

Mechanisms of Colour Discrimination

Proceedings of an International
Symposium on the Fundamental
Mechanisms of the Chromatic Dis-
crimination in Animals and Man

Edited by YVES GALIFRET

MECHANISMS OF COLOUR DISCRIMINATION

PROCEEDINGS OF AN
INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE
FUNDAMENTAL MECHANISMS
OF THE CHROMATIC DISCRIMINATION
IN ANIMALS AND MAN
HELD IN PARIS AT THE COLLÈGE DE FRANCE
25-29 JULY 1958

SPONSORED BY THE
INTERNATIONAL COUNCIL
OF SCIENTIFIC UNIONS

SYMPOSIUM PUBLICATIONS DIVISION
PERGAMON PRESS

LONDON • OXFORD • NEW YORK • PARIS

1960

PERGAMON PRESS LTD
4 & 5 Fitzroy Square, London, W.1
Headington Hill Hall, Oxford

PERGAMON PRESS INC.
122 East 55th Street, New York 22, N.Y.
1404 New York Avenue, N.W., Washington 5, D.C.
P.O. Box 47715, Los Angeles, California

PERGAMON PRESS S.A.R.L.
24 Rue des Écoles, Paris V^e

PERGAMON PRESS, G.m.b.H.
Kaiserstrasse 75, Frankfurt am Main

Copyright

©

1960

PERGAMON PRESS LTD

Library of Congress Card No. 59-13719

PARTICIPANTS

CHAIRMAN : PRÉSIDENT

PIÉRON, H., Collège de France, Paris

REPORTERS : RAPPORTEURS

DARTNALL, H. J. A., Ophthalmological Research Unit, Institute of Ophthalmology, London.
VON FRISCH, K., Zoologisches Institut der Universität, München, D.B.R.
GALIFRET, Y., Laboratoire de Neurophysiologie Générale, Collège de France, Paris.
LE GRAND, Y., Laboratoire de Physique, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
HURVICH, L. M., Department of Psychology, New York University, New York.
RUSHTON, W. A. H., Trinity College, Cambridge, England.
STILES, W. L., National Physical Laboratory, Teddington, England.
VIAUD, G., suppléé par MÉDIONI, J., Laboratoire de Psychologie Animale, Faculté de Sciences, Strasbourg, France.

DISCUSSANTS : DISCUTANTS

ARNULF, A., Institut d'Optique, Paris.
AUERBACH, E., Vision Research Laboratory, Hadassah Medical School, Hebrew University, Jerusalem.
AUTRUM, H., Zoologisches Institut der Universität, München, D.B.R.
BAUMGARDT, E., Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne, Paris.
BENOIT, P., Laboratoire de Physiologie Générale, Faculté de Sciences, Marseille, France.
BISHOP, P. O., Department of Physiology, University of Sidney, Sidney, Australia.
BOUMAN, M. A., Institut v. Zintuigfysiologie, Soesterberg, Holland.
DEKKING, H. M., Clinique Ophtalmologique de l'Université, Groningue, Holland.
DUBOIS-POULSEN, A., Clinique Ophtalmologique des Quinze-Vingts, Paris.
FARNSWORTH, D., U.S. Department of the Navy, Office of Naval Research, Branch Office, London.
FESSARD, A., Laboratoire de Neurophysiologie Générale, Collège de France, Paris.
HANSEL, C. E. M., Department of Psychology, Manchester University, Manchester, England.
HURVICH, Dorothea, Department of Psychology, New York University, New York.
INGVAR, D. H., Department of Physiology, University of Lund, Lund, Sweden.
KRINSKY, N., Biological Laboratories, Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A.
KRUGER, L., Department of Physiology, Johns Hopkins University School of Medicine, Baltimore, U.S.A.
LENNOX, Margaret, Universitetets Neurofysiologiske Institut, Copenhagen.
MARRIOTT, F. H. C., University Laboratory of Physiology, Oxford, England.
MONNIER, M., Physiologisches Institut der Universität Vesalianum, Basle, Switzerland.
PIRENNE, M. N., University Laboratory of Physiology, Oxford, England.
RIGGS, L. A., Walter S. Hunter Laboratory of Psychology, Brown University, Providence, U.S.A.
SCHEGLMAN, L., Psychologischen Institut de Universität, Tübingen, D.B.R.
STEVENS, S. S., Psychological Laboratories, Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A.

- TANSLEY, Katherine, Ophthalmological Research Unit, Institute of Ophthalmology, London.
- DE VALOIS, R. L., Departments of Psychology and Ophthalmology, University of Michigan, Ann Arbor, U.S.A.
- VERRIEST, G., Clinique Ophtalmologique de l'Université, Gand, Belgium.
- WALRAVEN, P. L., Clinique Ophtalmologique de l'Université, Groningue, Holland.
- WEALE, R. A., Ophthalmological Research Unit, Institute of Ophthalmology, London.
- WIRTH, A., Clinica Occulistica dell'Università, Rome, Italy.
- WOLKEN, J. J., Biophysical Research Laboratory, University of Pittsburg, School of Medicine, Pittsburg, U.S.A.
- WRIGHT, W. D., Technical Optic Section, Imperial College of Science and Technology, University of London, London.
- ZANEN, J., Department d'Ophtalmologie, Hôpital Universitaire Brugman, Brussels, Belgium.

CONTENTS

Page
vii

List of Participants

INAUGURAL LECTURE : CONFÉRENCE INAUGURALE

- Allocation Introductive du Président 3
H. PIÉRON

ZOOLOGICAL INVENTORY : INVENTAIRE ZOOLOGIQUE

- Über den Farbensinn der Insekten 19
K. VON FRISCH
DISCUSSION: 29
H. PIÉRON, L. M. HURVICH, Y. LE GRAND, J. MEDIONI, K. VON FRISCH,
H. AUTRUM, M. N. PIRENNE

- La Vision Chromatique Chez les Animaux (Sauf les Insectes) 41
G. VIAUD
DISCUSSION: 55
H. PIÉRON, K. VON FRISCH, J. MEDIONI,
R. L. DE VALOIS, M. MONNIER, G. VERRIEST

NEUROPHYSIOLOGICAL PROBLEMS : PROBLÈMES NEUROPHYSIOLOGIQUES

- At the Retinal Level 69
W. A. H. RUSHTON
DISCUSSION: 87
H. PIÉRON, R. A. WEALE, K. TANSLEY, L. A. RIGGS,
G. VERRIEST, E. BAUMGARDT, D. HURVICH,
H. M. DEKKING, H. AUTRUM, P. BENOIT, A. FESSARD,
M. N. PIRENNE, Y. LE GRAND, W. S. STILES, E. AUERBACH

- Au Niveau des Voies et des Centres 101
Y. GALIFRET
DISCUSSION: 111
H. PIÉRON, R. L. DE VALOIS, M. LENNOX,
D. H. INGVAR, R. A. WEALE, P. O. BISHOP,
J. MEDIONI, A. FESSARD, L. KRUGER, M. MONNIER

BIOCHEMICAL PROBLEMS : PROBLÈMES BIOCHIMIQUES

- Visual Pigments of Colour Vision 147
H. J. A. DARTNALL
DISCUSSION: 162
H. PIÉRON, W. A. H. RUSHTON, E. BAUMGARDT, R. A. WEALE,
D. HURVICH, N. KRINSKY, J. J. WOLKEN, E. AUERBACH

CONTENTS

PSYCHOPHYSICAL PROBLEMS : PROBLÈMES PSYCHOPHYSIQUES

The Trichromatic Scheme	187
-------------------------	-----

W. S. STILES

DISCUSSION:

H. PIÉRON, H. J. A. DARTNALL, W. A. H. RUSHTON

196

The Tetrachromatic Scheme	199
---------------------------	-----

L. M. HURVICH

DISCUSSION:

H. PIÉRON, M. N. PIRENNE, W. D. WRIGHT

213

Exposés et Rapport Synthétique sur les Schémas Psychophysiques	221
--	-----

H. PIÉRON, L. SCHEGLMAN, C. E. M. HANSEL

Vue d'Ensemble sur les Schémas Psychophysiques	233
--	-----

Y. LE GRAND

DISCUSSION:

H. PIÉRON, A. DUBOIS-POULSEN,

W. A. H. RUSHTON, H. M. DEKKING, W. D. WRIGHT

242

CLOSING SESSION : SÉANCE DE CLOTURE	259
-------------------------------------	-----

H. PIÉRON, D. HURVICH

DISCUSSION:

H. PIÉRON, E. BAUMGARDT, D. FARNSWORTH, G. VERRIEST,

P. L. WALRAVEN, M. MONNIER, Y. LE GRAND, L. A. RIGGS

ALLOCUTION INTRODUCTIVE
DU PRÉSIDENT

ALLOCUTION INTRODUCTIVE DU PRÉSIDENT

LE PROFESSEUR HENRI PIÉRON

*Le Professeur Henri Piéron, président, souhaite la bienvenue aux participants.
Puis,*

Il est remarquable que, en dépit de l'ampleur des recherches, de la multiplicité des rencontres entre spécialistes, de l'importance des perfectionnements techniques, des moyens qui sont fournis aux laboratoires, le problème des mécanismes fondamentaux sur lesquels repose la vision des couleurs n'est pas actuellement résolu de façon satisfaisante.

Nous voyons toujours essayer de nouveaux schémas, et les deux schémas classiques, celui de Young-Helmholtz et celui de Hering, s'opposent encore aujourd'hui.

A certains moments, l'un des deux l'a emporté, à d'autres moments, c'est l'autre schéma, et, à l'heure actuelle, vraiment, on se trouve dans une situation où l'on peut hésiter entre ces deux modalités, la trichromatique ou celle des couples antagonistes.

Ce retard, évidemment, il tient un peu à ce que le domaine de la couleur n'est pas celui des armes de guerre, mais il tient aussi à ce qu'il implique des compétences extrêmement diverses.

Il est bien certain que nous avons toujours la grande tradition des physiiciens, mais qui ont la tentation d'envisager le problème sous l'angle pratique de la colorimétrie, avec un observateur standard qui est commode, mais auquel ne correspond souvent aucune individualité précise.

Nous avons des psychologues qui, eux, au contraire, se préoccupent surtout de perceptions interprétatives. Les biochimistes sont bien soucieux d'atteindre des substances pures, et ce n'est pas commode. Les neurophysiologistes ne sont pas toujours suffisamment soucieux de conditions de stimulation physique rigoureuses, et ils ont longtemps négligé les aboutissements psychologiques, les processus corticaux qui interviennent toujours. Les zoologistes sont surtout des éthologistes, c'est-à-dire des observateurs. Ils n'ont pas été toujours au courant des difficultés que pose l'expérimentation correcte. Aussi, le rapprochement des spécialistes est fructueux. Nous en avons eu des exemples ces dernières années. Ils se sont, en effet, multipliés.

Nous avons ici le Dr. Stiles et le Dr. Wolken, à qui on peut être reconnaissant de leur effort pour les symposia qu'ils ont organisés récemment. Eh

bien, c'est dans cette perspective de l'utilité de ces rapprochements, c'est avec une certaine confiance en leur fécondité qu'a été conçu notre symposium inter-unions, qui a été patronné par le Conseil international des Unions scientifiques: La physique, la biochimie, les sciences biologiques, les sciences physiologiques, la psychologie scientifique. Nous espérons que l'on pourra arriver à faire le point, dans une certaine mesure, des données qui sont le plus solidement acquises, et, en même temps, d'indiquer des voies nouvelles de recherche qui s'annoncent particulièrement fructueuses, en se mettant en garde contre des illusions et des erreurs. Il faut bien reconnaître qu'il est utile que nous nous familiarisions, les uns et les autres, avec des langages et des modes de pensée qui sont assez différents. Eh bien, c'est par le contact direct que cette familiarisation peut être le mieux obtenue.

Les sciences biologiques sont évidemment au centre, car c'est une vérité première, mais elle est quelquefois oubliée: la lumière est un phénomène biologique, et, à plus forte raison, la couleur. La couleur, nous le savons bien, n'a pas d'existence physique réelle, et cependant elle joue dans la vie courante un rôle extrêmement considérable. C'est donc sur des êtres vivants que les recherches doivent nécessairement porter — des êtres vivants, aussi bien les animaux que les hommes. Mais les conditions expérimentales et les méthodes ne peuvent pas être entièrement identiques dans les deux cas.

Pour les hommes, on a cet avantage de la communication verbale qui nous fournit des informations précieuses, et une bonne volonté de collaboration, sur laquelle nous ne pouvons pas compter chez les animaux.

Mais il y a des inconvénients. Le langage est quelquefois dangereux, car il y a bien des incertitudes dans la signification des mots, et vous savez que quand on comptait sur le langage pour déceler des dyschromatopsies, eh bien, la plupart du temps, on n'arrivait pas à les connaître parce que les daltoniens emploient les mots de 'rouge' et de 'vert' comme si, réellement, les impressions de rouge et de vert étaient parfaitement connues. D'autre part, toute l'expérimentation neurophysiologique chez l'homme est extrêmement difficile. Et enfin — j'y reviendrai — il y a des influences suggestives qui peuvent aussi s'exercer de façon réellement dangereuse.

Chez les animaux, alors, nous avons l'avantage, évidemment, de ne pas craindre la subjectivité — de ne pas craindre les influences suggestives. On est obligé d'utiliser des méthodes purement objectives — ceci est évidemment précieux; mais il est quelquefois délicat de trouver une méthode objective qui soit tout à fait satisfaisante et sûre. On a, dans bien des cas, commis des erreurs qui ont été à la base d'innombrables discussions. Le professeur von Frisch se souvient de celles qu'il a longtemps poursuivies avec Hess.

Dans bien des travaux on voit qu'on identifie pratiquement les différences d'action qui peuvent s'observer sous l'influence de longueurs d'ondes différentes comme dues à des différences de couleurs.

On compare des radiations de basse fréquence qu'on appelle 'rouges', d'autres de fréquence double qu'on appelle 'bleues', et on est conduit à admettre des spécificités chromatiques correspondantes, alors que, fort souvent, il s'agit seulement de l'intervention de deux systèmes de réception qui existent chez un grand nombre, chez la plupart des Vertébrés — et cela est une confusion qui est extrêmement commune.

Elle a été à la base des erreurs de Le Gros Clark, quand il a étudié le corps genouillé. On y reviendra. Il est certain que les travaux de De Valois ont montré, comme les critiques de Walls, que les interprétations de Le Gros Clark n'avaient aucune valeur.

Où bien, une simple différence dans l'efficacité lumineuse est aussi attribuée à une différence de couleur, en particulier dans de nombreuses études sur les animaux inférieurs — toutes les recherches sur les phototropismes. Cela tient à ce que l'on ne vérifiait pas l'égalité lumineuse sur laquelle on prétendait s'appuyer. Il y a une nécessité de connaître l'isophanie, l'égalité lumineuse. C'est le point sur lequel on doit s'appuyer quand on veut déterminer une capacité de discrimination chromatique. Pour toutes les méthodes que l'on emploie: de conditionnement, de dressage à la couleur des stimuli lumineux, c'est évidemment nécessaire.

Mais, dans la plupart des cas, on ne s'adresse pas à des stimulations lumineuses directes, en éclairant l'appareil récepteur avec une source lumineuse.

Ce qu'on examine, c'est la capacité de discrimination pour des objets vus, pour des surfaces vues, dans la mesure où ils sont éclairés. Par exemple, la méthode de Schlieper est fondée sur une réaction opto-cinétique à la rotation d'une surface présentant une hétérogénéité, hétérogénéité fondée sur la couleur, avec des stries colorées juxtaposées. Eh bien, cette méthode, elle est valable, dans la mesure où on s'assure d'une égalité dans la perception de la réflectance, de l'albedo des surfaces. C'est l'isoleucie, c'est l'égalité de 'lightness', qu'il est nécessaire de connaître. Or, les déterminations d'égalité — égalité phanique et, plus encore, égalité leucique — sont extrêmement variables, non seulement d'une espèce animale à une autre, mais même d'un individu à un autre. Et cela est vrai pour les individus humains.

On peut faire, comme de Vries, la comparaison de la luminosité, de la lucivité spectrale, à une radiation de 550 millimicrons, et comparer les valeurs obtenues: il l'a fait sur vingt-deux sujets — en prenant comme égale à 100 la valeur qu'il observait sur lui-même — et il a trouvé des variations, chez ces vingt-deux individus, allant de 100 à 236 — par conséquent une variabilité énorme qui fait que, si l'on croit pouvoir, sur un opérateur standard, déterminer la véritable lucivité d'une radiation spectrale, on commet des erreurs qui peuvent se traduire et entraîner quelquefois des conclusions tout à fait fausses. Nous n'avons malheureusement pas, à la base, actuellement, de la détermination de l'observateur standard, des données statistiques qui

soient réellement satisfaisantes. On n'a pas étudié d'une façon statistique correcte, comme on le fait pour la taille des individus, cette constante qu'est la lucivité spectrale.

Dans un article de 1957 de l'Optical Society, Nimeroff signale qu'il faudrait au moins connaître, à côté des valeurs significatives que l'on adopte, les indices de dispersion, les variances, pour qu'on se rende mieux compte de la possibilité d'erreur, de la marge d'erreur probable que l'on commettra.

Evidemment, on arrive, dans les études animales, à vaincre cette difficulté — et c'est en particulier ce qu'a fait le professeur von Frisch, chez les abeilles, comme il nous l'exposera lui-même, si l'on confronte à une surface colorée une série, mais assez complète, de surfaces achromatiques comportant, d'après le taux de la réflectance, des graduations de leucies à peu près continues entre le noir et le blanc.

Mais l'interprétation de ce qu'on appelle l'homochromie, que l'on observe chez certaines espèces animales, comme faisant partie de la notion de mimétisme, et sur laquelle on fonde souvent la réalité d'une vision chromatique, est très souvent erronée.

L'adaptation se limite généralement à une certaine homoleucie avec le substrat. C'est ce que j'ai observé pour des Isopodes, en particulier, en 1914, et il n'y a pas de doute que l'apparence d'homochromie dans ce cas était une homoleucie, c'est-à-dire que cela ne signifiait rien du tout au point de vue d'une capacité de discrimination chromatique.

Nous aurons l'occasion, peut-être, de reparler de ce point en étudiant l'inventaire de la vision des couleurs, mais je vous signale tout de suite cette cause d'erreur considérable.

Dans la recherche des critères objectifs satisfaisants, l'on a évidemment la tentation d'utiliser cette manifestation assez facilement enregistrable, même chez l'homme, que fournit l'électrorétinogramme.

Mais là on s'est aperçu de la difficulté du problème, du fait que l'onde b, cette onde positive, qui paraît marquer l'efficacité de l'excitation lumineuse, est surtout dominée par le système récepteur des bâtonnets qui ne fournissent pas du tout de capacité de discrimination chromatique.

Evidemment, on tend à distinguer — et c'est là un progrès fort intéressant — une onde que l'on appelle l'onde x, et qui n'est plus l'onde b des batonnets, mais la différenciation est souvent extrêmement difficile.

Aussi est-il extrêmement important — et c'est un des points auxquels, je crois, on ne fera jamais assez attention — de se rappeler qu'il y a des animaux dont les rétines sont dépourvues de bâtonnets. Par conséquent, il y a là une possibilité d'éliminer une de ces causes d'erreurs essentielles qui est l'intervention de différentes actions en fonction de la longueur d'onde, par la différence de sensibilité de la rhodopsine ou de la porphyroxine vis-à-vis des récepteurs photosensibles des cônes.

Aussi des données intéressantes ont déjà été acquises par Forbes dans des rétines de tortue avec une égalité d'amplitude de l'onde b pour des stimulations hétérochromatiques; il a pu constater l'existence, dans certains changements de longueurs d'ondes, d'une réaction spécifique, qui pouvait être attribuée, cette fois, à un changement de système récepteur. Il n'y avait pas d'influence ni d'intervention variable du récepteur photopique, d'un côté, et scotopique, de l'autre.

Je pense que nous aurons des renseignements très intéressants, qui seront donnés par le professeur Autrum, dans ses recherches sur *Calliphora*, où il a utilisé aussi des manifestations d'électrorétinogrammes, avec des stimulations alternées.

Nous avons distingué l'homophanie, c'est-à-dire l'égalité dans l'impression subjective de luminance (*subjective brightness*) qui est une sensation élémentaire, lorsqu'on ne cherche pas à la traduire en une impression quantitative. Mais cette homophanie doit être distinguée complètement de l'homoleucie, ce que l'on ne fait pas toujours, car celle-ci est une appréciation perceptive qui, sous des éclaircissements qui peuvent être très inégaux, avec des sensations lumineuses, des sensations de phanie, très variables, permettent de se rendre compte d'une certaine constante des surfaces et des objets que nous reconnaissons ainsi: appréciation d'une réflectance, d'un albedo. Evidemment, dans cette appréciation, la sensation lumineuse que nous fournit la surface examinée joue un très grand rôle, mais avec des éléments correcteurs qui tiennent à tout un *pattern* d'ensemble de nos impressions. Il faut insister sur l'importance capitale de cette distinction qui ne s'est imposée que très tardivement et qui, vous le savez, a été complètement méconnue par Hering, qui a envisagé le blanc et le noir comme des sensations élémentaires.

Les perceptions constituent toujours des interprétations d'ensembles plus ou moins complexes, qui comprennent des sensations d'origines parfois diverses, des souvenirs, assurant une connaissance du monde extérieur propre à diriger des comportements adaptés. Mais elles comportent une marge considérable de variabilité, variabilité inter-individuelle et variabilité, même, intra-individuelle, chez le même individu.

La leucie nous fournit une caractéristique perceptible des objets maintenus dans des conditions variées d'éclaircissement, et la caractéristique se complète de l'électivité de la réflectance, de la couleur de l'objet qui est une chromoleucie. Là encore, nous n'avons pas de sensation élémentaire, par exemple, de marron, de brun, de rose.

Nous savons isoler les stimulations réflexives sans qu'on puisse avoir de renseignements par ailleurs sur les éclaircissements; ces impressions qui nous paraissent des sensations de couleurs tout comme les autres, ne sont plus alors perceptibles, elles n'existent plus! On ne peut pas, avec de la lumière, faire — à volonté, du rose ou du brun. Ce n'est que dans des conditions

artificielles que ces réflexions, par des surfaces d'objets, peuvent nous donner des sensations élémentaires. Mais alors, ce sont toujours des impressions lumineuses et qui nous donnent les mêmes sensations de couleurs que l'on peut déterminer avec des ondes spectrales.

Il en est de même pour les grandeurs et les formes visuelles des objets. Vous savez qu'elles ne sont pas en correspondance univoque avec les images rétinienne. Lorsque l'on a placé des prismes déformants devant les yeux d'un sujet, et qu'on les a laissés devant lui durant un temps assez long — l'expérience a été nettement faite par Ivo Kohler — les déformations s'atténuent peu à peu et les perceptions correctes se rétablissent. Et c'est lorsqu'on enlève les prismes que la déformation en sens inverse, momentanément au moins, se manifeste. De même, pour les grandeurs d'objets: nous savons très bien que la grandeur de l'image rétinienne ne donne pas directement la grandeur de l'objet, mais qu'elle est fonction d'une certaine appréciation des distances.

Eh bien, il en est tout à fait de même en ce qui concerne les leucies. Des recherches récentes de Sanders et Wyszecki se sont adressées aux possibilités de connaître d'après des examens de surfaces colorées et non pas d'objets — en évitant, évidemment, des causes d'erreurs supplémentaires — avec des échelles, des papiers de Munsell — s'il y avait une équivalence possible entre la réflectance de la surface colorée et la réflectance achromatique des échelons du gris.

Or, on a constaté qu'il y avait des variations considérables, des variations individuelles. Chez trois sujets, par exemple, observant des équivalents de leucies avec des échantillons Munsell, alors qu'on leur présentait des échantillons qui avaient même réflectance au point de vue lumineux, d'après les calculs, on avait des valeurs qui, au lieu de la valeur 1, représentant cette égalité réelle, allait, chez un sujet, de 0,84 à 1,20 — chez un autre, de 0,85 à 1,22 — chez un troisième, de 0,90 à 1,54.

Passons à une autre cause d'erreur qui tient à une très forte tendance, dans la vision animale, à attribuer à la vision photopique comme telle la capacité de discrimination chromatique, et, dès lors, à admettre que, si l'on obtient, chez un individu animal, une courbe de visibilité, de lucivité spectrale, de type photopique, dans des conditions déterminées, on peut, de ce chef, conclure à la réalité de la vision chromatique.

Or, vous savez qu'il y a là, au contraire, des contestations. On a même nié la vision des couleurs chez tous les mammifères autres que les primates, comme l'a fait Miles, en particulier; c'est certainement excessif, mais cela repose sur des faits qui ont une valeur réelle, au moins pour certaines espèces. D'autre part, l'existence d'une achromatopsie totale — évidemment exceptionnelle — chez des hommes ayant une vision fovéale bien conservée, avec la courbe normale de lucivité spectrale, a bien montré l'indépendance possible

des deux termes habituellement associés. Walls et Heath purent établir que c'étaient les cônes qui étaient bien en jeu dans cette réception achromatique. On a pensé qu'il y avait, quelquefois, dans ce cas-là, un monochromatisme; mais quand on peut comparer — en l'absence, naturellement, d'anomalies monoculaires — le repère de la vision scotopique avec la vision photopique, on constate qu'il n'y a pas, dans ce cas-là, de vision colorée du tout. Corrélativement, je pense que l'on peut fortement douter que la courbe de lucivité photopique soit nécessairement, comme dans le schéma primitif, le simple résultat additif de courbes composantes d'absorption relevant de systèmes récepteurs qui assurent les électivités chromatiques.

Lorsque l'on fait des adaptations monochromatiques, comme je l'ai constaté en 1930, comme Wright l'a vu en 1934, comme Mandelbaum et Mintz'en 1941 l'ont constaté chez Hecht — et Hurvich et Rushton également — s'il y a une certaine électivité dans la dépression lumineuse qui est entraînée par l'adaptation tout au long du spectre, le spectre entier se trouve généralement atteint. D'autre part, les données récentes de Graham et Hsia sur les courbes de lucivité des daltoniens, y compris ce cas typique, qu'ils ont particulièrement étudié, d'une deutéranope monoculaire, ont bien mis en évidence une moindre excitabilité spectrale dans une moitié ou dans l'autre du spectre. Mais les différences dans les courbes de lucivité sont-elles importantes? En réalité, elles restent minimes. Elles sont évidemment très faibles chez le deutéranope; parfois, même, les chiffres sont jugés normaux. Les seuils s'élèveraient au triple au maximum, dans les régions les plus atteintes par la dépression.

Et même chez les protanopes, dont le spectre paraît raccourci — ce qui tient à une moindre sensibilité générale — les seuils sont multipliés au maximum par treize — un peu plus d'une unité logarithmique, à 700 millimicrons.

Chez les tritanopes de Wright, les différences obtenues sont évidemment beaucoup plus faibles, et nous savons que ce qu'on attribue à la composante *bleue* — au point de vue de la luminosité — est très faible. Il a trouvé que les différences moyennes par rapport à lui de sept de ces tritanopes, allaient simplement de 1 à 1,8. Mais quand il distingue les courbes individuelles de ces sept tritanopes, la variation entre les extrêmes va de 1 à dix. Par conséquent la variation de 1 à 1,8 est peu significative, dans un cas déterminé, ou un individu déterminé.

Il paraît n'y avoir, en réalité, qu'une participation très limitée des composantes chromatiques dans l'excitation lumineuse qui fournit l'intensité de la phanie.

En ce qui concerne les modalités d'excitation, vous savez quelles différences essentielles se manifestent suivant que l'on envisage la sensation de phanie ou celle de couleur.

D'un côté, en effet, les stimulations des diverses régions spectrales ont des

effets excitateurs additifs, non tout à fait intégralement toutefois à l'encontre de la loi d'Abney: à cet égard, il s'est trouvé que, réellement, dans les couples complémentaires, sans aucun doute, l'addition intégrale n'existe pas. Mais, de l'autre, il y a, en revanche, des effets antagonistes, jusqu'à annulation de toute sensation chromatique, et si la sensation lumineuse est diminuée en général par l'adaptation monochromatique, la sensation de couleur correspondante arrive parfois à disparaître totalement, et, en même temps, la couleur dite 'complémentaire' et 'antagoniste' se trouve exaltée jusqu'à une saturation qui ne se trouve jamais atteinte dans une rétine au repos.

La valence lumineuse d'une radiation est largement indépendante d'un individu à un autre par rapport à la valence chromatique.

Vous savez qu'on a actuellement tendance à admettre la possibilité de récepteurs photopiques achromatiques, qui fourniraient les éléments les plus importants pour la sensation lumineuse proprement dite, pour la sensation phanique qui semble intervenir indépendamment de la sensation de couleur.

Pour la vision des couleurs, il faut certainement envisager, au premier plan, l'intervention de mécanismes nerveux secondaires d'interaction, après la stimulation primaire des récepteurs. Leur importance est capitale, mais leur complexité est telle que l'on a énormément de mal, à l'heure actuelle, à voir clair au point de vue de ces mécanismes neurophysiologiques sur lesquels j'espère que les données que vous apporterez fourniront de la lumière.

On peut, évidemment, s'appuyer sur quelque chose qui est vraiment solidement acquis, car c'est une donnée pleinement démontrée aujourd'hui: l'intervention initiale d'un processus photochimique dans l'excitation normale de l'appareil visuel ne peut plus faire aucun doute.

Pour ce qui concerne l'excitation lumineuse scotopique, la détermination du mécanisme est déjà fort avancée. L'œuvre persistante de nombreux chercheurs y a contribué, dans laquelle on ne peut pas oublier le rôle important de Wald, qui s'est attelé aussi, maintenant, au problème de l'excitation photopique.

Mais, après les déceptions qu'ont causées les recherches de von Studnitz, qui paraissaient pleines de promesses, l'identification provisoire que tente Wald de trois substances photosensibles à la base des réceptions chromatiques se heurte à de bien graves difficultés. Il envisage la rhodopsine, d'un côté, ou un pigment du même type, en tout cas; l'iodopsine, de l'autre; et la cyanopsine, enfin. Mais, que la rhodopsine intervienne dans la vision des couleurs, comme le soutient Willmer — c'est là quelque chose qui, à l'heure actuelle, ne peut pas être accepté.

Il est assez curieux que les conceptions de Willmer aient conduit un éminent biologiste, Sir Gavin de Beer, à s'appuyer sur cette interprétation pour défendre la conception darwinienne du rôle de la sélection dans l'évolution.