristallin est maintenu par de puissants muscles (Zonule de Zinn) qui forment autour de lui trois couronnes. Ces muscles déforment le cristallin et permettent de modifier sa courbure comme si l'on disposait de lentilles à courbures variables. C'est le phénomène d'accommodation.

Les saccades oculaires sont de deux types : les micro-saccades très rapides (jusqu'à 100 par seconde) continues et de faible amplitude, qui changent constamment la position de l'image sur la rétine, et les saccades (de l'ordre de 300 à 400ms) qui permettent de changer le point de fixation des objets.

Les commandes nerveuses de la mécanique de l'oeil sont bien identifiées. Le

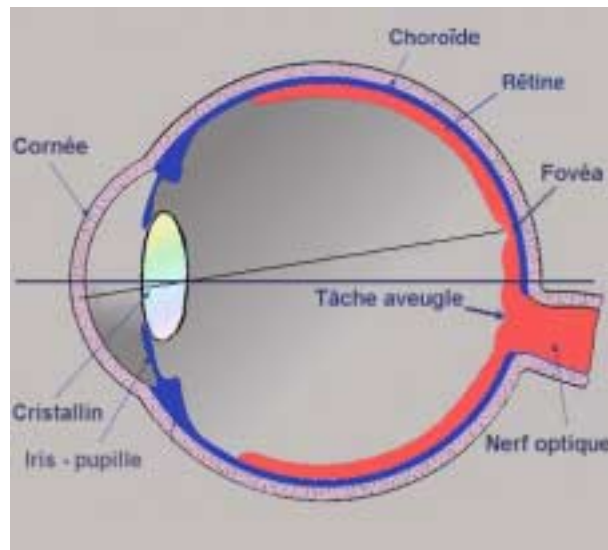


Figure 1.1: Coupe horizontale de l'œil humain. Parmi tous les éléments qui le composent, on remarque la pupille, le cristallin et la rétine. La rétine a une partie moins épaisse, la fovéa, où la densité de récepteurs est maximale. Les neurones en sortie de la rétine composent le nerf optique qui se projette dans le cerveau. Image d'après [54]

diamètre de la pupille et la courbure du cristallin sont connus pour être pilotés par le tectum alors que les saccades oculaires sont pilotées principalement par le colliculus supérieur (CS), qui appartient aux centres visuels mésencéphaliques [19]. Ces zones du cerveau reçoivent des fibres afférentes des cellules ganglionnaires ; l'accommodation est un mécanisme réflexe que nous ne contrôlons pas, contrairement à d'autres mécanismes, comme l'analyse et l'exploration consciente du contenu des images.

Après avoir subi les transformations optiques adéquates, la lumière est projetée sur la rétine. La rétine est un capteur dont les propriétés sont variables avec l'excentricité. En face de l'axe optique l'acuité est maximale, c'est à cette position que les signaux subissent le moins de déformations optiques. Plus on s'éloigne de l'axe optique moins l'acuité est bonne. Le nombre de récepteurs diminue, et l'espacement entre les récepteurs, ainsi que leur taille, augmentent. Cette caractéristique nous est invisible, nous n'avons pas conscience qu'autour de notre point de fixation (correspondant à l'axe optique), les objets sont flous. Pourtant, des mesures ont montré que l'acuité est en cohérence avec la distribution des récep-

teurs sur la rétine.

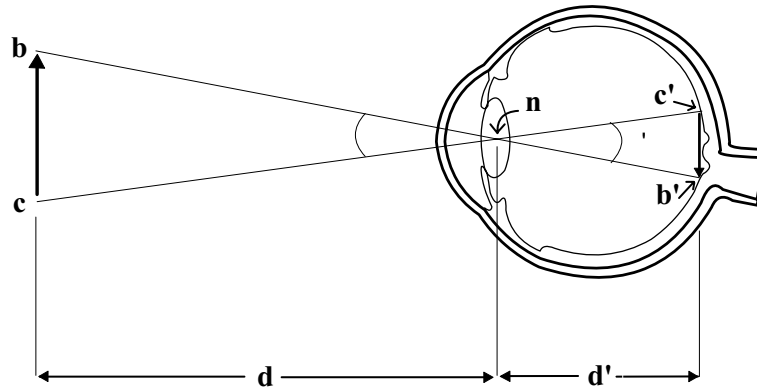


Figure 1.2: Illustration du calcul de l'angle visuel. L'angle visuel d'une image sur la rétine est équivalent à l'angle de vue d'un objet  $\theta = \theta'$ . En effet  $nbc$  et  $nb'c'$  sont des triangles semblables.

On mesure l'excentricité par un angle correspondant à la taille d'un objet vu à une distance donnée. Par exemple, deux objets de tailles différentes peuvent représenter le même angle s'ils sont vus à deux distances différentes. D'un point de vue pratique  $1^\circ$  d'angle visuel est approximativement équivalent à la taille du pouce vu à bout de bras (1cm vu à 57cm de distance).

Outre le nombre de récepteurs, le type des récepteurs varie avec l'excentricité. Au centre, il y a des récepteurs sensibles à la couleur, les cônes, alors qu'en périphérie le nombre de cônes diminue, laissant place progressivement aux récepteurs insensibles à la couleur, mais très efficaces dans la pénombre, les bâtonnets.

La rétine est constituée des récepteurs et de plusieurs couches de neurones réalisant un codage de l'information lumineuse. La lumière traverse complètement les diverses couches de la rétine avant d'exciter les photorécepteurs. La réunion des terminaisons axonales des cellules ganglionnaires constituent le nerf optique. A l'endroit où les cellules ganglionnaires sont les plus denses, environ  $13-16^\circ$  à l'intérieur (nasal) de l'axe optique (Figure 1.3), la lumière ne peut traverser la rétine pour toucher les photorécepteurs, à cause du passage des axones des cellules ganglionnaires. Dans cette région, la rétine est aveugle sur une surface de 2 mm carré environ, c'est la tache aveugle.

La figure 1.4 illustre l'effet de la tache aveugle. Encore une fois, les traitements visuels font oublier l'effet de la tache aveugle et en dehors d'un cadre expérimental,



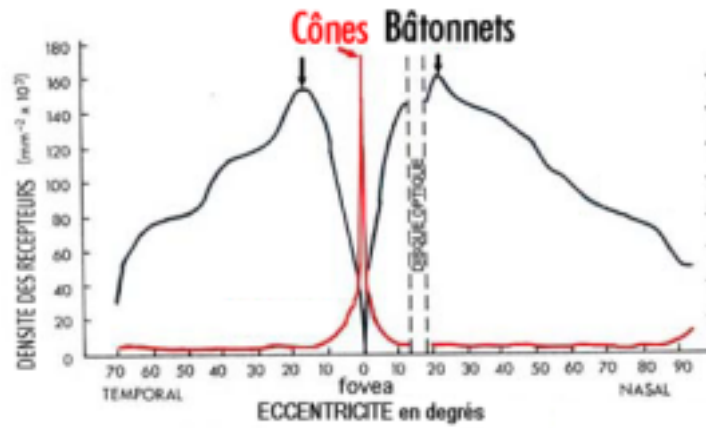


Figure 1.3: Variation du nombre de récepteurs en fonction de l'angle visuel. Le maximum de densité des cônes est en fovéa alors que celui des bâtonnets est environ à 20° d'angle visuel. Entre 10° et 20° d'angle visuel du côté nasal, la rétine est dépourvue de récepteurs, c'est la tache aveugle.

comme celui de la figure 1.4, celle-ci échappe à notre conscience.

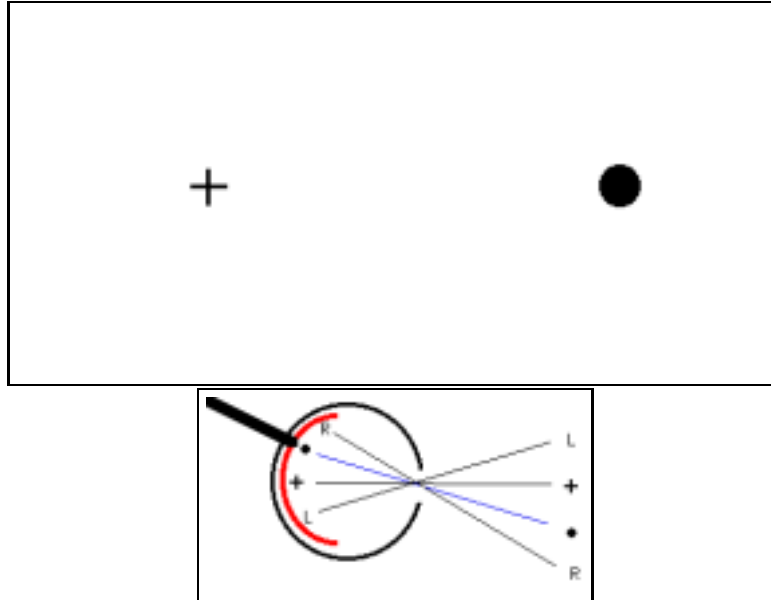


Figure 1.4: Illustration de la tache aveugle. La figure du bas illustre la projection des rayons lumineux sur la rétine. Un rayon à droite (R) est projeté à gauche de la rétine (partie nasale). Un rayon peut se projeter vers la tache aveugle de la rétine. Fixez attentivement votre œil droit sur la croix de la figure du haut à environ 20cm de distance de la feuille. La tache noire disparaît de votre champ visuel

### 1.1.2 Coupe de la rétine

La partie sensible de l'oeil, la rétine, est composée de neurones. Un neurone est une structure nerveuse élémentaire composée d'un corps cellulaire, d'un ensemble de ramifications courtes et nombreuses, les dendrites, et d'une fibre unique, l'axone. Le neurone reçoit des influx nerveux à travers les dendrites et les achemine à l'aide de son axone. Les neurones sont connectés entre eux à travers des synapses, structures plus ou moins complexes, qui transmettent une information par l'intermédiaire d'un médiateur chimique ou directement sous forme électrique entre deux neurones. Chaque synapse est dite *excitatrice* ou *inhibitrice*, suivant que son influence est d'augmenter ou de diminuer l'état d'excitation du neurone auquel elle est reliée.

Contrairement à la plupart des neurones du système visuel qui émettent des impulsions ou influx, les neurones de la rétine sont dits analogiques, c'est-à-dire qu'ils ont la capacité d'échanger une information graduelle. A partir des cellules ganglionnaires, la grande majorité des neurones de la vision produisent des influx. Ils déchargent des trains d'impulsions dont la fréquence est proportionnelle à leur état d'excitation.

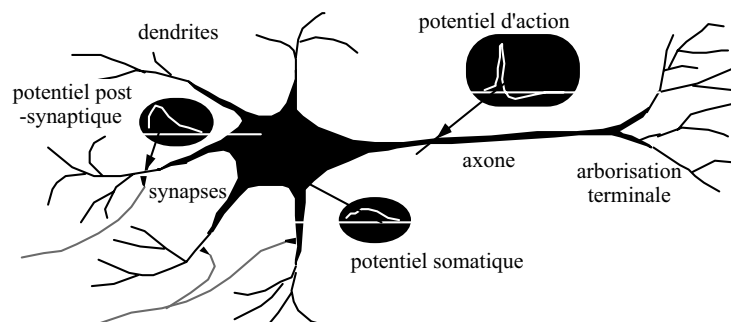


Figure 1.5: Dessin schématique d'un neurone. Le neurone est composé d'un corps (soma), d'un champ de ramifications, les dendrites et d'un axone. L'activité des dendrites est sommée par le corps du neurone. Cette somme génère l'activité de l'axone.

La rétine est constituée de plusieurs centaines de millions de neurones, interconnectés entre eux, et dont il faut cartographier les relations pour en comprendre le fonctionnement. Ceci n'aurait pas été possible sans la découverte de l'italien Camillo Golgi vers 1875 qui mit au point une méthode de coloration (d'une faible

proportion) des cellules dans une région donnée. Cette méthode fait apparaître seulement quelques neurones en entier, avec toutes leurs ramifications.

Santiago Ramon y Cajal, histologiste espagnol, a consacré une grande partie de sa vie à appliquer cette méthode. On lui doit une œuvre gigantesque " Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés " publiée en 1904 et qui fait office de référence encore aujourd'hui. On lui doit notamment les premières études sur les cellules qui constituent la rétine de plusieurs espèces de vertébrés.

D'autre part, pour connaître plus précisément les fonctions des neurones ou d'un ensemble de neurones, des mesures électriques sont réalisées sur les corps cellulaires. Ces mesures ont tout d'abord permis d'introduire la notion de champ récepteur. C'est-à-dire que chaque cellule répond pour une certaine portion du champ visuel. On a également pu mesurer la spécificité d'un grand nombre de cellules (réponse à la couleur, au mouvement,...).

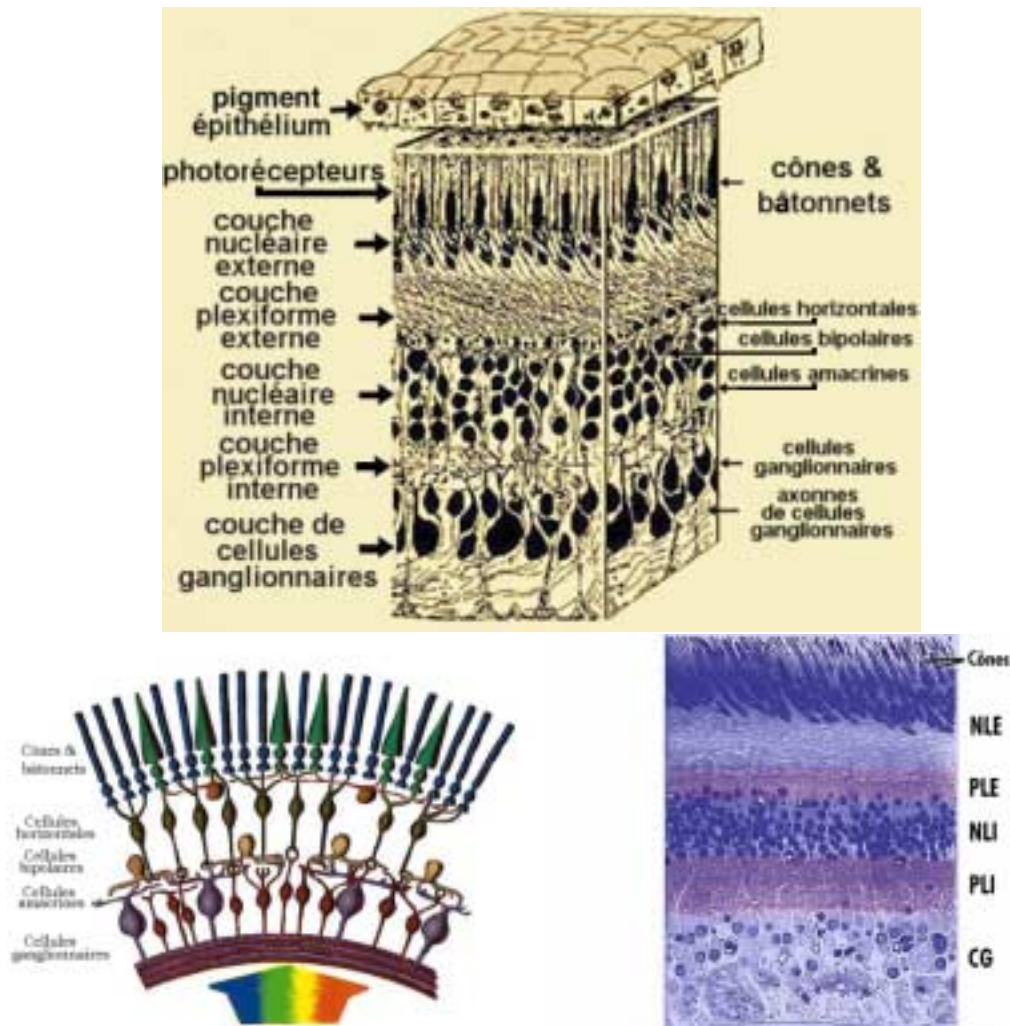


Figure 1.6: Coupe de la rétine. En haut une reconstruction schématique de la rétine avec les sept couches. On distingue la couche plexiforme externe (PLE), lieu de connexion entre les cellules réceptrices, horizontales et bipolaires de la couche plexiforme interne (PLI), lieu de connexions entre les cellules bipolaires, amacrines et ganglionnaires. En bas à droite une représentation schématique des neurones qui composent la rétine, et leurs interconnexions. La rétine est éclairée par le bas de la figure, c'est-à-dire à l'opposé des récepteurs. A gauche, une section de la rétine qui illustre la difficulté d'analyse de ce réseaux de neurones



La rétine est composée de sept couches de neurones distinctes (fig. 1.6): la couche épithélium pigmentaire, la couche des photorécepteurs, la couche nucléaire externe, la couche plexiforme externe, la couche nucléaire interne, la couche plexiforme interne. La principale fonction de la couche épithélium pigmentaire est d'absorber les photons qui n'auraient pas été absorbés par les photorécepteurs évitant ainsi leur propagation ou réflexion.

Avant de détailler les éléments qui composent ces couches de neurones, nous allons illustrer la fonction principale de la rétine. Celle-ci a pour rôle de capter l'information lumineuse et de la transformer en signal traitable par les neurones. Mais elle réalise également des traitements sur ce signal. Les neurones de chaque couche sont reliés entre eux par des synapses réalisant un filtrage spatial de l'information lumineuse [116, 90]. Par exemple pour la couche des photorécepteurs, le signal lumineux est lissé, réduisant les variations abruptes. Ce traitement permet de réduire le bruit de quantification des photorécepteurs et améliore le rapport signal sur bruit. Plus particulièrement la fonction de la triade synaptique cônes, cellules horizontales et cellules bipolaires qui est située dans la couche plexiforme externe permet de réhausser les contours de l'image.

La couche des cellules horizontales, suivant celle des photorécepteurs, réalise également un filtrage spatial, lissant encore plus le signal lumineux. Puis les cellules bipolaires reçoivent une contribution positive des cellules réceptrices et une contribution négative des cellules horizontales. Elles effectuent la différence entre les signaux portés par ces deux couches.

La figure 1.7 illustre le traitement spatial effectué pour la triade synaptique. Un créneau de lumière  $L$  est capté par les photorécepteurs. Les connexions entre les photorécepteurs lissent les fronts abrupts de ce signal  $C$ . Les connexions entre les cellules horizontales réduisent encore le front abrupt  $H$ . La différence entre ces deux signaux est le signal des bipolaires  $B$ . Ce signal montre une forte amplitude en face des zones où le créneau de lumière varie beaucoup, c'est un rehaussement des contours. C'est à dire que les cellules bipolaires portent l'information des variations spatiales de lumière. Lorsque la lumière est constante, les bipolaires répondent plus faiblement que lorsque la lumière varie.

Les cellules bipolaires sont connues pour posséder deux types de réponses nommés ON et OFF. Ce découpage est justifié par le mode de fonctionnement et

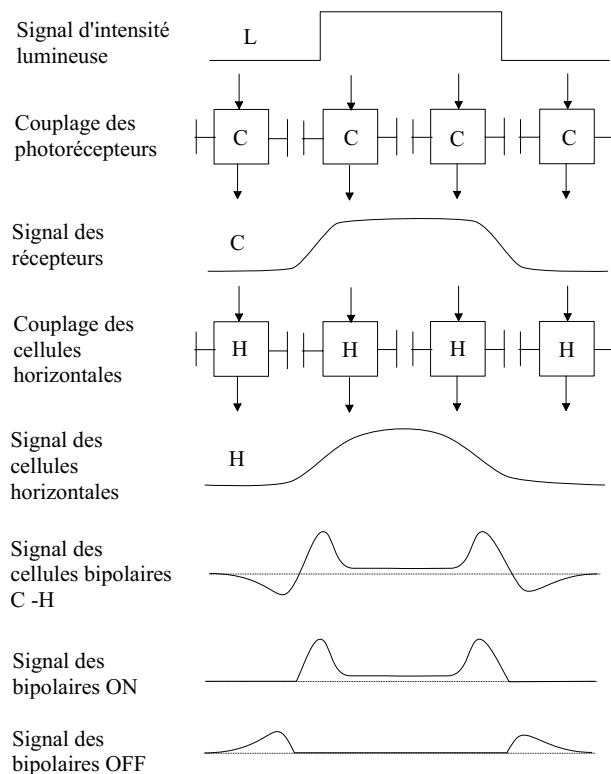


Figure 1.7: Diagramme schématisé du traitement de l'information dans la rétine. Les connexions synaptiques entre les neurones de la couche des cellules réceptrices et horizontales réalisent un lissage du signal lumineux  $L$ . Les cellules bipolaires codent la différence entre le signal des cônes  $C$  et celui des cellules horizontales  $H$ . Cette différence permet d'augmenter les contrastes des contours du signal lumineux. Les cellules bipolaires décomposent le signal en deux. La partie positive pour les bipolaires de type ON et la partie négative pour les cellules OFF.



d'échange d'information par les neurones. En effet, les neurones sont incapables de transmettre un signal relatif, qui peut être alternativement positif et négatif, parce que les synapses sont soit excitatrices, soit inhibitrices. Pour contourner cette difficulté, la biologie duplique l'information sur deux neurones. Un sera chargé de transmettre l'information positive, tandis que l'autre transmet la partie négative du signal. La cellule bipolaire de type ON reçoit une excitation de la part des cônes et une inhibition de la part des cellules horizontales ; le type OFF reçoit à l'opposé une inhibition des cônes et une excitation des cellules horizontales. Du point de vue signal, il n'est pas nécessaire de dupliquer le nombre de neurones, on peut travailler en relatif et séparer *a posteriori* la partie positive du signal pour les cellules ON de la partie négative du signal pour les voies OFF.

Au repos les récepteurs ont un faible potentiel négatif, et lorsqu'ils sont excités par de la lumière ils sont hyperpolarisés, c'est à dire que ce potentiel est encore plus négatif. Dans nos modèles, nous considérons le potentiel du photorécepteur nul au repos et positif lorsque le récepteur est excité. De même les synapses des photorécepteurs sont respectivement excitatrices et inhibitrices sur les cellules horizontales et bipolaires ON. Dans nos modèles nous considérons une synapse excitatrice comme un transfert de potentiel sans changement de signe, alors qu'une synapse inhibitrice effectue une inversion de signe du potentiel.

### Les photorécepteurs

Les photorécepteurs se décomposent en deux classes, les cônes et les bâtonnets. La distinction porte sur la fonction et la structure de ces deux types de photorécepteurs. Les bâtonnets sont très sensibles, un photon suffit à les exciter, par contre, ils sont saturés en lumière du jour. A l'opposé, les cônes sont moins sensibles que les bâtonnets mais fonctionnent parfaitement en lumière du jour. La rétine est un capteur adapté pour différents niveaux de luminosité. On distingue trois niveaux : photopique, mésopique et scotopique, correspondant respectivement à la lumière en plein soleil, une nuit de pleine lune et une nuit sans lune. Dans le cas photopique, seuls les cônes réagissent, dans le cas scotopique, ce sont les bâtonnets qui assurent la transmission de la lumière. Dans le cas mésopique, les deux types de récepteurs sont impliqués. Etant donné la disposition des récepteurs le long de la rétine, la vision dans l'obscurité est une vision périphérique, car les cônes au centre de la

rétine, sont aveugles à ce niveau de luminosité.

Les cônes sont également responsables de la vision des couleurs. En effet, les cônes sont de trois types suivant leur sensibilité à la longueur d'onde. On parle de cônes rouges, verts ou bleus, ou respectivement en langage anglo saxon de L, M, S (Long, Middle et Short wavelength). Cette différence de sensibilité est la condition nécessaire à la vision des couleurs. Le vieil adage *la nuit, tous les chats sont gris*, résulte du manque de sensibilité des cônes, qui, dans l'obscurité, sont aveugles, et ne permettent pas de distinguer les couleurs.

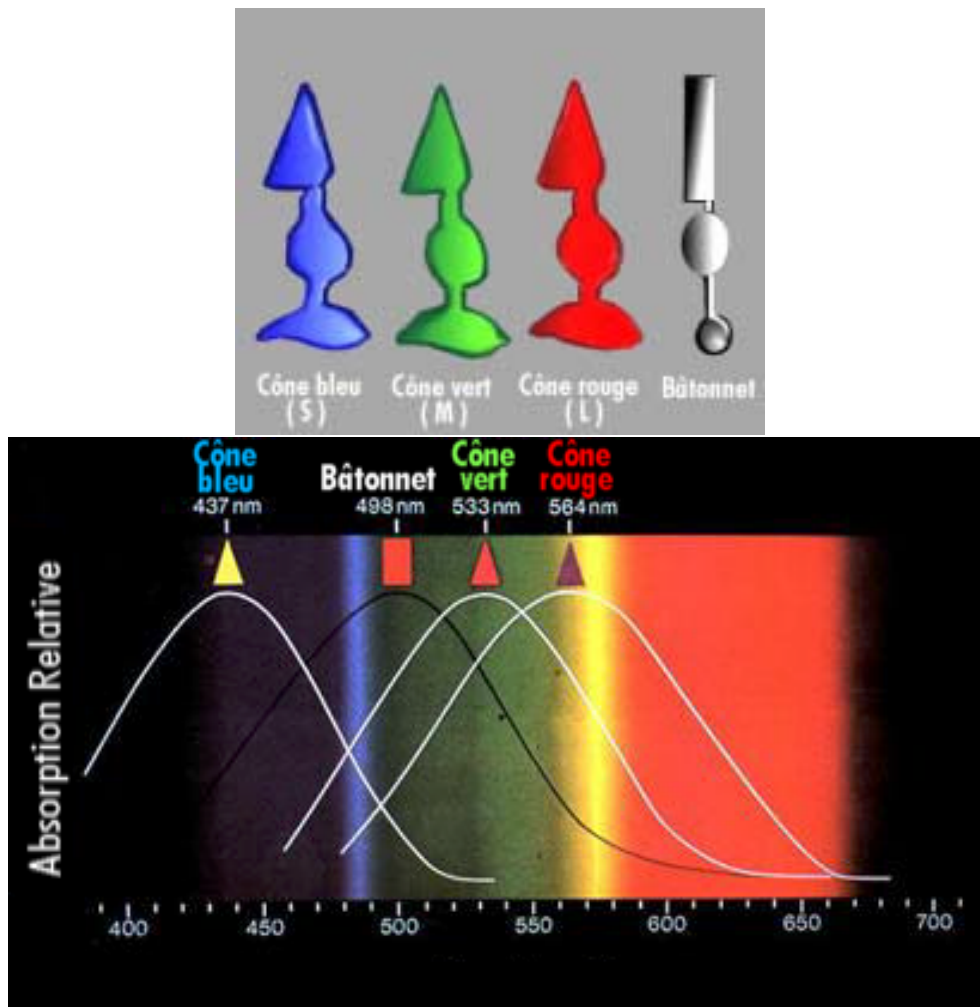


Figure 1.8: Caractéristique des différents récepteurs dans la rétine. En haut un schéma des trois types de cônes et des bâtonnets. En bas : Chaque récepteur est caractérisé par une courbe d'absorption particulière en fonction de la longueur d'onde. La forme des courbes est identique, c'est le maximum d'absorption qui diffère d'un récepteur à l'autre.



Comment l'absorption de la lumière par un cône ou un bâtonnet permet-elle de produire un signal électrique? La membrane des cellules photoréceptrices sépare deux solutions dont les concentrations en ions sodium et potassium sont différentes. Au repos il y a un échange d'ions à travers la membrane qui génère un potentiel de -0.1 Volt entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule. Lorsque le récepteur absorbe la lumière, le flux d'ions sodium est bloqué, augmentant le potentiel de la cellule, le photorécepteur est hyperpolarisé. Cette augmentation est indépendante de la longueur d'onde du photon absorbé. Les cônes captent tous les photons qui parviennent à eux, indifféremment de leur énergie (ou de la longueur d'onde de l'onde équivalente), mais la probabilité qu'un type de cône donné capte un photon d'énergie donnée est variable selon la longueur d'onde correspondante à l'énergie du photon et à la sensibilité de ce cône.

On peut déterminer par une mesure du courant délivré par le cône, la courbe de sensibilité en fonction de la longueur d'onde [87]. Cette sensibilité est en correspondance avec les pigments visuels qui composent les cônes [67].

Malgré une apparente homogénéité entre les rétines humaines au niveau de la variation du nombre de récepteur avec l'excentricité, la sensibilité des cônes, les rétines sont fortement différentes d'un individu à l'autre. Nathans [73] a montré que la génétique permettait une variété de pigments supérieure à trois, notamment chez la femme. De plus, une grande proportion d'individus sont daltoniens, dichromates (seulement deux types de cônes), monochromates (un seul type de cône), ou même trichromates anormaux (sensibilité différente pour les cônes L et M).

Le nombre de cônes peut changer d'un individu à l'autre. Par exemple, le rapport du nombre des cônes L au nombre des cônes M varie d'un individu à l'autre en fovéa, de 0.3 à 3 [86]. Cette variabilité peut être une cause de la différence d'appréciation des couleurs entre les individus [82], c'est le cas pour les daltoniens (mono ou dichromates). Néanmoins, la rétine et le système visuel sont capables d'une analyse relativement indépendante de ces variabilités.

### **Couches externes**

La couche nucléaire externe est composée du corps cellulaire des cellules photoréceptrices, cônes et bâtonnets. Il existe des connexions synaptiques de type électrique, entre ces deux types de neurones. Il existe également des couplages entre

cônes. Chez la tortue, on a identifié que les connexions synaptiques sont réalisées entre cônes de même type [29]. Nous avons vu précédemment que ces connexions réalisent un lissage du signal lumineux pour améliorer le rapport signal sur bruit.

La couche plexiforme externe est le lieu de la triade synaptique cône-cellule horizontale et bipolaire. Les cellules horizontales sont comme leur nom l'indique des cellules dont les connexions sont horizontales. On en dénombre trois types dans la rétine humaine, selon les types de cônes et les bâtonnets auxquelles elles sont connectées [1]. La fonction de ces trois types de cellules horizontales est en rapport avec le traitement de la couleur. Les auteurs pensent qu'ils sont à l'origine du codage en opposition de couleur. Mais nous verrons dans le chapitre 3 qu'il n'est pas nécessaire de disposer de cellules horizontales spécifiques pour permettre un codage en opposition de couleur.

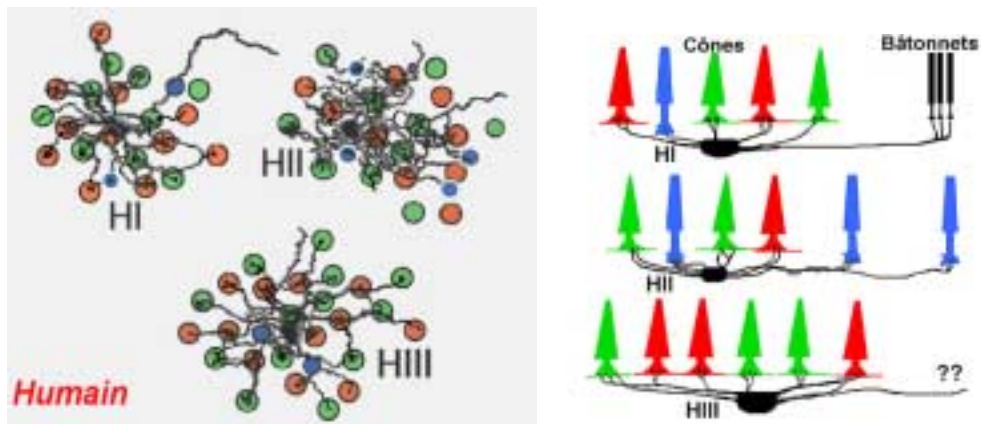


Figure 1.9: Caractéristique des trois types de cellules horizontales. Les cellules sont différenciées par le type et le nombre de connexions synaptiques qu'elles contractent avec les cônes. Sur la figure de droite est représenté un exemple pour chaque type de cellule. On peut voir les connexions synaptiques de ces cellules avec les cônes. Tous les cônes à l'intérieur du champ dendritique de la cellule sont représentés. La connexion synaptique est représentée par un point noir au milieu du cercle représentant le cône. A droite, la cellule HI est connectée avec tous les types de cônes et son axone se projette sur un bâtonnet. La cellule HII est également reliée à tous les types de cônes, cependant son axone se projette sur un cône S. La cellule HIII a des contacts uniquement avec le cône L et M.





Le type HI à une connexion dendritique avec tous les types de cônes, bien que le nombre de contacts avec des cônes bleus soit plus faible. L'axone de cette cellule est relié à des bâtonnets. La cellule H2 a un large champ dendritique, relié aux cônes bleus, un champ dendritique plus étroit relié aux cônes rouges et verts. Son axone est uniquement connecté à des cônes bleus. La cellule H3 à un champ dendritique connecté uniquement aux cônes rouge et vert. Par contre, on ne connaît par ses connexions axoniques.

L'étude des connexions des cellules horizontales, réalisée par Kolb et collaborateurs [1], porte sur une vingtaine de cellules, localisées dans un rayon de 5 mm autour du centre de la rétine. Elle ne permet pas de connaître la proportion de ces cellules en fonction de l'excentricité. Quoiqu'il en soit, le type de connexion observé sur les trois types de cellules horizontales nous apporte des renseignements précieux sur le codage rétinien, et les possibilités d'adaptation de la rétine. Nous développerons ces points ultérieurement dans la partie modèle de rétine hexagonale.

Le troisième élément de la triade synaptique est composé des cellules bipolaires. Pour l'être humain, neuf types de cellules bipolaires ont été découverts en fonction de leur taille et du type de connexions de ces cellules. Un type de cellule bipolaire est connecté avec des bâtonnets. Les huit autres types de cellules bipolaires sont connectés avec des cônes. Cinq d'entre elles, appelées bipolaires diffuses, sont connectées à plusieurs cônes. Trois types de bipolaires appelées *midget bipolar* MB sont reliées à un seul cône ; quand il s'agit du cône bleu, on l'appelle BB (blue bipolar), en fonction de la taille de la terminaison on parle de FMB ou IMB (flat or invaginated midget bipolar) correspondant aux cellules ON et OFF. Les bipolaires de cônes bleus sont uniquement de type ON<sup>1</sup>.

Les axones des cellules bipolaires se projettent dans différentes sous couches de la couche plexiforme interne. Ces différences de projections ont été mises en correspondance avec les différences de fonctionnalités entre les cellules ON et OFF. Les cellules bipolaires ON se projettent dans la partie basse (b), alors que les cellules OFF se projettent dans la partie haute (a) (fig. 1.10) [36]. Cette séparation permet de conserver la distinction entre la voie ON et OFF lors de connexions

---

<sup>1</sup>Nous verrons au chapitre 3 qu'il n'existe pas de signal bleu OFF dans la rétine, donc il n'est pas nécessaire de disposer de neurones pour le porter.

avec les cellules ganglionnaires.

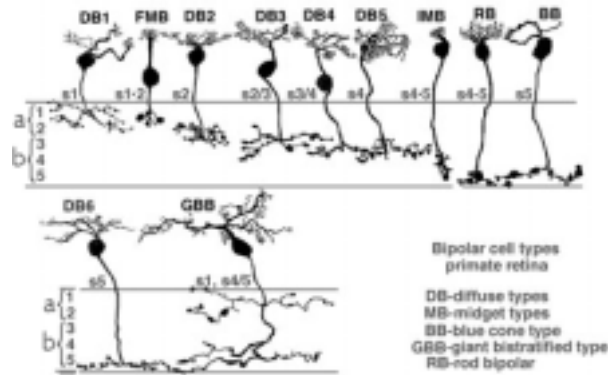


Figure 1.10: Caractéristiques des cellules bipolaires. On distingue plusieurs classes de bipolaires diffuses (DB), les bipolaires de bâtonnets (RB), les bipolaires midgets (invasinée IMB (ON) et plate FMB (OFF)). Ces différentes classes projettent leurs axones dans des niveaux différents de la couche plexiforme interne. Les cellules ON dans les couches basses (b) et les OFF dans les couches hautes (a). Les bipolaires de cônes bleu (BB) se projettent uniquement dans la couche b. Il existe également une bipolaire géante (GBB) qui se projette dans les deux sous couches.

Comme nous l'avons vu, la triade synaptique est responsable de l'augmentation de contraste du signal lumineux, on parle également de champ récepteur avec antagonisme centre-périphérie. Nous verrons dans le paragraphe 1.3 la manière dont cet antagonisme prend effet. L'étude de Baylor et collaborateur [10] vise à montrer que cet antagonisme est une conséquence du retour (feedback) des cellules horizontales sur les cônes et bâtonnets. Nous verrons que ce modèle n'est pas suffisant pour expliquer complètement l'antagonisme et qu'il faut absolument une inhibition des cellules horizontales sur les bipolaires.

## Couche interne

La couche nucléaire interne comprend les corps cellulaires de cellules bipolaires et amacrines. La couche plexiforme interne est le lieu des connexions entre les cellules bipolaires, amacrines et ganglionnaires.

Les cellules bipolaires sont chargées de transmettre l'information de la couche externe vers la couche interne. Ces cellules sont reliées à différents types de cellules amacrines, ainsi qu'à diverses cellules ganglionnaires.

Il existe plusieurs sortes de cellules amacrines dans la rétine des primates. L'anatomie montre qu'il existe au moins 25 sortes de ces cellules, classées principalement en fonction de leur projection dendritique. Les cellules amacrines ont un peu le rôle des cellules horizontales dans la couche externe, elles réalisent un traitement spatial étendu, mais la fonction précise de ces cellules n'est pas bien connue.

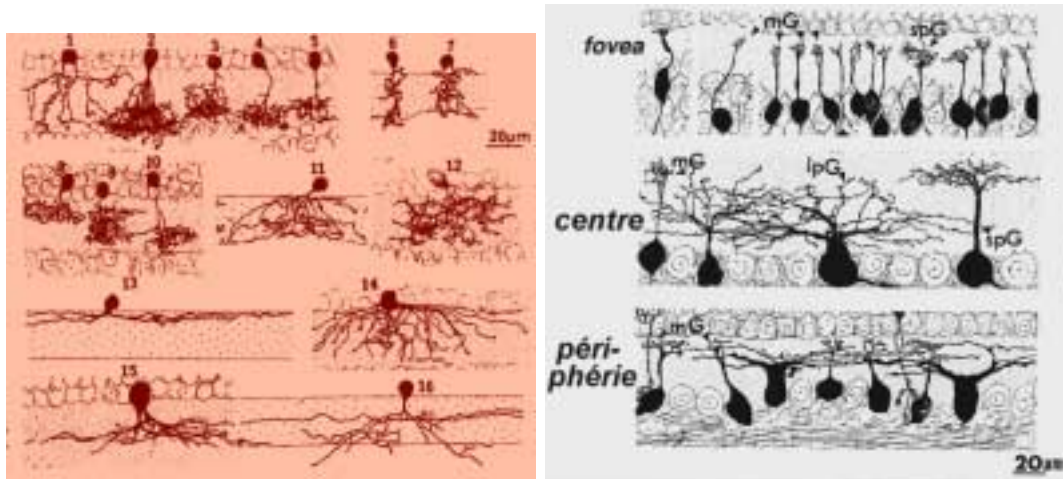


Figure 1.11: Caractéristiques des différentes cellules amacrines (à gauche) et ganglionnaires (à droite). Il y a beaucoup de type de cellules amacrines, mais leur fonction n'est pas bien identifiée. En fovea on distingue deux types de cellules ganglionnaires : les midgets (mG) et les parasols étroites (spG) qui ont un champ dendritique plus étendu que les midgets. En dehors de la fovea on distingue également des parasols large (lpG).

De même, on dénombre au moins 25 types de cellules ganglionnaires. Parmi cet ensemble, trois types sont plus communs : les cellules ganglionnaires parasol, larges et étroites, et les cellules ganglionnaires midgets. Elles sont également dénommées P (parvocellulaire) pour les midgets, M (magnocellulaires) pour les parasols, conformément à leurs projections dans la partie parvocellulaire et magnocellulaire du corps genouillé latéral.

Les cellules ganglionnaires midget en fovea sont reliées aux cellules bipolaires midget avec une cellule ganglionnaire pour une cellule bipolaire. Cette connexion un à un permet de garantir une bonne acuité spatiale car elle évite de mélanger les informations spatiales entre les neurones.

Sans établir un examen exhaustif, la diversité des cellules de la rétine permet

d'effectuer plusieurs traitements différents en parallèle de l'information visuelle, adaptés à diverses tâches de la vision. Nous verrons dans la partie suivante comment on peut analyser la complexité de la rétine dans un cas simplifié, lié à la représentation de l'information de luminosité dans le contexte de détection des objets.

## 1.2 Des neurones aux circuits

Nous avons précédemment expliqué les propriétés spatiales de la triade synaptique : cône, cellule horizontale et bipolaire. Dans cette partie nous allons détailler le fonctionnement de la triade pour le traitement spatial et temporel. A partir des propriétés électriques des neurones, et de la structure des connexions synaptiques entre ces neurones nous allons établir un modèle de traitement spatio-temporel.

Pour simplifier la formulation mathématique, nous allons nous restreindre à un modèle simple, ne faisant pas intervenir la couleur, et dont les cellules sont toutes identiques. Ce modèle nous permettra de comprendre le traitement de base de la rétine à partir duquel on peut inférer des comportements plus complexes. De plus ce modèle permet d'expliquer la nature des champs récepteurs mesurés sur les cellules bipolaires.

Ce modèle a été développé par W. Beaudot et J. Hérault au cours de la thèse de W. Beaudot [11]. Les résultats que nous présentons ici sont tirés de ce travail.

### 1.2.1 Modèle du neurone et des synapses

Les neurones de la rétine sont à potentiels gradués, nous nous intéressons aux caractéristiques dynamiques du potentiel des neurones. On peut comparer la transmission du signal le long de la dendrite du neurone, comme la transmission d'un signal le long d'une paire de fils. Cette transmission subit une atténuation due à une résistance linéique, un retard dû à la capacité membranaire de la dendrite, également un affaiblissement dû à la résistance de fuite de la membrane. Le modèle électrique simplifié de transmission (sans fuite) est celui d'une loi de diffusion :

$$V(x, t) = \frac{1}{\pi\sqrt{Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} \quad (1.1)$$

Pour un jeu de paramètres donnés, la réponse du neurone dépend du temps écoulé depuis l'excitation de la dendrite (figure 1.12), et de la longueur de la dendrite. Dans une première approximation, nous considérons que le corps du neurone réalise une sommation des activités de chaque dendrite, et envoie sur l'axone le résultat de cette sommation sans non-linéarités.

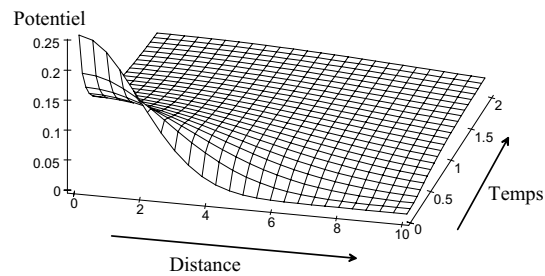


Figure 1.12: Modèle électrique de transmission le long de la dendrite d'un neurone. Le signal subit un retard et un affaiblissement qui dépend de la longueur de la dendrite. Pour une dendrite courte le signal est immédiatement transmis, par contre plus la dendrite est longue, plus le signal est retardé.

Pour les modèles électriques, il existe plusieurs types de synapses entre les neurones de la rétine. On en distingue deux classes: les synapses chimiques et les synapses électriques. La différence essentielle est que dans la synapse chimique le neurone présynaptique libère des neuromédiateurs qui modifient l'activité électrique de la dendrite réceptrice sans modifier le potentiel membranaire de la synapse émettrice. Contrairement, la synapse électrique (ou *Gap junction*) échange des porteurs de charge (ions), et modifie le potentiel de l'émetteur et du récepteur. La figure 1.13 représente les différentes synapses avec le modèle électrique équivalent.

Nous voyons que pour la synapse chimique, le modèle électrique comprend un amplificateur opérationnel (triangle) qui réalise une séparation galvanique entre les deux synapses. Cette séparation signifie que le courant qui sera envoyé sur le neurone récepteur ne modifie pas le potentiel membranaire du neurone émetteur ( $i_x = 0$ ) alors que dans la synapse *Gap junction* le courant ( $i_x = i_y$ ) fourni par la synapse est égale au courant délivré par le neurone émetteur.

Les connexions des neurones à l'intérieur d'une même couche sont généralement de type électrique, permettant d'effectuer un lissage spatial de l'information lumineuse. Par contre les connexions synaptiques entre des couches de neurones sont chimiques permettant l'indépendance de traitement de chacune des couches.

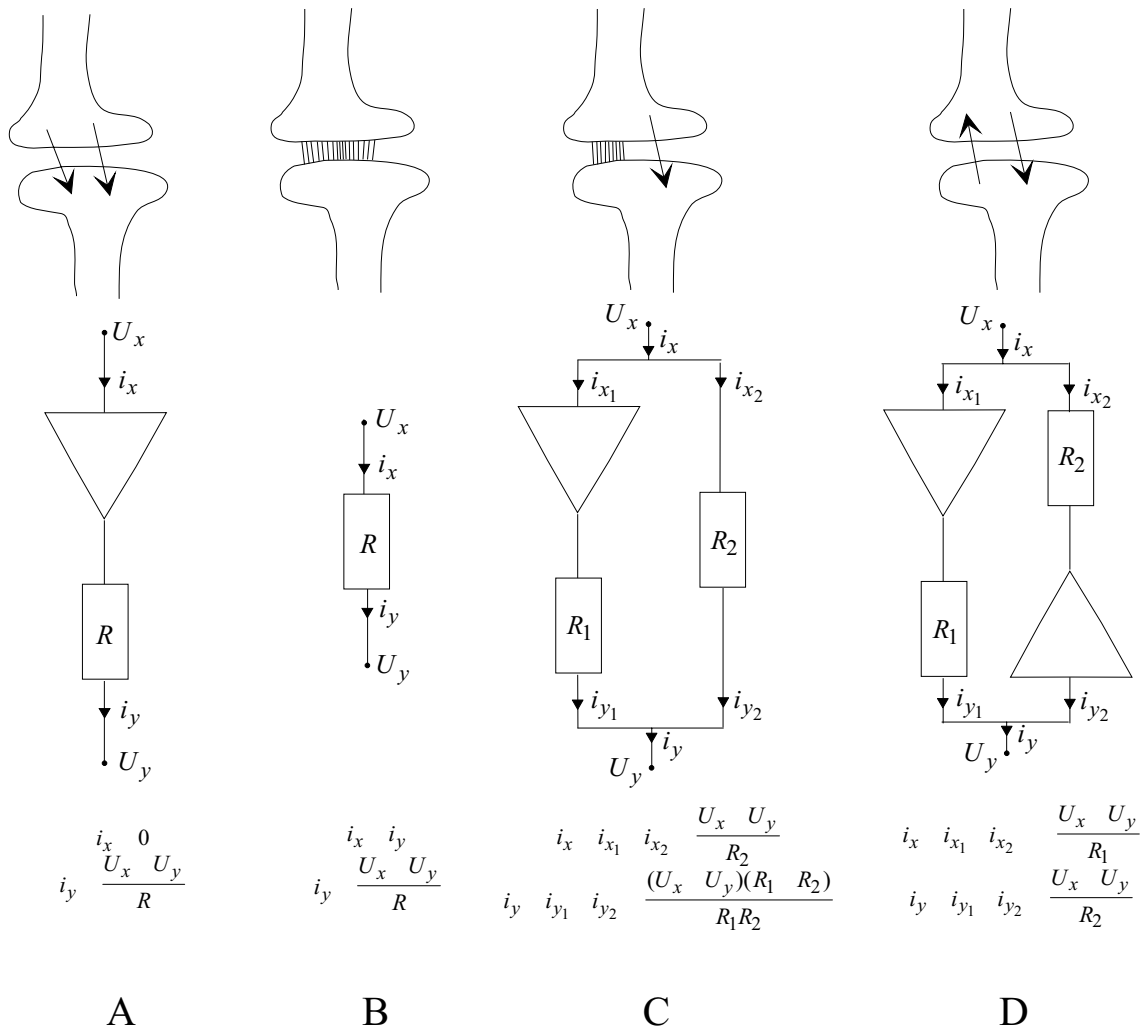


Figure 1.13: Modèle électrique des différents types de connexions synaptiques. A - Synapse chimique. B - Synapse électrique ou *Gap junction*. C - Synapse composite. D - Synapse réciproque. Dans le cas de la synapse chimique, il y a une séparation galvanique entre les deux neurones, matérialisée par un amplificateur opérationnel. Par contre dans le cas de la synapse électrique il y a un échange de charges entre le neurone émetteur et le neurone récepteur.

### 1.2.2 Une ligne de récepteurs

Supposons, pour simplifier, que nous disposons d'un morceau de rétine complètement uniforme qui est uniquement constitué de récepteurs alignés selon une dimension spatiale, connectés entre eux par des synapses électriques. Quelles seraient les caractéristiques spatiales et temporelles de ce réseau suivant les modèles de neurones et de synapses précédents ?

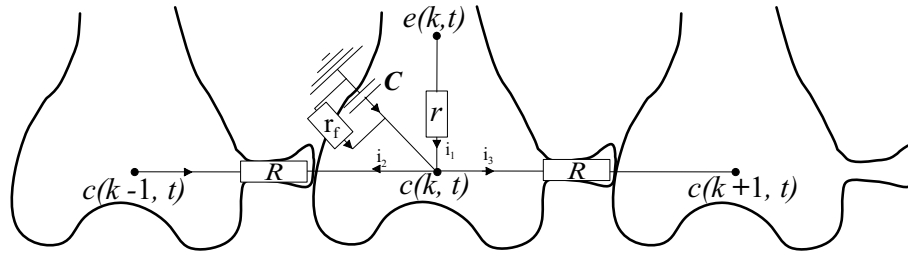


Figure 1.14: Modèle d'une ligne de photorécepteurs. Ce modèle prend en compte les connexions synaptiques électriques entre les photorécepteurs (R). Le retard et l'affaiblissement de la transmission du signal le long du neurone ( $r, R_f, C$ ). Le potentiel membranaire du neurone est donné par  $c(k, t)$ . Il se calcule en appliquant la loi des noeuds de courants.

Supposons également que le récepteur délivre un potentiel qui est proportionnel à la quantité de lumière qu'il reçoit et que nous puissions mesurer l'activité du réseau de récepteur à l'aide d'une batterie de micro électrodes plantées dans chaque récepteur. Le modèle électrique correspondant est précisé dans la figure 1.14, il prend en compte la résistance linéique du récepteur  $r$ , la capacité et résistance de fuite membranaire ( $c, r_f$ ) et les deux synapses électriques ( $R$ ) avec ses deux récepteurs voisins.

Chaque récepteur reçoit la lumière correspondant à la projection de l'image optique continue sur la rétine. L'ensemble des photorécepteurs échantillonne cette image et fournit un signal  $e(k, t)$  de la variable spatiale discrète  $k$  et de la variable temporelle continue  $t$ . Le réseau électrique transforme au cours du temps l'activité de chaque neurone à travers les résistances et capacités en fonction de l'état courant des neurones et de la variation de l'entrée du réseau de photorécepteurs. Nous appellerons  $c(k, t)$  le courant mesuré par chaque électrode à la position  $k$ , et au temps  $t$ .



Les techniques qui permettent d'analyser le comportement du réseau sont de deux ordres.

Les méthodes directes pour lesquelles on présente un stimulus en entrée, on calcule les sorties correspondantes au cours du temps. On utilise classiquement la réponse impulsionnelle pour laquelle on présente une excitation ponctuelle, et la réponse indicielle pour laquelle on présente une excitation soutenue pendant un certain temps.

L'analyse fréquentielle (par transformée de Fourier) met en oeuvre des méthodes qui simplifient généralement beaucoup les calculs. Dans cette méthode, le signal est caractérisé par une fonction complexe de la fréquence (appelée spectre).

Dans notre cas, la capacité réagit électriquement comme une dérivée  $i = C \frac{du}{dt}$  et l'équation qui régit les tensions dans le circuit est une équation différentielle. Dans l'espace de Fourier cette équation différentielle se transforme en équation algébrique linéaire, grâce à la propriété suivante :  $\mathcal{F}\left(\frac{df(t)}{dt}\right) = iw\mathcal{F}(f(t))$  ou  $w = 2\pi f$  représente la pulsation. Dans l'espace de Fourier, les transformations sont caractérisées par la fonction de transfert du système.

L'analyse des courants du circuit précédent  $i_1 = i_2 + i_3 - i_4$  (figure 1.14) nous fournit l'équation différentielle suivante :

$$\frac{e(k, t) - c(k, t)}{r} = \frac{c(k, t) - c(k + 1, t)}{R} + \frac{c(k, t) - c(k - 1, t)}{R} + C \frac{dc(k, t)}{dt} + \frac{c(k, t)}{r_f} \quad (1.2)$$

Qui peut également se mettre sous la forme :

$$c(k, t) = \frac{e(k, t) + \alpha [c(k - 1, t) + c(k + 1, t)] - \tau \frac{\partial c(k, t)}{\partial t}}{1 + 2\alpha + \beta} \quad (1.3)$$

Les paramètres  $\alpha = r/R$ ,  $\beta = r/r_f$ ,  $\tau = rC$  sont les paramètres du neurone et des synapses. Sur la variable temporelle  $t$  l'équation différentielle est caractérisée par la présence de  $c(k, t)$  et de sa dérivée temporelle  $\partial c(k, t)/\partial t$ , alors que sur la variable spatiale  $k$ , l'équation est une équation aux différences faisant intervenir  $c(k, t)$ ,  $c(k - 1, t)$  et  $c(k + 1, t)$ . La fonction de transfert s'écrit alors :

$$F_c(f_k, f_t) = \frac{C(f_k, f_t)}{E(f_k, f_t)} = \frac{1}{1 + \beta + 2\alpha (1 - \cos(2\pi f_k)) + j2\pi f_t \tau} \quad (1.4)$$

Où  $E(f_k, f_t)$  représente la transformée de Fourier du signal d'entrée, c'est-à-dire la lumière qui est responsable de l'excitation des photorécepteurs.  $C(f_k, f_t)$  est la

transformée de Fourier de signal à la sortie des photorécepteurs. Le module de cette fonction de transfert est donné par  $|F_c(f_k, f_t)|$ , et représente le comportement du système pour chaque fréquence spatiale et temporelle (figure 1.15).

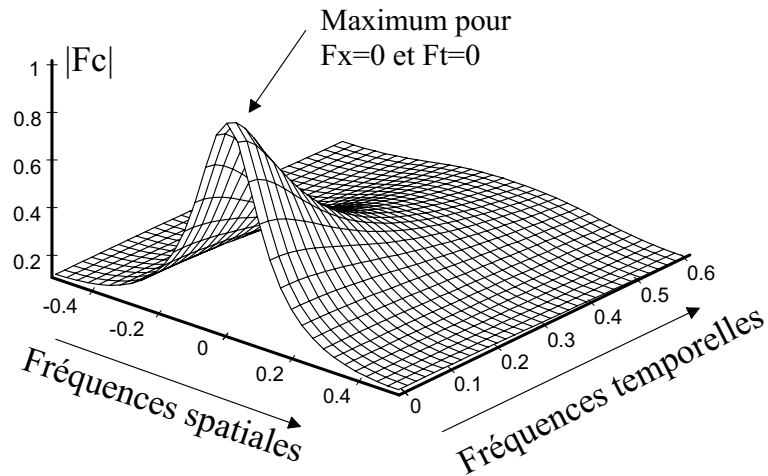


Figure 1.15: Fonction de transfert d'une ligne de photorécepteurs. La fonction de transfert est de type passe-bas spatial et temporel. c'est à dire que le maximum est pour les fréquences spatiales et temporelles nulles ( $\alpha = 2$ ,  $\beta = 0.1$ ,  $\tau = 1$ ).

Nous voyons que la fonction de transfert est de type passe-bas en spatial et en temporel. C'est-à-dire que le signal transmis en basse fréquence est élevé, alors qu'en haute fréquence il est réduit, voire nul.

Les caractéristiques précises de la fonction de transfert dépendent des paramètres  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\tau$ . Le paramètre  $\alpha$  contrôle la largeur de la fonction le long de l'axe spatial, plus  $\alpha$  est grand, plus la fonction est étroite<sup>2</sup>.  $\alpha$  est le paramètre de lissage spatial.  $\tau$  contrôle la courbe suivant l'axe temporel, c'est le paramètre de lissage temporel.  $\beta$  contrôle le niveau, plus  $\beta$  est grand plus le maximum de la fonction de transfert est petit.

Le modèle de couplage entre les photorécepteurs que nous venons de développer est très simple, il constitue la structure de base des réseaux rétiniens. Nous allons maintenant étudier en détail le modèle de la triade synaptique.

---

<sup>2</sup>Si  $\alpha$  est grand,  $R$  est petit et la synapse gap-junction est moins résistive .

## La triade synaptique

Pour comprendre le rôle de chacune des cellules qui composent la triade synaptique, nous allons appliquer la méthode précédente pour les synapses et les neurones qui composent la couche plexiforme externe.

Considérons une rétine composée de cellules réceptrices d'un type unique connectées avec une synapse chimique excitatrice sur les cellules horizontales et bipolaires, de cellules horizontales d'un type unique connectées entre elles par des synapses gap-junction, elles-même connectées avec des synapses chimiques inhibitrices avec les cellules bipolaires (figure 1.16).

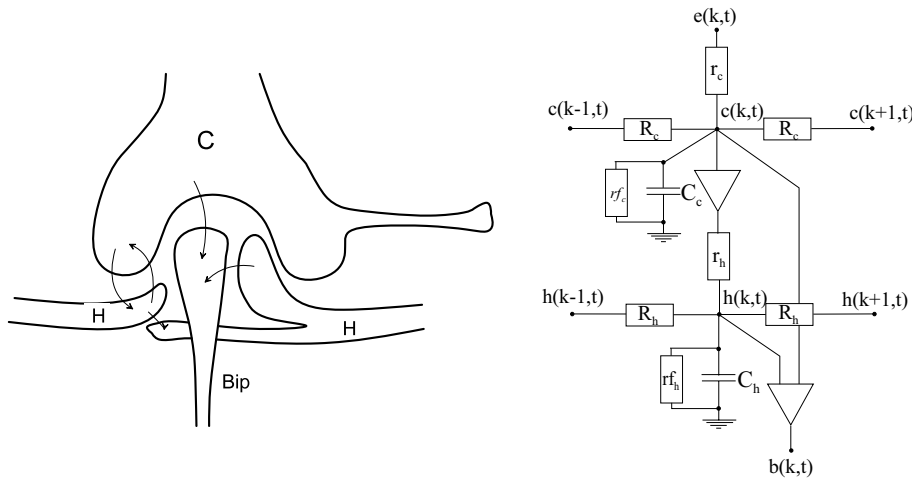


Figure 1.16: Schéma et circuit électrique de la triade synaptique.

Chaque noeud du circuit représente le potentiel électrique délivré par le corps d'un neurone.  $c(k, t)$  représente le potentiel du neurone récepteur de position  $k$  au temps  $t$ ,  $h(k, t)$  le potentiel de la cellule horizontale et  $b(k, t)$  celui de la cellule bipolaire.

La couche des cellules horizontales est très similaire à celle des cellules réceptrices. La fonction de transfert est donc du même type, avec des paramètres différents. Les synapses chimiques en sortie de la couche des récepteurs font apparaître une séparation galvanique (simulée par un amplificateur opérationnel) qui permet de considérer les deux couches séparément d'un point de vue électrique. De même, la couche des cellules bipolaires est séparée galvaniquement des deux couches précédentes et bénéficie de la même indépendance électrique. Finalement, la fonction de

transfert totale entre le signal d'entrée et le signal mesuré au niveau des cellules bipolaires se calcule par combinaison des fonctions de transfert de chacune des couches. Si nous appelons  $F_c$  la fonction de transfert des cellules réceptrices,  $F_h$  celle des cellules horizontales,  $E$  le spectre de la lumière incidente,  $B$  le spectre du signal des cellules bipolaires, la fonction de transfert  $F_b$  du circuit total s'écrit :

$$\begin{aligned} B &= F_c E - F_c F_h E \\ B &= F_c (1 - F_h) E \\ F_b &= \frac{B}{E} = F_c (1 - F_h) \end{aligned} \quad (1.5)$$

Les photorécepteurs excitent les cellules horizontales et bipolaires. Les cellules horizontales inhibent les cellules bipolaires.

Les fonctions de transfert  $F_c$  et  $F_h$  dépendent des paramètres  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\tau$  de chacune des couches. Pour les différencier, nous indiquerons par un indice  $c$ , les paramètres correspondant à la couche des récepteurs, et par un indice  $h$  ceux correspondant aux cellules horizontales. La figure 1.17 montre un exemple de la fonction de transfert des cellules bipolaires  $F_b$  pour un jeu de paramètres.

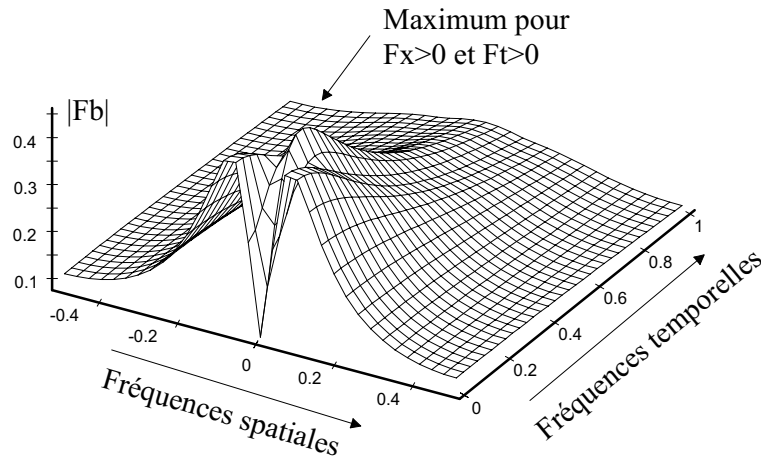


Figure 1.17: Fonctions de transfert de la triade synaptique. Le fonction de transfert est de type passe-bande ( $\alpha_c = 2$ ,  $\beta_c = 0.1$ ,  $\tau_c = 1$ ,  $\alpha_h = 10$ ,  $\beta_h = 0.1$ ,  $\tau_h = 1$ ).

Quels que soient les paramètres de la fonction  $F_h$ , le résultat de  $F_h F_c$  est plus passe-bas que la fonction  $F_c$  seule (on cumule l'effet de deux passe-bas). Donc la différence  $F_b = F_c - F_h F_c$  sera toujours de la même forme. En particulier,  $F_b$  est

une fonction de transfert passe bande, les basses fréquences spatiales et temporelles ainsi que les hautes fréquences sont atténuées.

Nous soulignons que l'utilisation du terme passe bande peut prêter à confusion car il ne s'agit pas ici de sélectionner une bande étroite de fréquence : le filtre passe-bas (en hautes fréquences) vise à la réduction du bruit et des disparités entre les photorécepteurs. Le filtre passe-haut (en basses fréquences) vise à l'augmentation des contrastes dans la gamme des fréquences occupées par les informations pertinentes des images. C'est-à-dire que la fonction principale de la rétine est de type passe-haut.

Nous remarquons que le circuit électrique proposé à droite de la figure 1.16 est une version simplifiée de la stricte application du modèle biologique. Par exemple, la capacité et la résistance membranaire de la cellule bipolaire, les multiples connexions synaptiques entre les cellules ne sont pas représentées. Les cellules bipolaires n'ont pas de connexions synaptiques entre elles, elles servent de relais entre la couche plexiforme externe et la couche plexiforme interne (figure 1.6), et nous considérons que leur corps cellulaire est dénué de fuite et d'atténuation. Nous avons également négligé la contre-réaction des cellules horizontales sur les cônes. L'effet engendré par cette contre réaction sera discuté dans la section suivante.

Si une cellule a un arbre dendritique touffu, elle peut réaliser plusieurs connexions synaptiques avec ses cellules voisines. Dans ce cas on peut considérer que l'ensemble des connexions est équivalent à une seule connexion de résistance plus faible. Le circuit équivalent ne comporte qu'une seule branche, et les paramètres de la synapse sont ajustés en conséquence.

Une cellule peut également avoir des connexions plus distantes avec des cellules éloignées. C'est le cas, par exemple, des cellules horizontales qui sont généralement des cellules assez étendues. Dans le cas de ces cellules nous verrons dans le paragraphe suivant quelles sont les conséquences précises, mais dans une première approximation, considérons qu'il existe également un ajustage des paramètres équivalents et que le signal est transmis de proche en proche jusqu'aux cellules éloignées.

## 1.3 Propriétés spatio-temporelles

### 1.3.1 Simulation numérique du modèle de rétine monochromatique

Le traitement du signal nous permet d'appliquer le réseau de neurones sur des signaux, par exemple des images, ou plus simplement des signaux unidimensionnels, correspondant à l'excitation engendrée par la lumière sur les photorécepteurs. La principale difficulté pour la simulation du modèle concerne la partie temporelle de la fonction de transfert. En effet, sur un ordinateur, une séquence d'image, ou film est une suite d'images discrètes. On doit donc approximer la dérivée temporelle par exemple par une différence temporelle. C'est-à-dire  $\partial c(k, t)/\partial t \approx (c(k, t) - c(k, t - \Delta t)) / \Delta t$ . L'équation 1.3 s'écrit alors :

$$c(k, t) = \frac{e(k, t) + \alpha_c [c(k-1, t) + c(k+1, t)] + \tau_c c(k, t - \Delta t) / \Delta t}{1 + 2\alpha_c + \beta_c + \tau_c / \Delta t} \quad (1.6)$$

Soit en posant  $u(k, t) = (e(k, t) + \tau_c c(k, t - \Delta t) / \Delta t) / (1 + 2\alpha_c + \beta_c + \tau_c / \Delta t)$ , c'est-à-dire que l'entrée du filtre spatial  $u$  de la couche des cellules réceptrices est la somme de l'entrée  $e$  à l'instant  $t$  et de la sortie de cette couche  $c$  à l'instant précédent. L'équation 1.6 s'écrit alors :

$$c(k, t) = \gamma_c [c(k-1, t) + c(k+1, t)] + u(k, t) \quad \text{avec} \quad \gamma_c = \frac{\alpha_c}{1 + 2\alpha_c + \beta_c + \tau_c / \Delta t} \quad (1.7)$$

Cette équation peut s'écrire sous forme matricielle de la manière suivante, en considérant les signaux  $c(k, t)$  et  $u(k, t)$  comme des vecteurs.

$$\underbrace{\begin{bmatrix} c(1, t) \\ \vdots \\ c(N, t) \end{bmatrix}}_{\mathbf{C}} = \underbrace{\begin{bmatrix} 0 & \gamma_c & & \dots \\ \gamma_c & 0 & \gamma_c & \\ & \gamma_c & 0 & \gamma_c \\ & & \ddots & \ddots & \ddots \\ & & & \gamma_c & 0 & \gamma_c \\ & & & & \gamma_c & 0 & \gamma_c \\ & & & & & \gamma_c & 0 \end{bmatrix}}_{\mathbf{G}} \underbrace{\begin{bmatrix} c(1, t) \\ \vdots \\ c(N, t) \end{bmatrix}}_{\mathbf{C}} + \underbrace{\begin{bmatrix} u(1, t) \\ \vdots \\ u(N, t) \end{bmatrix}}_{\mathbf{U}} \quad (1.8)$$

La solution de cette équation matricielle est donnée par :

$$\mathbf{C} = (\mathbf{I} - \mathbf{G})^{-1} \mathbf{U} \quad \text{avec } \mathbf{I}: \text{ matrice identité} \quad (1.9)$$

On peut donc effectuer le filtrage spatial par la multiplication avec une matrice. Cette technique, bien que peu efficace, permet de programmer facilement la simulation sur Matlab.

Pour une simulation plus rapide, on peut utiliser un algorithme itératif, qui converge dans un temps raisonnable si l'on effectue une bonne initialisation [103]. On peut également trouver une implantation par filtre à réponse impulsionnelle infinie. Nous verrons dans le dernier chapitre comment on peut calculer ce filtre dans le cas du modèle de rétine couleur. Le diagramme de simulation numérique complet est présenté sur la figure suivante :

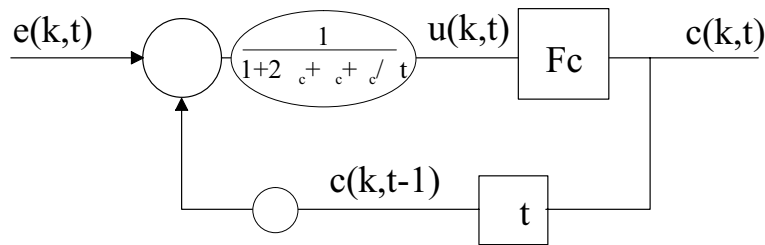


Figure 1.18: Schéma de calcul numérique de la couche des cônes. L'entrée du filtrage spatial  $F_c$  est la somme du signal d'entrée et de la sortie du filtrage spatial à l'instant précédent. Ce calcul s'applique également pour la couche des cellules horizontales. On peut ainsi simuler l'ensemble du traitement réalisé au niveau de la triade synaptique

On peut étendre le modèle à une rétine en 2 dimensions spatiales. La simulation numérique nous permet alors d'appliquer le modèle rétine sur des images. Chaque pixel de l'image correspond à l'excitation du photorécepteur par la lumière incidente. On peut alors produire un ensemble d'images correspondant à l'état d'excitation de chaque couche de neurones. Chaque pixel de ces images correspond au potentiel membranaire de chacune des cellules. Par cette méthode, nous pouvons avoir une représentation sous forme d'image de l'état des neurones dans la rétine. Ceci nous informe sur les fonctions de notre modèle, et par extension sur les fonctions des neurones et des connexions qui sont présents dans le système naturel. Nous verrons également dans le chapitre 5 des exemples de traitements d'images par le modèle de rétine couleur.

### 1.3.2 Champ récepteur et réponse impulsionnelle

La notion de champ récepteur d'une cellule recouvre deux significations. C'est d'abord la partie du champ visuel plus ou moins large, pour laquelle la cellule répond à une excitation. C'est aussi la forme de la réponse de la cellule à un type d'excitation donné. Pour mesurer la forme du champ récepteur d'une cellule, on balaye la surface de la rétine par un faisceau lumineux coloré ou non et on enregistre la réponse de cette cellule.

Le modèle que nous avons développé jusqu'ici est achromatique car il n'y a qu'une seule sorte de photorécepteur. Ce modèle s'apparente à la rétine périphérique avec les cellules horizontales et bipolaires propres aux bâtonnets<sup>3</sup>. La figure 1.19 montre une mesure de champ récepteurs pour des cellules bipolaires de bâtonnets.

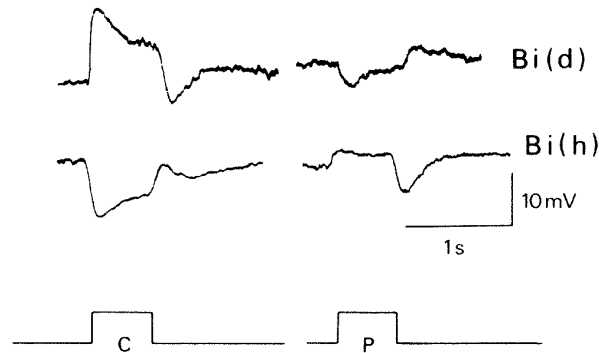


Figure 1.19: Champ récepteur des cellules bipolaires. D'après [19]. Bi(d) la réponse temporelle d'une cellule bipolaire dépolarisante (ON) pour une stimulation au centre du champ récepteur (à gauche) ou en périphérie (à droite). Bi(h) la réponse d'une cellule hyperpolarisante (OFF). C et P les séquences temporelles de l'établissement et de la disparition de la stimulation.

Pour la figure 1.19, la stimulation est un disque ( $500 \mu m$ ) dans le cas de la stimulation centrale et un anneau ( $700 \mu m$  intérieur et  $2000 \mu m$  extérieur) dans le cas de la stimulation périphérique du champ récepteur de la cellule. La stimulation est présentée pendant un certain temps, puis enlevée quelques temps plus tard. La figure 1.19 représente la réponse temporelle d'une cellule bipolaire ON et d'une

<sup>3</sup>Plus précisément ce modèle s'applique au centre de la rétine s'il était composé de récepteur d'un seul type.



cellule bipolaire OFF pour la stimulation centrale et périphérique. La réponse de ces cellules est plus forte quand on excite le centre du champ récepteur. La réponse à une excitation de la périphérie est opposée à celle de l'excitation du centre.

Pour comparer les caractéristiques du champ récepteur mesuré sur les bipolaires et la fonction de transfert du modèle, nous allons simuler la réponse impulsionnelle du modèle. En effet, la réponse impulsionnelle correspond à la réponse du modèle pour l'excitation ponctuelle d'un récepteur.

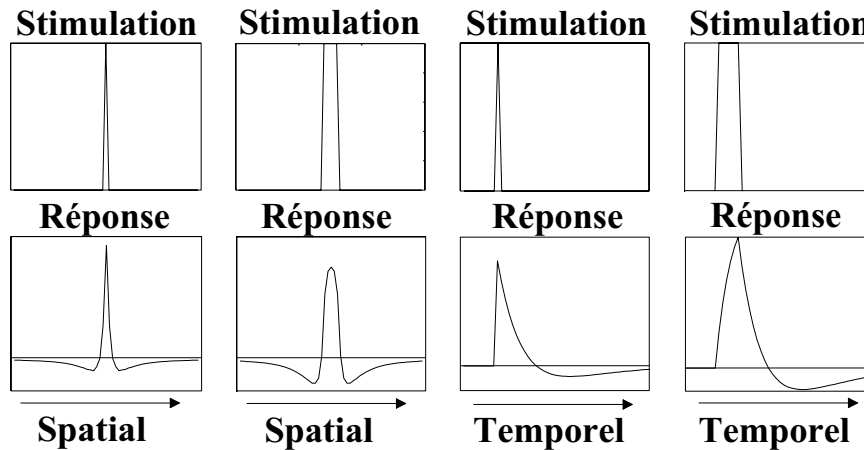


Figure 1.20: Réponses impulsionnelles du modèle de rétine. A gauche réponse spatiale pour une stimulation mince ou large. A droite réponse temporelle pour un temps court ou plus long. La réponse spatiale correspond à la mesure simultanée d'une rangée de cellules bipolaires avec des microélectrodes. la réponse temporelle correspond à la réponse d'une seule cellule au cours du temps.

La figure 1.20 montre la réponse spatiale et temporelle du modèle à différentes excitations. A gauche, on voit la réponse spatiale d'une ligne de cellules bipolaires à l'excitation d'un photorécepteur. Bien que l'excitation soit très étroite, et que les connexions des cellules soient uniquement au premier voisin, une large population de cellules bipolaires répond à l'excitation. C'est la preuve que le signal est transmis de proche en proche entre les cellules voisines. Seules les cellules bipolaires placées proches du cône excité répondent par une excitation, les cellules voisines répondent par une inhibition. Cette réponse impulsionnelle peut être comparée aux champs récepteurs des cellules bipolaires de la figure précédente. La figure à droite montre une stimulation plus réaliste, pour laquelle plusieurs récepteurs sont

excités. C'est généralement le cas lors de mesures électrophysiologiques réelles, à cause des diffractions optiques qui ont tendance à étaler le faisceau lumineux à la surface de la rétine.

Les deux figures de droite montrent la réponse impulsionnelle temporelle d'une cellule. Après une période de relaxation de la cellule bipolaire, le signal devient négatif jusqu'à extinction de l'activité de la cellule.

Quel est véritablement le lien entre le champ récepteur et la réponse impulsionnelle? Le champ récepteur est une mesure réelle sur les cellules de l'activité électrique de celle-ci avec les contraintes technologiques, et le bruit de mesure inhérent à cet exercice. Généralement, pour mesurer un champ récepteur d'une cellule, on plante une électrode dans la dite cellule de la rétine *in vivo*, et l'on balaye la rétine d'un fin faisceau lumineux. Cette stimulation n'est pas une réponse impulsionnelle, mais une réponse à un stimulus spatio-temporel. La figure 1.21 montre la simulation de réponse des cellules bipolaires à ce type d'excitation. Cette figure peut être mise en correspondance directe avec les résultats de mesure montrés sur la figure 1.19.

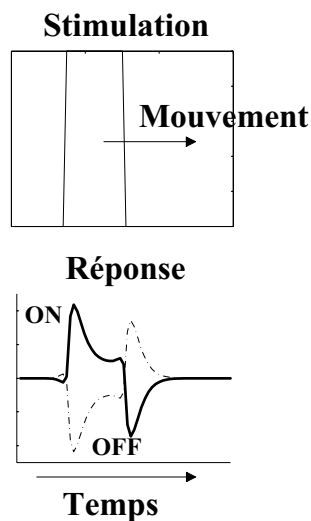


Figure 1.21: Réponse à un stimulus spatio-temporel. La stimulation correspond à un faisceau de lumière qui se déplace sur la surface de la rétine. On enregistre alors l'activité d'une seule cellule au cours du temps. Cette réponse s'apparente plus directement aux mesures de champs récepteurs. Cette courbe est comparable à celle de la figure 1.19 ( $\alpha_c = 1$ ,  $\beta_c = 0.05$ ,  $\tau_c = 1$ ,  $\alpha_h = 1$ ,  $\beta_h = 0.05$ ,  $\tau_h = 1$ ).

Quelles sont les particularités du réseau qui permettent d'obtenir ces carac-

téristiques des cellules bipolaires? Nous avons vu que les réponses impulsionnelles spatiales et temporelles sont conformes aux mesures réelles effectuées sur les cellules. Voyons maintenant comment le profil des cellules bipolaires est obtenu à partir du réseau de neurones.

Si l'on mesure l'activité électrique des cellules horizontales, on ne voit pas d'antagonisme entre le centre et la périphérie [27]. Il est clair que cet antagonisme prend corps par les connexions sur les cellules bipolaires. Les connexions synaptiques entre les photorécepteurs ont pour effet de lisser le signal ; c'est-à-dire de propager l'excitation sur les récepteurs voisins. La caractéristique de la membrane des récepteurs a également pour effet de lisser le signal temporel. Ensuite, ce signal est injecté sur les cellules horizontales. Les connexions, et la membrane des cellules horizontales ont également pour effet de lisser le signal issu des récepteurs. La connexion de ces deux couches est opposée sur les cellules bipolaires, créant ainsi le champ récepteur antagoniste. La figure suivante montre le diagramme de ce calcul.

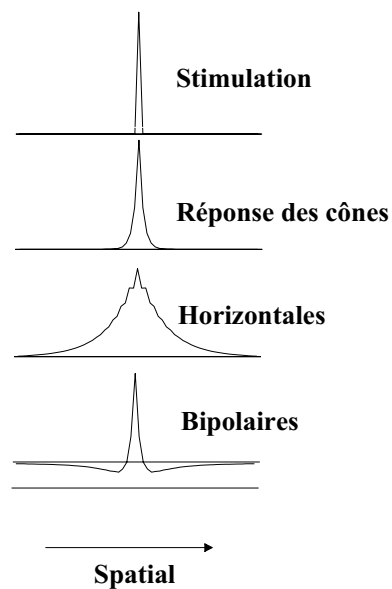


Figure 1.22: Détail de la formation du champ récepteur spatial.

### 1.3.3 Extensions du modèle

Le modèle que nous venons de présenter suppose que la synapse récepteur-bipolaire est toujours à l'opposé de la synapse horizontale-bipolaire et que les récepteurs sont excitateurs sur les horizontales. N'ayant aucune preuve formelle de ces caractéristiques, les biologistes ont émis l'hypothèse que les cellules horizontales, par leur rétroaction sur les récepteurs, engendraient l'antagonisme. Le modèle correspondant serait alors comme sur la figure 1.23. L'idée de Baylor [10] est que les cellules horizontales ne sont pas connectées aux cellules bipolaires, et que l'antagonisme est engendré par la contre-réaction des horizontales sur les récepteurs.

Le schéma du modèle de rétine avec contre-réaction est donné par la figure 1.23 à gauche. A droite on présente un schéma qui montre que ce modèle est un système bouclé classique.

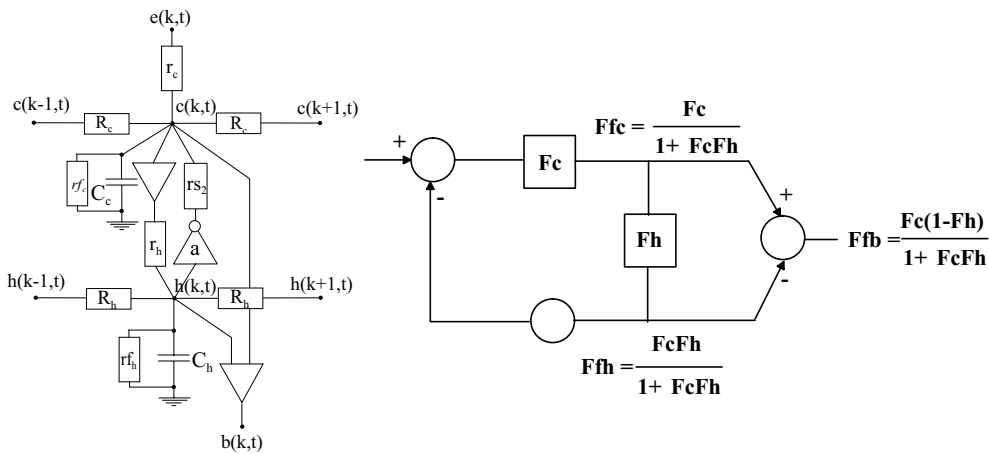


Figure 1.23: A gauche - Modèle de triade avec contre réaction. La contre réaction est matérialisée par une synapse réciproque entre le récepteur et la cellule horizontale. A droite - Ce modèle est un système de contre réaction classique pour lequel on exprime la fonctions de transfert en différent points du réseau.

Le schéma représente un système bouclé classique. La fonction de transfert de la couche des cellules réceptrice est donnée par la relation suivante (equ. 1.10). En effet pour calculer la fonction de transfert des cellules réceptrices, on calcul le générateur et la résistance équivalents à la boucle de circuit qui descend de l'entrée et le retour de la couche des cellules horizontales. On définit  $\gamma = r_c / (r_c + r_{s2})$  où

$r_{s2}$  est la résistance du circuit de retour des horizontales sur les cônes. La valeur maximale de  $\gamma_c$  vaut 1 quand  $r_{s2}$  est nul. Les paramètres  $\alpha_c$ ,  $\beta_c$  et  $\tau_c$  sont multipliés par  $r_{s2}/(r_c + r_{s2})$ .

$$F_{fc}(f_x, f_t) = \frac{F_c(f_x, f_t)}{1 + \gamma F_c(f_x, f_t) F_h(f_x, f_t)} \quad (1.10)$$

La fonction de transfert totale entre l'entrée et la couche des cellules bipolaires est donné par la relation suivante :

$$F_{fb}(f_x, f_t) = \frac{F_c(f_x, f_t) [1 - F_h(f_x, f_t)]}{1 + \gamma F_c(f_x, f_t) F_h(f_x, f_t)} \quad (1.11)$$

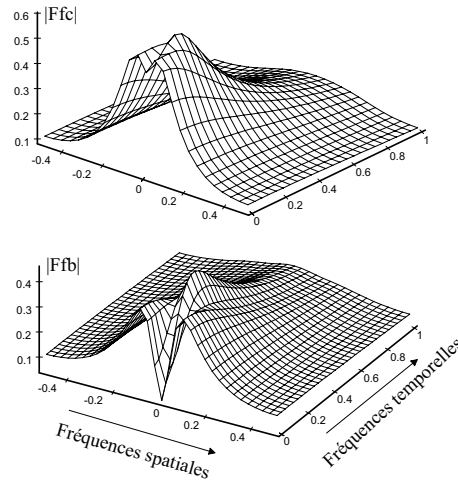


Figure 1.24: En haut - Fonction de transfert de la couche des cellules réceptrices dans le cas de la contre-réaction des horizontales sur les cônes. Cette fonction montre un filtrage passe-haut mais qui est trop faible pour le comportement global au niveau des bipolaires. En bas - Fonction de transfert au niveau des cellules bipolaires, le comportement passe-haut est un peu plus sélectif dans le cas de la contre-réaction ( $\alpha_c = 2$ ,  $\beta_c = 0.1$ ,  $\tau_c = 1$ ,  $\alpha_h = 10$ ,  $\beta_h = 0.1$ ,  $\tau_h = 1$ ,  $\gamma = 1$ ).

La fonction de transfert de la couche des cellules réceptrices et de la triade complète est donnée pour un jeu de paramètres donnés sur la figure 1.24. Nous voyons sur la figure 1.24 que la contre-réaction donne un comportement passe-haut pour la couche des cellules réceptrices. Cependant cette caractéristique passe-haut est limitée par la valeur de  $\gamma < 1$ . Ce modèle ne suffit pas à expliquer le comportement des cellules bipolaires et il est nécessaire que les cellules horizontales aient une contribution négative sur les cellules bipolaires. La contre-réaction permet de rendre

la fonction de transfert des cellules bipolaires un peu plus sélective en fréquences spatiales 1.24.

On peut également étudier l'influence des connexions étendues des cellules horizontales sur leurs voisines. Regardons ce qui se passe lorsque les cellules horizontales sont connectées au deuxième voisin comme sur la figure 1.25.

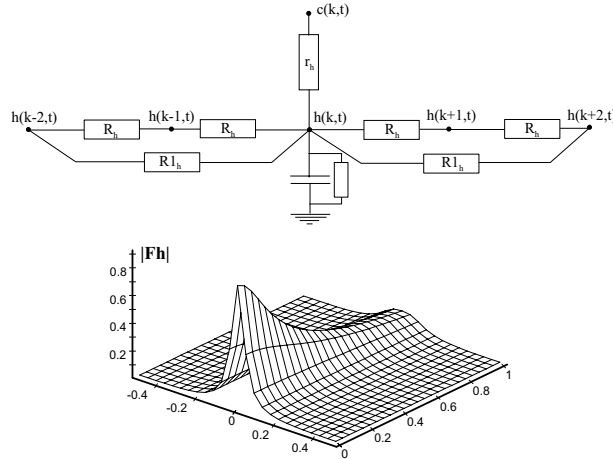


Figure 1.25: Cellules horizontales connectées au deuxième voisin ( $\alpha_1 = 10$ ,  $\beta = 0.1$ ,  $\tau = 1$ ,  $\alpha_2 = 2$ ).

Si l'on calcul l'équilibre des courants au noeud  $h(k, t)$ , il apparaît les termes  $(h(k-2, t) - h(k, t))/r_{1h}$  et  $(h(k+2, t) - h(k, t))/r_{1h}$  dans l'expression. La transformée de Fourier de cette expression fait donc apparaître une terme  $\cos(4\pi f_x)$  dans la fonction de transfert. En posant  $\alpha_2 = r/R_{1h}$ , la fonction de transfert des cellules horizontales s'écrit :

$$F_h = \frac{1}{1 + \beta + 2\alpha_1 (1 - \cos(2\pi f_x)) + 2\alpha_2 (1 - \cos(4\pi f_x)) + j2\pi f_t \tau} \quad (1.12)$$

On voit apparaître un second terme de filtrage spatial dans la fonction de transfert. On dit que le filtre est d'ordre 2. Ce modèle permet une plus grande liberté dans le type de filtre mis en oeuvre. On dispose de paramètres supplémentaires ( $\alpha_2$ ) pour contrôler la forme de la réponse impulsionnelle du filtre.

On peut également regarder l'influence des connexions de cellules horizontales sur plusieurs cellules réceptrices. Par exemple, si chaque cellule est connectée aux

deux cellules réceptrices voisines, le modèle est représenté sur la figure 1.26.

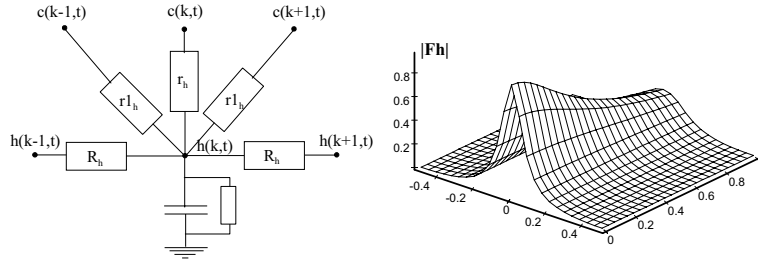


Figure 1.26: Cellules horizontales connectées à trois cellules réceptrices ( $\alpha = 10$ ,  $\beta = 0.1$ ,  $\tau = 1$ ).

Il apparaît des termes  $(c(k+1, t) - h(k, t))/r1h$  et  $(c(k-1, t) - h(k, t))/r1h$  qui par la transformé de Fourier font apparaître un terme  $2\cos(2*\pi*f_x)$  au numérateur de la fonction de transfert. La fonction de transfert si  $r1h = r_h$  s'écrit alors :

$$F_h = \frac{1 + 2\cos(2\pi f_x)}{3 + \beta_h + 2\alpha_h(1 - \cos(2\pi f_x)) + j2\pi f_t \tau_h} \quad (1.13)$$

Cette dernière modification a pour effet de diminuer la réponse spatiale des cellules horizontales pour les hautes fréquences spatiales et d'augmenter le gain en basses fréquences. Le terme  $1 + 2\cos(2\pi f_x)$  est égal à 1 à la fréquence de coupure (0,5) et vaut 3 à la fréquence 0.

La fonction de transfert est encore plus sélective en fréquence spatiale. Les raffinements qui peuvent intervenir pour s'approcher de la biologie, ne sont pas tous d'une importance fonctionnelle capitale. Les deux exemples que nous venons de montrer en sont la preuve. Ils modifient finement la forme de la réponse des cellules bipolaires, mais ne remettent pas en cause l'antagonisme centre-périphérie qui constitue la principale propriété fonctionnelle des cellules bipolaires. D'autre part, le raffinement le plus important, concerne les non linéarités des neurones, qui recouvrent des propriétés fondamentales. Nous discuterons de ces points dans le chapitre 5.

W. Beaudot [11] a largement analysé les réponses de ces modèles, en fonction des différents paramètres. Il forme une analyse très poussée des propriétés de ces filtres, en particulier pour l'analyse du mouvement pour laquelle il montre que des modèles simples de la PLI permettent une analyse simple des objets en mouvement. Il est possible de raffiner le modèle pour tenir compte de telles ou telles propriétés

particulières de la rétine. En particulier A. Torralba propose des réseaux résistifs anisotropiques, permettant une sélectivité directionnelle au mouvement [103].

Les modèles présentés ici ne s'attachent pas à la couleur. Nous voulions éclaircir ici la démarche d'analyse mise en oeuvre pour étudier les réseaux de neurones analogiques. Les deux chapitres suivants sont exclusivement consacrés au problème de la couleur.



# Chapitre 2

## Perception de la couleur

*La lumière est un accident, et cet accident est l'acte du transparent en tant que transparent, les couleurs font ce qui meut les corps transparents. Les corps lumineux et colorés ont des qualités semblables à celles qu'ils excitent en nous pour la raison que rien ne donne ce qu'il n'a pas. Enfin la lumière et les couleurs sont un mélange du chaud, du froid, du sec et de l'humide ; car l'humide, le sec, le froid et le chaud, étant les principes de tout, il faut bien que les couleurs en soient un composé*

Cette définition de la couleur extraite de *Eléments de philosophie de Newton* de Voltaire [32] nous apprend ce que les Grecs comprenaient de la couleur. Aujourd'hui la connaissance de la couleur a beaucoup évolué et nous sommes capables de traiter les couleurs avec des techniques industrielles. L'évolution du traitement de la couleur est pour une grande part due à la colorimétrie, science qui s'occupe de la mesure des équivalences de couleurs.

Dans ce chapitre nous allons tout d'abord étudier la physique de la lumière et des couleurs. Ensuite nous verrons les bases de la colorimétrie, et l'extension à la colorimétrie des différences. Enfin nous aborderons la couleur à travers les expériences de psychophysique, qui révèlent des aspects de perception de la couleur non encore pris en compte par la colorimétrie.

### 2.1 Physique de la couleur

L'expérience de décomposition de la lumière blanche par un prisme, entreprise par Newton en 1666, marque définitivement le pas sur les interprétations hasardeuses

de la couleur. Cette expérience consiste à projeter un faisceau de lumière solaire sur un prisme, puis à projeter la lumière du prisme sur un écran. Il apparaît sur l'écran un arc-en-ciel (figure 2.1).

Cette expérience montre que les objets n'émettent pas des couleurs, mais des radiations qui sont comparables à de la chaleur ou des sons. Dans le cas de la lumière, ces ondes sont situées dans des gammes de longueur d'onde visibles, c'est-à-dire captées par les récepteurs de la rétine. Autrement dit, le rayonnement correspondant à la sensation de lumière blanche peut être décomposé à l'aide d'un prisme en une série de raies spectrales correspondant aux couleurs de l'arc-en-ciel. Ces raies sont appelées monochromatiques, car elles correspondent à l'émission d'une longueur d'onde pure (figure 2.2).

A chaque longueur d'onde de la radiation correspond une sensation de couleur, et, en général, les couleurs sont une composition de radiations. Il est bien évident que cette description physique ne suffit pas à expliquer la diversité des sensations perçues. Par exemple, le spectre des longueurs d'ondes monochromatiques ne laisse pas apparaître les couleurs brune, grise, blanche, rose ; il n'explique pas non plus les sensations lorsqu'on est en présence de plusieurs longueurs d'ondes. La sensation de couleur est plus dépendante de la manière dont le système visuel mesure ces longueurs d'ondes, que de la physique de ces stimuli.

Plus tard, on a considéré la lumière comme une dualité onde-corpuscule, c'est-à-dire que, pour un certain nombre d'expériences, la lumière se comporte comme une particule, appelée photon, de masse nulle ; pour d'autres, elle se comporte comme une onde. Pour faire la correspondance entre les deux approches, on considère que, pour chaque point de l'espace, l'onde représente la probabilité de présence du photon en ce point. Ces propriétés sont traitées par la mécanique quantique. Les deux types d'expériences apparemment contradictoires qui ont mené à ces développements sont les suivantes :

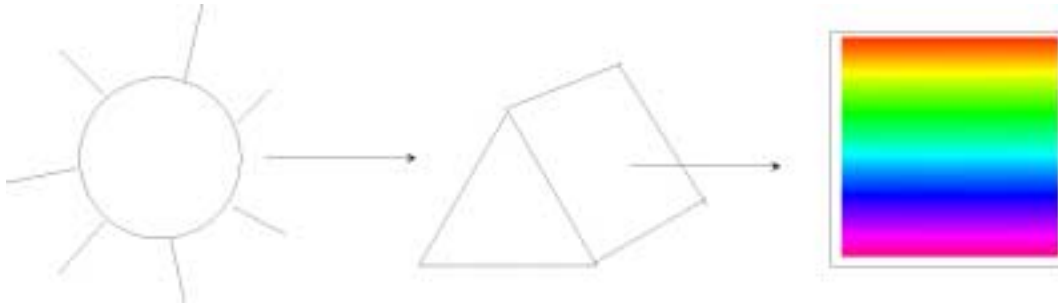


Figure 2.1: Dessin schématique de la décomposition de la lumière blanche par Newton. La lumière solaire est projetée sur un prisme, puis de ce prisme sur un écran. Sur l'écran il apparaît les couleurs monochromatiques du spectre.

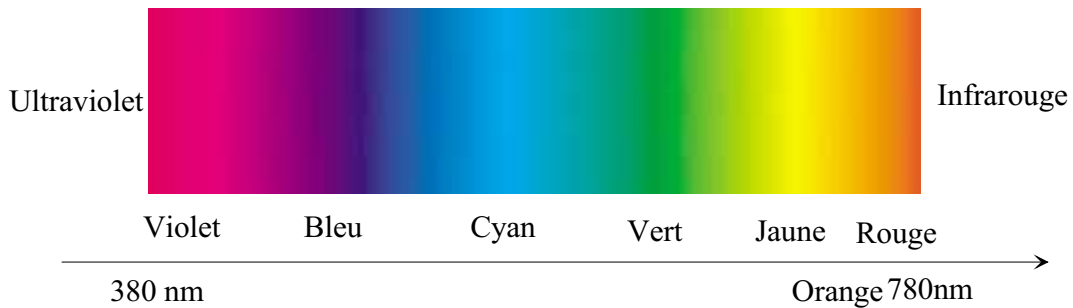


Figure 2.2: Couleur de l'arc en ciel

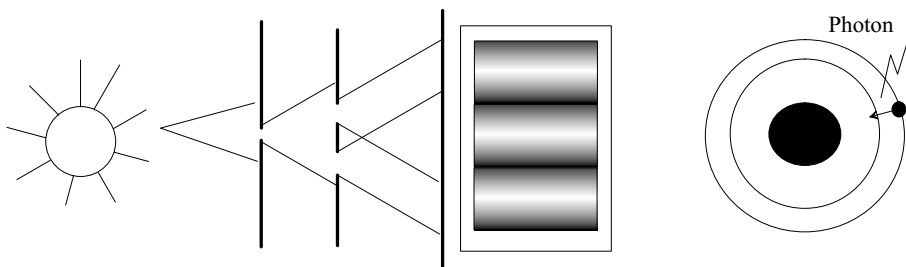


Figure 2.3: Schématique de l'expérience de diffraction par fente de Young (à gauche). La lumière se comporte comme une onde, elle est diffractée. Sur l'écran il apparaît des ondulations de niveau de gris. Schématique de l'émission d'un photon par un atome (à droite) : dans ce cas, la lumière se comporte comme une particule, lors du passage d'un électron d'un niveau atomique à un niveau plus faible, il y a émission d'un photon, particule élémentaire de lumière.



Pour l'expérience des fentes de Young, la lumière est une onde, car elle subit une diffraction, laissant apparaître des franges d'interférence. Cette propriété semble en contradiction avec la trajectoire d'une particule. Par contre, dans l'émission de lumière par une lampe au tungstène, c'est le passage de l'électron d'un niveau d'énergie à un niveau d'énergie inférieur, qui libère un photon. L'aspect ondulatoire de la lumière est essentiellement utilisé pour expliquer des phénomènes de transmission ou de réflexion de la lumière, alors que l'aspect corpusculaire relate des phénomènes d'émission et d'absorption de la lumière.

La transmission et la réflexion agissent directement sur le spectre de la lumière. Ce dernier est transformé par le spectre de la surface à travers laquelle la lumière est transmise. La réflexion restitue un spectre de longueur d'onde dépendant du spectre de réflexion des objets et de celui de l'éclairement : la lumière émise par les objets est le produit du spectre de la source  $L(\lambda)$  par les spectres de réflexion des objets  $\rho(\lambda)$ .

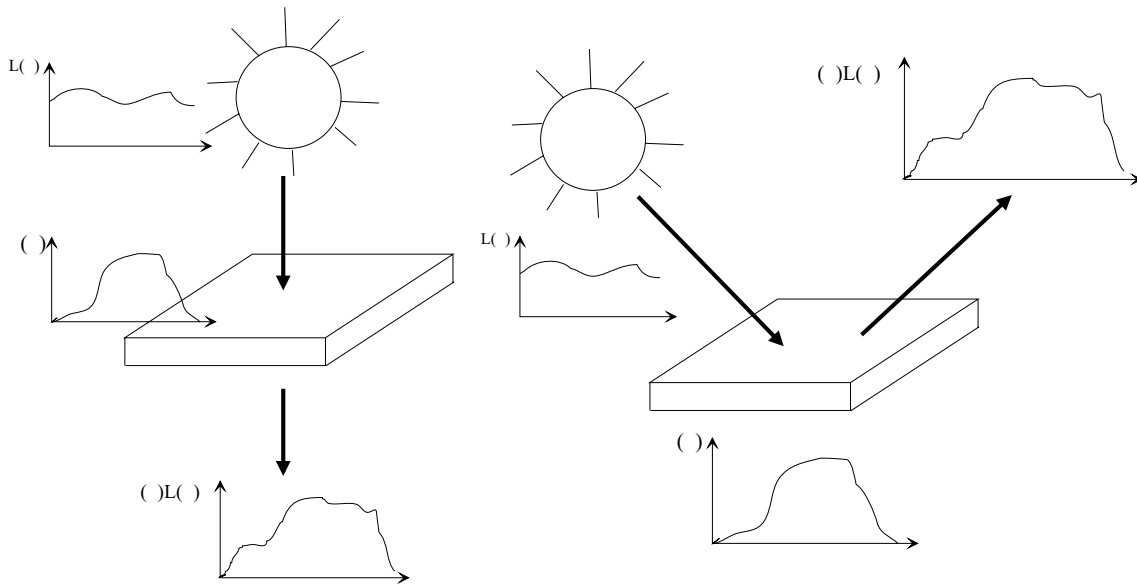


Figure 2.4: Schématisation de la transmission et réflexion de la lumière. À gauche, la transmission de la lumière à travers une surface modifie la composition spectrale de la lumière. La composition résultante est le produit du spectre de la source par le spectre d'absorption de la surface. À droite, la réflexion modifie également le spectre de la source. Le spectre résultant est le produit du spectre de la source avec le spectre de réflexion de la surface.

Le modèle de réflexion a été affiné pour permettre un rendu plus réaliste en

synthèse d'image par ordinateur. Le modèle empirique de Phong [80] propose de découper la réflexion en deux types, spéculaire et lambertienne. La réflexion spéculaire est le reflet exact de la source de lumière dans la direction symétrique à la normale de la surface, alors que la réflexion lambertienne est diffuse et composée de la modulation de la source par l'objet (figure 2.5). Ainsi, on peut caractériser la réflexion des différents matériaux en paramétrant leur contribution spéculaire et lambertienne. Par exemple, les métaux ont une réflexion spéculaire plus forte que le bois ou le papier. Ce modèle de réflexion est d'ailleurs bien connu des artistes qui, pour donner du réalisme aux objets qu'ils dessinent, ajoutent des reflets de couleur blanche correspondant à la réflexion spéculaire des objets.

La réflexion et la transmission de la lumière permettent de distinguer deux modes de synthèse de la couleur dit synthèse soustractive et synthèse additive. Le premier mode s'applique, par exemple, dans le cas de la peinture, où les pigments contenus dans chaque couleur absorbent un certain nombre de longueurs d'ondes. Le second mode apparaît, par exemple, sur l'écran d'un ordinateur, la couleur est composée de la somme des trois phosphores présents dans l'écran. On comprend intuitivement les termes soustractif et additif de la manière suivante : lorsque la toile est vierge, elle reflète la source de lumière qui, en général, est blanche. L'ajout de pigments sur la toile absorbe des longueurs d'ondes et agit comme soustracteur sur la lumière blanche. Par contre, lorsqu'il est éteint, l'écran d'un ordinateur est noir. Lorsqu'on l'allume, le faisceau d'électrons excite les phosphores pour ajouter de la lumière. La compréhension de ces mécanismes de synthèse des couleurs est très importante pour les applications industrielles. Ce phénomène explique par exemple les différences de rendu d'une imprimante couleur vis-à-vis du rendu de la même image sur l'écran.

Les couleurs de base, ou primaires, sont différentes en synthèse soustractive et additive. On utilise le cyan, magenta, jaune (le noir pour des raisons techniques) pour les imprimantes et le rouge, vert, bleu pour les phosphores d'un écran. A partir de ces primaires, on peut générer une grande variété de nuances de couleur. La figure 2.6 montre le diagramme de synthèse soustractive et additive.

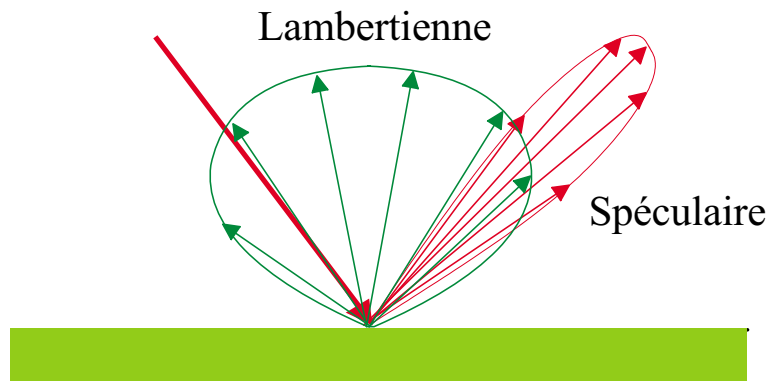


Figure 2.5: Suivant le modèle de Phong, la réflexion peut être décomposée en deux parties. La réflexion spéculaire a la même composition spectrale que la source de lumière, elle est dans la direction orthogonal à la source de lumière incidente par rapport à la surface. La réflexion lambertienne quand à elle est diffuse, elle réfléchit la couleur de la surface.

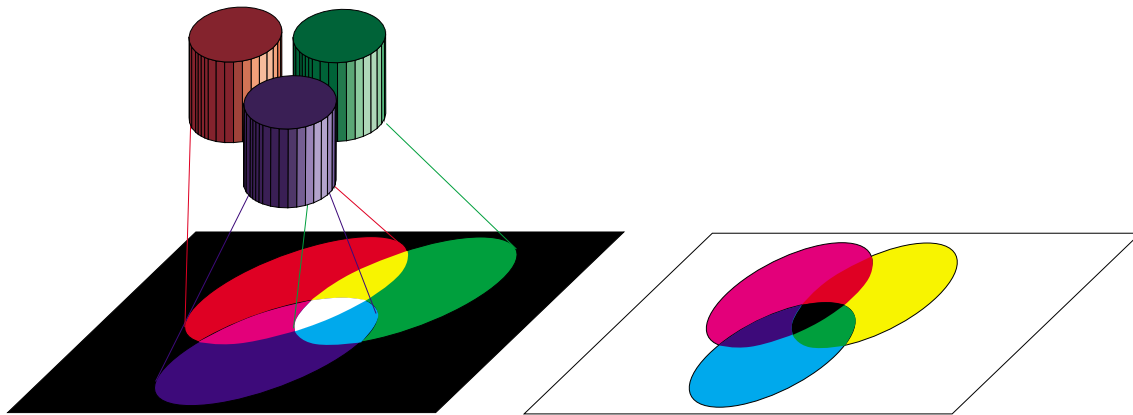


Figure 2.6: Diagramme de synthèse additive (à gauche) et soustractive (à droite). Pour la synthèse additive les primaires sont le rouge, le vert et le bleu, les couleurs sont projetées par exemple sur un écran d'ordinateur. La somme des trois couleurs donne du blanc. En soustractif, les primaires sont cyan, magenta et jaune. Les primaires absorbent la lumière blanche réfléchiée par une toile vierge. La somme des trois absorptions donne du noir.





Ces diagrammes semblent des recettes de cuisine, pourtant, on peut également les comprendre de manière intuitive. Illustrons par un exemple les deux techniques de synthèse. Une propriété bien connue des peintres est que le bleu, mélangé à du jaune, donne une couleur verte. Sur un écran d'ordinateur, pour former du jaune on ajoute du rouge et du vert. Ces deux manipulations semblent contradictoires, pourtant, si l'on regarde de plus près les spectres mis en jeu, on se rend compte que ce résultat est cohérent. En effet, supposons qu'il existe trois couleurs de base, rouge, vert et bleu : pour simplifier nous donnerons les spectres de la figure 2.7 pour ces trois couleurs. La synthèse additive nous montre que si l'on a le rouge et le vert présents dans le spectre, la sensation de couleur est jaune. En synthèse soustractive, la partie du spectre soustraite est le complémentaire de la couleur. Par exemple, pour la peinture jaune, on soustrait la partie du spectre dans les couleurs bleues. On voit que le mélange d'une peinture jaune et bleu-cyan fait apparaître du vert.

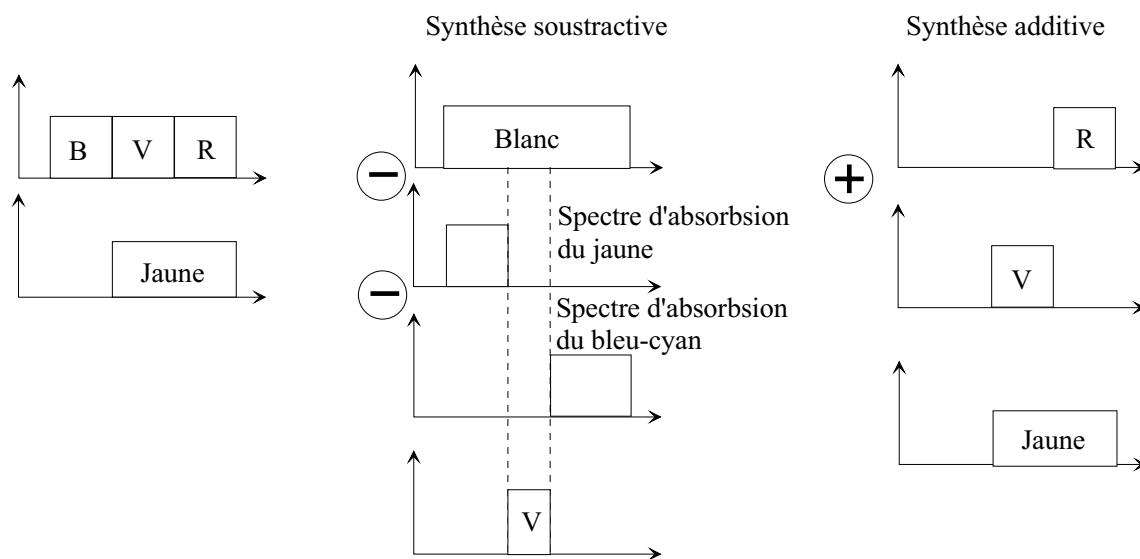


Figure 2.7: Illustration de la synthèse additive et soustractive. À gauche le spectre d'émission des couleurs R, V et B. Le spectre du jaune est la somme du rouge et du vert (synthèse additive à droite). Au centre, si l'on mélange des peintures qui absorbent le jaune et le bleu-cyan, il apparaît du vert.

Un autre aspect utile pour la compréhension de la sensation de couleur est la température de couleur. Elle sert toujours aujourd'hui pour la définition des sources

de lumières normalisées. C'est en 1900 que Planck élaborait l'étude expérimentale et théorique du rayonnement des corps chauffés. L'étude expérimentale permet d'établir des lois de rayonnements électromagnétiques qui sont essentielles pour l'étude des sources lumineuses :

- Tout corps émet à toute température supérieure au zéro absolu un rayonnement électromagnétique à spectre continu : le rayonnement thermique.
- Pour une température et une longueur d'onde données, le rayonnement ne peut dépasser une valeur maximale obtenue pour un corps particulier : le radiateur de Planck.
- Pour un corps donné, la luminance énergétique de la surface ne dépend que de la longueur d'onde et de la température.

Le radiateur de Planck est une cavité fermée dans laquelle on perce un orifice tel que les rayons qui entrent par l'orifice soient complètement absorbés par les parois.

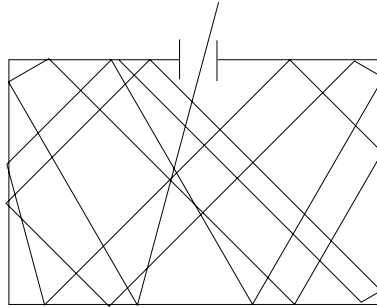


Figure 2.8: Le radiateur de Planck est une enceinte fermée percée d'un petit orifice. Un rayon lumineux entre dans la cavité, il est partiellement absorbé par les parois. Le reste est réfléchi et multiplie la probabilité d'absorption. A la température ambiante l'orifice nous apparaît noir. Mais avec l'augmentation de température sa couleur change.

Pour des températures ambiantes, l'orifice nous apparaît noir, mais la couleur de l'orifice dépend de la température. La relation suivante est la loi qui régit la couleur du corps noir suivant la température :

$$L_{e,\lambda}(\lambda, T) = \frac{c_1}{\pi} \lambda^{-5} \left[ e^{\frac{c_2}{\lambda T}} - 1 \right]^{-1}$$

$L$  : luminance énergétique spectrale par rapport à la longueur d'onde en  $W/m^2/str$

$\lambda$  : longueur d'onde en mètre

$T$  : température en Kelvin

$c_1/\pi = 1.1904410^{-6} \quad W.m^2.str^{-1}$

$c_2 = 1.438769 \quad m.K$

Pour une source de lumière réelle, la couleur est rarement égale à la couleur théorique du radiateur de Planck. On définit la température de couleur proximale comme la température du radiateur de Planck dont la répartition spectrale s'approche le plus de la source considérée.

Comme nous l'avons déjà mentionné, cette théorie sert à définir les illuminants (sources de lumière) normalisés par la Commission Internationale de l'Eclairage (CIE). L'illuminant A, représentatif des sources à incandescence est donné dans le domaine visible par une température de couleur de 2855,54 K (1 K = 273,15 ° Celsius). L'illuminant B représentatif du soleil à midi a une température proximale de 4870 K, l'illuminant C pour la lumière du jour moyen est de 6770 K.

Plus tard, la CIE a normalisé une famille d'illuminants D (daylight) représentatifs de la lumière du jour à différentes phases du rayonnement solaire. A partir des mesures expérimentales de répartition de ces rayonnements, une analyse en composantes principales a permis de dégager trois vecteurs fondamentaux, à partir desquels chaque rayonnement peut être extrait. Il existe une relation entre la température de couleur proximale et la pondération des vecteurs principaux. L'illuminant le plus utilisé est le D65 qui possède une température de 6500 K et correspond à un rayonnement solaire global par temps couvert. La figure 2.9 représente l'illuminant A et différents illuminants D.

Les propriétés physiques de la lumière ne permettent pas de caractériser les sensations liées à la perception de la couleur. Nous détaillerons, dans les paragraphes suivants, les éléments liés à la perception. Mais la manipulation et la compréhension des phénomènes physiques de la couleur est un enjeu important pour les applications industrielles.



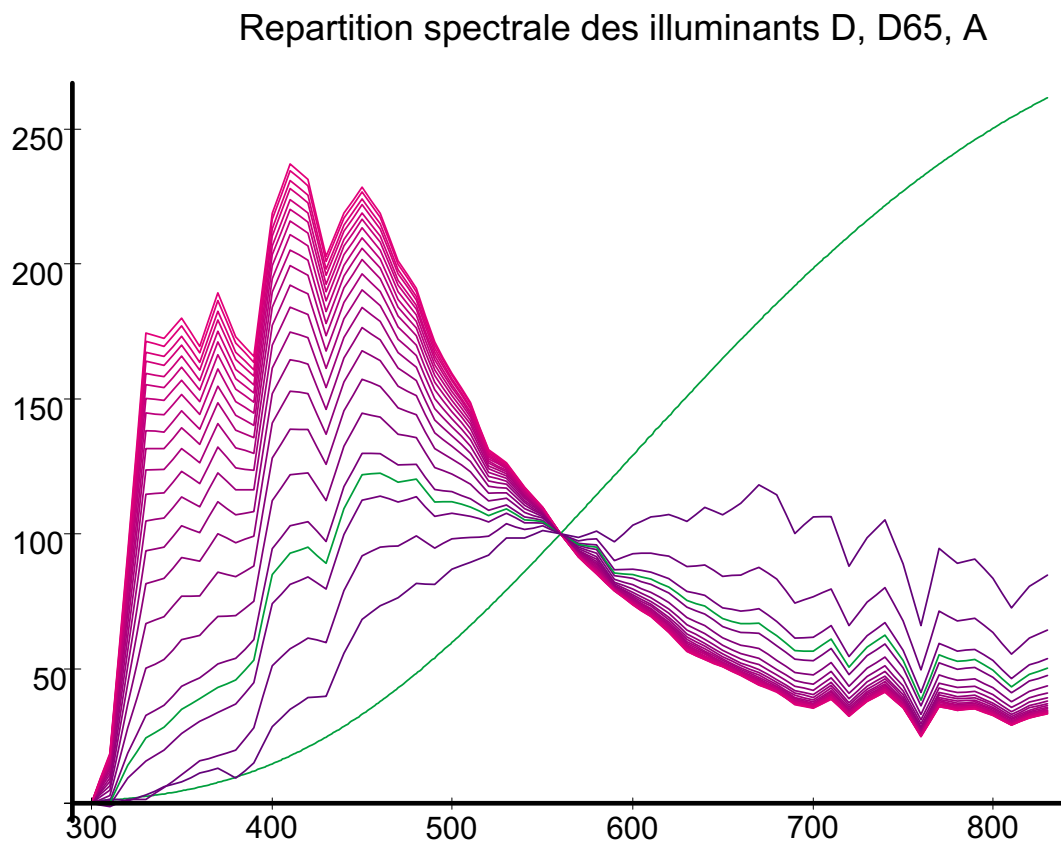


Figure 2.9: Répartition spectrale des illuminants A et D. En vert l'illuminant A. En bleu-rouge les illuminants D. L'illuminant D65 est également représenté en vert.



## 2.2 De la trivalence à la colorimétrie

La colorimétrie est la science qui s'occupe des équivalences visuelles liées à la perception de la couleur. Un système colorimétrique est capable de dire si deux couleurs sont visuellement équivalentes, ou différentes par un certain nombre de caractéristiques. Dans ce sens, la colorimétrie de base n'est pas un modèle de perception au sens général, mais un modèle d'équivalence. La CIE a normalisé un observateur de référence pour formaliser l'équivalence. Cet observateur est valable pour des conditions d'angle visuel et d'adaptation bien précises. Des raffinements pour différentes conditions d'observation sont rendus possibles par l'évolution des connaissances, tant du point de vue neuroanatomique que psychovisuel. En particulier, la colorimétrie des différences, traitant du problème de la métrique couleur, fait une large apparition dans le monde scientifique. Ce problème sera traité dans le paragraphe suivante (2.3). En attendant, il est absolument indispensable de connaître et de comprendre les théories colorimétriques qui ont permis l'évolution du traitement de la couleur pendant les dernières décennies.

### 2.2.1 Hypothèse trichromatique

L'hypothèse, qui a donné naissance à la colorimétrie d'aujourd'hui, a été formulée par Young. Ce dernier propose l'existence de trois sortes de photorécepteurs, qui permet de considérer la couleur comme variant le long de trois axes seulement.

Les connaissances biologiques de cette époque n'étaient pas en mesure de confirmer cette hypothèse. Et même encore aujourd'hui, il existe en génétique des propriétés prouvant l'existence d'une plus grande variété de photorécepteurs [73]. Les études de Young ont été poursuivies par Helmholtz et Maxwell, confirmant et validant son hypothèse. En particulier, Maxwell prouva l'équivalence visuelle d'une lumière quelconque avec des combinaisons de trois lumières particulières, appelées primaires. L'expérience, schématisée à la figure 2.10, consiste à rendre visuellement équivalent une lumière [W] et la composition de trois primaires [R], [G] et [B] dont on contrôle l'intensité à l'aide de trois potentiomètres  $r$ ,  $g$  et  $b$ . Les primaires doivent être choisies suffisamment indépendantes pour garantir la trivalence, c'est-à-dire qu'avec deux des primaires, il soit impossible de reproduire la troisième. En général, les primaires sont réparties sur le spectre, et on les dénomme rouge, vert

et bleu selon leur couleur préférentielle.

On peut repérer chaque couleur, par la quantité (éclairage) de chacune des primaires qui ont servi à reproduire cette couleur. Par exemple, dans le cas de la figure 2.10, on peut écrire :  $[W] \equiv r[R] + g[G] + b[B]$



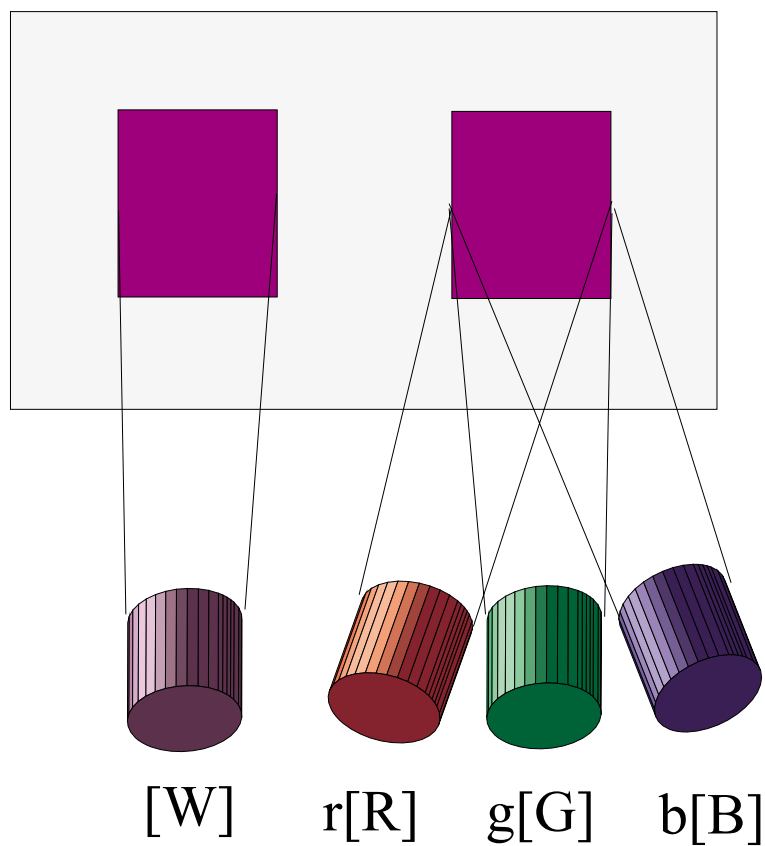


Figure 2.10: Schéma de l'égalisation visuelle. On demande à un observateur de régler des potentiomètres  $(r,g,b)$  qui modifient les quantités des primaires  $[R],[G],[B]$ . Lorsque sur l'écran les deux champs sont visuellement équivalents on a l'égalisation. Les quantités  $(r,g,b)$  servent alors à définir la couleur.



Grassmann a formalisé les lois suivantes qui permettent de caractériser l'espace des couleurs, comme un espace vectoriel :

1. **symétrie** : si une couleur  $A$  est équivalente à une couleur  $B$ , alors  $B$  est équivalente à  $A$ .
2. **transitivité** : si  $A$  est équivalent à  $B$ ,  $B$  à  $C$  alors  $A$  est équivalent à  $C$ .
3. **proportionnalité** : si  $A$  est équivalent à  $B$ , alors  $kA$  est équivalent à  $kB$  avec  $k$ , facteur de proportionnalité globale du spectre.
4. **additivité** : si  $A$ , est équivalent à  $B$  et  $C$  équivalent à  $D$ , alors  $(A + C)$  est équivalent à  $(B + D)$  où  $A + C$  représente un mélange additif des couleurs  $A$  et  $C$ .

Chaque couleur est caractérisée par un point dans l'espace tridimensionnel. Chaque axe de cet espace représente une primaire et la coordonnée sur cet axe la contribution (r,g,b) de cette primaire à l'égalisation. On définit également un diagramme chromatique. Ce dernier est une représentation bidimensionnelle de l'espace des couleurs. Le diagramme de Maxwell (figure 2.11) est un triangle dont les sommets représentent une primaire. Le diagramme chromatique permet de simplifier la représentation des couleurs. Par contre c'est une projection qui déforme l'espace des couleurs.

### 2.2.2 Normes CIE

La première courbe normalisée par la CIE en 1924 est la courbe de visibilité photopique  $V(\lambda)$ . Cette courbe définit un observateur de référence pour lequel on a établi la correspondance entre le rayonnement électromagnétique et l'efficacité lumineuse. Pour des lumières monochromatiques d'égale énergie, l'efficacité lumineuse est plus grande autour de 550 nm. Cette courbe correspond à des mesures pour un champ visuel de  $2^\circ$  (figure 2.12).

Cette courbe permet de définir des unités appelées photométriques. A chaque grandeur radiométrique spectrale  $P_{e,\lambda}$  correspond une grandeur visuelle  $P_{v,\lambda}$ .

$$P_{v,\lambda} = K_m V(\lambda) P_{e,\lambda}$$

avec  $K_m$  efficacité lumineuse maximale qui vaut 683 lumens par Watt.

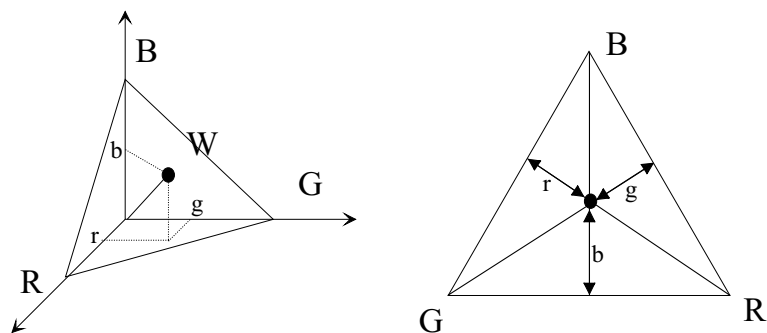


Figure 2.11: Représentation des couleurs dans l'espace tridimensionnel RGB et diagramme chromatique. A gauche, Dans l'espace tridimensionnel, chaque primaire représente un axe, la quantité  $(r,g,b)$  de cette primaire nécessaire à l'égalisation est la coordonnée sur chaque axe. A droite le triangle de Maxwell est un diagramme chromatique. La couleur est représentée à la position correspondant à une mesure suivant les directions du triangle.

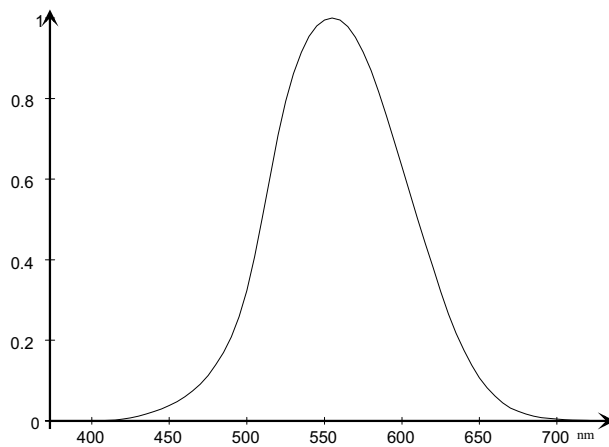


Figure 2.12: Courbe d'efficacité lumineuse  $V(\lambda)$ . L'efficacité est maximale pour les longueurs d'ondes monochromatiques proche de 550 nm, correspondant à une couleur verte.

Par exemple, à la luminance énergétique radiométrique  $L_{e,\lambda}$  exprimée en  $W.m^{-2}.sr^{-1}$  dans le système d'unités international, correspond la luminance visuelle  $L_{v,\lambda}$  exprimée en  $cd.m^{-2}$  (candela par mètre carré) avec  $L_{v,\lambda} = K_m V(\lambda) L_{e,\lambda}$ .

Pour étudier la relation entre le système visuel humain et le spectre des longueurs d'ondes, on peut utiliser la théorie trichromatique et l'expérience d'égalisation. Pour cela on mesure la contribution de trois primaires qu'il faut pour égaliser chacune des longueurs d'ondes monochromatiques du spectre. La cohérence des résultats obtenus parallèlement par Wright et Guild [38, 115], a encouragé la normalisation par la CIE en 1931, de ce système colorimétrique. Le résultat de cette normalisation est donné sur la figure 2.13.



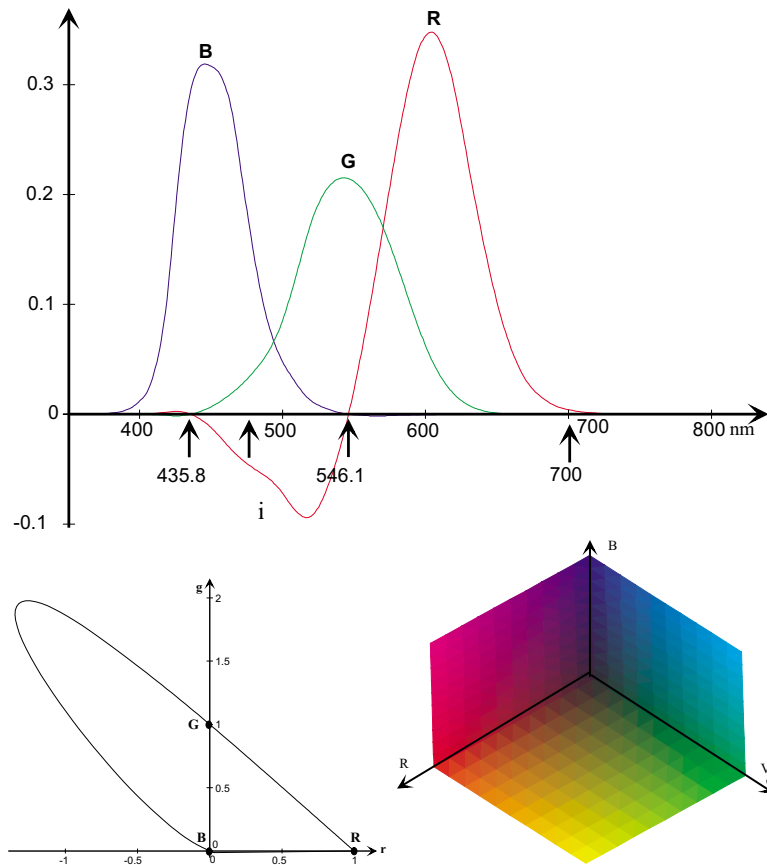


Figure 2.13: System CIE RGB 1931. En haut, sensibilité des fonctions RGB à la longueur d'onde. Pour chaque longueur d'onde  $\lambda_i$ , ces fonctions donnent la quantité de chaque primaire nécessaire à l'égalisation. En bas à gauche, la CIE définit un diagramme chromatique dans lequel les couleurs sont représentées sur un plan. La courbe s'appelle le spectrum locus, il représente les couleurs monochromatiques du spectre. Toute couleur est inscrite à l'intérieur du diagramme chromatique car elle est une combinaison de couleurs monochromatiques. À droite, le cube correspondant à toutes les couleurs *de bord* de l'espace RGB.





Les mesures de Wright et Guild ont été réalisées avec des primaires différentes, les primaires de Guild sont celles qui ont été conservées pour la normalisation. Les données de Wright ont été recalculées pour correspondre aux primaires de Guild. Les données brutes ont également été renormalisées par la fonction de visibilité  $V(\lambda)$  (fig. 2.12). Les mesures ont été réalisées pour un angle visuel de  $2^\circ$ .

A partir de ces courbes (fig 2.13 en haut à gauche), on peut connaître la contribution des primaires rouge, vert et bleu qu'il faut pour égaliser chacune des longueurs d'ondes. Par exemple, pour égaliser la couleur de longueur d'onde  $\lambda_i$ , il faut une forte contribution de la primaire bleu (435,8 nm), une plus faible contribution de la primaire verte (546,1 nm), et une contribution négative de la couleur rouge (700 nm).

Quelquefois, on ne peut égaliser la couleur  $\lambda_i$  avec le choix de primaires à notre disposition. Pour résoudre ce problème, il faut ajouter la contribution d'une des primaires avec la couleur  $\lambda_i$  et l'égaliser avec une composition des deux autres primaires. Dans notre exemple, la contribution de la primaire rouge est négative, c'est-à-dire qu'on peut seulement égaliser la primaire verte et bleue avec  $\lambda_i$  plus une contribution de la primaire rouge.

La CIE préconise également la représentation des couleurs dans un diagramme chromatique. Nous avons vu que chaque couleur est représentée par un point dans un espace tridimensionnel. Le diagramme chromatique correspond à la projection de ces points sur le plan de coordonnées  $[1, 1, 1]$  dans cet espace. Par convention, on écrit les coordonnées d'une couleur dans l'espace tridimensionnel par des lettres majuscules ( $R, V, B$ ) et les coordonnées dans le diagramme chromatique par des lettres minuscules ( $r, v, b$ ). Les coordonnées dans le diagramme chromatique sont données par :

$$r = \frac{R}{R + G + B} \quad g = \frac{G}{R + G + B} \quad b = \frac{B}{R + G + B} \quad (2.1)$$

Comme  $r + g + b = 1$ , il n'est pas nécessaire de conserver les trois dimensions, on représente alors les couleurs dans un plan, la CIE préconise le plan  $(r, g)$  (figure 2.13 en bas à gauche). Dans ce plan, la courbe correspondant aux positions des longueurs d'ondes monochromatiques, s'appelle spectrum locus. Toutes les couleurs sont inscrites à l'intérieur du spectrum locus car elles sont une combinaison de couleurs monochromatiques. Les primaires,  $R, G, B$  sont monochromatiques et, par con-

séquent, sont positionnées sur le spectrum locus.

Le système RGB présente l'inconvénient de contenir des valeurs négatives. Judd [46] proposa alors un nouvel espace de représentation, calculé à partir de  $RGB$ , appelé XYZ (figure 2.14), pour lequel toutes les couleurs du spectre peuvent être égalisées par des valeurs positives de X, Y et Z. De plus, dans cet espace, la primaire Y correspond à la fonction de visibilité  $V(\lambda)$ .

Dans le diagramme chromatique  $(x, y)$  correspondant, le spectrum locus est inscrit dans le cadran positif. Le diagramme chromatique est défini par  $x = X/(X + Y + Z)$  et  $y = Y/(X + Y + Z)$ .

La transformation des primaires RGB en XYZ est une opération linéaire définie par la matrice suivante :

$$\begin{bmatrix} X \\ Y \\ Z \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 2.7689 & 1.7517 & 1.1302 \\ 1.0000 & 4.5907 & 0.0601 \\ 0.0000 & 0.0565 & 5.5943 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} R \\ G \\ B \end{bmatrix} \quad (2.2)$$

Ces espaces de représentation ont eu un succès considérable dans le traitement industriel de la couleur. Ils permettent de classer les couleurs, de définir précisément une couleur par ses coordonnées ; on a même défini des mesures de différences de couleurs, établies sur des critères humains alors que ces espaces ne s'y prêtent pas très bien.

Cependant, l'observateur de référence défini en 1931 est pris en défaut sur beaucoup de points. Le premier concerne l'angle visuel de  $2^\circ$  qui est trop restrictif, et ne reflète pas les conditions normales de vision, mais plutôt des conditions de laboratoire. Plus tard, avec l'avancée des recherches sur les pigments des récepteurs, on lui reprocha de définir des primaires qui sont éloignées des courbes de sensibilité des cônes humains. Et enfin, il ne tient pas compte des non linéarités et de l'adaptation qui sont des phénomènes prépondérants dans la vision des couleurs.

### 2.2.3 Extension de l'observateur de référence 1931

La première extension de l'observateur de référence de 1931 a été normalisée en 1964 par la CIE (figure 2.15). Cette normalisation fait suite aux travaux de Stiles

et Burch (1959) [98] et Speranskaya (1959) [97] pour lesquels les mesures sont effectuées à  $10^\circ$  d'angle visuel. Les fonctions sont calculées avec la fonction  $y_{10}(\lambda)$ , modification de  $V(\lambda)$  pour un angle de  $10^\circ$ . La norme définit les réponses  $r_{10}(\lambda)$ ,  $g_{10}(\lambda)$ ,  $b_{10}(\lambda)$  ainsi que les transformations  $x_{10}(\lambda)$ ,  $y_{10}(\lambda)$ ,  $z_{10}(\lambda)$ . Ce système est préconisé à partir d'un angle visuel de  $4^\circ$ .



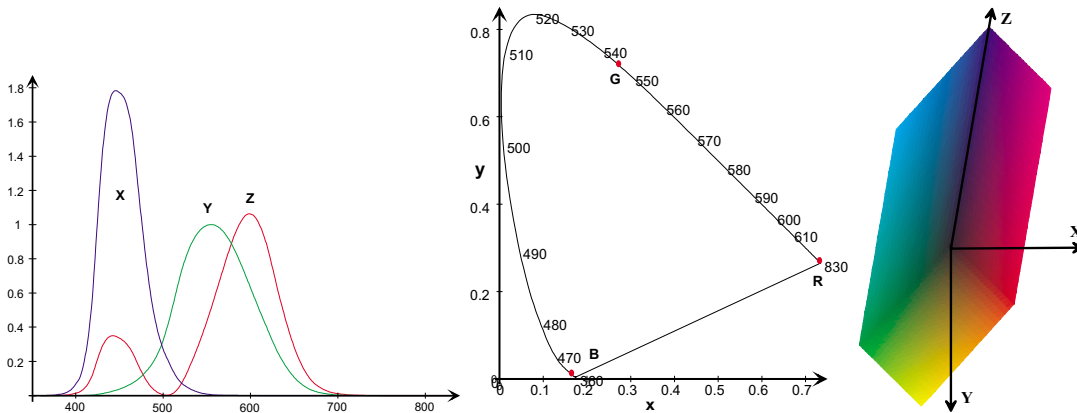


Figure 2.14: System CIE XYZ 1931. A gauche, sensibilité des fonctions XYZ à la longueur d'onde. Les trois fonctions sont à valeurs positives. Au milieu diagramme chromatique  $xy$ . A droite, transformation du cube RGB dans l'espace XYZ.

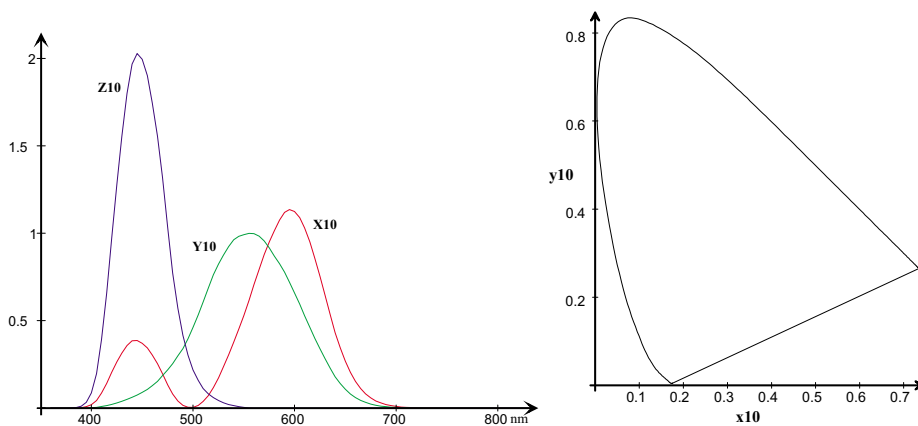


Figure 2.15: System CIE XYZ 1964 Sensibilité des fonctions à la longueur d'onde. Diagramme chromatique. Ce système a été mesuré pour un champ visuel de  $10^\circ$



Il n'est pas étonnant que ces courbes soient différentes de celles de 1931<sup>1</sup>. En effet, la composition de la rétine est différente entre 2° et 10° d'excentricité. La proportion des différents types de récepteurs est différente et, par là-même, la sensation visuelle correspondante. Par exemple, à 2° d'angle visuel, il y a une faible proportion de cônes S alors qu'à 10° cette proportion augmente.

Il n'y a pas de relation linéaire entre l'espace défini en 1931 et celui de 1964. Cela signifie que les données mesurées dans l'espace CIE 1931 ne peuvent pas être transposées facilement dans l'espace CIE 1964. Par contre, il existe une relation linéaire entre les coordonnées  $R_{10}$ ,  $G_{10}$  et  $B_{10}$  et  $X_{10}$ ,  $Y_{10}$  et  $Z_{10}$  donnée par la relation suivante :

$$\begin{bmatrix} X_{10} \\ Y_{10} \\ Z_{10} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.3411 & 0.1891 & 0.3875 \\ 0.1391 & 0.8375 & 0.0733 \\ 0.0000 & 0.0395 & 2.0262 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} R_{10} \\ G_{10} \\ B_{10} \end{bmatrix} \quad (2.3)$$

Ces espaces caractérisent les classes d'équivalences entre les couleurs, mais peut-on les rattacher au système biologique? La difficulté est de mesurer les courbes de sensibilité des récepteurs qui composent la rétine. Pour cela, il a fallu déployer des trésors d'ingéniosité. La première méthode mise en œuvre est fondée sur la propriété qu'une partie de la lumière qui n'est pas absorbée par les cônes, est réfléchi au fond de l'œil. Si l'on compare cette lumière réfléchi à celle qui a été émise, on mesure l'absorption réalisée par les récepteurs. Cette méthode appelée micro-spectrométrie a permis à Brownmaker et Dartnall en 1980 [13] de prouver l'existence des cônes L et M chez l'homme.

Plus récemment, la méthode de succion électrophysiologique permet des mesures plus précises. Pour mesurer la réponse du photorécepteur, on l'aspire dans une micropipette, et l'on mesure le courant délivré par le photorécepteur en fonction de la lumière par laquelle il est excité. Les mesures de Baylor [9] (fig 2.16) montrent que les courbes de sensibilité pour les singes sont équivalentes à celle de l'homme, et permettent de connaître les courbes pour des sensibilités qui sont inaccessibles par la microspectrométrie.

---

<sup>1</sup>Les modifications sont tout de même minime. Le diagramme chromatique CIE1964 est très similaire de celui de 1931.

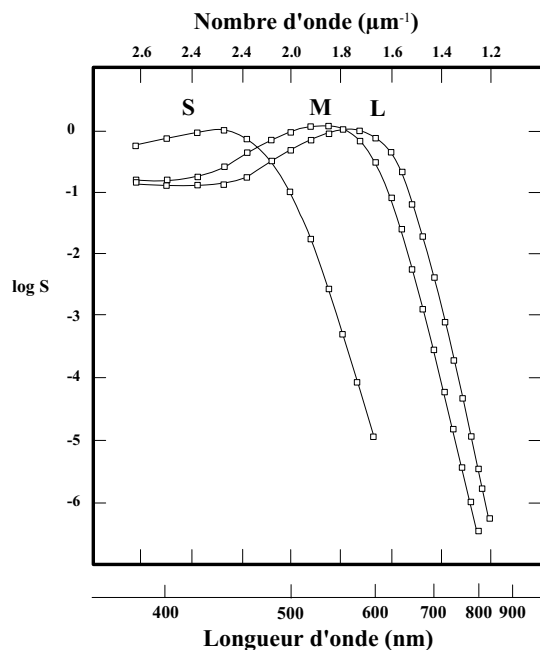


Figure 2.16: Courbe de sensibilité des cônes du singe d'après Baylor [9]. Les courbes en unité  $\text{nm}^{-1}$  ont la même forme, seul le maximum varie suivant le type de cône. Les courbes s'appliquent également pour l'observateur humain.

Un autre type de résultat est donné par la méthode dite des *fondamentales de König*. Cette méthode s'appuie sur la perception de couleur des dichromates. Il est connu, depuis les travaux de Dalton, que les dichromates sont des personnes pour lesquelles il manque la représentation dans la rétine d'un type de cône L, M ou S. Les *daltoniens*, comme on les appelle dans le langage courant, sont classés selon le type de cône dont ils sont dépourvus : les protanopes, pour lesquels il manque le cône L, les deutéranopes le cône M et les tritanopes le S. Il est intéressant de constater que les couleurs qui sont confondues par un dichromate sont alignées, et que les lignes de confusion se coupent en un point, différent selon le type de dichromatie (figure 2.17).

König émet l'hypothèse que le point de convergence des lignes de confusion est caractéristique du type de cône manquant. Cette hypothèse toujours considérée valable aujourd'hui est intuitivement compréhensible. En effet, s'il manque un cône, l'espace trichromatique est réduit à un espace à deux dimensions pour lequel des couleurs équivalentes sont représentées par des droites dans l'espace tridimen-



sionnel. Ces droites sont convergentes au point porté par le cône manquant. En mesurant le point de confusion, on peut déterminer les courbes de sensibilité des cônes. Cette étude à été réalisée par Vos et Walraven [105] et par Smith et Pokorny [95, 96]. Dans la suite de ce travail, nous adopterons les résultats de Smith et Pokorny car ils sont largement utilisé par la communauté scientifique et cela nous permet de comparer nos résultats. Pour une étude détaillée, Boynton fait une revue sur les systèmes physiologiques [14].



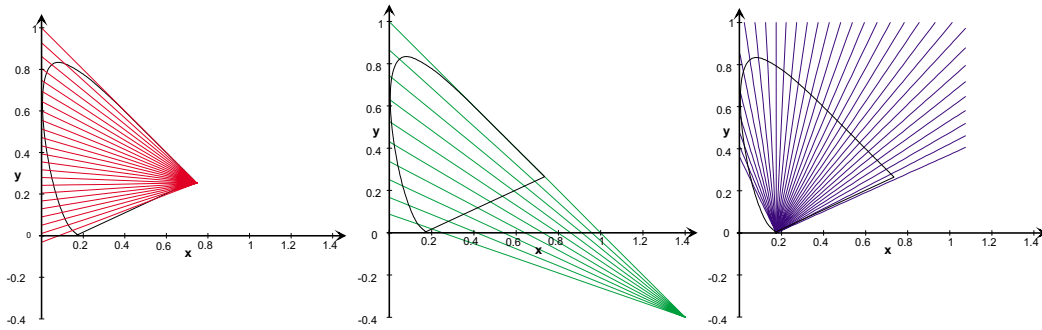


Figure 2.17: Représentation des lignes de confusion des daltoniens. Les daltoniens confondent des couleurs qui sont alignées. Ces lignes convergent vers un point représentatif du type de cône manquant. À droite, protanopes pour lequel il manque le cône L. Au milieu deutéranopes pour lesquels il manque le cône M et à droite tritanopes dépourvus de cônes S.

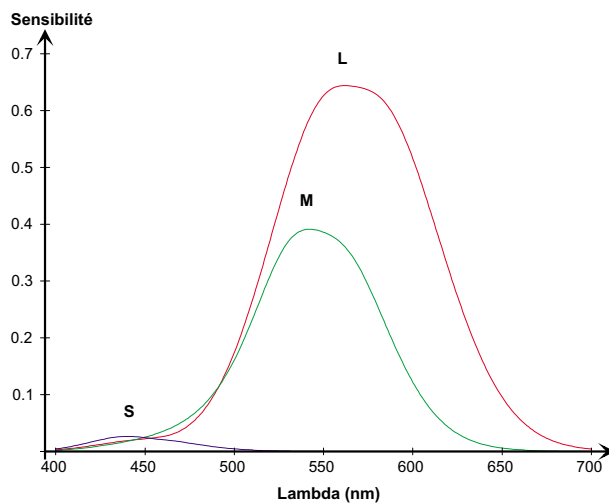


Figure 2.18: LMS de Smith et Pokorny



Les mesures de Smith et Pokorny sont basées sur les courbes d'égalisation XYZ modifiées par Judd et Vos. Judd remarque que la fonction  $V(\lambda)$  était sous-estimée dans les basses longueurs d'ondes, et propose une nouvelle définition de cette fonction appelée  $V_M(\lambda)$  et normalisée en 1978. Il n'existe donc pas de relation directe entre les primaires physiologiques et les primaires CIE XYZ 1931. Par contre, il existe une relation linéaire entre les mesures de Smith et Pokorny et les primaires CIE XYZ 1978. Dans la plupart des cas pratiques on utilise les primaires XYZ de 1931, sans grandes modifications sur la forme des LMS. La relation entre les courbes LMS et CIE XYZ 1978 est donné par :

$$\begin{bmatrix} L \\ M \\ S \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.15514 & 0.54312 & 0.03286 \\ -0.15514 & 0.45684 & 0.03286 \\ 0 & 0 & 0.00801 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X \\ Y \\ Z \end{bmatrix} \quad (2.4)$$

Les courbes de sensibilité physiologiques (correspondant à la physiologie des cônes) n'ont pas encore été normalisées par la CIE. Une commission spécialisée sur la question, dirigée par Françoise Viénot, devrait faire paraître cette norme prochainement. Les travaux de Baylor [9] montrent que l'on trouve une correspondance entre les mesures par succion et les mesures par les fondamentales de König si l'on tient compte de l'effet d'absorption du cristallin et de la macula. De même, par une combinaison adéquate des sensibilités des récepteurs L et M, on obtient une bonne représentation de la courbe  $V(\lambda)$  [87]. Cette cohérence entre les diverses approches tend à montrer la validité de chacune d'elles. Et on peut considérer que les courbes de sensibilité de l'œil humain sont connues. L'intérêt de ces primaires physiologiques est de donner une mesure directe de l'activité du photorécepteur en réponse à une stimulation.

Cela signifie que l'on peut transformer les couleurs définies dans l'espace normalisé X Y Z, en excitation des photorécepteurs. Cette possibilité joue un rôle important pour les modèles de vision des couleurs. L'existence d'une relation linéaire entre les courbes de sensibilité des cônes et les données normalisées par la CIE prouve la linéarité de toute la chaîne de traitement de la couleur dans le cas de l'équivalence de deux couleurs. En effet, les mesures de la CIE établissent quelles sont les contributions de trois primaires qui réalisent l'équivalence avec chacune des longueurs d'onde monochromatique du spectre, et par extension, avec chaque

couleur considérée comme combinaison de couleurs monochromatiques.

Les mesures d'équivalences réalisées par la CIE tiennent compte de toute la chaîne de traitement visuel. L'équivalence est mesurée sur un observateur humain qui donne son accord pour dire si les deux couleurs qui sont présentées devant ses yeux sont équivalentes. Le schéma suivant illustre cette idée :

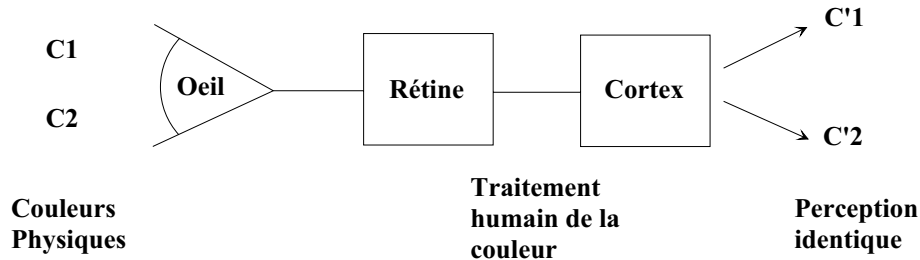


Figure 2.19: Schéma de l'expérience d'égalisation visuelle, avec toute la chaîne de traitement. Lors de l'égalisation visuelle, deux couleurs  $C_1$  et  $C_2$  sont présentées à l'observateur. Ces couleurs sont traitées par le système visuel pour donner une représentation interne  $C'_1$  et  $C'_2$ . L'observateur annonce quand les couleurs  $C'_1$  et  $C'_2$  sont équivalentes. On construit comme cela les courbes CIE RGB.

Si les couleurs  $C_1$  et  $C_2$  sont présentées à un observateur, la chaîne de traitement visuel composé de la rétine et du cortex visuel traite les informations lumineuses pour en donner une représentation interne  $C'_1$  et  $C'_2$  dans le cerveau. Quelle que soit cette représentation interne, si les deux couleurs sont équivalentes, on peut dire que les stimuli  $C_1$  et  $C_2$  sont équivalents au sens de la perception visuelle de l'observateur.

C'est par ce paradigme qu'ont été obtenus les mesures RGB-1931 et par transformations les mesures XYZ-1931. Cependant, si ces mesures sont linéairement reliées aux caractéristiques des cônes L, M et S de la rétine, premier élément de la chaîne de perception, cela signifie que le reste de la chaîne de traitement agit linéairement. Ceci est valable uniquement pour l'expérience d'équivalence de deux couleurs prises dans des conditions expérimentales semblables.

A partir des mesures de sensibilité des cônes, on peut réaliser théoriquement l'expérience d'égalisation visuelle telle qu'elle a été pratiquée sur des observateurs réels avant 1931. Baylor [9] montre que l'on peut retrouver les courbes d'égalisation de couleur à  $2^\circ$  et  $10^\circ$  d'angle visuel à partir des courbes de sensibilité des cônes,

en tenant compte des effets d'absorption du cristallin, de la macula et des photopigments. Ces effets sont paramétrés et il calcule les paramètres qui permettent d'obtenir soit les courbes d'égalisation à  $2^\circ$ , soit celles pour  $10^\circ$  d'angle visuel. Ces paramètres sont en cohérence avec les différences locales de pigmentation de la macula et la taille du segment externe des cônes.

Choisissons trois primaires monochromatiques, une à 700 nm correspondant à la primaire rouge  $\lambda_r$ , une à 546.1 nm, primaire verte  $\lambda_g$ , et la dernière à 435.8 nm pour la primaire bleue  $\lambda_b$ . Prenons comme caractéristique des cônes L, M, S les fonctions données par Smith et Pokorny. Alors, pour chaque longueur d'onde  $\lambda_i$ , nous connaissons la réponse des cônes :  $L(\lambda_i)$ ,  $M(\lambda_i)$  et  $S(\lambda_i)$ . Nous allons chercher les quantités  $r(\lambda_i)$ ,  $g(\lambda_i)$  et  $b(\lambda_i)$  qu'il faut de chacune des primaires pour obtenir l'équivalence. Pour cela nous connaissons également l'effet de chacune des primaires sur les trois cônes. Par exemple la primaire rouge de longueur d'onde  $\lambda_r$  excite les cônes de la manière suivante :  $L(\lambda_r)$ ,  $M(\lambda_r)$  et  $S(\lambda_r)$ . L'équation d'équivalence s'écrit donc :

$$\forall \lambda_i \begin{bmatrix} L(\lambda_i) \\ M(\lambda_i) \\ S(\lambda_i) \end{bmatrix} = \underbrace{\begin{bmatrix} L(\lambda_r) & L(\lambda_g) & L(\lambda_b) \\ M(\lambda_r) & M(\lambda_g) & M(\lambda_b) \\ S(\lambda_r) & S(\lambda_g) & S(\lambda_b) \end{bmatrix}}_{\mathbf{A}} \begin{bmatrix} r(\lambda_i) \\ g(\lambda_i) \\ b(\lambda_i) \end{bmatrix} \quad (2.5)$$

Pour calculer les composantes  $r(\lambda_i)$ ,  $g(\lambda_i)$  et  $b(\lambda_i)$  nous inversons la matrice  $\mathbf{A}$  et l'appliquons sur les données  $L(\lambda)$ ,  $M(\lambda)$  et  $S(\lambda)$ . Le résultat de ce calcul n'est pas satisfaisant, il faut renormaliser les courbes obtenues pour pouvoir les comparer aux courbes originales. Le facteur de normalisation, calculés de telle manière que l'énergie des deux courbes soit équivalente (somme du carré des points de la courbe), est de 0.0040 pour le rouge, 0.2158 pour le vert et 0.2889 pour le bleu.

Sans aucune normalisation, les courbes d'égalisations visuelles que nous avons obtenues ne sont pas d'un niveau convenable. Par contre une fois normalisée, la forme des fonctions est équivalente aux données RGB-1931 (fig 2.20). La normalisation pose le problème de l'unité des fondamentales. Les unités n'ont pas d'importance dans le paradigme de l'égalisation [42], en effet l'expérience consiste à égaliser deux couleurs avec un jeu de primaire, indifféremment du niveau global

des primaires qu'il faut pour réaliser l'égalisation. Le niveau global est considéré comme un paramètre qui est en général éliminé pour diminuer les variations entre les individus. A ce propos les primaires utilisées par Guild et Wright ont un rapport d'énergie 1: 4.5907: 0.0601. Ce rapport a été choisi pour permettre au blanc d'égal énergie (illuminant E) d'avoir pour coordonnées chromatiques  $r = 1/3$  ,  $g = 1/3$  [35].

### 2.2.4 Orthogonalité des primaires

Lorsque l'on considère les fondamentales LMS comme un espace vectoriel, c'est-à-dire quand on représente une couleur comme un point dans l'espace tridimensionnel, porté par les axes L, M et S, on a souvent tendance à représenter cet espace comme orthonormal. Pourtant, comme nous venons de le discuter, la hauteur des fonctions représentant les primaires fondamentales est issue d'une normalisation ad-hoc et ne correspond pas à une unité précise. De plus, les fonctions ne sont pas indépendantes, donc les vecteurs correspondant dans l'espace tridimensionnel ne sont pas orthogonaux. Par exemple, étant donné la superposition des courbes de sensibilité des récepteurs L et M, il n'est pas possible de trouver une couleur qui excite le récepteur M sans exciter également le récepteur L. Les vecteurs représentatifs de ces deux primaires sont donc très proches.

La question que nous nous sommes posée est la suivante: Est-il possible de déterminer un jeu de fonctions qui soient orthogonales et reliées linéairement aux fondamentales L, M et S? Et si oui, quelle est la forme des vecteurs L, M et S dans ce nouvel espace de représentation? Pour déterminer cet espace, nous avons choisi une décomposition par l'analyse en composantes principales (PCA). Le résultat de cette analyse est donné sur la figure suivante. La transformation des LMS en espace orthogonal ACD est donnée par la matrice suivante :

$$\begin{bmatrix} A \\ C \\ D \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.8877 & 0.4604 & 0.0011 \\ 0.4603 & -0.8876 & -0.0141 \\ 0.0056 & -0.0130 & 0.9999 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} L \\ M \\ S \end{bmatrix} \quad (2.6)$$



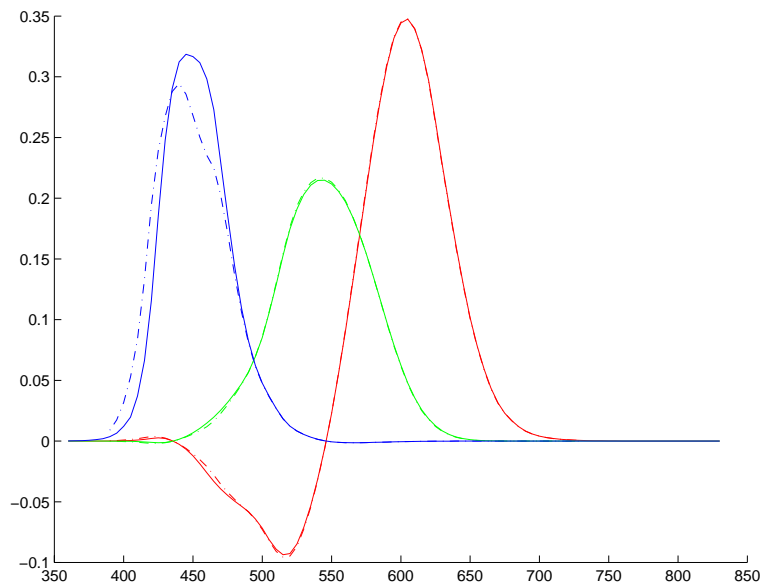


Figure 2.20: Résultat du modèle de l'égalisation visuelle. Après normalisation, les courbes obtenues par application du modèle de l'égalisation visuelle (en trait interrompu) sont très proches de celles mesurées par la CIE (en trait continu).

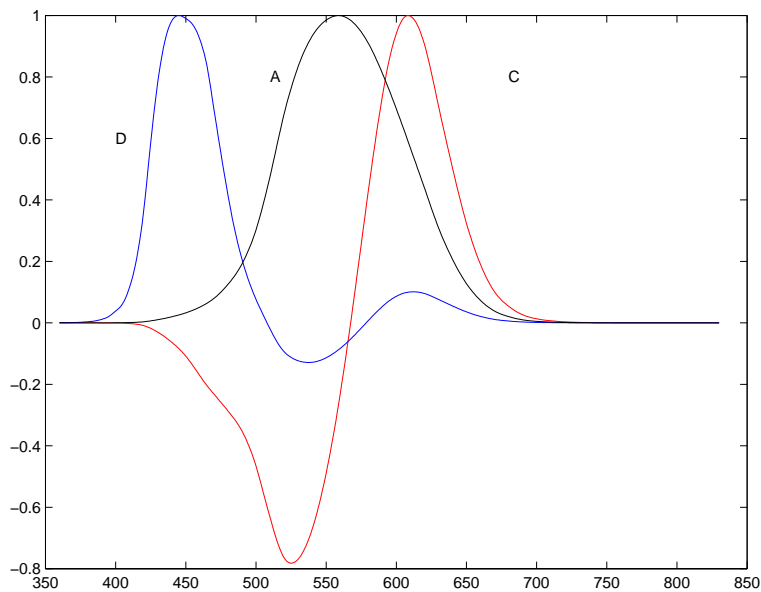


Figure 2.21: Représentation des composantes principales des primaires LMS. Les trois courbes sont orthogonales, leur produit scalaire est nul. Une courbe est complètement positive, c'est la composante principale. Une autre est de type rouge moins vert, c'est la deuxième composante. La troisième est de type bleu moins jaune, c'est la composante dont la valeur propre est la plus petite.



Une de ces courbes est complètement positive, elle correspond à la somme pondérée des fonctions de sensibilité. Sa forme s'approche de la fonction de visibilité  $V(\lambda)$ . Les deux autres courbes sont à parties négatives, correspondant à des différences entre les fonctions de sensibilité. L'une d'elle est rouge moins vert et l'autre bleu moins jaune (figure 2.21). Les valeurs propres correspondantes sont de 42.35 pour la courbe positive, .2473 pour la courbe rouge moins vert et 0.0087 pour la courbe bleu moins jaune. Cela signifie que la courbe achromatique représente la composante principale et s'il fallait n'en choisir qu'une ce serait celle-la. Ensuite la courbe rouge moins vert représente la deuxième composante principale, la courbe bleu moins jaune la dernière. Ces courbes sont orthogonales. Si l'on effectue la somme des produits des valeurs (produit scalaire) de deux de ces courbes on obtient une valeur proche de zéro.

Donc pour représenter des couleurs dans un espace tridimensionnel, il est plus judicieux de les représenter dans l'espace  $ACD$  où les fonctions de sensibilité sont orthogonales. Nous verrons dans le chapitre 3 que le codage de la couleur par la rétine permet de s'approcher d'un mode de représentation orthogonal.

## 2.3 Non-linéarité des équivalences de couleur

Dans le paragraphe précédent nous avons montré que l'égalisation visuelle entre deux couleurs suivait un traitement linéaire dans la chaîne de traitement visuel. Mais cette linéarité ne s'applique que dans le cas d'égalisation entre deux couleurs. Tant du point de vue physiologique que de la psychologie, il existe des preuves de la non-linéarité du système visuel. En particulier pour la couleur, le phénomène de Purkinje décrit que les bleus ont tendance à devenir plus lumineux que les rouges quand la lumière diminue fortement. On sait également que le photorécepteur suit une loi de transduction non linéaire en fonction de l'éclairement.

Mais la découverte qui a permis de remettre en question la notion d'espace de couleurs a été réalisée par MacAdam [59]. Il a voulu estimer les erreurs de mesures qui ont lieu lors d'expériences d'égalisation de couleur. Pour cela il mesura pour une couleur donnée, la couleur proche dont la différence est juste discernable (just noticeable difference, jnd). Le lieu des couleurs juste discernables est une ellipse. La taille et l'orientation de l'ellipse varient d'un point de mesure à l'autre, révélant un espace des couleurs fortement non linéaire et non uniforme. La figure 2.22 montre les 25 mesures réalisées par MacAdam en 1942, dans l'espace xy-1931. Les ellipses sont agrandies 10 fois.

Pour chaque point de mesure matérialisé par une croix dans le plan xy les couleurs voisines qui sont juste discernables lors de l'égalisation visuelle sont situées plus ou moins proche, selon la direction suivant laquelle la couleur est modifiée. Cette propriété est matérialisée par le fait que les courbes sont elliptiques. D'un point de mesure à l'autre, la taille et la direction principale de l'ellipse varient, stipulant que l'espace des couleurs n'est pas uniforme. Cette expérience montre également que l'égalisation visuelle peut introduire des erreurs non constantes, dont la valeur dépend de la couleur considérée et de la direction par laquelle l'observateur ajuste son égalisation.

L'espace des couleurs défini en 1931 n'est pas un espace métrique, on ne peut pas mesurer facilement la différence entre deux couleurs comme la distance entre deux points dans cet espace.

En psychophysique, on distingue les expériences pour lesquelles on mesure un seuil absolu de celles pour lesquelles on mesure un seuil différentiel. Les premières

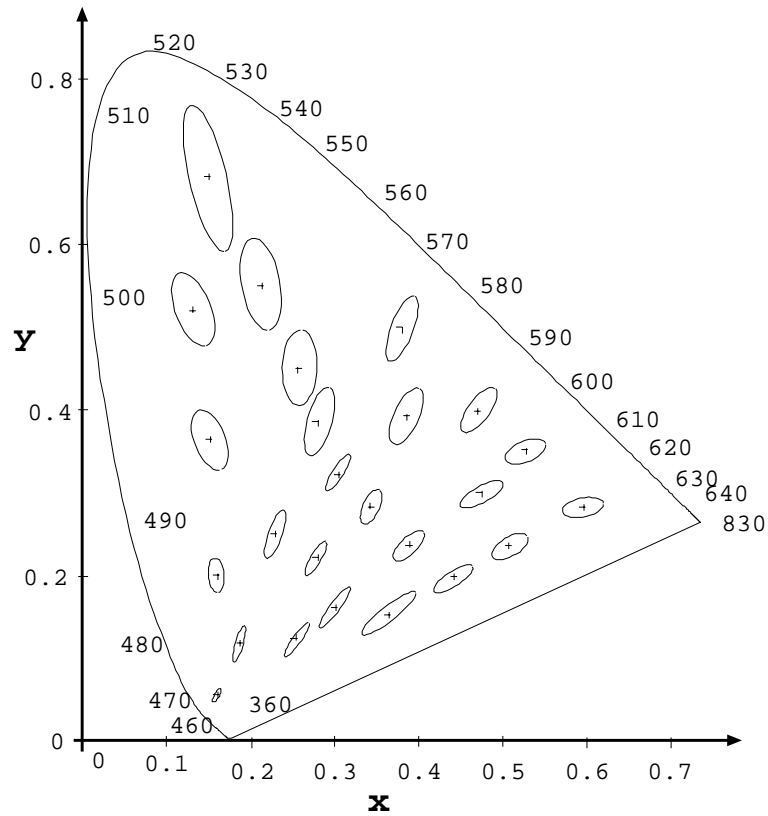


Figure 2.22: Ellipses de MacAdam agrandies 10 fois. Pour chaque couleur représentée par une croix, les couleurs voisines dont la différence est juste perceptible se trouvent sur une ellipse. C'est-à-dire que toutes les couleurs à l'intérieur de l'ellipse sont indiscernables. L'orientation et la taille des ellipses varient d'une couleur à l'autre, suggérant un espace de discrimination des couleurs non linéaire et non uniforme.

sont généralement assez robustes et reproductibles, par contre elles reflètent uniquement des propriétés statiques de la vision. Dans le cas des mesures différentielles de couleur, les résultats sont variables d'une expérience à l'autre, d'un individu à l'autre, empêchant de caractériser les variables qui influencent les réponses de l'observateur. La forme même du lieu des différences de couleur juste perceptibles, en ellipse, résulte de considérations statistiques établies par MacAdam et Silberstein [93], plus que d'une justification psychophysique. D'ailleurs cette courbe ne fait pas l'unanimité dans la communauté scientifique. Elle est par exemple discutée par Para [77] qui ne trouve pas de forme particulière au seuil de chromaticité et également Pellisier [79] qui lui donne plutôt une forme de trèfle, ou plus récemment par Cole et collaborateurs [22]. Nous verrons dans le chapitre 4 comment interpréter la formation de ces courbes à l'aide d'un modèle de non linéarité du photorécepteur.

Malgré tout, la CIE a décidé de mettre à profit cette découverte pour étudier la distorsion de l'espace des couleurs et proposer un espace non linéaire dans lequel la métrique de couleur est possible. Cela revient à considérer que l'on cherche un espace non linéaire pour lequel les ellipses seraient transformées en cercle. Dans cet espace la différence entre deux couleurs pourrait être mesurée comme une distance.

Cette perspective ouvre de nouveaux horizons pour les systèmes de représentations de la couleur. Il est légitime de penser que l'espace tridimensionnel des couleurs puisse se décomposer en une dimension luminance, qui comme nous le savons occupe une place prépondérante dans la vision, et deux dimensions chromatiques portant uniquement les informations de couleur sans l'influence de la luminance. Cet espace est en partie celui de la CIE XYZ-1931, car l'axe Y porte la fonction de sensibilité visuelle  $V(\lambda)$ , et les axes X et Z des fonctions chromatiques. Mais la découverte des seuils différentiels de couleur laisse espérer que les axes de couleurs puissent être uniformes. Le plan correspondant est appelé diagramme de chromaticité uniforme. L'espace correspondant est appelé espace chromatique uniforme.

La CIE décida de normaliser en 1964 les espaces chromatiques uniformes pour stabiliser l'ensemble des propositions faites jusque là par différents auteurs. La colorimétrie de base s'étendait alors à la colorimétrie des différences.

### 2.3.1 Espaces chromatiques CIE LUV, CIE LAB

En 1976 la CIE a défini un espace chromatique uniforme CIE Luv. L'espace est défini par l'ensemble des relations suivantes :

$$L^* = 116 \left( \frac{Y}{Y_n} \right)^{1/3} - 16 \quad ; \quad u^* = 13L^*(u' - u'_n) \quad ; \quad v^* = 13L^*(v' - v'_n) \quad (2.7)$$

Cet espace est issu de l'espace  $U'V'W'$  qui dérive d'un espace proposé par MacAdam. Les composantes  $U'V'W'$  résultent d'un changement de primaires de l'espace XYZ par la relation linéaire suivante :

$$\forall \lambda_i \begin{bmatrix} U' \\ V' \\ W' \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 4/9 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ -1/3 & 2/3 & 1/3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X \\ Y \\ Z \end{bmatrix} \quad (2.8)$$

Les coordonnées chromatiques  $u'v'$  sont données en fonction de  $xy$  par la relation suivante :

$$u' = \frac{4x}{-2x + 12y + 3} \quad ; \quad v' = \frac{9y}{-2x + 12y + 3} \quad (2.9)$$

Il est intéressant de constater que cet espace implique deux comportements particuliers. Tout d'abord il est non linéaire à cause de la fonction  $(\ )^{(1/3)}$  qui donne une évaluation de la luminance en fonction de  $Y$ . Il est de plus non uniforme à cause du rapport  $(\frac{Y}{Y_n})$ ,  $Y_n$  étant la composante  $Y$  de la source de lumière.

Les valeurs de  $u'$  et  $v'$  permettent d'avoir un diagramme de chromaticité. Par contre ce diagramme n'améliore que très peu l'uniformité des seuils de l'observateur PGN mesurés par MacAdam (figure 2.23).

En même temps, la CIE a normalisé un espace appelé CIELAB qui est défini par les relations suivantes :

$$L^* = 116 \left( \frac{Y}{Y_n} \right)^{1/3} - 16 \quad ; \quad a^* = 500 \left[ \left( \frac{X}{X_n} \right)^{1/3} - \left( \frac{Y}{Y_n} \right)^{1/3} \right] \quad ; \quad b^* = 200 \left[ \left( \frac{Y}{Y_n} \right)^{1/3} - \left( \frac{Z}{Z_n} \right)^{1/3} \right] \quad (2.10)$$

$X_n$ ,  $Y_n$  et  $Z_n$  correspondent aux valeurs de l'illuminant de référence,  $Y_n$  valant toujours 100. L'espace  $a^*$  et  $b^*$  ne constitue pas un diagramme chromatique parce que le calcul des coordonnées fait intervenir la luminance  $Y$ . Pour cela on a défini

deux nouvelles variables  $\tilde{a}$  et  $\tilde{b}$  définissant un diagramme chromatique.

$$\tilde{a} = a^*(Y/Y_n)^{1/3} \quad \tilde{b} = b^*(Y/Y_n)^{1/3} \quad (2.11)$$

Dans ce diagramme on a représenté les 25 ellipses de MacAdam. Nous voyons que ce diagramme n'est toujours pas satisfaisant, et qu'il laisse apparaître des non uniformités. C'est comme si la courbure de cet espace n'était pas assez grande pour tenir compte de la déformation des ellipses.



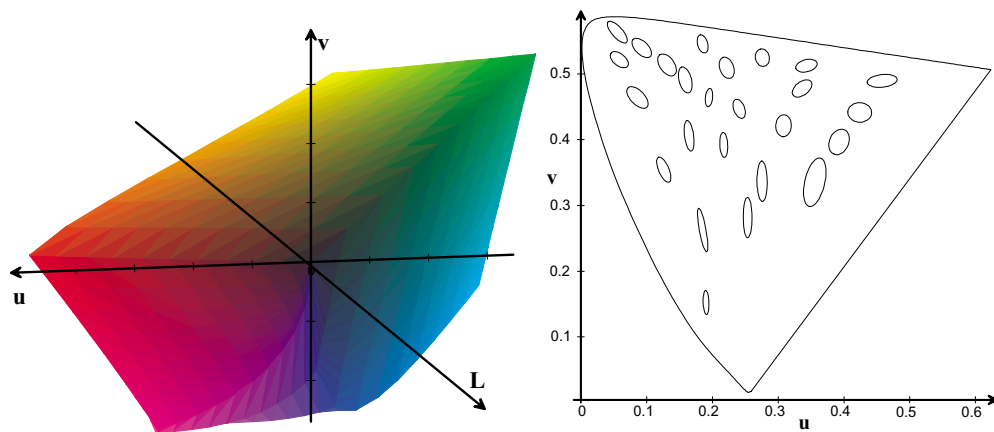


Figure 2.23: Transformation du cube RGB dans l'espace Luv, l'espace est non linéaire par rapport à RGB. Ellipses de MacAdam dans l'espace uv. Malgré la non linéarité, les ellipses ne sont pas transformées en cercles. L'espace de couleur n'est pas uniforme

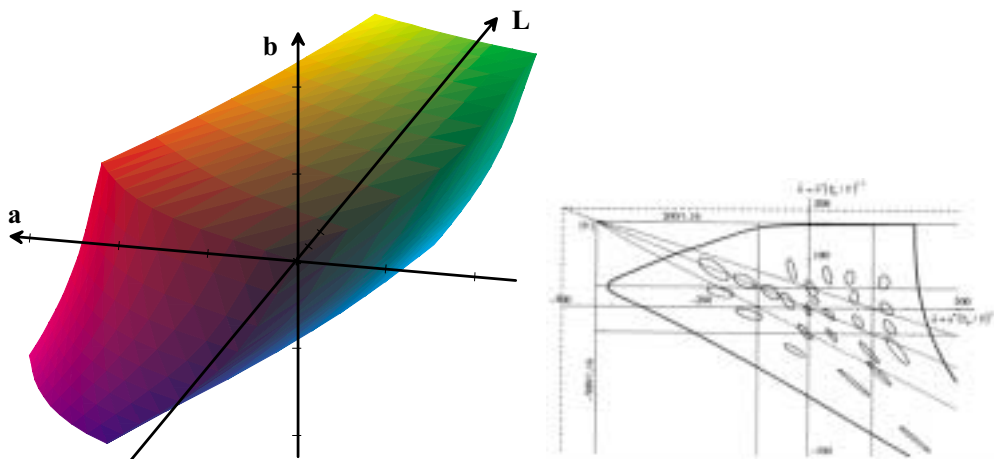


Figure 2.24: Transformation du cube RGB dans l'espace Lab. Ellipses de MacAdam dans l'espace ab. Les ellipses ne sont toujours pas transformées en cercle.



Les espace CIELAB et CIELUV permettent de définir des notions qui ont une signification perceptive immédiate, en relation avec les atlas de couleur (Munsell, OSA). Il s'agit de la teinte et du chroma (saturation). La teinte  $h$  est définie comme un angle dans le diagramme chromatique alors que le chroma  $C$  est la distance avec le neutre de référence.

$$h_{ab} = \arctan(b^*/a^*) \quad C_{ab} = \sqrt{a^{*2} + b^{*2}} \quad (2.12)$$

On a également défini un ensemble de variables qui découlent de ce mode de représentation. Des formules de différence de couleur, de clarté, de luminosité sont proposées. Sans entrer dans les détails, ces formules sont soit proposées à partir d'un raisonnement mathématique issu de la notion de mesure mis en évidence par les mesures de seuil différentiel, soit par expérimentation sur une gamme de matériaux particuliers par un observateur expert.

### 2.3.2 Espaces physiologiques des couleurs

Nous avons déjà souligné l'importance d'un espace des couleurs qui relate des propriétés des cônes dans la rétine. Cet espace permet de connaître l'excitation des photorécepteurs en réponse à un stimulus. De plus, la contribution du cône  $S$  dans la sensation de luminance est négligeable. Dans les primaires LMS de Smith et Pokorny, la courbe  $V_M(\lambda)$  est obtenue en sommant uniquement la courbe de sensibilité de  $L$  et de  $M$  :  $V_M(\lambda) = L + M$ .

Sur cette base, MacLeod et Boynton publient en 1979 [62] un diagramme bidimensionnel correspondant à l'excitation des cônes. Le concept est dû à Robert Luther, chercheur allemand des années 1920. Le diagramme de MacLeod et Boynton est basé sur les fondamentales de Smith et Pokorny. Le diagramme chromatique bidimensionnel est défini par les relations suivantes. En divisant  $L$  et  $S$  par la somme  $L + M$  les coordonnées chromatiques sont indépendantes de la luminance.

$$\frac{L}{L + M} \quad \frac{S}{L + M} \quad (2.13)$$

Une ligne verticale dans ce diagramme représente une stimulation constante des cônes  $L$  et  $M$ , tandis qu'une ligne horizontale représente une stimulation constante des cônes  $S$ .

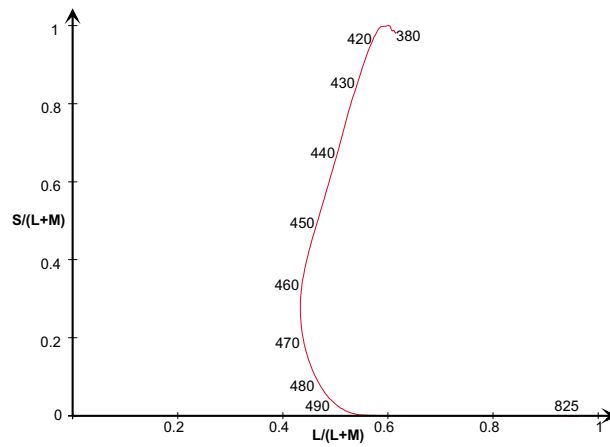


Figure 2.25: Spectrum locus dans le diagramme de Boynton.

Derrington, Krauskopf et Lennie [28] ont défini un autre espace physiologique des couleurs appelé espace d'excitation des cônes DKL. Ils supposent que les champs récepteurs des cellules du corps genouillé latéral résultent de deux mécanismes reliés linéairement avec la sensibilité des cônes. L'un de ces mécanismes est indépendant des variations du cône rouge (R) et vert (G), l'autre est indépendant du cône bleu (B).

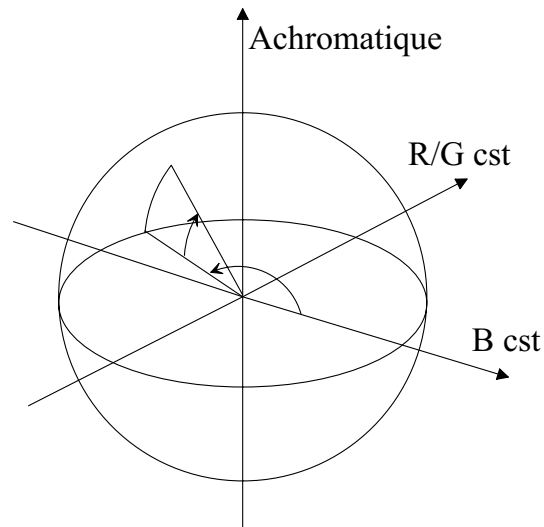


Figure 2.26: Représentation de l'espace DKL. Les trois axes sont les axes achromatique, Rouge-Vert et Bleu. Les deux axes de couleurs sont représentatifs des champs récepteurs des cellules du corps genouillé latéral. Le système de représentation est un système polaire.

L'espace DKL est composé de deux axes pour lesquels le stimulus engendre une réponse des cônes R et G constante et une réponse des cônes B constante. Un troisième axe est achromatique. Le point d'intersection de ces axes représente un stimulus qui est perçu comme blanc. La luminance est donnée par la position du stimulus sur l'axe achromatique.

Les champs récepteurs sont alors caractérisés par des plans qui passent par le centre de l'espace. Ces plans définissent l'ensemble des stimuli qui n'ont pas d'influence sur la réponse des cellules.

Les espaces physiologiques ouvrent de grandes perspectives pour la définition d'une colorimétrie subjective, tenant compte des mécanismes de perception humaine. Cependant leur adoption est difficile à mettre en place. D'une part ils remettent souvent en question les principes de la colorimétrie de base, et ne permettent pas d'utiliser le savoir faire acquis jusqu'alors par les industries. D'autre part il est difficile de caractériser les éléments qui sont importants dans les mécanismes de la vision des couleurs car notre connaissance dans le domaine est encore trop succincte.

## 2.4 Les couleurs psychophysiques

Nous avons présenté jusque là, les travaux assez anciens qui ont permis de normaliser des espaces de représentation de la couleur. Nous avons également présenté des extensions récentes de ces espaces qui n'ont pas encore mené à des normes, il s'agit des espaces dit *physiologiques* car ils tiennent compte des propriétés physiologiques connues du système visuel. Nous pensons que c'est vers cette voie que les normalisations futures vont se diriger. Cependant, durant tout ce siècle il est apparu dans la communauté scientifique une multitude d'études psychophysiques qui cherchent à caractériser la perception de la couleur. La quantité des études et des découvertes psychophysiques dépasse largement celle que l'on peut trouver en physiologie, ou en science de l'ingénieur. L'intérêt de ces études est que l'on peut utiliser directement les résultats pour des applications sans être obligé de comprendre les mécanismes sous-jacents. De plus, ces études permettent de révéler les mécanismes, et permettent une meilleure appréhension des problèmes. Elles permettent de définir des modèles comportementaux qui trouvent ensuite leur justification avec l'évolution des connaissances physiologiques. Dans cette partie, nous allons décrire les éléments de psychophysique qui nous paraissent importants pour comprendre les mécanismes de vision des couleurs. Puis nous verrons dans le chapitre suivant les modèles que nous avons développés et qui sont conformes à une partie des mécanismes que nous décrivons ici.

### 2.4.1 Facteurs temporels et spatiaux de la vision des couleurs

Notre système visuel est limité dans la perception spatiale et temporelle. Cette caractéristique nous permet de suivre un film au cinéma sans nous rendre compte qu'il s'agit en fait d'une séquence d'images projetées à une fréquence de 24 images par secondes. De même il nous est en général impossible de lire un livre à plus d'un mètre de distance, et nous devons l'approcher pour en distinguer les lettres qui le composent. Ces deux exemples mettent en évidence les limitations temporelles et spatiales de la vision.

Pour ce qui concerne la couleur proprement dite, la propriété la plus intéressante est que l'acuité en vision des couleurs est inférieure à celle de la luminance, tant du point de vue temporel que du point de vue spatial. C'est à dire que si le

stimulus est coloré et isoluminant, notre capacité à l’appréhender sera plus faible que si c’est un stimulus variant en luminance. Pour étudier les facteurs spatiaux et temporels, on a généralement recours à un stimulus sinusoïdal. Pour étudier le comportement temporel, on présente une surface à l’observateur dont l’intensité lumineuse varie en fonction du temps suivant une loi sinusoïdale. Pour le comportement spatial on présente une image dont chaque pixel a la valeur d’un point d’une sinusoïde. La sinusoïde est de fréquence pure, et en modifiant sa période, on modifie la fréquence pour laquelle on veut analyser l’observateur. Ainsi on peut mesurer pour chaque fréquence le niveau à partir duquel l’observateur ne voit plus la modulation. L’observateur est adapté à la valeur moyenne de la modulation sinusoïdale. On peut mesurer l’effet de l’adaptation sur le seuil de détection. Par exemple Kelly en 1961 [48] a mesuré l’amplitude de la modulation sinusoïdale nécessaire pour détecter la modulation selon la luminance du fond d’adaptation. La modulation est mesurée par le contraste de Michelson donné par la relation suivante :

$$m = \frac{I_{max} - I_{min}}{I_{max} + I_{min}} \quad (2.14)$$

où  $I_{min}$  représente le minimum de la sinusoïde et  $I_{max}$  le maximum. Le contraste est nul si  $I_{max}=I_{min}$ , et de 1 ou 100% lorsque  $I_{min}=0$ . Dans les cas pratiques la luminance minimale n’est jamais égale à zéro. Par exemple pour une expérience menée sur un écran d’ordinateur, la luminance d’un écran noir n’est jamais complètement nulle si celui-ci est allumé. Le contraste est indépendant du niveau moyen de la sinusoïde, et permet de fixer un niveau moyen égal à la luminance du fond.

Pour obtenir la sensibilité à la fréquence, on trace l’inverse du seuil de contraste à partir duquel la stimulation est indétectable. La figure 2.27 présente les résultats de sensibilité en fonction de la fréquence de la modulation pour quatre adaptations différentes. L’unité utilisée est le Troland (Td), qui correspond au produit de la luminance en candela par mètre carré par l’aire de la pupille en mètre carré et est appelé niveau rétinien.

A hautes fréquences, la sensibilité à la modulation baisse fortement. Autrement dit, plus la fréquence augmente, plus la modulation doit être forte pour être détectable. Le résultat le plus intéressant de cette courbe est la perte de sensibilité pour les hautes fréquences spatiales. Nous avons vu au chapitre 1 que le champ récepteur des cellules bipolaires était à antagonisme centre-périphérie. Nous avons

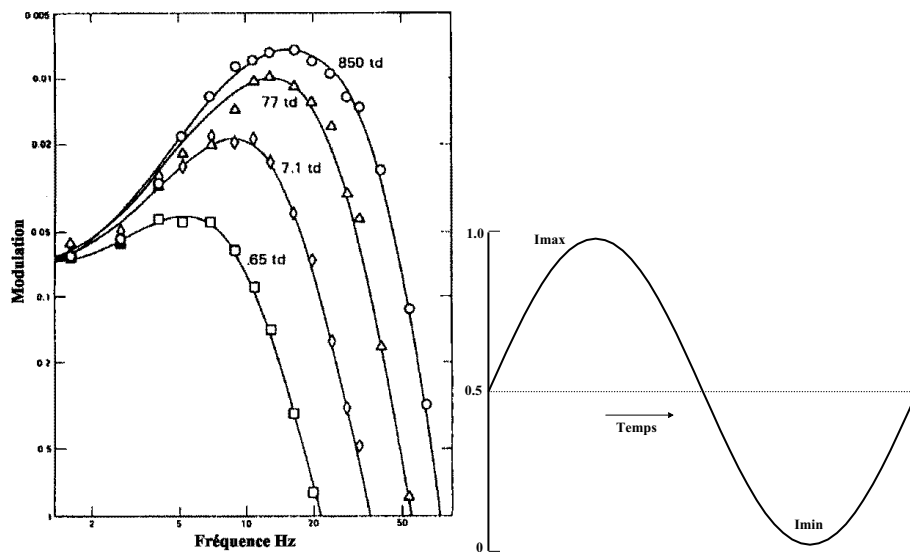


Figure 2.27: A gauche, courbes de réponse relative à la fréquence mesurées par Kelly [48] suivant la luminance du fond d'adaptation. La stimulation temporelle est dessinée à droite. Nous voyons que le système est passe-bande (passe-haut atténué). La fréquence maximum du filtre dépend de la luminosité d'adaptation. Plus la luminosité est faible plus le système est passe-bas.



vu également que ce champ récepteur correspondait à une fonction de transfert de type passe-bande pour laquelle les basses fréquences et les hautes fréquences temporelles étaient atténuées. Nous voyons que les mesures effectuées par Kelly sont en correspondance avec ce modèle.

La figure précédente ne permet pas de juger de l'influence du niveau de la luminance moyenne car la modulation est calculée comme le rapport de l'amplitude à la luminance moyenne qui est équivalent au contraste défini par Michelson. La figure suivante montre le seuil absolu d'amplitude pour laquelle la modulation disparaît.

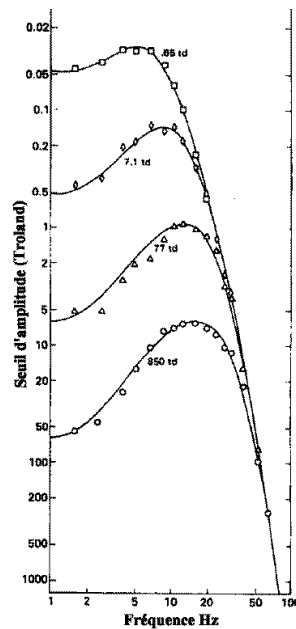


Figure 2.28: Courbe de réponse en absolu.

Comme les courbes convergent vers le même point lorsque la fréquence augmente, la fréquence de coupure maximale ne dépend pas du niveau d'adaptation. Un autre point important est que la forme des fonctions change avec le niveau d'illumination. En particulier le maximum de la fonction s'approche des basses fréquences quand la luminosité diminue. C'est-à-dire que plus la luminosité moyenne est faible, plus le filtrage passe-bas est important.

L'expérience peut être réalisée avec une stimulation chromatique à la place d'une stimulation en luminance. Delange en 1958 fut le premier à réaliser cette expérience. Mais nous retiendrons plus volontiers les travaux plus récents de Kelly

et Van Norren (1977) [51]. La figure 2.29 montre les stimuli utilisés par ces auteurs pour déterminer les réponses chromatiques et achromatiques au contraste. La difficulté de l'étude est de trouver un stimulus chromatique qui soit indépendant de la luminance, ou à luminance constante.

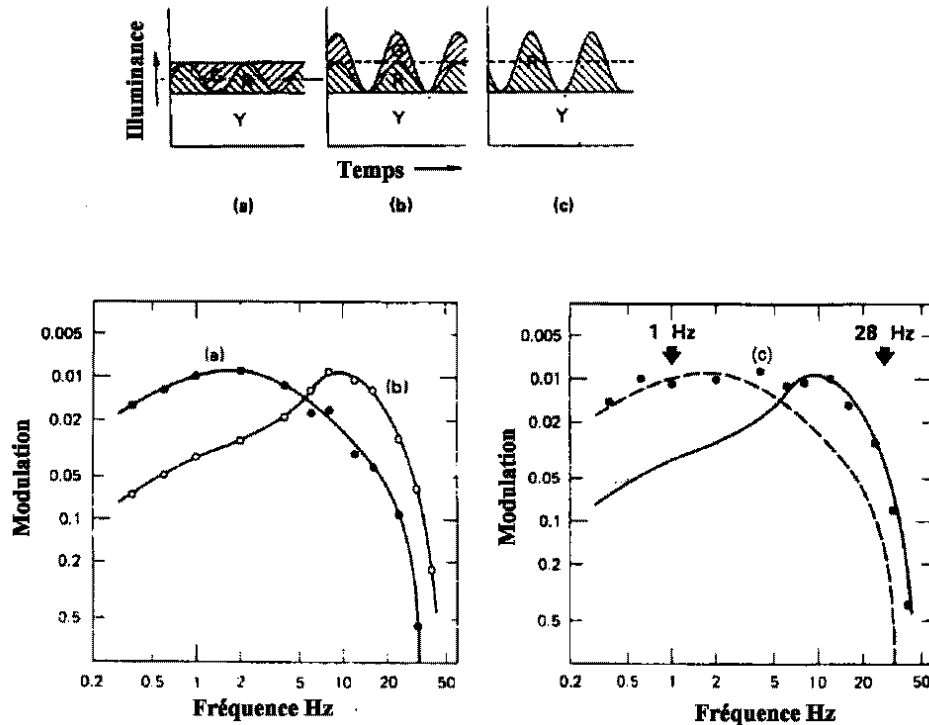


Figure 2.29: Courbe de sensibilité à la chrominance et luminance. A gauche - Le stimulus (a) est purement chromatique, le profil de sensibilité est passe-bas. Le stimulus (b) varie uniquement en luminance, la sensibilité est passe-haut. Pour le stimulus (c) qui varie en luminance et chrominance la sensibilité est donnée par les points de la figure de droite. Cette sensibilité est composée des deux sensibilités de luminance et chrominance. En basse fréquence elle suit la sensibilité de chrominance alors qu'en haute fréquence elle suit celle de la luminance.

Le stimulus (a) est isoluminant et composé d'une modulation chromatique rouge-verte, tandis que le stimulus (b) est isochromatique et contient une modulation en luminance. Le stimulus (c) contient lui une modulation de luminance et de chrominance. On voit sur la figure inférieure que la réponse au stimulus (a) est quasiment passe-bas, et que la fréquence limite (appelée fréquence de coupure)

en haute fréquence est inférieure à celle d'une modulation en luminance.

La petite atténuation en basse fréquence sur la modulation couleur est considérée comme un artefact expérimental. Des mesures plus récentes réalisées par Estevez et Spekreijse [34] montrent que les réponses à des stimulations affectant uniquement les cônes L et M sont passe-bas, et que la sensibilité est la même pour les deux types de cône. De même on montre que la sensibilité à une stimulation dans le bleu est de type passe-bas avec une fréquence de coupure sensiblement plus faible que pour une stimulation dans le rouge ou le vert.

On peut, par une stimulation sinusoïdale, mesurer la réponse spatiale du système visuel. Si on crée une structure sinusoïdale spatiale contenant une modulation en grande longueur d'onde, en opposition de phase avec une modulation en moyenne longueur d'onde, elle apparaît rouge/jaune/vert (figure 2.30). Si l'on s'éloigne suffisamment du pattern il apparaît jaune/noir. Or en s'éloignant de l'image, c'est comme si nous augmentions la fréquence spatiale de celui-ci.





Figure 2.30: Exemple de trame sinusoidale spatiale chromatique. Proche de l'image on perçoit une modulation alternative de rouge et de vert. Si l'on s'éloigne de l'image il apparaît une modulation jaune et noir. Ceci reflète la modification chromatique liée au comportement passe-bas de la chrominance.



En dépit des aberrations chromatiques qui peuvent intervenir à hautes fréquences spatiales et du constant mouvement des yeux, K. Mullen [71] a réussi à mesurer la sensibilité au contraste chromatique spatial.

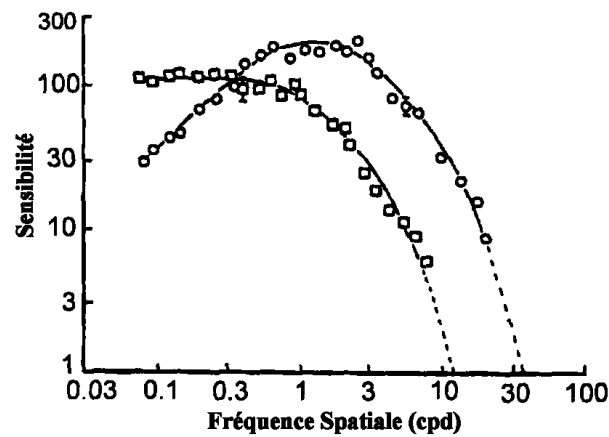


Figure 2.31: Résultat des mesures effectuées par K. Mullen [71]. Le comportement spatial est identique au comportement temporel. Le traitement de la chrominance est de type passe-bas, il s'atténue rapidement. Par contre le traitement de la luminance est de type passe-haut.

Les résultats de la figure 2.31 montrent que le traitement de la couleur est de type passe-bas pour la chrominance alors qu'il est passe-bande pour une stimulation achromatique. La fréquence de coupure en chrominance est inférieure à celle en luminance. Le comportement spatial est identique au comportement temporel.

Il existe une controverse des résultats de K. Mullen essentiellement portée par Kelly. Ce dernier pense que les résultats de K. Mullen sont biaisés car les mouvements de l'œil ne sont pas compensés. La réponse spatiale serait modifiée par le mouvement temporel de l'œil. En effet Kelly montre que le comportement spatial passe-bande pour la luminance se transforme en comportement passe-bas lorsque le stimulus est modulé avec une fréquence temporelle élevée. La figure suivante 2.32 montre l'évolution des fréquences spatiales en fonction des fréquences temporelles du stimulus.

Nous ne pouvons donner tort à Kelly car nos modèles tels que celui présenté au chapitre 1 montrent également cette dépendance entre fréquence temporelle et fréquences spatiales. Cependant, si l'on stabilise l'image sur la rétine il est impossible de mesurer les sensibilités aux contrastes chromatiques, tant la réponse

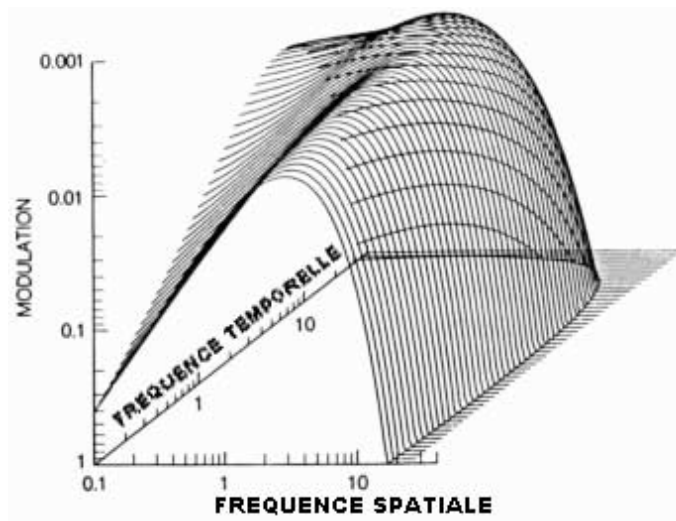


Figure 2.32: Evolution des fréquences spatiales en fonction des fréquences temporelles. Le comportement spatial est influencé par le comportement temporel. Le profil est passe-haut pour les basses fréquences temporelles, et passe-bas pour des fréquences temporelles élevées.

devient faible [49]. Mais nous verrons au chapitre 5 que la couleur et la luminance sont traitées différemment par les neurones de la rétine et que la caractéristique de traitement pour la luminance est passe-haut alors que celle de la chrominance est passe-bas.

Ces caractéristiques de filtrage ont été en grande partie mesurées sur les cellules ganglionnaires du singe. Les travaux de Kremers, Lee, Smith et Pokorny [56, 57] montrent que l'on retrouve les caractéristiques de filtrage passe-haut pour la luminance et passe-bas pour la chrominance en mesurant les réponses des cellules ganglionnaires du singe pour différentes formes de stimuli. Cette découverte montre que les traitements fréquentiels sur le signal de luminance et de chrominance sont pour une grande partie dûs aux neurones de la rétine.

## 2.4.2 Théorie de l'opposition de couleur

Outre le comportement fréquentiel du système visuel humain, la communauté scientifique s'est intéressée au problème du codage de la couleur. En effet s'il existe des couleurs qui sont une nuance de rouge et bleu (violet) de jaune et de rouge (orange), il n'existe pas de couleurs qui sont une nuance à la fois de rouge et de



vert ou à la fois de bleu et de jaune. Il semble donc que l'ensemble rouge et vert comme l'ensemble bleu et jaune soient codés chacun par un même canal, et que ce canal porte l'information rouge ou vert ou bleu ou jaune, mais d'aucune façon les deux en même temps.

A la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, Hering, un physiologiste Allemand s'intéressa à l'apparence de la couleur. On lui doit la théorie des oppositions de couleur. Le rouge et le vert seraient codés ensemble de manière opposée, le bleu et le jaune également, empêchant toutes les couleurs d'apparaître rouge-vert ou bleu-jaune. Pendant de longues années, cette théorie à quatre couleurs fut en opposition avec la théorie trichromatique de Young qui stipulait que la couleur était une mesure des trois composantes rouge, vert et bleu.

Aujourd'hui nous savons que la couleur prend forme au sein des récepteurs qui mesurent effectivement trois composantes chromatiques, mais que ces composantes sont codées dans la rétine dans une forme qui est cohérente avec la théorie des oppositions de couleurs.

Ce modèle à deux étages connaît aujourd'hui beaucoup de développements et nous permet de mieux comprendre les sensations liées aux stimuli colorés. La plupart des modèles actuels sont basés sur concept suivant : la couleur est codée par les récepteurs en trois composantes appelées L, M et S. Ensuite ces composantes sont additionnées ou soustraites de manière à composer un signal achromatique et deux signaux chromatiques, l'un rouge moins vert et l'autre bleu moins jaune. Les pondérations des composantes L, M et S dans la formation du canal achromatique et des canaux chromatiques sont différentes d'un modèle à l'autre, et trouvent leur justification dans les propriétés qu'ils reproduisent.

Il existe de nombreuses évidences psychophysiques de l'opposition de couleur, nous allons en détailler quelques unes. La première réalisée par Boynton et Gordon [15] permet d'étalonner l'apparence du spectre. Une longueur d'onde monochromatique est présentée à l'observateur qui doit juger de l'apparence de la couleur en utilisant un ou deux noms, rouge, vert, jaune et bleu. Si deux noms sont spécifiés la première couleur est considérée comme prépondérante. Pour cette expérience, aucun observateur n'a spécifié de couleur rouge-vert ou bleu-jaune. La figure 2.33 montre le résultat de cette expérience.

Jameson et Hurvich [44, 45] ont mis au point une méthode qui permet de

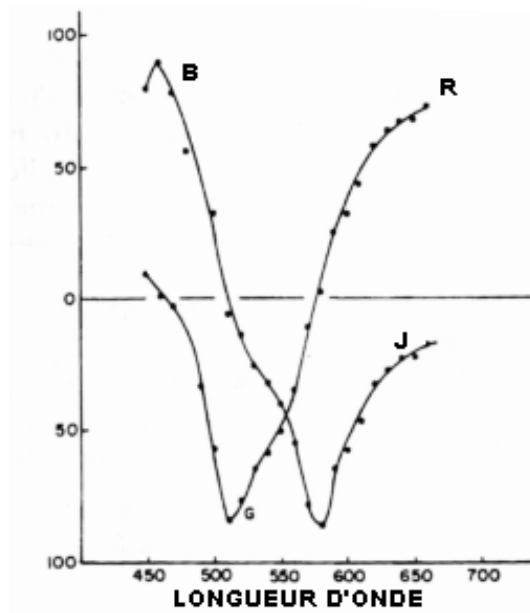


Figure 2.33: Résultat de l'expérience de *color naming* réalisée par Boynton et Gordon. Les couleurs du spectre peuvent être décrites avec des nuances des quatre noms rouge, vert, bleu et jaune. Les observateurs ne mentionnent jamais de nuance rouge vert ou bleu jaune.

mesurer plus précisément l'apparence des quatre couleurs de bases dans le spectre, cette méthode est appelée annulation de teinte (Hue cancelation). Leur méthode s'appuie sur le fait que l'on peut annuler la composante chromatique d'un stimulus spectral en superposant une lumière dont la teinte dominante est opposée à celle que l'on veut annuler. Par exemple une lumière à 600 nm qui apparaît orange semble contenir du rouge et du jaune. Il est possible de trouver une quantité de vert, qui, superposée à cette lumière fera apparaître une couleur jaune qui n'aura ni l'apparence rouge ni l'apparence verte. La quantité de ce vert est utilisée comme une mesure de la couleur rouge présente dans la lumière à 600 nm. De même en utilisant une couleur d'annulation bleue, il est possible d'annuler la composante jaune présente dans le stimulus à 600 nm, laissant une couleur rouge sans teinte jaune ni bleu. Le résultat pour un observateur est présenté sur la figure 2.34.

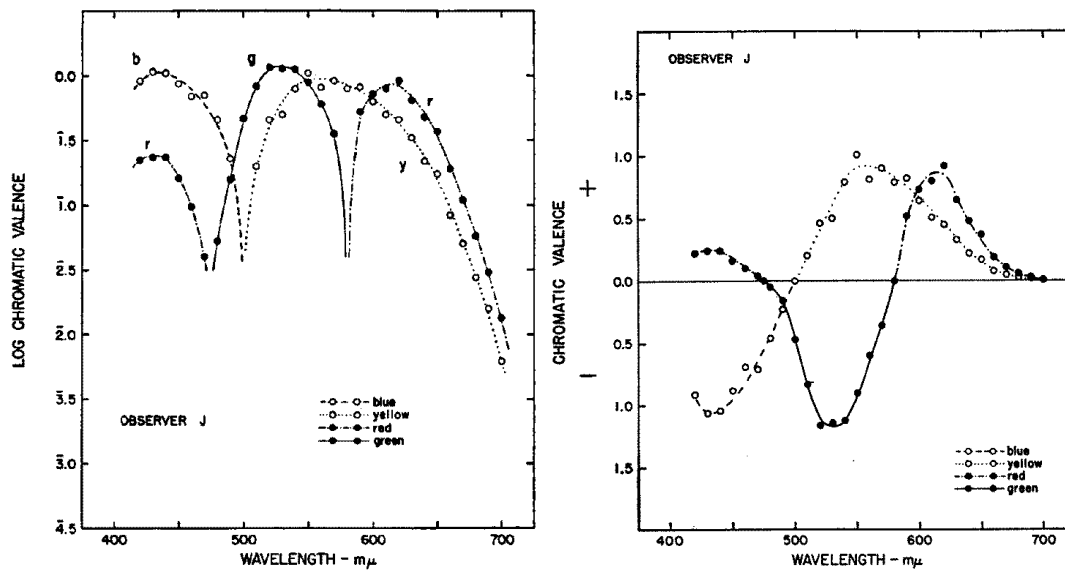


Figure 2.34: Résultat de l'expérience de Jameson et Hurvich [44, 45]. Cette expérience permet de quantifier le codage en opposition de couleur.

La figure de gauche présente les résultats sur un axe logarithmique, les couleurs représentées sont celles qui ont été annulées. Le niveau correspond à la luminosité de la couleur d'annulation correspondante; par exemple le rouge à droite de la figure montre la quantité de vert qu'il a fallu pour annuler la couleur rouge des stimuli entre 600 et 700 nm. Sur la figure de gauche, on présente les résultats en échelle linéaire et en raccordant arbitrairement les parties rouge-vert et bleu-jaune.

Cette expérience reflète particulièrement bien l'apparence des couleurs spectrales. Les grandes longueurs d'onde apparaissent rouge mélangées avec du jaune pour donner un jaune pur vers 575 nm. La couleur verte apparaît vers 500 nm, puis un court mélange de bleu et de vert laisse apparaître un bleu franc vers 475 nm. Ensuite cette expérience révèle que le rouge réapparaît vers les courtes longueurs d'ondes pour donner des teintes violettes.

Jameson et Hurvich ont également montré que l'on peut obtenir ces fonctions par combinaisons linéaires entre les réponses chromatiques des trois types de cônes  $L$ ,  $M$  et  $S$ . Les couleurs seraient codées en deux canaux, l'un rouge moins vert, et l'autre bleu moins jaune. Par exemple, Boynton propose d'utiliser les primaires de Smith et Pokorny comme référence pour les courbes de sensibilité  $L$ ,  $M$  et  $S$ , il obtient une approximation des courbes précédentes comme suit. Le canal rouge-vert équivaut à  $0,5L - M$  plus une proportion de  $S$ . On réduit le gain de  $L$  de 50% pour permettre un bon équilibre avec la sensibilité de  $M$ , et permettre l'apparition du jaune et du vert, comme il est spécifié dans les courbes de Jameson et Hurvich. La composante  $S$  permet de reproduire la propriété de réponse du canal rouge-vert vers les basses longueurs d'ondes. Le canal bleu-jaune correspond à la soustraction de  $L + M$  à la composante  $S$ . Le canal achromatique correspond à l'addition de la composante  $L$  et de la composante  $M$ .

Même si ces modèles font une bonne correspondance entre les sensibilités des récepteurs et la sensation des couleurs perçues, ils n'expliquent pas la raison de ce codage. Plusieurs études se sont intéressées à cette question en justifiant une compression de l'information de couleur ([18, 7]). En effet les récepteurs  $L$  et  $M$  sont très couplés, leurs courbes de sensibilité se recouvrent beaucoup, ils portent quasiment la même information et sont redondants. Pour éliminer cette redondance le système visuel calcule la différence entre ces deux récepteurs pour donner un espace de représentation de la couleur plus optimal. Les résultats de ces études sont semblables à ceux que nous avons présentés à la fin de la section 2 du même chapitre. Mais nous verrons dans le chapitre 3 plus de précisions à ce sujet.

Il existe également des preuves physiologiques des oppositions de couleur. Par exemple, en mesurant la fréquence des trains d'impulsions de cellules dans le corps genouillé latéral, on fait apparaître des cellules qui répondent en opposition de couleur. Les travaux de DeValois, Abramov et Jacob [30] montrent des cellules

qui répondent au bleu-jaune et vert-rouge. Plus récemment, diverses mesures réalisées sur le singe, dont les caractéristiques de vision sont très proches de l'homme, révèlent la nature des différentes cellules qui composent la rétine.

Dacey [25] fait une revue des différentes découvertes sur les cellules qui composent la rétine et la manière dont elles codent la couleur. Il résulte de ces études qu'il existe trois types de champs récepteurs pour les cellules ganglionnaires. Le premier type (type I) répond à un antagonisme spatial et chromatique. C'est-à-dire que la cellule répond positivement pour une stimulation rouge et négativement pour une stimulation verte. De plus, ces cellules répondent par un antagonisme spatial centre-périphérie lors d'une stimulation achromatique. Si l'on stimule le centre par un stimulus achromatique elles répondent positivement, alors que si l'on stimule la périphérie de la cellule (les cellules voisines) elle répondent négativement. Le second type de cellules répond par un antagonisme spatial à une stimulation chromatique, mais ne connaît pas d'antagonisme spatial à une stimulation achromatique. Le troisième type révèle un antagonisme spatial achromatique, mais n'est pas spécialisé dans le codage de la couleur.

Ces différents champs récepteurs sont mis en correspondance avec les propriétés morphologiques des cellules ganglionnaires (taille des cellules, nature du champ dendritique). De Monasterio [70] utilise une méthode de mesure intracellulaire et suggère que des cellules à large corps, appelées ganglionnaires parasols portent l'antagonisme bleuON/jauneOFF. Alors que des cellules à corps petit et champ dendritique petit, appelées ganglionnaires midgets, transmettraient probablement l'opposition rouge/verte. Mais depuis on sait que les cellules parasols se projettent uniquement dans la voie magnocellulaire, pour laquelle il n'existe pas de sensibilité à la couleur. Par contre les cellules ganglionnaires midget se projettent dans la voie parvocellulaire pour laquelle la sensibilité à la couleur ne fait aucun doute. Les cellules midgets porteraient donc l'opposition rouge/vert et l'opposition bleu/jaune.

En étudiant les cellules ganglionnaires in vivo, on a mis en évidence un type de cellules dont les dendrites se projettent dans deux sous-couches différentes de la couche plexiforme interne. Ces cellules se projettent également dans la voie parvocellulaire, elles sont appelées ganglionnaires bistratifiées et ne s'apparentent pas aux cellules midgets ou parasols. Ces cellules sont connectées aux axones des cellules bipolaires du bleu (BB). En mesurant le potentiel intracellulaire des petites

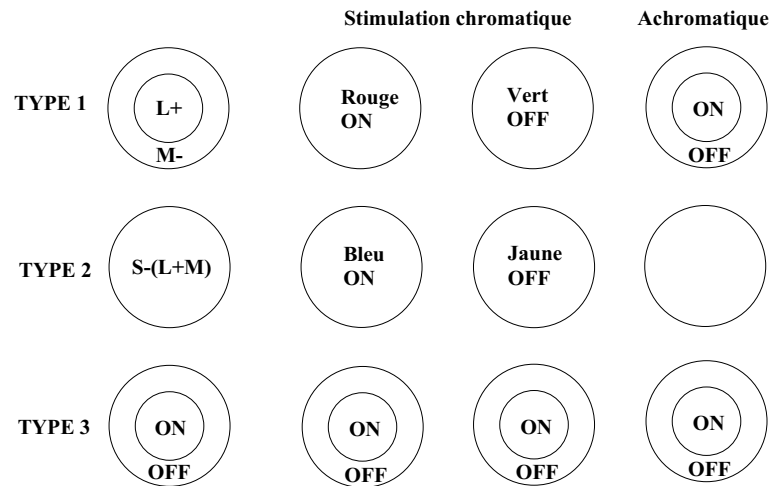


Figure 2.35: Diagramme des champs récepteurs des cellules ganglionnaires. On distingue trois types. Le type 1 répond en antagonisme chromatique et achromatique. Si on le stimule avec une couleur rouge il répond positivement au centre et en périphérie. Si on le stimule avec une couleur verte il répond négativement. Si on le stimule en achromatique, il répond en antagonisme centre-périphérie. Le type 2 montre un antagonisme chromatique, mais pas d'antagonisme achromatique. Le troisième type ne montre pas de spécificité chromatique, mais répond en antagonisme spatial.

cellules bistratifiées, on a confirmé qu'elles recevaient un signal provenant des cônes S [26]. Leur champ récepteur correspond à bleu ON, jaune OFF. L'origine de la composante OFF vient de l'excitation par une cellule bipolaire de centre OFF plutôt que d'une inhibition spatiale. Cette étude montre également qu'il n'y a pas de contribution du cône S sur les cellules parasols et peut-être pas non plus sur les cellules midgets. Les auteurs sont partisans d'un modèle où le traitement du canal bleu moins jaune est réalisé par un circuit de neurones complètement indépendant.

La formation des champs rouge ON/vert OFF n'a pas pu être établie de manière aussi précise que pour les champs bleu-jaune. Pourtant il existe de fortes présomptions que ces champs soient portés par les cellules midgets. Il y a encore beaucoup de travaux à réaliser pour comprendre le fonctionnement précis des cellules qui composent la rétine. Le passage de l'anatomie à la physiologie des cellules est très complexe, et nécessite des protocoles expérimentaux très lourds. La difficulté réside également dans la complexité des signaux portés par les cellules. En effet comme on le voit dans le type de champ récepteur 1, la cellule porte des signaux de luminance en même temps que des signaux de chrominance. Les signaux luminance et chrominance sont multiplexés au sein d'une même cellule. Nous expliquerons au chapitre 3 comment se forme ce multiplexage, et comment les cellules, par leurs connections, peuvent former les trois types de champs récepteurs.

### 2.4.3 Adaptation en vision des couleurs

La vision humaine est capable de s'adapter, par des phénomènes mécaniques comme la contraction de l'iris, ou la courbure du cristallin, mais également grâce à des mécanismes neuronaux. En effet, lorsque vous entrez dans une pièce sombre alors que vous étiez en plein soleil, il faut un certain moment avant que vous ne puissiez distinguer quoi que ce soit. On considère deux types d'adaptations, l'adaptation à la lumière et l'adaptation à l'obscurité. L'adaptation à la lumière est quasi instantanée, alors que l'adaptation au noir prend jusqu'à 30 minutes.

L'adaptation à la lumière, et à la couleur sont connues pour être essentiellement de bas niveau, c'est-à-dire codées par la rétine. On peut le mettre en évidence par une petite expérience. Dans une pièce sombre, vous fermez un œil avec la main, et plongez l'autre vers une lumière intense pendant quelques minutes. Ensuite vous

regardez des zones de couleur, et apercevrez que leur couleur et leur brillance est modifiée lorsque vous les regardez d'un œil ou de l'autre. Mais la principale raison qui justifie l'adaptation de bas niveau réside dans la variété de lumière dont la rétine est capable de capter les signaux. La gamme de lumière photopique (ou interviennent les cônes) varie de  $10^4$  à  $1 \text{ cd/m}^2$ , c'est une gamme lumineuse qui est beaucoup trop grande pour être codée par les neurones de la rétine. Les neurones ne sont pas des appareils de mesure précis, les transmissions synaptiques ne peuvent pas transmettre de fines variations de signal à cause du bruit. Il est donc légitime de penser qu'à chaque moment la rétine est capable de transmettre uniquement de faibles variations de signal, mais qu'en s'adaptant elle puisse modifier la gamme de signaux à transmettre.

L'adaptation a des conséquences sur la perception de la couleur. Par exemple en informatique, nous savons que des images codées sur 256 niveaux de couleur suffisent en général, si les couleurs sont bien choisies parmi les 16 millions théoriquement visibles. L'adaptation est également liée à un phénomène qui s'appelle la constance de la couleur. Ce phénomène relate que sous une lumière différente, la couleur des objets apparaît relativement constante. Par exemple, les objets dans une pièce éclairée par la lumière du jour ou par une lampe à incandescence reflètent des longueurs d'ondes qui sont fortement différentes, pourtant la couleur de ces objets nous paraît la même. L'adaptation chromatique semble avoir pour effet de déplacer la couleur du blanc de référence. Si vous regardez fixement un fond bleu pendant une période de quelques minutes, et que vous regardez ensuite un fond achromatique, il apparaît jaunâtre. L'effet est le même pour les couleurs rouge et verte (fig 2.36). C'est comme si la référence du blanc avait été déplacée dans les canaux bleu-jaune et rouge-vert pendant l'adaptation.

Mais l'étude de l'adaptation chromatique est un phénomène complexe, car il est influencé par divers paramètres, niveau d'illumination, champ spatial, relation temporelles. Là encore beaucoup d'études permettent de caractériser ce phénomène. Nous allons en rapporter deux qui nous semblent importantes et qui seront utiles pour le prochain chapitre. Mac Adam [60] réalisa des études montrant la différence de perception d'une couleur, suivant que l'observateur est adapté à une lumière ou une autre. Il utilisa plusieurs sources de lumière relatives à la lumière du jour (day light) ou lampe au tungstène (tungsten). La figure 2.37 montre les points de



mesure qu'il obtient dans l'espace xy (traits continus).



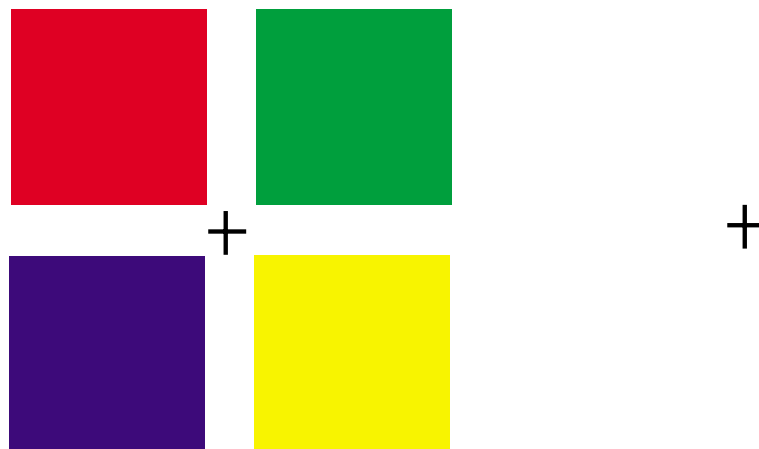


Figure 2.36: Illustration de l'adaptation. Fixez attentivement la croix de gauche pendant quelques secondes. Ensuite fixer la croix de droite, il apparaît des couleurs déssaturées de teinte opposée par rapport à la figure de gauche. C'est comme si l'adaptation avait pour influence de ramener les couleurs vers le blanc. Lorsque la stimulation colorée disparaît, nous voyons le changement de couleur oppéré par l'adaptation.

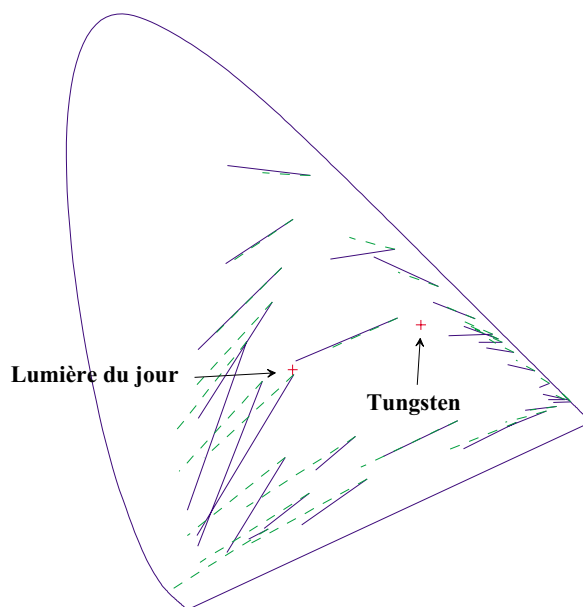


Figure 2.37: Adaptation à la couleur mesurée par MacAdam en 1956. Les observateurs réalisent une égalisation lorsqu'ils sont adaptés à une lumière au tungsten. Puis ils réalisent une égalisation de la même couleur sous une adaptation à la lumière du jour (Daylight). Le segment de droite montre la différence entre les deux égalisations. Les courbes en pointillés montrent la prédiction d'un modèle basé sur la loi de Von Kries.



S'agit-il d'un mécanisme linéaire, ou au contraire d'un mécanisme non linéaire? Mac Adam proposa en 1961 [61] une hypothèse non linéaire pour expliquer les résultats de son expérience. Pourtant Von Kries conjecture en 1904 que les mécanismes d'adaptation sont linéaires. Il propose que l'adaptation soit réalisée par une transformation linéaire indépendante sur chacune des classes de cônes dans la rétine. C'est-à-dire que si l'on calcule les composantes  $L$ ,  $M$  et  $S$  correspondant à l'excitation d'une couleur vue sous une lampe au tungsten et  $L'$ ,  $M'$  et  $S'$  vue sous un éclairage naturel (Daylight), la relation entre ces triplets de valeurs est donnée par :

$$\begin{bmatrix} L' \\ M' \\ S' \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} K_L & 0 & 0 \\ 0 & K_M & 0 \\ 0 & 0 & K_S \end{bmatrix} \begin{bmatrix} L \\ M \\ S \end{bmatrix} \quad (2.15)$$

Où  $K_L$ ,  $K_M$  et  $K_S$  représentent les paramètres d'adaptation entre tungsten et lumière du jour. Pour simuler l'hypothèse de Von Kries, nous avons calculé les coefficients  $K_L$ ,  $K_M$  et  $K_S$  comme le rapport de l'excitation engendrée sur chacun des cônes par ces deux sources de lumière ( $L_D$ ,  $M_D$ ,  $S_D$  Daylight et  $L_T$ ,  $M_T$  et  $S_T$  tungsten).

$$K_L = \frac{L_D}{L_T} \quad K_M = \frac{M_D}{M_T} \quad K_S = \frac{S_D}{S_T} \quad (2.16)$$

La figure 2.37 montre en pointillés la prédiction des mesures suivant l'hypothèse de Von Kries. Nous voyons que le modèle n'est pas exactement conforme aux données expérimentales, mais qu'il constitue une bonne approximation.

Par ailleurs Wässel [107] montre, en calculant l'excitation des cônes, que l'hypothèse de Von Kries n'est pas totalement vérifiée. En particulier si l'on trace dans un diagramme les valeurs des excitations pour deux états d'adaptations  $L$  et  $L'$ , on voit qu'elles sont alignées, mais que la droite ne passe pas par l'origine du repère comme prédit par le modèle de Von Kries pour lequel  $L$  et  $L'$  sont proportionnels. Cela suggère soit que la loi de Von Kries est incorrecte, soit qu'il existe un ou plusieurs autres sites d'adaptation ou encore que l'adaptation est incomplète [74]. Nous sommes plus favorables à la deuxième hypothèse car la relation de Von Kries est tout de même un bon prédicteur pour de nombreux cas [21]. De plus, des expériences prouvent qu'il existe un deuxième site d'adaptation appelé adaptation

au contraste.

Webster [108] précise la différence entre l'adaptation lumineuse et l'adaptation au contraste. Pour lui, l'adaptation lumineuse est indépendante pour les trois cônes, elle est entièrement déterminée par l'adaptation des photorécepteurs. Son rôle est de déplacer le nuage de points de la stimulation de telle manière que le centre du nuage soit toujours au centre du diagramme de chromaticité. C'est-à-dire qu'il prend la place du blanc de référence. L'adaptation au contraste quant à elle, cherche à normaliser la variance du nuage de points. Elle modifie la sensibilité en accord avec la distribution des données. La plus grande modification de sensibilité apparaît le long de l'axe avec la plus grande variance.

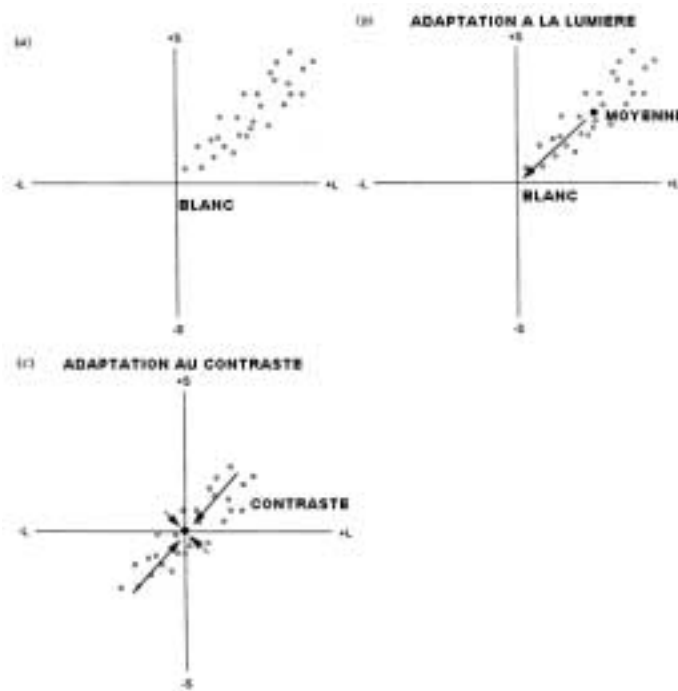


Figure 2.38: Schématisation de l'effet des deux sites d'adaptations sur les signaux des photorécepteurs. L'effet de la première adaptation est de déplacer le nuage de point pour le centrer. La deuxième a pour effet de normaliser la variance du nuage de points. D'après Webster [108]

Les études de Webster et Mollon [110] permettent de quantifier l'adaptation au contraste. Pour réaliser leurs expériences ils présentent à l'observateur des stimuli tests dans l'espace d'opposition de couleurs défini par Krauskopf [DKL]. L'adaptation au contraste dans cet espace a pour effet de désaturer l'apparence des

couleurs. La désaturation a lieu le long des directions pour lesquelles l'observateur est adapté. Ils montrent également que cette adaptation est conforme au mécanisme de décorrélation proposé par Atick [111, 8].

Nous verrons dans le chapitre 4 que cette double adaptation permet de modéliser les expériences de discrimination de couleur telles que les ellipses de MacAdam. Nous verrons également dans le chapitre 5 l'influence de cette adaptation sur les signaux portés par les cellules ganglionnaires.





# Chapitre 3

## Modèles d'échantillonnage chromatique

### 3.1 Introduction

La vision des couleurs est due à trois types de cônes dans la rétine qui sont sensibles à des gammes de longueur d'onde différentes. La réponse de ces trois cônes permet au système visuel de catégoriser les lumières et nous donne la sensation de couleur. Cependant, la couleur perçue résulte d'un mécanisme complexe qui ne se déduit pas directement des sensibilités de ces trois types de cônes. Par exemple, notre système visuel est très sensible aux variations de luminance, alors qu'il n'existe pas de récepteur sensible à cette variable.

La rétine échantillonne l'espace avec des photorécepteurs positionnés de manière discrète. C'est-à-dire que les photons ne sont captés qu'à des positions précises de la rétine. Chaque récepteur est responsable d'une seule gamme de couleur. Donc en chaque position spatiale, un seul type de couleur est échantillonné. Or l'acuité est directement proportionnelle au nombre d'échantillons. Cela signifie que l'acuité pour une couleur est inférieure à celle que l'on aurait si la rétine était constituée d'un seul type de récepteur. Le système visuel est donc en face d'un dilemme entre acuité spatiale maximale, pour laquelle un seul type de récepteur est optimal, et la vision des couleurs pour laquelle il faut au moins trois types de récepteurs.

Pour illustrer notre propos, considérons une rétine unidimensionnelle composée uniquement de récepteurs rouges et verts, placés alternativement le long de la ré-

tine. Nous allons comparer le signal échantillonné par cette rétine avec les deux signaux échantillonnés par deux rétines qui contiendraient uniquement des récepteurs rouges ou verts.

Sur la figure 3.1, on voit l'échantillonnage du signal couleur par la rétine composée de récepteurs rouges  $L(x)$ . À côté de l'échantillonnage, on a représenté le module du spectre d'un signal particulier échantillonné par cette rétine. En dessous on montre le même résultat pour la rétine composée de récepteurs verts  $M(x)$ . Les spectres sont périodiques car le signal échantillonné est discret. La période du spectre correspond à l'inverse de la période d'échantillonnage. En effet, si nous appelons  $\hat{e}(x)$  le peigne de Dirac correspondant aux échantillons rouges et verts, celui-ci s'exprime de la manière suivante :

$$\hat{e}(x) = \sum_k \delta(x - k\Delta x) = \delta_{\Delta x}(x) \quad (3.1)$$

Sa transformée de Fourier  $\hat{\mathcal{E}}(f)$  est donnée par :

$$\hat{\mathcal{E}}(f) = \frac{1}{\Delta x} \sum_k \delta\left(f - \frac{k}{\Delta x}\right) = \frac{1}{\Delta x} \delta_{\frac{1}{\Delta x}}(f) \quad (3.2)$$

Le peigne de Dirac en fréquence est de période  $1/\Delta x$  qui est l'inverse de la période d'échantillonnage. Le signal échantillonné  $\hat{L}(x)$  correspond au signal continu  $L(x)$  (supposé de classe  $C^\infty$ ) multiplié par le peigne d'échantillonnage  $\hat{e}(x)$ . En fréquence, le spectre du signal échantillonné  $\hat{\mathcal{L}}(f)$  est égal au spectre du signal continu  $\mathcal{L}(f)$  convolué par le spectre du signal de l'échantillonnage  $\hat{\mathcal{E}}(f)$ .

$$\hat{L}(x) = L(x)\hat{e}(x) \quad \hat{\mathcal{L}}(f) = \mathcal{L}(f) * \hat{\mathcal{E}}(f) = \frac{1}{\Delta x} \sum_k \mathcal{L}\left(f - \frac{k}{\Delta x}\right) \quad (3.3)$$

C'est-à-dire que le spectre du signal est *copié* sur chacun des pics correspondant au spectre de l'échantillonnage. Le spectre est périodisé, la période valant  $1/\Delta x$ . Pour que les spectres du signal échantillonné ne se recouvrent pas, il faut que la fréquence d'échantillonnage du signal soit supérieure au double de la fréquence maximale du signal (Théorème de Shannon).

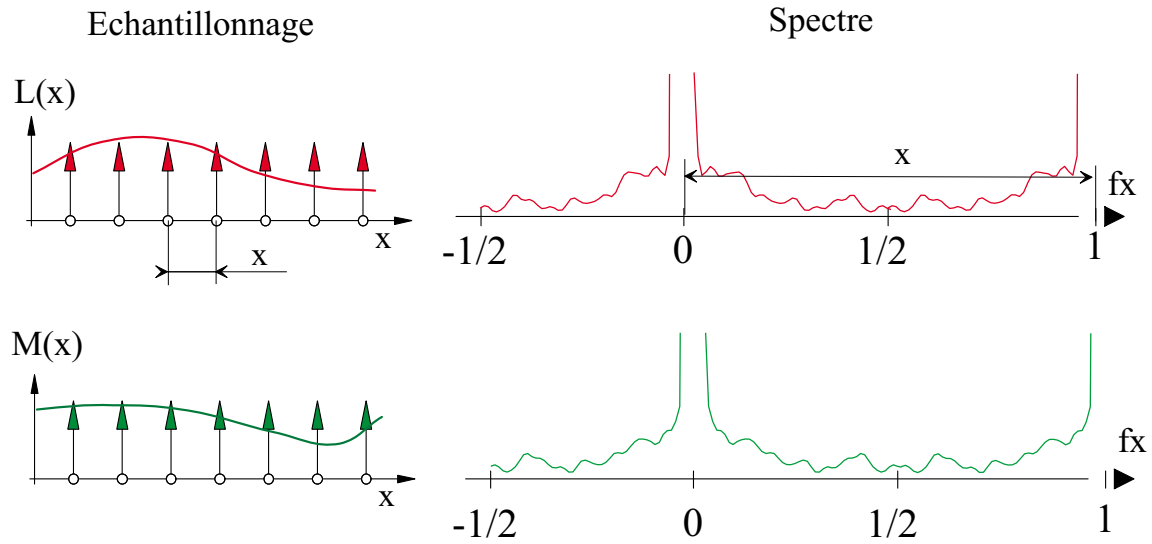


Figure 3.1: A gauche - Echantillonnage spatial par une rétine composée de récepteurs rouges. A droite - Spectre du signal échantillonné. En bas - Même chose pour une rétine composée de récepteurs verts. Le spectre est périodique car le signal est discret. La période du spectre est l'inverse de la période d'échantillonnage.

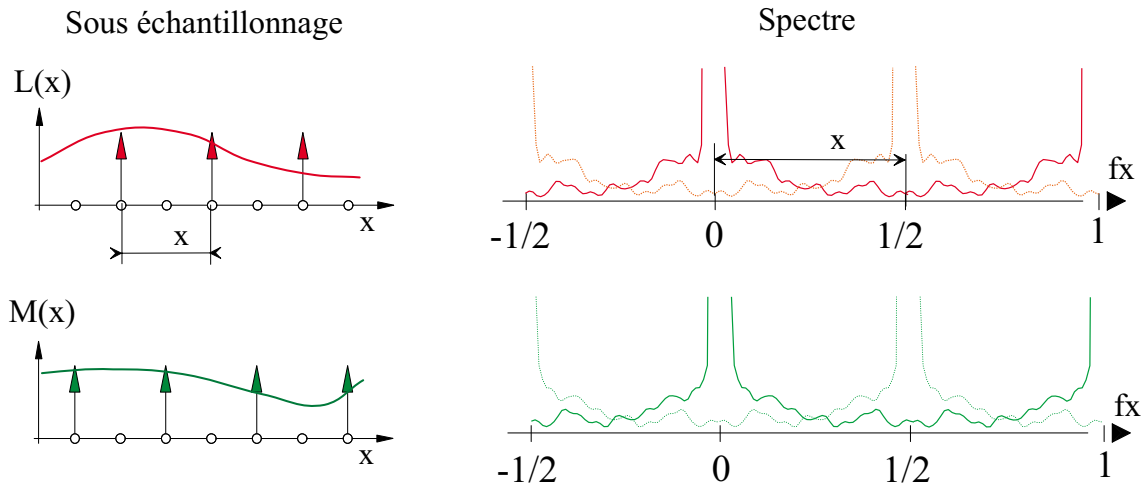


Figure 3.2: Effet du sous-échantillonnage d'un échantillon sur deux dans le spectre du signal. A gauche - Echantillonnage spatial par une rétine de pas  $2\Delta x$  composée de récepteurs rouges. A droite - Spectre du signal échantillonné. En bas - Pour la rétine composée de récepteurs verts on échantillonne les positions complémentaires par rapport à la rétine composée de récepteurs rouges. La fréquence d'échantillonnage est inférieure à la moitié de la fréquence maximale du signal, il y a repliement de spectre.



La figure 3.2 montre l'effet du sous-échantillonnage d'un échantillon sur deux, sur le spectre du signal échantillonné par la rétine rouge. La période du spectre est réduite de moitié car la période d'échantillonnage est multipliée par deux. Comme la fréquence maximale du signal que nous avons choisie est supérieure à la moitié de la fréquence d'échantillonnage, il y a un repliement de spectre occasionné par le sous-échantillonnage. On applique le même sous-échantillonnage sur la rétine constituée de récepteurs verts, mais en échantillonnant les positions complémentaires par rapport à la rétine rouge. Les spectres des distributions d'échantillonnage rouge et vert sont les suivants :

$$\begin{aligned}
\text{rouge : } \quad \hat{e}_L(x) &= \sum_k \delta(x - 2k\Delta x) = \delta_{2\Delta x}(x) \\
\hat{\mathcal{E}}_L(f) &= \frac{1}{2\Delta x} \sum_k \delta\left(f - \frac{k}{2\Delta x}\right) = \frac{1}{2\Delta x} \delta_{\frac{1}{2\Delta x}}(f) \\
\text{vert : } \quad \hat{e}_M(x) &= \sum_k \delta(x - 2k\Delta x - \Delta x) = \delta_{2\Delta x}(x - \Delta x) \\
\hat{\mathcal{E}}_M(f) &= \frac{1}{2\Delta x} \sum_k \delta\left(f - \frac{k}{2\Delta x}\right) e^{-2i\pi f \Delta x} = \frac{1}{2\Delta x} \delta_{\frac{1}{2\Delta x}}(f) e^{-2i\pi f \Delta x}
\end{aligned} \tag{3.4}$$

Le spectre de  $\hat{e}_L(x)$  est un peigne de Dirac dont le pas en fréquence vaut  $1/2\Delta x$ . A cause du décalage de  $\Delta x$ , celui de  $\hat{e}_M(x)$  est multiplié par une fonction complexe de module unité et de phase  $2\pi f \Delta x$ . Si l'on décompose les peignes de Dirac pour les valeurs de  $k$  paires et impaires, on obtient :

$$\begin{aligned}
\hat{\mathcal{E}}_L(f) &= \frac{1}{2\Delta x} \left[ \sum_n \delta\left(f - \frac{2n}{2\Delta x}\right) + \sum_n \delta\left(f - \frac{2n+1}{2\Delta x}\right) \right] \\
&= \frac{1}{2\Delta x} \left[ \delta_{\frac{1}{\Delta x}}(f) + \delta_{\frac{1}{\Delta x}}\left(f - \frac{1}{2\Delta x}\right) \right] \\
\hat{\mathcal{E}}_M(f) &= \frac{1}{2\Delta x} \left[ \sum_n \delta\left(f - \frac{2n}{2\Delta x}\right) e^{-2i\pi f \Delta x} + \sum_n \delta\left(f - \frac{2n+1}{2\Delta x}\right) e^{-2i\pi f \Delta x} \right]
\end{aligned}$$

Puisque  $e^{-2i\pi f \Delta x}$  est de classe  $C^\infty$ , et que la distribution est une distribution de Dirac, on écrit :

$$\begin{aligned}
\hat{\mathcal{E}}_M(f) &= \frac{1}{2\Delta x} \left[ \sum_n \delta\left(f - \frac{2n}{2\Delta x}\right) e^{-2i\pi n} + \sum_n \delta\left(f - \frac{2n+1}{2\Delta x}\right) e^{-2i\pi(n+1/2)} \right] \\
&= \frac{1}{2\Delta x} \left[ \delta_{\frac{1}{\Delta x}}(f) - \delta_{\frac{1}{\Delta x}}\left(f - \frac{1}{2\Delta x}\right) \right]
\end{aligned} \tag{3.5}$$



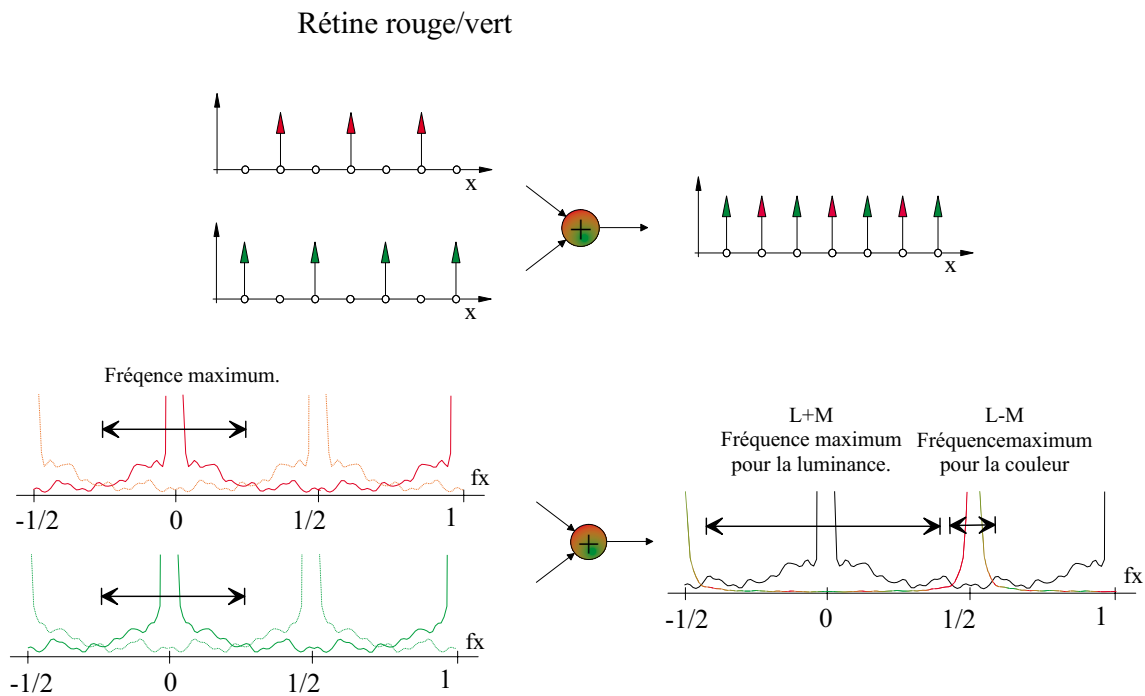


Figure 3.3: En haut - La rétine composée de récepteurs rouges et verts correspond à la somme de la rétine rouge et verte sous-échantillonnée. En bas - Le spectre est égal à la somme des spectres. A cause du déphasage du spectre de la rétine verte le spectre de la rétine alternative rouge/verte est composé de deux parties. L'une est centrée en basses fréquences spatiales et correspond à la somme des spectres de la rétine rouge et verte. L'autre, centrée sur la fréquence  $1/2$  correspond à la différence entre les spectres.





Le signal échantillonné par la rétine alternative rouge/verte  $\hat{r}(x)$  correspond à la somme des signaux des rétines rouge et verte sous échantillonnées. Le spectre de ce signal est la somme des spectres des rétines rouge et verte sous-échantillonnées.

$$\begin{aligned}
 \hat{r}(x) &= L(x)\hat{e}_L(x) + M(x)\hat{e}_M(x) \\
 \hat{\mathcal{R}}(f) &= \mathcal{L}(f) * \hat{\mathcal{E}}_L(f) + \mathcal{M}(f) * \hat{\mathcal{E}}_M(f) \\
 &= \frac{1}{2\Delta x} [\mathcal{L}(f) + \mathcal{M}(f)] * \delta_{\frac{1}{\Delta x}}(f) + \frac{1}{2\Delta x} [\mathcal{L}(f) - \mathcal{M}(f)] * \delta_{\frac{1}{\Delta x}}(f - \frac{1}{2\Delta x})
 \end{aligned}
 \tag{3.6}$$

A cause du déphasage du spectre de la rétine verte, le spectre de la rétine rouge/verte est composé de deux parties, l'une centrée à fréquence spatiale nulle et de période  $1/\Delta x$  et l'autre centrée sur la fréquence  $1/(2\Delta x)$  de même période. La partie centrée à la fréquence spatiale nulle correspond à la somme des spectres de L et de M ; à cause du déphasage des signaux rouge et vert, la partie centrée sur la fréquence  $1/(2\Delta x)$  est modulée par la différence des spectres de L et de M. L'échantillonnage par la rétine alternative rouge/verte correspond donc à un multiplexage spatial du signal L+M avec le signal L-M. Or le signal L+M est une mesure de la luminance et le signal L-M une mesure de la chrominance ou opposition de couleur rouge moins vert (figure 3.3 à droite).

L'échantillonnage alternatif rouge/vert réalise donc un multiplexage spatial de la luminance et de la chrominance. Comme les signaux  $L$  et  $M$  sont positifs et corrélés, la luminance  $L + M$  est codée sur une bande de fréquences plus large que la chrominance  $L - M$ . Dans certains cas, on peut considérer qu'il n'y a pas de recouvrement de spectre entre luminance et chrominance. Mais nous reviendrons plus précisément sur l'étude des largeurs de bande luminance et chrominance par une analyse de la statistique des signaux de couleur.

Ce cas particulier illustre bien les solutions que peut mettre en oeuvre le système naturel pour répondre au dilemme entre acuité spatiale et vision des couleurs. La luminance, de plus large bande, garantit une acuité spatiale importante et une bonne définition des variations lumineuses, alors que la chrominance va permettre une acuité chromatique codant les variations le long de l'axe des longueurs d'ondes. Ces informations vont être traitées en parallèle parce qu'elles sont multiplexées.

## 3.2 Modèle régulier hexagonal

### 3.2.1 Optimalité du maillage hexagonal

La disposition des récepteurs sur la rétine est proche d'une forme hexagonale centrée ou triangulaire. Ce maillage est classiquement le mode d'échantillonnage optimal en deux dimensions [68, 33]. C'est celui qui permet la meilleure représentation d'un signal, comparé à un maillage carré ou en quinconce. Si un signal bidimensionnel spatial est échantillonné, il doit être limité en fréquence pour éviter le problème du repliement de spectre. La fréquence limite doit être inférieure à la moitié de la fréquence d'échantillonnage. La figure suivante (3.4) illustre la fréquence de coupure pour les trois maillages précédents.

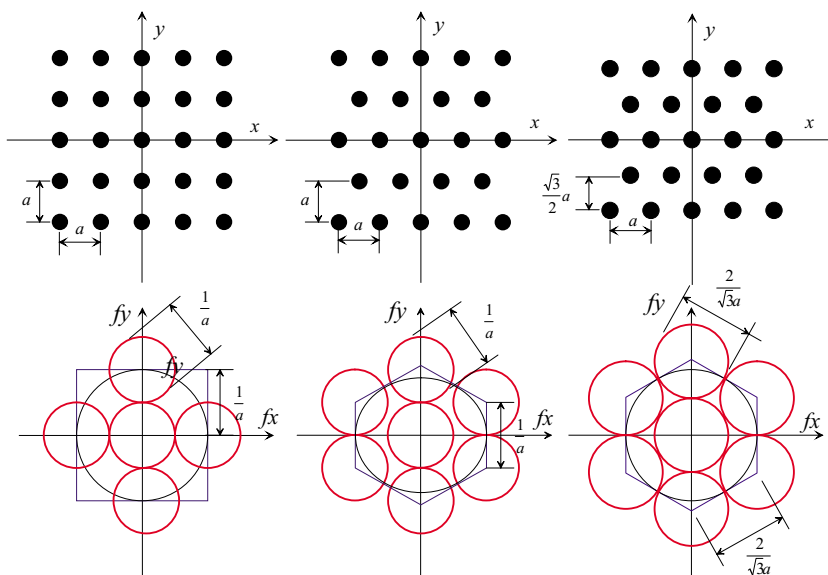


Figure 3.4: Comparaison entre le maillage carré, en quinconce et hexagonal, et spectres correspondants. En trait fin on représente la mosaïque de la périodisation du spectre. En gras les cercles de fréquence maximale du signal pour éviter le repliement du spectre. Dans le cas du maillage hexagonal les cercles sont mieux répartis dans le spectre, permettant l'échantillonnage d'un signal de plus haute fréquence que dans le cas carré ou en quinconce.

Nous voyons que la symétrie du maillage hexagonal centré garantit une meilleure fréquence maximale que les deux autres types de maillage. Les cercles de fréquence maximum remplissent complètement le domaine spectral, permettant l'échantillonnage

d'un signal de plus haute fréquence.

### 3.2.2 Cas de proportions équivalentes de cônes rouges, verts et bleus

Mais que se passe-t-il lorsque le signal n'est pas unique mais se compose de multiples couleurs ?

Soit  $I(x, y, \lambda)$  l'intensité de la lumière monochromatique de longueur d'onde  $\lambda$  qui parvient à la rétine à la position  $(x, y)$ ; le signal correspondant à l'échantillonnage chromatique par les récepteurs  $L, M, S$  est donné par :

$$\begin{aligned} L(x, y) &= \int_{\lambda} I(x, y, \lambda) \varphi_L(\lambda) d\lambda \\ M(x, y) &= \int_{\lambda} I(x, y, \lambda) \varphi_M(\lambda) d\lambda \\ S(x, y) &= \int_{\lambda} I(x, y, \lambda) \varphi_S(\lambda) d\lambda \end{aligned}$$

avec  $\varphi_i$  les fonctions de sensibilité des récepteurs  $L, M, S$  à la longueur d'onde.

Prenons une rétine hexagonale centrée, composée de trois récepteurs rouge ( $L$ ), vert ( $M$ ) et bleu ( $S$ ) répartis uniformément et alternativement sur la rétine, comme sur la figure 3.5.

On peut décomposer ce maillage en somme de trois maillages sous-échantillonnés et décalés (fig. 3.6). Appelons  $\hat{e}(x, y)$  la distribution d'échantillonnage correspondant à toutes les couleurs, c'est-à-dire permettant l'échantillonnage de tous les récepteurs du maillage indifféremment de leur couleur. Cette fonction est une distribution que l'on peut exprimer par un tapis de Dirac (extension du peigne de Dirac en deux dimensions).

$$\hat{e}(x, y) = \sum_i \sum_j \delta(x - (\frac{1}{4}(1 - (-1)^j) + i)\Delta x, y - (\frac{\sqrt{3}}{2}j\Delta x)) \quad (3.7)$$

avec  $\delta$  distribution de Dirac 2D:  $\delta(x - x_0, y - y_0) = \delta(x - x_0) \otimes \delta(y - y_0)$

avec  $\otimes$  le produit tensoriel

Appelons  $m(x, y)$  la fonction de modulation valant 0 ou 1 en chaque point  $(x, y)$  de la distribution  $\hat{e}(x, y)$ . La fonction  $m(x, y)$  permet de sélectionner les points du tapis de Dirac correspondant aux récepteurs rouges.

$$m(x, y) = \frac{1}{3} + \frac{2}{3} \cos(2\pi(\frac{x}{3\Delta x} + \frac{\sqrt{3}}{3\Delta x}y)) \quad (3.8)$$



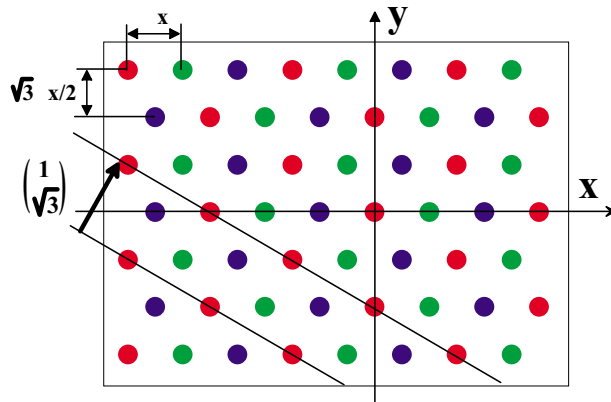


Figure 3.5: Maillage hexagonal composé des trois couleurs rouge vert et bleu. La distance entre cônes est de  $\Delta x$  suivant l'axe  $x$  et de  $\frac{\sqrt{3}}{2}$  suivant l'axe  $y$ . Les cônes de même couleur sont alignés sur une droite dont le vecteur normal vaut  $[1, \sqrt{3}]^T$ .

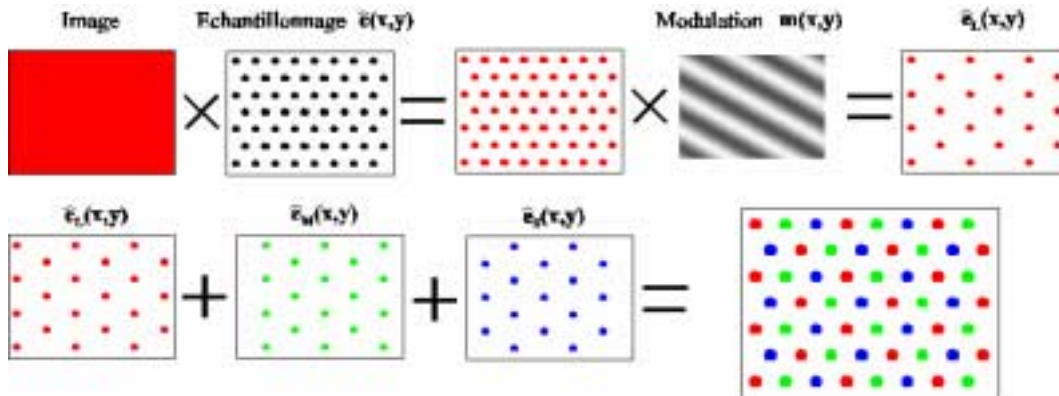


Figure 3.6: Décomposition du maillage hexagonal couleur. En haut à gauche une image continue rouge est échantillonnée par le maillage hexagonal  $\hat{e}(x,y)$ . La fonction de modulation  $m(x,y)$  permet de sélectionner un point sur trois dans le maillage  $\hat{e}(x,y)$ . En effet cette fonction vaut alternativement 0 ou 1 pour les points correspondant à la fonction d'échantillonnage. On peut décaler  $m(x,y)$  et l'appliquer sur l'échantillonnage d'une image verte ou bleue. La somme des trois images est un maillage alternatif rouge vert et bleu.



La fonction de modulation est composée d'une partie constante ( $1/3$ ) et d'une partie à valeur moyenne nulle ( $2/3 \cos(2\pi(x/3 + \sqrt{3}y/3))$ ). Pour sélectionner les points correspondant aux récepteurs verts, on fait subir à  $m(x, y)$  un décalage de  $(\Delta x, 0)$  et pour sélectionner les récepteurs bleus, un décalage de  $(-\Delta x, 0)$ . Ainsi, aux points spécifiés par la fonction d'échantillonnage  $\hat{e}(x, y)$ , seule l'une des fonctions  $m(x, y)$ ,  $m(x - \Delta x, y)$  et  $m(x + \Delta x, y)$  est non nulle et vaut 1. Par suite nous prendrons  $\Delta x = 1$  pour simplifier l'écriture.

Le signal global sur la rétine est donné en fonction de la position des échantillons par :

$$\hat{r}(x, y) = L(x, y)\hat{e}_L(x, y) + M(x, y)\hat{e}_M(x, y) + S(x, y)\hat{e}_S(x, y) \quad (3.9)$$

avec

$$\hat{e}_L(x, y) = \hat{e}(x, y)m(x, y)$$

$$\hat{e}_M(x, y) = \hat{e}(x, y)m(x - 1, y)$$

$$\hat{e}_S(x, y) = \hat{e}(x, y)m(x + 1, y)$$

En isolant les parties constantes des fonctions de modulation, on peut également écrire :

$$\hat{r}(x, y) = \underbrace{\frac{L(x, y) + M(x, y) + S(x, y)}{3}}_{\hat{A}(x, y)} \hat{e}(x, y) + \underbrace{\left( \begin{array}{l} \frac{2}{3}L(x, y)\cos(2\pi(\frac{x}{3} + \frac{\sqrt{3}}{3}y)) \\ + \frac{2}{3}M(x, y)\cos(2\pi(\frac{x-1}{3} + \frac{\sqrt{3}}{3}y)) \\ + \frac{2}{3}S(x, y)\cos(2\pi(\frac{x+1}{3} + \frac{\sqrt{3}}{3}y)) \end{array} \right)}_{\hat{C}(x, y)} \hat{e}(x, y) \quad (3.10)$$

Ce faisant, il apparaît un premier terme  $\hat{A}(x, y)$  qui ne dépend pas de la fonction de modulation. Il est donc défini à chaque position spatiale échantillonnée de la rétine. Ce terme correspond à la moyenne des trois signaux  $L$ ,  $M$  et  $S$ , et constitue une mesure de la luminance. La luminance est donc mesurée en chaque point du maillage.

Le deuxième terme  $\hat{C}(x, y)$  quant à lui est une somme de modulations d'amplitude sans porteuse. Ce terme est égal à la différence entre le signal global sur la rétine  $\hat{r}(x, y)$  et le signal achromatique  $\hat{A}(x, y)$  :  $\hat{C}(x, y) = \hat{r}(x, y) - \hat{A}(x, y)$ . Si l'on multiplie ce signal par la fonction de sélection  $m(x, y)$  qui génère  $\hat{e}_L(x, y)$ , on sélectionne uniquement dans la partie chromatique les échantillons correspondant à des récep-

teurs rouges, et on obtient :

$$\begin{aligned}
\hat{C}(x, y)m(x, y) &= (\hat{r}(x, y) - \hat{A}(x, y))m(x, y) \\
&= \left( \frac{2}{3}L(x, y) - \frac{1}{3}(M(x, y) + S(x, y)) \right) \hat{e}_L(x, y) \quad (3.11) \\
\text{car } \hat{e}(x, y)m(x, y)m(x-1, y) &= 0 \\
\text{et } \hat{e}(x, y)m(x, y)m(x+1, y) &= 0 \\
\text{et } \hat{e}(x, y)m(x, y) &= \hat{e}_L(x, y)
\end{aligned}$$

Si l'on effectue le même calcul avec les fonctions de sélection  $m(x-1, y)$  et  $m(x+1, y)$ , on obtient respectivement  $2/3 M(x, y) - 1/3 (L(x, y) + S(x, y))$  et  $2/3 S(x, y) - 1/3 (L(x, y) + M(x, y))$ . C'est-à-dire qu'en face des récepteurs rouge, vert et bleu, le signal de chrominance porte une opposition de couleur respectivement rouge moins cyan, vert moins magenta et bleu moins jaune.

On peut calculer la transformée de Fourier du signal  $r(x, y)$  en fonction des spectres des signaux  $L(x, y)$ ,  $M(x, y)$  et  $S(x, y)$ . Appelons  $\mathcal{R}(f_x, f_y)$  la transformée de Fourier du signal  $r(x, y)$ . Appelons  $\mathcal{L}(f_x, f_y)$ ,  $\mathcal{M}(f_x, f_y)$  et  $\mathcal{S}(f_x, f_y)$  les transformées de Fourier des signaux  $L(x, y)$ ,  $M(x, y)$  et  $S(x, y)$  et  $\hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y)$  celle de la distribution  $\hat{e}(x, y)$ .

$$\begin{aligned}
\mathcal{R}(f_x, f_y) &= \frac{\mathcal{L}(f_x, f_y) + \mathcal{M}(f_x, f_y) + \mathcal{S}(f_x, f_y)}{3} * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{L}(f_x, f_y) * \left[ \delta\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \delta\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{M}(f_x, f_y) * \left( \left[ \delta\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \delta\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] e^{-2i\pi f_x} \right) * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{S}(f_x, f_y) * \left( \left[ \delta\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \delta\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] e^{2i\pi f_x} \right) * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&= \frac{\mathcal{L}(f_x, f_y) + \mathcal{M}(f_x, f_y) + \mathcal{S}(f_x, f_y)}{3} * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{L}(f_x, f_y) * \left[ \hat{\mathcal{E}}\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \hat{\mathcal{E}}\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{M}(f_x, f_y) * \left( \left[ \hat{\mathcal{E}}\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \hat{\mathcal{E}}\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] e^{-2i\pi f_x} \right)
\end{aligned}$$



$$+\frac{1}{3}\mathcal{S}(f_x, f_y) * \left( \left[ \hat{\mathcal{E}}\left(f_x + \frac{1}{3}, f_y + \frac{\sqrt{3}}{3}\right) + \hat{\mathcal{E}}\left(f_x - \frac{1}{3}, f_y - \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \right] e^{2i\pi f_x} \right) \quad (3.12)$$

avec  $\hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) = \frac{2}{\sqrt{3}(\Delta x)^2} \sum_i \sum_j \delta\left(f_x - \frac{i}{\Delta x}, f_y - \frac{1}{4}(1 - (-1)^j) + i\right) \frac{2}{\sqrt{3}\Delta x}$ ) et  $*$  représente le produit de convolution.

C'est-à-dire que le spectre de la luminance est périodisé sur le maillage défini par  $\hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y)$ , centré en  $(0,0)$ . Celui de la chrominance est également périodisé sur le maillage  $\hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y)$ , mais il est centré sur  $(1/3, \sqrt{3}/3)$  et  $(-1/3, -\sqrt{3}/3)$ . Le décalage de la fonction de sélection pour les échantillons rouge et vert engendre un déphasage du spectre des signaux rouge et vert. Ce déphasage dépend uniquement de la variable  $f_x$ . Les valeurs de  $f_x$  qui correspondent aux pics du maillage de Dirac en fréquences sont données par  $f_x = n/3$ . Le déphasage est nul pour le signal rouge, il vaut  $e^{-2i\pi/3}$  pour le signal vert si  $n = 1$ ,  $e^{2i\pi/3}$  si  $n = 2$ . Dans tous les cas, le déphasage du spectre du signal rouge est nul, celui du signal vert opposé à celui du signal bleu. Dans une position sur deux, le déphasage du spectre du signal vert vaut  $e^{-2i\pi/3}$ , dans l'autre position il vaut  $e^{2i\pi/3}$ . La figure 3.7 montre un exemple de spectre du signal couleur sous-échantillonné.

Nous voyons que la porteuse de la chrominance vient se loger dans les trous laissés par la luminance. C'est-à-dire que si la largeur de bande de la chrominance n'est pas trop étendue, la luminance pourra contenir le maximum de largeur de bande, sans être perturbée par la chrominance. Dans ce cas, nous pouvons séparer les deux canaux par un simple filtrage.

Un filtrage passe-bas du spectre multiplexé permet d'extraire les informations de luminance.

Le filtre complémentaire passe-haut permet alors d'extraire les informations de chrominance (fig. 3.8).



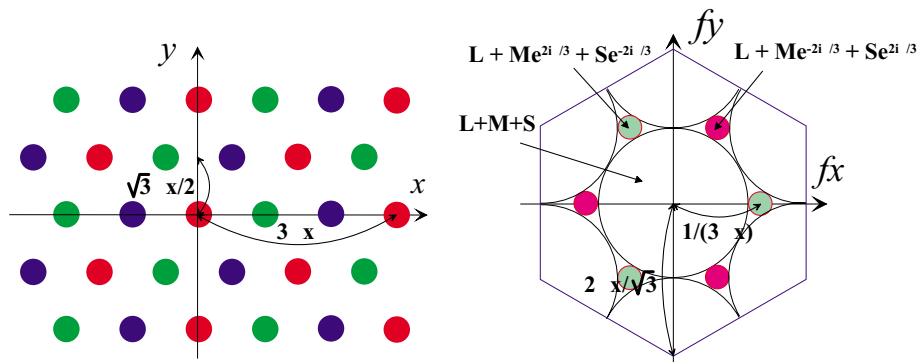


Figure 3.7: Spectre hexagonal correspondant à une rétine alternativement rouge, vert et bleu. Le spectre de la luminance est centré en basse fréquence, il est périodisé sur un maillage hexagonal en fréquence. Le spectre de la chrominance est placé entre les spectres de luminance. Le déphasage de la chrominance prend deux valeurs suivant la position de la périodisation.

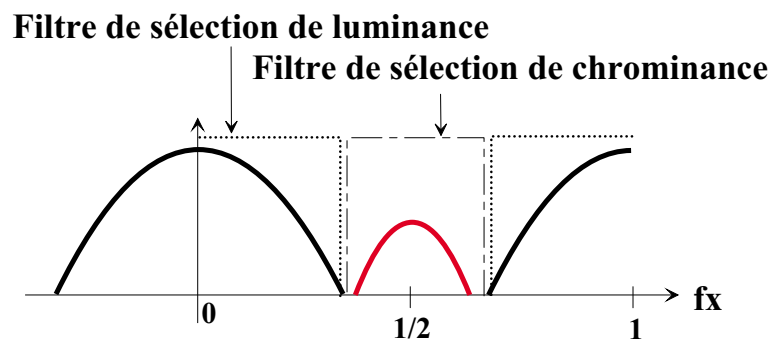


Figure 3.8: Séparation de la luminance et de la chrominance par filtrage spatial.



### 3.2.3 Cas de deux cônes verts pour un rouge

Dans la fovéa, au centre de la rétine, les récepteurs rouge, vert et bleu ne sont pas en proportion égale. Les travaux de William [113] montrent que, pour la plupart des personnes, le centre de la fovéa est complètement dépourvu de cônes bleus. La proportion de cônes rouges et verts varie d'un individu à l'autre. Pour certains individus, il y aurait jusqu'à trois fois plus de cônes rouge que de vert, et pour d'autres ce serait le contraire. Au centre de la fovéa, l'acuité est maximale car la densité de cônes est la plus élevée. On peut penser que l'acuité spatiale en luminance est plus importante dans cette zone que la discrimination couleur. Ce pourrait être une raison pour favoriser la présence de cônes rouges et verts par rapport aux cônes bleus.

Etudions le maillage hexagonal régulier composé uniquement de cônes rouges et verts. Si l'on veut un maillage dont la disposition des cônes est régulière et pour lequel la distance entre cônes de même couleur est minimale, il est nécessaire de disposer d'un rapport double de l'un des cônes par rapport à l'autre, ce qui est souvent observé chez les primates. Etudions le maillage hexagonal comportant deux fois plus de cônes verts que de cônes rouges. Les cônes rouges sont placés comme sur le maillage précédent, les cônes verts sont placés comme sur le maillage précédent et également à la place des cônes bleus. Le spectre du signal global de la rétine dans ce cas est donné par (figure 3.9) :

$$\begin{aligned}
\mathcal{R}(f_x, f_y) &= \frac{\mathcal{L}(f_x, f_y) + 2\mathcal{M}(f_x, f_y)}{3} * \hat{\mathcal{E}}(f_x, f_y) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{L}(f_x, f_y) * \hat{\mathcal{E}}\left(f_x \pm \frac{1}{3}, f_y \pm \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \\
&+ \frac{1}{3}\mathcal{M}(f_x, f_y) * \hat{\mathcal{E}}\left(f_x \pm \frac{1}{3}, f_y \pm \frac{\sqrt{3}}{3}\right) \underbrace{(e^{-2i\pi f_x} + e^{2i\pi f_x})}_{2\cos(2\pi f_x)} \quad (3.13)
\end{aligned}$$

Pour les valeurs de fréquences spatiales correspondant aux pics du tapis de Dirac,  $f_x = \pm 1/3 + n$ , la valeur du cosinus est  $2\cos(2\pi n/3) = -1$ , soit un déphasage de  $\pi$ . Le deuxième terme de l'expression du spectre est donc égal à  $\mathcal{L}(f_x, f_y) - \mathcal{M}(f_x, f_y)$ . C'est le spectre de la chrominance  $L(x, y) - M(x, y)$ . Le premier terme correspond au spectre de la luminance  $L(x, y) + 2M(x, y)$ .

On peut étudier plus précisément la représentation spectrale entre la luminance et la chrominance. Plaçons nous dans le cas unidimensionnel, l'extension au cas

hexagonal est donnée par la symétrie du maillage hexagonal. D'après le modèle de l'échantillonnage chromatique défini par l'équation 3.7, la luminance  $A(x) = L(x) + M(x)$  et la chrominance  $C(x) = L(x) - M(x)$  valent respectivement :

$$\begin{aligned} A(x) &= \int_{\lambda} I(x, \lambda) (\varphi_L(\lambda) + \varphi_M(\lambda)) d\lambda \\ C(x) &= \int_{\lambda} I(x, \lambda) (\varphi_L(\lambda) - \varphi_M(\lambda)) d\lambda \end{aligned} \quad (3.14)$$

La transformée de Fourier de la luminance et de la chrominance s'écrit :

$$\begin{aligned} \mathcal{A}(f) &= \int_{\lambda} \mathcal{I}(f, \lambda) (\varphi_L(\lambda) + \varphi_M(\lambda)) d\lambda \\ \mathcal{C}(f) &= \int_{\lambda} \mathcal{I}(f, \lambda) (\varphi_L(\lambda) - \varphi_M(\lambda)) d\lambda \end{aligned} \quad (3.15)$$

La difficulté est de connaître la source  $I(x, \lambda)$  pour les signaux naturels. En effet, il n'existe pas d'étude complète de la répartition spectrale des signaux naturels en fonction de la longueur d'onde. Paraga et al. [78] montrent que le spectre des images dans chaque bande spectrale suit une loi de type  $1/f^\alpha$  comme dans le cas des images achromatiques. Mais cette étude est basée sur un petit nombre d'images, insuffisant pour être significatif.

Cependant comme les fonctions de sensibilité des récepteurs rouge  $\varphi_L$  et vert  $\varphi_M$  se recouvrent, leur somme est beaucoup plus grande que leur différence. Donc, intuitivement, l'énergie de la luminance  $A(x)$  est nettement supérieure à celle de la chrominance  $C(x)$ .

Nous verrons dans la suite que nous pouvons calculer le rapport des énergies entre luminance et chrominance à partir des courbes de sensibilité des cônes données par Smith et Pokorny. Ce rapport vaut 8. C'est-à-dire que l'énergie de la luminance est huit fois plus grande que celle de la chrominance. Dans ce cas, le spectre de l'image échantillonnée par la rétine est donné par la figure 3.9.

Bien que ce ne soit pas entièrement démontré à ce stade du discours, ce maillage est celui qui permet un maximum d'acuité en luminance car les spectres de luminance occupent le maximum de largeur de bande sans être perturbés par les spectres de la chrominance. Notons également que ce maillage conserve ses caractéristiques si c'est le récepteur rouge qui est en proportion double par rapport au récepteur vert.

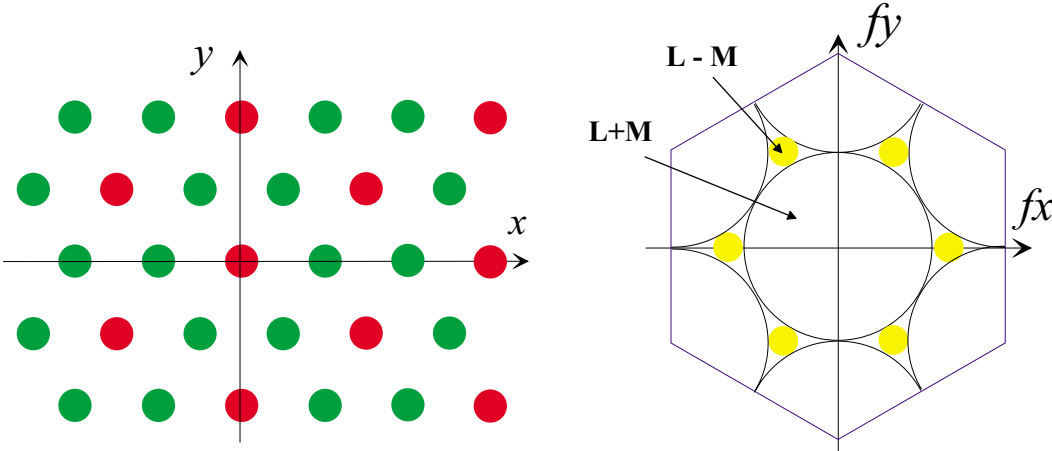


Figure 3.9: Maillage hexagonal rouge-vert, caractéristique du spectre du maillage. La luminance vaut  $L+M$  et la chrominance  $L-M$ .





### 3.3 Modèle irrégulier, aléatoire

Dans le cas où les différents récepteurs sont répartis régulièrement le long de la rétine, nous avons vu que la porteuse de la chrominance est positionnée symétriquement entre les périodes du spectre de la luminance. Mais les rétines réelles ne sont pas aussi régulières et uniformément arrangées. Que se passe-t-il lorsque les distributions des récepteurs L, M et S sont irrégulières, voire aléatoires ?

Reformulons l'échantillonnage chromatique défini par l'équation 3.7. Appellons  $C_i(\mathbf{x})$  le signal continu en spatial, résultant de l'échantillonnage chromatique par la sensibilité en longueur d'onde du récepteur de type  $i$ .

$$C_i(\mathbf{x}) = \int_{\lambda} I(\mathbf{x}, \lambda) \varphi_i(\lambda) d\lambda \quad i = \{L, M, S\} \text{ et } \mathbf{x} = [x, y]^T \quad (3.16)$$

Ce signal est échantillonné spatialement. Si toutes les couleurs étaient échantillonnées à chaque position spatiale, le signal échantillonné s'écrirait :

$$\hat{C}_i(\mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{k}} C_i(\mathbf{x}) \delta(\mathbf{x} - h(\mathbf{k}\Delta\mathbf{x})) \quad (3.17)$$

Où  $\delta(\mathbf{x} - h(k\Delta\mathbf{x}))$  est le tapis de Dirac sur le maillage hexagonal.  $h(k\Delta\mathbf{x})$  représente la période bidimensionnelle du tapis de Dirac sur le maillage hexagonal. Le signal échantillonné est un tapis de Dirac modulé par le signal de couleur  $C_i(\mathbf{x})$ . Considérons le signal discret  $C_i(\mathbf{k})$  associé au signal continu  $C_i(\mathbf{x})$  échantillonné à la surface de la rétine.

Comme il n'y a qu'une couleur par position spatiale, le signal  $C_i(\mathbf{k})$  est sous-échantillonné. Appelons  $m_i(\mathbf{k})$  la distribution qui vaut 1 lorsque le récepteur de couleur  $i$  est présent à la position  $\mathbf{k}$  et 0 si le récepteur est absent. Le signal discret  $s_i(\mathbf{k})$  correspondant à l'échantillonnage chromatique et spatial par les récepteurs de couleur  $i$  s'écrit :

$$s_i(\mathbf{k}) = C_i(\mathbf{k}) m_i(\mathbf{k}) \quad (3.18)$$

$s_i(\mathbf{k})$  est le signal discret des récepteurs de type  $i$ . Le signal discret  $m_i(\mathbf{k})$  est associé à la fonction de modulation continue  $m(\mathbf{x})$  définie dans l'équation 3.8 par :

$$\hat{m}_i(\mathbf{x}) = \sum_{\mathbf{k}} m_i(\mathbf{x}) \delta(\mathbf{x} - h(\mathbf{k}\Delta\mathbf{x})) \quad (3.19)$$

La probabilité de présence du récepteur sur la rétine est  $p_i$ , et  $m_i(\mathbf{k})$  représente la fonction d'échantillonnage de ce récepteur. Il est toujours possible d'exprimer la

distribution aléatoire  $m_i(\mathbf{k})$  par un échantillonnage régulier valant  $p_i$  pour chaque échantillon et la distribution aléatoire à valeur moyenne nulle égale à  $1 - p_i$  lorsque le récepteur  $i$  est présent et  $-p_i$  lorsqu'il est absent. Nous appellerons cette dernière distribution  $\tilde{m}_i(\mathbf{k})$  (figure 3.10).

$$m_i(\mathbf{k}) = p_i\delta(\mathbf{k}) + \tilde{m}_i(\mathbf{k}) \quad (3.20)$$

Le signal global sur la rétine  $\hat{r}(\mathbf{k})$  s'écrit comme la somme du produit des signaux  $C_i(\mathbf{k})$  correspondant à la couleur  $i$ , multipliée par la distribution d'échantillonnage spécifique à la couleur  $i$ ,  $m_i(\mathbf{k})$ . On peut décomposer cette somme en deux parties conformément à la description que nous venons de donner. Une partie est indépendante des distributions d'échantillonnage, et représente la luminance du signal  $a(\mathbf{k})$ , alors que la deuxième partie est modulée par les distributions d'échantillonnage et représente la chrominance  $c(\mathbf{k})$ .

$$r(\mathbf{k}) = \sum_i C_i(\mathbf{k})m_i(\mathbf{k}) = \underbrace{\sum_i p_i C_i(\mathbf{k})}_{a(\mathbf{k})} + \underbrace{\sum_i C_i(\mathbf{k})\tilde{m}_i(\mathbf{k})}_{c(\mathbf{k})} \quad (3.21)$$

La luminance est définie pour chaque position spatiale, elle vaut  $p_L L(\mathbf{k}) + p_M M(\mathbf{k}) + p_S S(\mathbf{k})$ , c'est-à-dire que les contributions de chaque récepteur dans la composition du signal de luminance est pondérée par la probabilité de présence du récepteur à la surface de la rétine.

Pour étudier la composition du signal de chrominance, nous allons sélectionner les échantillons de la chrominance correspondant aux positions spatiales d'un type de récepteur particulier  $j$ . Pour cela nous multiplions le signal  $c(\mathbf{k})$  par une distribution d'échantillonnage  $m_j(\mathbf{k})$ . Remarquons que l'on peut écrire la distribution  $\tilde{m}_i(\mathbf{k})$  comme  $(1 - p_i)m_i(\mathbf{k}) - \sum_{\ell \neq i} p_\ell \hat{m}_\ell(\mathbf{k})$ , en considérant la partie positive et respectivement la partie négative de la distribution à valeur moyenne nulle.

$$\begin{aligned} c(\mathbf{k})m_j(\mathbf{k}) &= m_j(\mathbf{k}) \sum_i C_i(\mathbf{k})\tilde{m}_i(\mathbf{k}) \\ &= m_j(\mathbf{k}) \sum_i C_i(\mathbf{k}) \left[ (1 - p_i)m_i(\mathbf{k}) - p_i \sum_{\ell \neq i} m_\ell(\mathbf{k}) \right] \\ &= (1 - p_j)C_j(\mathbf{k}) - \sum_{\ell \neq j} p_\ell C_\ell(\mathbf{k}) \end{aligned} \quad (3.22)$$

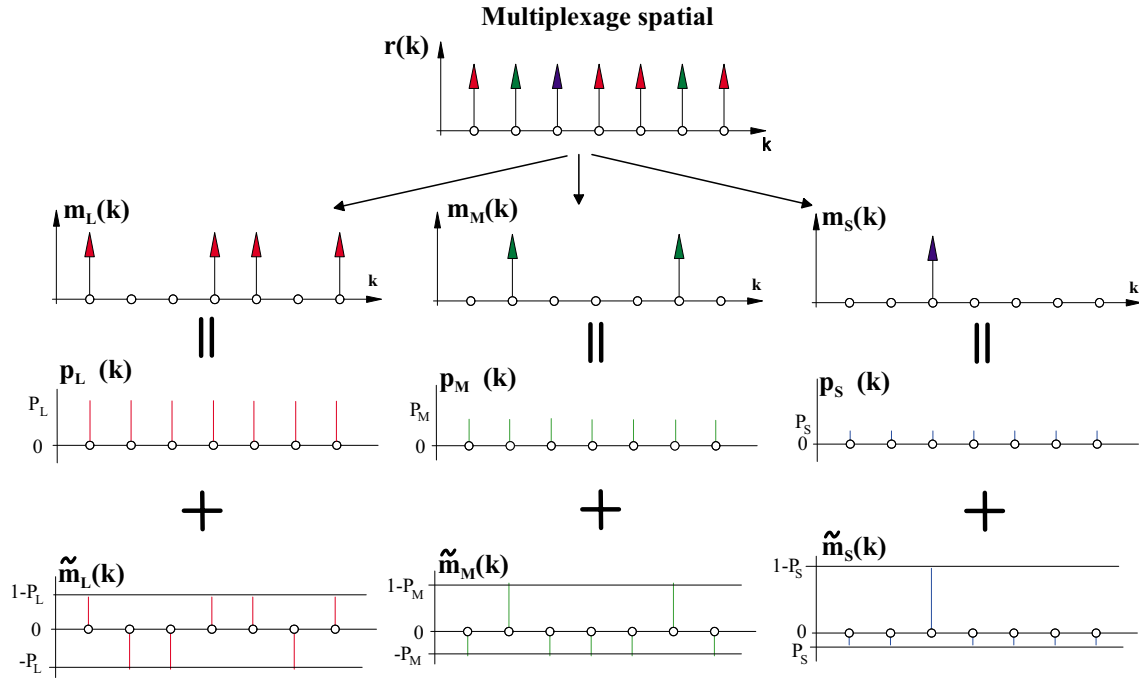


Figure 3.10: Décomposition du maillage aléatoire  $m_i(\mathbf{k})$  en échantillonnage régulier  $p_i\delta(\mathbf{k})$  et échantillonnage aléatoire à valeur moyenne nulle  $\tilde{m}_i(\mathbf{k})$ .

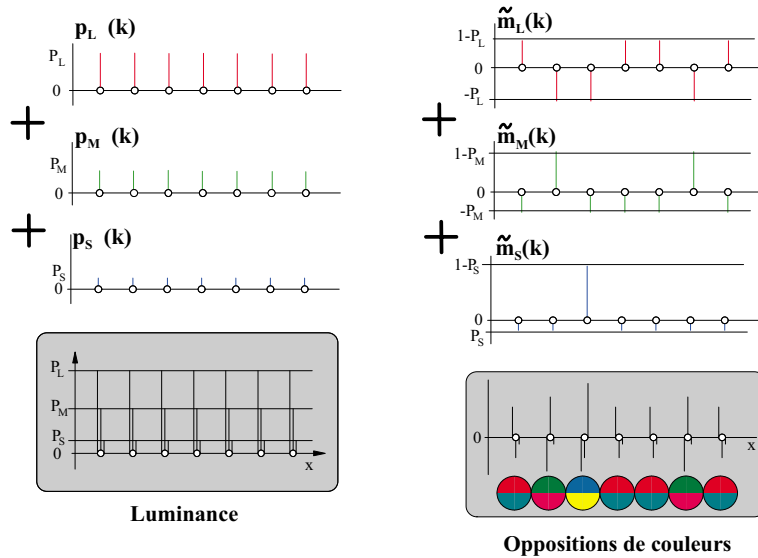


Figure 3.11: Composition du signal de luminance et de chrominance dans le cas de distribution irrégulière de photorécepteurs



Dans le cas de distributions aléatoires, la chrominance est également définie en trois parties suivant que l'on sélectionne les positions en face d'un récepteur rouge, vert ou bleu. La contribution du signal de chaque récepteur est pondérée par la probabilité de présence de ce récepteur à la surface de la rétine (fig. 3.11). Par exemple, en face des récepteurs rouges, elle vaut  $(1-p_L)L(\mathbf{k})-p_M M(\mathbf{k})-p_S S(\mathbf{k})$ . Or, comme nous l'avons dit, la proportion des récepteurs dans la rétine varie suivant la portion de rétine considérée. Il est donc fort probable que la notion de luminance et de chrominance varie également suivant la portion de rétine que l'on considère. Seulement cela dépend des traitements réalisés par les neurones pour décoder l'information de luminance et de chrominance dans le spectre mutliplexé. Il est possible que ces traitements cherchent à harmoniser (réduire la variabilité) la notion de chrominance et de luminance quelle que soit la distribution des échantillons couleurs.

L'opposition de couleur en face des récepteurs bleus s'écrit  $(1-p_S)S(\mathbf{k})-p_L L(\mathbf{k})-p_M M(\mathbf{k})$ . Donc, même si la proportion de ces récepteurs est faible dans la rétine ( $p_S$  petit), le niveau de bleu dans le signal d'opposition de couleur bleu moins jaune est important.

En prenant comme proportion de cônes rouges, verts et bleus, les proportions 10/16, 5/16, 1/16 proposées par De Valois [104]. Le signal de luminance égal à  $10/16L + 5/16M + 1/16S$  est très proche de la fonction de visibilité photopique  $V(\lambda)$ . L'opposition de couleur rouge moins cyan est égale à  $6/16L - 5/16M - 1/16S$ , c'est-à-dire proche de  $L - M$  et l'opposition de couleur vert moins magenta est égale à  $-10/16L + 11/16M - 1/16S$ , c'est-à-dire proche de  $M - L$ . Donc, avec cette proportion de récepteurs les deux canaux d'opposition de couleur rouge moins cyan et vert moins magenta se rapprochent des oppositions de couleur rouge moins vert et vert moins rouge. L'opposition de couleur entre le jaune et la bleu est bleu moins jaune, mais pas jaune moins bleu. Curieusement, il a été découvert récemment en biologie que le cône bleu avait un pédicelle particulier ne permettant pas de voies OFF pour les canaux issus des cônes bleus [55].

Buchsbaum et Gottschalk [18] montrent que les signaux échantillonnés par les photorécepteurs sont corrélés, et représentent une information redondante. Ils montrent que pour éliminer cette redondance il faut coder les signaux en luminance plus opposition de couleur. Dans ce cas, les signaux deviennent orthogonaux et le

codage est optimal. Nous avons vu dans le chapitre 2 d'une part qu'une analyse en composante principale des courbes de sensibilité des récepteurs LMS permet d'obtenir des composantes ACD orthogonales et d'autre part que ces composantes sont compatibles avec les mesures psychophysiques d'annulation de teinte qui révèlent le phénomène de codage en opposition de couleur.

Les photorécepteurs échantillonnent la couleur suivant trois fonctions de sensibilité L, M et S qui ne sont pas orthogonales. Cependant le codage spatial de la rétine est une composition du signal de luminance et de chrominance, si l'on tient compte de la luminance et des oppositions de couleurs rouge moins vert et bleu moins jaune, on peut écrire :

$$\begin{array}{l} \text{luminance} \\ \text{R/V} \\ \text{B/J} \end{array} \longrightarrow \begin{bmatrix} p_L & p_M & p_S \\ (1-p_L) & -p_M & -p_S \\ -p_L & -p_M & (1-p_S) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} L \\ M \\ S \end{bmatrix} \approx \begin{bmatrix} A \\ C \\ D \end{bmatrix} \quad (3.23)$$

C'est-à-dire que la rétine par son échantillonnage produit trois fonctions de la longueur d'onde qui sont quasi-orthogonales. Une fonction  $A$  qui correspond à la luminance, et deux fonction  $C$  et  $D$  qui correspondent aux oppositions de couleur rouge moins vert et bleu moins jaune.

Mais pour comprendre plus précisément le codage des images par la rétine, il faut étudier le spectre des images naturelles et évaluer le signal qui est généré par les fonctions de sensibilité des cônes ainsi que l'effet du sous-échantillonnage spatial des signaux de couleur.

### 3.4 Autocorrélation statistique du signal global de rétine

Pour calculer précisément le spectre du signal échantillonné par la rétine à partir de la statistique des distributions d'échantillonnages et la statistique des signaux naturels, nous allons utiliser la propriété que la densité spectrale de puissance est la transformée de Fourier de l'autocorrélation du signal. L'autocorrélation du signal de la rétine  $R_s(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$  est donnée par l'espérance mathématique du produit des signaux  $r(\mathbf{k})$  pour deux positions spatiales.

$$\begin{aligned}
 R_s(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) &= E[r(\mathbf{k}_1)r(\mathbf{k}_2)] \\
 &= E\left[\left(\sum_i s_i(\mathbf{k}_1)\right)\left(\sum_j s_j(\mathbf{k}_2)\right)\right] \\
 &= \sum_{i,j} E[s_i(\mathbf{k}_1)s_j(\mathbf{k}_2)] \tag{3.24}
 \end{aligned}$$

Or d'après l'équation 3.18, le signal échantillonné  $s_i(\mathbf{k})$  par un récepteur est égal au produit 1) du signal  $C_i(\mathbf{k})$ , correspondant à l'échantillonnage spatial et chromatique à toutes les positions de la rétine par un récepteur de type  $i$  et 2) de la distribution d'échantillonnage pour le récepteur  $i$ ,  $m_i(\mathbf{k})$ .

$$R_s(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) = \sum_{i,j} E[C_i(\mathbf{k}_1)m_i(\mathbf{k}_1)C_j(\mathbf{k}_2)m_j(\mathbf{k}_2)] \tag{3.25}$$

Or les distributions d'échantillonnage dans la rétine sont indépendantes du contenu des images : la disposition des récepteurs n'est pas lié au contenu d'une image particulière. Par exemple, les rétines entre les individus varient, alors qu'ils regardent les mêmes images. Nous pouvons considérer l'indépendance statistique entre  $C_i$  et  $m_i$ .

$$R_s(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) = \sum_{i,j} \underbrace{E[C_i(\mathbf{k}_1)C_j(\mathbf{k}_2)]}_{R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)} \underbrace{E[m_i(\mathbf{k}_1)m_j(\mathbf{k}_2)]}_{\Gamma_{m_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)} \tag{3.26}$$

C'est-à-dire que l'autocorrélation totale se décompose en une somme pour tous les couples de couleurs, de la corrélation statistique entre deux couleurs  $R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$  pondérée par la corrélation entre deux distributions d'échantillonnage  $\Gamma_{m_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$ .

### 3.4.1 Analyse statistique des images naturelles

A partir de l'équation 3.16, on peut estimer le signal échantillonné  $C_i(\mathbf{k})$  en fonction de  $I(\mathbf{k}, \lambda)$  correspondant à l'image naturelle échantillonnée spatialement. Donc la corrélation  $R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$  s'écrit :

$$\begin{aligned} R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) &= E \left[ \int_{\lambda_1} I(\mathbf{k}_1, \lambda_1) \varphi_i(\lambda_1) d\lambda_1 \int_{\lambda_2} I(\mathbf{k}_2, \lambda_2) \varphi_j(\lambda_2) d\lambda_2 \right] \\ &= \int_{\lambda_1} \int_{\lambda_2} E [I(\mathbf{k}_1, \lambda_1) I(\mathbf{k}_2, \lambda_2)] \varphi_i(\lambda_1) \varphi_j(\lambda_2) d\lambda_1 d\lambda_2 \end{aligned}$$

Car les fonctions de sensibilité des récepteurs sont déterminées et ne dépendent pas d'une image particulière. Si nous posons  $\lambda_2 = \lambda_1 - \lambda$  et  $\mathbf{k}_2 = \mathbf{k}_1 - \mathbf{k}$ , nous pouvons encore écrire :

$$R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}) = \int_{\lambda_1} \int_{\lambda} E [I(\mathbf{k}_1, \lambda_1) I(\mathbf{k}_1 - \mathbf{k}, \lambda - \lambda_1)] \varphi_i(\lambda_1) \varphi_j(\lambda - \lambda_1) d\lambda_1 d\lambda \quad (3.27)$$

Si nous supposons que le signal  $I(\mathbf{k}, \lambda)$  est stationnaire pour les variables  $\mathbf{k}$  et  $\lambda$ , alors la corrélation ne dépend que de la différence  $\mathbf{k}_2 - \mathbf{k}_1 = \mathbf{k}$ ,  $\lambda_2 - \lambda_1 = \lambda$ . Donc  $R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}) = R_{C_{i,j}}(\mathbf{k})$  et  $E [I(\mathbf{k}_1, \lambda_1) I(\mathbf{k}_1 - \mathbf{k}, \lambda - \lambda_1)] = R_I(\mathbf{k}, \lambda)$ . Soit :

$$R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}) = \int_{\lambda} R_I(\mathbf{k}, \lambda) \cdot \int_{\lambda_1} \varphi_i(\lambda_1) \varphi_j(\lambda - \lambda_1) d\lambda_1 d\lambda$$

Posons  $\gamma_{i,j}(\lambda) = \int_{\lambda_1} \varphi_i(\lambda_1) \varphi_j(\lambda - \lambda_1) d\lambda_1$ , la corrélation s'écrit :

$$R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}) = \int_{\lambda} R_I(\mathbf{k}, \lambda) \gamma_{i,j}(\lambda) d\lambda \quad (3.28)$$

Si nous supposons, comme nous le vérifierons expérimentalement au paragraphe suivant, que la corrélation  $R_I(\mathbf{k}, \lambda)$  est séparable et se décompose en  $R_I(\mathbf{k}, \lambda) = R_I(\mathbf{k}) \eta(\lambda)$ . Il est possible de sortir la corrélation sur  $\mathbf{k}$  de l'intégrale :

$$R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}) = R_I(\mathbf{k}) \overbrace{\int_{\lambda} \eta(\lambda) \gamma_{i,j}(\lambda) d\lambda}^{\Phi_{i,j}}$$

Finalement la corrélation entre deux couleurs échantillonnées chromatiquement et spatialement à toutes les positions spatiales de la rétine s'écrit :

$$R_{C_{i,j}}(\mathbf{k}) = R_I(\mathbf{k}) \Phi_{i,j} \quad (3.29)$$



### 3.4.2 Analyse de l'échantillonnage spatial

Nous avons vu que l'autocorrélation statistique du signal global échantillonné par la rétine se décompose en produit de la corrélation statistique des signaux naturels entre deux couleurs et la corrélation des fonctions d'échantillonnages (équation 3.26). Etudions maintenant la corrélation des fonctions d'échantillonnage  $\Gamma_m(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$ . Pour cela, nous utilisons la propriété que la distribution d'échantillonnage peut se décomposer en une distribution constante et une distribution à valeur moyenne nulle  $\tilde{m}_i(\mathbf{k})$  (equ 3.20).

$$\begin{aligned} \Gamma_{m_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) &= E [m_i(\mathbf{k}_1)m_j(\mathbf{k}_2)] \\ &= E [(p_i + \tilde{m}_i(\mathbf{k}_1)) (p_j + m_j(\mathbf{k}_2))] \\ &= p_i p_j + \underbrace{E [\tilde{m}_i(\mathbf{k}_1)\tilde{m}_j(\mathbf{k}_2)]}_{\Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)} + \underbrace{E [p_i \tilde{m}_j(\mathbf{k}_2)]}_{=0} + \underbrace{E [p_j \tilde{m}_i(\mathbf{k}_1)]}_{=0} \end{aligned}$$

Les deux derniers termes de cette décomposition sont nuls car les distributions d'échantillonnage  $\tilde{m}_i(\mathbf{k})$  sont à valeur moyenne nulle. Finalement la corrélation spatiale des distributions d'échantillonnage est égale à un terme constant plus la corrélation spatiale entre deux distributions d'échantillonnage  $\Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2)$  entre deux positions. Nous pouvons considérer les distributions d'échantillonnage stationnaires<sup>1</sup>, donc  $\Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2) = \Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k})$ . Si l'on intègre ce résultat dans le calcul de l'autocorrélation totale du signal composite (équation 3.26) et en tenant compte de la simplification de la corrélation statistique des signaux couleur (équation 3.29), on obtient :

$$\begin{aligned} R_s(\mathbf{k}) &= \sum_{i,j} R_I(\mathbf{k}) \Phi_{i,j} [p_i p_j + \Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k})] \\ &= \underbrace{R_I(\mathbf{k}) \sum_{i,j} p_i p_j \Phi_{i,j}}_{R_{ach}(\mathbf{k})} + \underbrace{R_I(\mathbf{k}) \sum_{i,j} \Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{k}) \Phi_{i,j}}_{R_{chr}(\mathbf{k})} \end{aligned} \quad (3.30)$$

Les deux termes de la décomposition correspondent à la corrélation de la partie

---

<sup>1</sup>Nous posons l'hypothèse que les distributions d'échantillonnage des photorécepteurs sont stationnaires sur la surface de la rétine. Cela correspond à une nécessité pour que la couleur perçue ne dépende pas de la position sur la rétine, ce qui implique aussi une hypothèse d'ergodicité. Ces hypothèses ne sont valables que localement, la densité globale des trois récepteurs étant non uniforme en fonction de l'excentricité.

luminance  $R_{ach}(\mathbf{k})$  et de la partie chrominance  $R_{chr}(\mathbf{k})$ . Nous voyons que seule la partie chrominance dépend de la corrélation des distributions d'échantillonnage.

Notons au passage que comme l'autocorrélation spatiale du signal global de la rétine est égal à la somme de la corrélation de luminance et de la corrélation de chrominance, l'intercorrélation entre luminance et chrominance est nulle, c'est-à-dire que le signal de luminance est orthogonal à celui de chrominance.

La densité spectrale de puissance du signal composite de la rétine est donc égale à la densité spectrale de puissance du signal de luminance plus la densité spectrale du signal de chrominance.

$$\mathcal{S}(\mathbf{f}) = \mathcal{S}_{ach}(\mathbf{f}) + \mathcal{S}_{chr}(\mathbf{f}) \quad (3.31)$$

$$\mathcal{S}_{ach}(\mathbf{f}) = \mathcal{S}_I(\mathbf{f}) \sum_{i,j} p_i p_j \Phi_{i,j} \quad (3.32)$$

$$\mathcal{S}_{chr}(\mathbf{f}) = \mathcal{S}_I(\mathbf{f}) * \sum_{i,j} \Phi_{i,j} \mathcal{S}_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{f}) \quad (3.33)$$

Le spectre du signal  $\mathcal{S}(\mathbf{f})$  est la somme des spectres de la partie luminance et de la partie chrominance. Le spectre en luminance est centré sur la fréquence zéro, alors que le spectre en chrominance est convolué par le spectre de la fonction de modulation  $\mathcal{S}_{\tilde{m}_{i,j}}(\mathbf{f})$ .

Il est possible de simuler l'influence des distributions d'échantillonnage sur des images et de calculer l'autocorrélation  $\Gamma_{\tilde{m}_{i,j}}$  et la densité spectrale de puissance  $\mathcal{S}_{\tilde{m}}$  par la transformée de Fourier discrète (DCT). Plaçons nous dans le cas de deux couleurs rouge et vert et étudions les caractéristiques spectrales de la distribution  $\tilde{m}_i$  correspondant à l'échantillonnage chromatique à valeur moyenne nulle. La figure 3.12 montre plusieurs cas de fonctions d'échantillonnage avec leurs spectres correspondants.

Si la modulation de couleur est périodique, son autocorrélation est également périodique, le spectre est un tapis de Dirac. La chrominance est donc périodisée dans le spectre suivant les pics du tapis de Dirac. Par contre, si la modulation est aléatoire, son autocorrélation est un Dirac et son spectre est étalé plus ou moins selon les propriétés statistiques de la distribution. Lorsque la distribution est complètement aléatoire, le spectre de la chrominance est complètement étalé. Si la distribution suit une structure localement aléatoire, le spectre de la chrominance s'étale sur un anneau plus ou moins large.

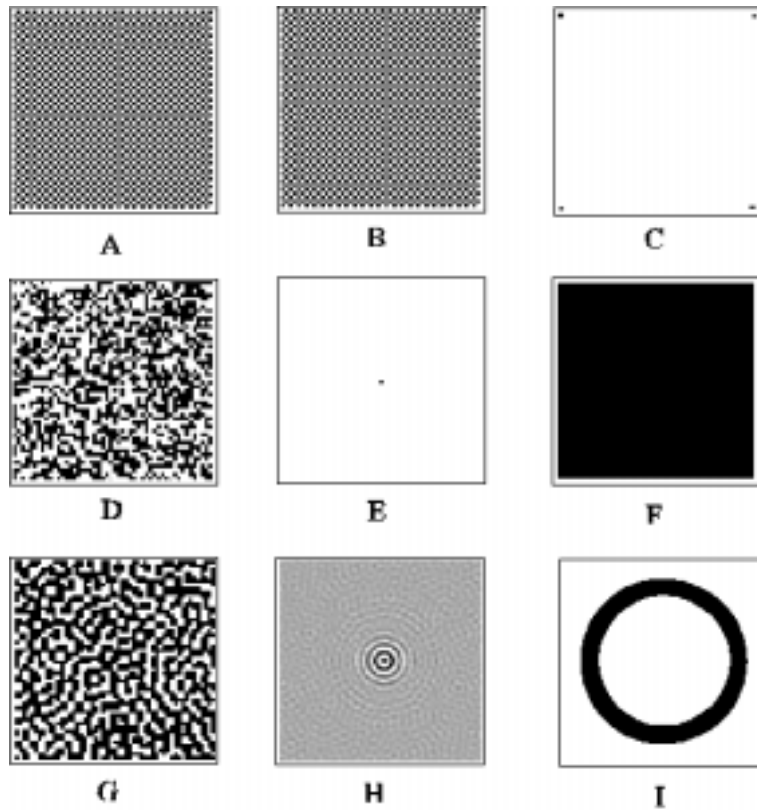


Figure 3.12: Différents types de maillage, leur autocorrélation, leur spectre. A-Il s'agit d'une fonction de modulation périodique. Les pixels noirs représentent par exemple la distribution d'échantillonnage pour la partie rouge de la chrominance, à valeur moyenne nulle  $\tilde{m}_L(\mathbf{k})$ . Les pixels blancs représentent la distribution d'échantillonnage pour la partie verte. B-Autocorrélation de l'image A si on suppose que cette image est infinie. C-Densité spectrale de puissance correspondant à la transformée de Fourier de l'autocorrélation. Le spectre est très localisé car la distribution d'échantillonnage est périodique. D-Une fonction d'échantillonnage aléatoire, son autocorrélation E, sa densité spectrale de puissance F. Dans ce cas l'autocorrélation est très localisée, le spectre est complètement étalé. G-Fonction d'échantillonnage aléatoire composée de motifs larges. H-L'autocorrélation est concentrique décroissante. I-La densité spectrale de puissance est localisée sur un anneau. D'après [76].

### 3.4.3 Analyse des données expérimentales

A l'aide d'une caméra particulière pour laquelle il est possible de sélectionner des bandes de longueur d'onde de 15 nm, Ruderman et collaborateurs [85] reproduisent l'échantillonnage en longueur d'onde réalisé sur des images naturelles par les cônes. Ils ont vérifié que le codage en opposition de couleur permet de réduire la redondance du signal de couleur pour des signaux réels. A partir d'une analyse en composantes principales, ils montrent que les images naturelles sont composées principalement d'une variation de luminance avec une grande variance, puis d'une variation de bleu moins jaune avec une variance plus faible, et enfin une variation de rouge moins vert avec une très faible variance.

De plus, à partir de ce procédé expérimental, Paraga et collaborateurs [78] ont vérifié que la luminance était en décroissance de type  $1/f^\alpha$  avec la fréquence spatiale. Ils ont montré que la chrominance définie par L-M suivait également cette loi. Cependant, la décroissance semblerait plus forte pour des longueurs d'onde entre 400 et 500 nm que pour les longueurs d'onde entre 520 et 640 nm. Cette remarque explique sans doute pourquoi les récepteurs L et M sont couplés et fortement présents dans la rétine, car dans les grandes longueurs d'onde, les images naturelles comportent plus de hautes fréquences spatiales. Une étude de Osorio et Bossomaier [75] semble également confirmer cette hypothèse.

A partir des travaux de Paraga et collaborateurs [78], nous avons estimé la statistique des images naturelles couleur. Dans leur étude, Paraga et collaborateurs ont mesuré 28 images naturelles de taille 256x256 pixels pour 31 bandes spectrales de 10 nm de largeur de bande, entre 400 et 700 nm, chaque pixel de l'image étant quantifié sur 8 bits. Les images par bandes spectrales sont disponibles sur le réseau internet [78]. Nous disposons donc de mesures de  $I(x, y, \lambda)$  pour 256 valeurs de  $x$  et de  $y$  et 31 valeurs de  $\lambda$ .

Nous avons tout d'abord cherché à démontrer la stationnarité du signal de couleur. Un signal est stationnaire si la matrice de corrélation ou de covariance est une matrice de Toeplitz. Pour calculer la matrice de covariance nous prenons un ensemble de vecteurs dont les composantes sont les énergies pour chaque bande spectrale pour une position spatiale. Le vecteur est une *carrotte* suivant  $\lambda$  dans la matrice tridimensionnelle  $I(x, y, \lambda)$ . Nous construisons une matrice  $\mathbf{A}$  contenant

des réalisations particulières de la variable aléatoire  $\lambda$  dans l'image. Il n'est pas possible de construire l'ensemble des vecteurs des 28 images pour les 256x256 pixels car la quantité de données est trop importante. Nous choisissons au hasard 100 vecteurs dans chacune des 28 images disponibles.

$$\mathbf{A}(n, \lambda) = I(x(n), y(n), \lambda) \quad (3.34)$$

$x, y$ : séquence de positions aléatoires

$$n = 1 : 100$$

La matrice de covariance de  $\mathbf{A}$  est estimée par la relation suivante :

$$Cov(\lambda_1, \lambda_2) = E_k \left[ (\mathbf{A}(n, \lambda_1) - \bar{\mathbf{A}}(n, \lambda_1)) (\mathbf{A}(n, \lambda_2) - \bar{\mathbf{A}}(n, \lambda_2))^T \right] \quad (3.35)$$

Le résultat du calcul de la matrice de covariance montre que le signal échantillonné sur la variable de longueur d'onde n'est pas stationnaire (fig. 3.13), car la matrice n'est pas une matrice de Toeplitz, c'est-à-dire que les valeurs sur les diagonales de la matrice ne sont pas toutes identiques.

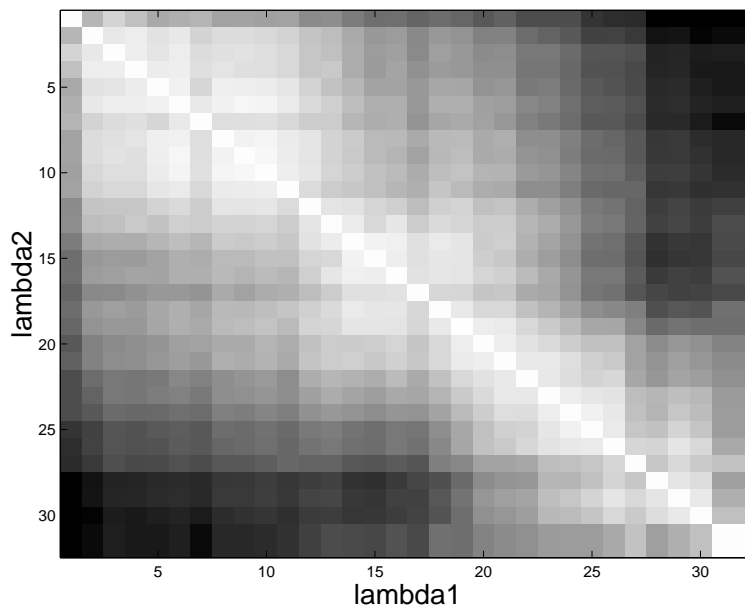


Figure 3.13: Résultat du calcul de la covariance des vecteurs chromatiques. Les données expérimentales ne permettent pas de montrer la stationarité sur  $\lambda$ .

Les résultats sont cependant à prendre avec beaucoup de précautions. D'une part, le nombre d'images n'est pas suffisant pour établir un résultat général fiable. D'autre part, la sélection de bandes de longueurs d'onde n'est pas une chose

facile. Les filtres sélectifs interposés devant la caméra modifient un peu la structure spatiale de l'image car ils induisent des distorsions spatiales. La sélectivité des filtres n'est peut-être pas suffisante et sûrement pas assez homogène. De plus l'acquisition de toutes les bandes spectrales n'est pas immédiate, il faut environ 3 à 5 minutes pour acquérir l'ensemble des images, la composition chromatique peut changer pendant cette durée.

La stationnarité spatiale est généralement admise pour les images naturelles, nous l'avons également vérifiée sur ces données. Par contre, la stationnarité chromatique n'est pas facile à évaluer. Intuitivement, si l'on considère que les spectres des objets naturels sont des fonctions continues et lentement variables en fonction de la longueur d'onde, ils doivent être stationnaires, au moins dans la plage centrale des longueurs d'ondes visibles. C'est une hypothèse que nous formulerons, sachant qu'elle doit être testée expérimentalement.

Ensuite nous avons cherché à montrer la séparation de la corrélation en produit de corrélation spatiale et chromatique. En supposant le signal stationnaire pour les variables spatiales et chromatique, nous pouvons calculer la corrélation comme la transformée de Fourier inverse du carré du module de la transformée de Fourier du signal. Pour effectuer ce calcul nous avons utilisé la transformée de Fourier rapide (FFT) tridimensionnelle.

$$R_I(\mathbf{k}, \lambda) = iFFT(|FFT(I(\mathbf{k}, \lambda))|^2) = R_I(\mathbf{k})\eta(\lambda) \quad (3.36)$$

avec  $\mathbf{k} = [x, y]^T$

Nous avons vérifié sur les 28 images que la corrélation peut se décomposer en produit de corrélation spatiale et chromatique. Bien évidemment, pour en avoir la certitude, il faut répéter l'opération sur un grand nombre d'images. La figure suivante montre les deux corrélations obtenues par le calcul sur l'ensemble de la base d'images à bandes spectrales.

Comme nous l'avons vu, cette propriété nous permet l'étude théorique de l'autocorrélation statistique du signal composite de la rétine.

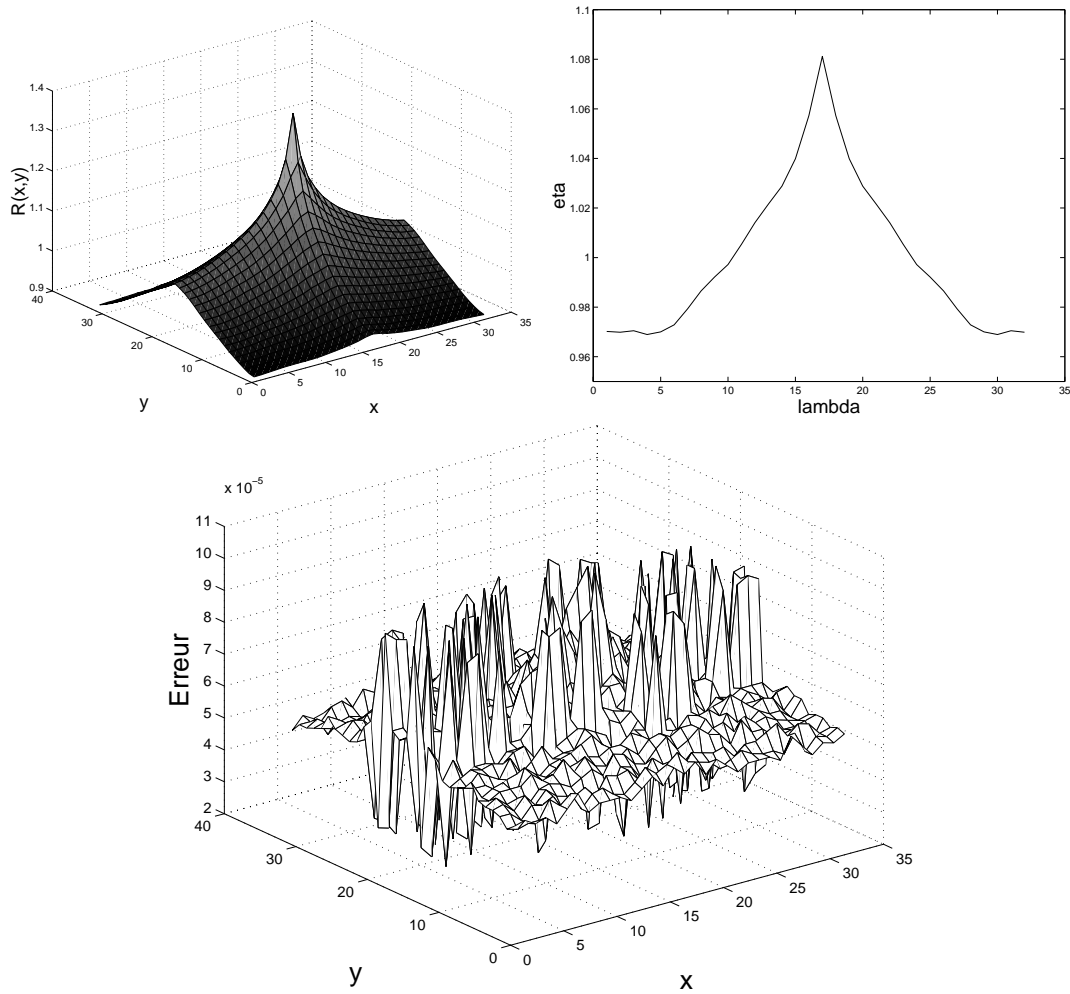


Figure 3.14: La corrélation spatio-chromatique est décomposable en produit de la corrélation spatiale et de la corrélation chromatique. À gauche - Corrélation spatiale  $R_I(\mathbf{k})$ . À droite - Corrélation chromatique  $\eta(\lambda)$ . En bas - Moyenne sur  $\lambda$  de l'erreur  $E = R_I(\mathbf{k}, \lambda) - R_I(\mathbf{k})\eta(\lambda)$  engendrée par la décomposition en produit. Cette moyenne est très faible,  $10^{-4}$

## 3.5 Propriétés de l'échantillonnage chromatique

### 3.5.1 Echantillonnage des rétines réelles

Nous avons vu précédemment des modèles de maillages qui permettent de comprendre la représentation en fréquence du multiplexage de la luminance et de la chrominance. Mais qu'en est-il des rétines réelles? Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, le nombre et le type de récepteurs sur la rétine varie avec l'excentricité. On distingue généralement trois zones: la fovéa centrale, une petite région de la rétine au centre, ne dépassant pas  $1^\circ$  d'angle visuel, la fovéa externe ou périfovéa allant jusqu'à  $4^\circ$ , puis la périphérie. En fovéa centrale, une grande proportion de cônes verts et rouges est présente, on montre que chez certaines personnes, les cônes de type bleu seraient complètement absents [113] sur un angle de 20 à 25 minutes d'arc. La taille des cônes et la distance entre cônes dans cette région sont très petites, favorisant un meilleur échantillonnage. Plus on s'éloigne de l'axe optique, plus la taille et l'espacement entre cônes augmentent. La proportion de cônes de type bleu est également accrue, bien qu'elle soit globalement inférieure à celle des cônes verts et rouges (3%-5% dans la fovéa et jusqu'à 15% dans la périphérie).

Il est difficile d'identifier les cônes dans la rétine, par conséquent, on ne connaît pas bien la mosaïque formée par chacune des familles de cônes. Comme la sensibilité du cône S en longueur d'onde est très différente de celle des cônes L et M, il est possible de stimuler le cône S indépendamment des deux autres. De plus, comme le cône S est en proportion inférieure, il est plus susceptible de repliement de spectre. William [113] utilisa cette propriété pour identifier la mosaïque des récepteurs bleus à l'aide d'un stimulus appelé couleur de Brewster qui fait apparaître des couleurs à partir de bandes minces achromatiques. Il ressort de cette étude que les cônes bleus sont espacés sur la rétine et que leur maillage est régulier (figure 3.15). Une technique basée sur la coloration à l'aide d'un marqueur spécifique du code génétique du pigment de cône S a permis de confirmer cette constatation [24].

Pour les cônes L et M, les mesures sont beaucoup plus difficiles à cause de la similitude des sensibilités de ces récepteurs à la longueur d'onde. Il est très difficile d'utiliser des méthodes psychophysiques pour mettre en évidence la mosaïque de ces récepteurs, et les résultats montrent des disparités assez grandes (de 3 : 1 à 1 : 3)



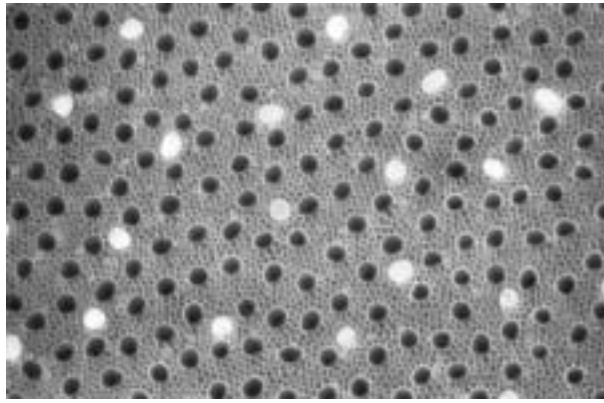


Figure 3.15: Image du cône bleu de la rétine. D'après [24]. Les taches blanches représentent les cônes bleus. Les taches noires les cônes rouge ou vert. Les points entre les cônes représentent les bâtonnets.

suivant le protocole expérimental, et d'un observateur à l'autre [37, 112]. Marc et Sperling [63] utilisent une méthode histochimique dépendant de la lumière sur une rétine de singe fraîchement excisée. Leur étude révèle que la proportion entre les cônes L et M est dans un rapport proche de 3 : 1 dans la fovéa et proche de l'unité dans la rétine périphérique. Une étude de Mollon et Bowmaker [69] par mesure microspectrophotométrique directe sur des morceaux de fovéa de singe montre que la proportion de cônes L et M dans cette région est 1 : 1, et que la mosaïque sous-jacente est localement aléatoire.

Les caractéristiques que nous venons d'énoncer semblent contradictoires avec les modèles que nous avons détaillés plus haut, car elles sont contraires à une parfaite représentation de la luminance et de la chrominance dans le spectre multiplexé pour laquelle le maillage régulier est optimal. Cependant les contraintes du système visuel sont bien différentes de celles du simple multiplexage. Par exemple, pour le signal bleu, les distorsions chromatiques du cristallin et l'absorption de la macula sont très fortes et un échantillonnage fin du signal de faible longueur d'onde n'est pas nécessaire. De plus, on peut penser que les saccades oculaires permettent à la rétine de voir successivement plusieurs positions de l'image et, par conséquent, échantillonnent l'espace spatialement et temporellement.

Si l'échantillonnage spatial n'est pas régulier, la limite entre le spectre de lu-

minance et celui de la chrominance n'est pas bien définie, on ne peut pas séparer efficacement les informations de luminance de celles de chrominance par simple filtrage. Cependant comme l'autocorrélation du signal global de la rétine s'exprime par la somme de l'autocorrélation de luminance et l'autocorrélation de chrominance, sans intercorrélation entre luminance et chrominance, le signal de luminance est orthogonal au signal de chrominance.

$$R_{ach/chr}(\mathbf{k}) = 0 \Leftrightarrow a(\mathbf{k}) \perp c(\mathbf{k}) \quad (3.37)$$

Si l'on applique un filtrage commun au signal global de la rétine  $g(\mathbf{k})$ . Celui-ci s'applique sur la luminance et la chrominance, car le signal global est la somme de luminance et chrominance.

$$\begin{aligned} r(\mathbf{k}) * g(\mathbf{k}) &= a(\mathbf{k}) * g(\mathbf{k}) + c(\mathbf{k}) * g(\mathbf{k}) \\ &= a'(\mathbf{k}) + c'(\mathbf{k}) \end{aligned} \quad (3.38)$$

Appelons  $a'(\mathbf{k})$  et  $c'(\mathbf{k})$  les signaux de luminance et de chrominance filtrés. On peut calculer l'intercorrélation entre ces deux signaux. Nous utilisons la propriété que la corrélation s'exprime par une convolution à condition que l'on change le signe de la variable de l'un des deux opérandes.

$$\begin{aligned} R_{a'/c'}(\mathbf{k}) &= a'(\mathbf{k}) * c'(-\mathbf{k}) \\ &= a(\mathbf{k}) * g(\mathbf{k}) * c(-\mathbf{k}) * g(-\mathbf{k}) \\ &= \underbrace{(a(\mathbf{k}) * c(-\mathbf{k}))}_{=R_{ach/chr}(\mathbf{k})=0} * (g(\mathbf{k}) * g(-\mathbf{k})) = 0 \end{aligned} \quad (3.39)$$

Les signaux de luminance et de chrominance restent orthogonaux après un filtrage passe-haut ou passe-bas du signal global de la rétine. Or comme nous l'avons déjà montré, quel que soit le type d'échantillonnage, la luminance est centrée en basse fréquences spatiales alors que la chrominance est modulée en hautes fréquences spatiales. Par un filtrage passe-bas on récupère le signal de luminance plus ou moins perturbé par un bruit de couleur. Par le filtrage complémentaire passe-haut, on récupère le signal de couleur, plus ou moins perturbé par un bruit du signal de luminance.

$$\text{Passe-bas } r(\mathbf{k}) * g_b(\mathbf{k}) = a'(\mathbf{k}) + c'(\mathbf{k})$$

$$\text{Passe-haut } r(\mathbf{k}) * g_h(\mathbf{k}) = a''(\mathbf{k}) + c''(\mathbf{k})$$

$$\text{Or } (a''(\mathbf{k}) + c''(\mathbf{k}))m_i(\mathbf{k}) = \underbrace{(1 - p_i)C_i(\mathbf{k}) + \sum_{\ell \neq i} p_\ell C_\ell(\mathbf{k})}_{\text{Opposition de couleur BF}} + \underbrace{p_i a''(\mathbf{k})}_{\text{Bruit BF}} + \underbrace{a''(\mathbf{k})\tilde{m}_i(\mathbf{k})}_{\text{Bruit HF}}$$

Le signal global filtré passe-bas contient une combinaison orthogonale de luminance et de chrominance. La partie chrominance est un bruit sur la luminance, elle peut être éliminée par un critère d'orthogonalité des signaux. Le signal filtré passe-haut contient le signal de chrominance plus une partie du signal de luminance. Si l'on sélectionne les échantillons de ce signal filtré passe-haut, on voit qu'il contient une opposition de couleur, un bruit de luminance en basse fréquence et un bruit de luminance en haute fréquence. Ce dernier peut être éliminé par un filtrage passe-bas, alors que le bruit en basse fréquence peut être extrait par un critère d'orthogonalisation.

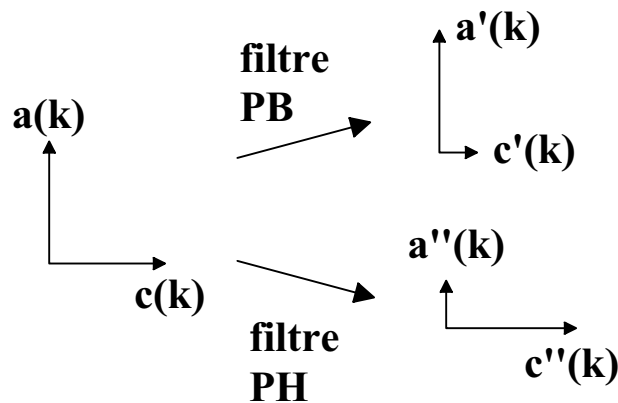


Figure 3.16: Schéma de séparation de luminance et chrominance. Les signaux de luminance  $a$  et de chrominance  $c$  sont orthogonaux dans le signal de rétine global. Par un filtrage passe-bas, on sélectionne une grande partie de luminance  $a'$  et une partie passe-bas de la chrominance  $c'$  considérée comme du bruit de couleur sur la luminance. Ces deux signaux sont également orthogonaux. Par le filtrage complémentaire passe-haut, on sélectionne le signal de chrominance  $c''$  perturbé par une partie du signal de luminance filtré passe-haut  $a''$ . Ces deux signaux sont également orthogonaux.

On peut donc considérer la chrominance comme un bruit sur le signal de luminance. Le bruit de la couleur dépend du type de répartition des photorécepteurs. La figure 3.17 illustre cette notion de bruit. Nous avons représenté en niveaux de gris

le multiplexage entre les couleurs rouge et verte d'une image couleur selon plusieurs types de maillages (régulier, aléatoire). Nous voyons que l'image est bruitée (fig. 3.17-C-D-E), elle n'est pas lisse, mais ce bruit est plus ou moins fort selon le type de maillage. Pour s'en rendre compte, il suffit de s'éloigner de l'image. En effet la luminance est localisée en basses fréquences spatiales, alors que la chrominance est localisée dans les hautes fréquences, même si elle est étalée. Le filtrage passe-bas de notre propre rétine permet de sélectionner une partie des basses fréquences spatiales, en nous éloignant plus de l'image nous supprimons plus de hautes fréquences. Nous pouvons alors nous éloigner de l'image jusqu'à ce que le bruit de couleur sur la luminance ne soit plus perceptible.

On remarque qu'il faut s'éloigner plus dans le cas du maillage aléatoire que dans le cas des maillages réguliers, c'est-à-dire que le spectre de la couleur est plus étalé et que seules les très basses fréquences ne contiennent pas de composantes couleurs. Si l'on regarde les spectres correspondant des images, on s'aperçoit que dans le cas régulier, il apparaît un pic de fréquence, plus mince que les pics de luminance, qui correspond au pic de chrominance. Dans le cas aléatoire, ce pic n'apparaît pas, signifiant que la chrominance est étalée sur tout le spectre. De plus, les deux maillages réguliers n'ont pas la même caractéristique. Dans le cas où il y a deux fois plus de récepteurs rouges que de récepteurs verts, la porteuse de la fonction de modulation est placée dans le creux laissé par le spectre de luminance, alors que dans le cas d'une proportion identique des deux récepteurs, la porteuse est décalée, et se trouve plus proche du spectre de luminance. Le bruit de couleur est donc plus important.

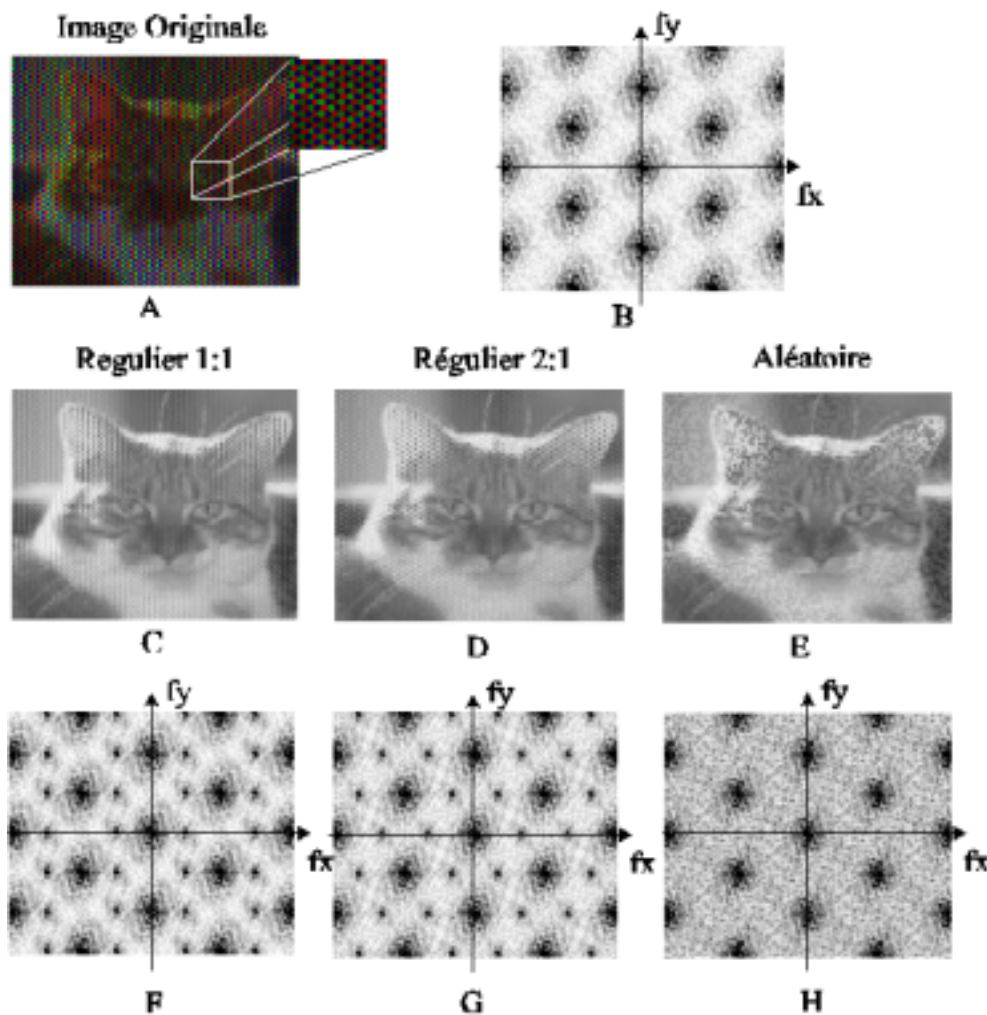


Figure 3.17: Bruit couleur sur le signal de luminance pour différents types de maillage couleur [102]. A - L'image est composée d'échantillons rouge, vert et bleu sur le maillage hexagonal. Il n'y a qu'un seul type de couleur par pixel. B - Le spectre d'une couleur, par exemple le rouge, est périodisé sur un maillage hexagonal en fréquence. C - L'image est échantillonnée sur un maillage formé d'une alternance régulière de récepteurs rouges et verts en proportion égale. F - Le spectre de cette image montre des petits points correspondant au spectre de la chrominance. Ces points sont disposés sur un maillage rectangulaire en fréquence qui ne s'insère pas symétriquement entre les spectres de la luminance. D - L'image est échantillonnée sur un maillage hexagonal régulier avec un nombre de récepteurs rouges double par rapport aux récepteurs verts. G - Le spectre de la chrominance est réparti sur un maillage hexagonal qui s'insère parfaitement entre les spectres de luminance. Le bruit de couleur est moins grand que pour l'image C. E - Disposition aléatoire des récepteurs rouges et verts avec une proportion égale. H - Le spectre de la chrominance n'est pas visible, il est dilué dans tout le spectre. Le bruit de couleur sur la luminance est très grand.

### 3.5.2 Énergie des bandes de la luminance et de la chrominance

Pour calculer les largeurs de bande de la luminance et de la chrominance nous pouvons utiliser le théorème de Parseval. Celui-ci stipule qu'il y a conservation de l'énergie entre le signal et sa transformée de Fourier. Or l'énergie du signal de la rétine est donné par  $R_s(0)$ . A partir de l'équation 3.26, on peut calculer l'énergie du signal total échantillonné par la rétine.

$$\begin{aligned}
 R_s(0) &= R_C(0)\Gamma_m(0) \\
 \text{Or } \Gamma_m(0) &= \sum_{i,j} E[m_i(0)m_j(0)] \\
 &= \sum_i \underbrace{E[m_i(0)m_i(0)]}_{=p_i 1^2 + (1-p_i)0^2 = p_i} + \underbrace{\sum_{i,j \neq i} E[m_i(0)m_j(0)]}_{=0 \text{ car } m_i(\mathbf{k})m_j(\mathbf{k})=0}
 \end{aligned}$$

Soit

$$R_s(0) = R_I(0) \sum_i p_i \Phi_{ii} \quad (3.40)$$

L'énergie en luminance est donnée par  $R_{ach}(0)$  :

$$\begin{aligned}
 R_{ach}(0) &= R_I(0) \left[ \sum_i p_i^2 \Phi_{ii} + \sum_{i,j \neq i} p_i p_j \Phi_{ij} \right] \\
 &= R_I(0) \left\{ \sum_i p_i \left[ \underbrace{p_i}_{1 - \sum_{j \neq i} p_j} \Phi_{ii} + \sum_{j \neq i} p_j \Phi_{ij} \right] \right\} \\
 &= R_I(0) \sum_i p_i \left[ \Phi_{ii} - \sum_{j \neq i} p_j (\Phi_{ii} - \Phi_{ij}) \right] \quad (3.41)
 \end{aligned}$$

Cette énergie est très proche de l'énergie totale, en particulier lorsque  $\Phi_{ii} - \Phi_{ij}$  est proche de zéro. Par exemple, dans le cas du maillage composé des récepteurs de couleur rouge et verte, les fonctions de sensibilité de ces deux récepteurs sont très similaires, donc l'énergie en luminance est presque égale à l'énergie totale.

L'énergie du signal de chrominance est égale à la différence entre l'énergie du signal total et l'énergie de la luminance car le signal de luminance est orthogonal au signal de chrominance.

$$R_{chr}(0) = R_s(0) - R_{ach}(0)$$

$$\begin{aligned}
&= R_I(0) \left[ \sum_i p_i \Phi_{ii} - \sum_i p_i^2 \Phi_{ii} - \sum_{i,j} p_i p_j \Phi_{ij} \right] \\
&= R_I(0) \left[ \sum_i p_i \underbrace{(1 - p_i)}_{=\sum_{j \neq i} p_j} \Phi_{ii} - \sum_{i,j} p_i p_j \Phi_{ij} \right] \\
&= R_I(0) \left\{ \sum_i p_i \left[ \sum_{j \neq i} p_j (\Phi_{ii} - \Phi_{ij}) \right] \right\} \tag{3.42}
\end{aligned}$$

D'où le rapport entre l'énergie de luminance et de chrominance est donné par l'équation suivante. Nous avons estimé ce rapport pour le maillage hexagonal rouge-vert avec deux fois plus de récepteurs vert que de rouge, à partir des fonctions de sensibilité données par les courbes de Smith et Pokorny et de la fonction  $\eta(\lambda)$  calculée à partir des données expérimentales (figure 3.14).

$$\frac{R_{ach}(0)}{R_{chr}(0)} = \frac{\sum_i p_i \left[ \Phi_{ii} - \sum_{j \neq i} p_j (\Phi_{ii} - \Phi_{ij}) \right]}{\sum_i p_i \left[ \sum_{j \neq i} p_j (\Phi_{ii} - \Phi_{ij}) \right]} \approx 8.05 \tag{3.43}$$

Ce rapport est de 8, donc l'énergie de luminance est huit fois plus grande que celle de chrominance dans le cas de deux récepteurs rouge et vert régulièrement disposés sur la rétine.





# Chapitre 4

## Non-linéarité et adaptation

### 4.1 Introduction

Nous avons vu dans le chapitre II que la vision des couleurs est non-linéaire et adaptative. Comme le montrent les expériences de MacAdam et Webster, que nous avons détaillées dans ce chapitre, la perception des couleurs dépend de l'état d'adaptation du système visuel. Les expériences de seuil de discrimination couleur telles qu'elles ont été mesurées par MacAdam montrent également que la perception de la couleur est non linéaire et non uniforme. On suspecte que l'adaptation prenne naissance dès la rétine, et même au niveau des photorécepteurs. Cette hypothèse est justifiée par la gamme dynamique des signaux que la rétine est capable de coder. En effet, cette gamme est si grande qu'il est nécessaire de la comprimer pour permettre aux neurones de la coder. Les récepteurs codent une faible gamme d'éclairement, mais cette plage est modifiée en fonction de la valeur moyenne des signaux. Pour parfaire ce codage les récepteurs doivent être non linéaires, évitant ainsi les saturations brusques du signal.

Pour mettre en évidence la non-linéarité des récepteurs, il est nécessaire de mesurer des réponses à un flash de lumière de courte durée. En effet, dans le cas où l'on présente une stimulation soutenue la rétine s'adapte et la courbe de réponse est modifiée par l'adaptation. La figure 4.1 montre les réponses typiques des trois cônes à un flash de lumière. La longueur d'onde est choisie en fonction de la sensibilité maximum de chacun des cônes. Ces mesures correspondent au courant membranaire du récepteur suivant l'intensité des éclairs [87, 88].

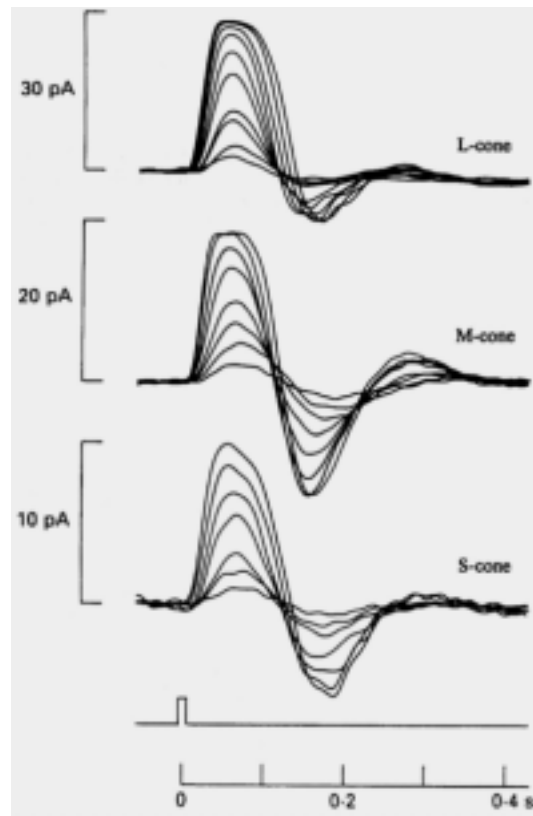


Figure 4.1: Courant membranaire en fonction de l'intensité d'éclairement du photorécepteur [88]. Le maximum de la réponse sature pour des fortes intensités d'éclairement.

La réponse montre un maximum qui n'est pas linéaire avec l'augmentation de l'intensité d'éclairement. En effet, pour de fortes luminosités la réponse sature. La loi qui régit la non-linéarité fait l'objet de beaucoup de discussions. D'une manière générale, elle est assimilée à la loi de Michaëlis-Menten qui régit la cinétique du photorécepteur [89]. Ce modèle étudie les mécanismes d'échange d'ions calcium et potassium en fonction des photons qui parviennent aux récepteurs. Des études récentes confirment ce modèle [41, 99, 12].

Dans notre cas, nous supposons qu'elle correspond à la loi de Naka-Rushton, dérivée de la loi de Michaëlis-Menten et donnée par la relation suivante, où  $x$  représente le signal de transduction par le cône,  $X$  l'excitation du cône par la lumière et  $X_0$  l'état d'adaptation du cône :

$$x = \frac{X}{X + X_0} \quad (4.1)$$

Cette non-linéarité est adaptative, c'est à dire que  $X_0$  se modifie en fonction de l'excitation moyenne du photorécepteur. La figure (4.2) montre les simulations de non-linéarités effectuées en fonction de l'état d'adaptation.

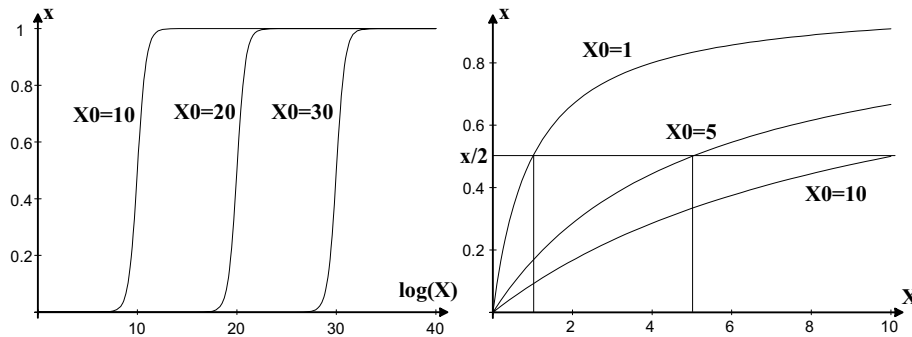


Figure 4.2: Représentation de la loi de transduction du photorécepteur en fonction de l'état d'adaptation. A gauche - En échelle logarithmique, la courbe de transduction est déplacée suivant la valeur de  $X_0$ . Pour des valeurs proches de  $X_0$  la courbe est une droite (c'est-à-dire un logarithme en échelle linéaire) qui sature pour des valeurs éloignées de  $X_0$ . A droite - En échelle linéaire la courbure change suivant la valeur de  $X_0$ .

Le processus d'adaptation au sein du photorécepteur n'est pas totalement connu, mais nous émettons l'hypothèse que non-linéarité et adaptation sont présents dans le photorécepteur et sont indissociables. Dans l'équation 4.1, l'état d'adaptation est représenté par la valeur de  $X_0$  qui est liée à la valeur moyenne de l'excitation  $X$

du photorécepteur. Cette valeur moyenne est temporelle, mais aussi spatiale grâce aux saccades oculaires et au lissage spatial réalisé dans la rétine. Autrement dit la non-linéarité du photorécepteur est modulée par l'état d'adaptation de ce dernier.

Nous voyons sur la figure 4.2 à droite, que suivant l'état d'adaptation  $X_0$  la courbe de sensibilité du photorécepteur change de forme. Pour chacune des courbes  $X_0$  représente la demi saturation, c'est à dire la valeur  $x = 0.5$ . La courbe est saturée à la valeur maximum de  $x = 1$ .

Dans le cas de la couleur, nous supposons que l'adaptation sur les trois récepteurs est indépendante. Pour un fond coloré uniforme chaque classe de récepteur a le même état d'adaptation dans la rétine qui dépend des composantes chromatiques du fond coloré. Dans la suite nous allons étudier si la non-linéarité des photorécepteurs permet de justifier les mesures de seuil de discriminations couleur.

## 4.2 Seuils de discrimination de couleur

Nous avons supposé que les mécanismes de non-linéarité et d'adaptation du photorécepteur puissent être à l'origine des non linéarités mesurées sur les seuils de discrimination couleur, en particulier sur les ellipses de MacAdam (Voir Chapitre II-2) [4, 5]. En effet si l'on considère un seuil de transduction  $\epsilon$  constant pour lequel la différence de couleur est juste perceptible (figure 4.3), alors ce seuil est atteint pour différentes variations de l'excitation du photorécepteur, suivant le niveau de l'excitation.

Nous voyons que le seuil  $\epsilon$  est atteint pour une faible variation de l'excitation  $\Delta X_2$  lorsque l'excitation est faible. Le même seuil est atteint pour une grande variation de l'excitation  $\Delta X_1$  lorsque le niveau de l'excitation est élevé.

Supposons maintenant qu'il existe un espace de représentation (présent ou non dans le système visuel) dans lequel ces ellipses soient des cercles. Dans ce cas, est-il possible que les non-linéarités et adaptations soient responsables de la transformation des cercles en ellipses ?

Nous voyons sur la figure 4.4 que cela est théoriquement possible. En effet l'ellipse représenté dans l'espace d'excitation des photorécepteurs  $(L, M)$  est transformé en cercle dans l'espace de transduction  $(\ell, m)$  par les lois de transduction des photorécepteurs. Nous avons approximé la courbe non linéaire par sa tangente au

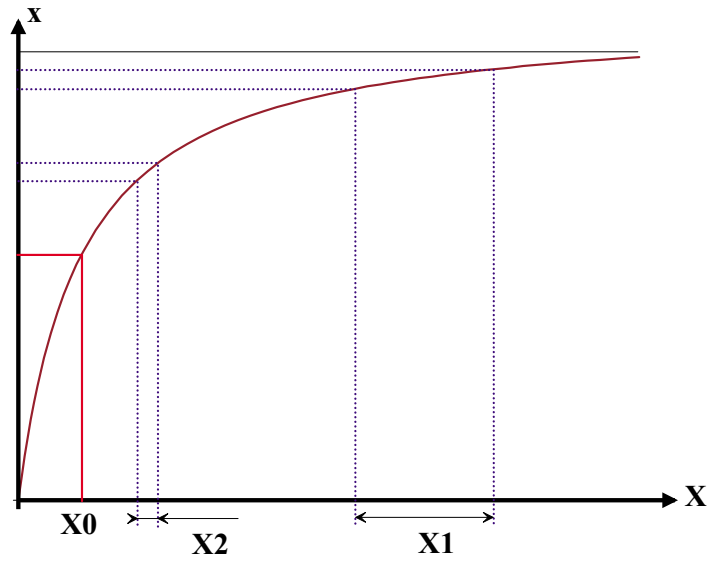


Figure 4.3: Seuil constant de transduction. Un même seuil de transduction  $\epsilon$  est atteint par une faible variation de l'excitation  $\Delta X_2$  si l'excitation est d'un niveau faible et par une grande variation  $\Delta X_1$  si l'excitation du photorécepteur est grande.

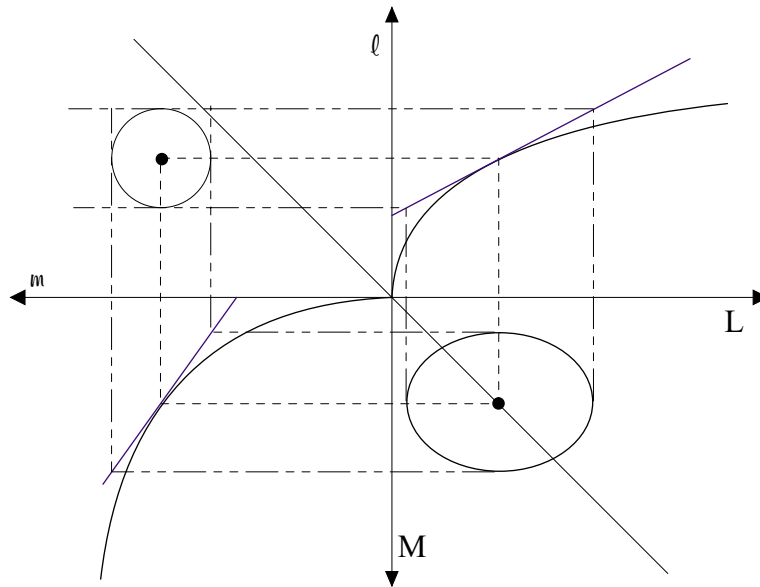


Figure 4.4: La correspondance entre l'espace de transduction  $(\ell, m)$  et l'espace d'excitation  $(L, M)$  est donnée à travers les courbes de sensibilité des photorécepteurs. Un cercle dans l'espace de transduction correspond à une ellipse dans l'espace d'excitation.

point de mesure. Cette approximation est justifiée car les seuils de discriminations sont très petits. La courbe résultante sans l'approximation, pour des variations plus grande n'est pas parfaitement une ellipse, mais s'apparenterait plus volontiers à une courbe en forme d'oeuf.

Voyons maintenant si ce modèle peut s'appliquer aux mesures réalisées par MacAdam. Pour cela, la première étape consiste à transformer les mesures réalisées dans l'espace  $xy$ -CIE1931 dans un espace d'excitation  $(L, M, S)$  des photorécepteurs. Nous avons choisi l'espace défini par Smith et Pokorny, en négligeant la modification minimale de Judd (Chapitre II-2). La transformation de  $xy$  en  $LMS$  est donnée par les relations suivantes :

$$\begin{bmatrix} L \\ M \\ S \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.15514 & 0.54312 & 0.03286 \\ -0.15514 & 0.45684 & 0.03286 \\ 0 & 0 & 0.00801 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x/y \\ 1 \\ \frac{1-x-y}{y} \end{bmatrix} Y \quad (4.2)$$

Il est possible de calculer directement les paramètres des ellipses dans l'espace  $LMS$  à partir des paramètres des ellipses dans l'espace  $xy$  par application des règles de mathématiques différentielles. En effet, une ellipse, et plus généralement un ellipsoïde dans l'espace  $(x, y, l)^1$  est défini par une forme quadratique. Cet espace sera utilisé dans la section suivante pour des mesures effectuées à luminance variable. L'équation de l'ellipsoïde est :

$$\mathbf{X}^T \mathbf{G} \mathbf{X} = 1 \text{ avec } \mathbf{X} = \begin{bmatrix} dx \\ dy \\ dl \end{bmatrix} \text{ et } \mathbf{G} = \begin{bmatrix} g_{11} & g_{12} & g_{13} \\ g_{12} & g_{22} & g_{23} \\ g_{13} & g_{23} & g_{33} \end{bmatrix} \quad (4.3)$$

Si cette forme quadratique est un ellipsoïde, la matrice  $\mathbf{G}$  est symétrique et inversible. Comme les ellipsoïdes sont de petites tailles, on peut réaliser la transformation non linéaire entre les coordonnées  $xyz$  et  $LMS$  par son approximation linéaire. On définit la matrice  $J$  comme suit :

$$\underbrace{\begin{bmatrix} dL \\ dM \\ dS \end{bmatrix}}_{\mathbf{Y}} = \underbrace{\begin{bmatrix} \frac{\partial L}{\partial x} & \frac{\partial L}{\partial y} & \frac{\partial L}{\partial l} \\ \frac{\partial M}{\partial x} & \frac{\partial M}{\partial y} & \frac{\partial M}{\partial l} \\ \frac{\partial S}{\partial x} & \frac{\partial S}{\partial y} & \frac{\partial S}{\partial l} \end{bmatrix}}_{\mathbf{J}} \underbrace{\begin{bmatrix} dx \\ dy \\ dl \end{bmatrix}}_{\mathbf{X}} \quad (4.4)$$

---

<sup>1</sup>l représente la luminance exprimée en foot-lambert, ancienne unité qui vaut  $10.76/\pi \text{ cd.m}^{-2}$

L'ellipsoïde dans LMS s'écrit  $\mathbf{Y}^T (\mathbf{J}^{-1})^T \mathbf{G} \mathbf{J}^{-1} \mathbf{Y} = 1$ . Les paramètres des ellipsoïdes dans LMS sont  $\mathbf{G}' = \mathbf{J}^{-T} \mathbf{G} \mathbf{J}^{-1}$ .

Les ellipsoïdes de MacAdam dans l'espace  $LMS$ , agrandies 10 fois, sont représentées sur la figure (4.5). Notons que la dimension de l'ellipsoïde dans la direction  $L + M$  n'a aucune signification, elle est arbitraire, car les mesures sont réalisées à luminance constante, il n'y a pas de variation de luminance.

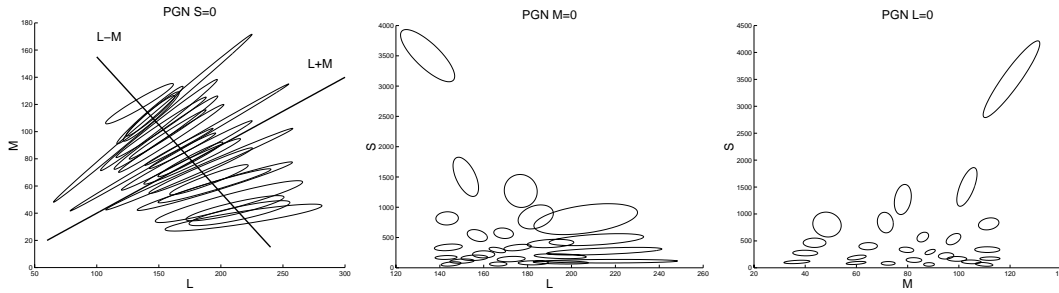


Figure 4.5: Ellipses de MacAdam en coupe par les plans  $S=0$ ,  $M=0$ ,  $L=0$ . La taille des ellipses suivant l'axe  $L+M$  n'a aucune signification car les mesures de MacAdam ont été réalisées à luminance constante.

Est-ce que notre modèle de photorécepteur est à même de prédire les différentes tailles et orientations des ellipses? Pour répondre à cette question nous avons supposé que toutes les ellipses sont mesurées sous le même état d'adaptation, donné par le champ environnant dans le cas des mesures de MacAdam. Le modèle du photorécepteur est le suivant :

$$\ell = \alpha_L \frac{L}{L + L_0} \quad m = \alpha_M \frac{M}{M + M_0} \quad s = \alpha_S \frac{S}{S + S_0} \quad (4.5)$$

Où les paramètres  $\alpha_L$ ,  $\alpha_M$  et  $\alpha_S$  désignent le gain sur chacune des composantes  $L$ ,  $M$  ou  $S$ .  $L_0$ ,  $M_0$  et  $S_0$  sont les états d'adaptation des photorécepteurs. La figure 4.6 montre la courbure de l'espace engendré par les lois de compression appliquées sur chacun des récepteurs. Si l'on a un plan dans l'espace  $LMS$  celui-ci est transformé en une surface courbe dans l'espace  $\ell ms$ .

Nous voyons également qu'un cercle de seuil constant dans l'espace de transduction  $\ell ms$  correspond une ellipse dans l'espace d'excitation  $LMS$ . On comprend aisément, étant donnée la courbure de l'espace de transduction que cette ellipse change de taille et d'orientation suivant la portion de l'espace considéré.

Nous cherchons les paramètres  $\alpha$  qui permettent de rapprocher le modèle le plus possible des données suivant un état d'adaptation. Pour cela nous calculons  $\alpha_L[i]$ ,  $\alpha_M[i]$  et  $\alpha_S[i]$  pour les 25 ellipses  $i$  de MacAdam, en minimisant pour chaque ellipse du modèle, la différence avec l'ellipse  $[i]$  expérimentale dans l'espace d'excitation. Puis nous calculons  $\alpha_L$ ,  $\alpha_M$  et  $\alpha_S$  correspondant à la moyenne des  $\alpha_L[i]$ ,  $\alpha_M[i]$  et  $\alpha_S[i]$ . Ensuite nous construisons les ellipses avec un seul paramètre de gain et un seul état d'adaptation pour chacun des trois récepteurs. C'est-à-dire que 6 paramètres suffisent à caractériser l'ensemble des ellipses.

Nous avons testé différents états d'adaptations. Celui qui donne le meilleur résultat, correspond au blanc de référence, c'est à dire  $L_0 = 66$ ,  $M_0 = 33$  et  $S_0 = 0.16$ . Or les mesures de MacAdam ont été réalisées sur un fond lumineux de caractéristiques chromatiques égales à celles de l'illuminant C (blanc de référence). Ceci confirme la validité d'un état d'adaptation constant pour l'observateur pendant l'expérience.

Cependant les ellipses que nous avons obtenues ne coïncident pas parfaitement avec les mesures de MacAdam (figure 4.7). On peut donc supposer que la non-linéarité des photorécepteurs n'est pas seule responsable de la formation des seuils de discrimination chromatique.



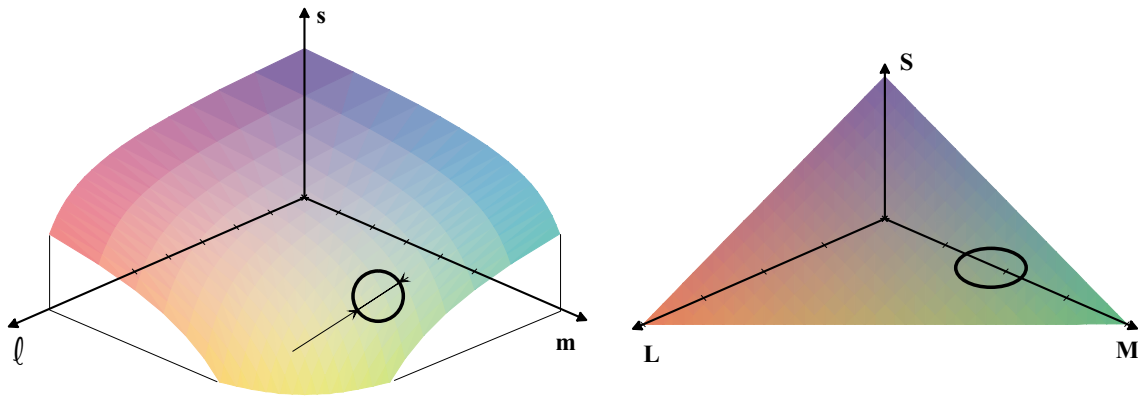


Figure 4.6: Courbure de l'espace  $lms$ . Une plan de luminance constante dans l'espace d'excitation est transformé en une surface courbe dans l'espace de transduction. Un cercle de seuil constant sur la surface de l'espace de transduction correspond à une ellipse dans la plan de l'espace d'excitation. Vu la courbure de l'espace de transduction on comprend que la taille et l'orientation de l'ellipse change suivant la portion de l'espace de transduction considéré.

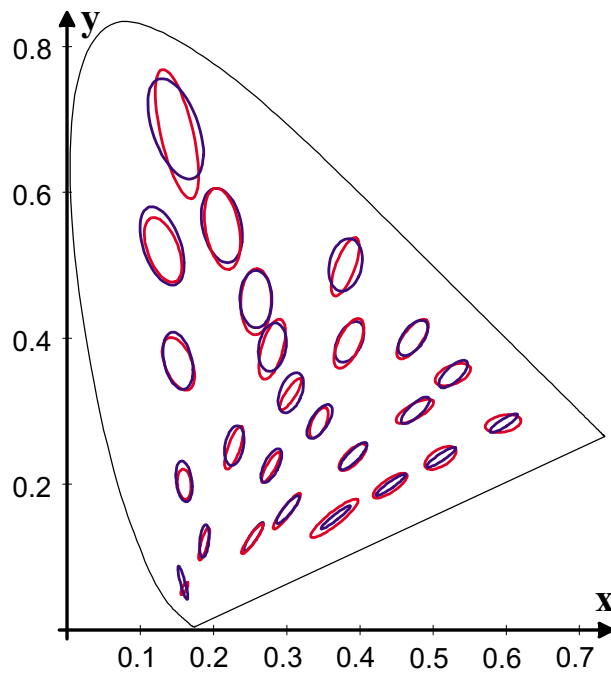


Figure 4.7: Comparaison entre les ellipses de MacAdam et celles générées par le modèle avec 6 paramètres. En bleu (noir) les ellipses du modèle et en rouge (gris) les ellipses de MacAdam.



### 4.3 Extension des mesures de MacAdam

Les études sur les seuils de discrimination chromatique ne se limitent pas aux mesures de MacAdam. Notamment, Brown et MacAdam, Wyszecki et Fielder [17, 117] ont réalisé des mesures pour une variation dans l'espace  $xy$  et de luminance  $l$  mesurée en foot-lambert. C'est-à-dire qu'ils ont mesuré des ellipsoïdes de discrimination, pour lesquels on cherche à connaître le seuil de discrimination suivant trois axes  $x$ ,  $y$  et  $l$ . Wyszecki et Fielder ont mesuré différents ellipsoïdes dont les centres sont à luminance constante. Alors que Brown et MacAdam ont généralisé les mesures pour différents niveaux de luminance. Ces différentes mesures, bien que prises dans des conditions expérimentales différentes offrent une représentation des variabilité entre observateurs. Wyszecki et Fielder ont montré que les résultats des mesures pour un même observateur à différents moments sont très variables.

Les figures suivantes (4.8,4.9,4.11) correspondent aux différents observateurs de la littérature citée précédemment. PGN est l'observateur de l'étude de MacAdam, GF, AR et GW sont les observateurs de l'étude de Wyszecki et Fielder, WRJB et DLM les observateurs de l'étude de Brown et MacAdam.

L'idée d'expliquer ces mesures par un traitement de la rétine est exploitée depuis longtemps, bien qu'elle ne soit pas largement répandue. Dès 1949, Yves Le Grand [58, 52] propose de transformer les 25 ellipses de MacAdam dans un espace de couleur relatif aux fondamentales de König. Ensuite, Nagy et collaborateurs [72] ont proposé une analyse des ellipses dans l'espace d'excitation des cônes de Smith et Pokorny. Ces analyses révèlent une partie des mécanismes qui correspondent aux ellipsoïdes. Guth et collaborateurs [40, 39] proposent un modèle empirique basé sur la compression des photorécepteurs et le codage en opposition de couleur.

Une caractéristique importante est que le seuil de discrimination  $\Delta S$  le long de l'axe  $S$ , varie de façon logarithmique avec l'excitation du photorécepteur. La loi est de type loi de Weber (figure 4.8).

Si l'on trace de même le seuil de discrimination de la chrominance sur l'axe  $L - M$  en fonction de la valeur de  $L - M$ , on remarque que les données forment une courbe en  $V$ . Cette courbe n'est pas visible pour les observateurs WRJB et DLM car les mesures sont réalisées à luminance variable.

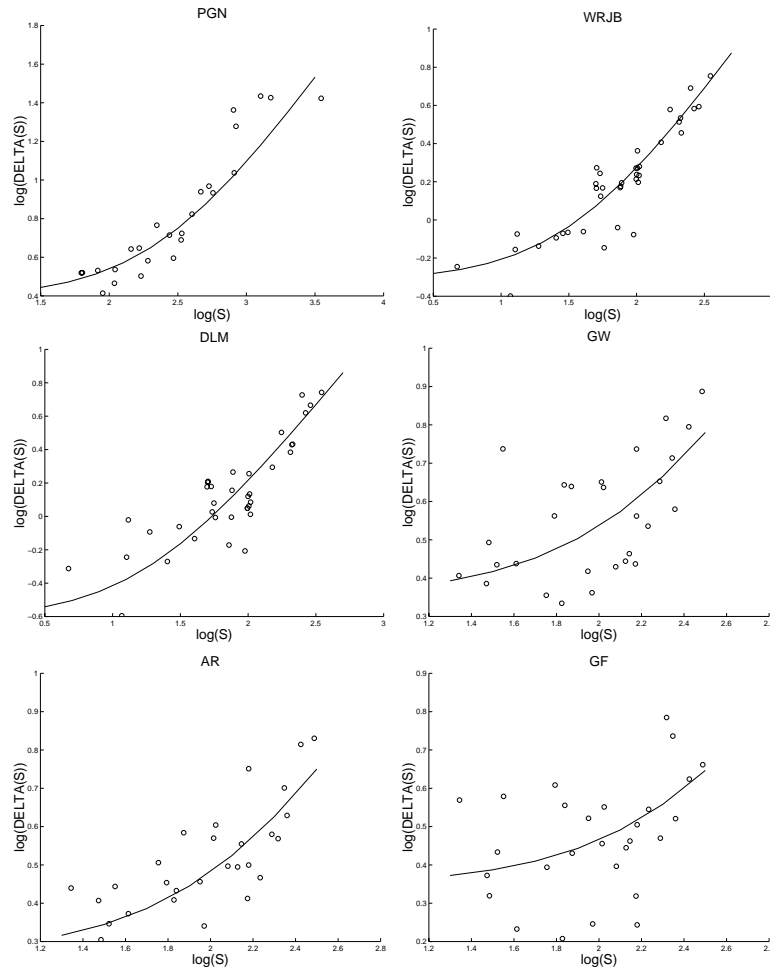


Figure 4.8: Variation différentielle le long de l'axe  $S$ . La courbe correspond à  $\log(\Delta S) = C(\log(S) + kS_0)$  [72, 16].

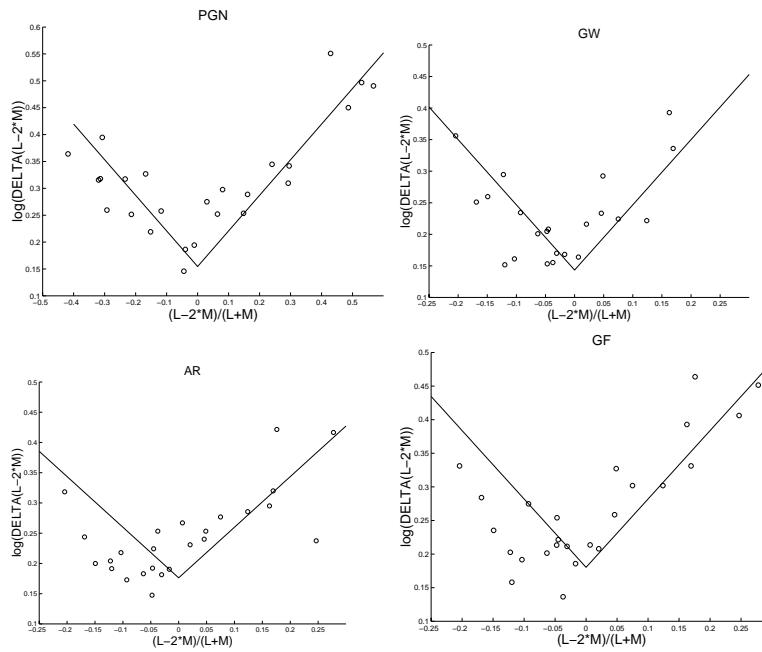


Figure 4.9: Variation différentielle le long de l'axe L-M. La loi de variation correspond à  $\log(\Delta(L - M)) = W [(L + M) + a|(L - M)| + j(S)]$  [72, 16].

Nous avons repris les travaux de Nagy et collaborateurs pour comprendre l'influence de la non linéarité du photorécepteur et estimer si elle suffit à expliquer complètement la formation des ellipsoïdes ou s'il faut d'autres mécanismes d'adaptation pour les modéliser. Comme ces non-linéarités ne suffisaient pas, nous avons complété le modèle avec les propriétés de la rétine que nous connaissons.

La courbe en  $V$  signifie que la variation sur l'axe de chrominance (L-M) dépend du niveau de chrominance et que la variation est minimale pour une certaine valeur de la chrominance. En particulier cette valeur est proche de zéro si l'on considère l'axe de chrominance comme L-2M (figure 4.9).

Est-ce que la compression des photorécepteurs permet d'expliquer la courbe en  $V$ ? Pour répondre à cette question, nous allons regarder quelles sont les ellipses qui peuvent être réduites en cercle par la compression des récepteurs. Supposons un espace  $(\ell, m, s)$  dans lequel les seuils de discrimination sont des cercles  $i$  de

centre  $\ell_c[i]$ ,  $m_c[i]$  et  $s_c[i]$  définis par la relation suivante :

$$\mathbf{Y}^T \mathbf{Y} = 1 \text{ avec } \mathbf{Y} = \begin{bmatrix} d\ell \\ dm \\ ds \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \ell - \ell_c[i] \\ m - m_c[i] \\ s - s_c[i] \end{bmatrix} \quad (4.6)$$

La non-linéarité du photorecepteur est donnée par la relation 4.1. On peut approximer la variation  $dx$  en fonction de  $dX$  par une relation linéaire autour d'une valeur particulière  $X_c[i]$ .

$$dx = \frac{X_0}{(X_c[i] + X_0)^2} dX \quad (4.7)$$

Nous supposons que l'état d'adaptation des photorécepteurs est constant pour toutes les mesures.  $X_0$  est alors indépendant de l'excitation engendrée par la mesure du seuil autour de  $X_c[i]$ . Si l'on applique cette relation sur chacun des récepteurs par changement de variable, on peut connaître la variation des seuils qui, dans l'espace  $LMS$ , donne des cercles dans l'espace compressé  $\ell ms$ . Les paramètres de l'ellipse dans  $LMS$  sont alors donnés par  $\mathbf{G}$  de l'équation 4.8.

$$\underbrace{\begin{bmatrix} d\ell \\ dm \\ ds \end{bmatrix}}_{\mathbf{Y}} = \underbrace{\begin{bmatrix} \frac{L_0}{(L_c[i] + L_0)^2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{M_0}{(M_c[i] + M_0)^2} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{S_0}{(S_c[i] + S_0)^2} \end{bmatrix}}_{\mathbf{M}_i} \underbrace{\begin{bmatrix} dL \\ dM \\ dS \end{bmatrix}}_{\mathbf{X}} \quad (4.8)$$

$$\mathbf{X}^T \underbrace{\mathbf{M}_i^T \mathbf{M}_i}_{\mathbf{G}_i} \mathbf{X} = 1$$

Pour connaître la variation de l'ellipse le long de l'axe  $L - M$ , nous allons appliquer un changement de repère par rotation d'un angle de  $\pi/4$ . Nous appelons le nouveau repère  $Lum = L + M$ ,  $Chr = L - M$ .

$$\underbrace{\begin{bmatrix} dLum \\ dChr \end{bmatrix}}_{\mathbf{Z}} = \underbrace{\begin{bmatrix} \cos(\theta) & \sin(\theta) \\ -\sin(\theta) & \cos(\theta) \end{bmatrix}}_{\mathbf{R}} \underbrace{\begin{bmatrix} dL \\ dM \end{bmatrix}}_{\mathbf{X}} \quad (4.9)$$

Les paramètres de l'ellipse dans  $(Lum, Chr)$  sont :  $\mathbf{Z}^T \underbrace{\mathbf{R}^T \mathbf{M}_i^T \mathbf{M}_i \mathbf{R}}_{\mathbf{G}} \mathbf{Z}$ . L'équation d'ellipse s'écrit :  $g_{11}dLum^2 + 2g_{12}dLumdChr + g_{22}dChr^2 = 1$ . Le seuil de chrominance est :  $dChr = 1/g_{22}^{(1/2)}$  pour  $dLum = 0$ .

Le seuil de chrominance est donné par l'inverse de la racine carrée du paramètre  $g_{22}$ . La figure 4.10 montre le seuil de chrominance pour une chrominance variable à différentes luminances (4.10 à droite). La chrominance varie théoriquement comme sur la figure de gauche 4.10, c'est-à-dire avec une forme en  $V$  pour les grandes valeurs de chrominance, et en inverse du  $V$  pour les petites valeurs de chrominance. Cependant les valeurs de  $L$  et de  $M$  sont positives, la chrominance ne peut varier que dans des intervalles restreints dépendant de la valeur de la luminance car  $L$  et  $M$  ne peuvent pas changer de signe.

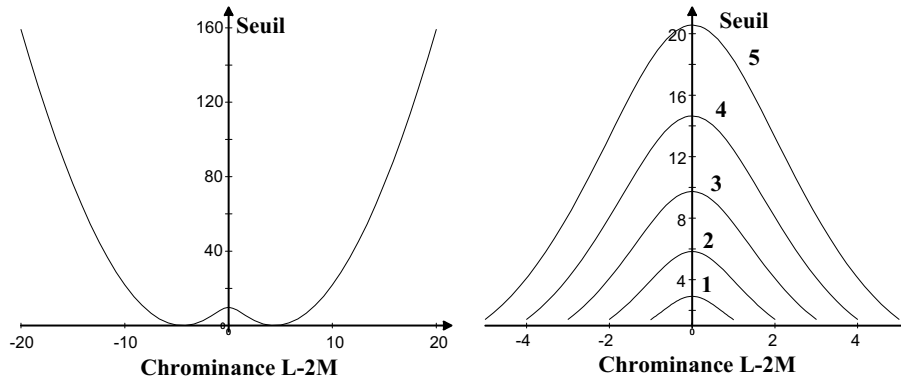


Figure 4.10: Variation différentielle le long de l'axe L-M prédite par le modèle de compression du photorécepteur. A gauche - Pour des valeurs quelconques de la chrominance la courbe en  $V$  est reproduite. Cependant les valeurs de la chrominance ne sont pas quelconques car les signaux  $L$  et  $M$  sont positifs. A droite - Les limites de la chrominance sont calculées à partir de la valeur de luminance pour que  $L$  et  $M$  soient positifs. Nous voyons que pour la luminance variant de 1 à 5 la courbe de sensibilité a une allure inverse de la courbe en  $V$ .

Cela signifie que les lois de compression des photorécepteurs ne suffisent pas à expliquer la variation du seuil de chrominance. Elles agissent même à l'inverse. Pour cela nous proposons un modèle à trois couches.

Avant de détailler la composition du modèle à trois couches, nous allons étudier brièvement la représentation des ellipsoïdes pour chacun des observateurs dans l'espace  $LMS$ . Notons tout d'abord que les conditions expérimentales pour ces trois ensembles de mesures diffèrent grandement. Pour l'observateur PGN, les mesures sont réalisées à luminance constante 255 Td (Troland), sans variation le long de l'axe de luminance. L'expérience est réalisée avec un champ en deux parties de 2

degrés sur un champ environnant large à 127 Td. Pour les observateurs GF, AR et GW, les mesures sont effectuées sur un champ hexagonal de 3 degrés à 145 Td avec un champ environnant de 72 Td. Pour les observateurs WRJB et DLM le champ de mesure est de 2 degrés sans champ environnant, la luminance du test varie de 18 à 355 Td.

Pour transformer les ellipsoïdes dans l'espace  $LMS$  nous avons appliqué la même méthode que celle de l'équation 4.4. La figure 4.11 montre une coupe suivant trois plans des ellipsoïdes pour chacun des observateurs. Le résultat pour l'observateur PGN a déjà été donné à la figure 4.5.

La coupe  $S = 0$  montre nettement que les ellipsoïdes sont allongés dans une direction proche de  $L + M$ . C'est-à-dire que le seuil de détection est beaucoup plus grand dans la direction de luminance que dans celle de la chrominance.

Notre faculté à détecter une variation lumineuse est donc inférieure à celle pour détecter une variation chromatique de type  $L - M$ .

Sur cette coupe nous voyons également la courbe en  $V$  pour les observateurs GF, AR et GW. En effet on remarque que l'ellipse qui a la variation la plus petite suivant l'axe  $L - M$  (qui est la plus plate) est au centre pour  $L - M$  proche de zéro.

Dans la direction  $L + M$  la taille des ellipsoïdes pour les observateurs WRJB et DLM augmente avec la valeur de  $L + M$ . Plus  $L + M$  est grand, plus les ellipsoïdes sont allongés. Le seuil de détection en luminance diminue avec l'augmentation de la luminance. Pour les observateurs GF, AR et GW, les mesures sont réalisées à la même luminance et il n'est pas possible de voir ce phénomène. Le seuil de luminance pour ces observateurs ne semble pas suivre de loi particulière, en effet la longueur des ellipsoïdes est quelconque, et deux ellipsoïdes proches n'ont pas la même longueur.

Pour les coupes  $M = 0$  et  $L = 0$  les résultats sont assez différents d'une expérience à l'autre. Mais d'une manière générale, la taille des ellipsoïdes suivant l'axe  $S$  augmente avec la valeur de l'excitation sur le récepteur  $S$ , confirmant la variation du seuil chromatique en loi logarithmique. Pour les observateurs WRJB et DLM, les variations de la luminance font apparaître des ellipses dont la taille et l'orientation ne permettent pas d'interprétation. Pour les observateurs GF, AR et GW, les ellipsoïdes sont répartis en éventail, l'augmentation de la valeur de



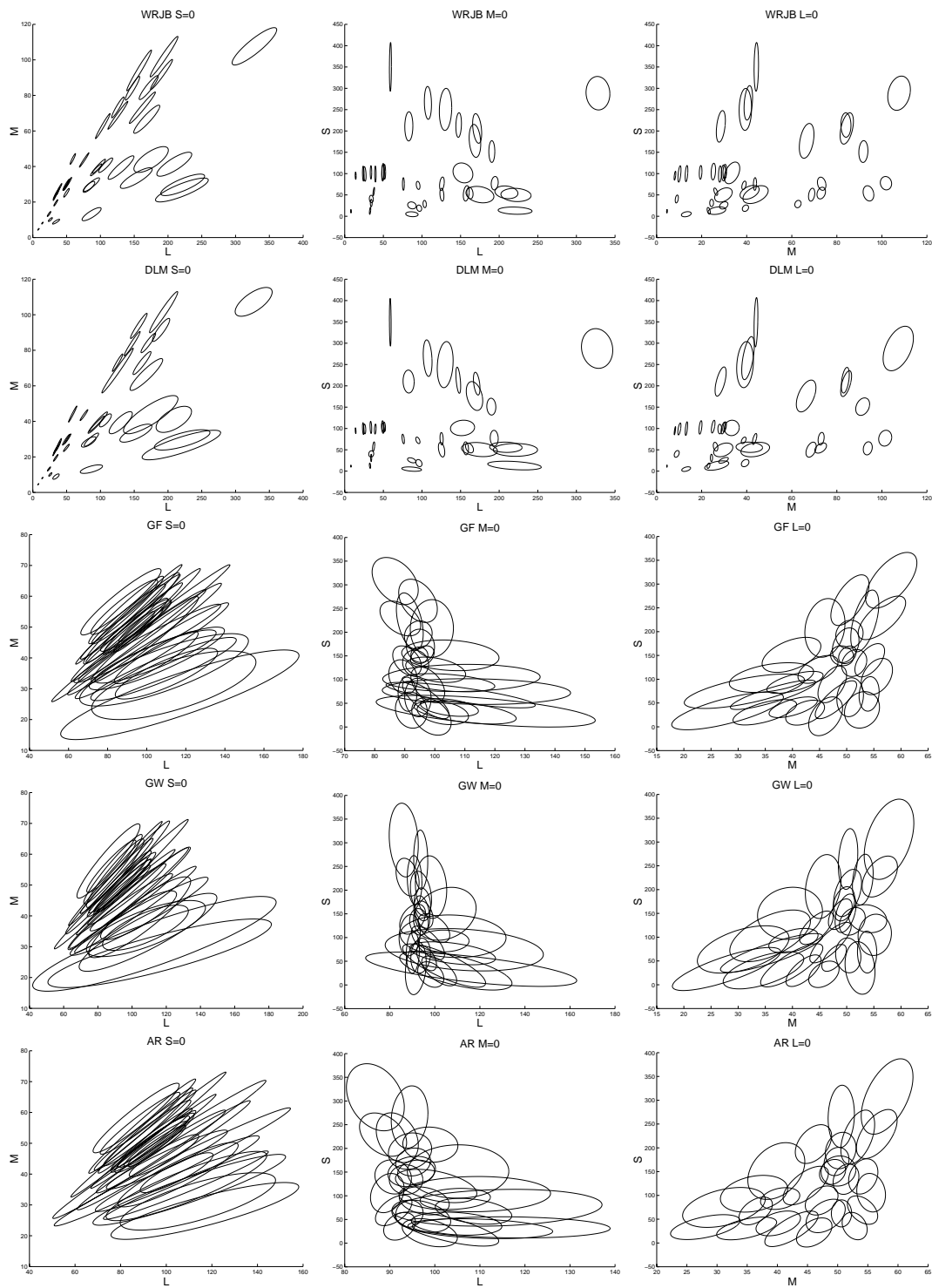


Figure 4.11: Ellipsoïdes en coupe par les plans  $S=0, M=0, L=0$ . Chaque ligne contient les trois coupes pour chacun des observateurs WRJB, DLM, GF, AR, GW. Les résultats pour l'observateur PGN sont donnés à la figure 4.5.

l'excitation sur les récepteurs  $L$ ,  $M$  ou  $S$  diminue la sensibilité sur ces axes et donne un seuil de détection plus faible. L'ellipsoïde est plus ou moins étiré avec l'augmentation de l'excitation. Cet étirement donne une impression de rotation de l'ellipsoïde. On remarque également que suivant l'axe  $M$  c'est la diminution de l'excitation qui engendre une augmentation de la taille de l'ellipsoïde.

Remarquons également que les ellipses ne sont en général pas orientées le long des axes  $L$ ,  $M$  ou  $S$ , mais que leur orientation est très variable, de direction  $L + M$  pour la coupe  $S = 0$  et en éventail pour les coupes  $M = 0$  et  $L = 0$ . Cela signifie que les non-linéarités ne s'appliquent pas seulement indépendamment sur chacun des axes  $L$ ,  $M$  et  $S$ , mais qu'il existe des couplages entre ces axes qui permettent cette rotation. En effet, si l'on applique une non linéarité indépendante sur chaque axe, quelle que soit cette non linéarité, elle génèrera des ellipses dont les orientations principales sont alignées suivant les axes.

## 4.4 Modèle à trois couches

Le modèle que nous avons développé est composé de trois couches. La première couche est composée des photorécepteurs et de leur non linéarité, dont nous venons de parler. La couche suivante représente le codage en opposition de couleur réalisé par la rétine. Nous avons vu dans le chapitre précédent que la rétine transforme les signaux  $L$ ,  $M$  et  $S$  en trois signaux d'opposition de couleur. Dans ce modèle, nous considérerons que la rétine génère un signal achromatique ( $A$ ) et deux autres, d'opposition de couleur ( $C$ ) et ( $D$ ), comme combinaison linéaire des axes  $L$ ,  $M$  et  $S$ .

Remarquons que ces deux couches ne suffisent pas à expliquer la formation des ellipses. En effet, si nous considérons qu'après ces deux couches, les seuils de discrimination sont des cercles, alors la rotation due au codage en opposition de couleur ne modifiera pas les cercles, et les ellipses engendrées par ces deux couches seront encore alignées suivant les axes.

Il est donc nécessaire de considérer une couche supplémentaire, qui permettrait une forme elliptique vis-à-vis des seuils de discrimination après la couche des oppositions de couleur. Cette couche est donc également non linéaire. Nous avons considéré qu'elle s'applique indépendamment sur chacun des canaux achro-

matique et d'opposition de couleur. La forme de cette non-linéarité s'approche de celle des photorécepteurs, c'est-à-dire qu'elle comprime le signal en fonction d'un paramètre d'adaptation. Cependant les canaux d'oppositions de couleur sont à parties positives et négatives, cette non linéarité doit donc être définie pour toute valeur positive et négative. De plus elle n'est pas nécessairement saturante car les signaux sont calibrés par la non linéarité des récepteurs. Enfin cette non linéarité doit permettre la formation de la courbe en  $V$  qui n'est pas générée par celle des photorécepteurs. Pour toutes ces raisons, nous avons choisi pour cette non linéarité la fonction  $\arctan(X/X_0)$ , où  $X_0$  représente ici l'état d'adaptation de la cellule non linéaire. La courbure de cette fonction est proche de celle de la loi de Naka-Rushton et permet d'appliquer la non-linéarité sur un signal à partie positive et négative. Le paramètre  $X_0$  agit comme un paramètre de gain. Plus  $X_0$  est petit, plus la fonction a une pente élevée. Le diagramme du modèle à trois couches est donné par la figure 4.12.

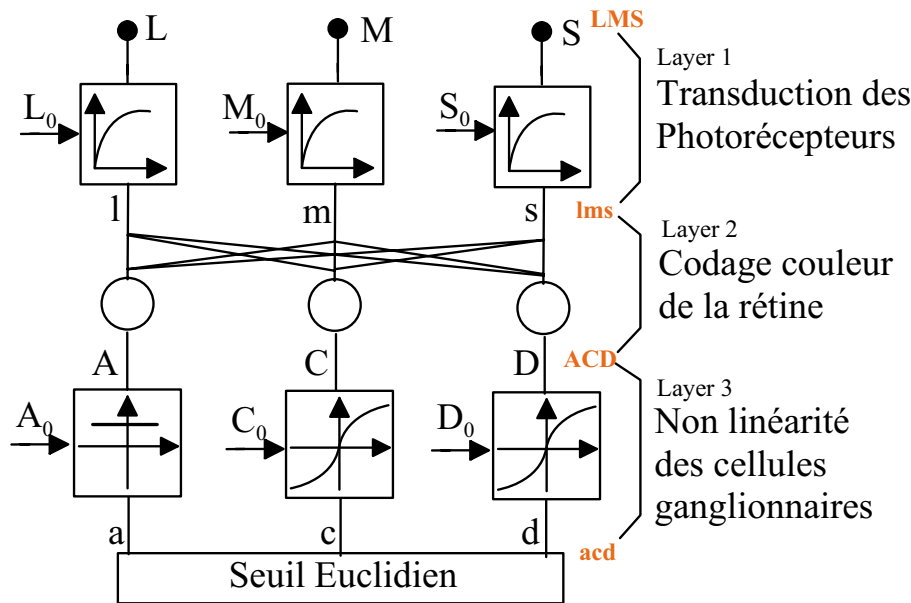


Figure 4.12: Modèle non linéaire à trois couches

L'entrée du modèle est caractérisée par les signaux d'excitation des photorécepteurs  $L$ ,  $M$  et  $S$ . Nous appelons cet espace  $LMS$  et le vecteur différentiel  $\mathbf{W}_{LMS} = [dL - dL_c[i], dM - dM_c[i], dS - dS_c[i]]^T$  avec  $(L_c[i], M_c[i], S_c[i])$  le centre de l'ellipse  $i$ . Cet espace est transformé par l'intermédiaire de la compression des

photorécepteurs en espace de transduction  $\ell ms$ . Nous appelons le vecteur différentiel  $\mathbf{X}_{\ell ms} = [d\ell - d\ell_c[i], dm - dm_c[i], ds - ds_c[i]]^T$ . Ensuite le codage en opposition de couleur de la rétine transforme les signaux  $\ell ms$  dans l'espace  $ACD$ .  $A$  est la composante achromatique,  $C$  et  $D$  les deux canaux d'opposition de couleur respectivement rouge moins vert et bleu moins jaune. Le vecteur différentiel dans cet espace est appelé  $\mathbf{Y}_{ACD} = [dA - dA_c[i], dC - dC_c[i], dD - dD_c[i]]^T$ . Finalement la deuxième non-linéarité de type  $arctan$  transforme l'espace  $ACD$  en espace  $acd$ . Le vecteur différentiel s'écrit  $\mathbf{Z}_{acd} = [da - da_c[i], dc - dc_c[i], dd - dd_c[i]]^T$ .

Comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, la relation qui lie les paramètres des ellipsoïdes entre l'espace  $LMS$  et l'espace  $\ell ms$  est donnée comme suit :

$$\mathbf{X}_{\ell ms} = \mathbf{M}_i \mathbf{W}_{LMS} \quad (4.10)$$

Avec  $\mathbf{M}_i$  défini par la relation 4.8. Ensuite, la rétine transforme l'espace  $\ell ms$  en espace d'opposition de couleur  $ACD$ . La relation qui lie les éléments différentiels de l'espace  $\ell ms$  et de l'espace  $ACD$  est linéaire, et s'exprime de la manière suivante :

$$\mathbf{Y}_{ACD} = \mathbf{P} \mathbf{X}_{\ell ms} \text{ avec } \mathbf{P} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & p_{13} \\ p_{21} & p_{22} & p_{23} \\ p_{31} & p_{32} & p_{33} \end{bmatrix} \quad (4.11)$$

Où les paramètres  $p_{k\ell}$  représentent les contributions de  $L$ ,  $M$  et  $S$  au codage en luminance et opposition de couleur. Enfin, la relation qui lie le vecteur  $\mathbf{Z}$  de l'espace  $acd$  au vecteur  $\mathbf{Y}$  de  $ACD$  est donné par :

$$\mathbf{Z}_{acd} = \mathbf{N}_i \mathbf{Y}_{ACD} \text{ avec } \mathbf{N}_i = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{C_0}{C_0^2 + C_c[i]^2} & 0 \\ 0 & 0 & \frac{D_0}{D_0^2 + D_c[i]^2} \end{bmatrix} \quad (4.12)$$

En effet, l'approximation linéaire de  $arctan(X/X_0)$  autour du point  $X_c[i]$  est donnée par  $X_0/(X_0^2 + X_c[i]^2)$ . Nous n'avons pas considéré de non linéarité à ce niveau pour le canal de luminance. En effet, les ellipsoïdes dans cet axe ne font pas apparaître de forme particulière pour les observateurs GF, AR et GW, et nous considérons le seuil de luminance constant et égal à 1 pour cette non linéarité suivant cet axe. Pour les observateurs WRJB et DLM, nous avons vu que la taille des ellipsoïdes augmente avec le niveau d'excitation de luminance. Cette propriété

est parfaitement reproduite avec la non-linéarité des photorécepteurs et ne nécessite pas de traitement non-linéaire sur le canal achromatique.

Si nous considérons que dans l'espace  $acd$  les seuils de discrimination sont uniformes et constants, c'est-à-dire représentés par des sphères, nous pouvons estimer la forme des ellipsoïdes correspondants dans l'espace  $LMS$ . Tout d'abord nous allons regarder la forme des seuils de discrimination générés par la deuxième non linéarité. Si nous supposons que les différences justes perceptibles sont des sphères dans l'espace  $acd$ , on a la relation  $\mathbf{Z}_{acd}^T \mathbf{Z}_{acd} = 1$ . Sur le canal correspondant au rouge moins vert ( $C$ ) le seuil de discrimination est donc donné par  $s = ((C_0^2 + C_c[i]^2)/C_0)^{1/2}$ , c'est à dire la racine carrée de l'inverse du paramètre de l'ellipsoïde suivant l'axe  $C$ . La figure suivante 4.13 à gauche montre la courbe du seuil obtenu en fonction de la position du centre de l'ellipsoïde  $C_c[i]$  en tenant compte uniquement de la deuxième non-linéarité. A droite, la courbe représente l'évolution du seuil chromatique  $L - M$  en fonction de la chrominance et de la luminance de la couleur  $C_c[i]$  pour toute la chaîne de traitement.

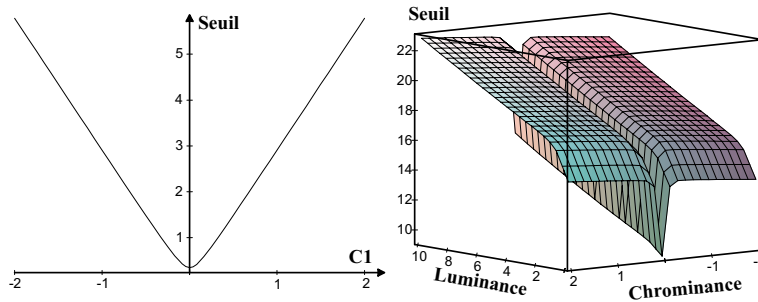


Figure 4.13: Seuil de discrimination conséquent à la deuxième non linéarité. A gauche - la fonction  $arctan$  engendre la courbe en  $V$ . A droite - l'ensemble de la chaîne de traitement arbore également la courbe en  $V$  quelle que soit la valeur de luminance.

Nous voyons que le seuil de discrimination conséquent à la deuxième couche laisse apparaître une courbe en  $V$  conforme aux données expérimentales (figure 4.9). De plus, si nous considérons toute la chaîne de traitement des trois couches, nous nous apercevons que, pour un jeu de paramètres adéquat, la courbe en  $V$  est également présente, elle n'est pas masquée par le reste de la chaîne de traitement. Le modèle à trois couches est donc à même de reproduire fidèlement les données expérimentales. Le paragraphe suivant décrit la technique que nous avons utilisée

pour calculer les paramètres représentatifs des données expérimentales.

## 4.5 Application du modèle aux données

Nous avons vu que ce modèle, issu de constatations biologiques, contient des éléments qui permettent d'expliquer la formation des ellipsoïdes. Ce modèle est paramétrique. Il y a trois paramètres  $L_0$ ,  $M_0$  et  $S_0$  qui contrôlent le niveau d'adaptation des photorécepteurs, les paramètres  $p_{ij}$  qui contrôlent le codage en opposition de couleur et les paramètres  $C_0$  et  $D_0$  qui contrôlent l'adaptation de la deuxième non linéarité.

Comment choisir les paramètres pour que ce modèle corresponde aux données expérimentales des six observateurs? Nous allons utiliser un critère de minimisation. Nous allons chercher les paramètres optimaux qui permettent de transformer les ellipsoïdes expérimentaux de l'espace  $LMS$  en sphères dans l'espace  $acd$ . C'est-à-dire que nous allons calculer les paramètres qui permettent de minimiser la différence entre la transformation des ellipsoïdes à travers les trois couches et une sphère. A partir d'un jeu de paramètres initiaux, nous calculons par descente de gradient les paramètres optimaux.

Appelons  $\mathbf{G}_i$  les paramètres de l'ellipsoïde  $i$ , c'est-à-dire  $\mathbf{W}_{LMS}^T \mathbf{G}_i \mathbf{W}_{LMS} = 1$  est l'équation de l'ellipsoïde dans  $LMS$ . Les transformations successives des différentes couches transforment les paramètres de l'ellipsoïde en un nouvel ellipsoïde de paramètres  $H_i$  suivants :

$$\mathbf{Z}_{acd}^T \mathbf{H}_i \mathbf{Z}_{acd} = 1 \text{ avec } \mathbf{H}_i = \mathbf{N}_i^{-T} \mathbf{P}^{-T} \mathbf{M}_i^{-T} \mathbf{G}_i \mathbf{M}_i^{-1} \mathbf{P}^{-1} \mathbf{N}_i^{-1} \quad (4.13)$$

Où  $\mathbf{Z}_{acd}$  est le vecteur différentiel dans l'espace  $acd$ . Nous définissons une fonction de coût dépendant des paramètres  $L_0$ ,  $M_0$ ,  $S_0$ ,  $p_{kl}$ ,  $C_0$  et  $D_0$ . Cette fonction est une évaluation de la différence entre les paramètres  $H_i$  des ellipsoïdes dans l'espace  $acd$  et des sphères de paramètre  $I$  (matrice identité). En minimisant cette fonction, nous pouvons calculer les paramètres qui permettent aux ellipsoïdes dans  $acd$  de s'approcher de sphères.

$$J(L_0, M_0, S_0, p_{kl}, C_0, D_0) = \sum_i Tr [(H_i - I)^T (H_i - I)] \quad (4.14)$$

La mise à jour des paramètres est proportionnelle à la valeur de la dérivée en

chaque point.

$$P_j = \begin{bmatrix} L_0^j \\ M_0^j \\ S_0^j \\ p_{k\ell}^j \\ A_0^j \\ C_0^j \\ D_0^j \end{bmatrix} \quad P_{j+1} = P_j - \mu \frac{\partial J}{\partial P_j} \quad (4.15)$$

Par exemple, la dérivée de  $J$  par rapport à  $L_0^j$  est :

$$\frac{\partial J}{\partial L_0^j} = 2 \sum_i Tr \left[ \left( \mathbf{N}_i^{-T} \mathbf{P}^{-T} \frac{\partial \mathbf{M}_i^{-T}}{\partial L_0^j} \mathbf{G} \mathbf{M}_i^{-1} \mathbf{P}^{-1} \mathbf{N}_i^{-1} + \mathbf{N}_i^{-T} \mathbf{P}^{-T} \mathbf{M}_i^{-T} \mathbf{G} \frac{\partial \mathbf{M}_i^{-1}}{\partial L_0^j} \mathbf{P}^{-1} \mathbf{N}_i^{-1} - \mathbf{I} \right)^T (\mathbf{H}_i - \mathbf{I}) \right] \quad (4.16)$$

La dérivée de  $\mathbf{M}_i^{-1}$  par rapport à  $L_0^j$  est donnée par :

$$\frac{\partial \mathbf{M}_i^{-1}}{\partial L_0^j} = \begin{bmatrix} \frac{(L_0^j)^2 - (L_i^j)^2}{(L_0^j)^2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} \quad (4.17)$$

L'algorithme ne converge pas facilement. En effet la matrice de rotation du codage en opposition de couleur ne doit pas changer complètement d'angle, sinon les paramètres d'adaptation deviennent grands et risquent de faire diverger l'algorithme. Il n'est pas garanti que le minimum de la fonction de coût soit unique. Il est même fort probable que cette fonction admette plusieurs minima locaux. Les paramètres  $p_{k\ell}$  sont renormalisés à chaque itération, sinon ils dérivent vers l'infini. La renormalisation est effectuée de telle manière que chaque colonne de la matrice  $\mathbf{P}$  soit de norme égale à 1. Cependant, une initialisation correcte des paramètres permet d'atteindre la solution. C'est la suivante :  $L_0 = M_0 = S_0 = 100$ ,  $C_0 = D_0 = 0.1$  et

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 0.8660 & 0.8660 & 0 \\ 0.7071 & -0.7071 & 0 \\ -0.5 & -0.5 & 1.0 \end{bmatrix}.$$

Les courbes de convergence sont données sur la figure 4.14. Les paramètres estimés sont donnés dans le tableau 4.1.

Les matrices  $\mathbf{P}$  ne sont pas très différentes de l'initialisation. La contribution de  $S$  dans la luminance est quasiment nulle. Elle est positive pour certains observateurs



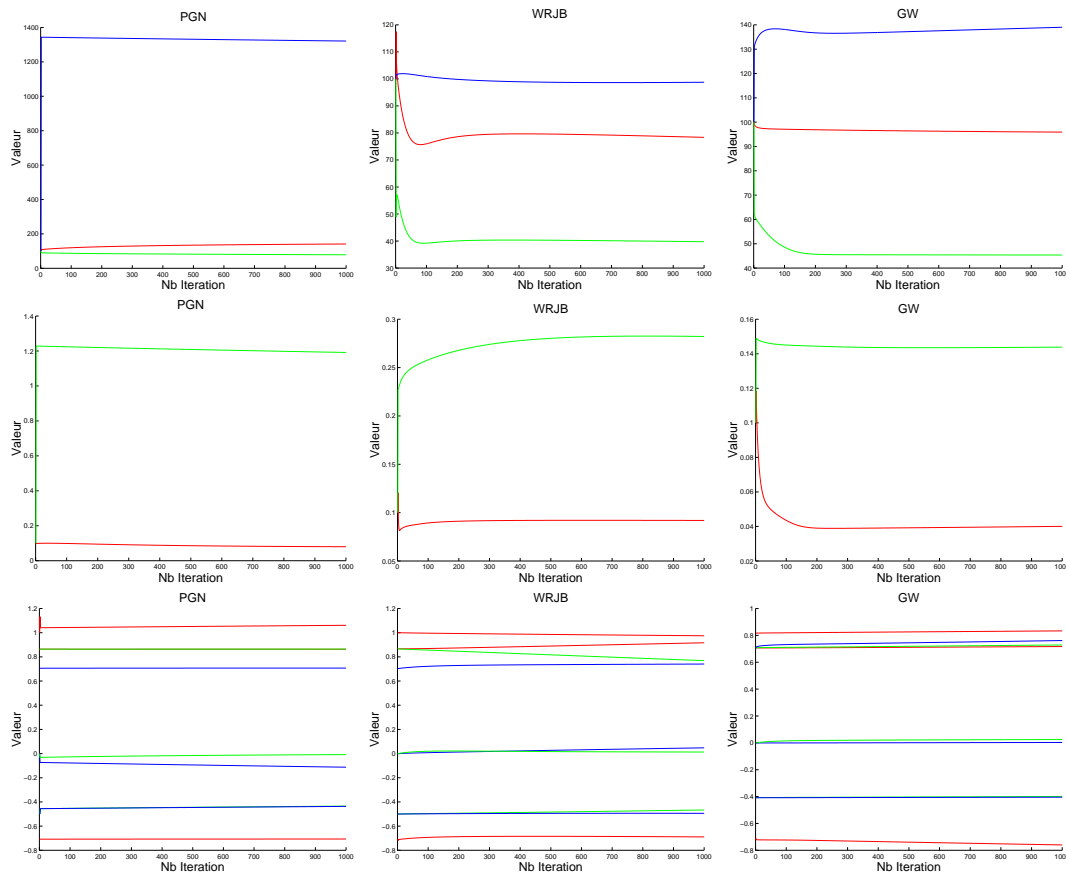


Figure 4.14: Courbes de convergence des paramètres du modèle à trois couches. Sont donnés à titre d'exemple les paramètres  $L_0$ ,  $M_0$  et  $S_0$  sur la première ligne pour les observateurs PGN, WRJB et GW. Les paramètres  $C_0$  et  $D_0$  sur la deuxième ligne et les paramètres  $P_{k\ell}$  sur la troisième ligne pour les mêmes observateurs.

Observateur	$L_0$	$M_0$	$S_0$	$C_0$	$D_0$
PGN	141	79	1.32E3	0.08	1.19
WRJB	78.4	39.8	98.8	0.09	0.28
DLM	65.2	32.7	95.5	0.07	0.28
GF	103.3	49.5	148.9	0.04	0.17
AR	96.4	45.0	134.3	0.045	0.18
GW	95.9	43.3	139.0	0.04	0.14

Tableau 4.1: Résultats de l'estimation des paramètres pour chacun des observateurs.

et négative pour d'autres. La contribution de  $S$  dans l'opposition de couleur rouge moins vert est également faible, mais généralement positive, sauf pour l'observateur PGN. La contribution de  $L$  et de  $M$  est équivalente pour ce canal avec des valeurs de  $L$  légèrement supérieures à celles de  $M$ . L'opposition de couleur bleu moins jaune est composée d'une proportion de  $S$  toujours opposée à la somme des composantes  $L$  et  $M$ .

Les résultats ne sont pas parfaitement concordant avec le modèle. C'est-à-dire que les courbes obtenues dans l'espace  $acd$  ne sont pas toutes parfaitement des sphères de même rayon. Ce fait peut être dû aux artefacts expérimentaux (imprécision des mesures, fatigue de l'observateur) ou à l'existence d'autres mécanismes dans la mesure des seuils de discrimination. La figure 4.15 montre les courbes obtenues après convergence.

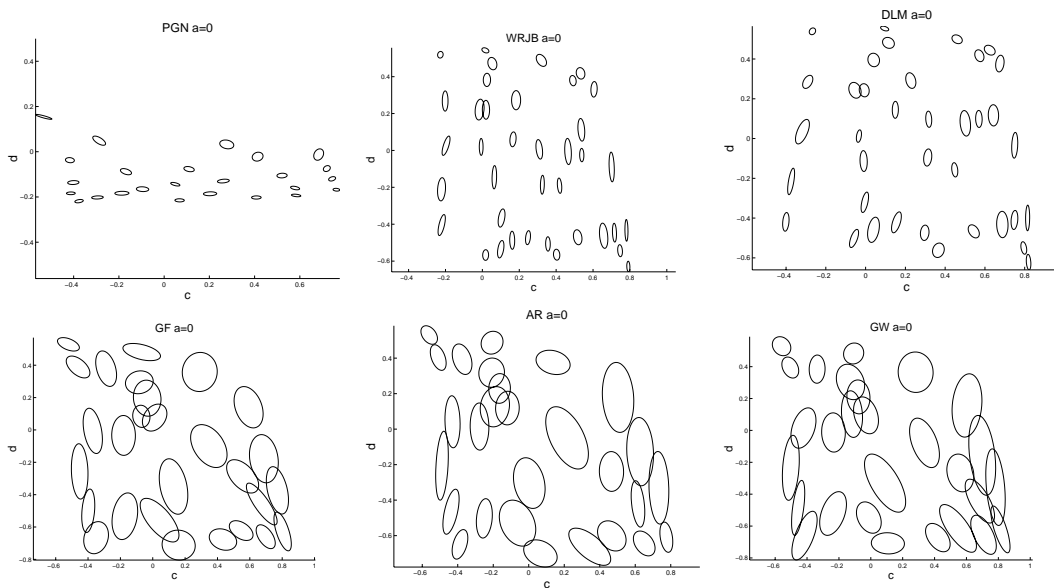


Figure 4.15: Résultat dans l'espace  $acd$  après application du modèle aux ellipses des observateurs. Une adéquation parfaite donnerait des cercles.

Pour juger de la qualité du modèle, nous avons calculé les paramètres de l'ellipsoïde moyen dans  $acd$ . Puis à partir de cet ellipsoïde, nous avons inversé le calcul de la chaîne de traitement, et représenté les ellipsoïdes correspondant dans  $LMS$ .

Nous voyons sur la figure 4.16 que le modèle reflète bien la variété des ellipsoïdes expérimentaux. Le seuil de discrimination sur  $L - M$  est bien en forme de  $V$  comme

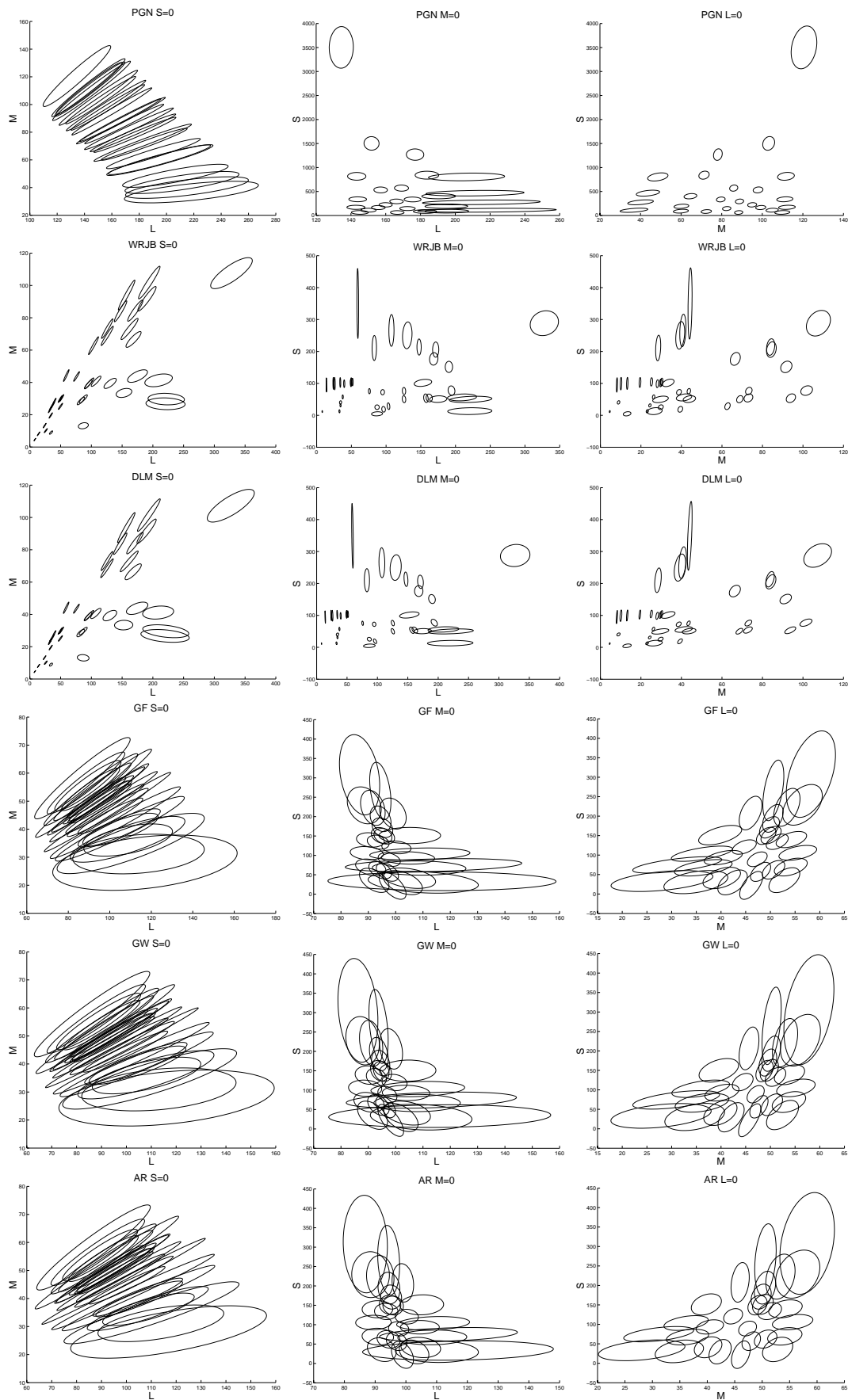


Figure 4.16: Reconstruction des ellipsoïdes correspondant dans  $LMS$  à partir de l'ellipsoïde moyen dans  $acd$ .

dans les ellipsoïdes expérimentaux. De plus pour les coupes  $M = 0$  et  $L = 0$  on retrouve la disposition en éventail des orientations des ellipses.

## 4.6 Discussion

Nous voyons qu'un modèle à trois couches composé d'une couche linéaire intercalée entre deux couches non linéaire permet de tenir compte d'une grande partie de la variabilité des ellipsoïdes de discrimination couleur. La première couche non linéaire correspond à la compression des photorécepteurs, la deuxième couche linéaire, au codage en opposition de couleur, mais où prend naissance la deuxième non-linéarité correspondant à la troisième couche?

Il existe de nombreuses études, en particulier chez le chat, qui montrent que la réponse des cellules ganglionnaires est adaptative [94, 91]. Dahari et Spitzer [83] proposent un modèle de l'adaptation spatiale et temporelle des cellules ganglionnaires. Dans ce modèle, l'adaptation des cellules ganglionnaires est basée sur un contrôle de gain, similaire à la compression des photorécepteurs. Ils utilisent une loi de type Naka-Rushton dont la demi-saturation ( $X_0$ ) est contrôlée par le résultat d'un filtrage passe-bas. Il est donc fort probable que la deuxième couche non linéaire soit due au traitement des cellules ganglionnaires.

La mesure des seuils de discrimination couleur n'est pas le seul paradigme expérimental qui met en évidence les non-linéarités et l'adaptation du traitement de la couleur. Cependant ces mesures ont des implications fortes et directes dans l'estimation des différences de couleurs [23, 114, 66, 81]. Les données que nous avons utilisées pour notre modèle sont relativement anciennes, mais elles ont été largement utilisées dans la littérature et permettent de faire des comparaisons avec d'autres travaux [119].

# Chapitre 5

## Rétine hexagonale couleur

Nous avons vu que la disposition des photorécepteurs réalise un multiplexage des informations de couleur et de luminance par le seul fait de l'échantillonnage chromatique un peu particulier. Ce multiplexage permet, entre autre, d'expliquer la formation des canaux d'opposition de couleur et de luminance par un démultiplexage approprié.

Mais la rétine effectue des traitements particuliers sur les signaux de luminance et de couleur qui sont mis en évidence par les expériences de psychophysique. Par exemple, nous avons vu dans le chapitre précédent (Chapitre II-3) que le traitement de la luminance avait une caractéristique passe-bande, alors que celui de la chrominance est passe-bas. De plus, les mesures effectuées sur les cellules ganglionnaires révèlent une grande variété de champs récepteurs.

Les modèles issus de la psychophysique que l'on trouve dans la littérature reflètent généralement des propriétés globales de traitement de la rétine. Ces propriétés globales sont souvent réductrices et ne permettent pas toujours de faire une correspondance robuste avec les mesures électrophysiologiques réalisées sur les cellules. Mais le traitement effectué par la rétine est complexe, il recouvre de multiples facettes. Le formalisme du multiplexage des informations de luminance et de couleur rend l'analyse très facile et il est souvent mal compris par la communauté scientifique. Pourtant c'est lui qui permet d'expliquer la possibilité de traitements multiples, en parallèle, des informations lumineuses et colorées.

Nous allons voir dans cette partie comment la rétine traite le signal multiplexé. Comment elle peut filtrer le signal de luminance passe-bande et le signal

de chrominance passe-bas. Comment elle explique les différents champs récepteurs des cellules ganglionnaires et quel lien il y a avec la morphologie des cellules.

## 5.1 Modèle de la PLE

### 5.1.1 Traitement fréquentiel de la luminance et de la chrominance

Pour simplifier notre propos, nous allons considérer une rétine composée de cônes rouges, verts et bleus répartis uniformément et de manière régulière sur un maillage hexagonal centré. Ces récepteurs sont reliés à une cellule horizontale et une cellule bipolaire. Nous avons vu dans le premier chapitre que ce modèle permet d'expliquer un traitement passe-haut du signal au sein de la triade cône-horizontale-bipolaire pour une rétine monochromatique. Mais voyons comment le signal multiplexé est traité au sein de la triade.

La figure 5.1 représente l'image de la position des récepteurs à gauche et le spectre correspondant à droite (Voir Section 1 du même chapitre).

Le spectre est multiplexé, avec en basses fréquences spatiales le spectre de luminance périodisé et entre les spectres de luminance se logent les spectres de la chrominance.

Il a été mis en évidence sur plusieurs espèces animales des connexions synaptiques entre les récepteurs de la rétine [53]. Cependant les interactions entre cônes restent largement inétudiées. Dowling [31] dit que la plupart de ces interactions est de type gap-junction, bien qu'il n'exclut pas des connexions de type synapses chimiques. Une étude chez la tortue montre que ces connexions sont réalisées entre cônes de même catégorie [29].

Bien que ce ne soit pas confirmé pour le primate, nous allons considérer que c'est également le cas, nous verrons par la suite comment conforter cette hypothèse. Dans un premier temps, nous n'allons considérer qu'un seul type de cellule horizontale reliée à un cône, chacune formant un réseau de connexions gap-junction avec ses voisines. Supposons également une cellule bipolaire pour chaque cône, qui reçoit une excitation de la part des cônes et une inhibition de la part des cellules horizontales

pour les bipolaires ON et l'inverse pour les bipolaires OFF.

Pour calculer les fonctions de transfert de chacune des couches, nous allons détailler les connexions entre les différentes cellules. La figure 5.2 montre une partie du modèle électrique pour la couche des cellules réceptrices. Chaque point représente le corps d'un photorécepteur.





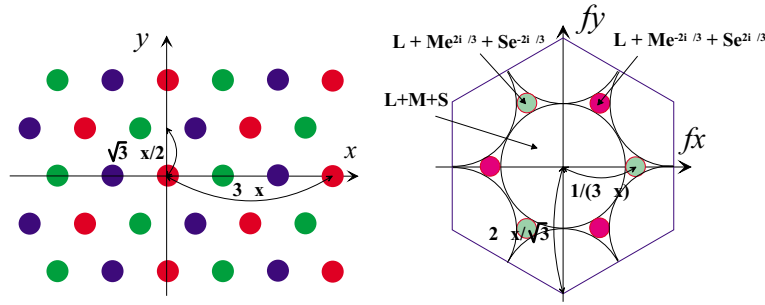


Figure 5.1: Multiplexage spatial des informations de luminance et de chrominance dans le spectre.

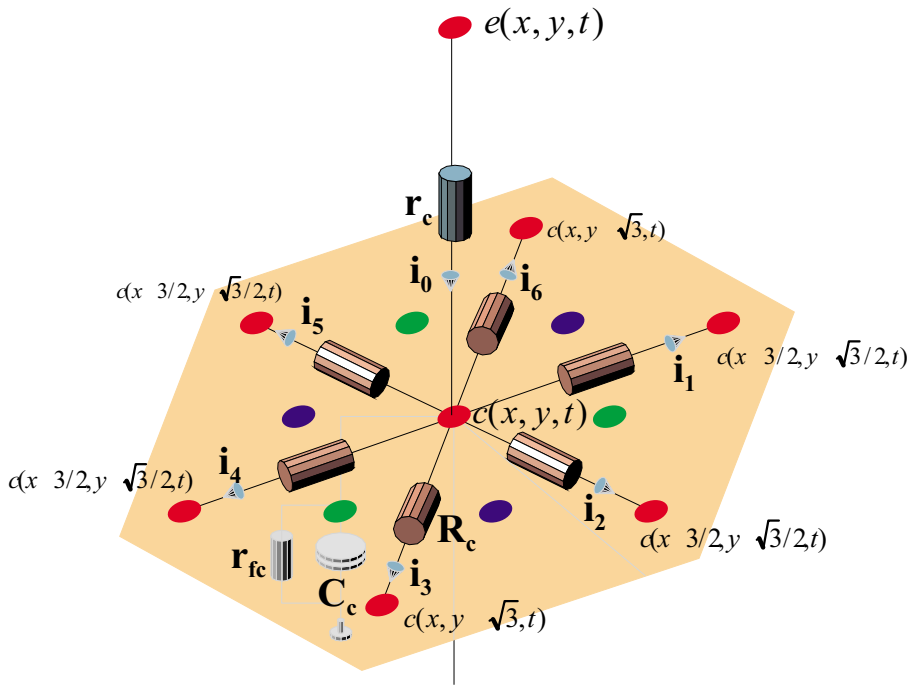


Figure 5.2: Détail des connexions pour un neurone récepteur. Chaque cellule photoréceptrice est reliée à six voisins de même couleur à travers des synapses électriques (gap-junction) matérialisées par les résistances  $R_c$ . La résistance interne du générateur équivalent du photorécepteur est matérialisée par la résistance  $r_c$ . La résistance et la capacité membranaires sont matérialisées par  $r_{fc}$  et  $C_c$ . Pour étudier le comportement de ce réseau, on applique la loi des noeuds sur le noeud  $c(x, y, t)$ . Les courants  $i_7$  et  $i_8$  (non représentés sur la figure) correspondent aux courants de la résistance et de la capacité membranaire.



Le bilan des courants qui sont en jeu dans ce réseau est :  $I_0 + I_7 + I_8 = I_1 + I_2 + I_3 + I_4 + I_5 + I_6$  avec :

$$\begin{aligned}
 I_0 &= \frac{e(x, y, t) - c(x, y, t)}{r_c} & I_1 &= \frac{c(x, y, t) - c(x + 3/2, y + \sqrt{3}/2, t)}{R_c} \\
 I_2 &= \frac{c(x, y, t) - c(x + 3/2, y - \sqrt{3}/2, t)}{R_c} & I_3 &= \frac{c(x, y, t) - c(x, y - \sqrt{3}, t)}{R_c} \\
 I_4 &= \frac{c(x, y, t) - c(x - 3/2, y - \sqrt{3}/2, t)}{R_c} & I_5 &= \frac{c(x, y, t) - c(x - 3/2, y + \sqrt{3}/2, t)}{R_c} \\
 I_6 &= \frac{c(x, y, t) - c(x, y + \sqrt{3}, t)}{R_c} & I_7 &= -\frac{c(x, y, t)}{r_{fc}} & I_8 &= -C_c \frac{\partial c(x, y, t)}{\partial t}
 \end{aligned}$$

En regroupant les termes et en posant  $\alpha_c = r_c/R_c$ ,  $\beta_c = r_c/r_{fc}$ ,  $\tau_c = r_c C_c$ , nous obtenons l'équation différentielle et aux différences suivante :

$$c(x, y, t) = \frac{e(x, y, t) + \alpha_c [c(x + 3/2, y + \sqrt{3}/2, t) + \dots + c(x, y + \sqrt{3}, t)] - \tau_c \frac{\partial c(x, y, t)}{\partial t}}{1 + 6\alpha_c + \beta_c} \quad (5.1)$$

La transformée de Fourier tridimensionnelle permet de calculer la fonction de transfert spatio-temporelle  $F_c$  qui s'écrit :

$$F_c(f_x, f_y, f_t) = \frac{1}{1 + \beta_c + 2\alpha_c (3 - \cos(2\pi\sqrt{3}f_y) - \cos(\pi(3f_x + \sqrt{3}f_y)) - \cos(\pi(3f_x - \sqrt{3}f_y))) + j2\pi\tau_c f_t} \quad (5.2)$$

Cette fonction de transfert dépend des paramètres  $\alpha_c$ ,  $\beta_c$  et  $\tau_c$ . Le paramètre  $\alpha_c$  contrôle le filtrage spatial et le paramètre  $\tau_c$ , le filtrage temporel. Le paramètre  $\beta_c$  contrôle le gain maximal en continu du filtre. En effet lorsque  $f_x = f_y = f_t = 0$ , la fonction de transfert vaut  $1/(1 + \beta_c)$ . La fonction de transfert spatiale est périodique à cause des fonctions cosinus, alors que la fonction de transfert temporelle n'est pas périodique. En effet, sur l'axe spatial, la position des neurones est discrète alors que l'axe temporel est continu.

La figure 5.3 montre le détail des connexions pour une cellule horizontale particulière.



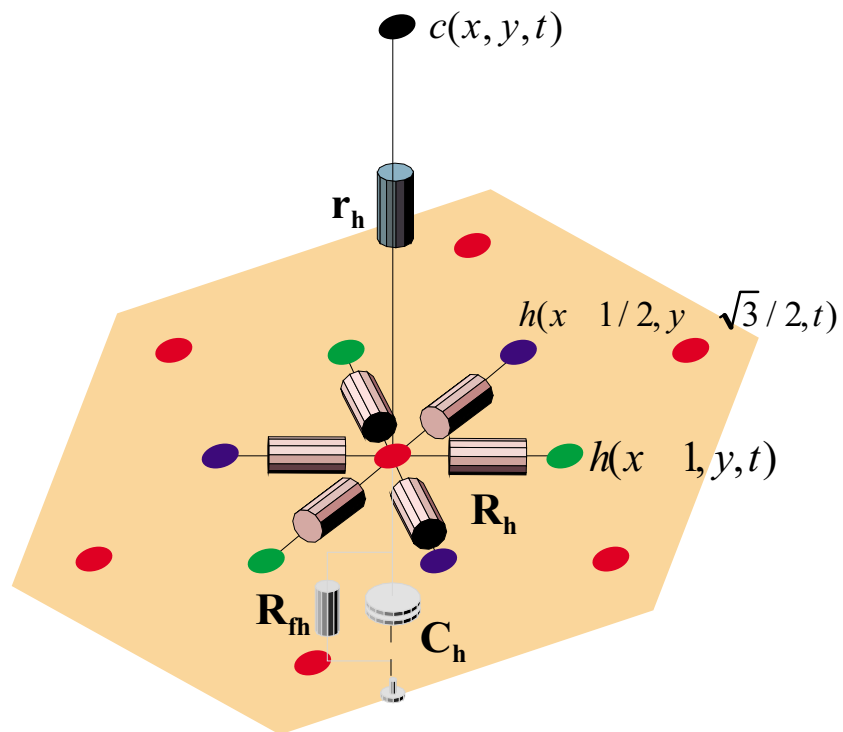


Figure 5.3: Détail des connexions pour une cellule horizontale. Les cellules horizontales sont reliées entre-elles par des synapses électriques. Cette connexion est réalisée au premier voisin indifféremment de la couleur du cône auquel la cellule voisine est reliée.



La fonction de transfert se calcule par la même méthode. On obtient :

$$F_h(f_x, f_y, f_t) = \frac{1}{1 + \beta_h + 2\alpha_h (3 - \cos(2\pi\sqrt{3}f_x) - \cos(\pi(f_x + \sqrt{3}f_y)) - \cos(\pi(f_x - \sqrt{3}f_y))) + j2\pi\tau_h f_t} \quad (5.3)$$

La fonction de transfert est de la même forme que celle des cellules réceptrices. Les paramètres de contrôle du lissage spatial et temporel ( $\alpha_h$ ,  $\tau_h$  et  $\beta_h$ ) sont différents. La périodicité de la fonction de transfert spatiale est également différente, les arguments des fonctions cosinus ne sont pas les mêmes. En effet les distances de connexions électriques entre les cellules horizontales sont plus petites que la distance de connexion entre les cellules réceptrices. La périodicité de la fonction de transfert des cellules horizontales est donc plus grande que celle de la fonction de transfert des cellules réceptrices.

Le schéma électrique complet avec les photorécepteurs, les cellules horizontales et bipolaires est le suivant (figure 5.4).





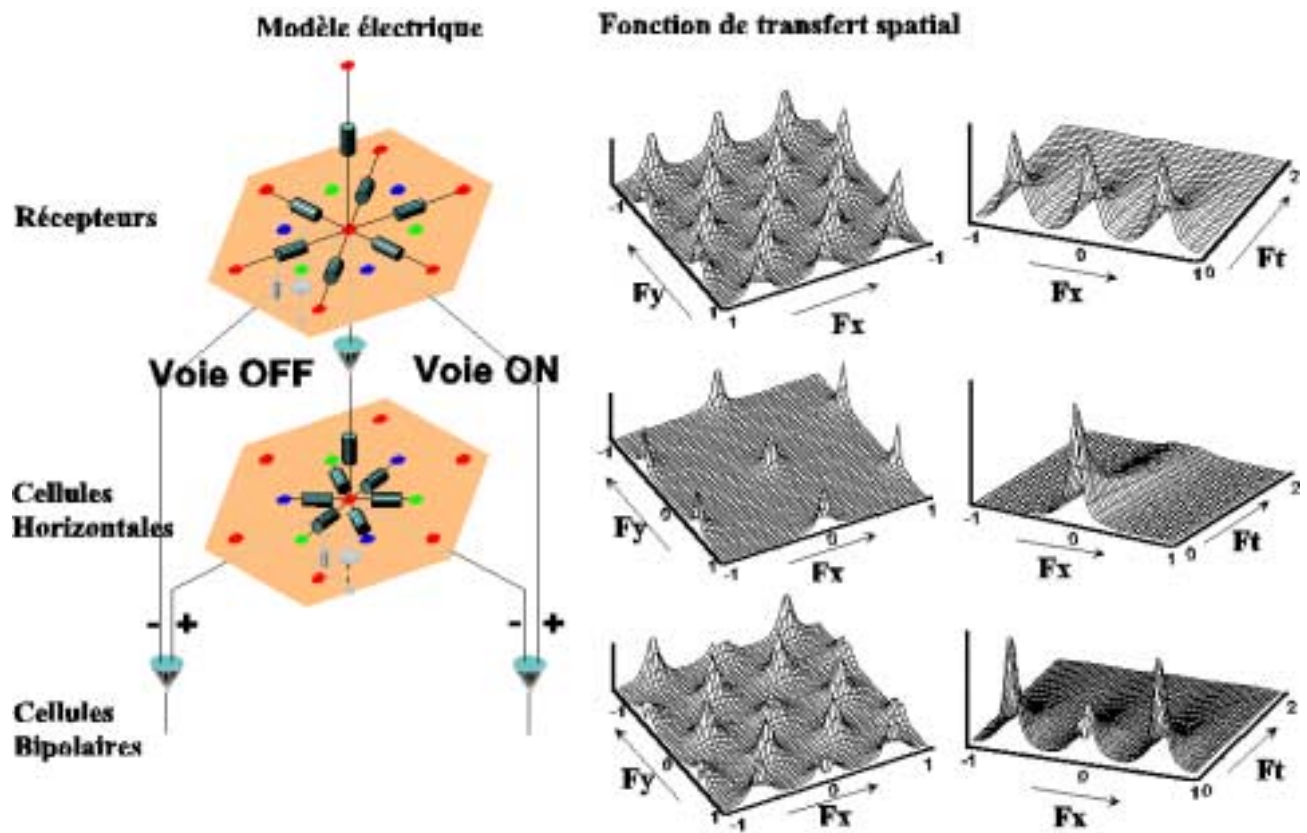


Figure 5.4: Modèle de la PLE composé des cellules réceptrices, horizontales et bipolaires. La colonne du milieu représente les fonctions de transfert spatiales des trois couches. La fonction de transfert des cellules réceptrices est de type passe-bas. Le maximum de transfert est réalisé pour  $f_x = f_y = 0$ , le transfert diminue lorsque les fréquences augmentent. La fonction de transfert est périodisée car l'espace est discret. La période de la fonction de transfert des cellules réceptrices est petite car les connexions spatiales entre ces cellules est grande. Pour la couche des cellules horizontales, la fonction de transfert est également de type passe-bas. Sa période est plus grande parce que les connexions sont réalisées avec des cellules proches. Au niveau des cellules bipolaires, la fonction de transfert correspond à la différence entre celle des cellules réceptrices et celles des cellules horizontales. Etant donné la différence de périodicité des fonctions de transfert entre la couche des cônes et des cellules horizontales, la fonction de transfert des cellules bipolaires est bi-modale. Pour certaines fréquences spatiales elle est de type passe-bande alors que pour d'autres elle est de type passe-bas. La caractéristique passe-bande correspond exactement à la périodicité de la luminance dans le spectre multiplexé alors que la caractéristique passe-bas correspond à la périodicité de la chrominance. La colonne de droite représente la fonction de transfert spatio-temporelle pour une dimension spatiale. On retrouve les fréquences spatiales spécifiques des périodes de luminance et de chrominance et le traitement correspondant. Le spectre temporel n'est pas périodisé car le traitement temporel est continu.



Les fonctions de transfert spatiales des couches de neurones sont dessinées à droite du schéma électrique (fig 5.4). La périodicité spatiale des filtres de chacune des couches est différente et permet un traitement différent de la luminance et de la chrominance. En effet, comme nous l'avons vu, le spectre de la chrominance est centré sur certaines fréquences spatiales, c'est une modulation, alors que celui de la luminance est centré à fréquence spatiale nulle. Le filtrage correspondant à la couche des cônes est périodisé sur la fréquence de modulation de la chrominance à cause des connexions spatiales entre les cônes de même couleur. Donc ce filtre passe-bas s'applique sur la chrominance et la luminance.

Par contre pour la couche des cellules horizontales, les connexions gap-junction ont lieu au premier voisin, donc la périodicité de la fonction de transfert est plus grande, ce qui signifie que le traitement des cellules horizontales s'applique uniquement sur la luminance.

La différence entre ces deux fonctions de transfert, qui s'applique aux cellules bipolaires, révèle une fonction de transfert bimodale. Le mode passe-bande spatial qui s'applique à la luminance, et le mode passe-bas qui s'applique à la chrominance.

Le filtrage des cônes (interactions entre cônes) permet de réduire le rapport signal sur bruit en lissant le signal mesuré par les cônes. Les connexions entre les cônes sont donc indispensables à ce titre. Par contre il faut qu'elles soient entre cônes de même couleur pour éviter le mélange chromatique. Les cellules horizontales quant à elles réalisent par leurs connexions aux premiers voisins une mesure du signal de luminance. De par leurs propriétés spatiales et temporelles, elles vont filtrer passe-bas ce signal avant de l'injecter sur les cellules bipolaires. Les cellules bipolaires vont porter le multiplexage du signal de luminance filtré passe-haut et du signal de chrominance filtré passe-bas.

Le comportement temporel de ce modèle réagit suivant les même lois, passe-bande pour la luminance et passe-bas pour la chrominance. On peut calculer l'évolution des fréquences spatiales en fonction du temps. Par exemple calculer la réponse fréquentielle spatiale résultant de l'établissement d'une stimulation temporelle de la disparition de cette stimulation après un certain temps.

Cette réponse fait apparaître plusieurs propriétés. La luminance est tout d'abord passe-bas en fréquences spatiales, puis au bout d'un certain temps assez court elle devient passe-bande et coupe les basses fréquences spatiales. La chrominance, quant

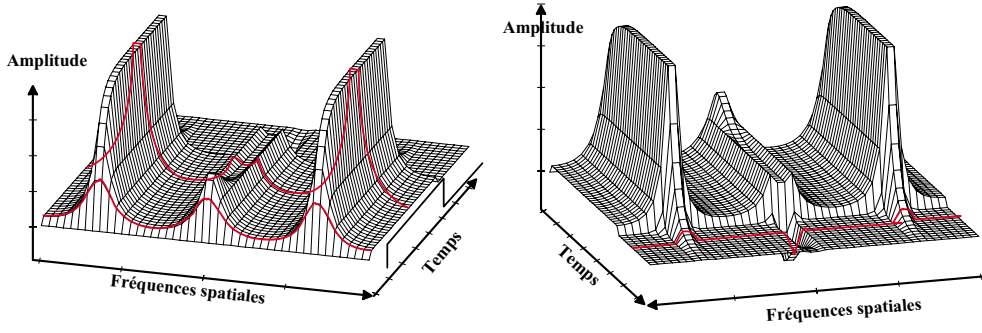


Figure 5.5: Réponse indicielle temporelle pour les fréquences spatiales. Les deux figures représentent la même courbe vue sous deux angles différents.

à elle, est toujours passe-bas spatial, mais elle met un temps long pour s'établir à son régime maximum. Au moment de la coupure de la stimulation, la luminance donne un rebond uniquement passe-bas alors que la chrominance s'éteint progressivement sans rebond.

### 5.1.2 Simulation numérique du modèle de la PLE

Comme pour le modèle achromatique que nous avons montré au Chapitre I, il est possible de réaliser une implantation numérique du modèle de rétine hexagonal couleur. Par exemple, pour la couche des cellules réceptrices, si nous approximons la dérivée temporelle par une différence temporelle  $\partial c(x, y, t)/\partial t = (c(x, y, t) - c(x, y, t - \Delta t))/\Delta t$ , l'équation 5.1 s'écrit :

$$c(x, y, t) = \frac{e(x, y, t) + \alpha_c [c(x + 3/2, y + \sqrt{3}/2, t) + \dots + c(x, y + \sqrt{3}, t)] - \frac{\tau_c}{\Delta t} c(x, y, t - \Delta t)}{1 + 6\alpha_c + \beta_c + \tau_c/\Delta t} \quad (5.4)$$

En posant :

$$u(x, y, t) = \frac{e(x, y, t) - \frac{\tau_c}{\Delta t} c(x, y, t - \Delta t)}{1 + 6\alpha_c + \beta_c + \tau_c/\Delta t}$$

$$\gamma_c = \frac{\alpha_c}{1 + 6\alpha_c + \beta_c + \tau_c/\Delta t}$$

Où  $u(x, y, t)$  représente la somme du signal d'entrée et du signal de sortie à l'instant précédent, nous obtenons pour l'équation 5.4 :

$$c(x, y, t) = \gamma_c [c(x + 3/2, y + \sqrt{3}/2, t) + \dots + c(x, y + \sqrt{3}, t)] + u(x, y, t) \quad (5.5)$$

En appliquant la transformée en  $Z$  sur les variables  $x$  et  $y$  nous obtenons :

$$F_c(z_x, z_y) = \frac{1}{1 - \gamma_c(z_y^{\sqrt{3}} + z_y^{\sqrt{3}} + z_x^{\frac{3}{2}}z_y^{\frac{\sqrt{3}}{2}} + z_x^{-\frac{3}{2}}z_y^{\frac{\sqrt{3}}{2}} + z_x^{\frac{3}{2}}z_y^{-\frac{\sqrt{3}}{2}} + z_x^{-\frac{3}{2}}z_y^{-\frac{\sqrt{3}}{2}})} \quad (5.6)$$

Il est possible de trouver une forme séparable approximative de  $F_c$ . Appelons  $\tilde{F}$  cette forme séparable :

$$\tilde{F} = \frac{1}{(1 - \lambda_c Z_1)(1 - \lambda_c Z_1^{-1})(1 - \lambda_c Z_2)(1 - \lambda_c Z_2^{-1})(1 - \lambda_c Z_3)(1 - \lambda_c Z_3^{-1})} \quad (5.7)$$

Avec  $Z_1 = z_y^{\sqrt{3}}$ ,  $Z_2 = z_x^{\frac{3}{2}}z_y^{\frac{\sqrt{3}}{2}}$  et  $Z_3 = z_x^{-\frac{3}{2}}z_y^{\frac{\sqrt{3}}{2}}$ . Pour calculer  $\lambda_c$  nous imposons que les deux formes de la fonction de transfert soient égales à fréquence nulle, c'est à dire pour  $z_1 = z_2 = 1$ . Par ce critère nous obtenons  $\lambda_c = 1 - (1 - 6\gamma_c)^{1/6}$ . La stabilité du filtrage est donnée par la condition  $\lambda_c < 1$  qui est toujours vérifiée car  $\gamma_c < 1/6$ .

Pour appliquer ce filtre, il suffit de décomposer le calcul en un produit de fonctions du premier ordre. L'application d'un filtre du premier ordre s'effectue de la manière suivante :

$$\frac{Y(z)}{X(z)} = \frac{1}{1 - Pz^a} \Leftrightarrow Y(z) = Pz^a Y(z) + X(z) \Leftrightarrow y(k) = Py(k + a) + x(k) \quad (5.8)$$

C'est à dire que l'on peut réaliser le filtrage par 6 passages sur l'image, un passage causal et anticausal pour chacune des directions données par  $Z_1$ ,  $Z_2$  et  $Z_3$ .

Pour un traitement sur des images couleurs, il est tout d'abord nécessaire de convertir les trois plans sur maillage carré de l'image couleur en un plan sur maillage hexagonal contenant une seule couleur par pixel comme sur la figure 5.6.

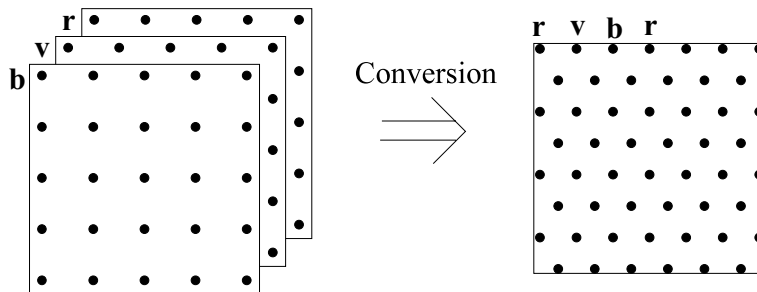


Figure 5.6: Conversion d'une image avec trois plans couleurs sur maillage carré en image sur maillage hexagonal avec une couleur par pixel.

En conservant l'espace vertical entre les pixels cette conversion peut-être réalisée par une interpolation uniquement sur les lignes de l'image [2]. En effet, si le pas horizontal du maillage hexagonal est  $\Delta x$ , le pas vertical vaut  $\sqrt{3}\Delta x/2$ . Donc si l'on impose un pas vertical de  $a$  au maillage hexagonal, correspondant au pas vertical du maillage carré, il faut interpoler les points sur chacune des lignes tout les  $2a/\sqrt{3}$  (fig. 5.7).

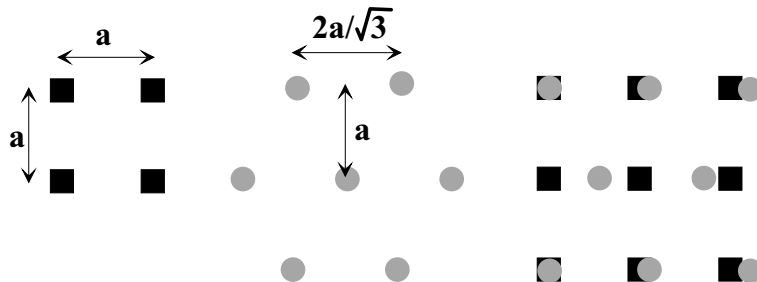


Figure 5.7: Pour convertir une image définie sur maillage carré en image sur maillage hexagonal, on peut conserver le pas vertical entre les pixels et approximer uniquement les pixels sur des lignes.

Ensuite, on peut appliquer le filtrage spatial à réponse impulsionnelle infinie. Cependant, bien que les pixels représentent des positions sur le maillage hexagonal, leur stockage en mémoire est réalisé dans une matrice carrée. Par convention, nous avons choisi de décaler une ligne sur deux de  $1/2$  vers la gauche. Le voisinage des pixels prend alors deux formes suivant que l'on se trouve sur les lignes paires ou impaires. La figure 5.8 montre le voisinage pour la couche des cônes et des cellules horizontale, dans le cas de lignes paires ou impaires.

Le diagramme de filtrage complet pour la triade synaptique est donné sur la figure 5.9.

Nous avons réalisé un simulateur permettant d'appliquer le traitement de la rétine sur des images hexagonales avec une seule couleur par pixel. La figure 5.10 montre un exemple du traitement.

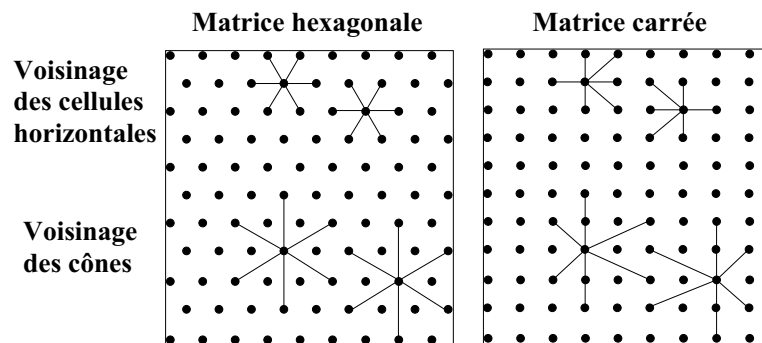


Figure 5.8: Polymorphie du voisinage spatial lors de la représentation du maillage hexagonal dans une matrice carrée.

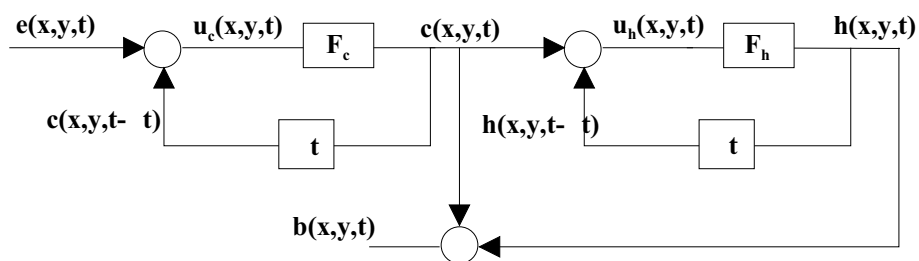


Figure 5.9: Diagramme de filtrage pour le modèle de la PLE





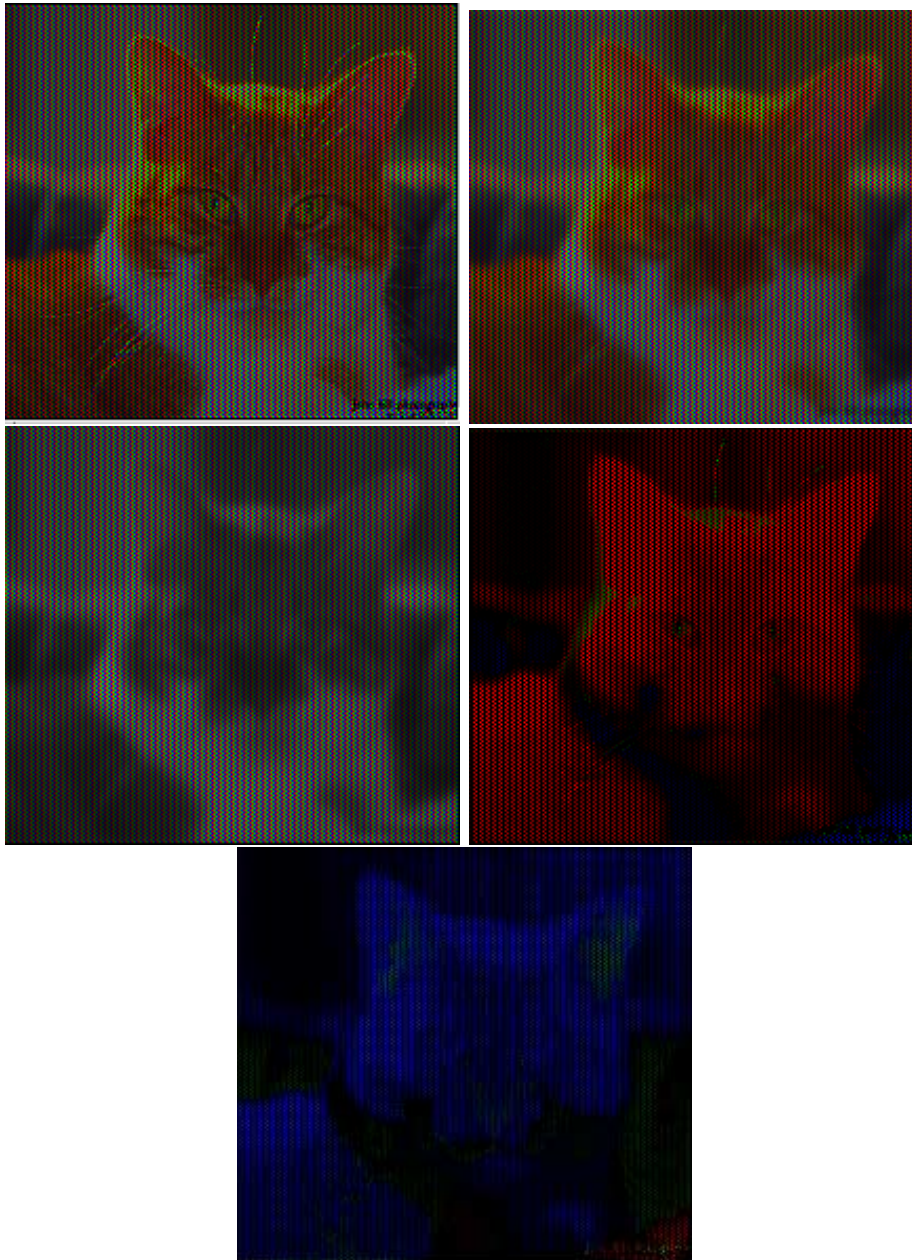


Figure 5.10: Exemple de traitement sur des images. L'image originale en haut à gauche sur maillage hexagonal avec une seule couleur par pixel est filtrée passe-bas par la couche des cônes (à droite). Ce filtrage conserve les propriétés chromatiques de l'image. La couche des cellules horizontales filtre cette dernière image au premier voisin (au milieu à gauche) et réalise une mesure de la luminance de l'image. La différence entre les cellules horizontales et réceptrices forme l'image des cellules bipolaires ON (au milieu à gauche) et OFF (en bas). Ces images contiennent le multiplexage de la luminance filtrée passe-haut et de la chrominance filtrée passe-bas.



Le traitement de la couche des cônes a pour effet de lisser l'image tout en conservant les propriétés chromatiques de l'image. Par contre le lissage des cellules horizontales mélange les informations chromatiques et réalise une mesure de la luminance de l'image. Au niveau des cellules bipolaires, il y a un multiplexage des informations de luminance filtrée passe-haut et de chrominance filtrée passe-bas. La voie ON est la partie positive du signal des cellules bipolaires, la voie OFF la partie négative. Comme la composante passe-bas de la luminance est supprimée dans le signal, l'image des cellules bipolaire apparaît avec peu de contraste.

On peut également appliquer le modèle de rétine dans le cas unidimensionnel à l'aide des matrices de Toeplitz comme nous l'avons vu au chapitre 1. Dans le cas de la couleur, les matrices pour la couche des cellules réceptrices et horizontales sont les suivantes :

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \gamma_c & 0 & \dots & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \gamma_c & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \gamma_c & & & & & \\ \gamma_c & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \gamma_c & & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & & & & & & \\ & \gamma_c & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & \\ & & \gamma_c & 0 & 0 & 0 & 0 & & & & \\ & & & \gamma_c & 0 & 0 & 0 & & & & \end{bmatrix} \quad H = \begin{bmatrix} 0 & \gamma_h & 0 & 0 & \dots & 0 & & & & & \\ \gamma_h & 0 & \gamma_h & 0 & & & & & & & \\ 0 & \gamma_h & 0 & \gamma_h & & & & & & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & & & & & & \\ & & & \gamma_h & 0 & \gamma_h & & & & & \\ & & & & \gamma_h & 0 & \gamma_h & & & & \\ & & & & & \gamma_h & 0 & & & & \\ & & & & & & \gamma_h & 0 & & & \end{bmatrix} \quad (5.9)$$

On peut simuler le champ récepteur des cellules bipolaires à partir du modèle de la PLE. Nous allons calculer la réponse des cellules bipolaires à une stimulation achromatique et à une stimulation de couleur rouge. L'excitation est un faisceau de lumière qui est déplacé sur la surface de la rétine. Pour simuler la mesure électrophysiologique, nous regardons la réponse d'une cellule à cette stimulation au cours du temps.



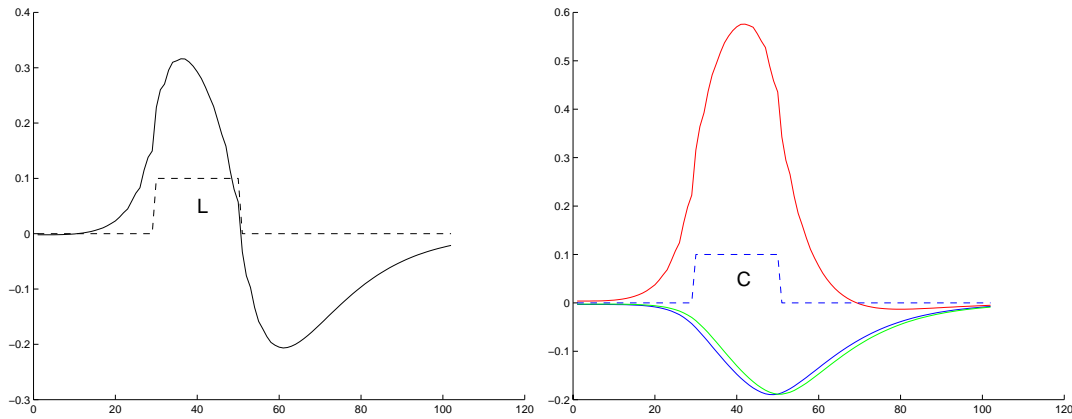


Figure 5.11: Champ récepteur des cellules bipolaires. A gauche - La réponse temporelle d'une cellule bipolaire à un stimulus spatio-temporel à chrominance constante (tous les types de récepteurs sont excités par le créneau de lumière). La réponse montre un effet passe-haut, c'est-à-dire que la réponse devient négative lorsque la stimulation n'excite plus la cellule. A droite - La stimulation est à luminance constante et de couleur rouge, elle n'excite que les récepteurs de type  $L$ . La réponse d'une cellule bipolaire en face d'un récepteur rouge est positive (courbe rouge). Les réponses des cellules voisines en face des récepteurs  $M$  et  $S$  sont négatives (courbes verte et bleue).



Nous voyons sur la figure 5.11 que la réponse d'une cellule bipolaire montre un antagonisme spatial en réponse à une stimulation achromatique. C'est à dire que la réponse est positive lorsque la stimulation est au centre du champ récepteur de la cellule, elle est négative lorsque la stimulation est à la périphérie. Pour la réponse à une stimulation de couleur rouge, nous avons représenté trois cellules bipolaires voisines. La cellule bipolaire correspondant à un récepteur rouge montre une réponse positive à la stimulation. Les deux cellules voisines correspondant à des cellules bipolaires de cône vert et bleu montrent une réponse négative à la stimulation. Si l'on avait choisi une autre couleur, les réponses auraient été inversées. C'est une mise en évidence du phénomène d'antagonisme chromatique. Les cellules bipolaires portent le multiplexage spatial de luminance et de chrominance ; leurs réponses dépendent du type de stimulation ; si l'on excite la cellule par une stimulation achromatique, son champ récepteur est à antagonisme spatial, si on l'excite avec une stimulation colorée, son champ récepteur est à antagonisme chromatique.

Ingling et Martinez-Uriegas [43, 64] proposent également un modèle de formation des champs récepteurs fondé sur le multiplexage spatial des informations de luminance et de chrominance. Ce modèle tient compte des propriétés psychophysiques du système visuel humain. Ici nous voyons que le traitement biologique réalisé par la rétine peut également expliquer la formation des champs récepteurs, il est conforme aux mesures de psychophysique. De plus, nous disposons d'un outil capable de simuler le comportement de la rétine face aux images qu'elle reçoit.

### 5.1.3 Influence du contrôle de gain des photorécepteurs

L'adaptation et la non-linéarité des photorécepteurs mises en évidence dans le chapitre précédent ont des influences sur le traitement de la rétine. Pour s'en rendre compte, nous allons traduire la compression des photorécepteurs en circuit électrique. Appelons  $E$  le potentiel au repos du photorécepteur. Supposons que la lumière  $L(k)$  qui excite le photorécepteur modifie la conductance du canal ionique membranaire et que cette modification soit dépendante d'un état d'adaptation  $L_0$  du photorécepteur. L'influence de la lumière incidente et de l'état d'adaptation peut être modélisé par un pont diviseur, dans ce cas le potentiel d'excitation  $e$  du photorécepteur est donné par le schéma figure 5.12 à gauche, dont on peut calculer

le schéma équivalent à droite.

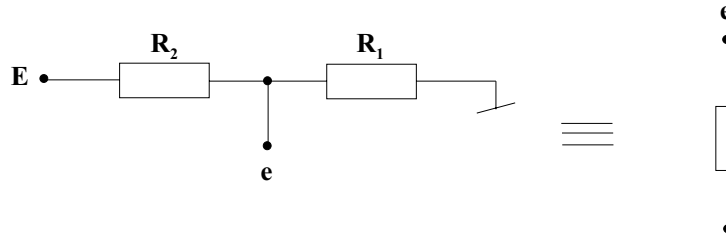


Figure 5.12: Schéma électrique du contrôle de gain des photorécepteurs. Schéma équivalent.

On peut calculer le potentiel et la résistance équivalente de ce schéma électrique. Le potentiel équivalent  $e$  et la résistance équivalente  $\rho$  sont données par :

$$e = E \frac{R_1}{R_1 + R_2} \quad \rho = \frac{R_1 R_2}{R_1 + R_2} \quad (5.10)$$

L'influence de la lumière sur le photorécepteur est d'augmenter la conductance du canal ionique, c'est-à-dire que la résistance  $R_2$  diminue lorsque la lumière devient plus forte. De même la résistance  $R_1$  diminue lorsque l'état d'adaptation  $L_0$  augmente. Nous pouvons par exemple choisir  $R_2 = 1/L$  et  $R_1 = 1/L_0$ . Dans ce cas le potentiel  $e(k)$  et la résistance  $\rho(k)$  équivalents s'écrivent :

$$e(k) = E \frac{L(k)}{L(k) + L_0} \quad \rho(k) = \frac{1}{L(k) + L_0} \quad (5.11)$$

Par ce modèle, la tension du photorécepteur suit une loi de type Naka-Rushton en fonction de la lumière incidente. La résistance membranaire dépend également de la valeur d'adaptation et de la lumière incidente. Le réseau résistif est donc inhomogène, la valeur de la résistance dépend de l'adaptation de chacun des photorécepteurs. A. Torralba [101] a montré que l'on peut considérer le réseau résistif inhomogène comme un réseau homogène avec une résistance égale à la moyenne des résistances et un réseau inhomogène dont la résistance est égale à la différence entre la valeur moyenne et la valeur particulière. Ce deuxième réseau génère un bruit dont l'intensité dépend de la dispersion des résistances. Mais en général ce bruit est faible et peut être négligé.

Supposons que le comportement du réseau résistif est contrôlé par la valeur moyenne des  $\rho(k)$ . Dans ce cas le paramètre  $\alpha_c$  de la couche des cônes est donné



par  $\alpha_c = 1/(L_0 R)$  et  $\beta_c = 1/(L_0 r_f)$ . La fonction de transfert change en fonction de l'état d'adaptation du photorécepteur. La figure 5.13 montre l'effet de l'adaptation sur la fonction de transfert des cellules bipolaires.

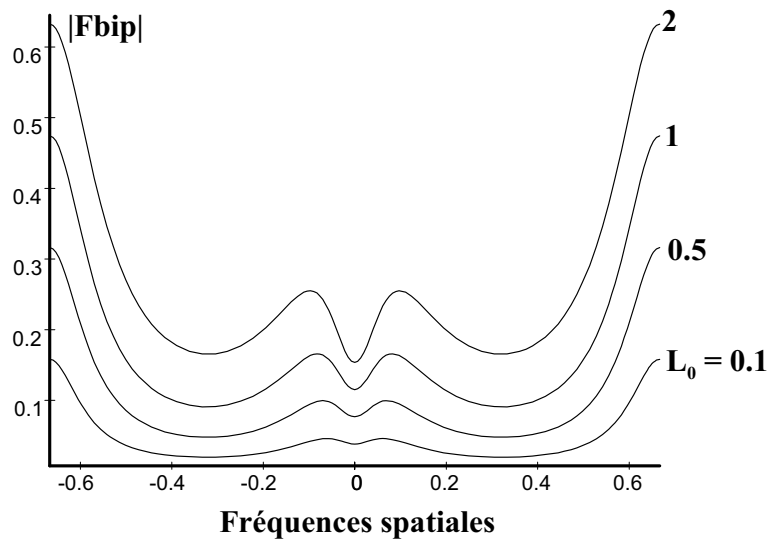


Figure 5.13: Fonction de transfert des bipolaires  $Fb(f_x, 0, 0)$  en fonction du niveau d'adaptation ( $\alpha_c = 1/L_0, \beta_c = 1/L_0, \alpha_h = 2, \beta_h = 0.3$ )

Nous voyons que l'adaptation modifie la forme de la fonction de transfert tant au niveau de la luminance qu'au niveau de la chrominance. Pour la luminance le maximum de la fonction de transfert augmente avec la valeur de  $L_0$ . De même la fréquence pour laquelle la fonction de transfert atteint son maximum augmente. C'est-à-dire que la rétine coupe plus les basses fréquences de la luminance lorsque le niveau d'adaptation augmente.

Les courbes montrent également que les hautes fréquences de la luminance et de la chrominance sont plus atténuées lorsque le niveau d'adaptation est bas. C'est-à-dire que quand le signal est faible, la rétine coupe alors plus de hautes fréquences. On peut comprendre intuitivement ce traitement. En effet, lorsque le signal est faible, le rapport signal sur bruit augmente pour un bruit constant. La rétine coupe plus de hautes fréquences pour augmenter ce rapport signal sur bruit.

On peut rapporter ces courbes aux mesures de Kelly que nous avons détaillées dans le chapitre 2. C'est-à-dire que l'on peut simuler les mesures de seuil de détection en fonction de la luminosité moyenne à l'aide de ce modèle de rétine. A.

Torralba [101] a réalisé cette simulation pour le traitement de la luminance.

Il est possible que l'état d'adaptation du photorécepteur soit donné par les cellules horizontales. Cette perspective offre des avantages pour le traitement des ombres. En effet, il est intéressant de réhausser les parties de l'image qui correspondent à des ombres. Or, dans ces parties de l'image, la valeur de l'excitation est faible, donnant une réponse des cellules horizontales faible et un niveau d'adaptation faible. Par conséquent, l'image est beaucoup plus réhaussée dans ces parties. La figure 5.14 montre l'effet de la loi de compression des photorécepteurs dont le niveau d'adaptation est piloté par la valeur d'un filtre passe-bas appliqué sur la luminance de l'image.

Nous voyons que les zones d'ombres sont bien réhaussées, et que l'on arrive à distinguer des structures qui étaient auparavant cachées dans l'ombre. Par contre la composition chromatique est un peu modifiée, en particulier les faces des immeubles éclairées par le soleil ont perdu leur teinte jaune. Mais nous ne tenons pas compte ici des différents types de cellules horizontales que nous avons décrits dans le premier chapitre. Ces cellules horizontales de par leurs différents types de réponses chromatiques pourraient réaliser des adaptations chromatiques plus fines. En effet, Dacey et ses collaborateurs [27] montrent, par des mesures électrophysiologiques, que les différents types de cellules horizontales chez le macaque sont connectées différemment sur les cônes. En particulier, la cellule H1 reçoit une forte contribution de la part des cônes  $L$  et  $M$  et peu de contribution du cône  $S$ . La cellule H2 par contre reçoit une forte contribution du cône  $S$  mais est très peu sensible à une variation chromatique de type  $L$ ,  $M$ . Les deux types de cellules répondent de manière passe-bas à la luminance. Cette spécialisation des cellules horizontales pourrait permettre de réaliser une adaptation chromatique sélective, couplée à une adaptation lumineuse.



Figure 5.14: Application de la loi de compression des photorécepteurs pilotée par un filtrage passe-bas de la luminance de l'image. Ce traitement permet de diminuer l'effet des ombres.



## 5.2 Modèle de la PLI

Comme nous l'avons vu au Chapitre 1, il existe plusieurs sortes de cellules ganglionnaires, identifiées par leurs morphologies et leurs fonctions. Les deux voies principales qui ont été identifiées dans la rétine sont la voie magnocellulaire composée de cellules ganglionnaires parasol et la voie parvocellulaire composée de cellules midgets [84]. Ces deux voies ont une distinction fonctionnelle : la voie magnocellulaire n'est pas sensible à la couleur, les neurones répondent rapidement, l'acuité spatiale est réduite. Alors que pour la voie parvocellulaire, les neurones répondent à la couleur et à la luminance, la réponse est plus lente (environ 20 ms après les neurones de la voie magnocellulaire), et l'acuité spatiale est très grande.

Il existe également une troisième voie, mal identifiée, appelée koniocellulaire. Cette voie est encore plus lente que la voie parvocellulaire (10 ms de plus), elle jouerait un rôle global tel que la détection du niveau absolu d'éclairement.

Au centre de la rétine, en fovea, où l'acuité spatiale est maximale, il y a une cellule ganglionnaire pour une cellule bipolaire, même si le nombre de synapses entre ces deux neurones peut être élevé [20]. Dans ce cas, le signal porté par ces cellules ganglionnaires midget est le même que celui des cellules bipolaires. C'est-à-dire que le signal est un multiplexage spatial des informations de luminance filtrées passe-haut et de chrominance filtrées passe-bas. Le champ récepteur de ces cellules ganglionnaire est le même que celui des cellules bipolaires (figure 5.11).

Dans le cas des cellules ganglionnaires parasol de la voie magnocellulaire, William Beaudot [11] a montré que les connexions au sein de la couche des cellules ganglionnaires et amacrines pouvaient expliquer le comportement spatial et temporel de cette voie. Cependant, les cellules bipolaires portent le multiplexage de luminance et de chrominance. Il faut que les cellules de la voie magnocellulaire sélectionnent la partie luminance du spectre. Pour cela, il suffit qu'elles réalisent un filtrage passe-bas spatial. Si nous prenons le maillage régulier hexagonal RVB équi-réparti, le filtre passe-bas qui permet d'extraire la luminance est le filtre  $[1 \ 3 \ 1]$ , appliqué sur chacune des trois directions du maillage hexagonal. Chaque cellule ganglionnaire parasol est donc connectée à sept cellules bipolaires voisines. La figure 5.15 montre les connexions pour ces cellules ganglionnaires et la forme du spectre spatial qui en résulte. Notons que le filtre passe-bas que nous proposons est optimal, c'est-à-dire

qu'il permet de récupérer toute l'information de luminance. Etant donné la faible acuité spatiale des cellules ganglionnaires parasol, on peut très bien imaginer un filtre dont la sélectivité soit encore plus passe-bas. Dans ce cas, les cellules seraient connectées à des cellules bipolaires encore plus distantes, et correspondraient à la morphologie des cellules ganglionnaires parasol larges. Ensuite, la dyade cellule amacrine-cellule bipolaire permet de réaliser un filtrage passe-haut temporel pour donner les réponses temporelles correspondantes des cellules ganglionnaires.

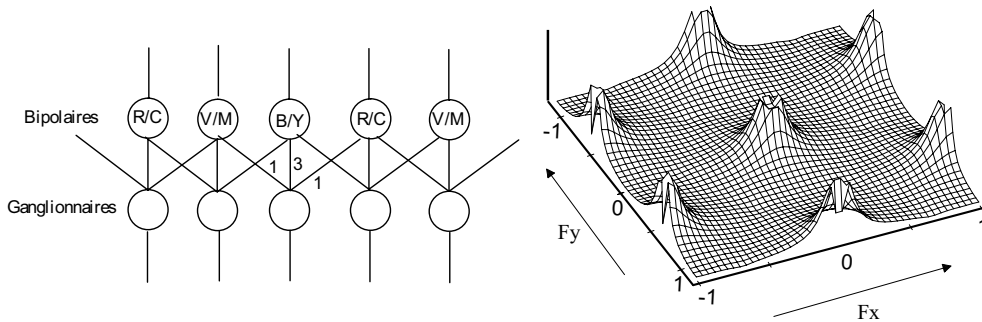


Figure 5.15: Cellules ganglionnaires parasol et spectre en luminance. Par un filtrage passe-bas spatial appliqué au signal des cellules bipolaires par les cellules ganglionnaires, il est possible d'extraire le signal de luminance du spectre multiplexé.

Nous venons de voir que la luminance peut être extraite du spectre multiplexé par un filtrage passe-bas spatial. Le filtre complémentaire permet d'extraire la chrominance. Ensuite, pour récupérer chacun des canaux d'opposition de couleur, il suffit de sous-échantillonner la chrominance. Les échantillons en face d'un récepteur de couleur rouge vont porter l'opposition de couleur rouge moins cyan, en face d'un récepteur vert, l'opposition vert moins magenta et en face d'un récepteur bleu, l'opposition bleu moins jaune. Dans le cas des cellules ganglionnaires midget du centre de la rétine, nous avons vu que le signal était le même que celui des cellules ganglionnaires.

Nous avons vu dans le chapitre précédent qu'il existe un deuxième site d'adaptation sur les cellules ganglionnaires. Quelle est l'influence de cette adaptation sur le signal, des cellules ganglionnaires? Pour répondre à cette question, nous avons simulé le traitement de la rétine sur des images. Le gain des cellules bipolaires est assez faible, car il correspond à la différence entre un signal et sa version filtrée passe-bas. L'adaptation a pour effet d'augmenter le contraste et permet donc au signal

de garder une gamme utile, elle a donc des influences sur l'apparence des couleurs [110] qui pourrait être en relation avec la structure spatiale des images [109]. C'est une adaptation au contraste. Cette adaptation s'applique indifféremment sur les signaux de luminance et de chrominance. La figure 5.16 illustre sur des images, le traitement effectué par la deuxième non-linéarité des cellules ganglionnaires sur le signal multiplexé.





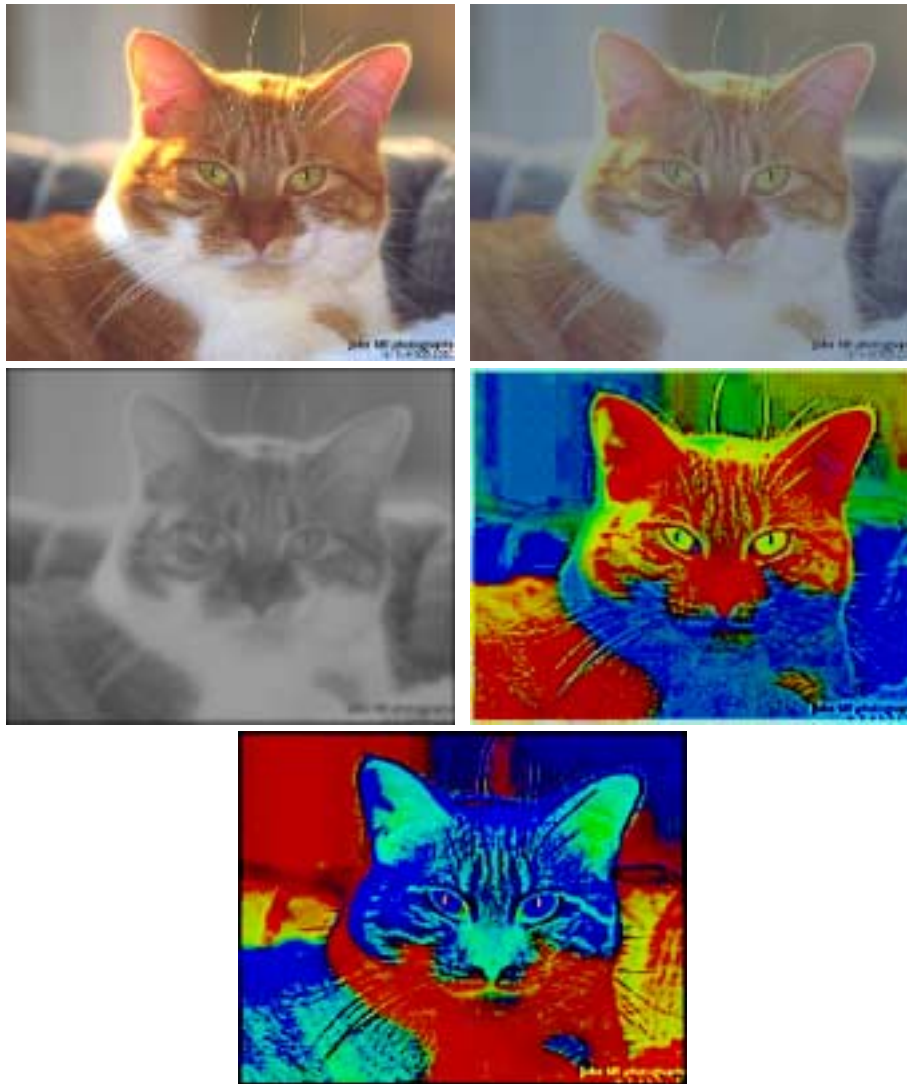


Figure 5.16: Effet de la deuxième non linéarité sur le signal des cellules ganglionnaires. En haut - A gauche l'image originale. A droite l'image compressée par la loi de compression des photorécepteurs avec l'état d'adaptation calculé comme la moyenne sur toute l'image. Cette image est également filtrée par le filtre spatial des cônes. En dessous - A gauche le filtrage des cellules horizontales. A droite - L'image portée par les cellules ganglionnaires midgets ON et en dessous les OFF. La dynamique des signaux est maximale grâce à la non linéarité des cellules ganglionnaires.



Pour réaliser cette simulation nous avons appliqué une loi de type Naka-Rushton sur les cellules ganglionnaires ON et OFF. L'état d'adaptation est donné par la moyenne spatiale des signaux.

On peut ensuite extraire les signaux de luminance et de chrominance. Pour représenter le signal de chrominance qui contient les oppositions de couleurs, donc des valeurs positives et négatives, on peut ajouter un niveau moyen de manière à rendre les signaux positifs. On a de cette manière une représentation des oppositions de couleurs à luminance constante. La figure 5.17 représente les signaux de luminance et de chrominance extraits du signal des cellules ganglionnaires.

Les images de luminance ON et OFF montrent clairement un réhaussement des contours des objets. Ce réhaussement peut être encore plus prononcé suivant les paramètres de filtrage que nous choisissons. L'image des oppositions de couleurs montre des zones plus ou moins larges de couleur uniforme. La chrominance agit comme remplissage des zones entre les contours avec une couleur uniforme.



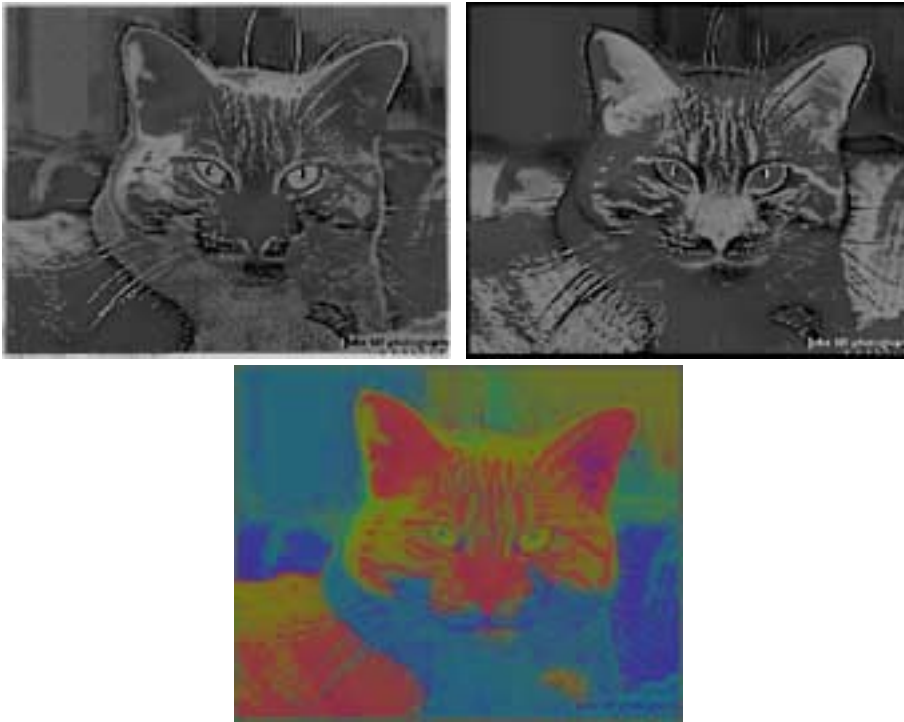


Figure 5.17: Représentation de la luminance ON et OFF et de la chrominance. La luminance est filtrée passe-haut. On voit que les contours des objets sont réhaussés. La chrominance est représentée à luminance constante.



## 5.3 CGL et cortex primaire

Les axones des cellules ganglionnaires se projettent principalement dans le corps genouillé latéral. Dans cette structure en couches, les projections de la voie magnocellulaire sont localisées différemment de celles de la voie parvocellulaire. Ensuite, les informations sont projetées dans l'aire visuelle V1. Dans cette aire visuelle, les informations sont arrangées en colonnes. Chaque colonne correspond à une portion du champ visuel et comporte plusieurs types d'informations sur ce champ. En particulier elle contient des cellules qui répondent à la couleur et à la luminance. Les cellules qui répondent à la couleur sont situées au centre, alors que celles de luminance sont situées à la périphérie de la colonne. Il y a une réorganisation spatiale de luminance et de chrominance.

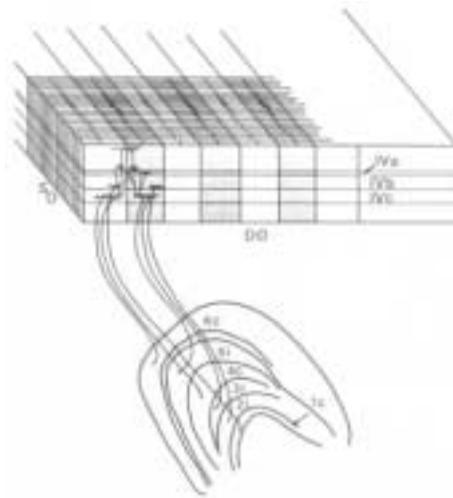


Figure 5.18: Colonne de dominance oculaire

D'autre part ces colonnes réunissent différents types d'informations sur une position spatiale du champ de vision. En premier lieu, il y a une fusion des deux hémichamps de l'oeil droit et de l'oeil gauche. D'autre part, ces colonnes contiennent des informations d'orientation, ou plus généralement de structure de l'image pour différentes fréquences spatiales. On peut donc généraliser la notion de sous-échantillonnage pour les cellules du cortex visuel. Comme dans le cas de la couleur où l'on a une juxtaposition des informations de couleur le long de la rétine, on peut considérer le cortex visuel comme une juxtaposition spatiale des informations de luminance, chrominance, orientations et fréquences spatiales. C'est-à-dire que l'on

a une *image vectorielle* composée de plusieurs caractéristiques à chaque position spatiale.

Nous avons vu au cours de ce chapitre que ce mode de représentation de l'information peut apporter des facilités de traitement en parallèle avec des caractéristiques différentes pour certains types d'information. On peut alors considérer les filtres de Gabor orientés, présents dans le cortex visuel primaire comme des récepteurs de plusieurs types, dépendant de l'orientation et des fréquences spatiales. Les algorithmes que nous avons détaillé sur les différents type de photorécepteurs de la rétine peuvent s'appliquer sur les signaux échantillonnés par les filtres de Gabor. De cette manière on peut définir différentes propriétés au vecteur de caractéristiques comme le sont la luminance et la chrominance dans le cas de la couleur et appliquer en parallèle des traitement différents sur ces caractéristiques.



# Conclusion

La compréhension de la vision des couleurs est un problème qui a connu de nombreux développements depuis de nombreuses années. A partir des travaux de Newton qui ont mis en évidence les caractéristiques physiques de la couleur, la connaissance des mécanismes biologiques semblait indispensable pour comprendre la perception de la couleur et apprendre à la maîtriser. Aujourd'hui, les nombreuses études biologiques et psychophysiques permettent de caractériser la machine de vision humaine.

La vision des couleurs est initiée par trois types de récepteurs dans la rétine, sensibles à trois gammes de longueurs d'onde. Mais, l'échantillonnage spatial de ces trois couleurs révèle des caractéristiques particulières. A chaque position spatiale de la rétine il y a un seul type de récepteur. Ce mode d'échantillonnage réalise un multiplexage spatial des informations de luminance et de chrominance. Ce multiplexage admet deux propriétés essentielles.

D'une part, la notion de luminance définie par une composition positive de ces trois couleurs est une information prépondérante dans le système visuel. Elle occupe une grande place dans la représentation visuelle quelle que soit la répartition spatiale des différents récepteurs sur la surface de la rétine. Cette information nous permet d'identifier les objets en segmentant les images par leurs contours lumineux.

D'autre part, la vision des couleurs est également possible. L'acuité spatiale de la couleur est plus faible que celle de la luminance, par contre, le seuil de détection des variations de couleur est plus faible que celui des variations de luminance. La couleur est codée par les neurones en opposition de couleur. C'est-à-dire que les neurones portent l'information rouge moins verte et bleu moins jaune. Cette dernière caractéristique est également une conséquence directe de l'échantillonnage spatial par la rétine.

Le traitement de la rétine est également non linéaire. La non-linéarité est adaptative et prend en compte la variété des signaux naturels qui parviennent à la rétine. Nous avons élaboré un modèle du traitement non linéaire issu de la biologie, qui permet de reproduire assez fidèlement les données expérimentales relatives aux mesures des seuils de discrimination couleur. Ce modèle fait apparaître deux non-linéarités qui encadrent un codage en opposition de couleur.

La première non-linéarité est due aux photorécepteurs. Pour coder la grande plage des signaux qui parviennent à la rétine entre la pénombre et le plein soleil de midi, les photorécepteurs réalisent une compression. Cette compression est adaptative pour garantir une bonne dynamique des signaux échantillonnés. L'état d'adaptation est donné par une moyenne locale spatiale et temporelle des signaux, la compression a pour effet de centrer les signaux autour de cette moyenne. C'est une opération de centrage.

La deuxième non-linéarité est portée par les cellules ganglionnaires, dernière couche de neurones de la rétine avant le nerf optique. Cette non-linéarité est également adaptative, elle est appelée adaptation au contraste et permet de calibrer la gamme dynamique des signaux autour de la moyenne. C'est une opération de normalisation.

Les neurones de la rétine traitent le multiplexage de luminance et de chrominance en parallèle filtrant passe-bas le signal de chrominance et passe-haut celui de la luminance. Les connexions spatiales entre les neurones d'une même couche permettent d'accorder le filtrage spatial à la luminance ou à la chrominance. Les connexions entre les cellules réceptrices permettent de réduire le bruit d'échantillonnage tout en conservant les caractéristiques chromatiques du signal. Les connexions entre les cellules horizontales réalisent une mesure de la luminance moyenne locale qui sert pour définir le niveau d'adaptation des photorécepteurs. Au niveau des cellules bipolaires ce signal de luminance moyen est soustrait du signal des photorécepteurs réalisant un filtrage passe-haut de la luminance.

Ces caractéristiques pourraient être utilisées pour la définition d'une nouvelle colorimétrie. Elles sont en grande partie prises en compte dans la définition du système Lab. Comme nous l'avons vu ce système est non linéaire et défini par rap-

port aux caractéristiques chromatiques de l'illuminant, il tient également compte du codage en opposition de couleur : les composantes a et b représentent approximativement les canaux rouge moins vert et bleu moins jaune. Mais un système colorimétrique proche de la vision humaine doit tenir compte des effets d'adaptations, ce qu'il ne fait pas. Cette *colorimétrie adaptative* apporterait l'avantage de prévoir l'apparence d'une couleur quelles que soient les conditions d'observations.

L'adaptation s'applique sur différentes caractéristiques de la vision, le codage de la couleur et de la luminance, les filtrages spatial et temporel. Les mécanismes d'adaptations peuvent être locaux ou globaux, il est important de bien les caractériser pour les maîtriser. Cependant, il est également important que le système soit inversible de manière à pouvoir échanger les données indépendamment des conditions d'observations.

Depuis plusieurs années, des circuits analogiques de vision font leur apparition dans les laboratoires et dans le commerce [65, 6]. Leur but est de grouper le maximum de fonctions qui seront réalisées en parallèle dans le circuit. Au laboratoire, nous avons également construit des circuits analogiques de vision [92]. Le dernier né est une rétine de 64x64 pixels capable de s'adapter au niveau de luminosité, et de détecter des objets en mouvement, en masquant les zones immobiles de l'image. Il est tout à fait réaliste d'envisager la construction d'un circuit analogique capable de traiter le signal de couleur. Ce circuit adaptatif pourrait reproduire les caractéristiques de vision des couleurs et permettre une mesure de la couleur qui soit robuste et efficace.

D'une manière plus générale, notre travail peut s'étendre aux algorithmes de vision de plus haut niveau. Les méthodes développées pour l'étude de la couleur comme signal vectoriel peuvent s'appliquer au cortex visuel primaire. On peut traiter les caractéristiques d'orientation et de bandes de fréquences par les mêmes opérations et procédés que le traitement de la couleur, cela permet de coupler les caractéristiques et de traiter en parallèle les problèmes. On peut considérer les bancs de filtres de Gabor orientés présents dans le cortex visuel équivalents aux différents types de photorécepteurs et s'inspirer des traitements réalisés au niveau de la couleur pour induire des propriétés particulières au vecteur de caractéristiques

comme le sont la luminance et la chrominance au sein de la couleur.

Ce travail ouvre des perspectives dans trois directions. D'une part, il pourrait permettre la définition d'une colorimétrie adaptative, tenant compte des effets d'adaptation du système visuel humain et permettre une mesure de la couleur qui soit conforme à la perception humaine. D'autre part, il est possible de construire des capteurs de vision couleur aussi efficaces et robustes que la vision des couleurs chez l'homme. Et finalement, il fournit des méthodes d'investigation de signaux vectoriels qui pourraient s'appliquer au cortex visuel.

# Bibliographie

- [1] P. Ahnelt and H. Kolb. Horizontal cells and cone photoreceptors in human retina: A golgi-electron microscopic study of spectral connectivity. *The Journal of Comparative Neurology*, 343: 406–427, 1994.
- [2] D. Alleysson. *Traitement d'images couleur par un modèle de la vision des vertébrés*. Rapport de dea, INPG Institut National Polytechnique de Grenoble, June 1995.
- [3] D. Alleysson and D. Bichsel. *Application de la théorie des ondellettes au traitement du signal*. Rapport de fin d'étude, Ecole d'ingénieurs de Genève, 1994.
- [4] D. Alleysson and J. Héroult. Photoreceptor non-linearities can account for the macadam ellipses. *European Conference on Visual Perception*, 1997.
- [5] D. Alleysson and J. Héroult. Differential thresholds in colour perception: A consequence of retinal processing and photoreceptor non-linearities. *European Conference on Visual Perception*, 1998.
- [6] X Arreguit, A. V. Schaik, F.V. Baudin, M. Bidiville, and E. Raeber. A cmos motion detector system for pointing devices. *IEEE Journal of Solid State Circuits*, 31(12), December 1996.
- [7] J.J. Atick, Z. Li, and A.N. Redlich. Color coding and its interaction with spatiotemporal processing in the retina. Technical report, IASSNS-HEP-90/75, 1990.
- [8] J.J. Atick, Z. Li, and A.N. Redlich. Understanding retinal color coding from first principles. *Neural computation*, 4: 559–572, 1992.

- [9] D. A. Baylor, B.J. Nunn, and J.L. Schnapf. Spectral sensitivity of cone of the monkey macaca fascicularis. *Journal of Physiology*, 390: 145–160, 1987.
- [10] D.A. Baylor, M.G.F. Fuortes, and P.M. O'Bryan. Receptif fields of single cones in the retina of turtle. *J. Physiol*, 24: 265–294, 1971.
- [11] W.H.A. Beaudot. *Le traitement neuronal de l'information dans la rétine des vertébrés*. Thesi report, Institut National Polytechnique de Grenoble, 1994.
- [12] W.H.A. Beaudot. Sensory coding in the vertebrate retina : towards an adptative controle of visual sensitivity. *Computation in Neural systems*, 7: 317–323, 1996.
- [13] J.K. Bowmaker and H.J.A. Dartnall. Visual pigments of rods and cones in a human retina. *J. Physiol.*, 298: 501–511, 1980.
- [14] R.M. Boynton. History and current status of a physiologically based system of photometry and colorimetry. *Journal of Optical Society of America*, 13(8): 1609–1621, August 1996.
- [15] R.M. Boynton and J. Gordon. Bezold-brucke hue shift measured by color-naming technique. *Journal of Optical Society of America*, 55: 78–86, 1965.
- [16] R.M. Boyton and N. Kambe. Chromatic difference steps of moderate size measured along theoretically critical axes. *Color Research and Application*, 5(1): 13–23, 1980.
- [17] W.R.J. Brown and D.L. MacAdam. Visual sensitivities to combined chromaticity and luminance differences. *Journal of Optical Society of America*, 39: 808–834, 1949.
- [18] G. Buchsbaum and A. Gottschalk. Trichromacy, opponent colours coding and optimum colour information transmission in the retina. *Proc. R. Soc. Lond.*, 220: 89–113, 1983.
- [19] P. Buser and M. Imbert. *Neurophysiologie Fonctionnelle*. Hermann, Paris, 1987.

- [20] D.J. Calkins, S.J. Schein, Y. Tsukamoto, and P. Sterling. M and l cones in macaque fovea connect to midget ganglion cells by different numbers of excitatory synapses. *Nature*, 371(1): 70–72, September 1994.
- [21] EJ Chichilnisky and B.A. Wandel. Photoreceptor sensitivity changes explain color appearance shift induced by large uniform backgrounds in dichoptic matching. *Vision Research*, 35(2): 239–254, 1995.
- [22] G.R. Cole, T. Hine, and W. McIlhagga. Detection mechanisms in l-,m- and s-cone contrast space. *Journal of Optical Society of America*, 10(1): 38–51, January 1993.
- [23] C. Cui and J.K. Hovis. A general form of color difference formula based on color discrimination ellipsoid parameters. *Color Research and Application*, 20(3): 173–178, June 1995.
- [24] C.A. Curcio, K.A. Allen, K.R. Sloan, and al. Distribution and morphology of human cone photoreceptors stained with anti-blue opsin. *Journal of Comparative Neurology*, 312: 610–624, 1991.
- [25] D.M. Dacey. Circuitry for color coding in the primate retina. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 582–588, 1996.
- [26] D.M. Dacey and B.B. Lee. The blue-on opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. *Nature*, 367: 731–735, February 1994.
- [27] D.M. Dacey, B.B. Lee, D.K. Stafford, J. Pokorny, and V.C. Smith. Horizontal cells of the primate retina: Cone specificity without spectral opponency. *Science*, 271: 656–659, 1996.
- [28] A.M. Derrington, J. Krauskopf, and P. Lennie. Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *J. Physiol.*, 357: 241–265, 1984.
- [29] P.B. Detwiler and A.L. Hodgkin. Electrical coupling between cones in the turtle retina. *J. Physiol.*, 291: 75–100, 1979.

- [30] R.L. DeValois, I. Abramov, and G.H. Jacobs. Analysis of response patterns of lgn cells. *Journal of Optical Society of America*, 56: 966–977, 1966.
- [31] J.E. Dowling. *The retina: an approachable part of the brain*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press, 1987.
- [32] M. Déribéré. *La Couleur*, volume 220. Que Sais-Je, Presses universitaires de france, 1993.
- [33] D.D. Dudgeon and R.M. Mersereau. *Multidimensional Digital Signal Processing*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey, 1984. ISBN 0-13-604959-1.
- [34] O. Estévez and H. Spekreijse. The silent substitution method in visual research. *Vision Research*, 22: 681–691, 1982.
- [35] H.S. Fairman, M.H. Brill, and H. Hemmendinger. How the cie 1931 color-matching function were derived from wright-guild data. *Color Research and Application*, 22(1): 11–23, February 1997.
- [36] P. Gouras. The function of the midget system in primate color vision. *Vision Research*, 3 (suppl): 397–410, 1971.
- [37] P.D. Gowdy and C.M. Cicerone. The spatial arrangement of the l and m cones in the central fovea of the living human eye. *Vision Research*, 38: 2575–2589, 1998.
- [38] J. Guild. A critical survey of modern developments in the theory and technique of colorimetry and allied sciences. *Proc. Opt. Convention*, pages 61–146, 1926.
- [39] S.L. Guth. Model for color vision and light adaptation. *Journal of Optical Society of America*, 8(6): 976–993, June 1991.
- [40] S.L. Guth, R.W. Massof, and T. Benzschawel. Vector model for normal and dichromatic color vision. *Journal of Optical Society of America*, 70(2): 197–212, February 1980.



- [41] R.D. Hamer and C.W. Tyler. Phototransduction: Modeling the primate cone flash response. *Visual Neuroscience*, 12: 1063–1082, 1995.
- [42] R.W.G. Hunt. The heights of the cie colour-matching functions. *Color Research and Application*, 22(5): 335–335, October 1997.
- [43] C.R. Ingling and E. Martinez-Uriegas. The spatiotemporal properties of the r-g x-cell channel. *Vision Research*, 25(1): 33–38, 1985.
- [44] D. Jameson and L. M. Hurvich. Some quantitative aspects of an opponent-colors theory. i chromatic response and spectral saturation ii brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision. *Journal of Optical Society of America*, 45(7,8), AugustJuly 1955.
- [45] D. Jameson and L. M. Hurvich. Opponent chromatic induction: Experimental evaluation and theoretical account. *Journal of Optical Society of America*, 51(1): 46–53, January 1961.
- [46] D.B. Judd. Reduction of data on mixture of color stimuli. *Bur. Standards J. Res.*, 4: 515, 1930.
- [47] P.K. Kaiser and R.M. Boynton. *Human color vision*. ISBN 1-55752-461-0. Optical Society of America, 1996.
- [48] D.H. Kelly. Visual responses to time-dependent stimuli: Amplitude sensitivity measurements. *Journal of Optical Society of America*, 51: 422–429, 1961.
- [49] D.H. Kelly. Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. *Journal of Optical Society of America*, 73: 742–750, 1983.
- [50] D.H. Kelly, editor. *Visual Science and Engineering: Models and applications*. Marcel Dekker Inc, 1994.
- [51] D.H. Kelly and van Norren. Two-band model of heterochromatic flicker. *Journal of Optical Society of America*, 67: 1081–1091, 1977.
- [52] K. Knoblauch. Color difference threshold in young's theory. *Color Research and Application*, 19(4): 296–309, 1994.

- [53] H. Kolb. Anatomical pathway for color vision in the human retina. *Visual Neuroscience*, 7: 61–74, 1991.
- [54] H. Kolb, E. Fernandez, and R. Nelson. Webvision: The neural organization of the vertebrate retina. <http://insight.med.utah.edu/Webvision/>, 1998.
- [55] H. Kolb, P. Goede, S. Roberts, R. McDermott, and P. Gouras. Uniqueness of the s-cone pedicle in the human retina and consequences for color processing. *The journal comparative neurology*, 386: 443–460, 1997.
- [56] J. Kremers, B.B. Lee, J. Pokorny, and V.C. Smith. Responses of macaque ganglion cells and human observers to compound periodic waveforms. *Vision Research*, 33(14): 1997–2011, 1993.
- [57] B.B. Lee, J. Pokorny, V.C. Smith, and J. Kremers. Responses to pulses and sinusoids in macaque ganglion cells. *Vision Research*, 34(23): 3081–3096, 1994.
- [58] Y. LeGrand. Les seuils différentiels de couleur dans la théorie de young. *Rev. Opt.*, 28: 261–278, 1949.
- [59] D.L. MacAdam. Visual sensitivities to color differences in daylight. *Journal of Optical Society of America*, 32: 247–273, 1942.
- [60] D.L. MacAdam. Chromatic adaptation. *Journal of Optical Society of America*, 46(7): 500–513, July 1956.
- [61] D.L. MacAdam. A non linear hypothesis for chromatic adaptation. *Vision Research*, 1(9), 1961.
- [62] D.I.A MacLeod and R.M. Boynton. Chromaticity diagram showing cone excitation by stimuli of equal luminance. *Journal of Optical Society of America*, 69: 1183–1186, 1979.
- [63] R.E. Marc and H.G. Sperling. Chromatic organization of primates cones. *Science*, 196: 454–456, 1977.
- [64] E. Martinez-Uriegas. *Chromatic-Achromatic multiplexing in human color vision*, chapter 4, pages 117–187. Mark Dekker Inc. New York, 1994.

- [65] C. Mead. *Analog VLSI implementation of neural systems*. Addison Wesley Publishing Company Inc., 1989.
- [66] M. Melgosa, E. Hita, A.J. Poza, and al. Suprathreshold color-difference ellipsoids for surface colors. *Color Research and Application*, 22(3): 148–155, June 1997.
- [67] S.L. Merbs and J. Nathans. Absorption spectra of human cone pigments. *Nature*, 356: 433–435, 1992.
- [68] R.M. Mersereau. The processing of hexagonally sampled two-dimensional signals. *Proceedings of the IEEE*, 67(6): 930–949, 1979.
- [69] J.D. Mollon and J.K. Bowmaker. The spatial arrangement of cones in the primate fovea. *Nature*, 360: 677–679, 1992.
- [70] F.M De Monasterio and P. Gouras. Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, 251: 197–216, 1975.
- [71] K.T. Mullen. The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic grating. *Journal of Physiology*, 359: 381–400, 1985.
- [72] A.L Nagy, R.T Eskew, and R.M. Boynton. Analysis of color-matching ellipses in a cone-excitation space. *Journal of Optical Society of America*, 4(4): 756–768, 1987.
- [73] J. Nathans, S.L. Merbs, C.H. Weitz, and al. Molecular genetics of human visual pigments. *Annual Review of Genetics*, 26: 403–424, 1992.
- [74] Y. Nayatani. Examination of adaptation coefficients for incomplete chromatic adaptation. *Color Research and Application*, 22(3): 156–164, June 1997.
- [75] D. Osorio and T. R. J. Bossomaier. Human cone-pigment spectral sensitivities and the reflectances of natural surfaces. *Biological Cybernetics*, 67: 217–222, 1992.
- [76] D. Osorio, D.L. Ruderman, and T.W. Cronin. Estimation of errors in luminance signals encoded by primate retina resulting from sampling of natural

- images with red and green cones. *Journal of Optical Society of America*, 15(1): 16–22, January 1998.
- [77] F. Parra. Recherches sur le seuil différentiel de couleur. *Thèse de Doctorat d'état - Université de Paris.*, 1966.
- [78] C.A. Parraga, G. Brelstaff, T. Troscianko, and I. Moorhead. Color and luminance information in natural scenes. *Journal of Optical Society of America*, 15(3): 1–7, March 1998.
- [79] C. Pellissier. Aspects physico-mathématiques de la vision des couleurs. *Thèse de doctorat d'état - Université P. et M. curie Paris 6*, 1982.
- [80] B.T. Phong. Illumination for computer generated pictures. *Communications of the ACM*, 18(6): 311–317, 1975.
- [81] M.R. Pointer and G.G. Attridge. Some aspects of the visual scaling of large colour differences. *Color Research and Application*, 22(5): 298–307, October 1997.
- [82] J. Pokorny, V.C. Smith, and M.F. Wesner. *Variability in cone population and implication*, page 23. B.B. Lee, Plenum press, New York, 1991.
- [83] R.Dahari and H.Spitzer. Spatiotemporal adaptation model for retina ganglion cells. *Journal of Optical Society of America*, 13(3): 419–435, March 1996.
- [84] R.W. Rodieck. *Which cells code for color?* , pages 83–93. B.B. Lee, Plenum Press, New York, 1991.
- [85] D.L. Ruderman, T.W. Cronin, and C.C. Chiao. Statistics of cone response to natural images : implications for visual coding. *Journal of Optical Society of America*, 15(8): 2036–2045, 1998.
- [86] W.A.H. Rushton and H.D. Baker. Red/green sensitivity in normal vision. *Vision Research*, 4: 75–85, 1964.
- [87] J.L. Schnapf, T.W. Kraft, and D.A. Baylor. Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature*, 325: 439–441, 1987.

- [88] J.L. Schnapf, B.J. Nunn, M. Meister, and D.A. Baylor. Visual transduction in cones of the monkey macaca fascicularis. *Journal of Physiology*, 427: 681–713, 1990.
- [89] D.M. Schneeweis and J.L. Schnapf. Photovoltage of rod and cones in the macaque retina. *Science*, 268: 1053–1056, 1995.
- [90] S. Shah and M. D. Levin. Visual information processing in primate cone pathways - part i: A model. *IEEE Transactions on Systems, Man and Cybernetics*, 26(2): 259–274, April 1996.
- [91] R. Shapley and C. enroth Cugell. Visual adaptation and retinal gain controls. *Progr. Ret. Res.*, 3: 263–346, 1984.
- [92] G. Sicard, G. Bouvier, and V. Fristot. A light adaptative 4000 pixel analog silicon retina for edge extraction and motion detection. *Proceedings of MVA 98*, pages 392–395, 1998.
- [93] L. Silberstein and D.L. MacAdam. The distribution of color matchings around a color center. *Journal of Optical Society of America*, 35(1): 32–39, January 1945.
- [94] S.M. Smirnakis, M.J. Berry, D.K. Warland, and al. Adaptation of retinal processing to image spatial scale. *Letter to Nature*, 386: 69–73, March 1997.
- [95] V.C. Smith and J. Pokorny. Spectral sensitivity of the foveal cone photopigments between 400 and 500 nm. *Vision Research*, 15: 161–171, December 1973.
- [96] V.C. Smith and J. Pokorny. The design and use of a cone chromaticity space: A tutorial. *Color Research and Application*, 21(5): 375–383, October 1996.
- [97] N. I. Speranqkaya. Determination of spectrum color co-ordinates for twenty-seven normal observers. *Optics and sperctoscopy*, 7: 424–, 1959.
- [98] W.S. Stiles and J.M. Burch. N.p.l. colour matching investigation: final report (1958). *Optica Acta*, 6(1), 1959.

- [99] L. Stryer. *Les molécules de la vision*, chapter 3, page 43. Les mecanismes de la vision - Bibliothèque Pour la Science, 1990.
- [100] R. Sève. *Physique de la couleur: De l'apparence colorée à la technique colorimétrique*. MASSON, 1996.
- [101] A. Torralba. Traitements spatio-temporels non linéaires dans un modèle de vision d'inspiration biologique. Technical report, DEA Signal Image Parole Grenoble, 1996.
- [102] A. Torralba-Bariuso, D. Alleysson, and J. Herault. Spatio-chromatic processing in the human retina: towards an optimal trade-off between spatial resolution and range colour perception. *Perception*, 27: 179, 1998. Supplement.
- [103] M.J. Tovée. Les gènes de la vision des couleurs. *La Recherche*, 26(272): 26–33, January 1995.
- [104] R.L. De Valois and K.K. De Valois. A multi-stage color model. *Vision Research*, 33(8): 1053–1065, 1993.
- [105] J.J. Vos and P.L. Walraven. On the derivation of the foveal receptor primaries. *Vision Research*, 11: 799–818, 1971.
- [106] B.A. Wandell. *Foundations of vision*. Sinauer Associates, Inc Massachussetts, 1995.
- [107] E.G.T. Wassef. Linearity of the relationship between the tristimulus values of corresponding colours seen under different conditions of chromatic adaptation. *Optica acta*, 6: 378–393, 1959.
- [108] M.A. Webster. Human colour perception and its adaptation. *Network: Computation in Neural System*, 7: 587–634, 1996.
- [109] M.A. Webster and E. Miyahara. Contrast adaptation and the spatial structure of natural images. *Journal of Optical Society of America*, 14(9): 2355–2366, 1997.

- [110] M.A. Webster and J.D. Mollon. The influence of contrast adaptation on color appearance. *Vision Research*, 34(15): 1993–2020, 1994.
- [111] M.A. Webster and J.D. Mollon. Adaptation and the color statistics of natural images. *Vision Research*, 37(23): 3283–3298, 1997.
- [112] D. Williams, N. Sekiguchi, and D. Brainard. Color, contrast sensitivity, and the cone mosaic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90: 9770–9777, November 1993.
- [113] D.R. Williams. *The cost of trichromacy for spatial vision*, pages 11–22. From Pigments to Perception. Prentice Hall New York, 1991.
- [114] K. Witt. Linearity and additivity of small color differences. *Color Research and Application*, 20(1): 36–43, February 1995.
- [115] W.D. Wright. A re-determination of the trichromatic coefficients of the spectral colours. *Trans. Opt. Soc.*, 201-218: 31, 1928-29.
- [116] S.M. Wu. Synaptic transmission in the outer retina. *Annual Reviews on Physiology*, 56: 141–168, 1994.
- [117] G. Wyszecki and G.H. Fielder. New color-matching ellipses. *Journal of Optical Society of America*, 61(9): 1135–1152, September 1971.
- [118] G. Wyszecki and W.S. Stiles. *Color science: Concepts and Methods, Quantitative data and formulae*. ISBN 0-471-02106-7. John Wiley and Sons, New York, 2nd edition, 1982.
- [119] T. Yeh, V.C. Smith, and J. Pokorny. Chromatic discrimination with variation in chromaticity and luminance: data and theory. *Vision Research*, 33(13): 1835–1845, 1993.