

Mechanism of Illumination and Color Contrast Sensitivity

Heravian Shandiz J¹, Ostadimoghaddam H¹, Akbarzadeh R², Danesh Z², Behroozfar Z², Mahjoob M³, Yazdani N^{4*}

Abstract

Purpose: To compare the mechanism of illumination contrast sensitivity with color contrast sensitivity.

Methods: All articles published in the intended field from the 1956 to 2016 using the search engines including PubMed, Science Direct and Google Scholar was searched. About 100 articles were obtained that by removing duplicate articles and irrelevant ones, finally ۴۰ related articles, were examined, carefully.

Results: The results of relevant studies showed that the contrast sensitivity function curve is band-pass for illumination contrast and low-pass for color contrast sensitivity of visual system. It has also been stated that mechanism of color contrast sensitivity is similar for red and green and different from blue one.

Conclusion: Color contrast sensitivity and illumination contrast sensitivity function are different of the shape of the curve as well as the mechanisms, which would be explained by the multi-channel visual system.

Keywords: Mechanism, Color contrast sensitivity, Illumination contrast sensitivity

Received: 2016.02.04; Accepted: 2016.07.15

مرواری بر مکانیسم حساسیت کانتراست رنگی و غیر رنگی

جواد هرویان شاندیز^۱- هادی استادی مقدم^{۱-۲}- ریحانه اکبرزاده^۳- زینب دانش^۳- زهرا بهروزفر^۳- منیره محجوب^۴- نگاره یزدانی^۵

هدف: بررسی و مقایسه مکانیسم حساسیت کانتراست رنگی و غیر رنگی در سیستم بینایی می باشد.

روش بررسی: کلیه مقالات چاپ شده در این زمینه از ۱۹۵۶ تا سال ۲۰۱۶ با استفاده از موتورهای جستجو PubMed و Google Scholar و Science Direct, Ovid, این مقالات دقیق قرار گرفت. تعداد ۱۰۰ مقاله بدست آمد که با حذف مقالات تکراری (duplicates) و مقالاتی که در راستای موضوع تحقیق قرار نداشتند، در نهایت ۴۰ مقاله مرتبط، مورد بررسی دقیق قرار گرفت.

یافته ها: اکثر محققین بیان کردند که شکل منحنی عملکرد حساسیت کانتراست غیر رنگی به صورت band-pass و برای حساسیت کانتراست رنگی به صورت low-pass است همچنین اکثر مطالعات نشان داده اند، مکانیسم حساسیت کانتراست رنگی سبز و قرمز با هم مشابه و با مکانیسم رنگ آبی متفاوت است.

نتیجه گیری: نتایج مطالعات مختلف نشان می دهد که حساسیت کانتراست رنگی و غیر رنگی از نظر شکل منحنی عملکرد حساسیت کانتراست و همچنین مکانیسم متفاوت هستند، که این امر با مدل چند کانالی سیستم بینایی قابل توضیح است.

کلمات کلیدی: مکانیسم، حساسیت کانتراست رنگی، حساسیت کانتراست روشنایی، حساسیت کانتراست غیررنگی
نویسنده مسئول: نگاره یزدانی، almedzade@gmail.com

آدرس: مشهد، میدان آزادی، پردیس دانشگاه علوم پزشکی مشهد، دانشکده علوم پیراپزشکی، گروه بینائی سنجی

۱- استاد گروه اپتومتری، دانشکده علوم پیراپزشکی، دانشگاه علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

۲- مرکز تحقیقات عیوب انکساری چشم، دانشکده علوم پیراپزشکی، دانشگاه علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

۳- کارشناس اپتومتری، دانشکده علوم پیراپزشکی، دانشگاه علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

۴- دانشجوی دکترا اپتومتری، دانشکده علوم پیراپزشکی، دانشگاه علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

۵- کارشناس ارشد اپتومتری، دانشکده علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

معیارهای ورود مقالات به مطالعه بودند.

مقدمه

کانتراست ویژگی فیزیکی محرك بینایی است که به تفاوت در میزان روشنایی و رنگ اشیا در میدان بینایی اشاره دارد. وجود این تفاوت امکان تشخیص اشیا را فراهم می‌کند. میزان کانتراست لازم جهت تشخیص اشیا را آستانه کانتراست می‌نامند. عکس آستانه کانتراست، حساسیت کانتراست نام دارد که در مقایسه با تیربینی اطلاعات بیشتری در رابطه با عملکرد سیستم بینایی فرد فراهم می‌کند. جهت بررسی عملکرد سیستم بینایی در پاسخ به محرك با فرکانس فضایی و کانتراست متفاوت از منحنی عملکرد Contrast Sensitivity کانتراست و یا Function (CSF) استفاده می‌شود. حساسیت کانتراست به دو دسته: رنگی و غیر رنگی (روشنایی) تقسیم می‌شود که در این مطالعه به بررسی مکانیسم دو حساسیت کانتراست رنگی و غیر رنگی می‌پردازیم و مدل‌های مختلف مکانیسم حساسیت کانتراست غیر رنگی از جمله: مدل چند کانالی و مدل دید فضایی و بدون رنگ و مدل‌های مختلف حساسیت کانتراست رنگی مانند: مدل gain-control Rovamo و مدل Hering و مدل Rovamo را مورد بررسی و مقایسه و دسته‌بندی قرار می‌دهیم.

روش بررسی

مطالعه مروری حاضر با جستجوی جامع و با استفاده از کلید واژه‌های "حساسیت کانتراست" و "دید رنگ" در موتور- Ovid، Google Scholar، PubMed و Science Direct انجام شد. کلیه مقالات چاپ شده انگلیسی و فارسی در مجلات معتبر در زمینه مورد پژوهش از ۱۹۵۶ تا سال ۲۰۱۶ بررسی و مطالعه شدند. در هر پایگاه اطلاعاتی کلیه مقالات مرتبط و ارجاع داده شده نیز مورد بررسی قرار گرفت. تعداد ۱۰۰ مقاله بدست آمد که با حذف مقالات تکراری (duplicates) و مقالاتی که در راستای موضوع تحقیق قرار نداشتند، در نهایت ۴۰ مقاله مرتبط، مورد بررسی دقیق قرار گرفت. از این ۴۰ مقاله تعداد ۱۲ مقاله Science direct، تعداد ۲۰ مقاله PubMed، و تعداد ۸ مقاله Google Scholar می‌باشد. بررسی مکانیسم حساسیت کانتراست سیستم بینایی و همچنین بررسی کانتراست رنگی سیستم بینایی به عنوان

۱۰٪ کل سلولهای LGN را تشکیل داده و به کانتراست غیر رنگی حساس می‌باشد و در فرکانسهای فضایی بالا حداقل پاسخ را دارند، به کانتراست رنگی پاسخ نمی‌دهند و بروی لایه $4C\alpha$ از کورتکس بینایی اولیه پروجکت می‌شوند. سلولهای پرو ۸۰٪ از کل سلولهای LGN را تشکیل می‌دهند، به سطوح پایین از روشنایی پاسخ نمی‌دهند، ولی به کانتراست سبز-قرمز و درجات بالای روشنایی به خوبی پاسخ می‌دهند، و بر روی لایه $4C\beta$ از کورتکس بینایی اولیه پروجکت می‌شوند. سلولهای کونیو یک گروه هتروژنوس از سلولهای گانگلیون و LGN را تشکیل می‌دهد که به کانتراست رنگی زرد-آبی پاسخ داده و بر روی لایه $4A$ از کورتکس بینایی اولیه پروجکت می‌شوند (۱، ۲).

مکانیسم کانتراست غیر رنگی (روشنایی)

بر اساس آزمایشات سایکو فیزیکال در سیستم بینایی کانالهای فرکانسی خاصی وجود دارد که هر کanal به محدوده خاصی از فرکانسهای فضایی حساس و طبیعتاً به فرکانسهای فضایی خارج از این رنج غیر حساس هستند. حضور این کانالها از نظر کلینیکی بسیار مهم است چرا که بیماریهای مختلف می‌توانند باعث بروز اختلال در یک و یا تعدادی از این کانالها بشوند. بنابراین بیماریهای مختلف الگوی کاهش حساسیت کانتراست متفاوتی خواهند داشت. مطالعات نورولوژیک نشان می‌دهد که اغلب در مسیر بینایی، نورونها به طور انتخابی به باندهایی با فرکانس فضایی مشخص پاسخ می‌دهند، لذا هر نورون به یک فرکانس فضایی خاص، پاسخ بیشتری را نشان می‌دهد. مدرک سایکوفیزیک دیگر در حمایت از مدل چند کانالی، از مطالعه‌ای حاصل می‌شود که به مقایسه قابلیت تشخیص تارگت در برابر اجزا آن پرداخته است. عملکرد حساسیت کانتراست فضایی برای بارهای روش (غیر رنگی) شکلی شبیه زنگوله دارد، که حساسیت در فرکانس فضایی متوسط، حداقل می‌باشد و هرچه به سمت فرکانسهای پایین و بالاتر می‌رویم، کاهش می‌یابد (۳). کاهش در میزان حساسیت فرکانسهای فضایی پایین به علت بروز مهار جانبی است، که با کاهش روشنایی میزان حساسیت کانتراست هم کاهش می‌یابد، در حالی که کاهش در میزان حساسیت

روشن می‌کنیم.

در طبیعت، اجسام تیره به همان فراوانی اجسام روش هستند و شاید توضیح این مطلب باشد که چرا اطلاعات حاصل از شبکیه در قالب هر دو سلول مرکز-روشن و مرکز-خاموش وجود دارند. اگر به آهستگی یک نقطه را بزرگتر کنیم، پاسخ افزایش ابد تا اینکه مرکز میدان گیرنده پر شود، سپس هر چه محیط را بیشتر در برگیرد، پاسخ کمتر می‌شود. میادین گیرنده دو سلول گانگلیون مجاور هم، معمولاً هم پوشانی دارند. کوچکترین نقطه‌ی نوری که می‌توانیم روی شبکیه بتابانیم، احتمالاً صدها سلول گانگلیون را تحت تاثیر قرار می‌دهد که برخی مرکز-روشن و برخی مرکز-خاموش هستند. نقطه‌ی نورانی بر روی مرکز، تعدادی از میادین گیرنده و ناحیه محیطی تعدادی دیگر خواهد افتاد. به دلیل واگرایی که در طی آن یک سلول در هر مرحله با سلولهای بسیار زیاد دیگری پیوند سیناپسی تشکیل می‌دهد، یک گیرنده می‌تواند روی صدها و یا هزارها سلول گانگلیونی تاثیر بگذارد. این ارتباط در مرکز میدان گیرنده‌ی برخی سلولها و منطقه‌ی محیطی برخی دیگر وجود خواهد داشت و اگر سلولها مرکز-روشن باشند، آنها را از طریق مرکزشان و اگر سلولها مرکز-خاموش باشند، از شکلی مشابه، محیط اطرافشان تحریک خواهد کرد، و به شکلی مشابه، سلولهای دیگر را از طریق تحریک مرکز یا محیط سلول، از نشان دادن واکنش منع می‌کند. بنابراین نقطه‌ی نورانی کوچکی که روی شبکیه می‌تابد می‌تواند آغازگر جنب و جوش بسیاری در سلولهای گانگلیون از سلولی به سلول دیگر گیرنده‌ی در سلولهای گانگلیون از سلولی به سلول دیگر فرق می‌کند. مراکز میادین گیرنده‌ی اندازه‌های متفاوتی دارند. میادین گیرنده‌ی در فووا چشم کوچکتر بوده و هر چه به محیط می‌رویم، بتدریج بزرگتر می‌شوند و از سوی دیگر تیز بینی بتدریج کاهش می‌یابد. وسعت میدان گیرنده‌ی سلولها گانگلیون از نظر سایز متفاوت بوده، که این عامل باعث انتخاب فرکانسهای فضایی خاص می‌شود. راههای بینایی مسئول تشخیص شکل، حرکت و جنبه‌های فضایی و زمانی یک تارگت، از رتین به Lateral (LGN) geniculate Nucleus و کورتکس بینایی اولیه کشیده شده و دارای سه لایه سلولی هستند: ۱. سلول‌های مگنو^۱ ۲. سلول‌های پرو^۲ و ۳. سلول‌های کونیو^۳. سلولهای مگنو

^۱ Konio

^۲ Magno

^۳ Parvo

cycle/deg می‌باشد. جدایی بین حساسیت در فرکانسهای زمانی و فضایی پایین، در نتیجه آنتاگونیستی بین سیگنالهای مرکز و محیط می‌باشد. از آن جایی که محیط میدان گیرندگی دیامتر بزرگتر نسبت به مرکز میدان گیرندگی دارند، لذا سیگنالهایی که از محیط می‌آیند در مقایسه با سیگنالهای مرکز، بیشتر ضعیف می‌شوند. در فرکانسهای زمانی بالا اثر محیط ناچیز است و حساسیت کانتراست بوسیله ویژگی زمانی مرکز مشخص می‌شود. قانون Weber بیان می‌کند که حساسیت کانتراست برای بارهای غیر رنگی مستقل از سطح روشنایی می‌باشد.

(۷) براساس قانون Rose-Devries در سطوح پایین روشنایی رتین، حساسیت کانتراست به ریشه دوم روشنایی متوسط بستگی دارد (۸). قانون Rose-Devries زمانی مطرح می‌شود که حساسیت کانتراست بوسیله امواج اضافی تحت تاثیر قرار بگیرد. قانون Weber زمانی صادق است که عملکرد فتورسپیتورها و شبکه عصبی منجر به بروز پاسخ ثابت کانتراست شود (۷). حساسیت کانتراست ابتدا براساس قانون Rose-Devries افزایش یافته، و در ادامه افزایش حساسیت براساس قانون Weber و مستقل از سطح روشنایی می‌باشد. آن سطح از روشنایی رتین که در آن تغییر از قانون Rose به Weber رخ می‌دهد، مستقل از فرکانس فضایی است (۷). برای بارهای بزرگ، مرکز و محیط رتین حساسیت کانتراست یکسان دارند و هر چه منطقه بزرگتری از رتین تحریک شود، حساسیت بیشتر می‌شود. به عنوان یک قانون، حساسیت با افزایش تعداد سیکلها تا حدود ۶ افزایش می‌یابد و برای سیکلها ۰-۲ در بارهای برابر زاویه بینایی ۳۰۰ درجه است (۹).

ظاهر درک شده از تارگت بدون رنگ در مرکز تحت تاثیر رابطه بین فرکانس فضایی مرکز تارگت و محیط آن است (۱۰). قانون تشخیص محرك غیر رنگی زمانی که میزان روشنایی محرك برابر روشنایی زمینه است سخت می‌باشد (۱۱، ۱۲).

براساس گزاراشات whittle آستانه تشخیص برای دو محرك با فرکانس فضایی متفاوت به نسبت بین روشنایی تست و محیط اطرافش بستگی دارد. در مواردیکه که روشنایی به شدت کاهش می‌یابد آستانه تشخیص به روشنایی محرك بستگی دارد. Whittle بیان می‌کند که علت این امر به دو مکانیسم مربوط می‌شود: ۱. مکانیسم مربوط به حساسیت کانتراست که مسئول تشخیص محرك در شرایط روشنایی یکسان می‌باشد. ۲. مکانیسم مربوط به

کانتراست فرکانسهای فضایی بالا بدليل اپتیک چشم می‌باشد، به این صورت که با افزایش فرکانس فضایی، پخش نقطه‌ای، میزان کانتراست را کاهش می‌دهد.

Brady و همکارانش شکل منحنی CSF را با توجه به مدل کانالهای فرکانسهای فضایی با حساسیت برابر توضیح داده و بیان نمودند که کاهش در عملکرد تشخیصی فرکانسهای بالا مربوط به امواج مزاحم خارجی می‌باشد که بر پاسخ کانالهای مربوطه اثر می‌گذارد. براساس مدل تشخیصی دید فضایی و غیر رنگی که توسط Rovamo و همکارانش ارائه شد، یک سیگنال بینایی در مرحله اول از اپتیک چشم عبور کرده، سپس مقداری جذب کوانتموی رخ می‌دهد در مرحله بعد از رتین و راه بینایی عصبی عبور و پس از اضافه شدن امواج اضافی عصبی جهت شناسایی به مغز ارسال می‌گردد. این مدل به خوبی نشان می‌دهد که چگونه حساسیت کانتراست برای بارهای روشنایی (غیر رنگی) به فرکانس فضایی، فضای بارها، پیچیدگی محرك، زمان ارائه محرك، امواج اضافی خارجی، امواج کوانتموی و میزان روشنایی بستگی دارد. هر چه میزان جدایی بین محیط محرك و منبع تولیدی آن بیشتر باشد، کانتراست Rovamo روشناخی کمتر می‌شود. (۴-۶) براساس مدل سیستم بینایی انسان در واقع یک پردازش گر فضایی ساده تصاویر می‌باشد. (۴) در مدل تشخیص دید فضایی و بدون رنگ از چشم انسان، فیلتر high-pass و یا بالا گذر در رتین و راههای بینایی در نتیجه مهار جانبی در مرکز و محیط میدان گیرندگی سلولها رخ می‌دهد، که باعث کاهش پاسخ به فرکانسهای فضایی پایین در محرك غیر رنگی می‌شود (۳).

عملکرد بینایی چشم انسان در سطوح پایین روشنایی از قانون Devries-Rose و در سطوح بالا روشنایی از قانون Weber پیروی می‌کند. این دو قانون بیان می‌کند که در سطوح روشنایی پایین رتین، حساسیت کانتراست بارها به اندازه ریشه دوم روشنایی رتین افزایش می‌یابد، ولی در سطوح بالاتر روشنایی، حساسیت مستقل از سطح روشنایی می‌باشد. در سطوح متوسط از روشنایی رتین، عملکرد بینایی بین دو قانون Devries-Rose و Weber قرار می‌گیرد. (۳) مکانیسم band-pass بیان می‌کند که کد کردن تصویر رتینی براساس فرکانس فضایی می‌باشد. حساسیت کانتراست برای محركهای بدون رنگ به صورت band-pass بوده و دارای حداکثر پاسخ در ۳-۴

پایین، مکانیسم حساسیت رنگ آبی مشابه رنگ سبز می‌باشد. مکانیسم رنگ قرمز سه برابر رنگ سبز به نور طول موج ۶۳۳ نانومتر حساس بوده، و در این طول موج، به تنها ۱۸٪ آستانه کانتراست را تشکیل می‌دهد (۱۸). اگرچه که یک کاهش مشخص در فرکانسهای فضایی پایین دیده می‌شود، شکل حساسیت برای یک مکانیسم مشخص مشابه CSF نرم‌الملو می‌باشد. این حقیقت که میزان حساسیت به فرکانسهای فضایی بالا، پایین است، مربوط به تفاوت‌های فردی از نظر تعداد رسپتورهای رنگ آبی و اینکه میزان روشنایی محرک آبی سه برابر رنگ سبز می‌باشد، است (۱۸). براساس نتایج Kelly میزان حساسیت در فرکانس‌های فضایی مختلف، متفاوت است و اینکه میزان حساسیت مکانیسم رنگ سبز به تنها ۱۰٪ از میزان حساسیتی است که در تحريك همزمان دو رنگ سبز و قرمز رخ می‌دهد (۱۶). تفاوت حساسیت کانتراست دو رنگ سبز و قرمز گیج کننده و پیچیده است. میزان حساسیت کانتراست وبر (Weber) برای مکانیسم رنگ قرمز ۵ برابر رنگ سبز می‌باشد (۱۸)، در حالی که Stile بیان می‌کند که میزان حساسیت کانتراست در این دو رنگ یکسان می‌باشد (۱۷). یک تناقض منطقی در فرضیه Kelly این است که حساسیت بالا مکانیسم رنگ سبز بوسیله رنگ قرمز مهار می‌شود، علت آن حساسیت کانتراست پایین رنگ سبز می‌باشد که قادر به شناسایی بارها نیست. اندازه‌گیری حساسیت کانتراست فلیکر دو رنگ سبز و قرمز در شرایطی مشابه آزمایش Kelly نشان می‌دهد که، مکانیسم رنگ سبز حساسیت بالاتری در مقایسه با رنگ قرمز دارد. همچنین نتایج این تست بیانگر این است که در صورت استفاده از میدان خیلی روشن، مکانیسم دو رنگ سبز و قرمز غیر خطی می‌شود (۱۸).

در رابطه با بارهای تک رنگ و یا بی‌رنگ حساسیت کانتراست برابر با عکس آستانه کانتراست Michelson می‌باشد (۳). در رابطه با بارهای رنگی، حساسیت کانتراست به صورت عکس کانتراست Michelson در آستانه یک بار رنگی در زمینه‌اش تعریف می‌شود (۳). عملکرد حساسیت Spatial Contrast (SCSF) برای بارهای رنگی به شکل low-pass یا پایین گذر می‌باشد، به طوری که حساسیت در فرکانسهای فضایی پایین، ثابت و در فرکانسهای فضایی متوسط و بالا کاهش می‌یابد. عدم کاهش در فرکانسهای

عادت پذیری به تاریکی که به روشنایی شبکیه حساس است و در شرایط که میزان روشنایی محرک خیلی کمتر از روشنایی محیط است بکار می‌رود (۱۲). کانتراست روشنایی در دو راه بینایی پرو و مگنو سلولار پردازش می‌شود. سلولهای مگنو در کانتراست روشنایی ۱۰-۱۵٪ جواب می‌دهند و در کانتراست افزایش می‌یابد و در بالاترین حد کانتراست کامل می‌شود (۱۳).

مکانیسم کانتراست رنگی

مکانیسم gain-control کانتراست رنگی بیان می‌کند که در شرایط با کانتراست بالا رنگ منطفه مرکزی به شدت و فرکانس فضایی رنگهای محیط آن بستگی دارد. این مکانیسم منشا عصبی دارد، در حالی که برخی از محققین gain-control منشا کورتیکال را برای مکانیسم کانتراست رنگی بیان می‌کنند که براساس دریافت سیگنال‌ها از هر دو چشم می‌باشد (۶). براساس نتایج مطالعه gain-Singer و D'Zmura مدل چند کانالی مکانیسم control کانتراست به موقعیت، فرکانس فضایی و طول gain کانتراست، پاسخ عصبی به کانتراست حاشیه تارگت تحت تاثیر کانتراست محیط تارگت قرار می‌گیرد. براساس مطالعه Green، مکانیسم حساسیت کانتراست دو رنگ قرمز و سبز مشابه است (۱۵). مکانیسم حساسیت کانتراست دو رنگ قرمز و سبز حتی با حذف اطلاعات رنگی مشابه می‌باشد. در حالی که Kelly بیان می‌کند که مکانیسم حساسیت کانتراست دو رنگ قرمز و سبز هم از نظر شکل حساسیت و هم از نظر عملکرد فرکانسهای فضایی با هم اختلاف دارند (۱۶). بررسیهای Kelly نشان می‌دهد که مکانیسم رنگ سبز باید قادر به شناسایی بارهایی با کانتراست ۱۰٪ باشد و بیان می‌کند که این حساسیت بالا بوسیله مکانیسم رنگ قرمز در بینایی نرم‌الملو مهار می‌شود (۱۶).

بر طبق گزارشات Stiles حساسیت میدان به صورت عکس پرتو تک رنگ میدان می‌باشد، که منجر به افزایش میزان آستانه مکانیسم تا ۱۰ برابر آستانه مطلقاً می‌شود (۱۷). بر این اساس مکانیسم حساسیت کانتراست رنگهای قرمز و سبز مشابه می‌باشد. در حالی که مکانیسم رنگ آبی کمتر از دو رنگ دیگر است. به استثنای فرکانسهای فضایی

بزرگتر از رنگ قرمز- سبز است. پاسخ به محركهایی با روشنایی یکسان در افراد مختلف تحت تاثیر دانسیته اپتیکی پیگمانهای ماکولا قرار می‌گیرد (۲۱). مکانیسم رنگ قرمز - سبز که اطلاعات را از سلولهای مخروطی M و L می‌گیرد، حساسیت بالایی به کانتراست فضایی و زمانی دارند، در حالی که سیگنالهای مخروط S این گونه نیستند. سلولهای مگنو آکروماتیک (بی رنگ) به خوبی به اشکال سبز و قرمز با روشنایی یکسان پاسخ می‌دهند، در حالی که همین پاسخ برای یک محرك تری تانوپیک با روشنایی مشابه کاهش می‌یابد (۲۱). حساسیت کانتراست برای بارهای سینوسی با روشنایی یکسان و رنگهای مختلف در واقع عملکرد low-pass فرکانس‌های فضایی و زمانی می‌باشد (۲۱). مکانیسم رنگ قرمز- سبز حساسیت زمانی و فضایی، بالاتری را نسبت به مکانیسم زرد- آبی نشان می‌دهد، که علت آن حساسیت بالابه سیگنالهای زودگذر و بدون رنگ می‌باشد (۲۱). Williams و همکارانش بیان می‌کنند که بدليل تشابه زیاد حساسیت برای رنگ قرمز و سبز و مخروط S می‌توان گفت که مکانیسم عصبی مشابهی دارند (۲۲). دید رنگ نیازمند بالانس بین قرمز- سبز و زرد - آبی است. محورهای دید رنگ بدليل تفاوت در دانسیته پیگمانهای ماکولا، در بین افراد مختلف، متفاوت است (۲۱). سلولهای مگنو به رنگ سبز - قرمز حساسیت دارند، از این رو بدليل ارتباط بین راههای سلولهای مگنو و دید سبز - قرمز، راههای بینایی سبز - قرمز به تغییرات روشنایی حساس بوده و هرگونه افزایش در کانتراست روشنایی منجر به افزایش میزان پاسخ می‌شود (۲۱). چنانچه یک مریع خاکستری را در زمینه قرمز بگذاریم دیگر به رنگ خاکستری دیده نمی‌شود بلکه به رنگ سبز درک می‌شود، همچنین اگر رنگ زمینه را به آبی تغییر دهیم، مریع خاکستری به رنگ زرد دیده می‌شود. این دو نمونه هایی از پدیده کانتراست رنگی بودند: که با قرار دادن رنگ خنثی در یک زمینه با رنگ خاص باعث می‌شود تا رنگ خنثی به رنگ مکمل، رنگ زمینه درک شود (۲۳).

براساس مدل Von Kries کانتراست رنگی در نتیجه دریافت همزمان اطلاعات از سه فتورسپتور رنگی می‌باشد (۲۳). Hering برای اولین بار از این مدل استفاده کرد، وی در آزمایش خود به یک چشم یک مریع خاکستری در زمینه قرمز، در نیمه بالایی و به چشم دیگر مریع خاکستری در زمینه آبی، در نیمه پایینی نشان داد. زمانی که دو تصویر

فضایی پایین، بدليل نبود مهار جانبی برای محرك رنگی در سیستم بینایی می‌باشد. یک توضیح محتمل در رابطه با تفاوت دامنه مهار جانبی بین بارهای رنگی و غیر رنگی، تقابل فضایی-رنگی میدانهای گیرندگی سلولهای گانگلیونی پرو رتین و نرونها (dLGN) (dLGN) می‌باشد (۳). De valois بیان می‌کند که یک میدان گیرندگی با تقابل فضایی-رنگی یک سیگنال تحریکی را از یک سلول مخروطی و سیگنال مهاری را از یک و یا دو سلول مخروطی دیگر دریافت می‌کند (۱۹). به عنوان مثال، برای یک سلول M-L سیگنالهای تحریکی سلول M (Medium) در مرکز میدان گیرندگی و سیگنالهای مهاری از سلول L (Large) بر تمام میدان گیرندگی متتمرکز می‌شود. اگر میدان گیرندگی را بوسیله نقطه سفید و یا تک رنگ ترسیم کنیم، ساختمان آنتاگونیستی مرکز- محیط به خوبی مشخص می‌شود، زیرا هر دو نوع سلولهای مخروطی به افزایش روشنایی پاسخ می‌دهند. حال چنانچه میدان گیرندگی بوسیله نور تک رنگ سبز، که روشنایی مشابه رنگ زرد زمینه دارد، تحریک شود، در این صورت یک پاسخ تحریکی از کل میدان گیرندگی دریافت می‌شود، زیرا تحریک باعث افزایش پاسخ سلولهای مخروطی M و کاهش پاسخ سلولهای مخروطی L می‌شود (۳). بر این اساس، سلول M-L یک (SMTF) به شکل Transfer Function گذر را برای بارهای بی رنگ و یا تک رنگ ایجاد کرده و یک SMTF به شکل low-pass و یا پایین گذر را برای بارهای قرمز - سبز با روشنایی مشابه فراهم می‌کند (۳). بدليل تقابل فضایی- رنگی در سلولهای گانگلیونی پرو رتین، بارهای رنگی با میزان روشنایی یکسان تحت تاثیر مهار جانبی پره کورتیکال قرار نمی‌گیرند (۳). سیستم بینایی حساسیت کمتری به کانتراست رنگی در فرکانس‌های فضایی بالا دارد، که با عملکرد low-pass کانالهای رنگی قابل توجیه است (۲۰). عادت پذیری فرکانس فضایی مانند عادت پذیری رنگی منجر به کاهش حساسیت براساس فرکانس عادتی می‌شود.

براساس مدل Hering سیستم بینایی فرد از دو کanal متضاد رنگی و یک کanal روشنایی تشکیل شده است. بر این اساس یک تداخل کاهنده بین سلولهای مخروطی M و L و بین سلولهای مخروطی S و ترکیب M-L دیده می‌شود (۲۱). دامنه فیکسیشن رنگی برای رنگ آبی - زرد

که در سطوح مختلف فرکانس فضایی و زمانی رخ می‌دهد، نقطه خنثی را تغییر داده و یک دقیقه زمان جهت تکامل پس از تغییر میانگین رنگی نیاز دارد، ۲. عادت‌پذیری به واریانس که میزان حساسیت را به کانتراست سلولهای مخروطی درجه‌بندی کرده، و یک دقیقه زمان جهت تکمیل نیاز دارند، و ۳. کانتراست فضایی بین مناطق مختلف تصویر که به طور خود به خود رخ می‌دهد. با توجه به این نکته که کانتراست رنگی با حذف فاکتور روشنایی، میزان جدایی بین سطوح را افزایش می‌دهد، می‌توان نتیجه گرفت که قابلیت اتصال سطوح جهت ایجاد کانتراست رنگی ضروری است. مطالعات نروفیزیولوژیکی نشان می‌دهد که مکانیسم کانتراست در سطح V_1 رخ دهد. محرک با یک رنگ واحد زمانی که در زمینه‌هایی با رنگهای متفاوت قرار می‌گیرد، به رنگهای مختلف درک می‌شود از این رو می‌توان گفت که رنگ یک شی به رنگ محیط اطرافش وابسته است (۲۹). چنانچه تارگت در زمینه‌ای ارائه شود که از نظر رنگ مشابه رنگ تارگت است، آنگاه رنگ تارگت در مقایسه با رنگ زمینه از نظر روشنایی و اشباع دچار کاهش شده و کمی تغییر در رنگ درک شده، خواهد داشت. حال اگر تارگت در زمینه ای ارائه شود که رنگ زمینه مکمل رنگ تارگت باشد، آنگاه میزان روشنایی و درجه اشباع رنگ تارگت افزایش یافته و تغییر کوچکی در رنگ درک شده از تارگت داریم. در حالت آخر اگر تارگت در زمینه‌ای ارائه شود که رنگش نه مشابه و نه مکمل رنگ تارگت باشد آنگاه رنگ تارگت به کلی تغییر کرده و تنها تغییر کوچکی در روشنایی و اشباع رنگ تارگت داریم. آستانه تشخیص رنگی برای دو محرک با طیف رنگی متفاوت با افزایش تفاوت روشنایی و رنگی افزایش می‌یابد.

Cole زمینه آن امکان تشخیص تفاوت روشنایی بین محرک و زمینه را آسانتر می‌کند (۳۰). کانتراست بالا در اطراف یک تصویر باعث کاهش در کانتراست درک شده از تصویر مرکزی می‌شود به ویژه اگر جهت دو تصویر یکسان بوده و Wei Shevell اثراً تارگتها مربعی سبز و قرمز در فاصله دور را بر رنگ درک شده در نتیجه رنگ قرمز اطراف یک شی بررسی کردند و به این نتیجه رسیدند که تارگتها مربعی سبز و قرمز در فاصله دور باعث درک رنگ سبز در مرکز تصویر می‌شود. حال چنانچه به جای تارگتها مربعی سبز و قرمز

به طور همزمان فیکس شوند، رنگ زمینه به رنگ بنفش دیده شده و مربع بالایی به رنگ سبز و مربع پایینی به رنگ زرد درک می‌شود. رنگ هر مربع به پردازش تک چشمی تصویر بستگی دارد (۲۴). قانون Kirschmann بیان می‌کند که میزان رنگ درک شده به لگاریتم اشباع رنگ بستگی دارد (۲۵). تعریف کلاسیک از کانتراست رنگی بیان می‌کند که رنگ درک شده مکمل رنگ زمینه می‌باشد (۲۶). عملکرد حسایت کانتراست فضایی در پاسخ به بارهای رنگی به شکل low-pass است. آستانه تشخیص در فرکانس‌های فضایی پایین ثابت است و در فرکانس‌های فضایی بالا و متوسط کاهش می‌یابد (۷). براساس مدل تشخیصی Rovamo از بینایی فضایی، نبود مهار جانی برای بارهای رنگی با میزان روشنایی یکسان، بدین معنی است که MTF رتین و راههای عصبی برای بارهای رنگی ثابت است و هیچگونه کاهشی در فرکانس‌های فضایی پایین در مقایسه با فرکانس‌های فضایی بالا رخ نمی‌دهد (۲۷). اندازه‌گیری حسایت کانتراست دید رنگ در فرکانس‌های فضایی مختلف براین اساس صورت می‌گیرد که حداقل و حداقل بهترین نسبت شدت را برای دو رنگ از بارهای رنگی، مشخص می‌کند. چنانچه تعداد سیکلهای فضایی بیشتر از ۴ تا باشد، حسایت کانتراست مستقل از تعداد سیکلهای و سایز میدان است. حسایت به دو محرک سبز - قرمز و آبی - زرد ویژگی low-pass دارند، و هیچگونه کاهشی در حسایت کانتراست برای فرکانس‌های فضایی کمتر از $1/0.1$ cycle/deg رخ نمی‌دهد. رنگی برای هر دو رنگ سبز-قرمز و آبی-زرد مشابه بوده و کاهشی در فرکانس فضایی بالا نشان می‌دهد. تنها اختلاف در فرکانس فضایی پایین رخ می‌دهد به طوری که حسایت کانتراست به آبی - زرد حدود $15-0/0$ پایین‌تر است (۲۸).

عوامل مختلفی بر کانتراست رنگی اثر می‌گذارند، از آن جمله می‌توان به روشنایی نسبی، درجه فضایی، شکل فضایی و محتوا آن اشاره کرد. کانتراست رنگی زمانی رخ می‌دهد که رنگ محرک، رنگ متضادش را در سطح کناری ایجاد می‌کند. کانتراست رنگی پدیدهای غیر ارادی است، و نمی‌تواند به طور آگاهانه غیر فعال شود، و رنگ ظاهری سطح را تشکیل می‌دهد. آن چه واضح است که کانتراست سلولهای مخروطی بین محرک و زمینه بر ظاهر رنگ موثر هستند. از لحاظ کیفی، سه مکانیسم حسی جهت تعیین رنگ ظاهر وجود دارد: ۱. عادت‌پذیری رنگی به میانگین،

به یک است صرف نظر از تعداد واقعی سلولها قابل توجیه است (۳۵). نتایج مطالعات مختلف نشان می‌دهد که تفاوت در شکل CSF فضایی بین بارهای رنگی و غیر رنگی بدليل Sekiguchi فاکتورهای عصبی و پره عصبی می‌باشد. (۳). که در مطالعه خود از حلقه‌های تداخلی تک رنگ با روشنایی یکسان، جهت کاهش تاری ناشی از اپتیک چشم استفاده کرده بود، بیان می‌کند تاثیر فاکتورهای عصبی، توضیح تفاوت شکل CSF فضایی بین بارهای رنگی و غیر رنگی، است (۳۶). سلولهای گانگلیونی رتین و نرونهای dLGN با تقابل فضایی- رنگی حاوی اطلاعات رنگی و غیر رنگی می‌باشند که اطلاعات خروجی آنها می‌تواند به دو راه روشنایی (غیر رنگی) با MTF زنگوله‌ای (band-pass) و (band-pass) low-pass تقسیم شود (۳). یا راه رنگی با MTF فضایی برای رنگهای سبز- قرمز و Rohaly و همکارانش این فرضیه را با طراحی مدل تفاوت بین شکل CSF فضایی برای رنگهای گیرندگی با تقابل زرد، مطرح کردند، که با استفاده از میدان گیرندگی با تقابل فضایی- رنگی، Gaussian PSF و بدون در نظر گرفتن اثر امواج مزاحم بوده است (۳۷). Kelly با آنالیز اطلاعات حاصل از حساسیت کانتراست رنگی و غیر رنگی و با در نظر گرفتن تقابل فضایی- رنگی به این نتیجه رسید که MTF مکانیسمهای تحریکی و مهاری به شکل band-pass بوده و با MTF مرکز- محیط میدان گیرندگی سلولهای گانگلیون و dLGN قابل مقایسه نیست (۳۸). از آن جایی که MTF رنگی و غیر رنگی از لحاظ شکل متفاوت هستند، لذا اثر امواج اضافی کوانتوم جهت توضیح تفاوت شکل دو منحنی CSF فضایی رنگی و غیر رنگی در نظر گرفته می‌شود (۳). آنالیز داده‌های Mullan نشان می‌دهد که تفاوت شکل بین CSF رنگی و غیر رنگی می‌تواند بدليل مهار جانبی ایجاد شده بوسیله این دو محرک باشد (۲۸). با حذف اثر مهار جانبی بر کانتراست بارها از طریق تقسیم ۲، شکل دو CSF رنگی و غیررنگی تقریباً مشابه می‌شود. تفاوت شکل باقیمانده بدليل کاهش در میزان قابلیت دیده شدن بارهای رنگی می‌باشد، که خود در نتیجه امواج اضافی کوانتوم ناشی از مهار جانبی است (۳). با حذف اثر امواج اضافی کوانتوم میزان حساسیت کانتراست در تمام فرکانس‌های فضایی برای بارهای غیر رنگی تفریباً دو برابر بارهای رنگی می‌شود (۳). علت این امر است که،

از یک تارگت یکسان با خاصیت رنگی مشابه استفاده شود تنها باعث کاهش روشنایی درک از مرکز تارگت می‌شود و تاثیری بر رنگ آن ندارد. میزان رنگ درک شده از تارگت مرکزی با افزایش کانتراست تارگتهاز قرار دارد، کاهش می‌یابد (۵). چنانچه کانتراست رنگی در نتیجه ۱) تداخل جانبی بین نرونهای حساس به رنگ، ۲) عادت‌پذیری فنورسپتورها به طول موج زمینه و یا ۳) نسبت کانتراست بین مرزهای تصویر باشد، آنگاه ظاهر دو تارگت همیشه مشابه خواهد بود. محرکی که میزان تفاوت دو سطح را در روشناییهای متفاوت، مشخص می‌کند، میزان کانتراست رنگی را افزایش می‌دهد، از سوی دیگر، محرکی که تشابه بین سطوح مختلف را در روشناییهای یکسان مشخص می‌کند، میزان کانتراست رنگی را کاهش می‌دهد. حساسیت کانتراست رنگ- قرمز- سبز در افراد با نقص دید رنگ پایین تر از افراد با دید رنگ نرمال می‌باشد (۳۱). در اندازه‌گیری Green از کانتراست رنگی، که از محرکهای رنگی در زمینه‌ای با رنگ متفاوت، و در سطوح مختلف از روشنایی استفاده کرد، band-pass CSF به شکل متحنن بود، که مشابه CSF غیر رنگی می‌باشد (۱۵). همکارانش CSF رنگی را برای رنگ قرمز- سبز در زمینه زرد اندازه‌گیری کردند، نتایج مطالعه آنها نشان می‌دهد که منحنی CSF به شکل low-pass است (۳۲). که با نتایج Horst و همکارانش موافق بود (۳۳). حداکثر حساسیت کانتراست در بارهای قرمز- سبز در فرکانس فضایی cpd ۰/۴ و حداقل حساسیت کانتراست در فرکانس فضایی cpd ۰/۴-۶ است. در بارهای زرد- آبی حداقل حساسیت کانتراست در فرکانس فضایی ۰/۸ cpd و حداقل آن در فرکانس فضایی ۲^۱cpd می‌باشد (۳۴).

مقایسه دو مکانیسم رنگی و غیر رنگی
نسبت بین تعداد سلولهای M و L بر کانتراست رنگی مؤثر است در حالی که بر کانتراست روشنایی اثری ندارد. تفاوت در حساسیت کانتراست رنگی بین افراد مختلف بدليل تفاوت در نسبت بین تعداد سلولهای M و L می‌باشد. L/M که با فرضیه معروف که بیان می‌کند در مکانیسم حساسیت کانتراست رنگی نسبت بین سلولهای M و L یک

² Contrast sensitivity/spatial frequency

^۱ Cycle per degree

(۲۸) مقایسه بین CS رنگی و غیر رنگی نشان می‌دهد که آنها تنها در شکل اختلاف دارند و هیچگونه اطلاعاتی در رابطه با چگونگی مقایسه بین حساسیت نسبی دو نوع محرك در دسترس نیست (۲۸). حساسیت کانتراست به بارهای تک رنگ با روشنایی ثابت، با تغییر در طول موج تغییر نمی‌کند، لذا حساسیت کانتراست در بارهای رنگی وابسته به رنگهایی است که محرك شامل می‌شود (۲۸). بارهای سبز - قرمز حتی در میزان روشنایی یکسان دو سلول مخروطی M و L را تحریک می‌کنند. بنابراین می‌توان گفت که مقایسه بین CSF رنگی و غیر رنگی به کانتراست مخروطهای آن بستگی دارد (۲۸). کانتراست روشنایی جهت تشخیص اجزا مختلف یک سطح با روشنایی متفاوت استفاده می‌شود، در حالی که کانتراست رنگی جهت تشخیص اجزا مختلف یک سطح با رنگهای مختلف استفاده می‌شود (۴۰). میزان کانتراست روشنایی در افراد با دید رنگ نرمال و اینرمال یکسان می‌باشد، ولی میزان کانتراست رنگی برای افراد با نقص دید رنگ تری کرومات کمتر از افراد نرمال می‌باشد (۴۰). مقایسه عملکرد حساسیت کانتراست فضایی برای بارهای رنگی و غیر رنگی نشان می‌دهد که حساسیت کانتراست Michelson برای بارهای رنگی در فرکانس‌های فضایی پایین و در رابطه با بارهای غیر رنگی در فرکانس‌های فضایی بالا، بالاترین مقدار است (۳).

بحث و نتیجه گیری

با توجه به مطالعات مختلف حساسیت کانتراست به دو دسته تقسیم می‌شود: (روشنایی (غیر رنگی) و ۲. رنگی. نتایج آزمایشات مختلف در مقایسه این دو نشان می‌دهد که، شکل حساسیت کانتراست و یا CSF برای بارهای غیر رنگی به صورت band-pass و برای بارهای رنگی به شکل low-pass می‌باشد. مکانیسم حساسیت کانتراست برای دو رنگ سبز و قرمز تقریباً مشابه بوده ولی با مکانیسم رنگ آبی متفاوت است، اگر چه که در این رابطه اختلاف نظر وجود دارد. در بررسی مکانیسم حساسیت کانتراست، نتایج نشان می‌دهد که سلولهای مگنو LGN مسئول حساسیت کانتراست غیر رنگی، سلولهای پرو مسئول حساسیت کانتراست رنگی قرمز - سبز و سلولهای کونیو مسئول حساسیت کانتراست رنگ آبی - زرد می‌باشد که تمامی اطلاعات بر روی کورتکس اولیه بینایی پروجکت می‌شوند.

کانتراست رنگی، بارها با روشنایی یکسان تقریباً برابر نصف کانتراست روشنایی (غیر رنگی) اجزا رنگی آنها می‌باشد (۳). چنانچه کانتراست بارهای رنگی با روشنایی یکسان به عنوان کانتراست رنگی در زمینه متضاد در نظر گرفته شود، در این حالت میزان حساسیت کانتراست برای بارهای رنگی و غیر رنگی مشابه شده و CSF دو بار با هم همپوشانی دارد. براساس مدل گسترده از بینایی فضایی، تفاوت در شکل CSF فضایی رنگی و غیررنگی بدليل تفاوت در میزان مهار جانبی می‌باشد. بر این اساس تفاوت شکل بین CSF فضایی بارهای رنگی و غیر رنگی، بر طبق اطلاعات Mullen بدليل مهار جانبی و اثر آن بر امواج اضافی کوانتوم می‌باشد که وی در آزمایشات خود موفق به کاهش اثر ابراهیهای رنگی بر حساسیت کانتراست شد (۳). مدل تشخیصی از بینایی فضایی چشم افراد یک مدل تک کانال است، اگرچه نتایج و شواهد مطالعات سایکوفیزیک و CSF فضایی برای بارهای رنگی و غیر رنگی، مکانیسم band-pass فضایی را تشکیل می‌دهد. این امر بیانگر این نکته است که حساسیت کانتراست محرکهای رنگی با میزان روشنایی یکسان در سطح کورتیکال تحت تاثیر مهار جانبی double-nashی از تناقض مرکز- محیط سلولهای opponent می‌باشد. حساسیت کانتراست برای بارهای رنگی و غیر رنگی متفاوت است (۳). حساسیت کانتراست رنگی که بوسیله سلولهای مخروطی M و L ایجاد می‌شود، متفاوت از حساسیت کانتراست روشنایی (غیر رنگی) است که به وسیله همان سلولها ایجاد می‌شود (۲۱).

مقایسه CSF فضایی برای بارهای غیر رنگی و رنگی نشان می‌دهد که حساسیت کانتراست برای فرکانس‌های فضایی بالا در بارهای غیر رنگی و برای فرکانس‌های فضایی پایین در بارهای رنگی، بالاترین مقدار است. کاهش در حساسیت کانتراست در فرکانس‌های فضایی پایین برای بارهای غیر رنگی بدليل مهار جانبی در پره کورتیکال می‌باشد (۷). در حالی که عدم کاهش حساسیت کانتراست در فرکانس‌های فضایی پایین برای بارهای رنگی بدليل نبود مهار جانبی در سیستم بینایی برای محرکهای رنگی می‌باشد (۲۴). در فرکانس‌های فضایی پایین، حداکثر حساسیت زمانی است که تفاوت رنگ در محرك وجود داشته باشد، در حالی که در فرکانس‌های بالاتر حداکثر حساسیت زمانی است که محرك تنها روشنایی دارد. (۳۹).

اگر چه دو تست تیز بینی و میدان بینایی به عنوان فاکتورهای اصلی تعیین‌کننده وضعیت بینایی فرد شناخته شده‌اند اما با توجه به مکانیسم درگیر در حساسیت کانتراست این تست در بررسی و تعیین وضعیت بینایی فرد بهتر عمل می‌کند، ولی کمتر مورد استفاده قرار گرفته است.

منابع

1. Shapley R, Perry V. Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *TINS* 1986; 9: 229-235.
2. Silveira LC, Saito CA, Lee BB, Kremers J, da Silva Filho M, Kilavik BE, et al. Morphology and physiology of primate M- and P-cells. *Progress in brain research* 2004; 144: 21-46.
3. Rovamo JM, Kankaanpaa MI, Kukkonen H. Modelling spatial contrast sensitivity functions for chromatic and luminance-modulated gratings. *Vision research* 1999 Jul;39(14):2387-98.
4. Rovamo J, Ukkonen O, Thompson C, Näsänen R. Spatial integration of compound gratings with various numbers of orientation components. *Invest Ophthalmol Sci* 1994; 35(5): 2611-9.
5. Shevell SK, Wei J. Chromatic induction: border contrast or adaptation to surrounding light? *Vision research* 1998; 38(11): 1561-6.
6. Shevell SK, Wei J. A central mechanism of chromatic contrast. *Vision research* 2000; 40(23): 3173-80.
7. Rovamo JM, Kankaanpaa MI, Hallikainen J. Spatial neural modulation transfer function of human foveal visual system for equiluminous chromatic gratings. *Vision research* 2001;41(13): 1659-67.
8. De Valois R, De Valois K. Neural Coding of color. *Handbook of perception*. 5 .New York: Academic Press. 117-66.
9. Arden GB. The importance of measuring contrast sensitivity in cases of visual disturbance. *The British journal of ophthalmology* 1978; 62(4): 198-209..
10. Barnes CS, Wei J, Shevell SK. Chromatic induction with remote chromatic contrast varied in magnitude, spatial frequency, and chromaticity. *Vision research* 1999; 39(21): 3561-74.
11. Legge GE, Kersten D. Light and dark bars; contrast discrimination. *Vision research* 1983; 23(5): 473-83.
12. Whittle P. Increments and decrements: luminance discrimination. *Vision research* 1986; 26(10): 1677-91.
13. Shapley R, Kaplan E, Soodak R. Spatial summation and contrast sensitivity of X and Y cells in the lateral geniculate nucleus of the macaque. *Nature* 1981; 292(5823): 543-5.
14. Singer B, D'Zmura M. Contrast gain control: a bilinear model for chromatic selectivity. *Journal of the Optical Society of America A, Optics, image science, and vision* 1995; 12(4): 667-85..
15. Green DG. The contrast sensitivity of the colour mechanisms of the human eye. *The Journal of physiology* 1968; 196(2): 415-29.
16. Kelly DH. Lateral inhibition in human colour mechanisms. *The Journal of physiology* 1973; 228(1): 55-72.
17. Stiles W. Color vision: The approach through increment-threshold sensitivity. *Proc Natl Acad Sci* 1959; 45(1): 100-14.
18. Cavonius CR, Estevez O. Contrast sensitivity of individual colour mechanisms of human vision. *The Journal of physiology* 1975; 248(3): 649-62.
19. De Valois R, De Valois K. Spatial vision. *Annual Review of Psychology* 1980; 31: 309-41.
20. Johnson, G.M, Fairchild, M.D. On contrast sensitivity in an image difference model, *Proceedings of the 2002 Society for Imaging*

- Science & Technology, Rochester, NY, USA, 2002;18-2.
21. McKeefry DJ, Murray IJ, Kulikowski JJ. Red--green and blue--yellow mechanisms are matched in sensitivity for temporal and spatial modulation. *Vision research* 2001; 41(2): 245-55.
22. Williams DR, Collier R. Consequences of spatial sampling by a human photoreceptor mosaic. *Science* 1983; 221(4608): 385-7.
23. Shepherd AJ. Remodelling colour contrast: implications for visual processing and colour representation. *Vision research* 1999; 39(7): 329-45.
24. Hering E. Outlines of a theory of the light sense: Cambridge, Harvard Univ. Press; 1984.
25. Kirschmann A. Ueber die quantitativen Verhältnisse des simultanen Helligkeits- und Farben-Contrastes'. *Philosophische Studien. Phil Stud* 1981; 6: 417-91.
26. Rovamo J, Luntinen O, Nasanen R. Modelling the dependence of contrast sensitivity on grating area and spatial frequency. *Vision research* 1993; 33 (18) : 2773-88.
27. Rovamo J, Mustonen J, Näsänen R. Modelling contrast sensitivity as a function of retinal illuminance and grating area. *Vision research* 1994; 34(10): 1301-14.
28. Mullen KT. The contrast sensitivity of human colour vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *The Journal of physiology* 1985; 359: 381-400.
29. Lotto RB, Purves D. An empirical explanation of color contrast. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2000; 97(23): 12834-9.
30. Cole GR, Stromeier CF, 3rd, Kronauer RE. Visual interactions with luminance and chromatic stimuli. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science* 1990; 7(1): 128-40.
31. Wenzel K, Ladunga K, Samu k. Measurement of color defective and normal color vision subjects' color and luminance contrast threshold functions on crt. *Periodica polytechnica ser mech eng* 2001; 45(1): 103-8.
32. Granger EM, Heurtley JC. Letters to the editor: Visual chromaticity-modulation transfer function. *Journal of the Optical Society of America* 1973; 63(9): 1173-4.
33. van der Horst GJ, Bouman MA. Spatiotemporal chromaticity discrimination. *Journal of the Optical Society of America* 1969; 59(11): 1482-8.
34. Barboni MT, Gomes BD, Souza GS, Rodrigues AR, et al. Chromatic spatial contrast sensitivity estimated by visual evoked cortical potential and psychophysics. *Brazilian journal of medical and biological research* 2013; 46(2): 154-63.
35. Gunther KL, Dobkins KR. Individual differences in chromatic (red/green) contrast sensitivity are constrained by the relative number of L- versus M-cones in the eye. *Vision research* 2002; 42(11): 1367-78..
36. Sekiguchi N, Williams DR, Brainard DH. Efficiency in detection of isoluminant and isochromatic interference fringes. *Journal of the Optical Society of America A, Optics, image science, and vision* 1993; 10(10): 2118-33.
37. Rohaly AM, Buchsbaum G. Inference of global spatiochromatic mechanisms from contrast sensitivity functions. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science* 1988; 5(4):572-6.
38. Kelly DH. Opponent-color receptive-field profiles determined from large-area psychophysical measurements. *Journal of the Optical Society of America A, Optics and image science* 1989; 6(11): 1784-93.
39. Van Nes F, Bouman M. Spatial Modulation Transfer in the Human Eye. *Journal of the Optical Society of America* 1967; 57(3): 401-6.
40. Devos M, Spileers W, Arden G. Colour contrast thresholds in congenital colour defectives. *Vision research* 1996; 36(7): 1055-65.