



Universidad de Valladolid

INSTITUTO UNIVERSITARIO DE OFTALMOBIOLOGÍA APLICADA

PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA VISIÓN

TESIS DOCTORAL:

**ESTUDIO TEÓRICO-EXPERIMENTAL DE LOS
MECANISMOS DE ADAPTACIÓN ANTE CAMPOS
LUMINOSOS PEQUEÑOS EN DIFERENTES
LOCALIZACIONES RETINIANAS**

Presentada por

Alejandro Hernán Gloriani

para optar al grado de Doctor por la Universidad de Valladolid

Dirigida por:

Juan Antonio Aparicio Calzada

Cristina Beatriz Martínez Matesanz

Pablo Alejandro Barrionuevo

*A Carla,
por brillar cada día.*

*A TB y DG,
mis hermanos científicos y cómplices.*

*A CB y FMB,
mis maestros.*

*Le dio claridá a la luz,
juerza en su carrera al viento,
le dio vida y movimiento
dende la águila al gusano;
pero más le dio al cristiano
al darle el entendimiento.*

-José Hernández, El Gaucho Martín Fierro-

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mis directores de tesis por acompañarme en este camino, destacando especialmente su calidez humana:

Al Dr. Juan Antonio Aparicio, por brindarme la posibilidad de desarrollarme en el ámbito académico, por su apoyo constante y por seguir confiando en mí a pesar de mis errores,

A la Dra. Beatriz M. Matesanz, por su guía y sus incontables aportes en el desarrollo de esta tesis doctoral,

Al Dr. Pablo A. Barrionuevo, por su orientación y aportes en el desarrollo del modelo.

A todo el equipo de trabajo:

Al Dr. Santiago Mar, por transmitirme sus conocimientos, compartir consejos y brindarme su tiempo durante todo el doctorado, especialmente por su ayuda con el fotoestimulador,

A la Dra. Isabel Arranz, por su ayuda en la realización de las medidas y sus aportes en todo el desarrollo de mi doctorado,

Al Dr. Luis A. Issolio, por sus sugerencias y aportes en el desarrollo del modelo,

A la M.Sc. Cristina de la Rosa, por su colaboración con las medidas al comienzo de este trabajo,

Al M.Sc. Eduardo García, por su ayuda en las instancias finales de esta tesis,

A D. Santiago González, porque sin sus conocimientos técnicos y predisposición para ayudar no hubiese sido posible realizar medida alguna,

A todos los pacientes y voluntarios que participaron en los diversos estudios realizados durante estos años de doctorado.

A los que me han asesorado y/o ayudado en cuestiones específicas:

Al Dr. José María Muñoz, al Ing. José Antonio Calvo y al Ing. José Luis Nieto, por sus aportes sobre electrónica e informática en el desarrollo del fotoestimulador,

Al Dr. José Antonio Menéndez y al Dr. David Mateos, por sus aportes sobre cuestiones de estadística,

A la Dra. María Teresa Belmonte y al Lic. Ewan Sommerville, por su ayuda con el inglés,

Al Dr. Andrew Zele, por recibirme en Australia, brindarme su tiempo y transmitirme sus conocimientos.

También quiero agradecer a la Universidad Nacional de Entre Ríos, a la Universidad de Valladolid, a la Comisión Europea y a la Junta de Castilla y León, instituciones que han hecho posible que pueda realizar mi doctorado. Finalmente, quiero agradecer a España por abrirme las puertas y ser mi hogar durante estos maravillosos años.

"Los científicos dicen que estamos hechos de átomos, pero a mí un pajarito me contó que estamos hechos de historias."

-Eduardo Galeano-

Historias vividas, personas, caminos recorridos.... tantas cosas vienen a mi mente al escribir estas líneas que me resulta difícil resumirlas y expresarlas en unas páginas.

Son muchos los que me acompañaron y ayudaron en esta aventura que culmina ahora con esta tesis, por lo que, en lugar de dedicar un párrafo a cada uno, pondré sus nombres. Cada nombre resume una historia, anécdotas, charlas sobre ciencia, sobre la vida, cafés, almuerzos, mates, viajes, asados, cenas, abrazos, lágrimas de dolor, lágrimas de alegría, en fin, hermosos años de mi vida que nunca olvidaré. Les agradezco de corazón a cada uno por ser parte de mi historia y espero que, de u otra forma, sigamos compartiendo nuevas aventuras.

Carla Hugo Cris David Euge Vicen Fermín Negra
Apa Bea Santi Santiago Feli Elisa Tero Pablo Luis José
Teru Edu Benja Yasmine Ra Alberto Rober
Diego Alejandra David M. Ángeles Irene Juanfran
Fernando Carlos Ángel Inma Concha Bea Cristian
José Luis Santiago Agustín Klaus Victoria Luisma Vero
Javi Ana Oscar Pili Ros Migue Ceci Gevorg
John Ewan Diego Andrew Beatrix Michelle Diana
Julio César Raúl Chema Mónica Laura Anita
Ale Emi Héctor Estefa Pichi Fran Larissa Cami
Anibal María Barbi Clemente Darío Ana Nacho
Juan Marga Alfredo Nati Adri Mar Mati Eva
Oscar Alejandra Feli Yoli Ignacio Facu Carme
Victoriano Myriam Alberto Mai-lan Mariana Chris
Silvana Guille Juli Debbie Juan Pablo Belén
Agus Mariano

ITACA

Cuando emprendas el regreso a Itaca,
ruega que el camino sea largo,
lleno de aventuras, de conocimiento.

A los Lestrigones y los Cíclopes,
al irritado Poseidón, no les temas;
no hallarás tales cosas en tu camino
si tu pensamiento es elevado, si una sublime
emoción embarga tu espíritu y tu cuerpo.

A los Lestrigones y los Cíclopes,
al feroz Poseidón, no los encontrarás
si no los llevas en tu alma,
si tu alma no los pone ante ti.

Ruega que el camino sea largo.
Que sean muchas las mañanas estivales
en que lleno de placer y alegría
entres a puertos vistos por primera vez;
detente en los mercados fenicios
y adquiere hermosas mercancías,
nácar y coral, ámbar y ébano,
y toda clase de perfumes voluptuosos,
todos los perfumes voluptuosos que puedas;
visita muchas ciudades egipcias
para aprender más y más de los sabios.

Ten siempre en tu mente a Itaca.
Tu meta es llegar allí.
Pero no apresures de ninguna manera el viaje.
Mejor que dure muchos años,
y viejo ya ancles en la isla,
rico con cuanto ganaste en el camino,
sin esperar que Itaca te dé riquezas.

Itaca te dio el hermoso viaje.
Sin ella no hubieras salido al camino.
Pero ya no tiene nada para darte.
Y si la encuentras pobre, Itaca no te ha engañado.
Tan sabio como has llegado a ser, con tanta experiencia,
ya habrás comprendido qué significan las Itacas.

Índice

Agradecimientos	7
Índice	11
Abreviaturas	15
Introducción	17
Objetivos	21
Objetivo general	21
Objetivos particulares	21
Hipótesis	23
Capítulo 1: Marco teórico	25
1.1. Percepción visual	26
1.1.1. Bases ópticas	28
1.1.2. Bases neurofisiológicas	29
1.1.2.1. Anatomía básica de la retina	30
1.1.2.2. Vías de procesamiento	42
1.1.2.3. Interacciones entre conos y bastones	44
1.1.2.4. Interacciones laterales mediadas por células horizontales y amacrinas	45
1.2. Procesos de adaptación	46
1.2.1. Adaptación a la oscuridad	46
1.2.2. Adaptación a la iluminación	48
1.2.2.1. Funciones de umbrales frente a intensidad. Curva <i>tvi</i>	48
1.2.2.2. Respuesta del sistema visual ante campos de adaptación estacionarios y transitorios	50
1.2.2.3. Variación del diámetro pupilar	51
1.2.2.4. Blanqueamiento y regeneración del pigmento de los fotorreceptores	52
1.3. Mecanismos postreceptores de adaptación visual	56
1.3.1. Mecanismos multiplicativos	59
1.3.2. Mecanismos sustractivos	64
1.3.3. Adaptación al contraste y ganancia de contraste	65
1.4. Sumación espacial y temporal	70
1.4.1. Sumación y resolución espacial	70

1.4.2. Sumación y resolución temporal	73
1.5. Percepción visual y ruido	76
1.5.1. Ruido de fotones	76
1.5.2. Ruido neuronal	76
1.6. Fotorreceptores y otras alinealidades	78
1.7. Referencias	80
Capítulo 2: Materiales y métodos	89
2.1. Dispositivo experimental.....	90
2.1.1. Descripción detallada	91
2.1.2. Sistema de control	96
2.2. Fuente de luz	97
2.2.1. Caracterización espectral	97
2.2.2. Medida de la luminancia	99
2.2.3. Medida de las fluctuaciones de la emisión de la fuente de luz.....	100
2.3. Calibración de filtros	100
2.3.1. Medida de la densidad óptica real	101
2.3.2. Medida de la transmitancia espectral	101
2.4. Posicionamiento del observador.....	102
2.4.1. Impresión dental.....	102
2.4.2. Control pupilar.....	103
2.5. Metodología psicofísica.....	104
2.6. Referencias	106
Capítulo 3: Medida y modelado de la sensibilidad retiniana bajo campos de adaptación estacionarios	107
3.1. Estado del arte	108
3.1.1. Mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación	109
3.1.1.1. Enfoque psicofísico	110
3.1.1.2. Enfoque fisiológico.....	112
3.1.1.3. Modelización.....	114
3.1.2. Otros mecanismos: sumación espaciotemporal y ruido	116
3.1.3. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo: breve síntesis de los principales trabajos considerados.....	117

3.2. Métodos.....	119
3.2.1. Observadores	119
3.2.2. Paradigma psicofísico.....	119
3.2.3. Medidas realizadas.....	119
3.3. Resultados.....	120
3.4. Modelo.....	124
3.4.1. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo.....	124
3.4.1.1. Ganancia de contraste.....	124
3.4.1.2. Control de ganancia.....	126
3.4.1.3. Mecanismo sustractivo	130
3.4.1.4. Sumación espacial	131
3.4.1.5. Ruido visual	131
3.4.2. Desarrollo del modelo.....	132
3.4.3. Aplicación y ajuste del modelo a los resultados experimentales.....	136
3.4.3.1. Campo de adaptación de 10° y prueba de 2°	136
3.4.3.2. Campo de adaptación de 10° y prueba de 0.45°	141
3.4.3.3. Campo de adaptación de 1° y prueba de 0.45°	144
3.4.3.4. Análisis del ruido con un tamaño de campo de adaptación de 10°	149
3.4.4. Ajuste del modelo a los datos de Latch y Lennie (1977)	152
3.4.5. Otro enfoque para la aplicación del modelo a los datos experimentales: análisis fenomenológico.....	152
3.5. Discusión y conclusiones.....	156
3.6. Referencias	161
Capítulo 4: Medida y modelado de la sensibilidad retiniana bajo campos de adaptación transitorios	169
4.1. Introducción.....	170
4.2. Métodos.....	171
4.2.1. Observadores	171
4.2.2. Paradigma psicofísico.....	172
4.2.3. Medidas realizadas.....	172
4.3. Resultados.....	173
4.4. Modelo.....	175

4.4.1. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo: características temporales.....	175
4.4.2. Aplicación y ajuste del modelo a los resultados experimentales	176
4.4.2.1. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos foveales	179
4.4.2.2. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos extrafoveales fotópicos	182
4.4.2.3. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos extrafoveales mesópicos	186
4.5. Velocidad de adaptación.....	192
4.6. Discusión y conclusiones	195
4.7. Referencias.....	200
Conclusiones	203
Bibliografía básica	205
Anexos	207
Anexo I: Apéndice sobre fotometría	209
Anexo II: Summary in English	215
Introduction and goals	216
Methodology.....	217
Results	218
Anexo III: Conclusions	219
Anexo IV: Artículo	221

Abreviaturas

BS: Beam Splitter (divisor de haz).

CA: Campo de Adaptación.

CCD: Charge Coupled Device (dispositivo de carga acoplada).

CIE: Commission Internationale de l'Eclairage (Comisión Internacional de Iluminación).

C_n : Contraste de Weber.

ΔL : Luminancia del estímulo de detección.

e : Excentricidad retiniana.

EPR: Epitelio Pigmentario de la Retina.

g_b : Control de ganancia combinado (considerando la contribución simultánea del control de ganancia del sistema de conos y de bastones).

g_c : Control de ganancia en el sistema de conos.

G_c : Ganancia de contraste.

g_r : Control de ganancia en el sistema de bastones.

ipRGC: intrinsically photosensitive Retinal Ganglion Cells (células ganglionares intrínsecamente fotosensibles).

K : Parámetro utilizado en el modelo para considerar el efecto de la sumación espacial.

KC: Koniocelular.

K_s : Factor utilizado en el modelo para modular la intensidad del mecanismo sustractivo.

LA: Light Adaptation (adaptación a la iluminación). Paradigma psicofísico en el que se utilizan campos de adaptación estacionarios.

L_b : Luminancia de fondo (luminancia del campo de adaptación).

LED: Light Emitting Diode (diodo emisor de luz).

L_T : Luminancia de test.

\log : Logaritmo.

MAR: Mínimo Ángulo de Resolución.

MC: Magnocelular.

N : Parámetro utilizado en el modelo para considerar el efecto del ruido visual.

NGL: Núcleo Geniculado Lateral.

NIST: National Institute of Standards and Technology (Instituto Nacional de Normas y Tecnología).

Ob: Obturador.

OCT: Optical Coherence Tomography (tomografía de coherencia óptica).

O.D: Ojo Derecho.

Osc: Osciloscopio.

PC: Parvocelular.

PMMA: Polimetacrilato de metilo.

SI: Sistema Internacional de Unidades.

SOA: Stimuli Onset Asynchrony (encendido asincrónico del estímulo). Paradigma psicofísico en el que se utilizan campos de adaptación transitorios.

TAF: Transient Adaptation Factor (factor de adaptación transitoria).

td : troland. Es una unidad específica para la iluminación retiniana no contemplada en el Sistema Internacional de Unidades.

TME: Test para la Medida Excéntrica.

TMF: Test para la Medida Foveal.

tv_i : threshold versus stimuli (umbral frente a intensidad del estímulo). Tipo de función matemática que permite caracterizar la sensibilidad del sistema visual.

$V(\lambda)$: Curva de eficiencia luminosa espectral fotópica.

$V'(\lambda)$: Curva de eficiencia luminosa espectral escotópica.

Se omitieron las abreviaturas comunes del idioma español y del Sistema Internacional de Unidades.

Introducción

La percepción visual es un proceso muy complejo en el que intervienen diversas estructuras y mecanismos. Su estudio puede ser abordado desde diferentes perspectivas debido principalmente al hecho de que combina elementos de campos tan diversos como la física, la fisiología, la psicología y la psicofísica. El mundo que nos rodea se nos presenta a través de estímulos, información que nuestro cerebro decodifica y procesa.

Para optimizar la transmisión de la información visual el sistema nervioso central la procesa en diversas etapas; así el primer procesamiento se realiza en la retina, luego estas señales son conducidas al tálamo y finalmente a la corteza cerebral. Si bien hay varios motivos para que nuestro sistema nervioso central realice un procesamiento de la señal en cada etapa, en la primera podemos destacar que la cantidad de fotorreceptores en la retina es mucho mayor que el número de axones que forman el nervio óptico y que el rango dinámico de niveles de iluminación ambiental es muy superior al rango de respuesta de las células de la retina. Surge así la necesidad de acondicionar la señal, tarea que es llevada a cabo por mecanismos de adaptación. Estos mecanismos permiten al sistema visual adaptarse a variaciones en los niveles de iluminación y conseguir un rango dinámico de alrededor de 10 unidades logarítmicas.

En relación a los niveles de iluminación, el rango dinámico del sistema visual humano puede ser dividido, a su vez, en los rangos escotópico, mesópico y fotópico. En el rango de muy bajas luminancias o escotópico sólo los bastones están activos, mientras que el rango fotópico o de luminancias elevadas es aquel donde sólo los conos lo están. Entre el escotópico y el fotópico se encuentra el rango mesópico, donde ambos tipos de fotorreceptores están funcionalmente activos. Esta característica del rango mesópico ha aportado siempre una gran complejidad en su estudio. Desde la psicofísica se han evaluado los cambios en la sensibilidad retiniana para diferentes condiciones de iluminación tanto en conos como en bastones. En la literatura clásica es posible encontrar ejemplos de variaciones en las características espaciales, temporales y espectrales de los estímulos luminosos utilizando típicamente las funciones de umbrales frente intensidad (tvi por sus siglas en inglés) para analizar los resultados.

La explicación de las tendencias y comportamientos observados en las funciones de umbrales frente a intensidad se realiza generalmente recurriendo a dos clases de mecanismos de adaptación, mecanismos multiplicativos y mecanismos sustractivos. Los primeros se manifiestan a través de variaciones de la pendiente en las funciones tvi y están relacionados con mecanismos de control de ganancia en diferentes células de la retina proporcionales a variaciones en los niveles de iluminancia retiniana, mientras que los segundos ayudan a reducir los efectos de fuentes de luz estacionarias y se reflejan a través de variaciones en la ordenada al origen.

Estos nos son los únicos mecanismos; trabajos también basados en experimentos psicofísicos comenzaron a considerar en sus análisis mecanismos adicionales relacionados al contraste y fenómenos no lineales tales como saturación, ruido y sumación espacial. En paralelo a los avances desde el campo de la psicofísica, numerosos estudios fisiológicos comenzaron a ahondar en las bases de estos mecanismos y fenómenos, por lo que, en los últimos 10 años, trabajos combinando evidencias de ambos campos comenzaron a ser cada vez más frecuentes.

Los conos y los bastones no sólo se diferencian en el rango de luminancias en el cual se especializan, ya que su densidad y distribución en la retina también son muy disímiles. Además, poseen diferentes funciones de sensibilidad espectral y de sensibilidad al contraste, por lo que en los experimentos psicofísicos hay que tener en cuenta numerosas variables. Los estudios clásicos sobre las funciones *tv* también han demostrado que, aun trabajando con estímulos diseñados para ser detectados sólo por bastones, estos pueden ser detectados por conos, modificando los contrastes umbrales. A su vez, se ha demostrado lo contrario, es decir, que estímulos diseñados para ser detectados sólo por conos pueden ser también detectados por bastones. Dado que este efecto parece ocurrir en condiciones mesópicas, donde bastones y conos están funcionalmente activos, y sobre todo cuando el estímulo se presenta junto a un campo de adaptación, ambos pequeños, es importante tener en cuenta estos factores. En conclusión, las señales de conos y bastones interactúan y sus mecanismos de adaptación a la luz cambian con los niveles de luminancia, la excentricidad retiniana y el tamaño y duración, tanto del estímulo como del campo de adaptación considerados.

Revisando los estudios psicofísicos clásicos se puede encontrar que aunque se varíen las características espaciales, los tamaños de campos de adaptación utilizados son, en general, grandes, promediando efectos y evaluando el comportamiento global de los mecanismos retinianos. Sin embargo, resulta muy interesante comprender los mecanismos y fenómenos involucrados en la respuesta local de zonas retinianas específicas. Es por eso que este trabajo propone la utilización de diferentes combinaciones de tamaños de estímulos y campos de adaptación, ya que tamaños pequeños permiten estudiar zonas puntuales de la retina.

Esta tesis aborda el estudio de los mecanismos visuales y fenómenos que intervienen en la adaptación retiniana a cambios en los niveles de iluminación. Para ello se propone el desarrollo de un modelo con base psicofísica y fisiológica que, incorporando mecanismos y datos de la literatura, sea capaz de ajustar resultados psicofísicos experimentales para diversas condiciones de estimulación. Aunque en la literatura se pueden encontrar diversos modelos basados en datos psicofísicos o fisiológicos, por lo general, estos son sólo para un determinado tipo de fotorreceptor y en un rango de luminancias dado, con ciertos tamaños de campo de adaptación y estímulo, generalmente grandes, y a una excentricidad concreta. Es decir, no hemos encontrado modelos que, al mismo tiempo, tengan en cuenta conos y bastones en el rango mesópico, con diferentes tamaños de campos de adaptación y estímulo y en diferentes excentricidades.

Realizando medidas en los rangos mesópico y fotópico con diferentes combinaciones de tamaños, incluyendo las tradicionalmente utilizadas, se pueden comparar resultados y profundizar en el comportamiento de los mecanismos y fenómenos retinianos. La estrategia adoptada permite, por un lado, correlacionar psicofísica y fisiología, y por otro, utilizar el modelo para simular determinadas condiciones de estimulación y estudiar la variación de los mecanismos.

El equipo de directores de esta tesis está conformado por el Dr. Juan Antonio Aparicio, la Dra. Beatriz Martínez Matesanz y el Dr. Pablo Alejandro Barrionuevo. El trabajo se enmarca en las líneas de investigación que desde hace varios años viene llevando adelante el grupo de Técnicas Ópticas de Diagnóstico, Grupo de Investigación Reconocido de la Universidad de Valladolid. La rama del grupo dedicada a Ciencias de la Visión se ha centrado en el estudio del sistema visual humano en el rango de luminancias mesópicas, profundizando, desde un abordaje psicofísico, en los mecanismos de adaptación a nivel receptor y postreceptor, así como también en aspectos prerreceptores relacionados con el envejecimiento ocular. Para la realización de las medidas psicofísicas, este trabajo toma como base un dispositivo experimental desarrollado en el marco de la tesis de la Dra. Matesanz, mientras que para la realización del modelo propuesto toma como punto de partida el modelo computacional propuesto en la tesis del Dr. Barrionuevo.

La presente memoria se organiza en 4 capítulos. El capítulo 1 es el marco teórico, en él se desarrollan los conceptos fundamentales para la comprensión de este trabajo. Se abordan conceptos relacionados con las bases ópticas y neurofisiológicas de la percepción visual así como también con los procesos de adaptación a la oscuridad y a diferentes niveles de iluminación. Además, se propone un análisis detallado de los mecanismos y fenómenos que intervienen en estos procesos, tanto desde un enfoque psicofísico como fisiológico.

En el capítulo 2 se realiza una descripción del dispositivo experimental utilizado para llevar a cabo las mediciones psicofísicas de este trabajo, haciendo hincapié en las calibraciones necesarias y en la metodología psicofísica adoptada. Este dispositivo de dos canales permite controlar de manera independiente el tamaño, el tiempo y la luminancia de un haz de estímulo y de otro de adaptación, pudiendo además ser utilizado en diferentes excentricidades retinianas.

En el capítulo 3 se presentan mediciones de la sensibilidad retiniana en presencia de campos de adaptación estacionarios. Las mismas se realizan en los rangos mesópico y fotópico, en fóvea y en diferentes excentricidades parafoveales, con tres combinaciones de tamaños de estímulo y campo de adaptación. Se realiza un análisis de los resultados obtenidos y se desarrolla un modelo que, incorporando mecanismos y datos de la literatura psicofísica y fisiológica, es capaz de ajustar dichos resultados experimentales. Se fundamenta la inclusión de los mecanismos y fenómenos considerados y se analizan las variaciones de los mismos para las diferentes condiciones de estimulación. Se prueba también la versatilidad y calidad del modelo ajustando datos de trabajos de otros autores.

En el capítulo 4 se presentan mediciones de la sensibilidad retiniana en presencia de campos de adaptación transitorios. Estas se desarrollan tanto en fóvea como en parafóvea, en el rango fotópico y mesópico y para una sola combinación de tamaños de estímulo y campo de adaptación. Se realiza un análisis de los resultados obtenidos y se los correlaciona con los presentados en el capítulo 3, obteniendo un índice relacionado con la velocidad de adaptación de la retina. A su vez, se utiliza el modelo presentado anteriormente para ajustar los resultados experimentales, ahora bajo campos de adaptación transitorios, comparando el comportamiento de los mecanismos en uno y otro caso.

Objetivos

Objetivo general

Cuantificar, comprender y modelar la influencia de la excentricidad y la luminancia de un campo luminoso estacionario y transitorio sobre los mecanismos de adaptación retiniana.

Objetivos particulares

- 1) Determinar la sensibilidad de la retina ante estímulos estacionarios y transitorios, ambos policromáticos, para luminancias de campo de adaptación mesópicas y fotópicas.
- 2) Desarrollar un modelo que, incorporando mecanismos visuales descritos en la literatura, de cuenta de los umbrales obtenidos para las diferentes condiciones experimentales.
- 3) Estudiar el papel de los diferentes mecanismos considerados por el modelo en los fenómenos de adaptación en función de la excentricidad, la luminancia, la duración y el tamaño del campo de adaptación.
- 4) A partir de los umbrales obtenidos, calcular un índice relacionado con la velocidad de adaptación de los circuitos de fotorreceptores y comparar el comportamiento de distintas zonas de la retina.

Hipótesis

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

Fruto de las interacciones entre conos y bastones en el rango mesópico, se producen variaciones en el control de ganancia de fotorreceptores que alteran los umbrales de detección.

La diferente organización de la circuitería de fotorreceptores para distintas excentricidades genera variaciones en el comportamiento de los mecanismos de adaptación involucrados, comportamiento que también depende del tamaño del test y del campo.

Las células retinianas responsables de la adaptación se involucran de manera diferente en función de la excentricidad y el tiempo.

"El ojo, que es la ventana del alma, es el órgano principal por el que el entendimiento puede tener la más completa y magnífica visión de las infinitas obras de la naturaleza."

-Leonardo da Vinci-

Marco teórico

1

Este capítulo pretende sentar las bases teóricas necesarias para la comprensión de todos los retos, experimentales y teóricos, abordados en esta tesis. Para esto, se propone un análisis de las bases de la percepción visual, desarrollando los principales conceptos desde un enfoque psicofísico y fisiológico.

Se abordan aspectos relacionados con las medidas psicofísicas realizadas así como con las bases ópticas y neurofisiológicas de la percepción visual, profundizando en los procesos de adaptación y en los mecanismos que intervienen en estos procesos.

1.1. Percepción visual

Para facilitar su estudio, el proceso de la percepción visual puede ser dividido en dos grandes etapas, una primera etapa óptica, necesaria para que la luz proveniente de los objetos que nos rodean forme una imagen en la retina, y una segunda etapa neurofisiológica, que abarca la transducción fotoquímica en los fotorreceptores de la retina, el acondicionamiento de las señales electroquímicas generadas en los mismos, la transmisión hacia el cerebro y su posterior procesamiento.

Ahora bien, la luz que llega a la retina puede provenir de diferentes fuentes y tener diversas intensidades. Se denomina luz al intervalo del espectro electromagnético que puede ser percibido por el ojo humano (figura 1.1). La energía radiante está constituida por ondas electromagnéticas. La radiometría es la ciencia que tiene por objeto la medición de la energía radiante en general, mientras que la fotometría es la parte de la radiometría que se ocupa de la medición de la energía radiante en cuanto activadora de sensaciones visuales (Artigas et al., 1995). Dentro del espectro electromagnético, el intervalo visible se define generalmente como el comprendido entre las longitudes de onda λ que van desde 380 nm a 780 nm, sin embargo, en la práctica, se suele considerar el intervalo de 400 nm a 700 nm.

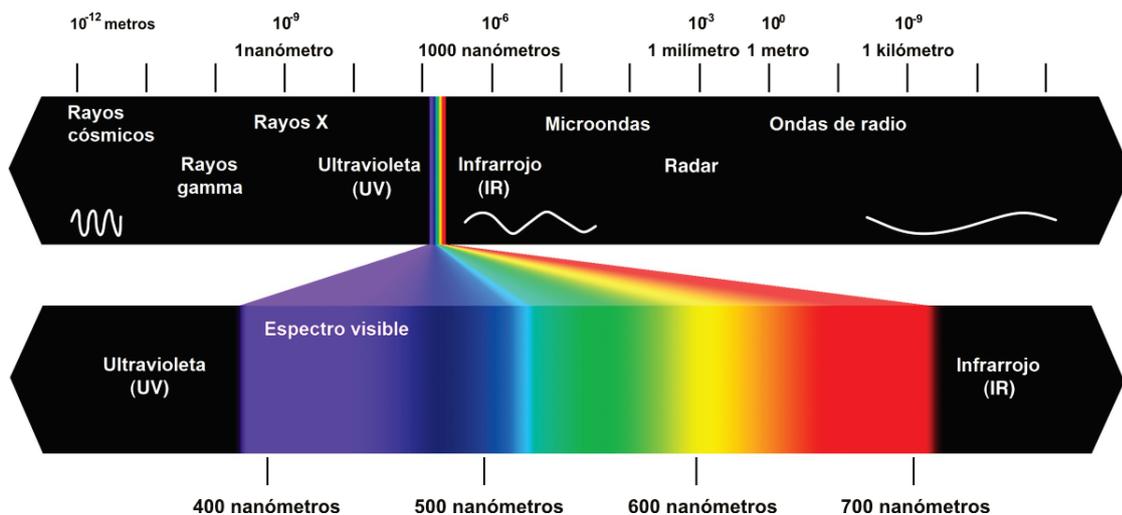


Figura 1.1. Representación del espectro electromagnético y el intervalo visible. Extraído de <http://noticias.exactas.uba.ar/wp-content/uploads/2011/09/ESPECTRO-EXM.jpg>.

La luminancia L es una magnitud fotométrica cuya unidad en el Sistema Internacional de Unidades (SI) es la candela por metro cuadrado (cd/m^2) y caracteriza la emisión de cada porción de una fuente luminosa en una dirección dada. Adquiere particular importancia por ser la que aprecia el ojo cuando observa fuentes luminosas extensas. Además posee la particularidad de ser una magnitud aditiva, hecho que favorece su uso en la industria y el diseño (Lennie, Pokorny y Smith, 1993). Así, según el nivel de luminancia al que esté expuesto un observador, habrá variaciones en la funcionalidad de sus fotorreceptores. En la tabla 1.1 se representan los distintos niveles de luminancia a los que puede verse sometido un sujeto.

Estímulo	Luminancia (cd/m ²)	
Sol	10 ¹⁰	↑ Posibilidad de daño tisular ↓
	10 ⁹	
	10 ⁸	
Lámpara incandescente de 100W de filamento de tungsteno	10 ⁷	↑ Visión fotópica ↓
Hoja de papel blanco bajo sol radiante	10 ⁶	
	10 ⁵	(Agudeza visual óptima) (Saturación de bastones)
Lectura confortable	10 ⁴	
	10 ³	↑ Visión mesópica ↓
Hoja de papel blanco en una noche de luna llena	10 ²	
	10 ¹	↑ Visión escotópica ↓
Hoja de papel blanco en una noche sin luna, sólo con estrellas	10 ⁰	
Umbral absoluto de bastones	10 ⁻¹	
	10 ⁻²	
	10 ⁻³	
	10 ⁻⁴	
	10 ⁻⁵	
	10 ⁻⁶	

Tabla 1.1. Rango de intensidades de luz. *Adaptado de Schwartz (2010).*

La iluminación es otra magnitud fotométrica. A diferencia de la luminancia, la iluminación caracteriza a la superficie receptora y representa el flujo luminoso total que recibe dicha superficie. La unidad en el SI es el *lux*.

En experimentos psicofísicos de detección umbral es interesante conocer la energía luminosa que llega a la retina. La iluminación retiniana, a la que en el contexto de esta tesis llamaremos *E*, representa el flujo luminoso total y en todas las direcciones que recibe un elemento de superficie de la retina. Existe una unidad especial, exclusiva para la iluminación retiniana, denominada *troland* (*td*). El troland relaciona la luminancia *L* y la iluminación retiniana *E* teniendo en cuenta el tamaño de la pupila de entrada del ojo del observador. Así, un troland se define como la iluminación retiniana producida por una luminancia de 1 cd/m² con un área pupilar de 1 mm², expresando ambas magnitudes en las unidades mencionadas.

Los trabajos psicofísicos típicamente utilizan la iluminación retiniana en troland como magnitud para expresar los resultados de sus medidas de detección umbral. Sin embargo, como la iluminación retiniana representa el flujo luminoso sobre un elemento de superficie de la retina, otra forma de expresarla es en unidades de energía por área por segundo. Entre las unidades más utilizadas para expresar la iluminación retiniana de esta manera se encuentran los ergios/(grados² s) o los fotones/(grados² s), especificando la longitud de onda de los fotones utilizados para la estimulación. Por otra parte, para las representaciones gráficas de los datos se suele utilizar el logaritmo del valor de iluminación retiniana, aclarando, generalmente entre paréntesis, las unidades (td o energía por área por segundo) en la que estaban expresados dichos valores de iluminación retiniana.

Debido al grado de profundidad requerido por la relevancia en esta tesis y a la inconveniencia de continuar aquí su desarrollo por la gran cantidad de aspectos a abordar, estos y otros conceptos fotométricos se analizan en detalle en el Anexo I.

1.1.1. Bases ópticas

Nuestra percepción visual está fuertemente influenciada por la estructura anatómica del ojo. La figura 1.2 representa una sección transversal de un ojo humano.

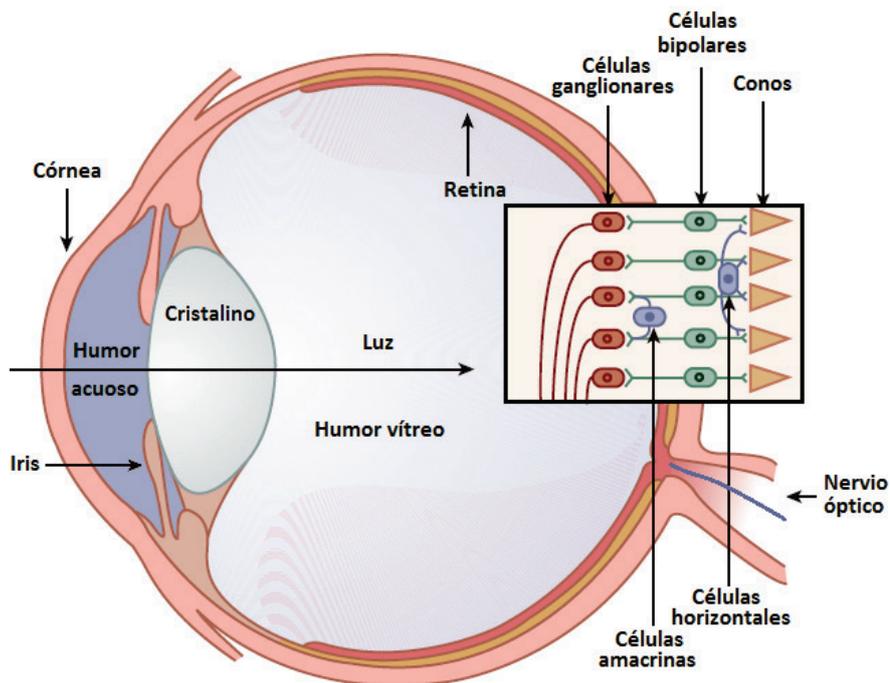


Figura 1.2. Sección transversal de un ojo humano y representación esquemática de la retina. *Adaptado de Schwartz (2010).*

La córnea es la superficie transparente exterior de la parte frontal del ojo, a través de la cual pasa la luz. Además, con una potencia óptica total de 42 a 43 dioptrías es el elemento formador de imagen más importante, representando aproximadamente el 70% del poder refractivo total del sistema óptico del ojo (American Academy of Ophthalmology, 2006). La superficie anterior posee un radio de curvatura de alrededor de 7.8 mm (Wyszecki y Stiles, 1982), que junto con la diferencia de índices de refracción entre el aire (1.00029) y la córnea (1.3771) (Wyszecki y Stiles, 1982) determinan su gran capacidad refractiva. Es avascular, recibiendo sus nutrientes de vasos sanguíneos marginales y de los fluidos que la rodean.

La luz pasa luego a través de la pupila, que actúa como diafragma de apertura variando su diámetro. La pupila no es más que el orificio determinado por el iris, membrana pigmentada que da el color específico a nuestros ojos de acuerdo a la concentración y distribución de melanina. El aumento y disminución del tamaño pupilar es causado por los músculos dilatador y esfínter del iris respectivamente. Así, la pupila permite ajustar el nivel de iluminación en la retina. El diámetro, a su vez, está determinado en gran medida por el nivel de iluminación ambiental y puede variar en un rango aproximado de 2 a 8 mm. Estos cambios en el diámetro pupilar son capaces de inducir variaciones en la iluminación retiniana de, como máximo, un factor 16.

El cristalino es el responsable de la acomodación. Es una estructura avascular flexible, compuesta por capas que varían en el índice de refracción. Además, posee un

gradiente radial de índices de refracción, siendo mayor en el centro que en los bordes, lo que permite reducir algunas de las aberraciones que normalmente están presentes en un sistema óptico. La acomodación consiste en un aumento de la potencia refractiva del cristalino que se consigue mediante un incremento de su espesor y de la curvatura de sus superficies debido a la contracción del músculo ciliar. A medida que envejecemos, cambios en la estructura interna del cristalino dan como resultado una pérdida de flexibilidad y, al mismo tiempo, un aumento de su densidad óptica.

El volumen entre la córnea y el cristalino es ocupado por el humor acuoso, el cual es un líquido compuesto en un 98% por agua, en el que están disueltas proteínas, enzimas, glucosa, y iones como sodio y potasio. Debido a que la córnea y el cristalino son avasculares, el humor acuoso les aporta los nutrientes necesarios y recoge los desechos del metabolismo celular. Se produce continuamente en los procesos ciliares mediante filtración de los capilares sanguíneos, y está sometido a un permanente drenaje, renovándose completamente, en condiciones normales, cada hora y media. Los procesos ciliares y el músculo ciliar, responsable de la acomodación, conforman el cuerpo ciliar. Además de la función de nutrición, el humor acuoso tiene una función estructural, ya que el nivel de presión normal en el que se encuentra, entre 12 y 20 mmHg, evita que las estructuras que lo limitan colapsen.

La retina es una fina capa de células situada en la parte posterior del ojo donde la luz es proyectada. Incorpora las células fotosensibles del sistema visual, así como también la circuitería inicial para el acondicionamiento y transmisión de la señal. En los fotorreceptores se realiza la transducción fotoquímica que dará lugar a las señales eléctricas. Estas señales eléctricas son acondicionadas y transmitidas a través del nervio óptico a las etapas posteriores del sistema visual para su procesamiento.

La región entre el cristalino y la retina es ocupada por el humor vítreo, representando cuatro quintas partes del volumen total del ojo. Está compuesto en un 99% por agua, mientras que el 1% restante consiste en glucosa, colágeno, ácido hialurónico, proteínas, células fagocíticas y pequeñas cantidades de iones como cloro, sodio y potasio. Es también avascular y aunque está compuesto básicamente por agua posee una mayor viscosidad que el humor acuoso. El humor vítreo contribuye a que el globo ocular, flexible, conserve su forma y dimensiones, siendo muy importante en el sostén de la retina. Otra característica que lo diferencia del humor acuoso es que el vítreo no se renueva y sólo se forma durante la vida embrionaria. Las células fagocíticas que contiene eliminan los desechos del metabolismo celular, evitando que estos se acumulen y afecten la transparencia del medio.

1.1.2. Bases neurofisiológicas

Para comprender lo que sucede una vez que la luz llega a la retina, hay que comenzar a profundizar en el procesamiento neuronal. Sin embargo, es conveniente analizar primero la estructura de la retina.

1.1.2.1. Anatomía básica de la retina

La retina es parte del sistema nervioso central y deriva del tubo neural. En la figura 1.3 se presenta un esquema de la organización de la retina. Para su estudio se la divide en cinco capas, de las cuales tres contienen cuerpos celulares:

- La capa nuclear externa, que contiene a los conos y bastones, dos tipos de fotorreceptores.
- La capa nuclear interna, que contiene a las células bipolares, horizontales y amacrinas.
- La capa de células ganglionares.

Las dos capas restantes, denominadas plexiforme externa e interna, están intercaladas con las anteriores, ya que contienen a los axones y dendritas. Ambos tipos de prolongaciones celulares son terminales que permiten a estas neuronas su interconexión y la transmisión del impulso nervioso.

El desarrollo de la retina comienza en la etapa inicial de la formación de la vesícula óptica, formándose primero las células ganglionares y, por último, los conos y bastones. Estos se conectan a las células bipolares, que se conectan, a su vez, a las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico. En este camino, aparentemente simple, las señales de múltiples fotorreceptores se comparan y se combinan. Esto es debido a que múltiples fotorreceptores envían sus señales a numerosas células bipolares y múltiples bipolares hacen lo mismo con las ganglionares. Las células horizontales conectan lateralmente a los fotorreceptores, mientras que las células amacrinas se conectan, también lateralmente, con bipolares y ganglionares.

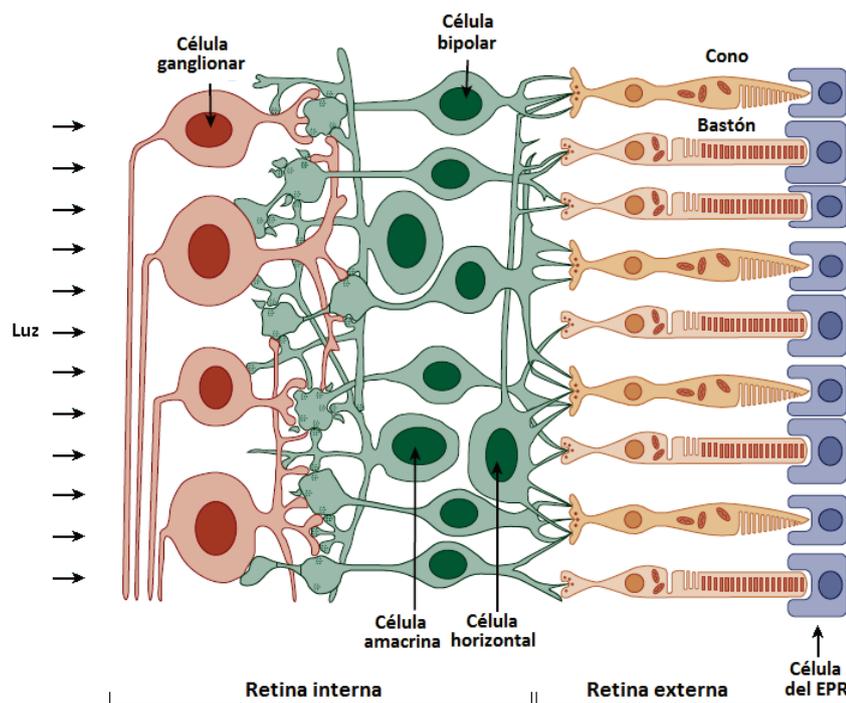


Figura 1.3. Esquema de la organización de la retina. Adaptado de Schwartz (2010).

Las células ganglionares son las primeras que encuentra la luz al llegar a la retina, ya que los fotorreceptores se localizan en la parte opuesta, en contacto con el epitelio pigmentario de la retina (EPR). Esta disposición física, en la que la luz debe atravesar todas las capas previas antes de llegar a los fotorreceptores parecería, a priori, poco eficiente. Sin embargo, como se comentará posteriormente, el contacto de los fotorreceptores con el EPR es fundamental para el correcto funcionamiento del sistema visual humano y las posibles desventajas de la disposición invertida son compensadas por otras características anatómicas como el adelgazamiento de la retina en la fóvea (figura 1.4).

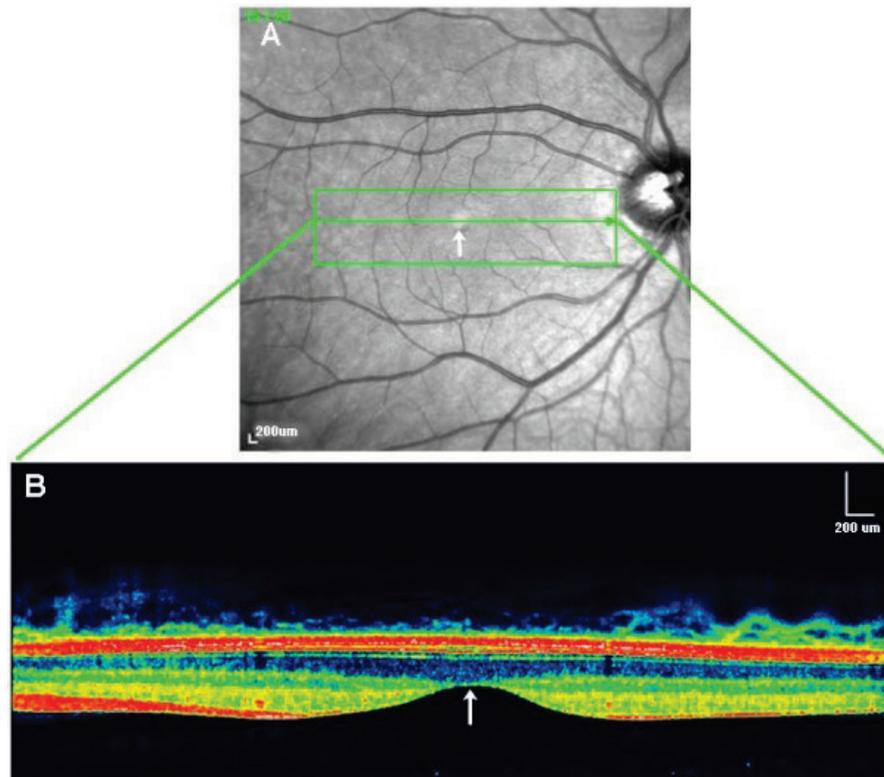


Figura 1.4. Adelgazamiento de la retina en la zona foveal. A) Imagen de un fondo de ojo humano sano. B) Imagen de tomografía de coherencia óptica (OCT) de la zona señalada en verde en el panel A. En ambos paneles la flecha blanca indica la fóvea. Extraído de: Webvision. The Organization of the Retina and Visual System. <http://webvision.med.utah.edu/wp-content/uploads/2011/01/OCTmacula.jpg>.

En los últimos años se han propuesto también nuevas hipótesis sobre estrategias complementarias que estarían presentes en la retina para compensar la disminución de eficiencia en la captación de fotones por la disposición invertida, una de las cuales involucra a las células de Müller (Franze et al., 2007; Labin y Ribak, 2010; Agte et al., 2011; Reichenbach, 2012).

La mácula lútea es el área de la retina de mayor agudeza visual. En ella se encuentra la fóvea y, en el centro de esta, la foveóla. Cuando fijamos un objeto en nuestro campo visual, movemos nuestra cabeza y los ojos de tal manera que la imagen del objeto se posicione sobre la fóvea. La región macular está cubierta por un pigmento no fotosensible, denominado pigmento macular, que actúa como filtro para proteger a la fóvea y a la foveóla de exposiciones intensas a longitudes de onda corta. Si bien hay

diferencias significativas en la densidad óptica del pigmento macular de un individuo a otro y, en algunos casos, entre los ojos de un mismo observador, en promedio puede considerarse que reduce al 50% aquellas radiaciones con longitudes de onda inferiores a 495 nm, disminuyendo el efecto de la aberración cromática (Artigas et al., 1995).

El riego sanguíneo de la retina es proporcionado por dos vías, de la coroides recibe entre el 65% y el 85% de la nutrición, mientras que el resto es aportado por la arteria central de la retina. Esta presenta cuatro ramas principales que, a su vez, se continúan ramificando hasta formar capilares que irrigan toda la retina excepto la fóvea. Para no mermar la visión, la zona foveal obtiene todo el aporte sanguíneo de la coroides a través del EPR.

A continuación, se profundiza en los diferentes tipos de células presentados en el esquema de la figura 1.3.

Epitelio pigmentario de la retina

Está formado por una monocapa de células empaquetadas de manera hexagonal con prolongaciones ciliares. Aunque no son neuronas, desde el punto de vista embriológico estas células provienen del ectodermo neural, por lo que son consideradas parte de la retina (Lamb, 2013). Entre las funciones del EPR se destacan:

- Absorción de los fotones que no han sido absorbidos por los fotorreceptores, evitando reflexiones internas que disminuirían el contraste y la calidad de la visión.
- Transporte de sustancias entre los vasos sanguíneos de la coroides y los fotorreceptores.
- Mantenimiento de la homeostasis de iones en el espacio subretiniano.
- Renovación de los segmentos externos de los fotorreceptores.
- Suministro de vitamina A o retinol y regeneración del fotorpigmento.

A partir de estas funciones podemos notar la importancia del EPR para un correcto funcionamiento de los fotorreceptores, los cuales son neuronas especializadas para detectar la luz. En conos y bastones la detección se produce en un orgánulo llamado segmento externo donde están inmersos los fotorpigmentos, que son las sustancias químicas específicas que absorben la luz. Las moléculas de estos fotorpigmentos están compuestas por una glucoproteína llamada opsina y un cromóforo derivado de la vitamina A denominado retinal. Las opsinas y los cromóforos están unidos y se encuentran en las membranas de los discos de los segmentos externos de los fotorreceptores.

Los fotorpigmentos, aunque con diferente sensibilidad, absorben fotones de todas las longitudes de onda, y el responsable de la absorción es el cromóforo. En el momento de la absorción de un fotón un proceso enzimático induce cambios en el cromóforo y este se separa de la opsina. Esta opsina libre desencadena la hiperpolarización de la

membrana y la consecuente transmisión de la señal electroquímica. Además de proveer el retinal, el EPR es clave en la regeneración del fotorpigmento, ya que en él tienen lugar todos los procesos necesarios para revertir los cambios estructurales en el cromóforo luego de la absorción de un fotón. Posteriormente, este cromóforo se une nuevamente a la opsina, regenerando la molécula de fotorpigmento. Debido a la relevancia de estos procesos en relación a los fenómenos de adaptación a la iluminación, serán analizados con más detalle en el apartado 1.2.2.2.

El EPR también realiza una importante tarea de mantenimiento. Como la fototransducción es un proceso oxidativo, va dañando el segmento externo de los fotorreceptores ya que, como se mencionó, en él se encuentran las moléculas de fotorpigmento. Para que la visión sea posible, los segmentos externos de los fotorreceptores son constantemente renovados y el EPR es el encargado de ir eliminando las zonas dañadas mediante un proceso de fagocitosis.

Conos y bastones

Hay dos tipos principales de fotorreceptores en la mayoría de los ojos de los vertebrados, los bastones y los conos. Los bastones son muy sensibles, pero de respuesta lenta y se saturan a los niveles de luminancia donde los conos funcionan de manera óptima. Los conos son menos sensibles, pero son más rápidos y pueden adaptarse a luminancias mayores, siendo muy difíciles de saturar.

Los fotorreceptores reciben el nombre por su morfología. La figura 1.5 muestra de manera esquemática la estructura típica de un cono y un bastón. Cabe mencionar que esta morfología no es constante sino que varía con la excentricidad retiniana, sobre todo la de los conos. Como se puede ver, mientras el segmento externo de los bastones está constituido por discos membranosos aislados de la membrana plasmática, el de los conos no posee discos aislados, sino que está constituido por múltiples repliegues de la membrana plasmática.

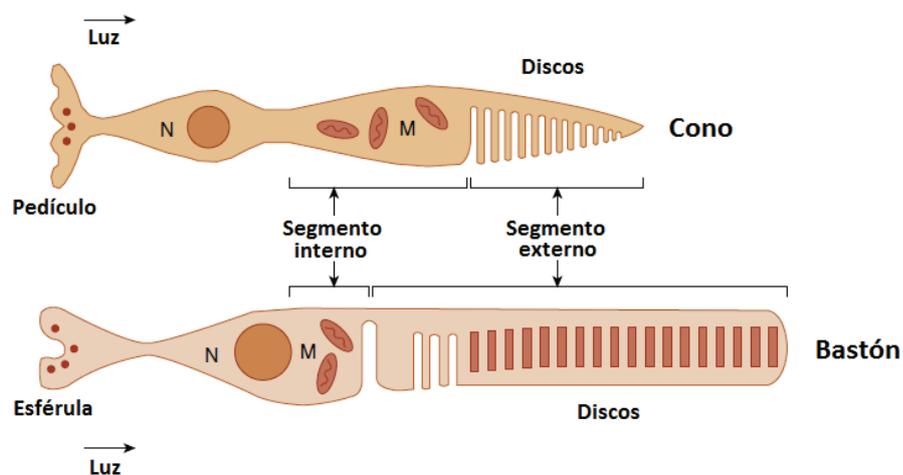


Figura 1.5. Estructura típica de un cono y un bastón. Adaptado de Schwartz (2010).

En relación a la curva de sensibilidad espectral de los fotorpigmentos que contienen se pueden distinguir tres tipos de conos, los conos S (del inglés short) que poseen un

fotopigmento con el máximo de sensibilidad espectral para longitudes de onda corta, 420 nm; los conos M (del inglés medium) cuyo fotopigmento es sensible a longitudes de onda media, 534 nm; y los conos L (del inglés long) que poseen un fotopigmento con el máximo de sensibilidad espectral para 564 nm. El fotopigmento de los bastones, llamado rodopsina, tiene el máximo de sensibilidad espectral en 498 nm (Artigas et al., 1995). En términos evolutivos, primero surgieron las opsinas de conos y, posteriormente, la opsina de bastones o rodopsina (Lamb, 2013).

En la figura 1.6 se representa la distribución de conos y bastones en función de la excentricidad retiniana. Se puede observar que mientras la mayor densidad de conos se da en la zona foveal, la concentración de bastones es máxima para una excentricidad de 20 grados. En la retina humana hay alrededor de 120 millones de bastones y unos 6 millones de conos (Schwartz, 2010). Además de ser más numerosos, los bastones se concentran mayoritariamente en la retina periférica (figura 1.6).

Las particularidades en la cantidad y distribución de conos y bastones determinan zonas de la retina con diferentes características de respuesta y adaptación visual. Así, al tener mayor cantidad de bastones y sumarse sus señales, la retina periférica posee una alta sensibilidad a expensas de agudeza visual, ocurriendo lo contrario con la retina central y los conos. En general, los bastones son más delgados y alargados que los conos. En la periferia los bastones poseen un diámetro de 2 a 5 μm mientras que el de los conos varía entre 5 y 8 μm .

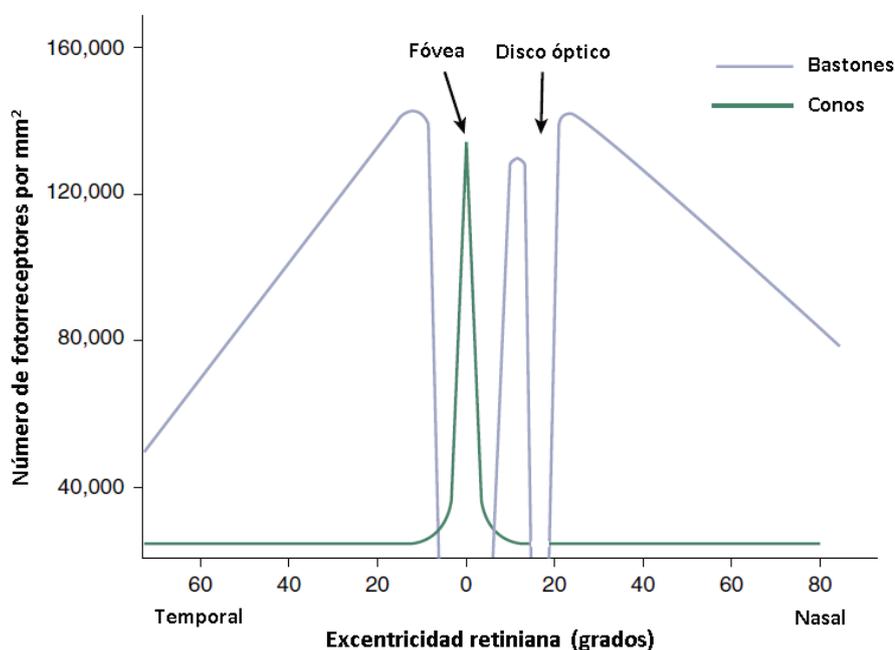


Figura 1.6. Distribución de conos y bastones en función de la excentricidad retiniana. Osterberg, 1935. *Adaptado de Schwartz (2010).*

Como se mencionó anteriormente, la zona central de la retina presenta una depresión, denominada fovea, con un diámetro angular de aproximadamente 5° . En el centro de la fovea se encuentra la foveola, que con un diámetro angular de $1,4^\circ$ determina una zona libre de bastones (figura 1.6). Además de estar ocupada sólo por conos, estos son del tipo L y M. Los conos foveales L y M, a su vez, poseen un diámetro de 1,5 μm y presentan un aspecto estilizado, muy diferente al de los conos periféricos

mencionados anteriormente, más cortos y de mayor diámetro. Cabe destacar que aunque presenten un aspecto diferente, los conos L y M foveales poseen el mismo tipo de fotopigmento que los conos L y M periféricos. Las diferencias morfológicas están relacionadas con el hecho de que diámetros más pequeños permiten alcanzar en la foveola y en la isla central una elevada densidad de conos, permitiendo así una mayor resolución espacial y, por tanto, una mayor agudeza visual.

En función de la densidad de conos y bastones la retina puede ser subdividida en diferentes zonas (Polyak, 1941) (figura 1.7). Alrededor de la fovea se encuentra la parafóvea, un anillo circular de $8,6^\circ$ de diámetro angular rodeado, a su vez, por la perifóvea, con un diámetro angular de aproximadamente 19° (Artigas et al., 1995).

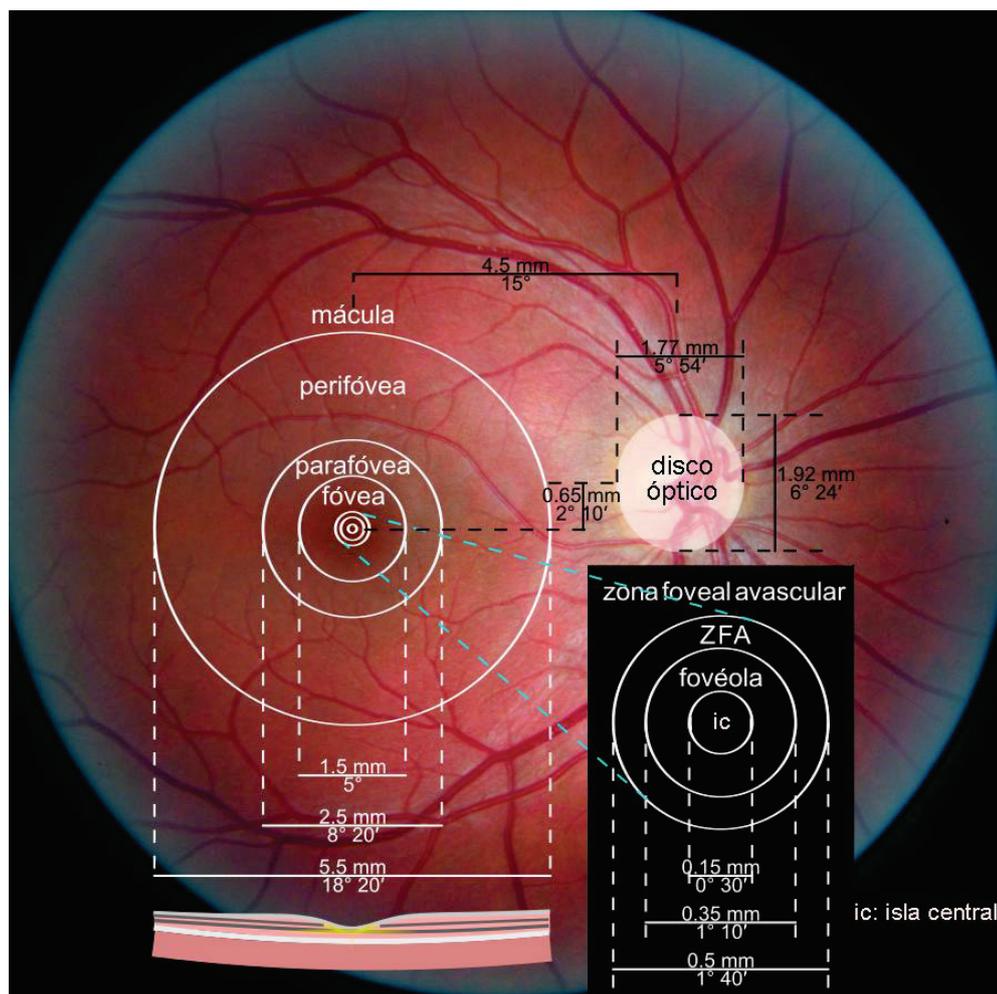


Figura 1.7. Imagen de un fondo de ojo humano sano sobre la cual se han superpuesto diagramas mostrando tamaño y posición de la mácula, la fovea y el disco óptico. *Adaptado de: "Macula" by Photograph: Danny Hope from Brighton and Hove, UK - File:Right_eye_retina.jpg (which come from My Right Eye). Licensed under CC BY 2.0 via Wikimedia Commons-<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Macula.svg#/media/File:Macula.svg>.*

Comunicación neuronal

Las conexiones entre neuronas reciben el nombre de sinapsis. Las sinapsis son uniones intercelulares especializadas que permiten la transmisión de un impulso nervioso y pueden ser químicas o eléctricas. Las sinapsis químicas utilizan unas moléculas

intermediarias llamadas neurotransmisores, mientras que las eléctricas no necesitan la secreción de estas moléculas, ya que la transmisión entre neuronas se produce por el paso de iones de una a otra a través de canales proteicos denominados uniones en hendidura (gap junctions en inglés).

En las sinapsis químicas la comunicación es unidireccional mientras que las sinapsis eléctricas, además de ser más rápidas, poseen una transmisión bidireccional. Se pueden distinguir tres clases de transmisión sináptica, la transmisión excitatoria, que incrementa la posibilidad de producir un potencial de acción; la transmisión inhibitoria, que reduce la posibilidad de producir un potencial de acción; y la transmisión moduladora, que modifica el patrón y/o la frecuencia de la actividad producida por las células involucradas.

Células gliales en la retina

En la retina de los mamíferos es posible encontrar tres tipos de células gliales, las células de Müller, los astrocitos y la microglía.

Células de Müller

Son las células gliales principales y las encargadas de formar el soporte estructural de la retina. Además, constituyen una unión anatómica y funcional que favorece el intercambio de moléculas entre las neuronas de la retina y los vasos sanguíneos, el humor vítreo y el espacio subretiniano. Entre sus funciones se destacan:

- Protección neuronal al exceso de neurotransmisores, captándolos y reciclándolos, favoreciendo así la correcta transmisión de las señales electroquímicas.
- Mantenimiento de la homeostasis y protección contra cambios relacionados al exceso de iones.
- Absorción de desechos del metabolismo neuronal.
- Liberación de factores que controlan la excitabilidad de la retina.

Como ya se comentó anteriormente, también podrían ayudar a mejorar la transmisión de la luz a través de la retina.

Astrocitos

A diferencia de las células de Müller, no son células gliales del neuroepitelio retiniano, sino que se incorporan a la retina durante el desarrollo del nervio óptico. Se concentran en la capa de fibras nerviosas de la retina y se disponen sobre la superficie de los haces de axones de las células ganglionares, formando tubos sobre estos denominados vainas axonales gliales. Tienen también relación con los vasos sanguíneos de la capa de fibras nerviosas, conformando vainas vasculares y formando parte de la barrera hematoencefálica. Se encargan así de la nutrición, homeostasis y modulación de la actividad de las células ganglionares (Joselevitch, 2008).

Células microgliales

Se encuentran en prácticamente todas las capas de la retina humana y a diferencia de las anteriores, no forman parte de la neuroglía, ya que tienen origen mesodérmico. Cumplen un rol importante en la defensa contra microorganismos invasores, iniciación de procesos inflamatorios y reparación de tejido (Bringmann et al., 2006).

Células bipolares

Como se mencionó anteriormente, entre los fotorreceptores de la retina externa y las células ganglionares existen tres tipos de neuronas: las células bipolares, las células horizontales y las células amacrinas. Las células bipolares reciben las señales de conos y bastones, y envían información a las células ganglionares. Las sinapsis entre los fotorreceptores de la retina externa y las células bipolares marcan también la división entre el nivel receptor, conos y bastones, y el nivel postrreceptor, que incluye a las células bipolares, horizontales, amacrinas y ganglionares.

Se han encontrado once tipos distintos de células bipolares en la retina humana (Boycott y Wassle, 1991; Kolb, Linberg y Fisher, 1992) (figura 1.8) de los cuales diez corresponden a bipolares que hacen sinapsis con conos, denominadas bipolares de conos. El tipo de bipolar restante sólo se une a bastones y se lo denomina bipolar de bastón. La principal diferencia, además de la morfológica, radica en la zona de la capa plexiforme interna donde hacen sinapsis con las células ganglionares.

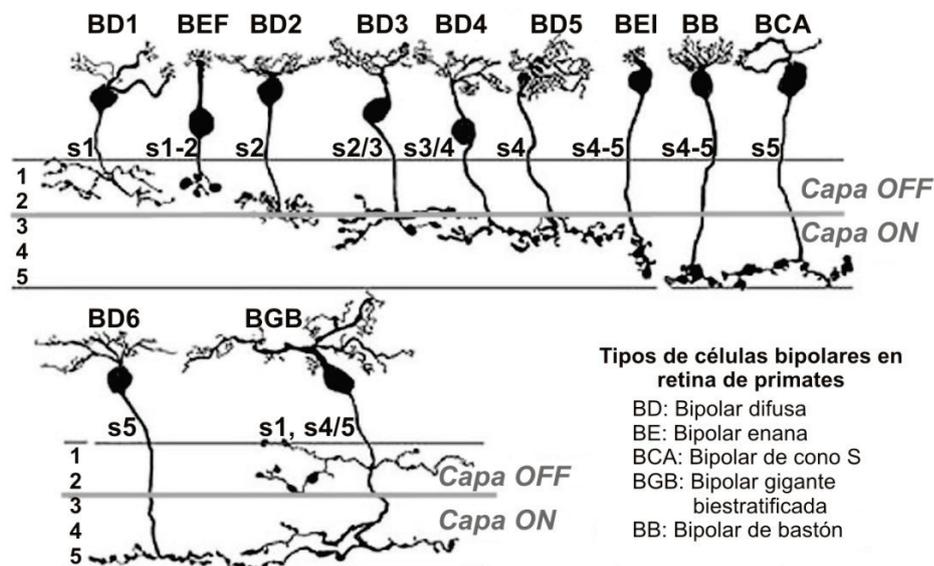


Figura 1.8. Diferentes tipos de células bipolares en la retina humana. *Adaptado de <http://webvision.med.utah.edu/imageswv/pribip.jpeg>.*

De los diez tipos de células bipolares de conos, siete hacen sinapsis con varios conos mientras que los otros tres tienen una conexión uno a uno. Las bipolares difusas gigantes, por ejemplo, pueden estar conectadas a unos quince o veinte conos, mientras que las bipolares difusas más pequeñas pueden estar conectadas a unos cinco o siete conos en la retina central y a unos doce o quince en la retina periférica. Los tres tipos de células bipolares con conexión a un sólo cono son los dos tipos de

bipolares enanas (midget en inglés), denominadas en función del tipo de contacto sináptico con el fotorreceptor como bipolares enanas invaginantes y bipolares enanas planas, y las bipolares del cono S. Así, los conos foveales hacen sinapsis con uno u otro tipo de bipolar enana, en una relación uno a uno, aunque también es posible hallar algún cono foveal haciendo sinapsis con una bipolar difusa pequeña.

En condiciones de oscuridad, los fotorreceptores de las retinas de mamíferos liberan moléculas de neurotransmisor, es decir, conos y bastones se encuentran despolarizados en ausencia de luz. Cuando llega un estímulo luminoso, se produce una hiperpolarización y la liberación de estas moléculas por parte del fotorreceptor cesa. Sin embargo hay células bipolares que responden a esto con una hiperpolarización, denominadas bipolares de centro OFF o simplemente bipolares OFF, y otras que responden con una despolarización, denominadas bipolares de centro ON o bipolares ON. Las células bipolares de bastones son del tipo ON, mientras que las bipolares de conos pueden ser tanto OFF como ON.

El origen de esta respuesta opuesta se encuentra en el tipo de contacto sináptico (figura 1.8). Esto es, las células bipolares que hacen sinapsis mediante contactos invaginantes responden con una polaridad invertida al cambio producido en el fotorreceptor mientras que si el contacto se realiza en unión basal plana el cambio de polarización del fotorreceptor se conserva. Las células ON y OFF responden de manera antagónica a un mismo estímulo. Este tipo de procesamiento ON-OFF, también llamado de oponencia, tiene su correlato en las células ganglionares.

Como se comentó anteriormente, las señales de numerosos conos pueden converger a una célula bipolar y esta convergencia es la base para el concepto de campo receptor o receptivo. Tanto las células bipolares como las ganglionares responden de forma óptima a un estímulo circular, pequeño y que incida en el centro de su campo receptivo. El campo receptivo de una célula bipolar es la zona del entorno que al proyectarse sobre una zona concreta de la retina y estimularla genera una respuesta de esa bipolar, ya sea una hiperpolarización en el caso de una célula tipo OFF, o una despolarización en el caso de una célula tipo ON.

Células horizontales

La mayoría de los vertebrados poseen dos tipos de células horizontales, llamadas A y B. Las células con morfología tipo A no poseen axón y sus dendritas sólo hacen sinapsis con conos (figura 1.9). Las células con morfología tipo B poseen un árbol dendrítico más pequeño que las anteriores, pero tienen un axón de unos 300 μm o más con un enorme árbol de ramificaciones nerviosas en su extremo. Mientras que las dendritas de las células horizontales tipo A hacen sinapsis con los pedículos de los tres tipos de conos, las de las células horizontales tipo B hacen sinapsis sólo con pedículos de conos L y M. Por otra parte, el árbol terminal de las células horizontales tipo B sólo hace sinapsis con esférulas de bastones. En los primates existe sólo un tipo de célula horizontal tipo B, denominada H1, y sólo un tipo de horizontal tipo A, denominada H2.

En base al tipo de respuesta fisiológica ante un estímulo cromático, las células horizontales se pueden clasificar en tipo L o tipo C. Las tipo L responden siempre con

una hiperpolarización de la membrana, independientemente de la composición espectral del estímulo, por lo que se las conoce como células horizontales con respuesta a la luminosidad. Las tipo C varían la polaridad de su respuesta de acuerdo a la composición espectral del estímulo, por lo que se las conoce como células horizontales con respuesta cromática. En la retina de los primates, tanto las células horizontales H1 como las H2 son tipo L, por lo tanto, responden siempre con una hiperpolarización de su membrana.

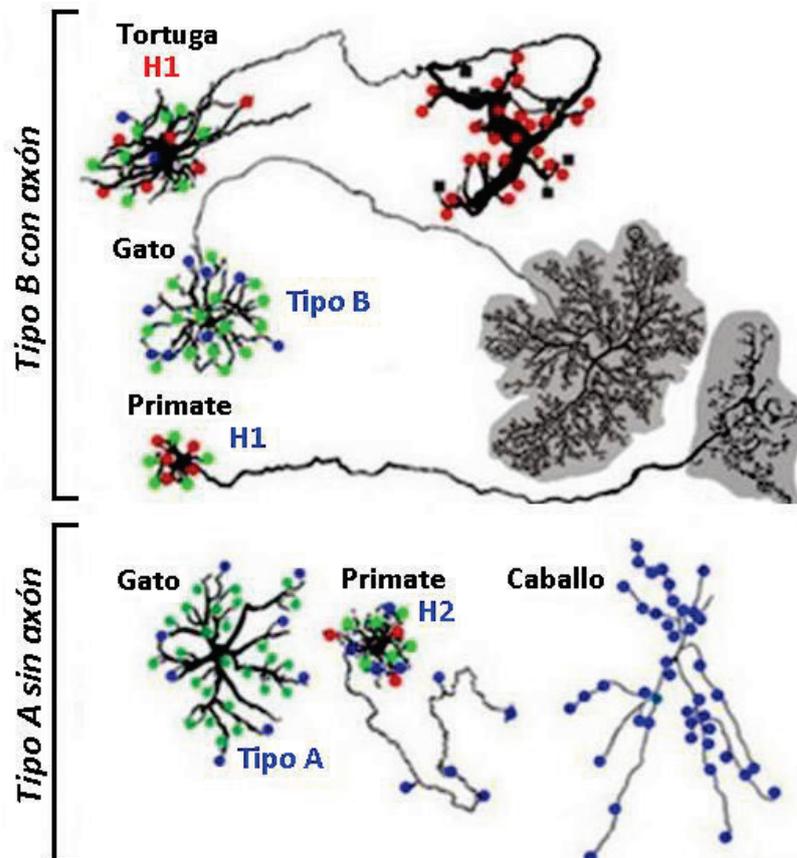


Figura 1.9. Morfología de diferentes tipos de células horizontales y sus conexiones con conos L, M y S. Adaptado de <http://webvision.med.utah.edu/wp-content/uploads/2011/03/Figure2a.jpg>.

Células amacrinas

En la retina de los primates existen alrededor de 25 tipos de células amacrinas. Se clasifican por morfología, tamaño del árbol dendrítico, características de las ramificaciones y, sobre todo, por la estratificación de sus dendritas en la capa plexiforme interna. A diferencia de los fotorreceptores, las células bipolares o las horizontales, que varían la intensidad de su respuesta, las células amacrinas, junto con las ganglionares, responden con potenciales de acción todo o nada (Barnes y Werblin, 1986).

La célula amacrina AII, descrita originalmente por Famiglietti y Kolb (1975), es el tipo de célula amacrina más estudiado y el más abundante en la retina. Posee un campo pequeño y una estructura biestratificada. En la retina de los mamíferos, las células amacrinas AII poseen un rol clave en el circuito de los bastones.

Células ganglionares

En la retina humana se han descrito alrededor de 25 tipos de células ganglionares, sin embargo, las más comunes son las células ganglionares parasol y las células ganglionares enanas (midget en inglés) (figura 1.10).

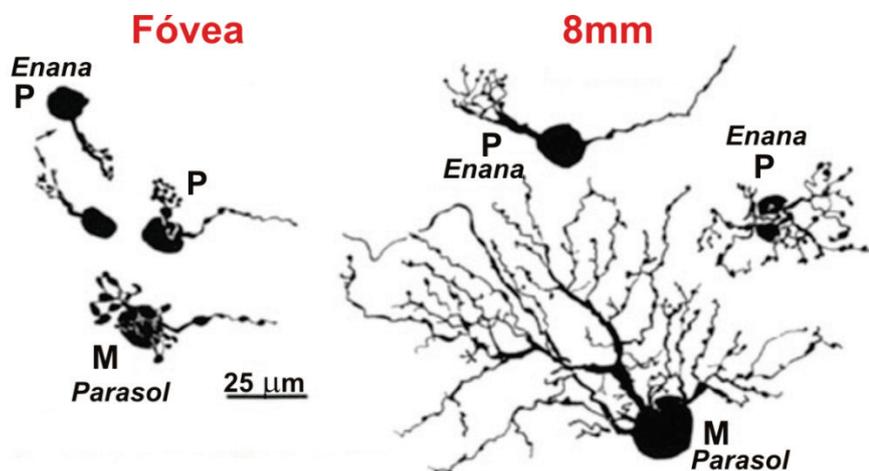


Figura 1.10. Morfología de células ganglionares humanas parasol y enanas en fovea (0°) y a una excentricidad de 26° (8 mm). Adaptado de <http://webvision.med.utah.edu/imageswv/huGC8.jpeg>.

Las células ganglionares enanas poseen un árbol dendrítico pequeño y se encuentran principalmente en la región foveal. Se proyectan a la capa parvocelular del núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo, por lo que también se las llama células P. Las células ganglionares parasol poseen un árbol dendrítico más amplio que las ganglionares enanas y se ubican esencialmente en la retina periférica. Estas células se conectan con la capa magnocelular del NGL, por lo que suelen denominarse células M.

Aunque de los diferentes tipos de células ganglionares de la retina humana las parasol y las enanas son los más abundantes, cabe mencionar también a las células ganglionares pequeñas biestratificadas, que como las anteriores, tienen proyecciones a capas del NGL, estas en particular a la denominada capa koniocelular. Estos tres tipos de células ganglionares con conexión al NGL conformarán tres vías especializadas en el procesamiento y transmisión de diferentes aspectos de la información visual. De los otros tipos de células ganglionares algunos tienen conexiones con el hipotálamo, interviniendo en la sincronización de los ritmos circadianos. Otras tienen aferencias hacia el cerebro medio, estando relacionadas con procesos motores como el control del tamaño pupilar y del movimiento ocular (Oyster, 1999).

Junto con las células amacrinas, las células ganglionares son las primeras en el camino visual en responder con potenciales de acción todo o nada, codificación que optimiza la transmisión de la señal, permitiéndole recorrer distancias mayores con menor consumo de energía (Joselevitch, 2008). El campo receptivo de una célula ganglionar se define entonces como la zona del entorno que al proyectarse sobre una zona de la retina y estimularla influye sobre la frecuencia de descargas de dicha célula, aumentándola en el caso de ser tipo ON o disminuyéndola en el caso de ser tipo OFF (Artigas et al., 1995).

El campo receptivo de la célula ganglionar tiene un papel fundamental en el procesamiento de la información visual. Sus dimensiones y propiedades están relacionadas con el número de fotorreceptores que convergen a dicha ganglionar a través de las células bipolares, del tipo de conexiones que tenga con estas, y de las conexiones laterales que tenga con células horizontales y amacrinas. Con una convergencia potencial de 5 a 15 conos por bipolar, es posible que 15.000 conos puedan informar a una sola célula ganglionar. En el caso de bastones, la convergencia de la señal visual es aún mayor. Según Sterling (1988), 75.000 bastones podrían transmitir su señal a unas 5000 células bipolares de bastón que, haciendo sinapsis con unas 250 células amacrinas All, enviarían finalmente la información a una única célula ganglionar. El concepto de convergencia y sumación espacial será analizado en la sección 1.4.1.

Células ganglionares intrínsecamente fotosensibles

Este tipo de células ganglionares, llamadas ipRGC por sus siglas en inglés (intrinsically photosensitive retinal ganglion cells) representan menos del 5% de las células ganglionares de la retina (Graham y Wong, 2015). A pesar de ser tan pocas tienen un rol muy importante y constituyen un tercer tipo de fotorreceptor retiniano. Para diferenciar este nuevo tipo de fotorreceptor, ubicado en la retina interna, de los ya mencionados, llamaremos a conos y bastones fotorreceptores externos, por estar ubicados en la porción externa de la retina.

Las ipRGC son células ganglionares que contienen un pigmento fotosensible llamado melanopsina, por lo que pueden enviar señales correspondientes a los niveles de iluminación retiniana independientemente de los fotorreceptores externos. Tienen proyecciones al núcleo supraquiasmático (Gooley et al., 2001; Hannibal et al., 2002) y al NGL a través del núcleo olivar pretectal (Hattar y Kumar, 2006). El núcleo supraquiasmático constituye el principal oscilador circadiano en los mamíferos, mientras que el núcleo olivar pretectal está relacionado con el reflejo pupilar. Trabajos más recientes han identificado proyecciones adicionales hacia diversos centros cerebrales, como el hipotálamo lateral, el núcleo preóptico ventrolateral y la habénula (Hatori y Panda, 2010).

Aunque durante muchos años se pensó que sólo existían dos tipos de fotorreceptores en la retina de los mamíferos, algunos trabajos realizados en ratones ya habían planteado la hipótesis de la existencia de otro tipo de célula fotosensible (Keeler, 1927; Keeler, Sutcliffe y Chaffee, 1928; Lucas et al., 1999). No obstante, la confirmación llegó con los trabajos de Provencio et al. (1998, 2000 y 2002), que halló células ganglionares con melanopsina en retina de ratones y de humanos.

A diferencia de los conos y bastones, las ipRGC se despolarizan ante un estímulo luminoso. Además, poseen una sensibilidad a la luz menor que los fotorreceptores externos (Lucas et al., 2003), con una cinética de respuesta mucho más lenta (Do et al., 2009). Aunque pueden funcionar como fotorreceptores, se ha demostrado que estas también reciben información a través de los circuitos de conos y bastones (Wong et al., 2007; Weng, Estevez y Berson, 2013; Zhao et al., 2014). Por otra parte, las sinapsis con las células amacrinas y las bipolares ON tendrían un rol modulador sobre las ipRGC (Wong et al., 2007).

Al igual que conos y bastones, las ipRGC presentan adaptación a la luz y a la oscuridad. Sin embargo, al presentar una dinámica lenta, contribuyen a la llamada adaptación lenta del sistema visual (long term adaptation en inglés) (Allen et al., 2014)

1.1.2.2. Vías de procesamiento

Como ya se ha comentado, en el camino que recorre la información visual en la retina pueden encontrarse conexiones celulares en serie y en paralelo (figura 1.11). En el circuito principal, denominado también circuito vertical, los fotorreceptores se conectan a las células bipolares y estas a las ganglionares de manera serial, mientras que las células horizontales (H1 y H2) y amacrinas (AII) establecen conexiones laterales entre fotorreceptores y bipolares y entre bipolares y ganglionares respectivamente.

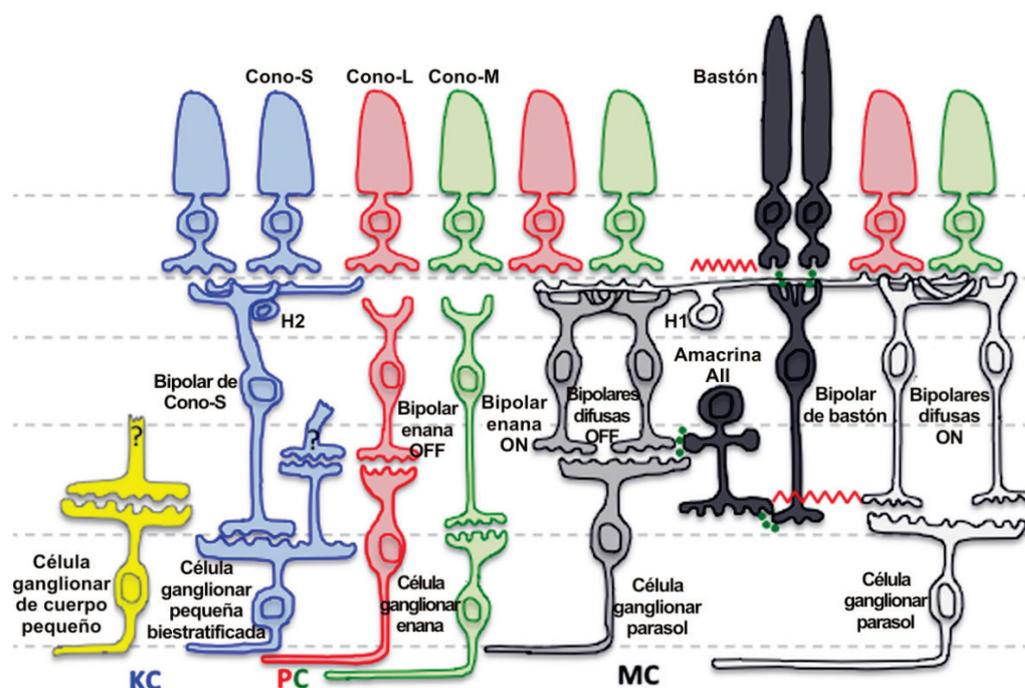


Figura 1.11. Diagrama esquemático de la distribución de los circuitos de conos y bastones. Adaptado de Zele y Cao (2015).

El circuito principal está relacionado con el envío de la información visual utilizando neurotransmisores de acción rápida mientras que las conexiones laterales actúan como moduladores de la señal del circuito vertical, ajustando en cada etapa la ganancia¹ de las células que intervienen en las sinapsis y optimizando la transmisión de la señal (Joselevitch, 2008).

Analizando los elementos que intervienen en el camino principal los primeros son los fotorreceptores, en los que se realiza la transducción fotoquímica que da lugar a las señales eléctricas. Luego están las células bipolares, que condensan y reorganizan la información visual. Estas células pueden reducir en tres órdenes de magnitud la tasa promedio de eventos visuales de la que dan cuenta los conos, de manera que el volumen de información pueda ser manejado por las células ganglionares. Esta reducción es fundamental, ya que las células ganglionares no sólo no podrían manejar

¹ De manera general, dada una señal de entrada, la ganancia de un sistema se define como la amplitud de la respuesta que le corresponde a una unidad de estimulación.

la tasa de información proveniente de los conos, sino que tampoco podrían afrontar el costo metabólico asociado (Sterling y Freed, 2007).

Por último se encuentran las células ganglionares, cuyos axones conforman el nervio óptico. En los mamíferos, el nervio óptico conecta la retina con el NGL del tálamo. Estudios realizados en retinas de mamíferos han demostrado que una vez que la señal de los distintos tipos de fotorreceptores llega a las células ganglionares, las señales provenientes de conos y bastones comparten las mismas vías hacia la corteza cerebral (Bloomfield y Dacheux, 2001).

En los primates, las células ganglionares enanas, las parasol y las pequeñas biestratificadas conforman tres vías especializadas en el procesamiento y la transmisión de diferentes aspectos de la información visual (Kaplan, 2004; Lee et al., 2010). Estas vías se denominan parvocelular (PC), magnocelular (MC) y koniocelular (KC) respectivamente (figura 1.11).

Como se comentó anteriormente, las células ganglionares enanas, también denominadas células P por la capa del NGL a las cuales se proyectan, conforman el denominado camino o vía PC. Los conos foveales se conectan de manera individual a las células enanas, maximizando de este modo la resolución del sistema visual en la fovea (figura 1.12. a). La vía PC transmite información oponente, tanto espacial como cromática, en particular, estaría relacionada al canal cromático oponte rojo-verde (Zeile y Cao, 2015) (figura 1.11).

Las células parasol o células M conforman el camino o vía MC. Numerosos trabajos han demostrado la importancia y el peso de la señal de bastones en esta vía (Buck, 2014) (figura 1.11). Este camino transmite información acromática, sólo con oponencia espacial (Rodieck, 1991) y está relacionado principalmente con el procesamiento de la luminancia. Por otra parte, las células ganglionares parasol presentan una convergencia elevada (figura 1.12b), por lo que pueden integrar señales provenientes de diversos fotorreceptores y mejorar la relación señal-ruido. Además, se cree que la vía MC es el sustrato fisiológico de la curva de eficiencia luminosa fotópica, conocida como $V(\lambda)$ (Lee et al., 1988; Lennie et al., 1993).

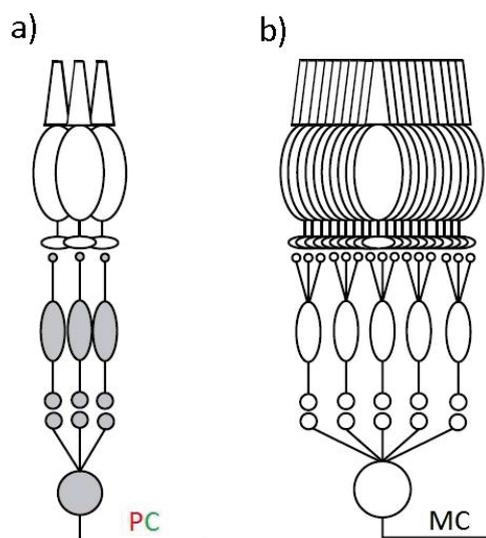


Figura 1.12. Vías de las células ganglionares. a) Vía de células ganglionares enanas (células P) a nivel foveal. b) Vía de las células ganglionares parasol (células M). Adaptado de Dunn, Lankheet y Rieke (2007).

Finalmente, las células ganglionares pequeñas biestratificadas conforman el camino KC, que estaría relacionado al canal cromático oponente azul-amarillo (Kolb, 2011) (figura 1.11).

En los experimentos psicofísicos realizados en el marco de esta tesis se utilizaron estímulos acromáticos y niveles de luminancia mesópicos y fotópicos, por lo que el modelo desarrollado en esta memoria hace foco principalmente en las células ganglionares parasol y la vía MC (figura 1.12 b).

1.1.2.3. Interacciones entre conos y bastones

En el apartado anterior se mencionó que una vez que las señales provenientes de conos y bastones llegan a las células ganglionares comparten las mismas vías hacia la corteza cerebral. Sin embargo, la señal proveniente de los bastones puede llegar a las ganglionares por vías o caminos diferentes. La primera vía está integrada por las células bipolares de bastones, que como se aclaró previamente son ON, las células amacrinas All y las células bipolares ON y OFF de conos y se la conoce como vía clásica. Esta vía de alta ganancia interviene principalmente en la visión mediada por bastones para bajos niveles de luminancia, niveles escotópicos ($10^{-6} - 10^{-4} \text{ cd/m}^2$) (Cao et al., 2008). La célula bipolar ON de bastones se despolariza al recibir un bastón un estímulo luminoso, señal que es transmitida a las células amacrinas All a través de sinapsis químicas. Las amacrinas All excitan a las células bipolares ON de conos vía sinapsis eléctricas por uniones en hendidura y a las células bipolares OFF de conos a través de sinapsis químicas inhibitorias (Strettoi, Raviola y Dacheux, 1992) (figura 1.11). En este camino se mantiene la separación de la señal, es decir, las células bipolares ON de conos excitan a las células ganglionares ON y las células bipolares OFF excitan a la ganglionares OFF.

La segunda vía para la transmisión de la señal proveniente de bastones es a través de sinapsis eléctricas entre bastones y conos, continuando luego la señal por las bipolares ON y OFF de conos (figura 1.10). Este camino interviene principalmente para luminancias en el rango escotópico alto (10^{-3} cd/m^2) y en el mesópico ($10^{-2} - 10 \text{ cd/m}^2$) (Dechaux y Raviola, 1982; Kolb y Nelson, 1983). Las sinapsis eléctricas entre conos y bastones tienen lugar gracias a las telodendritas que salen del pedículo de los conos y permiten pequeñas uniones en hendidura con la esférula de los bastones. A través de estas uniones, las señales provenientes de bastones tienen acceso a las bipolares ON y OFF de conos y desde allí a las ganglionares ON y OFF respectivamente (Sharpe y Stockman, 1999).

A partir de estudios realizados en roedores y otros mamíferos (Soucy et al., 1998; Hack, Peichl y Brandstätter, 1999; Li, Chen y DeVries, 2010) se ha propuesto la existencia de una tercer vía de bastones, donde algunos de ellos contactan a través de dendritas con uno o más tipos de células bipolares OFF de conos. Sin embargo, la importancia y las funciones asociadas a esta vía variarían con la especie considerada y, hasta el momento, no se han encontrado evidencias de esta vía en primates (Buck, 2014).

La vía de conos está formada por los conos S, M y L, las células bipolares de conos y las células ganglionares (figura 1.10). Este circuito, a priori sencillo, presenta diferentes

características dependiendo del tipo de célula bipolar que participe. En comparación con los bastones, la respuesta de los conos contiene más información, ya que la señal es el resultado de la captación de un mayor número de fotones por parte de una menor cantidad de fotorreceptores. Así, la conducción de esta señal con mayor grado de detalle requiere algún tipo de estrategia para lograr que las células que intervienen en el camino sean capaces de transmitir la información sin sobrepasar su capacidad de codificación. La solución adoptada por nuestro sistema visual consiste en dividir la señal en diferentes componentes para ser transmitida por diversos circuitos (Sterling, 2004). Como se mencionó anteriormente, en la retina humana existen diez tipos diferentes de células bipolares de conos, dando lugar a igual cantidad de vías y permitiendo diversificar la señal.

Desde finales del siglo XIX y hasta la actualidad, la teoría de la Duplicidad de la Visión ha propuesto que la información proveniente de conos y bastones era conducida por caminos separados e independientes (von Kries, 1896; Müller, 1930; Saugstadand y Saugstad, 1959; Stabell y Stabell, 2009). Sin embargo, las características anatómicas y fisiológicas de la retina hacen que conos y bastones compartan las vías (Polyak, 1941; Daw et al., 1990; Wassle et al., 1995; Sharpe y Stockman, 1999), dando lugar a diferentes fenómenos de interacción de sus señales según los niveles de luminancia y la excentricidad retiniana considerada.

En determinados momentos del día, como el amanecer o el atardecer, así como en ciertas condiciones de iluminación artificial o durante la conducción nocturna, nuestro sistema visual se encuentra en el rango mesópico. En este nivel de luminancias, las señales provenientes de conos y bastones se combinan, pudiendo sus interacciones modificar la experiencia perceptual (Zele y Cao, 2015). Estas interacciones han sido relacionadas con alteraciones en los proceso de detección (Buck et al., 1997; Sun et al., 2001b) y discriminación visual (Knight et al., 1998; Cao et al., 2008b), así como en la percepción de las características cromáticas (Cao et al., 2005, 2008^a; Pokorny et al., 2006), temporales (Sun et al., 2001c; Cao et al., 2006; Zele et al., 2008; Matesanz et al., 2011; Cao y Lu, 2012; Zele et al., 2012, 2013) y espaciales (Lange et al., 1997) de los estímulos visuales.

1.1.2.4. Interacciones laterales mediadas por células horizontales y amacrinas

Las conexiones laterales en las que intervienen las células horizontales y amacrinas generan circuitos de retroalimentación. Estos bucles mejoran la relación señal-ruido promediando las señales de entrada, promedio que, a su vez, descarta información redundante logrando un mejor aprovechamiento del ancho de banda de las células ganglionares para sólo transmitir señales con alto contenido de información (Hosoya et al., 2005; Masland, 2005). Por otro lado, se ha propuesto que las conexiones moduladoras de las células horizontales tendrían un papel muy importante en la configuración centro-periferia antagonista de los campos receptivos de las células bipolares (Werblin y Dowling, 1969; Kaneko, 1970) y que estarían relacionadas con algunos de los mecanismos postreceptores de adaptación (Wilson, 1997), entendiendo por postreceptoral a todo aquello que en relación a la transmisión de la señal electroquímica ocurre después de los fotorreceptores. Estos mecanismos postreceptores se comentarán en detalle en la sección 1.3.

1.2. Procesos de adaptación

Nuestro sistema visual está especializado en la detección de patrones de luz que pueden variar en el espacio y en el tiempo. La adaptación es una característica del sistema nervioso que permite, de manera general, adecuarnos a los cambios que tienen lugar en nuestro entorno. Los mecanismos de adaptación que intervienen en las diversas etapas del procesamiento visual permiten una representación eficiente del entorno visual y sus variaciones en el tiempo. Como estas variaciones pueden transcurrir en pequeños lapsos de tiempo, existen diferentes mecanismos de adaptación, rápidos y lentos, que actúan según sea necesario.

1.2.1. Adaptación a la oscuridad

A lo largo de los experimentos realizados en el marco de esta tesis y descritos en esta memoria, todas las medidas comienzan con una adaptación previa a la oscuridad. Esta adaptación genera un estado base a partir del cual luego se analiza la adaptación a la iluminación. En nuestra vida cotidiana a menudo estamos expuestos a estímulos luminosos repentinos. Durante la noche, por ejemplo, las luces de numerosos vehículos circulando en diferentes direcciones estimulan nuestra retina. Se denomina tiempo de adaptación a la oscuridad al tiempo necesario para recuperar la sensibilidad retiniana absoluta después de la extinción de un estímulo luminoso. Retomando el ejemplo de la conducción nocturna, la pérdida de sensibilidad retiniana que producen las luces de un automóvil circulando en sentido contrario al nuestro no es la misma que la que producen las luces de otro automóvil circulando en dirección perpendicular, por lo que el tiempo necesario para la recuperación de la sensibilidad será diferente en cada caso.

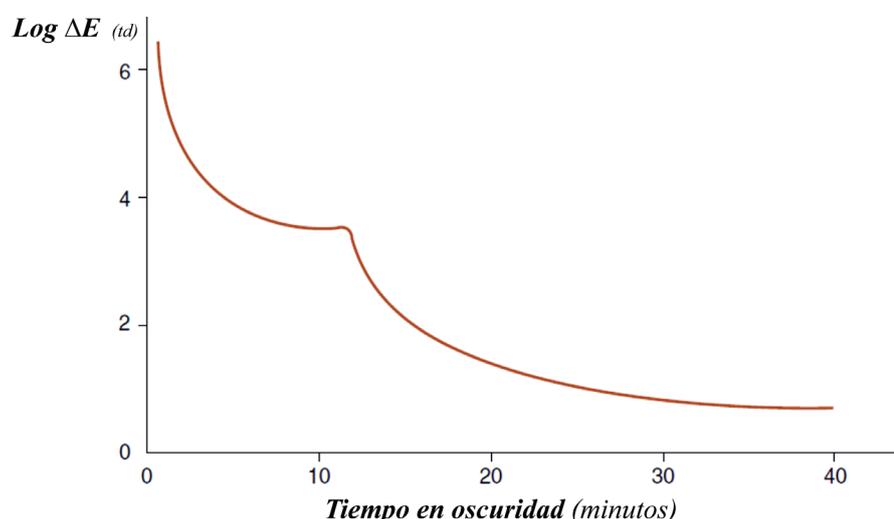


Figura 1.13. Curva de adaptación a la oscuridad. Adaptado de Schwartz (2010).

Como se observa en la figura 1.13, la curva de adaptación a la oscuridad es bifásica. Esta curva de adaptación se puede obtener a partir de un experimento psicofísico en el que se mide el umbral de detección de luz en función del tiempo de adaptación a la oscuridad después de la exposición a un estímulo luminoso denominado de preadaptación. Hecht, Haig y Chase (1937) caracterizaron la función de adaptación a la oscuridad utilizando estímulos de preadaptación con diferentes valores de iluminación

retiniana y variando el tiempo de presentación, por lo que obtuvieron una familia de curvas. La naturaleza bifásica de la curva sugiere la participación de dos mecanismos diferentes (Lamb, 1980). El primer tramo de la curva representa los umbrales fotópicos, es decir, los niveles de iluminación retiniana detectables por conos, mientras que el segundo tramo representa los umbrales escotópicos o aquellos detectables por bastones. Esto se observa claramente en la figura 1.14. El cambio abrupto en la pendiente o quiebre cono-bastón ocurre cuando los bastones comienzan a ser más sensibles que los conos, en este caso en un tiempo cercano a los 12 minutos, evidenciando ambos sistemas de fotorreceptores diferentes velocidades de recuperación.

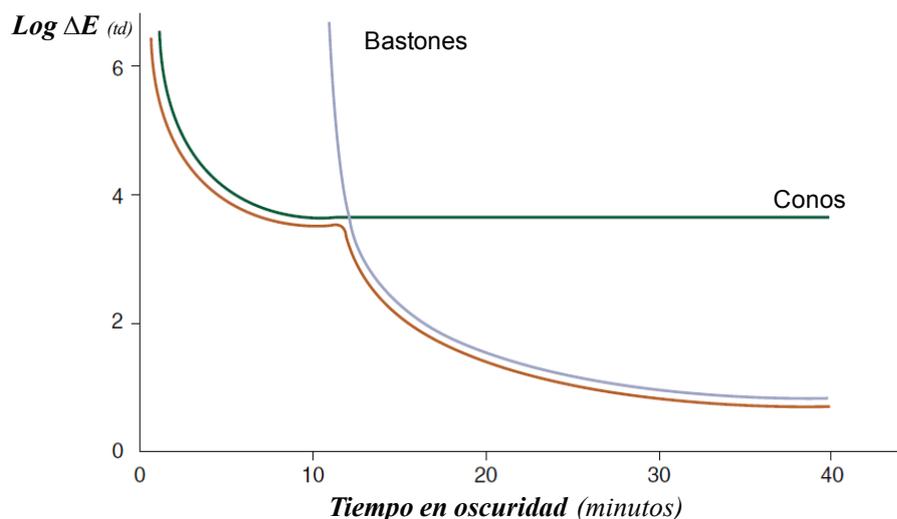


Figura 1.14. Curva de adaptación a la oscuridad con los umbrales para conos y bastones superpuestos. Adaptado de Schwartz (2010).

La recuperación de la sensibilidad del sistema visual después de un estímulo deslumbrante está relacionada con la regeneración del fotorpigmento, proceso que incrementa la probabilidad de absorción de fotones durante la adaptación a la oscuridad. Si bien en un principio se pensó que este proceso por sí sólo explicaba el aumento de la sensibilidad que tiene lugar en la adaptación a la oscuridad (Hecht et al., 1937), estudios posteriores han demostrado que no es así, sugiriendo la contribución de otros mecanismos receptorales y postreceptorales (Schnapf, Kraft, y Baylor, 1987).

Variando las características de la estimulación se pueden obtener diferentes tiempos de adaptación a la oscuridad. Además del tiempo de presentación y la iluminación retiniana que produce el estímulo de preadaptación, los parámetros del estímulo que afectan la adaptación a la oscuridad son el tamaño (Hecht et al., 1937), la excentricidad retiniana en la cual se presenta (Hecht, Haig y Wald, 1935; Hood y Finkelstein, 1986) y la longitud de onda (Virsu, Lee y Creutzfeldt, 1987). Sin embargo, todos los trabajos psicofísicos apuntan a que, a pesar de estas variaciones, después de aproximadamente 30 minutos en oscuridad existe una adaptación completa. Por este motivo, en los experimentos psicofísicos desarrollados en esta memoria, antes de realizar cualquier tipo de medida los observadores que participaron permanecieron 30 minutos en oscuridad.

1.2.2. Adaptación a la iluminación

Como se comentó anteriormente, nuestro sistema visual debe ser capaz de adaptarse a los cambios en los niveles de iluminación que tienen lugar a nuestro alrededor. Existen diferentes procesos de adaptación a la luz que actúan en distintas etapas, lo que tiene relación con el hecho de que los cambios luminosos en nuestro entorno, además de ser lentos, graduales o rápidos, pueden ser de hasta diez órdenes de magnitud, mientras que las células de la retina sólo pueden manejar variaciones de dos órdenes de magnitud (Stockman y Sharpe, 2006).

Debido al limitado rango de respuesta, las células de la retina presentan una zona lineal, donde la respuesta es proporcional a la estimulación y una zona alinear, llamada de saturación. El objetivo de los procesos y mecanismos de adaptación es mantener a las células en el rango de linealidad. Existen procesos físicos, relacionados con la variación del diámetro pupilar, y bioquímicos, relacionados con cambios fotoquímicos a nivel de fotorreceptores. Sin embargo, la celeridad requerida en la respuesta visual ante determinadas situaciones exige la presencia de ciertos mecanismos de adaptación rápidos y eficaces, independientes de los importantes pero lentos procesos bioquímicos y de los rápidos pero poco efectivos procesos físicos.

Los mecanismos celulares postreceptores se relacionan con la variación de la actividad de las células de la retina y actúan de manera rápida, con una resolución temporal del orden del milisegundo, ya que operan directamente sobre la señal electroquímica que conducen las neuronas. Esta estrategia permite mantener la máxima sensibilidad a pesar de los movimientos oculares sacádicos, ya que pueden actuar en tiempos menores a 200 ms, intervalo de tiempo promedio entre sacadas. Debido a su relevancia en esta tesis, los mecanismos celulares postreceptores serán analizados en detalle en la sección 1.3.

1.2.2.1. Funciones de umbrales frente a intensidad. Curva tvi

En la literatura clásica, el estudio de la adaptación a la iluminación se ha realizado a través de experimentos psicofísicos mediante la determinación de las funciones de umbrales frente a intensidad representadas en la curva tvi (figura 1.15). Esta curva permite caracterizar la sensibilidad del sistema visual.

Los experimentos psicofísicos toman como punto de partida el concepto de contraste umbral. De manera general, un contraste es una diferencia relativa caracterizada por un cociente. El contraste de un estímulo luminoso se define como la variación en la cantidad de energía en relación a la energía de un fondo. Los experimentos clásicos para obtener la curva tvi consisten en adaptar la retina del observador durante algunos minutos a un campo luminoso estable (figura 1.16), denominado campo de adaptación o fondo, para luego presentar sobre el mismo, generalmente de manera concéntrica, un estímulo luminoso circular más pequeño (figura 1.16), comúnmente llamado prueba o estímulo de detección. Fijando el valor de la iluminación retiniana que produce el fondo, se varía la iluminación retiniana del estímulo hasta hallar el mínimo contraste percibido por el observador para dichos valores de iluminación. Así, para diferentes valores del fondo se obtienen diferentes contrastes umbrales.

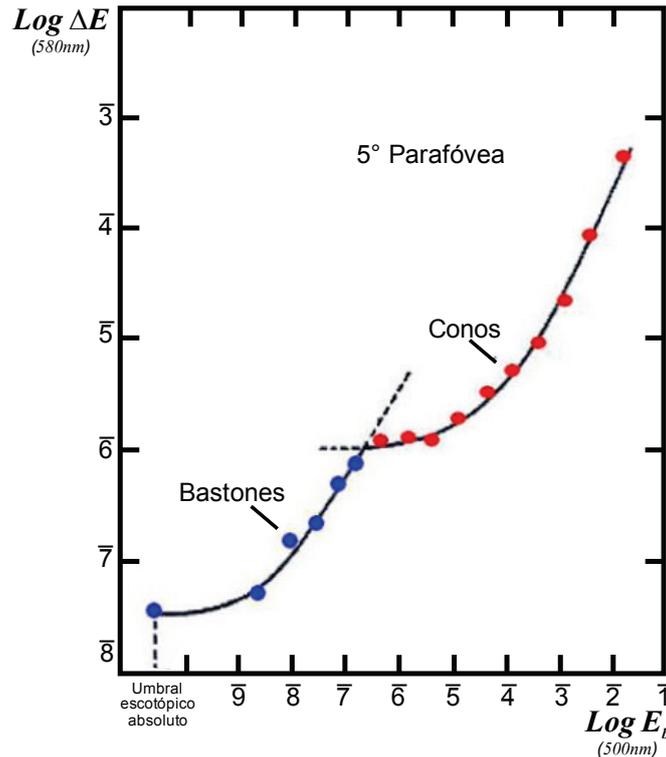


Figura 1.15. Curva t_{vi} típica. Umbral incremental de iluminación ΔE en función de la iluminación retiniana del fondo E_b en escala doble logarítmica, para un estímulo de 580 nm y un fondo de 500 nm. E está expresada en ergios/(grados² s) y en la escala de los ejes, \bar{n} representa $10^{\bar{n}}$. La línea sólida inferior indica la rama de umbrales (escotópicos) de bastones mientras que la línea sólida superior indica la rama de umbrales (fotópicos) de conos. Las líneas discontinuas indican cuando un sistema es menos sensible que el otro. Adaptado de Webvision. The Organization of the Retina and Visual System. Light and Dark Adaptation, por Michael Kalloniatis y Charles Luu (2007).

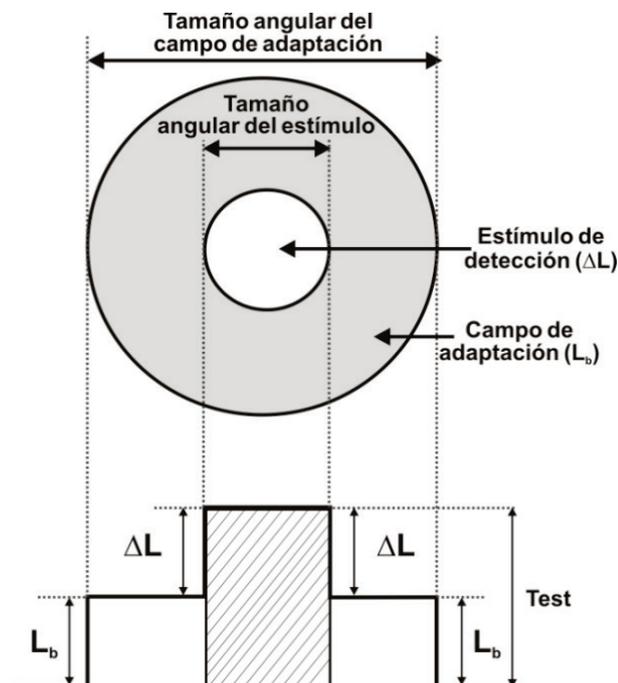


Figura 1.16. Configuración del campo luminoso más utilizada en experimentos psicofísicos de detección umbral.

Para evitar confusiones con la terminología, en el contexto de esta tesis llamaremos luminancia de prueba a ΔL , es decir, a la luminancia del estímulo de detección. Por otra parte, llamaremos luminancia de test a $L_T = L_b + \Delta L$, es decir, a la luminancia resultante de la superposición espaciotemporal del estímulo de detección (luminancia de prueba) y el campo de adaptación (luminancia de fondo o L_b) (figura 1.16). De manera análoga, si en lugar de utilizar luminancia se utiliza iluminación retiniana, llamaremos iluminación retiniana de prueba a ΔE , iluminación retiniana de campo de adaptación o fondo a E_b e iluminación retiniana de test a $E_T = E_b + \Delta E$.

A través de la curva *tvi* se puede caracterizar la sensibilidad retiniana para diferentes excentricidades. En la curva de la figura 1.15, el estímulo es presentado en la parafóvea. Sin embargo, en los experimentos realizados y detallados en esta memoria, se trabajó en diferentes excentricidades retinianas incluyendo fovea, parafóvea y perifóvea. Por otra parte, tanto el estímulo como el campo de adaptación pueden tener diferentes tamaños angulares, estimulando de manera diferente los sistemas de conos y bastones y permitiendo estudiar distintos mecanismos o fenómenos. En los experimentos aquí desarrollados se trabajó con tres diferentes combinaciones de tamaño angular de estímulo y campo de adaptación.

De manera similar a la curva de adaptación a la oscuridad, la curva *tvi* evidencia un comportamiento dual. Para valores bajos de iluminación retiniana de fondo los bastones son más sensibles que los conos, mientras que para valores altos, los bastones alcanzan la saturación y la curva refleja la sensibilidad de los conos. Esta dualidad, en sí misma, constituye un mecanismo de adaptación, ya que establece dos modos de funcionamiento especializados en escenarios antagónicos.

1.2.2.2. Respuesta del sistema visual ante campos de adaptación estacionarios y transitorios

La curva *tvi* mostrada en la figura 1.15 presenta la respuesta del sistema visual una vez que la adaptación se completó, es decir, evidencia la respuesta a campos de adaptación estables o estacionarios. Este tipo de paradigma psicofísico se denomina LA (del inglés Light Adaptation). Sin embargo, la sensibilidad retiniana varía con las características espaciotemporales tanto del estímulo de detección o prueba como del campo de adaptación, lo que tiene relación con las propiedades de suma espacial y temporal que se comentarán en la sección 1.4. En cuanto a las características temporales del campo de adaptación, los valores de luminancia o iluminación retiniana umbral obtenidos con un campo de adaptación transitorio son mayores que los obtenidos con un campo estacionario, tanto en retina foveal como en retina periférica (Finkelstein y Hood, 1981; Adelson, 1982).

En la figura 1.17 se representan diferentes configuraciones temporales con campos de adaptación transitorios y diferentes intervalos de tiempo entre el encendido del mismo y el encendido de la prueba. El valor de luminancia umbral ΔL no sólo es función del tiempo de duración del campo de adaptación t_{CA} y del estímulo t_p , sino que depende también del tiempo que transcurre entre el encendido de ambos Δt .

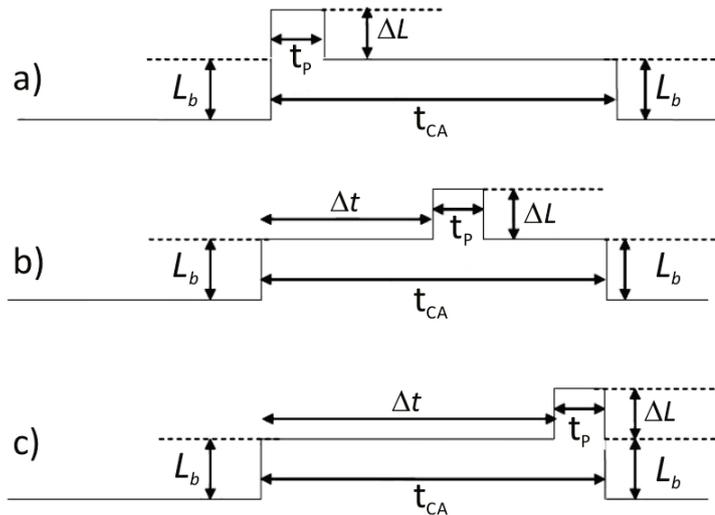


Figura 1.17. Diferentes tiempos de encendido de un estímulo ΔL en relación al encendido de un campo de adaptación de luminancia L .

A través de estos diferentes paradigmas psicofísicos, denominados también de *prueba-flash*, es posible estudiar la evolución temporal de la adaptación. Cuando el encendido del estímulo no coincide con el encendido del campo de adaptación, como en 1.17b y 1.17c, se habla de encendido asincrónico del estímulo o paradigma SOA (del inglés Stimuli Onset Asynchrony).

Los estudios con campos de adaptación transitorios comenzaron con los trabajos de Crawford (1947) y Baker (1949). Utilizando el paradigma psicofísico de *prueba-flash*, Geisler (1978) estudió el rango dinámico del sistema visual y postuló la existencia de dos tipos de mecanismos de adaptación necesarios para alcanzar un estado de adaptación estable después de un cambio transitorio en la iluminación. Así, habría un tipo de mecanismo que modifica la sensibilidad escalando en un factor común todas las intensidades percibidas, denominado mecanismo multiplicativo o de control de ganancia, así como también otro que sólo extrae o resta la señal debida al fondo pero sin afectar la señal producida por el estímulo, denominado mecanismo sustractivo.

1.2.2.3. Variación del diámetro pupilar

Es el primer mecanismo en el que se tiende a pensar cuando se habla de adaptación a la iluminación ya que su efecto es apreciable externamente. Además, analizando el ojo humano como sistema óptico, la variación del diámetro pupilar se corresponde a la variación del diámetro del diafragma de apertura, definiendo el nivel de iluminación en la retina. Sin embargo, el cambio en el diámetro de la pupila, por sí solo, no es suficiente para explicar la capacidad de adaptación del sistema visual humano, ya que la variación en la iluminación retiniana debido al cambio en el tamaño pupilar es de alrededor de un orden de magnitud (figura 1.18).

La contracción de la pupila o miosis está controlada por el sistema nervioso parasimpático, mientras que la dilatación o midriasis está regulada por el sistema nervioso simpático. De hecho, aún con niveles estables de luminancia, el tamaño pupilar no es constante sino que está en permanente oscilación (Hart, 1992). Aunque este primer mecanismo físico regulado por el sistema nervioso autónomo sólo

represente una décima parte de la capacidad de adaptación del sistema visual, es muy importante, ya que actúa en los primeros instantes.

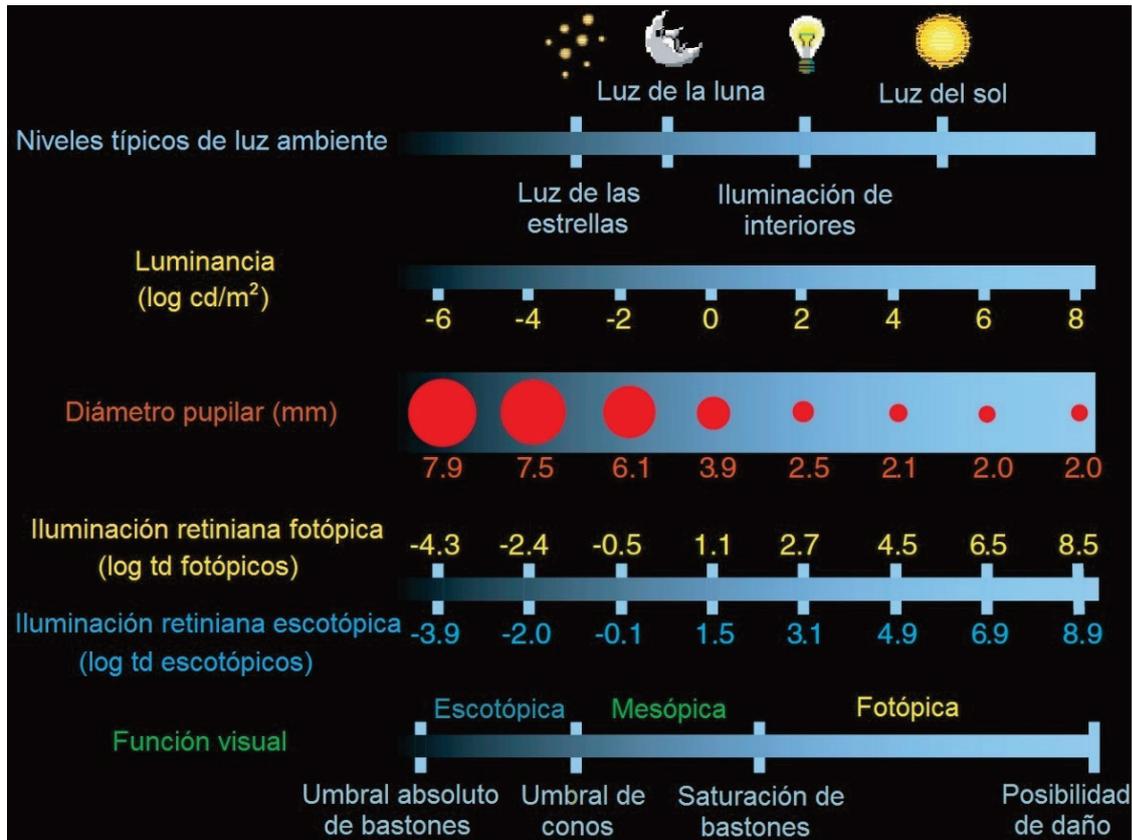


Figura 1.18. Intensidades de luz asociadas con el diámetro pupilar, la iluminación retiniana y las funciones visuales. *Adaptado de Stockman y Sharpe (2006).*

1.2.2.4. Blanqueamiento y regeneración del pigmento de los fotorreceptores

Este proceso fotoquímico, aunque lento, es uno de los principales, ya que el cambio en el estado estable de concentración de los fotopigmentos en los fotorreceptores puede dar cuenta de variaciones de luminancia de hasta 8 órdenes de magnitud, siendo el mecanismo que más aporta a la capacidad de adaptación del sistema visual.

Como se comentó previamente, una molécula activa de fotopigmento está formada por la unión de una proteína denominada opsina, específica para cada tipo de fotorreceptor, con la molécula responsable de la absorción de los fotones, llamada *11-cis-retinal*. El *11-cis-retinal* es una forma oxidada del retinol o vitamina A, que al absorber un fotón se reduce y pasa a *todo-trans-retinol*, separándose de la opsina. Esta opsina libre desencadena la hiperpolarización de la membrana del fotorreceptor y la transmisión de un potencial de acción, que es la manera en que las neuronas transmiten las señales. Esta molécula de fotopigmento, cuyas partes se han separado, ya no es activa, es decir, no puede absorber otro fotón y se dice que está blanqueada. Para que pueda ser activa otra vez, la opsina debe volver a unirse con una molécula de *11-cis-retinal*, proceso denominado regeneración del fotopigmento. Aunque este es el proceso que ocurre en los bastones, al ser todos los fotopigmentos similares, se cree que el mecanismo de fototransducción en los conos es muy similar. Como ya se

mencionó, el EPR es fundamental en este proceso, ya que es el encargado de reconvertir a *11-cis-retinal* aquellas moléculas que se reducen durante la fototransducción.

En presencia de un estímulo luminoso, la capacidad de un fotorreceptor de absorber nuevos cuantos de luz va disminuyendo a medida que las moléculas de fopigmento que contiene se van blanqueando, ya que la velocidad de regeneración es menor que la de blanqueamiento. Así, a medida que aumenta la intensidad del estímulo luminoso disminuye la cantidad de moléculas de fopigmento activas, por lo que para detectar el estímulo hay que aumentar aún más la intensidad. Como en los bastones la saturación se alcanza rápidamente, el efecto de la reducción de las moléculas efectivas de rodopsina como mecanismo de adaptación no es efectivo, ya que no alcanza a evitar la saturación. Sin embargo, la situación es muy diferente en los conos. Cuando la iluminación retiniana supera los 4 log td fotópicos (10000 td fotópicos), el blanqueamiento del fopigmento de conos previene la saturación (Boynton y Whitten, 1970; Valeton y Van Norren, 1983; Stockman et al., 2006), es decir, la reducción de las moléculas efectivas del fopigmento disminuye la capacidad de los conos de absorber fotones, modulando la intensidad efectiva del estímulo luminoso. Esta modulación viene dada por la relación entre la tasa de blanqueamiento del fopigmento y su tasa de regeneración (figura 1.19)

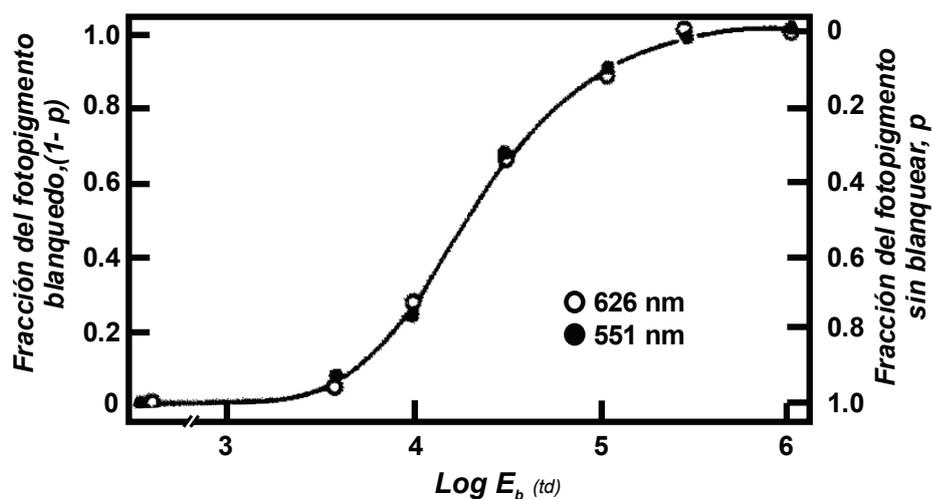


Figura 1.19. Fracción de fopigmento blanqueado (eje de la izquierda) y sin blanquear (eje de la derecha) en función de la intensidad de fondo para dos estímulos de diferente composición espectral, uno de una longitud de onda de 626 nm y el otro de 551 nm. *Adaptado de Valeton y Van Norren (1983).*

Tanto la variación del diámetro pupilar como el blanqueamiento y la regeneración del pigmento de los fotorreceptores son mecanismos de adaptación de naturaleza multiplicativa. Ambos mecanismos actúan como un control de ganancia escalando la luminancia global percibida, es decir de la prueba y del fondo, para evitar la saturación. La naturaleza multiplicativa se relaciona justamente al hecho de que modifican el factor de ganancia por el cual se multiplica la señal.

Valeton y Van Norren (1983) estudiaron desde la psicofísica los cambios en la sensibilidad del sistema de conos en primates mediada por mecanismos de

adaptación. Realizaron medidas de contraste umbral y cuantificaron los efectos de diferentes mecanismos de adaptación por medio de modelos. En la figura 1.20 se puede ver, entre otros, el efecto multiplicativo del blanqueamiento del fotorpigmento en la curva tvi , reduciendo la ganancia para evitar la saturación a medida que aumenta la intensidad del fondo.

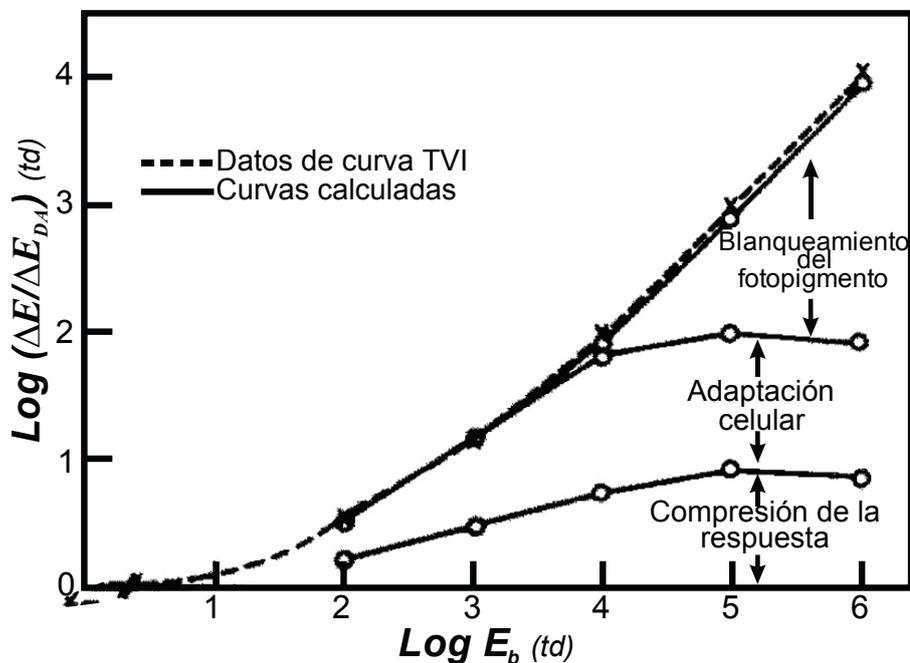


Figura 1.20. Función tvi para conos de primates y modificación de la misma por el efecto de diferentes mecanismos de adaptación a la iluminación. El eje de ordenadas representa el logaritmo del cociente entre los umbrales de iluminación retiniana obtenidos con campo de adaptación y con adaptación a la oscuridad (dark adaptation en inglés). Se puede ver como el blanqueamiento del fotorpigmento comienza a tener peso en la adaptación a partir de 4 log td (10000 td), mientras que mecanismos celulares postreceptores lo hacen a partir de 2 log td (100 td). *Adaptado de Valeton y Van Norren (1983).*

Aunque se ha explicado de manera simplificada, la fototransducción es una cascada bioquímica en la que diferentes mecanismos moleculares también pueden regular la sensibilidad en los fotorreceptores. Stockman et al. (2006) realizaron experimentos psicofísicos utilizando campos de adaptación estacionarios (LA) y estímulos de luminancia modulada sinusoidalmente y de frecuencia temporal variable. Como parte del análisis de sus resultados, propusieron una clasificación de estos mecanismos moleculares basada, entre otros criterios, en el efecto sobre la sensibilidad del sistema visual y su relación con la frecuencia variable de la modulación sinusoidal de la luminancia del estímulo. Así, proponen tres categorías de mecanismos moleculares, denominadas A, B y C.

La categoría A está conformada por mecanismos que aumentan la velocidad de respuesta del sistema visual y disminuyen el tiempo de integración visual, por lo tanto, modifican la sensibilidad dependiendo de la frecuencia temporal del estímulo. La categoría B agrupa a mecanismos moleculares que reducen la sensibilidad del sistema visual en relación a la luminancia percibida del estímulo y del fondo, de manera conjunta, con independencia de la frecuencia temporal del estímulo. Estos mecanismo

tipo B son de naturaleza multiplicativa y dentro de esta categoría se encuentra, entre otros, el blanqueamiento del fotopigmento antes descrito.

La categoría C reúne a mecanismos moleculares que aumentan la sensibilidad general del sistema en relación a la luminancia percibida del estímulo y del fondo, de manera conjunta, también con independencia de la frecuencia temporal del estímulo. Son mecanismos de naturaleza multiplicativa pero con el efecto opuesto a los mecanismos tipo B. La categoría C resulta quizás la más interesante, ya que los modelos basados en experimentos psicofísicos típicamente sólo incorporan mecanismos tipo A y/o B (MacLeod, 1978; Shapley y Enroth-Cugell, 1984; Hood y Finkelstein, 1986).

Hasta el trabajo de Stockman et al. (2006) ningún modelo basado en experimentos psicofísicos había incorporado un mecanismo tipo C. El principal motivo es que los modelos clásicos se centran en el concepto general de que a medida que se incrementa la intensidad del estímulo la sensibilidad debe decrecer. Si bien esto es cierto, a niveles fotópicos no muy elevados como los utilizados en los experimentos de esta memoria, inferiores a las 200 cd/m², los mecanismos moleculares tipo C aumentan la sensibilidad del sistema (Stockman et al., 2006). Hay que tener presente que, al mismo tiempo, otros tipos de mecanismos continúan su efecto de modulación de la ganancia.

De igual manera que los mecanismos moleculares tipo C, la regeneración del fotopigmento es un mecanismo que también aumenta la sensibilidad, pero este no actúa sólo sino que va siempre en equilibrio con el blanqueamiento, es decir, actúa devolviendo al sistema la sensibilidad que el blanqueamiento fue disminuyendo. Otra diferencia entre los mecanismos moleculares tipo C y la regeneración del fotopigmento es el rango en el que actúan, ya que, como se puede ver en la figura 1.20, el balance blanqueamiento-regeneración del fotopigmento interviene como mecanismo de adaptación para luminancias muy altas, comenzando a actuar a partir de una iluminación retiniana de 4 log td fotópicos, mientras que los mecanismos tipo C lo hacen para luminancias fotópicas menores (ya que estarían incluidos dentro de la adaptación celular mencionada en la figura 1.20).

El efecto de un mecanismo molecular que a partir de un cierto nivel de luminancia comienza a actuar aumentando la sensibilidad puede ser representado matemáticamente por una ecuación hiperbólica como la siguiente:

$$M = \frac{1}{1 + \left(\frac{L_b}{L_i}\right)^n} \quad (1.1)$$

Donde M es el factor modulador de la respuesta del sistema, L_i el valor de luminancia para el cual M es la mitad de M_{max} , L_b la luminancia del fondo y n el exponente que describe la relación entre el estímulo y la amplitud de la respuesta. En la siguiente sección se darán más detalles sobre como una ecuación de naturaleza hiperbólica, utilizada típicamente para modelar procesos enzimáticos, puede también modelar la relación entre estímulo y respuesta de una neurona.

1.3. Mecanismos postreceptores de adaptación visual

Para comenzar a profundizar en estos mecanismos se puede partir de la figura 1.21. En la misma, se muestra una curva tvi sólo para el sistema de bastones. Esta figura, tomada del trabajo de Aguilar y Stiles (1954), representa el logaritmo del umbral incremental de bastones frente al logaritmo del campo de adaptación, ambos en trolands escotópicos, para la media de los resultados obtenidos en cuatro observadores.

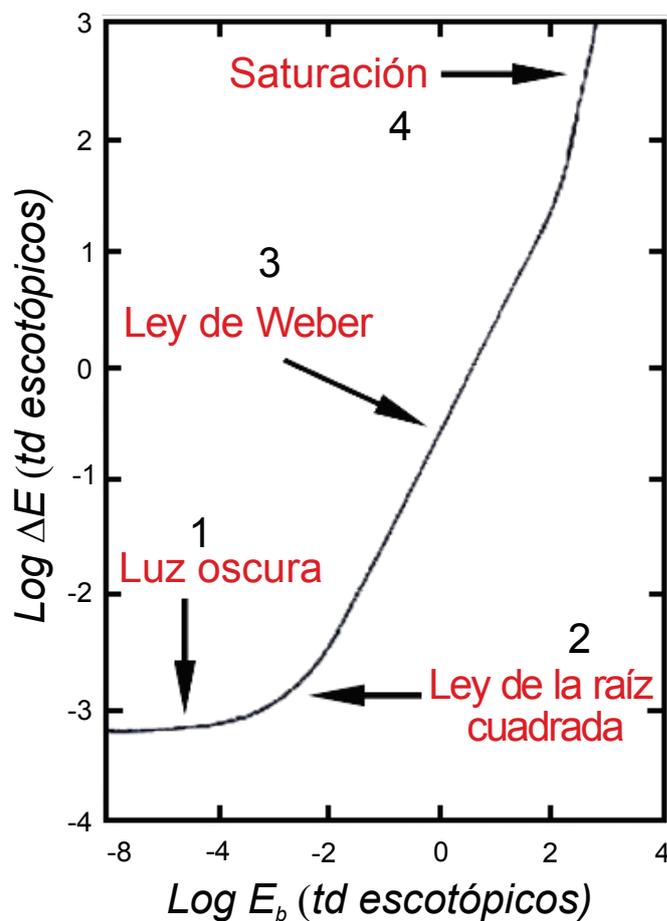


Figura 1.21. Umbral incremental (td escotópicos) en función de la iluminación retiniana de fondo (td escotópicos) para el sistema de bastones. Resultados tomados de Aguilar y Stiles, 1954. Adaptado de <http://webvision.med.utah.edu/imageswv/KallDark12.jpg>.

Para lograr estimular a los bastones y disminuir la intrusión de los tres tipos de conos en la respuesta, Aguilar y Stiles (1954) utilizaron el método del umbral por dos colores (en inglés two-colour threshold technique), en el que el campo de adaptación tiene una determinada composición espectral, diferente de la composición espectral del estímulo (es el mismo método utilizado para obtener la curva tvi de la figura 1.15). Así, para el estímulo se utilizan longitudes de onda corta, pero no tan cortas como para estimular demasiado a los conos S, mientras que para el campo de adaptación se utilizan longitudes de onda más largas. En este caso, para el estímulo utilizaron una fuente luminosa de una composición espectral centrada en 520 nm (verde), mientras que para el campo de adaptación o fondo utilizaron una fuente luminosa de composición espectral más amplia en la parte roja del espectro visible, a partir de

600 nm. Otra característica que aprovecharon para maximizar la estimulación de bastones fue trabajar fuera de la fóvea con tamaños angulares de estímulo y fondo grandes. Presentaron un estímulo circular (verde) de 9° de tamaño angular para aprovechar la gran convergencia del sistema de bastones, centrado a una distancia de 9° de la fóvea, y un fondo (rojo) de 20° de tamaño angular.

En la curva *tvi* de la figura 1.21 se pueden observar diversas regiones caracterizadas por diferentes pendientes. La meseta de la curva, zona 1, también llamada de luz oscura (dark light en inglés), está relacionada con el ruido intrínseco de la retina, ya que cuando la señal generada por un estímulo luminoso no supera este nivel de ruido, el umbral se mantiene constante. Luego se observa una región de transición, zona 2, donde la pendiente es generalmente igual a 0.5, valor que puede variar según las condiciones de estimulación. Este comportamiento, donde el aumento del umbral es proporcional a la raíz cuadrada del valor de la magnitud a la que el sistema está adaptado, se conoce como ley de la raíz cuadra o ley de DeVries-Rose (De Vries, 1943; Rose, 1948).

A continuación de esta región de transición se observa una zona en la que la pendiente es constante e igual a la unidad, zona 3. Este comportamiento, donde el umbral de la magnitud perceptual es proporcional al valor de esa magnitud a la cual el sistema está adaptado, se denomina ley de Weber. Así, en esta región, un cambio en la luminancia del fondo conlleva un cambio proporcional en el umbral para evitar la saturación. Para valores de luminancias de fondo muy intensos, sin embargo, la pendiente se vuelve muy pronunciada, zona 4, y la respuesta de bastones entra en una zona de saturación (Adelson, 1982).

Si bien desde la psicofísica el análisis de la curva *tvi* es claro, desde el punto fisiológico, sin embargo, los mecanismos que intervienen en cada tramo no están del todo dilucidados. Para el tramo donde es aplicable la ley de Weber, el comportamiento manifiesta la acción de un mecanismo que varía la pendiente actuando sobre la ganancia de luminancia para modificar el umbral.

El comportamiento en el tramo donde es aplicable la ley de DeVries-Rose está muy relacionado con el concepto de ruido. En la sección 1.5 se profundizará en dicho concepto así como en su relación con la ley de DeVries-Rose y la meseta de la curva (zona 1).

Tanto la ley de Weber como la ley de DeVries-Rose pueden ser descritas por la siguiente expresión:

$$C_n = \frac{L_t - L_b}{L_b^m} = \frac{\Delta L}{L_b^m} \quad (1.2)$$

Donde C_n es el contraste de Weber, L_t la luminancia del test, L_b la luminancia del campo de adaptación o fondo y m el exponente que cambia de 1 (ley de Weber) a 0.5 (ley de DeVries-Rose).

Históricamente, la relación de intensidades estímulo-respuesta en las neuronas se ha modelado siguiendo la ecuación de Naka-Rushton (Naka y Rushton, 1966; Adelson, 1982; Shapley y Enroth-Cugell, 1984). Esta ecuación hiperbólica con base fisiológica, también conocida como ecuación de Hill (Dunn et al., 2006, 2007) o de Michaelis-Menten (Cao et al., 2010) es la misma utilizada para modelar el mecanismo molecular comentado en la sección 1.2.2.2 (ecuación 1.1). En cuanto a estímulos luminosos, como se muestra en la ecuación 1.3, es capaz de modelar tanto la respuesta a la luminancia (Adelson, 1982; Hayhoe et al., 1987) como al contraste (Cao et al., 2010; Kaplan y Shapley, 1986).

(1.3)

$$\frac{R(I)}{R_{max}} = \frac{I^n}{I^n + \sigma^n}$$

Donde I es la intensidad del estímulo, $R(I)$ la respuesta celular en función de la intensidad del estímulo, n la constante de Hill, que puede tomar valores entre 0.7 y 1 (Boynton y Whitten, 1970), y σ la constante de semisaturación, valor de I en el que la $R(I)$ es la mitad de la R_{max} .

La figura 1.22 muestra el efecto de distintas intensidades de estímulo sobre la respuesta celular siguiendo la ecuación 1.3.

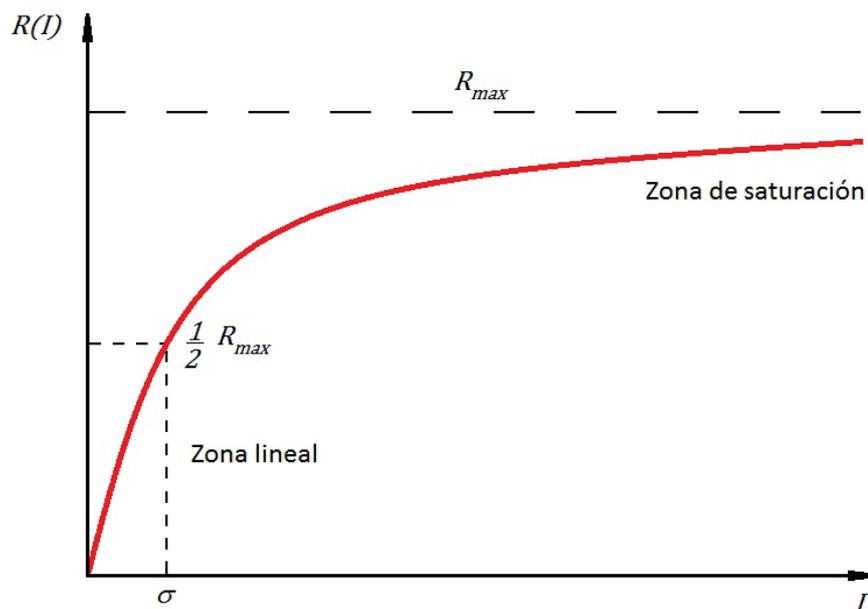


Figura 1.22. Representación de la ecuación hiperbólica de Naka-Rushton modelando la respuesta de una célula ante la variación de la estimulación.

Cuanto menor sea el valor de la constante de semisaturación mayor será la pendiente de la recta en la zona lineal, por lo que para alcanzar una respuesta celular igual a la mitad de la respuesta celular máxima se necesitará una intensidad de estímulo menor.

La figura 1.23 muestra el efecto de la variación de la constante de semisaturación σ en el caso del modelado de la respuesta celular a la luminancia (Adelson, 1982). Si se presenta al observador un campo de adaptación o fondo estacionario, como el límite superior fijado por la saturación celular permanece constante, el aumento del umbral

provoca un aumento del valor de σ (disminución de la pendiente en la zona lineal), con la consiguiente disminución del rango de respuesta celular. Este efecto de disminución del rango con σ' se conoce como compresión de la respuesta (ver figura 1.20).

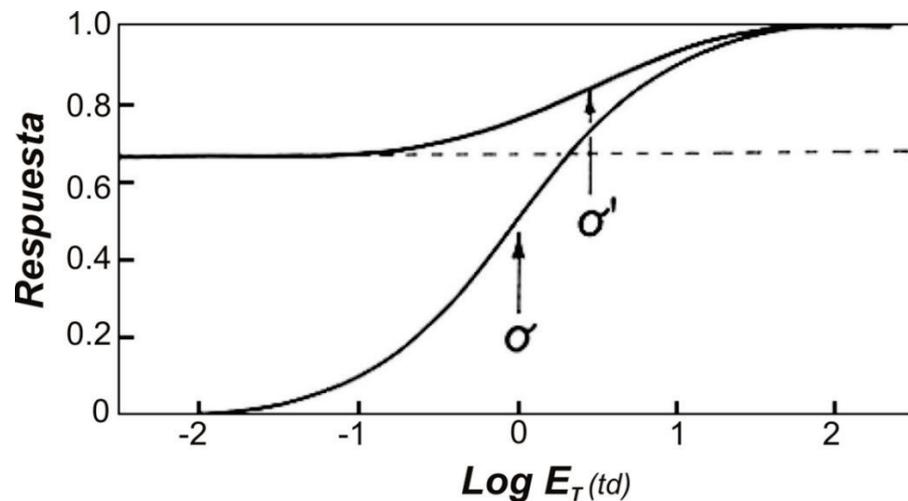


Figura 1.23. Incremento de la constante de semisaturación σ y disminución del rango de respuesta celular disponible (compresión de la respuesta). *Adaptado de Adelson (1982).*

1.3.1. Mecanismos multiplicativos

Como se mencionó previamente, tanto la variación del diámetro pupilar como el blanqueamiento y la regeneración del fotorpigmento son mecanismos de adaptación de naturaleza multiplicativa, ya que actúan escalando la luminancia global percibida (luminancia de prueba y luminancia de fondo) para evitar la saturación.

Los mecanismos multiplicativos postreceptores funcionan como controles de ganancia, es decir, junto con los otros mecanismos multiplicativos de adaptación procuran mantener el sistema visual en un rango óptimo de respuesta, en este caso estableciendo una proporcionalidad en la variación de la tasa de disparo de las células ganglionares como respuesta a la variación en los niveles de iluminación retiniana (Shapley y Enroth-Cugell, 1992). Así, ante la presencia de un campo de adaptación, atenúan la respuesta al test, es decir, tanto la respuesta al estímulo presentado sobre el campo de adaptación (prueba) como la respuesta al propio campo de adaptación (fondo).

En la figura 1.24 se puede ver el efecto de estos mecanismos postreceptores de control de ganancia. En 1.24^a se muestra el efecto sobre la respuesta celular. Se puede ver como la variación de la ganancia g permite evitar la saturación, permitiendo que la respuesta esté dentro de la zona lineal. En la figura 1.24b se puede ver este efecto en una representación intensidad del fondo frente a intensidad del estímulo. Se observa que la disminución de la ganancia eleva y desplaza las curvas hacia la derecha sin variar la forma (Adelson, 1982).

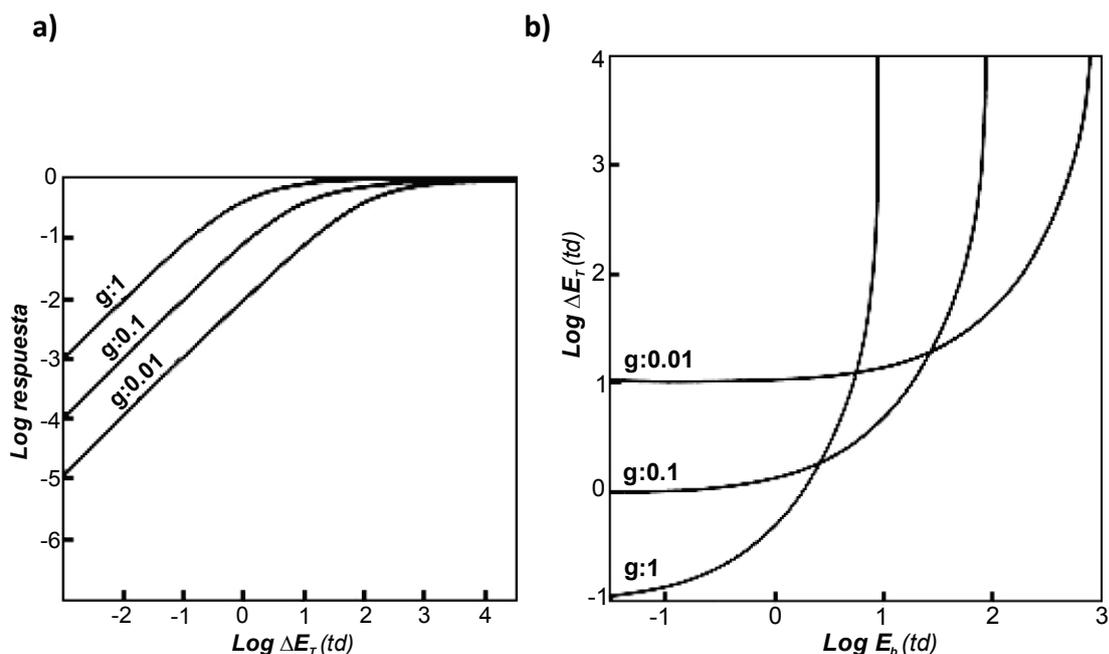


Figura 1.24. representación del efecto de los mecanismos multiplicativos de control de ganancia g . a) Respuesta celular obtenida para diferentes intensidades de estímulo al actuar el control de ganancia y variar la misma. b) Efecto del control de ganancia en una representación del contraste umbral obtenido para diferentes intensidades de campo de adaptación estacionarios. *Adaptado de Adelson (1982).*

En la vía de conos, Hayhoe et al. (1987) estudiaron la adaptación transitoria y encontraron que hay un mecanismo multiplicativo rápido, que actúa en los primeros 50 ms posteriores a la presentación del estímulo. Sin embargo, cuando el cambio es hacia un nivel de adaptación menor, encontraron que el tiempo para la recuperación completa es de aproximadamente 200 ms. Para la vía de bastones, He y MacLeod (2000) han sugerido un tiempo de adaptación de al menos 100 ms.

Desde la fisiología se han realizado estudios para tratar de identificar el sitio donde operan estos mecanismos, es decir, averiguar si tienen lugar a nivel receptor, postreceptor o en ambos niveles. A través de medidas electrofisiológicas en retinas de primates y ratones, algunos trabajos han estudiado tanto la vía de bastones (Dunn et al., 2006) como la de conos (Dunn, Lankheet y Kieke, 2007) y han encontrado que en ambas, para lograr la adaptación, existen controles de ganancia que operan tanto a nivel receptor como postreceptor, dependiendo de los niveles de iluminación retiniana a los que se trabaje.

En relación a la vía de conos, el primer sitio para el control de ganancia estaría a nivel receptor y dominaría la adaptación multiplicativa para niveles de iluminación retiniana elevados, superiores a los 300 td. El otro sitio donde operaría el control de ganancia sería la conexión sináptica entre células bipolares y ganglionares, dominando la adaptación multiplicativa para niveles de iluminación retiniana inferiores al valor antes mencionado (figura 1.26). Según Dunn et al. (2007), ambos controles de ganancia son rápidos y no actuarían de manera simultánea.

Los experimentos psicofísicos que se detallan en la presente memoria fueron realizados dentro del rango de luminancias en el que Dunn et al. (2007) propone la adaptación a nivel de células ganglionares, ya que el máximo valor de iluminación retiniana utilizado fue de 220 td. Además, como se utilizaron estímulos acromáticos y niveles de luminancia mesópica y fotópica bajos (menores a 110 cd/m²), el modelo desarrollado en esta memoria se centra en las células ganglionares parasol y la vía MC, por lo que en la vía de conos considera el control de ganancia para células ganglionares parasol (curva determinada por los cuadrados negros en la figura 1.25).

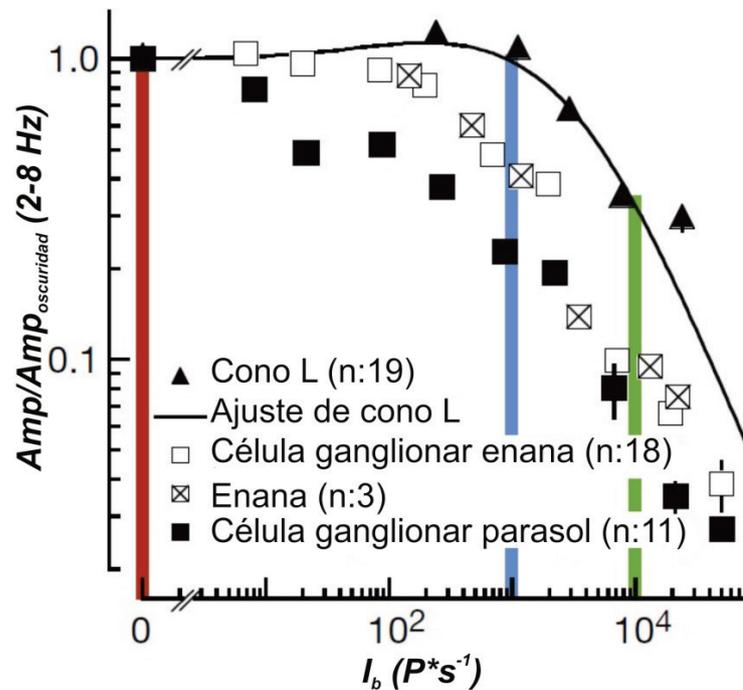


Figura 1.25. Amplitud de la respuesta en conos y células ganglionares de primates normalizada en función de la intensidad luminosa del fondo. P* hace referencia al número de fotones absorbidos por cono. El flujo fotónico calibrado, utilizado para la estimulación, ha sido convertido a unidades de P*/s a partir de la sensibilidad espectral de un cono L, el espectro de emisión del LED utilizado para estimular la retina y un área de recolección de fotones de 0.37 μm². Adaptado de Dunn et al. (2007).

Para ajustar estas curvas de control de ganancia, tanto a nivel de fotorreceptores (triángulos) como de células ganglionares (cuadrados), Dunn et al. (2006, 2007) proponen una expresión empírica:

(1.4)

$$g = \left(\frac{|a| + bI_b}{|a| + I_b} \right) (cI_b + 1)^m d$$

Donde g es la variación de la ganancia ajustada en función de tres factores: el primero da cuenta del leve incremento inicial de g observado en algunas células (ver triángulos negros en figura 1.25), el segundo describe la disminución de g con el incremento de la luminancia, mientras que d es un factor de escalamiento vertical. Dentro del primer factor, a determina la intensidad de fondo I_b en la que comienza el incremento, mientras que b cuantifica dicho incremento. En el segundo factor, c determina la

intensidad de fondo en la que comienza la disminución de g y el exponente m describe la dependencia de g con el fondo.

En el sistema de bastones ocurriría algo similar, es decir, el sitio del control de ganancia variaría en relación a los niveles de luminancia implicados. Recordar que, como se comentó en el apartado 1.1.2.3, existen dos vías para la transmisión de la señal de bastones, una de alta ganancia, que interviene en la visión mediada por bastones para niveles escotópicos, y otra vía que actúa principalmente para luminancias en el rango escotópico alto y en el mesópico.

En la vía de alta ganancia o vía clásica, el sitio de la adaptación estaría en las sinapsis entre las células bipolares de bastones y las células amacrinas (AII) (Dunn et al., 2006) (figura 1.26). Sin embargo, para valores de luminancias mayores, el sitio de la adaptación debería cambiar, ya que el alto grado de convergencia y la ganancia a nivel de las sinapsis entre las células bipolares de bastones y las AII conducirían a la saturación (Dunn et al., 2006). Así, para luminancias en el rango escotópico alto, mesópico y/o fotópico bajo, donde la principal vía para la transmisión de la señal es la que involucra a las sinapsis eléctricas entre bastones y conos (segunda vía), el control de ganancia actuaría a nivel de los propios bastones para luminancias muy elevadas (previas a la saturación) o a nivel de las células ganglionares para luminancias en el escotópico alto y en el mesópico.

Al igual que en el caso de la vía de conos, los experimentos detallados en esta memoria fueron realizados dentro del rango de luminancias en el que Dunn et al. (2006) proponen la adaptación a nivel de células ganglionares. En la figura 1.27a se muestra la amplitud de la respuesta para bastones y células ganglionares de ratón. Se puede ver como el control de ganancia es muy similar en ambos casos, actuando como un filtro pasa bajos en el que difiere el valor de intensidad luminosa de corte, es decir, el valor de intensidad luminosa en el que la ganancia empieza a disminuir. Como es de esperar, ese valor es mayor en bastones que en células ganglionares.

En la figura 1.27b se muestra el control de ganancia utilizado para la vía de bastones en el modelo desarrollado en esta memoria. El mismo corresponde a medidas electrofisiológicas en células ganglionares ON de primates (Dunn et al., 2006). Como se comentó anteriormente, con los valores adecuados de los parámetros, la ecuación 1.4 permite ajustar esta curva de control de ganancia.

Es oportuno mencionar que la curva de control de ganancia mostrada en la figura 1.27b fue ajustada utilizando en la ecuación 1.4 los parámetros propuestos por Dunn et al. (2006). Sin embargo, como para el control de ganancia en la vía de conos Dunn et al. (2007) no brindan los parámetros necesarios para ajustar la curva correspondiente a las células ganglionares parasol (figura 1.25), dichos parámetros fueron calculados.

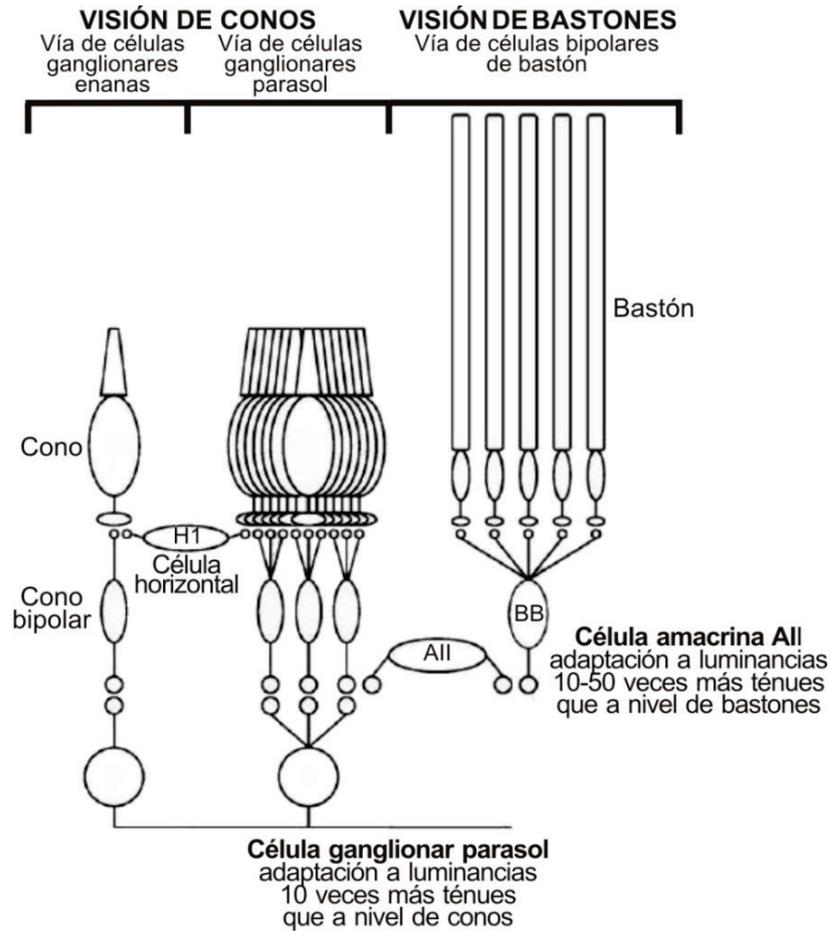


Figura 1.26. Localización del control de ganancia en el circuito de conos y de bastones en función de la intensidad luminosa del campo de adaptación. Adaptado de Dunn y Rieke (2006).

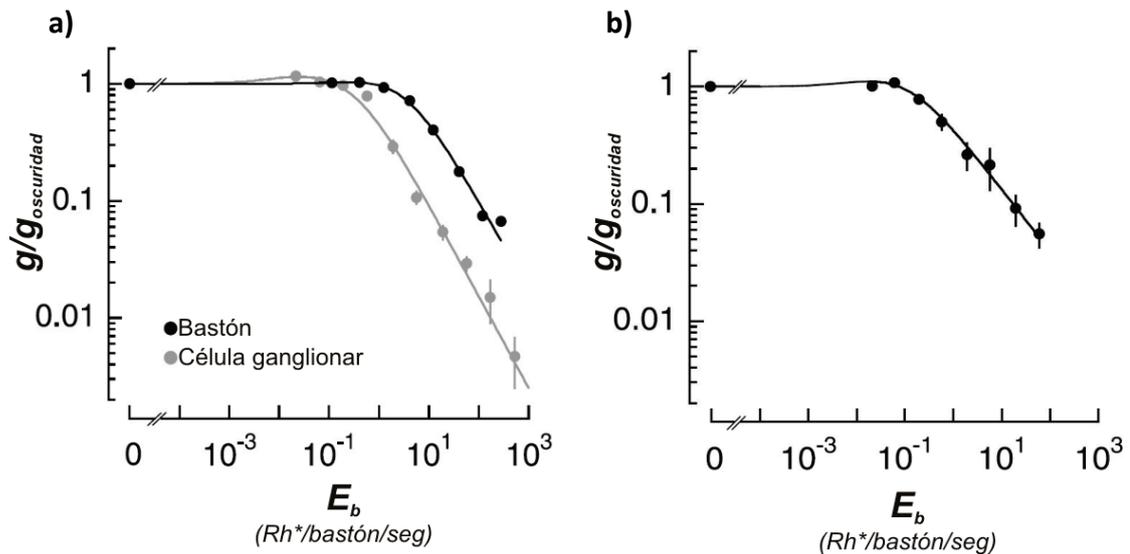


Figura 1.27. Ganancia normalizada y en función de la intensidad luminosa del fondo en **a)** bastones y células ganglionares ON de ratones y **b)** células ganglionares ON de primates. Rh^* hace referencia al número de fotoisomerizaciones en la rodopsina. El flujo fotónico calibrado, utilizado para la estimulación, ha sido convertido a unidades de $Rh^*/rod/s$ a partir de la sensibilidad espectral de un bastón, el espectro de emisión del LED utilizado para estimular la retina y un área de recolección de fotones de $0.5 \mu m^2$. Adaptado de Dunn et al. (2006).

1.3.2. Mecanismos sustractivos

Como su nombre lo indica, los mecanismos sustractivos reducen la desensibilización producida por un campo de adaptación estacionario suprimiendo parte de la señal para así recuperar rango de respuesta. Esta estrategia permite eliminar entre el 80% y el 90% de los efectos del campo de adaptación o fondo (Geisler, 1981) sin afectar al estímulo o prueba presentada sobre el mismo (Adelson, 1982; Hayhoe et al., 1992).

En la figura 1.28 se muestra el efecto de la adaptación sustractiva sobre la curva tvi . Para cuantificar las componentes sustractiva y multiplicativa, Hayhoe et al. (1987) realizan varias medidas. Primero realizan medidas de contraste umbral en oscuridad (campo de adaptación $E_b = 0$) presentando un estímulo ΔE montado sobre un pedestal E_b , encendiéndose ambos a la vez. Posteriormente, realizan medidas en presencia de un campo de adaptación estacionario E_b' y obtienen los valores representados en la línea discontinua punto-guion. La línea continua representa los valores de contraste umbral obtenidos en oscuridad, sin el efecto de ningún campo de adaptación. La línea discontinua (punto-guion) muestra los valores obtenidos con un campo de adaptación estacionario y muestra sólo el efecto del mecanismo multiplicativo. En este caso, se puede ver como el efecto multiplicativo del control de ganancia, comentado en el apartado anterior, eleva y desplaza la curva hacia la derecha, afectando tanto la respuesta al estímulo presentado sobre el campo de adaptación como la respuesta al propio campo de adaptación. Por último, la línea de puntos evidencia el efecto combinado de la adaptación sustractiva y multiplicativa. Los mecanismos sustractivos bajan la meseta de la curva (respuesta al campo de adaptación estacionario) sin modificar la pendiente ya modificada por el control de ganancia (respuesta al estímulo).

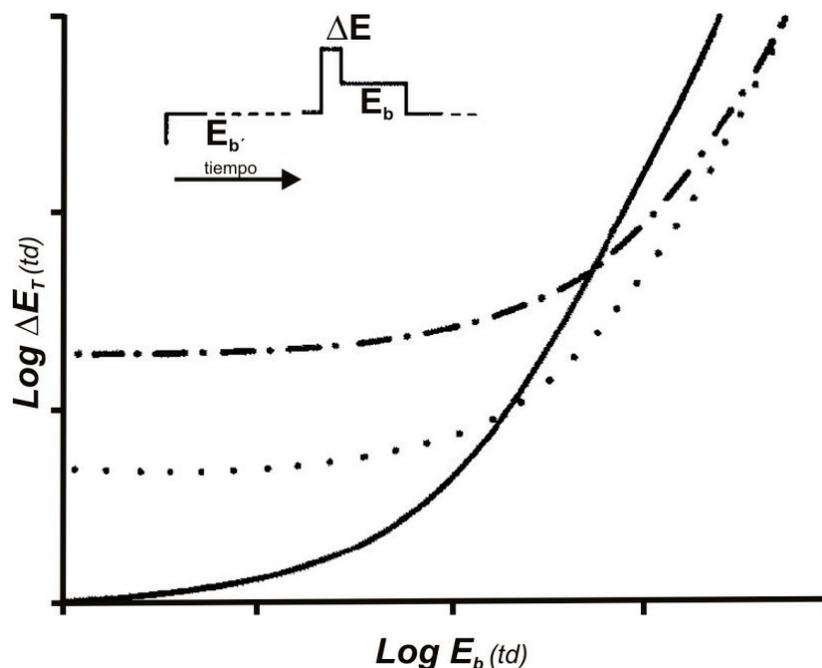


Figura 1.28. Contraste umbral en oscuridad (línea continua) y en función de la intensidad de un fondo estacionario (línea discontinua punto-guion). La línea de puntos muestra el efecto combinado de los mecanismos sustractivos y multiplicativos. El efecto sustractivo es la diferencia entre la línea discontinua punto-guion y la línea de puntos. *Adaptado de Hayhoe (1992).*

Respecto a las velocidades de operación de los mecanismos sustractivos, algunos lo hacen rápidamente (Hayhoe et al., 1987) mientras que otros son mucho más lentos, extendiéndose desde los 200 ms a los 10 s y siendo susceptibles al tamaño del campo de adaptación y a su intensidad (Hayhoe et al., 1992). Estudiando de manera diferenciada bastones y conos, Adelson (1982) encontró que para los bastones este mecanismo demora más tiempo en actuar que el mecanismo multiplicativo, sin embargo, en conos, estos mecanismos son tan rápidos como los multiplicativos (Geisler, 1981).

Una posible explicación fisiológica para los mecanismos sustractivos rápidos que acontecen en los conos podría encontrarse en la configuración antagónica centro-periferia de los campos receptivos, (Hayhoe, 1990; Hood, 1998), sobre todo teniendo en cuenta que la inhibición lateral es un fenómeno que toma más importancia en el rango de luminancias fotópicas. En la misma línea, Wilson (1997) propone que este mecanismo sustractivo está relacionado con las interconexiones laterales moduladoras entre los fotorreceptores y las células horizontales. En los últimos años, algunos trabajos fisiológicos en diferentes clases de peces (VanLeeuwen et al., 2009; Klaassen et al., 2012;) han encontrado diferentes mecanismos de modulación de las células horizontales sobre los conos.

El efecto del mecanismo sustractivo utilizado en el modelo desarrollado en esta memoria es modelado mediante una ecuación diferencial del siguiente tipo (Barrionuevo et al., 2013):

$$\frac{dS}{dt} + \frac{g_m}{\tau} S = K_s L_b \frac{g_m}{\tau} \quad (1.5)$$

Donde t es el tiempo de exposición a la luminancia del campo de adaptación, τ una constante de tiempo y g_m un factor que modifica la velocidad del mecanismo para alcanzar el estado estable. L_b es la luminancia del campo de adaptación y K_s el factor que modula la intensidad del mecanismo sustractivo. El sustrato fisiológico del factor K_s está relacionado con la modulación de la retroalimentación de las células horizontales sobre los conos (Wilson, 1997).

La intensidad del mecanismo sustractivo es afectada por el tamaño del campo de adaptación (Barlow, 1957b; Burkhardt, 1995) y varía con la excentricidad retiniana considerada, fenómeno que podría estar relacionado con el incremento del tamaño de los campos dendríticos de las células horizontales (Rodieck, 1998) o de sus campos receptivos (Wässle, Boycott y Röhrenbeck, 1989) a medida que la excentricidad aumenta.

1.3.3. Adaptación al contraste y ganancia de contraste

La adaptación a un estímulo de alto contraste causa la disminución de la sensibilidad al contraste del sistema visual. Kohn (2007) realizó un estudio en el que halló que la sensibilidad al contraste de las células ganglionares se modifica antes y durante la adaptación. De este modo, la tasa de disparos de las células ganglionares decae gradualmente después del encendido de un estímulo de alto contraste y la respuesta a

siguientes estímulos de bajo contraste es minimizada. A su vez, a partir de medidas en el núcleo geniculado lateral, se determinó que el camino MC es el que lleva la información de adaptación al contraste (Solomon et al., 2004).

Al igual que en la adaptación a la iluminación, en el estudio de la adaptación al contraste se puede interpretar la existencia de mecanismos multiplicativos y sustractivos (Demb, 2008). Para facilitar la comprensión de la acción de estos mecanismos se presenta la figura 1.29. En 1.29a se representa un estímulo luminoso modulado sinusoidalmente en el que la media permanece constante pero el contraste varía con el tiempo, pasando de bajo a alto para luego volver al contraste bajo inicial. El valor del estímulo está expresado en unidades arbitrarias, quedando el contraste determinado por comparación de máximos y mínimos. En 1.29b se muestra el efecto del estímulo anterior sobre la respuesta de las células ganglionares sin el efecto de mecanismos de adaptación al contraste. En azul se representa el potencial de membrana y en negro la tasa de disparo de las células ganglionares. Esta última presenta rectificación (ya que la respuesta no puede ser menor a cero) y saturación.

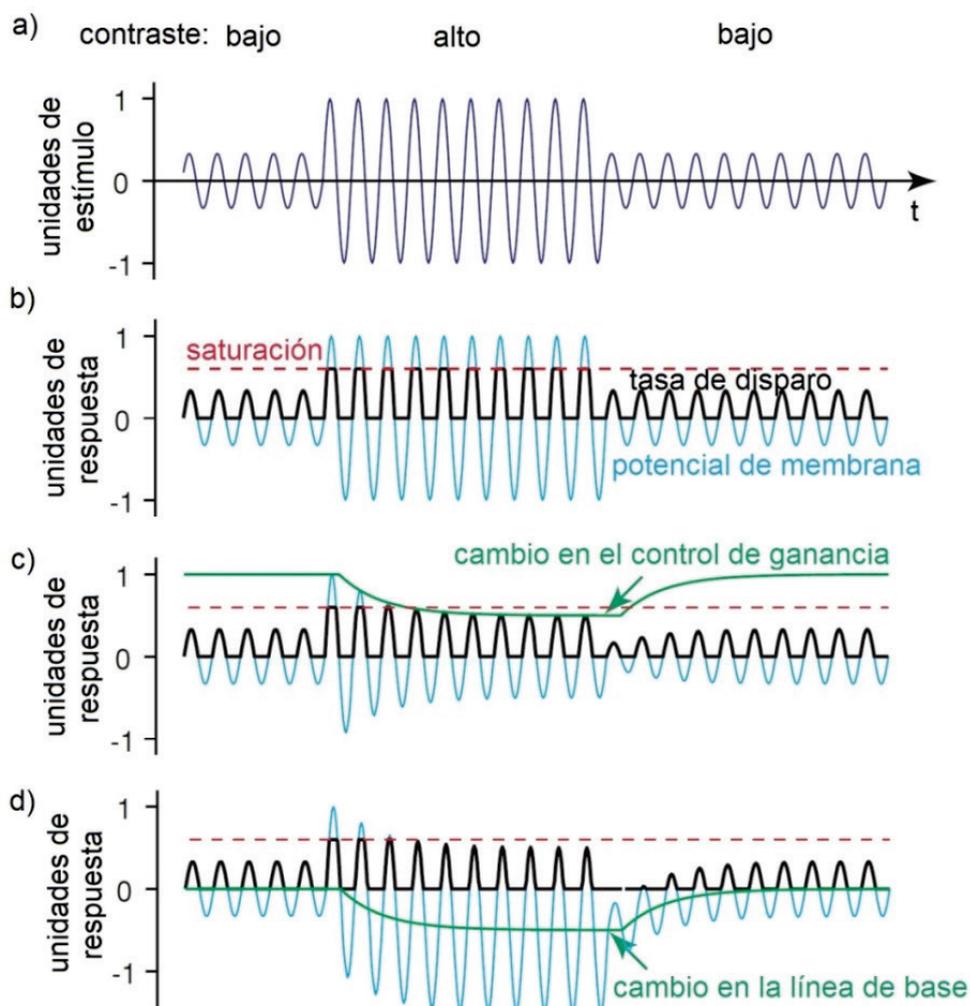


Figura 1.29. a. Estímulo luminoso modulado sinusoidalmente en el que la media permanece constante pero el contraste varía con el tiempo. b. Respuesta de las células ganglionares evidenciando saturación en la zona de alto contraste. c. Acción del mecanismo rápido de control de ganancia de contraste. d. Acción del mecanismo sustractivo lento. *Adaptado de Demb (2008).*

Demb (2008) propone dos mecanismos de adaptación que actuarían de manera simultánea en la retina:

- un control de la ganancia de contraste, que actuaría rápidamente para evitar la saturación en caso de un contraste elevado reduciendo la amplitud de la salida (figura 1.29c)
- una hiperpolarización de la membrana celular, que actuaría como un mecanismo sustractivo más lento, disminuyendo la línea de base del potencial de membrana de las células ganglionares (figura 1.29d)

Desde una perspectiva fisiológica, los mecanismos de control de ganancia de contraste operarían tanto en las células bipolares como el proceso de generación de impulsos en las células ganglionares. Para el sustractivo, más lento, la hiperpolarización se debería a una disminución sostenida en la liberación del neurotransmisor en las sinapsis de las células bipolares con las ganglionares (Demb, 2008).

La ganancia de contraste se calcula como la relación entre la respuesta neuronal y el contraste del estímulo en el límite cuando el contraste tiende a cero, y es expresado en unidades de *mV/unidad de contraste* o *impulsos por segundo/unidad de contraste* (Shapley y Enroth-Cugell, 1984). Estudiando la ganancia de contraste en células ganglionares de macacos, Purpura, Kaplan y Shapley (1988) encontraron que esta aumenta con el nivel de iluminación retiniana (figura 1.30). Además, en la figura también se observa que la ganancia de contraste en la vía MC (células M o ganglionares parasol) es mayor que la ganancia de contraste en la vía PC (células P o ganglionares enanas), lo que podría estar relacionado con el mayor tamaño de los campos receptivos de las primeras. Así, para luminancias escotópicas y mesópicas, el principal responsable de la ganancia de contraste es el camino MC (Purpura et al., 1988).

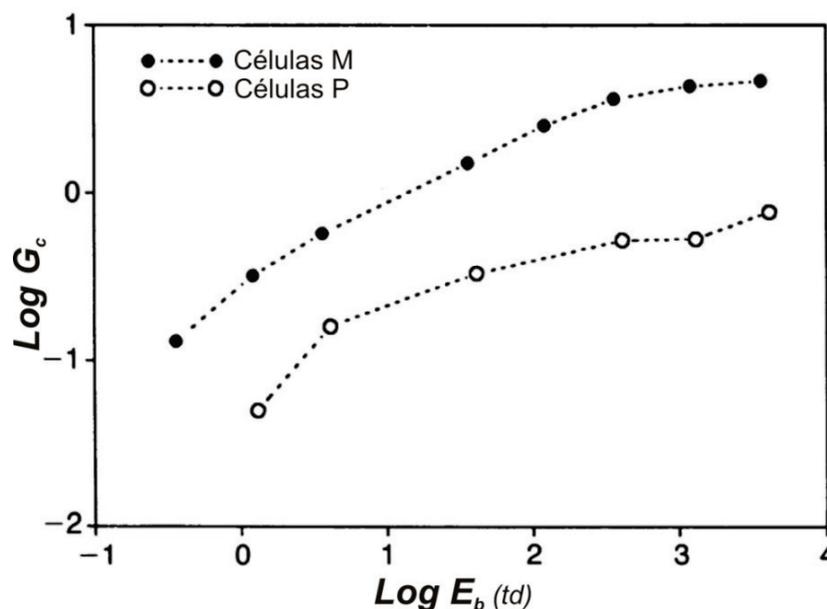


Figura 1.30. Ganancia de contraste G_c en función de la iluminación retiniana E_b medida en células ganglionares del camino MC y PC. Se puede observar como la ganancia de contraste es mayor para el camino MC. *Adaptado de Purpura et al. (1988).*

Estimulando de manera selectiva a conos y bastones en retina de macacos, Cao, Lee y Sun (2010) analizaron la contribución de cada sistema de fotorreceptores a la ganancia de contraste. Para lograr estimular sólo a bastones o sólo a conos, utilizaron un fotoestimulador visual de dos canales y cuatro primarios basados en LEDs de diferentes longitudes de onda (Sun, Pokorny y Smith, 2001; Pokorny, Smithson y Quinlan, 2004), en el que un canal determina el campo de adaptación o fondo y el otro el estímulo o prueba. Este fotoestimulador se basa en el principio de sustitución silenciosa (*silent substitution* en inglés) (Estévez y Spekreijse, 1982; Shapiro, Pokorny y Smith, 1996), que utilizando el concepto de metámero, permite diseñar un estímulo capaz de aislar el tipo de fotorreceptor que interese. El uso del fotoestimulador basado en el principio de sustitución silenciosa reemplaza al antiguo método del umbral por dos colores, comentado anteriormente en el experimento de Aguilar y Stiles (1954).

En la figura 1.31 se presentan los resultados obtenidos por Cao et al. (2010). En su trabajo realizaron medidas en macacos a nivel de células ganglionares M para distintos niveles de iluminación retiniana obteniendo, en el caso de la estimulación conjunta de conos y bastones, una ganancia de contraste similar a la hallada por Purpura et al. (1988), que aumenta al aumentar la iluminación retiniana. Cuando la estimulación fue sólo de conos, la pendiente del ajuste de los datos obtenidos fue la misma que la encontrada en el caso anterior, pero con una ordenada al origen diferente. Por último, para el caso de una estimulación sólo de bastones, la ganancia de contraste presenta comportamientos diferentes de acuerdo al rango de iluminación retiniana que se analice. Así, la figura 1.31 evidencia que el aporte a la ganancia de contraste de conos y bastones en la vía MC es diferente.

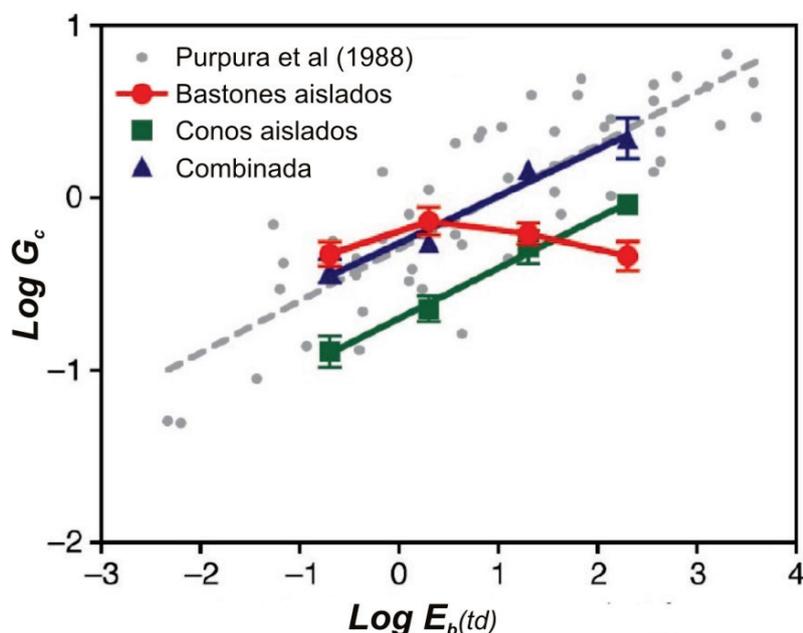


Figura 1.31. Ganancia de contraste G_c en función de la iluminación retiniana E_b medida en células ganglionares M con diferentes tipos de estimulación junto con los valores de ganancia de contraste obtenidos por Purpura et al. (1988) para células ganglionares M. En verde se representan los valores de ganancia de contraste obtenidos estimulando sólo conos, en rojo aquellos obtenidos estimulando sólo bastones y en azul los obtenidos con una estimulación conjunta. *Adaptado de Cao, Lee y Sun (2010).*

Desde un enfoque psicofísico, Murray y Plainis (2003) realizaron experimentos para caracterizar el procesamiento de estímulos de contraste supraumbral utilizando tiempos de reacción. Como su nombre lo indica, los estímulos supraumbrales son aquellos en los que el contraste está por encima del umbral de percepción, mientras que el tiempo de reacción hace referencia al retardo en la respuesta del observador al encendido o apagado del estímulo, medido a partir del tiempo que transcurre entre que esto ocurre y el observador presiona un pulsador.

Utilizando como estímulo una configuración de barras² verticales en una pantalla y con un rango de contrastes umbrales y supraumbrales, Murray y Plainis (2003) caracterizaron los tiempos de respuesta en diferentes excentricidades retinianas. En la figura 1.32 se representan los valores de ganancia de contraste G_c en función de la excentricidad e para dos observadores, obtenidos a partir de sus medidas de tiempos de reacción (TR). El valor de G_c representado en cada punto corresponde a la pendiente de la recta obtenida en un gráfico TR versus el inverso del contraste ($1/C$).

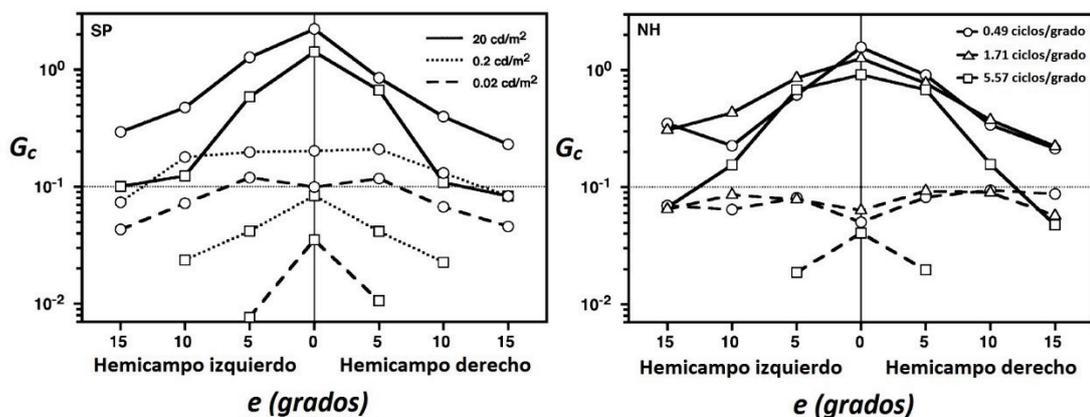


Figura 1.32. Ganancia de contraste G_c en función de la excentricidad e para diferentes luminancias y frecuencias espaciales en dos observadores, SP y NH. *Adaptado de Murray y Plainis (2003).*

Analizando al observador SP, para una luminancia de fondo de 20 cd/m^2 G_c tiene su máximo en la fóvea y disminuye con la excentricidad. Para 0.2 cd/m^2 y con una frecuencia espacial de 0.49 ciclos/grado, G_c mantiene un valor máximo aproximadamente constante hasta los primeros 5 grados de excentricidad, para luego disminuir en excentricidades mayores. Con la misma luminancia pero con una frecuencia espacial de 5.57 ciclos/grado, la disminución de G_c con la excentricidad se hace más evidente, ya que el valor máximo es alcanzado en la fóvea. Finalmente, en el caso de la luminancia de 0.02 cd/m^2 , el valor de G_c evidencia una mayor dependencia de la frecuencia espacial utilizada en el estímulo, aunque mantiene la tendencia de disminuir con la excentricidad.

Los dos paneles mostrados en la figura, correspondientes a observadores diferentes, evidencian la misma tendencia, G_c disminuye con la excentricidad y la luminancia.

² Esta configuración de barras o bandas horizontales y/o verticales, también llamada de rejilla (grating en inglés) es muy utilizada en psicofísica de la visión. Permite modular la frecuencia espacial variando el ancho de las barras, obteniendo así una mayor o menor cantidad de ciclos/grado. Es muy utilizada en los experimentos psicofísicos de sensibilidad al contraste, permitiendo ajustar el contraste entre barras adyacentes.

Partiendo de esto, los valores de G_c utilizados en el modelo desarrollado en esta memoria fueron interpolados de los datos experimentales mostrados en la figura 1.32.

1.4. Sumación espacial y temporal

La sumación³ hace referencia a la capacidad del sistema visual humano para considerar los efectos acumulados, tanto en el espacio como en el tiempo, de los fotones que llegan a una zona de la retina. De este modo, el tamaño y la duración de los estímulos luminosos afectan a los valores de luminancia umbral percibidos.

1.4.1. Sumación y resolución espacial

La sumación espacial describe la habilidad para considerar el efecto combinado de los fotones que inciden en una zona de la retina de un determinado tamaño. El área retiniana sobre la que se produce la sumación completa recibe el nombre de área crítica. Fisiológicamente, este fenómeno está relacionado con la convergencia final sobre las células ganglionares de las señales provenientes de los fotorreceptores. La figura 1.33 representa, de manera esquemática, la convergencia de la señal sobre las células ganglionares.

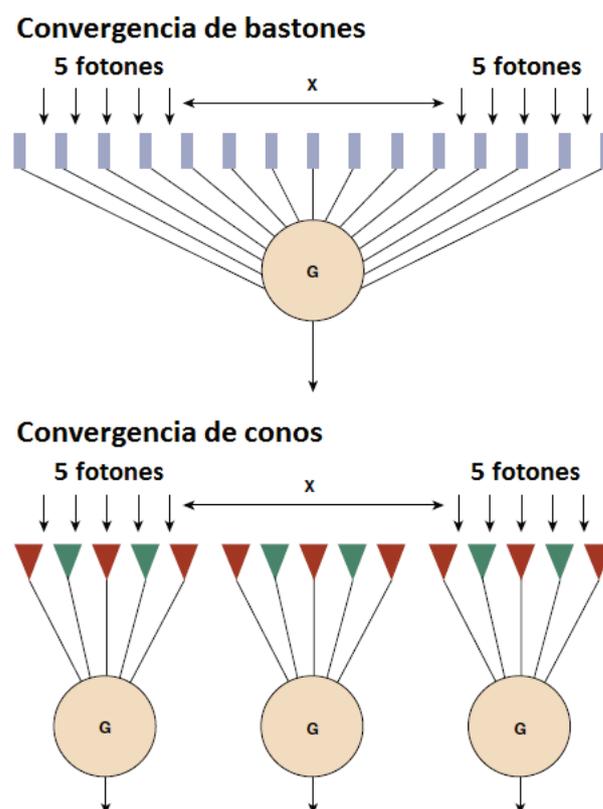


Figura 1.33. Representación esquemática de la convergencia sobre las células ganglionares de la señal proveniente de bastones y de conos. *Adaptado de Schwartz (2010).*

La figura anterior ejemplifica como el sistema de bastones tiene una mayor sensibilidad que el sistema de conos pero en detrimento de resolución espacial. Si se

³ Si bien la RAE no contempla el vocablo sumación, este ha sido adaptado del inglés summation y es el término en español utilizado por la mayoría de los autores, como Artigas et al. (1995).

tienen dos estímulos separados uno del otro por una distancia X , el sistema de bastones sumará los 5 fotones provenientes de cada estímulo. Suponiendo que la célula ganglionar a la que llega la señal necesita para excitarse un nivel equivalente a un estímulo de 10 fotones, esta se excitará y transmitirá la señal electroquímica correspondiente. Sin embargo, se perderá la información de que, en realidad, son dos estímulos independientes de 5 fotones cada uno y no uno de 10 fotones. Si las células ganglionares a la que llegan las señales provenientes de los conos también necesitan 10 fotones para excitarse, en este caso no se excitarán, ya que el área de sumación es más pequeña que la de bastones y los 5 fotones provenientes de cada estímulo no son suficientes para excitar a cada ganglionar. Si los estímulos fueran de 10 fotones cada uno, el sistema de bastones detectaría en este caso un solo estímulo equivalente a 20 fotones mientras que el sistema de conos podría discriminar que en realidad se trata de dos estímulos independientes de 10 fotones cada uno.

De acuerdo con la ley de Ricco (ecuación 1.6), dentro del área crítica el umbral es alcanzado cuando la energía luminosa total iguala a un valor constante. En otras palabras, para que un estímulo sea detectado, el producto de su luminancia L_e y su área A_e debe ser igual o mayor a una constante C_s .

(1.6)

$$L_e \times A_e = C_s$$

Donde L_e y A_e son la luminancia y el área del estímulo respectivamente, mientras que C_s es una constante.

Así, dentro del límite del área crítica, si el tamaño de la zona estimulada aumenta, la luminancia necesaria para que el estímulo sea detectado disminuye. Si el tamaño del estímulo sobrepasa el área crítica, la luminancia umbral permanecerá constante, sin importar cuanto se aumente el área estimulada (figura 1.34).

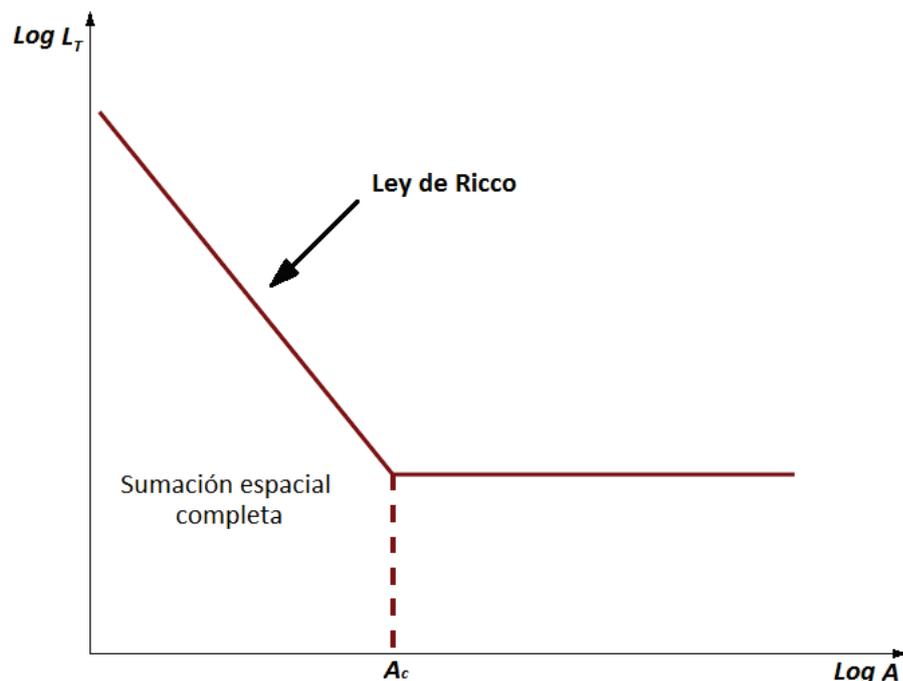


Figura 1.34. Representación esquemática de la ley de Ricco. La pendiente de la recta en el tramo donde rige esta ley es negativa y de valor unidad.

El área crítica varía según el tipo de fotorreceptor, conos o bastones, y con la excentricidad retiniana, hecho que se relaciona a la variación del tamaño de los campos receptivos (Shapley, 1984). A medida que se consideran excentricidades retinianas mayores, el tamaño de los campos receptivos aumenta, siendo la tasa de incremento de la convergencia mucho mayor para bastones que para conos. De este modo, el aumento en el tamaño de los campos receptivos con la excentricidad es pequeño para conos y muy grande para bastones.

Según los resultados hallados por Barlow (1958), umbrales de luminancia obtenidos utilizando diversos tamaños angulares de estímulo difieren en un factor aproximadamente constante para todas las luminancias de fondo utilizadas en su experimento, factor que está relacionado con el área del estímulo y, en última instancia, con la convergencia y la sumación espacial (figura 1.35).

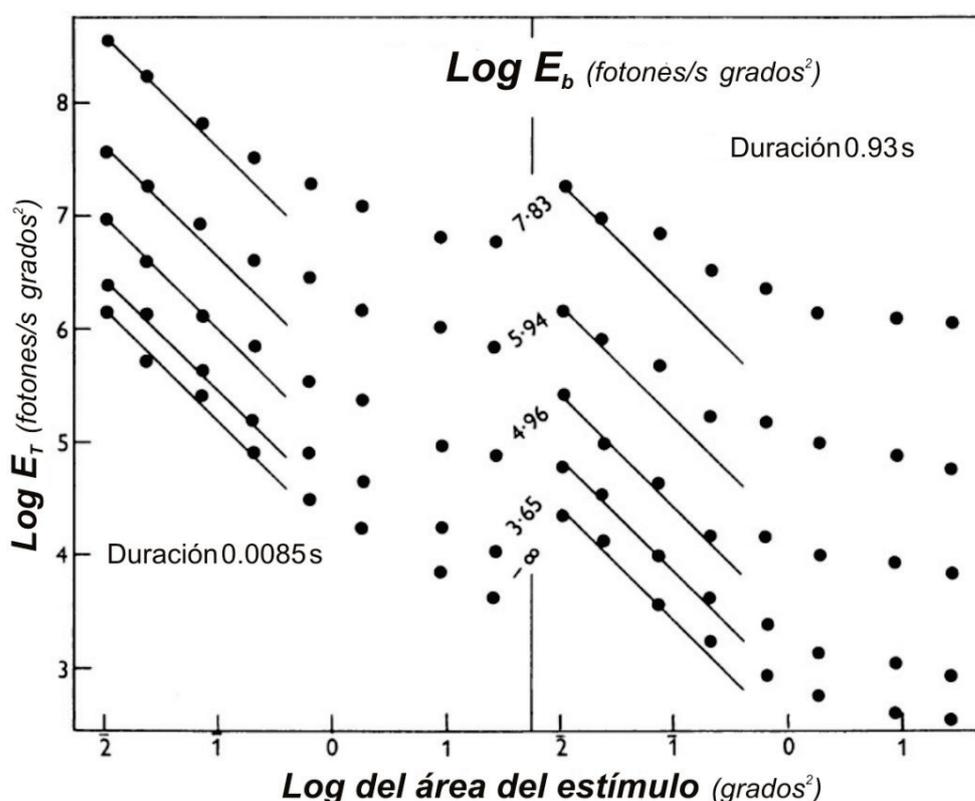


Figura 1.35. Umbrales de iluminación retiniana en función del área del estímulo para cinco valores de iluminación retiniana de campo de adaptación E_b estacionarios y con estímulos de diferente duración temporal, 8.5 ms y 930 ms. La intensidad del estímulo está en cuantos/(s grados^2), con una longitud de onda de 507 nm. *Adaptado de Barlow (1958).*

Las rectas de la figura 1.35 tienen pendiente negativa de valor unidad, representando el ajuste de los datos experimentales (puntos negros) a la ley de Ricco. A medida que el área del estímulo aumenta, aparece una zona de transición en la que los puntos experimentales se alejan de la pendiente unidad, siguiendo una pendiente de -0.5 e indicando una ley de sumación cuadrática. También se observa como el área crítica es mayor para luminancias de fondo más bajas (más puntos sobre la recta de pendiente -1) que para luminancias de fondo mayores (menos puntos sobre la recta de pendiente -1). Esta variación manifiesta la alteración funcional de los campos receptivos con las variaciones en los niveles de luminancia de fondo (Shapley y Enroth-

Cugell, 1984). Además, para un mismo valor de luminancia de fondo, tiempos más breves de presentación del estímulo evidencian un área crítica mayor (más puntos sobre la recta de pendiente -1 o más cercanos).

Esto adquiere especial relevancia porque, como se comentó en el apartado 1.3, en los experimentos realizados en el marco de esta tesis se trabajó con tres diferentes combinaciones de tamaño angular de fondo y estímulo (Barlow, 1958; Zuidema et al., 1981).

1.4.2. Sumación y resolución temporal

La sumación temporal describe la habilidad del sistema visual para considerar el efecto combinado de los fotones a través del tiempo. Durante este tiempo, denominado tiempo crítico, un aumento en la duración del estímulo t_e se traduce en una disminución de la luminancia del estímulo L_e necesaria para ser detectado. De manera similar a lo que ocurre con el área crítica en la sumación espacial, para tiempos de exposición mayores que la duración crítica, la luminancia necesaria para que el estímulo sea detectado permanece constante (figura 1.36). Según la ley de Bloch (ecuación 1.7), la luminancia del estímulo L_e se reduce a la mitad cuando el tiempo de exposición t_e se incrementa al doble, manteniendo su producto un valor constante C_t .

(1.7)

$$L_e \times t_e = C_t$$

Donde L_e y t_e son la luminancia y el tiempo de exposición del estímulo, mientras que C_t es una constante.

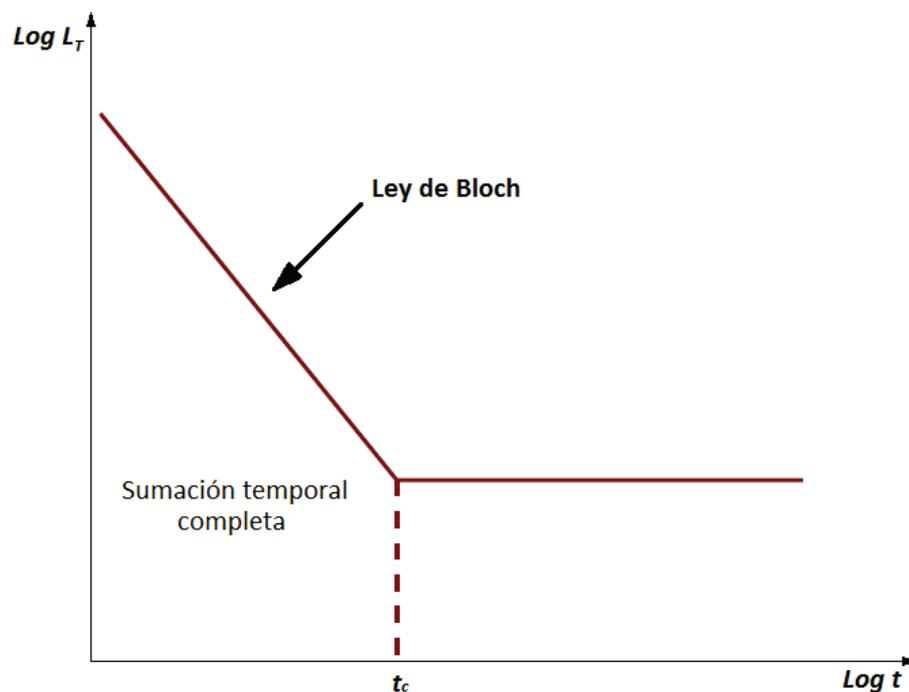


Figura 1.36. Representación esquemática de la ley de Bloch. La pendiente de la recta en el tramo donde rige esta ley es negativa y de valor unidad.

La sumación temporal está relacionada con el tiempo de integración en los fotorreceptores. El periodo de integración de los conos varía entre 10 ms y 15 ms, mientras que el de los bastones es de alrededor de 100 ms (Kalloniatis y Luu, 2007). La ventaja de una sumación mayor es que aumenta la sensibilidad (figura 1.37).

Sistema Escotópico

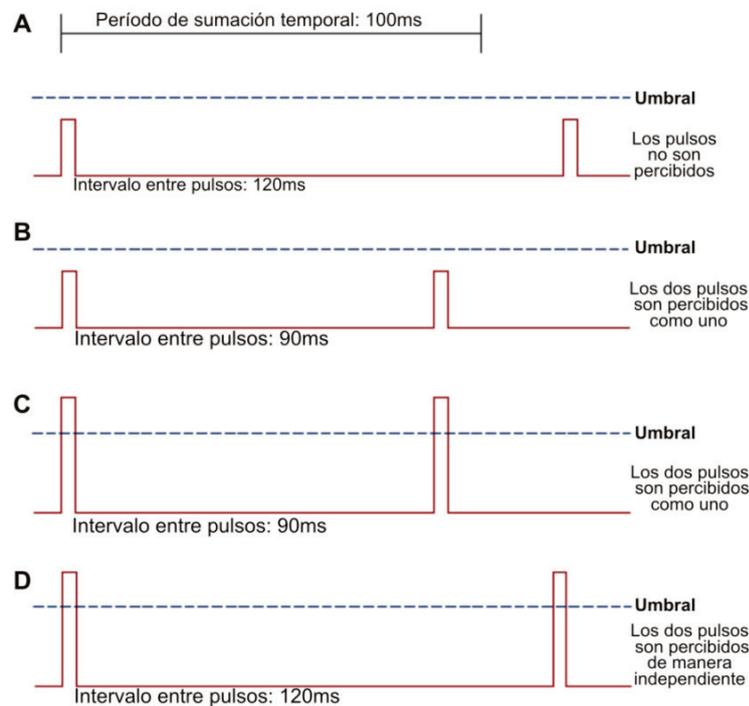


Figura 1.37. Representación de la sumación temporal en el sistema de bastones. *Adaptado de Schwartz (2010).*

En el rango de luminancias fotópicas la sumación es menor pero, a cambio, se mejora la resolución temporal, es decir, la capacidad de distinguir dos estímulos separados en el tiempo (figura 1.38). Así, al igual que ocurría con la sumación espacial, si el tiempo de separación entre dos estímulos es inferior a la resolución temporal del sistema, la sensación visual es la de un solo estímulo.

Sistema fotópico

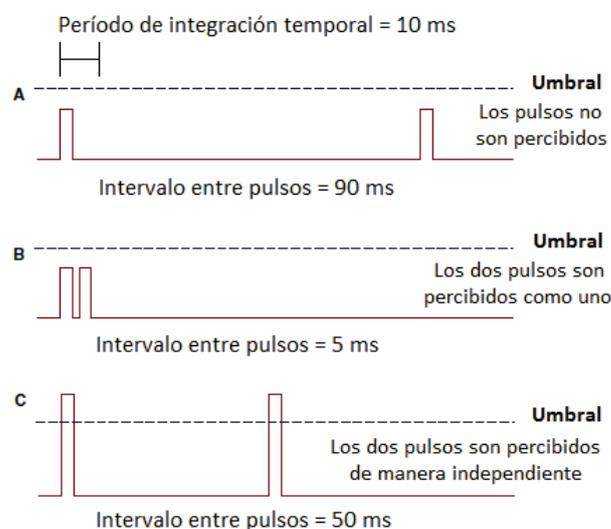


Figura 1.38. Representación de la sumación temporal en el sistema de conos. *Adaptado de Schwartz (2010).*

Como se comentó anteriormente, en los bastones la sumación temporal es completa para tiempos de alrededor de 100 ms y no parece verse afectada por cambios en el tamaño del estímulo. En los conos, sin embargo, el tiempo crítico disminuye cuando el área del estímulo aumenta, variando entre 10 ms y 50 ms (Krauskopf y Mollon, 1971; Swanson et al., 1987). La disminución del tiempo crítico con el aumento del área del estímulo puede observarse en la figura 1.39. En la misma, las rectas de pendiente negativa y valor unidad representan el ajuste de los datos experimentales (puntos negros) a la ley de Bloch. De manera análoga a lo comentado en la figura 1.35, para un mismo valor de luminancia de fondo, al aumentar el área del estímulo utilizado el tiempo crítico disminuye (menos puntos sobre la recta de pendiente -1). También se observa que el tiempo crítico disminuye al aumentar la luminancia de fondo (menos puntos sobre la recta de pendiente -1).

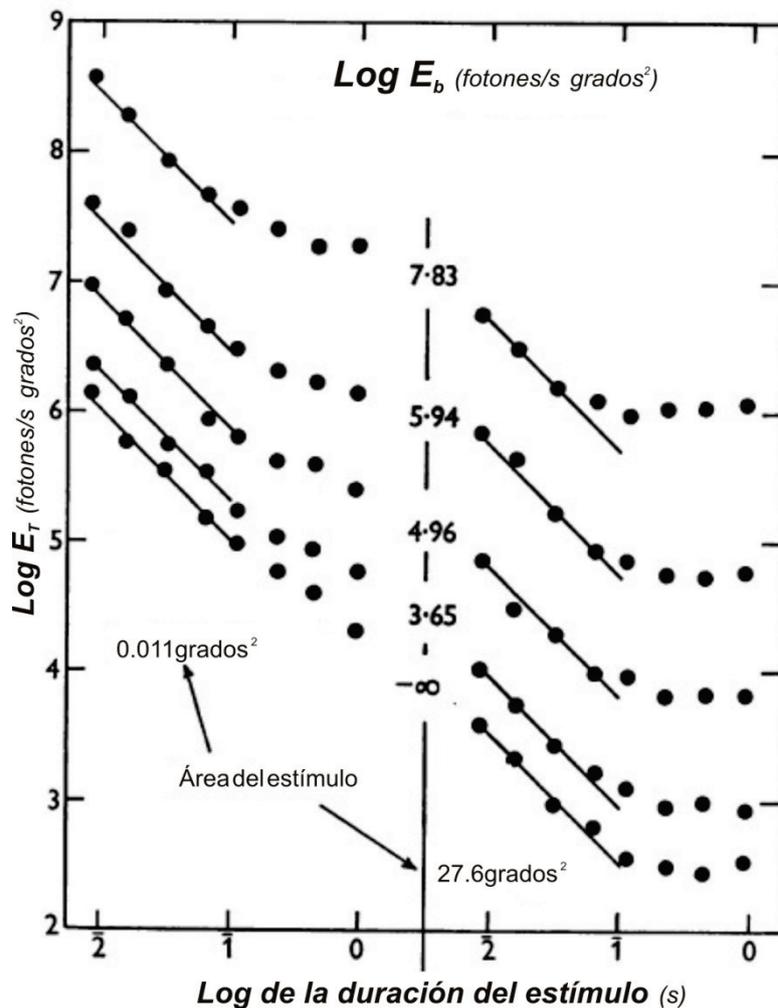


Figura 1.39. Umbrales de iluminación retiniana en función del tiempo de duración del estímulo para cinco valores de iluminación de campo de adaptación E_b estacionarios y con estímulos de diferente tamaño, 0.011 grados² y 27.6 grados². La intensidad del estímulo está en cuantos/(s grados²), con una longitud de onda de 507 nm. *Adaptado de Barlow (1958).*

El alto grado de sumación temporal en los bastones es consistente con su mayor sensibilidad absoluta. Al sumar información en el espacio y en el tiempo consiguen

una gran sensibilidad, indispensable para asegurar el funcionamiento del sistema visual en bajas luminancias. A diferencia de esto, los conos presentan una sumación temporal y espacial limitada, pero que al mismo tiempo les provee de una excelente resolución temporal y espacial. De este modo, hay una compensación entre sumación y resolución.

1.5. Percepción visual y ruido

En percepción visual no se puede hablar del concepto de umbral sin mencionar al ruido. Los conceptos de umbral y ruido están estrechamente relacionados y se puede afirmar que el ruido está presente en todas las instancias del complejo proceso de la percepción visual. Aunque de diferente naturaleza, hay fenómenos de ruido relacionados con la fuente luminosa, con la miosis y midriasis pupilar, con las membranas de los fotorreceptores y de las demás neuronas, así como también con las sinapsis químicas entre ellas (Cohn, 2004). A continuación, se abordan algunas cuestiones básicas sobre el ruido en la percepción visual.

1.5.1. Ruido de fotones

La luz presenta un comportamiento dual onda-corpúsculo. Algunos fenómenos, como los de propagación e interacción con ella misma, se pueden explicar satisfactoriamente considerándola una onda electromagnética. Sin embargo, en los procesos de interacción con la materia, evidencia un comportamiento corpuscular. La emisión y absorción de estos paquetes de energía finita, denominados fotones, es un proceso aleatorio que, en numerosas ocasiones, puede ser modelado mediante una distribución de probabilidad discreta como la de Poisson (Artigas et al., 1995).

Para un área determinada y en un intervalo de tiempo, la distribución de Poisson da la probabilidad de que un número de fotones se absorba o se emita. Así, el ruido de fotones (photon noise en inglés) es una propiedad intrínseca de la luz e implica un límite en la capacidad de discriminación visual.

En la década de 1940 y de manera independiente, Rose y DeVries propusieron una idea novedosa en relación a los experimentos psicofísicos de umbrales incrementales. Decidieron modelar el observador en dichos experimentos con una distribución de probabilidad discreta de Poisson que diera cuenta de los fotones para permitir la percepción del estímulo. De esta manera, para un área retiniana pequeña, el número de fotones absorbidos en un intervalo de tiempo también pequeño es una variable aleatoria de Poisson y la varianza observada en la cuenta de fotones es igual a la media de dicha distribución. Este razonamiento, basado en la varianza en la entrada de fotones, es el fundamento para la ley de la raíz cuadrada o ley de DeVries-Rose, ya comentada en la sección 1.3.

1.5.2. Ruido neuronal

Las fluctuaciones espontáneas de las señales eléctricas de los fotorreceptores, fenómeno conocido también como ruido en oscuridad o sin estímulo externo (dark noise en inglés), constituyen también un límite a la sensibilidad del sistema visual

(Rieke y Baylor, 2000). Sin embargo, el efecto de este ruido puede ser reducido mediante la sumación espacial y temporal antes mencionada. A pesar de esto, la eficiencia de esta estrategia de reducción tiene un límite, relacionado con las características espaciales y temporales de los estímulos visuales (Dunn y Rieke, 2006).

Aunque los fenómenos de ruido en el sistema de bastones han sido estudiados en profundidad, aún hay muchos interrogantes con los fenómenos de ruido en los conos. El ruido en oscuridad de bastones está relacionado principalmente con dos mecanismos, las activaciones espontáneas de la rodopsina y las fluctuaciones causadas por las activaciones espontáneas de una enzima de la cascada de la fototransducción llamada fosfodiesterasa (Rieke y Baylor, 1996). En cuanto a los conos, el ruido en oscuridad podría deberse a la elevada tasa de activaciones térmicas espontáneas del fotopigmento de conos L (Barlow, 1957), mucho mayor para este fotopigmento que para el de conos S (Rieke y Baylor, 2000).

Los niveles de ruido en oscuridad en bastones están en concordancia con el ruido que limita la sensibilidad absoluta del sistema visual (Rieke y Baylor, 1998), indicando que dicho límite está más relacionado con los bastones que con mecanismos postreceptores. Esto, además, constituiría la explicación fisiológica de la meseta de la curva psicofísica de la figura 1.21, ya que se ha demostrado que a partir de las activaciones espontáneas en los bastones se generan eventos ruidosos que no se pueden distinguir de aquellos generados por la absorción de fotones (Rieke y Rudd, 2009).

Para explicar la disminución de la sensibilidad observada a nivel de células ganglionares con luminancias de fondo en el rango escotópico, Donner, Copenhagen y Reuter (1990) proponen un modelo en el cual incluyen, además del control de ganancia a nivel de bastones, un mecanismo postreceptoral de control de ganancia de ruido. Este mecanismo estaría en la retina proximal y sería controlado por las fluctuaciones cuánticas.

Volviendo a la explicación de la curva psicofísica de la figura 1.21, hay que recordar que esta era sólo para bastones. Considerando luminancias escotópicas o estimulando sólo bastones, la explicación de la ley de DeVries-Rose por el ruido de fotones está muy aceptada. Sin embargo, las causas del aumento en el umbral a medida que aumenta la luminancia y se entra en el rango de luminancias mesópicas, donde conos y bastones actúan, es aún objeto de discusión. Shapley y Enroth-Cugell (1984) proponen que el cambio en el umbral es debido al aumento del ruido; cuando aumenta la intensidad del fondo este induce más ruido, por lo que para ser percibido, la intensidad del estímulo debe aumentar en proporción a la desviación estándar de dicho ruido. Por otra parte, Rieke y Rudd (2009) proponen que la responsabilidad podría estar compartida entre el ruido y la adaptación, ya que cuando la intensidad del fondo aumenta, se necesita aumentar la intensidad del estímulo para compensar la reducción de ganancia de luminancia. De manera similar, otros trabajos (Brown y Rudd, 1998; Schwartz y Rieke, 2013) también proponen que el aumento en el umbral podría deberse a un efecto combinado de la adaptación y el ruido. Sin embargo, la evidencia fisiológica sobre el aumento del umbral debido a la reducción en la ganancia

es escasa, por lo que las dudas relacionadas al origen de los cambios en el umbral en este tramo aún perduran.

Los conos presentan mayor ruido en oscuridad (dark noise) que los bastones y sus umbrales son mayores (Barlow, 1957). Según Baylor, Nunn y Schnapf (1984), el ruido intrínseco de los bastones es del orden de un millón de veces menor que el de los conos. En el rango de luminancias mesópicas, al estar activos ambos tipos de fotorreceptores, tienen lugar diversos fenómenos de interacción de sus señales y el papel de los diferentes tipos de ruido en el umbral percibido sigue siendo objeto de diferentes estudios.

Las medidas psicofísicas realizadas en esta memoria incluyen el rango de luminancias mesópicas y no fueron realizadas con estimulación espectral selectiva de conos y bastones. Es por esto que cobra relevancia lo comentado en el párrafo anterior sobre los fenómenos de ruido e interacción entre fotorreceptores, especialmente para tamaños de campo de adaptación pequeños, menores a 2°. En esta línea, Bauer, Frumkes y Nygaard (1983^a) y Bauer, Frumkes y Holstein (1983^b) realizaron medidas con selección espectral de fotorreceptores en el campo de adaptación estimulado y desarrollaron un modelo en el que atribuyen las elevaciones del umbral en estas condiciones a las interacciones entre conos y bastones, explicadas en términos de ruido. En la próxima sección se desarrollan estos fenómenos de interacción.

1.6. Fotorreceptores y otras alinealidades

Los fenómenos de interacción entre las señales de conos y bastones introducen alinealidades en el procesamiento retiniano. Estos efectos pueden agruparse en dos tipos, de aditividad y de supresión (Buck, 2004). Aunque comúnmente se habla de dos tipos de efectos aditivos, subaditividad y superaditividad, su estudio es muy complejo. Si bien la mayor contribución de bastones tiene lugar en el camino MC, Cao et al. (2008) hallaron que los bastones también contribuyen a los caminos PC y KC siguiendo un patrón de linealidad con el contraste.

Como su nombre lo indica, un fenómeno de subaditividad ocurre cuando la intensidad de una señal obtenida a partir de otras dos es mayor que la de las señales componentes pero menor que la suma de ambas señales. Cao et al. (2010) midieron la señal de células ganglionares del camino MC en retina de macacos y mostraron que la respuesta conjunta nunca llegaba a igualar la suma de las respuestas de conos y bastones estimulados por separado.

Estudios fisiológicos (Cao et al., 2010) y psicofísicos (Sun et al., 2001^b) han demostrado que, utilizando estímulos modulados sinusoidalmente, las señales de conos y bastones evidencian una suma lineal en el camino MC. Sin embargo, variando las frecuencias utilizadas para la modulación y los valores de luminancia, otros estudios, como el de Kilavik y Kremers (2006) han obtenido resultados diferentes, sobre todo en lo que respecta a las interacciones entre las señales de bastones y conos M y L, o entre bastones y conos S (Zele et al., 2012).

Las interacciones supresivas se relacionan con el hecho de que, en general, considerando un grupo concreto de fotorreceptores en una determinada zona de la retina, la estimulación de conos o bastones del entorno tiende a disminuir la sensibilidad temporal y espacial del otro sistema de fotorreceptores (Lange, Denny y Frumes, 1997; Buck, 2004). Este fenómeno de desensibilización ha sido relacionado con las interacciones laterales (Drum, 1981). Estudiando este efecto en las distintas vías de procesamiento, Cao et al. (2006) demostraron que las interacciones laterales supresivas eran mayores en el camino MC, correspondiéndose con la mayor aportación de señal de bastones a este camino para luminancias mesópicas. En esta línea, se encontró que los bastones adaptados a la oscuridad alteran la amplitud y la sincronización de las funciones de respuesta de la vía de conos, tanto con estímulos intermitentes periódicos como con estímulos en forma de pulsos de corta duración (Zele et al., 2008).

Los mecanismos supresivos han sido estudiados por numerosos autores (Goldberg et al., 1983; Alexander y Fishman, 1984; Lange et al., 1997; Cao et al., 2006; Cao y Pokorny, 2008). En particular, estos estudios se centran en el efecto de la adaptación de bastones sobre la detección por parte de conos de estímulos acromáticos, utilizando típicamente como estímulo rejillas (*gratings* en inglés) moduladas sólo en el dominio temporal (*flicker* en inglés) o tanto en el espacial como en el temporal. Lange et al. (1997) estudiaron las interacciones laterales supresivas utilizando rejillas moduladas en ambos dominios, desde 1 ciclo/grado hasta 20 ciclos/grado de frecuencia espacial, y desde 1 Hz hasta 20 Hz de frecuencia temporal, hallando que para cada tipo de modulación actúan diferentes mecanismos. Para la modulación en el dominio espacial los efectos supresivos estarían relacionados con mecanismos neuronales fuera de la retina, relacionados con las vías magnocelular, parvocelular y la corteza visual. Por otra parte, para la modulación en el dominio temporal, los mecanismos supresivos estarían en la retina y tendrían relación con las células horizontales y sus realimentaciones laterales.

1.7. Referencias

- Adelson, E. H. (1982). Saturation and adaptation in the rod system. *Vision Research*, 22(10), 1299-1312.
- Agte, S., Junek, S., Matthias, S., Ulbricht, E., Erdmann, I., Wurm, A., Schild, D., Käs, J.A. y Reichenbach, A. (2011). Müller glial cell-provided cellular light guidance through the vital mammalian retina. *Biophysical Journal*, 101, 2611-2619.
- Alexander, K. R. y Fishman, G. A. (1984). Rod-cone interaction in flicker perimetry. *The British Journal of Ophthalmology*, 68(5), 303-309.
- Allen, A. E., Storchi, R., Martial, F. P., Petersen, R. S., Montemurro, M. A., Brown, T. M. y Lucas, R. (2014). Melanopsin-driven light adaptation in mouse vision. *Current Biology*, 24(21), 2481-2490.
- American Academy of Ophthalmology (2006). External disease and cornea, San Francisco, California, *American Academy of Ophthalmology*.
- Artigas, J. M., Capilla, P., Felipe, A., Pujol, J. (1995). Óptica Fisiológica: psicofísica de la visión. Interamericana McGraw-Hill.
- Baker, H. D. (1949). The course of foveal light measured by the threshold intensity increment. *Journal of the Optical Society of America*, 43, 172-179.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Nygaard, R. W. (1983a). The signal-to-noise characteristics of rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 101-119.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Holstein, G. R. (1983b). The influence of rod light and dark adaptation upon rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 121-135.
- Bloomfield, S. A. y Dacheux, R. F. (2001). Rod Vision: Pathways and processing in the mammalian retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 20, 351-384.
- Bringmann, A., Pannicke, T., Grosche, J., Francke, M., Wiedemann, P., Skatchkov, S. N., Osborne, N. N. y Reichenbach A. (2006). Müller cells in the healthy and diseased retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 25(4), 397-424.
- Buck S. L. (2004). "Rod-cone interactions in human vision", in L. M. Chalupa y J. S. Werner (eds.), *The Visual Neurosciences* (Vol. 1, 863-878).
- Buck, S. L., Sanocki, E. y Knight, R. (1997). "Do rod signals add with S cone signals in increment detection", in *Colour Vision Deficiencies*, C. Cavonius (ed.), (Dordrecht: Kluwer), 451-458.
- Boycott, B. B. y Wässle, H. (1991). Morphological classification of bipolar cells of the primate retina. *European Journal of Neuroscience*, 3, 1069-1088.
- Boynton, R. M. y Whitten, D. N. (1970). Visual adaptation in monkey cones: recording of late receptor potentials. *Science*, 178, 1423-1426.

- Cao, D., Lee, B. B. y Sun, H. (2010). Combination of rod and cone inputs in parasol ganglion cells of the magnocellular pathway. *Journal of Vision*, 10, 1-15.
- Cao, D. y Lu, Y. H. (2012). Lateral suppression of mesopic rod and cone flicker detection. *Journal of the Optical Society of America, A, Optics, Image Science, and Vision*, 29(2), A188-A193.
- Cao, D., Pokorny, J. y Smith, V. C. (2005). Matching rod percepts with cone stimuli. *Vision Research*, 45, 2119-2128.
- Cao, D., Pokorny, J., Smith, V. C. y Zele, A. J. (2008a) Rod contributions to color perception: linear with rod contrast. *Vision Research*, 48(26), 2586-2592.
- Cao, D., Zele, A. J. y Pokorny, J. (2006). Dark-adapted rod suppression of cone flicker detection: Evaluation of receptor and postreceptor interactions. *Visual Neuroscience*, 23(3-4), 531-1074.
- Cao, D., Zele, A. J. y Pokorny, J. (2008b). Chromatic discrimination in the presence of incremental and decremental rod pedestals. *Visual Neuroscience*, 25, 399-404.
- Crawford, B. H. (1947). Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proceedings of the Royal Society B*, 134, 283-302.
- Dacheux, R. F. y Raviola, E. (1982). Horizontal cells in the retina of the rabbit. *The Journal of Neuroscience*, 2, 1486-1493.
- Daw, N. W., Jensen, E. J. y Bunken, W. J. (1990). Rod pathways in the mammalian retinae. *Trends in Neurosciences*, 13, 110-115.
- De Vries, H. L. (1943). The quantum character of light and its bearing upon threshold of vision, the differential sensitivity and visual acuity of the eye. *Physica*, 10, 553-564.
- Do, M. T. H., Kang, S. H., Xue, T., Zhong, H., Liao, H. W., Bergles, E. y Yau, K. W. (2009). Photon capture and signalling by melanopsin retinal ganglion cells. *Nature*, 457(7227), 281-287.
- Donner, K., Copenhagen, D. R. y Reuter, T. (1990). Weber and noise adaptation in the retina of the toad *Bufo marinus*. *The Journal of general Physiology*, 95(4), 733-753.
- Drum, B. (1981). Brightness interactions between rods and cones. *Perception y Psychophysics*, 29(5), 505-510.
- Dunn, F. A. y Rieke, F. (2006). The impact of photoreceptor noise on retinal gain controls. *Current Opinion in Neurobiology*, 16(4), 363-370.
- Dunn, F. A., Doan, T., Sampath, A. P. y Rieke F. (2006). Controlling the gain of rod-mediated signals in the Mammalian retina. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 26(15), 3959-3970.

- Dunn, F. A., Lankheet, M. J. y Rieke, F. (2007). Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449(7162), 603-606.
- Finkelstein, M. A. y Hood, D. C. (1981). Cone system saturation: More than one stage of sensitivity loss. *Vision Research*, 21, 319-328.
- Franze, K., Grosche, J., Skatchkov, S. N., Schinkinger, S., Foja, C., Schild, D., Uckermann, O., Travis, K., Reichenbach, A. y Guck, J. (2007). Müller cells are living optical fibers in the vertebrate retina. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 8287-8292.
- Geisler, W. S. (1978). Adaptation, afterimages and cone saturation. *Vision Research*, 18(3), 279-289.
- Goldberg, S. H., Frumkes, T. E. y Nygaard, R. W. (1983). Inhibitory influence of unstimulated rods in the human retina: evidence provided by examining cone flicker. *Science*, 221(4606), 180-182.
- Gooley, J. J., Lu, J., Chou, T. C., Scammell, T. E. y Saper, C. B. (2001). Melanopsin in cells of origin of the retinohypothalamic tract. *Nature Neuroscience*, 4(12), 1165.
- Graham, D. M. y Wong, K. (2015). "Melanopsin-expressing, Intrinsically Photosensitive Retinal Ganglion Cells (ipRGCs)", in Kolb H., Nelson R., Fernández E. y Jones B. W. (eds), *Web Vision. The organization of the retina and visual system*. John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>
- Hack, I., Peichl, L., Brandstätter, J.H. (1999). An alternative pathway for rod signals in the rodent retina: rod photoreceptors, cone bipolar cells, and the localization of glutamate receptors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 96, 14130-14135.
- Hannibal, J., Hindersson, P., Knudsen, S. M., Georg, B. y Fahrenkrug, J. (2002). The photopigment melanopsin is exclusively present in pituitary adenylate cyclase-activating polypeptide-containing retinal ganglion cells of the retinohypothalamic tract. *Journal of Neuroscience*, 22(1), RC191.
- Hart, W. M. (1992). *Adler's Physiology of the Eye* (460-477). St. Louis: Mosby Year Book.
- Hatori, M. y Panda, S. (2010). The emerging roles of melanopsin in behavioral adaptation to light. *Trends in Molecular Medicine*, 16(10), 435-446.
- Hattar, S., Kumar, M., Park, A., Tong, P., Tung, J., Yau, K. W. y Berson, D. M. (2006). Central projections of melanopsin-expressing retinal ganglion cells in the mouse. *The Journal of Comparative Neurology*, 497(3), 326-349.
- Hayhoe, M. M. (1990). Spatial interactions and models of adaptation. *Vision Research*, 30, 957-965.
- Hayhoe, M. M., Benimoff, N. I. y Hood, D. C. (1987). The time-course of multiplicative and subtractive adaptation process. *Vision Research*, 27, 1981-96.

- Hayhoe, M. M., Levin, M. E. y Koshel, R. J. (1992). Subtractive processes in light adaptation. *Vision Research*, 32(2), 323-333.
- Hecht, S., Haig, C. y Chase, A. M. (1937). The influence of light adaptation on subsequent dark adaptation of the eye. *The Journal of General Physiology*, 20, 831-850.
- Hecht, S., Haig, C. y Wald, G. (1935). The dark adaptation of retinal fields of different size and location. *The Journal of General Physiology*, 19, 321-337.
- Hood, D. y Finkelstein, M. (1986). Sensitivity to light. En: K. Boff, L. Kaufman y J. Thomas (Eds). *Handbook of Perception and Human Performance*, Vol 1, 5.1-5.66. New York: Wiley-Interscience.
- Hosoya, T., Baccus, S. A. y Meister, M. (2005). Dynamic predictive coding by the retina. *Nature*, 436 (7047), 71-77.
- Joselevitch, C. (2008). Human retinal circuitry and physiology. *Psychology & Neuroscience*, 1, 2, 141-165.
- Kalloniatis, M. y Luu, C. (2007). Part VIII: "Psychophysics of Vision", *Light and Dark Adaptation*, in Web Vision. The organization of the retina and visual system, H. Kolb, R. Nelson, E. Fernández y B. W. Jones (eds), John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>
- Kaplan, E. y Shapley, R. M. (1986). The primate retina contains two types of ganglion cells, with high and low contrast sensitivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 83, 2755-2757.
- Kaplan, E. (2004). "The M, P, and K pathways of the primate visual system," in *The Visual Neurosciences*, L. M. Chalupa y J. Werner (eds.), (Cambridge, MA: MIT Press), 481-493.
- Keeler, C. E. (1927). Iris movements in blind mice. *American Journal of Physiology*, 81, 107-112.
- Keeler, C. E. (1928). Normal and Rodless Retinae of the House Mouse with Respect to the Electromotive Force Generated through Stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 14(6), 477-484.
- Kilavik, B. E., Kremers, J. (2006). Interactions between rod and L-cone signals in deuteranopes: Gains and phases. *Visual Neuroscience*, 23, 201-207.
- Knight, R., Buck, S. L., Fowler, G. A. y Nguyen, A. (1998). Rods affect S-cone discrimination on the Farnsworth-Munsell 100-hue test. *Vision Research*, 38, 3477-3481.
- Kolb, H. (2011). "Morphology and Circuitry of Ganglion Cells", in Web Vision. The organization of the retina and visual system, H. Kolb, R. Nelson, E. Fernández y B. W. Jones (eds), John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>

- Kolb, H., Linberg, K. A. y Fisher, S. K. (1992). Neurons of the human retina: a Golgi study. *Journal of Comparative Neurology*, 31, 147-187.
- Kolb, H. y Nelson, R. (1983). Rod pathways in the retina of the cat. *Vision Research*, 23, 301-312.
- Krauskopf, J. y Mollon, J. D. (1971). The independence of the temporal integration properties of individual chromatic mechanisms in the human eye. *The Journal of Physiology*, 219(3), 611-623.
- Labin, A. M. y Ribak, E. N. (2010) Retinal glial cells enhance human vision acuity. *Physical Review Letters*, 104(15), 158102.
- Lamb, T. D. (1980). Spontaneous quantal events induced in toad rods by pigment bleaching. *Nature* 287, 349-351.
- Lamb, T. D. (2013). Part XIV: "Evolution of Phototransduction, Vertebrate Photoreceptors and Retina", in Web Vision. The organization of the retina and visual system, H. Kolb, R. Nelson, E. Fernández y B. W. Jones (eds), John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>
- Lange, G., Denny, N. y Frumkes, T. E. (1997).Suppressive rod-cone interactions: evidence for separate retinal (temporal) and extraretinal (spatial) mechanisms in achromatic vision. *Journal of the Optical Society of America, A, Optics, Image Science, and Vision*, 14, 2487-2498.
- Lee, B. B., Martin, P. R. y Uünert, G. R. (2010).Retinal connectivity and primate vision. *Progress in Retinal and Eye Research*, 29, 622-639.
- Lennie, P., Pokorny, J. y Smith, V. C. (1993). Luminance. *Journal of the Optical Society of America, A*, 10(6), 1283-1293.
- Li, W., Chen, S. y DeVries, S. H. (2010). A fast rod photoreceptor signaling pathway in the mammalian retina. *Nature Neuroscience*, 13, 414-416.
- Lucas, R. J., Freedman, M. S., Muñoz, M., García-Fernández, J. M. y Foster, R. G. (1999). Regulation of the mammalian pineal by non-rod, non-cone, ocular photoreceptors. *Science*, 284(5413), 505-507.
- Lucas, R. J., Hattar, S., Takao, M., Berson, D. M., Foster, R. G. y Yau, K. W. (2003). Diminished pupillary light reflex at high irradiances in melanopsin-knockout mice. *Science*, 299(5604), 245-2477.
- Masland, R. (2005). Sensory Systems: Fine-Tuning the Visual Scene. *Current Biology*, 15(19), R808-R810.
- Matesanz, B. M., Issolio, L., Arranz, I., de la Rosa, C., Menéndez, J. A., Mar, S. y Aparicio J. A. (2011). Temporal retinal sensitivity in mesopic adaptation. *Ophthalmic & Physiological Optics: The Journal of the British College of Optometrist*, 31, 615-624.
- Müller, G .E. (1930). Über die Farbenempfindungen. *Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg. Ergänzung*, 17, 1-434.

- Murray, I. J. y Plainis, S. (2003). Contrast coding and magno/parvo segregation revealed in reaction time studies. *Vision Research*, 43(25), 2707-2719.
- Naka, K. I. y Rushton, W. A. H. (1966). S-potentials from colour units in the retina of fish (Cyprinidae). *The Journal of Physiology*, 185(3), 536-555.
- Pokorny, J., Lutze, M., Cao, D. y Zele, A. J. (2006). The color of night: surface color perception under dim illuminations. *Visual Neuroscience*, 23, 525-530.
- Polyak, S. L. (1941). *The Retina*. Chicago: University of Chicago Press.
- Provencio, I., Jiang, G., De Grip, W. J., Hayes, W. P. y Rollag, M. D. (1998). Melanopsin: An opsin in melanophores, brain, and eye. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 95(1), 340-345.
- Provencio, I., Rodriguez, I. R., Jiang, G., Hayes, W. P., Moreira, E. F. y Rollag, M. D. (2000). A novel human opsin in the inner retina. *Journal of Neuroscience*, 20(2), 600-605.
- Provencio, I., Rollag, M. D. y Castrucci, A. M. (2002). Photoreceptive net in the mammalian retina. This mesh of cells may explain how some blind mice can still tell day from night. *Nature*, 415(6871), 493.
- Reichenbach, A., Franze, K., Agte, S., Junek, S., Wurm, A., Grosche, J., Savvinov, A., Guck, J. y Skatchkov, S. (2012). "Live Cells as Optical Fibers in the Vertebrate Retina", in Selected Topics on Optical Fiber Technology, Dr. Moh. Yasin (ed.), ISBN: 978-953-51-0091-1, InTech, Available from: <http://www.intechopen.com/books/selected-topics-on-optical-fiber-technology/live-cells-asoptical-fibers-in-the-vertebrate-retina>
- Rieke F., y Rudd M. E. (2009). The challenges natural images pose for visual adaptation. *Neuron*, 64(5), 605-616.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (2000). Origin and functional impact of dark noise in retinal cones. *Neuron*, 26, 181-186.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (1998). Single photon detection by rod cells of the retina. *Reviews of Modern Physics*, 70, 1027-1036.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (1996). Molecular origin of continuous dark noise in rod photoreceptors. *Biophysical Journal*, 71, 2553-2572.
- Rodieck, R. W. (1991). "Which cells code for color?", in Pigments to Perception, A. Valbergand B. B. Lee (eds.), (NewYork: Plenum), 83-93.
- Rose, A. (1948). The sensitivity performance of the human eye on an absolute scale. *Journal of Optical Society of America*, 38, 196-208.
- Schwartz, S. H. (2010). Visual perception: A clinical orientation. Fourth edition. New York: McGraw-Hill.

- Saugstad, P. y Saugstad, A. (1959). The duplicity theory. An evaluation. *Advances in Ophthalmology*, 9, 1-51.
- Schnapf, J., Kraft, T. W. y Baylor, D. A. (1987). Spectral sensitivity of human cone photoreceptors. *Nature*, 325, 439-441.
- Shapley, R. y Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in retinal research*, 3, 263-346.
- Sharpe, L. T. y Stockman, A. (1999). Rod pathways: the importance of seeing nothing. *Trends in Neurosciences*, 22, 497-504.
- Soucy, E., Wang, Y., Nirenberg, S., Nathans, J. y Meister, M. (1998). A novel signaling pathway from rod photoreceptors to ganglion cells in mammalian retina. *Neuron*, 21, 481-493.
- Stabell, B. y Stabell, U. (2009). *The Duplicity Theory of Vision: From Newton to the Present*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sterling, P. (2004). "How retinal circuits optimize the transfer of visual information", in *The Visual Neurosciences*, L. M. Chalupa y J. Werner (eds.), (Cambridge, MA: MIT Press), 234-259.
- Sterling, P. y Freed, M. (2007). How robust is a neural circuit? *Visual Neuroscience*, 24, 563-571.
- Strettoi, E., Raviola, E. y Dacheux, R. F. (1992). Synaptic connections of the narrow-field, bistratified rod amacrina cell (A II) in the rabbit retina. *The Journal of Comparative Neurology*, 325, 152-168.
- Stockman, A., Langendörfer, M., Smithson, H. E. y Sharpe, L. T. (2006). Human cone light adaptation: From behavioral measurements to molecular mechanisms. *Journal of Vision*, 6(11), 1194-1213.
- Stockman, A., y Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: The complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic & Physiological Optics: The Journal of the British College of Optometrist*, 26(3), 225-239.
- Sun H., Pokorny J. y Smith V. C. (2001a). Control of the modulation of human photoreceptors. *Color Research and Application*, 26, S69-S75.
- Sun, H., Pokorny, J. y Smith, V. C. (2001b). Brightness Induction from rods. *Journal of Vision*, 1, 32-41.
- Sun, H., Pokorny, J. y Smith, V. C. (2001c). Rod-cone interaction assessed in inferred magnocellular and parvocellular postreceptoral pathways. *Journal of Vision*, 1, 42-54.
- Swanson, W. H., Ueno, T., Smith, V. C. y Pokorny, J. (1987). Temporal modulation sensitivity and pulse-detection thresholds for chromatic and luminance perturbations. *Journal of the Optical Society of America*, 4(10), 1992-2005.

- Valeton, J. R. y Van Norren, D. (1983). Light adaptation of primate cones: An analysis based on extracellular data. *Vision Research*, 23(12), 1539-1547.
- Virsu, V., Lee, B. B. y Creutzfeldt, O. D. (1987). Mesopic spectral responses and the Purkinje shift of macaque lateral geniculate cells. *Vision Research*, 27, 191-200.
- Von Kries, J. (1896). Über die Wirkung kurzdauernder Lichtreize auf das Sehorgan. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane*, 12, 81-101; Appendix II: "Theories of Vision", in *Treatise on Physiological Optics* volume 3 (New York: Dover, 1962); English translation by J. P. C. Southall for the Optical Society of America (1925) from the 3rd German edition of *Handbuch der physiologischen Optik* (Hamburg: Voss, 1910), 426-454.
- Wassle, H., Grünert, U., Chun, M. H. y Boycott, B. B. (1995). The rod pathway of the macaque monkey retina: identification of All-amacrine cells with antibodies against calretinin. *Journal of Comparative Neurology*, 361, 537-551.
- Weng, S., Estevez, M. E. y Berson, D. M. (2013). Mouse ganglion-cell photoreceptors are driven by the most sensitive rod pathway and by both types of cones. *PLoS One*, 8(6), e66480.
- Westheimer, G. (1967). Spatial interaction in human cone vision. *Journal of Physiology*, 190, 139-154.
- Wong, K. Y., Dunn, F. A., Graham, D. M. y Berson, D. M. (2007). Synaptic influences on rat ganglion-cell photoreceptors. *Journal of Physiology*, 582(1), 279-296.
- Wyszecki, G. y Stiles, W. S. (1982). *Color Science: concepts and methods, quantitative data and formulae*. Second edition. (Wiley).
- Zeile, A. J., Cao, D. y Pokorny, J. (2008). Rod-cone interactions and the temporal impulse response of the cone pathway. *Vision Research*, 48(26), 2593-2599.
- Zeile, A. J., Kremers, J. y Feigl, B. (2012) Mesopic rod and S-cone interactions revealed by modulation thresholds. *Journal of Optical Society of America, A*, 29(2), A19-A26.
- Zeile, A. J., Maynard, M. L. y Feigl, B. (2013). Rod and cone pathway signaling and interaction under mesopic illumination. *Journal of Vision*, 13, 1-19.
- Zeile, A. y Cao, C. (2015). Vision under mesopic and scotopic illumination. *Frontiers in psychology*, 5, Art 1594, 1-15.
- Zhao, X., Stafford, B. K., Godin, A. L., King, W. M. y Wong, K. Y. (2014). Photoresponse diversity among the five types of intrinsically photosensitive retinal ganglion cells. *Journal of Physiology*, 592, 1619-1636.

"La ciencia es una de las formas más elevadas del quehacer espiritual pues está ligada a la actividad creadora del intelecto, forma suprema de nuestra condición humana."

-René G. Favaloro-

Materiales y métodos

2

En este capítulo se describe el dispositivo experimental utilizado para medir la sensibilidad retiniana en distintas condiciones de luminancia. El mismo ha sido desarrollado y validado en el marco de la tesis doctoral de la Dra. Matesanz, pudiéndose encontrar un análisis detallado en Matesanz (2010). Antes de proseguir, quisiera aprovechar para agradecer a todos los que pusieron en funcionamiento este dispositivo experimental, personas que, de una u otra manera, me han ayudado día a día en la realización de las medidas presentadas en esta tesis. Quisiera mencionar especialmente al Dr. Juan Antonio Aparicio, a la Dra. Beatriz M. Matesanz, al Dr. Santiago Mar, a la Dra. Isabel Arranz y al Sr. Santiago González.

A continuación, se hace hincapié sólo en aquellos aspectos del dispositivo experimental relevantes para esta tesis. Se analiza el principio de funcionamiento, los elementos que incorpora y las modificaciones realizadas. Posteriormente, se describe el sistema de control del dispositivo, las calibraciones realizadas tanto en la fuente de luz como en los filtros neutros y las estrategias utilizadas para posicionar correctamente al observador y conseguir la fijación visual adecuada en los distintos tipos de medidas. Por último, se comenta la metodología psicofísica utilizada.

2.1. Dispositivo experimental

Para la realización de las medidas psicofísicas de sensibilidad retiniana necesarias para el estudio de los mecanismos de adaptación se utilizó un sistema de doble visión maxwelliana (figura 2.1). El dispositivo consta de dos haces de luz, uno de adaptación o fondo y otro de estímulo o prueba, y permite variar los tamaños angulares subtendidos desde el observador tanto del campo de adaptación como del estímulo, así como sus tiempos de presentación y el intervalo entre ambos. Además, utilizando tambores de filtros neutros, es posible trabajar en un amplio rango de luminancias, tanto de fondo como de estímulo, permitiendo estudiar los fenómenos de adaptación en diferentes condiciones de iluminación.

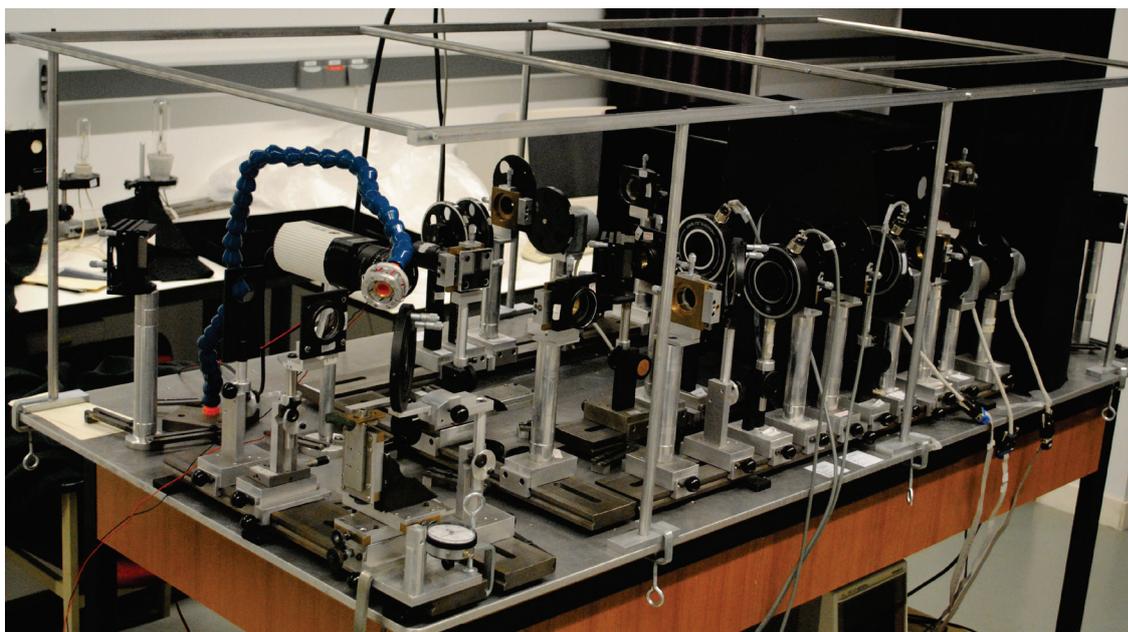


Figura 2.1. Fotografía del dispositivo experimental.

Al ser un sistema de iluminación maxwelliana, la imagen del filamento de la fuente luminosa se forma en el plano de la pupila de entrada del ojo del observador. Si, al mismo tiempo, se logra que la imagen del filamento sea menor que el diámetro pupilar en cualquier circunstancia, además de ofrecer un campo iluminado homogéneo, esto permite calcular de manera sencilla la iluminación retiniana como una función de la luminancia de la fuente luminosa y el tamaño de la imagen del filamento (Westheimer, 1966). Asimismo, la configuración maxwelliana permite independizar las medidas psicofísicas de variables como las modificaciones en el tamaño pupilar, debidas a la iluminación retiniana variable, o de la dispersión (scattering) intraocular, producido por el iris y la esclera (van den Berg, 1995).

Para conseguir que las medidas no sean afectadas por el tamaño pupilar, la imagen del filamento debe ser siempre menor que el diámetro de la pupila de entrada del observador. En el plano de la pupila, la imagen del filamento de la lámpara utilizada corresponde a la de un rectángulo vertical de 2 mm de alto por 1 mm de ancho, siendo siempre menor al diámetro pupilar de aproximadamente 4 mm obtenido (en todos los observadores) para luminancias de fondo L_b mesópicas, menores o iguales a

5 cd/m^2 . Sin embargo, en el caso de luminancias de fondo L_b fotópicas, superiores a 5 cd/m^2 , se utilizó un midriático (tropicamida 1%, Colircusi Alcon), consiguiéndose diámetros pupilares de aproximadamente 7 mm en todos los observadores.

2.1.1. Descripción detallada

En la figura 2.2 se presenta un esquema del dispositivo experimental. Mediante una línea discontinua azul (—) se representa el haz de prueba. De manera similar, el haz del campo de adaptación se representa con una línea discontinua azul celeste (— · ·). A diferencia del dispositivo experimental descrito en Matesanz (2010), ahora se utiliza sólo una fuente de luz S , común a los dos haces, consiguiendo en ambos la misma distribución espectral. Para evitar luces parásitas, dicha fuente de luz se encuentra dentro de una caja metálica de color negro mate. Con el mismo fin, todo el dispositivo experimental se encuentra debajo de una cortina negra (en la figura 2.1 se puede ver el armazón que normalmente soporta dicha cortina).

El haz de estímulo o prueba llega al ojo del observador al reflejarse previamente en el espejo E_p . Al mismo tiempo, el haz del campo de adaptación o fondo sale de la fuente S , se refleja en el espejo E_{CA} y mediante el divisor de haz BS_{CA} se solapa con el haz de estímulo. De esta manera, ambos haces alcanzan la pupila de entrada del ojo del observador de manera solapada. La configuración actual del sistema permite conseguir que las imágenes del filamento de la lámpara S , formadas por cada haz en la pupila de entrada del observador, tengan tamaños muy similares.

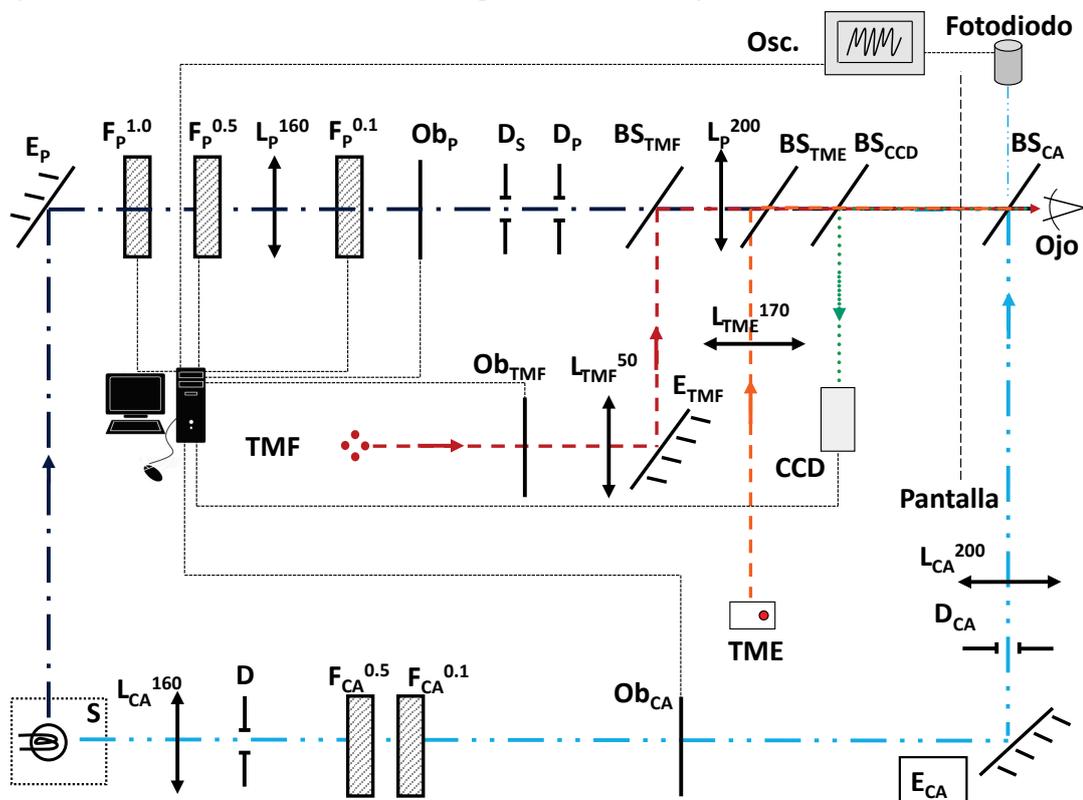


Figura 2.2. Esquema del dispositivo experimental. Los subíndices CA y P hacen referencia a elementos del haz del campo de adaptación y del haz de la prueba respectivamente. De manera similar, los subíndices TMF y TME hacen referencia a elementos del test para la medida foveal y del test para las medidas excéntricas. En el caso de los superíndices, en los tambores de filtros neutros hacen referencia al paso de densidad óptica entre filtros consecutivos, mientras que para las lentes representan la focal.

En el haz de estímulo se ubican un espejo (E_P), tres tambores de filtros neutros ($F_P^{1.0}$, $F_P^{0.5}$ y $F_P^{0.1}$), dos lentes (L_P^{160} y L_P^{200}), un obturador (Ob_P), un diafragma de campo (D_S), un diafragma (D_P) y cuatro divisores de haz (BS_{TMF} , BS_{TME} , BS_{CCD} y BS_{CA}). En el haz del campo de adaptación encontramos un diafragma de campo (D), dos tambores de filtros neutros ($F_{CA}^{0.5}$ y $F_{CA}^{0.1}$), dos lentes (L_{CA}^{160} y L_{CA}^{170}), un obturador (Ob_{CA}) y un diafragma (D_{CA}). Con el fin de disminuir los efectos de las aberraciones cromáticas, todas las lentes utilizadas en ambos haces (L_P^{160} , L_P^{200} , L_{CA}^{160} y L_{CA}^{170}) son dobletes acromáticos.

En relación a los diafragmas de campo del haz de prueba (D_S) y del haz del campo de adaptación (D), las lentes L_P^{160} y L_{CA}^{160} forman sobre ellos una imagen intermedia de la fuente S , de modo que limitan el tamaño de la imagen que ha de formarse posteriormente en el plano de la pupila de entrada.

El diafragma variable D_{CA} permite modificar el tamaño angular subtendido por el campo de adaptación en la pupila de entrada del observador. Está situado en el plano focal de la lente L_{CA}^{170} , consiguiendo que la imagen se forme en el infinito y evitando los efectos de la acomodación en el observador emetropizado. En el caso del haz de prueba, el diafragma D_P también está en el plano focal de la lente L_P^{200} para lograr que su imagen se forme en el infinito y evitar así los efectos de la acomodación en el observador. Este diafragma permite variar el tamaño angular del test subtendido desde la pupila de entrada del observador.

Además de los ya descritos, en el esquema se observan otros haces complementarios. En línea discontinua verde (•••) se representa el haz correspondiente a la cámara de monitorización de la posición pupilar. Dicha cámara enfoca el plano donde se forma la imagen de la fuente S a través de las lentes L_{CA} y L_P , plano en el que se posicionará la pupila del observador. El divisor de haz BS_{CCD} permite obtener la imagen de la pupila en la cámara CCD. En línea discontinua roja (—→) se representa el haz del test de fijación para las medidas foveales (TMF), mientras que en línea discontinua naranja (—→) se representa el haz del test fijación para las medidas excéntricas (TME). Estos dos haces permiten al observador mantener la fijación para, en cada caso, posibilitar la proyección de la imagen en la zona de la retina en estudio. La función de los divisores de haz BS_{TMF} y BS_{TME} es superponer estos haces con los de estímulo y adaptación.

Los divisores de haz son elementos muy importantes del dispositivo experimental, ya que permiten separar o combinar los haces de luz. Todos los utilizados en el mismo (BS_{TMF} , BS_{CA} , BS_{CCD} y BS_{TME}) son los llamados de película (pellicle en inglés). Estas películas son membranas de celulosa con un espesor de 2 μm que se extienden sobre un anillo metálico que les permite ser fijadas en un soporte adecuado. Con respecto a la luz incidente, tienen la particularidad de transmitir el 90% y reflejar el 10% restante con un mínimo de absorción, aberraciones cromáticas e imágenes residuales. Además, de acuerdo a la información suministrada por el fabricante, los efectos que producen sobre la polarización de la luz en el rango visible son despreciables.

Los tambores de filtros están compuestos por discos rotatorios colocados sobre un soporte. Cada disco posee 6 posiciones que permiten colocar filtros de 25 mm de diámetro. Los tambores del haz del estímulo ($F_P^{1.0}$, $F_P^{0.5}$ y $F_P^{0.1}$) poseen un motor paso a paso que permite su control desde un ordenador central. Los pasos de densidad de los filtros neutros en los discos de estos tambores son de 1.0, 0.5 y 0.1 unidades logarítmicas respectivamente, permitiendo al dispositivo experimental variaciones en la luminancia desde 0.1 hasta 8 unidades logarítmicas, en pasos de 0.1. Los tambores del haz del campo de adaptación ($F_{CA}^{0.5}$ y $F_{CA}^{0.1}$) no poseen motor y los pasos de densidad de sus filtros neutros son de 0.5 y 0.1 unidades logarítmicas respectivamente, con un rango de variación de la luminancia de 0.1 a 3.0 unidades logarítmicas.

Los obturadores (Ob_P , Ob_{CA} y Ob_{TMF}) permiten controlar el tiempo de exposición de los haces en los que se encuentran. Los obturadores utilizados son los Uniblitz VS25STO-100, cuyo cierre y apertura son controlados desde un ordenador central. La precisión en los tiempos de apertura y cierre fue comprobada in situ a través de un fotodiodo conectado a un osciloscopio (Osc.). Los resultados obtenidos mostraron que ambos tiempos son repetitivos con una precisión del orden del milisegundo (figura 2.3)

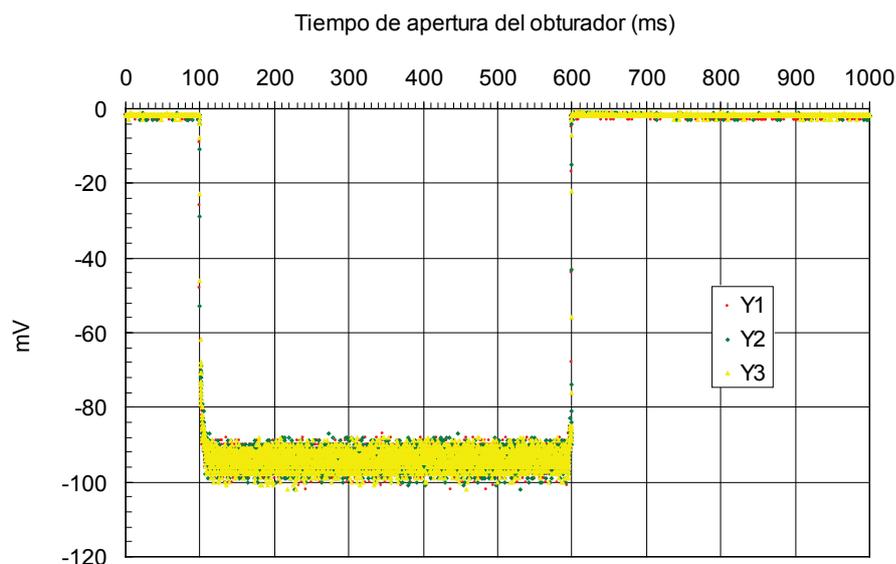


Figura 2.3. Señal registrada por el fotodiodo y visualizada en un osciloscopio para un tiempo de apertura de 500 ms. *Extraído de Matesanz (2010).*

El test de fijación para la medida foveal (TMF) está conformado por una placa de PMMA⁴ fijada a un desplazador XY mediante cuatro tornillos. Esta placa posee cuatro pequeños orificios que conforman un rombo (figura 2.4). A su vez, detrás de cada orificio se ubica un LED que lo transilumina. Los LEDs utilizados tienen una longitud de onda central de 630 nm y se encuentran dentro de una carcasa negra que evita la difusión de la luz que emiten. Cada punto transiluminado subtiende en la pupila de entrada del observador un ángulo de 0.45° , dos lo hacen en la dirección vertical mientras que los dos restantes lo hacen en la horizontal. Para evitar inestabilidad en la fijación, se recomienda que el TMF sea menor a 1° (Finkelstein y Hood, 1982).

⁴ Siglas del polimetacrilato de metilo, conocido comúnmente como acrílico o metacrilato.

Además, el TMF utilizado tiene forma de rombo para conseguir que el observador fije en el centro del mismo, lugar donde será presentado el estímulo junto con el campo de adaptación. Las lentes L_{TMF}^{50} y L_{TME}^{200} permiten que la imagen de estos puntos se forme en el infinito, consiguiendo así evitar la acomodación.

El obturador Ob_{TMF} permite controlar el tiempo de presentación del TMF. Dicho tiempo debe ser tal que permita al observador conseguir la fijación foveal antes de desaparecer (cierre del Ob_{TMF}) para dar paso a la presentación del estímulo y/o del campo de adaptación (apertura de los obturadores Ob_P y Ob_{CA}).

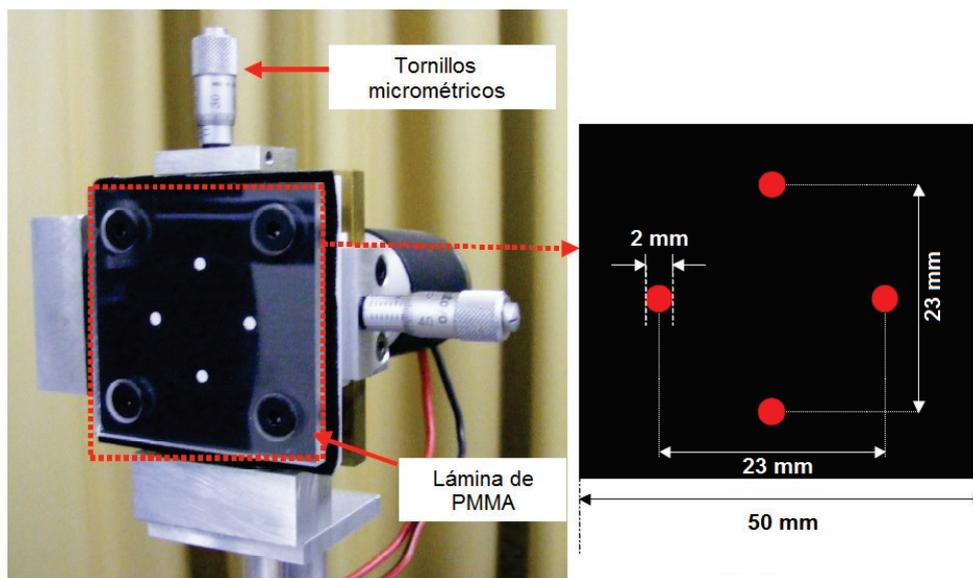


Figura 2.4. Test de fijación foveal TMF. Extraído de Matesanz (2010).

El test de fijación para las medidas excéntricas (TME) está compuesto por dos LEDs de longitud de onda central de 630 nm dentro de una carcasa negra. Sin embargo, los dos LEDs que posee transiluminan un único punto en una placa de PMMA. Como el TME permanece siempre encendido, no es necesario el uso de un obturador como en el caso del TMF. La lente L_{TME}^{200} permite que la imagen de este punto de fijación se forme en el infinito. Dicha imagen subtende un ángulo de $8.6'$ en la pupila de entrada del observador. Esto permite que el observador pueda ver el test de fijación, el estímulo y el campo de adaptación simultáneamente y en el infinito, condición necesaria para realizar las medidas excéntricas.

Con el fin de variar la posición del TME para realizar medidas en diferentes excentricidades retinianas, el mismo está montado sobre un desplazador que permite el movimiento en un eje, en este caso perpendicular al del haz de luz que lo atraviesa y contenido en un plano paralelo al de la mesa del experimento. De este modo, el test puede ser utilizado en excentricidades que van desde la fóvea (0°) hasta los 15° en un meridiano retiniano horizontal. Una vuelta de la manivela que permite el movimiento del desplazador corresponde a un desplazamiento lineal de 1 mm, equivalente a 0.3° de giro del ojo. Así, para realizar una medida a 3° de excentricidad serían necesarias 10 vueltas de la manivela con respecto a la posición del TME centrado en la fóvea.

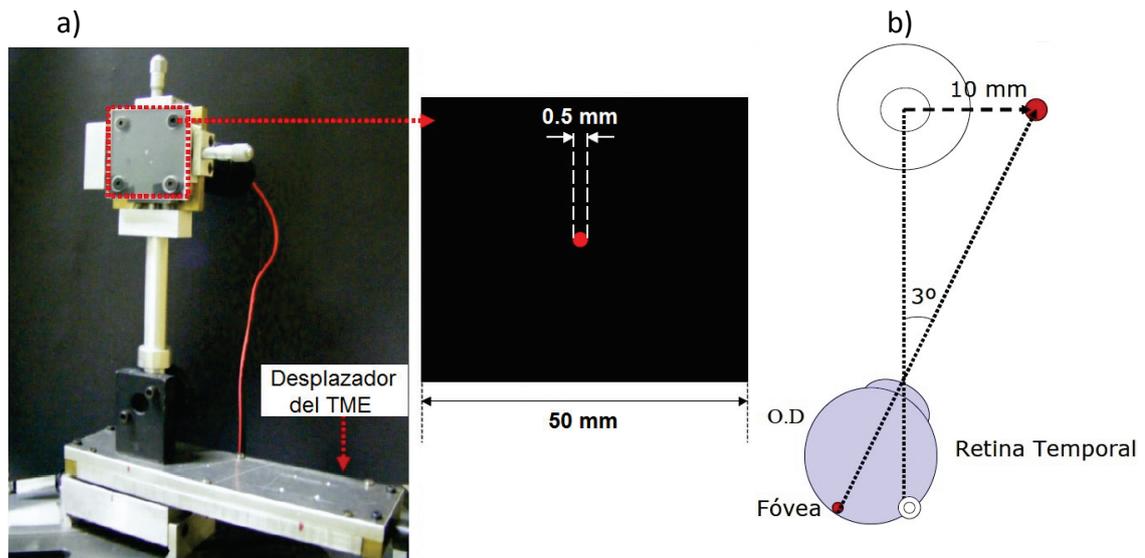


Figura 2.5. Test de fijación excéntrica TME. A) Fotografía del test en el montaje. B) Detalle del desplazamiento del TME en la realización de una medida excéntrica. *Extraído de Matesanz (2010).*

Antes se mencionó que la iluminación en el dispositivo experimental es maxwelliana, es decir, que la imagen del filamento de la fuente luminosa S se forma en el plano de la pupila de entrada del ojo del observador. Para lograr esto y que, a su vez, dicha imagen esté centrada en la pupila de entrada del ojo del observador, se utiliza un desplazador XYZ (figura 2.6) que permite modificar la posición del observador. Este centrado es controlado mediante la cámara CCD que posee el dispositivo experimental. Sin embargo, cuando el observador mira el TME, la posición del filamento se descentra con respecto al centro pupilar foveal debido al giro ocular. Para evitar esto en las medidas excéntricas y conseguir que el filamento siempre esté centrado en la pupila, se determinó el desplazamiento pupilar necesario para compensar la desviación. Esta traslación del ojo del observador en el eje X se consigue con el desplazador XYZ y es cuantificada mediante un reloj comparador que indica la posición del mismo (figura 2.6).

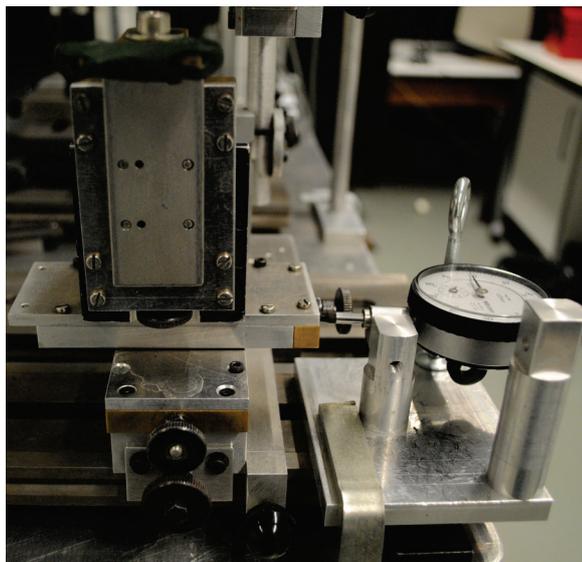


Figura 2.6. Detalle del desplazador XYZ junto con el reloj comparador.

2.1.2. Sistema de control

Un programa informático permite controlar el dispositivo experimental desde un ordenador central. Posibilita la apertura y cierre de los obturadores que determinan los tiempos de presentación del TMF, así como del campo de adaptación y de la prueba. El sistema está diseñado de manera tal que permite el control de los tiempos de presentación así como de los retardos entre los obturadores (figura 2.7)

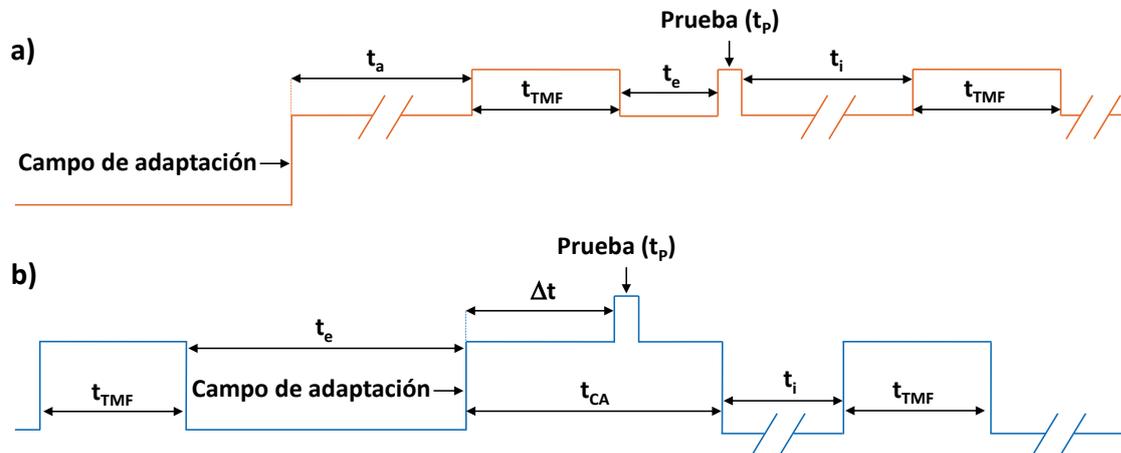


Figura 2.7. Tiempos controlados por el programa informático que gestiona el dispositivo experimental. A) Diagrama temporal para el paradigma psicofísico con campos de adaptación estacionarios (LA). B) Diagrama temporal para el paradigma psicofísico con campos de adaptación transitorios (SOA).

En la figura 2.7a se representa el diagrama temporal para el paradigma psicofísico LA, en el que el campo de adaptación está siempre encendido. Incluye las siguientes indicaciones: t_a , tiempo de adaptación a la luminancia del campo de adaptación antes de comenzar con las medidas; t_{TMF} , tiempo de presentación del TMF; t_e , tiempo de espera entre el cierre del obturador Ob_{TMF} y la apertura del obturador Ob_P ; t_p , tiempo de presentación de la prueba; t_i , intervalo entre el cierre del obturador Ob_P y la apertura del obturador Ob_{TMF} para comenzar el ciclo nuevamente.

En la figura 2.7b se representa el diagrama temporal para el paradigma psicofísico SOA, en el que el encendido de la prueba presenta un desfase con el encendido del campo de adaptación. El diagrama incluye las siguientes indicaciones: t_{TMF} , tiempo de presentación del TMF; t_e , tiempo de espera entre el cierre del obturador Ob_{TMF} y la apertura del obturador Ob_{CA} ; Δt , intervalo de tiempo entre la apertura del obturador Ob_{CA} y la apertura del obturador Ob_P ; t_p , tiempo de presentación de la prueba (hasta el cierre del obturador Ob_P); t_{CA} , tiempo de presentación del campo de adaptación (hasta el cierre del obturador Ob_{CA}); t_i , intervalo entre el cierre del obturador Ob_{CA} y la apertura del obturador Ob_{TMF} para comenzar el ciclo nuevamente.

Por otra parte, el programa también controla los motores paso a paso de los tambores de filtros del haz de la prueba (figura 2.8). Estos motores permiten rotar la posición de los discos de filtros un ángulo de 360° en ambas direcciones. Para permitir variaciones de densidad desde 0.1 hasta 8 unidades logarítmicas, el programa combina las posiciones más adecuadas de los tambores de filtros (las posiciones de los filtros en los tambores están numeradas). Así, rotando los motores en ambas direcciones, consigue la combinación de filtros más adecuada en cada caso, ya que optimiza el tiempo dependiendo de la posición previa de cada tambor.

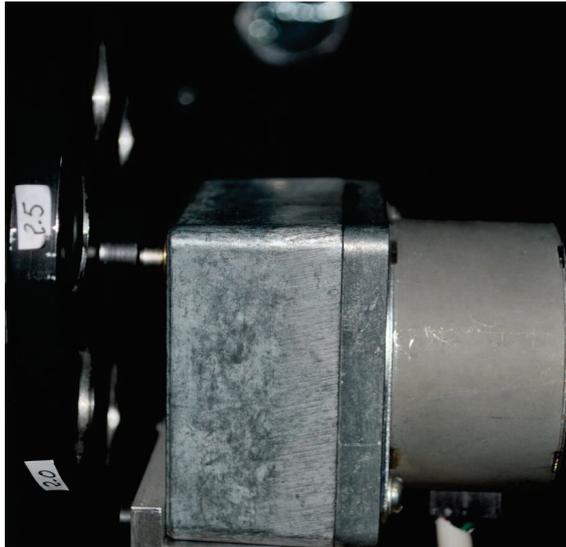


Figura 2.8. Tambor de filtros neutros con motor paso a paso acoplado.

2.2. Fuente de luz

Para el estudio de los procesos de adaptación retiniana los trabajos psicofísicos clásicos típicamente han utilizado fuentes de luz blanca policromática. A continuación, se analiza la lámpara incandescente utilizada en el dispositivo experimental.

2.2.1. Caracterización espectral

La fuente de luz *S* está compuesta por una lámpara halógena incandescente de 50 W con filamento de tungsteno (figura 2.9), alimentada con una corriente continua estable de 4 A por medio de una fuente de alimentación. La lámpara utilizada tiene una temperatura de color⁵ de 3000 K.

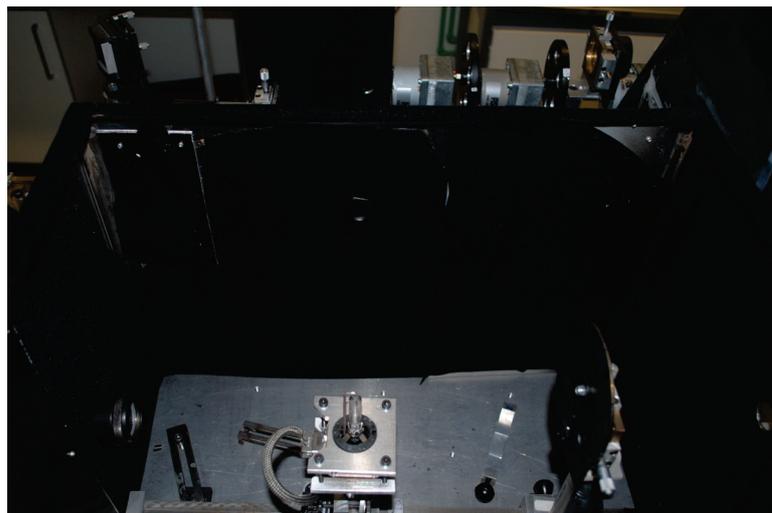


Figura 2.9. Lámpara halógena utilizada en el dispositivo experimental, ubicada dentro de la caja metálica. Para evitar luces parásitas, dicha caja está pintada de color negro mate por fuera y recubierta con fieltro de color negro por dentro.

⁵ Para profundizar en este concepto ver Anexo I.

La figura 2.10 muestra la densidad espectral de irradiancia absoluta E_λ de la lámpara utilizada en el dispositivo experimental. Dicha curva de emisión ha sido obtenida en el laboratorio de Espectroscopía de Emisión de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Valladolid, alimentando la lámpara con una corriente estabilizada de 4 A y ubicándola a 50 cm de la rendija de entrada de un espectrómetro, equipado con un monocromador (0.1 nm/canal a 500 nm) y un analizador óptico multicanal. Para obtener valores absolutos, el espectrómetro fue calibrado utilizando una lámpara halógena incandescente calibrada en el National Institute of Standards and Technology (NIST).

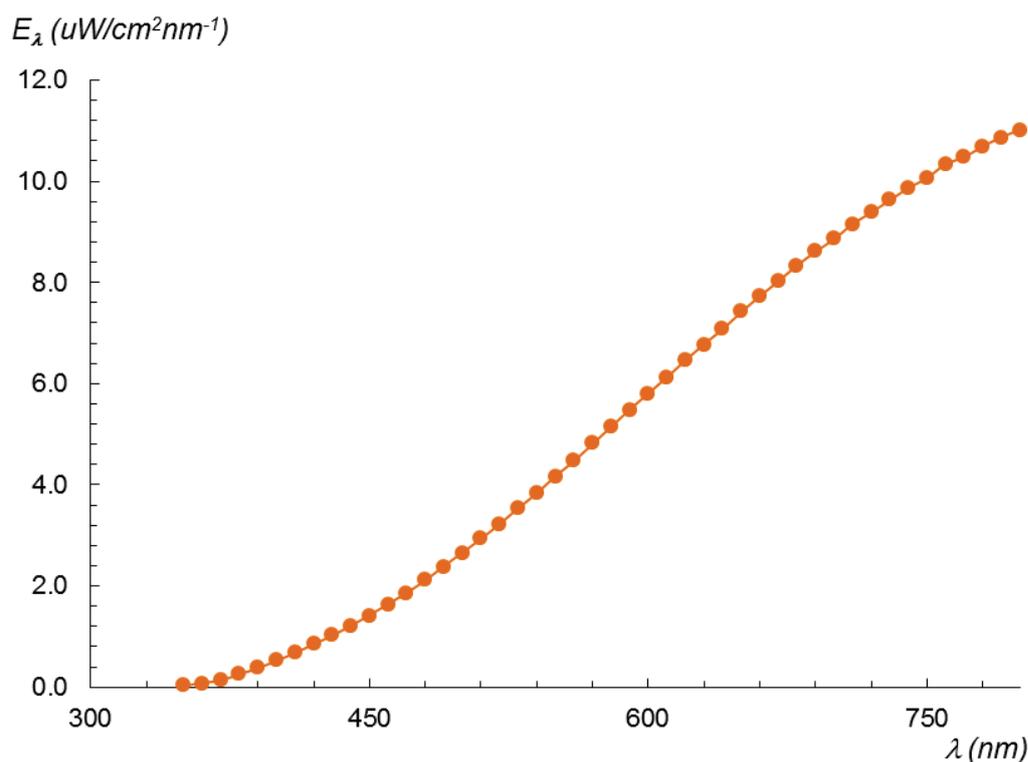


Figura 2.10. Curva de emisión de una lámpara incandescente halógena con filamento de tungsteno y una temperatura de color de 3000 K. La curva representa la densidad espectral de irradiancia absoluta E_λ en el plano de la rendija del monocromador.

Otro parámetro importante a la hora de caracterizar una fuente de luz es el ratio S/P. Dado que la sensibilidad retiniana es diferente en niveles de luminancia fotópica y mesópica, existe una curva para representar la eficiencia luminosa fotópica, denominada $V(\lambda)$, y otra para representar la eficiencia luminosa escotópica, denominada $V'(\lambda)$. La densidad espectral de irradiancia es una magnitud radiométrica, por lo que a la hora de evaluar su efecto en un observador (fotometría), es necesario considerar alguna de las curvas de eficiencia luminosa antes mencionadas. Así, cada fuente luminosa tendrá un ratio S/P característico, calculado como el cociente de la estimulación que produce en niveles escotópicos (S, del inglés Scotopic) y la que produce en niveles fotópicos (P, del inglés Photopic).

La estimulación escotópica se calcula a partir de la densidad espectral de irradiancia y la curva $V'(\lambda)$; de manera similar, la estimulación fotópica se calcula utilizando la curva $V(\lambda)$. Como el ratio S/P es un valor constante que caracteriza a la fuente de luz,

suele ser provisto por el fabricante. En el caso de la lámpara utilizada en el dispositivo experimental el ratio fue calculado, obteniendo un valor de 1.43. Para más detalles sobre este cálculo, así como para profundizar en este y otros conceptos fotométricos, consultar el Anexo I incluido en esta memoria.

2.2.2. Medida de la luminancia

Conocer la luminancia en el haz del estímulo y del campo de adaptación es fundamental, ya que proporciona información sobre la cantidad de luz que alcanza el plano de la pupila del observador. Así, la luminancia de ambos haces debe ser medida antes de cada experimento. Para la realización de estas medidas se utilizó un luminancímetro Spectra Pritchard modelo 1980A (figura 2.11). Es importante tener en cuenta que las medidas que proporciona este dispositivo están siempre referidas a la sensibilidad espectral fotópica, como corresponde al filtro CIE que incorpora este dispositivo.

En primer lugar se determinó el nivel de la línea de base (offset en inglés) del propio luminancímetro y el ruido intrínseco del dispositivo experimental en condiciones ambientales de oscuridad. Para ello, se apantallaron todos los posibles elementos causantes de dispersión de luz. Una vez realizado el apantallamiento, se midió la luminancia que percibiría el observador en su posición de medida sin que se le mostrara haz de luz alguno. Como era de esperar, se comprobó que el ruido propio del luminancímetro es mayor con un campo de medida (spot en inglés) pequeño. Por esta razón, para la medida de la luminancia en oscuridad total se utilizó el mayor ángulo de medida posible (3° de tamaño angular), obteniendo un valor medio de luminancia de $3.5 \times 10^{-6} \text{ cd/m}^2$ (con un error de $\pm 1.5 \times 10^{-6} \text{ cd/m}^2$).

Posteriormente, para medir la luminancia, se situó el luminancímetro directamente sobre el haz del estímulo, enfocado en el plano del diafragma D_p para el haz de prueba y en el plano del diafragma D_{CA} para el campo de adaptación. Utilizando una comprobación basada en la igualación psicofísica de semicampos, Matesanz (2010) ya había demostrado la idoneidad de dicha técnica de medida.



Figura 2.11. Componentes del luminancímetro Spectra Pritchard utilizado. En la imagen de la izquierda se muestra el cabezal óptico, mientras que en la de la derecha se muestra la consola de control.

2.2.3. Medida de las fluctuaciones de la emisión de la fuente de luz

Este tipo de lámparas, al ser de incandescencia, poseen una vida útil limitada. Con el fin de controlar su estabilidad en el tiempo se midió diariamente la luminancia de la fuente de luz S. Durante el período en el que se prolongaron los experimentos se obtuvieron variaciones en el logaritmo de la luminancia menores al 1.5%.

Para comprobar las derivas térmicas de la lámpara utilizada en el dispositivo experimental, los valores de luminancia desde el instante de encendido hasta alcanzar las 5 horas fueron medidos en intervalos de 15 minutos. En la figura 2.12 se representa, en función del tiempo, el valor del logaritmo de la luminancia de la fuente S normalizado al valor tomado en el inicio del experimento.

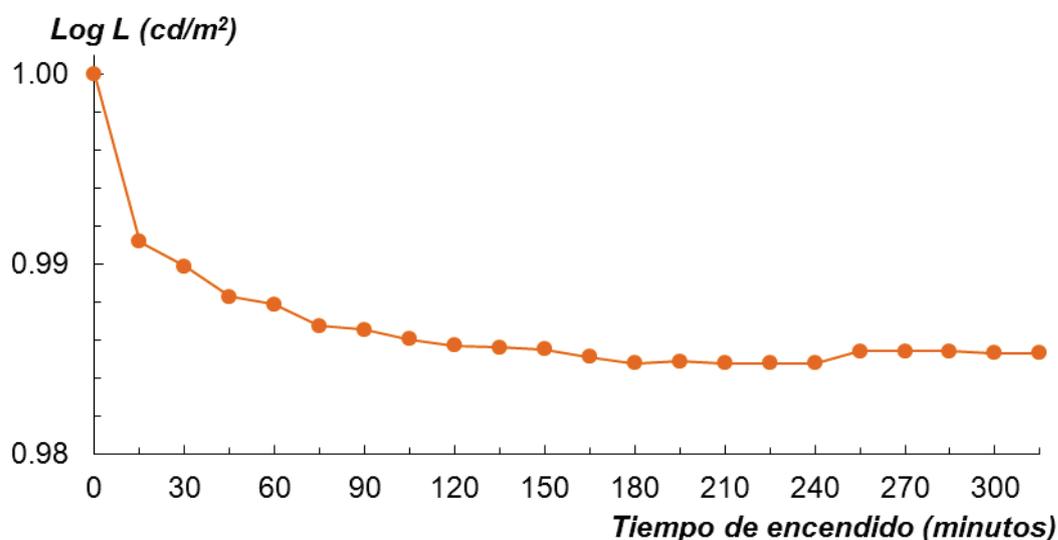


Figura 2.12. Evolución temporal normalizada del logaritmo de la luminancia de la fuente S durante 5 horas.

Se puede observar que, en el momento del encendido, el valor de la luminancia presenta un pico que disminuye notablemente en los primeros 15 minutos. Transcurrida una hora desde el encendido las fluctuaciones son mínimas, siendo la máxima diferencia observada cercana al 0.31%. Este valor corresponde a la diferencia entre el valor de luminancia medido a los 60 minutos (máximo) y el obtenido a los 180 minutos (mínimo).

Con el fin de asegurar la estabilidad de la lámpara durante el transcurso de una serie de medidas, el dispositivo experimental fue siempre encendido, al menos, una hora antes de comenzar a medir.

2.3. Calibración de filtros

Debido a su importancia en el sistema experimental, los filtros neutros utilizados han sido caracterizados tanto desde la perspectiva de la densidad óptica como de la transmitancia espectral.

2.3.1. Medida de la densidad óptica real

Los filtros utilizados en el dispositivo han sido calibrados utilizando el luminancímetro Spectra Pritchard antes mencionado. Con el valor obtenido de la transmitancia luminosa de cada filtro (T) se ha calculado la densidad óptica real de los mismos (D) con un error de ± 0.02 (error estimado a partir de medidas realizadas en diferentes días). En las tablas 2.1 y 2.2 se indica la densidad óptica calculada para cada filtro y su correspondiente densidad nominal (densidad dada por el fabricante). Se puede observar que, en algunos casos, no se corresponden exactamente.

Tabla 2.1					
$F_P^{0.1}$		$F_P^{0.5}$		$F_P^{1.0}$	
Densidad nominal	Densidad medida	Densidad nominal	Densidad medida	Densidad nominal	Densidad medida
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
0.10	0.10	0.50	0.53	1.00	1.10
0.20	0.20	1.00	1.00	2.00	1.91
0.30	0.30	1.50	1.49	3.00	2.92
0.40	0.40	2.00	2.03	4.00	4.98
0.50	0.53	2.50	2.57	5.00	6.65

Tabla 2.1. Densidad óptica nominal y real para los filtros situados en el haz del estímulo. *Extraído de Matesanz (2010).*

Tabla 2.2			
$F_{CA}^{0.1}$		$F_{CA}^{0.5}$	
Densidad nominal	Densidad medida	Densidad nominal	Densidad medida
0.00	0.00	0.00	0.00
0.10	0.11	0.50	0.53
0.20	0.24	1.00	1.11
0.30	0.33	1.50	1.45
0.40	0.43	2.00	2.05
0.50	0.53	2.50	2.55

Tabla 2.2. Densidad óptica nominal y real para los filtros situados en el haz del campo de adaptación. *Extraído de Matesanz (2010).*

2.3.2. Medida de la transmitancia espectral

Se verificó también la capacidad de los filtros de transmitir con el mismo coeficiente de atenuación todas las longitudes de onda del espectro visible (neutralidad). Para ello

se utilizó un espectrofotómetro Safas Monaco Próximo UV-Visible Easyspec II. En la figura 2.13 se representa la densidad óptica de los filtros de densidad nominal 0.1, 0.5 y 1 en función de la longitud de onda. Los resultados evidencian que los filtros utilizados tienen una transmisión adecuada en todas las longitudes de onda del espectro visible, variando ligeramente a partir de 670 nm. Sin embargo, debido a que la curva de eficiencia luminosa del sistema visual humano transmite valores significativamente bajos en esas longitudes de onda, este comportamiento no es relevante para las medidas desarrolladas en esta tesis.

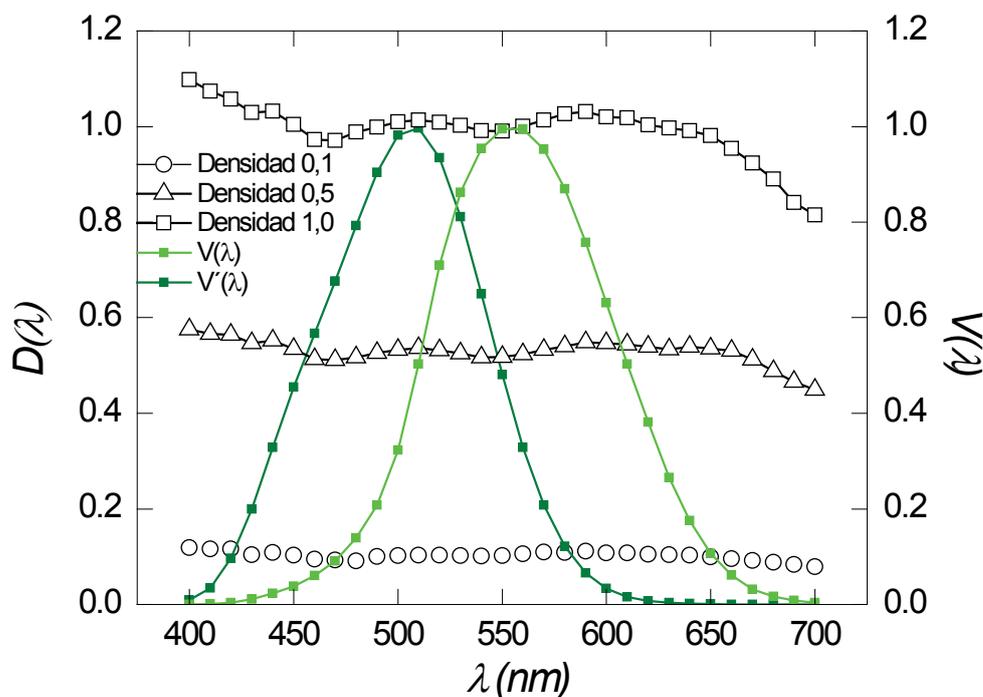


Figura 2.13. Densidad óptica de los filtros de 0.1, 0.5 y 1.0 en función de la longitud de onda. *Extraído de Matesanz (2010).*

2.4. Posicionamiento del observador

El posicionamiento del observador es un factor clave para lograr que la imagen del filamento de la fuente de luz S quede centrada en la pupila de entrada de su ojo. Este centrado es lo que permite asegurar que toda la luz proveniente de la fuente de luz pase a través de la pupila de entrada del ojo del observador. En la práctica psicofísica existen diversas estrategias para estabilizar la posición del ojo del observador. Para las medidas realizadas en esta tesis se optó por continuar utilizando la técnica de una impresión dental fijada a un desplazador XYZ.

2.4.1. Impresión dental

Para cada observador se moldeó una impresión dental que fue utilizada en cada una de sus sesiones de medida (figura 2.14). El proceso de realización es sencillo ya que el material de la impresión dental está constituido por un polímero termoplástico. Luego de sumergirlo en agua caliente y alcanzar la temperatura recomendada por el fabricante, se lo coloca sobre una pieza metálica sujeta a un desplazador XYZ y se le pide al sujeto que muerda manteniendo la posición que luego se utilizará para las medidas. Para acoplar la impresión dental al dispositivo experimental se utiliza el

desplazador XYZ antes mencionado. Este es un sistema con tres grados de libertad que, mediante unos tornillos de paso fino y alta precisión, permite variar la posición del observador hasta lograr que la imagen del filamento de la fuente de luz S quede centrada en la pupila de entrada del ojo del observador, con independencia de sus características faciales.



Figura 2.14. Impresión dental sobre la pieza metálica.

2.4.2. Control pupilar

Para monitorizar la pupila se utilizó una cámara CCD Retiga Exi modelo Fast 1394 con un filtro acoplado. La estrategia adoptada se basa en la utilización de radiación infrarroja para iluminar la pupila, técnica muy utilizada en estudios de respuesta pupilar (Spadea et al., 2005; Colombo et al., 2007). Al no interferir con los procesos de adaptación visual, el uso de radiación infrarroja evita la miosis asociada con la adaptación a la luz visible. Al mismo tiempo, permite hacer un seguimiento del centrado pupilar durante las medidas psicofísicas de contraste umbral sin interferir en los resultados obtenidos.

En este caso, la pupila es iluminada por 8 LEDs infrarrojos con una longitud de onda central de 830 nm. Así, el filtro acoplado a la cámara permite el paso de la radiación infrarroja y bloquea la luz visible, permitiendo que la cámara esté recibiendo en todo momento la imagen de la pupila a través del haz reflejado por el BS_{CCD}. En la figura 2.15 se muestra una imagen del plano pupilar del ojo de un observador obtenida mediante esta estrategia.



Figura 2.15. Imagen del plano pupilar del ojo de un observador.

2.5. Metodología psicofísica

Como la respuesta a un estímulo, en este caso visual, puede depender en gran medida del observador, se han desarrollado métodos psicofísicos con el objetivo de aumentar la precisión y minimizar los errores. Sin embargo, al ser subjetivos, los resultados obtenidos pueden depender tanto del propio observador como del método psicofísico utilizado. Entre los métodos más usados se encuentran el de los límites y el de los estímulos constantes.

El método de los límites consiste en presentar al observador un estímulo que se encuentra por debajo del umbral, método ascendente, o por encima del umbral, método descendente, variando gradualmente el parámetro de control, en este caso la luminancia, en la dirección de acercamiento al umbral hasta que el observador perciba o deje de percibir el estímulo (Artigas et al., 1995).

El método de los estímulos constantes, reconocido en la literatura como el más adecuado para medidas del tipo de las realizadas en esta tesis, consiste en presentar al observador, de manera aleatoria, una serie de estímulos prefijados. Estos estímulos tienen intensidades fijas, entre cinco y siete diferentes, todas cercanas al valor del umbral. Cada serie aleatoria se presenta alrededor de 20 veces y, ante cada estímulo, el observador debe responder si es capaz de percibirlo o no. A partir de las respuestas del observador, en este segundo método se obtiene una función psicométrica (figura 2.15), función que ofrece la probabilidad de detección del estímulo. Esta corresponde a la integral de la distribución normal de probabilidad y tiene forma de ojiva. Generalmente, el umbral es considerado como aquel valor de L en el que el estímulo es percibido el 50% de las veces (Kalloniatis y Luu, 2011).

Debido a que cada método psicofísico presenta diferentes características, Matesanz (2010) realizó experimentos utilizando los dos métodos antes mencionados con el objetivo de, en función de las diferencias encontradas, decidir cuál era el más conveniente según el tipo y cantidad de pruebas a realizar con el dispositivo experimental diseñado, dependiendo de la clase de estudio. En la figura 2.16 se muestran las curvas psicométricas obtenidas en un observador con el dispositivo experimental para el método de límites, ascendente y descendente, y para el método de estímulos constantes.

Como la diferencia entre el método psicofísico de los estímulos constantes y el de los límites nunca superó las 0.15 unidades logarítmicas, para la realización de las medidas de esta tesis se optó por el método de los límites, combinando el método ascendente con el descendente en un procedimiento de escalera (staircase en inglés). Esta decisión estuvo motivada, además, por la necesidad de optimizar el procedimiento experimental debido al elevado número de pruebas requeridas. En este sentido, Matesanz (2010) evaluó el efecto de la fatiga para distintos observadores en las medidas de luminancia umbral, recomendando una duración total de cada sesión menor a 90 minutos. Así, el método de escalera utilizado permite realizar una cantidad razonable de medidas en el tiempo recomendado para disminuir los posibles efectos de la fatiga, garantizando, además, una diferencia aceptable con respecto al método de los estímulos constantes (Matesanz, 2010).

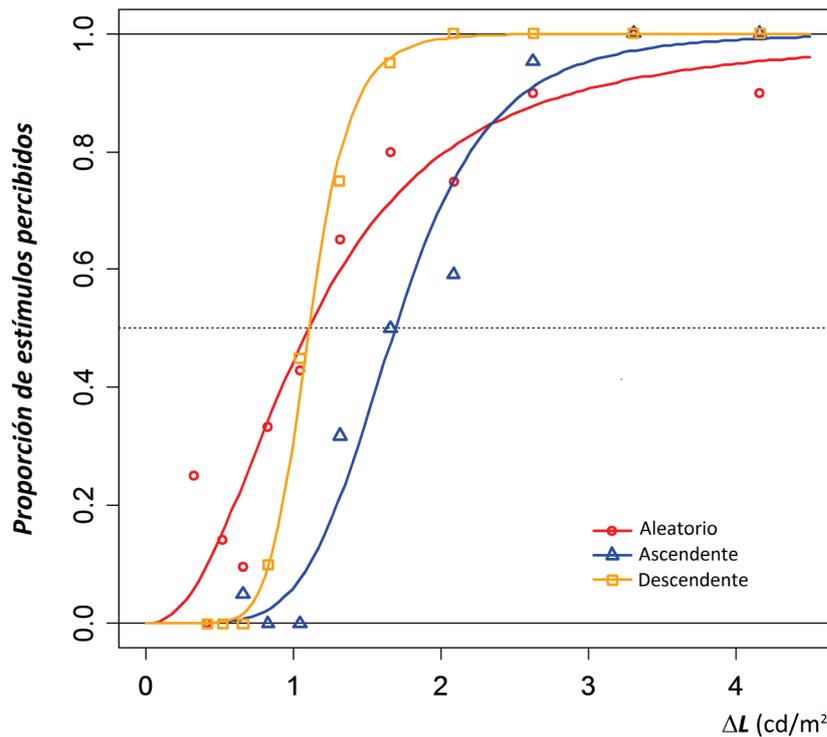


Figura 2.16. Ajuste de los datos obtenidos con el dispositivo experimental utilizando diferentes métodos psicofísicos. *Extraído de Matesanz (2010).*

A continuación se detalla el procedimiento seguido en la realización de las medidas. Antes de comenzar con la determinación del contraste umbral y para que el observador se familiarice con la detección, se enseñan, de manera aleatoria, estímulos con una luminancia superior a la luminancia del fondo (situación de alto contraste) para que el observador perciba el estímulo, y estímulos con una luminancia similar a la del fondo (situación de bajo contraste) para que el observador no lo perciba. Así, una vez asimilada la situación de percepción y no percepción del estímulo y teniendo una idea del rango en el que se encuentra el umbral, se inicia el procedimiento de escalera. Ante cada estímulo presentado el observador debe responder si es capaz de percibirlo (SI) o, por el contrario, no puede (NO).

La primera serie de estímulos a presentar comienza con un estímulo por debajo del umbral y, de manera escalonada, se comienza a incrementar la luminancia hasta alcanzar el límite en el que el observador perciba el estímulo. La intensidad umbral para esta serie es estimada como el punto medio entre la intensidad correspondiente al último NO del observador y su primer SI. Luego, una segunda serie es presentada pero comenzando ahora por un estímulo con una intensidad en el límite superior determinado previamente. Así, de manera escalonada, se va disminuyendo la intensidad del estímulo presentado hasta alcanzar el límite inferior. La intensidad umbral para esta serie es estimada como el punto medio entre la intensidad del estímulo correspondiente al último SI y el primer NO. Estas series son repetidas en sentido ascendente o descendente de manera aleatoria, un total de tres a cuatro veces en cada sentido. Finalmente, la intensidad del umbral es determinada haciendo el promedio de todas las intensidades correspondientes a los puntos medios determinados previamente.

2.6. Referencias

- Artigas, J. M., Capilla, P., Felipe, A., Pujol, J. (1995). *Óptica Fisiológica: psicofísica de la visión*. Interamericana McGraw-Hill.
- Colombo E., Comastri S., Issolio L. y Echarri R. (2007). Pupil light reflex produced by glare under mesopic adaptation. *Journal of Light & Visual Environment*, 31 (2), 70-79.
- Finkelstein, M. A. y Hood, D. C. (1982). Opponent-color cells can influence detection of small, brief lights. *Vision Research*, 22, 89-95.
- Kalloniatis, M. y Luu, C. (2011). Part VIII: "Psychophysics of Vision", *Psychophysics of Vision*, in *Web Vision. The organization of the retina and visual system*, H. Kolb, R. Nelson, E. Fernández y B. W. Jones (eds), John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>
- Matesanz, B. M. (2010). Diseño y puesta a punto de una técnica de medida de sensibilidad retiniana: Aplicación al estudio del comportamiento de la adaptación de retina periférica frente a campos luminosos estacionarios y transitorios. Tesis Doctoral en Ciencias Físicas. Departamento de Física Teórica, Atómica y Óptica. Facultad de Ciencias. Universidad de Valladolid.
- Spadea, L., Giammaria, D., Ferrante, R. y Balestrazzi, E. (2005). Preexcimer laser and post-excimer laser refractive surgery measurements of scotopic pupil diameter using 2 pupillometers. *Ophthalmology*, 112(6), 1003-1008.
- van den Berg, T. J. T. P. (1995). Analysis of intraocular straylight, especially in relation to age. *Optometry Vision Science*, 72(2), 52-59.
- Westheimer, G. (1966). The Maxwellian View. *Vision Research*, 6, 669-682.

*Brilla Noctiluca,
un punto en el mar oscuro
donde la luz se acurruca.*

-Jorge Drexler, Noctiluca-

Medida y modelado de la sensibilidad retiniana bajo campos de adaptación estacionarios

3

A partir de este capítulo se desarrolla el núcleo de la tesis, que pretende cuantificar, comprender y modelar la influencia de la excentricidad y la luminancia de un campo luminoso, en este caso estacionario, sobre los mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación. Al comienzo del mismo, se presenta una revisión del estado del arte y se mencionan las motivaciones para la realización de este trabajo. Se continúa con la descripción de los experimentos realizados y el análisis de los resultados obtenidos. Además, se propone un modelo que incorporando mecanismos visuales descritos en la literatura de cuenta de los umbrales obtenidos para las diferentes condiciones experimentales. Por último, se estudia el papel de los diferentes mecanismos considerados por el modelo en los fenómenos de adaptación en función de la excentricidad, la luminancia y el tamaño del campo de adaptación.

Parte de los resultados de este capítulo han sido publicados en el artículo titulado *"Influence of background size, luminance and eccentricity on different adaptation mechanisms"* (Vision Research, 2016, volumen 125, páginas 12-22). Además, han sido parcialmente publicados en el 23^o Simposio de la International Colour Vision Society (Japón, 2015), en el 22^o Simposio de la International Colour Vision Society (Reino Unido, 2013) y en el European Conference on Visual Perception (Italia, 2012), dando lugar a la presencia en Perception, 2012, volumen 41, página 148.

3.1. Estado del arte

La adaptación visual hace referencia al proceso por el cual el sistema visual modifica sus propiedades de funcionamiento en respuesta a cambios en el ambiente. Como estos cambios pueden estar relacionados con el contraste, el color, el nivel de iluminación o con características espaciales y/o temporales de la escena visual, se pueden encontrar trabajos específicos sobre cada uno de estos. Además, como la adaptación visual involucra distintas etapas del sistema visual, algunos trabajos se centran en los fenómenos que tienen lugar en la retina (bajo nivel de procesamiento) mientras que otros lo hacen a nivel del procesamiento en el NGL o en la corteza cerebral (alto nivel de procesamiento).

En los últimos diez años se han publicado numerosos trabajos de revisión sobre distintos aspectos del procesamiento y la adaptación visual. Entre los trabajos abordados desde un enfoque psicofísico se puede mencionar el trabajo de Wolfston y Graham (2006), en el que se realiza un repaso histórico del estudio de la adaptación a la iluminación, comparando, además, los ajustes obtenidos con cuatro modelos propuestos en la bibliografía. Así, en este trabajo no sólo se revisan cuatro décadas de resultados experimentales de adaptación a la iluminación, sino que también se examinan las características de algunos modelos presentados en la bibliografía, comparando sus fortalezas y debilidades.

El creciente número de trabajos experimentales fisiológicos ha incrementado, en los últimos años, los trabajos de revisión desde este enfoque. En el trabajo de Kohn (2007), se revisan los mecanismos celulares y biofísicos detrás de los efectos neurofisiológicos de la adaptación a partir de trabajos fisiológicos recientes. Por el mismo motivo, cada vez son más frecuentes los trabajos de revisión donde se aborda la adaptación visual a partir de nuevos datos psicofísicos y fisiológicos, es decir, combinando ambos enfoques, como el trabajo de Clifford et al. (2007). Es posible entonces encontrar trabajos de revisión sobre adaptación visual desde un enfoque psicofísico, fisiológico, o combinado, siendo los dos últimos los más abundantes.

Además del trabajo de Kohn (2007), entre los trabajos de revisión de los últimos años desde un enfoque fisiológico se pueden destacar dos relacionados con el contraste, el de Demb (2008), sobre los mecanismos celulares para la adaptación al contraste en la retina de mamíferos; y el de Burkhardt (2011), donde se estudia el procesamiento del contraste realizado por las células bipolares ON y OFF.

Continuando con los trabajos de revisión desde la fisiología se puede mencionar un artículo relacionado con las inhibiciones laterales, fenómenos que como se comentó en el capítulo 1 serían el sustrato fisiológico para los mecanismos sustractivos. En este artículo de Thoreson y Mangel (2012) se revisan las interacciones laterales en la retina externa, principalmente las contribuciones de las realimentaciones negativas y positivas de las células horizontales con la demás células neuronales en las primeras etapas del procesamiento visual. Otro trabajo relacionado con los circuitos excitatorios e inhibitorios es el de Solomon y Kohn (2014), donde se analiza como la

adaptación varía el balance entre estas señales, sin embargo, a diferencia del anterior, está enfocado en estudios realizados principalmente en la corteza visual.

Por último, en la línea fisiológica también se pueden destacar el trabajo de revisión de Joselevitch y Kamermans (2013), donde se describen los mecanismos de control de ganancia que actúan en la capa plexiforme interna de la retina modulando la efectividad de las sinapsis entre los fotorreceptores y las células bipolares; y el de Lee (2014), donde desde una perspectiva histórica se revisan las características anatómicas y fisiológicas de las vías visuales en los primates, poniendo el foco en la visión del color.

Si bien existen numerosos artículos de revisión desde un enfoque fisiológico, la mayor parte de los artículos de revisión recientes abordan los distintos aspectos del procesamiento y la adaptación visual basándose en nuevos datos psicofísicos y fisiológicos. En esta línea de enfoque combinado, además del trabajo de Clifford et al. (2007), uno de los más destacados es el de Rieke y Rudd (2009) sobre los mecanismos de adaptación que actúan durante la exploración activa de una escena visual.

Otros artículos de revisión que combinan evidencias psicofísicas y fisiológicas son los de Gollisch y Meister (2010), donde se comentan los nuevos avances en la comprensión de las complejas operaciones realizadas en la retina de los vertebrados y como las mismas son implementadas; el de Webster (2011), donde se estudia la adaptación en la visión y sus implicaciones en la codificación visual; el de Reuter (2011), donde se realiza un repaso de la historia del estudio de la adaptación a la oscuridad, desde sus comienzos hasta la actualidad; el de Werner (2014), donde se abordan las características espaciales y temporales de la adaptación cromática y su relación con la constancia del color; el de Kastner y Baccus (2014), donde se abordan los mecanismos retinianos detrás de la adaptación, la detección y la predicción de estímulos, contrastando el estado del arte con los modelos clásicos; el de Smithson (2014), donde se abordan las características psicofísicas del sistema de conos S y su relación con evidencias fisiológicas; el de Zele y Cao (2015), donde se comentan los últimos avances sobre la visión del color en niveles mesópicos y escotópicos, haciendo especial hincapié en el papel de los bastones.

3.1.1. Mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación

La mayor parte de los trabajos clásicos sobre adaptación retiniana se han enfocado en el estudio de los mecanismos que ajustan la sensibilidad visual para compensar variaciones de luminancia relacionadas con el ciclo luz/oscuridad. Estos cambios en la adaptación retiniana relacionados con los distintos niveles de iluminación entre el día y la noche son lentos. Sin embargo, los trabajos más recientes se han orientado al estudio de los mecanismos neuronales relacionados con la adaptación rápida requerida para la codificación eficiente del rango de intensidades que tienen lugar durante la exploración de una escena visual.

Uno de los trabajos de revisión más completos sobre adaptación visual a nivel retiniano es el de Shapley y Enroth-Cugell (1984). Comenzando con un repaso de los

trabajos clásicos, describe las leyes psicofísicas de la adaptación a la iluminación y profundiza en los controles de ganancia de los distintos tipos de células de la retina a partir de trabajos psicofísicos y fisiológicos. Además de la adaptación a la iluminación, este trabajo aborda también los conceptos de ganancia de contraste y control de ganancia de contraste, presentando un modelo para este último. Asimismo, presenta algunos modelos sobre adaptación en fotorreceptores y en células ganglionares.

Otro de los trabajos de revisión de lectura ineludible en relación con esta tesis es el de Hood (1998). En el mismo se propone una revisión de la adaptación a la iluminación desde un enfoque tanto psicofísico como fisiológico, finalizando con una discusión acerca de los modelos computacionales sobre la dinámica de la adaptación a la iluminación a nivel retiniano.

Por último, aunque ya mencionado previamente, hay que destacar el artículo de revisión de Rieke y Rudd (2009). El mismo se centra en los mecanismos retinianos relacionados con la adaptación rápida que tienen lugar durante la exploración de la escena visual. Se describen trabajos psicofísicos y fisiológicos, haciendo especial énfasis en los trabajos fisiológicos en retina de primates más novedosos al momento de la publicación.

Es oportuno mencionar también aquí el trabajo de Laming (2013). En el mismo, el autor plantea una discusión sobre la adaptación visual en la que gran parte de los mecanismos propuestos y estudiados en la literatura existente, recogidos en los artículos de revisión antes mencionados, deberían ser reinterpretados.

Como se ha comentado, el estudio de los mecanismos retinianos de adaptación ha sido abordado típicamente desde la psicofísica y/o la fisiología, pudiendo en ambos casos recurrir a la utilización de modelos para explicar los diferentes comportamientos observados.

A continuación, se mencionan algunos de los trabajos experimentales sobre adaptación a la iluminación de los últimos años. Sin embargo, dada la relevancia en el modelo desarrollado de otros aspectos retinianos de la adaptación visual, tales como la ganancia de contraste, las interacciones entre conos y bastones, y otras particularidades de los fotorreceptores y sus vías, es oportuno mencionar también algunos de los artículos más recientes relacionados con estos temas. Comenzando por los trabajos psicofísicos, se continúa por aquellos con un enfoque fisiológico para, finalmente, terminar comentando aquellos trabajos en los que se proponen modelos.

3.1.1.1. Enfoque psicofísico

Entre los trabajos experimentales más recientes relacionados con la sensibilidad retiniana y la adaptación a la iluminación desde un enfoque psicofísico se pueden destacar los trabajos de Stockman, Candler y Sharpe (2010), donde investigan la dinámica de la regulación de la sensibilidad del sistema de bastones (sensibilidad escotópica); Matesanz et al. (2011), donde estudian la evolución temporal de la sensibilidad retiniana en diferentes excentricidades y en condiciones mesópicas de adaptación; Ruseckaite et al. (2011), donde estudian la adaptación a la oscuridad

comparando resultados psicofísicos con resultados electrorretinográficos; Kristjánsson (2012), en el que se estudia el efecto de la adaptación a las variaciones de luminancia, tanto en retina central como periférica, sobre la sensibilidad a los cambios temporales de luminancia; Hwang et al. (2013), donde investigan los efectos de conos y bastones en la sensibilidad visual mesópica realizando experimentos de sensibilidad espectral mediante la variación de los campos de visión y los niveles de adaptación; Raphael y MacLeod (2015), donde estudian cómo los bastones y los conos combinan sus señales bajo una variedad de condiciones de adaptación para formar una señal acromática de luminancia y cómo esta señal se ve influenciada por el estado de adaptación.

En relación a la ganancia de contraste, un trabajo a destacar es el de Murray y Plainis (2003). Aunque el objetivo de este apartado es mencionar los trabajos experimentales más recientes, este artículo merece una mención especial por ser de los pocos que brindan valores de la ganancia de contraste en diferentes excentricidades retinianas. En el mismo, los autores caracterizan el procesamiento de estímulos de contraste supraumbral en diferentes excentricidades retinianas utilizando tiempos de reacción. En la misma línea, Cao y Pokorny (2010), estiman la ganancia de contraste de conos y bastones a partir de medidas psicofísicas de tiempos de reacción, evaluando dos modelos de distribución de los datos psicofísicos obtenidos y comparándolos con resultados fisiológicos en primates. Otro trabajo relacionado con la ganancia de contraste es el de Elliott y Werner (2010), donde estudian los cambios en la ganancia de contraste relacionados con la edad en las vías magnocelular y parvocelular.

Con respecto a la adaptación al contraste, se pueden mencionar los trabajos de Hietanen et al. (2010), donde utilizando diferentes frecuencias espaciales, estudian los cambios en el contraste percibido después de la adaptación al contraste; y el de Bao et al. (2013), donde estudian la dinámica de la adaptación al contraste para diferentes escalas temporales. En trabajos más recientes, Karas y McKendrick (2015) estudian el efecto de la edad en los fenómenos de supresión perceptual envolvente (perceptual surround suppression en inglés) en relación al contraste y a la duración del estímulo; mientras que Nagai et al. (2016) estudian los efectos de la modulación de la luminancia y de la claridad⁶ sobre la adaptación al contraste.

Continuando con los trabajos psicofísicos sobre interacción entre conos y bastones, se pueden mencionar los de Zele, Cao y Pokorny (2008), donde estudian el efecto de la actividad de los bastones sobre el procesamiento temporal de los conos para luminancias mesópicas; Zele, Maynard y Feigl (2013), enfocado en las vías de transmisión de las señales de conos y bastones y sus interacciones en condiciones mesópicas; Zele et al. (2014), donde estudian el efecto de las interacciones entre bastones y conos en los experimentos de tiempos de reacción en el rango mesópico. Por último, vale la pena mencionar los capítulos de libros escritos por Buck (2004, 2014) sobre la interacción de las señales de conos y bastones. En los mismos se abordan diferentes aspectos de las interacciones entre conos y bastones, citando una gran cantidad de trabajos recientes.

⁶ Este y otros conceptos fotométricos relacionados se encuentran desarrollados en mayor profundidad en el Anexo I de esta memoria.

3.1.1.2. Enfoque fisiológico

Los trabajos experimentales relacionados con la sensibilidad retiniana y la adaptación a la iluminación desde este enfoque han crecido enormemente durante los últimos treinta años. Este breve estado del arte pretende hacer un repaso sólo de los trabajos más recientes.

En relación a los controles de ganancia, el trabajo de Dunn et al. (2006), estudia el sitio donde opera el control de ganancia en el sistema de bastones en la retina de primates. Además del sitio, los autores estudian la dinámica de dicho control y analizan los efectos del ruido en el rango de bajas luminancias. Un trabajo posterior de Dunn, Lankheet y Rieke (2007), estudia la adaptación a la iluminación en el sistema de conos de retina de primates. A partir de sus experimentos, los autores proponen dos mecanismos para el control de ganancia en este sistema, uno que actúa a nivel del propio fotorreceptor y otro que actúa a nivel postreceptor. Estos mecanismos propuestos son mutuamente excluyentes, es decir, solo puede funcionar uno a la vez, actuando uno u otro según el nivel de iluminación.

VanLeeuwen et al. (2009) enfocan su trabajo en las propiedades y funciones de los mecanismos de control de ganancia en las sinapsis de conos. Utilizando retinas de peces, muestran que las células horizontales, además de inhibir a los conos a través de circuitos inhibitorios laterales, también modulan la ganancia sináptica del fotorreceptor a través de un mecanismo de control de ganancia lateral. Esta combinación de inhibición lateral y control de ganancia lateral mejora la eficiencia de la respuesta. Como se comentó previamente para el artículo de revisión de Thoreson y Mangel (2012), tanto las inhibiciones laterales como la modulación por el control de ganancia lateral constituirían el sustrato fisiológico para los mecanismos sustractivos.

Freeman, Graña y Passaglia (2010) estudian la adaptación de las células ganglionares de rata a pequeñas variaciones de luminancia. A partir de sus resultados, a los que relacionan con trabajos fisiológicos sobre adaptación retiniana y con trabajos psicofísicos sobre adaptación a la iluminación, sostienen que tanto los mecanismos receptorales de control de ganancia de luminancia como aquellos postreceptorales desempeñan un rol activo en la codificación dinámica de la escena visual.

El trabajo de Schwartz y Rieke (2013) explora cómo la retina de los primates balancea la necesidad de modificar la ganancia de manera rápida y confiable cuando varios fotones estimulan a un solo bastón. Como en el sistema visual humano los bajos niveles de luminancia que disminuyen la ganancia de las señales de salida de la retina son similares a aquellos que aumentan el umbral de detección, la ganancia de las señales retinianas comienza a disminuir prácticamente a los mismos niveles de iluminación detectables. Así, los autores plantean la existencia de un nuevo sitio de control de ganancia localizado en la vía clásica de bastones (bastones/células bipolares de bastones), en el que la señal producida por la absorción de cada fotón provoque cambios en la ganancia, respondiendo rápidamente sin estimar el promedio de las absorciones producidas.

El trabajo realizado por Li et al. (2014), examina la actividad producida por la estimulación selectiva de conos individuales a la salida de la retina de primates y como la señal obtenida depende de la intensidad del estímulo, del tipo de cono estimulado y del flujo de las señales visuales a través de las vías paralelas de la retina. Por otra parte, a través de sus experimentos en retina de pez cebra, Odermatt, Nikolaev y Lagnado (2012) demuestran como las células bipolares usan una combinación de estrategias para optimizar la transferencia de la información sobre la luminancia y el contraste de un estímulo.

Siguiendo con trabajos que estudian adaptación a la iluminación y al contraste, se puede mencionar el trabajo de Jarsky et al. (2011). Usando estimulación presináptica de las sinapsis entre bipolares de bastones y células amacrinas All de ratones, estudian los mecanismos sinápticos para la adaptación a la luminancia del fondo y al contraste. Proponen que la adaptación a la luminancia y al contraste observadas en las respuestas de la retina a un estímulo luminoso dependen, en parte, de un mecanismo común derivado de las dinámicas intrínsecas de la transmisión en las sinapsis de las células bipolares. De manera complementaria, Weick y Demb (2011) estudian la adaptación al contraste en células ganglionares de mamíferos utilizando células de retina de conejillo de indias. Las células ganglionares se adaptan disminuyendo su sensibilidad durante períodos de alto contraste. Esta adaptación al contraste en la tasa de disparo depende tanto de mecanismos presinápticos como de mecanismos intrínsecos, siendo estos últimos el objeto de estudio de estos autores.

Garvert y Gollisch (2013) estudian como el contraste visual en los subcampos de los campos receptivos de células ganglionares afectan la sensibilidad y el filtrado en otros subcampos. Realizando sus medidas en retina de salamandra, proponen un modelo computacional para explicar sus resultados acerca de la organización espacial de la adaptación al contraste.

Pasando de trabajos relacionados con la adaptación al contraste a trabajos sobre las interacciones entre las señales de distintas células de la retina y sus vías, es oportuno mencionar el trabajo de Cao, Lee y Sun (2010). Trabajando en retina de primates, investigan de qué manera las señales provenientes de conos y bastones se combinan en la vía MC en el rango de luminancias mesópicas, cuando ambos tipos de fotorreceptores están activos. Los resultados muestran que, en condiciones mesópicas, las contribuciones relativas de conos y bastones a la vía MC varían con el nivel de iluminación y se combinan linealmente antes de la saturación. Además, la ganancia de contraste en bastones es relativamente estable en todo el rango mesópico, mientras que la ganancia de contraste en conos se incrementa con el nivel de iluminación.

Un trabajo que plantea una discusión interesante es el de Ke et al. (2014), donde reevalúan la hipótesis de que la vía clásica para la transmisión de la señal proveniente de bastones (bastón/célula bipolar de bastón) es utilizada sólo para la transmisión de señales cercanas al umbral visual. Trabajando en retina de ratones, estos autores hallaron que en determinados niveles de iluminación y sin estimulación directa de conos, esta vía pasa de codificar absorciones de fotones individuales a codificar

modulaciones de contraste alrededor de la luminancia media, funcionando ambas vías en paralelo.

En relación a los circuitos de realimentación, Chen, Hsueh y Werblin (2011) investigan si los diferentes tipos de células amacrinias pueden también recibir las formas de inhibición ya conocidas en la retina y si estas formas de inhibición son similares a las que se encuentran en las células ganglionares. En un trabajo más reciente, Grimes et al. (2015) estudian microcircuitos neuronales de realimentación inhibitoria en retina de rata albina, en los que intervienen distintos tipos de células amacrinias y bipolares de bastones. Los autores demuestran que estos circuitos inhibitorios regulan las señales retinianas cerca del umbral visual, mejorando la relación señal ruido y, por lo tanto, la sensibilidad retiniana en condiciones de baja iluminación.

Por último, Farrow et al. (2014) sugieren que las débiles señales excitatorias a través de sinapsis eléctricas junto con el umbral de respuesta en células inhibitorias actúan como un interruptor (conmutando entre dos estados), comportamiento también hallado en las propiedades de integración espacial al nivel de los umbrales de conos. A partir de sus resultados obtenidos en retina de ratones, demuestran que algunos circuitos neuronales en la retina pueden conmutar de manera rápida y reversible entre dos modos de funcionamiento, implementando diferentes regímenes perceptuales a distintos niveles de iluminación. Esto se relaciona con lo propuesto por Dunn, Lankheet y Rieke (2007) para los mecanismos de control de ganancia en conos.

3.1.1.3. Modelización

Como se comentó anteriormente, numerosos trabajos psicofísicos y fisiológicos incorporan modelos para explicar los diferentes comportamientos observados. De hecho, varios de los trabajos comentados en los apartados anteriores lo hacen. A continuación sólo se comentan brevemente algunos artículos en los que el modelo propuesto ocupa un rol preponderante en el trabajo desarrollado.

Aunque tengan más de diez años, los artículos de Rudd (1996), Wilson (1997) y de Snippe, Poot y van Hateren (2000) merecen ser mencionados en este apartado. En su trabajo, Rudd (1996) propone una teoría para las curvas psicofísicas tvi basada en un modelo de generación del potencial de acción en neuronas visuales idealizadas. El modelo desarrollado por Wilson (1997) para la retina foveal combina datos anatómicos y fisiológicos con datos psicofísicos. Al abordar con detalle los mecanismos sustractivos y sus bases fisiológicas, centrándose en la respuesta a la luminancia, es el artículo que se ha tomado como referencia para la modelización de estos mecanismos en el modelo desarrollado en esta tesis. Por otra parte, el artículo de Snippe, Poot y van Hateren (2000) es también muy interesante en el marco de esta tesis. En el mismo, se realizan experimentos psicofísicos y se desarrolla un modelo que describe estos resultados, tomando como elemento clave el control de la ganancia de contraste. Además, los autores relacionan los mecanismos propuestos en el modelo con las evidencias de la fisiología retiniana conocidas hasta ese momento.

Entre los trabajos más recientes se puede destacar el de Stockman et al. (2006), donde estudian la adaptación a la iluminación del sistema de conos analizando resultados

psicofísicos a nivel de mecanismos moleculares. A partir de este análisis, proponen un modelo de adaptación estacionaria relacionado con los mecanismos moleculares subyacentes.

Con el fin de interpretar el comportamiento adaptativo de las células retinianas, Ozuysal y Baccus (2012) proponen un marco teórico sencillo que combina aspectos de modelos previamente desarrollados en la literatura para modelar mecanismos celulares. El objetivo es poder predecir con exactitud el potencial de membrana como respuesta a un estímulo uniforme y con una luminancia media constante en el que se varíe el contraste, con la idea de evaluar las propiedades de la adaptación utilizando un modelo de base biofísica relativamente simple. La baja complejidad del modelo desarrollado permite profundizar en la manera en que sus mecanismos dan lugar a las múltiples propiedades de adaptación.

En la línea de la sensibilidad al contraste espacial y la agudeza visual, Jarvis y Wathes (2012) analizan la validez del modelo propuesto por Barten (1999) para describir la función de sensibilidad al contraste espacial en vertebrados con niveles de luminancia escotópicas. Si bien el modelo propuesto por Barten (1999) describe con exactitud los datos psicofísicos fotópicos obtenidos tanto en humanos como en otros vertebrados para diferentes condiciones de estimulación (variando tamaños de estímulo, excentricidad retiniana y luminancias), el modelo falla en condiciones escotópicas. Los autores de este trabajo estudian las limitaciones encontradas y definen los cambios que deben introducirse en el modelo para la correcta descripción de la función de sensibilidad al contraste espacial y la agudeza visual en condiciones escotópicas.

Continuando con trabajos en los que se desarrollan modelos relacionados con la percepción del contraste se puede mencionar el de Kilpeläinen, Nurminen y Donner (2012). La percepción del contraste de un estímulo es afectada por cambios que ocurren simultáneamente en la luminancia media o en el contraste de un campo de adaptación. En este trabajo, los autores modelan las respuestas asociadas con estos dos fenómenos, ajustando datos psicofísicos obtenidos para dichas condiciones. El modelo está basado en evidencias fisiológicas y todos sus parámetros están limitados por datos experimentales.

En relación a trabajos que modelan efectos transitorios se puede mencionar el realizado por Barrionuevo, Colombo e Issolio (2013). En el mismo, estudian el efecto del deslumbramiento transitorio en la percepción de la claridad para diferentes valores de luminancias de fondo y de estímulo. Desarrollan además un modelo que, basado en bibliografía psicofísica y fisiológica, es capaz de ajustar sus datos psicofísicos. Este modelo es el que se toma de base para el desarrollo del modelo presentado en esta memoria.

Otro trabajo psicofísico relacionado con la claridad es el de Stockman, Petrova y Henning (2014), donde estudian como el color y la claridad están codificados en una vía común a conos L y M con diferentes tipos de no linealidades. En su trabajo presentan un modelo con base fisiológica que da cuenta de los resultados y comportamientos obtenidos en sus experimentos psicofísicos. Los mismos autores

tienen un trabajo previo relacionado con el antes comentado, Petrova, Henning y Stockman (2013), en el que también presentan un modelo.

3.1.2. Otros mecanismos: sumación espaciotemporal y ruido

En este apartado se mencionan artículos relacionados con la sumación espaciotemporal y con el ruido. Aunque estos no son propiamente mecanismos de adaptación, condicionan la respuesta del sistema visual.

Como se comentó en el capítulo 1, la sumación espacial describe la habilidad para considerar el efecto combinado de los fotones que inciden en una zona de la retina de un determinado tamaño, mientras que la sumación temporal describe la habilidad del sistema visual para considerar el efecto combinado de los fotones a través del tiempo.

Con respecto a la sumación, tanto espacial como temporal, uno de los trabajos clásicos más citados es el de Barlow (1958). En realidad, este autor ha realizado numerosos trabajos relacionados con la sumación, el ruido y la adaptación a la oscuridad (Barlow, 1956; 1957; 1958; 1964). Aunque con más de 50 años, su lectura en relación a estos temas sigue siendo ineludible. Según sus resultados, los umbrales de luminancia obtenidos utilizando diversos tamaños angulares de estímulo difieren en un factor aproximadamente constante para todas las luminancias de fondo que utiliza, factor que está relacionado con el área del estímulo. Fisiológicamente, este fenómeno está vinculado con la convergencia final sobre las células ganglionares de las señales provenientes de los fotorreceptores. En un trabajo reciente, Kao y Chen (2012) cuantifican el efecto del tamaño del campo de adaptación y la excentricidad sobre contrastes umbrales obtenidos en experimentos psicofísicos y los relacionan con el tamaño de los campos receptivos de las células ganglionares. Un trabajo previo de Dumoulin y Wandell (2008), realizado a nivel cortical, muestra que el tamaño de los campos receptivos de estas células se incrementa a medida que aumenta la excentricidad retiniana.

De manera similar a lo realizado para la sumación espacial, Barlow (1958) representa la disminución del tiempo crítico con el aumento del área del estímulo. En los bastones la sumación temporal es completa para tiempos de alrededor de 100 ms y no parece verse afectada por cambios en el tamaño del estímulo. En los conos, sin embargo, según Krauskopf y Mollon (1971) y Swanson et al. (1987), el tiempo crítico disminuye cuando el área del estímulo aumenta.

Previamente se mencionó que no se puede hablar del concepto de umbral sin mencionar al ruido. Uno de los autores que más aportes ha hecho en los últimos años en relación al ruido en el sistema visual ha sido Rieke (Rieke y Baylor, 1996; Rieke y Baylor, 1998; Rieke y Baylor, 2000; Dunn y Rieke, 2006; Rieke y Rudd, 2009; Schwartz y Rieke, 2013). Sus trabajos experimentales y de revisión combinan evidencias fisiológicas, psicofísicas y modelos, constituyéndose fundamentales en el estudio del ruido en el sistema visual.

En relación al ruido de fotones, los trabajos clásicos de De Vries (1943) y Rose (1948) plantean que para un área retiniana pequeña, el número de fotones absorbidos en un intervalo de tiempo también pequeño es una variable aleatoria de Poisson y la varianza observada en la cuenta de fotones es igual a la media de dicha distribución. Este razonamiento es el fundamento para la ley de la raíz cuadrada o ley de DeVries-Rose, ya comentada en el capítulo 1.

La explicación de la ley de DeVries-Rose por el ruido de fotones está muy aceptada, principalmente en luminancias escotópicas. Sin embargo, las causas del aumento en el umbral en el rango de luminancias mesópicas son aún objeto de discusión. Varios de los trabajos experimentales y de revisión mencionados en los apartados previos abordan esta cuestión. Así, Shapley y Enroth-Cugell (1984) proponen que el cambio en el umbral es debido al aumento del ruido, mientras que Rieke y Rudd (2009) proponen que la responsabilidad podría estar compartida entre el ruido neuronal y la adaptación. De manera similar, trabajos como el de Brown y Rudd (1998) o el de Schwartz y Rieke (2013) también proponen que el aumento en el umbral podría deberse a un efecto combinado de la adaptación y el ruido. Esta discusión con respecto al rol del ruido neuronal continúa abierta.

En cuanto a estudios sobre el ruido enfocados en el rango de luminancias escotópicas se puede mencionar el trabajo de Donner, Copenhagen y Reuter (1990), en el que proponen un mecanismo postreceptorial de control de ganancia de ruido que estaría en la retina proximal y sería controlado por las fluctuaciones cuánticas. Un trabajo reciente también relacionado con el ruido en este rango de bajas luminancias es el de Reeves y Grayhem (2016). En el mismo, luego de realizar experimentos psicofísicos, sostienen que para campos de adaptación en luminancias escotópicas, los umbrales de bastones son incrementados por el ruido de fotones, efecto que desaparece al extinguirse el campo de adaptación.

Por último, es también oportuno mencionar que algunos autores relacionan el ruido con las interacciones entre conos y bastones. En esta línea, Bauer, Frumkes y Nygaard (1983a) y Bauer, Frumkes y Holstein (1983b) realizan medidas con selección espectral de fotorreceptores en el campo de adaptación estimulado y desarrollan un modelo en el que atribuyen las elevaciones del umbral en estas condiciones a las interacciones entre conos y bastones, explicadas en términos de ruido.

3.1.3. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo: breve síntesis de los principales trabajos considerados

Las señales provenientes de conos y bastones interactúan y los mecanismos de adaptación que operan sobre estas señales cambian con la intensidad y el tamaño del estímulo, así como con la excentricidad retiniana considerada. Las medidas psicofísicas de adaptación a la iluminación reflejan todos estos comportamientos, relacionados con la fisiología subyacente.

Los trabajos mencionados en los apartados anteriores, tanto de revisión como experimentales, están relacionados de una u otra manera con los experimentos

psicofísicos realizados en esta tesis y con el modelo desarrollado y presentado en esta memoria. Como se puede ver, hay numerosos trabajos recientes, principalmente combinando los últimos resultados fisiológicos con resultados psicofísicos, trabajos que probablemente servirán de base para el desarrollo de futuros modelos.

Realizando ahora un análisis enfocado sólo en la bibliografía relacionada con los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo aquí desarrollado, se pueden destacar los trabajos presentados en la tabla 3.1.

Tabla 3.1	
Ganancia de contraste	Murray y Plainis (2003); Cao, Lee y Sun (2010);
Control de ganancia Contribución relativa de conos Mecanismo molecular	Dunn et al. (2006, 2007); Raphael y MacLeod (2011); Stockman et al. (2006);
Mecanismo sustractivo	Wässle, Boycott y Röhrenbeck (1989); Burkhardt (1995); Wilson (1997); VanLeeuwen et al. (2009); Klaassen et al. (2012); Barrionuevo, Colombo e Issolio (2013);
Sumación espacial	Barlow (1958); Dumoulin y Wandell (2008); Kao y Chen (2012);
Fenómenos de interacción	Latch y Lennie (1977); Bauer, Frumkes y Nygaard (1983); Bauer, Frumkes y Holstein (1983); Lange (1997); Zele, Maynard y Feigl (2013);
Ruido	Barlow (1957); Donner, Copenhagen y Reuter (1990); Brown y Rudd (1998); Rieke y Rudd (2009); Schwartz y Rieke (2013);

Tabla 3.1. Principales artículos científicos relacionados con los mecanismos de adaptación y los fenómenos de sumación espaciotemporal y ruido utilizados en el desarrollo del modelo presentado en esta memoria.

Si bien los trabajos mencionados en la tabla anterior estudian desde diferentes enfoques los distintos mecanismos y fenómenos involucrados en la adaptación retiniana, luego de la búsqueda bibliográfica realizada, sin embargo, no se ha encontrado ningún trabajo que estudie, discuta y modele el efecto combinado de la excentricidad, el tamaño y la luminancia de campos luminosos estacionarios y transitorios, mesópicos y fotópicos, sobre los mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación.

El trabajo realizado en esta tesis pretende aportar información complementaria al estado del arte de la adaptación retiniana a partir del análisis de las medidas psicofísicas realizadas y la propuesta de un modelo que combina datos psicofísicos y fisiológicos recientes.

3.2. Métodos

En el capítulo anterior se describió el dispositivo experimental utilizado para medir la sensibilidad retiniana así como la metodología psicofísica empleada. A continuación, se describen características de los observadores que participaron en este estudio, así como también del paradigma psicofísico y de las diferentes condiciones de medida.

3.2.1. Observadores

Las medidas fueron realizadas en tres observadores, AG de 27 años, IA de 38 años y BM de 40 años (los tres pertenecientes al Grupo de Investigación Reconocido de Técnicas Ópticas de Diagnóstico). Antes de realizar las pruebas los observadores fueron sometidos a un examen oftalmológico, incluyendo refracción óptica, evaluación de los medios oculares y del fondo de ojo. En ningún caso se observaron patologías u opacidades oculares.

Cada observador utilizó la mejor refracción óptica para visión lejana con el objetivo de obtener una agudeza visual logMar 0.0 o superior. Todas las medidas fueron realizadas en la retina temporal del ojo derecho, con el ojo izquierdo ocluido.

3.2.2. Paradigma psicofísico

Antes de realizar las medidas, los observadores fueron adaptados a la oscuridad ($5 \times 10^{-6} \text{ cd/m}^2$, 2.49×10^{-5} trolands escotópicos) durante 30 minutos. Posteriormente, se siguió el diagrama temporal presentado en la figura 3.1. Para campos de adaptación estacionarios (paradigma psicofísico LA), los observadores fueron adaptados a la luminancia de fondo L_b durante 10 minutos (t_a). Después de esta adaptación a la luminancia de fondo, la prueba fue presentada sobre el fondo durante 40 ms (t_p), con un tiempo de espera entre estímulos (t_i) de 10 s para valores de luminancia de fondo menores o iguales a 15 cd/m^2 . Para valores mayores, con el objetivo de evitar los efectos de las post-imágenes, este tiempo de espera o intervalo interestímulo fue de 30 s (Adelson, 1982).

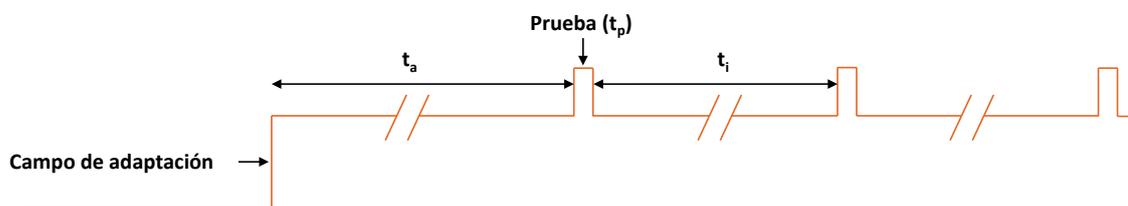


Figura 3.1. Diagrama temporal para el paradigma psicofísico LA.

3.2.3. Medidas realizadas

En todos los observadores se realizaron medidas con tres diferentes combinaciones de tamaño del haz de prueba y del haz del campo de adaptación (figura 3.2). La tabla 3.2 resume las luminancias de campo de adaptación utilizadas para las tres combinaciones de tamaños antes mencionadas. Además, las medidas fueron realizadas tanto en retina foveal como extrafoveal, considerando excentricidades retinianas de 3° , 6° , 9° , 12° y 15° respecto de la fijación excéntrica.

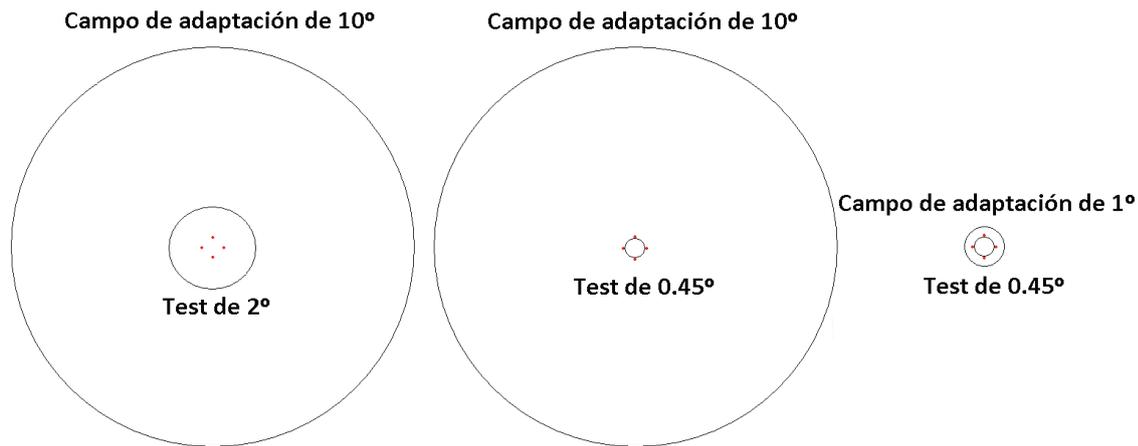


Figura 3.2. Características espaciales de las combinaciones de tamaño de haz de campo de adaptación y haz de prueba utilizadas en el estudio. Los cuatro puntos rojos dispuestos en forma de diamante constituyen la fijación foveal.

Tabla 3.2	
Campo de adaptación/prueba	L_b (cd/m ² fotópicas)
10°/2°	0.06, 0.6, 5, 60
10°/0.45°	0.06, 0.6, 5, 60
1°/0.45°	0.06, 0.6, 5, 15, 25, 40, 60, 110

Tabla 3.2. Combinaciones de tamaño de campo de adaptación y prueba junto con las luminancias de campo de adaptación utilizadas en estas medidas.

La luminancia considerada como el límite entre el mesópico y el fotópico fue de 5 cd/m² (CIE, 2010). Como se comentó en el capítulo anterior, para conseguir que las medidas no sean afectadas por el tamaño pupilar, la imagen del filamento debe ser siempre menor que el diámetro de la pupila de entrada. En el plano de la pupila del observador, la imagen del filamento de la lámpara utilizada corresponde a la de un rectángulo de 1 mm por 2 mm, siendo siempre menor al diámetro pupilar de aproximadamente 4 mm obtenido (en todos los observadores) para luminancias de fondo L_b mesópicas, menores o iguales a 5 cd/m². Para luminancias de fondo L_b mayores, se utilizó un midriático (tropicamida 1%, Colircusi Alcon), consiguiendo diámetros pupilares de aproximadamente 7 mm en todos los observadores.

3.3. Resultados

En la figura 3.3, se muestran los umbrales incrementales ΔL medidos en función de la luminancia de fondo L_b , ambas en escala logarítmica, para las diferentes excentricidades e , en los tres observadores IA, BM y AG, con las tres combinaciones de tamaños de estímulo y campo de adaptación. Las líneas que unen los datos experimentales se representan sólo a efectos de facilitar la visualización de las tendencias de los mismos.

En todos los observadores los umbrales crecen con la luminancia de fondo, la excentricidad y con la disminución del tamaño del fondo o del estímulo. Como se comentó en el capítulo 2, el método de escalera utilizado permite realizar una cantidad razonable de medidas en el tiempo recomendado para disminuir los posibles

efectos de la fatiga, garantizando, además, una diferencia máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas con el método psicofísico de los estímulos constantes. Esta diferencia de ± 0.15 unidades logarítmicas está representada en la barra de error presente en el panel superior izquierdo, correspondiente al observador IA.

La columna de la izquierda muestra los resultados obtenidos en los tres observadores para la condición $10^\circ/2^\circ$. En esta combinación de tamaños de campo de adaptación y prueba, se observa una relación lineal para todas las excentricidades y en todos los sujetos, es decir, podría afirmarse que la ley de Weber se cumple de manera razonable. Para comprobar esto, los resultados fueron ajustados mediante una regresión lineal, obteniendo pendientes que varían desde 0.936 ± 0.111 en la fóvea hasta 0.985 ± 0.091 a una excentricidad de 15° , con un intervalo de confianza del 95% y un $R^2 > 0.99$ en todos los casos.

La columna central muestra los resultados obtenidos para la condición $10^\circ/0.45^\circ$. Cuando se reduce el tamaño de la prueba a 0.45° manteniendo el tamaño del campo de adaptación, los resultados conservan el comportamiento lineal pero con un leve aumento de los umbrales obtenidos. Aplicando una regresión lineal, se obtienen pendientes que varían desde 0.892 ± 0.114 en la fóvea hasta 0.960 ± 0.16 a una excentricidad de 15° , con un intervalo de confianza del 95% y un $R^2 > 0.99$ en todos los casos. Este efecto de elevación de los umbrales es más evidente para excentricidades mayores.

Por último, la columna de la derecha muestra los resultados obtenidos para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Cuando el tamaño del campo de adaptación es reducido de 10° a 1° , el cumplimiento de la ley de Weber no es tan evidente, perdiéndose principalmente a medida que aumenta la excentricidad retiniana (observar por ejemplo los datos en azul, correspondientes a una excentricidad de 6°). Recurriendo nuevamente a la regresión lineal, se obtienen pendientes de 0.911 ± 0.047 en la fóvea ($R^2 > 0.99$), 0.897 ± 0.106 para una excentricidad de 3° ($R^2 > 0.99$), 0.818 ± 0.078 en 6° ($R^2 \cong 0.97$), 0.726 ± 0.133 en 9° ($R^2 \cong 0.99$), 0.704 ± 0.047 en 12° ($R^2 > 0.99$) y 0.662 ± 0.063 en 15° ($R^2 > 0.99$), con un intervalo de confianza del 95% en todos los casos. Al igual que antes, este efecto de elevación de los umbrales es más evidente para excentricidades mayores.

Aunque los valores de R^2 para las condición $1^\circ/0.45^\circ$ siguen siendo altos, no hay que perder de vista que lo que indica el alejamiento de la ley de Weber es el valor de la pendiente del ajuste (valor unidad). Además, para poder ajustar los diferentes comportamientos evidenciados para luminancias mesópicas y fotópicas, con un marcado quiebre en $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$, el ajuste lineal compensa diferencias entre los comportamientos, no siguiendo las tendencias reales de los datos. Finalmente, observando las pendientes del ajuste obtenido se ve cómo, a medida que aumenta la excentricidad, la pendiente va disminuyendo, llegando a un valor de 0.662 ± 0.063 en 15° .

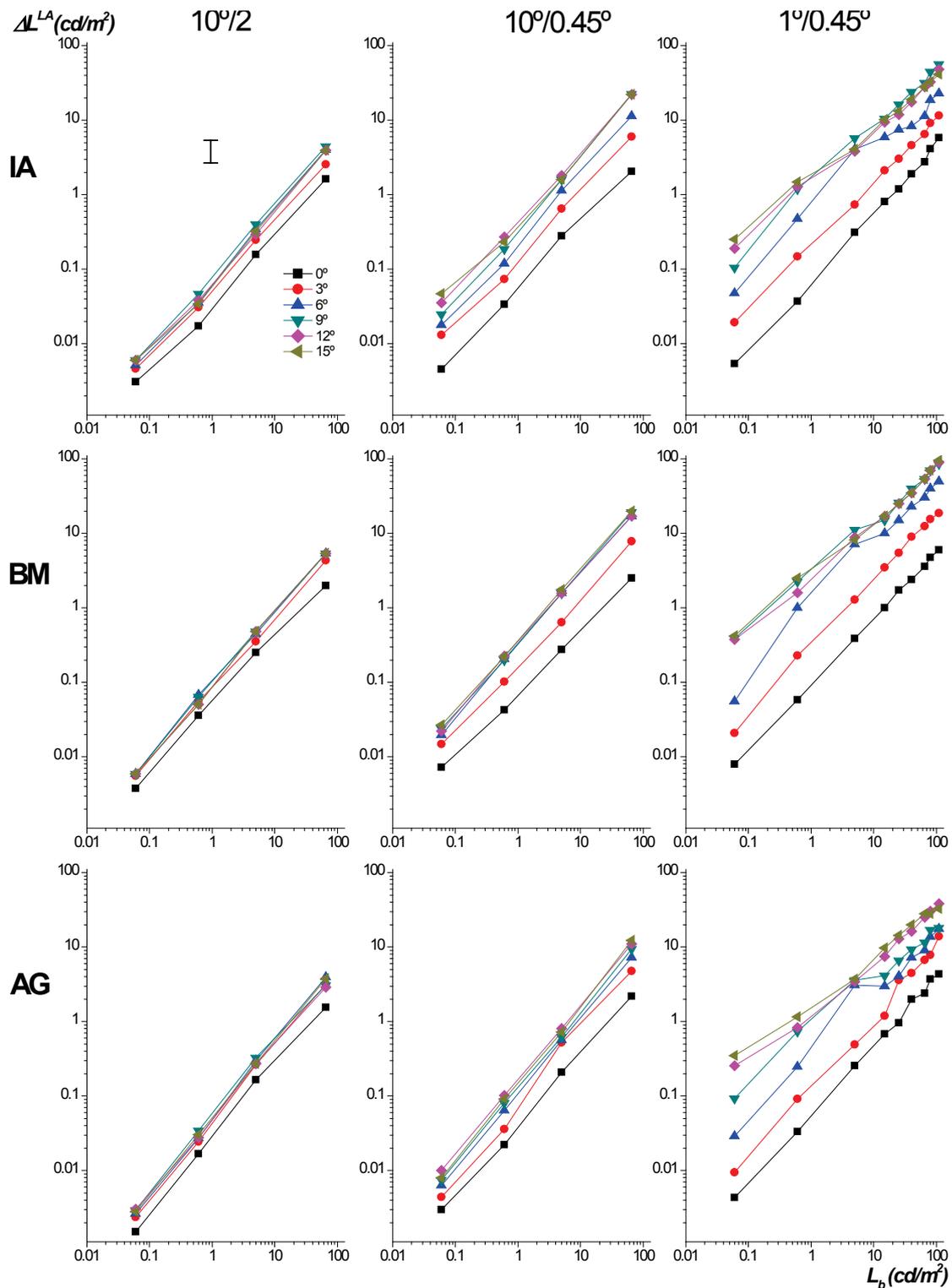


Figura 3.3. Umbrales incrementales ΔL en función de la luminancia de fondo L_b , ambas en escala logarítmica, para las diferentes excentricidades e , en los tres observadores IA, BM y AG, con las tres combinaciones de tamaños de estímulo y campo de adaptación. ΔL y L_b en cd/m^2 fotópicas, con la desviación estándar máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas (mostrada en el panel superior izquierdo).

A partir del análisis de los resultados puede concluirse que, aunque con pequeñas diferencias en los valores de los umbrales, propias de cada individuo, las tendencias observadas en los tres sujetos para las diferentes condiciones de estimulación son muy similares. Considerando esta hipótesis, de ahora en adelante se utilizará el

promedio de los datos de los tres observadores. En la figura 3.4 se representan dichos promedios para las tres condiciones de estimulación. Al igual que en la figura 3.3, las líneas que unen los datos se representan sólo a efectos de facilitar la visualización de las tendencias de los mismos.

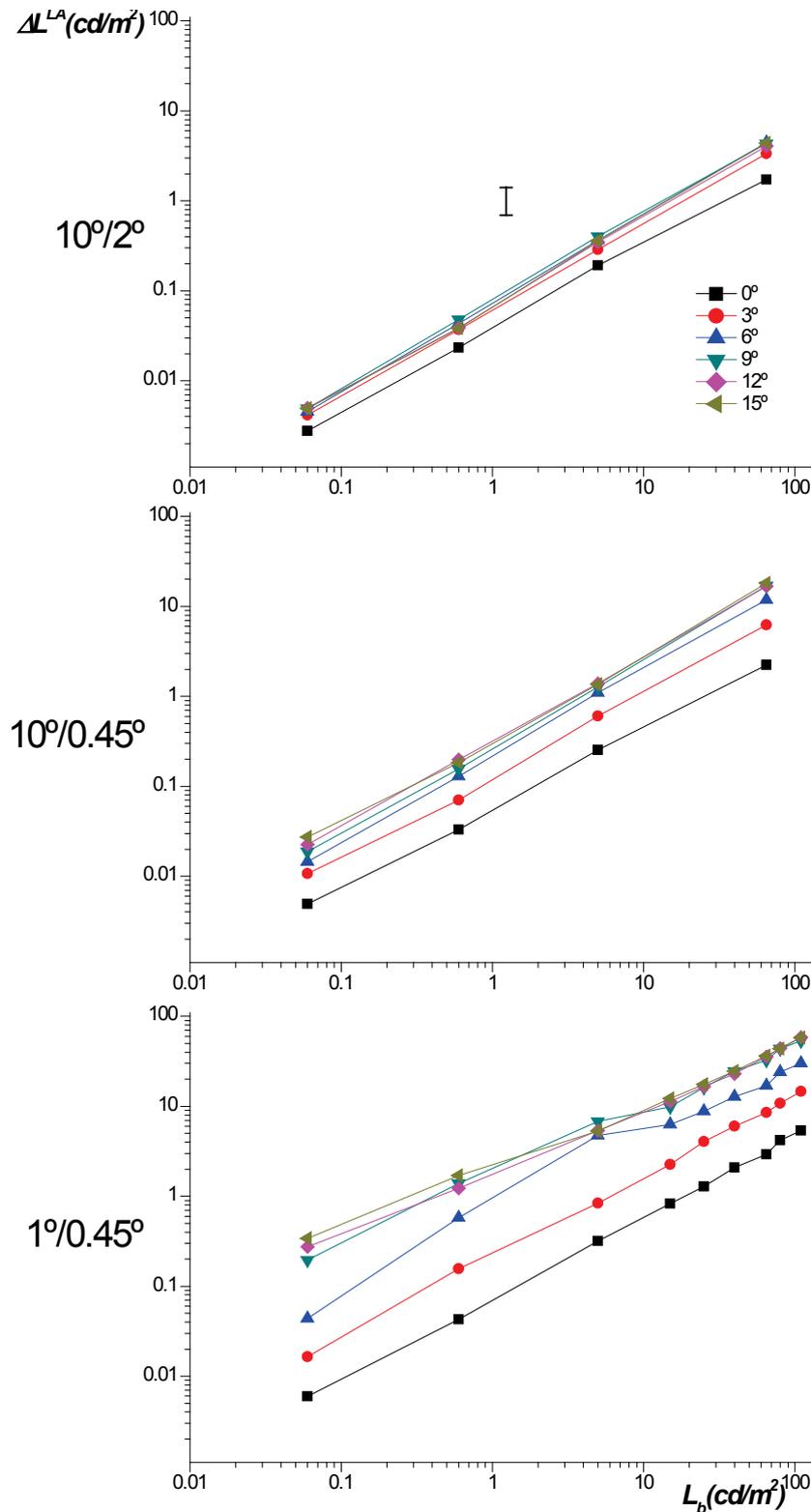


Figura 3.4. Umbrales incrementales ΔL promedios de los tres observadores para cada combinación de tamaños de estímulo y campo de adaptación, en función de la luminancia de fondo L_b y para las diferentes excentricidades e . Ambos ejes en escala logarítmica y en cd/m^2 fotópicas, con la desviación estándar máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas (mostrada en el panel superior).

3.4. Modelo

El modelo propuesto se basa en mecanismos de adaptación y fenómenos no lineales descritos en la literatura. Estos mecanismos y fenómenos fueron desarrollados de manera general en el capítulo 1, por lo que ahora se retoman desde un enfoque más aplicado a las características de nuestro experimento. El modelo permite explicar los resultados psicofísicos obtenidos en diferentes condiciones de excentricidad retiniana, luminancia y tamaño del campo de adaptación. En este capítulo, el modelo es aplicado a las medidas con campos de adaptación estacionarios comentadas en el apartado anterior.

3.4.1. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo

Antes de comenzar con la descripción es oportuno mencionar que los efectos ópticos en los distintos observadores, tales como la transmitancia espectral prerreceptoral o la difusión en los medios oculares, no fueron tenidos en cuenta en el modelo. Dicha decisión se basa en la hipótesis de que, por la edad de los sujetos, la influencia de estos efectos sobre las curvas tv_i es muy pequeña. Asimismo, no se han considerado los efectos ligados a la composición espectral del iluminante utilizado en el dispositivo experimental (la fuente de luz es una lámpara halógena incandescente de unos 3000 K). Sin embargo, es importante remarcar que, en caso de tener alguna significación ambos tipos de efectos, edad e iluminante, la misma sería similar en los tres individuos analizados.

A continuación se describe el modelo en detalle, mencionando los mecanismos y fenómenos considerados así como sus implicaciones matemáticas.

3.4.1.1. Ganancia de contraste

Teniendo presente que la ganancia de un sistema relaciona la amplitud de la señal de entrada con la amplitud de la señal de salida, la ganancia de contraste G_c relaciona la respuesta visual a una variación en el contraste con la amplitud de dicha variación. Los valores de G_c aumentan al incrementarse la luminancia del campo de adaptación. Además, como se comentó en el capítulo 1, los aportes de conos y bastones a la ganancia de contraste en la vía MC son diferentes (Cao, Lee y Sun, 2010).

Los valores de G_c utilizados en el modelo fueron estimados a partir de los datos experimentales de ganancia de contraste brindados por Murray y Plainis (2003) para diferentes valores de luminancia de fondo, frecuencia espacial y excentricidad retiniana (figura 1.32). Al igual que en las medidas realizadas en esta tesis, el rango de excentricidades utilizado por estos autores va de 0° a 15° , con la diferencia de que sus medidas fueron realizadas cada 5° y las aquí realizadas cada 3° . Por otra parte, los valores de luminancia de fondo utilizados en este y en dicho trabajo son diferentes, sin embargo, las medidas aquí realizadas correspondientes al rango mesópico (y fotópico bajo) quedan abarcadas en el rango utilizado por Murray y Plainis (2003).

En la figura 3.5 se muestran con círculos abiertos los valores de G_c obtenidos al promediar los resultados brindados por Murray y Plainis (2003) para dos observadores, en excentricidades de 0° , 5° , 10° , 15° y con luminancias de fondo de

0.02 cd/m^2 y 20 cd/m^2 (los valores para 0.2 cd/m^2 corresponden a un solo observador). Las barras de error de estos valores corresponden a una variación del 24%, equivalente a la máxima desviación estándar obtenida al promediar los valores de G_c para los dos observadores del experimento de Murray y Plainis (2003).

Como el contraste aquí estudiado relaciona al campo de adaptación con el haz de prueba, es necesario considerar el tamaño de test, es decir, el tamaño de la zona en la que el campo de adaptación y el haz de prueba se superponen. Teniendo en cuenta que los tamaños del haz de prueba utilizados en esta tesis, 0.45° y 2° , son los que determinan el tamaño del test, se asume que las frecuencias espaciales fundamentales correspondientes a estos tamaños son de aproximadamente 0.25 ciclos/grado y 1 ciclo/grado y respectivamente. Por lo tanto, la frecuencia espacial elegida para interpolar los datos brindados por Murray y Plainis (2003) fue de 0.49 ciclos/grado, destacando que, como han reportado los autores, las variaciones en G_c para frecuencias espaciales menores a 2 ciclos/grado son despreciables.

Con el fin de estimar los valores correspondientes a las luminancias de fondo utilizadas en esta tesis se realizó un ajuste lineal para cada excentricidad. Como Murray y Plainis (2003) presentan sus datos en cuatro excentricidades y para tres valores de luminancia de fondo, estos tres valores de G_c para cada excentricidad fueron ajustados mediante dos rectas, interpolando los valores correspondientes a 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 , 5 cd/m^2 , 15 cd/m^2 , y extrapolando aquellos correspondientes a 25 cd/m^2 , 40 cd/m^2 , 60 cd/m^2 , 80 cd/m^2 y 110 cd/m^2 . En la figura 3.5 se muestran las regresiones lineales mencionadas, representando con círculos rellenos los valores de G_c estimados y utilizados en el modelo.

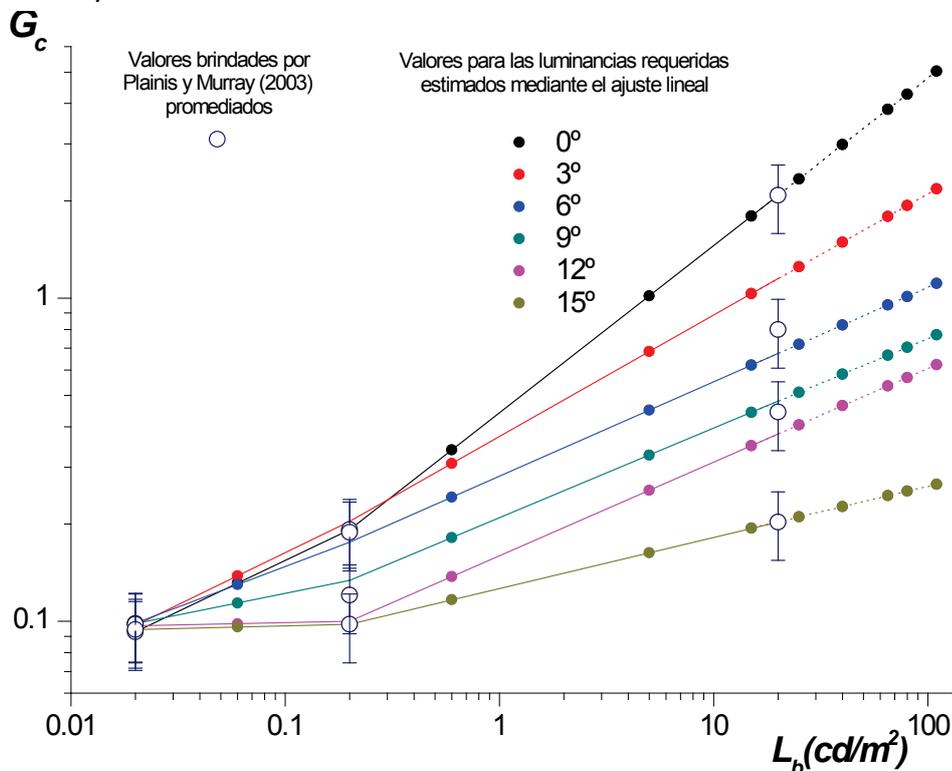


Figura 3.5. Ajuste lineal para cada excentricidad, interpolando los valores correspondientes a 0.06 cd/m^2 , 0.6 cd/m^2 , 5 cd/m^2 , 15 cd/m^2 y extrapolando aquellos correspondientes a 25 cd/m^2 , 40 cd/m^2 , 60 cd/m^2 , 80 cd/m^2 , 110 cd/m^2 . Las barras de error representan una variación del 24%, correspondiente a la máxima desviación estándar obtenida al promediar los datos de Murray y Plainis (2003).

3.4.1.2. Control de ganancia

El control de ganancia g es un tipo de mecanismo de adaptación multiplicativo que, para evitar la saturación, modula la luminancia del estímulo sin variar el contraste. A través de estudios fisiológicos, Dunn et al. (2006, 2007) encontraron diferentes controles de ganancia para conos y bastones.

Con respecto a la vía de conos, los experimentos psicofísicos detallados en esta memoria fueron realizados dentro del rango de luminancias en el que Dunn et al. (2007) proponen la adaptación a nivel de células ganglionares. Además, como se utilizaron estímulos acromáticos y niveles de luminancia mesópicos y fotópicos bajos (menores a 110 cd/m^2), el modelo desarrollado se centra en las células ganglionares parasol y la vía MC. Los valores de control de ganancia g_c utilizados para esta vía fueron tomados de Dunn et al. (2007).

Para ajustar los valores correspondientes al control de ganancia en las células ganglionares parasol, se utilizó la expresión empírica propuesta por Dunn et al. (2006, 2007) (ecuación 1.4 en el capítulo 1):

$$g = \left(\frac{|a| + bI_b}{|a| + I_b} \right) (cI_b + 1)^m d \quad (3.1)$$

Esta función racional (cociente de polinomios de la variable I_b) propuesta por Dunn et al. (2006, 2007) permite ajustar y describir sus resultados fisiológicos de una manera relativamente simple. Hay que tener presente que g , al representar una ganancia, es adimensional. En la misma, I_b representa la intensidad media de fondo en unidades de fotones por segundo absorbidos por fotorreceptor, mientras que a determina la intensidad de fondo en la que comienza el incremento (observado en algunas células, como las amacrinas AII) y está expresado en las mismas unidades que I_b . El parámetro b es adimensional y cuantifica el máximo valor de dicho incremento. En el segundo factor, c viene expresado en unidades inversas a I_b y está relacionado con la intensidad de fondo en la que comienza la disminución de g , mientras que el exponente adimensional m describe la disminución de g con la intensidad de fondo. Por último, d es un factor adimensional de escalamiento vertical.

Aunque Dunn et al. (2007) brindan los valores de a, b, c, d y m adecuados para ajustar los datos experimentales obtenidos en diferentes células, no facilitan aquellos necesarios para el ajuste en las células ganglionares parasol, por lo que los mismos fueron calculados. Para ello, partiendo de los datos experimentales de la curva de control de ganancia en estas células, representados mediante cuadrados negros en la figura 1.b de Dunn et al. (2007) (figura 1.25), y ajustando dichos datos mediante la ecuación 3.1, se seleccionaron los valores de los parámetros a, b, c, d y m que lograron el mejor ajuste. Finalmente, los valores utilizados fueron $a = 100$, $b = 1.3$, $c = 0.1545$, $d = 1$ y $m = -0.3429$.

En relación al sistema de bastones, los experimentos detallados en esta memoria también fueron realizados dentro del rango de luminancias en el que Dunn et al. (2006) proponen la adaptación a nivel de células ganglionares. Los valores de control

de ganancia g_r utilizados en el modelo para la vía de bastones corresponden a medidas electrofisiológicas en células ganglionares ON de primates (Dunn et al., 2006) (figura 1.27) y fueron ajustados utilizando en la ecuación 3.1 los parámetros dados por dichos autores, $a = 0.01$, $b = 1.3$, $c = 7.1$, $d = 1$ y $m = -0.53$.

En los trabajos de Dunn et al. (2006, 2007), los valores adimensionales para el control de ganancia en la vía de bastones (g_r) y de conos (g_c) vienen expresados en función de la intensidad media de fondo (I_b) en unidades de fotones por segundo absorbidos por fotorreceptor. Sin embargo, para facilitar su visualización y permitir relacionarlos con las demás figuras del capítulo, los mismos son aquí representados en función de la luminancia de fondo L_b expresada en cd/m^2 (figura 3.6). En la curva roja se muestran los valores de g_c utilizados en el modelo, mientras que en la curva gris se representan los correspondientes a g_r .

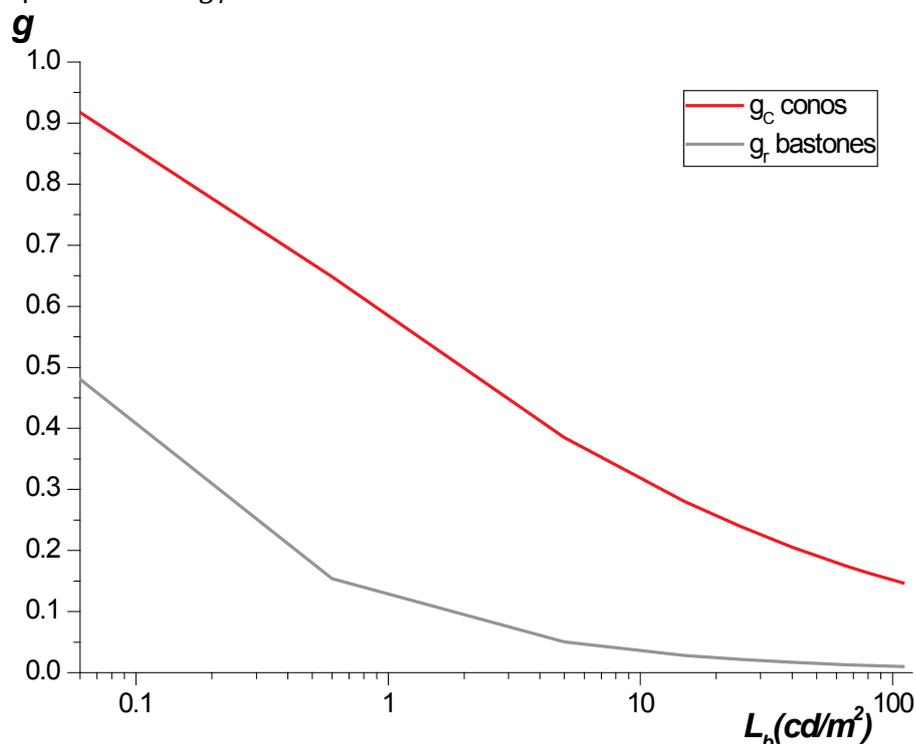


Figura 3.6. Valores de control de ganancia g_c y g_r utilizados en el modelo representados en función de la luminancia de fondo L_b en escala logarítmica y expresada en cd/m^2 .

Además del control de ganancia en el sistema de conos g_c y en el sistema de bastones g_r , es necesario considerar las contribuciones relativas de cada uno ellos para las diferentes luminancias y excentricidades. Estos pesos o contribuciones relativas fueron interpolados a partir de los presentados por Raphael y MacLeod (2011). Representando con a la contribución relativa de conos, la contribución relativa de bastones viene dada por $(1 - a)$.

En la figura 3.7 se representa, para cada excentricidad, la contribución relativa a de conos en función de L_b . En la misma se puede ver como en la fóvea, al no existir bastones, la contribución de conos es máxima y constante con la luminancia de fondo. Sin embargo, para las demás excentricidades, la contribución relativa aumenta a medida que se consideran luminancias de fondo mayores. En la figura 3.8 se

representa la contribución relativa a de conos pero ahora en función de la excentricidad retiniana e para cada luminancia de fondo L_b .

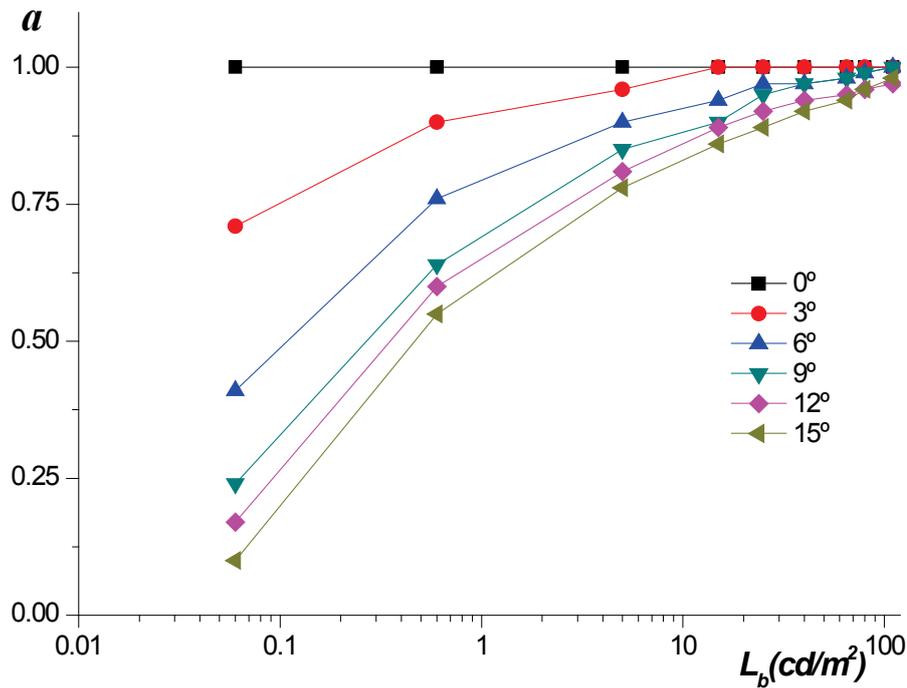


Figura 3.7. Variación de la contribución relativa a de conos en función de la luminancia de fondo y para diferentes excentricidades. Datos interpolados a partir de los brindados por Raphael y MacLeod (2011).

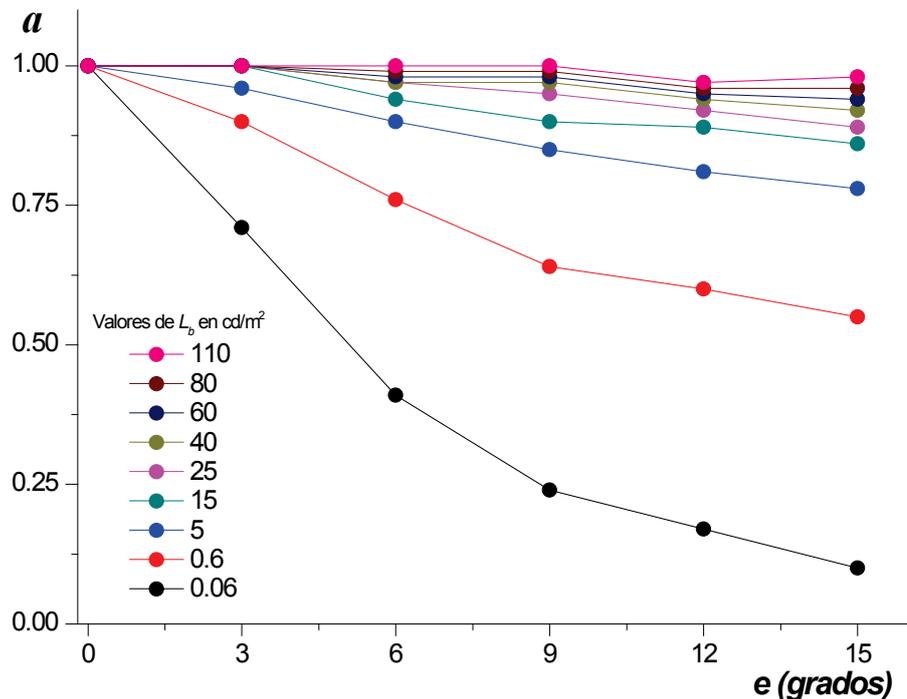


Figura 3.8. Variación de la contribución relativa a de conos en función de la excentricidad retiniana y para diferentes valores de la luminancia de fondo. Datos interpolados a partir de los brindados por Raphael y MacLeod (2011).

Por otra parte, para medidas con campos de adaptación estacionarios realizadas en el rango de luminancias fotópicas bajas, aparece el efecto de un mecanismo molecular que, a diferencia de otros mecanismos de adaptación, aumenta la sensibilidad (Stockman et al., 2006). Este mecanismo puede ser representado como:

(3.2)

$$M = \frac{1}{1 + \left(\frac{L_b}{L_i}\right)^n}$$

Donde M representa el efecto del mecanismo molecular, L_b la luminancia de fondo y L_i el valor de luminancia en el cual M alcanza su valor 0.5. En el modelo se utilizó $L_i = 80 \text{ cd/m}^2$. Este valor de L_i está relacionado con lo propuesto por Valeton y Van Norren (1983) (figura 1.20) y corresponde a un valor intermedio del rango comprendido entre aquellos valores de luminancia de fondo en los que los mecanismos celulares postreceptores y el blanqueamiento del fotorpigmento comienzan a tener peso en la adaptación.

A partir de las contribuciones relativas de conos y bastones, y teniendo en cuenta el mecanismo molecular M , es posible representar el control de ganancia combinado g_b en función de g_c y g_r como:

(3.3)

$$g_b = g_c a M + g_r (1 - a)$$

Para visualizar el peso real de las contribuciones de conos y bastones en la ganancia combinada para las distintas condiciones de luminancia de fondo y excentricidad, es oportuno representar el ratio de los dos términos de la ecuación anterior. En la figura 3.9 se muestra el ratio $g_r(1 - a)/g_c a M$ en función de la luminancia de fondo L_b para las distintas excentricidades.

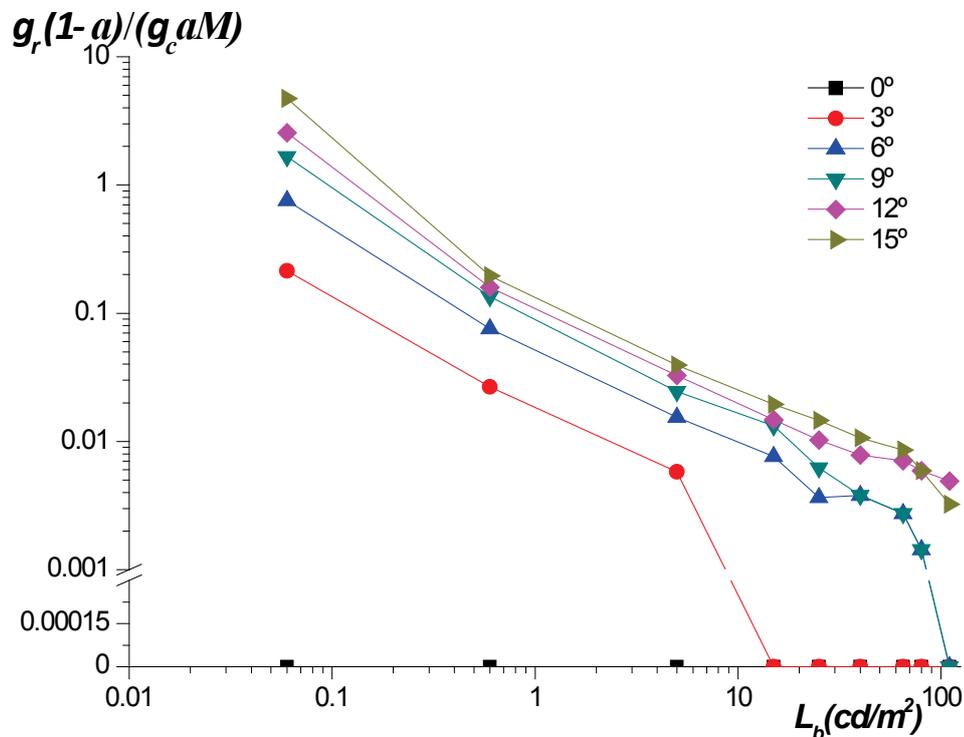


Figura 3.9. Ratio de la contribución de bastones y de conos en función de la luminancia de fondo y para diferentes excentricidades. Para una mejor visualización, parte del eje de ordenadas está en escala logarítmica mientras que otra, más pequeña, está en escala lineal.

En dicha figura se puede ver como el ratio representado es máximo para una excentricidad de 15° y una luminancia de $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, situación donde la contribución de bastones es máxima, mientras que la de conos es mínima. A medida que aumenta la luminancia de fondo, la contribución de conos aumenta mientras que la de bastones disminuye, por lo que el ratio disminuye. Además, la contribución de bastones disminuye a medida que se consideran excentricidades retinianas más cercanas a la fóvea, por lo que el valor del ratio también disminuye. En el caso de la fóvea, al no existir bastones, la contribución de los mismos es nula, por lo que el valor del ratio es siempre cero. Como el eje de ordenadas está en unidades logarítmicas, para representar la condición foveal junto con las demás condiciones donde la contribución de bastones es nula (ratio igual a cero), se realizó un quiebre en el eje y se utilizó una escala lineal.

3.4.1.3. Mecanismo sustractivo

El mecanismo sustractivo incorporado en el modelo está basado en el propuesto por Wilson (1997) para los conos. Este mecanismo reduce el efecto de la luminancia del fondo en la proporción necesaria para permitir la detección de la prueba. Así, el mecanismo sustractivo adquiere mayor relevancia en el rango de luminancias fotópicas, donde su influencia se ve incrementada debido a la mayor contribución de los conos en la detección del estímulo (Raphael y MacLeod, 2011).

Como el mecanismo sustractivo de bastones planteado por algunos autores (Adelson, 1982) apenas tiene influencia en la reducción de la luminancia del fondo, para el desarrollo del modelo se partió de la hipótesis de que el efecto del mecanismo sustractivo sólo se debe a los conos.

Retomando lo comentado en el capítulo 1, el efecto del mecanismo sustractivo S en el modelo desarrollado es modelado mediante una ecuación diferencial de primer orden (Barrionuevo, Colombo e Issolio, 2013):

$$\frac{dS}{dt} + \frac{g_m}{\tau} S = K_s a L_b \frac{g_m}{\tau} \quad (3.4)$$

Donde t es el tiempo de exposición a la luminancia del campo de adaptación, τ una constante de tiempo y g_m un factor que modifica la velocidad del mecanismo para alcanzar el estado estable. Como se ha considerado la hipótesis de que el efecto del mecanismo sustractivo sólo se debe a los conos, se incluye también la contribución relativa a de conos para las diferentes luminancias y excentricidades, valores interpolados a partir de los brindados por Raphael y MacLeod (2011). Por último, L_b es la luminancia del campo de adaptación y K_s el factor que modula la intensidad del mecanismo sustractivo.

Resolviendo la ecuación diferencial 3.4 se obtiene:

$$S = a L_b \left(K_s - e^{-\frac{t g_m}{\tau}} \right) \quad (3.5)$$

Profundizando en el parámetro K_s , el mismo está relacionado con la modulación de la retroalimentación de las células horizontales sobre los conos (Wilson, 1997), variando con la excentricidad y el tamaño del campo de adaptación. En cuanto a la constante de tiempo τ , el valor utilizado es de 0.14 s, valor tomado del trabajo de Wilson (1997) en relación a las células horizontales. El valor de t corresponde al tiempo de exposición al campo de adaptación (10 minutos) expresado en segundos, es decir, $t = 600$.

Para calcular el factor g_m , Wilson (1997) propone la siguiente ecuación:

$$g_m = 0.5 + 0.066 k_f L_b g_c \quad (3.6)$$

Donde el producto $(k_f L_b g_c)$ representa la respuesta de las células interplexiformes que realimentan a las células horizontales desde las células amacrinas (Wilson, 1997). En la misma, k_f es una constante de proporcionalidad que integraría el procesamiento intermedio entre el camino directo y la realimentación mediada por las células interplexiformes (Barrionuevo, Colombo e Issolio, 2013), y $(L_b g_c)$ sería la respuesta del sistema a L_b una vez que ha actuado el control de ganancia de los conos. Considerando $k_f = 1$ (Barrionuevo, Colombo e Issolio, 2013) finalmente se obtiene:

$$S = a L_b \left\{ K_s - e^{-\left[\frac{t(0.5+0.066 L_b g_c)}{\tau} \right]} \right\} \quad (3.7)$$

3.4.1.4. Sumación espacial

La ley de Ricco descrita en el capítulo 1 establece que, por debajo de un área crítica, los valores de luminancia umbral son inversamente proporcionales al tamaño de la región estimulada. Sin embargo, la ley de Ricco sólo tiene validez en un rango acotado de luminancias de fondo, mientras que fuera de este rango la sumación espacial varía con L_b (Barlow, 1958). Por lo tanto, para los resultados experimentales en los que la sumación espacial no sea completa, como ocurre con las medidas correspondientes a un tamaño de prueba de 0.45° , los umbrales pueden ser relacionados con aquellos obtenidos con un tamaño de prueba de 2° por medio de una constante:

$$\Delta L_{0.45^\circ} = K \Delta L_{2^\circ} \quad (3.8)$$

Donde dicha constante K depende de la excentricidad retiniana y de la luminancia de fondo, aunque en el rango de luminancias aquí consideradas, no varía con L_b .

3.4.1.5. Ruido visual

El efecto del ruido visual en el proceso de detección del estímulo es considerado en el modelo a través del parámetro N . Dicho parámetro cobra relevancia en el rango de luminancias mesópicas y con excentricidades crecientes. En las próximas secciones se profundizará en el rol del ruido dentro del modelo y en sus implicaciones.

3.4.2. Desarrollo del modelo

El modelo aquí presentado está basado en un modelo previo desarrollado por Barrionuevo, Colombo e Issolio (2013). El punto de partida es la ecuación 3.9, expresión del contraste de Weber (ecuación 1.2 en el capítulo 1, con $m = 1$). En la misma se asume que C_n , el contraste de Weber necesario para la detección, debe tener el mínimo valor posible. Este límite para la detección o mínimo valor posible corresponde a $C_n = 0.01$ (Adelson, 1982), valor del contraste de Weber para el rango fotópico (Schwartz, 2010).

(3.9)

$$C_n = \frac{L_T - L_b}{L_b^m} = \frac{\Delta L}{L_b}$$

Recordar que en el contexto de esta tesis denominamos luminancia de prueba a ΔL , es decir, a la mínima luminancia incremental que hay que añadir en el haz de prueba para que haya detección. Por otra parte, llamamos luminancia de test a $L_T = L_b + \Delta L$, en otras palabras, a la luminancia resultante de la superposición espaciotemporal del estímulo de detección (luminancia de prueba) y el campo de adaptación (luminancia de fondo o L_b).

Previo al desarrollo matemático es conveniente visualizar como están relacionados los mecanismos y fenómenos comentados en el apartado anterior, por lo que en la figura 3.10 se presenta un diagrama de bloques del modelo. A su vez, en cada mecanismo o fenómeno considerado se muestran, entre paréntesis, las variables de las que dependen. El modelo presenta dos vías de procesamiento, una para la luminancia del test y otra para la luminancia del fondo. Para calcular el contraste ambas vías se unen.

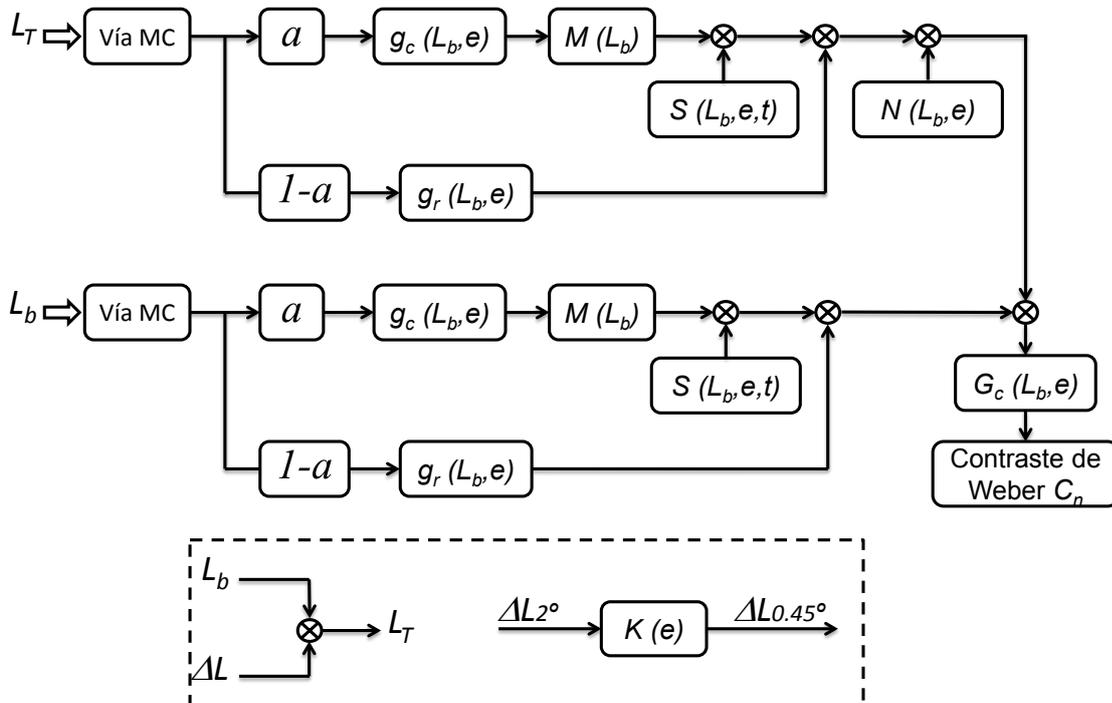


Figura 3.10. Diagrama de bloques del modelo.

El modelo permite calcular la luminancia de test L_T , por lo que para predecir los valores de luminancia umbral ΔL es necesario descontar la luminancia de fondo L_b . La constante K , que da cuenta de la variación en la sumación espacial al disminuir el tamaño de la prueba de 2° a 0.45° , afecta a la luminancia umbral ΔL predicha a partir de L_T , por lo que no se muestra en el diagrama de bloques anterior.

Teniendo presente el hecho de que el objetivo del modelo es permitir analizar los mecanismos y fenómenos que intervienen en el proceso de la adaptación visual, los valores de luminancia en la ecuación 3.9, L_T y L_b , son reemplazados por la respuesta celular a dichos valores de luminancia, $R(L_T)$ y $R(L_b)$ respectivamente. Antes de continuar, sin embargo, es necesario vincular algunos conceptos.

La claridad es una magnitud perceptual relacionada con la luminancia. Así, los cambios en la luminancia del fondo y del estímulo de detección son percibidos como cambios en la claridad del haz del campo de adaptación y del haz de prueba respectivamente. Por otra parte, la ganancia de contraste G_c relaciona la respuesta visual a una variación en el contraste con la magnitud de dicha variación (recordar que los valores de G_c aumentan al incrementarse la luminancia del campo de adaptación). Finalmente, ambos conceptos se relacionan al considerar que la claridad se estima a partir del contraste de borde del estímulo (Shapley y Enroth-Cugell, 1984). A partir de ecuación 3.9 y considerando las hipótesis anteriores, se tiene que:

$$C_n = G_c \left(\frac{R(L_T) - R(L_b)}{R(L_b)} \right) \quad (3.10)$$

Donde $R(L_b)$ es la respuesta a la luminancia de fondo, $R(L_T)$ la respuesta a la luminancia de test y G_c la ya comentada ganancia de contraste.

Al analizar $R(L_b)$ y $R(L_T)$, es oportuno recordar que la relación de intensidades estímulo-respuesta en las neuronas se puede modelar siguiendo la ecuación hiperbólica de Naka-Rushton (ecuación 1.3 en el capítulo 1). Reescribiendo dicha ecuación se tiene que:

$$\frac{R(I)}{R_{max}} = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma}{I} \right]^n} \quad (3.11)$$

Donde I es la intensidad del estímulo percibido, $R(I)$ la respuesta celular en función de la intensidad del estímulo, n la constante de Hill y σ la constante de semisaturación, valor de I en el que la $R(I)$ es la mitad de la R_{max} . Al hablar de respuesta celular, es importante destacar que I no es una intensidad en el sentido fotométrico, sino en el sentido de la magnitud (concepto que en inglés sería expresado con la palabra strength). Ahora bien, teniendo en cuenta que la ganancia de un sistema relaciona la señal de entrada con la de salida, conociendo la ganancia g y la estimulación, es este caso luminancia L en cd/m^2 , es posible plantear una expresión para la intensidad I percibida como:

$$I = g L \quad (3.12)$$

Por lo que reemplazando en la ecuación 3.11 se obtiene:

$$\frac{R(I)}{R_{max}} = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma}{gL}\right]^n} \quad (3.13)$$

Renombrando el cociente σ/g como σ' , se consigue una expresión simplificada de la ecuación de Naka-Rushton relacionada con el concepto de compresión de la respuesta comentado en la sección 1.3 del capítulo 1:

$$\frac{R(I)}{R_{max}} = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma'}{L}\right]^n} \quad (3.14)$$

Utilizando para la ganancia el valor de g_b (ecuación 3.3) y considerando la intensidad I percibida, tanto del fondo como del test, se obtienen las siguientes expresiones:

$$(3.15) \quad I_{L_b} = g_b(L_b - S) \quad (3.16) \quad I_{L_T} = g_b(L_T - S - N)$$

Donde se incluye el efecto del mecanismo sustractivo S , en ambos casos, y el efecto del ruido visual N , aunque sólo afectando a la detección del test.

Al descontar el nivel de fondo, el mecanismo sustractivo S aparece precedido de un signo negativo, ya que su efecto es, en definitiva, la disminución de la intensidad percibida. El signo negativo que precede al ruido N tiene una explicación diferente. A este nivel, el efecto del ruido visual N implica una reducción en el control de ganancia. A partir de las ecuaciones anteriores, $R(L_b)$ y $R(L_T)$ pueden escribirse como:

$$(3.17) \quad R(L_b) = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma'}{(L_b - S)}\right]^n} \quad (3.18) \quad R(L_T) = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma'}{(L_T - S - N)}\right]^n}$$

Donde $\sigma' = \sigma/g_b$. Por otra parte, los valores para la constante de semisaturación σ y la constante de Hill n fueron tomados del trabajo de Adelson (1982), con $\sigma = 0.2$ y $n = 1$.

Una vez presentadas todas las ecuaciones e hipótesis consideradas, sólo queda hallar la expresión para ΔL . De la ecuación 3.10, $R(L_T)$ puede ser reescrita como:

$$R(L_T) = R(L_b) \left(\frac{C_n}{G_c} + 1 \right) \quad (3.19)$$

Reemplazando $R(L_T)$ por la expresión dada en la ecuación 3.18, se tiene que:

$$R(L_b) \left(\frac{C_n}{G_c} + 1 \right) = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma'}{(L_T - S - N)}\right]^n} \quad (3.20)$$

Despejando la luminancia del test L_T de la ecuación 3.20, se obtiene:

$$L_T = \left[\frac{\sigma'^n}{\frac{1}{R(L_b) \left(\frac{C_n}{G_c} + 1 \right)} - 1} \right]^{\frac{1}{n}} + S + N \quad (3.21)$$

La ecuación 3.21 muestra la dependencia de L_T con la respuesta al fondo $R(L_b)$ y los demás mecanismos y fenómenos considerados en el modelo. Así, recordando que $L_T = L_b + \Delta L$, la luminancia umbral ΔL puede obtenerse como:

$$\Delta L = \left[\frac{\sigma'^n}{\frac{1}{R(L_b) \left(\frac{C_n}{G_c} + 1 \right)} - 1} \right]^{\frac{1}{n}} + S + N - L_b \quad (3.22)$$

En la misma, puede apreciarse como el parámetro N , relacionado con el ruido visual en la detección del test, aparece precedido por un signo positivo. Por lo tanto, el efecto del ruido visual N elevará la luminancia umbral, comportamiento acorde a lo esperado. En relación al mecanismo sustractivo, el parámetro S también aparece precedido de un signo positivo. A priori, parecería que el mecanismo sustractivo eleva la luminancia umbral, comportamiento inverso al esperado. Sin embargo, a diferencia del parámetro N que sólo afecta el test, el parámetro S afecta también a $R(L_b)$, por lo que para tener una idea correcta del efecto final sobre ΔL habría que desarrollar aún más la ecuación 3.22. Reemplazando $R(L_b)$ por la expresión dada en la ecuación 3.17 y reordenando, se obtiene:

$$\Delta L = \left[\frac{\sigma'^n (C_n + G_c)}{G_c \left(\frac{\sigma'}{L_b - S} \right)^n - C_n} \right]^{\frac{1}{n}} + S + N - L_b \quad (3.23)$$

Escrita de esta forma, la expresión para ΔL evidencia que la dependencia con S no se limita a un término aditivo. Realizando las comprobaciones pertinentes, se demuestra que el efecto del mecanismo sustractivo es el esperado, es decir, a medida que S aumenta, la luminancia umbral ΔL disminuye.

Finalmente, a partir de las ecuaciones antes presentadas y de los valores obtenidos de la bibliografía, es posible predecir los valores experimentales de luminancia umbral ΔL en función de la luminancia del campo de adaptación L_b , en diferentes excentricidades retinianas e y con distintos tamaños de haz de campo de adaptación y haz de prueba.

3.4.3. Aplicación y ajuste del modelo a los resultados experimentales

Al aplicar el modelo a los datos psicofísicos obtenidos, surge la necesidad de analizar el comportamiento de cada uno de los mecanismos y fenómenos antes descritos que permiten el ajuste para las distintas condiciones experimentales. En conjunto, los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo explican los valores de luminancia umbral ΔL obtenidos para las diferentes condiciones de excentricidad retiniana, luminancia y tamaño del campo de adaptación.

A continuación, se estudia el ajuste del modelo para cada combinación de tamaños de campo de adaptación y prueba, así como el comportamiento de los mecanismos y fenómenos que permiten el ajuste junto con sus implicaciones fisiológicas.

3.4.3.1. Campo de adaptación de 10° y prueba de 2°

Como se comentó anteriormente, para esta combinación de tamaños los datos evidencian un comportamiento acorde a la ley de Weber. Para realizar el ajuste en esta condición, además de los valores brindados por otros autores en relación a los parámetros de los distintos mecanismos considerados (previamente desarrollados), se comenzó considerando $K_s = 1$ (Barrionuevo, Colombo e Issolio, 2013). Es oportuno recordar que el parámetro K_s forma parte del mecanismo sustractivo y modula el efecto de realimentación entre las células horizontales y los conos.

Partiendo de este valor para K_s el modelo subestima el promedio de los datos experimentales, por lo que para el siguiente paso del ajuste se planteó una estrategia centrada en el mecanismo sustractivo. Para cada excentricidad se calculó el valor de K_s necesario para que el modelo replicara el promedio de los datos experimentales a una luminancia de fondo L_b de 60 cd/m^2 . De esta manera, el parámetro K_s considera sólo el efecto de los conos, ya que los bastones están saturados en este nivel de luminancia.

En la curva naranja (línea continua) de la figura 3.11 se muestran, en función de la excentricidad, los valores de K_s obtenidos para el ajuste de los datos experimentales promedios siguiendo la estrategia antes comentada. Si bien estos valores de K_s fueron obtenidos para la combinación de tamaños $10^\circ/2^\circ$, como el mecanismo sustractivo sólo afecta al fondo, son válidos mientras el tamaño del campo de adaptación no varíe.

En la figura se puede ver como el parámetro K_s aumenta con la excentricidad, comportamiento relacionado con el incremento del tamaño dendrítico de las células horizontales a medida que se consideran excentricidades alejadas de la fóvea (Wässle, Boycott y Röhrenbeck, 1989; Rodieck, 1998). Para representar las barras de error de esta curva se consideró la situación más desfavorable, es decir, se tomaron los extremos del rango de error experimental (± 0.15 unidades logarítmicas) y se calcularon los valores de K_s correspondientes. Tanto en la figura 3.11, como en aquellas otras figuras donde el parámetro graficado haya sido estimado para que el modelo replique datos experimentales, los valores obtenidos no serán representados mediante puntos, sino que sólo se mostrará la barra de error correspondiente.

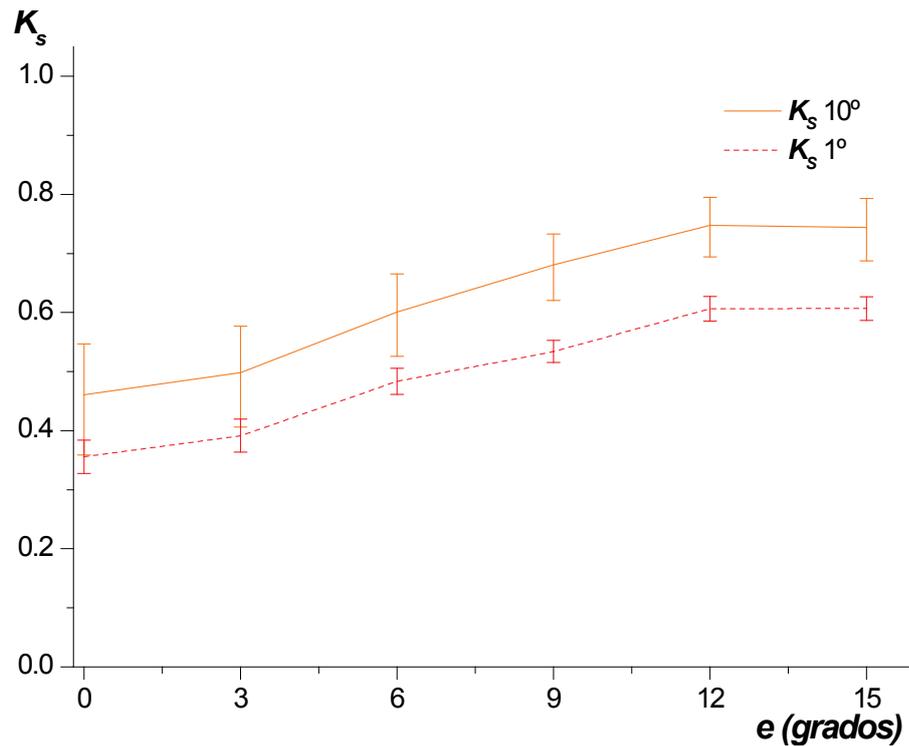


Figura 3.11. Valores de K_s en función de la excentricidad. La curva naranja en línea continua representa los valores obtenidos con un tamaño de campo de adaptación de 10° . La curva roja en línea discontinua representa aquellos obtenidos para un campo de adaptación de 1° de tamaño angular. A su vez, los valores representados en línea continua fueron obtenidos al replicar con el modelo los datos experimentales promedios obtenidos con $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$. En lugar de ser forzados a replicar un sólo punto, los valores representados en línea discontinua fueron obtenidos al ajustar con el modelo datos experimentales promedios correspondientes a cinco valores fotópicos de L_b (15, 25, 40, 60 y 110 cd/m^2).

En la figura 3.12 se puede ver el efecto del mecanismo sustractivo S en función de la excentricidad e para cada valor de luminancia de fondo L_b . Como cabe esperar de un mecanismo que reduce el efecto de la luminancia del fondo en la proporción necesaria para permitir la detección, este aumenta con L_b . Representando S en escala logarítmica se ve como, excepto para 0.06 cd/m^2 , el efecto del mecanismo sustractivo aumenta levemente o permanece constante al aumentar e . Para $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, S disminuye a medida que aumenta la excentricidad. Aunque el parámetro K_s aumenta con e , este comportamiento puede ser explicado por la variación de la contribución relativa de conos en función de la excentricidad para los distintos niveles de luminancias de fondo L_b (figura 3.8).

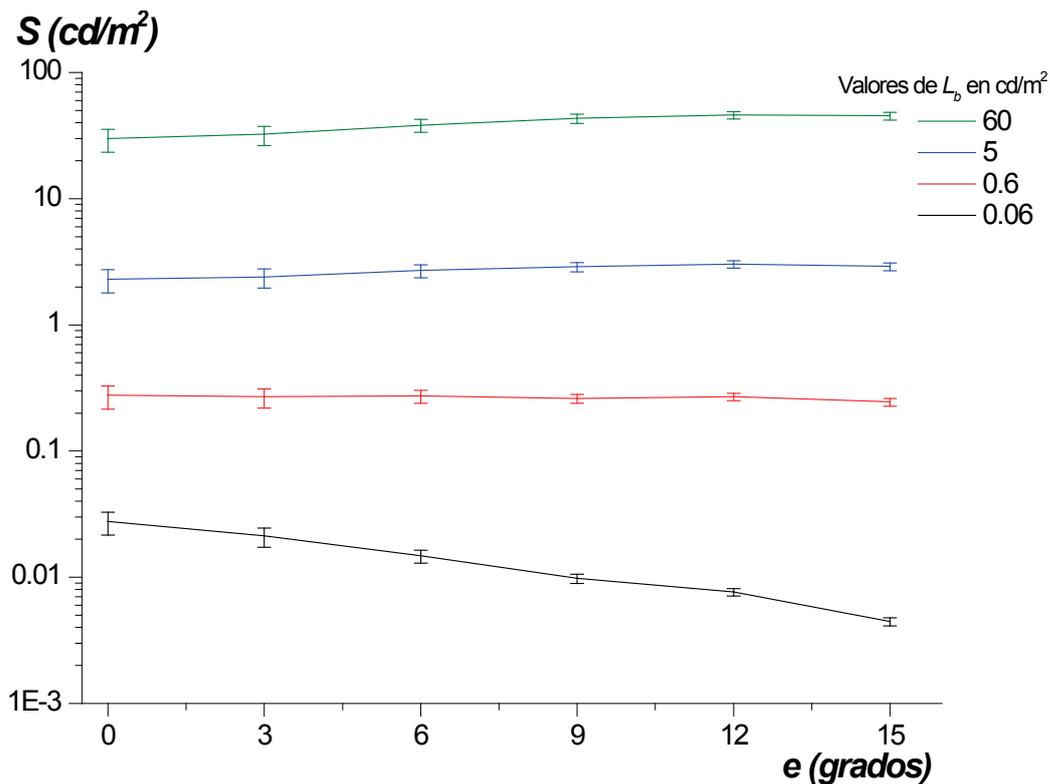


Figura 3.12. Valores obtenidos para el mecanismo sustractivo S en cada luminancia de fondo, representados en función de la excentricidad e .

Profundizando aún más en el comportamiento del mecanismo sustractivo, es interesante visualizar como varía con la excentricidad la proporción de luminancia de fondo que descuenta dicho mecanismo. En la figura 3.13 se representa el ratio S/L_b en función de la excentricidad retiniana e . En la misma, se puede ver como el porcentaje que descuenta el mecanismo sustractivo aumenta con e para luminancias de fondo de $60 \text{ cd}/\text{m}^2$ y $5 \text{ cd}/\text{m}^2$, permaneciendo relativamente constante para $0.6 \text{ cd}/\text{m}^2$, aunque con una leve disminución hacia 15° de excentricidad. Por último, para una luminancia de $0.06 \text{ cd}/\text{m}^2$, la proporción de fondo que descuenta el mecanismo sustractivo disminuye con la excentricidad de manera acusada.

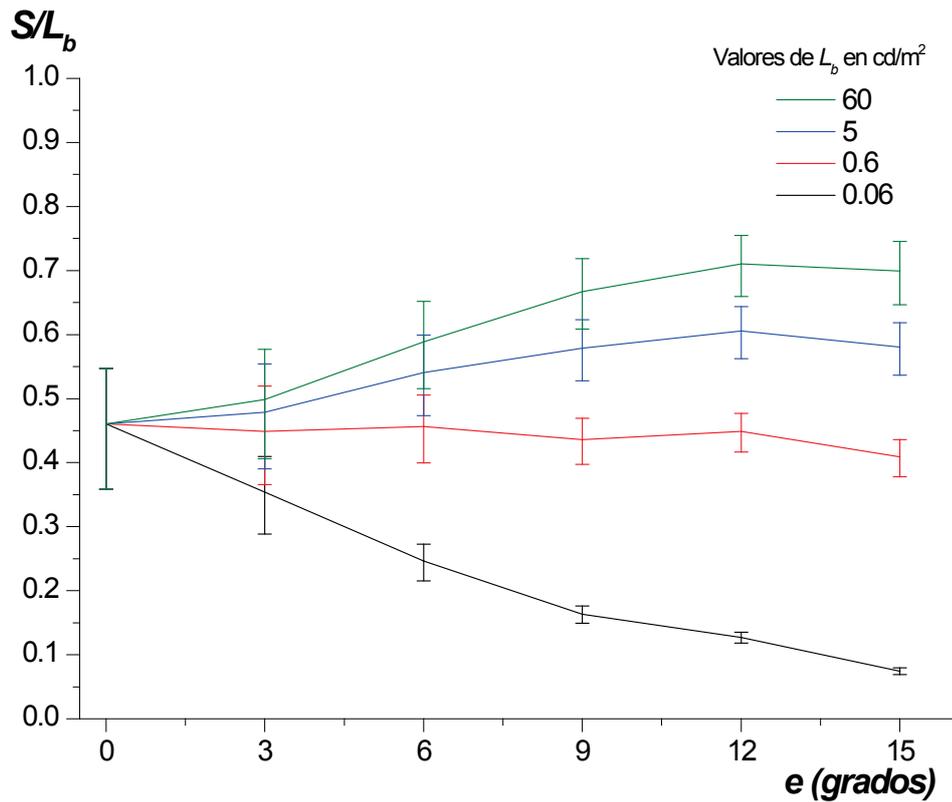


Figura 3.13. Ratio S/L_b para cada luminancia de fondo en función de la excentricidad e .

Como se puede ver en la figura, el valor del ratio S/L_b en fóvea es igual para todas las luminancias de fondo y el mismo que el de K_s en dicha localización retiniana. Esto se puede explicar reordenando la ecuación 3.7 de la siguiente forma:

$$\frac{S}{L_b} = a \left\{ K_s - e^{-\left[\frac{t(0.5 + 0.066 L_b g_c)}{\tau} \right]} \right\} \quad (3.24)$$

A partir de la ecuación 3.24 y recordando que $t = 600$ y $\tau = 0.14$, se puede ver como el término de la exponencial negativa es muy pequeño (prácticamente igual a cero), por lo que el término que más aporta al ratio es $(a K_s)$. Como en fóvea se tiene $a = 1$, el valor representado es K_s . Sin embargo, como K_s varía con la excentricidad y la contribución relativa a de conos lo hace con la excentricidad y la luminancia, en la figura 3.13 se puede apreciar la variación del producto de ambos parámetros, correspondiente al ratio S/L_b .

Finalmente, en la figura 3.14 se pueden ver los ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con la estrategia de variar el parámetro K_s del mecanismo sustractivo. Las líneas representadas en la figura 3.14 corresponden a los valores brindados por el modelo (no confundir con las líneas suplementarias representadas en la figura 3.3 y 3.4, representadas sólo a los efectos de facilitar la visualización de las tendencias de los datos).

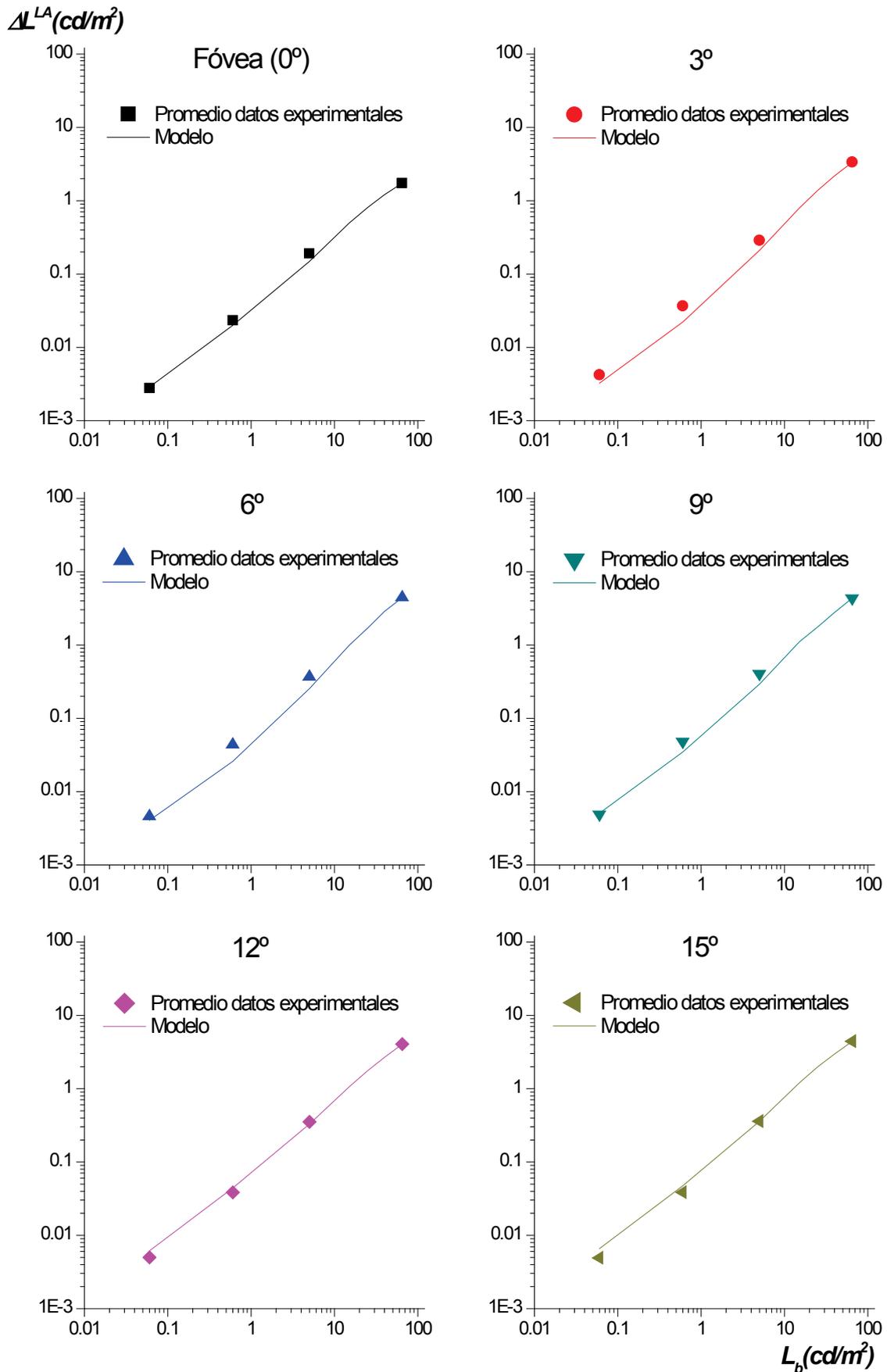


Figura 3.14. Ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con el modelo para la condición $10^\circ/2^\circ$ y utilizando K_s como parámetro libre.

Para estimar la bondad del ajuste se utilizó la raíz del error cuadrático medio:

$$E = \pm \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \quad (3.25)$$

Donde E es el estimador calculado de la desviación típica, n la cantidad de valores ajustados, y_i los valores experimentales y \hat{y}_i los valores brindados por el modelo.

En la tabla 3.3 se muestran, para cada excentricidad, los valores del estimador E . Como el modelo ajustó los logaritmos decimales de los valores experimentales, el estimador también está en unidades logarítmicas.

Tabla 3.3						
Excentricidad	0°	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	±0.063	±0.140	±0.139	±0.098	±0.057	±0.079

Tabla 3.3. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales en cada excentricidad para la combinación 10°/2°, estimada utilizando la ecuación 3.25.

Según la ecuación 3.25, mientras mejor sea el ajuste, menor será el valor del estimador E . Como se puede de en la figura 3.14, las mayores diferencias entre el modelo y los datos experimentales se dan en 3°, 6° y 9°, los valores más altos de la tabla 3.3. Sin embargo, en el peor caso (3°), el valor de E sigue estando dentro del rango del error experimental de ±0.15 unidades logarítmicas.

Aunque el ajuste es bueno, en el rango de luminancias mesópicas (especialmente en 3° y 6° de excentricidad) el modelo subestima levemente los datos experimentales, abriendo el interrogante sobre la posible intervención de otros mecanismos o fenómenos.

3.4.3.2. Campo de adaptación de 10° y prueba de 0.45°

Los valores de luminancia umbral correspondientes a esta combinación son mayores y aparentemente paralelos a los anteriores (obtenidos con el mismo tamaño de campo de adaptación pero con un tamaño de prueba mayor). La disminución del tamaño de la prueba de 2° a 0.45° produce un incremento de los umbrales, que representados en escala logarítmica evidencian un aumento muy similar para las distintas luminancias de fondo, siendo dicho incremento mayor para excentricidades mayores.

La constancia en el ratio de los umbrales, obtenidos con uno y otro tamaño de la prueba en función de la luminancia para cada excentricidad, es similar a la encontrada por Barlow (1958) en las mismas condiciones experimentales (véase la figura 3 en Barlow (1958)). En su trabajo, Barlow (1958) considera el fenómeno de la sumación espacial para explicar el aumento observado en los valores de luminancia umbral al disminuir el tamaño del test. Así, es posible considerar que en ambas combinaciones de tamaños el estado adaptativo es igual, por lo que lo único que cambia al disminuir el tamaño del test es la sumación espacial. Por lo tanto, para dar cuenta de esta constancia en el ratio de los umbrales aquí presentados, se incluyó en el modelo un parámetro que representa dicho fenómeno.

El parámetro K introducido para considerar el mecanismo de sumación espacial permitió dar cuenta del aumento en los valores umbrales al pasar de un tamaño de prueba de 2° a 0.45° . Partiendo del ajuste obtenido con el modelo en cada excentricidad para la condición $10^\circ/2^\circ$ (en la que se consideró $K = 1$), se calculó el valor de K necesario para que el modelo replique los valores experimentales correspondientes a la combinación $10^\circ/0.45^\circ$ con una luminancia de fondo de 60 cd/m^2 . Dicho cálculo fue realizado en este valor de L_b fotópico para evitar que la determinación del efecto de la sumación espacial esté influenciada por otros fenómenos asociados al rango mesópico. El valor de K así obtenido se utilizó para los demás valores de L_b .

En la figura 3.15 se muestran los valores de K en función de la excentricidad e . Como se puede ver, K aumenta con la excentricidad, comportamiento acorde con trabajos previos (Barlow, 1958; Zuidema et al, 1981).

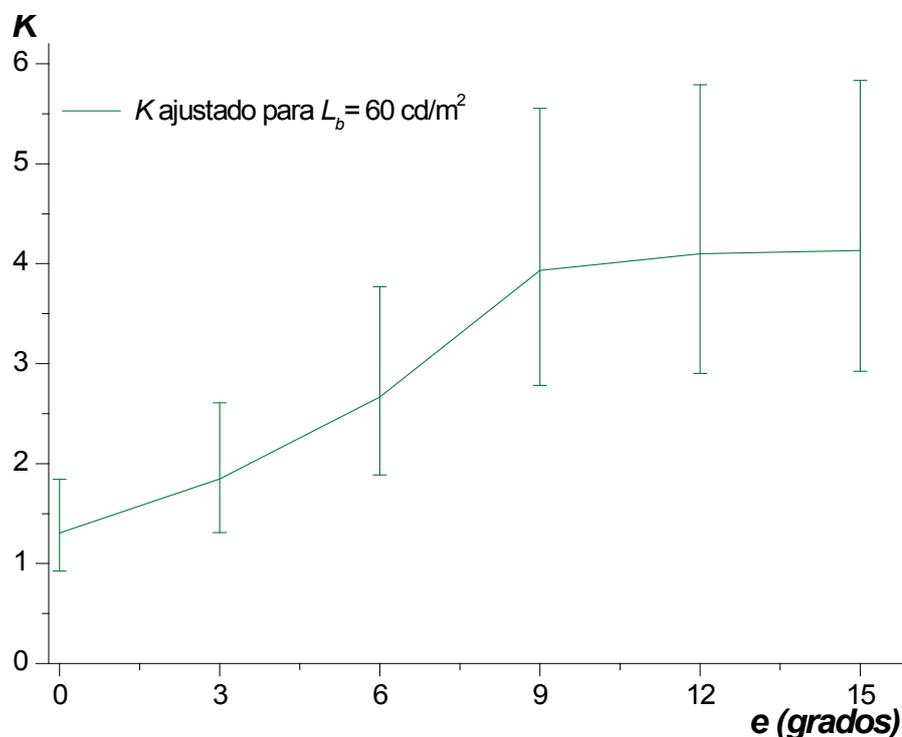


Figura 3.15. Valores de K en función de la excentricidad obtenidos al ajustar con el modelo los datos experimentales promedios para $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$.

Las barras de error en la figura anterior son grandes debido a la metodología utilizada para su cálculo. Considerando la situación más desfavorable, se tomaron los extremos del rango de error experimental (± 0.15 unidades logarítmicas) y se calcularon los valores de K necesarios para que el modelo replique los valores experimentales promedios para una luminancia de fondo $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$. Haciendo la diferencia entre estos valores de K y el calculado previamente se obtienen las barras de error representadas.

Finalmente, en la figura 3.16 se pueden ver los ajustes de los datos psicofísicos promedios para la condición $10^\circ/0.45^\circ$, partiendo del ajuste para la condición $10^\circ/2^\circ$ y variando sólo el parámetro K . Los valores de la bondad del ajuste para cada excentricidad se muestran en la tabla 3.4.

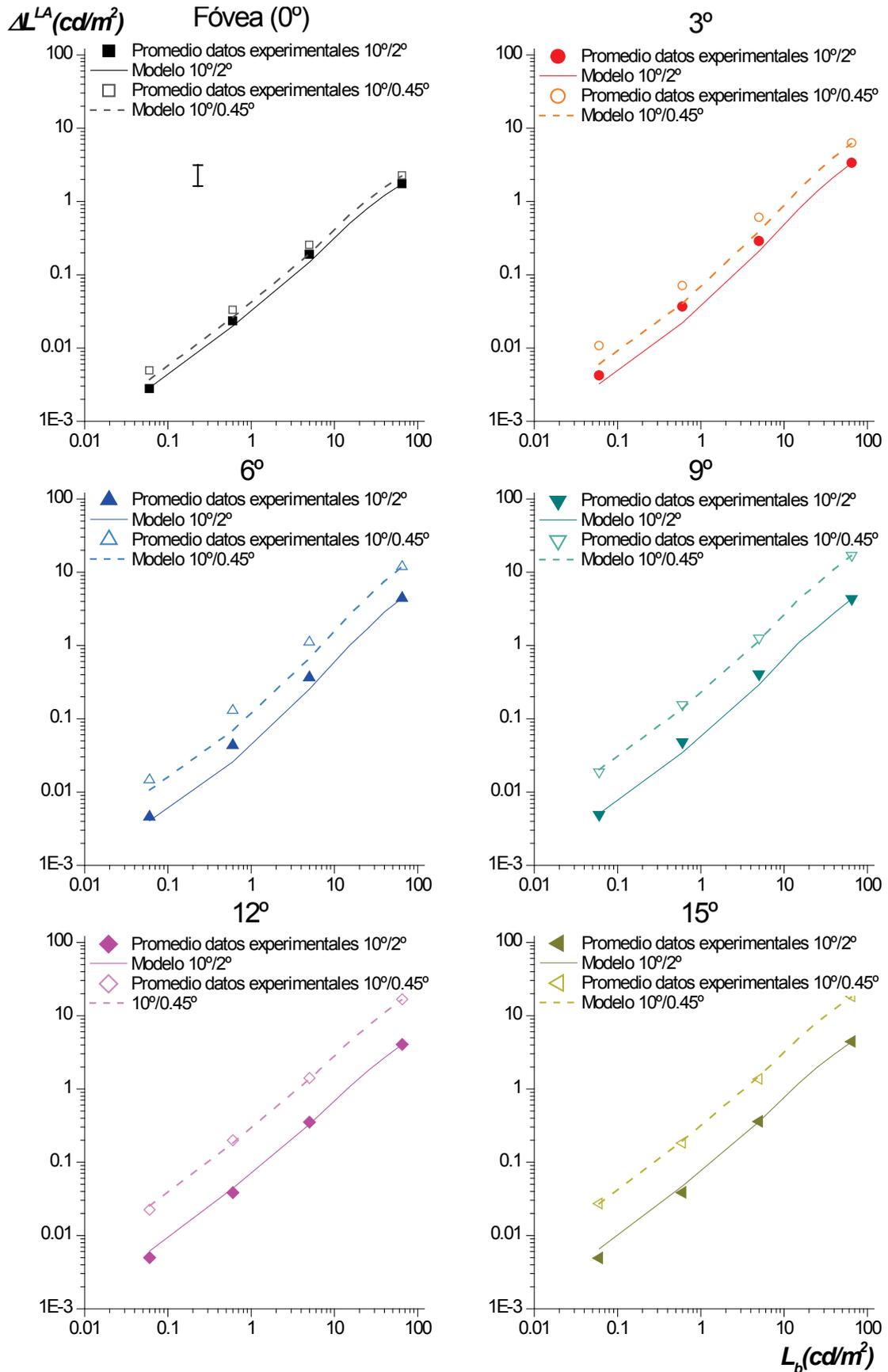


Figura 3.16. Ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con el modelo para la condición $10^\circ/0.45^\circ$ con K como parámetro libre de ajuste (línea discontinua y símbolos abiertos). También se incluyen los datos promedios y ajustes para la condición $10^\circ/2^\circ$ de la figura 3.14 (línea continua y símbolos rellenos).

Tabla 3.4						
Excentricidad	0°	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	± 0.097	± 0.196	± 0.164	± 0.037	± 0.033	± 0.026

Tabla 3.4. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales en cada excentricidad para la combinación 10°/0.45°, estimada utilizando la ecuación 3.25.

Como se puede ver en la figura 3.16 y en la tabla 3.4, el ajuste logrado siguiendo esta estrategia es bueno. Sin embargo, de manera similar a lo que ocurría para la combinación 10°/2°, tanto en 3° como en 6° el modelo subestima los datos experimentales, siendo los valores del estimador E mayores al error experimental de ± 0.15 unidades logarítmicas. Esto refuerza la hipótesis sobre la posible intervención de otros mecanismos o fenómenos en el rango de luminancias mesópicas.

3.4.3.3. Campo de adaptación de 1° y prueba de 0.45°

Para esta combinación de tamaños, los umbrales aumentan aún más, con la consecuente subida de las curvas tvi (figuras 3.3 y 3.4). Al disminuir el tamaño del campo de adaptación de 10° a 1°, el estado adaptativo cambia. Este aumento de los umbrales puede estar relacionado con una disminución del mecanismo sustractivo (Hayhoe, Levin y Koshel, 1992), cuya intensidad se sabe que depende de la excentricidad retiniana y del tamaño del campo de adaptación.

La influencia del tamaño del campo de adaptación sobre la intensidad del mecanismo sustractivo ya había sido señalada por Burkhardt (1995) y una de las explicaciones podría estar relacionada con el aumento del tamaño de los campos receptivos de las células horizontales a medida que se consideran excentricidades alejadas de la fóvea (Wässle, Boycott y Röhrenbeck, 1989). A su vez, K_s también aumenta con la excentricidad, comportamiento relacionado con el incremento del tamaño dendrítico de las células horizontales a medida que se consideran excentricidades alejadas de la fóvea (Wässle, Boycott y Röhrenbeck, 1989; Rodieck, 1998).

Por lo tanto, partiendo del ajuste del modelo para la condición 10°/0.45°, se recalculó el parámetro K_s para cada excentricidad (curva roja en línea discontinua de la figura 3.11). Como en el rango fotópico hay más datos experimentales disponibles para la combinación de tamaños 1°/0.45°, para cada excentricidad, el nuevo valor de K_s fue aquel que minimizó la desviación estándar entre los valores medidos y los predichos por el modelo. Las dos curvas representadas en la figura 3.11 evidencian un comportamiento funcional similar, aunque con valores menores para un tamaño de campo de adaptación de 1°.

Para calcular este nuevo valor de K_s junto con sus barras de error, se realizaron simulaciones incorporando a los datos experimentales perturbaciones aleatorias comprendidas en el rango del error experimental (± 0.15 unidades logarítmicas). Estas perturbaciones aleatorias fueron generadas siguiendo una distribución normal. Luego de realizar 100 simulaciones para cada excentricidad, se tomó como K_s el valor de la media, con una barra de error de ± 2 desviaciones típicas. Esta es la razón por la que las barras de error de las dos curvas representadas en la figura 3.11 son diferentes. Finalmente, en la figura 3.17 se muestra el ajuste del modelo para la combinación de tamaños 1°/0.45° utilizando los nuevos valores de K_s antes comentados.

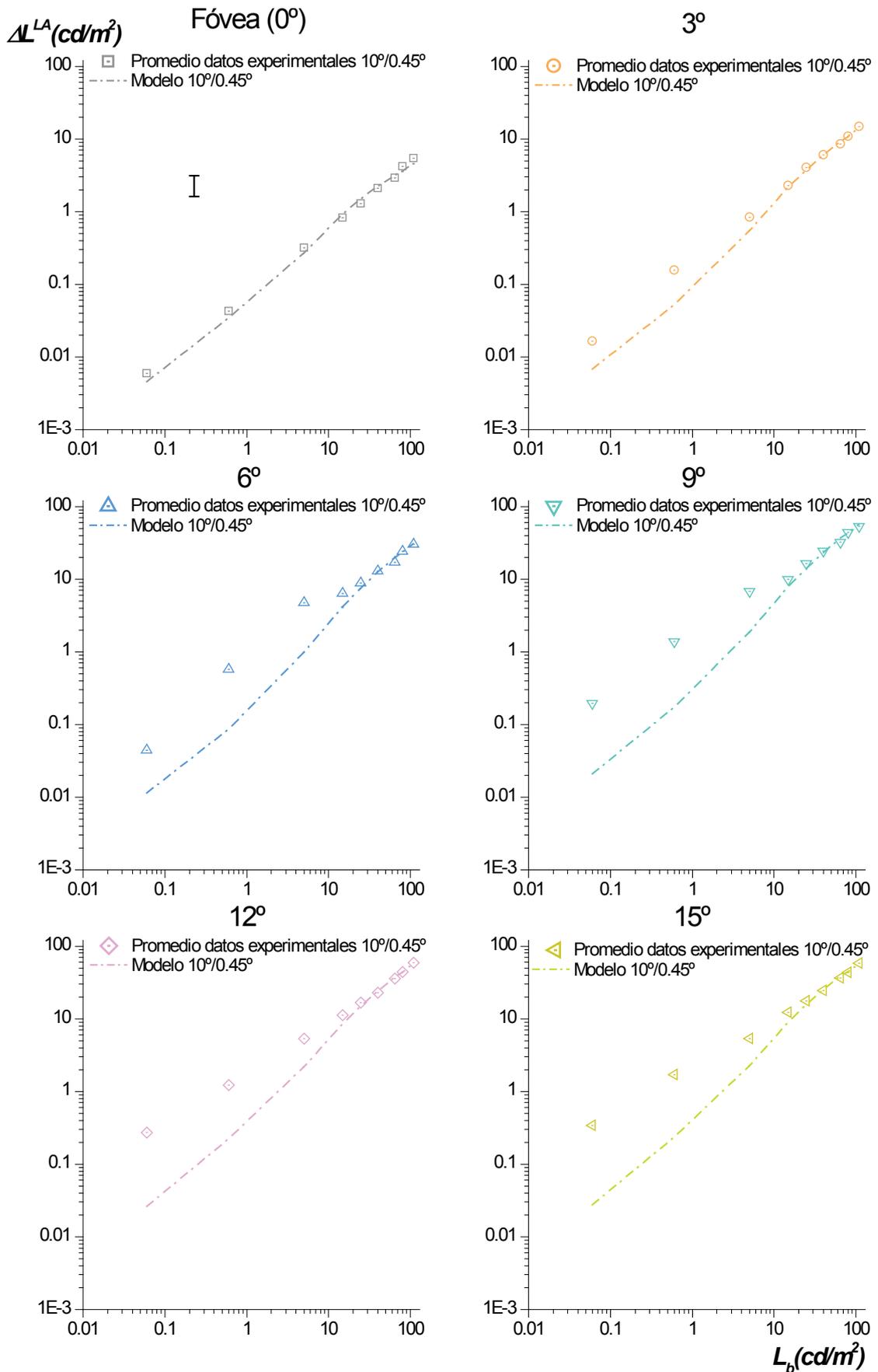


Figura 3.17. Ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con el modelo para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Partiendo del ajuste del modelo para la condición $10^\circ/0.45^\circ$, se recalculó el parámetro K_s para cada excentricidad.

Como se puede ver en la figura, el ajuste no es bueno. En la tabla 3.5 se muestra la bondad del mismo para cada excentricidad estimada a partir de la ecuación 3.25. Reflejando lo mismo que la figura 3.17, los valores del estimador E mostrados en la tabla 3.5 son muy superiores al error experimental para todas las excentricidades diferentes a fóvea.

Tabla 3.5						
Excentricidad	0°	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	±0.069	±0.211	±0.409	±0.480	±0.441	±0.481

Tabla 3.5. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales en cada excentricidad para la combinación 1°/0.45°, estimada utilizando la ecuación 3.25.

La hipótesis planteada en relación a la disminución en el mecanismo sustractivo parece ser adecuada sólo para los datos fotópicos. A pesar de que para las dos combinaciones de tamaños previamente descritas (10°/2° y 10°/0.45°) el modelo subestima levemente los datos mesópicos, para la condición 1°/0.45° el incremento de los umbrales en este rango es mucho mayor, especialmente para excentricidades retinianas iguales o mayores a 6°. Así, aunque el modelo también subestima los datos mesópicos para las combinaciones previas, la diferencia entre ambos es ahora mucho más significativa. A partir de este análisis, es evidente la necesidad de retomar la hipótesis sobre la posible intervención de otros mecanismos o fenómenos en el rango de luminancias mesópicas.

El aumento de los umbrales en el rango mesópico puede ser atribuido a una reducción en el control de ganancia provocada por el ruido visual, por este motivo, se incorporó al modelo el parámetro N asociado a dicho ruido (parámetro que había sido supuesto igual a 0 para las combinaciones de tamaño de campo y test anteriores). Así, para ajustar el modelo a cada dato experimental obtenido con $0.06 \leq L_b \leq 15 \text{ cd/m}^2$ en cada excentricidad, N fue calculado para que el modelo replicase dicho valor experimental. La decisión de introducir un único parámetro que replique cada dato experimental puede parecer, a priori, un tanto arbitraria. Sin embargo, el significado psicofísico-fisiológico del ruido requiere un análisis más detallado, por lo que la justificación de esta estrategia junto con dicho análisis serán abordados en la sección 3.5

En la figura 3.18 se muestra el ruido N obtenido en función de la excentricidad para el rango de luminancias de fondo $0.06 \leq L_b \leq 15 \text{ cd/m}^2$ y para la combinación de tamaños 1°/0.45°. Para evitar el solapamiento, los valores de N y sus barras de error fueron levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.4° en $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, -0.2° en $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$, 0.2° en $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ y 0.4° en $L_b = 15 \text{ cd/m}^2$.

Estas barras de error son grandes debido a la metodología utilizada para su cálculo. Considerando nuevamente la situación más desfavorable, se tomaron los extremos del rango de error experimental (± 0.15 unidades logarítmicas) y se calcularon los valores de N necesarios para que el modelo replique los valores experimentales promedios para el rango de luminancias de fondo antes mencionado. Haciendo la diferencia entre estos valores de N y el calculado previamente se obtienen las barras de error representadas. Aunque son grandes, las barras de error sirven para visualizar cuales

son las condiciones para las cuales los valores de N son significativamente distintos de cero, ya que si cruzan la línea discontinua de referencia (como sucede para $L_b = 15 \text{ cd/m}^2$, excepto en 6° de excentricidad) pueden considerarse iguales a cero.

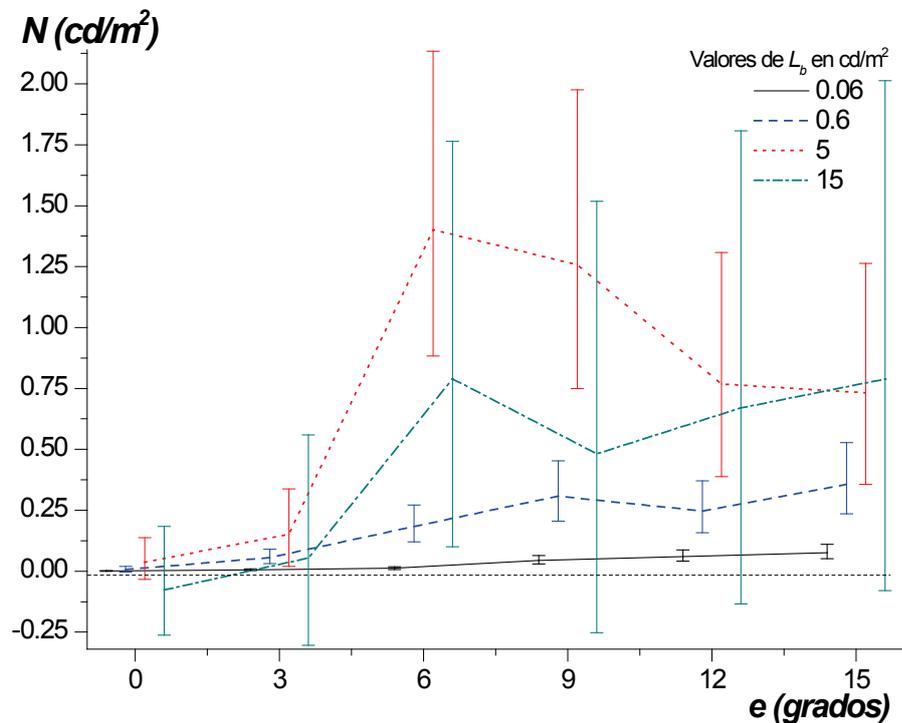


Figura 3.18. Variación del ruido N en función de la excentricidad para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Para facilitar la visualización, los valores en cada excentricidad fueron levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.4° en $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, -0.2° en $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$, 0.2° en $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ y 0.4° en $L_b = 15 \text{ cd/m}^2$.

En dicha figura se ve como el ruido alcanza los mayores valores con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$, especialmente para 6° y 9° de excentricidad, reduciéndose para luminancias menores y mayores. Sin embargo, para una comprensión más profunda del efecto del ruido en el modelo, es conveniente recurrir a representaciones complementarias.

En la figura 3.19 se muestra la variación del ratio N/L_b en función de la excentricidad. Este ratio, que representa el aporte del ruido en relación a la luminancia de fondo L_b , tiende a aumentar con la excentricidad, comportamiento que se acentúa especialmente para los valores de L_b más bajos (0.06 cd/m^2 y 0.6 cd/m^2). En términos relativos a la luminancia de fondo el ruido tiende a crecer con luminancias decrecientes, presentando máximos relativos para excentricidades intermedias, particularmente a 0.5 cd/m^2 y 5 cd/m^2 . De manera similar, en la figura 3.20 se muestra el ratio $N/\Delta L$ (en cierto modo el inverso del ratio señal-ruido) también en función de la excentricidad y para el mismo rango de luminancias de fondo. Al igual que en las figuras anteriores, para evitar el solapamiento, los ratios y sus barras de fueron desplazados en el eje de abscisas 0.2° unos respecto de otros.

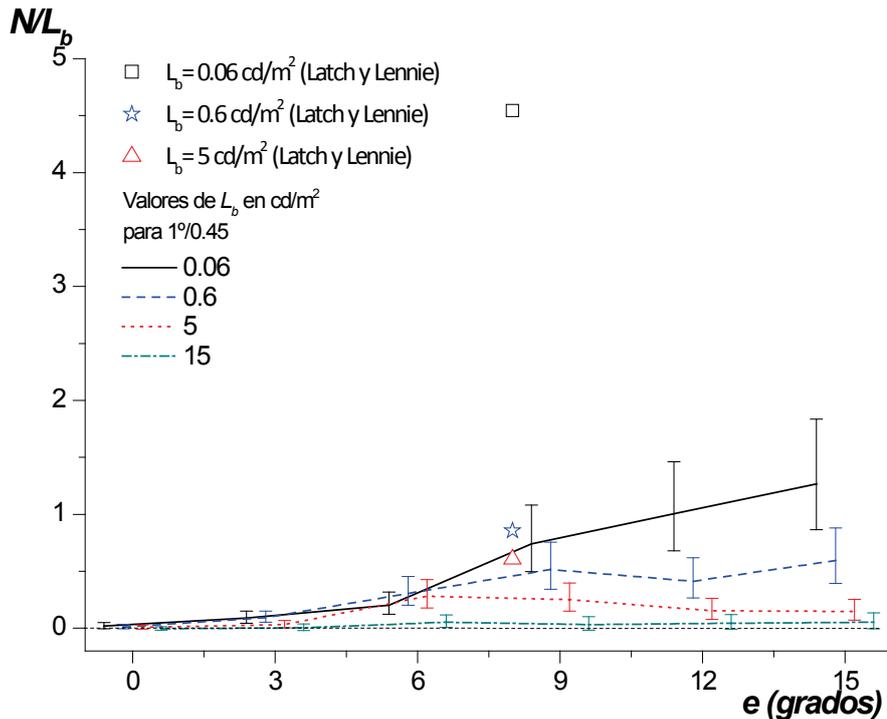


Figura 3.19. Variación del ratio N/L_b en función de la excentricidad para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Además, en 7.8° se muestran los valores de N/L_b obtenidos a partir del ruido N calculado para que el modelo ajuste los datos de Latch y Lennie (1977) para 8° (fueron desplazados -0.2° en el eje de abscisas para facilitar la visualización). Los demás valores representados también fueron levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.4° en $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, -0.2° en $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$, 0.2° en $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ y 0.4° en $L_b = 15 \text{ cd/m}^2$.

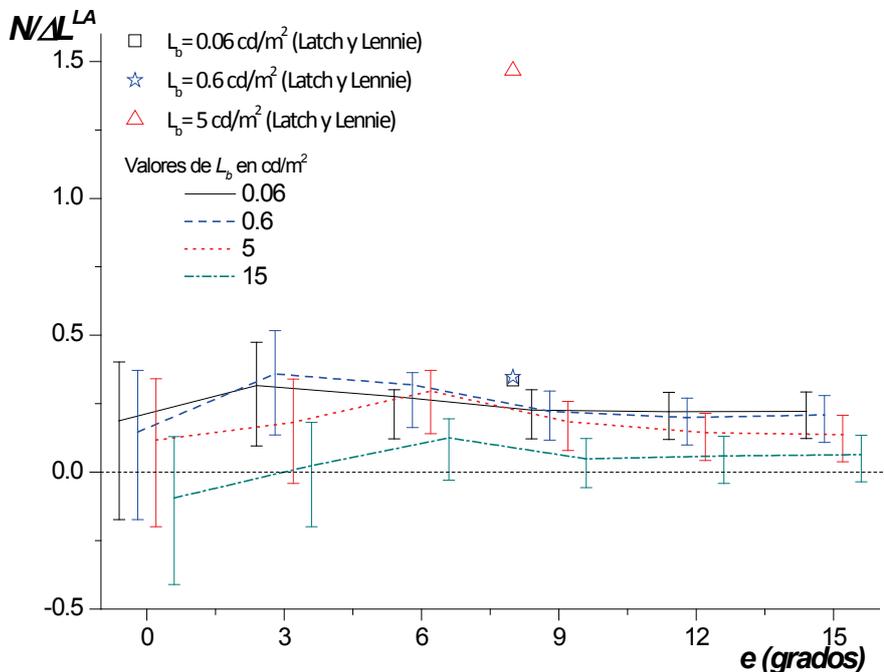


Figura 3.20. Variación del ratio $N/\Delta L$ en función de la excentricidad para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Además, en 7.8° se muestran los valores de $N/\Delta L$ obtenidos a partir del ruido N calculado para que el modelo ajuste los datos de Latch y Lennie (1977) para 8° (fueron desplazados -0.2° en el eje de abscisas para facilitar la visualización). Los demás valores representados también fueron levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.4° en $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, -0.2° en $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$, 0.2° en $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ y 0.4° en $L_b = 15 \text{ cd/m}^2$.

En la figura 3.20, para todas las excentricidades consideradas, el mayor valor del ratio $N/\Delta L$ es conseguido con los valores de L_b más bajos (0.06 cd/m^2 y 0.6 cd/m^2). También se observa, en todos los casos, como este ratio alcanza su mínimo valor en la fovea, permaneciendo prácticamente constante para las demás excentricidades con $0.06 \leq L_b \leq 15 \text{ cd/m}^2$ aunque con picos (hundimiento de la relación señal-ruido) a 3° y 6° de excentricidad.

3.4.3.4. Análisis del ruido con un tamaño de campo de adaptación de 10°

A partir del análisis anterior se plantea la posibilidad de retomar las combinaciones de tamaños de campo de adaptación y test previamente abordadas, es decir, aquellas con un tamaño de campo de 10° , y considerar al ruido visual como posible causante de la diferencia entre los datos experimentales y el modelo. Así, se agregó el parámetro N y se lo dejó libre para replicar con el modelo los datos psicofísicos correspondientes a todas aquellas excentricidades y luminancias de fondo diferentes de 60 cd/m^2 (para la cual se había realizado el ajuste con el parámetro K_s).

La figura 3.21 se presenta para visualizar de una manera sencilla el efecto del tamaño del campo y del test sobre el ruido. En la misma, para cada luminancia de fondo, se muestran los valores de N y del ratio N/L_b para cada combinación de tamaños. Con el fin de evitar el solapamiento de las barras de error, los valores de N para la combinación $10^\circ/2^\circ$ fueron desplazados -0.2° en el eje de abscisas. De manera similar, los valores de N para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$ fueron desplazados 0.2° .

Al estar las figuras de ambas columnas en la misma escala, a simple vista se puede notar la diferencia en los niveles de ruido para las diferentes combinaciones de tamaños (columna izquierda). A partir del análisis de las curvas de N en función de la excentricidad para las tres combinaciones de tamaños de campo y test, se puede deducir que la combinación que presenta mayores niveles de ruido es $1^\circ/0.45^\circ$, seguida por la combinación $10^\circ/0.45^\circ$ y $10^\circ/2^\circ$. Sin embargo, en los tres casos, el máximo valor para el ruido se da en 6° de excentricidad y para una $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (panel inferior izquierdo). Este comportamiento podría deberse a las interacciones entre conos y bastones, favorecidas en dichas condiciones.

Para la condición de campo pequeño y test pequeño, es oportuno destacar que aunque los mayores niveles de ruido N se dan con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (con el máximo en 6°), la proporción del ruido con respecto al fondo (ratio N/L_b representado en la columna derecha) es mucho más significativa para $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, aumentando con la excentricidad y disminuyendo a medida que aumenta L_b .

Finalmente, si se considera este ruido en el modelo, se obtienen los valores representados en la figura 3.22. En la misma, se muestran los ajustes del modelo para todas las combinaciones de tamaños considerando para el rango mesópico los valores de N antes analizados.

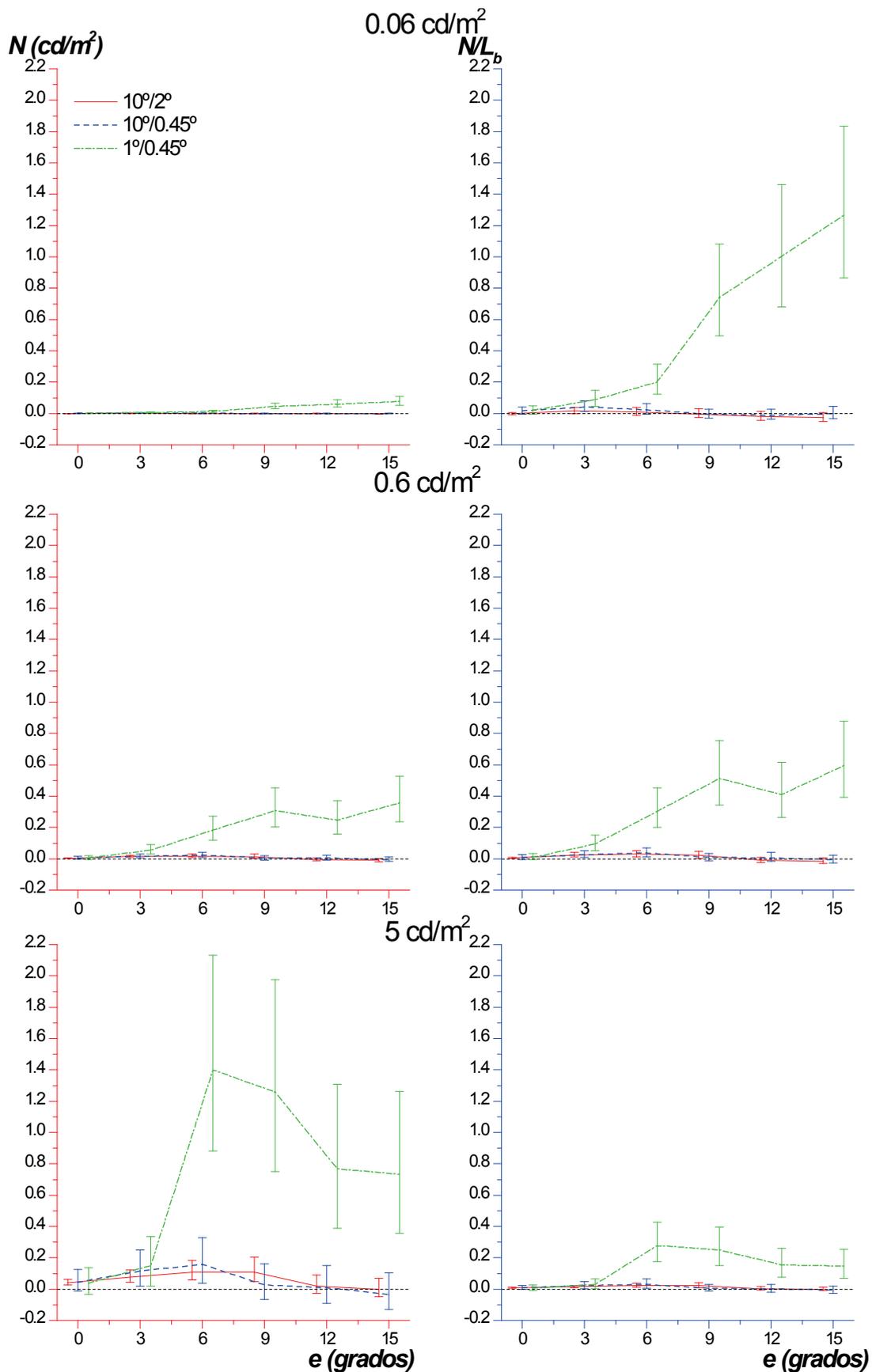


Figura 3.21. Ruido N y ratio N/L_b en función de la excentricidad e para $10^\circ/2^\circ$, $10^\circ/0.45^\circ$ y $1^\circ/0.45^\circ$ con valores de luminancia de fondo L_b mesópicos. Con el fin de evitar el solapamiento, los valores de N para la combinación $10^\circ/2^\circ$ fueron desplazados -0.2° en el eje de abscisas. De manera similar, los correspondientes a la combinación $1^\circ/0.45^\circ$ fueron desplazados 0.2° .

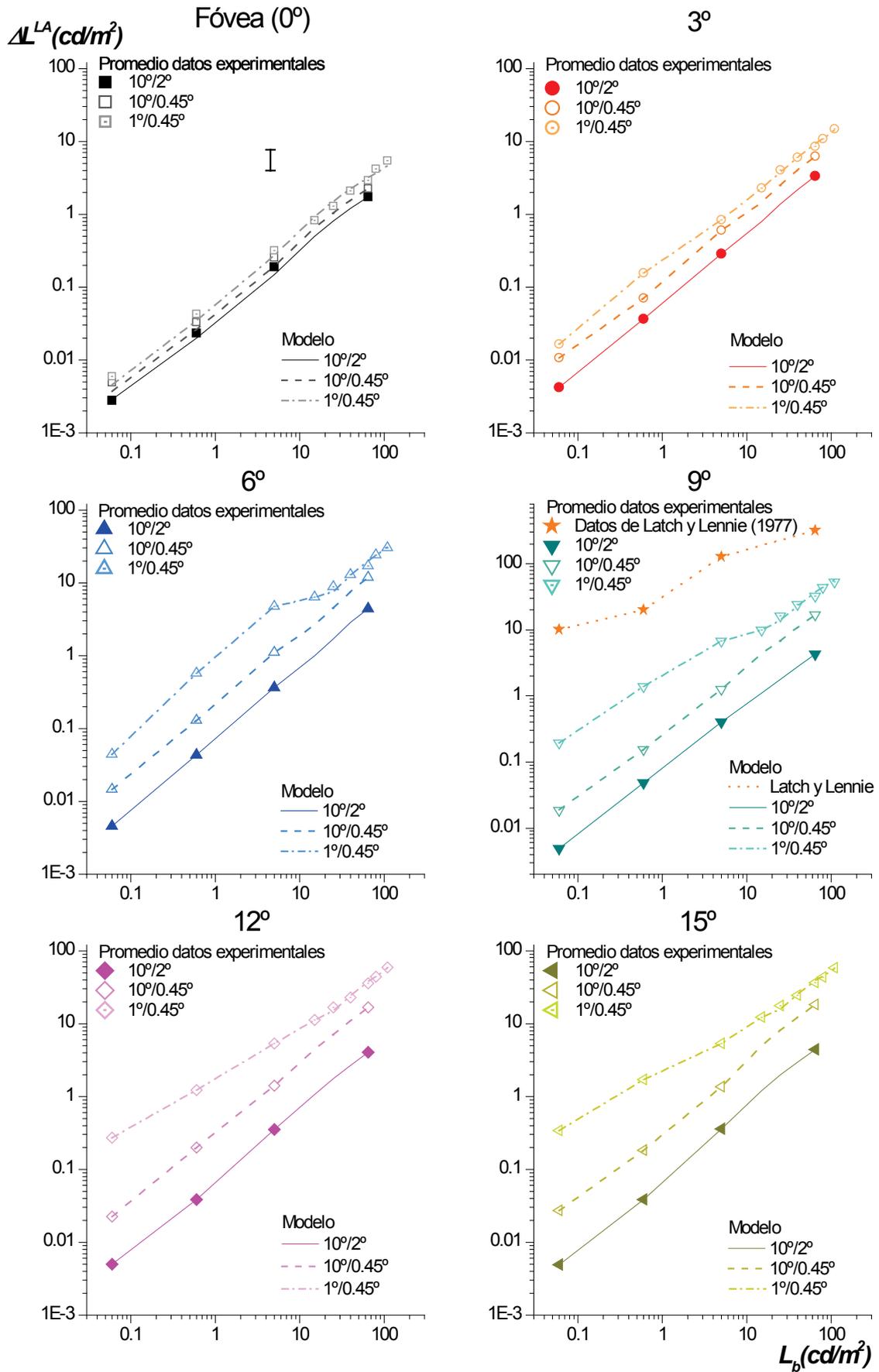


Figura 3.22. Ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con el modelo para 10°/2°, 10°/0.45° y 1°/0.45° incluyendo, excepto en la fovea, el parámetro N asociado al ruido visual.

3.4.4. Ajuste del modelo a los datos de Latch y Lennie (1977)

Con el objetivo de comprobar la habilidad del modelo desarrollado para explicar resultados experimentales de otros autores obtenidos en condiciones similares, se utilizaron los valores de luminancia umbral obtenidos por Latch y Lennie (1977) en un estudio de interacciones entre bastones y conos. Los valores de estos autores corresponden a umbrales obtenidos a una excentricidad de 8° , con un campo de adaptación de $34'$ de tamaño angular y utilizando en el mismo una fuente de luz de longitud de onda corta, para analizar la influencia de los bastones en la detección de estímulos de $10'$ de tamaño angular presentados durante 10 ms.

Los datos experimentales de Latch y Lennie (1977) correspondientes al rango fotópico fueron ajustados con el mismo procedimiento utilizado en los resultados experimentales obtenidos para la combinación de tamaños de $1^\circ/0.45^\circ$ comentado en el apartado anterior. Como el tamaño del campo de adaptación es muy similar, para ajustar el modelo se utilizó el valor de K_s obtenido previamente para dicha combinación de tamaños en una excentricidad de 9° (curva roja en línea discontinua de la figura 3.11). El parámetro K utilizado en este caso no sólo da cuenta de la sumación espacial, sino que también incluye diferencias en la sumación temporal, y fue recalculado para obtener valores compatibles con los hallados por Barlow (1958).

Una vez realizado el ajuste en el rango fotópico con K_s y K , se empleó el modelo para ajustar los datos obtenidos por Latch y Lennie (1977) en el rango mesópico. Para ello, se incluyó el parámetro N y se lo dejó libre. En el panel correspondiente a 9° de excentricidad en la figura 3.22, se muestra el ajuste obtenido con el modelo para los datos de dichos autores. Por otra parte, la figura 3.19 incluye el ratio N/L_b con el valor de N necesario para ajustar el modelo a estos datos.

Como se puede ver, los valores de este ratio son mayores que los obtenidos para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$, particularmente para $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, donde $N/L_b = 4.54$. Este importante efecto del ruido N , que se corresponde con los relativamente altos valores de luminancia umbral obtenidos por los autores, podría deberse a la naturaleza de la distribución espectral de potencia del campo de adaptación y del test utilizados en sus experimentos, ya que favorece los fenómenos de interacción entre bastones y conos.

3.4.5. Otro enfoque para la aplicación del modelo a los datos experimentales: análisis fenomenológico

Hasta el momento se ha hecho un estudio desde la perspectiva de los mecanismos fisiológicos que operan a nivel retiniano. En esta sección, se analizarán los mismos fenómenos pero desde una visión fenomenológica clásica.

Como se comentó en el capítulo 1, en la literatura clásica el estudio de la adaptación a la iluminación se ha realizado a través de experimentos psicofísicos. Así, la determinación de las funciones de umbrales frente a intensidad representadas en la curva tvi ha permitido caracterizar la sensibilidad del sistema visual. Aunque en una curva tvi se pueden distinguir diversos comportamientos, nos centraremos en las

zonas descritas por la ley de DeVries-Rose, donde el aumento del umbral es proporcional a la raíz cuadrada del valor de la magnitud a la que el sistema está adaptado, y por la ley de Weber, donde el umbral de la magnitud perceptual es proporcional al valor de la magnitud a la cual el sistema está adaptado.

Tanto la ley de Weber como la ley de DeVries-Rose pueden ser descritas por la ya mencionada ecuación 3.9 (ecuación 1.2 en el capítulo 1):

$$C_n = \frac{L_t - L_b}{L_b^m} = \frac{\Delta L}{L_b^m} \quad (3.26)$$

Donde C_n es el contraste de Weber, L_t la luminancia del test, L_b la luminancia del campo de adaptación o fondo y m el exponente que caracteriza la forma funcional de la ley.

Por lo evidenciado en la figuras 3.3 y 3.4, parecería que la ley de Weber es satisfecha para todas las excentricidades y luminancias de fondo cuando se utiliza un tamaño de campo de adaptación de 10° , no así cuando el tamaño del mismo es de 1° . Para comprobar esta afirmación, la figura 3.23 muestra el contraste de Weber en función de L_b . En la misma, se representa el contraste de Weber obtenido a partir del promedio de los datos de los tres observadores, con un tamaño de campo de adaptación de 1° y para todas las excentricidades retinianas consideradas.

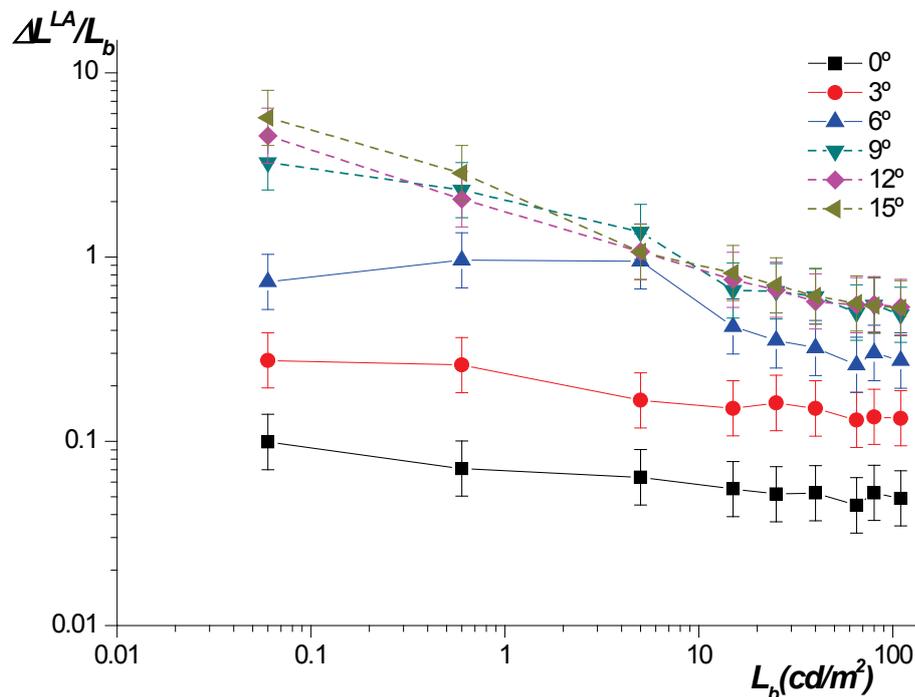


Figura 3.23. Contraste de Weber en función de L_b para el promedio de los datos experimentales en todas las excentricidades retinianas consideradas y para un tamaño de campo de adaptación de 1° .

El cumplimiento de la ley de Weber está relacionado con la pendiente obtenida por las curvas representadas en esta figura. Si la ley es satisfecha la pendiente será nula, mientras que si no lo es, la pendiente evidenciará valores diferentes en relación al mayor o menor grado de linealidad que manifiesten. Como se puede ver, en fóvea y 3°

el contraste de Weber disminuye ligeramente a medida que aumenta L_b , aunque estos cambios están dentro de la barra de error. Para 6° , el contraste de Weber también evidencia una disminución, aunque más acentuada, mostrando dos tramos con diferentes pendientes. Por último, para excentricidades de 9° , 12° y 15° , parece claro que la ley de Weber no se cumple.

Partiendo de la expresión generalizada para el contraste (ecuación 3.26), es posible plantear una estrategia alternativa para explicar las diferencias entre el modelo y los datos experimentales en el rango mesópico. Para las medidas foveales en el rango fotópico se consideró $m = 1$ y $C_n = 0.01$. Posteriormente, para cada excentricidad, se dejaron libres ambos parámetros y se seleccionaron aquellos pares que mejor ajustaron los datos experimentales para el rango $0.06 \leq L_b \leq 5 \text{ cd/m}^2$. En la tabla 3.6 se muestran los valores obtenidos.

Tabla 3.6							
Excentricidad	0°	3°	6°	8° (Latch y Lennie)	9°	12°	15°
C_n	0.01	0.021	0.043	0.084	0.044	0.044	0.045
m	1.0	1.0	1.0	0.57	0.67	0.65	0.62

Tabla 3.6. Pares (C_n, m) que, para cada excentricidad, logran el mejor ajuste a los datos experimentales correspondientes al rango mesópico.

Analizando los valores presentados en la tabla 3.6, se puede ver como el comportamiento psicofísico de la curva tvi muestra una transición gradual desde la ley de Weber ($m = 1$ en excentricidades cercanas a la fóvea) hacia la ley de DeVries-Rose (m tiende a 0.5 para excentricidades mayores). Desde el enfoque clásico, que relaciona la ley de DeVries-Rose con el ruido de fotones, esto sugeriría que para los niveles de L_b mesópicos, a medida que la excentricidad aumenta, el ruido de fotones también lo hace (Schwartz, 2004). Sin embargo, además del ruido de fotones, en esta transición desde la ley de Weber hacia la ley de DeVries-Rose, podrían estar influyendo otros factores, como la ya comentada reducción en el control de ganancia provocada por el ruido visual.

Con respecto a los valores de C_n y m para los datos experimentales de Latch y Lennie (1977), el del parámetro m , aunque menor, es similar a aquellos obtenidos para los datos experimentales en 9° , 12° y 15° , mientras que el correspondiente al parámetro C_n es cercano al doble de los obtenidos en dichas excentricidades. Este valor elevado podría deberse al pequeño tamaño de campo de adaptación utilizado por los autores o a la exacerbación de la interacción entre conos y bastones provocada por el diseño de su experimento.

Finalmente, en la figura 3.24 se muestra el ajuste del modelo a los datos experimentales para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$ utilizando esta estrategia alternativa. En el panel correspondiente a 9° se incluye el ajuste para los datos de Latch y Lennie (1977). Como se puede ver en la tabla 3.7, el ajuste obtenido para los valores experimentales es bueno.

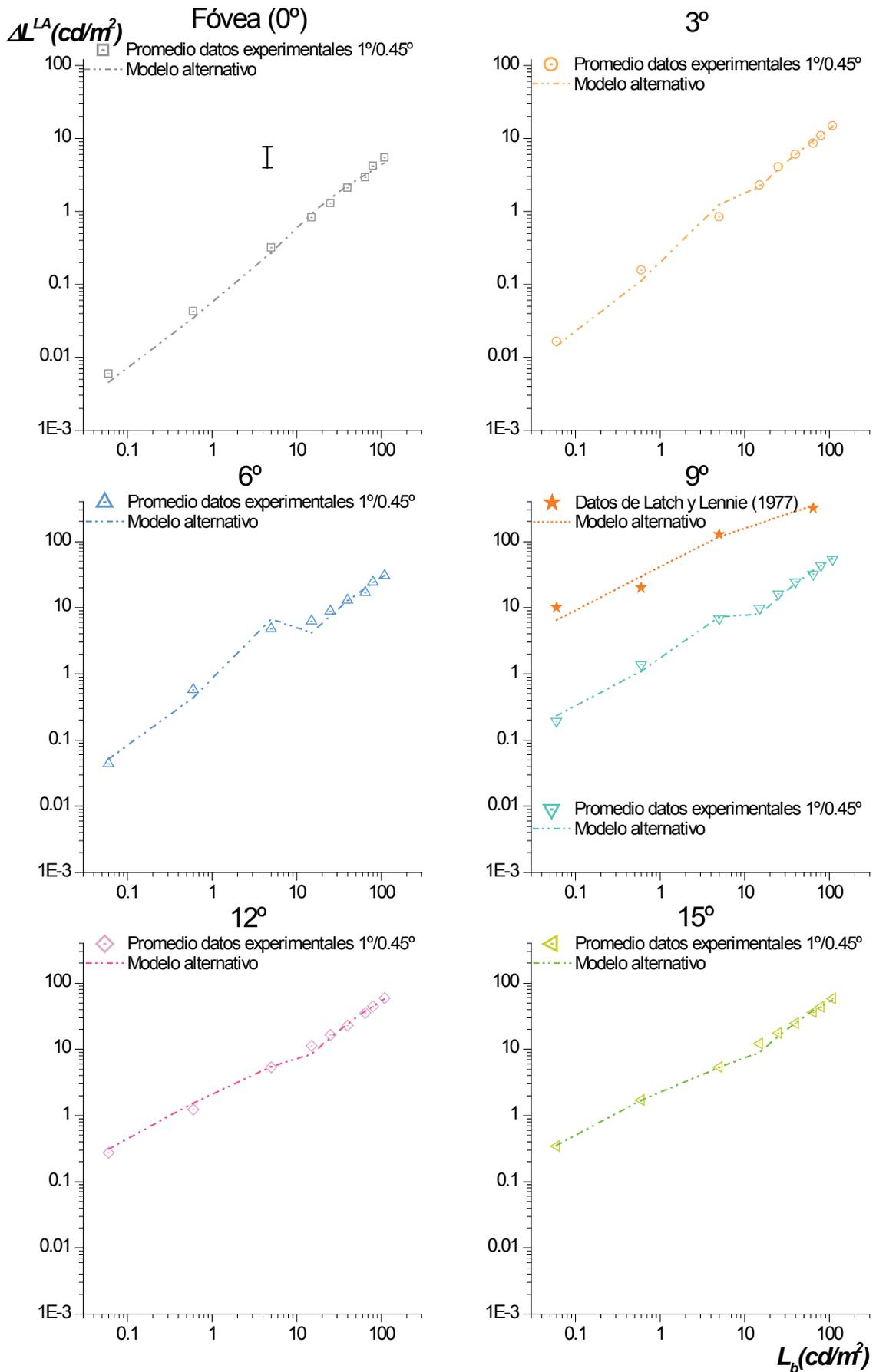


Figura 3.24. Ajustes de los datos psicofísicos promedios obtenidos con el modelo alternativo para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Se incluye también el ajuste a los datos de Latch y Lennie (1977).

Tabla 3.7							
Excentricidad	0°	3°	6°	8° (Latch y Lennie)	9°	12°	15°
Estimador E	±0.069	±0.079	±0.097	±0.131	±0.061	±0.058	±0.048

Tabla 3.7. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales en cada excentricidad para la combinación 1°/0.45° siguiendo en el rango mesópico la estrategia del incremento del ruido de fotones. Los valores fueron estimados utilizando la ecuación 3.25.

En el caso de los datos de Latch y Lennie (1977) el ajuste también es bueno, pero el modelo subestima levemente el valor experimental obtenido con $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$. Cabe recordar que para la misma condición, el valor de N/L_b (con la estrategia del ajuste del parámetro N) también es muy elevado. Sin embargo, esto podría deberse a las interacciones entre conos y bastones. No hay que perder de vista el hecho de que el experimento de estos autores fue diseñado para estudiar dichas interacciones, por lo que los tamaños de campo de adaptación y estímulo utilizados, así como su distribución espectral de potencia exacerban, como ya se ha indicado, estos fenómenos de interacción.

3.5. Discusión y conclusiones

A lo largo de los años, el análisis de las curvas tvi realizado en los trabajos psicofísicos ha permitido profundizar en los mecanismos relacionados con la adaptación visual. Sin embargo, estos trabajos normalmente han estudiado una localización retiniana determinada, un intervalo reducido de luminancias o una única combinación de tamaños de campo de adaptación y test. En esta tesis se brindan curvas tvi experimentales que comprenden un rango de luminancias de fondo de más de tres órdenes de magnitud, incluyendo valores mesópicos y fotópicos, excentricidades retinianas desde fóvea hasta 15° y tres diferentes combinaciones de tamaños de campo de adaptación y test. A pesar de la complejidad de trabajar con un rango de condiciones experimentales tan amplio, se desarrolló un modelo capaz de explicar los datos psicofísicos obtenidos. El modelo desarrollado permite estudiar la adaptación retiniana incorporando resultados y evidencias provenientes de la psicofísica y la fisiología, contribuyendo a la mejor comprensión de sus interrelaciones y sus dinámicas.

Todos los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo han sido descritos en la literatura. Para la combinación de tamaños 10°/2°, el control de ganancia retiniana, la ganancia de contraste y el mecanismo sustractivo explican satisfactoriamente los valores experimentales obtenidos para todas las excentricidades consideradas en el rango $0.06 \leq L_b \leq 60 \text{ cd/m}^2$ (figura 3.14). En el rango fotópico, al parámetro K_s que modula la intensidad del mecanismo sustractivo se le permitió variar libremente con la excentricidad. Dado que este mecanismo considera la realimentación existente entre conos y células horizontales (Wilson, 1997), su valor se calculó para que el modelo replique los datos experimentales para $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$, donde los bastones no tienen contribución alguna en la detección.

El mismo procedimiento fue empleado para la combinación de tamaños 1°/0.45° (figura 3.17). En la figura 3.11 se puede ver como K_s varía con la excentricidad y con el

tamaño del campo de adaptación. En efecto, esta influencia del tamaño del campo de adaptación en la intensidad del mecanismo sustractivo ya había sido señalada por Burkhardt (1995). La explicación de este efecto psicofísico puede ser encontrada en el sustrato fisiológico subyacente (Klaassen et al., 2012; VanLeeuwen et al., 2009). Aunque la densidad de células horizontales se incrementa ligeramente con la excentricidad hasta los 3° , para luego disminuir, los valores de K_s obtenidos al ajustar los datos experimentales aumentan con la excentricidad de manera similar a la que lo hace el tamaño del campo dendrítico de estas células (Rodieck, 1998). De manera complementaria, algunos estudios realizados en retina de primates han encontrado que el tamaño de los campos receptivos de las células horizontales se incrementa con la excentricidad (Wässle, Boycott y Röhrenbeck, 1989). Estas evidencias fisiológicas podrían explicar los valores de K_s mostrados en la figura 3.11.

Para todos los valores de luminancia de fondo, al disminuir el tamaño del haz de prueba de 2° a 0.45° , los umbrales se incrementaron (figura 3.16) debido a la pérdida de sumación espacial (figura 3.15). Analizando los resultados experimentales, se observa que dicho incremento crece con la excentricidad pero es independiente de la luminancia de fondo en escala logarítmica (figura 3.16). Como se señaló anteriormente, esto es coherente con los resultados de Barlow (1958) para el mismo rango de luminancias de fondo y similares tamaños angulares del test y duración del estímulo. En un trabajo reciente, Kao y Chen (2012) cuantificaron el efecto del tamaño del haz de prueba y la excentricidad sobre los valores de luminancia umbral, relacionándolo con el tamaño de los campos receptivos de las células ganglionares. Otro trabajo reciente, pero realizado a nivel cortical, muestra como el tamaño de dichos campos receptivos se incrementa para excentricidades crecientes (Dumoulin y Wandell, 2008).

Los valores de luminancia umbral también se incrementaron cuando el tamaño del campo de adaptación se redujo de 10° a 1° . Este incremento es mayor para excentricidades crecientes y valores bajos de luminancia de fondo, situaciones en la que la contribución de bastones es más significativa (figura 3.17). En experimentos realizados con campos de adaptación pequeños, menores a 2° (Bauer, Frumkes y Holstein, 1983; Bauer, Frumkes y Nygaard, 1983; Latch y Lennie, 1977), los valores de luminancia umbral obtenidos en excentricidades extrafoveales también están incrementados. En el rango fotópico, este incremento puede ser explicado por una disminución en la intensidad del mecanismo sustractivo. Sin embargo, en el rango mesópico, actuarían mecanismos adicionales.

El comportamiento funcional de los umbrales de luminancia en el rango mesópico, con un tamaño de campo de 10° , está en concordancia con experimentos previos, como los realizados por Aguilar y Stiles (1954). Utilizando una combinación de tamaños fondo/test de $20^\circ/9^\circ$ en una excentricidad retiniana de 9° , estos autores no encontraron incrementos en los umbrales. No obstante, con un tamaño de campo de adaptación de 1° , para el rango mesópico en nuestro experimento si se observa un gran incremento en los umbrales de luminancia. Un caso extremo de este incremento puede ser observado en los resultados de Latch y Lennie (1977).

Indagando en la literatura es posible encontrar dos explicaciones para este incremento de las curvas tvi para un campo de adaptación de 1° en el rango mesópico, una disminución en el control de ganancia o un aumento del ruido de fotones (Barlow, 1957; Shapley y Enroth-Cugell, 1984). La primera explicación asume que un incremento en la luminancia del campo de adaptación produce cambios en las propiedades retinianas que conducen a la adaptación. La segunda explicación asume que las fluctuaciones cuánticas pueden producir un aumento de la luminancia umbral, principalmente con valores de luminancia de fondo bajos. Actualmente, el debate en torno a esta cuestión continúa. Sin embargo, teorías más recientes están intentando combinar ambas explicaciones (Brown y Rudd, 1998; Rieke y Rudd, 2009; Schwartz y Rieke, 2013).

Para las condiciones experimentales descritas en este capítulo, el modelo desarrollado es capaz de explicar el incremento en los umbrales en base a dos enfoques distintos:

- Un incremento del ruido visual que afecta directamente a la detección del test, provocando una disminución en el control de ganancia efectivo (figura 3.22 y ecuación 3.18).
- Un enfoque fenomenológico, contemplando el comportamiento psicofísico de la curva tvi y asociándolo a una transición gradual desde la ley de Weber hacia la ley de DeVries-Rose, relacionada clásicamente con el aumento del ruido de fotones, aumento mayor para excentricidades crecientes y para niveles mesópicos de L_b (figura 3.24).

Con respecto al primer enfoque, la inclusión del parámetro N asociado al ruido visual permitió dar una explicación coherente en relación al gran incremento en los umbrales observado con un tamaño de campo de adaptación de 1° para el rango mesópico. En las figuras 3.19 y 3.21 se ve como el ratio N/L_b , que representa la aportación del ruido en relación a la luminancia de fondo, disminuye a medida que aumenta L_b , lo cual es perfectamente compatible con la interpretación clásica de que el ruido visual es más relevante sobre la detección de umbrales para luminancias menores. La comparación de dicho ratio con el obtenido para campos de 10° , con las mismas luminancias de fondo parece indicar que, para niveles mesópicos de L_b , en términos de la adaptación retiniana, un tamaño de campo de adaptación grande (10°) produce un efecto inhibitorio sobre el ruido visual similar al producido con tamaños de campo de adaptación pequeños (1°) en luminancias fotópicas.

Inciendo sobre este último punto y, tal como se comentó anteriormente, para las medidas con un tamaño de campo de adaptación de 10° el ajuste del modelo a los datos es satisfactorio. Sin embargo, aunque para la combinación de tamaños $10^\circ/2^\circ$ el ajuste está dentro del rango del error experimental, el modelo subestima levemente los datos para 3° y 6° (tabla 3.3). Lo mismo ocurre para la condición $10^\circ/0.45^\circ$, donde la diferencia entre el modelo y los datos para 3° y 6° es mayor que el error experimental (tabla 3.4). Considerando también en estas condiciones el enfoque del incremento del ruido visual por medio del parámetro N se obtienen valores que permiten ampliar el estudio del ruido visual para tamaños de campo de adaptación grandes (figura 3.21). Comparando los niveles de ruido para las tres combinaciones de

tamaños de campo de adaptación y test, se puede ver cómo, de acuerdo a lo comentado sobre el efecto inhibitorio, los obtenidos con un campo de adaptación de 10° son mucho más pequeños que aquellos obtenidos con uno de 1° .

En la figura 3.21 también se observa como el ratio N/L_b aumenta con la excentricidad, incremento más acentuado para valores de luminancia de fondo bajos, donde la contribución de bastones es mayor. Además, se puede ver como el máximo valor de N se da con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ y en 6° de excentricidad, situación posiblemente debida a las interacciones entre bastones y conos, favorecidas en dichas condiciones. Latch y Lennie (1977) estudiaron estas interacciones utilizando estimulación espectral selectiva de los fotorreceptores. Aplicando el modelo aquí desarrollado a los datos de estos autores, los valores obtenidos para el ratio N/L_b fueron mucho mayores que aquellos obtenidos para los datos experimentales con $1^\circ/0.45^\circ$ en las mismas excentricidades y para las mismas luminancias de fondo (recordar que los experimentos realizados en esta tesis no utilizan estimulación espectral selectiva de conos o bastones, ya que se utiliza un iluminante halógeno con un ancho de banda espectral de emisión que abarca todo el rango visible).

En otro experimento realizado con estimulación espectral selectiva del fondo, Bauer, Frumkes y Nygaard (1983); Bauer, Frumkes y Holstein (1983), desarrollaron un modelo que atribuía la elevación de los umbrales a las interacciones entre conos y bastones, explicando este comportamiento en términos del ruido visual. Su modelo incluye un operador inhibitor relacionado con la sumación espacial cuya intensidad crece considerablemente al aumentar el tamaño del campo de adaptación. El efecto de este operador inhibitor es cancelar cualquier influencia de bastones en los umbrales de detección de conos para tamaños de campo de adaptación mayores a 2° . Así, siguiendo el razonamiento de Bauer et al. (1983), se puede considerar que el incremento del ratio N/L_b para todos los valores mesópicos de luminancia de fondo, principalmente para los más bajos, es debido al aumento de la contribución de bastones.

Aunque los experimentos aquí realizados no son los denominados de parpadeo o flicker, donde se estudia la percepción variando la frecuencia de estimulación, es oportuno mencionar también el trabajo de Lange et al. (1997). En el mismo, con una exposición de 40 ms y frecuencias del orden de la fundamental asociada a nuestro experimento, se observa una elevación de los umbrales que el autor explica a partir de los fenómenos de interacción supresiva entre conos y bastones.

Como se comentó previamente, al analizar este primer enfoque relacionado con la inclusión del parámetro N al modelo, es posible atribuir los efectos observados directamente al ruido visual o, indirectamente, a una disminución del control de ganancia retiniano provocada por el ruido visual durante la presentación del test. Sin embargo, esta dualidad en la interpretación no es nueva (Brown y Rudd, 1998; Donner, Copenhagen y Reuter, 1990; Rieke y Rudd, 2009; Schwartz y Rieke, 2013).

En aquellas condiciones experimentales dominadas por conos (luminancias fotópicas o estimulación foveal), el control de ganancia de conos es lo suficiente rápido como para actuar durante los 40 ms en lo que el test es presentado, minimizando los efectos del ruido visual. Por otra parte, para excentricidades extrafoveales y niveles mesópicos, el control de ganancia de bastones no llega a actuar durante la presentación del test debido a que es lento (Barbur, 1982; Cao, Zele y Pokorny, 2007; MacLeod, 1972; Sharpe, Stockman y MacLeod, 1989; Sun, Pokorny y Smith, 2001; Van der Berg y Spekreijse, 1977; Zele, Maynard y Feigl, 2013). Así, en estas condiciones dominadas por bastones, el ruido visual no puede ser inhibido. Sin embargo, los efectos antes comentados son muy pequeños cuando se trabaja con un tamaño de campo de adaptación de 10° , ya que el mecanismo sustractivo y el control de ganancia son mucho más intensos que el ruido visual, compensando sus efectos.

Con respecto al enfoque fenomenológico, la figura 3.23 muestra como el contraste de Weber, a medida que aumenta la excentricidad, toma valores mayores en el rango mesópico ($0.06 \leq L_b \leq 5 \text{ cd/m}^2$) que en el fotópico ($L_b \geq 15 \text{ cd/m}^2$). Analizando los valores obtenidos al ajustar los datos experimentales variando en el modelo los valores de m y C_n (tabla 3.6), se puede ver una transición gradual en el comportamiento psicofísico, yendo desde la ley de Weber ($m = 1$ en excentricidades cercanas a la fovea) hacia la ley de DeVries-Rose (m tiende a 0.5 para excentricidades mayores).

Finalmente, ya sea con uno u otro enfoque, el modelo es capaz de explicar los datos experimentales de luminancia umbral considerando y cuantificando los diferentes mecanismos involucrados en la adaptación visual para diferentes valores de luminancia de fondo, excentricidad y tamaño de campo de adaptación y test.

3.6. Referencias

- Adelson, E. H. (1982). Saturation and adaptation in the rod system. *Vision Research*, 22(10), 1299-1312.
- Bao, M., Fast, E., Mesik, J. y Engel, S. (2013). Distinct mechanisms control contrast adaptation over different timescales. *Journal of Vision*, 13(10), 14, 1-11.
- Barbur, J. L. (1982). Reaction-time determination of the latency between visual signals generated by rods and cones. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 2(3), 179-185.
- Barrionuevo, P. A., Colombo, E. M. y Issolio, L. A. (2013). Retinal mesopic adaptation model for brightness perception under transient glare. *Journal of the Optical Society of America A*, 30(6), 1236-1247.
- Barlow, H. B. (1956). Retinal noise and absolute threshold. *Journal of the Optical Society of America*, 46(8), 634-639.
- Barlow, H. B. (1957). Noise and the visual threshold. *Nature*, 180(4599), 1405.
- Barlow, H. B. (1958). Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. *The Journal of Physiology*, 141(2), 337-350.
- Barlow, H. B. (1964). Dark-adaptation: A new hypothesis. *Vision Research*, 4, 47-58.
- Barten, P. J. G. (1999). Contrast Sensitivity of the Human Eye and Its Effects on Image Quality. *Washington, DC: SPIE Optical Engineering Press*.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Nygaard, R. W. (1983a). The signal-to-noise characteristics of rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 101-119.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Holstein, G. R. (1983b). The influence of rod light and dark adaptation upon rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 121-135.
- Brown, L. G. y Rudd, M. E. (1998). Evidence for a noise gain control mechanism in human vision. *Vision Research*, 38(13), 1925-1933.
- Buck S. L. (2004). "Rod-cone interactions in human vision", in L. M. Chalupa y J. S. Werner (eds.), *The Visual Neurosciences* (Vol. 1, 863-878).
- Buck, S. L. (2014). "The interaction of rod and cone signals: Pathways and psychophysics", in L. M. Chalupa y J. S. Werner (eds.), *The New Visual Neurosciences*, (485-499).
- Burkhardt, D. A. (1995). The influence of center-surround antagonism on light adaptation in cones in the retina of the turtle. *Visual Neuroscience*, 12(5), 877-885.
- Burkhardt, D. A. (2011). Contrast processing by ON and OFF bipolar cells. *Visual Neuroscience*, 28, 69-75.

- Cao, D., Zele, A. J. y Pokorny, J. (2007). Linking impulse response functions to reaction time: Rod and cone reaction time data and a computational model. *Vision Research*, 47(8), 1060-1074.
- Cao, D., Lee, B. B. y Sun, H. (2010). Combination of rod and cone inputs in parasol ganglion cells of the magnocellular pathway. *Journal of Vision*, 10, 1-15.
- Cao, D. y Pokorny, J. (2010). Rod and cone contrast gains derived from reaction time distribution modeling. *Journal of Vision*, 10, 1-15.
- CIE 2010. CIE 191:2010. Recommended System for Mesopic Photometry Based on Visual Performance. Vienna: CIE.
- Chen, X., Hsueh, H. A. y Werblin, F. S. (2011). Amacrine-to-amacrine cell inhibition: Spatiotemporal properties of GABA and glycine pathways. *Visual Neuroscience*, 28, 193-204.
- Clifford, C. W. G., Webster, M. A., Stanley, G. B., Stocker, A. A., Kohn, A., Sharpee, T. O. y Schwartz, O. (2007). Visual Adaptation: Neural, psychological and computational aspects. *Vision Research*, 47, 3125-3131.
- Demb, J. B. (2008). Functional circuitry of visual adaptation in the retina. *Journal of physiology*, 586, 4377-4384.
- De Vries, H. L. (1943). The quantum character of light and its bearing upon threshold of vision, the differential sensitivity and visual acuity of the eye. *Physica*, 10, 553-564.
- Donner, K., Copenhagen, D. R. y Reuter, T. (1990). Weber and noise adaptation in the retina of the toad *Bufo marinus*. *The Journal of general Physiology*, 95(4), 733-753.
- Dumoulin, S. O. y Wandell, B. A. (2008). Population receptive field estimates in human visual cortex. *NeuroImage*, 39(2), 647-660.
- Dunn, F. A. y Rieke, F. (2006). The impact of photoreceptor noise on retinal gain controls. *Current Opinion in Neurobiology*, 16(4), 363-370.
- Dunn, F. A., Doan, T., Sampath, A. P. y Rieke, F. (2006). Controlling the gain of rod-mediated signals in the mammalian retina. *Journal of Neuroscience*, 26(15), 3959-3970.
- Dunn, F. A., Lankheet, M. J. y Rieke, F. (2007). Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449, 603-606.
- Elliott, S. L. y Werner, J. S. (2010). Age-related changes in contrast gain related to the M and P pathways. *Journal of Vision*, 10(4), 4, 1-15.
- Farrow, K., Teixeira, M., Szikra, T., Viney, T. J., Balint, K., Yonehara, K. y Roska, B. (2014). Ambient Illumination Toggles a Neuronal Circuit Switch in the Retina and Visual Perception at Cone Threshold. *Neuron*, 78, 325-338.

- Freeman, D. K., Graña, G. y Passaglia, C. L. (2010). Retinal ganglion cell adaptation to small luminance fluctuations. *Journal of neurophysiology*, 104(2), 704-712.
- Garvert, M. M. y Gollisch, T. (2013). Local and Global Contrast Adaptation in Retinal Ganglion Cells. *Neuron*, 77, 915-928.
- Gollisch, T. y Meister, M. (2010). Eye Smarter than Scientists Believed: Neural Computations in Circuits of the retina. *Neuron*, 65, 150-164.
- Grimes, W. N., Zhang, J., Tian, H., Graydon, C. W., Hoon, M., Rieke, F. y Diamond, J. S. (2015). Complex inhibitory microcircuitry regulates retinal signaling near visual threshold. *Journal of Neurophysiology*, 114 (1), 341-353.
- Hayhoe, M. M., Levin, M. E. y Koshel, R. J. (1992). Subtractive processes in light adaptation. *Vision Research*, 32(2), 323-333.
- Hietanen, M. A., Cloherty, S. L., Clifford, C. W. G. y Ibbotson, M. R. (2010). Differential changes in perceived contrast following contrast adaptation in humans. *Vision Research*, 50, 12-19.
- Hood, D. C. (1998). Lower-level visual processing and models of light adaptation. *Annual Review of Psychology*, 49, 503-535.
- Hwang, J., Lee, D-H., Park, S y Park, S-N. (2013). Measurement of rod and cone effects in mesopic visual sensitivity by varying viewing field. *Journal of the Optical Society of America A*, 30(10), 1929-1936.
- Jarsky, T., Cembrowski, M., Logan, S .M., Kath, W. L., Rieke, H., Demb, J. B. y Singer, J. H. (2011). A Synaptic Mechanism for Retinal Adaptation to Luminance and Contrast. *The Journal of Neuroscience*, 31(30), 11003-11015.
- Jarvis, J. R. y Wathes, C. M. (2012). Mechanistic modeling of vertebrate spatial contrast sensitivity and acuity at low luminance. *Visual Neuroscience*, 29, 169-181.
- Joselevitch, C. y Kamermans, M. (2013). Gain control in the outer retina. *Proceedings Of The 10th International Congress On Cell Biology*, pp. 153-157.
- Kao, C. y Chen, C. (2012). Seeing visual word forms: Spatial summation, eccentricity and spatial configuration. *Vision Research*, 62, 57-65.
- Karas, R. y McKendrick, A. M. (2015). Contrast and stimulus duration dependence of perceptual surround suppression in older adults. *Vision Research*, 110, 7-14.
- Kastner, D. B. y Baccus, S. A. (2014). Insights from the retina into the diverse and general computations of adaptation, detection, and prediction. *Current Opinion in Neurobiology*, 25, 63-69.
- Ke, J-B., Wang, Y. V., Borghuis, B. G., Cembrowski, M. S., Rieke, H., Kath, W. L., Demb, J. B. y Singer, J. H. (2014). Adaptation to Background Light Enables Contrast Coding at Rod Bipolar Cell Synapses. *Neuron*, 81, 388-401.

- Kilpeläinen, M., Nurminen, L. y Donner, K. (2012). The effect of mean luminance change and grating pedestals on contrast perception: Model simulations suggest a common, retinal, origin. *Vision Research*, 58, 51-58.
- Klaassen, L. J., Fahrenfort, I. y Kamermans, M. (2012). Connexin hemichannel mediated ephaptic inhibition in the retina. *Brain Research*, 1487, 25-38.
- Kohn, A. (2007). Visual Adaptation: Physiology, Mechanisms, and Functional Benefits. *Journal of Neurophysiology*, 97, 3155-3164.
- Krauskopf, J. y Mollon, J. D. (1971). The independence of the temporal integration properties of individual chromatic mechanisms in the human eye. *The Journal of Physiology*, 219(3), 611-623.
- Kristjánsson, Á. (2012). Dynamic coding of temporal luminance variation. *Journal of the Optical Society of America A*, 29(6), 1180-1187.
- Laming, D. (2013). Visual adaptation—a reinterpretation: discussion. *Journal of the Optical Society of America A*, 30(10), 2066-2078.
- Lange, G., Denny, N. y Frumkes T. E. (1997). Suppressive rod-cone interactions: evidence for separate retinal (temporal) and extraretinal (spatial) mechanisms in achromatic vision. *Journal of the Optical Society of America A*, 14(9), 2487-2498.
- Latch, M. y Lennie, P. (1977). Rod cone interaction in light adaptation. *The Journal of Physiology*, 269, 517-534.
- Lee, B. B. (2014). Color coding in the primate visual pathway: a historical view. *Journal of the Optical Society of America A*, 31(4), A103-A112.
- Li, P. H., Field, G. D., Greschner, M., Ahn, D., Gunning, D. E., Mathieson, K., Sher, A., Litke, A. M. y Chichilnisky, E. J. (2014). Retinal Representation of the Elementary Visual Signal. *Neuron*, 81, 130-139.
- Matesanz, B. M., Issolio, L., Arranz, I., De la Rosa, C., Menéndez, J. A., Mar, S. y Aparicio, J. A. (2011). Temporal retinal sensitivity in mesopic adaptation. *Ophthalmic & Physiological Optics: The Journal of the British College of Optometrist*, 31(6), 615-624.
- MacLeod, D. I. (1972). Rods cancel cones in flicker. *Nature*, 235(5334), 173-174.
- Murray, I. J. y Plainis, S. (2003). Contrast coding and magno/parvo segregation revealed in reaction time studies. *Vision Research*, 43(25), 2707-2719.
- Nagai, T., Nakayama, K., Kawashima, Y. y Yamauchi, Y. (2016). Contrast adaptation to luminance and brightness modulations. *Journal of the Optical Society of America A*, 33(3), A37-A44.
- Odermatt, B., Nikolaev, A. y Lagnado, L. (2012). Encoding of Luminance and Contrast by Linear and Nonlinear Synapses in the Retina. *Neuron*, 73, 758-773.

- Ozuysal, Y. y Baccus, S. A. (2012). Linking the Computational Structure of Variance Adaptation to Biophysical Mechanisms. *Neuron*, 73, 1002-1015.
- Petrova, D., Henning, G. B. y Stockman, A. (2013). The temporal characteristics of the early and late stages of L- and M-cone pathways that signal brightness. *Journal of Vision*, 13(7), 15, 1-23.
- Raphael, S. y MacLeod, D. I. A. (2015). Mesopic luminance assessed with minimally distinct border perception. *Journal of Vision*, 15(9), 12, 1-14.
- Raphael, S. y MacLeod, D. I. A. (2011). Mesopic luminance assessed with minimum motion photometry. *Journal of Vision*, 11(9), 1-21.
- Reeves, A. y Grayhem, R. (2016). Role of extrinsic noise in the sensitivity of the rod pathway: rapid dark adaptation of nocturnal vision in humans. *Journal of the Optical Society of America A*, 33(3), 351-360.
- Reuter, T. (2011). Fifty years of dark adaptation 1961-2011. *Vision Research*, 51, 2243-2262.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (2000). Origin and functional impact of dark noise in retinal cones. *Neuron*, 26, 181-186.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (1998). Single photon detection by rod cells of the retina. *Reviews of Modern Physics*, 70, 1027-1036.
- Rieke, F. y Baylor, D. A. (1996). Molecular origin of continuous dark noise in rod photoreceptors. *Biophysical Journal*, 71, 2553-2572.
- Rieke, F. y Rudd, M. E. (2009). The challenges natural images pose for visual adaptation. *Neuron*, 64(5), 605-616.
- Rodieck, R. W. (1998). The first steps in seeing. Washington: Sinauer Associates Inc. Primera edición, 231-234.
- Rose, A. (1948). The sensitivity performance of the human eye on an absolute scale. *Journal of Optical Society of America*, 38, 196-208.
- Rudd, M. E. (1996). A neural timing model of visual threshold. *Journal of Mathematical Psychology*, 40, 1-29.
- Ruseckaite, R., Lamb, T. D., Pianta, M. J. y Cameron, A. M. (2011). Human scotopic dark adaptation: Comparison of recoveries of psychophysical threshold and ERG b-wave sensitivity. *Journal of Vision*, 11(8), 2, 1-16.
- Schwartz, S. H. (2004). Visual Perception: A Clinical Orientation. New York. The McGraw-Hill Companies. Tercera edición, 42-44.
- Schwartz, G. W. y Rieke, F. (2013). Controlling gain one photon at a time. *eLife*, 2013(2).
- Shapley, R. y Enroth-Cugell, C. (1984). Visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in retinal research*, 3, 263-346.

- Sharpe, L. T., Stockman, A. y MacLeod, D. I. (1989). Rod flicker perception: Scotopic duality, phase lags and destructive interference. *Vision Research*, 29(11), 1539-1559.
- Smithson, H. E. (2014). S-cone psychophysics. *Visual Neuroscience*, 31, 211-225.
- Snippe, H. P., Poot, L. y van Hateren, J. H. (2000). A temporal model for early vision that explains detection thresholds for light pulses on flickering backgrounds. *Visual Neuroscience*, 17(3), 449-462.
- Solomon, S. G. y Kohn, A. (2014). Moving Sensory Adaptation beyond Suppressive Effects in Single Neurons. *Current Biology*, 24, R1012-R1022.
- Stockman, A., Candler, T. y Sharpe, L. T. (2010). Human scotopic sensitivity is regulated postreceptorally by changing the speed of the scotopic response. *Journal of Vision*, 10(2), 12, 1-19.
- Stockman, A., Langendörfer, M., Smithson, H. E. y Sharpe, L. T. (2006). Human cone light adaptation: From behavioral measurements to molecular mechanisms. *Journal of Vision*, 6(11), 1194-1213.
- Stockman, A., Petrova, D. y Henning, G. B. (2014). Color and brightness encoded in a common L- and M-cone pathway with expansive and compressive nonlinearities. *Journal of Vision*, 14(3), 1, 1-32.
- Sun, H., Pokorny, J. y Smith, V. C. (2001). Rod-cone interactions assessed in inferred magnocellular and parvocellular postreceptoral pathways. *Journal of Vision*, 1(1), 42-54.
- Swanson, W. H., Ueno, T., Smith, V. C. y Pokorny, J. (1987). Temporal modulation sensitivity and pulse-detection thresholds for chromatic and luminance perturbations. *Journal of the Optical Society of America*, 4(10), 1992-2005.
- Thoreson, W. B. y Mangel, S. C. (2012). Lateral interactions in the outer retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 31, 407-441.
- VanLeeuwen, M., Fahrenfort, I., Sjoerdsma, T., Numan, R. y Kamermans, M. (2009). Lateral Gain Control in the Outer Retina Leads to Potentiation of Center Responses of Retinal Neurons. *The Journal of Neuroscience* 29(19), 6358-6366.
- Van den Berg, T. J. y Spekreijse, H. (1977). Interaction between rod and cone signals studied with temporal sine wave stimulation. *Journal of the Optical Society of America*, 67(9), 1210-1217.
- Wässle, H., Boycott, B. B. y Röhrenbeck, J. (1989). Horizontal cells in the monkey retina: Cone connections and dendritic network. *European Journal of Neuroscience*, 1(5), 421-435.
- Weick, M. y Demb, J. B. (2011). Delayed-Rectifier K Channels Contribute to Contrast Adaptation in Mammalian Retinal Ganglion Cells. *Neuron*, 71, 166-179.

- Wilson, H. R. (1997). A neural model of foveal light adaptation and afterimage formation. *Visual Neuroscience*, 14(3), 403-423.
- Webster, M. A. (2011). Adaptation and visual coding. *Journal of Vision*, 11 (5), 3, 1-23.
- Werner, A. (2014). Spatial and temporal aspects of chromatic adaptation and their functional significance for colour constancy. *Vision Research*, 104, 80-89.
- Wolfston, S. S. y Graham, N. (2006). Forty-four years of studying light adaptation using the probed-sinewave paradigm. *Journal of Vision*, 6, 1026-1046.
- Zeile, A. J., Cao, D. y Pokorny, J. (2008). Rod-cone interactions and the temporal impulse response of the cone pathway. *Vision Research*, 48, 2593-2598.
- Zeile, A. J., Maynard, M. L. y Feigl, B. (2013). Rod and cone pathway signaling and interaction under mesopic illumination. *Journal of Vision*, 13, 1-19.
- Zeile, A. J., Maynard, M. L., Joyce, D. S. y Cao, D. (2014). Effect of rod-cone interactions on mesopic visual performance mediated by chromatic and luminance pathways. *Journal of the Optical Society of America A*, 31(4), A7-A14.
- Zeile, A. y Cao, C. (2015). Vision under mesopic and scotopic illumination. *Frontiers in psychology*, 5, Art 1594, 1-15.
- Zuidema, P., Verschuure, H., Bouman, M. A. y Koenderink, J. J. (1981). Spatial and temporal summation in the human dark-adapted retina. *Journal of the Optical Society of America*, 71(12), 1472-1480.

*Debes amar el tiempo de los intentos,
debes amar la hora que nunca brilla,
y si no, no pretendas tocar lo cierto,
sólo el amor alumbra la maravilla...*

-Silvio Rodriguez, *Sólo el amor*-

Medida y modelado de la sensibilidad retiniana bajo campos de adaptación transitorios

4

En este capítulo se continúa con la cuantificación, comprensión y modelado de la influencia de la excentricidad y la luminancia de un campo luminoso, ahora transitorio, sobre los mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación. Al comienzo del mismo se describen los experimentos realizados y se analizan los resultados obtenidos. Además, partiendo del modelo desarrollado en el capítulo anterior, se estudian las variaciones en los mecanismos visuales necesarias para dar cuenta de los umbrales obtenidos en estas condiciones experimentales. Luego de analizar el significado fisiológico de estas variaciones en relación a los fenómenos de adaptación con la excentricidad, la luminancia y el tamaño del campo de adaptación, se estudia el concepto de velocidad de adaptación, combinando los resultados mostrados en el capítulo anterior para campos estacionarios con los presentados en este capítulo para campos transitorios. Por último, se realiza una discusión de todo lo desarrollado en el capítulo.

Parte de los resultados de este capítulo han sido parcialmente publicados en el 23^o Simposio de la International Colour Vision Society (Japón, 2015), en el 23^o Congreso de la International Commission for Optics (Santiago de Compostela, 2014) y en el 23^o Congreso Internacional de Optometría, Contactología y Óptica Oftálmica (Madrid, 2014).

4.1. Introducción

En los trabajos psicofísicos clásicos, las características espaciales de la respuesta de la retina son normalmente evaluadas mediante la medida de la sensibilidad retiniana, inversamente proporcional al umbral de luminancia percibido. Estudiando estos umbrales de luminancia en diferentes localizaciones de la retina es posible caracterizar los diferentes comportamientos retinianos y relacionarlos con la fisiología subyacente. Ahora bien, las características temporales de los estímulos luminosos utilizados son fundamentales, ya que pueden producir cambios substanciales en la respuesta de la retina.

Para estudiar las características temporales de la respuesta retiniana se utilizan estímulos luminosos variables en el tiempo. Entre los más utilizados se pueden mencionar los experimentos de determinación de la frecuencia crítica de fusión. Utilizando este paradigma, Tyler y Hamer (1990, 1993) hallaron que la resolución temporal de los conos L aumenta hacia la retina periférica, aumento que estaría relacionado con el mayor diámetro y menor longitud del segmento externo de los conos periféricos respecto de los foveales (Tyler, 1985). Sin embargo, en los estudios antes mencionados, los autores aislaron este tipo de conos y utilizaron excentricidades retinianas alejadas de la fovea. Estudios como estos conducen a indagar aún más en las características temporales de la respuesta retiniana, ya que plantean interrogantes acerca de las condiciones habituales de respuesta, donde los fotorreceptores no están aislados y sus contribuciones relativas e interacciones pueden desempeñar un rol muy importante.

Un trabajo de Cao et al. (2006) sostiene que los bastones reducen la resolución temporal de los conos L y M en mayor proporción que la de los conos S, 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 la zona de estimulación, puede verse un mayor o menor efecto en la interacción. Además, este efecto puede ser muy diferente para distintas zonas de la retina, ya que la densidad de fotorreceptores varía significativamente con la excentricidad retiniana.

Algunos trabajos sostienen que los fenómenos de interacción aumentan con la excentricidad entre fovea y más allá de 10° (Alexander y Fishman, 1986), entre fovea y 15° (Anderson y Vingrys, 2002), o entre fovea y 9° de excentricidad (Lange et al., 1997). Sin embargo, estos trabajos han valorado el fenómeno de interacción para bajos niveles de luminancia y sus resultados son, a menudo, difíciles de comparar por las distintas condiciones experimentales utilizadas.

En un trabajo más reciente, Zele, Maynard y Feigl (2013) investigan la evolución temporal y las características de las señales visuales en las vías MC, PC y KC en relación a los fenómenos de interacción entre los bastones y los tres tipos de conos en el rango de luminancias mesópicas. Los autores proponen que los cambios en la contribución relativa de la señal proveniente de bastones en las vías postreceptorales modifican la intensidad y las características temporales de las vías de conos y bastones así como sus interacciones.

En la línea del análisis de la sensibilidad temporal de la retina en el rango de luminancias mesópicas, Matesanz et al. (2011) estudian el tiempo de adaptación de la retina considerando excentricidades desde la fóvea hasta 15° y utilizando campos de adaptación estacionarios y transitorios. Estimando la velocidad de adaptación a partir del cociente entre las medidas de umbrales incrementales con campos de adaptación transitorios y estacionarios, hallaron diferencias significativas entre la fóvea y las demás excentricidades consideradas. Sus resultados demuestran que aunque la fóvea muestra mayor sensibilidad, la región donde aparentemente se recupera más rápidamente la sensibilidad está comprendida entre 6° y 9° grados de excentricidad, zona donde la densidad de conos y bastones se equipara.

A continuación, se amplía el estudio de la adaptación retiniana considerando ahora la variable tiempo. El propósito de este capítulo es ahondar en la comprensión de las características temporales de los mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación a partir de la realización de medidas psicofísicas con campos de adaptación transitorios y de la aplicación del modelo desarrollado en el capítulo anterior. Para ello, se estudian las variaciones en los mecanismos visuales necesarias para dar cuenta de los umbrales obtenidos en estas nuevas condiciones experimentales, las cuales corresponden a situaciones en la que la zona de la retina estimulada no ha alcanzado aún su estado completo de adaptación. Además, tomando como base el trabajo de Matesanz et al. (2011), se analizan las velocidades de recuperación de la sensibilidad retiniana combinando las medidas psicofísicas desarrolladas en el capítulo anterior con las aquí presentadas.

4.2. Métodos

En el capítulo 2 se describió el dispositivo experimental utilizado para medir la sensibilidad retiniana así como la metodología psicofísica empleada. En el capítulo 3 se comentaron las características de los observadores que participaron en el estudio, así como también del paradigma psicofísico y de las diferentes condiciones de medida para campos de adaptación estacionarios. A continuación, se describen estas mismas características aplicadas ahora a campos de adaptación transitorios.

4.2.1. Observadores

Debido a la dificultad de estas medidas, las mismas fueron realizadas sólo en dos de los tres observadores participantes en el estudio descrito en el capítulo anterior, IA de 38 años y AG de 27 años. Ambos observadores fueron sometidos a un examen oftalmológico, incluyendo refracción óptica, evaluación de los medios oculares y del fondo de ojo. En ningún caso se observaron patologías u opacidades oculares.

Los dos observadores utilizaron la mejor refracción óptica para visión lejana con el objetivo de obtener una agudeza visual logMar 0.0 o superior. Todas las medidas fueron realizadas en la retina temporal del ojo derecho, con el ojo izquierdo ocluido.

4.2.2. Paradigma psicofísico

Antes de realizar las medidas, los observadores fueron adaptados a la oscuridad ($5 \times 10^{-6} \text{ cd/m}^2$, 2.49×10^{-5} trolands escotópicos) durante 30 minutos. Posteriormente, se siguió el diagrama temporal presentado en la figura 4.1. Así, con campos de adaptación transitorios (paradigma psicofísico SOA), en la zona de la retina a estimular (adaptada a la oscuridad) se presentó un campo de adaptación con una duración t_{CA} de 500 ms. Transcurridos 300 ms del encendido del campo de adaptación (Δt) se presentó sobre el mismo la prueba, con una duración (t_p) de 40 ms (los restantes 160 ms sólo continuó encendido el campo de adaptación). Como en todas las medidas realizadas con este paradigma se utilizó $\Delta t = 300$ ms, siempre que en este capítulo se mencionen umbrales SOA se estará haciendo referencia a umbrales SOA300.

Para valores de luminancia de fondo menores o iguales a 15 cd/m^2 , el tiempo de espera entre ciclos (t_i) es de 10 s. Para valores mayores, con el objetivo de evitar los efectos de las post-imágenes, este tiempo de espera es de 30 s (Adelson, 1982).

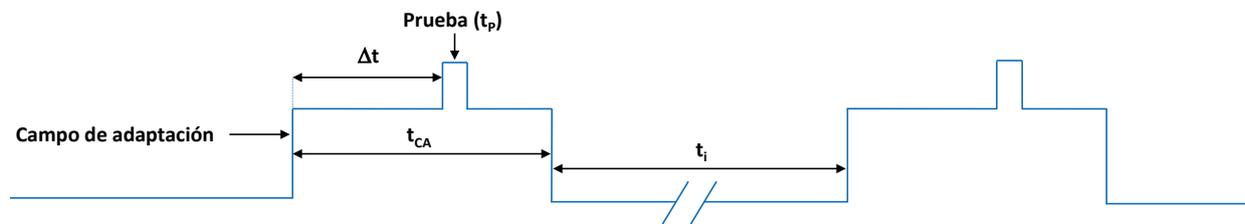


Figura 4.1. Diagrama temporal para el paradigma psicofísico SOA.

4.2.3. Medidas realizadas

Para los dos observadores se obtuvieron medidas sólo para una combinación de tamaños del haz del campo de adaptación y del haz de prueba. La combinación utilizada fue la de $1^\circ/0.45^\circ$ ya que, como se vio en el capítulo anterior, es la combinación con la que se consiguen los comportamientos más alejados de la ley de Weber. La tabla 4.1 resume las luminancias de campo de adaptación utilizadas para la combinación de tamaños antes mencionada. Además, las medidas fueron realizadas tanto en retina foveal como extrafoveal, considerando excentricidades retinianas de 3° , 6° , 9° , 12° y 15° respecto de la fijación.

Tabla 4.1	
Campo de adaptación/prueba	L_b (cd/m^2 fotópicas)
$1^\circ/0.45^\circ$	0.06, 0.6, 5, 15, 25, 40, 60, 110

Tabla 4.1. Combinación de tamaños de campo de adaptación y prueba junto con las luminancias de campo de adaptación utilizadas en estas medidas.

Como se comentó en el capítulo anterior, con el fin de evitar efectos pupilares al trabajar con luminancias mayores a 5 cd/m^2 se utilizó un midriático (tropicamida 1%, Colircusi Alcon), consiguiendo diámetros pupilares iguales o mayores a 7 mm.

4.3. Resultados

En la figura 4.2, se muestran los umbrales incrementales ΔL^{SOA} en función de la luminancia de fondo L_b para las diferentes excentricidades e , en los observadores IA y AG, con la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$. Las líneas que unen los datos experimentales se representan sólo a efectos de facilitar la visualización de las tendencias de los mismos.

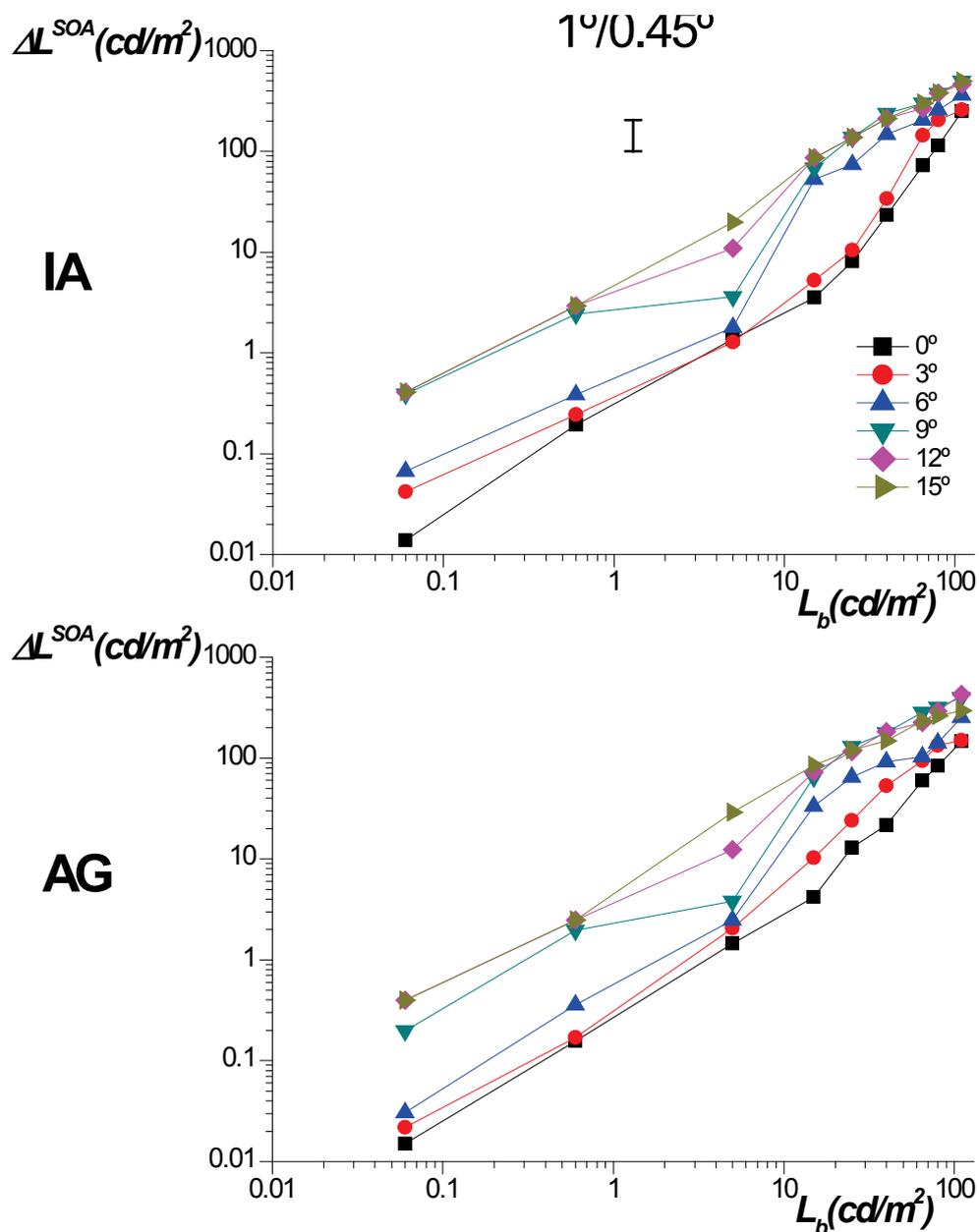


Figura 4.2. Umbrales incrementales ΔL^{SOA} en función de la luminancia de fondo L_b , ambos en escala logarítmica, para las diferentes excentricidades e , en los observadores IA y AG, con la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$. ΔL^{SOA} y L_b en cd/m^2 fotópicas, con la desviación estándar máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas.

En ambos observadores los umbrales crecen con la luminancia de fondo y con la excentricidad. Como se comentó en los capítulos anteriores, el método de escalera utilizado permite realizar una cantidad razonable de medidas en el tiempo recomendado para disminuir los posibles efectos de la fatiga, garantizando, además, una diferencia máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas con el método psicofísico de los estímulos constantes. Esta diferencia de ± 0.15 unidades logarítmicas está representada en la barra de error presente en la figura correspondiente al observador IA.

Analizando la figura 4.2 podría afirmarse que, con campos de adaptación transitorios (SOA300), los umbrales incrementales no siguen la ley de Weber presentando, además, comportamientos claramente diferentes para el rango mesópico y fotópico. En relación a esta transición, que tiene lugar con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (CIE, 2010), cabe destacar el comportamiento observado para una excentricidad de 9° (curva en color cyan), donde se evidencia una marcada disminución del umbral en dicha luminancia de fondo.

A partir de los resultados representados en la figura 4.2 puede concluirse que, aunque con pequeñas diferencias en los valores de los umbrales, propias de cada individuo, las tendencias observadas en los dos sujetos para las diferentes condiciones de estimulación son muy similares. Considerando esta hipótesis, de ahora en adelante se utilizará el promedio de los datos de los dos observadores. En la figura 4.3 se representan dichos promedios. Al igual que en la figura 4.2, las líneas que unen los datos se representan sólo a efectos de facilitar la visualización de las tendencias de los mismos.

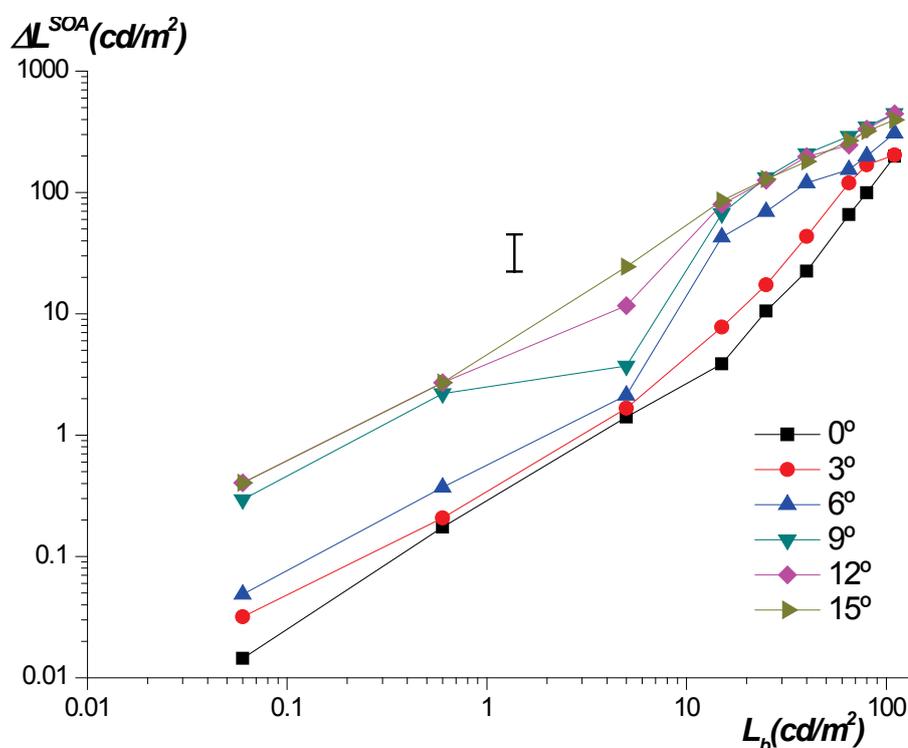


Figura 4.3. Umbrales incrementales ΔL promedios de los dos observadores en función de la luminancia de fondo L_b y para las diferentes excentricidades e . Ambos ejes en escala logarítmica y en cd/m^2 fotópicas, con la desviación estándar máxima de ± 0.15 unidades logarítmicas.

4.4. Modelo

En este capítulo, el modelo desarrollado en el capítulo 3 es aplicado ahora a las medidas con campos de adaptación transitorios comentadas en el apartado anterior. Los mecanismos de adaptación y fenómenos incluidos en el modelo ya fueron abordados en los capítulos anteriores, por lo que ahora se analizarán sus comportamientos en relación a las características temporales de las medidas aquí presentadas.

4.4.1. Mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo: características temporales

Dado el régimen temporal de algunos procesos retinianos, se puede decir que estas medidas corresponden a situaciones en las que la adaptación retiniana no se ha completado. Al aplicar el modelo a los datos psicofísicos obtenidos, surge la necesidad de analizar el comportamiento de cada uno de los mecanismos y fenómenos antes descritos que permiten el ajuste para las distintas condiciones experimentales. Dicho de otro modo, algunos de los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo descrito para condiciones estacionarias pueden no haber completado su actuación en los 300 ms transcurridos desde la presentación del campo de adaptación hasta la presentación de la prueba, mientras que para otros, dicho intervalo de tiempo podría ser suficiente para producir respuestas similares a la condición estable.

Debido a su naturaleza fotoquímica, el mecanismo molecular M es lento, por lo que los 300 ms previos a la presentación de la prueba son insuficientes para permitir su acción. Así, al aplicar el modelo al estudio de los resultados psicofísicos obtenidos con el paradigma SOA, el efecto de este mecanismo no es tenido en cuenta. Considerando $M = 1$ en la ecuación 3.3, el control de ganancia combinado g_b queda ahora sólo en función de las contribuciones relativas de conos y bastones:

$$g_b = g_c a + g_r (1 - a) \quad (4.1)$$

Otro mecanismo de adaptación sensible a las variaciones del tiempo de presentación del campo de adaptación es el mecanismo sustractivo. Recordando las ecuaciones 3.6 y 3.7, se tiene que:

$$S = a L_b \left[K_s - e^{-\left(\frac{t}{\tau}\right)} \right] \quad (4.2)$$

Donde el valor de t corresponde al tiempo de exposición al campo de adaptación. En el caso de campos estacionarios se tenía $t = 600$ S, (10 minutos). Sin embargo, ahora se tiene $t = 0.3$ S, por lo que el efecto del mecanismo sustractivo es menor.

En relación a la ganancia de contraste G_c , en la sección 1.3.3 del capítulo 1 se comentó la propuesta de Demb (2008) sobre la existencia de dos mecanismos de adaptación que actuarían sobre ella, uno rápido (de naturaleza multiplicativa), y uno lento (de naturaleza sustractiva). El mecanismo multiplicativo actuaría rápidamente para evitar la saturación en caso de un contraste elevado, reduciendo la amplitud de la salida

(figura 1.29c). El otro, en cambio, estaría relacionado con una hiperpolarización de la membrana celular, actuando como un mecanismo sustractivo más lento que disminuye la línea de base del potencial de membrana de las células ganglionares (figura 1.29d).

Al pasar de una situación de menor a mayor contraste, como es el caso de los experimentos realizados en esta tesis al presentar el haz de prueba sobre el campo de adaptación, el mecanismo rápido necesitaría alrededor de 100 ms para completar su acción (Demb, 2008). Por otra parte, para pasar de una situación de mayor contraste a una de menor, el mecanismo de naturaleza sustractiva requeriría alrededor de 10 s (Demb, 2008). Sin embargo, como la ganancia de contraste está relacionada con el test (Demb, 2008) y la duración del mismo no cambia (sigue siendo 40 ms), la transitoriedad del campo de adaptación no afecta al mecanismo de ganancia de contraste considerado en el capítulo anterior.

En cuanto a la sumación espacial K , al estar relacionada con las características espaciotemporales del test, la considerada para esta condición es también la misma que se consideró para campos de adaptación estacionarios. En otras palabras, dado que el tamaño y el tiempo de exposición del test no varían respecto a los de la condición $1^\circ/0.45^\circ$ del experimento descrito en el capítulo anterior, los valores aquí considerados para la sumación espacial son iguales a los previos.

Con respecto al ruido visual N se propone una estrategia diferente. Como primera aproximación, se usan los valores obtenidos en el ajuste del modelo a los datos psicofísicos con campos estacionarios para la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$ (sección 3.4.3.3). Posteriormente, se analiza el ajuste obtenido y se evalúa el comportamiento del ruido visual para ver si es factible considerarlo o no como un mecanismo o fenómeno cuya acción es completada en 300 ms.

4.4.2. Aplicación y ajuste del modelo a los resultados experimentales

Teniendo presente las características temporales antes mencionadas, a continuación se estudia el ajuste del modelo a los datos psicofísicos obtenidos con el paradigma SOA para la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$.

En la figura 4.4 se pueden ver los ajustes obtenidos partiendo de la base del modelo utilizado con campos de adaptación estacionarios para la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$, pero obviando el efecto del mecanismo molecular ($M = 1$) y considerando los nuevos valores para el mecanismo sustractivo con $t = 0.3$ s.

Excepto en 6° de excentricidad, para $L_b = 0.06$ cd/m² y $L_b = 0.6$ cd/m² el modelo subestima levemente el promedio de los datos experimentales. En 6° y 9° , el modelo sobrestima el valor experimental obtenido con $L_b = 5$ cd/m². Finalmente, para el rango fotópico, el modelo subestima marcadamente los valores experimentales, principalmente para fovea y bajas excentricidades, ya que a medida que aumenta la excentricidad, el modelo se acerca a los datos experimentales fotópicos obtenidos con las luminancias de fondo más elevadas.

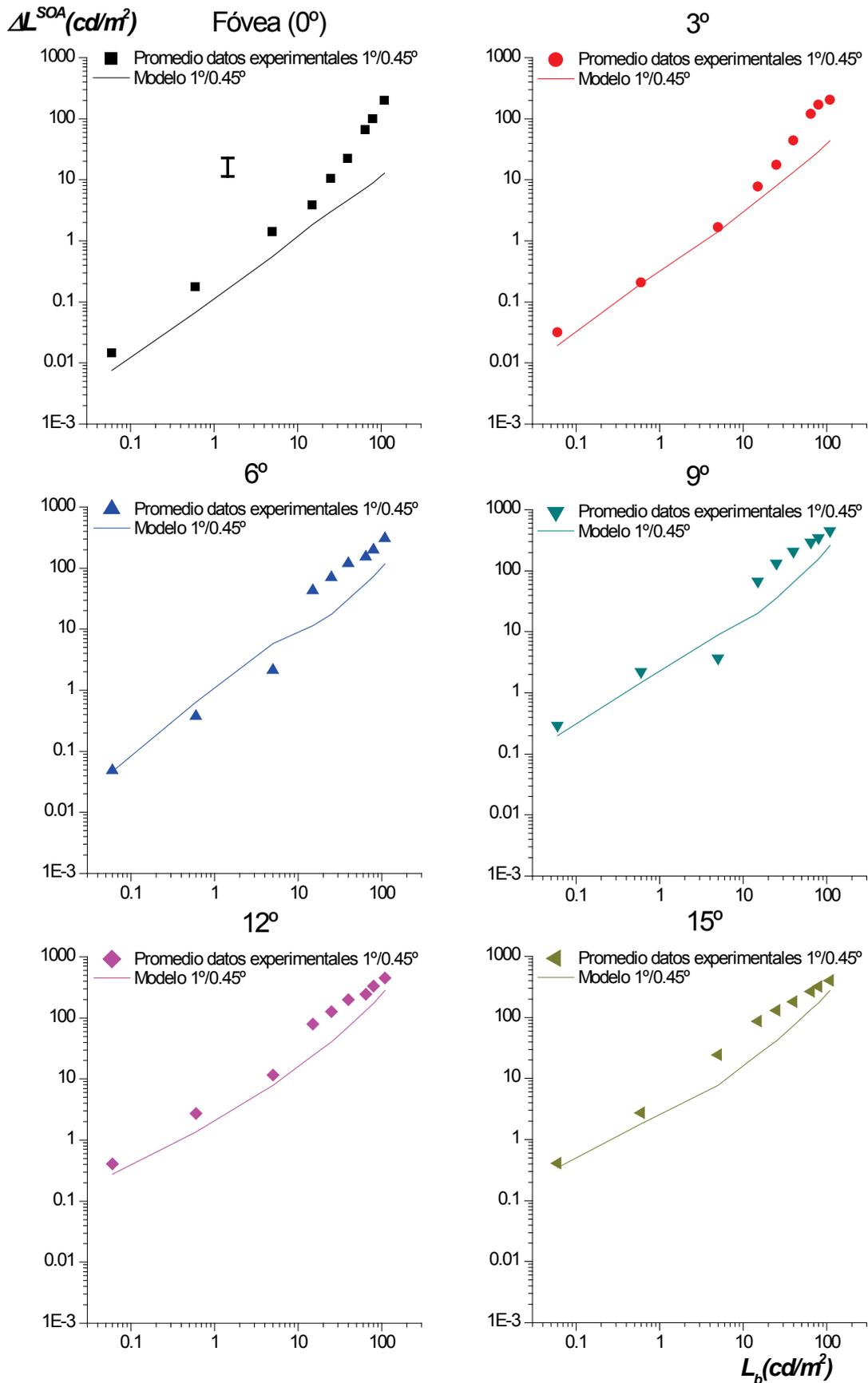


Figura 4.4. Ajustes del modelo a los datos psicofísicos promedios con campos de adaptación transitorios, partiendo de la base del modelo utilizado con campos de adaptación estacionarios para la combinación de tamaños 1°/0.45°. No se ha considerado el efecto del mecanismo molecular ($M = 1$) y en el mecanismo sustractivo se ha utilizado $t = 0.3$ s.

La bondad del ajuste puede ser estimada mediante la raíz del error cuadrático medio, (ecuación 3.25 en el capítulo 3):

$$E = \pm \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2} \tag{4.3}$$

Donde E es el estimador calculado de la desviación típica, n la cantidad de valores ajustados, y_i los valores experimentales y \hat{y}_i los valores brindados por el modelo.

En la tabla 4.2 se muestran, para cada excentricidad, los valores del estimador E . Como el modelo ajustó los logaritmos decimales de los valores experimentales, el estimador también está en unidades logarítmicas. Reflejando lo mismo que la figura 4.4, los valores del estimador E mostrados en la tabla 4.2 son superiores al error experimental de ± 0.15 unidades logarítmicas para todas las excentricidades. Comparándolos con los valores del estimador E calculados para la condición estacionaria (tablas 3.3, 3.4 y 3.7), también son mayores (aunque, excepto en 0° , similares a los mostrados en la tabla 3.5). A partir de este análisis, podría decirse que el ajuste del modelo a los datos experimentales no es bueno.

Tabla 4.2						
Excentricidad	0°	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	± 0.723	± 0.472	± 0.452	± 0.392	± 0.340	± 0.357

Tabla 4.2. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales en cada excentricidad para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$, estimada utilizando la ecuación 4.3.

Para continuar con el estudio del ajuste del modelo a los datos obtenidos, el enfoque utilizado consistió en identificar las condiciones experimentales de menor complejidad, es decir, aquellas en las que el número de mecanismos y/o fenómenos involucrados sea mínimo o los mismos presenten una dinámica que facilite su abordaje. Por lo tanto, se comenzó el análisis en la fóvea, donde sólo hay conos (ver figuras 3.7 y 3.8, basadas en los datos de Raphael y MacLeod, 2011), minimizando de este modo la intrusión de cualquier mecanismo influenciado por los bastones (Alexander y Fishman, 1984, 1986; Coletta y Adams, 1984; Lange et al., 1997). En esta zona de la retina la detección está ligada a los conos, por lo que, en principio, no tiene sentido hablar de los fenómenos asociados al ruido, fenómenos que se han relacionado previamente a los bastones y a su interacción con los conos (Bauer, Frumkes y Nygaard, 1983; Bauer, Frumkes y Holstein, 1983).

Posteriormente, se continuó el análisis poniendo el foco en las demás excentricidades, pero sólo en el rango fotópico, es decir, en aquellas luminancias en las que la contribución de conos es la más significativa. Finalmente, una vez realizados los análisis antes mencionados, se abordó el estudio de la periferia en el rango mesópico, condición que, al favorecer las interacciones entre conos y bastones, presenta la mayor complejidad.

4.4.2.1. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos foveales

Como se comentó previamente a partir de la figura 4.4 y de la tabla 4.2, aplicando el modelo con las consideraciones mencionadas el ajuste obtenido en la fóvea no es bueno. Teniendo en cuenta el hecho de que en la condición foveal sólo intervienen los conos, es necesario valorar la posibilidad de que en los 300 ms iniciales tras la presentación del campo de adaptación, otros mecanismos o fenómenos diferentes al ruido (sin efecto en la fóvea), y a los ya considerados, manifiesten una variación con el tiempo. En este sentido, un buen candidato es el mecanismo multiplicativo de control de ganancia.

Según Dunn et al. (2006, 2007) el sitio donde se lleva a cabo el control de ganancia, así como los parámetros de la función matemática que lo modela, cambia desde el nivel receptor hasta el nivel de células ganglionares, dependiendo de los niveles de luminancia implicados. Como se comentó en el capítulo 3, los rangos de luminancias utilizados en nuestros experimentos corresponden a los que Dunn et al. (2006, 2007) proponen el control de ganancia a nivel de las células ganglionares. Sin embargo, es oportuno remarcar que los trabajos de Dunn et al. (2006, 2007) están realizados con campos de adaptación estacionarios, por lo que, a priori, no se conoce el comportamiento del mecanismo de control de ganancia al inicio de la presentación de un campo de adaptación.

Permitiendo la variación de dos de los parámetros que modelan la dinámica del mecanismo de control de ganancia (ecuación 3.1), en este caso en la vía de conos, es posible ajustar los datos experimentales foveales considerando todo el rango de luminancias utilizadas, es decir, tanto mesópicas como fotópicas (figura 4.5).

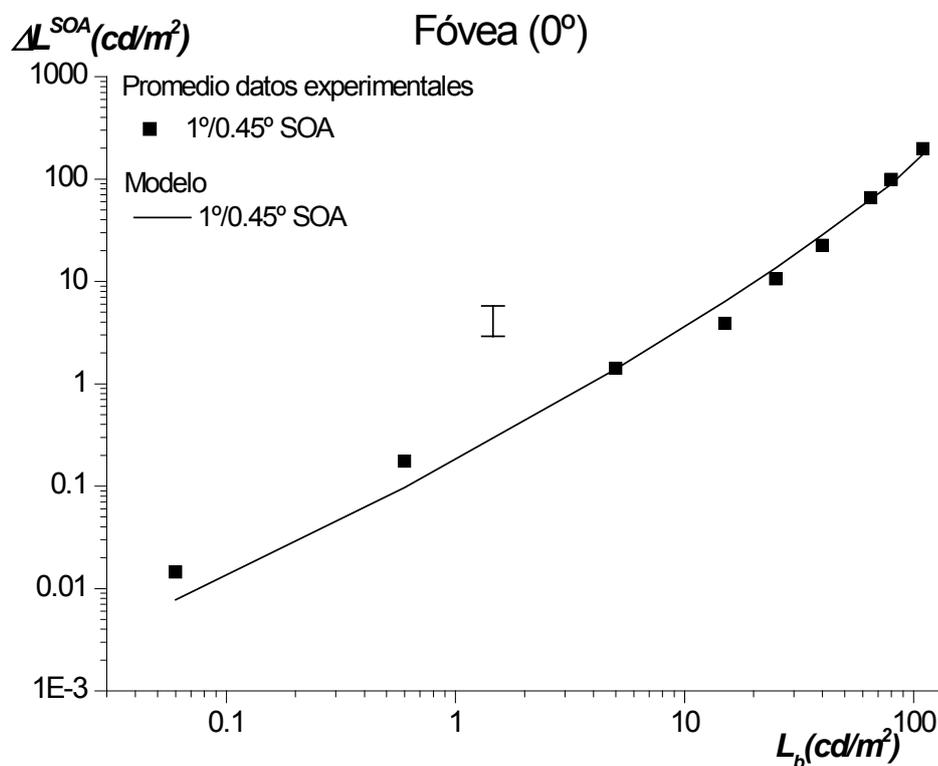


Figura 4.5. Ajustes del modelo a los datos psicofísicos foveales promedios, con campos de adaptación transitorios para la combinación de tamaños 1°/0.45°.

Con el fin de cuantificar la bondad del ajuste, se recurrió nuevamente a la ecuación 4.3. El valor obtenido para el estimador E es de ± 0.154 unidades logarítmicas, es decir, del orden del error experimental. La tabla 4.3 muestra los valores de los parámetros que modelan la dinámica del mecanismo de control de ganancia, obtenidos para que el modelo ajuste los datos foveales (figura 4.5). Además, también se muestran los parámetros para caracterizar el control de ganancia a nivel ganglionar y receptoral (valores tomados de Dunn et al., 2007).

Como se puede ver en la tabla, de los cinco parámetros de la ecuación sólo se dejaron libres los parámetros c y m , es decir, aquellos que cambian sus valores entre el nivel ganglionar y el nivel receptoral, aunque con la variación acotada al rango de valores comprendidos entre dichos niveles. Esta variación acotada entre los valores del nivel de células ganglionares y conos es una hipótesis. Podría ocurrir que los parámetros c y m en la ecuación 3.1 tomaran valores fuera del rango considerado, o que se hallara otra ecuación diferente para describir las curvas de control de ganancia, en la que los parámetros fueran otros.

Tabla 4.3					
	a	b	c	d	m
Fóvea	100	1.3	0.00055	1	-0.34299
Células ganglionares	100	1.3	0.15452	1	-0.34299
Conos	100	1.3	0.00029	1	-1

Tabla 4.3. Parámetros correspondientes a la caracterización del mecanismo de control de ganancia en la vía de conos, calculados para que el modelo ajuste los datos experimentales foveales en todo el rango de luminancias utilizadas. Se muestran también los parámetros tomados de Dunn et al. (2007) utilizados para caracterizar las curvas de control de ganancia en la vía de conos a nivel receptoral y de las células ganglionares.

Considerando la hipótesis de que los valores de los parámetros c y m sólo pueden tomar valores comprendidos entre los correspondientes al nivel receptoral y ganglionar, se puede ver como el parámetro c calculado presenta un valor similar al del nivel de conos. Por otra parte, el valor del parámetro m calculado corresponde al del nivel de células ganglionares. En conjunto, esto parecería indicar que el control de ganancia calculado para que el modelo ajuste los datos experimentales foveales tendría un comportamiento similar al del nivel de conos, aunque con una pendiente semejante al control de ganancia a nivel de las células ganglionares.

Poniendo el foco sólo en la vía de conos (Dunn et al., 2007), podría suceder entonces que el sitio donde se realiza la adaptación, así como su dinámica, varíen con el tiempo, pasando de estar localizado en los fotorreceptores (en los primeros instantes) a las células ganglionares a medida que la adaptación se va completando. La utilización de campos de adaptación transitorios permitiría sacar a la luz este comportamiento, no siendo posible de observar utilizando campos de adaptación estacionarios.

En la figura 4.6 se muestran los valores de control de ganancia obtenidos a partir de los parámetros presentados en la tabla 4.3. La curva negra en línea continua muestra los valores obtenidos al ajustar con el modelo los datos foveales variando sólo los parámetros c y m en la ecuación 3.1. Las curvas en línea discontinua representan el control de ganancia para la vía de conos a nivel ganglionar (curva verde) y receptoral (curva naranja) a partir de los datos de Dunn et al. (2007).

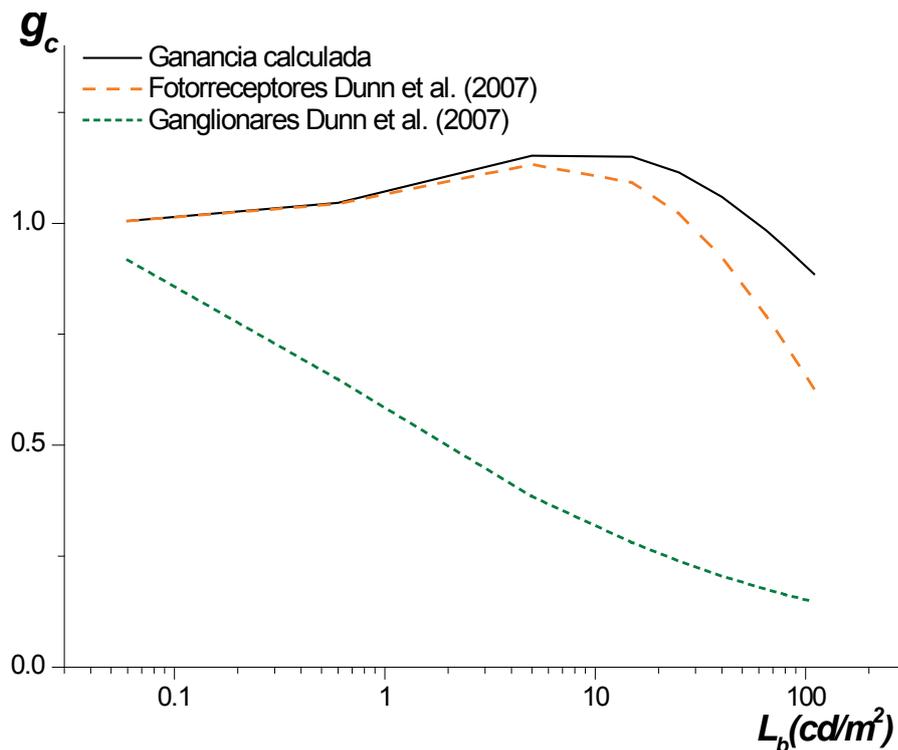


Figura 4.6. Valores para el control de ganancia en la vía de conos obtenidos en la fóvea al ajustar con el modelo los datos experimentales, tanto mesópicos como fotópicos (línea continua). Para facilitar la interpretación, se representan las curvas de control de ganancia para la vía de conos a nivel ganglionar y receptoral a partir de los datos de Dunn et al. (2007) (líneas discontinuas).

Efectivamente, en el rango mesópico, el control de ganancia calculado sigue a la curva correspondiente al control de ganancia en los fotorreceptores. Sin embargo, debido a que el parámetro m es diferente, la pendiente se modifica a medida que aumenta la luminancia de fondo y los valores calculados superan a los de la curva correspondiente a los parámetros dados por Dunn et al. (2007) para el nivel receptoral. La manifestación de este aumento en los valores para el control de ganancia podría estar relacionada con los fenómenos de saturación para tiempos de adaptación breves descritos por Finkelstein y Hood (1981), ya que valores de ganancia cercanos a la unidad reflejan, justamente, saturación. Así, el escaso tiempo transcurrido entre el encendido del campo de adaptación y la presentación del test a detectar evidenciaría una falta de adaptación. Recordar que, como se mencionó previamente, los valores dados por Dunn et al. (2007) fueron obtenidos con campos de adaptación estacionarios.

Volviendo a la figura 4.5 podría decirse que, en líneas generales, el ajuste logrado en el rango fotópico es bueno. Sin embargo, en el rango mesópico, el modelo subestima levemente los datos experimentales obtenidos con las luminancias de fondo más bajas (0.06 y 0.6 cd/m^2). No hay que perder de vista el hecho de que este ajuste fue realizado para todo el rango de luminancias experimentales. También hay que tener presente que para esta condición experimental (estimulación foveal utilizando una combinación de tamaños de campo de adaptación/test de $1^\circ/0.45^\circ$) se consideró la hipótesis de que sólo los conos están activos, por lo que no se han tenido en cuenta fenómenos de ruido u otros fenómenos relacionados con las interacciones entre

bastones y conos. No obstante, podría pensarse en la existencia de algunos fenómenos de interacción lateral de los bastones circundantes como los descritos por Lange et al. (1997). Los bastones, aunque de respuesta lenta, pudieron haber estado activos hasta el encendido del campo de adaptación, es decir, hasta 300 ms antes de que se mostrara el test. Finalmente, no hay que perder de vista el hecho de que un modelo es una simplificación de la realidad, realidad siempre más compleja. Así, podría ser necesario reconsiderar algunas de las hipótesis tomadas o valorar hipótesis adicionales.

Otro aspecto a tener presente es que en la ecuación 4.2, g_m es función de la ganancia en la vía de conos (ecuación 3.6), por lo que, al modificarse el control de ganancia, también se modifica el efecto del mecanismo sustractivo. Así, para el ajuste del modelo a los datos foveales obtenidos con campos transitorios, además de las hipótesis mencionadas previamente, el mecanismo sustractivo cambia también por las variaciones en el control de ganancia de la vía de conos. Comparando los valores del mecanismo sustractivo obtenidos modificando sólo el tiempo de exposición al campo de adaptación, con aquellos obtenidos al modificar también el control de ganancia, la diferencia porcentual hallada está en el entorno del 10%-15%.

4.4.2.2. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos extrafoveales fotópicos

A la hora de abordar el estudio en las diferentes excentricidades retinianas, la estrategia de avanzar en complejidad de manera gradual lleva a centrar el análisis en el rango fotópico, donde la contribución de conos es la más significativa. De hecho, para todas las excentricidades y luminancias donde la contribución de conos es significativamente mayor que la de bastones, la ganancia combinada g_b puede ser aproximada a la ganancia de conos g_c .

Tanto en la figura 4.4 como en la tabla 4.2 se puede ver que el ajuste del modelo a los datos fotópicos tampoco es bueno. En el rango fotópico, al estar saturados los bastones, la influencia del ruido también puede ser descartada. Suponiendo entonces que, para estos valores fotópicos, el tiempo de presentación del campo de adaptación permite manifestar una variación en el sitio donde se produce la adaptación o bien en su dinámica, es posible ajustar los datos experimentales admitiendo la variación de los parámetros que modelan la dinámica del mecanismo de control de ganancia en la vía de conos. Al igual que en el apartado anterior, se considera la hipótesis de que la variación de estos parámetros estaría dentro del rango de valores comprendidos entre el nivel ganglionar y el nivel de fotorreceptores.

La figura 4.7 muestra el ajuste a los datos experimentales fotópicos permitiendo la variación de dos de los parámetros que modelan la dinámica del mecanismo de control de ganancia. En este punto, es oportuno mencionar que para el ajuste del modelo a los datos extrafoveales mesópicos, desarrollado en la siguiente sección, se consideraron los valores de control de ganancia dados por Dunn et al. (2007) para el nivel de las células ganglionares, es decir, los mismos valores de control de ganancia utilizados en el capítulo 3. En otras palabras, sólo se permitió la variación del control de ganancia en el rango de luminancias fotópicas, ya que para el rango mesópico, se utilizaron los valores correspondientes al nivel de células ganglionares.

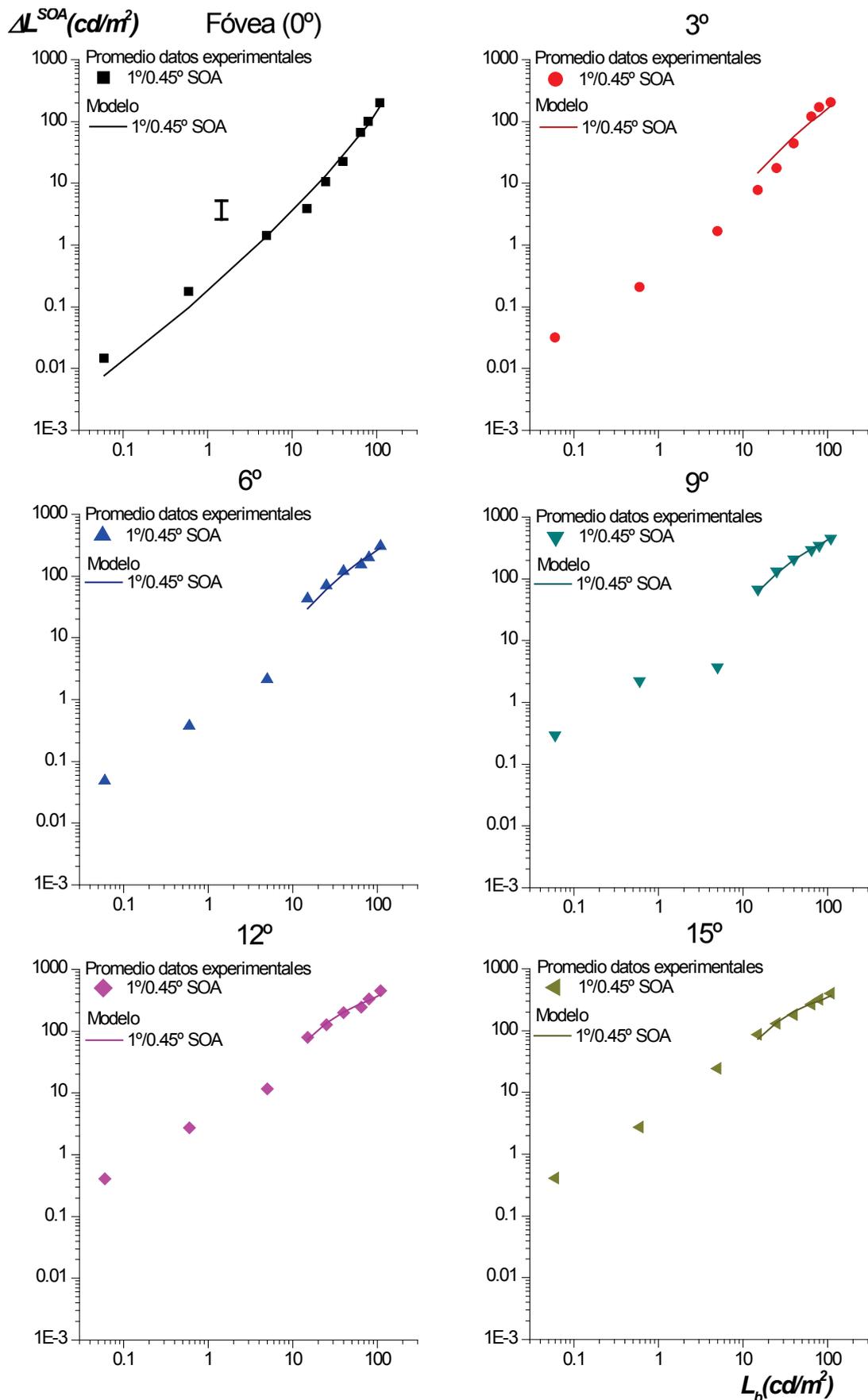


Figura 4.7. Ajustes del modelo a los datos experimentales fotópicos con campos de adaptación transitorios permitiendo la variación del control de ganancia. En el panel correspondiente a la fóvea se muestra nuevamente el ajuste realizado en la sección anterior para todo el rango de luminancias.

En la tabla 4.4 se muestran los valores del estimador E calculados sólo para este ajuste en el rango fotópico para todas las excentricidades diferentes a 0° (fóvea). A partir de la figura 4.7 y de la tabla 4.4 se puede ver que, excepto para 3° , el ajuste del modelo a los datos fotópicos es bueno. El valor del estimador E calculado para el ajuste en 3° , superior al error experimental, evidencia que la consideración de limitar la variación de los parámetros que modelan el control de ganancia al rango de valores comprendidos entre el nivel ganglionar y el nivel de fotorreceptores es una hipótesis que podría ser reconsiderada. De todos modos, para las demás excentricidades, el valor del estimador calculado está por debajo del error experimental. Como se comentó anteriormente, hay que tener presente el hecho de que un modelo es una simplificación de la realidad, por lo que las hipótesis consideradas para permitir la modelización podrían ser, en el futuro, reemplazadas por otras.

Tabla 4.4					
Excentricidad	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	± 0.173	± 0.079	± 0.023	± 0.041	± 0.042

Tabla 4.4. Bondad del ajuste del modelo al promedio de los datos experimentales fotópicos extrafoveales para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$, estimada utilizando la ecuación 4.3.

En la tabla 4.5 se muestran los valores de los parámetros de la ecuación que modela el control de ganancia, calculados para optimizar el ajuste del modelo a los datos experimentales extrafoveales en el rango de luminancias fotópicas ($15 \leq L_b \leq 110 \text{ cd/m}^2$) (figura 4.7). Se incluyen también los valores tomados del trabajo de Dunn et al. (2007) para el control de ganancia en la vía de conos a nivel ganglionar y receptor. En la misma, se observa como para las distintas excentricidades el valor del parámetro m , aunque se dejó libre, no varía, siendo siempre igual al del control de ganancia a nivel de conos. Por otra parte, para una excentricidad de 3° , el parámetro c muestra un valor cercano al correspondiente al nivel de conos, aumentando gradualmente a medida que se consideran excentricidades mayores.

Tabla 4.5					
Excentricidad	a	b	c	d	m
3°	100	1.3	0.00068	1	-1
6°	100	1.3	0.00117	1	-1
9°	100	1.3	0.00155	1	-1
12°	100	1.3	0.00176	1	-1
15°	100	1.3	0.00179	1	-1
Células ganglionares	100	1.3	0.15452	1	-0.34299
Conos	100	1.3	0.00029	1	-1

Tabla 4.5. Parámetros correspondientes a la caracterización del mecanismo de control de ganancia en la vía de conos, calculados para que el modelo ajuste los datos experimentales extrafoveales en el rango de luminancias fotópicas. Además, se incluyen los valores de los parámetros necesarios para caracterizar el mecanismo de control de ganancia en la vía de conos a nivel de los fotorreceptores y de las células ganglionares (Dunn et al., 2007).

A partir de los valores mostrados en la tabla anterior, en la figura 4.8 se representan los valores de control de ganancia en el rango fotópico, obtenidos para cada

excentricidad utilizando la estrategia antes comentada. Para facilitar la interpretación, se representan también las curvas de control de ganancia para la vía de conos a nivel ganglionar y receptorial a partir de los datos de Dunn et al. (2007).

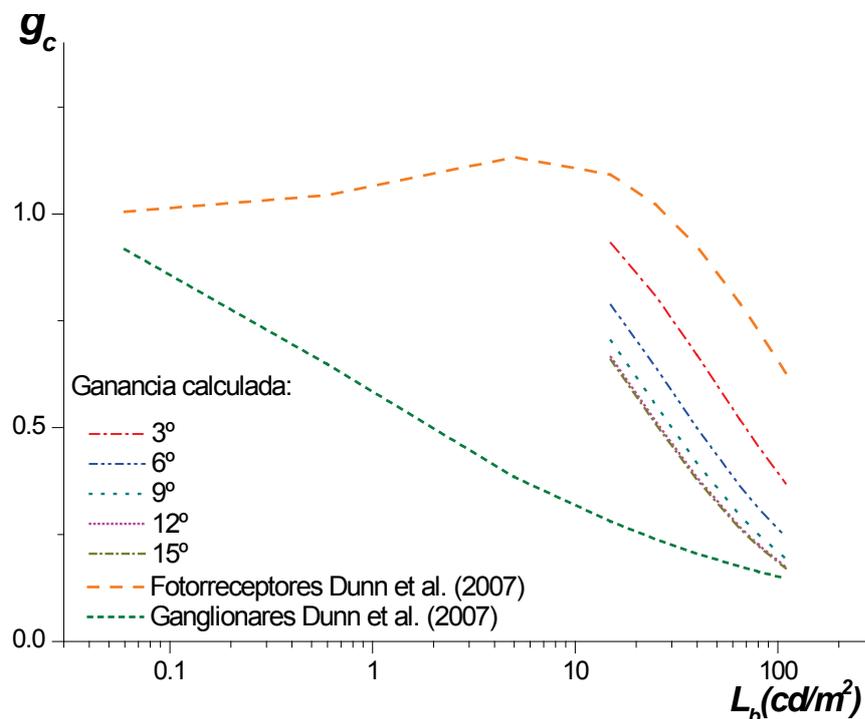


Figura 4.8. Valores para el control de ganancia en la vía de conos, calculados para ajustar con el modelo los datos experimentales en el fotópico. Con el objetivo de facilitar la interpretación, se representan las curvas de control de ganancia para la vía de conos a nivel ganglionar y receptorial a partir de los datos de Dunn et al. (2007).

De manera general, podría decirse que un sistema disminuye su ganancia para evitar la saturación. Al analizar la figura 4.8, puede verse como la ganancia en la vía de conos disminuye a medida que se consideran luminancias de fondo mayores. A su vez, también puede verse como tiende a reducirse a medida que se consideran excentricidades más alejadas de la fóvea.

Aunque en los niveles de luminancia de fondo aquí utilizados el control de ganancia con campos de adaptación estacionarios tendría lugar a nivel ganglionar (Dunn et al., 2007), con campos de adaptación transitorios se observa un control de ganancia que está en evolución. Si bien en 3° de excentricidad se observa un comportamiento cercano al del nivel receptorial, a medida que aumenta la excentricidad las curvas obtenidas, aunque cuasiparalelas ($m = -1$), son cada vez más bajas. Esta disminución en los valores hace que las curvas del control de ganancia para excentricidades mayores estén más próximas a la correspondiente al nivel de células ganglionares, principalmente para luminancias fotópicas elevadas (por las diferentes pendientes).

Este comportamiento no se opone al comportamiento biestable que propone Dunn et al. (2006, 2007), simplemente nos estaría diciendo que el control de ganancia, además de variar con la luminancia de fondo, también evoluciona con el tiempo. Si esta hipótesis es cierta, al medir a los 300 ms del encendido del campo de adaptación, estaríamos visualizando, para cada excentricidad, el comportamiento correspondiente

a ese intervalo de tiempo. Según esta hipótesis, si se aumenta el Δt , este comportamiento seguiría evolucionando hasta alcanzar el comportamiento hallado por Dunn et al. (2007) para el estado estacionario.

4.4.2.3. Análisis del ajuste del modelo a los datos psicofísicos extrafoveales mesópicos

Continuando con el estudio en las diferentes excentricidades extrafoveales, el análisis se centra ahora en el rango mesópico, teniendo en cuenta la contribución simultánea de conos y bastones. En la figura 4.4 se pudo ver que, con las consideraciones iniciales, el ajuste del modelo a los datos experimentales mesópicos es desigual en las diferentes excentricidades retinianas consideradas. Puede ser considerado bueno en 3° de excentricidad, aunque no así para las demás excentricidades. Para verificar esto, se utilizó nuevamente la ecuación 4.3. En la tabla 4.6 se muestra la bondad del ajuste representado en la figura 4.4 calculada sólo en el rango mesópico.

Tabla 4.6					
Excentricidad	3°	6°	9°	12°	15°
Estimador E	± 0.132	± 0.288	± 0.262	± 0.221	± 0.306

Tabla 4.6. Bondad del ajuste del modelo con las consideraciones iniciales (figura 4.4) al promedio de los datos experimentales mesópicos extrafoveales para la combinación $1^\circ/0.45^\circ$, estimada utilizando la ecuación 4.3.

Como se comentó previamente, para el ajuste del modelo a los datos extrafoveales mesópicos, se consideraron los valores de control de ganancia dados por Dunn et al. (2007) para el nivel de las células ganglionares. Para explicar las diferencias entre el modelo y los datos, llamativas particularmente en algunas excentricidades para ciertos valores de luminancias de fondo, se valoró si el ruido puede ser un fenómeno que varía con el tiempo de presentación del campo de adaptación.

Enfocados en el rango mesópico, N fue calculado para que el modelo replicase los valores experimentales obtenidos en cada excentricidad con $0.06 \leq L_b \leq 5 \text{ cd/m}^2$. En la figura 4.9 se muestra el ruido N en función de la excentricidad obtenido para una luminancia de fondo $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$. Además, para facilitar la comparación de estos valores de ruido, obtenidos con campos de adaptación transitorios (paradigma SOA), con los niveles de ruido obtenidos con campos de adaptación estacionarios (paradigma LA), se representan ambos valores de ruido N . Con el fin de evitar el solapamiento, todos los valores de N y sus barras de error fueron levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.3° aquellos obtenidos con el paradigma SOA y 0.3° los obtenidos con el paradigma LA.

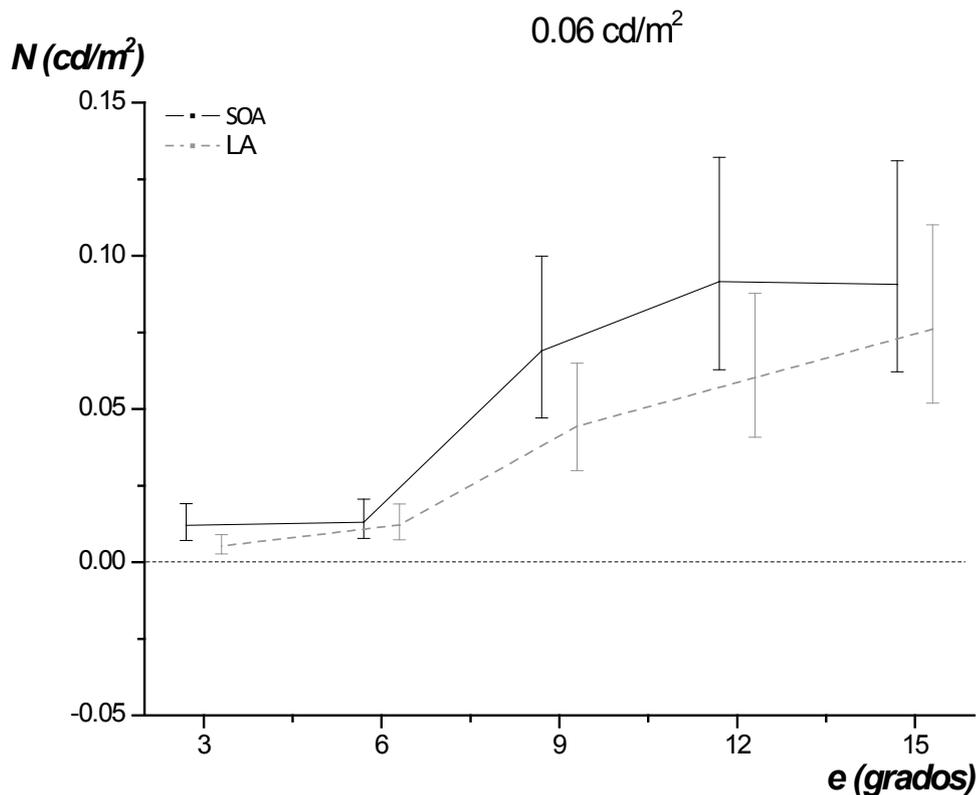


Figura 4.9. Variación del ruido N en función de la excentricidad para que el modelo replique los datos experimentales obtenidos con el paradigma psicofísico SOA y $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$. Se incluye, además, la variación del ruido N con el paradigma psicofísico LA para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Con el fin de facilitar la visualización, los valores en cada excentricidad han sido levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.3° aquellos obtenidos con el paradigma SOA y 0.3° los obtenidos con el paradigma LA.

Para este nivel de luminancia de fondo, la primera impresión es que los valores de ruido obtenidos con campos de adaptación transitorios son siempre mayores que los obtenidos con campos de adaptación estacionarios. Sin embargo, como las barras de error se solapan, en realidad deberían ser considerados como iguales.

De manera similar, en la figura 4.10 se muestra el ruido N en función de la excentricidad obtenido para una luminancia de fondo $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$ correspondiente a los paradigmas psicofísicos SOA y LA. Estos niveles de ruido son mayores que los obtenidos con $L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$, por lo que la escala del eje de ordenadas de la figura 4.9 está ahora multiplicada por un factor 10. Nuevamente, con el fin de evitar el solapamiento, todos los valores de N y sus barras de error fueron levemente desplazados en el eje de abscisas.

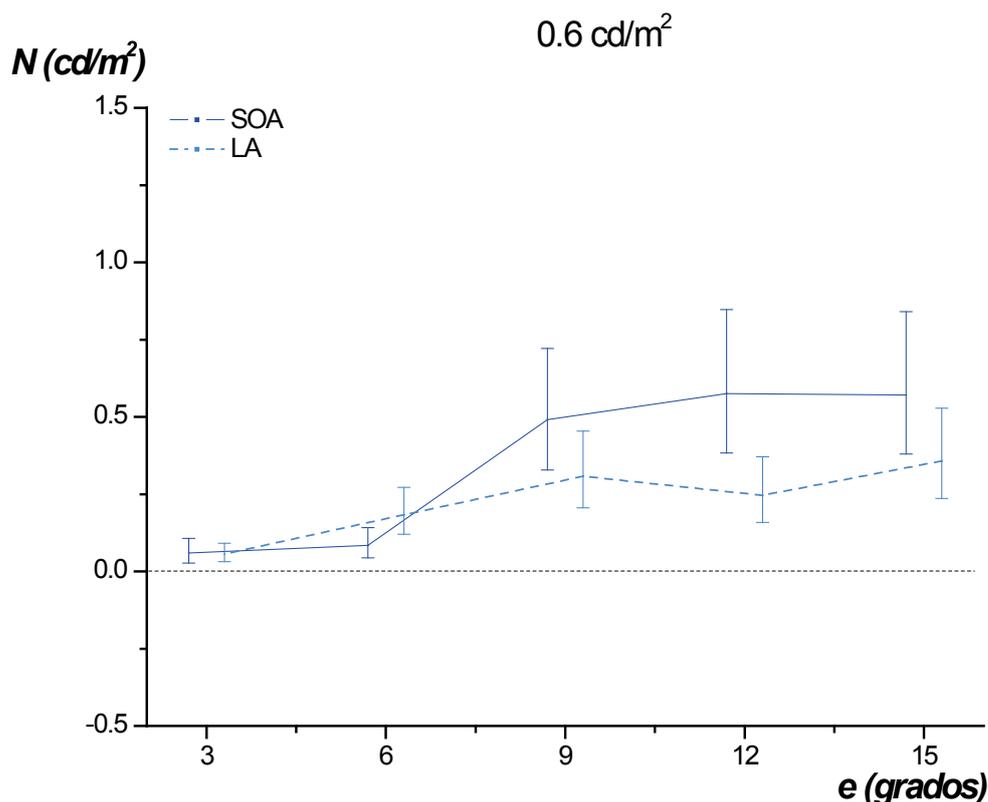


Figura 4.10. Variación del ruido N en función de la excentricidad para que el modelo replique los datos experimentales obtenidos con el paradigma psicofísico SOA y $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$. Se incluye además la variación del ruido N con el paradigma psicofísico LA para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Con el fin de facilitar la visualización, los valores en cada excentricidad han sido levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.3° aquellos obtenidos con el paradigma SOA y 0.3° los obtenidos con el paradigma LA.

Como se puede ver ocurre lo mismo que en la figura anterior. Aunque pareciera que los valores de ruido obtenidos con campos de adaptación transitorios ya no son siempre mayores o iguales a los obtenidos con campos de adaptación estacionarios (ver 6° de excentricidad), al solaparse las barras de error deberían seguir considerándose iguales⁷.

Por último, en la figura 4.11 se muestra el ruido N en función de la excentricidad obtenido para una luminancia de fondo $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ con los paradigmas psicofísicos SOA y LA. Estos niveles de ruido son mayores que los anteriores, por lo que la escala del eje de ordenadas de la figura 4.10 está ahora multiplicada por un factor 5 (un factor 50 con respecto a la escala de la figura 4.7). Una vez más, con el fin de evitar el solapamiento, todos los valores de N y sus barras de error fueron levemente desplazados en el eje de abscisas.

⁷ Sin embargo, para una excentricidad de 12° , las barras de error no alcanzan a solaparse, por lo que los valores de ruido obtenidos con el paradigma SOA son mayores que los obtenidos con el paradigma LA. Se plantea entonces la posibilidad de que, aunque estrictamente las diferencias observadas en las curvas de las figuras 4.9 y 4.10, sin tener en cuenta las barras de error, no deberían ser valoradas, podrían ser consideradas al sugerir las tendencias antes mencionadas.

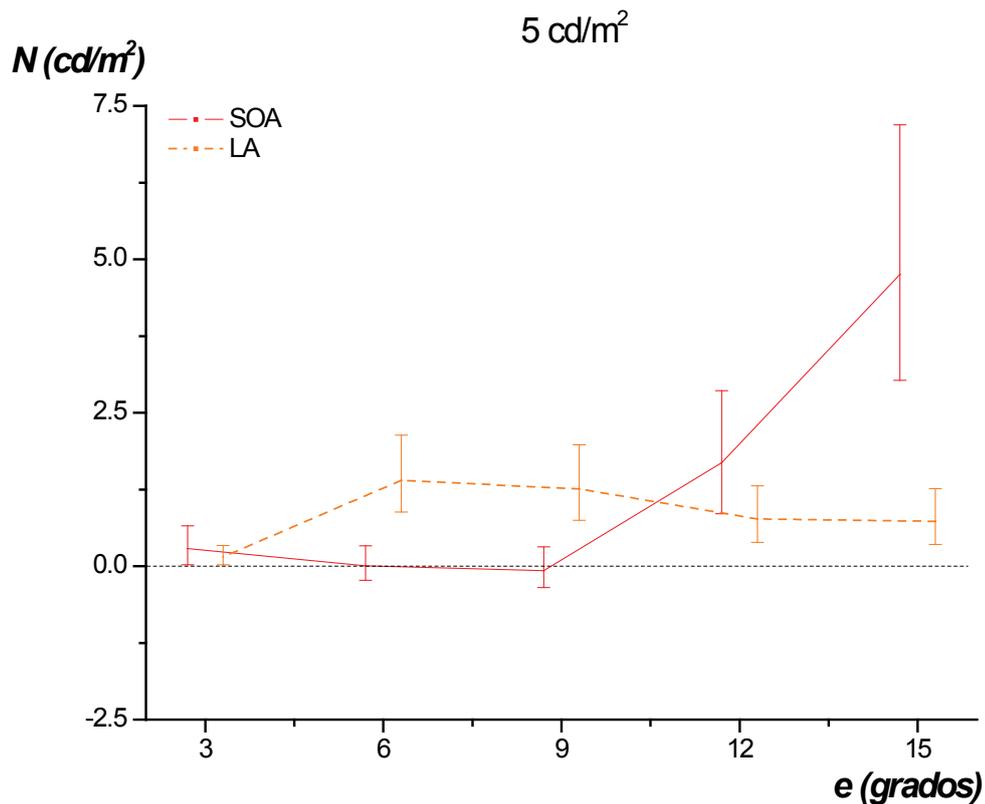


Figura 4.11. Variación del ruido N en función de la excentricidad para que el modelo replique los datos experimentales obtenidos con el paradigma psicofísico SOA y $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$. Se incluye además la variación del ruido N con el paradigma psicofísico LA para la condición $1^\circ/0.45^\circ$. Con el fin de facilitar la visualización, los valores en cada excentricidad han sido levemente desplazados en el eje de abscisas, -0.3° aquellos obtenidos con el paradigma SOA y 0.3° los obtenidos con el paradigma LA.

Como se puede ver en la figura, los valores de ruido obtenidos con campos de adaptación estacionarios en 6° y 9° son ahora mayores que los obtenidos con campos de adaptación transitorios (las barras de error no se solapan). En 3° y 12° , al solaparse las barras de error, los valores de ruido obtenidos para ambos paradigmas son iguales. Para 15° , sin embargo, los valores correspondientes al paradigma SOA son marcadamente mayores a los correspondientes al paradigma LA.

Del análisis de las tres figuras puede notarse que los valores de ruido para el paradigma SOA son iguales o mayores que los correspondientes al paradigma LA, excepto para 6° y 9° de excentricidad con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$. Este comportamiento del ruido, a priori contradictorio, requiere un análisis más profundo, por lo que será retomado más adelante.

Por último, para tener una idea más clara de la diferencia en los niveles de ruido para las distintas luminancias de fondo mesópicas, es oportuno representar dichos niveles de ruido en una sola figura (figura 4.12).

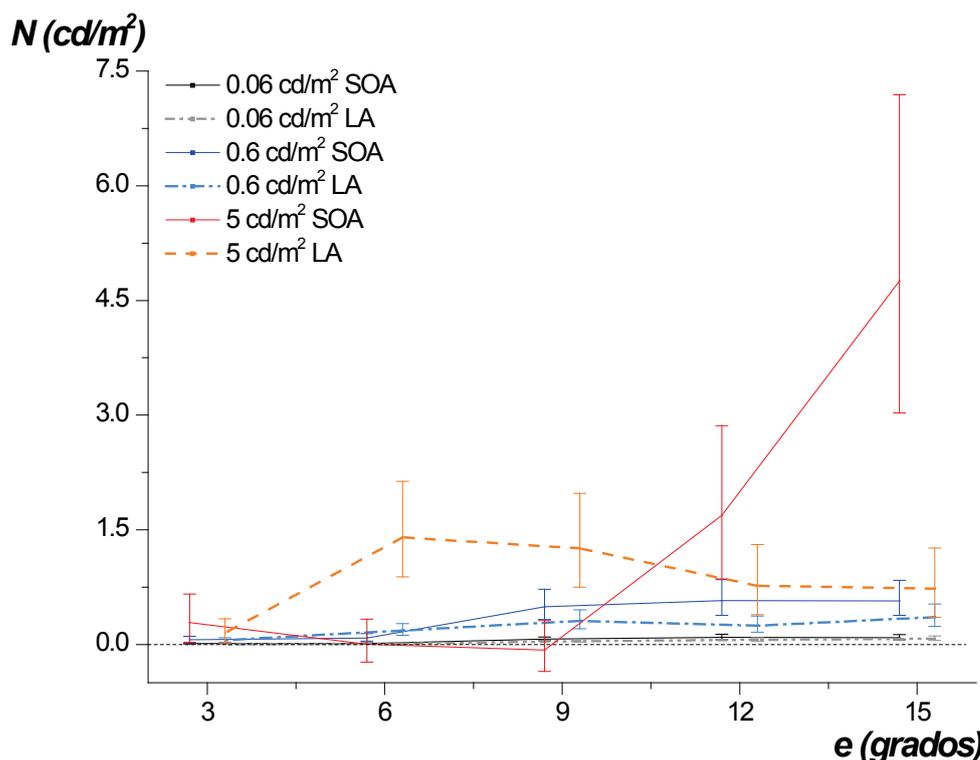


Figura 4.12. Variación del ruido N en función de la excentricidad para todas las luminancias de fondo mesópicas, con los paradigmas SOA y LA para la condición $1^\circ/0.45^\circ$.

Recapitulando brevemente, recordar que primero se analizó el ajuste para las medidas foveales, tanto mesópicas como fotópicas, limitando el estudio sólo a los conos. En esa línea, se continuó analizando el ajuste para las demás excentricidades en el rango fotópico. Ambos análisis permitieron definir el control de ganancia en la vía de conos necesario para la optimización del modelo. La ganancia en la vía de conos es muy importante ya que, al mismo tiempo, afecta al mecanismo sustractivo, mecanismo que también actúa en el rango mesópico. Finalmente, en este apartado, el desajuste restante entre los datos mesópicos y el modelo fue compensado calculando el ruido necesario para que el modelo replique los datos experimentales.

En la figura 4.13 se presentan nuevamente los datos psicofísicos promedios, obtenidos con el paradigma SOA, y el modelo modificado según todas las estrategias desarrolladas previamente. Para facilitar análisis posteriores, se representan también los datos psicofísicos obtenidos con el paradigma LA para la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$, así como el modelo desarrollado en el capítulo anterior para ajustar dichos datos.

En la figura se observa como los paneles correspondientes a 6° y 9° de excentricidad comparten una característica distintiva, los umbrales obtenidos con campos de adaptación transitorios en SOA300 son más bajos que los obtenidos con campos de adaptación estacionarios con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$, luminancia de fondo donde tiene lugar la transición entre el rango mesópico y fotópico (CIE, 2010). Para 6° de excentricidad esta particularidad también se observa con $L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$. Este comportamiento, cuanto menos llamativo, ya había sido observado por Matesanz et al. (2011) (ver figura 4 en dicho artículo).

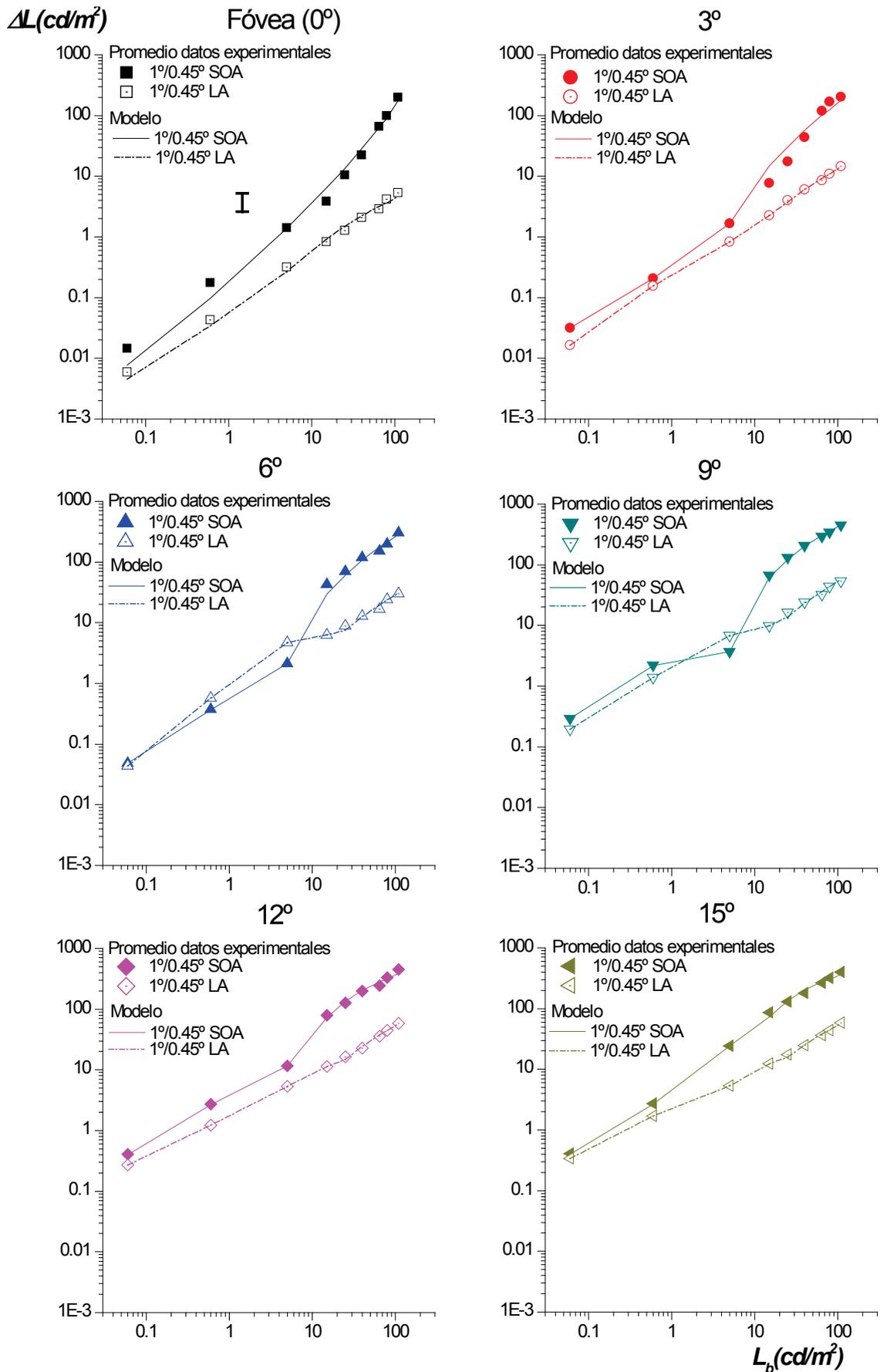


Figura 4.13. Ajustes del modelo a los datos psicofísicos promedios con campos de adaptación transitorios (línea continua) y estacionarios (línea discontinua) en la combinación de tamaños 1°/0.45°.

Al profundizar en este análisis se hace evidente que el comportamiento del ruido visual N , comentado en la figura 4.11, está estrechamente vinculado con el comportamiento observado en los paneles correspondientes a 6° y 9° en la figura 4.13. Así, para que el modelo sea capaz de replicar los datos experimentales en dichas excentricidades y luminancias, el ruido visual para el paradigma LA debe ser mayor que el ruido visual para el paradigma SOA.

Podría entonces afirmarse que el ruido visual asociado a la detección también depende del tiempo y, por tanto, podría ser considerado como un fenómeno no completado en los primeros 300 ms de presentación de un campo de adaptación. Además, este ruido tendría un rol muy importante en el rango mesópico entre 6° y 9° de excentricidad, particularmente con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$, debido a que en estas condiciones se ven favorecidas distintos tipos de interacciones entre conos y bastones (Frumkes et al. 1973; Lange et al., 1997; Zele y Vingrys, 2000; Zele, Cao y Pokorny, 2008; Matesanz et al., 2011).

4.5. Velocidad de adaptación

Con el fin de valorar las variaciones en el umbral de luminancia percibido al cambiar en sus experimentos psicofísicos los campos de adaptación estacionarios por campos transitorios, Bodmann et al. (1991) utilizaron la denominada pérdida de sensibilidad:

$$\phi = \frac{\Delta L^{SOA}}{\Delta L^{LA}} \quad (4.4)$$

Esta pérdida de sensibilidad ϕ relaciona el incremento de la luminancia umbral para un campo de adaptación transitorio (ΔL^{SOA}) con el incremento de la luminancia umbral para un campo de adaptación estacionario (ΔL^{LA}).

La CIE (Commission Internationale de l'Eclairage, por sus siglas en francés) define el factor de adaptación transitoria (Transient Adaptation Factor o TAF, por sus siglas en inglés) como el inverso de la pérdida de sensibilidad cuando el ΔL^{SOA} se mide 300 ms después de un cambio repentino de luminancia.

Los umbrales de luminancia obtenidos con campos de adaptación estacionarios y transitorios plantean así la posibilidad de analizar la velocidad de adaptación en función de la excentricidad para las distintas luminancias de fondo utilizadas. Como índice para cuantificar la velocidad de adaptación es posible, entonces, utilizar el logaritmo del ratio ($\Delta L^{LA}/\Delta L^{SOA}$), es decir, el $\log(1/\phi)$. En un trabajo previo, Matesanz et al. (2011) demostraron la utilidad de dicho índice en la evaluación de la velocidad de adaptación.

El ratio ($\Delta L^{LA}/\Delta L^{SOA}$) da una idea de la proporción de sensibilidad no recuperada durante los 300 primeros milisegundos de exposición a un campo de adaptación. Cuando tiene un valor cercano a 1, es decir, su logaritmo es cercano a cero, indica que en los 300 ms ya se ha completado la adaptación en dicha zona de la retina. Cuando el $\log(\Delta L^{LA}/\Delta L^{SOA})$ es menor, significa que en 300 ms la retina aún no se ha adaptado en su totalidad, evidenciando una velocidad de adaptación menor.

En un trabajo previo (realizado en 2012 en el marco de mi trabajo de fin de máster), se analizó la velocidad de adaptación a partir de medidas con campos de adaptación estacionarios y transitorios en cuatro individuos. Se aplicó un modelo lineal mixto para analizar la influencia del efecto individuo en dicho ratio y se llegó a la conclusión de que los factores intrínsecos propios de cada individuo inducen una cierta variabilidad sobre los umbrales determinados, variabilidad que es estadísticamente no significativa en lo referente a la estimación de la velocidad de adaptación (Gloriani, 2012). Así, para el análisis aquí desarrollado, se continuará con la utilización del promedio de los umbrales incrementales medidos experimentalmente.

En la figura 4.14 se representa el logaritmo del ratio de los valores obtenidos con el modelo para campos de adaptación estacionarios (paradigma LA) y transitorios (paradigma SOA) con la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$. El logaritmo del ratio ($\Delta L^{LA}/\Delta L^{SOA}$) se muestra en función de la excentricidad para luminancias mesópicas y fotópicas.

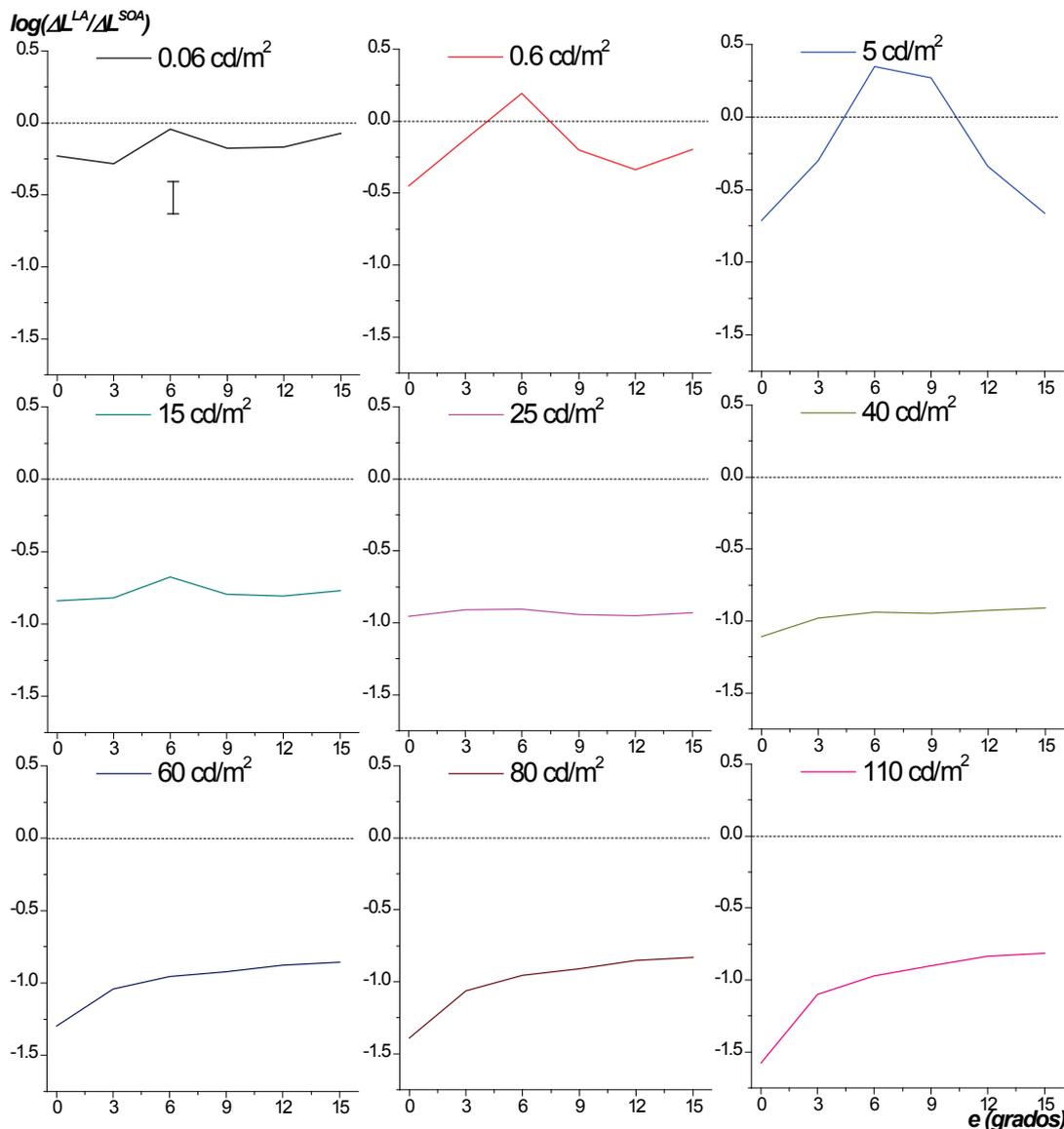


Figura 4.14. Velocidad de adaptación en función de la excentricidad, estimada a partir del logaritmo del ratio de los valores obtenidos con el modelo para campos de adaptación estacionarios y transitorios, en cada valor de luminancia de fondo L_b .

Al estar todos los paneles representados en la misma escala, es sencillo comparar cada fila y notar como, a medida que aumenta la luminancia de fondo, las curvas descienden, es decir, en su conjunto, la velocidad de adaptación disminuye en al aumentar L_b .

Con campos de adaptación mesópicas (fila superior), hay un aumento de la velocidad de adaptación desde la fóvea hasta una excentricidad de 6° , aumento que se hace más pronunciado a medida que aumenta la luminancia de fondo, particularmente cuando $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (panel superior derecho). Como se mencionó previamente, este marcado aumento en la velocidad de adaptación para luminancias de fondo de 5 y 0.6 cd/m^2 alrededor de 6° , está directamente relacionado con la notable disminución del ruido en dichas condiciones. A partir de 6° de excentricidad, la velocidad de adaptación disminuye, evidenciando una pendiente hasta los 9° de excentricidad, para luego mantenerse estable ($L_b = 0.06 \text{ cd/m}^2$), seguir disminuyendo con una pendiente menor ($L_b = 0.6 \text{ cd/m}^2$) o seguir disminuyendo con una pendiente mayor ($L_b = 5 \text{ cd/m}^2$) hasta las 12° de excentricidad. Finalmente, a partir de esta excentricidad retiniana, puede considerarse que la velocidad de adaptación se mantiene estable para las dos luminancias de fondo mesópicas más bajas (el leve aumento está dentro de la barra de error), aunque para $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ la velocidad de adaptación continúa disminuyendo.

Para los campos de adaptación fotópicas más bajas (fila intermedia), la velocidad de adaptación se mantiene prácticamente estable para todo el rango de luminancias, con un pequeño pico (dentro de la barra de error) en 6° de excentricidad para una luminancia de fondo de 15 cd/m^2 . Este pequeño pico en 6° , aunque atenuado, podría estar relacionado con los picos observados en la fila superior para la misma excentricidad. También se observa un leve aumento desde fóvea hasta 3° para una luminancia de fondo de 40 cd/m^2 (dentro de la barra de error). Finalmente, para los mayores valores de L_b fotópicas utilizados en los experimentos (fila inferior), la velocidad de adaptación evidencia un crecimiento constante hasta los 3° , para luego continuar aumentando levemente en excentricidades mayores.

Para un campo de adaptación con $L_b \geq 100 \text{ cd/m}^2$ sólo los conos están funcionalmente activos (Aguilar y Stiles, 1954), lo cual puede estar ocurriendo también con una luminancias de fondo de 80 cd/m^2 y 60 cd/m^2 (los otros dos paneles de la fila inferior en la figura 4.14). Si sólo los conos predominan en esta situación, podría decirse que la velocidad de adaptación de los conos aumenta progresivamente con la excentricidad, al menos hasta los 15° de retina periférica. Es relevante tener en cuenta que todos los conos de la retina periférica están funcionalmente activos, es decir, en los experimentos desarrollados en esta tesis no se ha aislado espectralmente ningún tipo de cono.

El hecho de que los conos periféricos sean más rápidos que los foveales y que dicha velocidad crezca con la excentricidad ya había sido sugerido por Tyler y Hamer (1990, 1993). En sus experimentos, Tyler y Hamer (1990, 1993) midieron la frecuencia crítica de fusión, observando un aumento de la velocidad de adaptación hasta una excentricidad de 10° , para luego estabilizarse y mostrar un valor constante.

4.6. Discusión y conclusiones

En este capítulo se realizaron medidas psicofísicas con campos de adaptación transitorios y se profundizó en el estudio de los mecanismos retinianos de adaptación a la iluminación a partir de la aplicación del modelo desarrollado en el capítulo anterior.

Presentando el test 300 ms después del encendido del campo de adaptación (paradigma SOA300), los umbrales incrementales obtenidos con una combinación de tamaños de campo de adaptación/test de $1^\circ/0.45^\circ$ no siguen la ley de Weber (figura 4.3). Además, los comportamientos evidenciados para el rango mesópico y fotópico son diferentes, destacando especialmente la transición entre ambos con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (CIE, 2010).

En estas nuevas condiciones experimentales, algunos de los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo desarrollado no completaron su actuación al momento de presentarse la prueba. Uno de ellos es el mecanismo molecular, que por su naturaleza fotoquímica es lento. Así, los 300 ms previos a la presentación de la prueba son insuficientes para permitir su acción. Otro mecanismo de adaptación sensible a las variaciones del tiempo de presentación del campo de adaptación es el mecanismo sustractivo, reduciendo su efecto al disminuir el tiempo de adaptación previo a la presentación de la prueba y, por tanto, elevando los umbrales.

Otros mecanismos y fenómenos, en cambio, no variaron en relación a la condición con campos de adaptación estacionarios. En este grupo se puede mencionar al mecanismo de ganancia de contraste y al fenómeno de la sumación espacial, ambos relacionados con las características del test (iguales en ambos paradigmas). Con respecto a la ganancia de contraste, la misma está relacionada con la duración del test. Como los 300 ms que transcurren desde el encendido del campo hasta la presentación del test son suficientes para que este mecanismo complete su efecto, el nuevo paradigma no afecta a la ganancia de contraste considerada en el capítulo anterior. En cuanto a la sumación espacial, dado que el tamaño y el tiempo de exposición del test no variaron respecto a los de la condición $1^\circ/0.45^\circ$ del experimento descrito en el capítulo anterior, los valores aquí considerados son iguales a los previos.

En relación al control de ganancia y al ruido visual, a priori no se conocía su comportamiento con el tiempo, por lo que, como primera aproximación, se utilizaron los mismos valores utilizados en el capítulo anterior. Así, los valores para el control de ganancia fueron los propuestos por Dunn et al. (2006, 2007), obtenidos con campos de adaptación estacionarios. Por otra parte, para el ruido visual N , se utilizaron los valores obtenidos en el ajuste del modelo a los datos psicofísicos con campos estacionarios para la combinación de tamaños $1^\circ/0.45^\circ$ (sección 3.4.3.3).

Con todas estas consideraciones, se realizó el ajuste del modelo a los datos experimentales y el mismo no fue bueno (figura 4.4 y tabla 4.2). Por lo tanto, para proseguir con el estudio del ajuste del modelo a los datos obtenidos, el siguiente paso consistió en identificar las condiciones experimentales de menor complejidad, es

decir, aquellas en las que el número de mecanismos y/o fenómenos involucrados fuera mínimo. Se comenzó entonces el análisis en la fóvea, donde sólo hay conos (Raphael y MacLeod, 2011), minimizando de este modo la intrusión de cualquier mecanismo influenciado por los bastones (Alexander y Fishman, 1984, 1986; Coletta y Adams, 1984; Lange et al., 1997).

Para que el modelo fuera capaz de ajustar los datos experimentales foveales para todo el rango de luminancias utilizadas, es decir, tanto fotópicas como mesópicas, fue necesario permitir la variación del mecanismo de control de ganancia. Esta hipótesis implicaría que el control de ganancia, además de variar con la luminancia de fondo, también lo hace con el tiempo. Los valores de ganancia obtenidos considerando esta hipótesis, cercanos (o superiores) a la unidad, reflejan la existencia de saturación. Estos fenómenos de saturación en conos, asociados a la utilización de campos de adaptación transitorios, ya habían sido descritos por Finkelstein y Hood (1981). En el caso del paradigma SOA300 utilizado, la curva de control de ganancia obtenida estaría reflejando que los 300 ms previos a la presentación del test no son suficientes para que la adaptación se complete.

Posteriormente, se continuó el análisis del ajuste del modelo a los datos experimentales para las demás excentricidades en el rango de luminancias fotópicas, donde la contribución de los conos es la más relevante. Al realizar el ajuste permitiendo la variación del control de ganancia, se obtuvieron curvas de ganancia cuyos valores disminuyen a medida que aumenta la excentricidad, evolucionando desde un nivel cercano al de los conos a un nivel más próximo al de las células ganglionares.

Parece claro entonces que el paradigma de medida SOA permite poner en evidencia la variación de algunos fenómenos fisiológicos que tienen lugar en el sistema visual. En los primates, el control de ganancia en la vía de conos es controlado a nivel receptor o a nivel postreceptor (Finkelstein y Hood, 1981; van Hateren, 2007; Dunn et al., 2007; Smith et al., 2008). En nuestro ajuste se siguió considerando este comportamiento biestable, ya que para el rango mesópico se tomaron los valores de control de ganancia de Dunn et al. (2007) para el nivel de las células ganglionares, permitiendo la variación sólo en el rango fotópico, a partir de $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$. Lo que refleja el ajuste realizado es que el intervalo de tiempo (Δt) transcurrido desde el encendido del campo de adaptación hasta la presentación del test afecta a la dinámica del mecanismo de control de ganancia, efecto evidente para el rango de luminancias fotópicas. Así, variando Δt sería posible observar esta evolución temporal hacia el comportamiento descrito por Dunn et al. (2007) utilizando campos de adaptación estacionarios.

Para que el modelo replique los datos experimentales en el rango mesópico, fue necesario permitir que el ruido asociado a la detección varíe, lo cual permitiría considerar al ruido como un fenómeno con dinámica propia durante la adaptación. Debido a que la integración de la señal es mayor para campos de adaptación estacionarios, cabría esperar que los niveles de ruido con campos transitorios (paradigma SOA) fueran mayores o, a lo sumo, iguales que los niveles de ruido con

campos estacionarios (paradigma LA). Como se muestra en las figura 4.9 y 4.10, esto generalmente es así. Sin embargo, para excentricidades comprendidas entre 6° y 9° con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ (figura 4.11), los valores de ruido correspondientes al paradigma SOA son menores que los obtenidos con el paradigma LA.

El comportamiento del ruido antes descrito, a priori contradictorio, está relacionado con los valores de luminancia umbral obtenidos con ambos paradigmas psicofísicos y representados en la figura 4.13. En dicha figura, se observó que, para 6° y 9° de excentricidad, los umbrales de luminancia obtenidos con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$ presentan el mismo comportamiento contradictorio, en el que los umbrales obtenidos con campos de adaptación transitorios son menores a los obtenidos con campos de adaptación estacionarios.

De manera general, la idea que se tiene sobre el concepto de adaptación conduce a pensar que los umbrales obtenidos con el paradigma LA son siempre menores a los obtenidos con el paradigma SOA. Sin embargo, el comportamiento descrito en el párrafo anterior, en contra de lo esperado y acentuado con $L_b = 5 \text{ cd/m}^2$, estaría reflejando la evolución temporal del ruido mencionada previamente. Este comportamiento podría estar relacionado con los fenómenos de interacción entre conos y bastones, fenómenos que se ven favorecidos para tamaños de campo de adaptación y test pequeños (Lange et al., 1997), como es el caso de la combinación de tamaños de $1^\circ/0.45^\circ$ utilizada en las medidas descritas en este capítulo. Estas interacciones estarían detrás del aumento del ruido asociado a la detección, evidenciado al utilizar campos de adaptación estacionarios, y de la disminución del ruido asociado a la detección que se manifiesta al utilizar campos de adaptación transitorios.

En cuanto a la hipótesis de que las interacciones entre conos y bastones elevan el umbral obtenido al utilizar campos de adaptación estacionarios podría citarse el trabajo de Frumkes et al. (1973), quienes demostraron que existe un fenómeno de interacción de los bastones adyacentes sobre la resolución temporal de los conos. 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.

En relación a las características fisiológicas, hay que tener presente también que los bastones poseen una menor resolución temporal que los conos siendo, por tanto, más lentos (Plainis et al., 2005; Tachibanaki et al. 2007). Otros autores comprobaron que la interacción entre conos y bastones aumenta con la excentricidad (Alexander y Fishman, 1986), desde la fovea hasta los 9° (Lange et al., 1997). En conjunto, 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 (Zeile et al., 2008; Cao et al. 2010; Pokorny y Cao, 2010).

Los resultados presentados en este capítulo reflejan que estos fenómenos de interacción entre conos y bastones también dependen del tiempo. Esta hipótesis ya había sido mencionada previamente por Zele, Maynard y Feigl (2013). En su trabajo, utilizaron un fotoestimulador de dos canales y cuatro primarios (Pokorny et al., 2004) para estudiar distintos tipos de interacciones entre las señales de conos y bastones en el rango de luminancias mesópicas. Recurriendo al paradigma SOA, con un campo de adaptación modulado por una onda diente de sierra de encendido rápido y disminución gradual de la intensidad, investigaron las interacciones cono-cono, cono-bastón y bastón-bastón variando el intervalo de tiempo Δt entre el encendido del campo de adaptación y la presentación de la prueba (de 25 ms de duración).

En relación a las interacciones entre conos y bastones, que son las que se evidenciarían entre 6° y 9° de excentricidad en los experimentos realizados en esta tesis, señalan que estas interacciones elevarían el umbral en menor proporción que las interacciones cono-cono. En otras palabras, para la visión en el rango mesópico mediada por conos, la activación transitoria de los bastones tendría menos impacto sobre la sensibilidad visual y la recuperación de la misma sería más rápida que si la estimulación transitoria activara sólo a los conos.

Por otra parte, estos autores también remarcan que, debido a los diferentes tiempos de respuesta de conos y bastones, las interacciones entre estos ocurren más tarde que las interacciones cono-cono. Así, los fenómenos de interacción entre conos y bastones asociados al ruido, favorecidos para una luminancia de fondo de 5 cd/m^2 (Zele y Vingris, 2007) y en excentricidades cercanas a los 7° (donde la densidad de conos y bastones alcanza un valor similar), tendrían una influencia muy importante en el aumento del umbral para el paradigma LA. Sin embargo, tal y como parecen confirmar los resultados experimentales presentados en esta tesis junto con el modelo desarrollado, dichas interacciones parecieran no haberse establecido aún a los 300 ms del encendido del campo de adaptación, debido principalmente a la menor velocidad de respuesta de los bastones. Esto explicaría que los umbrales obtenidos en estas condiciones experimentales específicas sean menores a los obtenidos con el paradigma LA.

Con respecto a la velocidad de adaptación, se puede comenzar analizando el comportamiento evidenciado en la fovea. En la figura 4.14 se puede ver cómo, a medida que aumenta la luminancia del fondo, los valores de la velocidad de adaptación estimados en la fovea se reducen. Dado que el ratio $(\Delta L^{LA}/\Delta L^{SOA})$ representado en dicha figura está calculado para medidas experimentales con un tamaño de campo de adaptación de 1° , y que en esta región foveal central sólo existen conos (Curcio, 1990), podría afirmarse que estos fotorreceptores son los responsables de los valores de velocidad allí obtenidos. Esta disminución de la velocidad de adaptación de los conos centrales para valores crecientes de L_b podría responder a fenómenos de saturación ante campos transitorios ya descritos en la bibliografía (Finkelstein y Hood, 1981).

Otro aspecto a destacar está relacionado con el comportamiento evidenciado en la fila inferior de la figura 4.14. Para este rango de luminancias de fondo fotópicas, la velocidad de adaptación se incrementa con la excentricidad. Dado que en dichas luminancias (60, 80 y 110 cd/m^2) los bastones están saturados (Aguilar y Stiles, 1954), otra vez serían 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 de Tyler y Hamer (1990, 1993) predichos según la ley de Ferry-Porter para los 10 primeros grados de excentricidad. El sustrato fisiológico para las distintas velocidades de los conos foveales y periféricos estaría relacionado con los diferentes diámetros y longitudes del segmento externo en unos y otros (Tyler, 1985).

A medida que se reduce la luminancia del fondo, se reduce también el posible efecto de saturación en conos ante campos transitorios y se incrementa el número de bastones sensibles. Debido a la mayor densidad de bastones al considerar excentricidades mayores, este incremento en el número de bastones sensibles tiene mayor influencia a medida que se consideran excentricidades alejadas de la fovea. En conjunto, ambos fenómenos generan un incremento en la velocidad de adaptación al pasar de las filas inferiores a las superiores en la figura 4.14.

En los paneles de la fila superior, correspondientes al rango mesópico, se observa un comportamiento particular de la velocidad de adaptación, siendo especialmente elevada para excentricidades comprendidas entre 6° y 9° . De hecho, es tan elevada que, para 6° de excentricidad con $L_b = 0.6 \text{ cd}/\text{m}^2$, y para 6° y 9° con $L_b = 5 \text{ cd}/\text{m}^2$, presenta valores positivos. En definitiva, lo observado en estos paneles está reflejando de otra manera lo comentado previamente sobre el hecho de que los umbrales obtenidos con el paradigma SOA son menores que los obtenidos con el paradigma LA. Así, la influencia de la respuesta de los bastones sobre la respuesta de los conos en el rango mesópico se manifestaría sólo cuando ha transcurrido tiempo suficiente desde el encendido del campo de adaptación, ya que con 300 ms, los fenómenos de interacción, aunque favorecidos en estas condiciones de luminancia de fondo y excentricidad, no alcanzarían a desarrollarse completamente. En este sentido, es importante reseñar que una mayor velocidad de adaptación para estas excentricidades y luminancias no supone, estrictamente, una adaptación más completa, sino sólo un valor de luminancia umbral inferior al que se obtiene con campos de adaptación estacionarios.

Finalmente, considerando ahora también la variable tiempo, el modelo sigue siendo capaz de explicar los datos experimentales de luminancia umbral permitiendo, además, el análisis de los diferentes mecanismos involucrados en la adaptación visual para las diversas condiciones evaluadas.

4.7. Referencias

- Adelson, E. H. (1982). Saturation and adaptation in the rod system. *Vision Research*, 22(10), 1299-1312.
- Aguilar, M. y Stiles, W. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of illumination. *Optica Acta*, 1(1), 59-65.
- Alexander, K. y Fishman, G. (1984). Rod-cone interaction in flicker perimetry. *British Journal of Ophthalmology*, 68, 303-309.
- Alexander, K. y Fishman, G. (1986). Rod influence on cone flicker detection: variation with retinal eccentricity. *Vision Research*, 26, 827-834.
- Anderson, A. y Vingrys, A. (2002). Effect of eccentricity on luminance-pedestal flicker threshold. *Vision Research*, 42, 1149-1156.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Nygaard, R. W. (1983a). The signal-to-noise characteristics of rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 101-119.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E. y Holstein, G. R. (1983b). The influence of rod light and dark adaptation upon rod-cone interaction. *The Journal of Physiology*, 337, 121-135.
- Bodmann, H. W., Greule, R., Kokoschka, S. (1991). Contrast thresholds at transient adaptation. Melbourne. CIE Proc. 22nd, 1, 25-28.
- Cao, D., Zele, A. y Pokorny, J. (2006). Dark-adapted rod suppression of cone flicker detection: Evaluation of receptor and postreceptor interactions. *Visual Neuroscience*, 23(34), 531-537.
- Cao, D., Lee, B. B. y Sun, H. (2010). Combination of rod and cone inputs in parasol ganglion cells of the magnocellular pathway. *Journal of Vision*, 10, 1-15.
- CIE 2010. CIE 191:2010. Recommended System for Mesopic Photometry Based on Visual Performance. Vienna, Austria: CIE.
- Coletta, N. y Adams, A. (1984). Rod Cone Interaction in Flicker Detection. *Vision Research*, 24(10), 1333-1340.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E. y Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *The Journal of Comparative Neurology*, 292(4), 497-523.
- Dunn, F. A., Doan, T., Sampath, A. P. y Rieke, F. (2006). Controlling the gain of rod-mediated signals in the mammalian retina. *Journal of Neuroscience*, 26(15), 3959-3970.
- Dunn, F. A., Lankheet, M. J. y Rieke, F. (2007). Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449, 603-606.

- Finkelstein, M. y Hood, D. (1981). Cone system saturation: More than one stage of sensitivity loss. *Vision Research*, 21, 319-328.
- Frumkes, T., Sekuler, M., Barris, M., Reiss E. y Chalupa, L. (1973). Rod-cone interaction in human scotopic vision-I. Temporal analysis. *Vision Research*, 13, 1269-1281.
- Gloriani, A. H. (2012). El papel de la excentricidad y de la luminancia del campo de adaptación en la respuesta espaciotemporal de la retina. Trabajo de Fin de Máster en Investigación en Ciencias de la Visión. Instituto Universitario de Oftalmobiología Aplicada (IOBA) (ed). Universidad de Valladolid. <http://uvadoc.uva.es/handle/10324/1052>
- Lange, G., Denny, N. y 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.
- Matesanz, B. M., Issolio, L., Arranz, I., de la Rosa, C., Menéndez, J. A., Mar, S. y Aparicio, J. A. (2011). Temporal retinal sensitivity in mesopic adaptation. *Ophthalmic & Physiological Optics*, 31, 615-624.
- Plainis, S., Murray, I. y Charman, W. (2005). The Role of Retinal Adaptation in Night Driving. *Optometry and Vision Science*, 82(8), 682-688.
- Pokorny, J., Smithson, H. y Quinlan, J. (2004). Photostimulator allowing independent control of rods and the three cones types. *Visual Neuroscience*, 21(3), 263-267.
- Pokorny, J. y 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.
- Shapiro, A. G., Pokorny, J. y Smith, V. C. (1996). Cone-rod receptor spaces with illustrations that use CRT phosphor and light-emitting-diode spectra. *Journal of the Optical Association of America*, 13(12), 2319-2328.
- Smith, V. C., Pokorny, J., Lee, B. B. y Dacey, D. M. (2008). Sequential processing in vision: The interaction of sensitivity regulation and temporal dynamics. *Vision Research*, 48, 2649-2656.
- Tachibanaki, S., Shimauchi-Matsukawa, Y., Arinobu, D. y Kawamura, S. (2007). Molecular Mechanisms Characterizing Cone Photoresponses. *Photochemistry and Photobiology*, 83, 19-26.
- 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.
- Tyler C. y 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.

- Tyler C. y Hamer R. (1993). Eccentricity and the Ferry-Porter law. *Journal of the Optical Society of America*, 10(9), 2084-2087.
- van Hateren, J. H. (2007). A model of spatiotemporal signal processing by primate cones and horizontal cells. *Journal of Vision*, 7, 3(3), 1-19.
- Zeile, A. y Vingrys, A. (2007). Defining the detection mechanism for symmetric and rectified flicker stimuli. *Vision Research*, 47, 2700-2713.
- Zeile, A. J., Cao, D. y Pokorny, J. (2008). Rod-cone interactions and the temporal impulse response of the cone pathway. *Vision Research*, 48, 2593-2598.
- Zeile, A. J., Maynard, M. L. y Feigl, B. (2013). Rod and cone pathway signaling and interaction under mesopic illumination. *Journal of Vision*, 13, 1-19.

Conclusiones

En esta tesis se abordó el estudio de los mecanismos visuales y fenómenos que intervienen en la adaptación retiniana ante cambios en los niveles de iluminación. Para ello, se realizaron medidas de contraste umbral utilizando campos de adaptación estacionarios y transitorios en los rangos mesópico y fotópico, con diferentes combinaciones de tamaños de campo de adaptación y test y en distintas excentricidades retinianas. Se desarrolló, además, un modelo con base psicofísica y fisiológica que, incorporando mecanismos de adaptación y fenómenos descritos en la literatura, fue capaz de ajustar los resultados obtenidos para las diversas condiciones de estimulación. Finalmente, el análisis de estas diferentes condiciones de estimulación utilizando el modelo desarrollado permitió cuantificar y comprender la influencia de la excentricidad, la luminancia y el tiempo de adaptación sobre los mecanismos y fenómenos considerados. A continuación, se enumeran las principales conclusiones.

Al aplicar el modelo desarrollado a los resultados psicofísicos obtenidos en presencia de campos de adaptación estacionarios se observó que:

- 1** El efecto de disminuir el tamaño del test produce un incremento en los umbrales de luminancia, incremento descrito por un factor asociado a la pérdida de sumación espacial. Este factor crece con la excentricidad pero es independiente de la luminancia de fondo, comportamiento que, desde un enfoque fisiológico, se relaciona con el aumento que el tamaño de los campos receptivos de las células ganglionares presenta con la excentricidad.
- 2** La magnitud del mecanismo sustractivo aumenta con la excentricidad, comportamiento que, fisiológicamente, se correlaciona con el incremento que el tamaño del campo dendrítico de las células horizontales presenta con dicho parámetro.
- 3** En el rango fotópico, la elevación en los umbrales de luminancia fruto de la reducción del tamaño del campo de adaptación se explica por una disminución de la magnitud del mecanismo sustractivo. En el rango mesópico, dicho aumento, mayor para excentricidades crecientes y valores bajos de luminancia de fondo, puede ser interpretado como un incremento del ruido visual asociado a la detección del test o como una disminución del control de ganancia retiniano provocada por el ruido visual durante la presentación del mismo. Desde un enfoque fenomenológico, ambas interpretaciones conducen a la evolución gradual de las curvas t_{vi} desde un comportamiento descrito por la ley de Weber, en zonas próximas a la fóvea, a un comportamiento más cercano a la ley de DeVries-Rose, para zonas retinianas más periféricas.

- 4 El máximo valor de ruido se obtiene para una luminancia de fondo de 5 cd/m^2 y en 6° de excentricidad. Esto puede ser relacionado con las interacciones entre bastones y conos, favorecidas en dichas condiciones experimentales. Además, es coherente con los resultados obtenidos por otros autores al estudiar estas interacciones utilizando estimulación espectral selectiva de fotorreceptores.
- 5 Para niveles mesópicos, un tamaño de campo de adaptación grande produce un efecto inhibitorio sobre el ruido visual, efecto similar al producido con tamaños de campo de adaptación pequeños en luminancias fotópicas. Este efecto inhibitorio es el responsable de que los niveles de ruido para campos de adaptación grandes sean significativamente menores que los obtenidos para campos pequeños.

El uso de campos de adaptación transitorios permitió poner en evidencia la variación temporal de algunos de los mecanismos y fenómenos incluidos en el modelo. Así, el ajuste realizado reflejó que:

- 6 El tiempo transcurrido entre el encendido del campo de adaptación y la presentación del test afecta significativamente a la dinámica del mecanismo de control de ganancia, efecto evidente para el rango de luminancias fotópicas. En términos de velocidad de adaptación, esto se traduce en una disminución de dicha velocidad al incrementarse la luminancia de fondo, particularmente en fovea y debido a efectos de saturación de los fotorreceptores. En retina periférica, la diferente morfología de los conos hace este efecto menos evidente, por lo que la velocidad de adaptación se incrementa.
- 7 El ruido puede ser considerado como un fenómeno dinámico durante la adaptación, efecto evidente para el rango de luminancias mesópicas. Con una luminancia de fondo de 5 cd/m^2 , para excentricidades comprendidas entre 6° y 9° , los umbrales de luminancia obtenidos con el paradigma SOA son menores que los obtenidos con el paradigma LA, comportamiento que puede ser relacionado con los fenómenos de interacción entre conos y bastones. El efecto del ruido, que se traduce en incrementos de los umbrales de luminancia para las condiciones experimentales antes mencionadas, alcanza su máximo valor cuando la adaptación ha finalizado, ya que los 300 ms que transcurren desde el encendido del campo de adaptación son insuficientes para que estas interacciones se establezcan. En términos de velocidad de adaptación, pudiera parecer que la adaptación para estas excentricidades en dicho rango de luminancias es más rápida, aunque de acuerdo a esta interpretación no es así. En estas condiciones experimentales, debido a que las interacciones entre conos y bastones características aún no se han establecido, la adaptación tampoco se ha completado.

Bibliografía básica

- Artigas, J. M., Capilla, P., Felipe, A., Pujol, J. (1995). *Óptica Fisiológica. Psicofísica de la visión*. Madrid: Interamericana/McGraw-Hill.
- Barrionuevo, P. A. (2012). *Modelo Computacional de la Constancia de la Reflectancia Perceptual*. Tesis Doctoral en Medio Ambiente Visual e Iluminación Eficiente. Departamento de Luminotecnia, Luz y Visión "Ing. Herberto C. Bühler". Facultad de Ciencias Exactas y Tecnología. Universidad Nacional de Tucumán.
- Chalupa, L. M y Werner, J. S. (eds) (2004). *The visual neurosciences. Volumen 1*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology (MIT Press).
- Chalupa, L. M y Werner, J. S. (eds) (2004). *The visual neurosciences. Volumen 2*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology (MIT Press).
- CIE 2010. CIE 191:2010. *Recommended System for Mesopic Photometry Based on Visual Performance*. Vienna: CIE.
- Fairchild, M. D. (2005). *Color Appearance Models. Second Edition*. Barcelona: John Wiley & Sons, Ltd.
- Hood, D. y Finkelstein, M. (1986). *Sensitivity to light*. En: Boff, K., Kaufman, L. y Thomas, J. (eds). *Handbook of Perception and Human Performance*, Vol. 1, 5.1-5.66. New York: Wiley-Interscience.
- Kolb, H., Nelson, R., Fernández, E. y Jones, B. W. (eds). *Web Vision. The organization of the retina and visual system*. John Moran Eye Center. University of Utah. <http://webvision.med.utah.edu/>
- Matesanz, B. M. (2010). *Diseño y puesta a punto de una técnica de medida de sensibilidad retiniana: Aplicación al estudio del comportamiento de la adaptación de retina periférica frente a campos luminosos estacionarios y transitorios*. Tesis Doctoral en Ciencias Físicas. Departamento de Física Teórica, Atómica y Óptica. Facultad de Ciencias (ed). Universidad de Valladolid. <http://uvadoc.uva.es/handle/10324/846>
- Pugh Jr, E. N. y Lamb, T. D. (2000). *Phototransduction in Vertebrate Rods and Cones: Molecular Mechanisms of Amplification, Recovery and Light Adaptation*. En: Stavenga, D. G., de Grip, W. J y Pugh, E. N. (eds). *Handbook of Biological Physics*, Vol. 3, Capítulo 5, 183-225. Elsevier Science B. V.
- Rodieck, R. W. (1998). *The first steps in seeing*. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Schwartz, S. H. (2010). *Visual perception: A clinical orientation*. Fourth edition. New York: McGraw-Hill.

Anexos

Anexo I: Apéndice sobre fotometría

La energía radiante está constituida por ondas electromagnéticas. La radiometría es la ciencia que se ocupa de la medición de la energía radiante, mientras que la fotometría es la parte de la radiometría centrada en la medición de la energía radiante que produce sensaciones visuales. Dentro del espectro electromagnético, el intervalo visible se define generalmente como el comprendido entre las longitudes de onda λ que van desde 380 nm a 780 nm, denominándose luz a la energía comprendida en dicho intervalo.

En este contexto, se denomina fuente a una superficie o volumen que emite energía radiante. A su vez, cuando sus dimensiones son pequeñas con respecto a la distancia que la separa del observador, esta se denomina fuente puntual. Cuando esta condición no se cumple, la fuente se denomina extensa.

La energía radiante Q_e , cuya unidad es el *joule* (J), es la energía emitida, transferida o recibida en forma de ondas electromagnéticas o fotones. El flujo radiante P_e , cuya unidad es el *vatio* (W), es la energía radiante emitida, transferida o recibida en un intervalo elemental de tiempo dividido por el valor de dicho intervalo:

$$P_e = \frac{dQ_e}{dt} \quad (1)$$

Para una fuente extensa, cuando se quiere conocer la energía emitida en una dirección particular, se utiliza el concepto de radiancia⁸ L_e . La radiancia se expresa en (W/m^2sr), dónde sr es *estereorradián*, unidad para el ángulo sólido en el SI.

Los conceptos antes mencionados (junto con otros omitidos en este apéndice) permiten caracterizar la fuente emisora. Ahora bien, también es necesario caracterizar la superficie que recibe la energía radiante. La irradiancia E_e es una densidad de flujo energético recibido y se expresa en (W/m^2). Considerando un punto de una superficie, es el flujo radiante transferido o recibido por un elemento de superficie que contiene el punto, dividido por el área de dicho elemento de superficie. Conociendo el ángulo sólido es posible entonces relacionar la radiancia L_e con la irradiancia E_e .

Para caracterizar el sistema visual como receptor de energía radiante en visión fotópica, la CIE estandarizó internacionalmente la función de eficiencia luminosa espectral $V(\lambda)$. Esta curva proporciona la sensibilidad espectral relativa del sistema visual del denominado observador fotópico estándar CIE para las distintas longitudes de onda del espectro visible.

⁸ Referida a un punto de una superficie y a una dirección, la radiancia es el flujo radiante transferido por un elemento de superficie que contiene el punto dado, dentro de un ángulo sólido elemental que contiene la dirección y del que es indicador el límite del elemento de superficie, dividido por el área proyectada del elemento de superficie en la dirección de emisión y por el valor del ángulo sólido.

La curva de sensibilidad espectral relativa propuesta en 1924 por la CIE fue obtenida a partir de resultados experimentales de diversos investigadores utilizando métodos psicofísicos diferentes. Esta sensibilidad hace referencia al atributo de la luminosidad o la claridad. La luminosidad se utiliza para fuentes de luz y se define como el atributo de la percepción visual según el cual un campo parece mostrar más o menos cantidad de luz. La claridad se define como el atributo de la percepción visual que corresponde a la luminosidad de un campo comparada con la luminosidad de un campo similarmente iluminado que aparece como blanco o perfectamente transparente. Por lo tanto, estos conceptos están relacionados con la cantidad de luz que muestra un campo.

La curva de sensibilidad espectral relativa del observador fotópico estándar ha sido adoptada como la referencia para la fotometría. Aunque luego se le han introducido pequeñas modificaciones o correcciones, toda la fotometría está basada en el observador de referencia. Recurriendo a esta curva de sensibilidad espectral, es posible definir las magnitudes fotométricas a partir de las radiométricas. Así, la magnitud fotométrica correspondiente al flujo radiante definido en la ecuación 1 se denomina flujo luminoso F y su unidad es el *lumen*⁹ (lm). El flujo luminoso se define como el flujo energético P_e de longitud de onda λ que emite una fuente de energía radiante pesado por el valor de eficacia luminosa correspondiente, es decir:

$$F = P_{e\lambda}V(\lambda) \quad (2)$$

Para una fuente puntual, a partir del flujo luminoso F y de un ángulo sólido se puede definir la intensidad luminosa I , cuya unidad es la *candela*¹⁰ (cd).

Con respecto a la superficie receptora, la magnitud fotométrica correspondiente a la irradiancia E_e se denomina iluminación E y su unidad es el *lux* (lm/m^2):

$$E = \frac{dF}{dS} \quad (3)$$

El aspecto visual de una fuente extensa que emite una radiación monocromática de longitud de onda λ y radiancia L_e está caracterizado por esa radiancia ponderada por la función de eficiencia luminosa, en otras palabras, por el producto $V(\lambda)L_e$. Por lo tanto, la radiancia visual, denominada luminancia, se define como:

$$L = k_m V(\lambda)L_e \quad (4)$$

Donde k_m es la eficacia luminosa espectral máxima. La luminancia L se expresa en cd/m^2 .

⁹ Un *lumen* es el flujo luminoso correspondiente a una radiación monocromática de 555 nm con un flujo radiante de $(1/683)W$.

¹⁰ La *candela* se define como la intensidad luminosa I de una fuente puntual que emite una radiación monocromática de 555 nm con un flujo radiante de $(4\pi/683)W$ en un ángulo sólido total de $4\pi sr$. (*candela* = *lumen/sr*).

Podría decirse entonces que la magnitud fotométrica que el ojo aprecia al observar fuentes extensas es la luminancia. La luminosidad o claridad con que se percibe un estímulo está relacionada con su luminancia.

¿Qué pasaría si en lugar de una radiación monocromática se tuviera un espectro continuo? Abney comprobó experimentalmente que las luminancias son aditivas. Así, según la ley de Abney, la luminancia total se puede calcular a partir de una integral:

$$L = k_m \int V(\lambda) L_e d\lambda \quad (5)$$

Para visión fotópica, la eficacia luminosa espectral máxima k_m es aproximadamente igual a 683 lm/W , valor obtenido para una longitud de onda $\lambda_m = 555 \text{ nm}$.

Sin embargo, los razonamientos antes comentados sólo son aplicables para el rango fotópico. Para luminancias escotópicas, donde son los bastones los responsables de la visión, $V(\lambda)$ deja de ser válida, por lo que es necesario contar con una nueva curva de sensibilidad espectral relativa, específica para el rango escotópico. Esta curva, establecida por la CIE en 1951 y denominada $V'(\lambda)$, está desplazada hacia longitudes de onda cortas en relación a $V(\lambda)$, fenómeno conocido como *efecto Purkinje* (figura 1). Para visión escotópica, la eficacia luminosa espectral máxima k'_m es aproximadamente igual a 1700 lm/W , valor obtenido para una longitud de onda $\lambda_m = 507 \text{ nm}$.

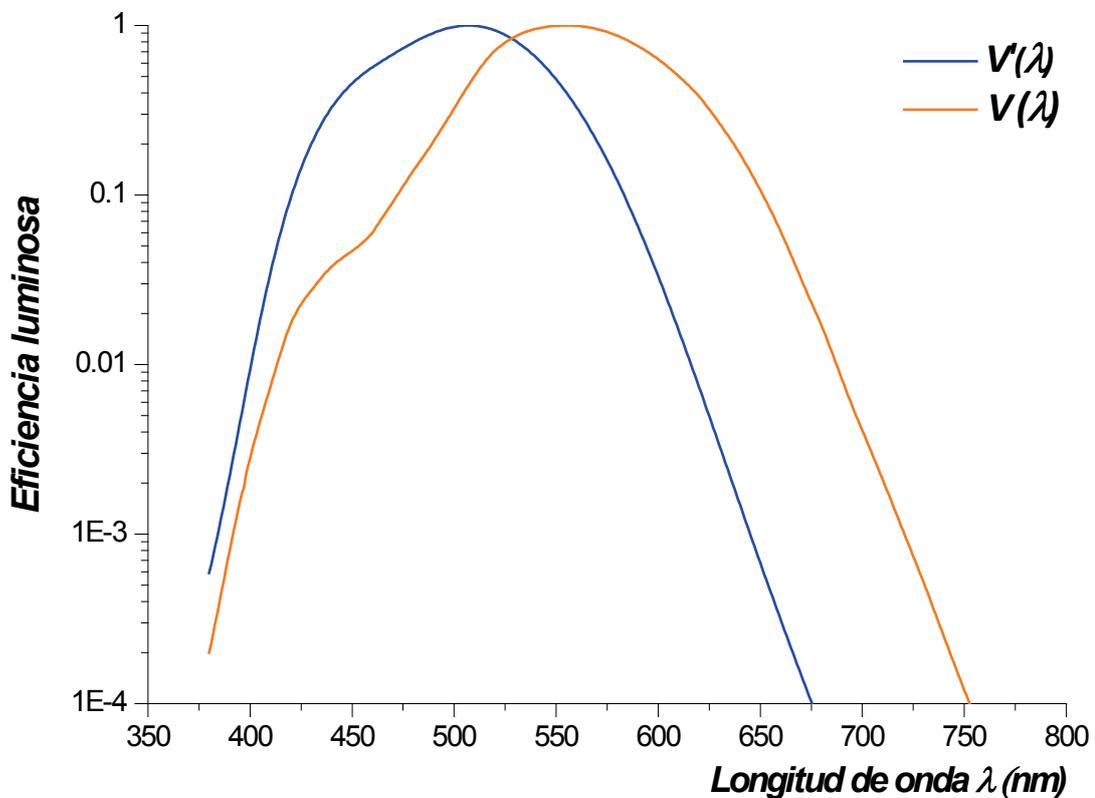


Figura 1. Curvas de eficiencia luminosa espectral. En línea continua azul se representa la curva espectral de eficiencia luminosa para la visión escotópica $V'(\lambda)$ propuesta por la CIE en 1951. En línea continua naranja se representa la curva espectral de eficiencia luminosa para la visión fotópica $V(\lambda)$ propuesta por la CIE en 1924, incluyendo las modificaciones propuestas por Judd (1951).

El rango mesópico está comprendido entre el fotópico y el escotópico. El estudio de este rango de luminancias es muy importante en relación al diseño del alumbrado público y de diversos entornos de tránsito. En este sentido, tiene una aplicación directa en el estudio del desempeño en tareas como la conducción vehicular nocturna.

En estas luminancias mesópicas, debido a la contribución simultánea de conos y bastones, la sensibilidad espectral del sistema visual humano no es constante sino que varía con el nivel de iluminación. Esta contribución variable de conos y bastones es la responsable de la complejidad del estudio de la respuesta visual en este rango de luminancias.

El ratio S/P de una fuente luminosa (del inglés Scotopic/Photopic) es la relación entre la emisión luminosa evaluada de acuerdo con la curva de eficiencia luminosa espectral escotópica $V'(\lambda)$ y la evaluada de acuerdo con la curva de eficiencia luminosa espectral fotópica $V(\lambda)$. Este valor es interesante a la hora de valorar la eficacia de una fuente luminosa en el rango de luminancias mesópicas, ya que cuanto mayor sea la relación S/P, mayor será la eficacia de la fuente luminosa en este rango intermedio de luminancias.

En el capítulo 2 se mencionó que el ratio S/P de la lámpara incandescente halógena utilizada en el dispositivo experimental es de 1.43. Para calcular este valor, primero se determinó la radiancia L_e de la lámpara utilizada a partir de los valores de densidad espectral de irradiancia absoluta medidos en el plano de la rendija del monocromador E_λ (figura 2.10). El ángulo sólido que relaciona estas dos magnitudes se calculó a partir de las dimensiones del filamento de la lámpara utilizada (2 mm^2) y de la distancia entre este y el plano de la rendija del monocromador (50 cm). Posteriormente, se resolvió la integral definida de la ecuación 5 entre 380 nm y 780 nm (límites del espectro visible), tanto para el rango escotópico (con $V'(\lambda)$) como para el rango fotópico (con $V(\lambda)$). Finalmente, se realizó el cociente entre los valores obtenidos:

$$S/P = \frac{k'_m \int_{380}^{780} V'(\lambda) L_e d\lambda}{k_m \int_{380}^{780} V(\lambda) L_e d\lambda} \quad (6)$$

Donde $k'_m \cong 1700 \text{ lm/W}$ y $k_m \cong 683 \text{ lm/W}$.

En el capítulo 2 también se mencionó que la fuente de luz utilizada en el dispositivo experimental tiene una temperatura de color de 3000 K. La temperatura de color es un concepto relacionado con la tonalidad de la luz y se define como la temperatura en la que el espectro de emisión de una fuente luminosa es equiparable al espectro de emisión de un cuerpo negro¹¹ a esa temperatura.

¹¹ Es el absorbente perfecto y constituye un modelo físico ideal para la emisión luminosa. La superficie de un cuerpo negro es un caso límite, en el que toda la energía incidente desde el exterior es absorbida, mientras que toda la energía incidente desde el interior es emitida.

En el sistema visual, la superficie receptora es la retina. Para conocer la energía luminosa que llega a la retina es necesario calcular la iluminación retiniana. A partir de un ojo ideal y considerando algunas hipótesis (que la fuente utilizada emite uniformemente, que la imagen retiniana es perfecta y que las pérdidas de luz causadas por los medios oculares pueden ser agrupadas en un factor), la iluminación retiniana viene dada por la siguiente expresión:

$$E = 0.0036 L S_p \tau_\lambda \quad (7)$$

Donde 0.0036 es un factor geométrico asociado al ojo ideal considerado para el cálculo y está expresado en unidades de mm^{-2} , L la luminancia con la que se estimula, S_p el área pupilar y τ_λ el factor que agrupa las pérdidas de luz causadas por los medios oculares. Expresando L en cd/m^2 y S_p en mm^2 , la iluminación E calculada vendrá expresada en *lux*. Sin embargo, existe una unidad específica para la iluminación retiniana denominada *troland* (*td*). Esta unidad es la más utilizada y se define como el producto de una luminancia L de $1 \text{ cd}/\text{m}^2$ por un área pupilar de 1 mm^2 (ambas magnitudes expresadas en dichas unidades). Así, si no se tienen en cuenta las pérdidas causadas por los medios oculares, se obtiene que:

$$1 \text{ td} = \frac{1}{0.0036} E = 277.77 E \quad (8)$$

Con E expresada en *lux* (lm/m^2).

Es oportuno comentar también en este apéndice cómo se realizó el pasaje de unidades para las curvas de control de ganancia en la vía de conos y de bastones extraídas del trabajo de Dunn et al. (2006, 2007). Por cuestiones de practicidad, sólo se detallará como se realizó el cálculo para la vía de conos, ya que el cálculo para la vía de bastones es similar.

En la figura 1.25, P^* hace referencia al número de fotones f absorbidos por cada cono. Se puede considerar, por ejemplo, un valor de $10000 P^*/\text{s}$, valor a partir del cual el sitio donde se lleva a cabo el control de ganancia cambia del nivel de células ganglionares al nivel de los fotorreceptores en presencia de campos de adaptación estacionarios (Dunn et al., 2007). Para conocer el valor de luminancia L de la fuente (cd/m^2) necesario para producir este valor de iluminación retiniana, se siguió el procedimiento desarrollado a continuación.

Dunn et al. (2007) estimularon la retina utilizando un LED con una longitud de onda $\lambda = 640 \text{ nm}$. Conociendo la longitud de onda, la energía de un fotón puede ser calculada a partir de la relación de Planck:

$$Q_e = \frac{hc}{\lambda} \quad (9)$$

Donde h es la constante de Planck, c la velocidad de la luz en el vacío y λ la longitud de onda del fotón.

Para un fotón de $\lambda = 640 \text{ nm}$, se obtiene una energía $Q_e = 3.1 \times 10^{-19} \text{ J/f}$.

A su vez, para cada cono, Dunn et al. (2007) consideraron un área efectiva de recolección de fotones A_{ef} de $0.37 \mu\text{m}^2$. Así, el flujo fotónico ϕ por unidad de superficie que se obtiene al multiplicar este valor por los 10000 f/s es de $2.7 \times 10^{16} \text{ f/s m}^2$.

A partir de los valores antes calculados, es posible obtener la irradiancia E_e :

$$E_e = Q_e \frac{\phi}{A_{ef}} = 3.1 \times 10^{-19} \frac{\text{J}}{\text{f}} 2.7 \times 10^{16} \frac{\text{f}}{\text{s m}^2} = 8.38 \times 10^{-3} \frac{\text{W}}{\text{m}^2} \quad (10)$$

Considerando al LED como una fuente monocromática, el valor en la curva $V(\lambda)$ correspondiente a esta longitud de onda es de 0.175. Teniendo en cuenta este valor, es posible calcular la iluminación retiniana E como:

$$E = k_m V(\lambda)_{640} E_e = 683 \frac{\text{lm}}{\text{W}} 0.175 8.38 \times 10^{-3} \frac{\text{W}}{\text{m}^2} = 1 \frac{\text{lm}}{\text{m}^2} = 1 \text{ lux} \quad (11)$$

Según la ecuación 8, este valor de iluminación retiniana de 1 lux es igual a 277.77 td .

El último paso para relacionar este valor con la luminancia de la fuente de luz utilizada en el dispositivo experimental, expresada en cd/m^2 , requiere considerar el área pupilar S_p . Como se comentó en el capítulo 2, el montaje experimental empleado en esta tesis utiliza un sistema de iluminación maxwelliana, en el que la imagen del filamento de la fuente luminosa se forma en el plano de la pupila de entrada del ojo del observador. Para conseguir que las medidas no sean afectadas por el tamaño pupilar, la imagen del filamento debe ser siempre menor que el diámetro de la pupila de entrada del ojo del observador. En el plano de la pupila, la imagen del filamento de la lámpara utilizada corresponde a la de un rectángulo vertical de 2 mm de alto por 1 mm de ancho. Así, el área a considerar para relacionar la iluminación retiniana y la luminancia de la fuente luminosa es la de la imagen del filamento, igual a 2 mm^2 . Finalmente:

$$L = \frac{E_{td}}{S_p} = \frac{277.77 \text{ td}}{2 \text{ mm}^2} = 138.88 \frac{\text{cd}}{\text{m}^2} \approx 139 \frac{\text{cd}}{\text{m}^2} \quad (12)$$

"Il est très simple: On ne voit bien qu'avec le cœur; l'essentiel est invisible pour les yeux."

"It is very simple: It is only with the heart that one can see rightly; what is essential is invisible to the eye."

-Antoine de Saint-Exupéry, Le petit prince-

Anexo II: Summary in English

A theoretical and experimental study of mechanisms related to light adaptation using small background field sizes at different retinal locations.

Introduction and goals

The visual perception is a very complex process in which diverse structures and mechanisms are involved. Their study can be approached from different perspectives mainly due to the fact that it combines elements from diverse fields such as physics, physiology, psychology and psychophysics. The world around us is presented through stimuli, information that our brain decodes and processes.

To optimize the transmission of visual information, the central nervous system processes this information in different stages and the first processing is performed on the retina. There, the number of photoreceptors is much greater than the number of axons forming the optic nerve and the dynamic range of ambient lighting levels is well above the range of response of retinal cells. Then, it is necessary to condition the signal, task carried out by adaptive mechanisms. These mechanisms allow the visual system to adapt to changes in light levels and achieve a dynamic range of about 10 log units. Regarding to lighting levels, the dynamic range of the human visual system can be divided in the scotopic, mesopic and photopic ranges. In the range of very low luminances or scotopic, only rods are active, while the range of high luminances or photopic is one in which only cones are active. The mesopic range is between the photopic and scotopic and is one in which both types of photoreceptors are functionally active. This characteristic has always provided a great complexity in the study of the mesopic range.

Changes in the retinal sensitivity to different lighting conditions in both photoreceptors, cones and rods, have been evaluated from psychophysics. In the classical literature it is possible to find examples of variations in spatial, temporal and spectral characteristics of light stimuli, typically using thresholds versus intensity functions (tvi) to analyze the results.

The explanation of the observed trends in this tvi functions is generally made using two kinds of adaptation mechanisms called multiplicative and subtractive mechanisms. The first types are manifested through variations in the slope of the tvi functions and are related to the gain control mechanisms in different cells proportional to varying levels of retinal illuminance. The second types of mechanisms help to reduce the effects of steady sources of light and are reflected through changes in the intercept of the tvi functions.

The mechanisms previously described are not the only types of mechanisms. Works based on psychophysical experiments also began to consider additional mechanisms related to contrast and nonlinear phenomena such as saturation, noise and spatial summation. In parallel to advances from the psychophysics field, a lot of physiological studies began to go more deeply into the bases of these mechanisms and phenomena, so in the last 10 years works combining evidence from both fields began to be more frequent.

The subject of this thesis is study the visual phenomena and mechanisms involved in retinal adaptation to changes in light levels. To do this, a model with psychophysics

and physiological basis has been developed. Signals from rods and cones interact and their mechanisms of light adaptation changes with luminance levels, retinal eccentricity and size and duration of both the stimulus and the adaptation field considered. The model developed was optimized to work under different experimental conditions.

Although in the literature is possible find many models based on psychophysical or physiological data, usually these models are only for a type of photoreceptor and in a particular range of luminance, with sizes of adaptation fields and stimuli generally large and for a specific retinal eccentricity. It has not found a model which, at the same time, takes into account the rods and cones interactions in the mesopic range, with different background/test field sizes and explores diverse retinal eccentricities.

The research of this doctoral thesis was conducted in the Optical Diagnosis Techniques Group at the University of Valladolid. The part of this group specialized in vision sciences has been working on the study of human visual system for more than ten years. It has wide experience in the mesopic range, studying from a psychophysical approach the receptor and postreceptor mechanisms and also prereceptor aspects related to ocular aging. The experimental set-up, carefully developed over the years, and a deep knowledge of the psychophysical methodology has permitted obtaining of reliable data.

The manuscript has been structured into four different chapters. Chapter 1 summarizes the fundamental theoretical concepts to understand this doctoral thesis. Chapter 2 contains a description of the experimental set-up used to carry out the measurements, paying special attention to the calibration of the system and to the psychophysical methodology used. Chapter 3 focuses on the measured incremental thresholds with steady background fields. This chapter contains an analysis of the psychophysical results and the details of the model developed and optimized to fit it. Chapter 4 focuses on the measured incremental thresholds with transient background fields. This chapter includes a study of these transient measurements applying the model developed and analyzing the changes on it. Also contains an analysis correlating these results with the results showed in the previous chapter and obtaining and index related to the speed of adaptation in different retinal eccentricities.

Methodology

Threshold test luminances were obtained with steady and transient background fields at mesopic and photopic light levels, for retinal eccentricities from 0° to 15° and using three combinations of background/test field sizes. A limits method was employed for all measurements. In this method a staircase procedure was used.

To do the measurements, a two-channel Maxwellian view optical system was employed. This device with two channels could be used in different retinal eccentricities and allows independent control of size, time and luminance of two beams, one for the stimulation field and other one for the adaptation field.

Results

In this work, visual phenomena and mechanisms involved in retinal light adaptation has been studied analyzing links between psychophysical measurements and retinal physiological evidence. One of the main contributions of this work has been the development of a model based on visual mechanisms described in the physiological and psychophysical literature able to fit psychophysical data obtained in several stimuli conditions. Finally, use the model to analyze these different stimuli conditions has allowed quantify and understand the influence of retinal eccentricity, luminance and adaptation time over the mechanisms and phenomena considered. The main conclusions are listed in the next annex (Anexo III).

For more details in english see Anexx IV (Anexo IV). The article shown in that anexx is related to Chapter 3 of this doctoral thesis.

Anexo III: Conclusions

Applying the model developed to the psychophysical results obtained using steady fields of adaptation (LA paradigm) was observed that:

- 1** The effect of decreasing the test size produces increased luminance thresholds, increase described by a factor associated with the loss of spatial summation. This factor increases with eccentricity but is independent of the background luminance. From a physiological approach, this behavior is related to the increase in the size of the receptive fields of ganglion cells with retinal eccentricity.
- 2** The strength of the subtractive mechanism is increased with retinal eccentricity, behaviour physiologically related to the increased size with eccentricity showed by the dendritic field of the retinal horizontal cells.
- 3** In the photopic range, increased luminance thresholds as result of the downsizing of the adaptation field is explained by a decrease in the strength of the subtractive mechanism. In the mesopic range, such increment, higher for increasing eccentricities and low background luminance values, can be interpreted in two ways, as an increase of visual noise associated with the test detection or as a decreased of retinal gain control caused by the visual noise during the test presentation. From a phenomenological approach, both interpretations lead to the gradual evolution of tvi curves from a behavior described by Weber's law, in areas close to the fovea, to a behavior closer to the DeVries-Rose's law, for peripheral retinal areas.
- 4** The maximum noise value is obtained for a background luminance of 5 cd/m^2 at 6° of eccentricity. This result could be related to the interactions between rods and cones, maximized in these experimental conditions. In addition, it is consistent with the results obtained by other authors studying these interactions using spectral selective stimulation of photoreceptors.
- 5** For mesopic levels, a large field size produces an inhibitory effect on the visual noise similar to effect produced with small field sizes for photopic adaptation luminances. This inhibitory effect is responsible for the significantly lower noise levels, using large adaptation fields, than those obtained with small field sizes.

The use of transient fields of adaptation (SOA paradigm) allowed to expose the temporal variation of some of the mechanisms and phenomena included in the model. Thus, the fit performed showed that:

- 6 The elapsed time between the turn on of the adaptation field and the presentation of the test affects significantly the dynamics of the gain control mechanism, effect evident for photopic luminance range. In terms of speed of adaptation, this corresponds to a reduction of this speed with increased background luminance, particularly in fovea and due to saturation effects in the photoreceptor. In peripheral retina, the different morphology of the cones makes this effect less obvious, so the adaptation speed is increased.

- 7 Noise can be considered as a dynamic phenomenon during the adaptation process, effect evident for the mesopic range. For a background luminance of 5 cd/m^2 at retinal eccentricities between 6° and 9° , luminance thresholds obtained with SOA paradigm are lower than those obtained with LA paradigm, behavior that could be related to the phenomena of interaction between cones and rods. The effect of noise, resulting in increased luminance thresholds for these experimental conditions, reaches its maximum value when the adaptation process is completed, because 300 ms from the turned on of the adaptation field are insufficient for the establishment of these interactions. In terms of speed of adaptation, it might seem that the adaptation process at these eccentricities and in that range of luminances is faster, although according to this interpretation it is not. Under these experimental conditions, the interactions between rods and cones have not been established yet, in consequence, the adaptation process is not completed.

Anexo IV: Artículo

Influence of background size, luminance and eccentricity on different adaptation mechanisms.



Influence of background size, luminance and eccentricity on different adaptation mechanisms



Alejandro H. Gloriani^a, Beatriz M. Matesanz^a, Pablo A. Barrionuevo^b, Isabel Arranz^a, Luis Issolio^b, Santiago Mar^a, Juan A. Aparicio^{a,*}

^a Departamento de Óptica, Universidad de Valladolid, P. Belén 7, 47011 Valladolid, Spain

^b Departamento de Luminotecnia, Luz y Visión, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto de Investigación en Luz, Ambiente y Visión, CONICET-UNT, Avenida de Independencia 1800, 4000 Tucumán, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 April 2015

Received in revised form 13 April 2016

Accepted 28 April 2016

Keywords:

Psychophysics

Light adaptation

Retinal gain control

Photon noise

Rod-cone interaction

ABSTRACT

Mechanisms of light adaptation have been traditionally explained with reference to psychophysical experimentation. However, the neural substrata involved in those mechanisms remain to be elucidated. Our study analyzed links between psychophysical measurements and retinal physiological evidence with consideration for the phenomena of rod-cone interactions, photon noise, and spatial summation. Threshold test luminances were obtained with steady background fields at mesopic and photopic light levels (i.e., 0.06–110 cd/m²) for retinal eccentricities from 0° to 15° using three combinations of background/test field sizes (i.e., 10°/2°, 10°/0.45°, and 1°/0.45°). A two-channel Maxwellian view optical system was employed to eliminate pupil effects on the measured thresholds. A model based on visual mechanisms that were described in the literature was optimized to fit the measured luminance thresholds in all experimental conditions. Our results can be described by a combination of visual mechanisms. We determined how spatial summation changed with eccentricity and how subtractive adaptation changed with eccentricity and background field size. According to our model, photon noise plays a significant role to explain contrast detection thresholds measured with the 1/0.45° background/test size combination at mesopic luminances and at off-axis eccentricities. In these conditions, our data reflect the presence of rod-cone interaction for eccentricities between 6° and 9° and luminances between 0.6 and 5 cd/m². In spite of the increasing noise effects with eccentricity, results also show that the visual system tends to maintain a constant signal-to-noise ratio in the off-axis detection task over the whole mesopic range.

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Light adaptation allows visual detection in a large dynamic range of ambient light levels, which can span more than eight orders of magnitude (Hood & Finkelstein, 1986). Threshold versus intensity (*tvi*) functions have been traditionally used by psychophysicists to study adaptation to varying light levels (Barlow, 1965; Donner, 1992; Shapley & Enroth-Cugell, 1984). In these experiments, the effect of adapting backgrounds was quantified with a just-detectable probe flash superimposed on the background. The switching between rod and cone mediation is one adaptation mechanism that can be described with a *tvi* curve. Also, changes in spatial, temporal and spectral characteristics of the stimulation allowed determination of the laws of neural

adaptation based on these curves. Early studies typically ascribed behavioral findings to two main adaptation mechanisms: (1) Gain control mechanisms that establish a proportionality between the increments (or decrements) of impulse rate variation in retinal ganglion cells and increments (or decrements) in the retinal illumination (Shapley & Enroth-Cugell, 1984); and (2) Subtractive mechanisms partially eliminate the signal corresponding to steady luminance, reducing it to a lower effective value.

Based on psychophysical experiments, other adaptation mechanisms, such as contrast gain and non-linear processing stages (including saturation, noise and spatial summation) have been considered (Barrionuevo, Colombo, & Issolio, 2013; Cao & Pokorny, 2010; Murray & Plainis, 2003; Rieke & Rudd, 2009; Smith & Pokorny, 2003; Snippe, Poot, & van Hateren, 2000, 2004; Wilson, 1997). Saturation is understood as a non-linear process caused by the limited dynamic range of retinal neurons. Detection experiments are also thought to be affected by noise. The effect of

* Corresponding author.

E-mail address: juanantonio.aparicio@uva.es (J.A. Aparicio).

noise was found to be significant at low light levels, especially with brief and small backgrounds in peripheral retina (Bauer, Frumkes, & Holstein, 1983; Bauer, Frumkes, & Nygaard, 1983). Spatial summation has also been traditionally studied using psychophysical approaches (Barlow, 1958; Redmond, Zlatkova, Vassilev, Garway-Heath, & Anderson, 2013) and its changes are explained by an increasing receptive field size with eccentricity. Modern physiology has also contributed to this type of study; e.g., functional magnetic resonance imaging methods estimated that the receptive field size increases with eccentricity in humans whereas other physiological studies provided a quantitative description of the spatial receptive fields in primates and rats (Croner & Kaplan, 1994; Dumoulin & Wandell, 2008; Heine & Passaglia, 2011).

Recent advances in understanding the underlying physiological mechanisms of adaptation processes have provided deeper insight into this field. Gain control mechanisms located at outer retina (photoreceptors) and inner retina (ganglion cell) levels have been characterized (Dunn et al., 2006; Dunn, Lankheet, & Rieke, 2007). Freeman, Graña, and Passaglia (2010) proposed a novel, fast and high-sensitivity luminance gain control mechanism whose changes followed Weber's law. This physiological mechanism was said to reside within the inner retinal network and not in the photoreceptors. In order to understand this mechanism, very recent works have focused on the interactions between photoreceptors, horizontal cells and bipolar cells (Joselevitch & Kamermans, 2013; Thoreson & Mangel, 2012). According to these authors, post-synaptic mechanisms at bipolar cell dendrites play a significantly important role by modulating the strength of their response to light. These mechanisms eventually extend the range of ambient luminances our visual system can be adapted. On the other hand, Tyler and Liu found that luminance variation of a small background pedestal does not affect the state of the gain control mechanism as much as it is affected by large background fields (Tyler & Liu, 1996). Concerning adaptation to contrast, Demb (2008) suggested that bipolar, amacrine and ganglion cells were involved in a complex process through synaptic and intrinsic mechanisms whose aim was to enhance contrast detection. The discussion concerning the physiological origin of luminance and background adaptation mechanisms is ongoing (Demb, 2008; Freeman et al., 2010) although the most recent studies have suggested that both mechanisms depend, in part, on a common synaptic process (Jarsky et al., 2011).

A subtractive mechanism was initially hypothesized as the result of feedback between cones and horizontal cells (Wilson, 1997). Wilson's assumptions and conjectures about this mechanism seem to have been corroborated by physiologists in the study of different fish species. For example, Klaassen, Fahrenfort, and Kamermans (2012) showed that gap junction proteins can also function as hemichannels that mediate a sign inverting inhibitory synaptic signal from horizontal cells to cones via an ephaptic mechanism. Furthermore, VanLeeuwen, Fahrenfort, Sjoerdsma, Numan, and Kamermans (2009) verified the existence of a lateral gain control mechanism in the horizontal cells of goldfish retinas that modulates the synaptic gain of cones and is finally visible in ganglion cell responses.

All these advances have renewed interest in relating psychophysical experiments with underlying physiological mechanisms. As an example, the work performed by Freeman et al. (2010) offers an explanation for the psychophysical evidence that low contrast stimuli can activate a local adaptation luminance mechanism in the mammalian retina, according to the authors. On the other hand, starting from psychophysics, Stockman, Petrova, and Henning (2014) proposed a physiologically relevant model of the chromatic and brightness pathways.

Concerning the background adaptation luminance, vision is mediated by cones at bright background light levels (photopic

vision), while rods alone are working at dim background light levels (scotopic vision). The mesopic light range covers four orders of magnitude, approximately, between the photopic and scotopic ranges. Under mesopic background light levels, both rods and cones are simultaneously activated (Buck, 2004, 2014; Zele & Cao, 2015). In addition to rod and cone spectral domains being relatively shifted, their density distributions across the retina are different (Curcio, Sloan, Kalina, & Hendrickson, 1990; Osterberg, 1935). Rod and cone temporal and spatial contrast sensitivity functions (Stockman & Sharpe, 2006), which are directly related to their receptive field characteristics, differ as well. Classic studies on *tvi* functions have shown that backgrounds of small size, designed to be detected by rods, affect contrast thresholds when the test is detected by cones, and stimuli designed to be detected by cones affect contrast thresholds when the test is detected by rods (Buck, Peeples, & Makous, 1979; Latch & Lennie, 1977; Temme & Frumkes, 1977). A conclusion from these studies is lateral involvement of rods is necessary for the increase in cone thresholds. Since this effect seems to happen only for small backgrounds, in mesopic conditions where rods and cones work together it is important to consider the effect of stimulus size. In conclusion, rod and cone signals interact and their light adaptation mechanisms change with intensity, eccentricity and stimuli sizes.

Furthermore, all types of photoreceptors, bipolar and ganglion cells change their densities and physiological properties in a significant way across the retina (e.g. Crook, Packer, Troy, & Dacey, 2014; Curcio et al., 1990; Garway-Heath, Caprioli, Fitzke, & Hitchings, 2000). Therefore, in order to reach a deeper insight into the retinal behavior, particularly in the whole perifoveal region, it is necessary to perform measurements at different retinal locations.

Psychophysical light adaptation measurements should reflect all of these physiological features. Because of the anatomical and physiological rod-cone differences, the study of mesopic vision is challenging. In this work, we report *tvi* measurements under several conditions, covering mesopic (0.06 cd/m²) to low photopic (110 cd/m²) adapting light levels, foveal (0°) to extrafoveal (15°) eccentricities, and three combinations of stimuli sizes, one of them including a 1° background field size. Traditional studies using large backgrounds, focused on overall retinal mechanisms. In this sense, it is particularly interesting to understand the adaptation-to-light mechanisms involved in a specific retinal position, a small background allowing for the study of this condition. Our study analyzed the following questions. (1) Is it possible to explain luminance thresholds under such diverse experimental conditions, particularly in off-axis retinal locations? (2) To what extent does a small stimulus size affect the adaptation process? (3) What links can be established between the psychophysical measurements and the underlying physiological mechanisms? The third question is probably the most important question. Despite the complexity that could arise from the wide span of our experimental conditions, we developed a physiological- and psychophysical-based model that successfully fitted our results. Our model was shown to be useful for analyzing the effects of light intensity, eccentricity and stimuli sizes on light adaptation mechanisms.

2. Methods

2.1. Experimental set-up

A two-channel Maxwellian view optical system was employed, which was previously described elsewhere (Matesanz et al., 2011). Briefly, two concentric beams reach the observer's pupil: a background beam (with luminance L_b) and a probe (with luminance ΔL). Henceforth, we will refer to the spatial region where both beams are combined ($L_b + \Delta L$) as the *test*. The angular size of the

test is the same as the probe. At the observer's pupil, the background field can subtend eligible angles between 1° and 10° . The probe subtends eligible angles between 0.45° and 2° . The light source employed in this work was an incandescent halogen lamp with a color temperature of approximately 3000 K. Several shutters controlled the stimulus and the fixation test exposure times as well as the delay between them. The uncertainty in the timing control was measured with a photodiode and was less than 1 ms. Neutral density filters controlled the luminance of the background and the probe beams stepped in 0.1 log units. The entire instrument was controlled by a computer. Luminances were measured by a Spectra Pritchard 1980 luminance meter. Henceforth, all the luminance data are given in photopic cd/m^2 . During measurements, the observer's head was fixated to the set-up with use of a bite bar made of dental compound. The observer's face was illuminated with infrared LEDs (830 nm) and the pupil was imaged with a CCD camera in

order to verify that its size was greater than the imaged filament ($2 \times 1 \text{ mm}^2$). Before any trial or measurement, the observer's pupil was centered on the plane containing the two overlapped images of the filament (one for each beam).

2.2. Subjects

The tenets of the Declaration of Helsinki were followed. Three of the authors were participants in the study (AG, IA, and BM) with ages 27 years, 38 years and 40 years, respectively. All participants passed an ophthalmological examination including refraction, ocular media, and fundus assessment. No pathologies or ocular opacities were observed. The best optical refraction for far distance was employed in all cases in order to obtain visual acuities logMar 0.0 or better. All measurements were performed on the temporal retina of the right eye while the left eye was occluded.

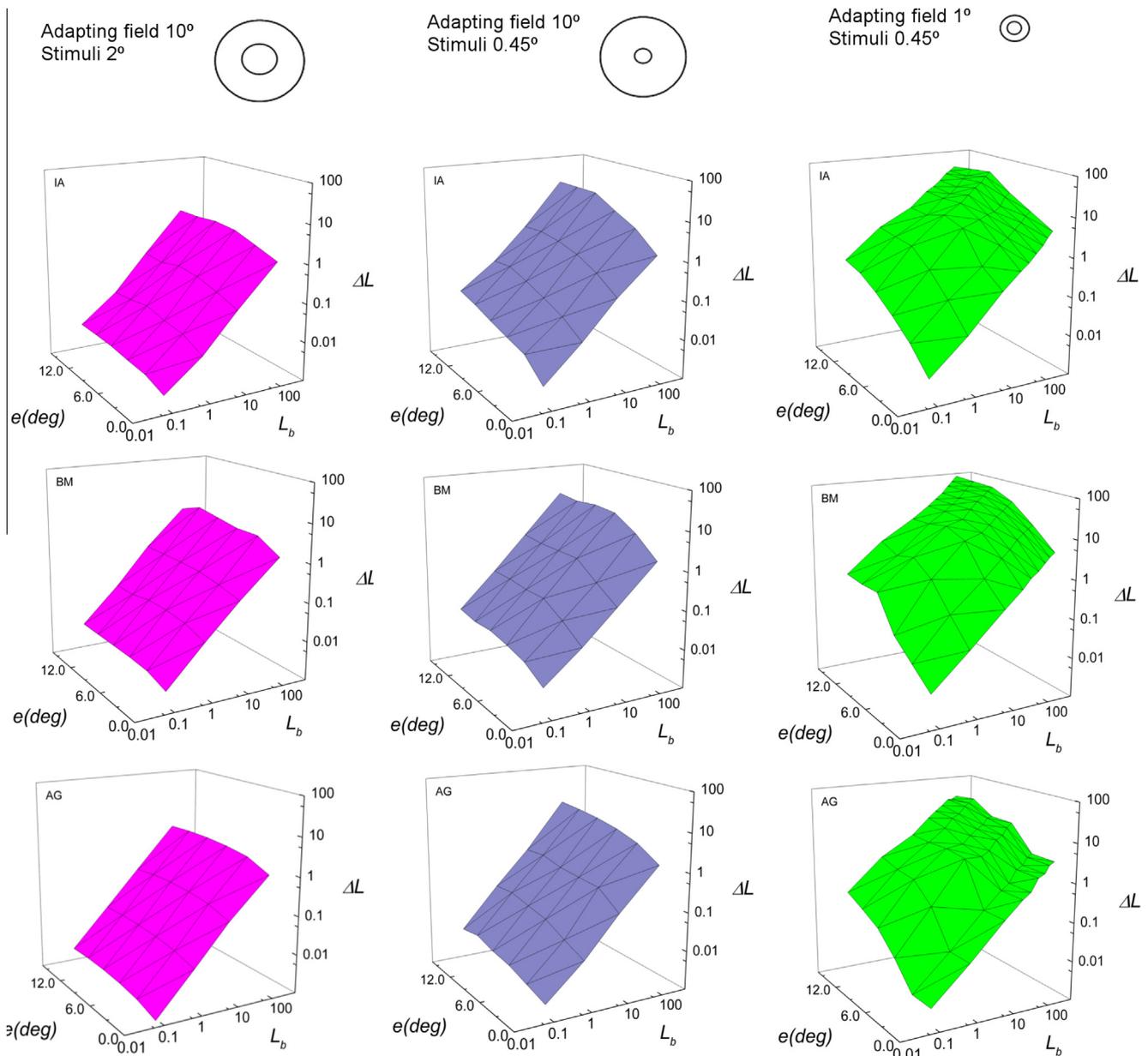


Fig. 1. Incremental threshold ΔL as a function of background luminance L_b (both in log scale) and the eccentricity e ($^\circ$), for the three subjects (IA, BM and AG) under the three background/test field size conditions. ΔL and L_b are expressed in photopic cd/m^2 . The maximum standard deviation for the experimental measurements was ± 0.15 log units.

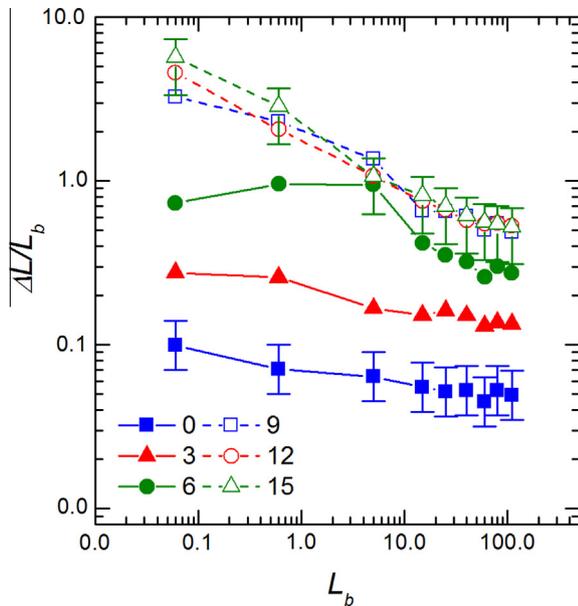


Fig. 2. Mean Weber contrast, $\Delta L/L_b$, for the three subjects as a function of L_b (in log scale) and for a background field of 1° . Data corresponding to all measured eccentricities are shown with different symbols and lines. Error bars represent the 95% confidence interval. For the sake of clarity, the error bars are only shown for 0° and 15° .

2.3. Procedure and measurements

Before measurements were obtained, the observers were adapted to darkness (5×10^{-6} cd/m², 1.43×10^{-5} scotopic trolands) for 30 min. Then, they adapted to the background luminance, L_b , for 10 min. After this adaptation, the probe was added to the background for 40 ms. The same temporal sequence was used as in our previous study (Fig. 2b, Matesanz et al., 2011). The observer's task was to report whether they detected the probe or not. The inter-stimulus interval (ISI) was 10 s for all of the background luminance levels, except for $L_b \geq 15$ cd/m² where the ISI was increased to 30 s in order to avoid afterimages (Adelson, 1982). In all cases, the subject's fixation was maintained on the proper fixation mark during light adaptation and during measurements. The foveal measurement fixation test consisted of four dim red fixation points in a diamond configuration whereas, for extrafoveal measurements, a single dim fixation point was employed. In all cases, tiny light emitting diodes (LEDs, central wavelengths at 630 nm) were used.

A limits method was employed for all measurements. In this method a staircase procedure is employed. A series begins with a stimulus intensity below the threshold, then the stimulus intensity is increased until it reaches the upper limit. Threshold for this series is estimated as the midpoint between the stimulus intensities for the last NO response and the first YES response. Then a series begins with stimulus intensity at the upper limit, so the stimulus intensity is decreased until it reaches the lower limit. On each trial the subject answers whether he/she can perceive the stimulus. Threshold for this series is estimated as the midpoint between the stimulus intensities of the last YES response and the first NO response. Runs may be performed ascending and descending in a random way. Threshold is finally estimated as the average of the previously calculated midpoints, always being an equal number of ascending and descending staircases. In addition, in the mesopic range, the results were compared with the constant stimuli method. In these cases, a preliminary estimation of the luminance threshold was obtained with the limits method. Five probe luminances near the estimated threshold were repeated randomly 20

Table 1

Background and test field sizes and the background luminances employed in this study. All conditions were measured for the three observers in eccentricities from 0° to 15° in steps of 3° .

Background/test field sizes	L_b (in photopic cd/m ²)
$10^\circ/2^\circ$	0.06, 0.6, 5, 60
$10^\circ/0.45^\circ$	0.06, 0.6, 5, 60
$1^\circ/0.45^\circ$	0.06, 0.6, 5, 15, 25, 40, 60, 110

times each. Afterwards, the final threshold, ΔL , was obtained from the psychometric curve. Differences between this value and the previously obtained value by the limits method were, in the most unfavorable case, lower than 0.15 log units.

For the three observers, measurements were performed with three different combinations of background and test beam sizes, according to the values shown in Table 1. The first column of this table shows the combination of field sizes and the second column shows the background luminances employed. The scotopic retinal illuminances (in scot. trolands) can be simply obtained by multiplying the photopic luminances (in phot. cd/m²) by the filament area (2 mm²) and by the scotopic to photopic ratio (S/P) which is 1.43 for our halogen incandescent lamp at 3000 K. All measurements were carried out for 0° , 3° , 6° , 9° , 12° and 15° of eccentricity (with respect to fixation).

For background luminances $L_b \leq 5$ cd/m², pupil diameters were around or greater than 4 mm for all subjects. This is the luminance that is considered to be the mesopic-to-photopic transition luminance. For greater L_b values, a mydriatic was employed (tropicamide 1%, Colircusi Alcon) in order to avoid pupil effects on retinal illumination. In these cases pupil diameters were always near or greater than 7 mm.

3. Results

In Fig. 1 the measured incremental thresholds, ΔL , are plotted as a function of the background luminance, L_b , (both in log scale), and eccentricity, e , ($^\circ$) for the three subjects (IA, BM and AG) and for the three combinations of background/test field sizes. The incremental thresholds increased with background luminance for all subjects, all eccentricities and either test or background decreases in size. For a $10^\circ/2^\circ$ combination (left column of pictures), a fairly good linear relation was observed between them for all eccentricities (Weber's law). When these data were fitted using linear regression, the slopes ranged from 0.94 ± 0.06 in the fovea to 0.98 ± 0.06 at 15° eccentricity (95% confidence interval) with $R^2 > 0.98$ in all cases. When the test size was reduced to 0.45° , while keeping the background field size 10° (central column), this linear trend was maintained, but with higher incremental thresholds. The effect of reducing the test size was more marked for greater eccentricities.

When the background field was reduced to 1° and the test size was 0.45° (right column), the typical linear relation between incremental thresholds and background luminances disappeared, particularly in the mesopic-to-photopic transition (around 5 cd/m²) and for higher eccentricities ($\geq 6^\circ$). From the behavioral point of view, we can conclude that Weber's law was fulfilled for 10° background field sizes, but not for 1° background field sizes. In order to check this point, we plotted the Weber contrast, $\Delta L/L_b$, as a function of L_b (in log scale) for 1° background fields for all considered retinal eccentricities (Fig. 2). Since the functional behavior was very similar for the three subjects, the data were averaged. As observed, Weber's contrast decreases slightly in 0° , 3° and 6° for all background luminances, although changes are lower than the 95% confidence error bar. Weber's law was clearly not satisfied between 9° and 15° (dashed lines in Fig. 2).

4. Model

A model was designed to calculate ΔL -values as a function of background luminance, eccentricity, and for the three different background/test field size combinations (Eq. (1)). This model contained adaptation and non-linear stages as suggested by classical psychophysical models (Adelson, 1982; Hayhoe, Benimoff, & Hood, 1987; Hayhoe, Levin, & Koshel, 1992; Snippe et al., 2000; Wilson, 1997). However these classical models needed to be updated based on new physiological findings about adaptation processes. Our model took into account such new evidence and could explain adaptation for a wide span of experimental conditions.

4.1. Mechanisms included in the model

Below we describe the different mechanisms that were considered. Note that optical effects, such as pre-receptor spectral transmittance or scattering in the subject's ocular media, have not been considered, however, their effect on tvi curves should be negligible because of the age of our participants. Concerning the light source and its spectral distribution, we focused our interest on the performance of the visual system under a typical halogen incandescent light source. Eq. (1) is the complete expression of our model, where L_T and L_b represent the test and background luminances, respectively; G_c is the contrast gain; $R(L_b)$ is the saturation response to background with σ and n representing the half-saturation constant and the Hill constant, respectively (Naka & Rushton, 1966); C_n is the minimum Weber contrast; N represents a visual noise term; and S represents the subtractive mechanism. The mathematical details of the model are shown in the Appendix A.

$$\Delta L = \left(\frac{\sigma_T^n}{\left[\frac{C_n R(L_b)}{C_n R(L_b) + R(L_b)} - 1 \right]} \right)^{1/n} + S + N - L_b \quad (1)$$

4.1.1. Contrast gain

Contrast gain is defined as the ratio of a change in visual response to a contrast change in the stimulation. It usually increases with background field luminance and it is different for cones and rods (Cao & Pokorny, 2010; Purpura, Kaplan, & Shapley, 1988). In the past, Murray and Plainis (2003) provided experimental data on contrast gain for different adaptation luminances, eccentricities, and spatial frequencies.

4.1.2. Subtractive mechanism

Based on the feedback existing between cones and horizontal cells (Wilson, 1997), the subtractive mechanism tends to reduce the effect of the background luminance as well as the necessary ΔL -values to detect the stimulus. Therefore, this mechanism has a more significant influence in the photopic range in which cones show the largest contribution to test detection (Raphael & Macleod, 2011).

4.1.3. Gain controls

Gain control is defined as the change in response gain of the retinal system under a luminance change (Shapley & Enroth-Cugell, 1984). It tends to decrease as the adaptation luminance increases in the photopic range (Rieke & Rudd, 2009). Dunn, Doan, Sampath, and Rieke (2006), Dunn et al. (2007) found, in physiological studies, different gain controls for cones and rods. According to these authors, the main adaptation site was placed at the ganglion cells under light levels similar to those employed in this work. Furthermore, in photopic levels, a molecular adaptation mechanism operating in the phototransduction cascade of

cones has been reported to affect visual sensitivity (Stockman, Langendörfer, Smithson, & Sharpe, 2006). This mechanism tends to increase cone sensitivity above low photopic luminances and under steady adaptation fields (Baker, 1949).

4.1.4. Spatial summation

Ricco's law states that, below a certain critical retinal area, ΔL -values are inversely proportional to the stimulated region. Consequently, detection thresholds for a 2° test are lower than those for a 0.45° test. In fact, this can be demonstrated when comparing the left and center panels in Fig. 1.

4.2. Influence of background/test sizes

The mechanisms included in our model can explain the detection thresholds that were measured under the three different background/test size conditions. We obtained contrast gains for our experimental conditions by interpolating Murray and Plainis's data (2003) to our luminances and eccentricities. We assumed that the fundamental spatial frequencies corresponding to 0.45° and 2° test sizes were around 1 c/deg and 0.25 c/deg, respectively. As reported by Murray and Plainis, contrast gain variations were negligible for spatial frequencies lower than 2 c/deg. Regarding the subtractive mechanism, the parameter, K_s , depending on both eccentricity and background size, was selected as the free parameter in the photopic range ($15 \text{ cd/m}^2 < L_b < 110 \text{ cd/m}^2$). This parameter, K_s , which modulates the feedback effect between cones and horizontal cells, was free to change with eccentricity and adaptation field size, but not with background luminance. In our model, g_c and g_r represent the effect of cone and rod gain control mechanisms, respectively. Data from physiological studies were used in our model (Dunn et al., 2006, 2007), weighted by the relative cone (a) and rod ($1-a$) contributions. These weighting coefficients changed with background luminance and eccentricity (Raphael & Macleod, 2011). A molecular mechanism was also considered (Baker, 1949; Stockman et al., 2006); it showed some influence in our model by slightly lowering the calculated thresholds when background luminances were higher than 80 cd/m^2 . This molecular mechanism is a cellular mechanism in the receptor cell that adjusts its operating range to conform to the ambient illumination, and operates in this range of luminances (Valeton & Van Norren, 1983). The additive effect of all these gain components represents the background gain (see Eq. (A.6) in the Appendix A). Finally, the difference between luminance thresholds measured with test sizes of 2° and 0.45° have been explained by the effect of spatial summation, represented in the model by the parameter K (see Appendix A, Eq. (A.9)). In Fig. 3, the observer-averaged tvi data at the six retinal locations are plotted, as well as the model fitted to the data.

4.2.1. Background/test $10^\circ/2^\circ$

As pointed out in Fig. 1, which shows the individual data, the triangles in Fig. 3 confirmed that Weber's law was fairly well followed in this background/stimulus size condition. The fitting procedure for this set of data consisted simply of calculating, for each eccentricity, the K_s -value that replicated our experimental threshold at $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$. This simple procedure also allowed the model (solid line) to reproduce the measured thresholds in the mesopic range very finely. In fact, the standard deviations of the experimental data relative to the calculated ones in the mesopic range were between 0.04 and 0.17 log units for the different eccentricities. The goodness of fit of our model for this condition was very good ($\chi^2 > 0.997$ for all the eccentricities). The K_s -values, as a function of eccentricity, are plotted in Fig. 4 with solid squares indicating the average measurements of the three subjects. This parameter, as well as the effect of the subtractive mechanism, increased with increasing eccentricity. This behavior is well correlated with

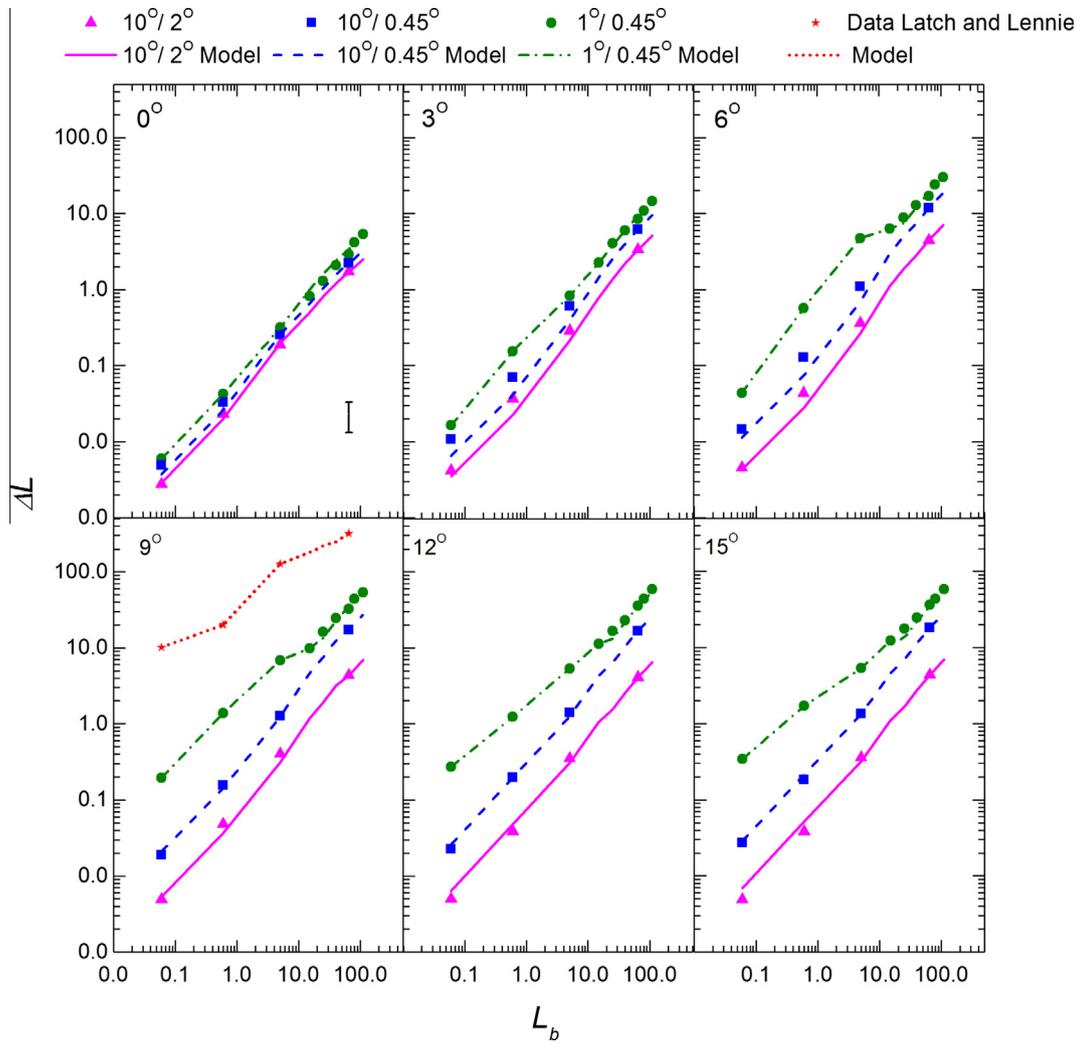


Fig. 3. Data (points) and predicted ΔL -values (continuous line for background/test $10^\circ/2^\circ$; dashed line for background/test $10^\circ/0.45^\circ$, dash-dotted line for $1^\circ/0.45^\circ$) are plotted as a function of L_b (cd/m^2) for each eccentricity (both in log scale). The experimentally estimated uncertainty (± 0.15 log units) is displayed in the first panel. Continuous and dashed lines run parallel to each other but with an increasing difference with eccentricity. However, dash-dotted line shows a greater increment in luminance thresholds for mesopic backgrounds than for photopic ones. Experimental data measured by Latch and Lennie (1977) are also displayed at the 9° eccentricity panel.

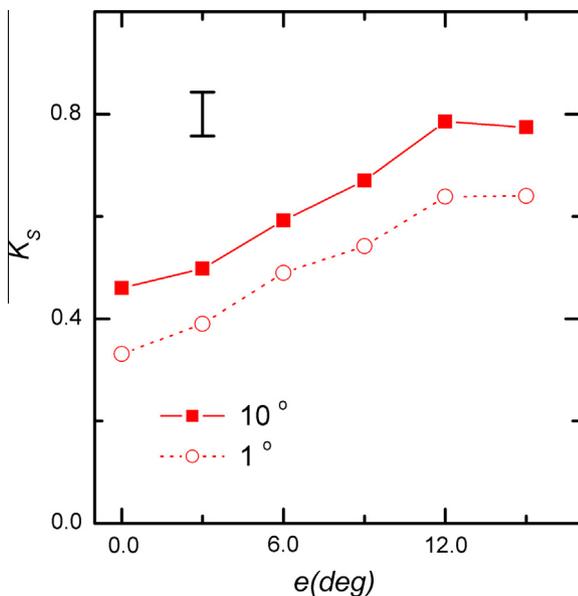


Fig. 4. K_s -values as a function of eccentricity for the average measurements of the three subjects, and both 10° and 1° background fields.

increasing horizontal cell dendritic size observed with increasing eccentricities (Rodieck, 1998; Wässle, Boycott, & Röhrenbeck, 1989). The error bar shown in the left panel of this figure represents a typical example of a 95% confidence interval. It was obtained according to the following. Random variations of the measured ΔL -value around the experimental uncertainty of ± 0.15 log units were simulated and the corresponding K_s -values were obtained. Two standard deviations defined the plotted error bar.

4.2.2. Background/test $10^\circ/0.45^\circ$

Squares in Fig. 3 show that, when the test size was reduced to 0.45° , *tvi* data moved upwards. This displacement was very similar, in log scale, for all background luminances and was larger for increasing eccentricities. This constancy in the threshold ratio was consistent with that found by Barlow (1958) for our range of background luminances, test angular sizes (2° and 0.45°) and test durations (40 ms), see Fig. 3 in Barlow (1958). The parameter K of the spatial summation mechanism allowed accounting for ΔL -values measured at these two stimuli size conditions. Starting from the model designed for the $10^\circ/2^\circ$ condition ($K = 1$), we recalculated K for each eccentricity in such a way that the model (dashed line) replicated the measured values (squares) at 60 cd/m^2 . Once more, the model also fitted very well to the experimental thresh-

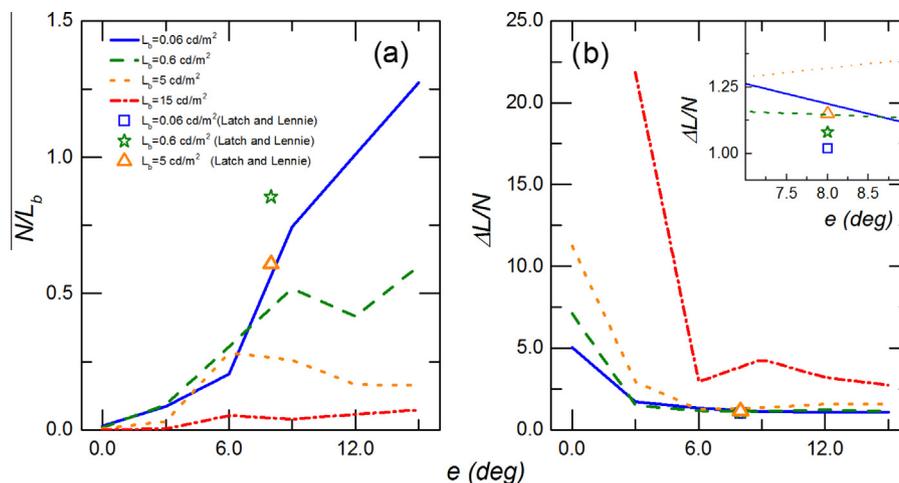


Fig. 5. (a) Variation of the ratio N/L_b as a function of eccentricity. (b) Variation of the signal-to-noise ratio as a function of eccentricity. Both figures have been plotted for the different mesopic background luminances under the $1^\circ/0.45^\circ$ condition. The values obtained when the model is fitted to Latch and Lennie (1977) data, measured at 8° eccentricity, are also included.

olds in the mesopic range. In all eccentricities the goodness of fit (χ^2) was higher than 0.968. The increments observed in K with increasing eccentricities are in agreement with previous studies (Barlow, 1958; Zuidema, Verschuure, Bouman, & Koenderink, 1981). These results will be commented on below.

4.2.3. Background/test $1^\circ/0.45^\circ$

Fig. 3 also shows averaged ΔL -values measured for small background and test field sizes (circles). When reducing the background field from 10° to 1° , tvi curves moved upwards again. This threshold increment in the photopic range can be ascribed either to the influence of background field size on the control gain (Tyler & Liu, 1996), or to the reduction in the subtractive mechanism (Hayhoe et al., 1992). We have followed this second hypothesis. Therefore, starting from the model adapted to the $10^\circ/0.45^\circ$ condition, the parameter K_s was recalculated for each eccentricity (open circles in Fig. 4). Since more data were available in the photopic range for this background/test field size condition, the new K_s -value was the one that minimized the standard deviation between the predicted and measured ΔL -values in this range. The standard deviations of the calculated data relative to the experimental data in the photopic range were between 0.02 log units and 0.10 log units for all eccentricities. Although this approach was sufficient for the model to explain the photopic data, in the mesopic range the elevation of thresholds was much more significant, especially for eccentricities $\geq 6^\circ$ (right column, Fig. 1). This elevation can be attributed to an increase in visual noise or to a reduction in retinal gain control triggered by visual noise. A simple way to fit the model to these data in the range 0.06 cd/m² < L_b < 15 cd/m² was to introduce a noise term N which affects the test detection and let it vary freely for each mesopic luminance and eccentricity in such a way that the model fits the experimental thresholds (Eq. (A.8)). For all eccentricities the goodness of fit (χ^2) was higher than 0.98.

The variation of the N/L_b ratio as a function of eccentricity for the background luminances in the range $0.06 < L_b < 15$ cd/m² is shown in Fig. 5a. The ratio N/L_b tended to increase with eccentricity in a more remarkable way for the lowest L_b -values. Interestingly this ratio had some relative maximum values for 0.6 and 5 cd/m² at 9° and 6° respectively. In Fig. 5b we also plotted the signal-to-noise ratio $\Delta L/N$ as a function of eccentricity for the background luminances in the range $0.06 < L_b < 15$ cd/m². As it is shown in this figure the highest values of this ratio were obtained, at all eccen-

tricitities, for the highest background luminance. In all cases, this ratio reached the highest value in fovea, whereas it looks constant within the range $0.06 < L_b < 5$ cd/m² for all off-axis eccentricities. The model results are plotted in Fig. 3.

4.3. Fit to Latch and Lennie (1977) data

In order to test the ability of this model to explain results obtained by other authors in similar experiments, we fitted the model to experimental thresholds obtained by Latch and Lennie (1977) in a rod-cone interaction experiment (Fig. 3, panel for 9°). The experimental data employed concerned the thresholds obtained by stimulating the peripheral retina at 8° eccentricity with a short-wavelength background field of $34'$ angular size in order to analyze rod influence on the detection of spots $10'$ in angular size presented for 10 ms.

We have fitted our model to the Latch and Lennie's data in the photopic range using the same procedure as with our data. In order to do this, we considered the retinal gain control information provided by Dunn et al. (2006, 2007). Since the background field size was very similar, we employed the same K_s -value we obtained for the $1^\circ/0.45^\circ$ combination at 9° eccentricity (see open circles in Fig. 4). The constant, K , accounts not only for spatial summation, but also temporal summation differences, and has been recalculated to obtain values compatible with those measured by Barlow (1958). As with our data, in the mesopic range we added a noise contribution in the modeling. On one hand, Fig. 5a contains the N/L_b ratio to optimize the model to Latch and Lennie (1977) results. As can be seen, their N/L_b -values were much higher than ours for the $1^\circ/0.45^\circ$ combination, particularly for $L_b = 0.06$ cd/m² where $N/L_b = 4.2$ (not included in the Fig. 5a. This significant effect of noise N that corresponds with significantly greater thresholds could be caused by the nature of the spectral power distribution of the background field employed in their experiment, which enhanced rod stimulation and therefore rod-cone interaction effects. It is interesting to remark that signal-to-noise ratio corresponding to Latch and Lennie's data agree very well with ours as shown in the inset in Fig. 5b.

5. Discussion and conclusions

Much progress has been made in the past regarding understanding tvi curves. However, these studies have usually been per-

formed at a particular retinal location, for a restricted interval of background luminances, or for a unique combination of background/test field sizes. Our work provided experimental tvi curves and an explanatory model that covered more than three orders of magnitude of background luminances (including mesopic and photopic ranges), retinal eccentricities from the fovea to 15° , and three different background/test field size combinations.

The main mechanisms explored with the model developed in this work were contrast gain, retinal gain control, and a subtractive mechanism. Most of the behavioral characteristics of these mechanisms have been described in the existing literature. These mechanisms underlie the threshold values measured when $0.06 \text{ cd/m}^2 < L_b < 110 \text{ cd/m}^2$, for all eccentricities, and at $10^\circ/2^\circ$ background/test field sizes (see triangles and the solid line in Fig. 3). The K_s parameter, which changes the strength of the subtractive effect, was set to vary freely with changes in eccentricity in the photopic range. Since this mechanism considers the feedback existing between cones and horizontal cells (Wilson, 1997), it has been quantified in such a way that the model fits our threshold values at $L_b = 60 \text{ cd/m}^2$, where the rod contribution is negligible. The same procedure has been employed for the $1^\circ/0.45^\circ$ background/test field combination. In Fig. 4, we can see how K_s changes with eccentricity and background field sizes. In fact, this influence of the background field size on the subtractive mechanism strength was pointed out by Burkhardt (1995). The explanation for this psychophysical effect can be related to the underlying physiology (Klaassen et al., 2012; VanLeeuwen et al., 2009). Although the horizontal cell density increases slightly with eccentricity up to 3° , and afterwards decreases, our measured K_s -parameters increase with eccentricity in a very similar way to how the dendritic field size increases in these cells (Rodieck, 1998). Furthermore, some studies on the primate retina have shown an increase in the horizontal cell receptive fields with eccentricity (Wässle et al., 1989). This would explain the results shown in Fig. 4.

For all these background luminance ranges, when the test size was reduced from 2° to 0.45° , threshold values increased due to a lack of spatial summation (see squares and the dashed line in Fig. 3). According to our measurements, this increment was higher for increasing eccentricities, but was independent of background luminances. As pointed out previously, this result was consonant with measurements performed by Barlow (1958) at these background luminances and for this range of angular test sizes and test durations. In a recent work, Kao and Chen (2012) quantified this effect of test size and eccentricity on thresholds and related it to receptive field sizes. Another recent work, performed at a cortical level, showed that the receptive field sizes increased with increasing eccentricity (Dumoulin & Wandell, 2008).

Threshold values increased when the background field size was reduced from 10° to 1° . This increment was particularly important at higher eccentricities and at lower background luminances; i.e., in those conditions where rod contributions to adaptation and/or detection were more significant. This has also been observed by other authors (Buck et al., 1979; Latch & Lennie, 1977; Temme & Frumkes, 1977). In the photopic range, this increment could be explained by a decrease in the subtractive mechanism strength. However, in the mesopic range, additional effects must be involved. Two different explanations have been offered in the literature for the increment in tvi curves in the mesopic range; i.e., a decrease in retinal gain or an increase in visual noise (Barlow, 1957; Shapley & Enroth-Cugell, 1984). The first explanation assumes that increasing luminances in the visual field produce changes in the retinal properties leading to adaptation. The second explanation assumes that quanta fluctuations may produce increments in luminance thresholds, particularly at low light levels. The debate currently continues, but more modern theories are attempting to combine both explanations (Brown & Rudd, 1998;

Rieke & Rudd, 2009; Schwartz & Rieke, 2013). In these experimental conditions our model explains the increase thresholds as a result of a significant increment of noise which affects directly to test detection, or indirectly through a decrease in the retinal gain control (see Eq. (A.8)). In fact, other authors have observed an increase in visual noise at lower background luminances (Schwartz & Rieke, 2013).

On the one hand, the anomalous increase of luminance thresholds in the mesopic range only for the $1^\circ/0.45^\circ$ conditions, but not for the 10° background size is in agreement with previous experiments like those performed by Aguilar and Stiles (1954) with a 20° background size and a 9° test size at 9° of eccentricity. They did not find these threshold elevations. On the other hand, Fig. 5a shows that noise effects were reduced significantly for the $1/0.45^\circ$ condition as background luminance increased ($L_b = 15 \text{ cd/m}^2$). In this background luminance condition, $\Delta L/N$ tends to increase significantly for all retinal eccentricities (Fig. 5b), which seems to point out that -in terms of adaptation- a larger size in a mesopic background field (10°) produces an inhibitory effect on noise in a similar way as it is produced with a smaller background field size (1°) at photopic luminances, though different causes could be involved. In fact, in experiments conducted under small background field sizes, lower than 2° (Bauer, Frumkes, & Holstein, 1983; Bauer, Frumkes, & Nygaard, 1983; Latch & Lennie, 1977), significantly increased luminance thresholds were obtained in the mesopic range at off-axis locations.

Note that in our experiment we have not attempted to perform spectrally selective stimulation of rods or cones. As can be seen in Fig. 5a an increase in the N/L_b ratio with eccentricity is observed, which is more relevant for the lowest background luminances. We hypothesize that the relative maxima observed in this figure for 5 and 0.6 cd/m^2 at 6° and 9° of eccentricity respectively might be due to rod-cone interaction effects. In an experiment where spectral stimulation of rods is intended (Latch & Lennie, 1977), the obtained N/L_b -values were much higher than ours at these background luminances and eccentricities. In fact, in another experiment with spectral selection of the stimulated background Bauer, Frumkes, and Nygaard (1983); Bauer, Frumkes, and Holstein (1983) developed a model that attributed these threshold elevations to rod-cone interactions, which could be explained in terms of a noise mechanism. Their model included an inhibitory spatial summator operator whose strength increased significantly with increasing background size and whose effect was to cancel any rod influence on cone detection thresholds for backgrounds greater than 2° . Following to Bauer et al. reasoning, we hypothesize that the increasing N/L_b -values for all mesopic background luminances, particularly for the lowest ones (solid curve in Fig. 5a) were due to increasing rod contribution.

More interesting conclusions arise from the analysis of Fig. 5b. The increasing signal-to-noise ratio observed in fovea with increasing background luminances reveals that, at this retinal location detection is limited mostly by the classical adaptation mechanisms: contrast gain, retinal gain control, etc. In this situation cones are the photoreceptors primarily involved in the whole process. At off-axis locations the very low $\Delta L/N$ values reached at 6° eccentricity for all mesopic luminances, seems to indicate that detection is mainly conditioned by noise, i.e. noise N is the most relevant limiting mechanism of the visual sensitivity. Since noise increases with eccentricity, as shown in Fig. 5a, it is reasonable that these signal-to-noise ratios keep constant and close to unity for further eccentricities and for all mesopic background luminances. In fact, this argument would also explain why the $\Delta L/N$ values calculated from data obtained in the Latch and Lennie's experiment were even lower than ours. Once more, in this experiment rod contribution to adaptation is enhanced by selective spectral stimulation which would produce greater noise effects according to our previous argument.

When analyzing the way the noise term N has been introduced in our model (see Eq. (A.4)), one can attribute the observed effects directly to noise or indirectly to a retinal gain control decrease triggered by noise during the test presentation. Such interpretation is not new (Brown & Rudd, 1998; Donner, Copenhagen, & Reuter, 1990; Rieke & Rudd, 2009; Schwartz & Rieke, 2013). In those experimental conditions dominated by cones (photopic luminances or foveal detection), cone gain control is fast enough to change during the 40 ms the test is presented in such a way that noise effects are minimized. Opposite, at off-axis eccentricities and at mesopic luminances levels, rod gain control cannot be activated during test presentation due to their slower nature (Barbur, 1982; Cao, Zele, & Pokorny, 2007; MacLeod, 1972; Sharpe, Stockman, & MacLeod, 1989; Sun, Pokorny, & Smith, 2001; Van den Berg & Spekreijse, 1977; Zele, Maynard, & Feigl, 2013). In these conditions visual noise cannot be inhibited. These effects are not appreciated when the background field size is increased up to 10° , since the subtractive mechanism and gain control are intense enough to compensate noise effects. In any case, this experiment was not designed to elucidate between the involvement of visual noise or the gain control variation triggered by noise.

As a final conclusion, the model developed in this work was able to explain the measured detection luminance thresholds by considering and quantifying the different mechanisms involved when a change in the background luminance, eccentricity, or background/test size was produced. The subtractive mechanism strength was more significant for increasing eccentricities and for higher background field sizes. The spatial summation was not complete for 0.45° test sizes and this lack of summation increased with increasing eccentricities. According to our model, visual noise or a retinal gain control triggered by visual noise play an important role in the elevation of luminance thresholds in the mesopic range for 1° background fields.

Disclosure

The authors report no conflicts of interest and have no proprietary interest in any of the materials mentioned in this article.

Acknowledgments

The authors acknowledge Dr. Dingcai Cao for his useful suggestions on the manuscript. The authors also acknowledge the Spanish Ministerio de Economía y Competitividad, the Dirección General de Tráfico, and the Consejería de Educación y Cultura de Castilla y León under contracts FIS2011-22871, SPIP20141271, and VA005A11-2 respectively for their financial support. Dr J.A. Aparicio wants to express his personal acknowledgment to the Organización Nacional de Ciegos de España (ONCE) for help. Dr. L. Issolio thanks the support provided by grants PIUNT E519, CONICET PIP553 and ANPCyT PICT11 1807. Dr. Pablo Barrionuevo acknowledges NIH core grant EY001792 and unrestricted departmental award from Research to Prevent Blindness.

Appendix A

The model employed in this study predicted luminance threshold values; i.e., ΔL . It was based on a previous model developed by Barrionuevo et al. (2013). ΔL -values come from the Weber contrast expression (Eq. (A.1)). It is assumed, as usual, that the minimum Weber contrast necessary for detection, C_n , is at least that corresponding to the visual noise ($C_n = 0.01$).

$$C_n = \frac{L_T - L_b}{L_b} = \frac{\Delta L}{L_b} \quad (\text{A.1})$$

However, in order to analyze the mechanisms involved in the visual adaptation process, luminance values are substituted in Eq. (A.1) by cell responses to the light levels involved (Eq. (A.2)) (Shapley & Enroth-Cugell, 1984):

$$C_n = G_c \frac{R(L_T) - R(L_b)}{R(L_b)} \quad (\text{A.2})$$

with L_T and L_b as the test and background luminances, respectively, and G_c as the contrast gain involved, whose values for the different eccentricities and luminances have been taken by interpolation from those measured by Murray and Plainis (2003). In Eq. (A.2), we called $R(L_b)$ and $R(L_T)$ as the responses to background and test luminances, respectively. They can be obtained from the Naka-Rushton expression (Naka & Rushton, 1966):

$$R(L_b) = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma}{g_b(L_b - S)} \right]^n} \quad (\text{A.3})$$

$$R(L_T) = \frac{1}{1 + \left[\frac{\sigma}{g_r(L_T - S - N)} \right]^n} \quad (\text{A.4})$$

In Eqs. (A.3) and (A.4), σ and n represent the half-saturation constant and the Hill constant, respectively. These constants were taken from Adelson (1982). N represents a visual noise term which appears in the detection process and is allowed to take non null values only in the mesopic range of background luminances and for all off-axis eccentricities. S represents the subtractive mechanism, which reduces the background luminance. According to previous proposals (Barrionuevo, Colombo, & Issolio, 2013). S is given by:

$$\frac{dS}{dt} + \frac{g_m}{\tau} S = K_s L_b \frac{g_m}{\tau} \quad (\text{A.5})$$

In Eq. (A.5) t represents the exposure time, τ is a constant time, g_m is the factor that modifies the speed of the mechanism to reach a stable state, and K_s is a value related to the feedback signal coming from the horizontal cells (Wilson, 1997). In this work, we assumed that the parameter K_s depends on both eccentricity and background adaptation size. In Eqs. (A.3) and (A.4), g_b represent the retinal gain control for the background. It informs the combined effect of cone and rod responses to luminous stimulus according to:

$$g_b = g_c aM + g_r(1 - a) \quad (\text{A.6})$$

where g_r and g_c are the rod and cone gain controls, respectively (Dunn, Lankheet, & Rieke, 2007; Dunn et al., 2006) and a is the relative cone contribution (Raphael & Macleod, 2011). In Eq. (A.6), M represents a molecular mechanism affecting the cone gain control. This mechanism appears in steady adaptation fields at low photopic luminances (Stockman et al., 2006). This is given by the expression:

$$M = \frac{1}{1 + \left(\frac{L_b}{L_i} \right)^n} \quad (\text{A.7})$$

where L_i is the luminance where M reaches its half value.

Finally, ΔL is obtained by substituting all terms defined in Eqs. (A.3) to (A.7) in Eq. (A.2).

$$\Delta L = \left(\frac{\sigma_T^n}{\left[\frac{C_n R(L_b)}{G_c} + R(L_b) \right] - 1} \right)^{1/n} + S + N - L_b \quad (\text{A.8})$$

In cases where spatial summation is not complete (test size 0.45°), $\Delta L_{0.45^\circ}$ can be related to ΔL_{2° by simply multiplying by a constant K , which depends on eccentricity but not on background luminance.

Table A1

Values employed for the different parameters and constants used in the model. The values or the bibliographic source are indicated. In those cases where the parameter has been used as a free parameter to fit the model to the experimental data, an explanation is provided.

Magnitude	Employed value or bibliographic source
Contrast gain data G_c	Murray and Plainis (2003)
Half saturation constant σ	0.2 cd/m ²
Hill constant n	1.0
Cone gain control g_c	Dunn et al. (2007)
Rod gain control g_r	Dunn et al. (2006)
Relative cone contribution a	Raphael and Macleod (2011)
L_i (molecular mechanism)	80 cd/m ²
g_m τ	Barrionuevo et al. (2013)
K_s	Free parameter used to fit the model to the subset of photopic data (60 cd/m ²) in case of 10°/2° and 10°/0.45° combinations, and between 25 and 110 cd/m ² for 1°/0.45°, see Fig. 4
N	Free parameter used to fit the model to the subset of mesopic data in case of the 1°/0.45° field sizes combination
K	Free parameter, dependent on eccentricity, used to relate threshold luminances measured under 10°/2° and 10°/0.45° field sizes combinations

$$\Delta L_{0.45^\circ} = K \Delta L_{2^\circ} \quad (\text{A.9})$$

Finally, a summary of the specific values employed in the model for the different magnitudes considered or the bibliographic sources they were taken from, are listed in Table A1

References

- Adelson, E. H. (1982). Saturation and adaptation in the rod system. *Vision Research*, 22(10), 1299–1312. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(82\)90143-2](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(82)90143-2).
- Aguilar, M., & Stiles, W. S. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of stimulation. *Journal of Modern Optics*, 1(1), 59–65. <http://dx.doi.org/10.1080/713818657>.
- Baker, H. D. (1949). The course of foveal light adaptation measured by the threshold. *Journal of the Optical Society of America*, 39(2), 172–179. <http://dx.doi.org/10.1364/JOSA.39.000172>.
- Barbur, J. L. (1982). Reaction-time determination of the latency between visual signals generated by rods and cones. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 2(3), 179–185. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-1313.1982.tb00175.x>.
- Barlow, H. B. (1957). Noise and the visual threshold. *Nature*, 180(4599), 1405. <http://dx.doi.org/10.1038/1801405a0>.
- Barlow, H. B. (1958). Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. *Journal of Physiology – London*, 141(2), 337–350. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1958.sp005978>.
- Barlow, H. B. (1965). Optic nerve impulses and Weber's law. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 30, 539–546. <http://dx.doi.org/10.1101/SQ.1965.030.01.052>.
- Barrionuevo, P. A., Colombo, E. M., & Issolio, L. A. (2013). Retinal mesopic adaptation model for brightness perception under transient glare. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 30(6), 1236–1247. <http://dx.doi.org/10.1364/JOSAA.30.001236>.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E., & Nygaard, R. W. (1983a). The signal-to-noise characteristics of rod-cone interaction. *Journal of Physiology – London*, 337, 101–119. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014614>.
- Bauer, G. M., Frumkes, T. E., & Holstein, G. R. (1983b). The influence of rod light and dark adaptation upon rod-cone interaction. *Journal of Physiology – London*, 337, 121–135. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014615>.
- Buck, S. L., Peeples, D. R., & Makous, W. (1979). Spatial patterns of rod-cone interaction. *Vision Research*, 19(7), 775–782. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(79\)90153-6](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(79)90153-6).
- Brown, L. G., & Rudd, M. E. (1998). Evidence for a noise gain control mechanism in human vision. *Vision Research*, 38(13), 1925–1933. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00400-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00400-8).
- Buck, S. L. (2004). Rod-cone interactions in human vision. In L. M. Chalupa & J. S. Werner (Eds.), *The Visual Neuroscience* (Vol. 1, pp. 863–878). Cambridge: MIT Press Mass.
- Buck, S. L. (2014). The interaction of rod and cone signals: Pathways and psychophysics. In J. S. Werner & L. M. Chalupa (Eds.), *The new visual neurosciences* (pp. 485–497). Cambridge: MIT Press Mass.
- Burkhardt, D. A. (1995). The influence of center-surround antagonism on light adaptation in cones in the retina of the turtle. *Visual Neuroscience*, 12(5), 877–885. <http://dx.doi.org/10.1017/S0952523800009433>.
- Cao, D., Zele, A. J., & Pokorny, J. (2007). Linking impulse response functions to reaction time: Rod and cone reaction time data and a computational model. *Vision Research*, 47(8), 1060–1074. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2006.11.027>.
- Cao, D., & Pokorny, J. (2010). Rod and cone contrast gains derived from reaction time distribution modeling. *Journal of Vision*, 10(2), 1–15. <http://dx.doi.org/10.1167/10.2.11>.
- Croner, L. J., & Kaplan, E. (1994). Receptive fields of P and M ganglion cells across the primate retina. *Vision Research*, 35(1), 7–24.
- Crook, J. D., Packer, O. S., Troy, J. B., & Dacey, D. M. (2014). Synaptic mechanisms of color and luminance coding: Rediscovering the X–Y-cell dichotomy in primate retinal ganglion cells. In J. S. Werner & L. M. Chalupa (Eds.), *The new visual neurosci* (pp. 123–144). Cambridge: MIT Press Mass.
- Curcio, C. A., Sloan, K. R., Kalina, R. E., & Hendrickson, A. E. (1990). Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292(4), 497–523. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.902920402>.
- Demb, J. B. (2008). Functional circuitry of visual adaptation in the retina. *Journal of Physiology*, 586, 4377–4384. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.2008.156638>.
- Donner, K., Copenhagen, D., & Reuter, T. (1990). Weber and noise adaptation in the retina of the toad *Bufo marinus*. *Journal of General Physiology*, 95, 733–753. <http://dx.doi.org/10.1085/jgp.95.4.733>.
- Donner, K. (1992). Noise and the absolute thresholds of cone and rod vision. *Vision Research*, 32, 853–866. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(92\)90028-H](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(92)90028-H).
- Dumoulin, S. O., & Wandell, B. A. (2008). Population receptive field estimates in human visual cortex. *NeuroImage*, 39(2), 647–660. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.09.034>.
- Dunn, F. A., Doan, T., Sampath, A. P., & Rieke, F. (2006). Controlling the gain of rod-mediated signals in the mammalian retina. *Journal of Neuroscience*, 26(15), 3959–3970. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5148-05.2006>.
- Dunn, F. A., Lankheet, M. J., & Rieke, F. (2007). Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449, 603–606. <http://dx.doi.org/10.1038/nature06150>.
- Freeman, D. K., Graña, G., & Passaglia, C. L. (2010). Retinal ganglion cell adaptation to small luminance fluctuations. *Journal of Neurophysiology*, 104(2), 704–712. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00767.2009>.
- Garway-Heath, D. F., Caprioli, J., Fitzke, F. W., & Hitchings, R. A. (2000). Scaling the hill of vision: The physiological relationship between light sensitivity and ganglion cell numbers. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 41(7), 1774–1782.
- Heine, W. F., & Passaglia, C. L. (2011). Spatial receptive field properties of rat retinal ganglion cells. *Visual Neuroscience*, 28(5), 403–417. <http://dx.doi.org/10.1017/S0952523811000307>.
- Hayhoe, M. M., Benimoff, N. I., & Hood, D. C. (1987). The time-course of multiplicative and subtractive adaptation process. *Vision Research*, 27(11), 1981–1996. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(87\)90062-9](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(87)90062-9).
- Hayhoe, M. M., Levin, M. E., & Koshel, R. J. (1992). Subtractive processes in light adaptation. *Vision Research*, 32(2), 323–333. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(92\)90142-6](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(92)90142-6).
- Hood, D., & Finkelstein, M. (1986). Sensitivity to light. In K. Boff, L. Kaufman, & J. Thomas (Eds.), *Handbook of perception and human performance* (Vol. 1, pp. 5.1–5.66). New York: Wiley-Interscience.
- Jarsky, T., Cembrowski, M., Logan, S. M., Kath, W. L., Riecke, H., Demb, J. B., & Singer, J. H. (2011). A synaptic mechanism for retinal adaptation to luminance and contrast. *Journal of Neuroscience*, 31(30), 11003–11015. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2631-11.2011>.
- Joselevitch, C., & Kamermans, M. (2013). Gain control in the outer retina. In *Proceedings of the 10th international congress on cell biology* (pp. 153–157).
- Kao, C., & Chen, C. (2012). Seeing visual word forms: Spatial summation, eccentricity and spatial configuration. *Vision Research*, 62, 57–65. <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2012.03.015>.
- Klaassen, L. J., Fahrenfort, I., & Kamermans, M. (2012). Connexin hemichannel mediated ephaptic inhibition in the retina. *Brain Research*, 1487, 25–38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.brainres.2012.04.059>.
- Latch, M., & Lennie, P. (1977). Rod cone interaction in light adaptation. *Journal of Physiology – London*, 269, 517–534. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1977.sp011912>.
- MacLeod, D. I. (1972). Rods cancel cones in flicker. *Nature*, 235(5334), 173–174.
- 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 and Physiological Optics*, 31(6), 615–624. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-1313.2011.00859.x>.

- Murray, I. J., & Plainis, S. (2003). Contrast coding and magno/parvo segregation revealed in reaction time studies. *Vision Research*, 43(25), 2707–2719. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(03\)00408-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00408-5).
- Naka, K. I., & Rushton, W. A. (1966). S-potentials from colour units in the retina of fish (Cyprinidae). *Journal of Physiology – London*, 185(3), 536–555. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.1966.sp008001>.
- Osterberg, G. (1935). Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica Supplement*, 13(6), 1–102.
- Purpura, K., Kaplan, E., & Shapley, R. M. (1988). Background light and the contrast gain of primate P and M retinal ganglion cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85(12), 4534–4537. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.85.12.4534>.
- Raphael, S., & Macleod, D. I. A. (2011). Mesopic luminance assessed with minimum motion photometry. *Journal of Vision*, 11(9), 1–21. <http://dx.doi.org/10.1167/11.9.1>.
- Redmond, T., Zlatkova, M. B., Vassilev, A., Garway-Heath, D. F., & Anderson, R. S. (2013). Changes in Ricco's area with background luminance in the S-cone pathway. *Optometry & Vision Sciences*, 90(1), 66–74. <http://dx.doi.org/10.1097/OPX.0b013e318278fc2b>.
- Rieke, F., & Rudd, M. E. (2009). The challenges natural images pose for visual adaptation. *Neuron*, 64(5), 605–616. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2009.11.028>.
- Rodieke, R. W. (1998). *The first steps in seeing* (1st ed., pp. 231–234). Washington: Sinauer Associates Inc.
- Schwartz, G. W., & Rieke, F. (2013). Controlling gain one photon at a time. *eLife*, 2, e00467. <http://dx.doi.org/10.7554/eLife.00467>.
- Shapley, R., & Enroth-Cugell, C. (1984). Chapter 9 visual adaptation and retinal gain controls. *Progress in Retinal Research*, 3, 263–346. [http://dx.doi.org/10.1016/0278-4327\(84\)90011-7](http://dx.doi.org/10.1016/0278-4327(84)90011-7).
- Sharpe, L. T., Stockman, A., & MacLeod, D. I. (1989). Rod flicker perception: Scotopic duality, phase lags and destructive interference. *Vision Research*, 29(11), 1539–1559. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(89\)90137-5](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(89)90137-5).
- Smith, V. C., & Pokorny, J. (2003). Color matching and color discrimination. In S. K. Shevell (Ed.), *The science of color* (2nd ed., pp. 103–148). Amsterdam: Elsevier.
- Snippe, H. P., Poot, L., & van Hateren, J. H. (2000). A temporal model for early vision that explains detection thresholds for light pulses on flickering backgrounds. *Visual Neuroscience*, 17(3), 449–462. <http://dx.doi.org/10.1017/S0952523800173110>.
- Snippe, H. P., Poot, L., & van Hateren, J. H. (2004). Asymmetric dynamics of adaptation after onset and offset of flicker. *Journal of Vision*, 4(1), 1–12. <http://dx.doi.org/10.1167/4.1.1>.
- Stockman, A., & Sharpe, L. T. (2006). Into the twilight zone: The complexities of mesopic vision and luminous efficiency. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 26(3), 225–239. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-1313.2006.00325.x>.
- Stockman, A., Langendörfer, M., Smithson, H. E., & Sharpe, L. T. (2006). Human cone light adaptation: From behavioral measurements to molecular mechanisms. *Journal of Vision*, 6(11), 1194–1213. <http://dx.doi.org/10.1167/6.11.5>.
- Stockman, A., Petrova, D., & Henning, G. B. (2014). Color and brightness encoded in a common L- and M-cone pathway with expansive and compressive nonlinearities. *Journal of Vision*, 14(3), 1–32. <http://dx.doi.org/10.1167/14.3.1>.
- Sun, H., Pokorny, J., & Smith, V. C. (2001). Rod-cone interactions assessed in inferred magnocellular and parvocellular postreceptoral pathways. *Journal of Vision*, 1(1), 42–54. <http://dx.doi.org/10.1167/1.1.5>.
- Temme, L. A., & Frumkes, T. E. (1977). Rod-cone interaction in human scotopic vision 3. Rods influence cone increment thresholds. *Vision Research*, 17(6), 681–685. [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(77\)80002-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(77)80002-3).
- Thoreson, W. B., & Mangel, S. C. (2012). Lateral interactions in the outer retina. *Progress in Retinal and Eye Research*, 31, 407–441. <http://dx.doi.org/10.1016/j.preteyeres.2012.04.003>.
- Tyler, C. W., & Liu, L. (1996). Saturation revealed by clamping the gain of the retinal light response. *Vision Research*, 36(16), 2553–2562. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(95\)00298-7](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(95)00298-7).
- Valeton, J. R., & Van Norren, D. (1983). Light adaptation of primate cones – An analysis based on extracellular data. *Vision Research*, 23(12), 1539–1547. [http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989\(83\)90167-0](http://dx.doi.org/10.1016/0042-6989(83)90167-0).
- Van den Berg, T. J., & Spekreijse, H. (1977). Interaction between rod and cone signals studied with temporal sine wave stimulation. *Journal of the Optical Society of America*, 67(9), 1210–1217. <http://dx.doi.org/10.1364/JOSA.67.001210>.
- VanLeeuwen, M., Fahrenfort, I., Sjoerdsma, T., Numan, R., & Kamermans, M. (2009). Lateral gain control in the outer retina leads to potentiation of center responses of retinal neurons. *Journal of Neuroscience*, 29(19), 6358–6366. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5834-08.2009>.
- Wässle, H., Boycott, B. B., & Röhrenbeck, J. (1989). Horizontal cells in the monkey retina: Cone connections and dendritic network. *European Journal of Neuroscience*, 1(5), 421–435. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1460-9568.1989.tb00350.x>.
- Wilson, H. R. (1997). A neural model of foveal light adaptation and afterimage formation. *Visual Neuroscience*, 14(3), 403–423. <http://dx.doi.org/10.1017/S095252380012098>.
- Zeile, A. J., & Cao, D. (2015). Vision under mesopic and scotopic illumination. *Frontiers in Psychology*, 5, 1594. <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01594>.
- Zeile, A. J., Maynard, M. L., & Feigl, B. (2013). Rod and cone pathway signaling and interaction under mesopic illumination. *Journal of Vision*, 13(1), 21. <http://dx.doi.org/10.1167/13.1.21>.
- Zuidema, P., Verschuure, H., Bouman, M. A., & Koenderink, J. J. (1981). Spatial and temporal summation in the human dark-adapted retina. *Journal of the Optical Society of America*, 71(12), 1472–1480. <http://dx.doi.org/10.1364/JOSA.71.001472>.