



Universidad de Valladolid

Trabajo fin de Máster
Máster en Investigación en Ciencias de la Visión
Curso Académico: 2011-2012

Título:

“El papel de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación en la respuesta espaciotemporal de la retina”

Alejandro Hernán Gloriani
Dirigido por Dr. Juan Antonio Aparicio Calzada
Dpto. de Física Teórica, Atómica y Óptica

AUTORIZACIÓN DEL TUTOR PARA LA EXPOSICIÓN PÚBLICA DEL TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

(Art. 5 del Reglamento de la UVA sobre la Elaboración y Evaluación del Trabajo Fin de Máster)

D. Juan Antonio Aparicio Calzada en calidad de Tutor del estudiante D. Alejandro Hernán Gloriani del Máster en Investigación en Ciencias de la Visión en el curso académico 2011/2012,

AUTORIZA la presentación del Trabajo de Fin de Máster titulado: “El papel de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación en la respuesta espaciotemporal de la retina” para su exposición pública en la convocatoria de Julio.

En Valladolid, a 22 de Junio de 2012

Vº Bº

Fdo.: Dr. Juan Antonio Aparicio Calzada
El Tutor

Agradecimientos

Quisiera expresar, de un modo especial, mi gratitud a Apa, Beatriz, Isabel, Cristina y Santiago, por su confianza en mí día a día y su inestimable ayuda para la realización de este trabajo. También a José Antonio, por su colaboración con la estadística del trabajo.

A mi familia, especialmente a Carla, y a todos y cada uno de los integrantes de la gran familia del pasillo de Óptica, mi familia aquí en España.

1. Introducción

El interés mostrado en la literatura científica por la respuesta del sistema visual en el rango mesópico es bien conocido. En dicho rango, conos y bastones están funcionalmente activos, característica que ha aportado siempre una gran complejidad en su estudio. Por otro lado, es un rango de luminancias propio de situaciones cotidianas, por ejemplo, la conducción nocturna, y por lo tanto, de gran interés. En los últimos tiempos, el estudio del rango mesópico ha aportado datos interesantes en cuanto a la funcionalidad de ambos tipos de fotorreceptores, apuntando a la posibilidad de una interacción entre ellos. Dicha interacción puede ser responsable de alteraciones en la función visual tanto a nivel de su respuesta temporal como espacial (Lange et al., 1990; Stockman y Sharpe, 1997).

La respuesta espacial es a menudo evaluada mediante la medida de la sensibilidad retiniana, definida como el inverso del umbral de luminancia percibido. Para la evaluación de la respuesta temporal se utilizan estímulos de luz variables en el tiempo, ejemplo de esto son las pruebas de determinación de la frecuencia crítica de fusión (CCF). Algunos de los últimos trabajos han demostrado que la resolución temporal de los conos sensibles a longitudes de onda largas aumenta hacia retina periférica (Tyler y Hamer, 1990). Sin embargo, estos estudios han sido realizados aislando este tipo de conos del resto de los fotorreceptores y sólo en excentricidades desde 10° a 85° (Tyler y Hamer, 1993).

Un estudio reciente realizado por Matesanz et al. (2011) ha aportado medidas de la velocidad de adaptación, determinadas a partir de la relación entre el umbral de luminancia detectado ante estímulos transitorios y ante estímulos estacionarios (Matesanz et al., 2011). Dicho trabajo establece que, con un campo de adaptación de 1° y 5 cd/m², la velocidad de adaptación de la retina cambia según la excentricidad retiniana, creciendo desde fóvea hasta los 6°-9° de excentricidad y disminuyendo hacia periferias de 15°. Los autores han sugerido que estos cambios en la velocidad de adaptación podrían ser debidos, entre otras causas, a la interacción entre conos y bastones que tiene lugar en el rango mesópico. En esta línea, otros trabajos han estudiado dicha interacción apuntando que los bastones adaptados a la oscuridad disminuyen la resolución temporal de los conos (Coletta y Adams, 1984). Por otro lado, este tipo de interacción (Frumkes et al., 1973) puede verse influenciada por la luminancia del entorno, tamaños de estímulo y fondo, y por la excentricidad.

Las dos vías principales de interacción más conocidas son, por un lado, las sinapsis eléctricas directas entre conos y bastones (Pokorny y Cao, 2010), particularmente activas en el rango mesópico, y por otro, las indirectas, a través de las células amacrinas All y las bipolares, más evidentes en el rango escotópico. Sin embargo, la complejidad de las interconexiones entre las múltiples neuronas de la retina podría dar lugar a otros tipos de interacciones relevantes para la visión (Buck, 2004). Algunas publicaciones indican que, en niveles más altos de luminancia del campo de adaptación, el efecto de la interacción da lugar a un incremento de la resolución temporal debido a la estimulación de los conos del entorno inmediato (Coletta y Adams, 1984). De hecho, siempre que la luminancia del entorno no sature

los bastones, se puede producir influencia de los mismos sobre la resolución temporal de los conos, especialmente en altas frecuencias (Zele y Vingrys, 2001). Un trabajo de Cao et al. (2006) sostiene que los bastones reducen la resolución temporal de los conos sensibles a longitudes de onda largas y medias pero no tanto de los conos sensibles a las longitudes de onda cortas, algo también citado por otros autores (Coletta y Adams, 1984). En cualquier caso, dependiendo del estado de adaptación de los bastones o de los conos que rodean al estímulo, puede verse un mayor o menor efecto en la interacción, y esta, además, puede ser muy diferente para distintas zonas de la retina, ya que, para empezar, la densidad de fotorreceptores cambia muy fuertemente en los primeros grados de excentricidad.

En relación a la excentricidad, existen discrepancias sobre el alcance periférico de la interacción entre fotorreceptores (Alexander y Fishman, 1986; Lange, 1997; Anderson y Vingrys, 2002). Sin embargo, estos trabajos han valorado dicho fenómeno en bajos niveles de luminancia y sus resultados son a veces difíciles de comparar por las distintas condiciones utilizadas.

Así, se plantea la necesidad de estudiar la respuesta espaciotemporal global del sistema retina-cerebro, es decir, en condiciones normales, donde estén implicados ambos tipos de fotorreceptores, sus contribuciones relativas y sus interacciones. Además, es relevante y pertinente el estudio de la retina entre 0° y 15° de excentricidad, zona donde se produce la mayor variación en la densidad de ambos tipos de fotorreceptores. Por otra parte, comprendiendo mejor el papel de los bastones en los fenómenos de adaptación temprana en función de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación, se podrá aportar información complementaria a la ya existente en relación a los procesos de interacción cono-bastón.

2. Hipótesis y Objetivos

2.1. Hipótesis

La velocidad de adaptación de los fotorreceptores depende tanto de la luminancia del campo como de la excentricidad retiniana considerada.

2.2. Objetivo general

Analizar, cuantificar y entender la influencia simultánea de la luminancia del campo de adaptación y la excentricidad y sus efectos sobre la respuesta espaciotemporal de la retina, en sujetos jóvenes, sin alteraciones oculares ni sistémicas.

2.3. Objetivos particulares

- 1) Determinar la sensibilidad de la retina ante estímulos transitorios y estacionarios, ambos policromáticos, para luminancias de campo de adaptación en el rango mesópico (0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 y 5 cd/m^2) y parte del fotópico (60 cd/m^2 y 100 cd/m^2).
- 2) Calcular, a partir de la sensibilidad obtenida, un índice relacionado con la velocidad de adaptación de los fotorreceptores.
- 3) Comparar el comportamiento de dichas zonas de la retina, en términos de su velocidad de adaptación.
- 4) Finalmente, estudiar el papel de los bastones en los fenómenos de adaptación temprana en función de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación, para luminancias que cubran el rango mesópico y parte del fotópico y excentricidades entre 0° y 15° .

3. Material y Métodos

3.1. Sujetos

En todo momento se han seguido los principios de la declaración de Helsinki y el estudio ha sido aprobado por el Comité de Ética de la Universidad de Valladolid. Participaron en el mismo cuatro sujetos con edades de 24, 27, 38 y 40 años, tres mujeres y un hombre. Todos ellos presentaron una buena salud ocular, verificada mediante un examen visual optométrico y oftalmológico completo, tanto de medios oculares como de fondo de ojo. Ninguno de los observadores presentó opacidad en los medios oculares. A todos se les realizó una refracción en visión de lejos, en condiciones óptimas de iluminación, con el fin de obtener su máxima agudeza visual, siempre igual o superior a 20/20 Snellen. De este modo, todos ellos utilizaron su mejor compensación óptica. Todas las medidas fueron realizadas para el ojo derecho mientras que el ojo izquierdo fue ocluido.

3.2. Dispositivo experimental

Se utilizó un sistema de doble visión maxwelliana, mostrado en la figura 1, descrito en detalle en Matesanz et al. (2011). Dicho dispositivo consta de dos haces principales circulares, estímulo (línea discontinua azul) y campo de adaptación (línea discontinua roja), que subtienden un ángulo desde el observador de 0.45° y 1° respectivamente. Consta de una serie de obturadores (Ob) que controlan los tiempos de exposición y retardo entre el inicio de la visualización del estímulo y de la del campo de adaptación (SOA: stimulus onset asynchrony), y cuya incertidumbre en los tiempos de cierre y apertura es del orden de 1 ms. También consta de unos tambores de filtros (F) que controlan los niveles de luminancia de ambos haces en pasos de 0.1 unidades logarítmicas. Obturadores y filtros son controlados desde un ordenador central.

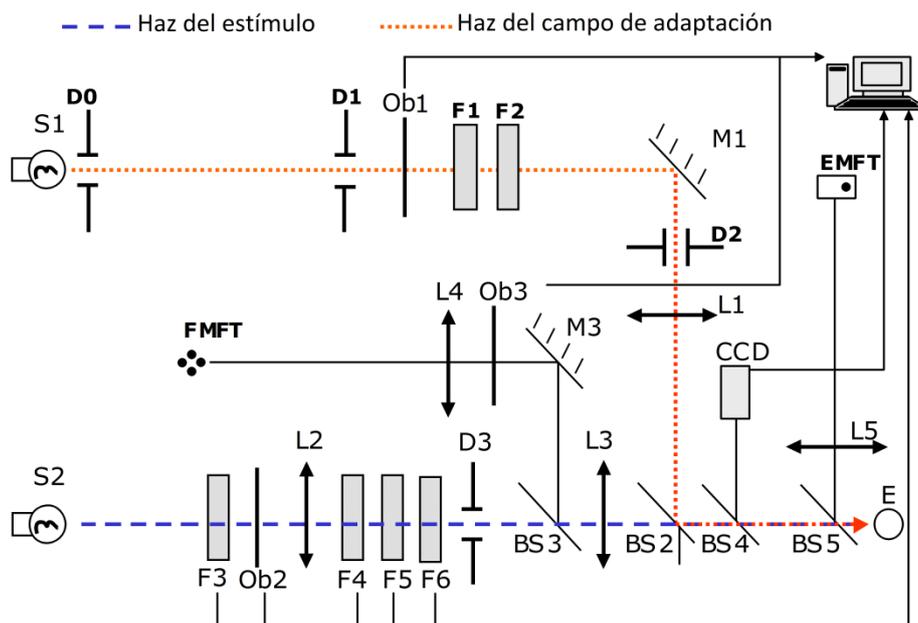


Figura 1. Dispositivo experimental.

El dispositivo tiene dos test para mantener la fijación foveal, uno para la medida foveal (FMFT) y otro para la medida excéntrica (EMFT). Durante las medidas, el observador mantiene una posición fija y estable sobre una impresión dental, mientras su tamaño pupilar es controlado mediante una cámara CCD. Antes de cada prueba la pupila de entrada del observador (E) es centrada, de modo que los filamentos de las lámparas S1 y S2 formen sus imágenes solapadas sobre el plano que la contiene. El observador debe percibir el test de fijación, el estímulo y el campo de adaptación convenientemente centrados.

3.3. Procedimiento

En cada sesión, previo a la realización de las pruebas, se midió la luminancia del estímulo y del campo de adaptación con un luminancímetro Spectra Pritchard modelo 1980A.

Para estimar el valor de la luminancia umbral se utilizó el método psicofísico de los límites, combinando límites ascendentes y descendentes y empleando diferentes estímulos al comienzo de cada medida. La luminancia umbral se calculó mediante el promedio de dichos valores y el error, que se estimó mediante la desviación estándar, siempre fue igual o inferior a 0.15 unidades logarítmicas. Matesanz et al. (2011) comprobaron que la diferencia entre el umbral obtenido con el método de los límites y con el método de estímulos constantes (en principio más adecuado para este tipo de experimentos psicofísicos) era siempre inferior a 0.15 unidades logarítmicas y, por tanto, del orden del propio error de la medida.

Para realizar las medidas en niveles de luminancia dentro del rango mesópico, se han utilizado campos de adaptación estacionarios (LA) y transitorios (SOA) de 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 y 5 cd/m^2 . Con estas medidas, se puede estudiar el comportamiento retiniano, donde tanto conos como bastones están funcionalmente activos (Stockman y Sharpe, 1997). Para realizar las medidas dentro del rango fotópico, se presentó un campo de adaptación de 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2 de iguales características espaciales y temporales a las descritas previamente. En todos los casos, previo a las medidas y durante 30 minutos, los observadores se adaptaron a la oscuridad (con una luminancia de $5 \times 10^{-6} \text{ cd/m}^2$). En la condición estable, después del período de adaptación a la oscuridad, se presentó al observador el campo de adaptación durante 10 minutos antes de comenzar las medidas (Ferwerda, 1998).

En el caso de la condición transitoria, después del período de adaptación a la oscuridad, se le presentó un estímulo durante 40 ms, 300 ms después del encendido del campo de adaptación (SOA300). La duración del campo de adaptación transitorio fue siempre de 500 ms. La secuencia, fue repetida cada cierto tiempo t_e o tiempo de espera. Este tiempo de espera fue de 10 s para campos de adaptación de 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 y 5 cd/m^2 . En este tiempo, la proporción de fotorpigmento blanqueado ante dichos campos de adaptación es despreciable (Issolio y Colombo, 2006). Con el fin de que no tuviera repercusión en la siguiente medida, se comprobó que la postimagen percibida por el propio observador desaparecía durante el tiempo de espera t_e

(Adelson, 1982). Sólo en las medidas con campos de adaptación de 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2 se esperó un tiempo t_e de 30 s, con el fin de evitar la postimagen percibida por el observador. En la figura 2, se puede observar un esquema de la secuencia temporal, tanto para la condición estable o LA como para la transitoria o SOA. Todas las medidas se realizaron en fóvea y en distintas zonas de la retina periférica temporal, en pasos de 2.9° , hasta 14.5° de excentricidad. Para simplificar y, de ahora en adelante, las etiquetaremos como 3° , 6° , 9° , 12° y 15° .

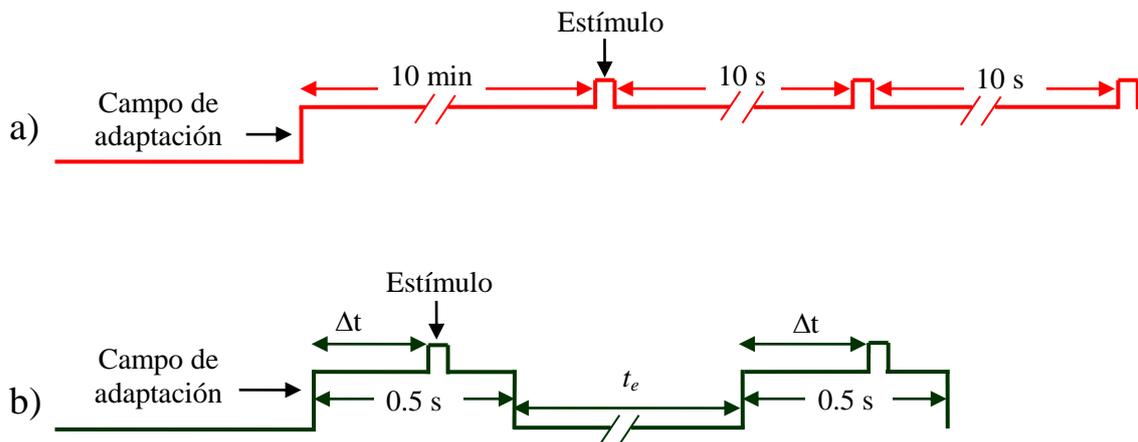


Figura 2. Secuencia temporal. a) Secuencia temporal para la condición estable (LA). b) Secuencia temporal para la condición transitoria (SOA), donde Δt es de 300 ms y t_e es el tiempo de espera entre las medidas. Dicho tiempo t_e fue de 10 s para campos de adaptación de 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 y 5 cd/m^2 , y de 30 s para campos de adaptación de 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2 .

Para las medidas ante un campo de luminancia de 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 y 5 cd/m^2 se utilizó pupila natural, pero cuando se presentaron campos de 60 cd/m^2 y de 100 cd/m^2 , fue necesario dilatar la pupila, ya que en el instante del encendido, se producía una disminución del tamaño pupilar a un diámetro menor que el del filamento de la fuente. De esta forma, el efecto de las variaciones del tamaño pupilar no influiría en el valor de la iluminación retiniana. El midriático utilizado, bajo prescripción oftalmológica, fue tropicamida al 1% (Colircusi Tropicamida, Alcon).

4. Resultados

4.1. Sensibilidad retiniana en función de la excentricidad para distintas luminancias del campo de adaptación

En la figura 3 se ha representado el logaritmo de la luminancia umbral en función de la excentricidad para cinco luminancias del campo de adaptación (0.06 cd/m², 0.6 cd/m², 5 cd/m², 60 cd/m² y 100 cd/m²), tanto estable (LA) como transitorio (SOA300), y para cada uno de los 4 individuos voluntarios. Los valores experimentales correspondientes al logaritmo de la luminancia umbral ante un campo de adaptación estable ($\log L_u^{LA}$) se muestran mediante cruces azules. Los valores experimentales correspondientes al logaritmo umbral para la condición transitoria ($\log L_u^{SOA}$) se muestran en dicha figura mediante círculos rojos. Para analizar la influencia de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación sobre la luminancia umbral detectado, así como la posible interacción entre ambas, se han ajustado dos modelos estadísticos lineales mixtos a los datos experimentales, uno para los datos experimentales obtenidos ante un campo estable (1) y otro para los datos experimentales obtenidos ante un campo transitorio (2).

$$(1) \text{Log}L_u(i, E, j) = \alpha + \beta_1 E + \beta_2 E^2 + \beta_3 E^3 + \delta_j L_j + \gamma_{1j} E L_j + \gamma_{2j} E^2 L_j + b_i + \varepsilon_{iELj}$$

$$(2) \text{Log}L_u(i, E, j) = \alpha + \beta_1 E + \beta_2 E^2 + \beta_3 E^3 + \delta_j L_j + \gamma_{1j} E^2 L_j + \gamma_{2j} E^3 L_j + b_i + \varepsilon_{iELj}$$

Los dos modelos anteriores predicen cada valor de luminancia umbral para un individuo i , una excentricidad E y una luminancia determinada de campo de adaptación L . Se consideran como variables independientes o efectos fijos a E (valores desde 0° hasta 14.5° en pasos de 2,9°) y a L (los cinco niveles de luminancia ya mencionados). Los residuos b_i (efecto del individuo) y el término ε_{iELj} , que recoge los errores aleatorios asociados, aparecen en los modelos como efectos aleatorios. En la figura 3 se pueden observar las tendencias de los dos modelos, marcadas por dos líneas continuas, para cada sujeto y para cada luminancia, tanto en la condición estable como en la condición transitoria. Los modelos utilizados muestran un ajuste razonable a los datos experimentales, ya que la normalidad de los residuos b_i y ε_{iELj} y la igualdad de las varianzas en todos los sujetos son aceptables.

El análisis de los datos muestra que el efecto individuo en todos los modelos ajustados es muy significativo ($p < 0.001$). Esto se evidencia en todos los casos, cuando se compara con los resultados obtenidos al excluir dicho efecto aleatorio. En el caso del modelo para un campo con luminancia estable, la varianza del efecto individuo es de 0.029 frente a una varianza residual de 0.012, mientras que en el caso del modelo para un campo transitorio, la varianza del efecto individuo es de 0.61 frente a una varianza residual de 0.026. Esta variabilidad de los valores de la luminancia umbral entre los distintos individuos se debe a factores propios intrínsecos de cada sujeto. Sin embargo, es relevante destacar que, a pesar de este hecho, todos los sujetos presentan el mismo comportamiento funcional.

En los dos modelos se incorporan el efecto de la interacción estadística entre la excentricidad y la luminancia del campo de adaptación y su influencia sobre el valor de la luminancia umbral. Los modelos predicen un aumento de luminancia umbral con la excentricidad, mucho menos evidente para el caso del campo transitorio en 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2 . Además, dicha tendencia cambia de forma relevante con la luminancia, lo que confirma la interacción estadística significativa existente entre la excentricidad y la luminancia del campo de adaptación. De hecho, en el modelo para un campo estable, dicha interacción estadística es muy significativa con el cuadrado de la excentricidad ($p < 0.001$) y para un campo transitorio, la interacción es muy significativa con la tercera potencia de la excentricidad ($p < 0.001$). Esta diferencia en los modelos utilizados se debe principalmente a que son dos fenómenos fisiológicos diferentes. En el caso de las medidas ante campo transitorio, la adaptación es un proceso dinámico donde diferentes fenómenos fisiológicos ocurren en el tiempo, mientras que en las medidas ante un campo estacionario, dichos fenómenos, así como la adaptación en su conjunto, han finalizado.

En la figura 3, se observa también como la luminancia umbral aumenta de forma progresiva y para cada excentricidad a medida que aumenta la luminancia del campo. Esto ocurre tanto para la condición estable como para la condición transitoria, lo cual está en consonancia con la ley de Weber y, por tanto, con el intento del sistema visual de mantener constante su capacidad de detección de contrastes. Este comportamiento ya ha sido estudiado en la literatura clásica, incluso se han obtenido resultados ante un campo estable en fóvea, en 5° y en 14° de retina periférica similares a los obtenidos en nuestro trabajo (Crawford, 1937).

Según los modelos utilizados, también se puede observar como los valores de $\log L_u^{\text{SOA}}$ son más altos que los de $\log L_u^{\text{LA}}$, tendiendo a acercarse en luminancias mesópicas hacia los 6° , especialmente para un campo de 0.6 cd/m^2 y de 5 cd/m^2 , donde prácticamente son iguales. Cuando los valores de $\log L_u^{\text{SOA}}$ y L_u^{LA} son semejantes, el proceso de adaptación se ha completado durante los 300 ms de exposición al campo de adaptación y, por lo tanto, se manifiesta un proceso de adaptación más rápido. En cambio, en el rango fotópico, existe una notable diferencia de luminancia umbral entre las medidas ante campo estable y aquellas ante campo transitorio. Esta disminución brusca de la sensibilidad ante campos transitorios en el rango fotópico puede estar indicando una saturación de conos (Finkelstein y Hood, 1981). Este efecto, por otra parte, parece más acusado en fóvea que en retina periférica.

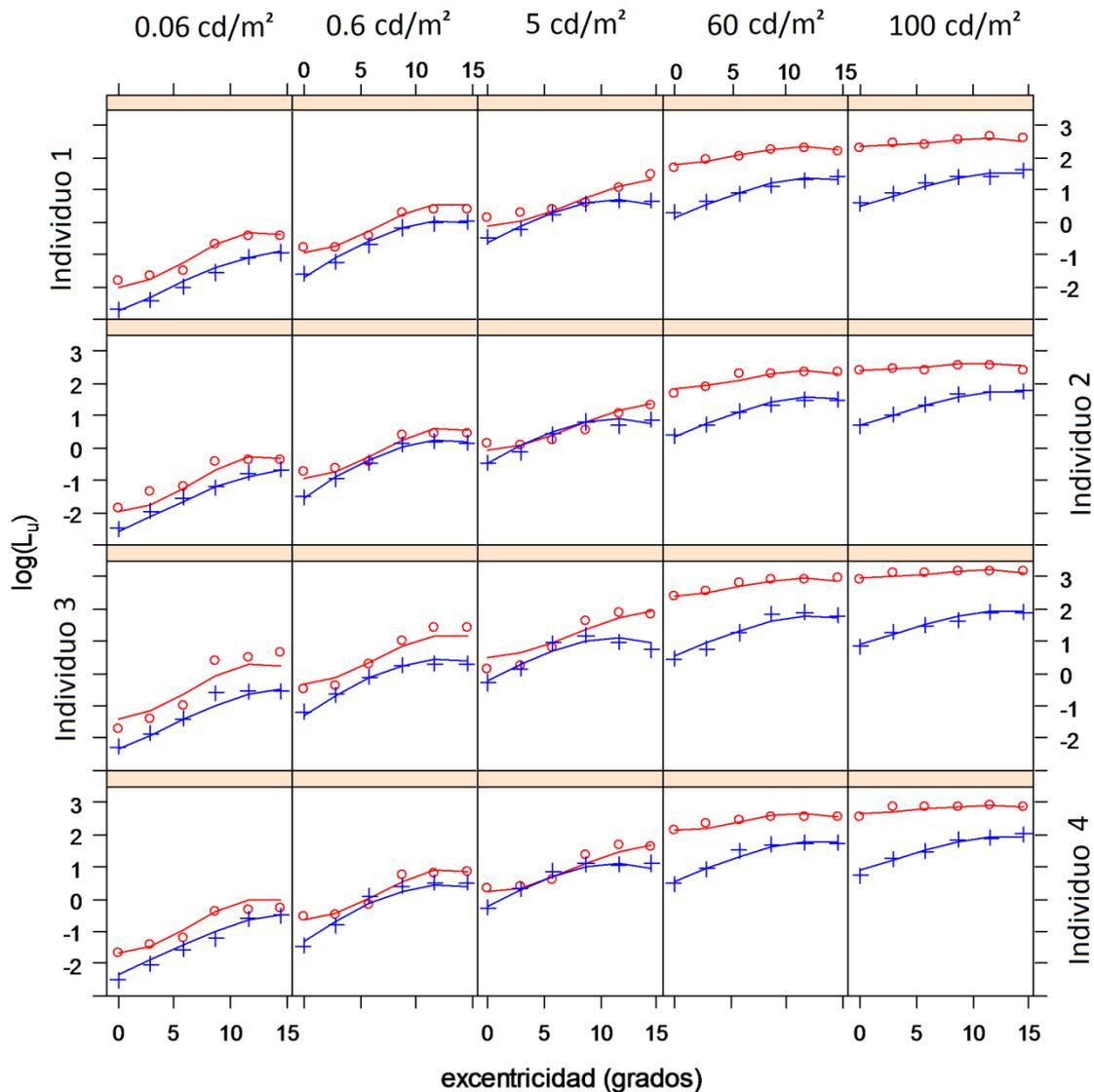


Figura 3. Logaritmo de la luminancia umbral, expresada en cd/m^2 , ante campos estables (LA) (representado mediante cruces) y transitorios (representado mediante círculos), en función de la excentricidad retiniana, expresada en grados, para cinco luminancias del campo de adaptación (0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 , 5 cd/m^2 , 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2) y cada uno de los cuatro individuos.

4.2. Velocidad de adaptación en función de la excentricidad para distintas luminancias del campo de adaptación

Los resultados expuestos en el apartado anterior han planteado la posibilidad de analizar la velocidad de adaptación. Un índice de dicha velocidad podría ser el valor $\log(L_u^{LA}/L_u^{SOA})$. Nótese que el ratio realmente da una idea de la proporción de sensibilidad no recuperada durante los 300 primeros milisegundos de exposición a un campo luminoso. Como ya se apuntó anteriormente, valores en el entorno de cero indican que, en un período de tiempo de 300 ms, ya se ha completado la adaptación de la zona retiniana estudiada. Cuando el $\log(L_u^{LA}/L_u^{SOA})$ es menor, quiere decir que en 300 ms la retina aún no se ha adaptado en su totalidad, mostrando una velocidad

menor. En un trabajo previo, Matesanz et al. (2011), demostraron la validez de dicho índice como evaluador de la velocidad de adaptación.

En la figura 4 se han representado los datos experimentales obtenidos mediante el $\log(L_u^{LA}/L_u^{SOA})$ en función de la excentricidad, para las cinco luminancias del campo de adaptación y para los cuatro individuos. Para realizar un análisis estadístico de los datos, se ha ajustado un modelo lineal mixto (3) a los datos experimentales obtenidos (círculos azules), y los valores predichos se han representado en dicha figura mediante una línea continua.

$$(3) \text{Log}L_u(i, E, j) = \alpha + \beta_1 E + \beta_2 E^2 + \beta_3 E^3 + \delta_j L_j + \gamma_{1j} E L_j + \gamma_{2j} E^2 L_j + \gamma_{3j} E^3 L_j + b_i + \varepsilon_{iELj}$$

Este modelo, al igual que los anteriores, considera un efecto aleatorio, inherente al individuo b_i , y dos efectos fijos, la excentricidad E y la luminancia del campo de adaptación L . A diferencia de los modelos anteriores para $\log L_u^{LA}$ y $\log L_u^{SOA}$, el efecto individuo, aun siendo estadísticamente significativo, se reduce ahora de forma notable, ya que su varianza es ahora de 0.017 frente a una varianza residual de 0.032. Es decir, los factores intrínsecos propios de cada individuo inducen muy poca variabilidad en la medida de la velocidad de adaptación. La interacción de la excentricidad a la tercera potencia con la luminancia del campo de adaptación también es significativa.

En la figura 4 se puede observar cómo la velocidad de adaptación muestra, para todos los sujetos, un comportamiento muy similar ante campos con luminancias dentro del rango mesópico (0.06 cd/m^2 - 5 cd/m^2), muy diferente al comportamiento que experimentan dichos sujetos cuando se presenta un campo con luminancia fotópica. Sin embargo, de forma general, con el aumento de la luminancia del campo de adaptación, parece haber un desplazamiento del punto de máxima velocidad de adaptación hacia la retina más periférica.

Cuando se presenta un campo de adaptación mesópico hay un aumento de la velocidad de adaptación desde la fóvea hasta la parafovea (de 3° a 6°), que se hace más pronunciado a medida que aumenta la luminancia del campo de adaptación, particularmente cuando este es de 5 cd/m^2 . La velocidad de adaptación vuelve a disminuir desde la parafovea hacia la retina periférica y de nuevo esta disminución es más acentuada a 5 cd/m^2 . El aumento de la velocidad de adaptación desde la fóvea hasta la parafovea presenta un comportamiento similar al observado con un campo fotópico, mientras que la disminución de la velocidad de adaptación desde la parafovea hacia la retina más periférica muestra un comportamiento contrario.

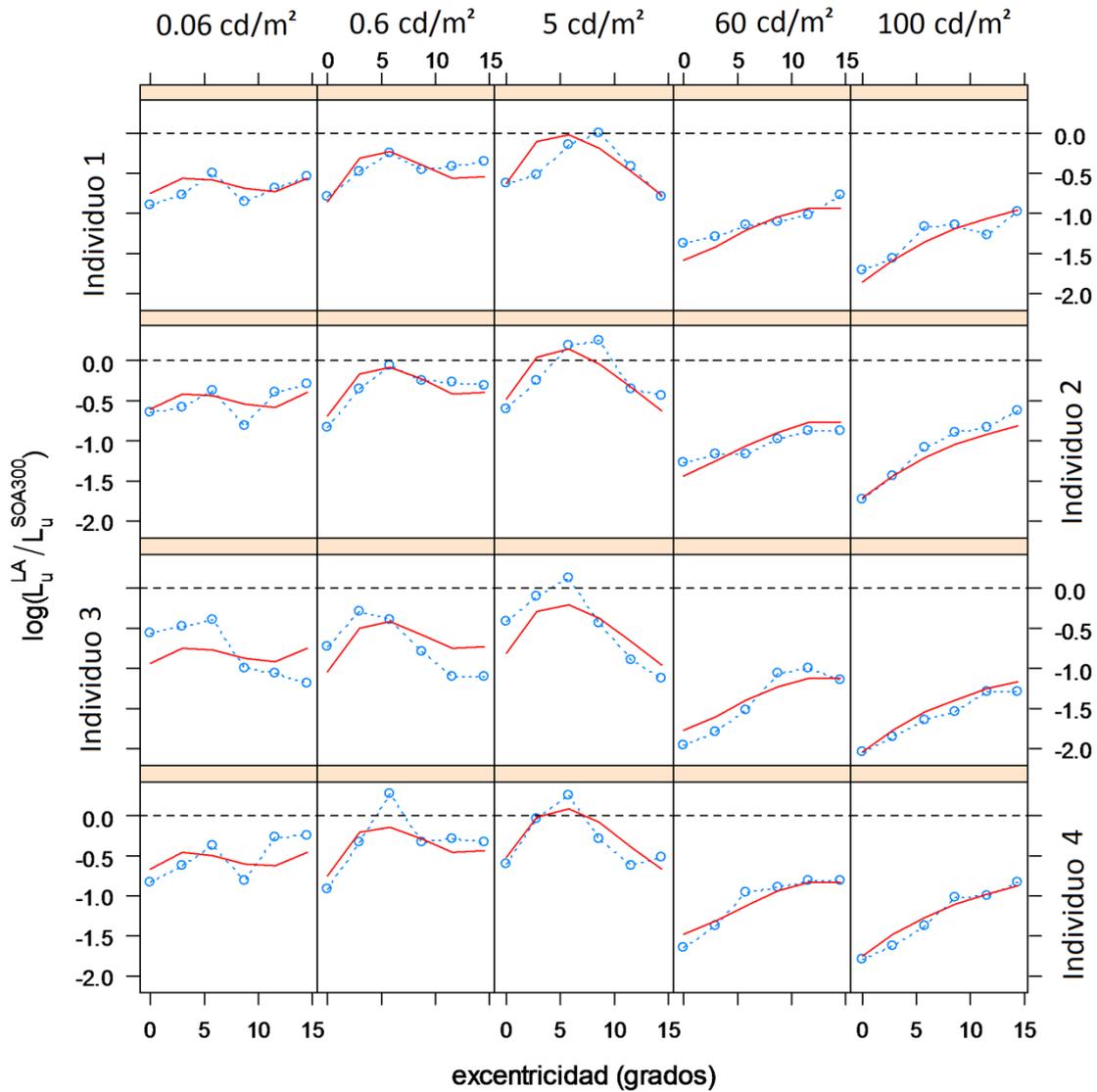


Figura 4. Velocidad de adaptación ($\text{Log } L_u^{\text{LA}} / L_u^{\text{SOA300}}$) para los cuatro individuos y cinco niveles de luminancia del campo de adaptación (0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 , 5 cd/m^2 , 60 cd/m^2 y 100 cd/m^2) en función de la excentricidad retiniana.

En cuanto a la velocidad de adaptación ante campos con luminancias fotópicas, se produce un aumento progresivo desde la fóvea hasta la retina más periférica (15°). Ante un campo con luminancia de 100 cd/m^2 (Aguilar 1954) sólo los conos están funcionalmente activos, lo cual puede estar ocurriendo también en 60 cd/m^2 . Si sólo los conos predominan en esta situación, se puede decir que la velocidad de adaptación de los conos aumenta progresivamente con la excentricidad, al menos hasta los 15° de retina periférica. En este caso, es relevante tener en cuenta que todos los conos de la retina periférica están funcionalmente activos, es decir no se ha aislado ningún tipo de cono en este experimento. Por otro lado, dentro del rango fotópico también se aprecia, en cada excentricidad, una disminución de la velocidad de adaptación a medida que aumenta la luminancia del campo.

5. Discusión

Para facilitar el estudio de la influencia de la luminancia del campo de adaptación y la excentricidad sobre la velocidad de adaptación, se muestra la figura 5. En ella se ha representado el promedio de los valores del $\log(L_u^{LA}/L_u^{SOA})$ para los cuatro individuos en función de la excentricidad, para los cinco valores de L, una vez que se ha comprobado que el factor individuo tiene poca repercusión sobre los resultados de velocidad. Las barras de error están calculadas a partir de la desviación estándar, por lo que varían en cada excentricidad.

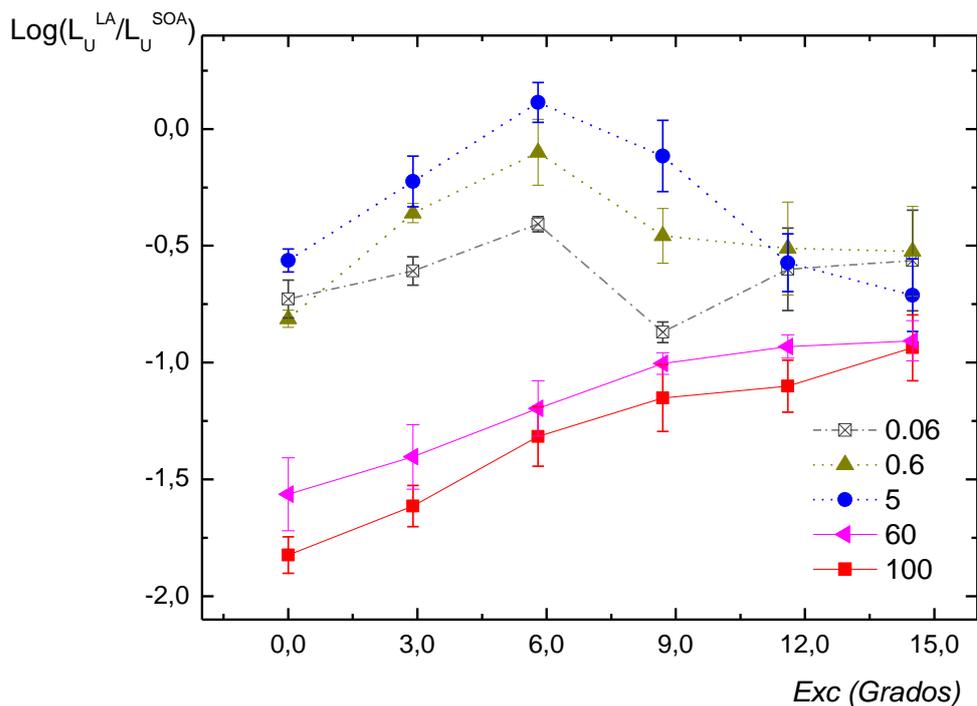


Figura 5. Variación promedio de la velocidad de adaptación en función de la excentricidad para valores de campo de adaptación desde 0.06 cd/m² a 100 cd/m².

El primer aspecto a destacar en dicha figura es que la velocidad de adaptación en fóvea se reduce a medida que crece la luminancia del campo de adaptación. Dado que dicho campo abarca 1° y que, de acuerdo a la literatura (Curcio, 1990), en esta región foveal central sólo existen conos, podríamos afirmar que son exclusivamente estos los responsables de los valores de velocidad allí obtenidos. La disminución de la velocidad de adaptación de los conos centrales con valores crecientes de L responde a fenómenos de saturación ante campos transitorios ya descritos en la bibliografía (Finkelstein y Hood, 1981).

El segundo aspecto a destacar es que la velocidad de adaptación en el rango fotópico (60 cd/m²-100 cd/m²) se incrementa con la excentricidad. Dado que en dicho rango de luminancias, los bastones están completamente saturados (Aguilar, 1954), de nuevo son los conos los responsables de los resultados observados. El hecho de que los conos

periféricos sean más rápidos que los foveales y que dicha velocidad crezca con la excentricidad, confirma los resultados previos predichos según la ley de Ferry-Porter para los 10 primeros grados de excentricidad (Tyler y Hamer, 1990; Tyler y Hamer, 1993) en experimentos donde se midió la frecuencia crítica de fusión. Aunque estos trabajos predicen constancia en la velocidad de conos a partir de 10° y no de 15°, es conveniente aclarar que las diferencias observadas podrían deberse a la diferente composición espectral de los estímulos utilizados en ambos trabajos. La explicación fisiológica a las diferencias entre la velocidad de los conos periféricos y foveales estaría en los diferentes diámetros del segmento externo en unos y otros (Tyler, 1985).

A medida que se reduce la luminancia del campo de adaptación L, se producen simultáneamente dos fenómenos. Por un lado, se reduce el efecto de saturación en conos y, por otro, se incrementa el número de bastones sensibles. Este segundo fenómeno, además, es presumiblemente más influyente hacia periferias mayores, debido a la mayor densidad de este tipo de fotorreceptores. En conjunto, ello produce una reducción en los umbrales detectados y el consiguiente incremento de la sensibilidad, como se observa en la figura 3. Pero también ambos fenómenos generan un incremento en la velocidad de adaptación, como se observa en la figura 4 y, particularmente, en la figura 5. Sin embargo, este incremento de la velocidad no se produce con igual intensidad en todas las excentricidades ya que, como se observa en dicha figura 5, para valores de L de 0.6 cd/m² y 5 cd/m² este efecto es particularmente significativo en las periferias comprendidas entre 3° y 9°.

Por lo que se refiere al fenómeno de interacción entre conos y bastones, Alexander y Fishman (1986) comprobaron que la interacción crecía con la excentricidad. Lange et al. (1997) observaron también un aumento de la interacción de los bastones sobre los conos, tanto en la resolución temporal como en la resolución espacial, desde la fóvea hasta los 9° de la retina periférica.

El aumento de la velocidad de adaptación producido desde la fóvea hasta la parafovea en el rango 0.6 cd/m²-5 cd/m² puede ser debido a una mayor contribución de los conos en esa zona, ya que presenta la misma tendencia funcional que la observada en el rango fotópico para dichas excentricidades, eso sí, con un efecto de saturación de conos más atenuado. Por otro lado, la disminución de la velocidad de adaptación observada desde la parafovea hacia la retina más periférica, puede ser debida una mayor contribución de los bastones, cuya densidad aumenta hasta los 18° de retina periférica. De hecho, en cuanto a las características fisiológicas, los bastones tienen peor resolución temporal que los conos siendo, por tanto, más lentos (Plainis et al. 2005; Tachibanaki et al. 2007); esto puede ocasionar que los bastones del entorno alteren la amplitud y el tiempo de latencia de la respuesta temporal de los conos en la retina más periférica (Zele et al., 2008; Cao et al. 2010; Pokorny y Cao, 2010).

Los resultados obtenidos parecen estar en la línea de los observados por Frumkes et al. (1973), quienes constataron que existe un fenómeno de interacción de los bastones adyacentes sobre la resolución temporal de los conos. Esta interacción es evidente a pesar de que la relación entre el tamaño del estímulo y del campo de adaptación sea muy pequeña (Alexander y Fishman, 1984). Efectivamente, según Lange et al. (1997),

parece que dicha interacción es mayor con un menor tamaño del estímulo. Además, la resolución temporal, tanto de los conos extrafoveales (Alexander y Fishman, 1984) como de los conos foveales (Coletta y Adams, 1984), está influenciada por los bastones que rodean al estímulo, indicando que puede existir interacción a lo largo de toda la retina. Finalmente, existen evidencias de que dicha interacción aumenta para luminancias más bajas (Zeile y Vingris, 2007), tal y como puede deducirse de los resultados del presente trabajo. De hecho, si prestamos atención a los resultados de la velocidad de adaptación en función de la excentricidad para un valor de $L=0.05 \text{ cd/m}^2$ (figura 5 y particularmente en el modelo cuyos resultados se muestran en la figura 4), observamos que para dicha luminancia, la tendencia al incremento de la velocidad entre 0° y 6° de excentricidad prácticamente desaparece, siendo el efecto de los bastones mucho más dominante. Es relevante apuntar, en este momento, que para luminancias tan bajas, próximas al límite superior escotópico, la interacción cono-bastón debida a las células amacrinas AII entra también en juego, siendo la densidad de estas máxima en el entorno de los 6° de excentricidad (Mills y Massey, 1999).

6. Conclusiones

A partir del análisis de los datos obtenidos se ha podido aportar información complementaria sobre los efectos de la excentricidad y la luminancia del campo de adaptación en la respuesta espaciotemporal de la retina.

Se observó que el sistema visual de los distintos individuos responde de manera diferente en cuanto a sensibilidad retiniana, sin embargo, los factores intrínsecos propios de cada individuo inducen muy poca variabilidad en lo que respecta a la velocidad de adaptación. El efecto de disminución de la velocidad de adaptación en fóvea a medida que aumenta la luminancia, podría ser explicado por fenómenos de saturación de los conos ya que, en general, un sistema saturado responde más lentamente. En el rango fotópico, en el que los bastones están saturados, el aumento de la velocidad de adaptación con la excentricidad estaría reflejando la velocidad de respuesta sólo de conos, velocidad que aumenta por ser los conos periféricos más rápidos que los foveales, a pesar de disminuir su densidad con la excentricidad. Esto concuerda con lo predicho por la Ley de Ferry-Porter. En el rango mesópico, el efecto de disminución de la velocidad de adaptación a partir de 6° de excentricidad podría deberse a una mayor interacción negativa de los bastones, de respuesta más lenta, ya que en esa excentricidad, la decreciente densidad de conos se iguala a la creciente densidad de bastones, que continúa en aumento hasta alcanzar el máximo en aproximadamente 18°.

7. Bibliografía

1. Adelson, E. (1982). Saturation and Adaptation in the rod system. *Vision Research*; 22: 1299-1312.
2. Aguilar, M., Stiles, W. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of illumination. *Optica Acta*; 1: 59-65.
3. Anderson, A., Vingrys, A. (2001). Multiple processes mediate flicker sensitivity. *Vision Research*; 41: 2449-2455.
4. Alexander, K., Fishman, G. (1984). Rod-cone interaction in flicker perimetry. *British Journal of Ophthalmology*; 68: 303-309.
5. Alexander, K., Fishman, G. (1986). Rod influence on cone flicker detection: variation with retinal eccentricity. *Vision Research*; 26: 827-834.
6. Anderson, A., Vingrys, A. (2002). Effect of eccentricity on luminance-pedestal flicker threshold. *Vision Research*; 42: 1149-1156.
7. Buck, S. (2004). Rod-cone interaction in human vision. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The visual neuroscience*, 1: 863-878. Cambridge, MA: MIT Press.
8. Cao, D., Zele, A., Pokorny, J. (2006). Dark-adapted rod suppression of cone flicker detection: Evaluation of receptor and postreceptor interactions. *Visual Neuroscience*; 23(34): 531-537.
9. Coletta, N., Adams, A. (1984). Rod Cone Interaction in Flicker Detection. *Vision Research*; 24 (10): 1333-1340.
10. Crawford, B. (1937). The Change of Visual Sensitivity with time. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*; 123 (830): 69-89.
11. Ferwerda, J. (1998). Fundamentals of spatial vision. In V. Interrante (Ed.) *Applications of visual perception in computer graphics*; Course 32, SIGGRAPH: 1-27.
12. Finkelstein, M., Hood, D. (1981). Cone system saturation: More than one stage of sensitivity loss. *Vision Research*; 21: 319-328.
13. Frumkes, T., Sekuler, M., Barris, M., Reiss E., Chalupa, L. (1973). Rod-cone interaction in human scotopic vision-I. Temporal analysis. *Vision Research*; 13: 1269-1281.
14. Issolio, L., Colombo, E. M. (2006). Brightness for different surround conditions: The effect of transient glare. *Perception & Psychophysics*; 68 (4): 702-709.

15. Lange, G., Denny, N., Frumkes, T. E. (1997). Suppressive rod–cone interactions: evidence for separate retinal (temporal) and extraretinal (spatial) mechanisms in achromatic vision. *Journal of the Optical Association of America A*; 14: 2487-2498.
16. Matesanz, B. M., Issolio, L., Arranz, I., de la Rosa, C., Menéndez, J. A., Mar, S., Aparicio, J. A. (2011). Temporal retinal sensitivity in mesopic adaptation. *Ophthalmic & Physiological Optics*; 31: 615-624.
17. Mills, S., Massey, S. (1999). All amacrine cells limit scotopic acuity in central macaque retina: a confocal analysis of calretinin labeling. *Journal of Comparative Neurology*; 411: 19-34.
18. Plainis, S., Murray, I., Charman, W. (2005). The Role of Retinal Adaptation in Night Driving. *Optometry And Vision Science*; 82 (8): 682-688.
19. Pokorny, J., Cao, D. (2010). Rod and cone contributions to mesopic vision. In Commission Internationale de l'Eclairage (Ed.), CIE Symposium "Lighting Quality & Energy Efficiency", 035: 9-20. Vienna, Austria: CIE.
20. Raphael, S., MacLeod, D. (2011). Mesopic luminance assessed with minimum motion Photometry. *Journal of Vision*; 11(9): 14, 1-21.
21. Stockman, A., Sharpe, L. (2006). Into the twilight zone: the complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics*; 26: 225-239.
22. Tachibanaki, S., Shimauchi-Matsukawa, Y., Arinobu, D., Kawamura, S. (2007). Molecular Mechanisms Characterizing Cone Photoresponses. *Photochemistry and Photobiology*; 83: 19-26.
23. Tyler, C. (1985). Analysis of visual modulation sensitivity. II. Peripheral retina and the role of photoreceptor dimensions. *Journal of the Optical Society of America A*; 2: 93-398.
24. Tyler C., Hamer R. (1990). Analysis of visual modulation sensitivity. IV. Validity of the Ferry-Porter law. *Journal of the Optical Society of America*; 7: 743-759.
25. Tyler C., Hamer R. (1993). Eccentricity and the Ferry-Porter law. *Journal of the Optical Society of America*; 10(9): 2084-2087.
26. Zele, A., Cao, D., Pokorny, J. (2008). Rod–cone interactions and the cone pathway temporal impulse response. *Vision Research*; 48: 2593-2598.
27. Zele, A., Vingrys, A. (2007). Defining the detection mechanism for symmetric and rectified flicker stimuli. *Vision Research*; 47: 2700-2713.