

CENTRO UNIVERSITÁRIO SÃO CAMILO

Curso de Biomedicina

Rebecca Naur da Silva Barbosa

**A NEUROCIÊNCIA POR TRÁS DA ILUSÃO DE ÓTICA: BASES
NEUROBIOLÓGICAS DA VISÃO COLORIDA**

São Paulo

2024

Rebecca Naur da Silva Barbosa

**A NEUROCIÊNCIA POR TRÁS DA ILUSÃO DE ÓTICA: BASES
NEUROBIOLÓGICAS DA VISÃO COLORIDA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Biomedicina do
Centro Universitário São Camilo, orientado
pela Profa. Dra. Beatriz Duarte Palma
Xylaras como requisito parcial para
obtenção do título de Biomédico.

São Paulo

2024

Ficha catalográfica elaborada pelas Bibliotecas São Camilo

Barbosa, Rebecca Naur da Silva

A neurociência por trás da ilusão de ótica: bases neurobiológicas da visão colorida/ Rebecca Naur da Silva Barbosa. -- São Paulo: Centro Universitário São Camilo, 2024.
89 p.

Orientação de Beatriz Duarte Palma Xylaras.

Trabalho de Conclusão de Curso de Biomedicina (Graduação),
Centro Universitário São Camilo, 2024.

1. Ilusões 2. Percepção de cor 3. Percepção visual 4. Percepção visual – fisiologia I. Xylaras, Beatriz Duarte Palma II. Centro Universitário São Camilo III. Título

CDD: 612.8

Rebecca Naur da Silva Barbosa

**A NEUROCIÊNCIA POR TRÁS DA ILUSÃO DE ÓTICA: BASES
NEUROBILÓGICAS DA VISÃO COLORIDA**

Professora Orientadora Dra. Beatriz Duarte

Professora Dra. Danila Torres Leite

Professora Dra. Aparecida Emiko Hirata

Aos únicos olhos que quero poder ver todo dia ao acordar e todos as noites antes de dormir.

“Eu o amarei se nunca mais o vir, e o amarei se o vir todas as terças-feiras. Eu o amarei como a estrela-do-mar ama um recife de coral e como o kudzu ama as árvores; mesmo que os oceanos se transformem em serragem e as árvores caiam na floresta sem ninguém por perto para ouvi-las.”

- Daniel Handler em Desventuras em Série

RESUMO

No dia a dia, acreditamos que nossos sentidos (e.g., visão, gustação, olfação, audição e tato) são fontes confiáveis de informação sobre a realidade. Considerando todas as áreas - primárias, secundárias etc. - a visão é o sentido que mais ocupa espaço cortical (mais de 50%), servindo como guia para diversos comportamentos e na tomada de decisões. Ilusões de ótica são capazes de revelar as bases e mecanismos de como nosso cérebro computa e interpreta a cena visual em situações normais e expõe suas limitações em situações atípicas. De forma circular, é necessário compreender as bases neurobiológicas do funcionamento do sistema visual para melhor compreender como as ilusões de ótica se encaixam. O objetivo deste trabalho foi produzir uma revisão narrativa dos principais mecanismos fisiológicos e elementos anatômicos relevantes para o processo visual e associar aos processos que originam ilusões de ótica. Para concluir, o estudo das ilusões de ótica revela as complexidades do sistema visual humano, mostrando como o cérebro interpreta e às vezes distorce a realidade. Compreender esses mecanismos é crucial não apenas para a ciência, mas também para aplicações práticas em tecnologia e saúde, destacando a importância contínua da pesquisa sobre a percepção visual e suas ilusões.

Palavras-chaves: percepto ilusório, processamento de cores, processamento visual, sistema visual

ABSTRACT

In everyday life, we believe that our senses (e.g. sight, taste, smell, hearing and touch) are reliable sources of information about reality. Vision is the sense that occupies the most cortical space (>50%), serving as a guide for various behaviors and decision making. Optical illusions can reveal the basis and mechanisms of how our brain computes and interprets the visual scene in normal situations and expose its limitations in atypical situations. In a circular fashion, it is necessary to understand the neurobiological bases of the functioning of the visual system to better understand where optical illusions fit in. This paper aims to produce a narrative review of the main physiological mechanisms and anatomical elements relevant to the visual process and associate them with the processes that give rise to optical illusions. In conclusion, the study of optical illusions reveals the complexities of the human visual system, showing how the brain interprets and sometimes distorts reality. Understanding these mechanisms is crucial not only for science, but also for practical applications in technology and health, highlighting the continued importance of research into visual perception and its illusions.

Keywords: color processing, ilusory percept, visual processing, visual sistem

LISTA DE SIGLAS

AMPA/KA	α -amino-3-hidroxi-5-metilsoxazol-4-propionato/cainato
CCG	Camada de células ganglionares
CCSNC	Canais de cátion sensíveis a nucleotídeos cíclicos
FN	Camada de fibras nervosas
CGL	Corpo(s) Geniculado(s) Lateral(is) do Tálamo
CGR	Células ganglionares da retina
CGR-K	Célula ganglionar da retina coniocelular
CGR-M	Célula ganglionar da retina magna
CGR-P	Célula ganglionar da retina parva
CNE	Camada nuclear externa
CNI	Camada nuclear interna
COF	Campos Oculares Frontais
CPE	Camada plexiforme externa
CPI	Camada plexiforme interna
CS	Camada sensorial
GDP	Guanina difosfato
GMP	Guanina monofosfato
GMPc	Guanosina 3'-5' monofosfato cíclico
GTP	Guanina trifosfato
IPA	Córtex intraparietal anterior
IPL	Córtex intraparietal lateral
IPM	Córtex intraparietal medial

IPV	Córtex intraparietal ventral
NC	Nervo Óptico; Nervo Craniano II
OTE	Córtex occipitotemporal
PDE	Enzima fosfodiesterase
PDE γ	Subunidade inibitória γ da enzima fosfodiesterase
PEPS	Potencial excitatório pós-sináptico
PFvl	Córtex Pré-frontal ventrolateral
QO	Quiasma óptico
TI	Córtex temporal inferior
Tla	Córtex temporal inferior anterior
Tlp	Córtex temporal inferior posterior
TMS	Córtex temporal medial superior
T α	Subunidade α da Transducina
T α -GTP	Complexo entre subunidade α da Transducina e Guanina trifosfato
T $\beta\gamma$	Subunidades β e γ da Transducina
V1	Córtex visual primário
V2	Córtex visual secundário
V3	Córtex visual terciário
V4	Córtex visual quaternário
V5/MT	Córtex visual quinário/Córtex temporal medial

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Via Retino-Genículo-Calcarina	20
Figura 2 -	Representação da Cobertura de V1 a V5 e Cérebro HumanoVia Retino-Geniculo-Calcarina	21
Figura 3 -	Desígnios das Cores	22
Figura 4 -	Arquitetura Funcional da Retina	27
Figura 5 -	Bastonete e Cone	28
Figura 6 -	Espectro de Absorbância de Fotorreceptores	30
Figura 7 -	Estrutura do Fotopigmento e Cascata de Sinalização de Fotorreceptores	32
Figura 8 -	Células Bipolares e Sublâminas de CPI	37
Figura 9 -	Sinalização de Bastonetes na Retina	40
Figura 10 -	Citoarquitetura Esquemática de um Campo Receptivo Centro-ON	42
Figura 11 -	CGR-ON E CGR-OFF e tipos de Resposta ao Estímulo Luminoso	43
Figura 12 -	Diagrama da Preferência de Movimento Direcionado	46
Figura 13 -	Aferências de CGL e Bandas de Dominância Ocular em V1	52
Figura 14 -	Campo Visual	54

Figura 15 - Origem do Campo Receptivo Simples proposto por Hubel e Wiesel	57
Figura 16 - Saliência de Contornos em uma Cena Visual Complexa	58
Figura 17 - Organização Funcional de Orientação e Bolhas de Cor em V1	60
Figura 18 - Esquematização Simplificada das Conexões da Via Cortical-Ventral e Via Cortical-Dorsal	67
Figura 19 - Efeito de Constância e Contraste de Cor	74
Figura 20 - #TheDress	76
Figura 21 - Explicação Baseada no Efeito de Constância de Cor na Diferença de Percepção do Vestido	78

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	14
2	OBJETIVOS	16
2.1	OBJETIVO GERAL	16
2.2	OBJETIVO ESPECÍFICO	16
3	MÉTODO	17
4	DESENVOLVIMENTO	18
4.1	DESENHO E ORGANIZAÇÃO DA VIA RETINO-GENÍCULO-CALCARINA	18
4.2	PROCESSAMENTO DA CENA VISUAL	22
4.2.1	Processamento de nível inferior - Neurorretina e Corpo Geniculado Lateral	25
4.2.1.1	Cones e bastonetes - visão fotópica e escotópica	27
4.2.1.2	Interações laterais da retina	33
4.2.1.3	Campos receptivos	34
4.2.1.4	Células horizontais da retina - manutenção da inibição lateral	35
4.2.1.5	Células bipolares da retina - dicotomia ON e OFF	35
4.2.1.6	Células amácrinas - sistema modulatório da retina	39
4.2.1.7	Células ganglionares da retina - dualidade parva e magna	41
4.2.1.8	Canais paralelos de processamento da informação visual	46
4.2.1.8.1	<i>Canais ON e OFF</i>	47
4.2.1.8.2	<i>Canais parvo e magno</i>	47
4.2.1.9	Adaptação de ganho da retina	48
4.2.2	Processamento de nível intermediário - V1 a V5	50
4.2.2.1	Córtex visual primário	51
4.2.2.2	Córtex extraestriatal - V2 a V5/MT	60
4.2.2.2.1	V2 e V3	61
4.2.2.2.2	<i>Neurônios de V4</i>	62
4.2.2.2.3	<i>V5/MT</i>	65
4.2.3	Processamento de nível superior	67
4.2.3.1	Via Cortical-Ventral e a percepção de objetos	67
4.2.3.2	Via Cortical-Dorsal e a atenção	68
4.3	ILUSÕES DE ÓTICA	69

4.3.1 Aftereffects	70
4.3.1.1 Movimento - Ilusão de Cachoeira	70
4.3.1.2 Cor e Iluminação - After Image	71
4.3.2 Barber pole	73
4.3.3 Constância e contraste de cor	73
4.3.3.1 #TheDress	75
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	78
REFERÊNCIAS	80

1. INTRODUÇÃO

Você confia em tudo que vê? Albert Einstein já dizia que a “realidade é meramente uma ilusão, apesar de ser uma ilusão bastante persistente”. Ao navegar pelo mundo, confiamos nos nossos sentidos (e.g., visão, audição, olfação, gustação e tato) como fonte de informação sobre a realidade a nossa volta. Porém, será que somos verdadeiramente capazes de ver, ouvir, cheirar, saborear e tocar a realidade? Os filósofos foram, talvez, os primeiros a questionar se o percepto - manifestação consciente da percepção - é uma projeção fidedigna da realidade. Hoje em dia sabemos que nossos sentidos objetivam fazer uma aproximação perceptual útil da realidade para guiar nosso comportamento - e nem todos os mínimos aspectos da realidade são úteis para esse objetivo (Kilian-Hütten, 2011; Bach & Poloschek, 2006)

De acordo com a definição do dicionário Oxford Languages em português, “ilusão” é um substantivo feminino que expressa um “erro de percepção ou de entendimento; engano dos sentidos ou da mente; interpretação errônea”. A ilusão de ótica, como o nome sugere, é um tipo de ilusão que afeta especificamente a modalidade visual da percepção. Curiosamente, ainda que saibamos que estamos sendo sujeitos a uma ilusão de ótica, ela ainda exerce efeito sobre nossa percepção - um fenômeno chamado Impenetrabilidade Cognitiva (Bach & Poloschek, 2006).

Isso se deve ao fato de que as ilusões de ótica não são um erro no processamento da percepção visual, como a definição do dicionário sugere. Na verdade, elas carregam consigo a capacidade de explicar as bases e mecanismos adaptativos de como nosso cérebro computa e interpreta a cena a visual em situação normais, além de revelar suas limitações em situações atípicas (Bach & Poloschek, 2006). Ainda assim, em um raciocínio circular, para verdadeiramente entendermos como funcionam as ilusões de ótica a nível neurobiológico, precisamos primeiro entender como funciona a visão.

Em muitas espécies de primatas, como seres humanos, mais de 50% do córtex cerebral está envolvido primariamente ou exclusivamente no processamento de informação visual (Reid & Usrey, 2008), fato que demonstra a importância desse sentido.

A visão é um processo complexo e multifacetado, que engloba uma ampla gama de operações semânticas e cognitivas, cujo principal objetivo é extrair informações relevantes do ambiente, por meio da detecção e interpretação de padrões de variação nas radiações eletromagnéticas do espectro visível. Toda a operação é hierarquizada em três níveis de processamento que desempenham funções específicas. Nos níveis inferiores e intermediários, ocorre a distinção de atributos visuais primitivos como cor, orientação, contraste e direção de movimento. O nível superior, por sua vez, envolve associações com memórias e conhecimentos prévios, permitindo a extração de significado e o reconhecimento de objetos com o objetivo de guiar o comportamento e a tomada de decisões (Siuda-Krzywicka & Bartolomeo, 2019; Windey & Cleeremans, 2015; Van Essen, D. *et al.*, 1992; Conway, Bevil R., 2009).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

Descrever as bases neurobiológicas da visão colorida, criando uma base sólida para a compreensão de algumas das principais ilusões de ótica.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

i. Descrever os aspectos anatômicos e fisiológicos relevantes para a compreensão do processamento desempenhado pelo sistema visual;

ii. Utilizar das bases neurobiológicas da visão colorida para situar os eventos que dão origem à ilusões de ótica.

3. MÉTODO

Revisão narrativa sobre as bases neurobiológicas da visão colorida e correlação com ilusões de ótica. A identificação da literatura foi realizada por meio da consulta às bases de dados Scielo, Google Scholar e Pubmed em português, inglês, espanhol e francês bem como em livros acadêmicos atualizados, utilizando diferentes combinações dos descritores primários: visão colorida, fisiologia, anatomia, neurobiologia, córtex visual, processamento visual, ilusão de ótica. Foram avaliados artigos e livros de todo o período desde o início da pesquisa na visão colorida, levando em conta as atualizações mais demonstradas em artigos mais recente (2014 em diante). Os artigos e livros selecionados foram analisados quanto à sua relevância para os objetivos do estudo, considerando sua contribuição para a compreensão das bases neurobiológicas da visão colorida e sua relação com as ilusões de ótica. A qualidade dos estudos encontrados foi avaliada considerando critérios como a metodologia empregada, a relevância dos resultados e a consistência das conclusões com a literatura existente. Serão priorizados estudos revisados por pares e publicados em periódicos de alto impacto (A1 a A4) e/ou alto índice Q/SJR ($Q \geq 2$ e $SJR \geq 0.47$).

4. DESENVOLVIMENTO

4.1. DESENHO E ORGANIZAÇÃO DA VIA RETINO-GENÍCULO-CALCARINA

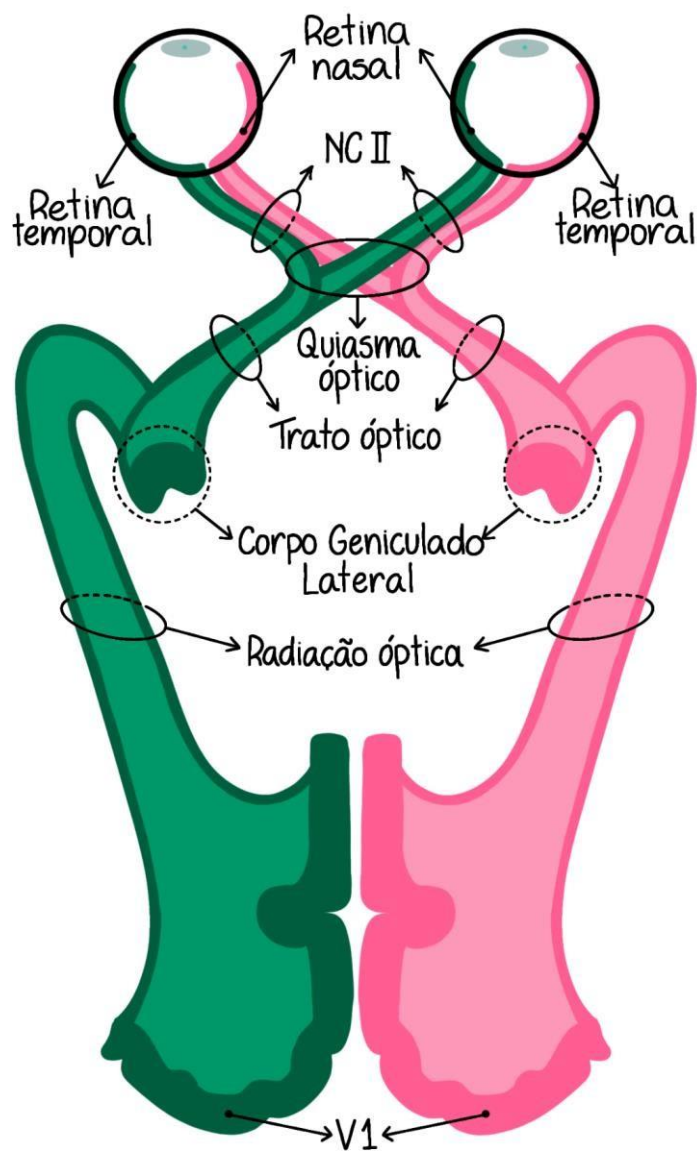
A retina é um tecido especializado do olho composto por uma camada nervosa (neurorretina) recoberta por um epitélio pigmentar. Macroscopicamente, pode ser observado na parte mais posterior e central da retina uma porção de coloração mais escura, denominada mácula lútea. No centro da mácula lútea, existe uma pequena depressão, denominada fóvea. A fóvea é o ponto focal da retina, onde, em indivíduos com visão regular, são projetadas as imagens com maior definição. Próximo à mácula lútea, ainda na porção posterior do olho, porém ligeiramente lateralizada para o lado nasal, encontramos o disco óptico - o início do nervo óptico (Wassle & Boycott, 1991; Reid & Usrey, 2008; Gilbert, 2014a; Kels *et al.*, 2015).

Os axônios das células ganglionares da retina formam o Nervo Óptico (NCII), por onde as informações seguem ipsilateralmente até alcançar o Quiasma Óptico (QO). No QO ocorre uma hemi-decussação, em que as fibras com a informações correspondentes a hemiretina nasal decussam, mas as fibras da hemiretina temporal, não, como está representado na figura 1. Dessa forma cada hemisfério cerebral será responsável pelo processamento do hemicampo visual contralateral, *i.e.*, o hemisfério esquerdo processa as informações advindas da hemiretina temporal do olho esquerdo e da hemiretina nasal do olho direito, enquanto o hemisfério direito processa as informações advindas da hemiretina temporal do olho direito e hemiretina nasal do olho esquerdo (Gilbert, 2014a; Swinton & Thomas, 2014; Huff, T. *et al.*, 2022).

A partir do QO, as fibras se projetam para os Corpos Geniculados Laterais do Tálamo (CGL) através de seus respectivos Tratos Ópticos. O CGL é uma estrutura de relé de informações advindas da retina para o V1. A porção de CGL que recebe aferências da fóvea até em torno de 18° do campo visual é organizado em seis camadas, enquanto a porção de CGL que recebe aferências da periferia do campo visual (19°+) é organizada em 4 camadas. As camadas possuem tamanhos decrescentes de dorsal a ventral e cada camada recebe aferência de apenas um dos olhos revezando entre contralateral e ipsilateral. Na representação da fóvea, as quatro camadas maiores são chamadas de camadas parvocelular, devido a suas células menores, e as duas camadas menores são chamadas de magnocelulares, devido a

suas células maiores. Outrossim, recebem aferências das células ganglionares da retina (CGR) de mesmo nome (*parva*, pequena em latim, e *magna*, grande em latim). Algumas células residem entre as camadas de CGL, as chamadas coniocelulares. Elas recebem aferências de um tipo específico de CGR parvas. Nesse nível do processamento, a informação não é transformada de forma significativa (Schiller, 2010; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Os axônios de CGL se projetam em direção ao Córtex Visual no Lobo Occipital, através das chamadas Radiações Ópticas. Toda essa via, desde a retina até o córtex, é chamada de Via Retino-Geniculo-Calcarina e está representada na figura 1 (Swienton & Thomas, 2014; Huff, T. *et al.*, 2022).

FIGURA 1 - VIA RETINO-GENICULO-CALCARINA

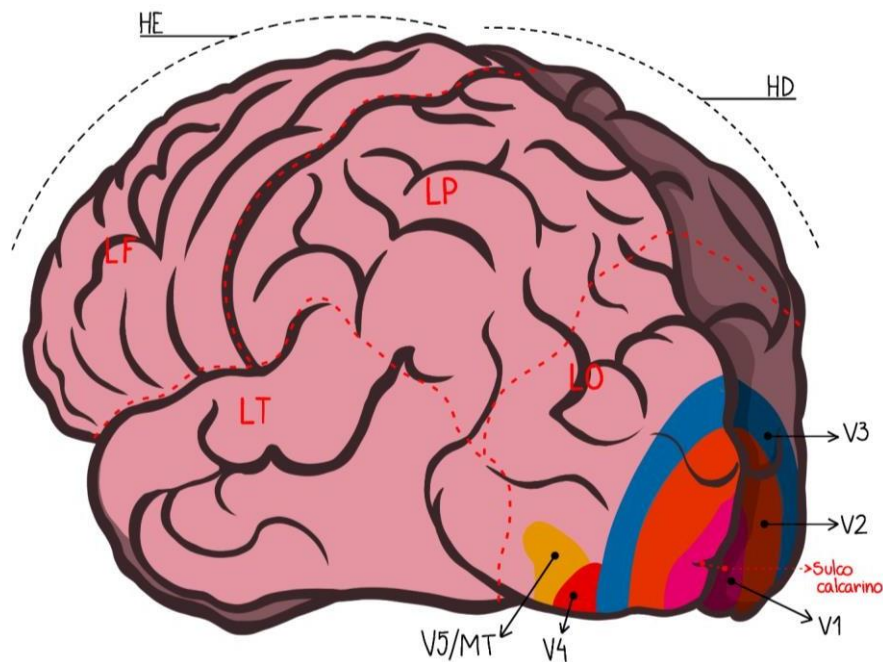


Legenda: NC II: nervo craniano II; V1: córtex visual primário.

Fonte: a autora.

O Córtex Visual do lobo occipital, representado na figura 2, pode ser separado em cinco áreas (V1 a V5), com base em função e estrutura. V1, localizada nos lábios do Sulco Calcarino, na área de Brodmann 17, é a primeira região cortical que a informação retransmitida pelo CGL atinge. V2 a V5 ficam localizadas circundando o entorno de V1, também no lobo occipital (Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Huff *et al.*, 2022; Bartolomeo, 2022). Outras regiões para além do córtex occipital são envolvidas no processamento visual, são elas: IPA (córtex intraparietal anterior), IPL (córtex intraparietal lateral), IPM (córtex intraparietal medial), IPV (córtex intraparietal ventral), TI (córtex temporal inferior), TMS (córtex temporal medial superior), OTE (córtex occipitotemporal) (Gilbert, 2014b).

FIGURA 2 - REPRESENTAÇÃO DA COBERTURA DE V1 A V5 EM CÉREBRO HUMANO



Legenda: HE: hemisfério esquerdo; HD: hemisfério direito; LF: lobo frontoal; LT: lobo temporal; LP: lobo parietal; LO: lobo occipital.

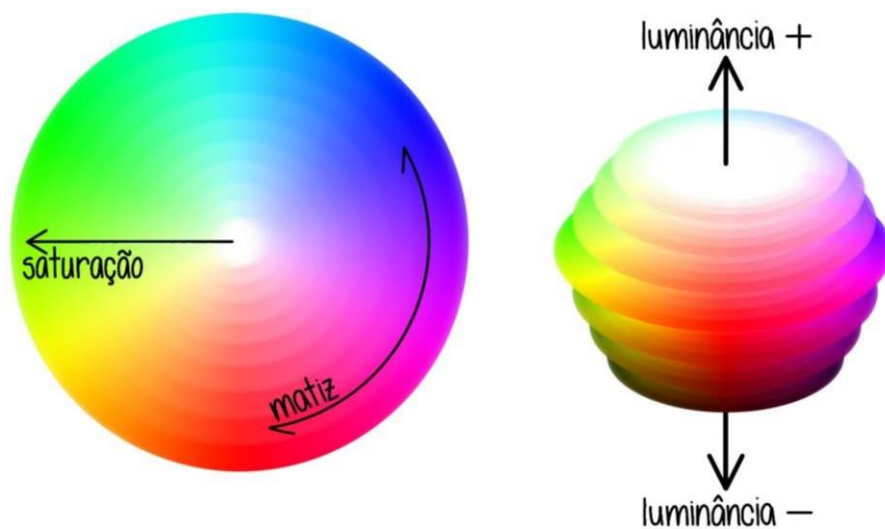
Fonte: a autora.

4.2. PROCESSAMENTO DA CENA VISUAL

Entender como funciona a percepção visual, em especial, o processamento das cores tem sido de interesse de cientistas e filósofos. As cores são uma qualidade fundamental da experiência visual humana (Bannert & Bartels, 2017). Na antiguidade acreditava-se que a luz branca era a luz mais pura e que as cores eram resultado de uma interação da luz branca com a sombra ou da ausência de luz. Newton foi o primeiro a desvendar que a luz branca, na realidade, podia ser decomposta em raios coloridos através do seu famoso experimento com o prisma, o *Experimentum Crucis*, de 1666 (Ribeiro, 2017).

Vemos representado na figura 3 que as cores são entidades tridimensionais designadas pelo matiz, saturação e luminosidade. Matiz refere-se a característica que distingue uma cor de outra; saturação ou croma é a pureza ou intensidade de uma cor particular; e luminosidade é quão clara (próxima do branco) ou quão escura (próxima do preto) uma cor é. Para mais, as cores (quando tratamos de pigmentos) seguem duas regras básicas postuladas por Grassman, as leis de Grassman: 1) Toda cor tem uma cor complementar que, quando misturadas nas quantidades apropriadas, resultam em cinza; 2) A mistura de duas cores não complementares resulta em cores intermediárias (Nimeroff, 1968).

FIGURA 1 - DESÍGNIOS DAS CORES



Fonte: a autora.

Duas foram as teorias mais proeminentes quanto ao funcionamento da visão colorida antes da descoberta de técnicas mais avançadas de experimentação. A teoria de Thomas Young e Hermann von Helmholtz foi pioneira ao pleitear que percepção era tricromática. A teoria de Young-Helmholtz postula que visão de cores advém dos três tipos de receptores que respondem a diferentes gamas de frequência de ondas, de tal forma que a experiência de uma cor é o produto do grau de ativação desses receptores (Helmholtz, 1948). Edwald Hering, e mais tarde Leo Hurvich e Dorothea Jameson, se baseiam na observação de que verde e vermelho são mutualmente excludentes, assim como de azul e amarelo e preto e branco, propondo a teoria do processo oponente: o sistema nervoso trataria vermelho/verde, azul/amarelo e preto/branco como pares antagonistas (Jameson, 1985). Bem antes de Hering, porém, Leonardo DaVinci (1452-1519) relatava do mesmo efeito:

“De diferentes cores igualmente perfeitas, a que parecerá mais excelente será aquela que for vista perto de sua contrária direta: uma cor pálida contra o vermelho; um preto contra o branco... azul perto do amarelo; verde perto do vermelho: porque cada cor é vista mais distintamente, quando oposta à sua contrária, do que a qualquer outra semelhante a ela.”

Campo visual é o termo usado para descrever a área total que é visível ao fixarmos os olhos em um determinado ponto. É medido em graus, sendo que 1 grau do campo visual fica representado em 200 μ m de retina. Já a cena visual é a representação mental do campo visual. Toda cena visual é analisada em três níveis: inferior, intermediário e superior. No nível inferior, a retina extrai da cena visual características primitivas locais, como brilho, cor e contraste. O Córtex Visual é a principal região cerebral a receber, integrar e processar informações visuais. Para tal, respeita regras organizacionais, como similaridade, proximidade e continuidade, que facilitam a ligação de elementos de uma cena visual como algo unificado. Para mais, outras regiões do encéfalo estão envolvidas no processo visual (Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b).

V1 a V5 estão relacionadas a etapa intermediária do processamento visual, em que ocorre processamento das informações de orientação de linhas, direção de movimento e disparidades estereoscópicas (profundidade) e integração às informações anteriores. Nessa operação, as informações de orientação de linhas são

utilizadas para fazer a integração de contornos, além de serem processadas junto com as informações de contraste para ser feita a discriminação de formas; informações de cor e contraste são essenciais na discriminação de propriedades de superfície; as disparidades estereoscópicas são usadas no processamento das profundidades da cena visual, bem como são associadas as informações de contraste e direção de movimento para que seja feita a segmentação da superfície; por fim, as informações de direção do movimento, associadas a orientação dos contornos e pistas cinemáticas de um objeto são usadas no processamento do movimento do mesmo (Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Huff *et al.*, 2022; Bartolomeo, 2022).

No processamento superior o contorno, propriedades de segmentação da superfície, formas, profundidades e movimento são associados a conhecimentos anteriores para que seja feita o reconhecimento de objetos e guiar comportamentos no espaço. Ademais são evocadas memórias visuais associativas e criadas memórias visuais novas (Gilbert, 2014a; Albright, 2014). Nessa etapa, as informações saem do lobo occipital em um fluxo ventral e dorsal, chamados de, respectivamente, Via Visual Cortical-Ventral e Via Visual Cortical-Dorsal (Gilbert, 2014a; Huff *et al.*, 2022; Bartolomeo, 2022).

A Via Cortical-Ventral alcança as áreas OTE e TI no lobo temporal, onde são processadas informações sobre as identidades de objetos e reconhecimento facial. No Córtex Temporal Ventral ocorre processamento de alto nível das informações sobre cores e objetos, associando essas informações às nossas expectativas e conhecimentos prévios, de forma que a expectativa da percepção visual exerce grande influência sobre o que se vê. São associadas informações linguísticas também, relacionando rótulos verbais às percepções visuais (Gilbert, 2014a; Huff *et al.*, 2022; Bartolomeo, 2022).

Já a Via Visual Cortical-Dorsal, alcança as áreas ITMS, IPM, IPL, IPV e IPA no lobo parietal, onde informações de direção de movimento e profundidade são processadas para integração visuomotora. Ambas as vias são interligadas e compartilham informações entre si, já que, por exemplo, informações sobre a identidade de um objeto podem ser essenciais para o movimento (Gilbert, 2014; Huff *et al.*, 2022; Bartolomeo, 2022).

4.2.1. Processamento de nível inferior - Neurorretina e Corpo Geniculado Lateral

O processamento visual inferior inicia na neurorretina - representada na figura 4 - um tecido sensorial composto por uma complexa rede de células neuronais que trabalham paralelamente ou in tandem. Das células mais externas (voltadas ao epitélio pigmentar da retina) para as mais internas (voltadas para o humor vítreo), temos: (1) os fotorreceptores, células nervosas glutamatérgicas de primeira ordem que podem ser divididas em bastonetes e cones, ambos tipos são responsáveis pela fototransdução, *i.e.*, o processo de transformar a absorção de fótons em uma variação no potencial da membrana plasmática; (2) células horizontais (1 a 3 tipos), responsáveis por modular as transmissões sinápticas entre os fotorreceptores e as células bipolares; (3) células bipolares (cerca de 3 tipos) , células nervosas glutamatérgicas de segunda ordem, também divididas em células bipolares de bastonetes e células bipolares de cones - nomeadas em acordância com o fotorreceptor com quem fazem sinapse; (4) células amácrinas células moduladoras da excitação das células ganglionares da retina, sendo principalmente GABAérgicas, glicinérgicas e colinérgicas; (5) CGR (cerca de 20 tipos), os neurônios aferentes da retina, que projetam seus axônios para centros de processamento visual superiores - isto é, codificam os sinais que foram transduzidos pelos fotorreceptores. Por fim, fotorreceptores, células (cerca de 42 tipos), horizontais, e células bipolares são capazes de produzir apenas potenciais graduados; CGR, porém, produzem potenciais de ação; e diferentes tipos de células amácrinas produzem diferentes tipos de potenciais (Rezeanu, Neitz & Neitz, 2023; Hoon *et al.*, 2014; Conway, 2009; Euler *et al.*, 2014).

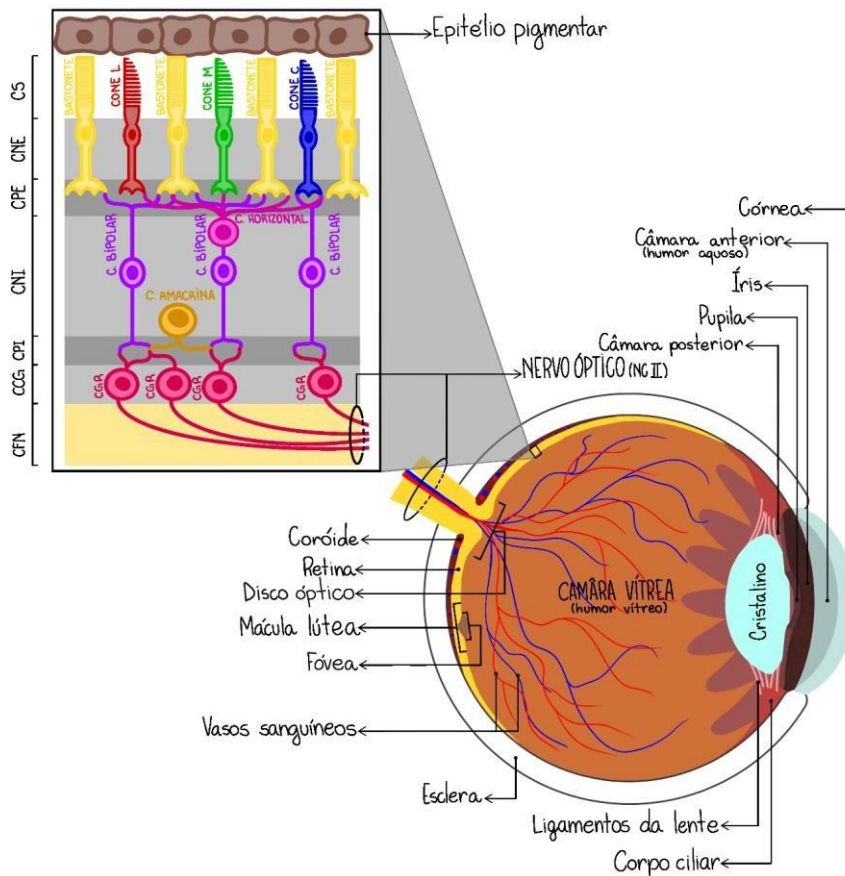
A densidade dessas células varia de acordo com a excentricidade da fóvea. As CGR apresentam o decaimento na densidade mais significativo conforme nos afastamos da fóvea. Cones são mais abundantes na fóvea, enquanto bastonetes são ausentes. O número de cones por célula ganglionar da retina é menor na fóvea (cerca de 0,3 cones por CGR), garantindo uma maior acuidade na transmissão da informação visual nessa área. Essa relação aumenta em até 50 vezes quando nos afastamos apenas 10 mm da fóvea. Em troca, as células horizontais espelham esse padrão de densidade em relação ao seu tamanho e ramificação de seus dendritos, ficando

maiores e fazendo mais conexões de acordo com a excentricidade da fóvea (Wässle & Boycott, 1991).

Para mais, é possível dividir a retina em sete camadas adjacentes, três nucleares, duas plexiformes ou sinápticas, uma sensorial e uma de fibras nervosas (fig. 1). São elas, respectivamente: (a) camada sensorial (CS); (b) camada nuclear externa (CNE); (c) camada plexiforme externa (CPE); (d) camada nuclear interna (CNI); (e) camada plexiforme interna (CPI) e; (f) camada de células ganglionares (CCG); (g) camada de fibras nervosas (CFN) (Euler *et al.*, 2014).

- a) Na CS encontramos os discos especializados dos cones e bastonetes;
- b) Na CNE são encontrados os corpos celulares dos fotorreceptores;
- c) A seguir, na CPE, cones e bastonetes fazem sinapse com os prolongamentos dendríticos de células horizontais de células bipolares;
- d) Em CNI, encontramos os corpos celulares das células horizontais, bipolares e amácrinas. As células bipolares formam um caminho paralelo de sinais neuronais advindos dos fotorreceptores que são pré-processados antes de seguir para camadas mais profundas;
- e) É em CPI que as células bipolares fazem sinapse com células amácrinas e CGR. Nessa região, os prolongamentos axonais das células bipolares são estratificados sistematicamente. Nos mamíferos, podem ser identificados cinco sublâminas de igual espessura em que as células bipolares se estratificam;
- f) Em CCG encontramos as CGR, cujo papel é integrar os sinais das células bipolares e amácrinas e traduzi-los em um padrão de sinal neuronal a ser transmitido para centros de processamento mais profundos;
- g) Finalmente, em CFN encontramos as fibras nervosas das CGR, que eventualmente se unem no disco óptico para formar o nervo óptico (Euler *et al.*, 2014).

FIGURA 2 - ARQUITETURA FUNCIONAL DA RETINA



Legenda: CS: camada sensorial; CNE: camada nuclear externa; CPE: camada plexiforme externa; CNI: camada nuclear interna; CPI: camada plexiforme interna; CCG: camada de células ganglionares; CGR: células ganglionares da retina; NC II: nervo craniano II; CFN: camada de fibras nervosas.

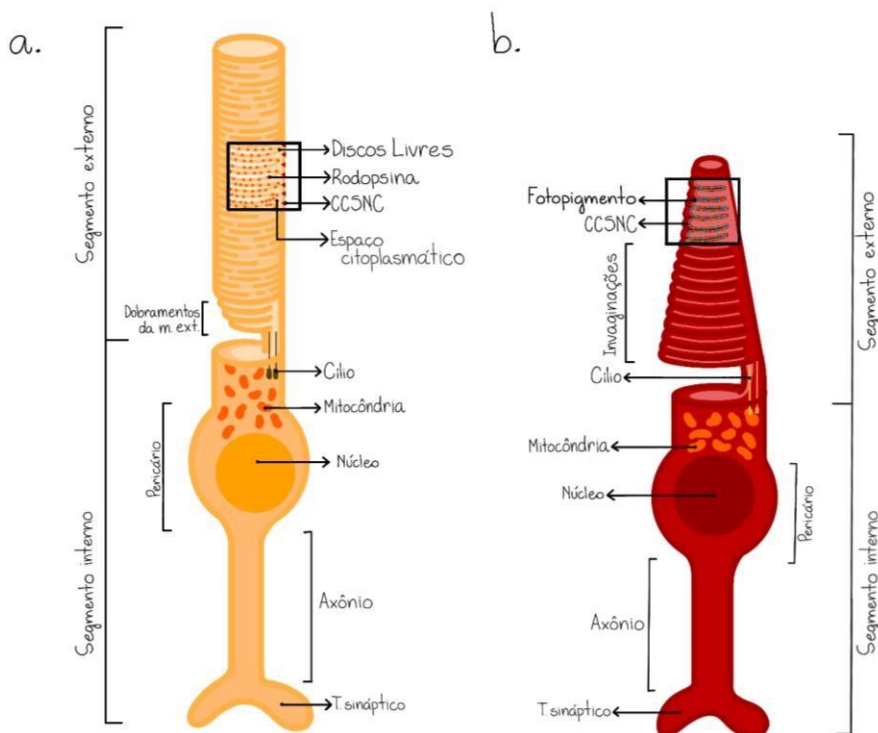
Fonte: a autora.

4.2.1.1. Cones e bastonetes - visão fotópica e escotópica

Cones e bastonetes, observados na figura 5, são as células fotorreceptoras que transduzem estímulos luminosos. Ambas possuem morfologia relativamente similar com segmento interno - corpo celular alongado com uma porção elipsóides na sua região central (pericário) e pedículos axonais (sendo os pedículos de cones são

maiores que os pedículos de bastonetes) - e segmento externo - um cílio modificado onde se encontram os compostos responsivos à luz, os fotopigmentos. Nos bastonetes, o segmento externo é composto de um empilhamento de discos membranosos recobertos por membrana plasmática em um formato cilíndrico. Os cones, por uma série de invaginações na membrana plasmática que vão diminuindo de tamanho conforme se distanciam do segmento interno, garantindo um formato cônico. Ambos possuem cerca 700-800 discos/invaginações com distância média de cerca de 30 nm entre eles. Em uma pessoa normal, são encontrados cerca de 120×10^6 de bastonetes e 5×10^6 de cones em cada olho (Wassle & Boycott, 1991; Kawamura & Tachibanaki, 2022; Lamb, 2022).

FIGURA 3 - BASTONETE E CONE



Legenda: a) Estruturas de um bastonete; b) Estrutura de um cone. CCSNC: canal de cátion sensível a nucleotídeo cíclico; m. ext.: membrana externa; T.: terminal.

Fonte: a autora.

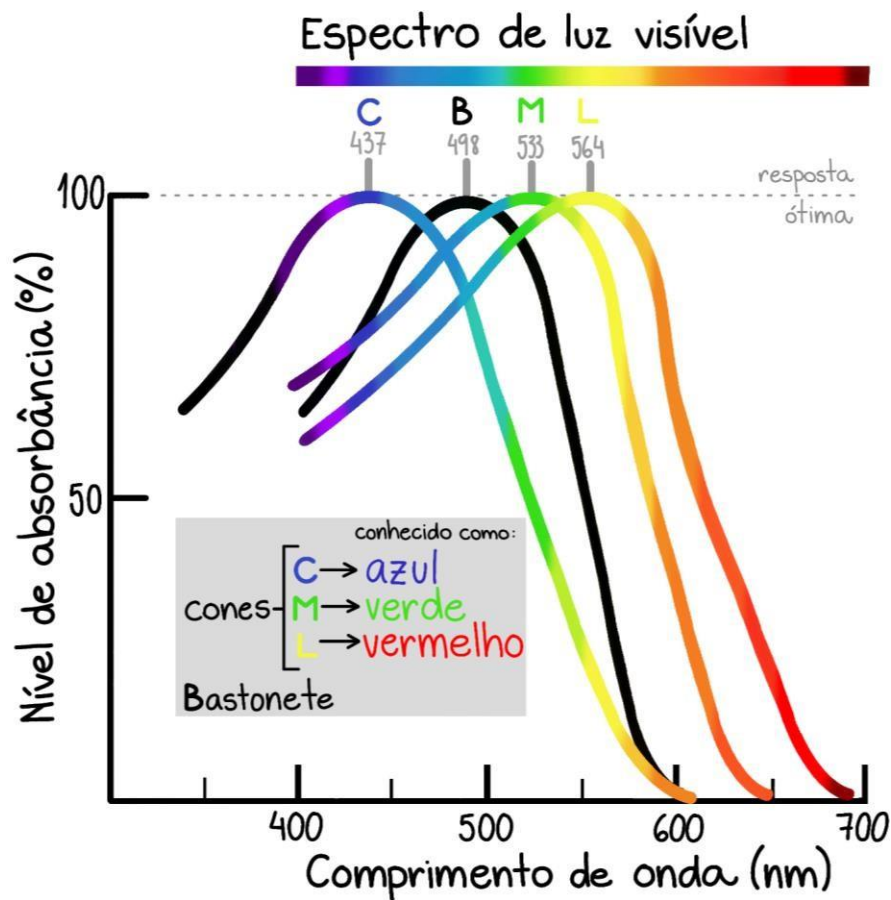
Os bastonetes possuem em seus discos um fotopigmento extremamente sensível à luz, a rodopsina, podendo ser estimulados até mesmo por um único fóton. Dessa forma, os bastonetes são mais ativos em situações de baixa iluminação - visão noturna ou escotópica, já que em alta iluminação ficam saturados. A rodopsina, representada na figura 7a, possui uma porção proteica, a opsina, e uma porção cromófora formada por uma molécula orgânica polinsaturada, o retinal. O retinal é o primeiro desencadeador da cascata bioquímica de resposta a um estímulo luminoso. No escuro, o retinal fica em uma conformação *cis*, as 11-*cis* retinal. Mediante a absorção de um fóton, a molécula sofre mudança conformacional para *todo-trans* retinal. Por conseguinte, a opsina também passa por uma mudança conformacional para seu estado ativo, a metarrodopsina II. Essa molécula é inativada através de fosforilação pela enzima rodopsina-quinase, dividindo-se em opsina e *todo-trans* retinal. A reciclagem do *todo-trans* retinal é feita através de seu transporte para as células epiteliais pigmentares, onde é reduzido a *todo-trans* retinol, ou Vitamina A. A Vitamina A é transportada de volta aos bastonetes, onde servirá de precursora do 11-*cis* retinal (Meister & Tessier-Lavigne, 2014; Beau Lotto & Purves, 2002; Lamb, 2022).

Os cones, por outro lado, funcionam melhor em maior iluminação e são responsáveis pela visão colorida - visão diurna ou fotópica. Humanos possuem três tipos de cones caracterizados por três tipos de fotopigmentos que podem estar inseridos na membrana plasmática de suas invaginações. Esses fotopigmentos são variações da proteína opsina, distinguíveis pelo espectro de absorção de luz visível devido às variações na sequência de aminoácidos que os compõe e a particularidade da sua interação com o retinal (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Dessa forma, cada tipo de cone melhor responde a uma porção do espectro de luz visível em relação à sua opsina específica, sendo cones S mais responsivos ao comprimento de onda curto, com respostas ótimas entre cerca de 400 e 450 nm, cones M mais responsivos ao comprimento de onda médio, com respostas ótimas entre cerca de 500 e 550 nm, e cones L mais responsivos ao comprimento de onda longos, com respostas ótimas entre cerca de 550 e 600 nm. Os primatas possuem uma maior densidade de cones L e M, chegando a ser 20 vezes mais numerosos que cones S (Beau Lotto & Purves, 2002; Euler *et al.*, 2014; Lamb, 2022). Muitas vezes se usa para os cones a nomenclatura de vermelho, verde e azul para se referir aos cones L, M e

S, respectivamente. Essa nomenclatura é uma simplificação, pois, apesar de ser verdade que o cone L é o que melhor responde a luz vermelha, sua resposta ótima é ao comprimento de onda de 564 nm, que seria equivalente ao amarelo. Ao mesmo tempo, a luz verde excita tanto os cones M quanto L, podendo ser distinguida apenas pelo fato que excita os cones M de maneira mais significativa (Reid & Usrey, 2008). Como o espectro de absorção dos cones M e L se sobrepõe, a complementariedade de informação advinda dessas células pode ser processada como intensidade na luminosidade (Wassle & Boycott, 1991). Na figura 6 estão representados os espectros de absorbância de cada tipo de fotorreceptor.

FIGURA 4 - ESPECTRO DE ABSORBÂNCIA DE FOTORRECEPTORES

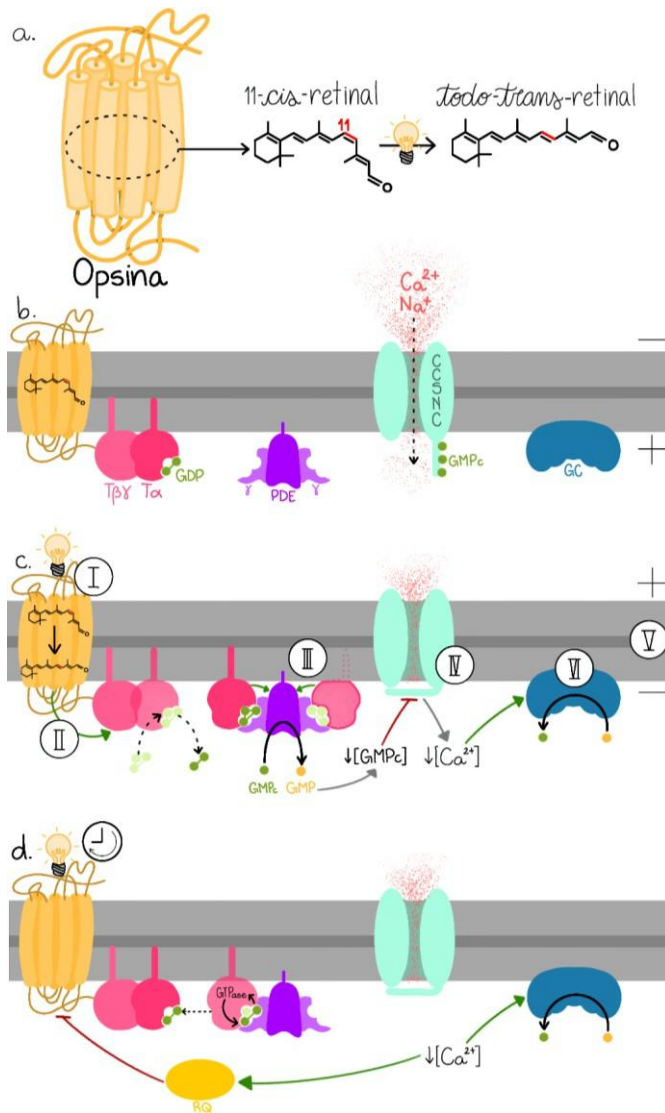


Fonte: a autora.

Em ambas as células, a cascata de sinalização ocorre de forma muito semelhante. Na figura 7b está representado o fotorreceptor no escuro. Os canais de cátion sensíveis a nucleotídeos cíclicos (CCSNC) ficam abertos devido a constante síntese de guanosina 3'-5' monofosfato cíclico (GMPc) pela enzima Guanilato-Ciclase. A célula fica despolarizada pelo influxo de Na^+ e Ca^{2+} através do CCSNC, acarretando um potencial graduado e levando a exocitose de glutamato (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Já na iluminação, representada na figura 7c: (I) a metarrodopsina II interage com a Transducina, uma proteínas de membrana heterotriméricas do tipo G; (II) Essa interação permite que molécula de guanina difosfato (GDP) associada a subunidade α da Transducina ($\text{T}\alpha$) seja trocada por uma molécula de guanina trifosfato (GTP); (III) O complexo $\text{T}\alpha$ -GTP, então, se desvencilha das outras subunidades da Transducina - subunidade β e γ , ou $\text{T}\beta\gamma$ - e se desloca no plano da membrana até encontrar a subunidade inibitória γ da enzima fosfodiesterase (PDE). Ao interagir com PDE, $\text{T}\alpha$ -GTP atenua a inibição exercida sobre a enzima. Quando duas $\text{T}\alpha$ -GTP se associam a cada uma das 2 PDE, a enzima atinge seu potencial catalítico total. PDE hidrolisa GMPc a guanina monofosfato (GMP), reduzindo a concentração deste segundo mensageiro no meio intracelular; (IV) Os CCSNC presentes na membrana plasmática, perante a redução na concentração de GMPc, se fecham; (V) Ocorre, então, uma redução no influxo de cátions na célula, deslocando seu potencial de membrana para mais próximo do potencial de equilíbrio do K^+ , consequentemente hiperpolarizando o fotorreceptor, o que diminui a exocitose de glutamato (Meister & Tessier-Lavigne, 2014; Lamb, 2022).

FIGURA 5 - ESTRUTURA DO FOTOPIGMENTO E CASCATA DE SINALIZAÇÃO DE FOTORRECEPTORES



Legenda: a) Proteína opsina e molécula do retinal na forma 11-cis-retinal e todo-trans-retinal, respectivamente. O 11-cis-retinal isomeriza em reação a absorção de um fóton, assumindo a forma de *todo-trans-retinal*. Essa reação inicia a cascata bioquímica de fototransdução. b) Membrana de um fotorreceptor no escuro. Influxo de Ca^{2+} e Na^{+} pelo CCSNC mantém a célula em potencial graduado.

c) Membrana de um fotorreceptor ao absorver um fóton. d) Membrana de um fotorreceptor perante a continuidade do estímulo. T α : subunidade α da transducina; T $\beta\gamma$: subunidades β e γ da transducina; GDP: guanina difosfato; GTP: guanina trifosfato; PDE: fosfodiesterase; GMPc: guanina monofosfato cíclica; GMP: guanina monofosfato; CCSNC: canal de cátion sensível a nucleotídeos cíclicos; NA $^{+}$: sódio iônico; Ca $^{2+}$: cálcio iônico; GC: guanilato ciclase; RQ: rodopsina-quinase; seta verde: ativa/estimula; seta cinza: causa; seta pontilhada: deslocamento; seta preta: reação; traço vermelho: bloqueia/inativa.

Fonte: a autora.

Nota: A ilustração considera que CCSNC está associado a mesma membrana que o restante das proteínas da cascata, o que é o caso para os cones, mas não para os bastonetes. Nos bastonetes, o fotopigmento, a transducina e a PDE estão na membrana do disco, enquanto CCSNC fica inserido na membrana plasmática.

A desativação desta cascata, representada na figura 7c e 7d, ocorre tanto pela atividade da enzima rodopsina-quinase quanto da atividade GTPase intrínseca da T α , que converte o GTP a ela associado em GDP. T α -GDP se desvencilha de PDE γ e se reassocia a T $\beta\gamma$, voltando ao seu estado inicial. Para mais, como observado na figura 7c-IV, a mudança na concentração intracelular de Ca $^{2+}$ também é capaz de modular as reações bioquímicas que ocorrem na célula. Na figura 7d vemos que, no escuro, o influxo de Ca $^{2+}$ é alto e seu efluxo é mediado por permutadores catiônicos rápidos - ainda assim, a concentração intracelular de Ca $^{2+}$ é alta. Perante a luz e consequente fechamento do CCSNC, a concentração intracelular de Ca $^{2+}$ decai rapidamente, causando uma aceleração na fosforilação promovida pela rodopsina-quinase e na atividade da guanilato-ciclase (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

4.2.1.2. Interações laterais da retina

A neurorretina é considerada como uma unidade funcional do sistema nervoso. O mesmo neuroectoderma que origina o sistema nervoso central e periférico, também dá origem à neurorretina. Dessa forma, ela está sujeita a processos de interação neuronal similares àqueles encontrados no resto do sistema nervoso, como a interação lateral (Behar-Cohen *et al.*, 2020).

A interação lateral da retina se refere aos sinais neurais gerados em neurônios da retina devido à atividade de outros neurônios laterais. Essas interações podem

ocorrer em todos os níveis da neurorretina, desde fotorreceptores, através de junções comunicantes elétricas, até CGR, através da ação de células amácrinas. A interação lateral pode ser positiva (estimulatória) ou negativa (inibitória), isto é, a atividade de um neurônio lateral pode aumentar ou diminuir, respectivamente, o sinal do neurônio adjacente (Wilson, 2009).

4.2.1.3. Campos receptivos

O termo campo receptivo foi primeiro definido por Haldan Keffer Hartline, quando estudava ativação de CGR, em 1938, como sendo “a região da retina que precisa ser iluminada para obter uma resposta em uma dada fibra”. Em outras palavras, o campo receptivo de uma fibra se traduziria na área de fotorreceptores que devem ser estimulados para obter uma resposta nesta fibra (Wassle & Boycott, 1991; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Em 1953, o cientista Stephen Kuffler ao estudar a retina de mamíferos observou que a definição de campo receptivo para a retina deveria incluir as áreas com ligação funcional capaz de exercer efeito inibitório ou excitatório sobre a fibra analisada, de forma a considerar as interações laterais, formando campos receptivos de organização concêntrica centro-periferia com antagonismo funcional. Assim sendo: quando o sinal gerado por uma célula A é transmitido para uma célula D, sabemos que a célula A é parte do campo receptivo de D; caso haja convergência no sinal gerado em A e uma célula B para a D, afere-se que A e B são parte do campo receptivo de D; e caso uma célula C interfira na transmissão de sinal de A e/ou B, então C e/ou seus efeitos também são parte do campo receptivo de D. Mais tarde, outros cientistas foram capazes de descobrir a existência de CGR com campos receptivos mais complexos, como aqueles responsivos ao movimento (Reid & Usrey, 2008; Wassle & Boycott, 1991).

O tamanho dos campos receptivos é menor próximos à fóvea, fato que explica a maior resolução espacial no local. Conforme os campos se distanciam da fóvea, porém, vão ficando maiores. Para mais, existe sobreposição de diferentes tipos de campos receptivos, de forma que diferentes tipos de sinais em um mesmo ponto possam ser avaliados. O V1 possui uma organização retinotópica, dedicando uma porção de área cortical diretamente proporcional à resolução espacial dos campos receptivos. Em outras palavras, a área cortical em V1 que é dedicada a um campo receptivo decresce conforme estes se distanciam da fóvea (Gilbert, 2014a).

4.2.1.4. Células horizontais da retina - manutenção da inibição lateral

As células horizontais têm suas eminências espalhadas horizontalmente na CPE, formando uma densa rede de interação com fotorreceptores e células bipolares através de sinapse. Os pericários ficam nas periferias da CNI, onde podem interagir com outras células horizontais através de junções comunicantes. Elas são responsáveis pela manutenção da inibição lateral de fotorreceptores bem como a inversão de sinal que, posteriormente, permite a formação de campos receptivos centro-periferia de CGR (discutido nas seções 4.2.1.3 e 4.2.1.7) através de uma sinapse inibitória GABAérgica (Wassle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Os pedículos de cones possuem uma conformação característica com invaginações pré-sinápticas em que se associam 3 eminências pós-sinápticas, formando um complexo sináptico em tríade. Ao centro da tríade está o dendrito de uma célula bipolar, enquanto os dois outros dendritos são de células horizontais. São cerca de 20 a 30 tríades em cada pedículo de cone se conectando a cerca de 40 a 60 dendritos de seis a oito células horizontais, isto é, cada célula horizontal faz contato cerca de 10 vezes com um único pedículo de cone. (Wassle & Boycott, 1991).

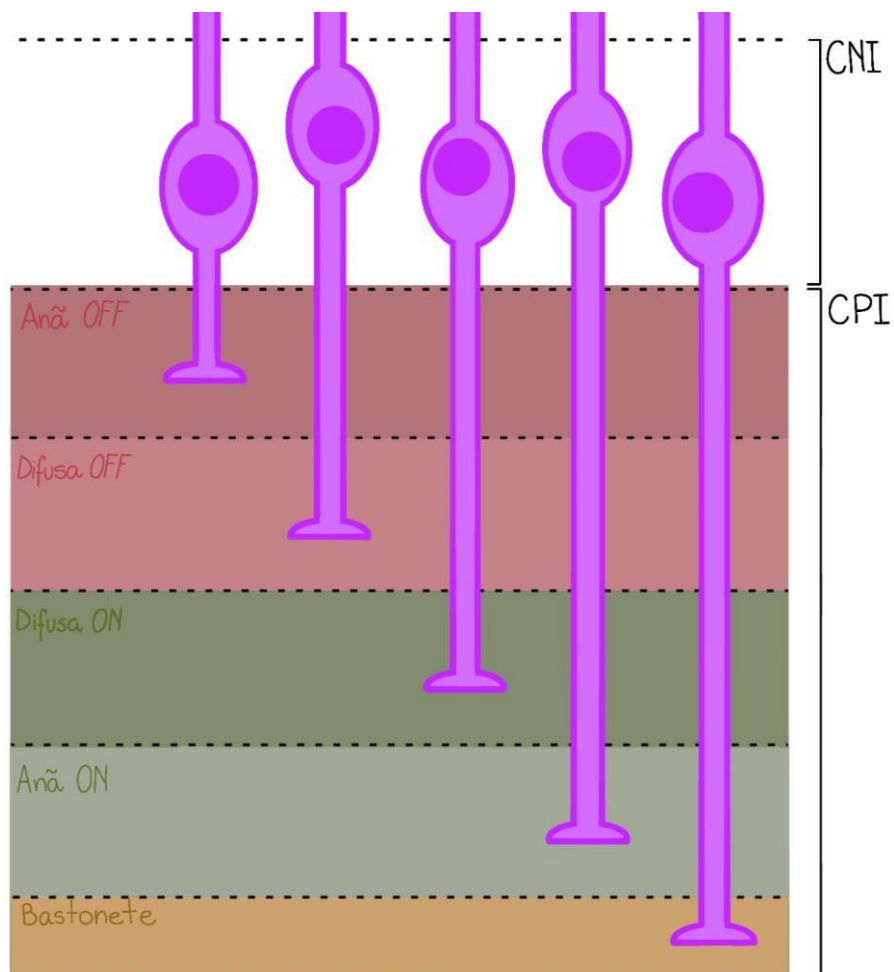
Não obstante, os pedículos de bastonetes possuem apenas uma invaginação com até três dendritos de células bipolares de bastonetes ali inseridos centralmente e finas eminências de células horizontais, lateralmente (Wassle & Boycott, 1991).

4.2.1.5. Células bipolares da retina - dicotomia ON e OFF

O termo “célula bipolar” foi cunhado por um aluno de Golgi, Tartuferi, ao descrever esses interneurônios presentes na retina. Advém de sua morfologia que conta com duas eminências diametralmente opostas. Seu corpo celular fica na CNI, sua arvore dendrítica, na CPE, onde recebe informações de cones, bastonetes e/ou células horizontais. Seu terminal axonal, na CPI, onde envia aferências para células amácrinas e/ou ganglionares. Dessa forma, células bipolares da retina podem fazer conexão com todos os outros neurônio da retina, sendo agentes da primeira operação elementar do sistema visual (Wassle & Boycott, 1991; Oyeuler *et al.*, 2014).

As células bipolares na retina de mamíferos podem ser identificadas pelo formato e nível de estratificação em CPI de seus prolongamentos axonais terminais, como representado na figura 8, bem como pela morfologia, número e tipo de conexões de seus dendritos, sendo que existem mais de dez tipos na retina de mamíferos. A primeira e segunda sublâmina (metade distal) da CPI são chamadas de Sublâminas-*OFF* (do inglês, desligado). A terceira, quarta e quinta sublâmina (metade proximal), por sua vez, são as Sublâminas-*ON* (do inglês, ligado). As células bipolares estratificadas nas Sublâminas-*OFF* (células bipolares *OFF*) despolarizam em resposta ao “apagamento da luz” (aumento da exocitose de glutamato pelos fotorreceptores de que recebem aferências), já as àquelas estratificadas nas Sublâminas-*ON* (células bipolares *ON*), em resposta ao “acender da luz” (diminuição na exocitose de glutamato pelos fotorreceptores de que recebem aferências) (Boycott & Wässle, 1999; Euler *et al.*, 2014).

FIGURA 6 - CÉLULAS BIPOLARES E SUBLÂMINAS DE CPI



Fonte: a autora.

As células bipolares *OFF* possuem em sua membrana pós-sináptica receptores ionotrópicos glutamatérgicos rápidos do tipo AMPA/KA (α -amino-3-hidroxi-5-metilisoxazol-4-propionato/cainato) e metabotrópicos glutamatérgicos lentos do tipo mGluR1. AMPA/KA são permeáveis à cátions como Na^+ e Ca^{2+} , exibindo uma rápida resposta de despolarização ao seu agonista. Já mGluR1 são acoplados a uma

proteína G do tipo α_q , cuja cascata de ativação culmina no influxo de Ca^{2+} . As células bipolares *ON*, por outro lado, possuem em sua membrana pós-sináptica receptores metabotrópicos acoplados a proteína G inibitória que é exclusivamente encontrado no sistema visual, o mGluR6. A ativação desse receptor causa aumento na taxa de hidrólise de GMPc, levando ao fechamento de canais de cátions sensíveis a GMPc e, consequentemente, na hiperpolarização da célula. Dado que fotorreceptores hiperpolarizam em resposta a luz e despolarizam em resposta ao escuro, as células bipolares *OFF* conservam a sinalização (hiperpolariza na luz) e as células bipolares *ON* fazem a inversão do sinal (despolarizam na luz) (Jane, 2008; Schiller, 2010; Euler *et al.*, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Ademais, podem ser diferenciadas pela morfologia e conexões de seus dendritos. A célula bipolar de bastonete, por exemplo, somente faz sinapse com bastonetes, sendo sempre do tipo *ON* (Boycott & Wässle, 1999). Podem ser discriminadas das células bipolares de cones pelos suas arvores dendríticas mais densa formada por dendritos mais finos. Para mais, não fazem contato direto com CGR, sendo essa transmissão mediada por um tipo específico de célula amácrina (Wässle & Boycott, 1991)

As células bipolares de cones podem ser anãs ou difusas/parassol. A célula bipolar anã pode ser *ON* ou *OFF*. Na fóvea, recebem a aferência central de um único cone e excitam somente uma única CGR de forma tônica, garantindo uma transmissão cromática extremamente precisa. Essa conexões são abundantes na região da fóvea, sendo que cada cone M e L faz sinapse com uma célula bipolar anã *ON* e uma célula bipolar anã *OFF*. Células bipolares difusas, em contrapartida, apresentam respostas transiente e recebem aferência de diversos cones, podendo ser acromáticas (ou seja, não seletivas para o tipo de cone de que recebem aferência) - tanto *ON* quanto *OFF* - ou seletivas para cones S tipo *ON*. Devido à alta densidade de cones M e L, células bipolares acromáticas tendem a ser parciais à comprimentos de onda maiores (Euler *et al.*, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Os terminais axonais das células bipolares de cones fazem uma sinapse especializada em díade. Comumente, o primeiro elemento da díade é uma sinapse recíproca com a eminência de uma célula amácrina; o segundo, é o dendrito de uma

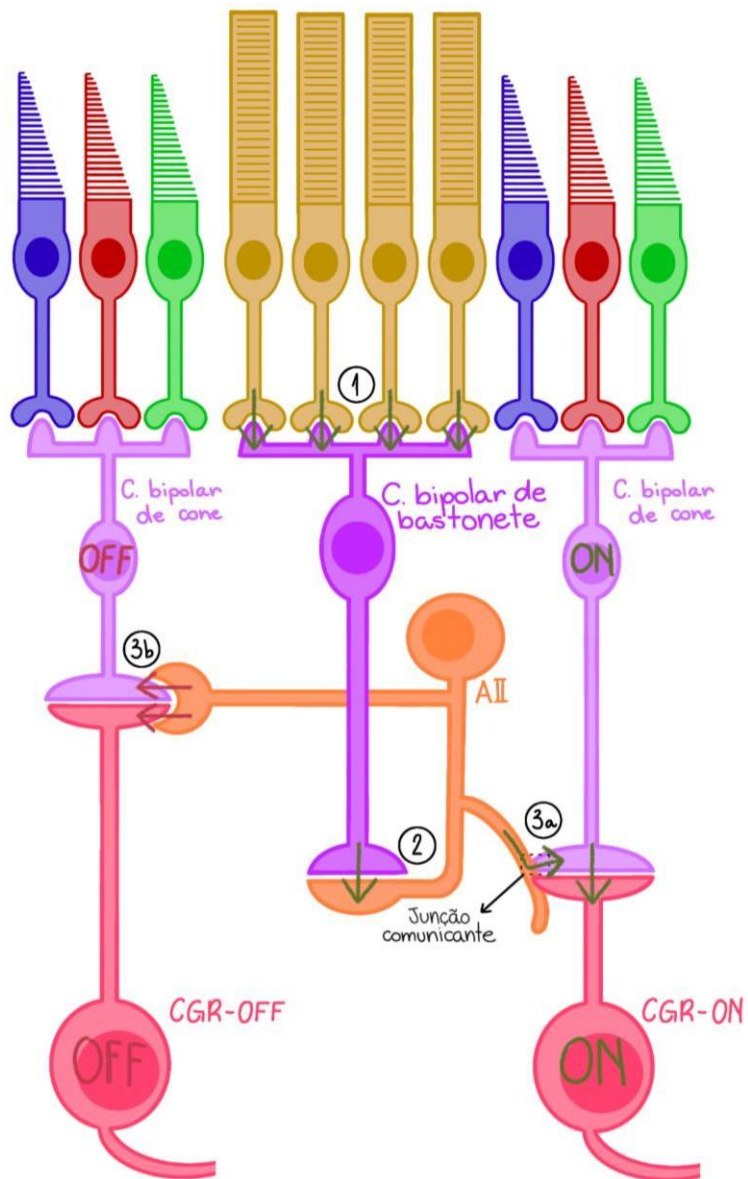
CGR. Independente se são *ON* ou *OFF* as células bipolares fazem exocitose de glutamato quando despolarizadas (Wassle & Boycott, 1991).

4.2.1.6. Células amácrinas - sistema modulatório da retina

As células amácrinas têm suas eminências espalhadas na CPI. Geralmente, recebem sinais excitatórios das células bipolares através de sinapses glutamatérgicas. Algumas dessas células possuem junções comunicantes, permitindo a comunicação entre elas, tal qual as células horizontais. Elas contribuem com a inibições laterais de células bipolares através de sinapses recíprocas inibitórias. Devido a vasta variedade de células amácrinas é possível que todos os neurotransmissores sejam encontrados entre ao menos uma delas, sendo os principais a acetilcolina, glicina e GABA (Wassle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Apesar da variedade e abundância de tipos de células amácrinas, podem ser divididas em dois grandes grupos de acordo com a distribuição de suas eminências na CPI: difusas e estratificadas. As células amácrinas difusas têm suas eminências espalhadas verticalmente através da CPI, enquanto as células amácrinas estratificadas têm suas eminências espalhadas horizontalmente, num mesmo plano. As células amácrinas All - apresentadas na figura 9 -, por exemplo, são um tipo de célula amácrina difusa e glicinérgicas. São responsáveis por receber os sinais de células bipolares de bastonetes, que não fazem conexão direta com CGR, fazendo sinapse inibitória com células bipolares de cones *OFF* e *CGR-OFF*, além excitar células bipolares de cones *ON* por junções comunicantes. Esse modo de transmissão da informação faz com que os campos receptivos em luz noturna sejam maiores (Wassle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

FIGURA 7 - SINALIZAÇÃO DE BASTONETES NA RETINA



Legenda: (1) A iluminação cessa a exocitose de glutamato pelos bastonetes, causando despolarização na célula bipolar de bastonete, (2) que libera glutamato na fenda sináptica entre ela e AII. (3)a. AII, por

sua vez, excita células bipolares de cones ON através de uma junção comunicante e b. inibe as células bipolares de cones ON e CGR-ON pela exocitose de glicina. C: célula; seta verde: estímulo excitatório; seta vermelha: estímulo inibitório.

Fonte: a autora.

4.2.1.7. Células ganglionares da retina - dualidade parva e magna

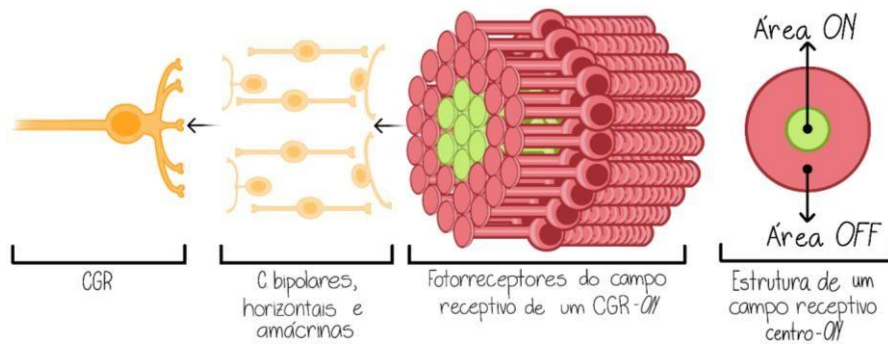
Existem cerca de 20 tipos de CGR que podem ser encontradas na retina humana. Elas se distribuem pela retina de forma que todo fotorreceptor está no centro do campo receptivo de pelo menos uma CGR. As classes de CGR e seus diferentes comportamentos permitem que cada uma envie para processamentos superiores que a unidade de representação do campo visual carregando um tipo diferente de informação (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Em geral, os campos receptivos das CGR são formados por agrupamentos de fotorreceptores concêntricos com respostas moduladas por células horizontais e bipolares, como observado na figura 10. Kuffler (1953) revelou que os campos receptivos de grande parte das CGR possuem organização tal que os coloca em uma de três categorias: *on-center*, *off-center* e *on/off-center*. Pode-se, assim, separar as CGR em três grandes grupos, CGR-ON, CGR-OFF e CGR-ON/OFF, respectivamente. Quando o centro de um campo receptivo *on-center* é iluminado, isso causa um aumento na resposta tanto de CGR-ON, quanto CGR-ON/OFF. Nas CGR-ON, a resposta acaba quando o estímulo luminoso é extinguido, porém, nas CGR-ON/OFF, existe um aumento na resposta no início do estímulo luminoso e ao final do estímulo luminoso (Kuffler, 1953; Wassle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Na figura 11 vemos como CGR-ON e CGR-OFF respondem em diferentes situações de iluminação.

Ao mesmo tempo, a periferia dos campos receptivos *on-center* possui uma periferia inibitória oposta, denominada *off-periferia*. Iluminar a *off-periferia* diminui a resposta de CGR-ON e o fim da iluminação nessa mesma região causa aumento da resposta. Os campos receptivos *off-center* - CGR-OFF - tem padrão de resposta oposto, isto é, existe um aumento na resposta de CGR-OFF quando o centro está no escuro e a resposta oposta inibitória da sua *on-periferia* é mediante iluminação. Tal

qual as células bipolares da retina, a sublâmina de estratificação em CPI auxilia na identificação do seu arranjo de campo receptivo - no caso de CGR, porém, refere-se aos dendritos. CGR-ON é excitado por células bipolares ON e CGR-OFF é excitado por células bipolares OFF (Kuffler, 1953; Wässle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

FIGURA 8 - CITOARQUITETURA ESQUEMÁTICA DE UM CAMPO RECEPTIVO CENTRO-ON



Legenda: C.: células.

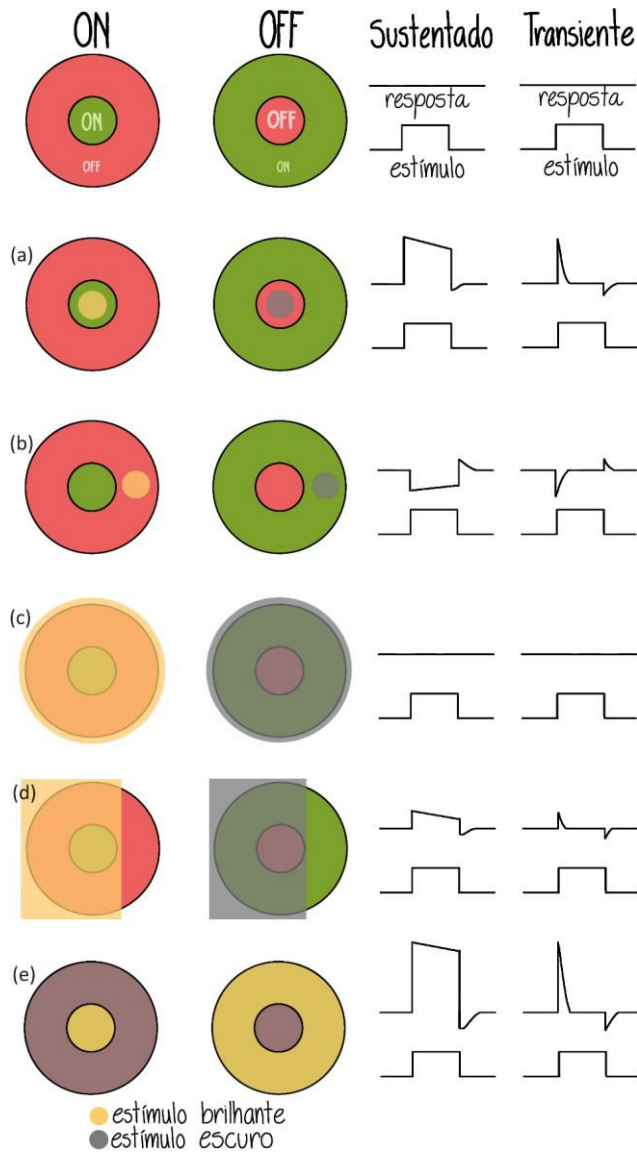
Fonte: a autora.

Soma-se a isso que, para ambas as categorias de campos receptivos, as respostas do centro e as respostas da periferia são mutuamente inibitórias (Wässle & Boycott, 1991; Schiller, 2010). Sendo assim, uma luz difusa que incida sobre todo o campo (centro e periferia) gera pouca ou nenhuma alteração na resposta na CGR, mas ao mesmo tempo esses campos são sintonizados para o contraste, isto é, quando a luz incide sobre parte do campo receptivo. O maior nível de resposta é atingido em condições que o campo receptivos seja estimulado de acordo com sua preferência no centro e na periferia (*i.e.*, quando existe um contraste alto entre o centro e a periferia do campo receptivo) (Kuffler, 1953; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Para além disso, as CGR podem ser classificadas de acordo com o comportamento de sua resposta a um estímulo luminoso, também representados na figura 11. As CGR transientes ou tônicas apresentam um pico de resposta perante o estímulo que preferem (ON ou OFF) em seu campo receptivo, que decresce rapidamente até um nível de resposta de repouso. Perante um estímulo inverso à sua

preferência no seu campo receptivo, o nível de resposta cai, ficando mais baixo e gradativamente volta ao nível de resposta em repouso (Rodieck, 1965; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

FIGURA 9 - CGR-ON E CGR-OFF E TIPOS DE RESPOSTA AO ESTÍMULO LUMINOSO



Fonte: a autora.

As CGR sustentadas ou fásicos também apresentam um pico de resposta perante o estímulo que preferem em seu campo receptivo, porém a resposta se mantém relativamente estável até que o estímulo cesse. A resposta também cai para um nível de resposta abaixo do repouso perante um estímulo inverso à sua preferência em seu campo receptivo, porém, se mantém estável até que o estímulo cesse (Rodieck, 1965; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Esses comportamentos das CGR facilitam a visualização de contornos, devido a diferença de contraste, bem como a rápida identificação de movimentos (Rodieck, 1965; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Outra classificação da CGR nos humanos são as *magnas*, ou M, também chamadas de parassol, e *parvas*, ou P, também chamadas de anã. Tanto CGR-M como CGR-P podem ser do tipo *ON* ou *OFF*, sendo que CGR-M possuem um campo receptivo maior que aqueles de CGR-P independente da distância com a fóvea - já que CGR-M recebem aferências de células bipolares difusas e CGR-P, de células bipolares anãs. Outrossim, CGR-M apresentam respostas transientes com menor latência, enquanto CGR-P apresentam resposta sustentadas com maior latência (Euler *et al.*, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

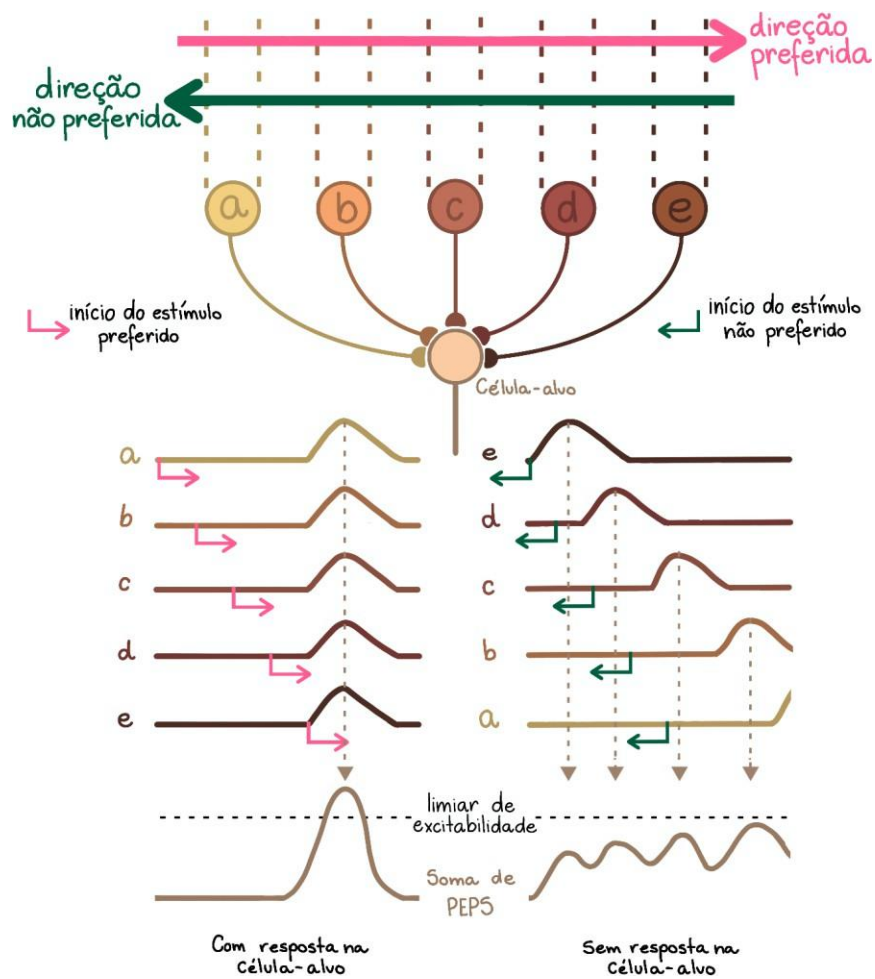
Na fóvea, as CGR-P têm campos receptivos centro-periferia em que o centro excitatório é formado de apenas um cone e a periferia inibitória é formada por cones diversos. As CGR-P L-*ON* e M-*OFF* são excitadas pela luz de comprimento longo e inibidas pela luz de comprimento médio e CGR-P L-*OFF* e M-*ON*, excitadas pela luz de comprimento médio e inibidas pela luz de comprimento longo. L-*ON* e M-*ON* são excitadas quando há aumento na incidência de luz e L-*OFF* e M-*OFF*, quando há diminuição ou finalização da incidência de luz. Esse comportamento depende da célula bipolar anã de quem recebem aferências e das interações laterais entre fotorreceptores justapostos, já que a potencial interferência de células amácrinas não é modulado pela diferença em comprimento de onda. Ademais existem CGR-P tipo *ON* fora da fóvea que depolarizam com a incidência de luz de comprimentos médios e longos e hiperpolarizam com a incidência de luz de comprimento de onda curto, CGR-P Yellow-*ON*. As CGR-M são acromáticas, recebendo informações de neurônios

bipolares difusos acromáticos. Por fim, CGR-K, um tipo de CGR-P S-ON - que recebe aferências de células bipolares difusas S-ON - despolariza com a incidência de luz de comprimento de onda curto e hiperpolariza com incidência de luz de comprimento de onda médio e longo (Wässle & Boycott, 1991; Boycott & Wässle, 1999; Schiller, 2010; Euler *et al.*, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

O axônio de cada tipo desses CGR atinge uma porção diferente do CGL: CGR-P enviam sinais para a camada parvocelular do CGL; CGR-K, para camadas coniocelulares; e as demais CGR-M, para camadas magnocelulares (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Ainda, CGR sintonizadas a direção respondem de forma ótima à movimentos em uma direção específica, não respondendo quando não há movimento ou quando ele acontece na direção oposta, como representado na figura 12. O campo receptivo de CGR sintonizadas a direção é composta de neurônios pré-sinápticos com latências (tempo entre estímulo e a resposta) decrescentes na direção do movimento preferencial. Dessa forma, quando elas são ativadas na direção preferencial, a resposta do primeiro neurônio possui atraso suficiente para que ocorra quase que concomitante a resposta posterior de neurônios de menor latência. Garante-se, pois, que a somação de respostas atinja o limiar de excitação para despolarizar a CGR. Já no sentido contrário, ocorre estímulo do campo receptivo em ordem crescente de latência, não havendo somação suficiente para que seja atingido o limiar de excitação da CGR (Wässle & Boycott, 1991; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). De forma interessante, CGR sintonizadas a direção não projeta seus axônios ao CGL, por tanto, os neurônios sintonizadas a direção que podem ser encontrados no córtex visual criam essa seletividade através de um mecanismo diferente (Reid & Usrey, 2008).

FIGURA 10 - DIAGRAMA DA PREFERÊNCIA DE MOVIMENTO DIRECIONADO



Legenda: PEPS: potencial excitatório pós-sináptico

Fonte: a autora.

4.2.1.8. Canais paralelos de processamento da informação visual

Os canais paralelos de processamento da informação visual são formados a partir de aferências da retina, levando informações de diferentes aspectos da cena visual. Dessa forma, uma única camada de fotorreceptores pode ser multifuncional na

sua comunicação de informações a depender dos canais de processamento (Schiller, 2010).

4.2.1.8.1. Canais ON e OFF

Os canais *ON* e *OFF* são basicamente responsáveis pelo processamento de estímulos em que há o incremento e diminuição da luz, respectivamente (Schiller, 2010). A origem desses canais é na retina, mais especificamente nas células bipolares, como tratado na seção 4.2.1.5. Em geral, cada cone faz sinapse com duas células bipolares de cone, uma *ON* e uma *OFF*, enquanto diversos bastonetes fazem sinapse com uma única célula bipolar de bastonete *ON*. As células bipolares *ON* fazem a inversão do sinal dos fotorreceptores e as células bipolares *OFF*, conservam o sinal. Células bipolares de cones *ON* e *OFF*, por sua vez, fazem sinapse com CGR *ON* e *OFF*, respectivamente, enquanto as células bipolares de bastonetes fazem sinapse com uma célula AII, que contribui tanto para uma CGR *OFF* (por inibição glicinérgica), quanto para CGR *ON* (por junções comunicantes). Para Schiller (2010), a diferença na organização e morfologia de células bipolares *ON* e *OFF* indica que os canais *ON* e *OFF* proporcionam uma cobertura independente e separada do campo visual. Por fim, CGR projetam seus axônios para CGL, no tálamo, onde as aferências de cada hemiretina (ipsilateral e contralateral) são segregadas em lâminas. Poucas transformações ocorrem em CGL. Os neurônios de CGL projetam seus axônios para V1 (Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

4.2.1.8.2. Canais parvo, magno e K

Bem como para os canais paralelos *ON* e *OFF*, o início dos canais parvo e magno são na retina. As CGR-M possuem axônios mais grossos, e, portanto, conduzem a informação mais rapidamente que os finos axônios das CGR-P. Ambos os canais podem ser subdivididos em tipos *ON* e *OFF* (Schiller, 2010).

Como tratado na seção 4.2.1.7, as CGR-P da fóvea possuem no centro estimulatório de seu campo receptivo um único cone e sua periferia inibitória é formada por cones diversos (Schiller, 2010; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Dada a sobreposição do espectro de absorção dos cones, a diferenciação no sinal é feita na retina por CGR-P sintonizadas a oponentia de cor em duas categorias, vermelho-verde (L-*ON*, L-*OFF*, M-*ON* e M-*OFF*), e azul-amarelo (Yellow-*ON* e CGR-K). Nos

primatas, as CGR-P de oponência de cor mais proeminentes são as vermelho-verde. As células da camada parvocelular do CGL espelham os campos receptivos das CGR-P das quais recebem aferência. As respostas com alta seletividade cromática medidas em CGL são melhores quando a ponto luminoso que atinge o campo-receptivo cobre tanto o centro excitatório, quanto a periferia inibitória, para que haja influência antagonista de duas classes de cones. Por exemplo, se estimulamos apenas o centro excitatório, não é possível comunicar informações cromáticas devido à alta cobertura do espectro de absorção (Reid & Usrey, 2008).

Já CGR-M acromáticas possuem no centro estimulatório de seu campo receptivos diversos fotorreceptores, independentemente do tipo, não sendo capazes de transmitir informações cromáticas. Ainda assim, são capazes de responder a mudanças na cromaticidade (*i.e.*, variações no valor das cores), além de serem extremamente sintonizadas aos contrastes de luminosidade (Schiller, 2010; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Após passar pelo CGL, os sinais parvo e magno são enviados para o córtex estriatal (V1). Algumas células recebem sinais exclusivos de um sistema ou outro, havendo convergência dos tipos *ON* e *OFF*; outras recebem um sinal convergente desses sistemas após uma cascata de interconexões (Schiller, 2010).

Experimentos com *Macaca* (gênero de primata da família dos *cercopithecídeos*) demonstram que, além da importância na discriminação de cores, o canal parvo parece ter importância na discriminação de padrões de textura, bem como na percepção de profundidade. Revelam ainda que os canais magno tem grande importância na percepção de movimento, inclusive na percepção de profundidade baseada no paralax de movimento, e na percepção de estímulos piscantes (ou *flicker*). Também demonstram que ambos os canais, parvo e magno, são capazes de processar informações de luminosidade (Schiller, 2010).

O Canal K é originado a partir das CGR-K, que projetam seus axônios para camada coniocelular de CGL e que, por sua vez, projetam seus axônios para as camadas superior (I, II e III) de V1 (Reid & Usrey, 2008; Schiller, 2010).

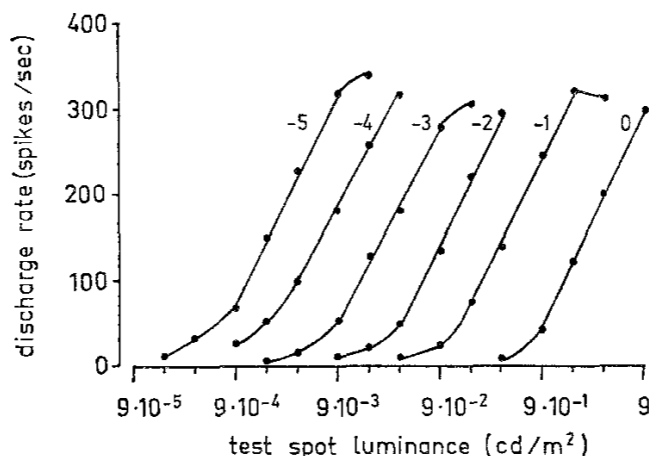
4.2.1.9. Adaptação de ganho da retina

A retina tem uma capacidade incrível de se adaptar a diversas condições de luminosidade. Durante o dia, a intensidade da luz varia cerca de nove unidades logarítmicas. Diversos mecanismos trabalham de forma síncrona para que isso aconteça, como a regulação da abertura da pupila. Contudo, é nos cones e bastonetes que ocorre uma das principais formas de adaptação (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

A qualquer momento em que estamos com os olhos abertos e em qualquer nível de iluminação, uma porcentagem de fotopigmentos em nossos cones e bastonetes estará na sua forma inativa e uma porcentagem, na sua forma ativa, sendo que quanto maior a iluminação, mais fotopigmentos estarão ativados. Quando fixamos o olhar em uma cena visual com uma intensidade de luz maior, mas estável, por exemplo, todos os pontos da imagem teriam sua representação na retina aumentadas pelo mesmo fator. Isto pois a transdução da luz para uma variação no potencial da membrana depende diretamente da isomerização de fotopigmentos. Se temos um aumento no número de fotopigmento ativados devido ao aumento da interação com fótons, ao mesmo tempo uma diminuição na quantidade de fotopigmentos inativados disponíveis para fazer interação com fótons. O efeito direto disso é que a retina, por via dos fotorreceptores, diminui sua sensibilidade pelo mesmo fator que foi aumentada a intensidade da luz (Reid & Usrey, 2008; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Outrossim, as CGR somente respondem a variações de 10 vezes na intensidade de iluminação (Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Sakmann e Creutzfeldt (1969) plotaram as respostas CGR-ON de gato - muito similar a nossa - a raios de luz de intensidade variável com iluminação de fundo estável. Verificaram que a frequência de disparos de potencial de ação na CGR segue uma curva sigmoidal até alcançar um nível de saturação. Ao repetir o experimento aumentando a intensidade da iluminação de fundo, é possível obter a mesma curva de resposta, só que levemente deslocada para a direita, como vemos no gráfico 1.

GRÁFICO 1 - RESPOSTA DE CGR-ON DE GATO À SEIS INTENSIDADES DE ADAPTAÇÃO A LUMINOSIDADE



Fonte: Sakmann e Creutzfeldt (1969).

4.2.2. Processamento de nível intermediário - V1 A V5

Os neurônios de níveis mais baixos de processamento têm seletividade a características isoladas e específicas da cena visual. Conforme subimos na hierarquia de processamento, encontramos neurônios sintonizados à atributos distintos que representam conceitos cada vez mais complexos (Reid & Usrey, 2008). Todo processamento da cena visual culmina identificação de objetos. No processamento intermediário, iniciamos o processo integração dos primitivos visuais para, no processamento superior, abstrair disso um percepto visual agregado de significado (Albright, 2014).

As principais áreas corticais onde acontece o processamento de nível intermediário são V1 a V5, requerindo compartilhamento de informações de todo o campo visual (Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Para além dos fluxos *feedforward* de informação, também é importante o fluxo *feedbackward* (retroalimentação), que parece mediar a influência de níveis superiores sobre a tarefa perceptiva desde estágios mais iniciais do processamento cortical (Gilbert, 2014b).

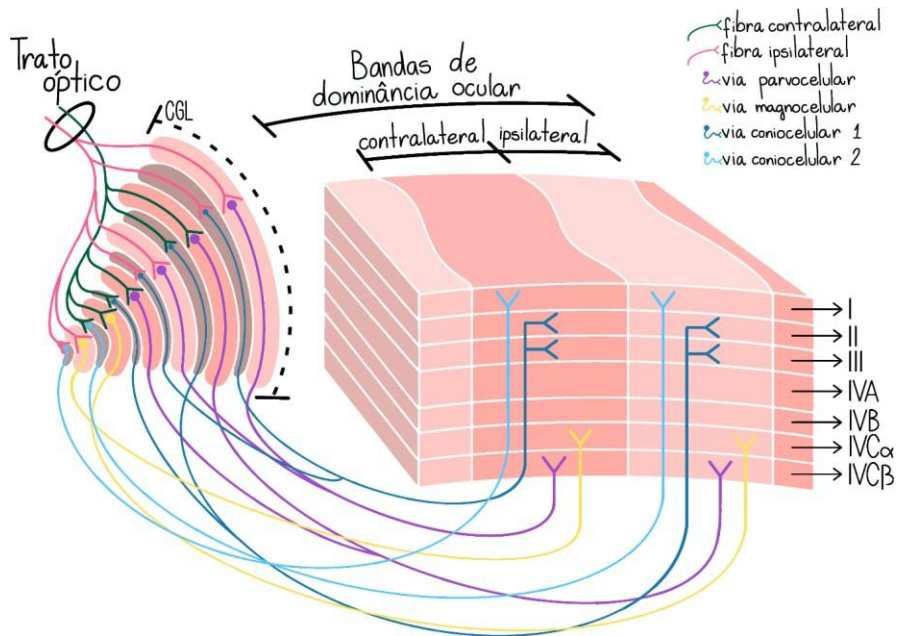
Uma importante influência *feedbackward* no processamento da cena visual é o processo cognitivo. Em uma cena visual complexa, por exemplo, os objetos não são identificados de forma simultânea. Na verdade, são processados em série, de acordo com o deslocamento da atenção para um novo objeto, sem que seja necessário fazer grandes movimentos com os olhos. Outro exemplo da influência do processo cognitivo é a ativação de V1 ao imaginar uma cena visual, mesmo que não haja estímulo (Gilbert, 2014b).

4.2.2.1. Córtex visual primário

Como dito na seção 4.2.2.1, o mapeamento do campo visual em V1 é retinotópico, porém não é uniforme, seguindo a proporção excêntrica e decrescente de densidade de CGR. Essa regra organizacional não muito difere das outras modalidades de processamento sensorial, em que a área de córtex dedicada ao processamento de determinado estímulo espelha a densidade de receptores periféricos (e.g., homúnculo sensorial). Esse fenômeno é denominado fator de magnificação (M). Em V1, a área de magnificação ($M^2 = \text{área cortical em mm}^2 / \text{área de campo visual em grau}^2$) da fóvea, por exemplo, é mais de 1000 a 4000 vezes maior do que o M^2 dedicado ao processamento da porção periférica do campo visual. Ademais, devido a hemi-decussação das fibras no quiasma óptico, o V1 de cada hemisfério é responsável pelo processamento do hemicampo visual contralateral, correspondente a hemiretina temporal do olho ipsilateral e a hemiretina nasal do olho contralateral (Wassle & Boycott, 1991; Gilbert, 2014a).

Ainda, quando observado em corte transversal, é possível subdividir V1 em 9 camadas (I, II, III, IVA, IVB, IVC α , IVC β , V e VI). As subcamadas IVC α e IVC β são as principais regiões a receber aferências de CGL, do qual IVC α recebe principalmente da camada magnocelular e IVC β , principalmente da camada parvocelular. As células coniocelulares localizadas na região interlaminar parvocelular do CGL enviam suas aferências para regiões de bolhas (discutidas mais a frente) nas subcamadas II e III e aquelas localizadas na região interlaminar magnocelular, para subcamada I (Reid & Usrey, 2008; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). As aferências de CGL e bandas de dominância ocular em V1, bem como sua subdivisão em camadas estão representadas na figura 13.

FIGURA 11 - AFERÊNCIAS DE CGL E BANDAS DE DOMINÂNCIA OCULAR EM V1



Fonte: a autora.

Além disso, V1 é organizado em colunas de neurônios especializados, sendo que aqueles com propriedades funcionais similares ficam agrupados próximos entre si. É nesse córtex que são primeiro integradas as informações vindas de cada olho. No CGL, essas informações são segregadas em bandas alternadas de dominância ocular e essa organização é refletida em V1, com uma periodicidade de alternância de cerca de 750 e 1000 μm , como representado na figura 17 (Gilbert, 2014a).

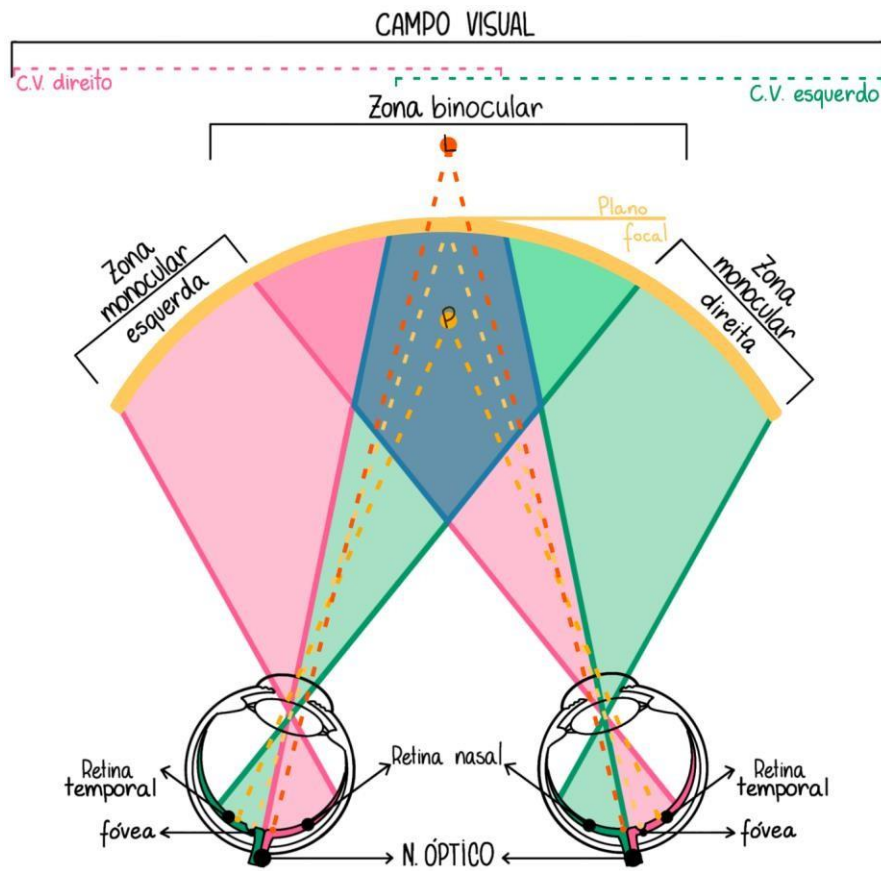
Devido à proximidade do olho esquerdo e direito nos rostos de primatas, as imagens da cena visual que são projetadas em cada retina são similares. Porém, essas imagens similares não se projetam nas retinas direita e esquerda em posições equivalentes, dando origem ao fenômeno de disparidade binocular. O cálculo que permite a compreensão de imagens com profundidade exige que seja feita uma

correspondência da imagem que é projetada no olho esquerdo e aquela que é projetada no olho direito como sendo pertencente do mesmo objeto (Poggio, 1995).

Alguns neurônios, denominados neurônios binoculares, possuem um par de campos receptivos, um em cada olho - *i.e.*, sua atividade reflete à estímulos que interagem com os dois olhos. Alguns neurônios binoculares são sintonizados para análise de imagens no plano de fixação, de forma que não há disparidade entre as imagens projetadas nos dois olhos de um mesmo objeto; outros, são sintonizados para análise de imagens a frente ou atrás do plano de fixação, quando há uma diferença nas posições de cada retina que as imagens de um mesmo objeto são projetadas. Esses neurônios podem responder tanto com excitação quanto inibição mediante uma pequena gama de disparidades, correspondentes a posição no plano horizontal para qual são mais sintonizados, exibindo resposta oposta para disparidades fora desse plano (Poggio, 1995).

Neurônios binoculares podem ser divididos em três tipos: (a) Sintonizados 0 - neurônios binoculares excitatórios que respondem de forma ótima quando não há disparidade; (b) Sintonizados Perto - neurônios binoculares cuja resposta ótima é em uma disparidade correspondente à planos a frente do plano de fixação; (c) Sintonizados Longe - neurônios binoculares cuja resposta ótima é em uma disparidade correspondente à planos atrás do plano de fixação (Poggio, 1995). O campo visual, plano de fixação e pontos perto e longe estão representados na figura 14.

FIGURA 12 - CAMPO VISUAL



Legenda: L: longe; P: perto.

Fonte: a autora.

De forma interessante, conforme navegamos entre bandas de dominância ocular na camada IV, percebe-se que há uma deslocação do campo receptivo a um ponto que corresponde ao centro da banda de dominância ocular anterior, de forma que ocorre uma sobreposição de 50% na representação espacial de bandas adjacentes (Reid & Usrey, 2008).

Também ficam distribuídas em colunas as células com preferência de orientação de limites e direção de movimento, que representam a maioria das células de V1. São células que respondem a uma pequena gama de orientações que variam $\pm 20^\circ$ do eixo da orientação ótima e a movimentos na direção ortogonal a orientação. As colunas estão organizadas de forma que as orientações são cicladas de forma regular no sentido horário e anti-horário até completar 180° em uma hipercoluna de $750\ \mu\text{m}$. Como representado na figura 17a, vemos que, diferente do bandejamento proporcional da dominância ocular, as hipercolunas podem ser organizadas em diversas formas diferentes, conhecido como modelo de redemoinho. Em geral, no centro dos redemoinhos encontram-se agrupamentos de neurônios que não possuem seletividade de orientação (Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

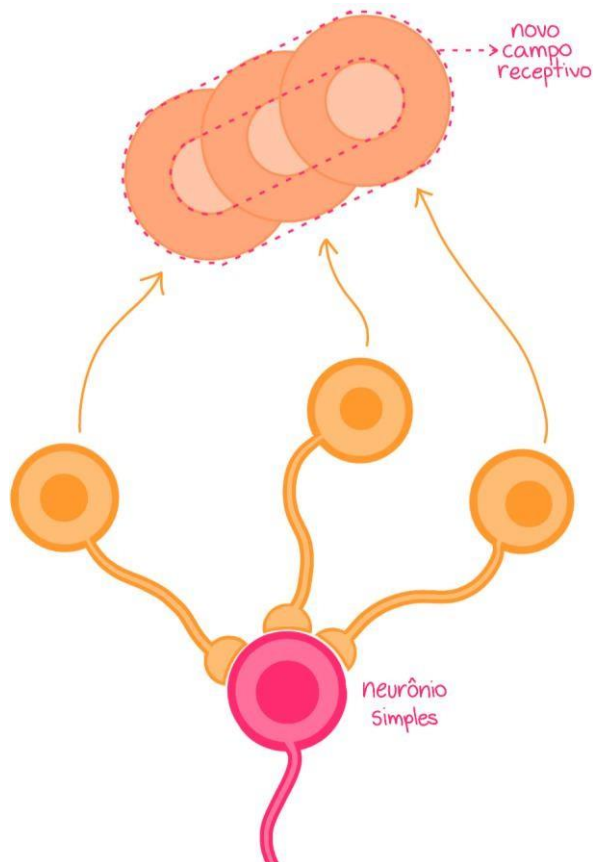
A seletividade a direção foi primeira descoberta por David Hubel e Torsten Wiesel em 1959. Os cientistas classificaram os campos receptivos dos neurônios sintonizados a direção em dois tipos: simples e complexo. Os campos receptivos simples possuem uma resposta característica a uma barra de luz em movimento orientado, com uma região *off* - que dispara quando a barra sai dessa região - e uma região *on* - que dispara quando a barra entra nessa região. Podem ter um organização (a) centro-periferia, em que o eixo central *excitatório* é ladeado por regiões inibitórias, (b) lateral-lateral, em que uma lateral do campo é *on* e a outra é *off*, facilitando a identificação de cantos; (c) inibição terminal, em que o centro excitatório também é ladeado por regiões inibitórias, mas com a mesma preferência de orientação - dessa forma, o neurônio responde bem a estímulos direcionados curtos, mas não longos (Hubel & Wiesel, 1962; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Para mais, os campos receptivos simples apresentam preferência de direção e de frequência espacial e são capazes de preservar informações sobre posicionamento e estrutura do estímulo, não somente a orientação/direção (Reid & Usrey, 2008; Schiller, 2010; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). A seletividade ao movimento direcionado aparece em CGR e em V1, mas não no CGL. Por tanto, essa característica em neurônios de V1, de acordo com o modelo hierárquico de Hubel e Wiesel, advém não diretamente de CGR, mas da integração espaço temporal feita em V1, de modo similar ao mecanismo encontrado nas CGR sintonizadas a direção, representado na figura 12. Ao descreverem os campos receptivos simples, Hubel e

Wiesel propuseram que sua formação era devida aferência de neurônios justapostos no CGL que convergiam para uma única célula em V1, como pode ser observado na figura 16 (Hubel & Wiesel, 1962; Reid & Usrey, 2008).

Os campos receptivos complexos, no entanto, são maiores e menos seletivos aos limites claros e escuros de um objeto, exibindo respostas *on* e *off* à medida que uma barra de luz atravessa seu campo receptivo na direção preferida. (Reid & Usrey, 2008; Schiller, 2010; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). De acordo com o modelo hierárquico de Hubel e Wiesel, os campos receptivos complexos eram formados a partir da convergência de células com campos receptivos simples orientados na mesma direção, mas em localizações espaciais levemente diferentes (Reid & Usrey, 2008).

FIGURA 13 - ORIGEM DO CAMPO RECEPTIVO SIMPLES PROPOSTO POR HUBEL E WIESEL



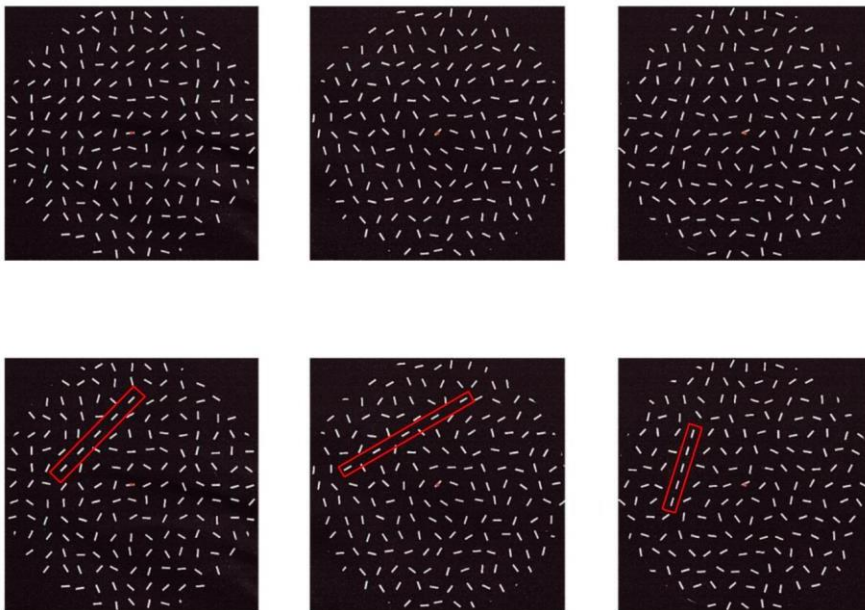
Fonte: a autora.

Outros modelos teóricos quanto a organização de V1 propõe que o processamento simples e complexo são paralelos e não hierárquicos (Reid & Usrey, 2008). De acordo com Reid e Ursey (2008), em estudos com mamíferos foram encontradas evidências de ambos formatos de organização, mas evidências anatômicas sugerem alta relevância do modelo hierárquico: as células de campo receptivos simples são mais comuns em camadas corticais que recebem a maioria das aferências talâmicas diretas (camada IV), enquanto células de campo receptivo

complexo, em camadas corticais II e III - que recebem aferências da camada IV - e camada V, que recebe aferência das camadas II e III.

Os contornos de um objeto na cena visual se salientam quando seguem as regras geométricas do mundo natural, ou seja, linhas retas continuam retas e linhas curvas mantêm um raio de curvatura, como observado na figura 16. Dessa forma, forma, contornos que seguem essa lógica se destacam na cena visual. Ainda assim, as respostas à contornos são altamente afetadas pelo contraste de orientação no contexto do estímulo. Isso se deve a presença de neurônios piramidais que promovem conexões horizontais entre neurônios com uma mesma seletividade de orientação, mas que não tem campos receptivos sobrepostos. Isto posto, segmentos lineares ou curvos se salientam ainda mais quando agrupadas para formar um contorno fluido, ainda que em cena visual abstrata e complexa - desde que não haja um grande espaçamento entre elementos colineares (Li & Gilbert, 2002).

FIGURA 14 - SALIÊNCIA DE CONTORNOS EM UMA CENA VISUAL COMPLEXA

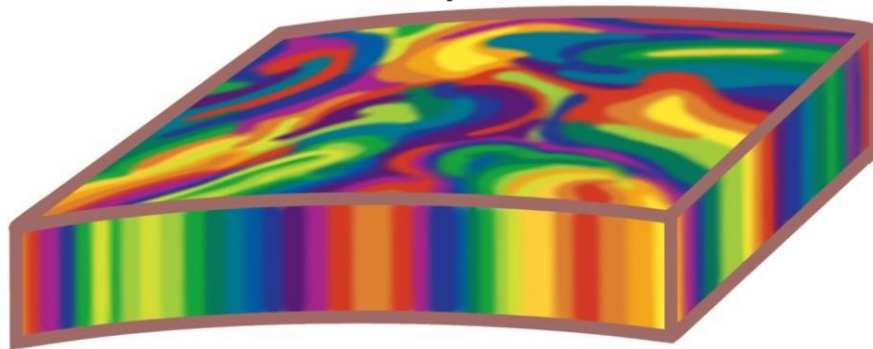


Fonte: Adaptado de Li & Gilbert, 2002.

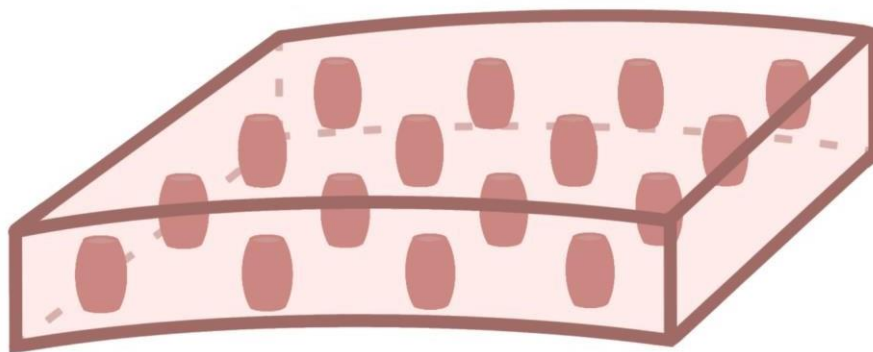
Inseridos nas camadas superficiais a cada 750 μm estão pequenas regiões formadas de aglomerados de neurônios, chamados de bolhas, representadas na figura 17b. Esses neurônios possuem alta seletividade a cor e baixa seletividade a direção e representam apenas 10% nos neurônios corticais de V1. Essa distribuição de neurônios especializados em ciclos funcionais permite que todos os pontos de uma cena visual sejam analisados de acordo com aspectos de orientação de contornos, cor e direção de movimento (Gilbert, 2014a), já que colunas funcionais próximas representam espaços próximos no campo visual (Reid & Usrey, 2008).

FIGURA 15 - ORGANIZAÇÃO FUNCIONAL DE ORIENTAÇÃO E BOLHAS DE COR EM V1

(a) Colunas de orientação



(b) Bolhas de cor



Fonte: a autora.

4.2.2.2. Córtex visual extraestriatal - V2 a V5/MT

Em primatas, mais de 50% da área cortical é dedicada primariamente ou exclusivamente ao processamento de informação visual. O córtex visual extraestriatal inclui as áreas de Brodmann 18 e 19, bem como grandes regiões nos lobos parietais

e temporais. Elas são nomeadas V2 a V4, V5/MT (área temporal média), IPA, IPL, IPM, IPV, TI, TMS, OTE (Reid & Usrey, 2008, Gilbert, 2014b). De forma similar a V1, outras regiões do córtex visual como um todo também apresentam uma organização similar de segregação de colunas de neurônios funcionalmente similares (Reid & Usrey, 2008; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Outra similaridade é a organização dos córtex extraestriatais em mapas retinotópicos do campo visual (Reid & Usrey, 2008).

As conexões fortes entre duas áreas corticais tendem a ser bidirecional, sendo possível diferenciar as camadas corticais que possuem conexões *feedforward* e *feedbackward* (Reid & Ursey, 2008). A interação de V1 com os demais córtex extraestriatais não segue a ordem necessariamente. Na realidade, V1 envia informações a V2, V3, V4 e V5, bem como V2 envia informações a V4 e V5 (Born & Bradley, 2005; Schiller, 2010).

Outrossim as conexões que são feitas com lobo temporal e lobo parietal aparentam ter grande relevâncias em processar distintos. A Via Cortical-Ventral é composta principalmente pelo cana parvo e está relacionada com reconhecimento de objetos; a Via Cortical-Dorsal é composta principalmente pelo canal magno e está relacionada com o processamento visuoespacial e de ações guiadas pela visão (Reid & Ursey, 2008).

4.2.2.2.1. V2 e V3

É possível revelar um aspecto organizacional de V2 por histoquímica com citocromo-oxidase, revelando um padrão de bandeamento com postos por listas escuras (alta atividade metabólica) grossas e finas, entremeadas com listas claras (baixa atividade metabólica). Em primatas não humanos, a maior parte da análise de direção de movimento, disparidade binocular (profundidade) e contornos ilusórios é feita por neurônios especializados nas listras grossas e escuras. Nas listras finas e escuras, a maior parte das informações variações de luminância de cor são processadas e nas listras claras, a maior parte das informações de orientação (Reid & Usrey, 2008; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). Os neurônios das bandas escuras e grossas enviam aferências para a Via Visual Cortical-Dorsal e

neurônios das bandas escuras e finas e bandas claras, para a Via Visual Cortical-Ventral (Reid & Usrey, 2008).

Em primatas, a área V3 localiza-se imediatamente anterior a V2 (Nasr *et al.*, 2016). Em um estudo de Nasr, Polimeni e Tootel (2016) de ressonância magnética funcional com humanos foram avaliadas a presença de colunas com seletividade para cor e para disparidade binocular nas áreas V2 e V3. Foram encontradas bandas irregulares seletivas a cor em regiões de V2 consistentes com a topografia das listras escuras e finas. Também foram encontradas colunas seletivas a cor em V3. Colunas seletivas a disparidade binocular foram encontradas em V2 e V3. Em V2, as colunas se estendiam em bandas, espaçadas entre si a uma distância média de $7,22 \pm 0,85$ mm (centro a centro), consistentes com a topografia das listras escuras e grossas.

Comentado [BDPX18]: localiza-se

Tanto em V2 quanto em V3, foram observadas que as colunas seletivas para cor e as colunas seletivas para disparidade binocular se organizavam de forma mutualmente segregada. Em V2, por exemplo, novamente espelhando o padrão de listras escuras e finas interpoladas por listras claras e estas, por sua vez, interpoladas por listras escuras e grossas. Por fim, em V2 foi percebido que as regiões cerebrais consistentes com a topografia de listras pálidas não respondem de forma diferencial a cor ou disparidade binocular. Os resultados desse estudo apontam que a organização das conexões funcionais de V2 e V3 são de natureza paralela (cor se conecta com cor, disparidade com disparidade) (Nasr *et al.*, 2016).

Os neurônios binoculares em V2, assim como os de V1, são capazes de sinalizar a existência de um primeiro plano e um plano de fundo. Também são capazes de responder a contornos ilusórios, respondendo quando existe um oclisor a frente de linhas colineares (Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Em V2 também são processadas seletivamente e diferencialmente características de textura (*i.e.*, um agregado de elementos similares organizados no espaço), em especial texturas naturais (encontradas na natureza). As respostas de V2 para texturas semelhantes também apresenta respostas que podem formar a base neural de classificação de texturas (Pasupathy *et al.*, 2020).

4.2.2.2.2. Neurônios de V4

Uma das funções importantes para a segmentação de um objeto do fundo é o reconhecimento de bordas/fronteiras. Neurônios em V4 demonstram ter seletividade para conformações específicas de bordas em relação ao centro do objeto, sendo que neurônios diferentes aparentam ter preferências diferentes, independentemente da posição espacial. Essa seletividade parece não ser herdada de neurônios seletivos a direção de V1 e V2, pois se fosse o caso, neurônios em V4 responderiam a bordas côncavas e convexas com uma mesma direção e angulação da mesma forma, o que não é o caso. Ou seja, a resposta em V4 reflete o relacionamento do restante do objeto com o formato de uma borda (Pasupathy *et al.*, 2020).

Outra função importante na segmentação de objetos é o processamento de sua superfície. De fato, alguns neurônios em V4 são sintonizados ao matiz, saturação, contrastes e gradientes de luminância e texturas. Ainda, no caso da textura, V4 parece fazer um processamento diferencial de características dimensionais da textura, como aspereza, direcionalidade e regularidade. Esse dimensionamento de texturas é extremamente relevante pois no ambiente visual normal existem mais características de superfície identificáveis na segmentação de objetos do que bordas bem definidas (Pasupathy *et al.*, 2020).

Cerca de 15% dos neurônios de V4 são seletivos para formas com bordas desvanecidas, em torno de 20%, para formas definidas por contraste cromático e uma maioria de são seletivos para características de borda e características de superfície (Pasupathy *et al.*, 2020).

A periferia da área V4 recebe aferências principalmente de V2, enquanto a porção central recebe aferências diretas de V1. Ela envia eferências principalmente para córtex infratemporal, alimentando a Via Cortical-Ventral; possui projeções *feedback* com V1 e V2; além de outras conexões recíprocas com V3, regiões da Via Cortical-Dorsal, como MT, MTS, IPL e regiões subcorticais, incluindo o núcleo caudado, o putamen, a amígdala, o pulvinar, o CGL, o claustrum e o colículo superior. Também possui interconexão com áreas com os Campos Oculares Frontais (COF) e o Córtex Pré-frontal ventrolateral (PFvl), sugerindo papel no processamento da atenção e na tomada de decisões (Pasupathy *et al.*, 2020).

Essa abundância de conexões e interconexões sugerem que V4 está envolvida nos processamentos intermediários e superiores (Pasupathy *et al.*, 2020). Pasupathy, Popovkina e Kim (2020), em uma recente revisão sobre a área V4 de primatas postulam que V4 proporcione representações iniciais de objetos orientadas a guiar comportamento e a tomada de decisões. Por exemplo, ao (a) procurar um objeto-alvo específico em uma cena visual complexa e desorganizadas, (b) fazemos movimento sacádicos para os objetos da cena visual que possuam características semelhantes ao objeto-alvo (*e.g.*, matiz), e (c) comparamos o formato destes com o formato conhecido do objeto-alvo. A área V4 está relacionadas com todas as etapas dessa situação: (a) A representação que acontece em V4 está mais alinhada com o objeto alvo do que com a imagem projetada na retina; (b) V4 ajuda a guiar a escolha de movimentos sacádicos, guiando a atenção pelos objetos parecidos; e (c) V4 contribui com a comparação sequencial dos objetos com uma representação mental do objeto-alvo (Pasupathy *et al.*, 2020).

Outra função de V4 é a modulação contextual da percepção estável de cores em diferentes contextos, como a constância de cor (Pasupathy *et al.*, 2020). A constância de cor é o fenômeno um mesmo objeto em situações de iluminação drasticamente diferentes, parecem reter sua cor aparente. (Beau Lotto & Purves, 2002; Purves *et al.*, 2001).

O fenômeno de constância de cor é um ótimo exemplo do fato da experiência visual não ser um processo passivo de captação de imagem. Isto é, o objetivo da visão não é simplesmente refletir as imagens do mundo, mas criar uma representação tridimensional e estável do mundo. Ora, estamos sujeitos a variações de iluminação constantemente, o que, objetivamente alteram como as imagens de um objeto são representadas na retina. Ainda assim, uma rosa vermelha segue sendo uma rosa vermelha, independente se a vejo ao meio-dia, a meia noite, dentro ou fora de casa (Gilbert, 2014b).

A computação da cor de um objeto, portanto, é ainda mais complexa do que a análise de contrastes feita a nível de CGR-P ou pela avaliação da distribuição de comprimentos de ondas que chegam no olho. O cérebro deve determinar o comprimento de onda da luz incide sobre o objeto, o que pode ser estimado pelo balanço de comprimentos de ondas vindos do restante do contexto da cena. Além

disso precisa ser capaz de determinar a propriedade refletiva do objeto. Tudo isso garante que a cor do objeto seja mais o menos a mesma em diversos contextos (Gilbert, 2014b).

4.2.2.2.3. V5/MT

A área MT foi a primeira região cortical de processamento visual com alta seletividade para uma única função. Essa região tem ricas conexões com outras áreas corticais e subcorticais, sendo suas principais eferências enviadas para Via Cortical-Dorsal (Born & Bradley, 2005). Ela recebe aferências principalmente de origem do canal magno originado na camada IVC de V1, muito relevante para discriminação de movimentos (Born & Bradley, 2005; Schiller, 2010). Diferente das áreas corticais V2 e V4, porém, MT não depende exclusivamente das aferências recebidas de V1, já que estudos demonstram que pelo menos alguns neurônios dessa região permanecem responsivos a estímulos de movimento direcionado, mesmo mediante inativação ou lesão de V1 (Girard *et al.*, 1992; Yu *et al.*, 2013). Ainda assim, as conexões V1 para MT são as mais robustas e únicas. MT também recebe aferências do tipo *feedforward* de V2 (advindas de neurônios nas bandas escuras e grossas) e V3 (Born & Bradley, 2005).

Em *Macaca*, por exemplo, cerca de 95% dos neurônios são altamente seletivos ao movimento (Dubner & Zeki, 1971). Diferentes das células sintonizadas a movimento orientado presentes em V1, as células de V5 possuem um campo receptivo bem maior, integrando informação de movimento através de uma grande área do campo visual (Reid & Usrey, 2008; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Os neurônios de MT respondem de acordo com 5 propriedades do estímulo: (a) posição na retina; (b) direção do movimento; (c) velocidade do movimento; (d) disparidade binocular e (e) tamanho do estímulo. As propriedades (b), (c) e (d) são “herdadas” de suas aferências de V1, garantindo sua capacidade computacional de movimentos curtos (Born & Bradley, 2005); é possível que, dado seus campos receptivos maiores, porém, MT apresente maior sensibilidades à aspectos complexos do movimento, como o movimento de um objeto complexo, ao invés das partes do objeto, bem como dar pistas quanto ao formato de objeto baseado em seu movimento complexo (Buracas & Albright, 1993). Contudo, existem evidências que suportam e

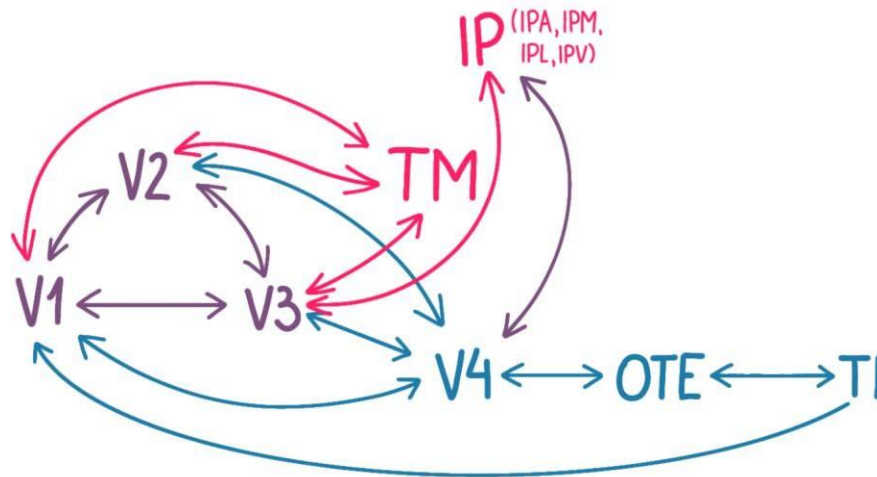
refutam variados modelos de computação dos estímulos que chegam em MT. A grande maioria dos neurônios de MT são muito sintonizados a propriedade (a) e (d), provavelmente herdadas pela sua conexão com as bandas escuras e grossas de V2 (Born & Bradley, 2005).

Metade dos neurônios de MT apresentam campos receptivos com inibição terminal, em que a inibição máxima se dá quando o estímulo ocorre na mesma direção e disparidade que no centro estimulatório. A resposta desses neurônios atua como um diferenciador do estímulo sensorial em duas dimensões, direção e profundidade, dando a área MT a capacidade de processar saliências baseada em movimentos (Born & Bradley, 2005).

Bem como as regiões V1 a V4, a representação no espaço visual em MT é retinotópica, com cada hemisfério tendo em si representado o hemicampo contralateral e com a fóvea e regiões circundantes (até cerca de 15° do campo visual), representadas de maneira mais robusta (Born & Bradley, 2005). A organização funcional da região MT em humanos ainda não foi completamente desvendada. Em estudos fisiológicos com *Macaca* da mesma região cortical, percebe-se um efeito organizacional chamado Axis de Movimento, em que colunas de neurônios com seletividade a uma direção de movimento estão comumente localizados em proximidade de grupos de neurônios com seletividade para a direção oposta (180°) de movimento. Espera-se encontrar uma organização em MT similar as hipercolunas de V1 e/ou em Axis de Movimento (Cheng, 2018).

4.2.3. Processamento de nível superior

FIGURA 16 - ESQUEMATIZAÇÃO SIMPLIFICADA DAS CONEXÕES DA VIA CORTICAL-VENTRAL E VIA CORTICAL-DORSAL



Legenda: Setas rosa: Via Cortical-Dorsal; Setas azuis: Via Cortical-Ventral

Fonte: a autora.

4.2.3.1. Via Cortical-Ventral e a percepção de objetos

Da forma em que foi esquematizado na figura 18, o caminho da informação na Via Cortical-Ventral começa em V1, fluindo para V2, V3, V4, OTE e, finalmente, TI. Como já estabelecido nas seções anteriores, esta não é uma via de mão única. Existem vários “atalhos” entre regiões corticais, além fluxos de retroalimentação (Reid & Ursey, 2008). TI é a região no lobo temporal inferior ao sulco temporal superior e a convexidade ventrolateral, podendo ser dividida em posterior (Tlp) e anterior (Tla). Essa divisão anatômica também possui um cunho funcional: Tlp está relacionado com a primeira etapa do processo de reconhecimento de objetos - em que são integrados elementos visuais em perceptos unificados - e Tla, com a segunda etapa do processo - em que o percepto unificado é carregado de significado (Albright, 2014).

Em 1888, o neurologista Sanger Brown e o fisiologista Edward Albert Sharpey-Schäfer publicaram seus experimentos com primatas, nos quais faziam lesões no lobo

temporal. Mediante a avaliação do comportamento desses primatas, notaram perda na capacidade de reconhecer objetos, um comprometimento denominado Agnosia Visual. Juntos, os cientistas foram os primeiros a demonstrar a importância do lobo temporal no reconhecimento de objetos (Sanger & Sharpey-Schäfer, 1888; Albright, 2014).

Em humanos, a agnosia visual é dividida em aperceptiva e associativa, de acordo com seus sintomas. Pacientes com agnosia visual de forma, também chamada de aperceptiva, mantém a noção e conhecimentos de objetos, mas não são capazes de desenhá-los, nem mesmo copiar formas visuais em um desenho. Por vezes, podem ser capazes de reconhecer objetos reais melhor do que suas imagens em um desenho ou foto, mas essa percepção demente características não morfológicas, como cor, tamanho e textura. Pacientes com agnosia visual associativa mantêm a noção e conhecimentos de objetos, bem como sua capacidade desenhar, copiar formas visuais, porém não reconhecem visualmente as imagens ou desenhos e o que eles representam (Kumar & Wroten, 2024; Devinsky *et al.*, 2008). Uma forma categórica específica de agnosia visual associativa é a prosopagnosia, em que o paciente, apesar de conseguir identificar rostos como sendo rostos e até identificar emoções expressas em rostos, são incapazes de diferenciar rostos entre si e reconhecer uma pessoa somente pelo seu rosto. Não surpreendentemente, essas agnosias visuais estão relacionadas com lesões nas regiões T1b e T1a, respectivamente (Albright, 2014).

4.2.3.2. Via Cortical-Dorsal e a atenção

Da forma em que foi esquematizado na figura 18, o caminho da informação na Via Cortical-Dorsal começa em V1, fluindo para V2, MT, MST, IPA, IPL, IPV e IPA, continuando para regiões frontais e pré-frontais. Como esperado, essa via também possui vários “atalhos” entre regiões corticais, além fluxos de retroalimentação e conexões com a Via Cortical-Ventral (Reid & Ursey, 2008; Goldberg & Wurtz, 2014).

Nossos olhos nunca estão parados, já que fazemos movimentos sacádicos a cada 40 ms. Os movimentos oculares são essenciais para o correto processamento da cena visual, além de direcionar diferentes pontos da cena visual à fóvea. Para mais, a forma que são direcionados os movimentos sacádicos através da cena visual revela

objetivo cognitivo da atividade perceptual visual, pois refletem nossa atenção voluntária para essa atividade (Goldberg & Wurtz, 2014).

O lobo parietal está altamente envolvido no processo da atenção visual. A síndrome da negligência, por exemplo é um déficit que ocorre quando há uma lesão em um dos lobos parietais, direito ou esquerdo, causando uma perda de atenção no hemisfério contralateral. O resultado é uma incapacidade de ver as imagens do campo contralateral à lesão, ainda que todas as outras facetas do sistema visual estejam intactas. Isso demonstra a importância da atenção para a percepção visual consciente (Goldberg & Wurtz, 2014).

Em macacos, os neurônios do IPL apresentam uma resposta modulada não só pelo estímulo visual, mas pelo comportamento do macaco para com o estímulo. Cada IPL possui a representação do hemisfério visual contralateral inteiro, mas a ativação diferencial dos neurônios revela apenas objetos importantes presentes naquele hemisfério. Quanto maior é a atenção direcionada, maior é a resposta; o planejamento de movimento sacádico para o campo receptivo de um neurônio em IPL provoca uma resposta ainda maior (Goldberg & Wurtz, 2014).

Nós experimentamos os efeitos da falta de atenção por um processo chamado *change blindness* (do inglês, cegueira a mudança). É virtualmente impossível prestarmos atenção em todos os aspectos da cena visual sem uma análise minuciosa. Até porque, a cena visual é perpetuamente mutável pelo advento dos movimentos sacádicos do olho. O processamento cerebral permite que a cena visual, porém permaneça estável à percepção consciente, à revelia de pequenas mudanças no mundo real, causando o efeito de *change blindness* (Goldberg & Wurtz, 2014).

4.3. ILUSÕES DE ÓTICA

As imagens que são projetadas em nossas retinas não representam somente as propriedades dos objetos do campo visual, mas também as condições de visualização do objeto (e.g., iluminação, distância, ângulo). Por tanto, os padrões de ativação de células da retina não necessariamente refletem a realidade. Outrossim, as computações do sistema visual muitas vezes distanciam a imagem refletida na retina do percepto visual - porém, com o objetivo de aproximar este percepto à realidade (Pasupathy *et al.*, 2020). Nesse sentido, alguns modelos de funcionamento

neural demonstram que de certo ponto, todos os perceptos visuais são, em parte, ilusórios (Grossberg, 2014).

Existe uma abundância de ilusões de ótica e novas são criadas com o avanço da tecnologia (Bach, 2014). É por tanto, difícil categorizá-las, pois algumas exibem efeitos múltiplos, enquanto outras ainda não foram totalmente explicadas quanto ao funcionamento (Bach & Poloschek, 2006). Nas seções a seguir tratarei de três ilusões cujo mecanismo é bem estabelecido e que possuem forte relação com processamento de nível inferior e intermediário: (1) *Aftereffects*; (2) *Barber Pole*; e (3) Constância e contraste de cor.

4.3.1. Aftereffects

Os *Aftereffects* são alterações na percepção visual após a exposição persistente a um estímulo. Antigamente, esse efeito era interpretado como sendo resultante da “fadiga” de neurônios, porém pesquisas mais recentes associam-no com a capacidade de adaptação dos neurônios. *Aftereffects* podem tomar várias formas dependendo do mecanismo de adaptação elicitado, e.g., movimento, inclinação e cor (Thompson & Burr, 2009). O cientista J. J. Gibson (1937) propõe a seguinte descrição do efeito, generalizando para todas as modalidades sensoriais:

“Se um processo sensorial que tem um oposto for feito para persistir por meio da aplicação constante de suas condições de estímulo apropriadas, a qualidade diminuirá no sentido de se tornar neutra e, com isso, a qualidade evocada por qualquer estímulo para a dimensão em questão será deslocada temporariamente para a qualidade oposta ou complementar.”

Como tratado na seção 4.2.1.9, uma das habilidades da retina é fazer uma adaptação de ganho mediada pela relação de fotopigmentos isomerizados e a resposta das CGR. O contraste - seja ele, espacial, temporal, de matiz, de luminância, de saturação, de textura, de movimento etc. - é de suma importância para o processamento do percepto visual, percebe-se que neurônios corticais de processamento intermediário também passam por processos de adaptação (Reid & Usrey, 2008; Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Goldberg & Wurtz, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

4.3.1.1. Movimento - Ilusão de Cachoeira

O primeiro cientista a mencionar esse efeito foi o professor Robert Addams, em 1834. Addams relatou que, ao fixar o olhar nas Cataratas de Foyers - uma queda d'água perto do Lago Ness nas terras altas da Escócia - por alguns segundos, percebeu que as pedras que ladeavam a queda d'água subitamente aparentavam estar subindo na mesma velocidade em que a água descia (Addams, 1834). Este *Aftereffect* ficou mais tarde conhecido como Ilusão de Cachoeira e exemplifica o *Aftereffect* de movimento (Gibson, 1937; Thompson & Burr, 2009).

Nesse efeito vemos o potencial de adaptação de neurônios sintonizados ao movimento direcionado. Primeiro os neurônios respondem ao movimento descendente da água. Mediante a persistência do estímulo, os neurônios adaptam sua resposta, que diminui gradativamente até que o percepto aparente diminuir a velocidade ou, até mesmo, parar de movimentar - *i.e.*, o neurônio diminui sua sensibilidade para o estímulo que é sintonizado. Quando o olhar é desviado para a pedra imóvel, ocorre uma grande ativação das bordas inibitórias desses neurônios, que é interpretada como um movimento ascendente (Thompson & Burr, 2009; Gilbert, 2014a; Meister & Tessier-Lavigne, 2014). A propósito, exames de ressonância magnética funcional revelam que *Aftereffect* de movimento levam a um aumento na atividade de MT (Thompson & Burr, 2009).

Contudo, pode ficar um pouco mais complicado. Efeito parecido pode ser observado em diversas facetas do movimento, *e.g.*, um estímulo ascendente causando um *Aftereffect* de movimento descendente, um estímulo em espiral giratória e expandindo causando *Aftereffect* "desinchaço" gradual da cena visual, ou ao contrário, um estímulo em espiral giratória retraindo causando *Aftereffect* avolumamento gradual da cena visual (Gibson, 1937; Thompson & Burr, 2009). Ao mesmo tempo, não experimentamos esse fenômeno após horas dirigindo, por exemplo, mesmo que a cena visual esteja passando expansão constante (Thompson & Burr, 2009). Thompson e Burr (2009) sugerem que o *Aftereffects* como um todo de também são, em parte, resultado de um processo de recalibração - *i.e.*, todo *Aftereffect* é resultante de uma série de estratégias de otimização da tarefa perceptual em vista do intervalo limitado de responsividade dos neurônios.

4.3.1.2. Cor e Iluminação - *After Image*

Os *Aftereffect* de cor ocorrem por uma adaptação de ganho da retina à nível de CGR. Em especial, ele é demonstrativo do nosso processamento das cores por oposição em duas categorias, vermelho-verde (L-ON, L-OFF, M-ON e M-OFF), e azul-amarelo (Yellow-ON e CGR-K) (Reid & Usrey, 2008). Diferente da Ilusão da cachoeira, porém, não resulta numa alteração na percepção da cena visual, mas sim a percepção de uma imagem virtual (Thompson & Burr, 2009) - daí o nome *After Image*, que significa “Imagem residual” em inglês (Mead, 1989).

After Image é o efeito que acontece após fixarmos o olhar em uma imagem colorida, funcionando melhor ainda quando as cores são bem delimitadas em um fundo neutro, como cinza ou branco. Por exemplo, ao focarmos em um círculo vermelho teremos uma primeira resposta devido a transdução dos fotorreceptores, respostas estimulatória de CGR-P L-ON e resposta inibitória de CGR-P M-ON. Mediante a persistência do estímulo por cerca de apenas 15 a 30 segundos, teremos uma alteração na sensibilidade dos fotorreceptores e normalização adaptativa da resposta de CGR-P L-ON e CGR-P M-ON. Essa adaptação pode causar, até mesmo, o desaparecimento parcial ou total do círculo vermelho. Ao desviar o olho da imagem, e fixar em uma parede ou folha branca, perceberemos, em nosso campo visual, o círculo com uma inversão de matiz - neste caso, verde. Isso se explica em dois níveis (Mead, 1989; Reid & Usrey, 2008; Thompson & Burr, 2009; Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Goldberg & Wurtz, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014):

- (a) Os cones L que transduzem os comprimentos de onda relacionados ao vermelho estarão dessensibilizados, tornando a sensibilidade dos cones M, que transduzem a maioria dos comprimentos de onda relacionados ao verde, mais sensíveis por comparação. Dado que o comprimento de luz associado a cor branca estimula todos os cones, os cones M, por comparação, apresentam uma resposta mais exacerbada (Mead, 1989; Reid & Usrey, 2008; Thompson & Burr, 2009; Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Goldberg & Wurtz, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014);
- (b) As CGR-P L-ON dessensibilizados no centro excitatório de seu campo receptivo, despertam respostas inibitórias mais fortes em resposta ao cessar do estímulo vermelho; CGR-P M-ON, no sentido inverso, foi dessensibilizado periferia inibitória de seu campo receptivo, despertando

respostas excitatórias mais fortes; Soma-se a ativação diferencial dos cones M, que recruta a atividade de CGR-P M-ON (Mead, 1989; Reid & Usrey, 2008; Thompson & Burr, 2009; Gilbert, 2014a; Gilbert, 2014b; Goldberg & Wurtz, 2014; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

Num raciocínio similar, temos o surgimento das *After Images* causadas por iluminação. Olhar diretamente para um fonte de luz forte não é recomendado, mas quando acontece, é comum apareça um ponto escuro na cena visual (Thompson & Burr, 2009).

4.3.2. Barber pole

O problema de abertura é um efeito em que os contornos de um objeto se movendo atrás de uma abertura circular, tendo suas duas terminações ocluídas, aparenta se movimentar na direção perpendicular a orientação de seus contornos. Os movimentos de uma cena visual são processados principalmente em V1 e MT. Essas áreas corticais utilizam-se da “lógica” do problema de abertura em seu processamento, dada a existência de células que são sintonizadas para orientação e para direção (Reid & Usrey, 2008; Meister & Tessier-Lavigne, 2014).

A ilusão do *Barber Pole*, também conhecida como espiral ilusória, é uma ilusão em que um cilindro com listras diagonais girando em torno de seu eixo aparenta estar se movendo verticalmente. Apesar de se encaixar como uma ilusão baseada no problema de abertura, a direção de movimento percebido não é perpendicular aos contornos das listras diagonais (Sun *et al.*, 2015). Sun e colegas (2015) fizeram quatro experimentos para desvendar a origem das interações entre forma e movimento na percepção de movimento de uma grade. Os cientistas concluíram que o formato da abertura através do qual é visto o movimento da grade também exerce influência sobre a percepção do movimento - justificando a percepção de um movimento vertical na ilusão do *Barber Pole*, ao invés de um movimento ortogonal às listras diagonais.

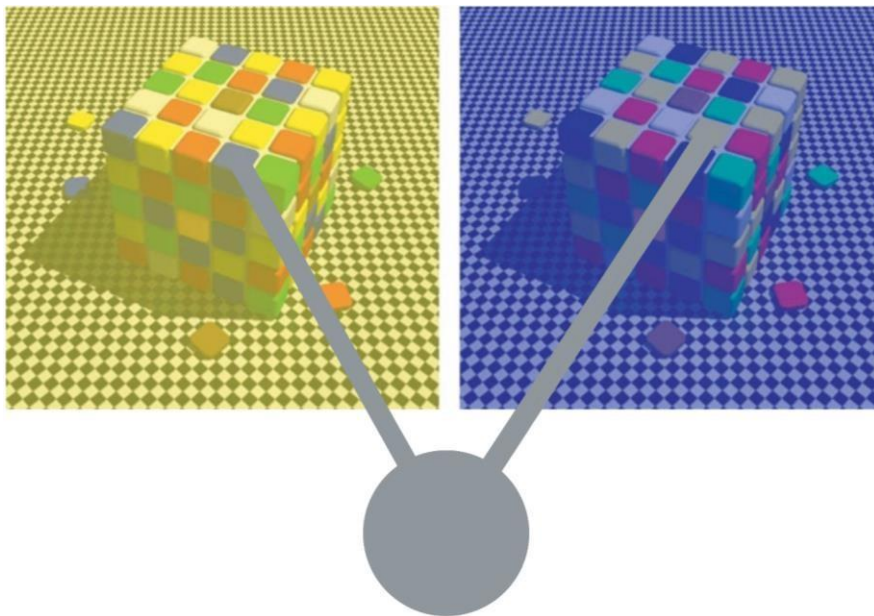
4.3.3. Constância e contraste de cor

Como abordado na seção 4.2.2.2, uma das funções do processamento visual desempenhado em V4 é a modulação contextual para a que haja uma constância na percepção das cores independente da fonte de iluminação (Pasupathy *et al.*, 2020).

Em contrapartida, quando observamos um objeto num vazio contextual (num fundo preto, branco ou cinza), podemos apenas estimar a cor do objeto baseado no espectro refletido por ele, desconsiderando a influência da fonte de iluminação (Barbur & Spang, 2007).

Isso gera um efeito interessante quando observamos, por exemplo, um objeto virtual sob duas condições de iluminação e, em seguida, avaliamos partes deste objeto sob um vazio contextual. Ou seja, uma consequência do efeito de constância de cor é o efeito de contraste de cor, quando dois objetos espectralmente idênticos estão inseridos em um contexto que os fazem aparentar terem cores diferentes (Beau Lotto & Purves, 2002; Beau Lotto & Purves, 2004; Barbur & Spang, 2007; Pasupathy *et al.*, 2020). Um exemplo deste efeito está representado na figura 19.

FIGURA 17 - EFEITO DE CONSTÂNCIA E CONTRASTE DE COR



Fonte: Adaptada de Kandel *et al.*, 2014 Princípios de Neurociência.

O fenômeno de contraste de cor foi primeiro observado por Michel Chevreul, um químico que trabalhava para corte francesa de Luís XVIII como Diretor de Tinturas dos Fabricantes Reais. Chevreul estudou extensivamente o fenômeno e descreveu as regras de influência do contexto no qual um objeto-alvo está inserido e a percepção de sua cor, concluindo que a percepção de tonalidade diferente do objeto-alvo será enviesada pela cor oposta à cor do entorno em relação ao Círculo Cromático de Newton (Beau Lotto & Purves, 2002; Beau Lotto & Purves, 2004). Por exemplo, um objeto-alvo cinza perante um entorno vermelho aparentaria verde; perante um entorno índigo, laranja; perante um entorno violeta, amarelo; e vice-versa.

4.3.3.1. #TheDress

Um dos problemas da percepção de cores através da modulação contextual é que, por vezes, o contexto é ambíguo. O mais famoso fenômeno relacionado a isso aconteceu em fevereiro de 2015 a simples foto de um vestido, reproduzida na figura 20, postada no site Tumblr ficou viral porque ninguém conseguia concordar qual era sua cor: preto e azul ou branco e dourado. O vestido viral ficou conhecido na internet como #TheDress e causou frenesi na mídia mundial (Brainard & Hurlbert, 2015). Em 2015, Brainard e Hurlbert sugeriram que a discrepância perceptual pode ser resultado de cérebros diferentes lidando com o contexto ambíguo de formas diferente, se prendendo a diferentes “dicas” contextuais sobre a iluminação ou por questões de viés pessoal pré-estabelecido. A representação desta sugestão está na figura 21.

FIGURA 18 - #THEDRESS



Fonte: Brainard e Hurlbert, 2015.

Anos antes, Purves e colegas (2001) postularam que as contradição entre perceptos visuais e padrões de atividade neuronal é moldada pelas experiências passadas, cujo padrão de atividade tenha sido similar. Em outras palavras, ocorre uma avaliação empírica do estímulo de forma que a percepção se assemelhe com a possibilidade mais plausível, de tal modo que estão sendo avaliadas a luminância do objeto e a luz que incide sobre ele para “calcular” a luminosidade do ambiente e a cor do objeto. Nessa lógica, indivíduos com viés interno para iluminações amarelas veem o vestido como sendo azul e preto, enquanto indivíduos com viés interno para iluminações azuladas, veem o vestido como branco e dourado (Purves *et al.*, 2001; Brainard & Hurlbert, 2015).

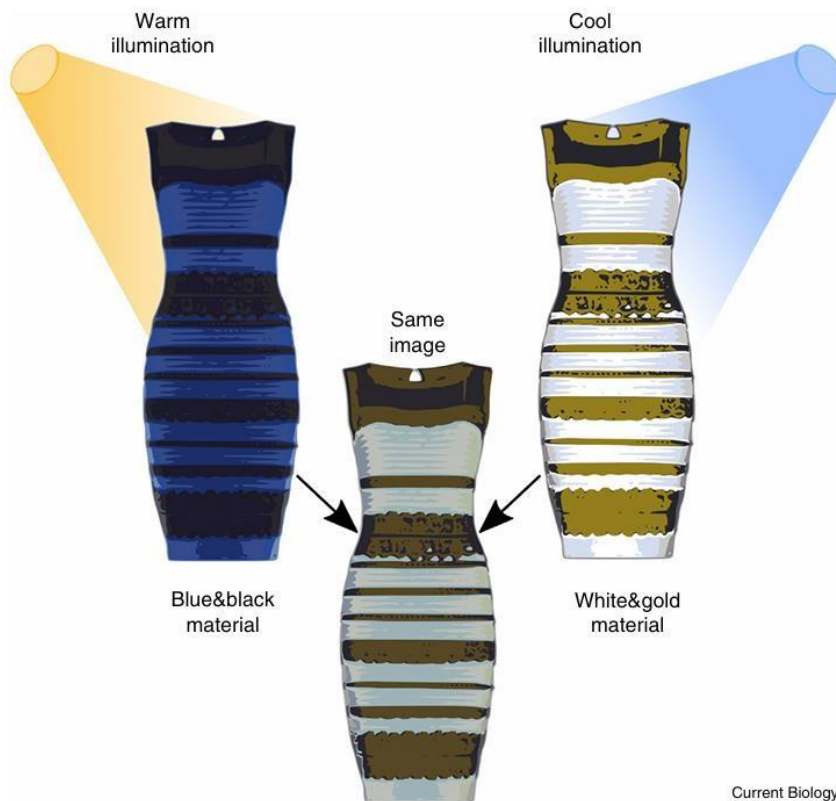
Em 2017, Toscani, Gegenfurtner e Doerschner, conduziram dois experimentos para investigar justamente se havia uma diferença na suposição sobre a iluminação da foto do vestido. Os pesquisadores separaram os participantes em dois grupos: perceptores azuis, aqueles que percebiam o vestido como sendo azul e preto e

perceptores brancos, aqueles que percebiam o vestido como sendo branco e dourado. Os experimentos e respectivos resultados foram:

- i. No primeiro, os cientistas colocaram um círculo dentro da imagem do vestido e pediam que os participantes ajustassem a cor do deste círculo até que ele ficasse aparentemente branco no contexto da imagem. O grupo de perceptores brancos, em média, ajustavam o círculo em cores mais azuladas do que o grupo de perceptores azuis, demonstrando que os perceptores brancos percebiam a iluminação como sendo mais azulada.
- ii. No segundo, os cientistas criaram seis versões alteradas da imagem do vestido, acrescentando uma nova textura a ele. Três texturas eram de baixa luminância comparativa e três, alta luminância comparativa. Essas texturas serviriam como “dicas” extras de contextualização. Perceptores azuis não apresentaram mudanças em relação a sua percepção do vestido, enquanto perceptores brancos foram mais afetados.

Esses resultados apoiam a ideia de que a diferença entre perceptores brancos e azuis era, fundamentalmente, na identificação do contexto de iluminação (Toscani Gegenfurtner e Doerschner, 2017).

FIGURA 19 - EXPLICAÇÃO BASEADA NO EFEITO DE CONSTANCIA DE COR NA DIFERENÇA DE PERCEPÇÃO DO VESTIDO



Fonte: Brainard e Hurlbert para Current Biology, 2015.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A exploração das bases neurobiológicas da visão colorida e sua relação com as chamadas “ilusões de ótica” revelam as complexidades da interação do ser humano com a realidade. No intuito de aproximar a nossa percepção a realidade, em vista das limitações do potencial computacional do cérebro, muitas vezes nos deparamos com distorções. Apesar do sistema visual ser bem estudado, muito ainda

se tem para descobrir. Por sinal, as ilusões de ótica são um ótimo auxiliar na trilha para desvendar os mecanismos ainda desconhecidos.

REFERÊNCIAS

ADDAMS, Robert. LI. An account of a peculiar optical phænomenon seen after having looked at a moving body. **The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science**, v. 5, n. 29, p. 373-374, 1834. DOI 10.1080/14786443408648481. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/14786443408648481>. Acesso em: 20 abr. 2024.

ALBRIGHT, Thomas D. Processamento visual de nível superior: influências cognitivas. In: KANDEL, Eric R.; SCHWARTZ, James H.; JESSELL, Thomas M.; SIEGELBAUM, Steven A.; HUDSPETH, A. J. (ed.). **Princípios de Neurociências**. 5. ed. Porto Alegre, Brasil: AMGH Editora Ltda., 2014. cap. 28, p. 539-553. ISBN 0071390111/9780071390118.

BACH, Michael. Visual illusions on the Internet: 15 years of change in technology and user behaviour. **Perception**, [s. l.], v. 43, p. 873-880, 1 de jan. 2014. DOI 10.1068/p7708. Disponível em: <https://doi.org/10.1068/p7708>. Acesso em: 14 de jun. 2023.

BACH, Michael; POLOSCHKE, Charlotte M. Optical illusions. **Adv Clin Neurosci Rehabil**, v. 6, n. 2, p. 20-21, 2006. Disponível em: <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=d4496ae9341eef96cb89a06de55f6f7092258fc2>. Acesso em 14 de jun. 2023.

BANNERT, M. M.; BARTELS, A. Invariance of surface color representations across illuminant changes in the human cortex. **NeuroImage**, [s. l.], v. 158, p. 356-370, 2017. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S105381191730561X>. Acesso em: 20 abr. 2024.

BARBUR, John L.; SPANG Karoline. Colour constancy and conscious perception of changes of illuminant. **Elsevier: NeuroPsychologia**. [s. l.], v. 46, p. 853-863. DOI 10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.032. Disponível em: www.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.11.032. Acesso em 21 abr. 2024.

BARTOLOMEO, Paolo. Color Vision Deficits. **Current Neurology and Neuroscience Reports**, [s. l.], v. 21, n. 58, 4 out. 2021. DOI 10.1007/s11910-021-01137-8. Disponível

em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11910-021-01137-8>. Acesso em: 14 jun. 2023.

BARTOLOMEO, Paolo. Visual Objects and Their Color. *In: HANDBOOK Of Clinical Neurology: The Temporal Lobe*. 3. ed. [S. l.]: Elsevier, 2022. v. 187, cap. 10, p. 179-189. Disponível em: <https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=ZmJjEAAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA179&ots=pKpUlui69S&sig=K6sqC8yvu54vO7gnwXZ4TSS3eJk#v=onepage&q&f=false>. Acesso em: 14 jun. 2023.

BEAU LOTTO, R.; PURVES, Dale. The empirical basis of color perception. **Consciousness and Cognition**, [s. l.], v. 11, ed. 4, p. 609-629, Dezembro 2002. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S1053-8100\(02\)00014-4](https://doi.org/10.1016/S1053-8100(02)00014-4). Acesso em: 15 de jun. 2023.

BEHAR-COHEN F, GELIZÉ E, JONET L, LASSIAZ P. Anatomie de la rétine [Anatomy of the retina]. **Med Sci** (Paris). 2020 Jun-Jul;36(6-7):594-599. French. doi: 10.1051/medsci/2020094. Epub 2020 Jul 2. PMID: 32614310. Disponível em: https://www.medecinesciences.org/en/articles/medsci/full_html/2020/06/msc200130/msc200130.html. Acesso em 20 de jun. 2023.

BORN, Richard T.; BRADLEY, David C. Structure and function of visual area MT. **Annu. Rev. Neurosci.**, v. 28, p. 157-189, 2005. DOI 10.1146/annurev.neuro.26.041002.131052. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.26.041002.131052>. Acesso em: 20 abr. 2024.

BOYCOTT, B.; WÄSSLE, H. Parallel processing in the mammalian retina: the Proctor Lecture. **Investigative Ophthalmology & Visual Science**, [s. l.], v. 40, n. 7, p. 1313-1327, 1999. Disponível em: https://iovs.arvojournals.org/arvo/content_public/journal/iovs/933431/1313.pdf. Acesso em: 18 abr. 2024.

BRAINARD, D. H.; HURLBERT, A. C. Colour Vision: Understanding #TheDress. **Curr Biol**, [s. l.], v. 25, ed. 13, 29 jun. 2015. DOI 10.1016/j.cub.2015.05.020. PMID: 26126278. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26126278/>. Acesso em: 14 jun. 2023.

BROWN, Sanger; SHARPEY-SCHAFER, Edward Albert. XI. An investigation into the functions of the occipital and temporal lobes of the monkey's brain. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London.(B.)**, n. 179, p. 303-327, 1888. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rstb.1888.0011>. Acesso em: 18 abr. 2024

BUCK S, BARAAS R, LEE B, LINDSEY D, WEBSTER M, WERNER JS. Color vision: introduction. **J Opt Soc Am A Opt Image Sci Vis**. 2012 Feb 1;29(2):CV1. doi: 10.1364/JOSAA.29.000CV1. PMID: 22330411. Disponível em: <https://www.icvs.info/procs/2011%20ICVS%20Proc.pdf>. Acesso em 12 de ago. 2023.

BURACAS, G.; ALBRIGHT, T. The role of MT neuron receptive field surrounds in computing object shape from velocity fields. **Advances in Neural Information Processing Systems**, v. 6, 1993. Disponível em: <https://proceedings.neurips.cc/paper/1993/hash/ede7e2b6d13a41ddf9f4bdef84fdc737-Abstract.html>. Acesso em: 13 ago. 2023.

CHENG, K. Exploration of human visual cortex using spatial resolution functional magnetic resonance Imaging. **NeuroImage**, [s. l.], v. 164, p. 4-9, 2018. DOI 10.1016/j.neuroimage.2016.11.018. Disponível em: <https://www.doi.org/10/1016/j.neuroimage.2016.11.018>. Acesso em 12 de ago. 2023.

CONWAY, Bevil R. Color Vision, Cones, and Color-Coding in the Cortex. **Neuroscientist**, [s. l.], v. 15, n. 3, ed. 274, 1 jun. 2009. DOI 10.1177/1073858408331369. Disponível em: <http://nro.sagepub.com/content/15/3/274>. Acesso em: 12 jun. 2023.

COLOR and Composition: The Color Wheel and Relationships. *In*: BUTTON, Bryce. **Non Linear Editing**. [S. l.]: Elsevier, 2002. cap. 7, p. 235. ISBN 1-57820-096-2.

CUTHILL, Innes C. *et al.* The biology of color. **Science**, [s. l.], v. 357, n. p. eaan0221, ed. 6350, 4 ago. 2017. DOI 10.1126/science.aan0221. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aan022>. Acesso em: 12 jun. 2023.

DEVINSKY, Orrin; FARAH, Martha J.; BARR, William B. Visual agnosia. **Handbook of clinical neurology**, v. 88, p. 417-427, 2008. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0072975207880213>. Acesso em: 12 jun. 2023

EULER, Thomas *et al.* Retinal bipolar cells: elementary building blocks of vision. *Nature Reviews Neuroscience*, v. 15, n. 8, p. 507-519, 2014. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nrn3783>. Acesso em: 12 de dez. 2023

DUBNER, R. & ZEKI, S. M. Response Properties and receptive Fields of cells in an anatomically defined region of the temporal sulcus in the monkey. **Brain Research**, [s. l.], v. 35, ed. 2, p. 528-532, 1971. Disponível em: <https://psycnet.apa.org/record/1972-24256-001>. Acesso em: 12. dez. 2023

GIBSON, J. J. Adaptation with negative after-effect. *Psychological Review*, [s. l.], v. 44, ed. 3, p. 222-244. DOI 10.1037/h0061358. Disponível em: <https://doi.org/10.1037/h0061358>. Acesso em: 20 abr. 2024.

GILBERT, Charles D. A natureza construtiva no processamento visual. In: KANDEL, Eric R.; SCHWARTZ, James H.; JESSELL, Thomas M.; SIEGELBAUM, Steven A.; HUDSPETH, A. J. (ed.). **Princípios de Neurociências**. 5. ed. Porto Alegre: AMGH Editora Ltda., 2014a. cap. 25, p. 483-501. ISBN 0071390111/9780071390118.

GILBERT, Charles D. Processamento visual de nível intermediário e primitivos visuais. In: KANDEL, Eric R.; SCHWARTZ, James H.; JESSELL, Thomas M.; SIEGELBAUM, Steven A.; HUDSPETH, A. J. (ed.). **Princípios de Neurociências**. 5. ed. Porto Alegre, Brasil: AMGH Editora Ltda., 2014b. cap. 27, p. 523-538. ISBN 0071390111/9780071390118.

GIRARD, Pascal; SALIN, P. A.; BULLIER, J. Response selectivity of neurons in area MT of the macaque monkey during reversible inactivation of area V1. **Journal of neurophysiology**, v. 67, n. 6, p. 1437-1446, 1992. Disponível em <https://journals.physiology.org/doi/abs/10.1152/jn.1992.67.6.1437>. Acesso em: 12 abr. 2024.

GOLDBERG, M. E. & WURTZ, R. H. Processamento visual e ação. In: KANDEL, Eric R.; SCHWARTZ, James H.; JESSELL, Thomas M.; SIEGELBAUM, Steven A.; HUDSPETH, A. J. (ed.). **Princípios de Neurociências**. 5. ed. Porto Alegre, Brasil: AMGH Editora Ltda., 2014b. cap. 29, p. 554-567. ISBN 0071390111/9780071390118.

GROSSBERG, Stephen. How visual illusions illuminate complementary brain processes : illusory depth from brightness and apparent motion of illusory contours. **Frontiers in Human Neuroscience**, [s. l.], v. 8, p. 854, 2014. DOI 10.3389/fnhum.2014.00854. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4211395/>. Acesso em: 18 abr. 2024.

HELMHOLTZ, H. The Young-Helmholtz theory of color vision, 1860. In: DENNIS, W. (ed.). **Readings in the history of psychology**. [S. l.]: Appleton-Century-Crofts, 1948. p. 199–205. Disponível em: <https://doi.org/10.1037/11304-025>. Acesso em: 19 abr. 2024.

HOON, Mrinalini; OKAWA, Haruhisa; SANTINA, Luca Della; WONG, Rachel O.L. **Functional Architecture of the Retina: Development and Disease**. Prog Retin Eye Res, [s. l.], v. 42, p. 44-84, 1 set. 2014. DOI 10.1016/j.preteyeres.2014.06.003. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4134977/>>. Acesso em: 14 jun. 2023.

HUBEL, D. H.; WIESEL, T. N. Receptive Fields, Binocular Interaction and Functional Architecture in the Cat's Visual Cortex. **Journal of Physiology**, Great Britain, v. 160, ed. 1, p. 106-154. DOI 10.1113/jphysiol.1962.sp00683. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1359523/>. Acesso em: 14 abr. 2024

HUFF, Trevor; MAHABADI, Navid; TADI, Prasanna. **Neuroanatomy: Visual Cortex**. Treasure Island (FL, EUA): StatPearls Publishing, 2022. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK482504/>. Acesso em: 14 jun. 2023.

JAMESON, Dorothea. Opponent-colours theory in the light of physiological findings. In: **Central and Peripheral Mechanisms of Colour Vision: Proceedings of an International Symposium Held at The Wenner-Gren Center Stockholm, June 14–15, 1984**. London: Palgrave Macmillan UK, 1985. p. 83-102. Disponível em: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-349-08020-5_6. Acesso em: 18 abr. 2024.

JANE, David. AMPA Glutamate Receptor. In: ENNA, S.J.; BYLUND, David B. (ed.). **XPharm: the Comprehensive Pharmacology Reference**. [S. l.]: Elsevier Inc, 2008.

v. 5, p. 1-19. ISBN 978-0-08-055232-3. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/B978-008055232-3.60374-5>. Acesso em: 18 abr. 2024.

KAWAMURA, Satoru; TACHIBANAKI, Shuji. Molecular bases of rod and cone differences. **Progress in retinal and eye research**, v. 90, p. 101040, 2022. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1350946221001014>. Acesso em 6 de jan. 2024.

KILIAN-HÜTTEN, Niclas. **Cross-modal effects in the construction of perception**. Orientador: Prof. Dr. E. Formisano e Prof. Dr. R. Goebel. 2011. 133 f. Tese (Doutorado) - Universidade de Maastricht, Netherlands, 2011. Disponível em: <https://cris.maastrichtuniversity.nl/ws/portalfiles/portal/710016/guid-c5cffb1f-48d2-41e5-9d3c-ca59177a59c6-ASSET1.0.pdf>. Acesso em: 17 abr. 2024.

KUFFLER, S. F. Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. **J Neurophysiol**, [s. l.], v. 16, p. 37-68, 1953. Disponível em: <https://journals.physiology.org/doi/abs/10.1152/jn.1953.16.1.37>. Acesso em 6 de jan. 2024.

KUMAR, A.; WROTEN, M. Agnosia. *In*: Stat Pearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing. Jan. 2024. PMID 29630208. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29630208/>. Acesso em: 7 de jan. 2024

LAMB, Trevor D. Photoreceptor physiology and evolution: cellular and molecular basis of rod and cone phototransduction. **The Journal of Physiology**, v. 600, n. 21, p. 4585-4601, 2022. Disponível em: <https://physoc.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1113/JP282058>. Acesso em: 10 de fev. 2024.

LI, Wu & GILBERT, Charles D. Global Contour Saliency and Local Colinear Interactions. **Journal of Neurophysiology**, [s. l.], v. 88, p. 2846-2856. DOI 10.1152/jn.00289.2002. Disponível em: <https://journals.physiology.org/doi/full/10.1152/jn.00289.2002>. Acesso em: 10 fev. 2004

LIVINGSTONE, Margaret; HUBEL, David. Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. **The Journal of Neuroscience**, [s. l.], v. 4, ed. 1, p. 309-

356, 1984. DOI 10.1523/JNEUROSCI.04-01-00309.1984. Disponível em: <https://www.jneurosci.org/content/4/1/309>. Acesso em: 12 jun. 2023.

MEAD, C. Adaptive Retina. *In*: MEAD, C.; ISMAIL, M. (ed.). **Analog VLSI Implementation of Neural Systems. The Kluwer International Series in Engineering and Computer Science**. v. 80. Boston, MA: Springer, 1989, cap., p. 239-246. ISBN 978-1-4612-8905-0. DOI 10.1007/978-1-4613-1639-8_10.

MEISTER, Markus; TESSIER-LAVIGNE, Marc. Processamento visual de nível inferior: a retina. *In*: KANDEL, Eric R.; SCHWARTZ, James H.; JESSELL, Thomas M.; SIEGELBAUM, Steven A.; HUDSPETH, A. J. (ed.). **Princípios de Neurociências**. 5. ed. Porto Alegre: AMGH Editora Ltda., 2014. cap. 26, p. 502-522. ISBN 0071390111/9780071390118.

NASR, Shahin; POLIMENI, Jonathan R.; TOOTELL, Roger B. H. Interdigitated Color- and Disparity-Selective Columns within Human Visual Cortical Areas V2 and V3. **The Journal of Neuroscience**. v. 36, ed. 6, p. 1841-1857, 10 de fevereiro de 2016. Disponível em: <https://www.jneurosci.org/content/jneuro/36/6/1841.full.pdf> Acesso em: 10 de fev. 2024.

NIMEROFF, Isadore. Colorimetry. **US National Bureau of Standards**. n. 104, 1968. Disponível em: <https://play.google.com/books/reader?id=7r7QAAAAAMAAJ&pg=GBS.PA1&hl=pt>. Acesso em: 10 de fev. 2024.

PASUPATHY, Anitha; POPOVKINA, Dina V.; KIM, Taekjun. Visual Functions of the Primate Area V4. **Annual Review Vision Science**. [s. l.] v. 15, ed. 16, p. 363-385. Set. 2020. DOI 10.1146/annurev-vision-030320-041306. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32580663/>. Acesso em: 10 de fev. 2024

POGGIO, Gian F. Mechanismas of Stereopsis in Monkey Visual Context. **Cerebral Cortex**, [s. l.], v. 5, ed. 3, p. 193-204, 01 de maio de 1995. DOI 10.1093/cercor/5.3.193. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/cercor/5.3.193>. Acesso em: 10 fev. 2024.

PURVES, Dale *et al.* Why we see things the way we do: evidence for a wholly empirical strategy of vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, v. 356, n. 1407, p. 285-297, 2001. Disponível em:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rstb.2000.0772>. Acesso em: 10 de fev. 2024.

REID, R. Clay; USREY, Martin. Vision. In: SQUIRE, Larry et al, (ed.). **Fundamental Neuroscience**. 3. ed. Amsterdam, Boston, Heidelberg, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, Singapore, Sydney, Tokyo: Elsevier Academic Press, 2008. cap. 27, p. 637-659. ISBN 978-0-12-374019-9.

REITTER, Talia L. et al. Neural correlates of perceptual color inferences as revealed by #thedress. *J Vis*, [s. l.], v. 20, n. 7, ed. 3, 17 mar. 2020. DOI 10.1167/jov.20.3.7. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32232377/>. Acesso em: 14 jun. 2023.

REZEANU, Dragos; NEITZ, Maureen; NEITZ, Jay. From cones to color vision: a neurobiological model that explains the unique hues. **Journal of the Optical Society of America**, [s. l.], v. 40, ed. 3, p. A1-A8, 1 mar. 2023. DOI 10.1364/JOSAA.477227. Disponível em: <https://opg.optica.org/josaa/fulltext.cfm?uri=josaa-40-3-A1&id=524743>. Acesso em: 14 jun. 2023.

RIBEIRO, Jair Lúcio Prados. “Sobre as cores” de Isaac Newton-uma tradução comentada. **Revista Brasileira de Ensino de Física**, v. 39, p. e4604, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1806-9126-RBEF-2016-0307>. Acesso em: 14 de jun.2023

RODIECK, R. W. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. **Vision Res**, [s. l.], v. 5, p. 583-601, 1965. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0042698965900337>. Acesso em 18 de abril de 2024.

SAKMANN, Bert; CREUTZFELDT, Otto D. Scotopic and mesopic light adaptation in the cat's retina. **Pflügers Arch**, [s. l.], v. 313, p. 168–185, Jun. 1969. DOI 10.1007/BF00586245. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00586245>. Acesso em: 19 abr. 2024.

SIUDA-KRZYWICKA, Katarzyna; BARTOLOMEO, Paolo. What Cognitive Neurology Teaches Us about Our Experience of Color. **The Neuroscientist**, [s. l.], v. 00, p. 1-14, 2019. DOI 10.1177/1073858419882621. Disponível em:

<https://journals.sagepub.com/doi/10.1177/1073858419882621>. Acesso em: 12 jun. 2023.

SCHILLER, Peter H. Parallel information processing channels created in the retina. **The Proceedings of the National Academy of Sciences**, [s. l.], v. 110, ed. 40, p. 17087-17094, 27 set. 2010. DOI 10.1073/pnas.101178210. Disponível em: <https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1011782107>. Acesso em: 19 abr. 2024.

SUN, P.; CHUBB, C.; SPERLING, G. Two mechanisms that determine the Barber-Pole Illusion. **Vision Research**, [s. l.], v. 111 (A), p. 43-54, jun. 2015. DOI 10.1016/j.visres.2015.04.002. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0042698915001169?via%3Dihub>. Acesso em: 20 abr. 2024.

SWIENTON, David James; THOMAS, Adam G. The Visual Pathway — Functional Anatomy and Pathology. **Seminars in Ultrasound, CT and MRI**, [s. l.], v. 35, ed. 5, p. 487-503, outubro de 2014. DOI 10.1053/j.sult.2014.06.007. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0887217114000651?via%3Dihub>. Acesso em: 14 jun. 2023.

TOSCANI, Matteo; GEGENFURTNER, Karl R; DOERSCHNER, Katja. Differences in illumination estimation in #thedress. **J Vis**, [s. l.], v. 17, n. 22, ed. 1, 1 jan. 2017. DOI 10.1167/17.1.22. Disponível em: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28141875/>. Acesso em: 14 jun. 2023.

VAN ESSEN, D. C.; ANDERSON, C. H.; FELLEMAN, D. J. Information Processing in the Primate Visual System: An Integrated Systems Perspective. **Science**, [s. l.], v. 255, ed. 5043, p. 419-423, 1992. DOI 10.1126/science.1734518. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1734518>. Acesso em: 12 jun. 2023.

WADE, Nicholas J. Geometrical Optical Illusionists. **Perception**, [s. l.], v. 43, p. 846-868, 2014. DOI 10.1068/p7695. Disponível em: <https://www.doi.org/10.1068/p7695>. Acesso em: 20 abr. 2024.

WASSLE, H.; BOYCOTT, B. B. Functional Architecture of the Mammalian Retina. **Physiological Reviews**, [s. l.], v. 71, ed. 2, p. 447-480, 1991. DOI

0.1152/physrev.1991.71.2.447.

Disponível

em:

<https://doi.org/10.1152/physrev.1991.71.2.447>. Acesso em: 23 abr. 2024.

WILSON, Martin. Retinal Lateral Interactions. In: SQUIRE, Larry. **Encyclopedia of Neuroscience**. [S. l.: s. n.], 2009. cap. R, ISBN 978-0-08-045046-9.

WINDEY, Bert; CLEEREMANS, Axel. Consciousness as a graded and an all-or-none phenomenon: A conceptual analysis. **Elsevier: Consciousness and Cognition**, [s. l.], v. 35, p. 185-191, 2015. DOI 10.1016/j.concog.2015.03.002. Disponível em:

<[https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053810015000513?casa_token=f-](https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053810015000513?casa_token=f-8r3XvmzRYAAAAA:XqJ9136zhZXNSo_7tEPZN1kwCJuUQVD7KMqwuk9ZiY6uMAbYxH3e_17kieeJN6WQ0EhnBAE3eUv>)

[8r3XvmzRYAAAAA:XqJ9136zhZXNSo_7tEPZN1kwCJuUQVD7KMqwuk9ZiY6uMAbYxH3e_17kieeJN6WQ0EhnBAE3eUv](https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053810015000513?casa_token=f-8r3XvmzRYAAAAA:XqJ9136zhZXNSo_7tEPZN1kwCJuUQVD7KMqwuk9ZiY6uMAbYxH3e_17kieeJN6WQ0EhnBAE3eUv)>. Acesso em: 12 jun. 2023.

YU, Hsin-Hao *et al.* Visually evoked responses in extrastriate area MT after lesions of striate cortex in early life. **Journal of Neuroscience**, v. 33, n. 30, p. 12479-12489, 2013. Disponível em: <https://www.jneurosci.org/content/33/30/12479.short>. Acesso em: 11 abr. 2024.