

Mecanismos de detección del contraste cromático y de luminancia en el sistema visual humano

María J. Hernández-Lloreda

Universidad Complutense de Madrid

Resumen: El objetivo de este artículo es dar una visión general del conocimiento actual acerca del procesamiento del contenido cromático y de luminancia por el Sistema Visual Humano (SVH). Aunque los primeros hallazgos hacían concebir un procesamiento modular en el que cada uno de estos tipos de información sería procesado de forma independiente para contribuir al procesamiento global de la imagen, la evidencia experimental más reciente muestra un panorama más complejo. Tanto a nivel fisiológico como psicofísico, se perfila una interacción entre ambos contrastes así como una asimetría en la forma en la que ambos participan en el procesamiento.

Palabras clave: Contraste cromático, contraste de luminancia, FSC de luminancia, FSC cromática

Title: Luminance and chromatic detection mechanisms of the human visual system

Abstract: The main goal of this paper is to provide a critical assessment about luminance and chromatic processing by the Human Visual System. Although early experiments seemed to favor a modular architecture (so that each type of information is processed independently) more recent research discover a more complex panorama. Luminance and chromatic contrast interact, both at a physiological and a psychophysical level, with clear asymmetries in the way they contribute to the processing of visual information.

Key words: Chromatic contrast, luminance contrast, luminance SCF, chromatic SCF

1. Introducción

En el patrón de energía electromagnética que constituye físicamente el estímulo visual están codificadas, en la misma señal, la información cromática y de luminancia. El contenido cromático hace referencia a la composición espectral de la imagen, es decir, a la energía existente en las diferentes longitudes de onda que la integran. La información sobre el contenido de luminancia, por el contrario, la proporciona la cantidad global de energía electromagnética presente en el estímulo, independientemente de la longitud de onda de la que esta energía proceda. Ahora bien, lo que se percibe al mirar una escena natural (si no se sufre ningún tipo de alteración de la percepción) es una imagen en color donde éste se presenta como una cualidad única. Sin embargo, es posible establecer cierta separación perceptiva entre el brillo y/o clari-

dad (relacionados fundamentalmente con la luminancia) y el matiz (relacionado fundamentalmente con el contenido cromático) de una imagen. Puesto que tanto física como perceptivamente se pueden separar el contenido cromático y de luminancia, resulta pertinente preguntarse hasta qué punto el Sistema Visual Humano (SVH) realiza dicha separación y cómo lo hace. De hecho, la mayoría de las propuestas actuales defienden que esta separación se lleva a cabo de un modo efectivo e, incluso, que ambos tipos de contraste son utilizados de forma distinta por diferentes sistemas de procesamiento superiores (Livingstone y Hubel, 1987, 1988).

El objetivo de este artículo consiste en revisar la evidencia disponible, tanto fisiológica como psicofísica, sobre cómo se caracterizan los mecanismos de detección cromática y sobre los modelos que tratan de explicar la arquitectura que subyace a los mismos. Previamente revisaremos los conceptos de contraste cromático y de luminancia.

* **Dirección para correspondencia:** María J. Hernández-Lloreda. Universidad Complutense de Madrid. Departamento de Metodología de las Ciencias del Comportamiento. Campus de Somosaguas, 28223 Madrid (España).
E-mail: mjhernandez@psi.ucm.es

2. Contraste cromático y de luminancia

Vamos a adoptar una definición de color genérica, considerándolo como el atributo de la percepción visual producido al ser estimulado el SVH por energía radiante electromagnética en el rango visible (Wyszecki y Stiles, 1982). Como puede observarse, esta definición del color está realizada en términos estrictamente psicofísicos. Para muchos profanos en percepción visual resulta difícil admitir que las cualidades del percepto no estén directamente en el estímulo; por ejemplo, que el rojo no sea una propiedad del objeto sino un atributo de la percepción. Incluso para los investigadores en percepción del color resulta más práctico definirlo en términos de la estimulación física que lo produce que en términos de la cualidad perceptiva que ésta genera. Bajo esta perspectiva, el color se especifica en función de la composición espectral de energía electromagnética que alcanza el ojo y produce en el observador percepción de determinando color. Conviene, pues, distinguir el percepto de la estimulación física que lo origina. El concepto de color aparece como consecuencia de una aplicación suprayectiva de las curvas de distribución espectral de energía electromagnética visible en los diferentes perceptos que éstas producen en un observador humano. La función que permite establecer esta aplicación se calcula mediante experimentación psicofísica.

A partir de las curvas de energía electromagnética podemos obtener dos tipos de información del color percibido: la información cromática y la de luminancia. En una escena natural ambos tipos de información aparecen conjuntamente, siendo prácticamente inexistentes las escenas naturales que sólo tengan variaciones de luminancia y completamente inexistentes las que sólo tengan variaciones cromáticas. De modo artificial el contenido de luminancia de la imagen puede extraerse fácilmente, como podemos observar en las imágenes denominadas en 'blanco y negro'; este tipo de imágenes, que contienen un único tipo de cro-

ma con variaciones de luminancia, se denominan isocromáticas. Más complejo resulta, aunque también es factible, extraer sólo las variaciones cromáticas; este tipo de imágenes se denominan isoluminantes. Los niveles de luminancia que han de tener las distintas cromas para que sean consideradas isoluminantes no se obtienen fotométricamente ya que el punto de isoluminancia cambia de unos sujetos a otros e incluso de unas unidades fisiológicas a otras.

El contraste de luminancia (también denominado contraste acromático) se define como las variaciones en la cantidad de energía, medida fotométricamente, de una imagen y, por tanto, en el brillo percibido. La definición cuantitativa más generalizada es la de Michelson, tal y como aparece reflejada en la ecuación 1, donde L_{max} y L_{min} son la luminancia máxima y mínima presentes en el estímulo.

$$\frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}} \quad (1)$$

El contraste cromático se define como las variaciones en la composición espectral y, por tanto, en los matices percibidos. Se han utilizado diferentes definiciones del mismo intentando crear un concepto equivalente al del contraste de luminancia. Pero, a diferencia de la luminancia que se puede representar mediante un escalar, la cromaticidad de una imagen se representa mediante una función en la que es necesario tener en cuenta las diferentes longitudes de onda y la energía presente en cada una de ellas y, por ello, difícilmente representable mediante un único número.

Para resolver este problema se han utilizado fundamentalmente dos tipos de definiciones (De Valois y De Valois, 1988), que podríamos categorizar como fisiológicas y psicofísicas. El primer tipo cuantifica la efectividad que tiene un contraste cromático para producir una determinada respuesta fisiológica en algunas de las unidades encargadas de su procesamiento: en los conos (Van der Horst, de Weert y Bouman, 1967; Stromeyer, Kronauer y Cole, 1983; Stromeyer, Cole y Kronauer, 1985; Boynton,

1986; Cole, Stromeyer y Kronauer, 1990) o en los mecanismos post-receptivos (Cole, Hine y McIlhagga, 1993 y 1994; Sankeralli y Mullen, 1996). Este último tipo de definición, como señalan Mullen y Kingdom (1991), presenta dos inconvenientes: en primer lugar, hay que tener en cuenta la respuesta de adaptación de los conos y, en segundo lugar, hay que modelizar los pesos relativos de cada tipo de cono en el mecanismo post-receptivo, aspecto sobre el que no existe actualmente un acuerdo.

El segundo tipo de definiciones, que hemos denominado psicofísicas, se basa en medir la sensibilidad del sistema visual a las longitudes de onda utilizadas y compararla con la sensibilidad del mismo si se utilizan otras longitudes de onda diferentes. En este caso, lo que se obtiene es una medida relativa del contraste cromático. Una de las aproximaciones más generalizadas de esta definición consiste en utilizar como referencia algún diagrama de cromaticidad y, a partir de él, medir geométricamente la distancia entre las dos cromas utilizadas y la distancia de las dos cromas más extremas posibles que estén en el mismo eje (Granger y Heurtley, 1973); el cociente entre ambas nos dará la medida del contraste cromático. Esta medida tiene dos problemas fundamentales: seleccionar el diagrama de cromaticidad adecuado y determinar cómo han de realizarse las comparaciones, tanto entre diferentes ejes cromáticos como entre éstos con el de luminancia.

Otra forma de cuantificar el contraste cromático consiste en calcular el contraste de luminancia de uno de los componentes cromáticos con respecto a la luminancia del fondo en el que se presenta (Mullen, 1985). También pueden escalarse cada uno de los contrastes con relación a su umbral de detección, lo que permite una comparación más adecuada del contraste cromático y de luminancia (Switkes, Bradley y De Valois, 1988; Webster y Mollon, 1994; Krauskopf, Wu y Farrell, 1996).

En un estudio reciente, Switkes y Crognale (1999) señalan que, a pesar de que existen importantes diferencias cualitativas entre el contraste cromático y de luminancia, la función de

respuesta a la sensación de contraste de ambos es parecida: a medida que el contraste físico varía, el contraste relativo (que produce emparejamiento en las dos dimensiones) varía proporcionalmente. Estos autores proponen la utilización de métodos de emparejamiento por encima del umbral en lugar de escalar los estímulos a sus umbrales de detección ya que los primeros son menos costosos y más consistentes.

Por último, consideramos que el término contraste de color hace referencia a toda la información, tanto al contraste cromático como al de luminancia, puesto que el color hace referencia a todas las dimensiones. Sin embargo, es habitual encontrarse el término contraste de color referido sólo a la información cromática independiente de la acromática.

A continuación analizaremos cómo procesa el sistema visual humano ambos tipos de contrastes.

3. Unidades fisiológicas de detección de la información de luminancia y cromática

Para codificar el color, tradicionalmente, se ha propuesto la existencia de tres mecanismos: uno de tipo aditivo, responsable de codificar las variaciones en intensidad (contraste de luminancia), y dos de tipo oponente que codifican las variaciones espectrales (contraste cromático). Algunas teorías más recientes proponen la existencia de mecanismos cromáticos de orden superior que surgirían de la combinación de los mecanismos anteriores (D'Zmura, 1991; Gegenfurtner y Kiper, 1992; Bauer, Lolicoeur y Cowan, 1996a y b; D'Zamora y Knoblauch, 1998). Cómo se organizan estos mecanismos y qué tipo de representación surge a partir de ellos continúa siendo un problema sin resolver.

Aunque las principales causas en las que se apoyan los argumentos a favor de la existencia de mecanismos de detección cromáticos y de luminancia diferentes, desde un punto de vista psicológico, proceden de resultados obtenidos en estudios psicofísicos; la existencia de unidades fisiológicas que responden de modo exclu-

sivo, o diferente, al contraste cromático y al contraste de luminancia ha venido avalando la hipótesis de que en la vía visual pueda realizarse de un modo efectivo esta separación (para una revisión en profundidad de lo que se va a exponer en este tercer apartado véase Wiesel y Hubel, 1966; De Monasterio y Gouras, 1975; Derrington, Krauskopf y Lennie, 1984; Livingstone y Hubel, 1984; Ts'o y Gilbert, 1988; Kaplan, Lee y Shapley, 1990; Schiller, Logothetis y Charles, 1990; Lee, 1996). Hay que señalar que los estudios que se citan en el apartado siguiente han sido realizados fundamentalmente con monos del viejo mundo ya que éstos poseen una percepción del color muy parecida a la de los humanos.

3.1. Unidades que responden diferencialmente a la información cromática y de luminancia

Los bastones y los conos son las primeras unidades de la vía visual que responden a la energía electromagnética visible. La naturaleza del percepto que producen los bastones es siempre acromática. Por otra parte, existen tres tipos de conos cuya función de respuesta tiene un máximo en longitudes de onda cortas (S), medias (M) y largas (L). Si bien es cierto que estas unidades son las responsables últimas de la percepción cromática, cualquier sujeto que carezca de dos o tres de los tipos de conos sólo tendrá percepción acromática; el funcionamiento aislado de cada uno de ellos no puede informar al sistema perceptivo de la longitud de onda de la energía electromagnética presente en el estímulo. De ello da cuenta el principio de invarianza (Naka y Rushton, 1966), según el cual, cuando una molécula de un pigmento absorbe un cuanto de energía electromagnética visible, el efecto que se produce en él es el mismo independientemente de la frecuencia individual del cuanto, lo único que varía es la tasa a la que absorbe los cuantos según proceda de un tipo de energía o de otra. Por tanto, un cambio en la longitud de onda de la estimulación hace variar las respuestas relativas de los receptores y, mediante la comparación de éstas,

se podrá saber la naturaleza de la energía presente en la estimulación. La información cromática debe surgir de la combinación de las respuestas de estas unidades en etapas de procesamiento post-receptivas.

3.2. Células que responden sólo a la luminancia

Entre las células ganglionares de la retina se han encontrado dos tipos que codifican sólo información de la intensidad del estímulo, es decir, que muestran respuesta espectral de banda ancha. El primer tipo son células que proyectan en la capa magnocelular del Núcleo Geniculado Lateral (NGL), predominan en la periferia de la retina y responden a todos los cambios en luminancia con respuestas breves, monotónicas y transitorias. El segundo tipo de células se encuentra entre las que conectan con la capa parvocelular, muestran organización centro-periferia y su función de respuesta recuerda a la función de luminosidad fotópica. En el NGL, las células tipo III+ y tipo III- responden igual ante todas las regiones del espectro electromagnético, tanto en el centro como en la periferia. Se encuentran en las capas parvocelulares y en un porcentaje mucho mayor en las capas magnocelulares. Además en estas capas existe un segundo tipo de células que tiene también organización centro-periferia (tipo IV+ y tipo IV-), pero, a diferencia de las anteriores, las respuestas del centro y la periferia no siguen el mismo curso temporal y tampoco tienen la misma sensibilidad espectral.

Por otra parte, dentro en los blobs del córtex visual también se han encontrado células con respuesta de banda ancha similares a las del NGL. En las regiones interblobs, la mayoría de las células no responden diferencialmente a la longitud de onda, a pesar de recibir la información de la vía parvocelular. Las células de la capa 4B, de las bandas anchas de V2 y algunas de las células de las bandas estrechas y pálidas también muestran respuesta espectral de este tipo.

3.3. Células con respuesta cromática

A continuación resumiremos los diferentes tipos de células con respuesta cromática y dónde se localizan a lo largo de la vía visual.

Los tipos de células que muestran respuesta cromática se pueden agrupar en tres grandes categorías: oponentes (al color)¹ simples coextensivas, oponentes (al color) simples con organización centro-periferia y doble oponentes (al color). Las células oponentes simples coextensivas responden, en todo su campo receptivo, de forma inhibitoria a una región del espectro electromagnético y excitatoria a otra área diferente del espectro. Se pueden clasificar en cuatro tipos según el input que reciben de los distintos tipos de conos. Dentro de este tipo se encuentran las células tipo II+ y tipo II- de las capas parvocelulares del NGL, algunas células de los blobs y algunas células ganglionares de la retina.

La segunda categoría de células con respuesta cromática también es oponente simple pero tienen una organización espacial centro-periferia. Existen cuatro tipos en función de los inputs que reciban de los diferentes conos (L y M) y del tipo de respuesta del campo receptivo (centro ON o centro OFF). Estos cuatro tipos de células se encuentran tanto entre las células ganglionares de la retina como en las capas parvocelulares del NGL. Dentro de ellas existe una gran variedad de combinaciones de los pesos de los inputs que reciben de los diferentes tipos de conos.

Para Ingling y Martínez-Uriegas (1983) este tipo de células, oponentes espacial y espectralmente, codifica conjuntamente información de luminancia y cromática aunque cada una de ellas en diferentes bandas de frecuencias espaciales. De esta forma realizarían un multiplexación de la señal transportando la información

cromática para las frecuencias espaciales bajas y la información de luminancia para las frecuencias espaciales altas.

El tercer tipo de células son células doble oponentes (al color), ya que la célula, en el centro de su campo receptivo, responde de forma excitatoria (o inhibitoria) a una región del espectro y de forma inhibitoria (o excitatoria) a otra diferente y en la periferia la respuesta es la opuesta; por tanto, son oponentes tanto espacial como espectralmente. Se clasifican en diferentes tipos según los inputs que reciben de los tres tipos de conos y según sea la respuesta de su centro receptivo a cada uno de los mismos. Este tipo de células también muestra cierta sensibilidad residual al contraste de luminancia (Wiesel y Hubel, 1966). De este tipo son las células Tipo I+ y Tipo I- de las capas parvocelulares del NGL, y dos tipos de células similares se encuentran en los blobs del córtex visual.

Se considera que las células oponentes dobles pueden constituir la base de la constancia de color ya que responden al contraste cromático relativo, independientemente del contraste global del estímulo (Rubin y Richards, 1982).

Además de las tres grandes categorías señaladas anteriormente, cabe destacar otros tipos de respuestas cromáticas. Así, en las regiones interblobs existe un tipo de células que responde al contraste cromático aunque con una respuesta invariante respecto al signo del mismo. Las células de las interbandas claras de V2 no codifican el color de forma explícita, aunque sí responden a bordes con contraste cromático; mantienen cierta estructura de clusters de color como los blobs (Roe y Ts'o, 1995). Kiper, Fenstermaker y Gegenfurtner (1997) han encontrado una subpoblación de neuronas en todas las regiones de V2 que están sintonizadas, con sintonización de banda estrecha, a estímulos cromáticos; un tipo de sintonización que raramente se encuentra V1 (Lennie, Krauskopf y Sclar, 1990) y que podrían ser la base de las células de V4 cromáticamente selectivas (Schein y Desimone, 1990). También cabe destacar que en V4 existen células que muestran constancia de color, es decir, que responden selectivamente al color percibido a pesar de las variaciones

¹ Hemos empleado el término oponente al color por su uso generalizado pero habría que puntualizar, como señala Zeki (1995), que realmente no es al color a lo que responden sino a determinadas longitudes de onda. Si su respuesta fuese oponente al color deberían responder de la misma forma en las circunstancias en las que se produce constancia de color, hecho que no ocurre.

de longitudes de onda que llegan a la retina (Zeki, 1983a; 1983b).

Por tanto, como puede observarse, a lo largo de toda la vía visual pueden encontrarse numerosas unidades que responden de forma diferente a la información de luminancia y cromática y podrían ser el sustrato fisiológico de los mecanismos de detección cromáticos y de luminancia.

La mayor parte de estos resultados han llevado a Livingstone y Hubel (1987) a proponer la existencia de tres vías de procesamiento que conducen información de luminancia y/o cromática. La primera vía conduce sólo información de luminancia, parte de la capa magnocelular del NGL y recibe información de las células ganglionares tipo M de la retina, continúa en las capas 4C \square y 4B del área 17 del córtex y de aquí parten dos derivaciones: una hacia las bandas anchas del área 18 y otra al área MT. Esta vía muestra, en general, alta sensibilidad al contraste de luminancia, selectividad a la orientación, binocularidad, baja resolución espacial, alta resolución temporal y no muestra selectividad espectral. La segunda vía, que conduce información tanto cromática como de luminancia, parte de la capa parvocelular del NGL, habiendo recibido la información a través de las células ganglionares tipo P de la retina. Prosigue en las capas 4C \square del área 17 y conecta con las interbandas claras a través del área interblobs, terminando en el córtex inferotemporal. Esta segunda vía tiene menor sensibilidad al contraste, alta resolución espacial, selectividad a la orientación, respuesta a estímulos en movimiento y al contraste cromático aunque no al signo del mismo. Tampoco presenta selectividad a la longitud de onda. Existe evidencia de conexión entre esta vía y la primera. Una tercera vía parte, como la anterior, de la capa parvocelular del NGL a partir de las células ganglionares tipo P de la retina y se proyecta, a través de 4C \square , en los blobs, de ahí hacia las bandas estrechas, y el área V4 del córtex, terminando en el córtex inferotemporal. Presenta alta sensibilidad al contraste, baja resolución espacial, no responde a estímulos en movimiento y muestra selectividad a la longitud de onda. Se considera

encargada de la percepción del color.

Sin embargo, se ha comprobado que las vías parvo y magnocelular muestran cierto solapamiento (Logothetis, Schiller, Charles y Hurlber, 1990; Schiller, 1991). Además, como se indicó anteriormente, la mayoría de las células (sobre todo en la retina y en el NGL) siguen respondiendo conjuntamente a los cambios en luminancia y en información cromática (Thorell, De Valois y Albrecht, 1984; Lennie, Krauskopf y Sclar, 1990). Aún así, existen ciertas condiciones estímulares que permiten maximizar la respuesta de cada una de las vías. Si el estímulo es acromático y la frecuencia espacial es muy baja o la frecuencia temporal muy alta la respuesta se produce principalmente en la vía magnocelular. Si la frecuencia espacial es muy alta o la frecuencia temporal muy baja responde principalmente la vía parvocelular; si las frecuencias están en un rango moderado, tanto para estímulos cromáticos como para acromáticos, la respuesta está mediada por ambos sistemas (Kulikowski, Murray y Parris, 1989).

Por último, las células que responden a estímulos acromáticos de frecuencia espacial baja son estimuladas por los cambios de contraste (contraste relativo) y, por tanto, responden bien ante la desaparición de estímulo. Sin embargo, las células que responden al contraste cromático y al contraste acromático de alta frecuencia espacial detectan contraste absoluto y, por tanto, responden bien a la aparición de la estimulación (Berninger, Arden, Hogg y Frumkes, 1989; Kulikowski, 1991; Suttle y Harding, 1999).

3.4. Lesiones corticales

Para finalizar con la evidencia fisiológica acerca de la posible separación de la información cromática y de luminancia, señalaremos la existencia de algunas lesiones corticales cuyas consecuencias afectan de forma diferente a la percepción de la luminancia y de la cromaticidad. Hemos de señalar que las lesiones que afectan sólo a la luminancia dejando intacta la percepción cromática son muy escasas en la li-

teratura, lo que podría indicar un tratamiento asimétrico de ambos tipos de información por el SVH.

El tipo de lesión que aparece descrito con más frecuencia es la acromatopsia cerebral, a consecuencia de la cual se percibe el mundo como descolorido o carente de color. La discriminación de matices es tan pobre que el sujeto puede considerarse prácticamente ciego a la cromaticidad (Mollon, Newcombe, Polden, y Ratcliff, 1980). No se ven alteradas ni la capacidad para realizar emparejamientos tricromáticos ni la sensibilidad espectral; estas funciones parecen estar completamente descritas a nivel de la retina. Sus consecuencias perceptivas están relacionadas siempre con la discriminación de matices y no afectan a la discriminación de la luminancia (Heywoods y Cowey, 1987).

Existe un tipo de trastorno que afecta sólo a la percepción cromática, pero es muy infrecuente; Hyväriner y Rovamo (1981) muestran cómo el paciente tiene muy poca habilidad para discriminar enrejados de luminancia y, sin embargo, pueden discriminar enrejados cromáticos isoluminantes.

4. Caracterización de los mecanismos psicofísicos de detección de la información de luminancia y cromática

Aunque ha sido en las últimas décadas cuando se ha propuesto la separación en la vía visual del contraste cromático y de luminancia, ya en las primeras teorías de percepción del color podría derivarse esta posible separación. La teoría tricromática de Young-Helmholz postula la existencia de tres mecanismos que responden diferencialmente a las longitudes de onda cortas, medias y largas; de la respuesta conjunta de los tres mecanismos se generaría la respuesta acromática, y de la respuesta diferencial de los mismos, la cromática. La teoría de los procesos oponentes formulada por Hering (1964) y posteriormente cuantificada por Hurvich y Jameson (1955, 1957) considera la existencia de tres mecanismos que responden de forma oponente:

uno denominado blanco/negro, otro rojo/verde y un tercero azul/amarillo. Estos últimos autores proponen un modelo cuantitativo que permite la unificación de la teoría tricromática y la de los procesos oponentes (véase Hurvich, 1981). Los modelos que posteriormente han ido surgiendo son en gran medida deudores de estas teorías, especialmente, de la teoría de los procesos oponentes.

A continuación, trataremos de caracterizar los mecanismos cromáticos y de luminancia (dentro del marco de la teoría multicanal de la visión) y los modelos que se han propuesto para la organización de los mismos. Aunque no existe acuerdo sobre si hay un único mecanismo responsable de codificar tanto la información cromática como la de luminancia, vamos a analizar en primer lugar los estudios que se han llevado a cabo utilizando un solo tipo de contraste. Posteriormente analizaremos las diferentes propuestas sobre la existencia de uno o varios mecanismos y, en este caso, sobre la organización de los mismos.

4.1. Caracterización de los mecanismos de detección de luminancia y cromáticos

Uno de los problemas principales a la hora de comparar las características de los mecanismos cromático y de luminancia a partir de sus funciones de sensibilidad al contraste (FSC) es conseguir definiciones equivalentes de ambos tipos de contraste, como ya se ha expuesto anteriormente. Además, existe otro problema adicional con relación al estudio de la FSC cromática: conseguir estímulos con variaciones exclusivamente cromáticas, es decir, donde no exista ninguna variación de luminancia. Por tanto, muchas de las diferencias entre diferentes investigaciones se deben a los diferentes controles que sobre estos dos aspectos se han ido introduciendo.

La primera FSC cromática, para el mecanismo rojo/verde, fue obtenida por Schade (1958). Las características que podían observarse en ella eran muy similares a las de la FSC de luminancia. Sin embargo, en todos los estudios

posteriores (Van der Horst y Bouman, 1969; Granger y Herutley, 1973; Kelly, 1983; Mullen, 1985) se observan diferencias entre ambas. La primera diferencia notable es que la FSC cromática rojo/verde no muestra el declive tan acentuado en frecuencias espaciales bajas que se observa en la FSC de luminancia (Campbell y Robson, 1968; Cohen, 1978), es decir, que se trata de un mecanismo paso bajo. Mullen y Kingdom (1991) señalan que esto no implica necesariamente que todos los mecanismos psicofísicos que determinan el umbral de sensibilidad al contraste cromático sean también paso bajo, ya que existe evidencia de que la FSC cromática refleja la envolvente de múltiples canales.

De hecho, De Valois y Switkes (1983) y Switkes *et al.*, (1988) en estudios de enmascaramiento, con frecuencias de hasta 2 c/°, encuentran canales espaciales paso banda que subyacen a la detección de estímulos cromáticos cuyas características son similares a las de los canales de luminancia. También se observa que el curso temporal de la elevación de los umbrales de contraste cromático tras la adaptación a enrejados isoluminantes es muy parecido al encontrado con estímulos de luminancia (Bradley, Switkes y De Valois, 1988). Sin embargo, los estudios de adaptación selectiva (De Valois, 1978; Bradley, Switkes y De Valois, 1985) muestran que los canales cromáticos están menos sintonizados en frecuencia espacial que los de luminancia, extendiéndose a una banda de frecuencias mayor.

Por lo tanto, las principales diferencias entre el mecanismo rojo/verde de detección cromática y el mecanismo de luminancia son la anchura de banda de los canales que subyacen en los mecanismos de detección y la existencia de algún o algunos canales sintonizados a una frecuencia espacial más baja para el mecanismo cromático.

Otra de las características fundamentales que se deriva del estudio de la FSC es su resolución espacial. Los primeros estudios sobre la FSC cromática, también mostraban una resolución muy parecida a la de luminancia (Schade, 1958; Bishop, 1966; Cavanius y Schumacher,

1966). Experimentos posteriores, sin embargo, muestran que la resolución espacial del mecanismo cromático es menor (Hilz y Cavanius, 1970; Granger y Huertley, 1973; Kelly, 1983; Mullen, 1985).

Con relación al segundo sistema cromático, es decir, el sistema azul/amarillo, se han obtenido resultados similares a los del mecanismo rojo/verde sólo que la atenuación, aunque débil, se produce para frecuencias espaciales más bajas (Van der Horst y Bouman, 1969; Granger y Herutley, 1973). Mullen (1985) no obtiene esta diferencia y explica los resultados anteriores por la aberración cromática axial que afecta más a este segundo canal azul/amarillo.

Rovamo, Kankkaanpää y Kukkonen (1999) revisan las diferentes teorías que tratan de explicar el porqué de las características paso bajo y paso banda de los mecanismos cromáticos y de luminancia, y, aplicando su modelo de detección para la visión espacial, muestran que si se elimina el efecto de la inhibición lateral la función de sensibilidad al contraste de luminancia se convierte en una función paso bajo. Si, además, se define posteriormente el contraste cromático en términos de su efecto sobre los mecanismos post-receptivos oponentes, las funciones de sensibilidad al contraste cromática y de luminancia resultan ser muy similares.

Analizando el significado que las características de las funciones de sensibilidad al contraste tienen para la visión, De Valois y De Valois (1988) señalan que se puede observar cómo la función de luminancia proporciona una representación en frecuencias altas y medias, codificando información de detalles finos y patrones en movimiento o con cambios rápidos. La cromaticidad proporciona una representación en bandas de frecuencias bajas y medias y, por tanto, información sobre objetos grandes y áreas extensas. Estas características son importantes porque las frecuencias bajas de luminancia (tanto espaciales como temporales) dan más información sobre el iluminante que sobre el objeto. Filtrando las bajas frecuencias sólo se elimina información irrelevante. Sin embargo, en la información cromática, las frecuencias bajas contienen datos sobre el contenido espectral

de los objetos que pueden ser muy útiles cuando existan sombras, ya que éstas no afectan al patrón de reflectancia del objeto y sí a su luminancia.

También se ha estudiado la discriminación de la fase espacial del mecanismo cromático en condiciones de isoluminancia. Entre los pocos estudios que se han llevado a cabo sobre este aspecto, cabe destacar el de Martini, Girard, Morrone, y Burr (1996) en el que se muestra cómo, para estímulos con múltiples armónicos, la sensibilidad a la fase cromática es parecida a la de luminancia (suponiendo que los estímulos se igualen en detectabilidad).

También existen diferencias en el procesamiento temporal del contraste cromático, así la FSC temporal de luminancia es paso banda con un máximo en torno a los 4-10Hz (Robson, 1966; Kelly, 1971; Levinson y Sekuler, 1975; Burr y Ross, 1982; Anderson y Burr, 1985; Fiorentini, Burr y Morrone, 1991; Derrington y Henning, 1993; Gegenfurtner y Hawken, 1995) mientras que la cromática muestra el declive en la sensibilidad en torno a los 2 Hz (Kelly, 1974; 1983; Fiorentini *et al.*, 1991; Mullen y Boulton, 1992; Derrington y Henning, 1993; Gegenfurtner y Hawken, 1995).

4.2. Organización de los mecanismos de detección

Mullen y Losada (1994) han propuesto tres modelos según los cuales se podría articular la organización de los mecanismos de detección cromáticos y de luminancia. El primer modelo defiende un único mecanismo sensible al color (la luminancia y la información cromática se procesarían conjuntamente). En este modelo la respuesta final del mecanismo de detección se podría modelar mediante suma lineal subumbral entre ambos tipos de contraste. Un segundo modelo contempla la existencia de mecanismos separados para el procesamiento de la información cromática y de luminancia pero con sensibilidad cruzada que puede manifestarse en niveles por encima del umbral. La tercera propuesta es la existencia de dos mecanismos de detección completamente separados y que,

en etapas posteriores a la detección, podrían mantenerse separados o mostrar algún tipo de interacción modulada.

La existencia de un único mecanismo responsable de detectar tanto las variaciones cromáticas como las de luminancia ha recibido muy poco apoyo experimental. Entre las investigaciones que muestran alguna evidencia en su favor cabe destacar los experimentos de Gur y Akri (1992) que encuentran suma lineal subumbral entre estímulos que tienen contraste cromático y de luminancia. Sin embargo, la mayor parte de las investigaciones apoyan la existencia de vías separadas para codificar la información cromática y de luminancia con estimulación por debajo o en el umbral, aunque ello no significa que no existan interacciones entre ellas.

Así cabe destacar el no ajuste a un modelo de suma subumbral entre estímulos que tienen contraste cromático y de luminancia (Switkes *et al.*, 1988; Chaparro, Stromeyer, Kronauer, y Eskew, 1994; Mullen y Losada, 1994). También se ha detectado, en un grado elevado, pérdida de enmascaramiento cruzado entre estímulos cromáticos y de luminancia utilizando diferentes tipos de máscaras (Gegenfurtner y Kiper, 1992; Losada y Mullen, 1995; Sankeralli y Mullen, 1997; Vimal, 1998), así como falta de adaptación cruzada (Krauskopf, Williams y Heeley, 1982; Bradley, Switkes y De Valois, 1988). Tampoco se ha encontrado que la excitación, la adaptación o la habituación de uno de los mecanismos cromáticos tenga efecto sobre la detección cromática del otro mecanismo (Boynton y Kambe, 1980; Krauskopf *et al.*, 1982; Krauskopf y Gegenfurtner, 1992).

La forma de los contornos de umbral tampoco refleja suma de ambos contrastes con estímulos en o por debajo del umbral (Stromeyer, Kronauer y Cole, 1983; Stromeyer, Cole y Kronauer, 1985). Estudiando un amplio rango de frecuencias espaciales y temporales, Mullen, Cropper y Losada (1997) encuentran que los umbrales obtenidos en sus experimentos se pueden predecir mediante un modelo que apoyaría la existencia de dos mecanismos independientes para determinar el umbral con resulta-

dos similares a los obtenidos en otros estudios anteriores (Krandt y King-Smith, 1979; Cole *et al.*, 1993, 1994; Metha, Vingry y Bradcock, 1994; Sankarelli y Mullen, 1996; Vingry y Mahon, 1998). Estos resultados se hacen extensivos también a la detección de estímulos cromáticos por el mecanismo azul-amarillo (Krauskopf y Gegenfurtner, 1992; Cole, *et al.*, 1993; Sankarelli y Mullen, 1996; Mullen y Sankeralli, 1999). Por tanto, para la detección de estímulos de color participan tres mecanismos independientes: uno acromático, otro rojo/verde y un tercero azul/amarillo. Los resultados muestran cierta asimetría entre las relaciones luminancia-color, frente a las de color-color. En las primeras aparece una transición brusca entre los estímulos cromáticos cardinales (en diferentes ejes de cromaticidad) y los de luminancia, a medida que la dirección de los estímulos varía; para los estímulos isoluminantes el cambio es gradual. Estos autores relacionan sus resultados con las propuestas de Wandell (1985) y Mullen y Kulikowski (1990) de la existencia de una frontera perceptiva categórica entre los estímulos cromáticos y los de luminancia.

Por tanto, la mayor parte de la evidencia apoya la existencia de mecanismos cromáticos y acromáticos separados en el umbral y por debajo de él. Como se expone a continuación, los resultados obtenidos en experimentos con estímulos por encima del umbral no son tan claros.

En los estudios de adaptación se han utilizado dos tipos de estímulos: enrejados (Bradley *et al.*, 1988) y puntos modulados temporalmente (Krauskopf y Farell, 1990). En la mayoría de ellos no se ha encontrado adaptación cruzada (sólo Bradley *et al.*, 1988 encuentran adaptación cruzada con adaptador y test de 2 c/°) lo que parece indicar una separación del procesamiento cromático y de luminancia en las localizaciones corticales donde tiene lugar la adaptación.

Los resultados obtenidos en experimentos con enmascaramiento no son tan claros. Mullen y Losada (1994) encuentran enmascaramiento cruzado en las dos condiciones, cromática y de luminancia, pero sólo cuando los contrastes son muy elevados. Otros estudios han

revelado un conjunto complejo de interacciones (De Valois y Switkes 1983; Switkes *et al.*, 1988). Éstos encuentran sólo un pequeño efecto de enmascaramiento de luminancia cuando el contraste cromático es muy alto, mientras que para contrastes cromáticos bajos el efecto es de facilitación. Para estos autores, ello parece indicar que el contraste de luminancia tiene influencia sobre los mecanismos de detección cromática, y el hecho de que no exista enmascaramiento nada más que a contrastes cromáticos altos indica que este influjo debe ser atenuado con relación a la sensibilidad de los mecanismos cromáticos. El enmascaramiento de contraste de luminancia por contraste cromático ocurre cuando éste último está 7 veces por encima del umbral y nunca se produce facilitación. Vimal (1998), utilizando máscaras oblicuas, también encuentra una asimetría en el enmascaramiento. La cromaticidad tiene más efecto de enmascaramiento sobre la luminancia para máscaras con frecuencias espaciales altas, mientras que la luminancia tiene un efecto mayor sobre el sistema cromático cuando las frecuencias son menores.

Gegenfurtner y Kiper (1992) y Losada y Mullen (1995), utilizando ruido de enmascaramiento, obtienen independencia de contraste cromático y de luminancia excepto para densidades espectrales de ruido altas. También encuentran facilitación de la detección de contraste cromático por contrastes de luminancia bajos que aumenta con la frecuencia espacial (por encima de 2 c/°). No encuentran nunca facilitación de la luminancia por estímulos cromáticos. Para estos autores, la asimetría que muestran sus resultados (el sistema de luminancia ejerce un efecto facilitador sobre el sistema cromático y el sistema cromático enmascara al sistema de luminancia) se podría caracterizar por medio de una única función no lineal. En este proceso contemplan dos posibilidades: inhibición de la detección de luminancia por el contraste cromático o introducción de ruido por el contraste cromático en los mecanismos de detección de luminancia. Sin embargo, Vimal (1998) no observa esta facilitación.

Por último, cabe destacar una diferencia

importante entre los mecanismos cromáticos y de luminancia: el sistema acromático es más sensible a pequeños cambios en el contraste que el sistema cromático (Chaparro *et al.*, 1993). Para Wachtler y Werhrhahn (1997) este fenómeno puede estar en la base de efectos como la menor fuerza de la ilusión de Craik-O'Brain-Cornsweet con estímulos isoluminantes ya que defienden que el efecto se produce por la falta de sensibilidad del sistema visual para gradientes pequeños.

Por último, para llevar a cabo cualquier tarea más allá de la propia detección de estímulo, algunos autores han propuesto la existencia de mecanismos de orden superior que resultarían de la combinación de los mecanismos cromáticos y estarían sintonizados a determinados ejes de color (Gegenfurtner y Kiper, 1992). Así, los resultados obtenidos en tareas de búsqueda visual son difícilmente explicables si se postula sólo la existencia de dos mecanismos cromáticos únicos sintonizados a dos direcciones de matiz (D'Zmura, 1991, Bauer *et al.*, 1996a y b, D'Zmura y Knoblauch, 1998), indicando la existencia de mecanismos de orden superior que combinan las respuestas de los tres mecanismos. Nagy (1999) propone que la señal procedente del mecanismo cromático se escala en función de la señal que se produce en el mecanismo acromático cuando la luminancia es alta, dando lugar a una señal cromática que es independiente de la luminancia del estímulo. Sin embargo, Giulianini y Eskew (1998), utilizando mascarar de ruido cromáticas, y Stromeyer, Thabet, Chaparro y Kronauer (1999), eliminando la clave que puede proporcionar la fase espacial del desfase entre los componentes cromáticos y de luminancia, muestran que los contornos de enmascaramiento que se producen son completamente explicables en términos de los mecanismos clásicos de luminancia y cromático.

5. Discusión general

De la mayor parte de la evidencia fisiológica y psicofísica que acabamos de presentar se dedu-

ce que no se produce una separación tan clara entre la información cromática y de luminancia en el SVH como las primeras propuestas hacían presagiar. Sólo se ha confirmado la existencia de mecanismos de detección independientes para cada tipo de contraste cuando los estímulos están en o por debajo del umbral (Mullen, Cropper y Losada, 1997). Ello no supone la existencia de dos representaciones separadas en la vía visual, puesto que una vez que los estímulos están por encima del umbral se producen interacciones entre ambos tipos de información (De Valois y Switkes 1983; Switkes *et al.*, 1988). Hay que tener presente que son dos características que aparecen unidas tanto en la estimulación como en el percepto final, englobadas en lo que categorizamos perceptivamente como color; por lo tanto, se trata de una entidad única a nivel de la estimulación y a nivel perceptivo.

Además, convendría matizar que ambas representaciones no son de la misma naturaleza. La luminancia puede codificarse mediante una única dimensión y, por ello, es susceptible de cuantificarse escalarmente. Sin embargo, la cromaticidad es de naturaleza bidimensional, ya que necesita para representarse tanto la naturaleza de la energía (la longitud de onda) como la cantidad que de cada longitud de onda posee la estimulación. Por lo tanto, no son conceptos equiparables fácilmente (De Valois y De Valois, 1988) y no estamos ante dos representaciones de las mismas características para su posterior procesamiento. Ello no impide que puedan realizarse comparaciones entre las sensaciones que producen ambas en el sentido que proponen Switkes y Crognale (1999).

Por otro lado, el tipo de relaciones que se establecen entre ambas tampoco son simétricas. Se produce lo que podríamos considerar como una dependencia por parte de la cromaticidad hacia la luminancia. En primer lugar, no existe percepción cromática sin la existencia de percepción de luminancia, mientras que la luminancia tiene entidad perceptiva propia. No hay que confundir que los estímulos sean isoluminantes (donde no existe una percepción de contraste de luminancia) con que cada una de

las cromaticidades tenga un valor de luminancia. Sin embargo, sí existe la percepción de estímulos acromáticos donde la única información disponible es la de la luminancia. De hecho, los propios estímulos isoluminantes ponen de manifiesto hasta qué punto la percepción de la cromaticidad sin variaciones en luminancia es un fenómeno artificial, ya que es muy difícil conseguir un punto donde desaparezcan por completo las variaciones en luminancia siendo además esos valores dependientes de los sujetos o de las unidades que se estén evaluando (Livignstone y Hubel, 1988).

Analizando la evidencia fisiológica vemos como se muestra esa asimetría entre el procesamiento de la información cromática y de luminancia. Existe un procesamiento de la luminancia, con la vía magno celular dedicada principalmente a él. Sin embargo, en las otras dos vías existe una interacción de ambos tipos de información, de manera clara en la vía parvo-interblob y menos claramente, pero también evidenciada, en la vía parvo-blob (Livignstone y Hubel, 1984, 1987, 1988). Además, casi todas las unidades que responden diferencialmente a la longitud de onda muestran una respuesta residual a la luminancia (Thorell *et al.*, 1984; Lennie *et al.*, 1990). De la misma manera, existen lesiones corticales que afectan principalmente a la percepción cromática y no a la de luminancia. Si se tratasen de entidades equiparables, sería de esperar que hubiese tantas lesiones que de-

rivasen en una percepción visual isoluminante como las hay que derivan en una percepción acromática.

La evidencia psicofísica tampoco muestra un panorama más equilibrado. Considerando que ambos tipos de contrastes son equivalentes en algún sentido, los resultados siempre muestran que, en los casos en los que se ha encontrado que ambos interactúan, el contraste de luminancia es el que se ve menos afectado por la presencia del contraste cromático (De Valois y Switkes 1983; Switkes *et al.*, 1988). Por otra parte, mientras que las características de la FSC de luminancia se han ido replicando sistemáticamente, los resultados obtenidos con las FSC cromáticas van cambiando según se va redefiniendo el concepto de contraste cromático. Podría ser esta la única fuente de ruido experimental, en cuyo caso a medida que se llegara a una definición del contraste cromático más ajustada a la que utiliza el SVH los resultados serían convergentes. Sin embargo, también puede estar poniéndose de manifiesto que la propia conceptualización del contraste cromático en los mismos términos que el contraste de luminancia quizá no sea adecuada y que, por tanto, tampoco tenga mucho sentido, salvo con fines prácticos, hablar de la FSC cromático. Es decir, que la contribución de la cromaticidad sea más relevante para procesos de orden superior y no para codificar los aspectos de niveles más básicos.

Referencias

- Anderson, S. J. y Burr, D. C. (1985). Spatial and temporal selectivity of the human motion detection system. *Vision Research*, 25, 1147-1154.
- Bauer, B., Lolicoeur, P. y Cowan, W. B. (1996a). Visual search for color targets that are or are not linearly separable from distractors. *Vision Research*, 36, 1439-1466.
- Bauer, B., Lolicoeur, P. y Cowan, W. B. (1996b). Distractor heterogeneity versus linear separability in visual search for color targets. *Perception*, 25, 1281-1293.
- Bishop, H. P. (1966). Separation threshold for bar targets presented with colour contrast only. *Psychonomic Science*, 6, 293-294.
- Berninger, T. A., Arden, G. B., Hogg, C. R. y Frumkes, T. (1989). Separable evoked retinal and cortical potentials form each major pathways: preliminary results. *British Journal of Ophthalmology*, 73, 502-511.
- Boynton, R. M. (1986). A system of photometry and colorimetry based on cone excitation. *Color Research and Application*, 11, 244-252.
- Boynton, R. M. y Kambe, N. (1980). Chromatic difference steps of moderate size measured along theoretically critical axes. *Color Research and Application*, 5, 13-23.
- Bradley, A., Switkes, E. y De Valois, K. K. (1985). Orientation and spatial frequency selectivity of adaptation to isoluminant color pattern. *Investigative Ophthalmology and Visual Science (Suppl.)*, 26, 182.
- Bradley, A., Switkes, E. y De Valois, K. (1988). Orientation and spatial frequency selectivity of adaptation to color and luminance gratings. *Vision Research*, 28, 841-856.
- Burr, D. C. y Ross, J. (1982). Contrast sensitivity at high velocities. *Vision Research*, 22, 479-484.

- Campbell, F. W. y Robson, J. G. (1968). Application of Fourier analysis to the visibility of gratings. *Journal of the Physiology (London)* 197, 551-566.
- Cavanius, C. R. y Schumacher, A. W. (1966). Human visual acuity measured with coloured test objects. *Science*, 152, 1276-1277.
- Chaparro, A., Stromeyer, C. F., Kronauer, R. E. y Eskew, R. T. (1994). Separable red-green and luminance detectors for small flashes. *Vision Research*, 34, 751-762.
- Chaparro, A., Stromeyer III, C. F., Huang, E. P., Kronauer, R. E. y Eskew Jr. R. T. (1993). Colour is what the eye sees best. *Nature (London)*, 361, 348-350.
- Cohen, R. W. (1978). Applying psychophysics to display design. *Photographic Science and Engineering*, 22, 56-59.
- Cole, G. R., Hine, T. y McIhagga, W. (1993). Detection mechanisms in L-, M- and S-cone contrast space. *Journal of the Optical Society of America A*, 10, 38-51.
- Cole, G. R., Hine, T. y McIhagga, W. (1994). Estimation of linear detection mechanisms for stimuli of medium spatial frequency. *Vision Research*, 34, 1267-1278.
- Cole, G. R., Stromeyer, C. F. III y Kronauer, R. E. (1990). Visual interaction with luminance and chromatics stimuli. *Journal of the Optical Society of America A*, 7, 128-140.
- Derrington, A. M. y Henning, G. B. (1993). Detecting and discriminating the direction of motion of luminance and colour grating. *Vision Research*, 33, 799-811.
- Derrington, A. M., Krauskopf, J. y Lennie, P. (1984). Chromatic mechanisms in lateral geniculate nucleus of macaque. *Journal of Physiology*, 375, 241-265.
- De Monasterio, F. M. y Gouras, P. (1975). Functional properties of ganglion of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, 251, 167-195.
- De Valois, K. K. (1978). Interactions among spatial frequency channels. In S. J. Cool, & E. L. Smith (Eds.), *Frontiers in visual science* (pp. 277-285). New York: Springer-Verlag.
- De Valois, R. L. y De Valois, K. K. (1988). *Spatial Vision*. Oxford: Oxford University Press.
- De Valois, K. K. y Switkes, E. (1983). Simultaneous masking interaction between chromatic and luminance gratings. *Journal of the Optical Society of America A*, 73, 11-18.
- D'Zmura, M. (1991). Color in visual search. *Vision Research*, 31, 951-966.
- D'Zmura, M. y Knoblauch, K. (1998). Spectral bandwidths for the detection of color. *Vision Research*, 38, 3117-3128.
- Fiorentini, A., Burr, D. C. y Morrone, M. C. (1991). Spatial and temporal characteristics of colour vision: VEP and psychophysical measurements. In A. Valberg & B. B. Lee. *From pigment to perception: advances in understanding visual processing*. New York: Plenum, 139-150.
- Gegenfurtner, K. R. y Hawken, M. J. (1995). Temporal and chromatic properties of motion mechanisms. *Vision Research*, 35, 1547-1563.
- Gegenfurtner, K. R. y Kiper, D. C. (1992). Contrast detection in luminance and chromatic noise. *Journal of the Optical Society of America A*, 9, 1880-1888.
- Giulianini, F. y Eskew, R. T. Jr. (1998). Chromatic masking in the ($\Delta L/L$, $\Delta M/M$) plane of cono-contrast space reveals only two detection mechanisms. *Vision Research*, 38, 3913-3926.
- Granger, E. M. & Heurtley, J. C. (1973). Visual chromaticity-modulation transfer function. *Journal of the Optical Society of America*, 63, 1173-1174.
- Gur, M. y Akri, V. (1992). Isoluminant stimuli may not expose the full contribution of color to visual functioning: spatial contrast sensitivity measurements indicate interactions between color and luminance processing. *Vision Research*, 32, 1253-1262.
- Hering, E. (1964, publicado originalmente en 1920). *Outlines of a Theory of the Light Sense* (Traducido por L. M. Hurvich and D. Jameson). Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Heywood, C. A. y Cowey, A. (1987). On the role of cortical area V4 in the discrimination of hue and pattern in macaque monkeys. *Journal of Neuroscience*, 7, 2601-2616.
- Hilz, R. L. y Cavanius, C. R. (1970). Wavelength discrimination measured with square-wave gratings. *Journal of the Optical Society of America*, 60, 273-277.
- Hurvich, L. M. y Jameson, D. (1955). Some quantitative aspects of an opponent-color theory: II. Brightness, saturation and hue in normal and dichromatic vision. *Journal of the Optical Society of America* 45, 602-616.
- Hurvich, L. M. y Jameson, D. (1957). An opponent-process theory of color vision. *Psychological Review*, 64, 384-404.
- Hurvich, L. (1981). *Color Vision*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Hyvärinen, L. y Rovamo, J. (1981). Acquired blindness for achromatic stimuli. *Documenta Ophthalmologica Proceedings Series*, 30, 94-99.
- Inglis, C. R. Jr. y Martínez-Uriegas, E. (1983). The spatiochromatic signal of the r-g channel. In: *Colour Vision: Physiology and Psychophysics*. J. D. Mollon and L. Sharpe (Eds.). Academic Press, London.
- Kaplan, E., Lee, B. B. y Shapley, R. M. (1990). New views of primate retina function. In *Progress in Retinal Research*, Vol. 9, ed. Osborne, N. N. & Chader, G. J., 273-336. New York: Pergamon Press.
- Kelly, D. H. (1971). Theory of flicker and transient responses: II. Counterphase grating. *Journal of the Optical Society of America* 61, 632-640.
- Kelly, D. H. (1974). Spatiotemporal frequency characteristics of color vision mechanisms. *Journal of the Optical Society of America* 64, 983-990.
- Kelly, D. H. (1983). Spatiotemporal variation of chromatic and achromatic contrast thresholds. *Journal of the Optical Society of America* 73, 742-750.
- Kiper, D. C., Fenstemaker, S. B. y Gegenfurtner, K. R. (1997). Chromatic properties of neurons in macaque area V2. *Visual Neuroscience*, 14, 1061-1072.
- Kranda, K. y King-Smith, P. E. (1979). Detection of coloured stimuli by independent linear system. *Vision Research*, 19, 733-745.
- Krauskopf, J. y Farell, B. (1990). Influence of colour on the perception of coherent motion. *Nature*, 348, 328-331.
- Krauskopf, J. y Gegenfurtner, K. R. (1992). Color dis-

- crimination and adaptation. *Vision Research*, 32, 2165-2175.
- Krauskopf, J., Williams, D. R. y Heeley, D. W. (1982). Cardinal directions of color space. *Vision Research*, 22, 1123-1131.
- Krauskopf, J., Wu, H. J. y Farell, B. (1996). Coherence, cardinal directions and higher-order mechanisms. *Vision Research*, 36, 1235-1245.
- Kulikowski, J. J. (1991). On the nature of visual evoked potentials, unit responses and psychophysics. En A. Valberg & B. B. Lee, *From pigments to perception*. New York: Plenum Press, 197-208.
- Kulikowski, J. J., Murray, I. J. y Parris, N. R. A. (1989). Electrophysiological correlates of chromatic-opponent and achromatic stimulation in man. En B. Drum & E. Verriest, *Colour vision deficiencies IX*. Dordrecht: Academic, 145-153.
- Lee, B. B. (1996). Receptive field structure of the primate retina. *Vision Research*, 36, 631-644.
- Lennie, P., Krauskopf, J. y Sclar, G. (1990). Chromatic mechanisms in striate cortex of macaque. *Journal of Neuroscience*, 10, 649-669.
- Levinson, E. y Sekuler, R. (1975). The independence of channels in human vision selective for direction of movement. *Journal of Physiology (London)*, 250, 347-366.
- Livingstone, M. S. y Hubel, D. H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4, 309-356.
- Livingstone, M. S. y Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement, and depth. *Journal of Neuroscience*, 7, 3416-3468.
- Livingstone, M. y Hubel, D. H. (1988). Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science*, 240, 740-749.
- Logothetis, N. K., Schiller, P. H., Charles, E. R y Hurlber, A. C. (1990). Perceptual deficits and the activity of the color-opponent and broadband pathways at isoluminance. *Science*, 247, 214-217.
- Losada, M. A. y Mullen, K. T. (1995). Colour and luminance spatial tuning estimated by noise masking in the absence of off-frequency looking. *Journal of the Optical Society of America A*, 12, 250-260.
- Martini, P., Girard, P., Morrone, M. C. y Burr, D. C. (1996). Sensitivity to spatial phase at equiluminance. *Vision Research*, 36, 8, 1153-1162.
- Metha, A. B., Vingrys, A. J. y Badcock, D. R. (1994). Detection and discrimination of moving stimuli: The effects of color, luminance, and eccentricity. *Journal of the Optical Society of America A*, 11, 1697-1709.
- Mollon, J. D., Newcombe, F., Polden, P. G. y Ratcliff, G. (1980). On the presence of three cone mechanisms in a case of total achromatopsia. In G. Verriest (Ed.), *Colour Vision Deficiencies*, 130-135. Bristol: A. Hilger.
- Mullen, K. T. (1985). The contrast sensitivity of human color vision to red-green and blue-yellow chromatic gratings. *Journal of Physiology*, 359, 381-400.
- Mullen, K. T. y Boulton, J. C. (1992). Absence of smooth motion perception in color vision. *Vision Research*, 32, 483-488.
- Mullen, K. T. y Kingdom, F. A. A. (1991). Colour contrast in form perception. In *The Perception of Colour. Volume 6 of Vision and Visual Dysfunction*. Cap. 12, 198-217 P. Gouras (Ed.) J. Cronly-Dillon (Series Ed.) MacMillan, Oxford.
- Mullen, K. T. y Kulikowski, J. J. (1990). Wavelength discrimination at detection threshold. *Journal of the Optical Society of America A*, 7, 733-742.
- Mullen, K. T. y Losada, M. A. (1994). Evidence for separate pathways for colour and luminance detection mechanisms. *Journal of the Optical Society of America A*, 11, 3136-3151.
- Mullen, K. T., Cropper, S. J. y Losada, M. A. (1997). Absence of linear subthreshold summation between red-green and luminance mechanisms over a wide range of spatio-temporal conditions. *Vision Research*, 37, 1157-1165.
- Mullen, K. T. y Sankeralli, M. J. (1999). Evidence for the stochastic independence of the blue-yellow, red-green and luminance detection mechanisms revealed by subthreshold summation. *Vision Research*, 39, 733-745.
- Nagy, A. L. (1999). Interactions between achromatic and chromatic mechanisms in visual search. *Vision Research*, 39, 3253-3266.
- Naka, K. I. y Rushton, W. A. (1966). S-potentials from colour units in the retina of fish (Cyprinidae). *Journal of Physiology*, 185, 587-599.
- Robson, J. G. (1966). Spatial and temporal contrast sensitivity functions of the visual system. *Journal of the Optical Society of America*, 56, 1141-1142.
- Rovamo, J. M., Kankkaanpää, M. I. y Kukkonen, H. (1999). Modelling spatial contrast sensitivity functions for chromatic and luminance-modulated gratings. *Vision Research*, 39, 2387-2398.
- Roe, A. W. y Ts'o, D. Y. (1995). Visual topography in primate V2: multiple representation across functional stripes. *Journal of Neuroscience*, 15, 3689-3715.
- Rubin, J. M. y Richards, W. A. (1982). Color vision and image intensities: When are changes material? *Biological Cybernetics*, 45, 215-226.
- Sankeralli, M. J. y Mullen, K. T. (1996). Estimation of the L-, M-, and S- cone weights of the postreceptoral detection mechanisms. *Journal of the Optical Society of America A*, 13, 906-915.
- Sankeralli, M. J. y Mullen, K. T. (1997). Postreceptoral chromatic detection mechanisms revealed by noise masking in three-dimensional cone contrast space. *Journal of the Optical Society of America A*, 14, 2633-2646.
- Schade, O. H. (1958). On the quality of color-television images and the perception of color detail. *Journal of the Society of Motion Picture Television Engineers*, 67, 801-834.
- Schein, S. J. y Desimone, R. (1990). Spectral properties of V4 neurons in the macaque. *Journal of Neuroscience*, 10, 3369-3389.
- Schiller, P. H. (1991). The color-opponent and broadband channels of the primate visual system. En A. Valberg & B. B. Lee, *From pigments to perception*. New York: Plenum Press.

- Schiller, P. H.; Logothetis, N. K. y Charles, E. R. (1990). Functions of the color-opponent and broad-band channels of the visual system. *Nature*, *343*, 68-70.
- Stromeyer, C. F. III, Cole, G. R. y Kronauer, R. E. (1985). Second-site adaptation in the red-green chromatic pathways. *Vision Research*, *25*, 219-237.
- Stromeyer, C. F. III, Kronauer, R. E. y Cole, G. R. (1983). Adaptive mechanisms controlling sensitivity to red-green chromatic flashes. In *Colour Vision: Physiology and Psychophysics*, 313-330. J. D. Mollon and L. Sharpe (Eds.). Academic Press, London.
- Stromeyer, C. F. III, Thabet, R., Chaparro, A. y Kronauer, R. E. (1999). Spatial masking does not reveal mechanisms selective to combined luminance and red-green color. *Vision Research*, *39*, 2099-2112.
- Suttle, C. M. y Harding, G. F. A. (1999). Morphology of transient VEPs to luminance and chromatic pattern onset and offset. *Vision Research*, *39*, 1577-1584.
- Switkes, E. y Crognale, M. A. (1999). Comparison of color and luminance contrast: apples versus oranges? *Vision Research*, *39*, 1823-1831.
- Switkes, E., Bradley, A. y De Valois, K. K. (1988). Contrast dependence and mechanisms of masking interaction among chromatic and luminance gratings. *Journal of the Optical Society of America A*, *5*, 1149-1162.
- Thorell, L. G., De Valois, R. L. y Albrecht, D. G. (1984). Spatial mapping of monkey V1 cells with pure color and luminance stimuli. *Vision Research*, *24*, 751-769.
- Ts'o a, D. and Gilbert, C. D. (1988). The organization of chromatic and spatial interactions in the primate striate cortex. *The Journal of Neuroscience*, *8*, 1712-1727.
- Van der Horst, G. J. C. y Bouman, M. A. (1969). Spatio-temporal chromaticity discrimination. *Journal of the Optical Society of America*, *59*, 1482-1488.
- Van der Horst, G. J. C., de Weert, C. M. M. y Bouman, M. A. (1967). Transfer of spatial chromaticity-contrast threshold in the human eye. *Journal of the Optical Society of America*, *57*, 1260-1266.
- Vimal, R. L. P. (1998). Color-luminance interaction: data produced by oblique cross masking. *Journal of the Optical Society of America A*, *15*, 1756-1766.
- Vingrys, A. J. y Mahon, L. E. (1998). Color and luminance detection and discrimination asymmetries and interactions. *Vision Research*, *38*, 1085-1095.
- Wachtler, T. y Wehrhahn, C. (1997). The Craik-O'Brien-Cornsweet illusion in colour: Quantitative characterisation and comparison with luminance. *Perception*, *26*, 1423-1430.
- Wandell, B. A. (1985). Color measurement and discrimination. *Journal of the Optical Society of America A*, *2*, 62-71.
- Webster, M. A. y Mollon, J. D. (1994). The influence of contrast adaptation on color appearance. *Vision Research*, *34*, 1993-2020.
- Wiesel, T. N. y Hubel, D. H. (1966). Spatial and chromatic interactions in the lateral geniculate body in the rhesus monkey. *Journal of Neurophysiology*, *29*, 1115-1156.
- Wyszecki, G. y Stiles (1982). *Color Science: Methods, Concepts and Instruments*. Wiley & Sons. New York.
- Zeki, S. M. (1983a). Colour coding in the cerebral cortex: The reaction of cells in monkey visual cortex to wavelength and colours. *Neuroscience*, *9*, 741-765.
- Zeki, S. M. (1983b). Colour coding in the cerebral cortex: The response of wavelength-selective and colour-coded cells in monkey visual cortex to changes in wavelength composition. *Neuroscience*, *9*, 767-781.
- Zeki, S. M. (1995). *Una visión del cerebro*. Ed. Ariel. Barcelona.

(Artículo recibido: 11-10-2000, aceptado: 4-7-2001)

