

Neural Mechanism of Color Vision: ReviewAskarizadeh F¹⁻², Ostadimoghaddam H²⁻³**Abstract**

Color vision is one of the most important functions of visual system that has fundamental and considerable roles in visual data gathering, perceptual vision, visual information processing, correlation between different visual information and correlation with other senses. To investigate color vision, we need to understand color vision mechanism with respect to psychophysical findings. In this subject, retinal color vision mechanism and central nervous system play important function with each other, however, in different and parallel processes. For understanding this mechanism, we should focus on neuro-anatomy and neurophysiology of retinal cone cells, other retinal cells, color visual pathways, visual cortex, higher-order visual areas, and mechanisms that underlie the transformation from stimulus to perception. Most significant involved mechanism in color vision is the color opponency in visual system. Additionally, different types of neurons with its connections and other factors like contrast, luminance, brightness, boundary color and surround region color, color constancy, and etc., have many effects on color perception. In this systematic review, peer reviewed articles that published in PubMed from January 1970 to January 2015 have been searched, assessed and interpreted. Additionally, in this review, quantitative and qualitative peer reviewed evidences with regard to inclusion and exclusion criteria, have been gathered, summarized, discussed and concluded. The purpose of this study is to review the structure and function of visual system in color vision.

Keywords: Mechanism of color vision, Neural mechanism of color vision, Color opponency, Color constancy, Visual cortex

تایید مقاله: ۹۴/۶/۵

دریافت مقاله: ۹۴/۴/۱

مروری بر مکانیسم عصبی دید رنگفرشاد عسکری زاده^{۱-۲}، هادی استادی مقدم^{۲-۳}**چکیده**

دید رنگ از عملکردهای مهم سیستم بینایی می‌باشد که در جمع‌آوری اطلاعات بینایی، درک بینایی، فرآیند تجزیه و تحلیل اطلاعات بینایی و ارتباط اطلاعات بینایی با سایر اطلاعات مغز و حس‌های دیگر نقش اساسی دارد. در مطالعات دید رنگ، یکی از ابعاد مهم دید رنگ، مکانیسم دید رنگ با توجه به یافته‌های سایکوفیزیکی می‌باشد. به طور کلی در مکانیسم دید رنگ، شبکه و سیستم عصبی مرکزی به کمک همدیگر و با مکانیسم‌های جداگانه و موازی نقش ایفا می‌نمایند. برای درک این مکانیسم بایستی با نورواناتومی و نوروفیزیولوژی سلولهای مخروطی و سایر سلولهای شبکه، مسیر انتقال اطلاعات مربوط به رنگ در مسیر بینایی، نواحی مختلف کورتکس بینایی، نواحی بینایی رده بالا و مکانیسم‌های مربوط به تبدیل تحریک به درک آشنا باشیم. مهمترین مکانیسم دخیل در دید رنگ تضاد رنگ در سیستم بینایی می‌باشد. علاوه بر این، نوع نورون‌ها همراه با ارتباطات آنها با همدیگر و همچنین تأثیر سایر عوامل دخیل در دید رنگ مانند کنتراست، لومینانس، درخشندگی، رنگ مرز منطقه رنگی و رنگ محیط منطقه رنگی، ثبات رنگ ناحیه رنگی و خیلی فاکتورهای دیگر در درک دید رنگ دخالت دارند. در این مقاله مروری نظام‌مند، مقالات داوری شده منتشر در PubMed بین سالهای ۱۹۷۰ تا ۲۰۱۵ مورد ارزیابی و نقد قرار گرفته، شواهد علمی معتبر با توجه به معیارهای ورود و خروج، جمع‌آوری، بررسی، خلاصه، بحث و نتیجه‌گیری شدند. هدف از این مطالعه، مروری بر ساختمان و عملکرد سیستم بینایی در مکانیسم دید رنگ می‌باشد.

کلمات کلیدی: مکانیسم دید رنگ، مکانیسم عصبی دید رنگ، تضاد رنگ، ثبات رنگ، کورتکس بینایی

نویسنده مسئول: هادی استادی مقدم، ostadih@mums.ac.ir

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

- ۱- دانشجوی دکترای تخصصی اپتومتری، گروه آموزشی 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- استاد گروه اپتومتری، دانشکده علوم پیراپزشکی، دانشگاه علوم پزشکی مشهد، مشهد، ایران

مقدمه

پزشکی جهان برای مقدمه و آشنایی با مبانی بحث دید رنگ مورد استفاده قرار گرفتند که از بین این کتابها، چهار عدد مورد استفاده قرار گرفت. همچنین در جستجوی مقالات با کلید واژه‌های مذکور، مقالات مربوطه و پیشنهادی توسط موتور جستجو برای موضوع مطالعه، نیز مورد بررسی و ارزیابی و نتیجه‌گیری قرار گرفتند. سپس سطح شواهد هر یک از مقالات تعیین شدند.

معیارهای انتخاب مقالات، مطالعات بر روی نمونه‌های انسانی و یا حیوانات دارای سیستم بینائی و دید رنگ مشابه و یا نزدیک به انسان بودند و نیز مطالعات فیزیولوژی و آناتومی پایه بر روی موجود زنده، در محیط آزمایشگاه و یا با تجهیزات پیشرفته معاینه و تصویر برداری بیشتر مورد توجه قرار گرفتند. معیارهای حذف مقالات عبارت بودند از مطالعاتی که بر روی حیواناتی انجام شده باشد که دید رنگ آنها متفاوت با انسان است و یا مقالاتی که بیشتر بر روی تئوری دید رنگ متمرکز و مطالعه انجام داده بودند و مبتنی بر شواهد نبودند. در مجموع ۱۰۸ مقاله یافت شد که پس از اعمال معیارهای ورود و خروج ۴۶ مقاله مرتبط با موضوع مد نظر قرار گرفت و از بین اینها، مقالاتی که مطالعات تکراری بودند، براساس آخرین سال انتشار مقاله و در موارد مشابه بر اساس اعتبار و فاکتور تأثیر مجله چاپ کننده انتخاب شدند و موارد مشابه از مطالعه خارج شدند. نهایتاً ۳۲ مقاله کاملاً مرتبط با عنوان مقاله، دسته‌بندی و خلاصه شده در این مطالعه مروری نظام‌مند، مورد ارزیابی، نقد و نتیجه‌گیری قرار گرفتند.

یافته‌ها

دو تئوری اصلی دید رنگ در قرن ۱۹، دو ایده مختلف درباره طبیعت مکانیسم بیولوژیکی که در زمینه دید رنگ وجود دارد ارائه داد. یک تئوری، Young-Helmholtz بود که پیشنهاد کرد که سیستم بینایی دید رنگ به سه مکانیسم درک Hue اصلی مربوط می‌شود و تئوری دیگر، Hering بود که سه مکانیسم اصلی را بیان می‌کرد که مربوط به تضاد رنگها بود که کنتراست و درک رنگ را توجیه می‌کرد. این دو تئوری در قرن بیستم بصورت

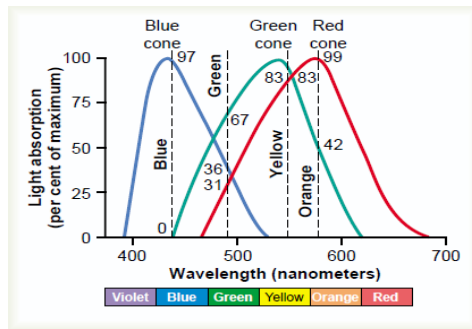
دید رنگ از عملکردهای مهم سیستم بینایی می‌باشد که در جمع‌آوری اطلاعات بینایی، تجزیه و تحلیل اطلاعات بینایی، شناخت و تفسیر اطلاعات بینایی و ارتباط اطلاعات بینایی با سایر اطلاعات مغز و حسهای دیگر نقش اساسی دارد. دید رنگ و نقص دید رنگ دارای ابعاد مختلفی می‌باشد و می‌توان دید رنگ و نقص آن را از نظر تئوری، مکانیسم، انواع اختلالات، ژنتیک، روشهای ارزیابی، روشهای غیرپزشکی و پزشکی تصحیح، مطالعه و بررسی نمود. در این مقاله تمرکز نویسنده بر مکانیسم‌های مبتنی بر شواهد دید رنگ می‌باشد. با توجه به اینکه مکانیسم‌های دید رنگ از شبکه چشم آغاز و نهایتاً در قسمتهای رده بالای کورتکس مغز درک آن کامل می‌شود در این مقاله سعی شده است که این مکانیسم‌ها در قسمتهای مختلف مربوطه بیان گردد. البته بایستی توجه داشت که بعضی از مکانیسم‌های دید رنگ با واژه تئوری ممکن است بیان شود که البته هم اکنون بعضی از این تئوری‌ها به صورت تجربی اثبات شده‌اند و این تئوری‌ها خود به عنوان مکانیسم در نظر گرفته می‌شوند. با توجه به پیشرفت روشهای مطالعات سایکوفیزیک و بررسی‌های آزمایشگاهی فیزیولوژیک، هم اکنون مقالات قابل توجهی در زمینه مکانیسم دید رنگ وجود دارند که بررسی و مرور آنها می‌تواند در درک مکانیسم دید رنگ مفید باشد. هدف این مطالعه بیان مکانیسم‌های مهم دید رنگ در قسمتهای مختلف سیستم بینائی می‌باشد.

روش بررسی

جستجو در متون پزشکی انگلیسی زبان در تمامی مقالات ثبت شده در پایگاه PubMed از تاریخ ابتدای ژانویه ۱۹۷۰ تا ابتدای ژانویه ۲۰۱۵ با واژه‌های کلیدی

Mechanism of Color Vision
Neural Mechanism of Color Vision
Color Opponency
Color Constancy
Visual cortex

جستجو شدند. همچنین آخرین چاپ کتاب‌های انگلیسی معتبر بین‌المللی فیزیولوژی و آناتومی مورد تدریس علوم



شکل ۱: انواع سلولهای مخروطی حساس به طول موجهای مختلف نور (۳)

آبی، سبز و قرمز می‌باشند و دید رنگ با کمک این سه رنگ اصلی و یا ترکیب آنها با همدیگر معنی می‌یابد و هر گونه نقص در این سلولهای مخروطی باعث ایجاد نقص در دید رنگ خواهد شد (۳،۴). علاوه بر این ساختار آناتومیک، تحریک انواع مختلف سلولهای مخروطی نیز در دید رنگ نقش اساسی دارند که برای فهم این نحوه تحریک، بایستی با مکانیسم رنگ متضاد^۴ یا تضاد مخروط^۵ آشنا شویم. در حقیقت سلولهای مخروطی حساس به نور سبز و قرمز متضاد و مخالف همدیگر می‌باشند و آبی و زرد نیز با همدیگر متضاد و مخالف می‌باشند و در حالت سوم نیز تضاد نور سفید و سیاه یا همان لومینانس با همدیگر وجود دارد (۵) (جدول ۱).

جدول ۱: تضاد رنگ در سلولهای مخروطی (۵)

سبز/قرمز	زرد/آبی	سیاه/سفید
----------	---------	-----------

در مکانیسم رنگ متضاد، سلولهای رنگ متضاد (از سلولهای مخروطی تا سلولهای گانگلیون) دخالت دارند که البته این مکانیسم بسته به گونه‌های موجودات زنده تفاوتی با هم دارند. مکانیسم رنگ متضاد و سلولهای متضاد رنگ، مانند مکانیسم روشن-خاموش در مرکز-محیط^۶ داخل میدان گیرنده شبکیه است (۵). در این حالت سلولهای مخروطی که مجاور همدیگر هستند و فتوپیگمان حساس به نور آنها با هم تضاد دارند، بسته به اینکه در یک ناحیه کوچک میدان گیرنده شبکیه، کدام سلول مخروطی غالب و کدام مغلوب باشد، رنگ را گزارش

تجربی آزمایش شدند و در نتیجه مطالعات مشخص شد که حیواناتی که دید رنگ دارند، دارای سلولهایی می‌باشند که این سلولها عملکرد تضاد وابسته به طیف دارد و نهایتاً درک بیولوژیک ما از دید رنگ شکل گرفت (۱).

به طور کلی در مکانیسم دید رنگ، شبکیه و سیستم عصبی مرکزی به کمک همدیگر (۲) و البته با مکانیسم-های متفاوت نقش ایفا می‌نمایند و به همین دلیل نورواناتومی و نوروفیزیولوژی سیستم بینایی مرتبط با دید رنگ، بیشتر تحت مطالعه و بررسی قرار می‌گیرند.

نقش ساختمان و عملکرد شبکیه در دید رنگ

در شبکیه دو نوع سلولهای حساس به نور وجود دارد که عبارتند از سلولهای مخروطی و سلولهای استوانه‌ای. سلولهای مخروطی علاوه بر سایر وظایف بینایی، وظیفه دید رنگ در شبکیه را نیز به عهده دارند که علت این پدیده ساختمان اختصاص یافته سلولهای مخروطی شبکیه می‌باشد (۳). سلولهای مخروطی شبکیه در داخل خود سه نوع فتوپیگمان مختلف دارند بطوری که سلولهای مخروطی در داخل ساختمان خود فتوپیگمان حساس به طول موج نور آبی یا فتوپیگمان حساس به طول موج سبز یا فتوپیگمان حساس به طول موج قرمز را دارا می‌باشند و هیچ سلول مخروطی دو یا سه نوع فتوپیگمان را همزمان ندارد (۲). بر اساس نوع فتوپیگمان، سلولهای مخروطی شبکیه به سه نوع تقسیم‌بندی می‌شوند که این سه نوع عبارتند از:

۱. S-Cone: به طول موج کوتاه^۱ حساس می‌باشد که بیشتر شامل نور آبی است (حداکثر جذب در ۴۲۰ نانومتر).

۲. M-Cone: به طول موج متوسط^۲ حساس می‌باشند که بیشتر شامل نور سبز است (حداکثر جذب در ۵۳۰ نانومتر).

۳. L-Cone: به طول موج بلند^۳ حساس می‌باشند که بیشتر شامل نور قرمز است (حداکثر جذب در ۵۶۰ نانومتر) (۳) (شکل ۱).

با توجه به ساختار سلولهای مخروطی است که سه رنگ اصلی را در دید رنگ در نظر می‌گیریم که همان رنگهای

⁴ Opponent Color Mechanism

⁵ Cone Opponency

⁶ on or off center and surround

¹ Short (S)

² Medium (M)

³ Long (L)

(۸،۴).

بدین ترتیب در پستانداران نخستین، اولین مرحله تضاد رنگ در شبکه آغاز و در پاسخهای سلولهای افقی شبکه مستند می‌گردد (۹). همچنین در شبکه دو نوع سلول گانگلیون وجود دارد که یک نوع سلولهای گانگلیونی Parasol و دیگری Midget می‌باشند. سلولهای Parasol، ورودی خود را از سلولهای مخروطی M و L دریافت می‌نمایند و حالت مرکز on-off را دارند و از سلولهای دو قطبی منتشر on یا off ورودی دریافت می‌نمایند. سلولهای گانگلیونی Parasol، به لایه مگنوسولار در هسته زانویی خارجی می‌روند و کانال لومینانس سایکوفیزیکال را ایجاد می‌نمایند و بعضی از ورودی های کروماتیک قرمز- سبز را نشان می‌دهند که در مکانیسم کروماتیک سبز- قرمز نقش دارند. یک نوع سلول گانگلیونی نیز وجود دارد که سیگنالهای سلولهای مخروطی S را از سیگنالهای مجموع سلولهای مخروطی M و L متفاوت می‌کند و به آن سلولهای گانگلیونی کوچک Bistratified گفته می‌شود. لایه داخلی دندریت های این سلول ورودی خود را از سلول مخروطی دو قطبی on دریافت می‌کند و لایه خارجی آن ممکن است از سلولهای مخروطی دو قطبی L و M که همان off می‌باشند، ورودی خود را دریافت نمایند و بدین ترتیب مکانیسم تضاد رخ می‌دهد (۸) و البته اخیراً یک نوع دیگری هم از سلولهای گانگلیونی مشخص شده است که سلول نوع Disputed -S+(L+M) نام دارد و البته عملکرد آن کاملاً تشریح نشده است. سلولهای گانگلیونی midget که به لایه های پاروسولار در هسته زانویی خارجی می‌روند، اساس کانال سبز- قرمز و در نتیجه سیستم رنگی سبز- قرمز را تشکیل می‌دهند. در حقیقت یک سلول مخروطی M و L ورودی های فووا را به سلولهای دو قطبی Midget می‌دهد که آنها هم با یک سلول گانگلیونی شبکه تماس برقرار می‌نمایند. چنانچه مشاهده می‌شود یک سلول مخروطی به طور انتخابی با سلول مشخصی ارتباط برقرار می‌کند و این سلول ممکن است red ON-center باشد که ورودی خود را از یک سلول مخروطی L دریافت می‌نماید یا ممکن است green ON-center باشد که ورودی خود را از یک سلول مخروطی M دریافت نماید و یا ممکن است به همین حالت off-center باشد. تستهای الکتروفیزیولوژیک

میکنند و ترکیب تحریک و عدم تحریک این سلولهای مجاور متضاد رنگ، بیانگر رنگ است. سلولهای رنگ متضاد، در سلولهای گانگلیونی و در ادامه در هسته زانویی خارجی^۷ نیز ادامه مسیر می‌دهند. لایه های پاروو سلولار^۸ بیشترین سلولهای متضاد رنگ را شامل می‌شوند زیرا دید ناحیه فووا را بر عهده دارند و لایه‌های مربوط به مگنوسولار^۹ کمتر شامل سلولهای متضاد رنگ هستند و از طرف دیگر مطالعات نیز نشان داده‌اند که جدایی و تفکیک روند دید فضایی و روند دید رنگ در هسته زانویی جانبی اتفاق می‌افتد. مکانیسم رنگ متضاد از شبکه آغاز می‌شود و در کورتکس عملکرد مهم خود را در تشخیص رنگ انجام می‌دهد. سلولهای Midgate در سلولهای گانگلیون به هسته زانویی خارجی رفته و در آنجا با سلولهای پاروو سیناپس ایجاد کرده و این سلولهای پاروو نیز به سمت کورتکس امتداد مسیر داده و اطلاعات را به لایه $IVC\beta$ کورتکس بینایی (ناحیه ۱۷ برودمن) منتقل می‌نمایند و سلولهای Parasol گانگلیون نیز به هسته زانویی خارجی رفته و در آنجا با سلولهای مگنوسیناپس ایجاد کرده و اطلاعات را به لایه $ICV\alpha$ کورتکس بینایی (ناحیه ۱۷ برودمن) منتقل می‌نماید (۶،۷).

با توجه به توضیحات فوق مشخص است که برای درک بهتر دید رنگ بایستی اختصاصات شبکه از نظر آناتومی و فیزیولوژی مرتبط با دید رنگ توضیح داده شوند. سلولهای مخروطی S تعدادشان نسبت به سایر سلولهای مخروطی کمتر است و در فووا به مقدار بسیار کم مشاهده می‌شوند و توزیع سلولهای تعدادشان نسبت به سایر سلولهای مخروطی کمتر است و در فووا به مقدار بسیار کم مشاهده می‌شوند و توزیع سلولهای M و L مخروطی در فووا به صورت تصادفی می‌باشد. همچنین سلولهای افقی شبکه برای اتصال با سلولهای مخروطی اختصاص یافته هستند به طوری که دو نوع سلول افقی شبکه وجود دارد که H1 و H2 می‌باشند. سلولهای افقی H1 شبکه با سلولهای مخروطی L و M تماس دارند و با سلولهای مخروطی S تماس ندارند. از طرف دیگر سلولهای افقی H2 بیشتر با سلولهای مخروطی S در ارتباط می‌باشند و بعضی ارتباطات هم با سلولهای مخروطی L و M دارند

⁷ Lateral Geniculate Body⁸ ParvoCellular⁹ MagnoCellular

می‌گذارند. در حقیقت تمایز طول موج و تشابه رنگها توسط مکانیسم رنگ متضاد انجام می‌شود و با این مکانیسم پدیده Hue Cancellation معنی می‌یابد که در آن یک رنگ گزارش نمی‌شود و تحریک غالب گزارش میشود و تحریک مغلوب در روند Hue Cancellation گزارش نمی‌شود (۷،۱۰).

سیگنالهای مربوط به رنگ، از هسته زانویی خارجی به ناحیه V1 کورتکس بینایی ارسال می‌گردند و این سیگنالها به ناحیه $4c\beta$ (که سلولهای پاروو را شامل می‌شود) رسیده و سپس از آنجا به لایه‌های بالایی و پایینی کورتکس می‌روند. ضمناً یکسری از نورون‌ها نیز در بین لایه‌های سلولی هسته زانویی خارجی قرار می‌گیرند که حامل سیگنالهای ناشی از سلولهای گانگلیونی تضاد رنگ S+L-M- یا همان نورونهای کونیوسولولار^{۱۱} مربوط به تضاد رنگ آبی- زرد می‌باشند و این سلولها مستقیماً به سلولهای کورتیکال در ناحیه لایه 3b یا 4a وارد می‌شوند. برعکس نورونهای پاروو و کونیو، سلولهای M و L ورودی دریافت می‌نمایند اما به دید رنگ حساس نیستند (۱۰).

در حقیقت سلسله مراتب و مراحل دید رنگ بدین ترتیب است که سیگنالهای شبکه‌ای که اطلاعات رنگ را حمل می‌نمایند، از شبکه به هسته زانویی خارجی در تالاموس می‌روند و از آنجا به کورتکس بینایی اولیه (V1) منتقل می‌شوند. از V1 سیگنالها به V2 رفته و در آنجا پردازش می‌شوند. سپس این سیگنالها بوسیله سلولهایی که در تقسیمات داخل پشتی- تحتانی- جانبی (PIT) کورتکس قرار دارند و نام آنها globs می‌باشد پردازش شده و سپس به ناحیه V4 مغزی و بلافاصله به ناحیه جلوی V4 در مغز می‌روند. سپس سیگنالهای رنگ، در نواحی عمقی داخل کورتکس تحتانی- جانبی (IT) که شامل ناحیه TE می‌شود، پردازش می‌شوند. البته هر یک از این مراحل را در دید رنگ می‌توان یک بعد منحصر به فرد از دید رنگ در نظر گرفت. در بحث تضاد رنگ، بایستی متذکر شده که نرونهايي که متضاد دوتایی هستند در ناحیه V1 باعث ایجاد کنتراست رنگ موضعی می‌شوند و مبنای شکل‌گیری ثبات رنگ می‌باشند.

نشان داده‌اند که سلولهای لایه پارووسولولار، تضاد سبز- قرمز را شامل می‌شوند (۱۱،۱۰،۷).

در رتین حیوانات تری کرومات، اطلاعات مربوط به رنگ در یک حالت تضاد کدبندی می‌شوند و این کدبندی‌ها به LGN منتقل می‌شوند و از آنجا از طریق مسیرهای موازی به کورتکس می‌روند. در حقیقت، کدبندی رنگ از شبکه آغاز می‌شود و این کدبندی بوسیله سیستم تضاد رنگ انجام می‌شود و در حقیقت فرآیند رنگی- فضایی (Spatio-Chromatic) در شبکه باعث کدبندی رنگ در حس بینایی می‌شود (۹،۱۱،۱۲). تمام پاسخهای مربوط به رنگ متضاد سبز- قرمز به لایه $ICV\beta$ منتقل می‌شوند. همچنین در سلولهای گانگلیون شبکه، سلولهای کوچک bistratified وجود دارند که این سلولها پیام‌ها را از سلولهای مخروطی حساس به نور آبی دریافت کرده و به هسته زانویی خارجی رفته و در آنجا با سلولهای Konio سیناپس ایجاد کرده و اطلاعات را به کورتکس بینایی (ناحیه ۱۷ برودمن) انتقال می‌دهند که این مسیر مسئول تضاد رنگ آبی- زرد می‌باشد که البته تحریک همزمان سلولهای مخروطی حساس به نور قرمز و سبز باعث ایجاد مسیر نور زرد می‌شود.

بطور کلی سلولهای رنگ متضاد در هسته زانویی خارجی و لایه‌های سلولهای پاروو، از طریق مکانیسم تحریک یک سلول مخروطی و ممانعت یا عدم تحریک سلول دیگری پیام‌های خود را دریافت می‌نمایند. زمانی که این پیام‌های مربوط به سلولهای رنگ متضاد، از شبکه به هسته زانویی خارجی و نهایتاً به کورتکس بینایی می‌رسند، در آنجا بطور هدفمند و اختصاصی ادامه مسیر می‌دهند بطوری که اکثر سلولهای لایه 4B کورتکس بینایی و یکسری از سلولهای لایه 3B در کورتکس بینایی مربوط به همین سلولهای رنگ متضاد مربوط به فووا می‌باشند. به همین دلیل می‌توان گفت که مکانیسم تضاد رنگ در کورتکس بینایی نقش مهمی را در روند بینایی دارد و بررسی‌های پتانسیل برانگیخته بینایی^{۱۰} نیز این نقش را اثبات می‌نماید. البته در لایه‌های کورتکس مخطط، کانالهای مختلف مربوط به فرکانسهای فضایی متفاوت وجود دارد که با مکانیسم تضاد رنگ در آن ناحیه ارتباط داشته و بر روی دید رنگ تاثیر مستقیم یا معکوس

¹¹ KonioCellular

¹⁰ Visual Evoked Potential (VEP)

پاسخ‌دهنده به رنگ وجود دارند که این دو نوع نورون عبارتند از: Color- و Color-Preferring. در حقیقت این دو نوع نورون، انواع متفاوتی از سیگنالها را درباره رنگ به سایر نواحی بینایی کورتکس مغز ارسال می‌نمایند (۱۶-۱۴). در سیستم بینایی میمون، اطلاعات رنگ از شبکه به کورتکس بینایی اولیه V1 منتقل می‌شوند که این انتقال بیشتر از طریق لایه‌های پارووسولولار هسته زانویی خارجی (pLGN) انجام می‌شود. در کورتکس، اطلاعات رنگ به مسیر بطنی که شامل نواحی V2 و V4 و کورتکس جانبی تحتانی^{۱۳} (IT) می‌باشد، منتقل می‌شوند (۱۷).

مطالعات نشان داده اند که IT نقش بسیار مهم مرکزی در تمایز رنگ دارد (۱۸) بطوری که بسیاری از نورون‌های IT به گستره باریکی از hue و saturation پاسخ می‌دهند که به درک رنگ، بسیار مربوط می‌شود (۱۹). این نورون‌ها تمایل دارند که بطور انتخابی به گستره‌ای از رنگهای شبیه به هم که یازده رنگ پایه نامیده می‌شوند، پاسخ دهند. در طرف دیگر سلولهای متضاد رنگ در سلولهای گانگلیون شبکه و pLGN، بطور جداگانه به رنگهای متضاد پاسخ می‌دهند بنابراین تشکیل انتخاب دقیق رنگ در کورتکس IT اتفاق می‌افتد بطوری که این قسمت بعد از ورود اطلاعات بینایی به کورتکس، وظیفه تمایز را انجام می‌دهند. همچنین مطالعات متعدد نشان می‌دهند که در ناحیه V1 کورتکس بینایی، بسیاری از نورون‌های انتخاب شونده با رنگ، ترجیحاً به چهار رنگ اولیه قرمز، زرد، سبز و آبی پاسخ می‌دهند. بعضی از نورون‌های V1 به رنگهای غیر اولیه مانند بنفش نیز پاسخ می‌دهند که این حالت بیان می‌نماید که انتخاب hue در نورون‌های V1، تنوع بیشتری از سلولهای pLGN دارد. علاوه بر این ترکیب غیرخطی سیگنالهای سلولهای مخروطی در V1 اتفاق می‌افتد که این حالت ممکن است باعث تغییرات مهم انتخاب رنگ در بین نورون های V1 و pLGN می‌شود. همچنین در نواحی فوق مخطط V4، نورون‌های بسیاری با رنگ انتخاب می‌شوند و به تفاوت‌های hue مربوط می‌شوند.

مطالعات نشان داده اند که نورون‌های انتخاب شونده با رنگ در نواحی V1, V2, V4 بطور کلی شبیه به همدیگر

سلولهای glob باعث درک Hue می‌شوند و قسمت IT، درک رنگ را در رفتار زمینه رنگ، ادغام می‌کند. نهایتاً این سیگنالها، با برنامه‌های حرکتی و مراکز احساس مغز ارتباط برقرار کرده و موجب برتری احساسی رنگ می‌شوند (۱۳).

مناطق رنگی و مرزهای رنگ

وقتی که شخص رنگ یک منطقه را درک می‌کند، درک رنگ او نه تنها تحت تاثیر توزیع موضعی طول موجها در داخل منطقه قرار می‌گیرد، بلکه در مرز و سرحد منطقه رنگی، اثرات رنگ دارای فاصله با منطقه رنگی و نیز اثرات کنتراست درخشندگی^{۱۲}، درک رنگ فرد را تحت تاثیر قرار می‌دهند. این حالت نشان می‌دهد که ظاهر رنگ یک ناحیه از مرز و سرحد خود تاثیر پذیر است که این حالت اثر boundary نامیده می‌شود و نیاز به روند فضایی کورتکس دارد و همچنین القای رنگ محیط نیز به همین روش از طریق کورتکس می‌تواند اثر boundary بر روی درک رنگ ناحیه مد نظر داشته باشد.

در گذشته چنین در نظر گرفته می‌شد که پدیده اثر مرز رنگ، به نورونهای حساس به رنگ Double-Opponent در ناحیه V1 کورتکس بینایی بستگی دارد ولی مطالعات اخیر نشان داده‌اند که نورونهای مد نظر تعدادشان بسیار کم است. می‌توان با مطالعات مستند، نورونهای single-opponency و double-opponency را بررسی کرد. نورون single-opponency مانند یک سلول پاروو سلولار موجود در هسته زانویی خارجی، به خوبی به یک الگوی نواری رنگی با لومینانس یکسان در فرکانس فضایی پایین پاسخ می‌دهد. از طرف دیگر یک نورون double-opponency دارای فرکانس فضایی بیشتر از صفر می‌باشد که یکی از دلایل آن، تاثیرات مرزهای رنگی می‌باشد که دلیل آن این است که سازمان فضایی double-opponent باعث لغو و ابطال ورودی سلول مخروطی متضاد در پاسخ به رنگ نواحی بزرگ می‌شود و از طرف دیگر پاسخهای قوی به تغییرات شدید رنگ باعث تحریک مرکز میدان گیرنده می‌شوند، نشان می‌دهند.

به طور کلی در کورتکس بینایی V1 دو نوع نورون‌های

¹³ Inferior Temporal Cortex

¹² brightness

علاوه بر این بایستی در نظر بگیریم که یک سلول مخروطی تنها نمی‌تواند مسئول دید رنگ باشد بلکه بایستی دو یا چندین سلول مخروطی در دید رنگ نقش داشته باشند و اطلاعات آنها از شبکه به هسته زانویی خارجی رفته و از آنجا به ناحیه V1 کورتکس انتقال پیدا کنند و مطالعات نشان می‌دهند که تمام این اطلاعات در ناحیه V2 با همدیگر ادغام شوند تا ما بتوانیم hue را درک کنیم (۲۲). در این مطالعات ناحیه V1 و V2 بعد از رنگ‌آمیزی با آنزیم متابولیک سیتوکروم اکسیداز^{۱۷}، اطلاعات مفیدی از خود ارائه نمودند بطوری که در ناحیه V1 قسمتهایی از ناحیه رنگ‌آمیزی شده به نام blobs که به شکل نقاط خالدار دیده می‌شوند مشاهده شدند و در ناحیه V2 این نقاط خالدار مشاهده نمی‌شوند و به جای آنها، نوارهای رنگ‌پریده و کم‌رنگ مشاهده می‌گردد. در عین حال نقاط blobs در ناحیه V1 با نوارهای نازک در ناحیه V2 بطور قوی در ارتباط می‌باشد. این در حالیست که خود نوارهای نازک در ناحیه V2 قسمتهایی اختصاص یافته به رنگهای مختلف دارد و هر قسمت از این نوارهای نازک در ناحیه V2 به رنگ خاصی واکنش نشان می‌دهد (۲۲). در حقیقت اطلاعات رنگی که از شبکه به هسته زانویی خارجی و V1 به ناحیه V2 انتقال یافته اند، در آنجا به hue ترجمه می‌شوند و ما hue را بدین ترتیب درک می‌کنیم. با این حال رمز گشایی saturation و brightness هنوز کشف نشده است (۲۳) (شکل ۲).

بر اساس مطالعات در ناحیه V1 سلولهای اختصاص یافته‌ای برای مکانیسم تضاد رنگ وجود دارد و این ناحیه در تضاد رنگ قبل از ناحیه V2 و ناحیه V4 اعمال پردازش می‌کند و سلولهای ناحیه V1 به قسمت مرز رنگ بهتر پاسخ می‌دهند و البته نه بطور حتم، با توجه به اینکه می‌توان این احتمال را در نظر گرفت که در مکانیسم‌های آگاهانه دید رنگ مانند ثبات رنگ، ناحیه V1 دخالت دارد (۲۳).

Filling-In

یک نوع پدیده ادراکی وجود دارد که در آن حالت، به نظر می‌رسد که تحریک بینایی، درخشندگی و رنگ ناحیه احاطه‌کننده خود را ارائه می‌نماید و بنابراین تحریک بینایی قابل درک نمی‌باشد و از درک ناپدید می‌شود و

می‌باشند. علاوه بر این بررسی‌ها نشان می‌دهند که نورون‌هایی در ناحیه V1 وجود دارند که بطور انتخابی به گستره باریکی از hue و saturation پاسخ می‌دهند و فرکانس این نورون‌ها بطور قابل توجهی در ناحیه V1 و IT شبیه همدیگر می‌باشند لیکن این نورون‌ها در pLGN وجود ندارند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که V1 نقش مهمی در تبدیل سیگنالهای رنگ ایفا می‌نماید بطوری که در نتیجه عملکرد این ناحیه، انتخاب رنگ دقیق در ناحیه IT مشاهده می‌شود. در حقیقت، سیگنالهای رنگ بطور قابل توجهی بین pLGN و V1 تبدیل می‌شوند (۲۰).

ثبات رنگ^{۱۴}

درک رنگ انسان، یک عملکرد ساده طول موجهای نور که از یک ناحیه کوچک بر روی یک سطح منعکس می‌شوند نمی‌باشد. در حقیقت رنگ بستگی دارد به توزیع فضایی طول موجهای نور که در تمام تصویر وجود دارند. پدیده‌هایی که در این جریان دخالت دارند عبارتند از ثبات رنگ و القای رنگ^{۱۵}.

ثبات رنگ عبارتست از تمایل رنگ سطوح به باقی ماندن در ثبات بیشتر و این ثبات بیشتر از ترکیب فیزیکی نور منعکس شده تحت شرایط ایلومینانس^{۱۶} متغیر، می‌باشد. عقیده بر اینست که ثبات رنگ مربوط به تشخیص اجسام است که باعث می‌شود قضاوت قابل اعتمادتری درباره خصوصیات سطح اجسام بدون در نظر گرفتن نور محیط آنها داشته باشیم. پدیده دیگری نیز که با این حالت در ارتباط است پدیده القای رنگ می‌باشد. القای رنگ، تغییر در رنگ سطح بسته به سایر سطوح رنگی مجاور آن می‌باشد. القای رنگ باعث افزایش کنتراست رنگی در صحنه می‌شود و احتمالاً به تشخیص اجسام و تقسیمات سطح کمک می‌کند.

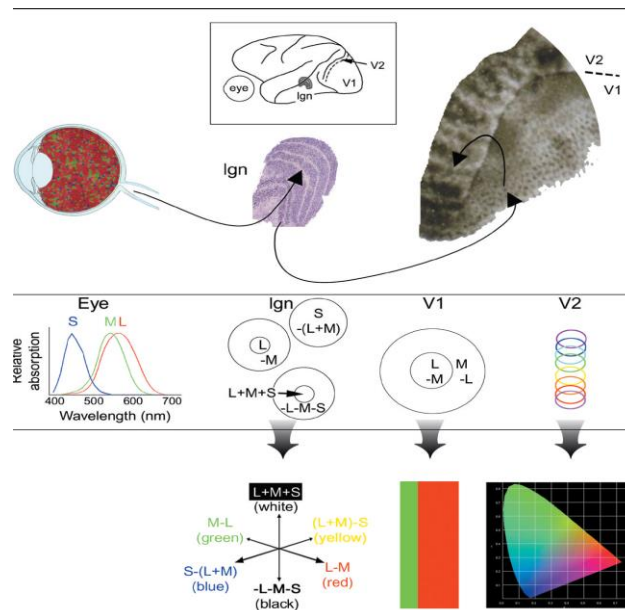
در پدیده ثبات رنگ پروسه‌های مختلفی که با همدیگر تعامل و ارتباط دارند دخیل می‌باشند و یک مکانیسم تنها باعث ایجاد ثبات رنگ نمی‌شود. در حقیقت در پردازش ثبات رنگ و القای رنگ هر دو قسمت روند دید رنگ شبکه و کورتکس بینایی دخالت و تعامل دارند (۲۱).

¹⁴ Color Constancy

¹⁵ Color Induction

¹⁶ Illuminance

¹⁷ Cytochrome oxidase



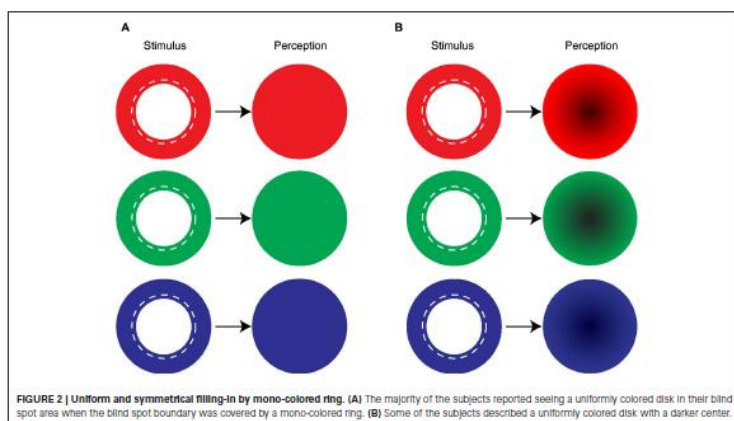
شکل ۲: خلاصه ای از پردازش رنگ در سیستم بینایی (۲۳)

داده‌اند که پدیده Filling-In مربوط به نقطه کور در لایه ۴ و ۶ ناحیه V1 اتفاق می‌افتد. همچنین در بررسی‌های انجام شده با دیسک‌های رنگی مشخص شده است که به احتمال قوی دیسک‌های تار در مقایسه با دیسک‌های واضح، پاسخ Filling-In را بیشتر ایجاد می‌نمایند و دیسک‌های ثابت نسبت به دیسک‌های متحرک این پدیده را بیشتر بروز می‌دهند (۲۴، ۲۵) (شکل ۳).

آنچه مسلم است این است که این پدیده، یک پدیده غیر فیزیولوژیک است که در کورتکس بینایی رخ می‌دهد و V1 و V2 بیشتر از هسته زانویی خارجی در پدیده Filling-In نقش دارند (۲۴). البته در بعضی مطالعات دیگر، ناحیه V1 مسئول درک Filling-In شناخته و پیشنهاد شده است (۲۵). آنچه قابل توجه است این است که در Filling-In، جدائی قابل توجهی بین ورودی‌های شبکه و درک اتفاق می‌افتد و جالبتر آنکه این دو با اینکه به شدت از هم جدا شده‌اند لیکن باز هم ارتباطی بین آنها ایجاد می‌شود و آنچه مسلم است، این رویدادها در کورتکس بینایی اولیه V1 و V2 رخ می‌دهند (۲۶). مطالعه کورتکس بینایی بوسیله $^{18}\text{fMRI}$ نشان می‌دهد که ناحیه V4 کورتکس نقش اساسی در دید رنگ دارد و رنگ‌های مختلف مسیر دید رنگ را از ناحیه V1 تا ناحیه

رنگ و درخشندگی ناحیه محیطی جای آن را می‌گیرد. چهار نوع شرایط مختلف وجود دارد که در آنها Filling-In مشاهده می‌گردد. یک نوع آن، Filling-In در منطقه نقطه کور در هنگام دید تک چشمی است. زمانی که تک چشمی به سطحی با رنگ یکسان نگاه شود، آن قسمت از میدان بینایی که معادل نقطه کور می‌باشد همان رنگ سطح را مشاهده می‌نماید در حالی که می‌دانیم که نقطه کور هیچ گونه رنگی را نمی‌تواند ببیند. حالت دوم حالتی است که بیمار در میدان بینایی خود بواسطه یک ضایعه در شبکه یا مسیر بینایی دارای اسکوتوم می‌باشد ولیکن در همان ناحیه دید رنگ را گزارش می‌دهد که این حالت نیز Filling-In است. حالت سوم تثبیت مصنوعی تصویر شبکه است که این حالت می‌تواند به عنوان مثال بوسیله یک پروژکتور کوچک دارای یک محل مخصوص که در روی چشم قرار می‌گیرد، ایجاد شود و سپس تصویر تثبیت شده بتدریج تار و محو می‌شود و رنگ ناحیه محیطی آن تصویر، جای آنرا می‌گیرد. حالت چهارم به نام پدیده Troxler معروف است که تحت شرایط فیکساسیون ثابت، حس بینایی بتدریج کنتراست را از دست می‌دهد بطوری که بعضی از اجسام از درک بینایی ناپدید می‌شوند که این حالت همان Filling-In می‌باشد. آنچه در انتهای این روند مشاهده می‌شود رنگ‌زمینه است. کاملاً مشخص است که این پدیده را با سازگاری نمی‌توان تفسیر کرد. مطالعات نشان

¹⁸ functional Magnetic Resonance Imaging



شکل ۳: تصاویری که با نگاه به آنها Filling-In قابل درک است (۲۴)

تطبیقی می‌باشد و مکانیسم قابل توجهی برای عملکرد در محیط‌های بینایی مختلف دارد که در طول زمان می‌تواند شکل بگیرد. همچنین این نتایج می‌تواند شرط اساسی برای سیستم‌های شناختی باشند که اطلاعات ثابت و مرتبط را از اطلاعات مربوط به تحریکات غیر ثابت و متغیر، جدا می‌نمایند (۲۸). البته این مطالعه بر روی گونه‌ای از ماهی‌ها انجام شد و اینکه بتوان این نتایج را به انسان تعمیم داد جای بحث دارد.

همچنین در بررسی دیگری نقش قسمت‌های محیطی شبکه و خارج از فووا در دید رنگ بررسی شد که بر اساس این مطالعات مشخص شد که دید رنگ در عرض میدان بینائی تغییر می‌کند. بهترین درک رنگ در ناحیه فووا شبکه می‌باشد و در ناحیه محیط شبکه کاهش می‌یابد. حساسیت به تغییرات رنگ قرمز-سبز از فووا به سمت محیط با شدت بیشتری کاهش می‌یابد در حالی که حساسیت به لومینانس یا حساسیت به رنگ‌های زرد-آبی از فووا به محیط با شدت کمتری، کاهش می‌یابد. این نتایج می‌تواند ناشی از افزایش سایز میدان گیرنده ۲۰ سلول‌های گانگلیون شبکه‌ای مربوط به parvocellular باشد و نیز به توزیع تصادفی و غیرانتخابی سلول‌های مخروطی M و L در محیط میدان گیرنده باشند. مطالعات گذشته بیان نموده بودند که تضاد مخروطی M و L در ناحیه بیشتر از ۳۰ درجه وجود ندارد لیکن آزمایشات جدید اثبات می‌نمایند که سلول‌های گانگلیون midjet در ناحیه حد واسط محیط شبکه یعنی منطقه ۵۰-۲۰ درجه نیز وجود دارند که شدیداً تضاد مخروطی را دارا

رنگ‌های مختلف مسیر دید رنگ را از ناحیه V1 تا ناحیه V4 فعال می‌نمایند. اشیایی که رنگ آنها طبیعی می‌باشند بیشتر قسمت‌های جلویی ناحیه Fusiform gyrus را فعال می‌نمایند که این ناحیه بیشتر شامل هیپوکامپوس^{۱۹} و کورتکس ventrolateral Frontal می‌باشد اما اشیایی که رنگ غیرطبیعی دارند کورتکس Dorsolateral Frontal را فعال می‌نمایند. اکنون با توجه به این یافته‌ها و مطالعات فیزیولوژیک و بالینی قبلی، می‌دانیم که سه مرحله کورتیکال اصلی در پردازش رنگ در مغز انسان وجود دارد. اولین مرحله بطور اصلی در ناحیه V1 و احتمالاً در ناحیه V2 انجام می‌شود که بیشتر مربوط به ثبت حضور و شدت طول موج‌های مختلف و تفاوت آنها با همدیگر است. مرحله دوم براساس ناحیه V4 انجام می‌شود که مربوط به عملیات ثبات رنگ به روش اتوماتیک و بدون توجه به حافظه، قضاوت و یادگیری می‌باشد. مرحله سوم براساس کورتکس Frontal و کورتکس Inferior temporal می‌باشد که بیشتر با رنگ‌های اشیاء ارتباط دارد (۲۷).

با توضیح مکانیسم دید رنگ از نظر ساختمان و عملکرد، توجه به یکسری مسائل دیگر دید رنگ متمرکز شد. یکی از این مباحث وجود یا عدم وجود شکل‌پذیری و انعطاف‌پذیری تطبیقی مکانیسم دید رنگ در روند رشد و نمو و یا در شرایط تغییرات شرایط محیطی مطرح گردید. تاکنون شواهد قابل توجهی در این زمینه بدست نیامده است لیکن در یک مطالعه نشان داده شد که دید رنگ در طی روند رشد خود دارای شکل‌پذیری و انعطاف‌پذیری

²⁰ Receptive field

¹⁹ Hippocampus

موج بلند)، بوسیله اپتیک چشم بیشتر دچار انکسار می‌شود. نتایج مطالعات پیشنهاد می‌نمایند که تفاوت در کنتراست ایجاد شده بوسیله ابیراهی رنگی، ممکن است برای ایجاد سیگنال رنگ در تشخیص علامت دفوکوس، کافی باشد. البته در مکانیسم فوق بایستی تأثیرات خارج از مرکز بودن مردمک و خارج از مرکز بودن شبیکه و درحقیقت اثر پدیده Stiles Crawford را در نظر بگیریم لیکن مطالعات پیشنهاد می‌نمایند که این تأثیرات در سیگنال دفوکوس ناشی از رنگ مؤثر نمی‌باشند. برای ایجاد تصویر شبکه‌ای واضح، فرایند تطابق و امروپیزیشن، می‌توانند از اطلاعات ناشی از تغییرات کنتراست لومینانس و رنگ استفاده نمایند و مطالعات مختلف نشان داده‌اند که حداقل در یکسری از افراد، رنگ در ایجاد تطابق دقیق تأثیر مهمی دارد. متغیر بودن حساسیت سیستم تطابق به نشانه‌های لومینانس و رنگ ممکن است منجر به عدم دقت پاسخ تطابق شود که این حالت باعث ایجاد سیگنال خطا در سیستم امروپیزیشن می‌شود. البته وجود مسیرهای بینائی متعدد برای کنترل امروپیزیشن، ممکن است باعث تداخل بین مکانیسم فوکوس برای رنگ و لومینانس گردد زیرا مسیرهای فوکوس رنگ و مسیرهای فوکوس لومینانس با هم متفاوت هستند (۳۱).

شکل پذیری سازگار در طی رشد دید رنگ

تغییرات حساسیت طیفی خیلی پیچیده می‌باشند و شبکه داخلی و کولیکولوس فوقانی، به تغییرات محیط طیفی واکنش نشان می‌دهند. فرایندهای شکل‌پذیری سازگاری اپی ژنتیک در سطوح متفاوت سیستم بینائی به ترکیب طیفی خاص در محیط پاسخ می‌دهند و مکانیسم قدرتمندی در دید رنگ عملکردی در محیط‌های مختلف بینائی فراهم می‌کنند. پیشنهاد می‌شود که فرایندهای مرتبط با تنظیم و تقویت دقیق اطلاعات رنگی در فتورسپتورها و مراحل بعد از فتورسپتورها، در طی رشد و نمو بخش‌های آناتومیک مربوطه از بدو تولد، یک حالت عمومی از تمامی سیستم‌های دید رنگ محسوب می‌شوند. چنین مکانیسم‌های می‌توانند بالانس عملکردی بین کانالهای رنگی مختلف ایجاد نمایند و در نتیجه این مکانیسم‌ها، یک روند اساسی و لازم برای سیستم‌های تشخیصی می‌باشند تا اطلاعات ثابت و مرتبط را از

می‌باشند و اکنون براساس آزمایشات و مطالعات اثبات شده است که تشخیص رنگی، در خارج از مرکز تا ۵۰ درجه بوسیله مکانیسم تضاد مخروطی انجام می‌شود (۲۹).

همانطور که بیان شد سیگنالهای ناشی از سه نوع فتورسپتور مخروطی در ادامه مسیر خود بعد از سلولهای مخروطی به سه شکل مستقل کدبندی می‌شوند. یک نوع از این کدبندی رنگ مربوط به لومینانس می‌باشد که سلولهای مخروطی حساس به سیاه/سفید در آن نقش دارند و دو نوع دیگر به رنگ مربوط می‌باشند. بنابراین در این کدبندی رنگ، بحث کنتراست، سازگاری کنتراست و تاثیر سازگاری کنتراست بر روی ظاهر رنگ را بایستی مد نظر قرار داد. براساس مطالعات مشخص شده است که سازگاری کنتراست، از طریق کاهش saturation (که در حقیقت همان کنتراست می‌باشد) و تغییر Hue (که همان جهت درون سطح دارای لومینانس معادل می‌باشد)، اعمال می‌گردد. همچنین تغییرات انتخابی، در رنگ درک شده و روشنایی درک شده نیز اتفاق می‌افتد که این حالت به دنبال سازگاری با تحریک مشاهده می‌شود و تغییرات لومینانس و کروماتوسیتی ۲۱ را با هم مرتبط و مساوی می‌نماید. این وقایع پیشنهاد می‌نمایند که ظاهر رنگ به کانال‌هایی که به طور انتخابی می‌توانند در جهت هر نوع لومینانس-رنگ برقرار باشند، بستگی دارد و سازگاری می‌تواند عملکرد کنتراست-پاسخ را تغییر دهد. همچنین سازگاری می‌تواند زمان واکنش به کنتراست کروماتیک و نیز زمان واکنش به لومینانس را تحت تاثیر قرار دهد (۳۰).

نقش نشانه‌های رنگی و لومینانس در امروپیزیشن

امروپیزیشن، ارتباط قوی با تطابق دارد و امروپیزیشن و تطابق به توانایی چشم در استفاده از رنگ و لومینانس، بستگی دارد. همچنین با کاهش تأثیرات نشانه‌های لومینانس در شرایط مونوکروماتیک، مشخص شده است که چشم نشانه‌های رنگ در فرایند امروپیزیشن را استفاده می‌نماید. از طرف دیگر ابیراهی رنگی در کنتراست رنگ تغییر ایجاد می‌نماید بطوری که نور آبی (دارای طول موج کوتاه) نسبت به نور قرمز (دارای طول

²¹ Chromaticity

اطلاعات بعد، حرکت و لومینانس در مسیرهای مگنو پردازش می‌شوند. بنابراین بایستی در نظر گرفت که مسیرهای مربوط به اطلاعات رنگ و بعد از همدیگر جدا می‌باشند پس می‌توان نتیجه گرفت که با توجه به مستقل بودن این دو مسیر، استرئوپسیس رنگی در داخل مسیر اطلاعات مربوط به بعد اتفاق نمی‌افتد بلکه در کورتکس بینائی این اتفاق می‌افتد. در تأیید توضیحات فوق، مطالعات مختلف نشان داده‌اند که پردازش استرئوپسیس رنگی دقت کمتری از پردازش استرئوپسیس لومینانس دارد. مطالعات معتبر نشان می‌دهند که آستانه‌های Disparity برای Gabor رنگی عمودی، بیشتر از Gabor لومینانس عمودی می‌باشد و نیز شیب تغییرات آن با کنتراست کمتر است. آستانه‌های Disparity برای Gabor رنگی افقی، در مقایسه با Gabor لومینانس افقی بسیار بیشتر می‌باشد. در تمامی حالتها در کنتراست یکسان، دید بعد برای تحریک افقی بدتر از دید بعد برای تحریک عمودی می‌باشد. این مطالعات بیانگر اهمیت بیشتر لومینانس در استرئوپسیس می‌باشد و هر چند استرئوپسیس رنگی وجود دارد لیکن اهمیت آن کمتر است (۳۶). بطور کلی پدیده استرئوپسیس رنگی، پدیده‌ای است که هنوز اطلاعات دانشمندان درباره آن کامل نمی‌باشد و صرفاً مختصری مطالعات مهم در زمینه ایجاد شرایط ایزولومینانس برای بررسی استرئوپسیس رنگی انجام شده است که برای شرح و درک کامل استرئوپسیس رنگی کافی نمی‌باشد.

بحث و نتیجه گیری

دید رنگ از عملکردهای مهم سیستم بینائی انسان و بیشتر حیوانات می‌باشد که تأثیر به‌سزایی در زنده بودن آنها دارد. بحث دید رنگ به دو قسمت مختلف تقسیم می‌گردد که یک قسمت بحث بیشتر شامل مباحث فیزیکی و کوآنتومی نور می‌باشد و قسمت دیگر بحث بیشتر شامل مباحث بیولوژی و نقش ساختمان و عملکرد آن در دید رنگ می‌باشد که البته در مواردی همپوشانی بحث نیز وجود دارد.

در مکانیسم دید رنگ، شبکه ابتدائی‌ترین قسمت آغاز فرآیند دید رنگ می‌باشد و بعد از شبکه، سیستم بینائی در ادامه مسیر خود و به خصوص در کورتکس مغز، دید رنگ را تکمیل می‌نماید. نوع و اختصاصات فیزیولوژیک و

وضعیت تحریک غیر ثابت و متغیر استخراج نمایند. بطور کلی می‌توان گفت که ارتباط ثابتی بین تحریک و درک نور وجود ندارد و با اینکه مکانیسم ثبات رنگ یک مکانیسم قوی برای دید رنگ می‌باشد، تغییراتی که در دوره‌های طولانی مدت زمانی ایجاد می‌شوند، نیاز به مکانیسم‌های تنظیم و تقویت فرایندهای رنگ در سطوح فتورسپتورها و مراحل بعد از فتورسپتورها دارند که البته علیرغم وجود این شکل‌پذیری، زمان و مقطع شکل‌پذیری سازگار در مکانیسم دید رنگ کاملاً مشخص نمی‌باشد (۳۲).

استرئوپسیس رنگی

استرئوپسیس رنگی ترکیبی از دو مبحث استرئوپسیس و دید رنگ می‌باشد. این موضوع از جایی مورد توجه قرار گرفت که در مطالعات مشخص شد که در شرایط ایزولومینانس، استرئوپسیس دچار کاهش شده و میزان استرئوپسیس کم و غیرطبیعی می‌شود. همین پدیده باعث توجه به ورودیهای دیگر مکانیسم استرئوپسیس شد که در این مکانیسم، ورودیهای دید رنگ برای استرئوپسیس مورد توجه و مطالعه قرار گرفت. برای تست تأثیر رنگ در استرئوپسیس، نیاز به ایجاد شرایط ایزولومینانس می‌باشد که البته ایجاد شرایط محیطی که واقعاً ایزولومینانس باشد بسیار دشوار می‌باشد. مکانیسم استرئوپسیس لومینانس مبتنی بر لومینانس می‌باشد و مکانیسم استرئوپسیس رنگ مبتنی بر رنگ می‌باشد و هر دوی این مکانیسم‌ها از همدیگر مستقل و موازی می‌باشند (۳۴،۳۳). هرچند مطالعات متعدد بیانگر حضور استرئوپسیس در شرایط ایزولومینانس می‌باشد با این حال، در تفسیر این مطالعات نمی‌توان نقش لومینانس را نادیده گرفت و به همین دلیل در تفسیر این مبحث از واژه Color-Luminance Contrast (CLC) یا همان کنتراست رنگ- لومینانس استفاده می‌شود (۳۴). مطالعات نشان دادند که در شرایط ایزولومینانس با تغییرات تحریک Gabor و ایجاد فازهای Disparity، آستانه کنتراست رنگی برای شناسائی عمق استرئوپسیس به Disparity بستگی دارد. این مطالعات نشان دادند که کنتراست رنگی در شرایط ایزولومینانس با اهمیت می‌باشد (۳۶،۳۵). بر اساس مطالعات می‌دانیم که اطلاعات مربوط به رنگ و فرم در مسیرهای پاروو پردازش می‌شوند ولی

آنچه بایستی در مرور مقالات و نتیجه گیری مورد توجه قرار گیرد این است که بیشتر این مطالعات بر روی حیوانات انجام شده است و اینکه چقدر می توان نتایج این مطالعات آزمایشگاهی را به انسان تعمیم داد خود جای بحث دارد. در این راستا مطالعاتی که بر روی حیوانات دارای مکانیسم مغز و بینایی مشابه انسان انجام شده است، بایستی بیشتر مد نظر قرار گیرند. همچنین مطالعات مختلف دید رنگ، به ناشناخته بودن بعضی از ابعاد دید رنگ مانند فلسفه رنگ برای انسان و نیز به ناشناخته بودن بعضی از مناطق آناتومیک و فیزیولوژیک دخیل در دید رنگ اشاره می نمایند. این مقاله مروری، مکانیسم تحریک ناشی از رنگ در شبکه، نحوه انتقال اطلاعات مربوط به دید رنگ از شبکه و مسیرهای انتقال این پیامها به مغز، قسمت‌های مختلف مغزی مربوط به دید رنگ و نحوه درک و پردازش دید رنگ در انسان و بعضی از حیوانات را مورد بررسی، دسته بندی، ارزیابی و نتیجه گیری قرار داده است.

منابع

1. Jacobs GH. The Discovery of Spectral Opponency in Visual Systems and its Impact on Understanding the Neurobiology of Color Vision *J Hist Neurosci*. 2014; 23(3): 287-314.
2. Sakmar T P. Visual Perception: Color Vision. In: Adler's Physiology of the eye: Clinical Application. 10th edition. Mosby St. Louis, Missouri; 2003: 578-585.
3. Guyton C., Hall John E. The Eye: Receptor and Neural Function of the Retina. In: Textbook of Medical Physiology. 11th edition. Elsevier. Philadelphia, Pennsylvania; 2006: 626-637.
4. Debarshi Mustafi, Andreas H. Engel, Krzysztof Palczewski. Structure of Cone Photoreceptors. *Prog Retin Eye Res* 2009; 28(4): 289-302.
5. Gouras P. Color opponency from fovea to striate cortex. *Investigative Ophthalmology* 1972; 427-432.
6. Lee B B. Paths to colour in the retina. *Clinical and Experimental Optometry* 2004; 87: 4-5: 239-248.

آناتومیک شبکه، باعث می شود که سه رنگ اصلی آبی، سبز و قرمز با طول موجهای مختلف در سلولهای اختصاص یافته مخروطی شبکه خارجی، تأثیر گذاشته و سپس در لایه های داخلی شبکه، بوسیله اختصاصات سیناپس ها، مکانیسم تضاد رنگ را اعمال نمایند و این مکانیسم تا کورتکس مغز ادامه می یابد. اطلاعات مختلف مربوط به دید رنگ، بطور موازی و جداگانه از طریق انواع خاص سلولهای گانگلیونی در مسیر بینایی، به هسته زانویی خارجی رفته و بر اساس اختصاصات فیزیولوژیک و آناتومیک هسته زانویی خارجی، از آنجا نیز ابتدا به کورتکس بینایی اولیه منتقل می شوند. تمامی مطالعات و شواهد در انتقال پیامهای رنگی و نحوه انتقال آنها از شبکه به کورتکس بینایی اولیه، مشخص و اثبات شده و مورد قبول می باشند اما فرآیند پردازش و ادامه مسیر اطلاعات مربوط به دید رنگ از کورتکس بینایی اولیه به سایر قسمت‌های مغز، محل تحقیق و پژوهش و مطالعات مورد علاقه می باشند. در حقیقت مسیر انتقال و پردازش اطلاعات دید رنگ از ناحیه V1 به نواحی بالاتر کورتکس بینایی مانند V2 و V3 و نیز اهمیت فراوان نواحی V4 ، IT و ... در انتقال و پردازش های اولیه دید رنگ مشخص شده است. همچنین در کورتکس بینایی، عملکرد اختصاصی لایه های مختلف این نواحی و سلولهای مختص بینایی در آنها هدف مطالعات سایکوفیزیک و آزمایشگاهی فیزیولوژیک بوده اند.

آنچه در مرور مقالات معتبر می توان نتیجه گرفت این است که در مطالعات گذشته، بیشتر تمرکز مطالعه، بر مسیرهای انتقال دید رنگ بود. در مقابل مطالعات جدید با توجه به پیشرفته تر بودن امکانات و تکنولوژی های مطالعه، متمرکز بر شناخت پردازش اطلاعات دید رنگ و پارامترهای تأثیرگذار بر پردازش و درک دید رنگ و مهمتر از همه، ارتباط نواحی اصلی دید رنگ با سایر نواحی مغز بود. ارتباط نواحی مربوط به سایر عملکردهای بینایی مانند کنتراست، ثبات رنگ، حرکت، لومینانس، در مطالعات جدید بیشتر مورد توجه قرار گرفته است. همچنین بیشترین پیشرفت و تلاش در مطالعات، به شناخت درک رنگ مرتبط با نواحی غیر تخصصی بینایی مغز مانند نواحی مربوط به حسهای دیگر و نواحی مربوط به شناخت، حافظه، یادگیری، حرکت و احساس می باشند.

7. Lennie P. The physiology of color vision. In: *The Science of Color*. Shevell S. New York: Elsevier; 2003: 217-246.
8. Dacey DM, Crook JD, Packer OS. Distinct synaptic mechanisms create parallel S-ON and S-OFF color opponent pathways in the primate retina. *Vis Neurosci* 2014; 31(2): 139-51.
9. Dacey DM, Packer OS. Colour coding in the primate retina: diverse cell types and cone-specific circuitry. *Curr Opin Neurobiol* 2003; 13(4): 421-7.
10. Shapley R, Hawken M. Neural mechanisms for color perception in the primary visual cortex. *Curr Opin Neurobiol* 2002; 12:426-432.
11. Dacey DM. Primate retina: cell types, circuits and color opponency. *Prog Retin Eye Res* 1999; 18(6): 737-63.
12. Christian J, Kellner, Thomas Wachtler. A distributed code for color in natural scenes derived from center-surround filtered cone signals. *Front Psychol* 2013; 4: 661.
13. Conway BR. Color vision, cones, and color-coding in the cortex. *Neuroscientist* 2009; 15(3): 274-90.
14. Livingstone MS, Hubel DH: Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *J Neurosci* 1984; 4: 309-356.
15. Michael CR: Laminar segregation of color cells in the monkey's striate cortex. *Vision Res* 1985; 2: 415-423.
16. Thorell LG, De Valois RL, and Albrecht DG: Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. *Vision Res* 1984; 24: 751-769.
17. Maunsell JH, Newsome WT. Visual processing in monkey extrastriate cortex. *Annu Rev Neurosci* 1987; 10: 363-401.
18. Heywood CA, Cowey A. On the role of cortical area V4 in the discrimination of hue and pattern in macaque monkeys. *J Neurosci* 1987; 7(9): 2601-17.
19. Komatsu H, Ideura Y, Kaji S, Yamane S. Color selectivity of neurons in the inferior temporal cortex of the awake macaque monkey. *J Neurosci* 1992; 12(2): 408-24.
20. Hanazawa A, Komatsu H, Murakami I. Neural selectivity for hue and saturation of color in the primary visual cortex of the monkey. *Eur J Neurosci*. 2000; 12(5): 1753-63.
21. Courtney SM, Finkel LH, Buchsbaum G. Network simulations of retinal and cortical contributions to color constancy. *Vision Research* 1995; 35(3): 413-34.
22. Xiao Y, Wang Y, Felleman D J. A spatially organized representation of colour in macaque cortical area V2. *Nature* 2003; 421: 535-539.
23. Conway B R. Colour Vision: A Clue to Hue in V2 . *Current Biology* 2003; 15(13): 308-310.
24. Von der Heydt R, Friedman H S, Zhou H. Searching for the Neural Mechanism of Color Filling-In. In: *Filling-in: From Perceptual Completion to Cortical Reorganization*. Pessoa L, De Weerd P. 2003. Oxford: Oxford University Press.106-127.
25. Huang X, Paradiso MA. V1 response timing and surface filling-in. *Journal of Neurophysiology* 2008; 100(1): 539-47.
26. Komatsu H. The neural mechanisms of perceptual filling-in *Nature Reviews. Neuroscience* 2006; 7(3): 220-31.
27. Zeki S, Marini L. Three cortical stages of color processing in the human brain. *Brain* 1998; 121(Pt 9): 1669-85.
28. Wagner HJ¹, Kröger RH. Adaptive plasticity during the development of colour vision. *Prog Retin Eye Res* 2005; 24(4): 521-36.
29. Hansen T, Pracejus L, Gegenfurtner KR. Color perception in the intermediate periphery of the visual field. *J Vis* 2009; 9(4):26.1-12.
30. Webster MA, Mollon JD. The influence of contrast adaptation on color appearance. *Vision Res*. 1994; 34(15): 1993-2020.

31. Rucker FJ. The role of luminance and chromatic cues in emmetropisation. *Ophthalmic Physiol Opt* 2013; 33(3): 196-214.
32. Wagner HJ, Kröger RH. Adaptive plasticity during the development of colour vision. *Prog Retin Eye Res* 2005; 24(4):521-36.
33. Simmons DR, Kingdom FA. Interactions between chromatic- and luminance-contrast-sensitive stereopsis mechanisms. *Vision Res* 2002; 42(12): 1535-45.
34. Simmons DR, Kingdom FA. On the independence of chromatic and achromatic stereopsis mechanisms. *Vision Res* 1997; 37(10): 1271-80.
35. Simmons DR, Kingdom FA. Differences between stereopsis with isoluminant and isochromatic stimuli. *J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis* 1995; 12(10): 2094-104.
36. Kingdom FA, Simmons DR. Stereoacuity and colour contrast. *Vision Res* 1996; 36(9): 1311-9.