

Características básicas do sistema detector

**José Ramón Flores Seijas
Elena López Lago**

**Área de Óptica
Departamento de Física Aplicada
Facultade de Óptica e Optometría**

unidadesdidácticas
UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA



Esta obra atópase baixo unha licenza internacional Creative Commons BY-NC-ND 4.0. Calquera forma de reprodución, distribución, comunicación pública ou transformación desta obra non incluída na licenza Creative Commons BY-NC-ND 4.0 só pode ser realizada coa autorización expresa dos titulares, salvo excepción prevista pola lei. Pode acceder Vde. ao texto completo da licenza nesta ligazón: <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.gl>

© Universidade de Santiago de Compostela, 2014

Deseño e maquetación

J. M. Gairí

Edita

Edicións USC

<https://www.usc.gal/publicacions>

DOI

<https://dx.doi.org/10.15304/9788416183357>

MATERIA: Óptica Visual e Percepción

TITULACIÓN: Grao de Óptica e Optometría

PROGRAMA XERAL DO CURSO

Localización da presente unidade didáctica

BLOQUE I. O OLLO COMO SISTEMA ÓPTICO

Unidade I. Formación de imaxe: modelos esquemáticos de ollo

Introdución

Tipos de modelos esquemáticos de ollo

Oullo teórico completo de *Le Grand* non acomodado

Oullo emétrope e amétrope

Oullo acomodado

Unidade II. Acomodación

Estímulo da acomodación

Oullo non acomodado: punto remoto

Oullo acomodado: punto próximo

Zona de visión nítida

Medida da acomodación. Amplitude de acomodación

Variacións da amplitude de acomodación coa idade: presbitia

Afacia

Unidade III. Imaxes retinianas

Introdución

Tamaño da imaxe retiniana dun obxecto puntual

Tamaño da imaxe retiniana dun obxecto extenso

Profundidade de campo

Unidade IV. Ametropías esféricas

Introdución

Fundamentos da compensación de ametropías

Corrección con lente delgada

Corrección da presbitia

Corrección con lente grossa

Corrección con lente de contacto

Visión baixo a auga

Unidade V. Ametropías astigmáticas

Introdución

Lentes astigmáticas

O feixe astigmático

Astigmatismo ocular

Imaxes retinianas. Ampliación de lente

BLOQUE II. O OLLO COMO DETECTOR DE IMAXES**Unidade VI. Características básicas do sistema detector**

- A retina humana
- Fotometría
- Iluminación retiniana
- Adaptación a iluminación ambiental

Unidade VII. Visión espacial: características, mecanismos e límites

- Introdución
- Resolución espacial
- Calidade de imaxe retiniana
- Mostraxe espacial e detección nos fotorreceptores
- Mecanismos da visión espacial
- Visión de formas
- Ilusións ópticas

Unidade VIII. Visión temporal

- Introdución
- Estímulos breves
- Estímulos periódicos
- Percepción do movemento

Unidade IX. Visión cromática

- Percepción cromática
- Espazo tricromático
- Base fisiolóxicas da visión cromática
- Anomalías da visión cromática
- Tests para detectar as anomalías

ÍNDICE

PRESENTACIÓN

OBXECTIVOS

METODOLOXÍA

AVALIACIÓN

CONTIDOS BÁSICOS

1. A retina humana
 - 1.1. Topografía da retina
 - 1.2. Excentricidade e campo visual
 - 1.3. Sistema fotópico e escotópico
 - 1.3.1. Fotorreceptores
 - 1.3.2. Distribución dos fotorreceptores
 - 1.3.3. Convergencia e resolución
 - 1.3.4. Adición espacial
 - 1.3.5. Adición temporal
2. Fotometría
 - 2.1. Conceptos preliminares
 - 2.1.1. Fonte
 - 2.1.2. Ángulo sólido
 - 2.1.3. Elemento de área proxectada
 - 2.2. Espectro visíbel e eficiencia luminosa espectral
 - 2.3. Grandezas fotométricas
 - 2.3.1. Outras unidades
 - 2.3.2. Relación entre a intensidade luminosa e a iluminancia
3. Iluminancia retiniana
 - 3.1. Cálculo da iluminancia retiniana
 - 3.2. Variación do tamaño da pupila.
 - 3.3. Efecto Stiles-Crawford
4. Adaptación á iluminación ambiental
 - 4.1. Adaptación a escuridade
 - 4.1.1. Condicións experimentais
 - 4.1.2. O valor do limiar absoluto
 - 4.1.3. Medidas psicofísicas

4.2. Adaptación a luz

4.2.1. Limiar diferencial

4.2.2. Adaptación a luz do sistema escotópico

4.2.3. Adaptación á luz do sistema fotópico

4.2.4. Intervalo de adaptación á luz ambiente

BIBLIOGRAFÍA

APÉNDICE

Excentricidade e posición na retina

PRESENTACIÓN

O proceso da visión pode dividirse en 3 etapas:

1. Formación da imaxe, o ollo funciona como un sistema óptico que forma imaxes dos obxectos exteriores sobre a súa parte posterior: a retina.
2. Adquisición da imaxe, i.e. a transdución dos sinais ópticos en sinais neurais, que se leva a cabo nas células fotorreceptoras da retina.
3. Tratamento das imaxes, que se realiza en parte na propia retina, mais fundamentalmente no córtex visual.

Estas 3 etapas permiten que o noso sistema visual constrúa, en tempo real, unha representación mental do mundo exterior, elaborada coas imaxes que se están formando continuamente nas nosas retinas, mais tamén e dun xeito decisivo, con outra información que ten almacenada o noso cerebro correspondente a imaxes retinianas anteriores. Esta representación mental depende lóxicamente das características físicas e fisiolóxicas do noso ollo, especialmente da nosa retina.

Nos temas I a V estúdase a primeira etapa da visión, entanto os temas VI a IX están dedicados as outras dúas etapas. Cómpre esclarecer que a adquisición e o tratamento das imaxes están intimamente ligados, e o seu estudo resulta moi complexo e necesariamente multidisciplinar, para o cal é preciso utilizar coñecementos e técnicas de varias disciplinas da física, da medicina e da psicoloxía.

O presente tema serve como unha introdución a esta difícil e apaixonante materia. Está dividido en 4 seccións nas que se estudan:

- a retina humana dun punto de vista funcional;
- a fotometría, i.e. a ciencia da medida da radiación electromagnética por un fotodetector particular, o ollo humano;
- a iluminación retiniana, como se calcula en función da fonte de luz e a súa relación coa pupila; e finalmente
- a notábel capacidade de adaptación do ollo a iluminación ambiental, aproveitando para presentar o concepto de limiar luminoso, absoluto e diferencial.

OBXECTIVOS

Nesta unidade didáctica fornécense ao alumno da Facultade de Óptica e Optometría coñecementos básicos para o estudo do ollo humano como detector de imaxes, e da percepción visual. Preténdense atinxir os seguintes obxectivos.

- Que sexa consciente da influencia da anatomía e fisioloxía da retina no funcionamento do ollo como detector de imaxes.
- Que obteña uns coñecementos mínimos de fotometría que lle permitan entender os textos de óptica visual.
- Que comprenda a relación entre a iluminación exterior e a retiniana, a súa relación co tamaño da pupila, e co efecto Stiles-Crawford.

- Que sexa consciente da enorme capacidade de adaptación do noso ollo a iluminación ambiental, e que teña coñecemento dos mecanismos que explican tal capacidade.

METODOLOXÍA

Esta unidade é teórica na súa totalidade, e preténdese desenvolver en 4 horas expositivas. O modelo usado é a lección maxistral, utilizando presentacións coas figuras e fórmulas necesarias para desenvolver os contidos de forma lóxica e consistente. Antes de comezar o tema, a presentación está a disposición dos alumnos na Aula Virtual da materia.

AVALIACIÓN

Para a avaliación da materia considéranse os seguintes puntos:

- A cualificación global é a media ponderada de 3 notas, unha de teoría, outra de prácticas e outra obtida mediante avaliación continua.
- A teoría avaliase mediante un exame escrito, na data fixada polo Centro, con preguntas cortas e problemas. A nota deste exame representa o 75% da cualificación global.
- As prácticas, realizadas no laboratorio, son obrigatorias, e a súa cualificación –mediante defensa oral ou informe escrito– supón o 15% da nota global.
- Cómpre aprobar cada unha destas dúas partes para poder superar a materia. No caso contrario a cualificación será de suspenso.
- A nota obtida na avaliación continua, por medio de controles escritos, traballos, problemas, e/ou participación do alumno no aula, contribuirá ao 10% do total, e só se terá en conta se mellora a nota final.

CONTIDOS BÁSICOS

1. A retina humana

A retina é unha fina película que recobre o parte posterior interna do globo ocular, situándose entre o humor vítreo e a coroides. É considerada como unha parte móbil do cerebro, pois se forma a partir do prosencéfalo embrionario, e é nela onde se inicia o procesado de imaxe. Do punto de vista tanto estrutural como funcional divídese en dúas partes: retina neural, practicamente transparente e formada por células nerviosas, e o epitelio pigmentado, que é unha camada de células non nerviosas que conteñen melanina e que fica en contacto coa coroides.

A retina neural está composta por distintos tipos de células, que se estruturan en camadas tal e como se ilustra na figura 1. Para explicar os procesos visuais as máis importantes son as células¹:

- *fotorreceptoras*, que son de dous tipos, conos e bastonetes. Os primeiros responden a niveis elevados de luminosidade e son responsábeis da visión diúrna, que distingue cores e pequenos detalles, coñecida tamén como visión fotópica, entanto os segundos responden a moi baixas intensidades luminosas e permiten a visión nocturna, onde hai moita menor discriminación de detalles e é acromática, coñecida como visión escotópica;
- *bipolares*, que conectan os fotorreceptores coas células ganglionares; e
- *ganglionares*, que transmiten os sinais nervioso xerados na retina até o cerebro a través dos seus axóns, que conforman o nervio óptico.

Outros dous tipos de neuronios que xogan un papel relevante nos procesos visuais son as células horizontais, que fan sinapses coas fotorreceptoras e bipolares, e as células amacrinas, que conectadas con células bipolares e ganglionares, retroalimentan as células bipolares.

A imaxe que se forma na retina faino sobre un conxunto de fotorreceptores, estes excítanse e emiten sinais neurais, i.e. transforman os sinais luminosos en potenciais eléctricos, que van ser transmitidos e integrados por outras células da retina e que a través do nervio óptico atinxen finalmente o córtex cerebral, lugar onde se procesa a información visual.

Na retina humana, ao igual que na de todos os vertebrados, os fotorreceptores áchanse na camada máis externa, en contacto co epitelio pigmentado, entanto os neuronios das camadas máis internas interveñen no procesamento e transmisión da información visual.

Pola súa vez, o epitelio pigmentado cumpre varias importantes misións para a visión, entre as cales salientamos:

¹En realidade existen diferentes subtipos dos distintos tipos de células que nomeamos, mais nun estudo simplificado como este non é necesario diferenciarlas, agás no caso das células fotorreceptoras.

Retina

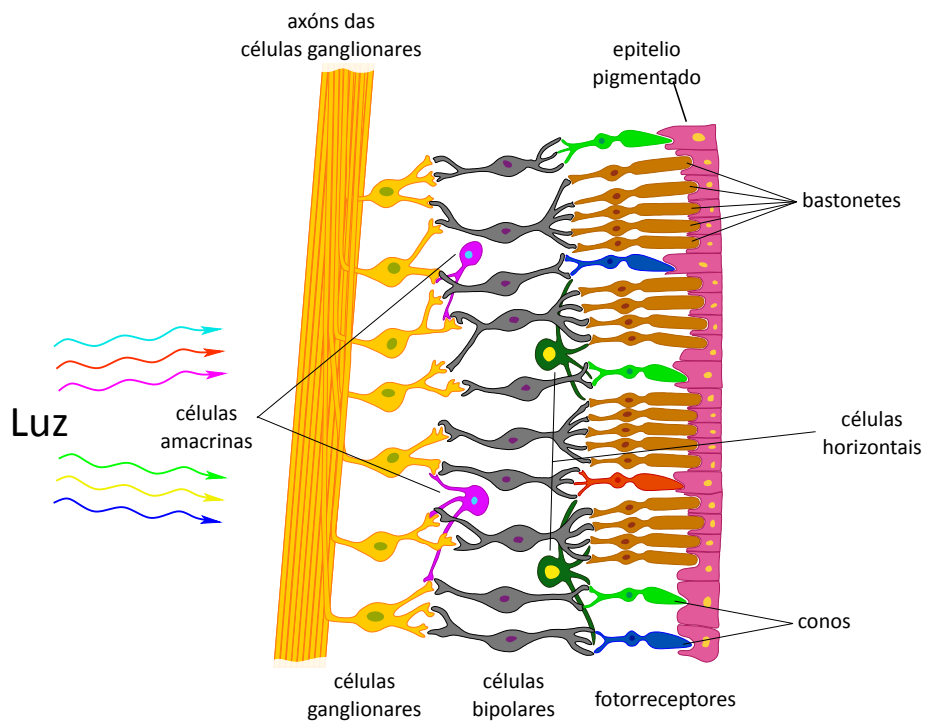


Figura 1: Estrutura esquemática da retina

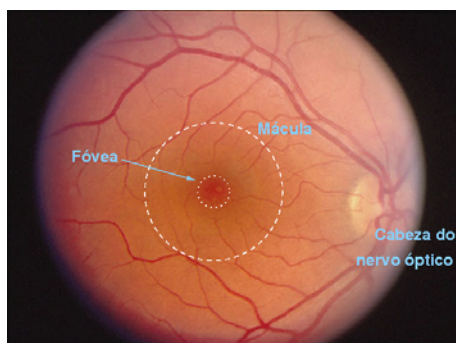


Figura 2: Retina humana vista ao través dun oftalmoscópio. Pódese apreciar a posición da fóvea e do nervo óptico

- absorción da luz incidente que non foi captada polos fotorreceptores, evitando que a luz se reflicta e atinxa na súa viaxe de volta outros fotorreceptores, distorsionando a imaxe;
- fornecemento ás células fotorreceptoras dos nutrientes que precisan;
- fagocitose dos discos que se van desprendendo² do segmento exterior das células fotorreceptoras.

1.1. Topografía da retina

Para o seu estudo a retina divídese en diferentes rexións³, como se ilustra na figura 2.

- *Mácula lútea*, ten uns 6 mm de diámetro exterior, estando recuberta por un pigmento amarelo⁴ que protexe a área contra as radiacións de onda curta. Dentro dela cómpre salientar:
 - a *fóvea*, fica na parte central cun diámetro duns 1'5 mm. Está levemente desprazada a respecto do eixo óptico, e forma unha pequena depresión na retina, xa que a camada de células retinianas anterior aos fotorreceptores é mais fina. É unha zona cunha alta concentración de conos, e cunha alta acuidade visual.
 - a *foveola* (ou fóvea central) sitúase no interior da fóvea e ten unhas 250 µm de diámetro. Sen vasos sanguíneos nin bastonetes e formando unha depresión acusada é a zona onde a densidade de conos é maior, e con ela a acuidade visual, sendo nela onde se forma a imaxe do punto de fixación na visión central.
- *Retina periférica* é unha zona de espesura constante que rodea a mácula lútea até a ora serrata, sendo a responsábel da visión lateral ou periférica.
- *Ora serrata* é a parte máis periférica da retina, cun diámetro interno duns 40 mm, xa non é funcional, e xunto coa fóvea é a zona de menor espesura da retina.
- *Punto cego* é a saída do nervio óptico. Recibe ese nome porque nesta zona non hai células fotorreceptoras. O seu centro sitúase uns 4'5 mm nasal e 0'7 mm inferior a respecto da centro da fóvea, tendo unha forma elíptica cun diámetro vertical duns 2 mm e cun diámetro horizontal duns 1'5 mm.

²Debido ás intensas concentracións luminosas que teñen lugar na retina, os segmentos exteriores dos fotorreceptores sofren un forte estrese foto-oxidativo, e vense danados. Para contrarrestar estes danos os ditos segmentos exteriores renóvanse constantemente desprendendo os discos máis externos.

³As cifras que aparecen nesta sección son orientativas, distintos autores usan valores diferentes. Véxase por exemplo:

- <http://webvision.med.utah.edu/facts.html>
- Táboa 1-2 na páxina 18 da referencia (Artigas *et al.*, 1995).

⁴De onde deriva o nome, xa que lútea significa amarelo en latín.

1.2. Excentricidade e campo visual

Defínese *excentricidade obxecto*, η , como o ángulo que subtende o punto de fixación e o centro dun estímulo desde o punto nodal obxecto do ollo, como se ilustra na figura 3, entanto a excentricidade imaxe, η' , é loxicamente o ángulo que subtende o centro da imaxe retiniana do estímulo considerado desde o punto nodal imaxe. Para estímulos abondo afastados ambas excentricidades son similares.

A distancia entre o centro da imaxe retiniana e a foveola, ar , e a excentricidade imaxe, η' , están loxicamente relacionadas. Como se ve no apéndice esta relación non é linear, mais nunha zona algo maior do que a mácula pode empregarse a seguinte aproximación:

$$\eta' = 3'37 \cdot ar$$

onde η' se mide en graos e s en mm. Así desde o punto nodal imaxe a mácula lútea subtende uns 20° , a fóvea uns 5° e a foveola cerca de 1° .

Dependendo da excentricidade obxecto fálase de:

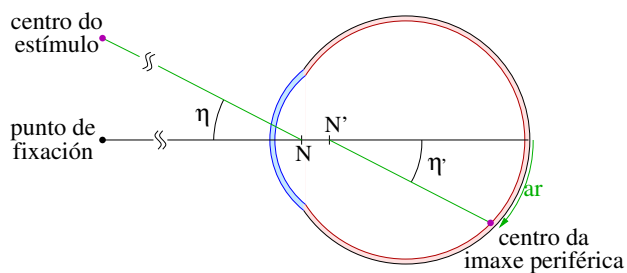
- visión central, cando $\eta = 0^\circ$
- visión parafoveal, se $\eta < 4 - 5^\circ$
- visión perifoveal, cando $\eta < 9 - 10^\circ$
- visión periférica, se $\eta > 10^\circ$

Campo visual é o cono que pode percibir un ollo ao fitar un punto, i.e. mantendo a ollada fixa no dito punto. Exprésase como o semi-ángulo que o define, usualmente en graos, e pode dividirse en catro cuadrantes: 1) nasal-superior, 2) nasal-inferior, 3) temporal superior, e 4) temporal inferior.

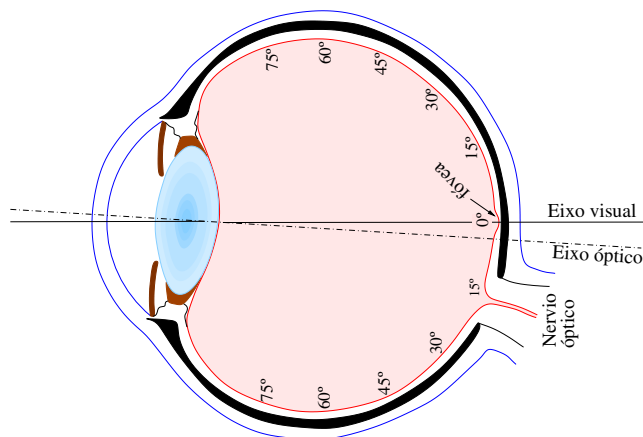
Monocularmente, a parte nasal da retina recibe a luz do campo temporal e a parte temporal da retina a do campo nasal. Binocularmente, na parte nasal da retina esquerda, i.e. do ollo esquerdo, e na parte temporal da retina dereita fórmanse as imaxes da metade esquerda do campo visual –hemicampo esquerdo–. Entanto a parte temporal da retina esquerda e a parte nasal da retina dereita reciben a luz da metade dereita –hemicampo dereito–, tal e como se ilustra na figura 4. Pola súa vez a parte inferior da retina recibe a información do campo superior e a parte superior da retina do campo inferior.

O campo visual monocular ten aproximadamente a seguinte extensión: 60° para o meridiano superior, 75° para o inferior, 60° para o nasal e 100° para o temporal. A rexión onde se superpoñen os campos monoculares do ollo dereito e do ollo esquerdo noméase campo binocular. O campo binocular é o campo visual que permite excitar ambas retinas, tendo unha extensión angular duns 120° tomando como centro o punto de fixación.

O centro do campo visual monocular correspóndese coa foveola, sendo aí onde se forma a imaxe do punto de fixación. As súas dimensións son $0'3$ mm no meridiano horizontal e $0'2$ mm no vertical, que subtenden en relación ao punto nodal imaxe uns ángulos de 1° e 0.7° . No espazo obxecto e a unha distancia obxecto de 35 cm, isto correspóndese a un área de $6'3$ mm por $4'2$ mm, onde por exemplo cabe a palabra don.



(a) Excentricidades obxecto e imaxe



(b) Excentricidade en distintos puntos da retina

Figura 3: Excentricidade

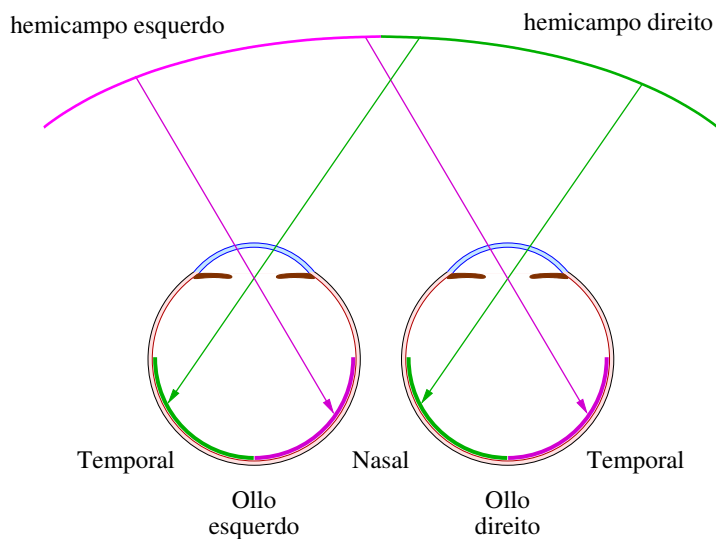


Figura 4: Campos visuais horizontais

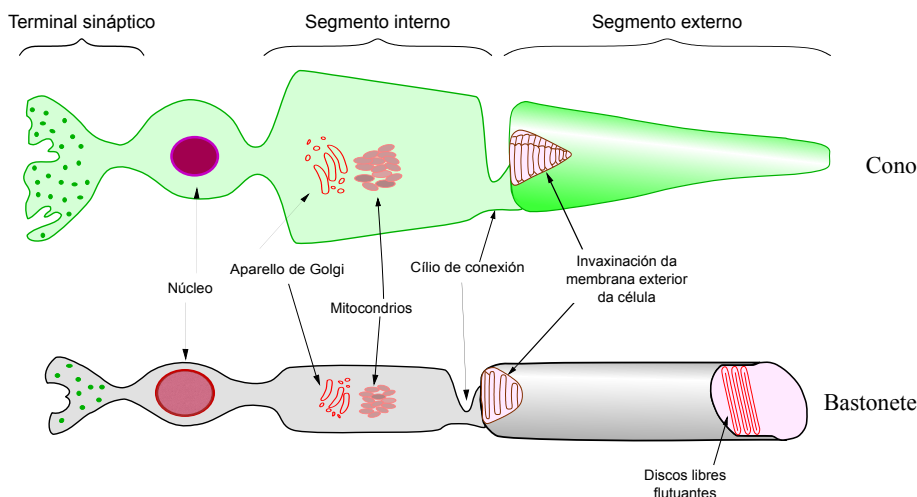


Figura 5: Estrutura das células fotorreceptoras

1.3. Sistema fotópico e escotópico

1.3.1. Fotorreceptores

As células fotorreceptoras transforman a enerxía electromagnética, os impulsos luminosos, en potenciais eléctricos que é o tipo de enerxía que interpreta o sistema nervioso. Tanto conos como bastonetes teñen unha estrutura similar, como se ilustra na figura 5.

- *Segmento externo*: é onde se localizan os pigmentos visuais responsábeis da fototransdución, ou sexa onde se transforma a enerxía electromagnética en potencial eléctrico. Os pigmentos visuais están formados por unha fracción proteica chamada *ópsina* que varía duns fotorreceptores a outros e por un cromóforo ou captador de luz denominado *retinal* que é igual en todos os fotorreceptores.
- *Segmento interno*: Contén o citoplasma e en particular os mitocondrios que desempeñan un papel crucial no fornecemento de enerxía para o funcionamento dos fotorreceptores.
- *Núcleo celular*: contén a información xenética.
- *Terminal sináptico*: é a porción terminal dos fotorreceptores, onde teñen lugar os contactos sinápticos coas células horizontais e bipolares que representan as seguintes etapas no proceso de visión.

1.3.2. Distribución dos fotorreceptores

Como tecido fotosensitivo a retina humana ten unha natureza dupla, cunha parte especializada na visión diúrna –luz ambiente elevada–, o sistema fotópico, e outra na visión nocturna –luz ambiente reducida–, o sistema

escotópico. Evidentemente hai situacións nas que a luz ambiente ten un nivel intermedio e ambos sistemas están a funcionar simultaneamente, falándose entón de visión mesópica⁵.

O sistema escotópico está formado polos fotorreceptores coñecidos como bastonetes, xa que o seu segmento externo ten a forma dun pequeno bastón. Os bastonetes teñen unha alta sensibilidade, sendo posíbel excitar un bastonete mediante a absorción dun único fotón, se ben por termo medio cómpre que incidan uns 10 fotóns no fotorreceptor para que se absorba 1. De todas maneiras a sensibilidade dos bastonetes depende da longura de onda dos fotóns incidentes, sendo máxima para os 498 nm.

Unha retina humana ten por termo medio uns 100 millóns de bastonetes (Curcio *et al.*, 1990), que como se mostra na figura 6 están distribuídos dun xeito pouco homoxéneo: no centro da fóvea non existen bastonetes, mais a súa densidade aumenta rapidamente coa excentricidade até atinxir un máximo, con valores ao redor dos 150 000 bastonetes/mm², en forma dun anel aproximadamente elíptico, que fica entre 3 e 7 mm do centro. Desde este máximo a densidade diminúe cara á periferia, mais de forma menos abrupta que a subida desde o centro. En todo caso, e como se mostra na figura 6 a distribución de bastonetes non ten simetría de revolución, senón que depende do meridiano considerado.

Pola súa parte o sistema fotópico está formado polos conos, células fotorreceptoras que como se ilustra na figura 5 teñen un segmento externo cónico. Na retina humana existen 3 tipos de conos, con diferentes pigmentos, que se denotan como L, M, e S segundo a zona do visíbel na que presentan a súa máxima sensibilidade:

- 570 nm para os conos L, i.e. unha longura de onda longa (**L**ong wave-length)
- 543 nm para os conos M, i.e. unha longura de onda media (**M**edium wavelength)
- 442 nm para os conos S, i.e. unha longura de onda curta (**S**hort wave-length)

De todos os xeitos, tal e como se ve na figura 7, as súas curvas de sensibilidade espállanse por todo o visíbel⁶. A existencia estes tres tipos de conos

⁵No mundo moderno, debido a iluminación artificial, utilizamos o sistema fotópico a maior parte do tempo, mesmo durante a noite.

⁶A medida da sensibilidade dos fotorreceptores é complicada, téndose utilizado diferentes técnicas:

- métodos psicofísicos en humanos,
- inserindo electrodos nos conos de primates,
- medindo a absorción das moléculas dos pigmentos dos conos, ben de conos extirpados ben de conos cultivados.

Dada a diferente natureza dos métodos empregados non é de estrañar que os resultados obtidos mostren diferenzas importantes. No texto e na figura 7 usamos os valores obtidos na referencia (Stockman e Sharpe, 2000), na que empregaron métodos psicofísicos.

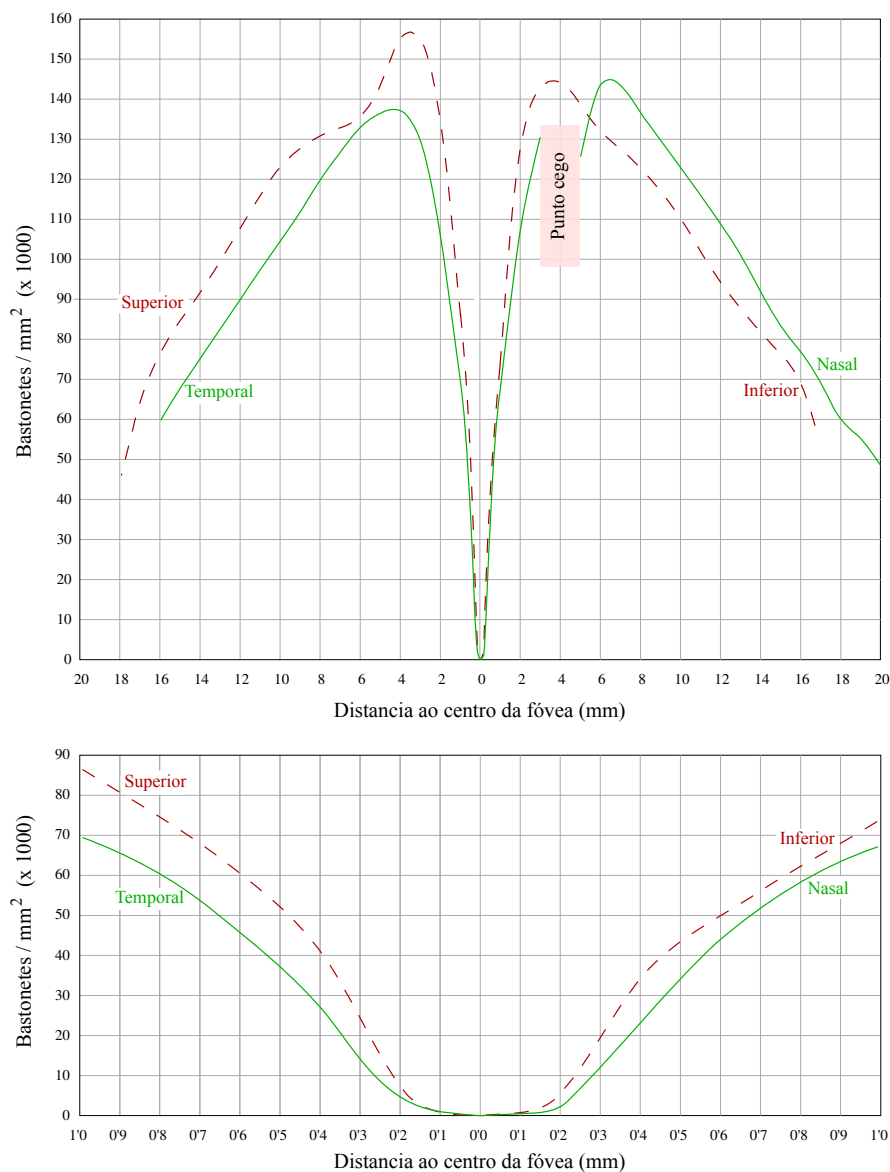


Figura 6: Densidades de bastonetes nos meridianos horizontal e vertical da retina que pasan polo centro da fóvea. Na gráfica superior represéntase toda a retina, entanto a inferior fócuse na parte central. Datos tirados da referencia (Curcio *et al.*, 1990)

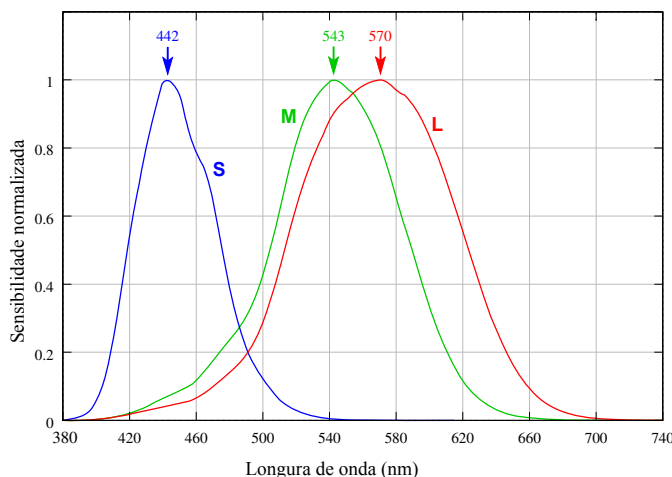


Figura 7: Sensibilidade espectral dos conos humanos. Estas funcións son as recomendadas pola CIE en 2006, estando baseadas nas medidas da referencia (Stockman e Sharpe, 2000)

diferentes é o que permite que a visión humana atinxa unha boa discriminación cromática⁷.

Na retina humana hai uns 5 millóns de conos, que como se ilustra na figura 8 teñen unha distribución até certo punto complementaria da dos bastonetes, sendo máxima no centro da foveola, onde atinxe valores ao redor dos 200.000 conos/mm², e diminuíndo abruptamente cara á periferia, onde os valores son duns poucos milleiros de conos por mm². Como no caso dos bastonetes a súa distribución dista de ter simetría de revolución.

Vistas as distribucións de fotorreceptores anteriores é lóxico supor que a relación entre conos e bastonetes nas diferentes zonas da retina está lonxe de ser homoxénea. Na figura 9 podemos ver dúas fotografías de dous cortes da retina, paralelos a súa superficie externa e feitos ao nivel do segmento interno da camada de fotorreceptores. A fotografía A corresponde a retina periférica, entanto a B corresponde á fóvea. No primeiro corte, A, vense dous tipos de fotorreceptores con tamaños ben distintos, os máis grandes son conos e os pequenos bastonetes, habendo moitos máis destes últimos que dos primeiros. Porén, no corte da retina central só se aprecian un tipo de fotorreceptores, que son en este caso conos, cun diámetro bastante menor que os periféricos. Así se na retina periférica os conos teñen diámetros que varían entre 5 e 8 micras, na fóvea central teñen diámetros ao redor das 2 micras (24"), con separacións centro a centro dunhas 2'5 micras (30").

Polo que se refire a distribución dos distintos tipos de conos, tense observado que existe un número relativamente pequeno de conos S, sobre un

⁷Hai animais que teñen máis tipos de conos diferentes, até 5, mais tamén hai moitos animais que teñen apenas dous tipos de conos. Evidentemente cantos máis tipos de conos diferentes teña unha retina maior será a súa discriminación cromática.

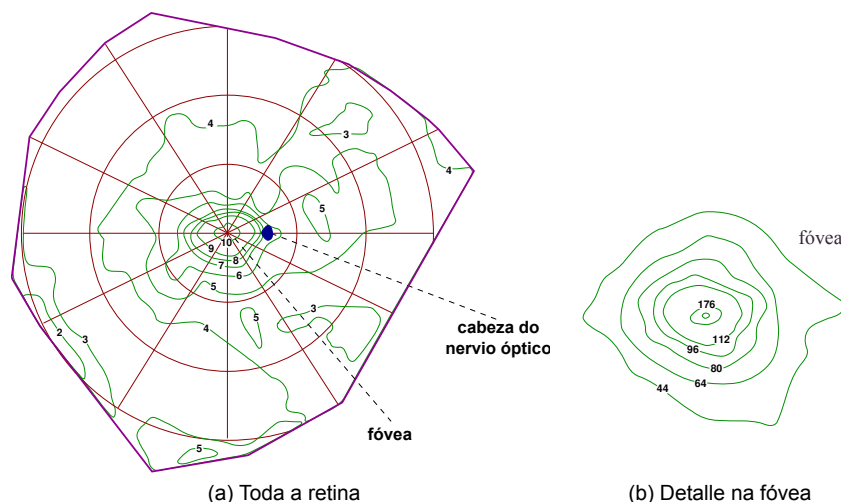


Figura 8: Densidade de conos na retina. As liñas unen os puntos co mesmo número de conos ($\times 1000$). Os círculos concéntricos serven para dar información sobre as distancias na retina, o primeiro ten un raio de 6 mm, o segundo de 12 mm e o terceiro de 18 mm. Datos da referencia (Curcio *et al.*, 1987)

8% do total, e que o seu número diminúe na foveola, onde representan entre un 3 e un 5% do total de conos. Encanto á distribución de conos M e L hai importantes diferenzas interpersoais, mais en todo caso áchanse en número considerabelmente maior que os conos S.

Cómpre salientarmos que como en calquera outro tecido biolóxico, existen diferenzas considerábeis entre retinas de diferentes persoas, mesmo considerando unicamente ollos saudábeis. Os números citados anteriormente deben ser considerados como valores medios, entendendo que existe unha importante variabilidade interpersoal, sobre todo no que se corresponde á densidade de fotorreceptores.

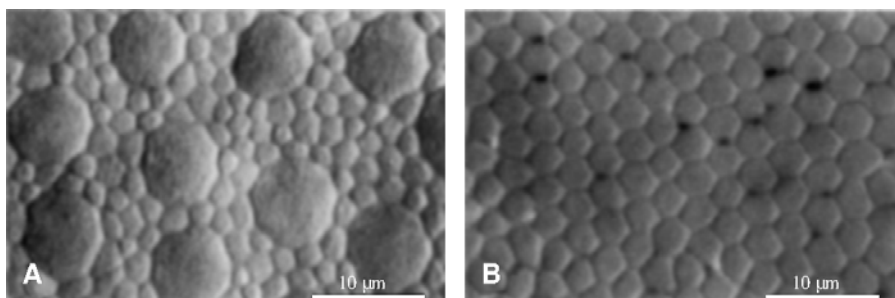


Figura 9: Cortes da retina ao nivel do segmento interno. A retina periférica. B fóvea. Ambas as fotografías foron adaptadas da referencia (Curcio *et al.*, 1990)

Durante moitos anos a única maneira de estudar a retina a nivel celular era *in vitro* usando os métodos tradicionais da histoloxía, o cal entre outras cousas, limitaba moito o número de retinas estudadas. Hoxe en día existen métodos ópticos que permiten estudar retinas *in vivo* (Burns *et al.*, 2007), se ben polo momento non son abondo potentes como para resolver sempre os fotorreceptores máis pequenos da foveola, que é unha parte moi importante da retina. Os novos métodos por unha parte confirman os valores obtidos anteriormente, e por outra permiten estudar un número moi superior de retinas, véndose como afectan factores tales como a idade (Song *et al.*, 2011), longura do ollo (Li *et al.*, 2010), ametropía (Chui *et al.*, 2008) ...

1.3.3. Converxencia e resolución

A información dos fotorreceptores transmítese ás células bipolares e de estás ás ganglionares, véxase a figura 1. Como acabamos de ver no sistema visual humano hai uns 5 millóns de conos e uns 100 millóns de bastonetes, porén só hai un millón de células ganglionares. En consecuencia cada célula ganglionar vai estar en xeral ligada a varios fotorreceptores. Este proceso noméase converxencia e depende da área da retina, así na foveola a converxencia é mínima: a cada célula ganglionar chegan os sinais dun único cono, na fóvea –xa fora da foveola– converxen os sinais de 5 ou 6 fotorreceptores por célula ganglionar, entanto que na periferia milleiros de sinais de fotorreceptores converxen a unha única célula ganglionar. En xeral a converxencia é moito máis acusada para os bastonetes que para os conos, o que en boa parte explica as diferencias entre o sistema fotópico e o escotópico.

Ademais de coas células bipolares, os fotorreceptores establecen conexións entre si e coas células horizontais de forma que, xunto co procesamento vertical, existe un procesamento horizontal da información. Tamén a nivel da sinapse entre as células bipolares e ganglionares se dá un procesamento lateral da información, coa colaboración neste caso das células amacrinas. Este tratamento lateral é o responsábel da alta sensibilidade ao contraste do noso sistema visual.

Para a absorción dun feixe de fotóns dar lugar a excitación dunha célula ganglionar, e esta transmitir ao cerebro a detección dun estímulo luminoso, os fotóns deben incidir dentro duns certos intervalos espaciais e temporais, que reflicten os límites da adición espacial e temporal do sistema visual.

1.3.4. Adición espacial

A converxencia, i.e. a combinación dos sinais de varios fotorreceptores por unha célula ganglionar, ten por consecuencia un aumento da sensibilidade, mais a expensas da resolución espacial. A figura 10 ilustra esquematicamente⁸ as conexións dos dous tipos de fotorreceptores ás células ganglionares. A maior diferenza entre os sistemas fotópico e escotópico, como se mostra no diagrama, é o número de fotorreceptores que comunican cunha única célula ganglionar; sendo moitos máis os bastonetes conectados a unha célula ganglionar que os conos. Isto dá lugar a que o sistema escotópico integre a luz detectada en áreas maiores do que o sistema fotópico. Noutras palabras, o sistema escotópico manifesta unha maior adición espacial.

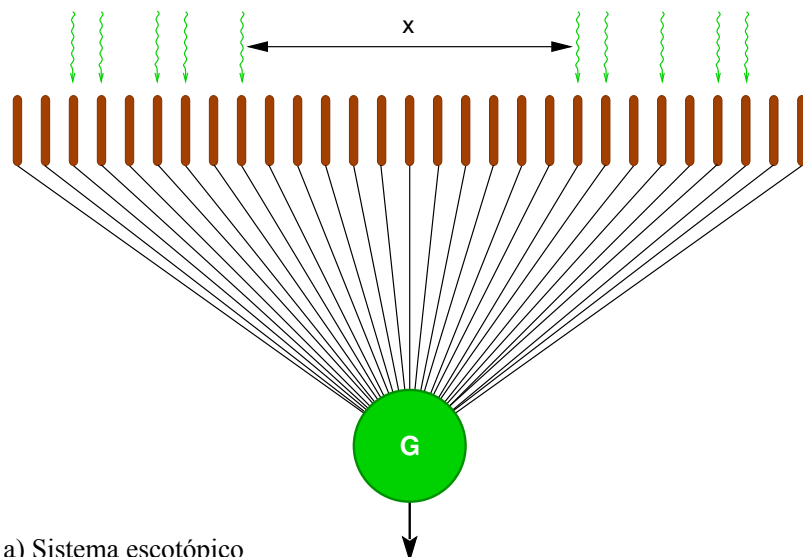
A grande adición espacial do sistema escotópico dá lugar a unha alta sensibilidade, como se ilustra no seguinte exemplo. Asumamos que para unha célula ganglionar sinalar un evento, é necesario seren absorbidos 10 fotóns, nun intervalo de tempo determinado. Supoñamos tamén que sobre unha rexión da retina inciden 10 fotóns en dúas manchas luminosas, separadas entre si unha distancia x , e que cada un delas consta de 5 fotóns. Tal e como se ilustra na figura 10a, o estímulo descrito dá lugar a que no sistema escotópico se atinxa o limiar: as dúas manchas soman en total 10 fotóns que son absorbidos por 10 bastonetes distintos que converxen nunha única célula ganglionar, que sinalará a recepción dun estímulo luminoso. Por outra parte, debido á adición espacial, pérdese a información de que en realidade había dous estímulos luminosos diferentes, separados unha distancia x . Noutras palabras, a adición espacial do sistema escotópico dá lugar a unha sensibilidade excelente (o estímulo é detectado), mais cunha resolución espacial pobre (non se diferencia entre as dúas manchas).

Agora consideremos a situación ilustrada na figura 10b para o sistema fotópico co mesmo sinal composto por dúas manchas luminosas de 5 fotóns cada un. Nestas circunstancias non se detecta o estímulo, xa que a adición espacial do sistema fotópico é menor, e a cada célula ganglionar chegan unicamente 5 avisos de detección dun fotón, e non os 10 precisos, e polo tanto en ningunha das células ganglionares se atinxe o limiar.

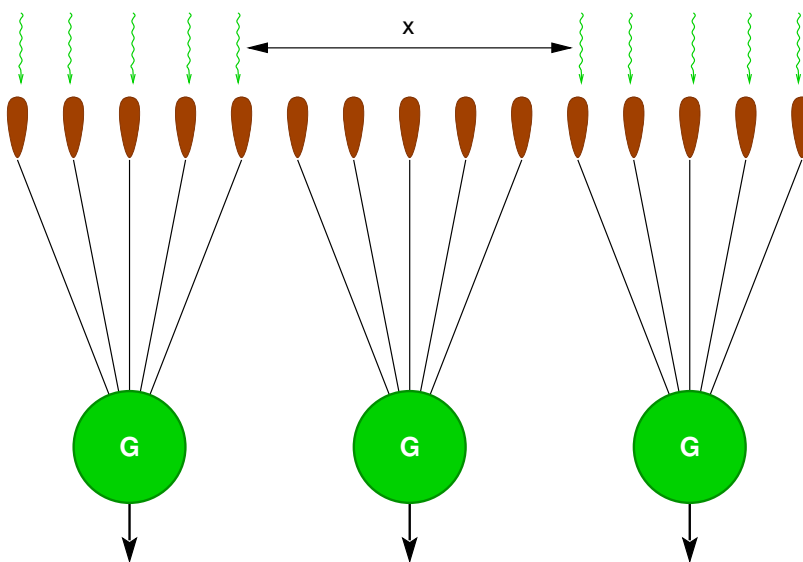
Que pasaría se cada feixe luminoso tivera 10 fotóns? No sistema fotópico as dúas células ganglionares atinxirían o limiar, e polo tanto detectaríanse dous estímulos luminosos. No sistema escotópico a célula ganglionar tamén atinxiría o limiar, porén, como todos os bastonetes converxen nunha única célula ganglionar, os dous puntos luminosos non se distinguen, e só se detecta un único estímulo luminoso.

En resumo, o sistema escotópico ten unha boa adición espacial, o que contribúe a súa alta sensibilidade, mais tamén ten unha resolución espacial pobre. Como consecuencia, podemos enxergar unha estrela moi fraca pola noite, mais temos unha acuidade visual escotópica de unicamente 0'1.

⁸En realidade os fotorreceptores non están directamente conectados ás células ganglionares, senón que o fan a través das células bipolares, mais este modelo simplificado serve para esclarecer o que se pasa.



a) Sistema escotópico



b) Sistema fotópico

Figura 10: Ilustración esquemática dos sistemas escotópico e fotópico. O sistema escotópico ten unha maior adición espacial que o sistema fotópico

Pola contra, o sistema fotópico mostra unha adición espacial menor, o que dá lugar a unha sensibilidade máis fraca, mais tamén dá lugar a unha boa acuidade visual.

En realidade, un estímulo de dez fotóns é moi fraco e dificilmente vai dar lugar á activación dunha célula ganglionar. Isto é debido a que a maior parte dos fotóns incidentes na retina non van ser absorbidos nos pigmentos visuais dentro dos segmentos exteriores dos fotorreceptores. En xeral só o 20% do fotóns incidentes na retina son absorbidos nos ditos pigmentos. Porén un único fotón absorbido abonda para causar a activación dun bastonete (Rieke e Baylor, 1998), e 10 bastonetes activados abundan para activar unha célula ganglionar.

1.3.5. Adición temporal

Ademais das diferenzas en adición e resolución espacial entre a visión escotópica e fotópica, vistas na sección anterior, tamén se aprecian importantes diferenzas na adición e resolución temporal. Os dous sistemas, escotópico e fotópico, integran información durante un certo intervalo temporal, mais os intervalos correspondentes ao primeiro son sensibelmente maiores que os correspondentes ao segundo. Así o sistema escotópico ten unha maior adición temporal; integra a luz incidente durante máis tempo, sendo polo tanto máis sensíbel, mais perdendo en resolución temporal, i.e. para distinguir entre dous sinais luminosos o intervalo temporal entre ambos non pode ser moi pequeno. Entanto o sistema fotópico ten mellor resolución temporal, i.e. pode distinguir sinais luminosos moi próximos temporalmente, mais unha menor sensibilidade, produto dunha menor adición temporal.

A figura 11 serve para ilustrar o anterior cun exemplo. Asumamos que o IAT, intervalo de adición temporal, é de 100 ms para o sistema escotópico e de 20 ms para o sistema fotópico. A liña a trazos representa o limiar absoluto, maior no sistema fotópico que no escotópico, polo tanto para un pulso ser detectado polo sistema fotópico precisa ser máis intenso do necesario para ser detectado polo sistema escotópico.

- A)** Se sobre a mesma zona da retina inciden dous pulsos luminosos, ambos menores que o limiar, e separados un IIP, intervalo inter-pulso, maior que o IAT ningún dos pulsos será detectado, e dada a súa separación temporal non haberá adición temporal.
- B)** Asumamos agora que a separación entre pulsos é menor que o IAT, neste caso o efecto dos dous pulsos sumárase, e o sistema visual detectará 1 pulso.
- C)** Consideremos agora que os dous pulsos son ambos maiores que o limiar, e cun IIP menor que o IAT. Neste caso os dous pulsos súmanse, e o sistema visual detectará como no caso anterior 1 pulso.
- D)** Para que o sistema visual detecte dous pulsos cómpre que ambos sexan maiores que o limiar, e separados temporalmente máis que o intervalo de adición temporal.

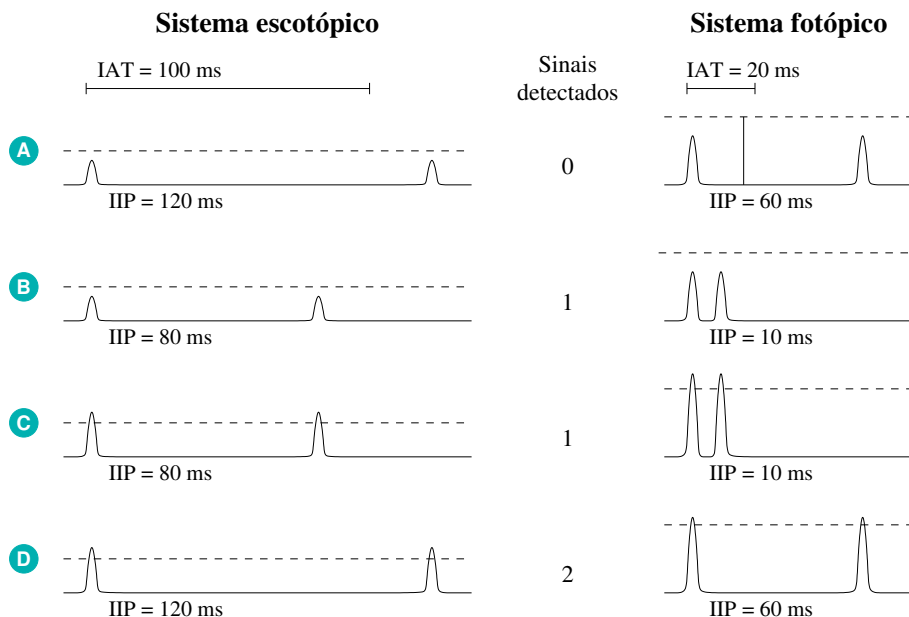


Figura 11: Gráfico ilustrativo da adición temporal nos sistemas escotópico e fotópico. IAT = intervalo de adición temporal, IIP = intervalo inter-pulso. A) Dous pulsos menores que o limiar absoluto e distantes un intervalo maior que o IAT, non se detecta ningún sinal. B) Dous pulsos menores que o limiar absoluto e distantes un intervalo menor que o IAT, detéctase un sinal. C) Dous pulsos maiores que o limiar absoluto e distantes un intervalo menor que o IAT, detéctase un sinal. D) Dous pulsos maiores que o limiar absoluto e distantes un intervalo maior que o IAT, detéctanse dous sinais

2. Fotometría

A fotometría é a ciencia que estuda a detección da radiación electromagnética por un detector particular, o ollo humano. Porén, antes de estudar as grandezas fotométricas vamos ver unha serie de conceptos que se van usar na sección.

2.1. Conceptos preliminares

2.1.1. Fonte

Fonte luminosa é unha superficie ou un volume que emite luz, clasificándose en función de distintas propiedades. Así unha fonte pode ser:

- *natural*, como o Sol ou unha chama, ou
- *artificial*, como unha lámpada eléctrica ou un láser;
- *primaria*, cando produce a enerxía que emite: estrela, led, chama ..., ou
- *secundaria* cando reflicte parte da enerxía que recibe doutra fonte: Lúa, espello, parede ...;
- *puntual*, aquela cuxas dimensións son pequenas en relación á distancia que a separa do observador⁹: estrelas vistas desde a terra, lámpada vista desde grandes distancias ..., ou
- *extensa*, aquela cun tamaño angular aparente comparábel coa distancia fonte-observador; Sol, Lúa, monitor dun computador, etc.

2.1.2. Ángulo sólido

Como se ilustra na figura 12 nun plano dúas rectas non paralelas forman un ángulo non nulo, θ . Unha maneira de medir o ángulo é:

1. trazar unha circunferencia, de raio R , centrada no punto onde se cruzan as rectas, P ;
2. medir a longura do arco, ar , da circunferencia comprendido entre as dúas rectas, e
3. calcular o cociente do arco entre a o raio de curvatura.

Medindo as dúas longuras, ar e R , nas mesmas unidades –mm, cm, km...–, o seu cociente ven dado en radianos. Dise entón que o arco ar subtende un ángulo $\theta = ar/R$ desde o punto P . Evidentemente se tomarmos o raio de circunferencia igual a unidade, $R = 1$, o ángulo medido en radianos será igual ao arco, ar . Por outra banda, o ángulo é igual a 1 radiano cando $ar = R$.

Para describir un obxecto angularmente no espazo tridimensional as veces pódense usar ángulos planos, porén a miúdo non resulta o método máis

⁹Unha fonte considérase puntual cando o seu tamaño angular aparente é igual ou menor de $1'$ de arco. Cómpre salientar que o importante neste caso é o tamaño aparente, non o real, así un planeta (Venus, Marte ...) visto a ollo nu considérase unha fonte puntual, mais visto a través dun telescopio xa non.

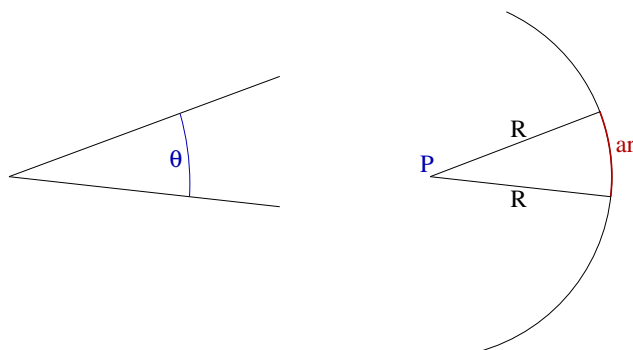


Figura 12: Ángulo nun plano

conveniente, sendo preferíbel empregarmos ángulos sólidos. Para definir este tipo de ángulo, bidimensional, valémonos da figura 13. O ángulo sólido, Ω , que subtende o obxecto, O , desde o punto de observación P , é igual a cociente:

$$\Omega = \frac{A}{R^2}$$

sendo A a área que o dito obxecto proxecta sobre unha esfera de radio R centrada no punto de observación. Usualmente a área proxectada e o cadrado do raio de curvatura da esfera mídense nas mesmas unidades – cm^2 , m^2 ...–, de maneira que o resultado do cociente ven expresado en esfero-radianos ou radianos ao cadrado. Se ben tamén é posíbel expresar o ángulo sólido noutras unidades como os graos ao cadrado.

Loxicamente un esfero-radiano é o ángulo sólido subtendido no centro dunha esfera de raio unidade por unha porción da esfera de área unidade, ou alternativamente nunha esfera de raio R por unha porción de esfera de área R^2 . En xeral, o ángulo sólido acostuma denotarse coa letra grega maiúscula Ω , porén o elemento de ángulo sólido denótase usualmente por $d\omega$.

O caso máis sinxelo –mais ao que se lle saca moito partido– de determinación do ángulo sólido correspóndese a figura 14, onde se ten un disco circular S , de raio a , perpendicular ao eixo visual, sendo d a distancia do centro do disco a punto de observación, e R a distancia do dito punto a circunferencia. O disco e o punto de observación definen un cono de semiángulo $\theta = \arcsin(a/R)$. A calota esférica correspondente ao cono anterior ten unha frecha $s = R(1 - \cos \theta)$, e unha área $A = 2\pi R s = 2\pi R^2(1 - \cos \theta)$, de maneira que o ángulo sólido será:

$$\Omega = \frac{2\pi R^2(1 - \cos \theta)}{R^2} = 2\pi(1 - \cos \theta) \quad (1)$$

A superficie dunha esfera de raio R obtén-se considerando un “cono” de semiángulo $\theta = \pi$, sendo igual a $4\pi R^2$. Polo tanto o máximo ángulo sólido, o que subtende unha esfera desde o seu centro, é 4π esfero-radianos.

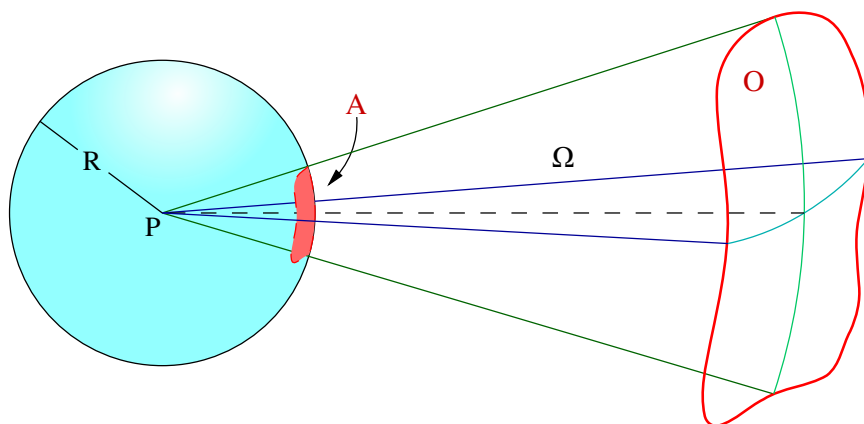


Figura 13: Ângulo sólido

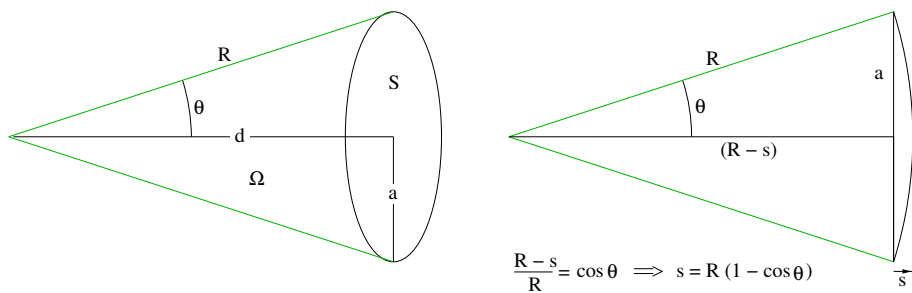


Figura 14: Ângulo sólido subtendido por um disco perpendicular ao eixo visual

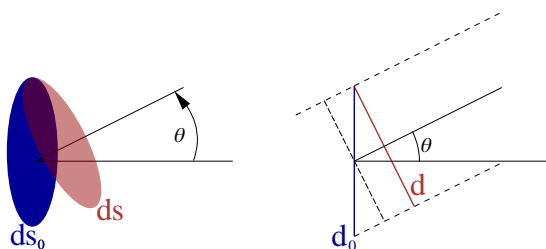


Figura 15: Elemento de área proxeccionada

É tamén posíbel escribir o ángulo θ , e polo tanto o ángulo sólido Ω , en función da distancia d . Así na figura 14 vese que $\theta = \arctan(a/d)$, e polo tanto:

$$\Omega = 2\pi \left[1 - \cos \left(\arctan \frac{a}{d} \right) \right] = 2\pi \left[1 - \frac{1}{\sqrt{1 + (a/d)^2}} \right].$$

Desenvolvendo a raíz en serie de potencias e substituíndo na expresión anterior obtense:

$$\Omega = \pi \left[\left(\frac{a}{d} \right)^2 - \frac{3}{4} \left(\frac{a}{d} \right)^4 + \frac{15}{25} \left(\frac{a}{d} \right)^6 - \frac{35}{64} \left(\frac{a}{d} \right)^8 + \dots \right]$$

Cando a distancia do punto de observación ao disco é moito maior que o diámetro do mesmo, os termos de orde superior pódense ignorar, ficando unicamente co primeiro. Así o elemento diferencial de ángulo sólido que encerra un cono, con $d \gg a$, é igual a:

$$d\omega = \frac{\pi a^2}{d^2}, \quad (2)$$

ou sexa a área da base entre o cadrado da altura do cono.

Un radiano é igual a $\frac{180}{\pi} = 57,2958^\circ$, e un esfero-radiano ou radiano cadrado é igual a $\left(\frac{180}{\pi} \right)^2 = 3\,282,8064$ graos ao cadrado, de maneira que o ángulo sólido que subtende unha esfera desde o seu centro é $\Omega_{Max} = 4\pi \frac{180^2}{\pi^2} = 41\,252,96$ graos ao cadrado.

2.1.3. Elemento de área proxeccionada

O elemento de área proxeccionada nunha dada dirección é a proxección do elemento de área nun plano perpendicular a dita dirección. Así na figura 15 represéntase o elemento de área no plano vertical polo círculo azul de área ds_0 , entanto o elemento de área proxeccionada na dirección θ é a elipse vermella de área ds . Da mesma figura dedúcese que se chamamos d_0 ao diámetro do elemento de área, o elemento de área proxeccionada é unha elipse con eixos d_0 e d , sendo o eixo menor $d = d_0 \cos \theta$, de maneira que:

$$ds = \pi \frac{d_0}{2} \frac{d}{2} = \pi \left(\frac{d_0}{2} \right)^2 \cos \theta = ds_0 \cos \theta \quad (3)$$



Figura 16: Espectro visíbel

2.2. Espectro visíbel e eficiencia luminosa espectral

O espectro visíbel, i.e. o conxunto de radiacións electromagnéticas ás que é sensíbel o ollo humano, é unha pequena parte do espectro electromagnético. Traballando en longuras de onda, o seu límite inferior é 380 nm, entanto o superior é 770 nm¹⁰. Como vemos na figura 16 o dito espectro é continuo, e se ben son evidentes distintas cores nel, non ha límites claros. Contodo é usual facer unha división en distintos subintervalos, i.e. en distintas cores espectrais. Esta división permite dar unha idea intuitiva do que se está a falar, mais é arbitraria, tanto polo número de subintervalos collidos como polos límites dos mesmos, e polo momento non se chegou a un consenso universal.

Na táboa 1 recóllese unha división do espectro óptico, non é a única posíbel, mais é bastante común, e as outras existentes non difiren moito desta. Outrora era común incluír nas cores espectrais o anil, 420 - 450 nm, entanto hoxe en día é relativamente usual incluír o ciano, 485 - 500 nm.

Vimos anteriormente que a sensibilidade dos tres tipos de conos humanos varía coa longura de onda, véxase a figura 7. Non é pois de estrañar que a sensibilidade do conxunto formado por eses 3 tipos de conos, i.e. o sistema fotópico, varíe coa longura de onda. Tamén a sensibilidade dos bastonetes, e polo tanto do sistema escotópico, é unha función da longura de onda.

Na figura 17 represéntanse as eficiencias luminosas espectrais fotópica, $V(\lambda)$, e escotópica, $V'(\lambda)$, do ollo padrón¹¹. Por baixo dos 360 nm e por cima dos 830 nm o ollo humano non detecta en absoluto a radiación elec-

¹⁰Os valores que se utilizan tradicionalmente como límites do visíbel, 380 e 770 nm, non se corresponden cos coñecementos actuais sobre a sensibilidade do ollo humano, senón con datos obtidos anteriormente. Así hoxe en día considérase que o ollo humano é sensíbel a radiacións entre os 360 aos 830 nm, mais entre os 360 e os 380, e os 770 e os 830 a sensibilidade é moi baixa.

¹¹Estas funcións calculáronse medindo as sensibilidades fotópicas e escotópicas dun conxunto suficientemente grande de persoas, e calculando os valores medios das sensibilidades para cada

Táboa 1: División en subintervalos do espectro visíbel

Espectro visíbel	380 - 770 nm
Violeta	380 - 440 nm
Azul	440 - 491 nm
Verde	491 - 565 nm
Amarelo	565 - 585 nm
Laranxa	585 - 625 nm
Vermello	625 - 770 nm

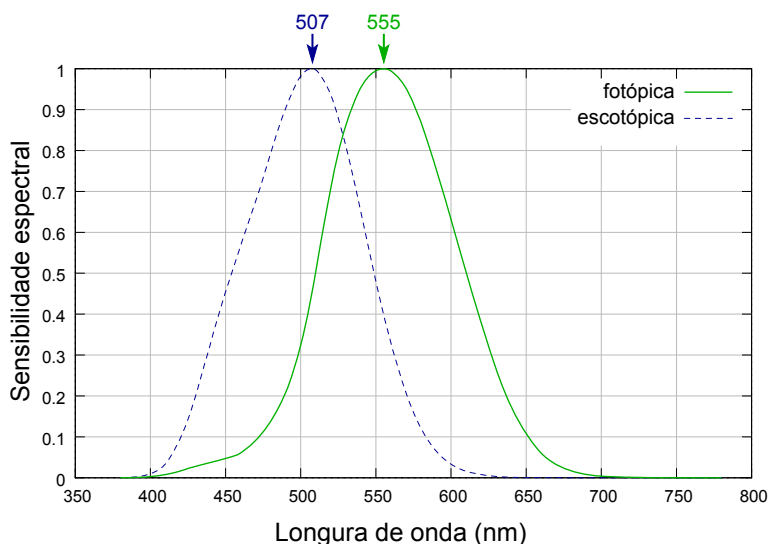


Figura 17: Sensibilidades espectrais, fotópica e escotópica, do olho padrón

tromagnética, e dentro deste intervalo a resposta é moi desigual, tal como se mostra na figura. O sistema fotópico ten a súa sensibilidade máxima nos 555 nm, que corresponde ao verde, diminuindo rapidamente tanto cara ao violeta como cara ao vermello. Pola súa vez o sistema escotópico ten a súa maior sensibilidade para os 507 nm, diminuindo tamén rapidamente ao afastarnos do máximo.

Cómpre sinalar que hai persoas con sensibilidade fotópica significativamente diferente da padrón, nomeadamente os individuos bicromáticos¹² e monocromáticos¹³. Porén en ollos tricromáticos¹⁴ a sensibilidade individual adoita aproximarse bastante ben da padrón. En canto a sensibilidade escotópica, ao depender apenas dun tipo de fotorreceptores, hai unha menor variabilidade individual.

2.3. Grandezas fotométricas

A sensación luminosa depende loxicamente do fluxo fotónico que atinxe a retina, i.e. do número de fotóns por unidade de tempo¹⁵ que inciden nela. Agora ben, como a sensibilidade espectral do olho varía fortemente coa longura de onda, un fluxo fotónico dunha longura de onda próxima dos 555 nm, vai

longura de onda. Os datos, oficializados pola Comisión Internacional da Luz (CIE), poden obterse entre outros sitios na seguinte ligazón <http://cvrl.ioo.ucl.ac.uk/lumindex.htm>.

¹²Con dous tipos de conos.

¹³Con apenas un tipo de conos.

¹⁴Ollos que posúen os tres tipos de conos, L, M e S.

¹⁵Normalmente a unidade de tempo é o segundo, mais tamén son usuais os submúltiplos, por exemplo milisegundos, ms, ou microsegundo, μs .

parecer moito máis luminoso que un fluxo semellante, i.e. o mesmo número de fotóns por segundo, dunha longura de onda de 750 nm ou de 400 nm. Para indicar a sensación de luz que produce un determinado feixe fotónico utilízase o fluxo luminoso, que depende do fluxo fotónico, mais tamén da sensibilidade do ollo.

Así, para unha radiación monocromática, de longura de onda λ , defínese o FLUXO LUMINOSO, P_v , como

$$P_v = 683 \cdot \phi_{ph} \cdot \frac{h \cdot c}{\lambda} \cdot V(\lambda)$$

onde:

- ϕ_{ph} é o fluxo fotónico, i.e. o número de fotóns por segundo,
- o cociente (hc/λ) é a enerxía de cada fotón, medida en J , sendo h a constante de Planck e c a velocidade da luz¹⁶; e
- 683 é un factor necesario para facer cadrar as unidades fotométricas¹⁷ dentro do Sistema Internacional de unidades. Este factor ten unidades de lumens/Watt, de maneira que as unidades nas que se mide o fluxo luminoso son os lumens (lm).

Agora ben, as fontes luminosas utilizadas en iluminación non son monocromáticas¹⁸, senón que emiten fotóns de distintas longuras de onda. Neste caso, para ter en conta os distintos fotóns que conforman o feixe luminoso, defínese o FLUXO LUMINOSO como:

$$P_v = 683 \int_{380}^{770} \phi_{ph}(\lambda) \cdot \frac{h \cdot c}{\lambda} V(\lambda) d\lambda$$

onde $\phi_{ph}(\lambda)$ indica o número de fotóns por segundo para cada longura de onda, e os límites de integración son os do espectro visíbel.

Ademais do fluxo luminoso existen outras grandezas para a medida da sensación luminosa, que definimos a seguir.

- ILUMINANCIA, E_v , é a densidade superficial de fluxo luminoso. Nun punto dunha superficie iluminada a iluminancia é o cociente:

$$E_v(x, y) = \frac{dP_v}{ds_o}$$

onde ds_o é un elemento diferencial de superficie ao redor do punto (x, y) da superficie, e dP_v é o fluxo que incide nese elemento diferencial de superficie. A iluminancia mídese en luxes, sendo $1 \text{ lx} = 1 \text{ lm/m}^2$.

¹⁶ $h \cdot c = 1'986478 \cdot 10^{-25} \text{ J} \cdot \text{m}$

¹⁷ O primeiro detector que se usou para medidas luminosas foi loxicamente o ollo humano, e en función del se definiron unha serie de unidades fotométricas. Por outra banda cando se descubriron as ondas electromagnéticas, para as medir se utilizaron as unidades de enerxía e potencia típicas doutros ramos da física. Finalmente cando se comprobou que a luz é unha forma de radiación electromagnética, para facer cadrar as unidades fotométricas coas outras unidades do Sistema Internacional, houbo que introducir o dito factor 683 lm/W.

¹⁸ Existen fontes luminosas que son cuasemonocromáticas, os láseres, mais non son apropiadas para a iluminación, agás a iluminación artística.

- INTENSIDADE LUMINOSA, I_v , é a densidade angular de fluxo luminoso. Emprégase coas fontes puntuais, e defínese como o cociente:

$$I_v(\theta, \varphi) = \frac{dP_v}{d\omega}$$

onde $d\omega$ é un elemento diferencial de ángulo sólido, na dirección (θ, φ) , e dP_v é o fluxo luminoso que emana da fonte puntual na dada dirección. Mídese en candelas (cd), sendo $1 \text{ cd} = 1 \text{ lm/sr}$. Cómpre sinalar que no Sistema Internacional de medidas a candela é a unidade fundamental, definíndose o lumen a partir dela, loxicamente como $1 \text{ lm} = 1 \text{ cd} \times 1 \text{ sr}$.

- LUMINANCIA, L_v , é a densidade superficial e angular do fluxo luminoso, aplicándose tanto a fontes extensas como a superficies iluminadas. Defínese como o cociente:

$$L_v = \frac{d^2 P_v}{d\omega ds} = \frac{d^2 P_v}{d\omega ds_o \cos \theta}$$

onde $ds = ds_o \cos \theta$ é a área proxectada; a área da proxección da área elemental ds_o , na superficie que contén o punto no cal se define a iluminancia, sobre un plano perpendicular á dirección de propagación. Sendo θ o ángulo que forman a normal á superficie que contén o punto no cal se define a luminancia. Véxase a figura 18. A luminancia mídese loxicamente en cd/m^2 .

Ás veces resulta útil considerar unha fonte extensa como formada por infinidade de fontes puntuais, cada unha coa intensidade luminosa axeitada para obtermos a luminancia propia da fonte, que neste caso pode ser escrita como:

$$L_v = \frac{dI_v}{ds_o \cos \theta} \quad (4)$$

Na táboa 2 podemos ver uns exemplos de valores fotométricos asociados á diversas fontes luminosas. Entanto na táboa 3 móstranse os niveis de luminancia aos que pode estar sometido o ollo, e que mecanismo receptivo se usa en cada caso.

2.3.1. Outras unidades

Para medir as grandezas fotométricas, ademais das unidades antes citadas, pertencentes ao Sistema Internacional, e que son as recomendadas, úsanse cunha certa frecuencia as unidades recollidas na táboa 4.

2.3.2. Relación entre a intensidade luminosa e a iluminancia

Consideremos unha fonte puntual, O, que ilumina unha superficie, S, e consideremos na dita superficie un elemento diferencial de superficie, ds_o , centrado no punto M. En xeral a liña OM forma un ángulo θ coa normal a superficie S no punto M, de maneira que o elemento diferencial de área proxectada

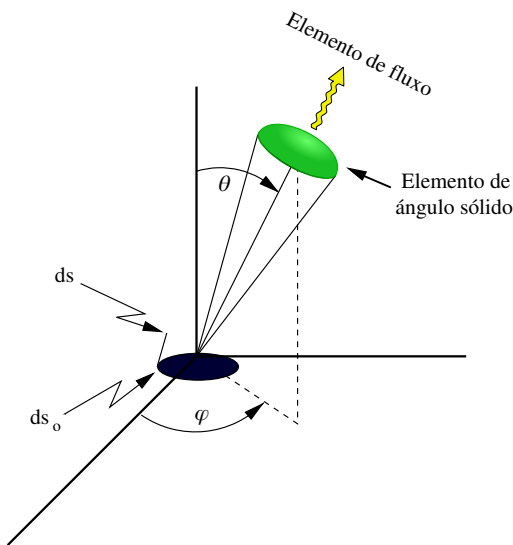
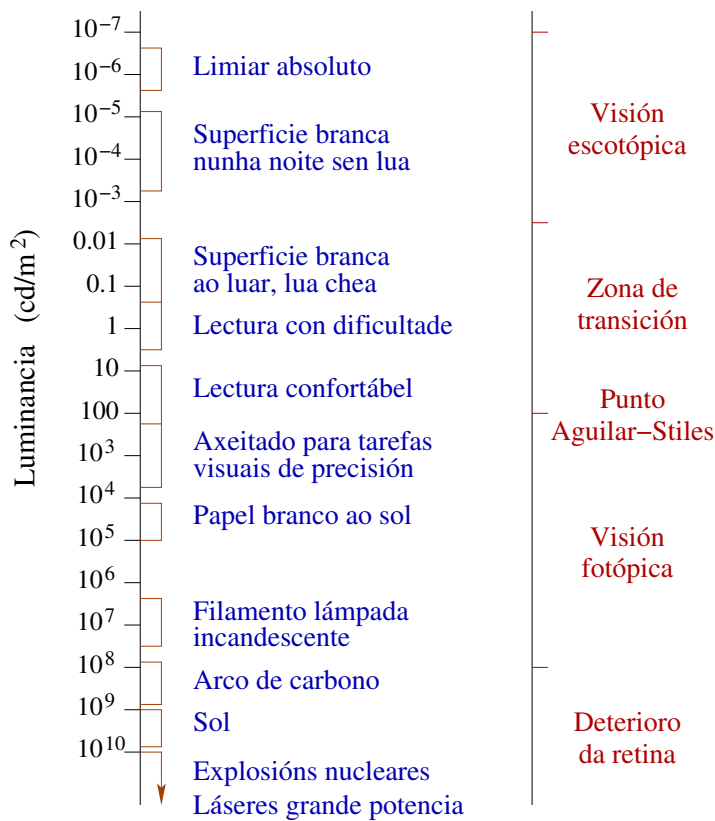


Figura 18: Iluminancia

Táboa 2: Valores representativos de cantidades fotométricas (Valores orientativos).

Cantidade	Valor
Fluxo luminoso dunha lámpada haloxena de 120 W	2.250 lm
Fluxo luminoso dun tubo fluorescente de 35 W	3.050 lm
Fluxo luminoso dunha lámpada fluorescente compacta de 7 W	420 lm
Fluxo luminoso dun punteiro láser vermello	0'05 - 0'5 lm
Fluxo luminoso dun punteiro láser verde	0'3 - 3 lm
Iluminancia dun proxector de cinema sobre unha pantalla	10 ² lx
Iluminancia do Sol na superficie da Terra, con ceu despexado.	10 ⁵ lx
Iluminancia dun tubo fluorescente de 35 W	4 · 10 ⁴ lx
Intensidade luminosa en eixo dos LEDs vermellos usados en instrumentación electrónica.	0'2 - 2 cd
Luminancia da chama dunha vela	10 ⁴ cd/m ²
Luminancia do ceu despexado	8 · 10 ³ cd/m ²
Luminancia do ceu coberto	2 · 10 ³ cd/m ²
Luminancia dun monitor LCD	200 - 300 cd/m ²
Luminancia dunha TV LCD	500 cd/m ²

Táboa 3: Niveis de luminancia correspondentes a distintas situacións, indicando o mecanismo receptivo implicado. O punto Aguilar-Stiles marca o nivel no que os bastonetes se saturan.



Táboa 4: Unidades fotométricas non-SI. Non se recomenda o seu uso, mais aparecen en textos antigos.

<i>talbot</i>	1 talbot = 1 lm · s	<i>foot-lambert</i>	1 ft-L = 3'426 cd/m ²
<i>phot</i>	1 ph = 10 ⁴ lx	<i>foot-candle</i>	1 ft-cd = 10'764 lx
<i>lambert</i>	1 L = 10 ⁴ /π cd/m ²		1 cd/in ² = 1550 cd/m ²
<i>millilambert</i>	1mL = 10 ⁻³ L	<i>nit</i>	1 nit = 1 cd/m ²
<i>microlambert</i>	μL = 10 ⁻⁶ L	<i>stilb</i>	1 sb = 10 ⁴ cd/m ²
<i>picolambert</i>	μμL = 10 ⁻¹² L	<i>Apostilb</i>	1 asb = 0'318 cd/m ²

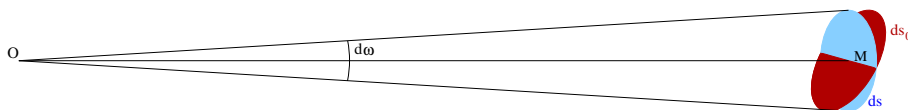


Figura 19: A fonte O ilumina o elemento diferencial de área ds_0 centrado no punto M

$ds = ds_0 \cos \theta$. O cono con vértice na fonte e base o elemento diferencial de área proxectada, encerra un elemento diferencial de ángulo sólido $d\omega$, véxase a figura 19, que tendo en conta o tamaño moi reducido de ds , en comparación coa distancia OM , pódese aproximar por¹⁹:

$$d\omega = \frac{ds}{r^2}$$

sendo r a distancia OM . O elemento diferencial de fluxo luminoso que emite a fonte nese cono é:

$$dP_v = I_v d\omega.$$

Este fluxo atinxirá a superficie dando lugar, no elemento diferencial de superficie ao redor do punto M , a unha iluminancia:

$$E_v = \frac{dP_v}{ds_0} = \frac{I_v d\omega}{ds / \cos \theta} = I_v \frac{\cos \theta}{r^2}. \quad (5)$$

De maneira que a iluminancia na superficie S é inversamente proporcional ao cadrado da distancia OM , e directamente proporcional á intensidade radiante da fonte e ao coseno do ángulo θ , que forma a recta OM coa normal a superficie do punto M .

3. Iluminancia retiniana

3.1. Cálculo da iluminancia retiniana

Con frecuencia resulta interesante avaliar un estímulo luminoso en función da iluminancia que produce na retina, o que se coñece como *iluminancia retiniana* ou tamén *iluminación retiniana*. Para o seu cálculo adoitase facer as seguintes suposicións:

- a fonte empregada emite uniformemente,
- a imaxe retiniana é perfecta e
- as perdas nos medios oculares pódense englobar nun certo factor τ_λ .

Consideremos unha fonte extensa de luminancia L_v , e dentro dela fixémonos nun elemento diferencial de área, ds_0 , centrado no punto M , tal e como se ve na figura 20.

Considerando a fonte extensa como un conxunto de fontes puntuais, a luminancia ven descrita pola ecuación 4, de maneira que a intensidade

¹⁹Ou sexa aproxímase a área da calota esférica de base ds pola área da base.

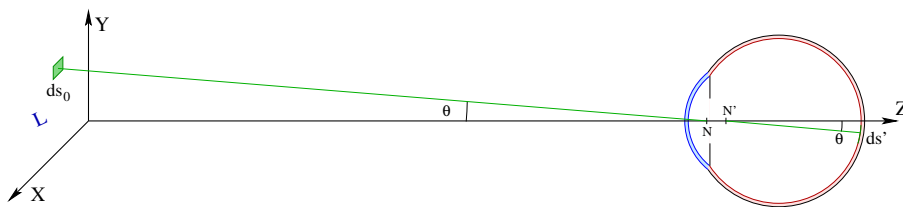


Figura 20: Iluminancia retiniana xerada por un elemento diferencial de área ds

luminosa no punto M é:

$$dI_v = L_v ds_0 \cos \theta \quad (6)$$

Por outra banda veuse que a iluminancia está relacionada coa intensidade luminosa pola ecuación 5. De maneira que a iluminancia na pupila, debida á luz emitida na área diferencial ao redor do punto M será:

$$dE_v = dI_v \frac{\cos \theta}{r^2}, \quad (7)$$

onde r é a distancia entre o punto M e o centro da pupila, que supomos suficientemente grande a respecto das dimensións oculares como para desprezar a distancia entre o centro da pupila e o punto nodal obxecto do ollo. Se agora substituímos 6 en 7 obtemos a iluminancia na pupila en función da luminancia na fonte:

$$dE_v = L_v \frac{\cos^2 \theta}{r^2} ds_0.$$

polo tanto o fluxo, procedente das veciñanzas de M, que atinxe a pupila será:

$$dP_v = dE_v \cdot S_p = \frac{L_v}{r^2} \cos^2 \theta ds_0 S_p$$

sendo S_p a área da pupila.

Asumindo que o ollo forma unha imaxe retiniana perfecta, ds' , do obxecto ds_0 , o fluxo que atinxe a retina será igual ao que deixa pasar a pupila multiplicado polo factor τ_λ , que engloba as perdas nos medios oculares. De maneira que a iluminancia na retina será:

$$E_r = \tau_\lambda \cdot \frac{dP_v}{ds'} = \tau_\lambda \frac{L_v}{r^2} \cos^2 \theta S_p \frac{ds_0}{ds'}.$$

A área do obxecto e da imaxe están relacionadas pola ampliación lateral obxecto-imaxe, así:

$$\frac{ds_0}{ds'} = \left(\frac{n'a}{n a'} \right)^2$$

sendo a a distancia desde o punto principal obxecto ao obxecto, e a' a distancia desde o punto principal imaxe á retina, $n = 1$ e n' o índice dos medios oculares.

Facendo a aproximación $a \approx r$

$$E_r = \tau_\lambda L_v \cos^2 \theta S_p \frac{n'^2}{a'^2}$$

e considerando visión central, $\cos \theta \approx 1$,

$$E_r = \tau_\lambda L_v S_p \frac{n'^2}{a'^2}$$

O valor do cociente n'/a' depende do ollo considerado e do seu estado acomodativo, así por exemplo considerando o modelo de ollo reducido, o máis sinxelo, temos

$$\frac{n'^2}{a'^2} = \left(\frac{1'336}{2'226 \cdot 10^{-3}} \right)^2 = 3'6 \cdot 10^4 \text{ m}^{-2}$$

co cal:

$$E_r = 3'6 \cdot 10^4 \tau_\lambda L_v S_p$$

onde S_p medirase en m^2 , L_v en cd/m^2 e a iluminancia retiniana en lx.

O valor exacto da iluminancia retiniana é complicado de calcular, pois tanto a distancia a' como o parámetro τ_λ non son fáciles de medir e varían dun ollo para outro. Agora ben, usualmente non hai grandes variacións, e adoitase ignorar tanto o cociente (n'/a') como as perdas oculares, τ_λ , redefinindo a iluminancia retiniana simplemente como:

$$E_r = L_v \cdot S_p$$

onde a luminancia ven medida en cd/m^2 , a superficie pupilar en mm^2 e o produto nunha nova unidade chamada troland (td). Sendo o troland a iluminancia retiniana que se obtén cando a fonte ten unha luminancia de $1 \text{ cd}/\text{m}^2$ e a pupila unha superficie de 1 mm^2 .

3.2. Variación do tamaño da pupila.

Acabamos de ver que a iluminación retiniana depende do tamaño da pupila do ollo, mais pola súa vez o tamaño da pupila varía en función do fluxo luminoso que atinxe a retina.

O diámetro da pupila pode variar entre uns 2 e 8 mm e depende de varios parámetros, sendo os máis importantes os seguintes.

- A densidade do fluxo luminoso na cornea, i.e. o produto da luminancia da fonte polo ángulo sólido que subtende a dita fonte desde o ollo²⁰. Canto maior a densidade de fluxo, menor o tamaño da pupila.
- A idade, de maneira que canto maior é a persoa menor é o seu tamaño pupilar. Este efecto é moi evidente para fluxos luminosos fracos, mais canto maior é o fluxo luminoso menor é a diferenza de tamaño pupilar coa idade.

²⁰O produto dunha luminancia por un ángulo sólido é unha iluminancia, mais na literatura prefírese usar densidade de fluxo. Contodo esta densidade mídese en unidades propias da iluminancia, ben luxes ou máis usualmente en $(\text{cd}/\text{m}^2) \cdot \text{graos}^2$.

— Se o estímulo luminoso atinxe os dous ollos ou apenas un. Observándose maiores tamaños pupilares se apenas un dos ollos é iluminado²¹. Durante moitos anos houbo discrepancias significativas ao caracterizar a variación do diámetro pupilar en función da iluminación. A razón é que até hai relativamente pouco non se foi consciente da importancia dos tres parámetros antes citados, especialmente do primeiro, pois había autores que se fixaban unicamente na luminancia da fonte, sen darlle a importancia debida ao seu tamaño.

Recentemente Watson e Yellott publicaron unha completa revisión sobre este tema (Watson e Yellott, 2012), onde tendo en conta traballos anteriores deducen unha fórmula que permite calcular o tamaño pupilar tendo en conta estes 3 parámetros. Asumindo unha fonte circular de luminancia L e que subtende un ángulo θ desde o ollo, o diámetro da pupila é:

$$D_p(F, y) = D_{SD}(F) + (y - 28,58) [0,02132 - 0,009562 D_{SD}(F)]$$

con

$$D_{SD} = 7'75 - 5'75 \frac{(F/846)^{0,41}}{2 + (F/846)^{0,41}}$$

sendo y a idade medida en anos, e F a densidade de fluxo luminoso na córnea, que se calcula como o produto²²:

$$F = L \cdot \pi \left(\frac{\theta}{2} \right)^2 \cdot Me$$

onde o último factor pode tomar os seguintes valores

- $Me = 0,1$ se a iluminación é monocular,
- $Me = 1$ se a iluminación é binocular.

Aplicando a fórmula de Watson e Yellott representamos na figura 21 a variación do diámetro pupilar en función da densidade do fluxo luminoso na córnea para catro idades, con iluminación binocular. Cómpre salientar que tanto a fórmula como a figura dan unha boa indicación do que son os diámetros pupilares medios, i.e. tendo en conta un grupo grande de persoas, mais non se debe ignorar que existe unha importante variabilidade individual.

Outro aspecto relevante en relación ao diámetro pupilar é a velocidade de abertura e de fechamento por alteracións bruscas da luminancia. Na figura 22 móstrase un exemplo dun ciclo de oclusión-dilatación dunha pupila humana, véndose como o tempo de oclusión é significativamente menor que o de dilatación.

²¹Nas múltiples experiencias que se teñen realizado ao longo dos anos para averiguar como varía tamaño da pupila en función do fluxo luminoso e a idade, non foi raro iluminar un ollo e medir o diámetro pupilar do outro. Se ben está comprobado que, agás casos excepcionais, as dúas pupilas teñen o mesmo diámetro sexa cal sexa o modo de iluminación, tamén se comprobou que o tamaño pupilar é maior con iluminación monocular do que con iluminación binocular.

²²O factor $\pi \left(\frac{\theta}{2} \right)^2$ é unha aproximación do ángulo sólido que subtende a fonte, que os autores, seguindo os traballos precedentes, miden en *graos*². Como se veu anteriormente o ángulo sólido exacto ven dado pola ecuación (1).

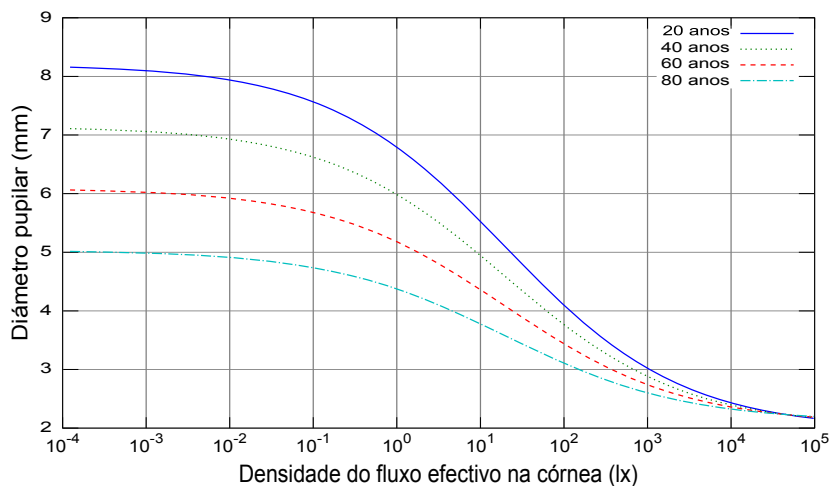


Figura 21: Variación do diámetro pupilar en función da densidade do fluxo luminoso na córnea para varias idades con iluminación binocular

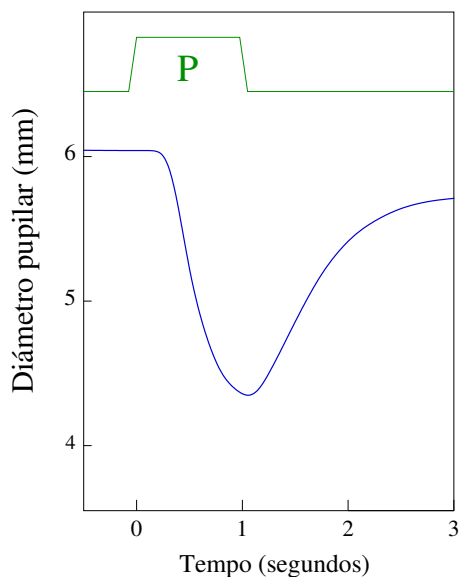


Figura 22: Exemplo dun ciclo de oclusión-dilatación dunha pupila humana. Despois de 10 s na escuridade ambos ollos son iluminados cun pulso, P, de 1 segundo de duración e 9120 trolands de amplitude. Datos extraídos da referencia (Bremner, 2012)

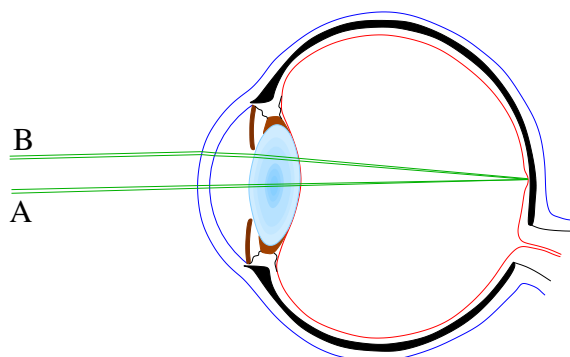


Figura 23: Efecto Stiles-Crawford. Dous pinceis luminosos que penetran por diferentes partes da retina van ter diferente efectividade excitando os fotorreceptores

3.3. Efecto Stiles-Crawford

Realizando un estudo sobre o ofuscamento causado polos faros dos automóbeis, Stiles e Crawford (Stiles e Crawford, 1933) atopáronse cun fenómeno inesperado: un pincel de luz que penetra polo centro da pupila do ollo vese máis brillante que o mesmo pincel se penetra por outra zona da pupila, e canto máis periférica e esa outra zona menor é o brillo aparente. Por exemplo, considerando dous pinceis luminosos, un que penetra polo centro, A na figura 23, e outro que penetra a unha distancia 3.1 mm do centro, B; para que a sensación visual sexa similar para ambos pinceis, precísase que o B sexa 3 veces máis brillante do que o A.

Na figura 24 móstrase a eficiencia luminosa relativa²³ (ELR), en función do punto de incidencia do pincel de raios na pupila dun ollo de W.S. Stiles no seu meridiano horizontal. Podéndose observar como a eficiencia é máxima na parte central da pupila e decae rapidamente cara á periferia. Este comportamento non é único do señor Stiles, senón que con pequenas variacións se ten observado en multitude doutros ollos, e non só no meridiano horizontal mais tamén nos outros meridianos do ollo. Así en xeral pódese dicir que a eficiencia luminosa relativa:

- ten o seu máximo para un punto próximo do centro da pupila;
- ten aproximadamente simetría de revolución; e
- pódese aproximar mediante a expresión

$$ELR(\rho) = 10^{-a\rho^2}$$

sendo ρ a distancia radial desde o punto de máxima eficiencia, medida en mm, e $a \approx 0'05 \text{ mm}^{-2}$.

Cómpre sinalar que este fenómeno, coñecido como efecto Stiles-Crawford, dáse unicamente no sistema fotópico, afectando tanto a visión foveal como

²³Tamén coñecida como eficiencia de excitación dos fotorreceptores.

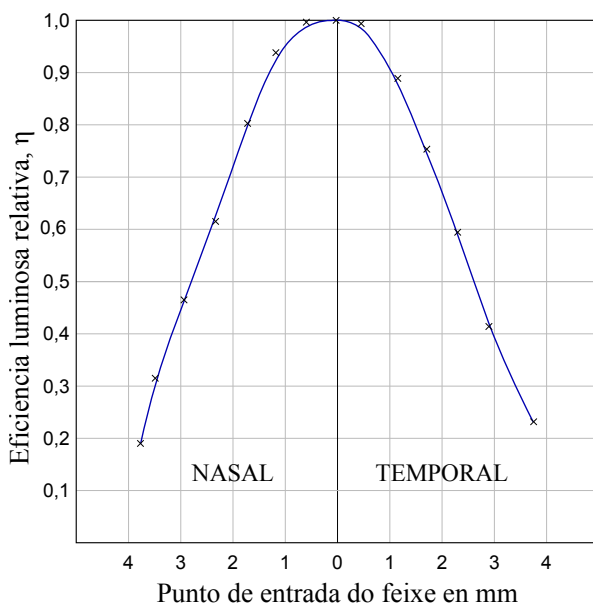


Figura 24: Eficiência luminosa relativa dun pincel luminoso en función da posición na pupila pola que penetra. Datos correspondentes a un ollo de W.S. Stiles da referencia (Stiles e Crawford, 1933)

extrafoveal, mais non se manifesta²⁴ no sistema escotópico. Sábese que acontece a nivel retiniano debido a unha sensibilidade direccional dos conos, porén a pesar dos anos transcorridos desde o seu descubrimento²⁵ aínda non está plenamente explicado (Westheimer, 2008; AAVV, 2009), barállanse na literatura os dous mecanismos seguintes.

1. Que os conos funcionen como guías de onda, guiando a luz como se fosen unha fibra óptica. Dada a grande sensibilidade das guías de onda ao ángulo da luz incidente, véxase a figura 25, cando a luz incide nun cono oblicuamente menos luz penetrará nel, e polo tanto menor será o número de fotopigmentos excitados.
2. Que a sensibilidade direccional sexa debida aos fotopigmentos. Os fotopigmentos son moléculas polares, co seu eixo aproximadamente paralelo ao eixo das células fotorreceptoras, de maneira que a luz puidera ser máis ou menos absorbida en función do ángulo que forme co dito eixo. Tamén a súa densidade puidera xogar algún papel na explicación do fenómeno.

Se ben na actualidade considérase máis relevante o primeiro mecanismo (Pozo *et al.*, 2009; McIntyre e Pask, 2013), tamén é certo que el só non permite explicar porqué o efecto Stiles-Crawford afecta aos conos en calquera parte da

²⁴Ou en todo caso moi atenuado.

²⁵A descuberta foi no ano 1932, sendo feito público mediante un artigo publicado no ano 1933.

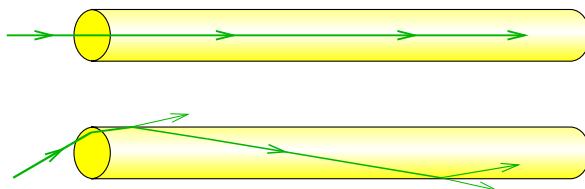


Figura 25: Nunha fibra óptica a luz que incide paralela ao eixo vai ser transmitida con baixas perdas, mais canto maior é a oblicuidade do feixe, menor é a cantidade de luz transmitida

retina, e non aos bastonetes, a pesar de que os conos da fóvea son en forma e tamaño máis semellantes aos bastonetes do que aos conos periféricos.

Por outro lado o efecto Stiles-Crawford depende levemente da longura de onda, sendo menos acusado no centro do visíbel que nos extremos vermello e violeta.

En todo caso o efecto Stiles-Crawford amortece as aberracións oculares; como os raios periféricos contribúen máis ás aberracións do que os paraxiais, ao ser maior a efectividade destes últimos, na imaxe aumenta a contribución dos raios con menores aberracións.

Evidentemente, este efecto afecta á iluminancia retiniana, e para telo en conta no cálculo da mesma usase o que se coñece como área reducida:

$$S_r = 2\pi \int_0^{D/2} ELR(\rho) \rho d\rho = \frac{\pi}{2} \int_0^{D/2} 10^{-a\rho^2} \rho d\rho = \frac{\pi}{a \ln 10} \left[1 - 10^{-a\left(\frac{D}{2}\right)^2} \right]$$

sendo D o diámetro da pupila, en mm. De maneira que no cálculo da iluminancia retiniana úsase S_r en vez da área da pupila $S_p = \pi \left(\frac{D}{2}\right)^2$, e os resultados exprésanse en trolands reducidos.

4. Adaptación á iluminación ambiental

Na superficie da terra a iluminación ambiente natural varía máis de 10 ordes de magnitude durante as 24 horas dun día soalleiro. O sistema visual humano, como o de moitos outros animais, está perfectamente adaptado a tal variabilidade luminosa, e mesmo a súa capacidade de adaptación á luz ambiente é superior a eses 10 ordes de magnitude. Esta extraordinaria capacidade conséguese grazas ao concurso de 3 mecanismos:

- Variación do tamaño da pupila, aínda que é o mecanismo máis coñecido permite explicar apenas unha pequena parte da capacidade de adaptación. Así a área da pupila dilatada ao máximo é aproximadamente igual a 16 veces a área mínima.
- A retina dupla, con dous tipos 2 tipos de fotorreceptores con características ben diferentes: conos e bastonetes, que ademais se conectan ao córtex de distinta maneira, sendo moito maior a adición espacial no sistema escotópico que no fotópico.

- Adaptación dos fotorreceptores, i.e. os dous tipos de fotorreceptores son máis ou menos sensíbeis en función da iluminancia retiniana. Así un bastonete na escuridade absoluta é capaz de detectar un único fotón, dando lugar a que se fechen aproximadamente o 5% dos seus canais fotosensitivos. Se os bastonetes tivesen unha resposta linear un fluxo incidente duns 100 fotóns/s sobre un bastonete daría lugar a unha saturación total do mesmo, ficando polo tanto inutilizado para detectar máis luz. Porén, debido a súa capacidade de adaptación, a saturación non se produce até que o fluxo incidente é da orde dos 10 000 fotóns/s. Pola súa vez os conos teñen unha capacidade de adaptación aínda maior, e practicamente nunca se saturan (Govardovskii *et al.*, 2000). Son varios e complexos os mecanismos moleculares que permiten a adaptación dos fotorreceptores, mais a pesar do importantes esforzos dedicados a este tema pola comunidade científica, aínda non están completamente esclarecidos (Hurley, 2002; Reuter, 2011; Arshavsky e Burns, 2012).

4.1. Adaptación a escuridade

Unha forma tradicional de estudar a adaptación do ollo humano á escuridade e medindo o limiar absoluto, i.e. a mínima cantidade de luz que o sistema visual humano é capaz de percibir, e como varía este limiar en función das condicións experimentais.

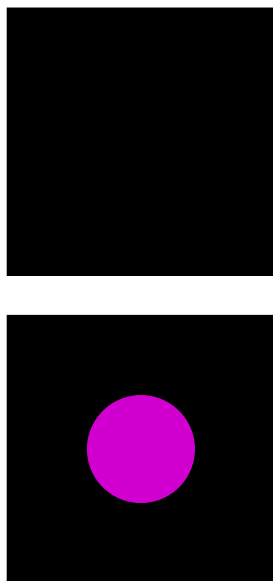


Figura 26: Estímulo luminoso

A curva da figura 27 representa un exemplo típico de como varía o limiar absoluto en función do tempo de adaptación na escuridade. Para obter as medidas experimentais correspondentes a esta gráfica seguiu-se o protocolo que se describe a continuación.

1. Mantense o suxeito experimental nun ambiente de fraca iluminación durante uns 10 minutos.
2. Durante 2 minutos o ollo recibe unha iluminación retiniana de preadaptación de 400 000 td.
3. Apágase a luz e déixase pasar un intervalo de tempo determinado na escuridade.
4. Ilumínase unha parte periférica da retina, cun estímulo violeta similar ao da figura 26, e determínase cal é o nivel mínimo de iluminación retiniana que o ollo é capaz de detectar.
5. Repítense os puntos 1 a 4, con distintos intervalos na escuridade.

Na gráfica 27 os círculos correspóndense aos datos experimentais, e a liña é un axuste a eses datos. Os círculos violetas correspóndense a medidas onde o suxeito apreciaba a luz limiar

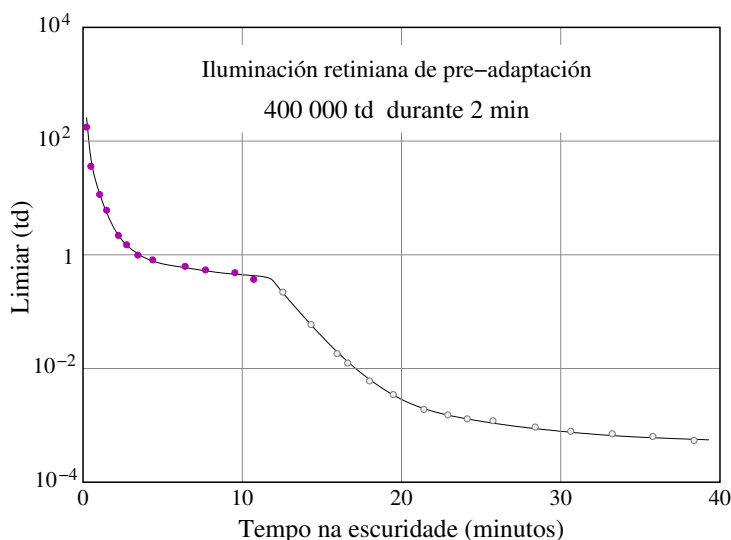


Figura 27: Limiar absoluto en función do tempo de adaptación a escuridade. Os círculos violetas corresponden a medidas onde o suxeito apreciaba a luz limiar como violeta, entanto os círculos co centro claro corresponden a medidas onde o suxeito non apreciaba cor na luz limiar. Gráfica adaptada da referencia (Hecht *et al.*, 1937)

como violeta, entanto os círculos co centro claro correspóndense a medidas onde o suxeito non apreciaba cor na luz limiar. Tendo isto en conta a interpretación dos datos experimentais é evidente. A primeira parte da curva, até aproximadamente os 11 minutos, corresponde ao sistema fotópico, entanto a segunda parte corresponde ao sistema escotópico. Nos primeiros minutos a sensibilidade dos conos aumenta moi rapidamente, até chegar a un limiar de aproximadamente 1 td, para logo seguir aumentando máis moito máis a modo. Pasados uns 11 minutos os bastonetes, que até o momento estaban saturados pola iluminación de pre-adaptación, toman o relevo e pasan a ser os responsábeis da detección do limiar. Canto máis tempo se pasa na escuridade, máis sensíbeis se tornan os bastonetes, porén como se pode observar a súa adaptación é considerabelmente máis lenta que a dos conos. E así para chegar ao limiar absoluto mínimo do ollo –para o tipo de iluminación usada–, cómpre pasar case 40 minutos na escuridade.

4.1.1. Condicións experimentais

As condicións experimentais nas que se realiza a medida do limiar absoluto inflúen loxicamente nos resultados obtidos. Sendo os factores máis importantes os seguintes.

- *Excentricidade*. Dada a distribución de fotorreceptores na retina é de esperar que o limiar absoluto dependa da zona da retina considerada.

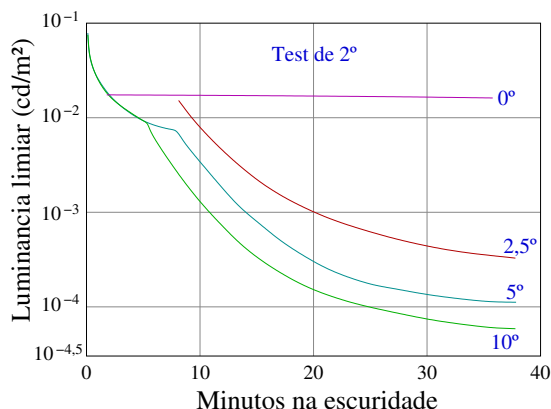


Figura 28: Adaptación á escuridade para distintas excentricidades. O test ten unha largura de 2°, e os suxeitos experimentais foron pré-adaptados durante 2 minutos a 300 mL (955 cd/m²). Gráfica adaptada da referencia (Hecht *et al.*, 1935)

Na figura 28 móstrase como varía o limiar absoluto en función do tempo, para distintas excentricidades, iluminando un área da retina de 2°. Para excentricidade nula, i.e. cando se ilumina a fóvea, a curva que se obtén é loxicamente a correspondente aos conos, de maneira que tras os primeiros minutos o limiar se estabiliza en un valor bastante alto, correspondente á máxima sensibilidade dos conos. Por outra banda pódese observar que canto maior é a excentricidade máis importancia teñen os bastonetes, menor é a parte da curva gobernada polos conos e menor é o limiar absoluto atinxido.

- *Longura de onda.* Na figura 29 móstrase como varía o limiar absoluto en función do tempo para estímulos con distinta cor. Lembrando a sensibilidade dos sistemas fotópico e escotópico –véxase a figura 17– non sorprende que a fase escotópica sexa moi débil para longuras de onda longas, mesmo inexistente para os 680 nm; entanto que ao diminuír a longura de onda do estímulo a fase escotópica aparece antes e o limiar decrece dunha forma máis rápida cara ao valor asíntótico.
- *Tamaño da fonte.* Na figura 30 móstrase como varía o limiar absoluto co tempo na escuridade cunha fonte centrada de distintos tamaños angulares, véndose como canto maior é o tamaño menor é o limiar atinxido, e máis clara é a dupla natureza da curva. Este comportamento débese a dúas razóns:
 - por unha banda canto maior é a fonte, como esta ten unha luminancia constante, maior é o fluxo fotónico que atinxe o ollo, e polo tanto maior é a iluminación retiniana;
 - por outra banda, canto menor é o tamaño da fonte menor é a zona da retina iluminada, e o estímulo luminoso atinxirá principalmente a fóvea, onde escasean os bastonetes; porén con fontes de maiores tamaños temos maiores zonas da retina iluminadas, e máis

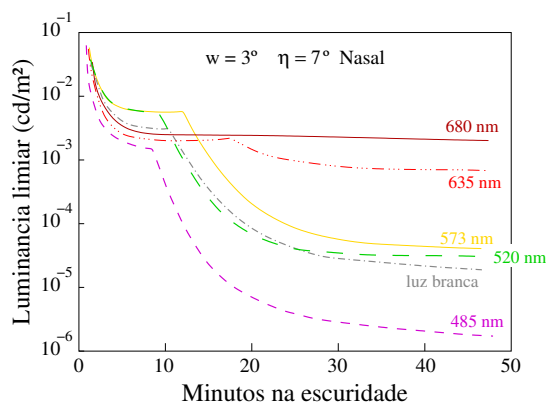


Figura 29: Adaptación á escuridade en función da longura de onda do estímulo, que ten unha largura de 3° e unha excentricidade de 7° . Os suxeitos experimentais foron pre-adaptados durante 5 minutos a 2 L (6366 cd/m^2) de luz branca. Gráfica adaptada da referencia (Chapanis, 1947)

importancia terá o sistema escotópico na detección, coa súa maior adición espacial.

Mesmo a máis pequena das fontes da figura 30 é bastante extensa. Se medirmos o limiar usando fontes de tamaño aínda menor, evidénciase claramente o fenómeno de adición espacial. Así na figura 31 represéntase un caso típico de como varía o limiar en función do tamaño do estímulo luminoso, podéndose observar que é posíbel axustar as medidas experimentais a dous segmentos de recta. O primeiro tramo, cunha pendente igual a -1, correspóndese á zona con adición espacial completa, coñecida como área de Ricco, de maneira que para estímulos menores o limiar é inversamente proporcional á área da fonte. Entanto no segundo tramo, cunha pendente menos acusada, tense unha adición espacial parcial.

- *Duración do estímulo.* O limiar absoluto depende tamén da duración do estímulo luminoso, o que evidencia a adición temporal da retina. Así durante un tempo de exposición denominado duración crítica, que é da orde de 100ms para os bastonetes –extrafoveal– e de 30ms para os conos –foveal–, a adición temporal é total, de maneira que o limiar é inversamente proporcional á duración do estímulo. Para duracións un pouco maiores das críticas a adición é parcial, e para duracións superiores a 1 segundo o limiar é independente da duración, i.e. xa non se observa adición temporal.
- *Intensidade e duración de pre-acomodación.* Canto maior sexa a cantidade de fotóns absorbidos polos fotorreceptores na etapa de pre-acomodación, maior será a cantidade de fotopigmentos activados, e polo tanto maior será o tempo que necesitan pasar os fotorreceptores na escuridade, sobre todo os bastonetes, até atinxiren a súa sensibilidade máxima. Agora ben, a cantidade de fotóns absorbidos é loxicamente unha función do fluxo fotónico e do tempo que este fluxo fotónico ilumine a retina.

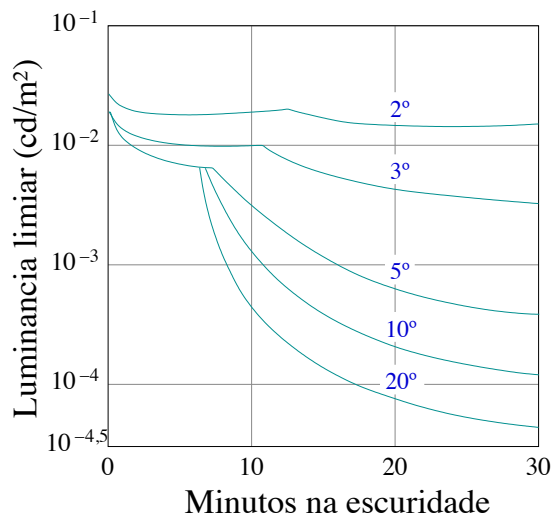


Figura 30: Adaptação a escuridade com test centrados, $\eta = 0$, de distintos tamanhos angulares. Dados da referencia (Hetch *et al.*, 1935)

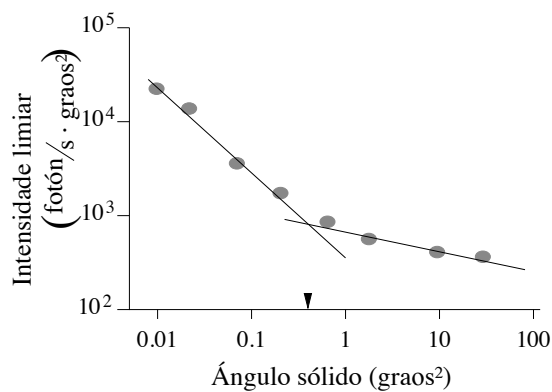


Figura 31: Limiar absoluto em função do ângulo sólido que subtende o estímulo, que ten unha duración 930 ms, unha longura de onda dominante de $497 \mu\text{m}$ e unha excentricidade de $6^\circ 30'$. A frecha marca o tamaño da área crítica ou de Ricco, aproximadamente 0.4 graus^2 . Dados da referencia (Barlow, 1958)

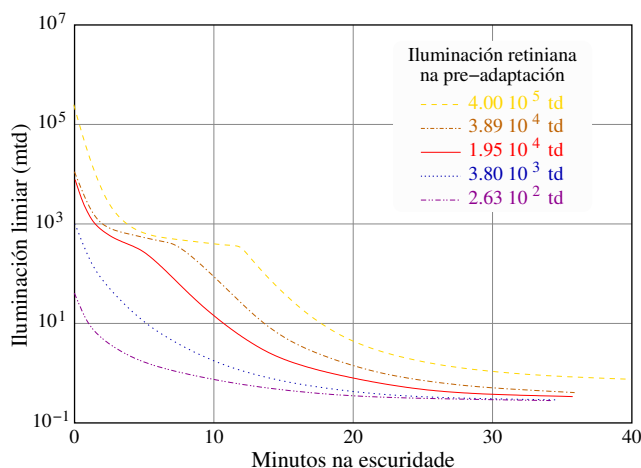


Figura 32: Adaptación á escuridade para distintas iluminacións retinianas na pre-adaptación. Gráfica adaptada da referencia (Hetch *et al.*, 1937)

Así, na figura 32 móstrase como varía a curva de adaptación a escuridade en función do nivel de iluminación retiniana de pre-adaptación, observándose que conforme esta aumenta a fase escotópica tarda máis en se manifestar, e o limiar asintótico tarda máis en ser atinxido. Por outra banda na figura 33 móstrase como o aumento do tempo de pre-adaptación produce un efecto similar ao de elevar a luminancia á que se produce a pre-adaptación.

4.1.2. O valor do limiar absoluto

Como acabamos de ver o limiar absoluto depende de varias variábeis, mais considerando as mellores condicións posíbeis, cal será o menor limiar absoluto?, i.e. cal é o mínimo número de fotóns que pode detectar o ollo humano?

A maior sensibilidade da retina dáse co ben ollo adaptado a escuridade, para o cal debe estar como mínimo 40 minutos na escuridade, para unha excentricidade ao redor dos 20°, unha longura de onda de 507 nm, un estímulo luminoso na retina pequeno e un tempo de exposición curto. Nestas condicións tense medido que o mínimo limiar absoluto é de 5-7 fotóns absorbidos por bastonetes (Hetch *et al.*, 1942), mais para que se produzan este número de absorcións o número de fotóns corneais –número de fotóns que atinxen a

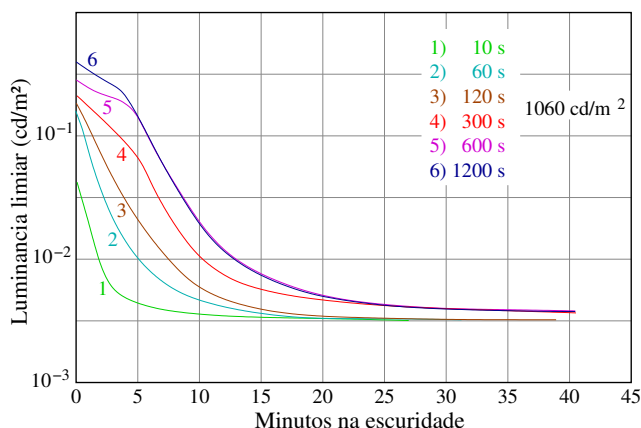


Figura 33: Adaptación á escuridade para distintos tempos de pré-adaptación, de 10 segundos até 20 minutos cunha fonte de luminancia 1060 cd/m^2 . Gráfica adaptada da referencia (Wald e Clark, 1937)

córnea— debe ser unhas 10-12 veces maior²⁶, i.e. o mínimo limiar absoluto está 50 e 85 fotóns corneais²⁷.

Por outra banda sábese que abonda cun único fotón para estimular un bastonete, e que este comunique ao cerebro a súa detección (Rieke e Baylor, 1998). Por que entón é preciso seren absorbidos máis fotóns para ser detectado un sinal luminoso?

4.1.3. Medidas psicofísicas

Nas medidas dun limiar luminoso, para un suxeito experimental comunicar que detectou un sinal ten que se pasar o seguinte:

1. algúns fotóns seren absorbidos nos bastonetes da súa retina,
2. estes bastonetes enviaren impulsos nerviosos até o córtex visual,
3. o cerebro prestar atención a eses sinais e decidir comunicar ao exterior que detectou o sinal, ben oralmente ben premendo un botón.

²⁶Evidentemente non é o mesmo o número de fotóns corneais que o número de fotóns que van ser absorbidos nos fotorreceptores. O fluxo luminoso que atinxe a córnea vai ser:

1. en parte reflectido na mesma córnea, e nas outras superficies oculares,
2. en parte absorbido polos medios oculares,
3. e en parte absorbido no epitelio pigmentoso;

téndose estimado que apenas un 8-10% dese fluxo vai ser absorbido polos pigmentos visuais dos fotorreceptores.

²⁷Estes valores obtíñense con suxeitos experimentais treinados, i.e. afeitos a realizar este tipo de medidas, con suxeitos experimentais novatos os limiares obtidos son bastante superiores e a súa variabilidade moito maior (Manasseh *et al.*, 2013).

Son polo tanto medidas de natureza psicofísica, i.e. os resultados dependen do sistema visual en conxunto, tanto a nivel retiniano como no resto do cerebro²⁸.

Por outra banda é posíbel realizar algunhas medidas *in vitro*, con células fotorreceptoras isoladas. Estas medidas poden ser moito máis precisas, xa que o número de factores que inflúen é moito menor. Sendo grazas a estas medidas que sabemos un bastonete ser capaz de sinalar con precisión a absorción dun único fotón.

Nas medidas psicofísicas é usual que o mesmo suxeito experimental dea diferentes respostas ante o mesmo estímulo, os seres humanos²⁹ non somos observadores perfectos, e isto é así por dúas razóns (Manasseh *et al.*, 2013).

- Por unha banda o ruído neural, que pode darse tanto nos fotorreceptores como nas rotas neuronais até o córtex. En calquera neurónio hai unha certa probabilidade de xerarse un sinal espurio, i.e. que non se corresponde a ningún estímulo externo e que introduce ruído no sistema. Por exemplo, nun fotorreceptor pode producirse a activación dun pigmento visual sen a absorción dun fotón. Como ruído neural varía co tempo dun xeito impredecíbel tamén os limiares detectados variarán co tempo.
- A outra razón é a atención do observador, que depende da súa motivación e da fatiga. Ao noso cerebro chegan continuamente unha grande cantidade de sinais sensitivos, mais ten unha capacidade limitada e non podendo prestar atención a todos eles ten que priorizar uns sobre os outros. A atención do observador, a un proceso dado, pode variar significativamente, tamén o limiar detectado variará acorde con el³⁰.

Así para un fluxo fotónico ser detectado cómpre que o número de fotóns atinxindo a retina sexa grande o suficiente, non só para ser detectado a nivel retiniano, senón tamén a nivel central. É necesario polo tanto:

1. que sexa maior que o ruído neural, e
2. que sexa grande abondo como para salientarse entre os outros estímulos que está a recibir o cerebro.

4.2. Adaptación a luz

É notábel a capacidade de adaptación á iluminación ambiental do sistema visual humano³¹. Ao saír ao exterior nun día asoallado a luz que atinxe a nosas retinas increméntase en tres ordes de magnitude, mais a adaptación ao

²⁸Antigamente os psicofísicos eran os únicos métodos dispoñíbeis para a pesquisa básica e clínica, e mesmo na actualidade seguen a ter moito uso. É mais, tamén nos protocolos de coidado visual empréganse frecuentemente procedimentos psicofísicos. Así a refracción ocular subxectiva, a medida da acuidade visual, dos campos visuais, das forias... son exemplos de métodos clínicos psicofísicos.

²⁹Este fenómeno tense observado tamén noutros animais.

³⁰Isto explica en boa parte as diferenzas entre suxeitos experimentais treinados e novatos.

³¹O ser humano non é neste senso un caso único, e en xeral os vertebrados teñen unha capacidade similar.

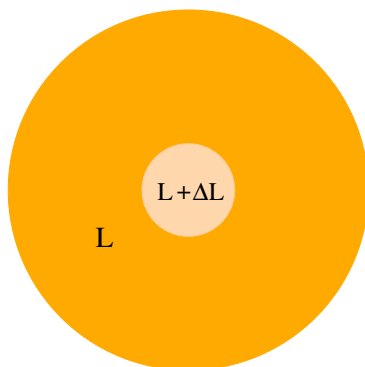


Figura 34: Exemplo test usado na determinación do limiar diferencial

novo nivel de iluminación non leva máis duns poucos segundos, e a aparencia dos obxectos mantense. Así por exemplo a maioría das persoas pode ler un texto impreso á luz dunha vela ou á luz directa do sol, e as letras aparecen sempre negras e o fondo branco; apesar da luminancia das letras iluminadas pola luz directa do sol ser maior do que a luminancia do branco do papel iluminado pola luz da vela.

Esta adaptación conséguese mediante como mínimo dous mecanismos retinianos: un nos fotorreceptores, capaces de modular a súa sensibilidade en función directa do nivel da iluminación ambiental, entanto o outro mecanismo dáse xa a nivel post-receptor (Dunn *et al.*, 2007).

4.2.1. Limiar diferencial

A maneira clásica de estudar a adaptación a luz é explorando como varía o limiar diferencial en función da luz ambiente. O limiar diferencial defínese como o mínimo incremento de luminancia, ΔL , que fai falta engadir sobre un fondo de luminancia L para observar unha diferenza de luminosidade, véxase a figura 34, denominándose *fracción de Weber* ao cociente $\Delta L/L$.

4.2.2. Adaptación a luz do sistema escotópico

Na figura 35 represéntase como o varía o limiar diferencial en función da luminancia do fondo para o sistema escotópico. Nesta gráfica podemos apreciar 4 zonas diferentes:

1. Para moi baixas iluminacións o limiar diferencial non depende do fondo. Nesta zona, ao ser tan feble a iluminación do fondo, o limiar está limitado non pola fonte senón polo ruído neural do sistema visual.
2. O segundo treito da curva obedece á *lei de Rose-De Vries*: $\Delta L \propto \sqrt{L}$. Nesta zona a iluminación é aínda moi feble, sendo as fluctuacións cuán-

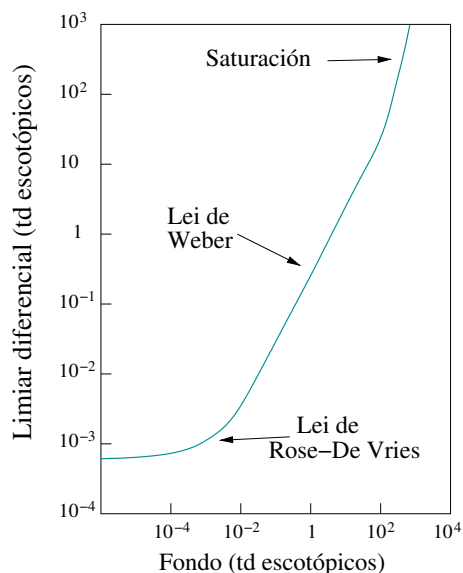


Figura 35: Limiar diferencial en función do fondo para o sistema escotópico. Datos da referencia (Aguilar e Stiles, 1954)

tivas inherentes a fonte de luz as que explican o comportamento observado.

3. A partir dun certo nivel da luminancia de fondo cúmprese a lei de Weber, i.e. a fracción de Weber permanece constante, e para o sistema escotópico esta constante é aproximadamente 0'14. Así se a luminancia do fondo é de 100 unidades o mínimo incremento de luminancia detectábel será 14. Se o fondo increméntase dez veces até 1000 o limiar diferencial increméntase tamén dez veces pasando a ser 140. Vemos entón que nesta zona a sensibilidade relativa do sistema escotópico mantense constante, non varía coa iluminación do fondo, porén a sensibilidade absoluta diminúe ao aumentar a iluminación do fondo.
4. Por riba dun certo nivel de luminancia a pendente aumenta considerablemente, producíndose a saturación dos bastonetes, que deixan de ser operativos.

4.2.3. Adaptación á luz do sistema fotópico

Os sistema fotópico consta de 3 fotorreceptores diferentes o que dá lugar a varios mecanismos, que tendo comportamentos similares non son exactamente iguais. Na figura 36 vese como varía o limiar diferencial en función do fondo para un deses mecanismos. Como se pode observar a curva é similar a do sistema escotópico, mais con algunhas diferenzas importantes:

- a sensibilidade absoluta é menor, a curva está desprazada cara a luminancias máis elevadas,

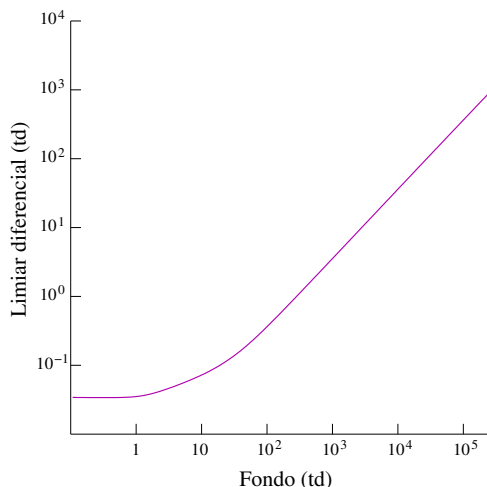


Figura 36: Limiar diferencial fronte o fondo para o mecanismo π_5 –conos L– do sistema fotópico. Datos da referencia (Shevell, 1977)

- porén a sensibilidade relativa é maior, así a fracción de Weber é aproximadamente 0'015, de maneira que se a luminancia de fondo é de 1000 unidades o limiar diferencial correspondente é 15;
- ademais non existe unha zona de saturación, de maneira que mesmo con luminancias moi altas os conos non se saturan³².

4.2.4. Intervalo de adaptación á luz ambiente

Outra grandeza interesante para describir a adaptación do sistema visual á luz ambiente é o intervalo de luminancias no cal o sistema visual é capaz de ver con comodidade. Este intervalo ten por límite inferior o negro subxectivo e por límite superior o limiar de clarón. O negro subxectivo é a máxima luminancia que, para unha dada luz ambiente, o sistema visual considera como negro. Entanto que o limiar de clarón é a mínima luminancia que, para unha dada luz ambiente, ofusca o sistema visual. Como se ve na figura 37 tanto o negro subxectivo como o limiar de clarón aumentan ao aumentar a luminancia ambiente. Pola súa vez o intervalo de adaptación á luminancia ambiente diminúe coa luz ambiente, véndose que para a iluminación nocturna é bastante maior que para iluminación diúrna.

³²En realidade é posíbel saturar os conos, mais cun tipo de iluminación pulsada moi distinta da que nos alumea normalmente, tanto artificial como natural (Shevell, 1977).

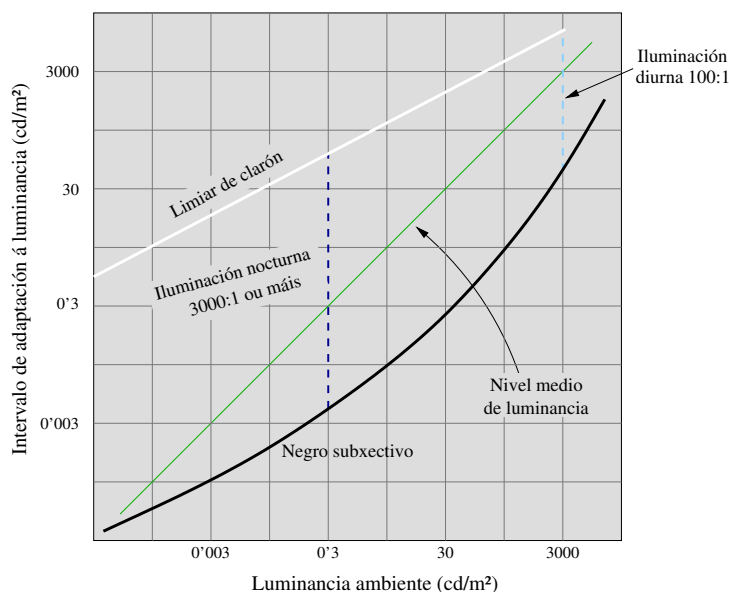


Figura 37: Intervalo de luminancias para as cales tense visión cómoda, en función da luminancia ambiental. Adaptado da referencia (Schreuder, 2008), sección 7.4

BIBLIOGRAFÍA

Libros

- AAVV (2014). *Webvision: the organization of the retina and visual system* (Online Book). Editores Helga Kolb, Eduardo Fernandez e Ralph Nelson. <http://webvision.med.utah.edu/>.
- ARTIGAS, J., CAPILLA, P., FELIPE, A. e PUJOL, J. (1995). *Óptica fisiológica. Psicofísica de la visión*. Interamericana McGraw-Hill.
- DAVSON, H. (1990). *Physiology of the Eye*, Fifth edition. Palgrave Macmillan.
- GUIRAO PINERA, A. (2004). *Óptica visual*. Diego Marin.
- KAUFMAN, P. L. e ALM, A. (2003). ADLER. *Fisiología del ojo, aplicación clínica*. Décima edición. Elsevier.
- ROMERO MORA, J., GARCIA GARCIA, J. A. e GARCIA Y BELTRAN, A. (1996). *Curso introductorio a la óptica fisiológica. Óptica ocular y psicofísica de la visión*. Peligros.
- SCHREUDER, D. (2008). *Outdoor lighting: physics, vision and perception*. Springer.
- SCHWARTZ, S. H. (2009). *Visual Perception: A Clinical Orientation*, Fourth Edition. McGraw-Hill Education.
- WYSZECKI, G. e STILES, W. (1982). *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*, 2nd edition. John Wiley & Sons.

Artigos

- AAVV (2009). *The Stiles-Crawford Effects and Photoreceptor Optics*. Journal of Modern Optics, 56(20).
- AGUILAR, M. e STILES, W. (1954). Saturation of the rod mechanism of the retina at high levels of stimulation. *Optica Acta: International Journal of Optics*, 1(1):59–65.
- ARSHAVSKY, V. Y. e BURNS, M. E. (2012). Photoreceptor signaling: supporting vision across a wide range of light intensities. *Journal of Biological Chemistry*, 287(3):1620–1626.
- BARLOW, H. B. (1958). Temporal and spatial summation in human vision at different background intensities. *The Journal of Physiology*, 141(2):337–350.
- BREMNER, F. D. (2012). Pupillometric evaluation of the dynamics of the pupillary response to a brief light stimulus in healthy subjects. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 53(11):7343–7347.
- BURNS, S. A., TUMBAR, R., ELSNER, A. E., FERGUSON, D. e HAMMER, D. X. (2007). Large-field-of-view, modular, stabilized, adaptive-optics-based scanning laser ophthalmoscope. *Journal of the Optical Society of America A: Optics, Image Science, and Vision*, 24(5):1313–1326.
- CHAPANIS, A. (1947). The dark adaptation of the color anomalous measured with lights of different hues. *Journal of General Physiology*, 30(5):423–437.
- CHUI, T. Y. P., SONG, H. e BURNS, S. A. (2008). Individual variations in human cone photoreceptor packing density: variations with refractive error. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 49(10):4679–4687.
- CURCIO, C., PACKER, O. e KALIN, R. (1987). A whole mount method for sequential analysis of photoreceptors and ganglion cells in a single retina. *Vision Research*, 27(1):9–15.
- CURCIO, C., SLOAN, K., KALINA, R. e HENDRICKSON, A. (1990). Human photoreceptor topography. *Journal of Comparative Neurology*, 292(4):497–523.
- DUNN, F. A., LANKHEET, M. J. e RIEKE, F. (2007). Light adaptation in cone vision involves switching between receptor and post-receptor sites. *Nature*, 449(7162):603–606.
- GOVARDOVSKII, V. I., CALVERT, P. D. e ARSHAVSKY, V. Y. (2000). Photoreceptor light adaptation: untangling desensitization and sensitization. *Journal of General Physiology*, 116(6):791–794.
- HECHT, S., HAIG, C. e CHASE, A. M. (1937). The influence of light adaptation on subsequent dark adaptation of the eye. *Journal of General Physiology*, 20(6):831–850.
- HECHT, S., HAIG, C. e WALD, G. (1935). The dark adaptation of retinal fields of different size and location. *Journal of General Physiology*, 19(2):321–337.

- HECHT, S., SHLAER, S. e PIRENNE, M. H. (1942). Energy, quanta, and vision. *Journal of General Physiology*, 25(6):819–840.
- HURLEY, J. B. (2002). Shedding light on adaptation. *Journal of General Physiology*, 119(2):125–128.
- LI, K. Y., TIRUVEEDHULA, P. e ROORDA, A. (2010). Intersubject variability of foveal cone photoreceptor density in relation to eye length. *Investigative Ophthalmology and Visual Science*, 51(12):6858–6867.
- MANASSEH, G., DE BALTHASAR, C., SANGUINETTI, B., POMARICO, E., GISIN, N., DE PERALTA, R. G. e GONZALEZ ANDINO, S. L. (2013). Retinal and post-retinal contributions to the quantum efficiency of the human eye revealed by electrical neuroimaging. *Frontiers in Psychology*, 4:845.
- MCINTYRE, P. e PASK, C. (2013). The Stiles-Crawford effect: a theoretical revisit. *Journal of Modern Optics*, 60(4),266-283.
- POZO, A.M., PÉREZ-OCÓN, F., CASTRO, J.J. e ORTIZ C. (2009). Stiles-Crawford effect of the first kind: influence of the outer segment disc structure of human retina cones. *Journal of Modern Optics*, 56(20), 2254-2260.
- REUTER, T. (2011). Fifty years of dark adaptation 1961-2011. *Vision Research*, 51(21-22):2243–2262.
- RIEKE, F. e BAYLOR, D. (1998). Single-photon detection by rod cells of the retina. *Reviews of Modern Physics*, 70(3):1027–1036.
- SHEVELL, S. K. (1977). Saturation in human cones. *Vision Research*, 17(3):427–434.
- SONG, H., CHUI, T. Y. P., ZHONG, Z., ELSNER, A. E. e BURNS, S. A. (2011). Variation of cone photoreceptor packing density with retinal eccentricity and age. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, 52(10):7376–7384.
- STILES, W. e CRAWFORD, B. (1933). The luminous efficiency of rays entering the eye pupil at different points. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 112:428–450.
- STOCKMAN, A. e SHARPE, L. (2000). The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype. *Vision Research*, 40(13):1711–1737.
- WALD, G. e CLARK, A. B. (1937). Visual adaptation and chemistry of the rods. *Journal of General Physiology*, 21(1):93–105.
- WATSON, A. B. e YELLOTT, J. I. (2012). A unified formula for light-adapted pupil size. *Journal of Vision*, 12(10):12.
- WESTHEIMER, G. (2008). Directional sensitivity of the retina: 75 years of stiles-crawford effect. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275(1653):2777–2786.

APÉNDICE

Excentricidade e posición na retina

É común nos textos de óptica visual falar da excentricidade do ollo tanto en graos como en milímetros, i.e. como un ángulo ou como unha distancia. En realidade a excentricidade é un ángulo, mais este ángulo se corresponde cunha distancia na retina medida en mm a partir da foveola. A continuación vemos cal é a relación entre ambas grandezas, para o cal partimos da figura 38.

Usamos a seguinte nomenclatura:

- R é o raio de curvatura do globo ocular, mídese en mm.
- N' é o punto nodal imaxe do ollo, punto desde onde se mide a excentricidade, η .
- $N'F'$ é a distancia entre o punto nodal imaxe do ollo e o polo posterior do globo ocular, F' , en mm.
- ar é a distancia entre un punto sobre a retina e o polo posterior, mídese en mm.
- a é a distancia entre un punto sobre a retina e o eixo óptico, que pasa por N' e F' . (mm)
- b é a distancia en horizontal entre un punto sobre a retina e o polo posterior do ollo. (mm)
- α é o ángulo que subtende un punto sobre a retina medida desde o centro do globo ocular.

Da figura 39 tírase que:

$$\eta' = \arctan \frac{a}{N'F' - b}$$

e que:

$$a = R \sin \alpha \quad b = R - R \cos \alpha = R \cdot (1 - \cos \alpha) .$$

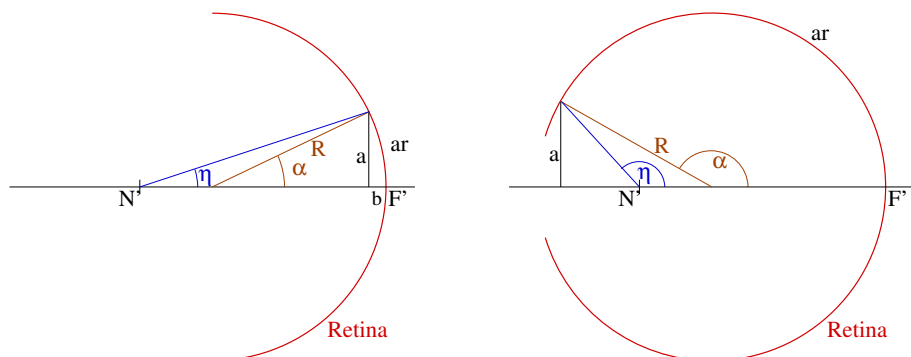


Figura 38: Ángulos que subtenden un punto na retina desde o punto nodal, η' , e desde o centro do globo ocular, α

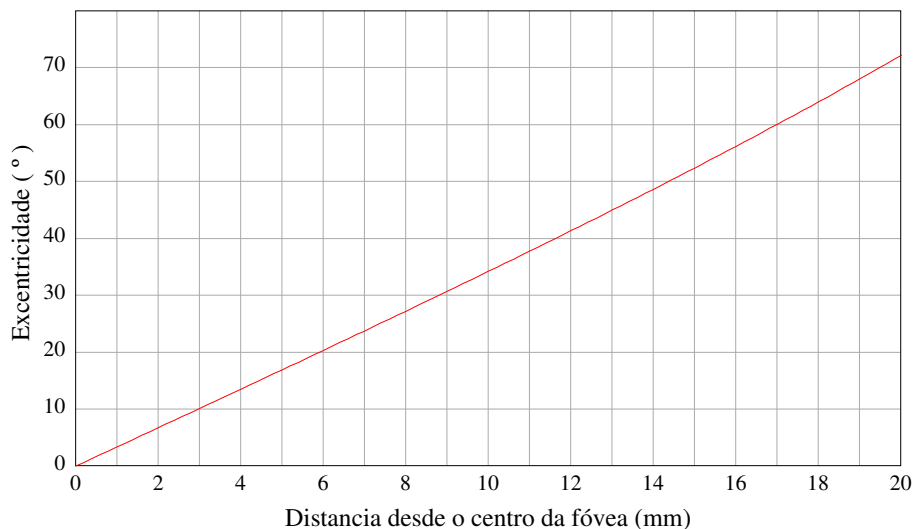


Figura 39: Excentricidade en función da distancia ao centro da fóvea asumindo que $R = 12$ mm e que $N'F' = 17$ mm

Por outra banda, traballando en radianos:

$$\alpha = \frac{ar}{R}$$

polo tanto a excentricidade, en radianos, é igual a:

$$\eta' = \arctan \frac{R \sin(ar/R)}{N'F' - R[1 - \cos(ar/R)]} \quad (8)$$

Lembremos que para obter a excentricidade en graos cómpre multiplicar a expresión anterior por $180/\pi$. Na figura 39 representa-se a excentricidade, η' , en función da distancia ar , asumindo que $R = 12$ mm e que $N'F' = 17$ mm.

Como vemos na figura anterior a función $\eta' = \eta'(ar)$ é bastante linear. Se desenvolvemos a ecuación 8 en series de potencias, e ficamos co termo linear obtemos:

$$\eta' \approx \frac{180}{\pi} \frac{ar}{NF} = 3'37 \cdot ar$$

con ar en mm e η' en graos, e que para os valores considerados ten un erro porcentual menor do 1% para $ar \leq 8,3$ mm, abrangendo polo tanto toda a mácula lútea.



Unha colección orientada a editar materiais docentes de calidade e pensada para apoiar o traballo do profesorado e do alumnado de todas as materias e titulacións da universidade

unidadesdidácticas
UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA