

Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Centro de Ciências da Saúde  
Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho



Dimitri Marques Abramov

**PROCESSAMENTO VISUAL RETINOTÓPICO DE  
FLASHES E MOVIMENTOS EVIDENCIADO POR  
POTENCIAIS RELACIONADOS A EVENTOS**

2009

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho - Universidade Federal do Rio de Janeiro  
Programa de Pós Graduação em Fisiologia

Dimitri Marques Abramov

TESE DE DOUTORADO

**PROCESSAMENTO VISUAL RETINOTÓPICO DE  
FLASHES E MOVIMENTOS EVIDENCIADO POR  
POTENCIAIS RELACIONADOS A EVENTOS.**

Orientador:  
Mario Fiorani Jr.

Rio de Janeiro  
17 de setembro de 2009

Dimitri Marques Abramov

**Processamento Visual Retinotópico de Flashes e  
Movimentos evidenciado por Potenciais  
Relacionados a Eventos**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas/Fisiologia do Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas/Fisiologia.

**Orientador:**

Prof. Mario Fiorani Jr  
Doutor em Ciências

**Rio de Janeiro  
17 de setembro de 2009**

Abramov, Dimitri Marques

Processamento visual retinotópico de flashes e movimentos evidenciados por potenciais relacionados a eventos / Dimitri Marques Abramov. – Rio de Janeiro: UFRJ / Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, 2009.

xiii, 160 f. : il. 84; 5 tabelas

Orientador: Mario Fiorani Jr.

Tese (doutorado) -- UFRJ, Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Fisiologia), 2009.

Referências bibliográficas: f. 138-160

1. Córtex visual - fisiologia. 2. eletroencefalografia. 3. potenciais relacionados a eventos. 4. Retinotopia. 5. Contraste. 6. movimento aparente. 7. Ciências Biológicas (Fisiologia) - Tese. I. Fiorani, Mario. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Fisiologia). III. Título.

## Folha de aprovação

### **Processamento Visual Retinotópico de Flashes e Movimentos evidenciado por Potenciais Relacionados a Eventos.**

Dimitri Marques Abramov

Tese submetida ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas/Fisiologia do Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências.

Rio de Janeiro, 17 de setembro de 2009.

Aprovada por:

---

Prof. Mario Fiorani Jr. – IBCCF – UFRJ  
Orientador  
Doutor em Ciências

---

Profa. Cláudia Domingues Vargas – IBCCF – UFRJ  
Doutora em Ciências

---

Prof. Marcus Vinícius Baldo – ICB – USP  
Doutor em Ciências

---

Prof. Jean Christophe Houzel – ICB - UFRJ  
Doutor em Ciências

---

Suplente interno – Prof. João Guedes Franca – IBCCF – UFRJ  
Doutor em Ciências

---

Suplente externo – Prof. Walter Pinheiro-Machado – UFF  
Doutor em Ciências

---

Revisor – Prof. Maurício Cagy – UFF  
Doutor em Ciências

Para as sementes,

Amanda e Dimitri,

com todo o meu  
amor e fé.

## AGRADECIMENTOS

Este é sem dúvidas o momento mais importante de uma vida de estudo e trabalho. Algumas pessoas tem que estar presentes neste brinde festivo. Pois jamais estive só.

Agradeço...

Ao meu pai,  
por colocar a minha mente nas estrelas,

A minha mãe,  
por sustentar os meus pés no chão,

Ao Mário,  
por ter aberto sua casa para mim e me dado as chaves de todas as portas,  
inclusive a da sua amizade. Companheiro!

Ao Ricardo,  
por ter acreditado no meu potencial e confiado no nosso trabalho.

Ao Cagy,  
Pela genialidade, prestatividade e amizade... também por rever este trabalho  
com tanto carinho.

A Sheila,  
por ter enfeitado meus sonhos e aspirações com suas sábias flores.

A Juliana,  
por sua maturidade científica, as preciosas contribuições e seu café delicioso  
todas as manhãs.

A Eliã, Cecília, Anaelli, Renatinha  
Pela amizade, coleguismo e camaradagem com o novato do lab.

A Tita,  
Pelas preciosas sugestões, pela sua hospitalidade em seu laboratório e pela  
doçura do seu olhar.

À Cecilia Hedin,

Pelo olhar idealista e romântico que lançou sobre o outrora projeto, que tanto me incentivou.

A Tereza,  
pela atenção, pelos e-mails divertidos, pelo carinho a moda da casa, pela sua presença constante e pela sua inquestionável competência.

A Sandra,  
pela sua paciência e compreensão ilimitadas com minha terrível desordem intrínseca,

Ao Edil e Liliane,  
Pela prestatividade e pelo apoio indispensável.

A Malet e Marília,  
pelos nossos deliciosos almoços temperados com charme, literatura, cinema e os anos dourados das terras da Guanabara.

Aos meus professores,  
Pelas lições de conhecimento, amadurecimento e sabedoria que me formaram.

Aos nossos voluntários,  
pela “naivea” voluntariedade...

Aos meus pacientes e colegas de Rio das Ostras e Macaé  
Pela compreensão à minha ausência, pela admiração e confiança que tanta força me deram!

Às minhas chefes, Telma, Jô, Maria Luiza, Geysa, Wilma e Lélia,  
Por compreenderem o meu momento e me dar todo apoio sempre sorrindo.

À Prefeitura de Rio das Ostras,  
Pelo apoio a esta missão, mesmo custando a minha ausência.

A Amália,  
Por existir por tantas vidas junto de mim, sempre discutindo idéias.

Às irmãs Mayerhofer – Lili e Cris –, em seu Solar,  
Pela formidável convivência e impagável hospitalidade.

A esta banca,  
Sem a qual não há perguntas para a próxima página em branco da História.

Aos meus lindos, queridos e amados alunos e amigos,

**Diego, Thiago, Bruno, Bruna, Júlia e Gécia,**

pois sem a colaboração de vocês nada disto existiria! Nada!  
pois sem vocês neste nosso mundo de crises, milagres e revelações, nada  
disto que chamamos de Universidade faria o menor sentido.  
Amo e admiro vocês!

E, em especial,

Ao Mourão,

por ser meu irmão e me fazer crescer em todos sentidos.

Ao Renan,

por ter sido quem abriu a porta para o início de tudo.

Ao meu Mentor,

por ser a Luz do meu caminho.

## RESUMO

ABRAMOV, Dimitri Marques. Processamento visual retinotópico de *flashes* e movimentos evidenciado por potenciais relacionados a eventos. Orientador: Prof. Mario Fiorani Junior. Rio de Janeiro: UFRJ/Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho. Tese (Doutorado em Ciências).

A ilusão de movimento aparente como um deslocamento contínuo é um fenômeno provavelmente derivado da interpolação espacial temporal, dependente do espaçamento do móvel nos *frames* da imagem, o tempo entre os *frames* da imagem e o contraste do móvel em função do seu *background*. Como o movimento produz uma atividade dinâmica e retinotópica sobreposta a organização colunar do córtex visual, a continuidade do movimento aparente pode estar correlacionada com a propagação de atividade na superfície do córtex a partir do foco retinotópico, evidente na representação retinotópica do movimento. Neste estudo buscamos descrever um potencial relacionado a eventos (PRE) que exprima a representação cortical do movimento, observar os efeitos de velocidade e contraste sobre a representação do movimento aparente contínuo e descontínuo e modelar estas representações através da integração de PREs relativos a flashes projetados na trajetória do movimento. Para tal, realizamos quatro experimentos: (1) um teste psicofísico de resposta forçada de duas opções, apurar o limiar perceptual de continuidade/descontinuidade do movimento variando velocidade e contraste do estímulo; (2) o registro de PRE de um círculo em trajetória contínua circular centralizada no ponto de fixação, com variação de contraste do móvel, sua velocidade, sentido de deslocamento e posição angular de início da trajetória e a modelagem destes PREs estimulando sobre as posições do movimento na trajetória com o círculo, em flashes de alta frequência; (3) o registro de PREs bem como sua modelagem de um círculo movendo-se em uma trajetória com uma falha de 90 graus, fixa, variando o contraste do estímulo e o sentido deste na trajetória; (4) o registro do PRE relativo ao movimento fisicamente real de um círculo de baixo deslocando-se continuamente no sentido horário.

Encontramos um PRE que corresponde a representação retinotópica do movimento, uma vez que a fase, período e forma da onda estão em função do ponto inicial da trajetória, velocidade do móvel e sentido o mesmo na trajetória. Alto contrastes produziram ondas mais consistentes embora com mais acidentes. A integração dos PRE dos flashes resultou em modelos que reproduzem o formato dos PRE para movimento. Os modelos foram mais fidedignos para alto contraste em baixa velocidade enquanto que o modelo para alta velocidade não demonstrou representatividade para alto contraste. A falha se refletiu no perfil do PRE para movimento e o modelo reproduziu este padrão. A falha indica uma latência aproximada de 100 ms para a ativação cortical. O PRE do movimento real tem o perfil similar para o seu análogo de baixo contraste, embora menos incidentado.

Nossos resultados sugerem que o movimento real e aparente são representados retinotopicamente no cortex como uma composição de atividades locais, interpolada por propagação de atividade na superfície do córtex visual, que é inversamente proporcional ao contraste do estímulo. A magnitude da propagação de atividade deve estar relacionada a percepção da continuidade do movimento.

## ABSTRACT

ABRAMOV, Dimitri Marques. Retinotopic visual processing of flashes and motion revealed by event related potentials. Orientador: Prof. Mario Fiorani Junior. Rio de Janeiro: UFRJ/Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho. Tese (Doutorado em Ciências).

The illusion of apparent motion as a continuous displacement is a phenomena probably derived from temporal and spatial interpolation, dependent of the distance of the object's position in the movie frames, the time between frames, and the contrast between the object and its background. While the motion produces a dynamic and retinotopic activity pattern overlapped to columnar organization of the visual cortex, the continuity of apparent motion may be related to spreading of activity on the cortex from retinotopic local activations. In this study we seek to describe an event related potential (ERP) that reflects the cortical representation of motion, to observe the effects of speed and contrast upon the representation of continuous and non-continuous apparent motion, and to model these representations integrating the ERPs to flashes on the stimulus trajectory. We realized four experiments: (1) a forced two-choice test to define the perceptual threshold to continuity/non-continuity of motion, varying speed and stimulus contrast; (2) ERP recording of a circle on a continuous and circular trajectory, varying its speed, direction, and angular position of motion onset, and ERP modeling to each condition; (3) ERP recording and modeling of a circle in motion on a circular trajectory with a gap of 90 dg extent, varying stimulus contrast and motion direction; (4) ERP recording of physically real motion of a low contrasting circle at a clockwise direction on a circular trajectory.

We have found an ERP that reflects a retinotopic representation of these motion patterns, once the phase, wavelength and wave shape are related to position of motion onset, stimulus speed and trajectory direction (clockwise or counterclockwise). Higher contrasts yielded more consistent waves but with more accidents. The integration of the ERP to the flashes modeled the shape of the ERPs to motion. These models were more accurate to high contrast and low speed while the model to high speed did not show fidelity to high contrast. The gap in the trajectory points to a latency nearly of 100ms. The ERP to real motion have a similar profile to low contrasting apparent motion.

Our results suggest that the apparent and real motions are retinotopically represented on the cortex as a composition of local activations, interpolated by horizontal spreading of activity, which is inversely related to stimuli contrast. These horizontal spreading of activity could be related to perception of continuity in apparent motion.

## SUMÁRIO

Folha de Aprovação	<b>iv</b>
Dedicatória	<b>v</b>
Agradecimentos	<b>vi</b>
Resumo	<b>ix</b>
Abstract	<b>x</b>
Relações de Siglas e Abreviaturas	<b>xiv</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>01</b>
1.1 Dinâmica das coletividades neurais no sistema visual retinotópico	<b>06</b>
1.2 Metodologias de estudo da dinâmica das coletividades neurais	<b>13</b>
1.3 Dinâmica Funcional do Sistema Visual Retinotópico	<b>21</b>
<b>2 Experimento 1: determinação do limiar de percepção da continuidade do movimento aparente</b>	<b>34</b>
2.1 Metodologia	<b>34</b>
2.1.1 Voluntários	<b>34</b>
2.1.2 Estímulos	<b>35</b>
2.1.2.1 Determinação da curva de luminância do monitor TRC	<b>37</b>
2.1.3 Procedimento de testagem	<b>38</b>
2.1.4 Análise descritiva dos resultados	<b>40</b>
2.2. Resultados	<b>40</b>
2.3 Conclusões	<b>43</b>
<b>3 Experimento 2: Registro de PRE relativo a trajetórias circulares de movimento aparente descontínuo e contínuo e flashes de alto e baixo contraste</b>	<b>44</b>
3.1 Metodologia	<b>41</b>
3.1.1 voluntarios	<b>41</b>
3.1.2 Estímulos	<b>41</b>
3.1.3 Procedimento de testagem	<b>47</b>
3.1.4 Registro do eletroencefalograma	<b>49</b>

3.1.5	Processamento off-line dos sinais	50
3.1.5.1	Tratamento e filtragem <i>off-line</i> dos sinais	50
3.1.5.2	Observação do espectro de freqüências ao longo do sinal	52
3.1.5.3	Determinação e promediação das épocas	52
3.1.5.4	Suavização das ondas promediadas	53
3.1.5.5	Integração das ondas dos flashes	54
3.1.5.6	Teste de inferência estatística das amostras	55
3.2	Resultados	57
3.2.1	Observação dos dados brutos	57
3.2.1.1	Comportamento	57
3.2.1.2	Observação do espectro de potência das freqüências	58
3.2.1.3	Observação da homogeneidade do comportamento das épocas	61
3.2.2	PRE relativo ao movimento – posição angular inicial de apresentação	62
3.2.3	PRE relativo ao movimento - comparações	71
3.2.3.1	Estimulação de alto contraste	71
3.2.3.2	Estimulação de baixo contraste	79
3.2.3.3	Comparando PREs para alto e baixo contrastes	87
3.2.4	PRE relativo aos flashes – descrição e comparações	92
3.2.5	Modelagem de PREs de movimento	96
3.2.5.1	Modelando movimento de 300°/s	97
3.2.5.2	Modelando movimento de 433°/s	103
3.3	Conclusões	109
4	Experimento 3: Registro de PRE relativo a trajetórias circulares de movimento aparente contínuo com falha.	112
4.1	Metodologia	112
4.1.1	voluntarios	112
4.1.2	Estímulos	112
4.1.3	Procedimento de testagem	114
4.1.4	Registro do eletroencefalograma	114

4.1.5 Processamento off-line dos sinais	<b>114</b>
4.2 Resultados	<b>115</b>
4.3 Conclusões	<b>121</b>
5 Experimento 4: Registro de PRE relativo a trajetória circular de movimento real e flashes de contraste variável	<b>123</b>
5.1 Metodologia	<b>123</b>
5.1.1 voluntarios	<b>123</b>
5.1.2 Estímulos	<b>123</b>
5.1.3 Procedimento de testagem	<b>124</b>
5.1.4 Registro do eletroencefalograma	<b>126</b>
5.1.5 Processamento off-line dos sinais	<b>126</b>
5.2 Resultados	<b>126</b>
5.3 Conclusões	<b>130</b>
6 Discussão	<b>131</b>
Referências Bibliográficas	<b>138</b>

## LISTA DE SIGLAS, ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

- BOLD:** *blood oxygen level dependent*, i.e., dependente do nível de oxigenação sanguínea
- Cd:** candelas
- cm:** centímetro
- CR:** campo receptivo, campo receptor
- CRE:** campo magnético relacionado a eventos
- Δ (delta):** simboliza variação de uma grandeza
- EEG:** eletroencefalografia, eletroencefalograma.
- m<sup>2</sup>:** metro quadrado
- MEG:** magnetoencefalografia
- Hz :** Hertz
- Magno:** magnocelular
- mm:** milímetro
- μm:** micrômetro
- ms:** milissegundo(s)
- MST:** área temporal medial superior
- MT/V5+:** área médio temporal
- Parvo:** parvocelular
- PE:** Potencial Evocado
- PEV:** Potencial Evocado Visual
- PRE :** Potencial Relacionado a Eventos (plural: PREs)
- RGB:** sistema de cores Red-Green-Blue (verde-vermelho-azul)
- RMf :** Ressonância Magnética funcional
- s:** segundo(s)
- t :** tempo
- TCLE:** Termo de Consentimento Livre e Esclarecido
- TRC:** monitor de Tubo de Raios Cadóticos
- V1:** córtex visual primário
- V2:** córtex visual secundário

## 1 INTRODUÇÃO

Quando o estudo da fisiologia neural esbarra no sistema visual, adentramos no mundo mental dos homens. Pois o nosso mundo de imagens é, sem dúvidas, visual. O visual é o arquétipo da percepção humana, com suas construções complexas, ilusórias ou não, se é que a percepção não seja uma verdadeira fábrica de ilusões acerca de um mundo sem cores ou formas. De fato, o que emerge em nossas consciências vindo dos olhos sofreu inúmeras transformações no longo caminho entre a retina e a rede integrada de informações que envolve os córtices associativos, da qual crê-se emergir a consciência (TONONI & EDELMAN, 1998; SINGER, 1998). A primeira transformação é a transdução fotorreceptora, a grande fronteira entre o mundo “real” e nosso mundo de imagens. Inúmeras outras fazem a adequação do que se vê para o que se deveria ver. Contrastes modulados, formas retorcidas, tamanhos redimensionados, tudo redesenhado para que nossas ações sejam adequadas ao mundo.

Um redesenho acontece na conversão de um mundo contínuo, suave, quiçá nebuloso – analógico – em uma matriz de módulos discretos e contrastantes – digital. Porém, não estamos conscientes desta fragmentação. A discretização tanto no tempo quanto no espaço é uma conseqüência primeira da codificação do mundo em função, respectivamente, de potenciais de ação e de campos receptores. O mundo é transduzido por esta matriz de “favos de mel” (os campos receptores, primeiramente dos próprios transdutores), cujas células são insensíveis a descontinuidades espaciais aquém do seu tamanho<sup>1</sup>. As descontinuidades

---

<sup>1</sup> Apesar do modelo gaussiano de resposta de campos receptores originalmente descrito por RODIECK (1965), o campo receptor é insensível a descontinuidades no seu interior, como, por exemplo, um padrão de textura projetado em seu perímetro. Mesmo com a manifestação de atividade oponente, quando os campos receptores retinianos, talâmicos e corticais são estimulados no centro e

temporais neste mundo (transformações) também são reduzidas às constantes temporais que começam a se impor na dimensão do período refratário das células neuronais (BERRY II & MEISTER, 1998; GOLDIN, 2003).

Contudo, como dissemos, nossa consciência está alheia à extrema redução que o mundo sofre ao passar pelos nossos filtros digitais. *Não percebemos a descontinuidade espacial imposta pela nossa sensorialidade.*

A transdução do movimento<sup>2</sup> está compreendida na realidade de nossas imagens descontínuas, sendo condicionada não só à dimensão do espaço como também à dimensão do tempo. Quando um corpo se move no mundo real, há uma mudança nesse mundo tanto espacial quanto temporal: o movimento é a realização da dinâmica. Fora do universo quântico, podemos classificar o movimento como um fenômeno contínuo, ou seja, os “passos” de um corpo que se move são *infinitamente* pequenos (ou *infinitesimais*), na sorte que tanto o espaço quanto o tempo possam ser infinitamente divididos em partes menores. Logo, poderíamos dizer que o movimento se revela como um deslocamento infinitesimal dos corpos.

Isto já não acontece no universo neural. Como já dissemos, o espaço sensorial tem uma unidade mínima, o campo receptor<sup>3</sup>. Pelo menos os primeiros campos

---

periferia (aumento ou supressão da atividade da respectiva célula; ver, por exemplo, LEE, 1996; HIRSCH, 2003; CHALUPA & GÜNHAN, 2004) em algum nível, será este campo insensível a descontinuidades, texturas. Além do mais, a oponência centro-periferia acentua a segmentação, uma vez que é a base funcional para transdução de contrastes e é substrato para formação de campos receptivos direcionais e orientacionais no córtex visual primário (V1). A integração lateral de campos receptores já em V1 também será abordada adiante numa visão panorâmica. No caso da visão, a célula receptora em si tem um campo restrito à extensão física da mesma, delimitando uma unidade de espaço discreta.

<sup>2</sup> O termo movimento, enquanto uma grandeza física, refere-se a quantidade de movimento de um corpo, proporcional a sua massa e velocidade. Nesta tese estamos nos apropriando do termo movimento para descrever a dinâmica de um corpo, ou seja, velocidade (seja inercial, seja aceleração). Esta velocidade, assim como a força (seja de contato ou de campo) é uma grandeza vetorial. Uma grandeza vetorial, além de seu componente escalar, necessita de direção e sentido para ser descrita (MOURÃO e ABRAMOV, 2009).

<sup>3</sup> Estas “unidades mínimas” podem estar sobrepostas em um mesmo nível e seu domínio espacial varia entre níveis do processamento sensorial. Por exemplo, o campo receptor de cada célula

receptores (os de cada uma das células fotorreceptoras, por exemplo) são células transdutoras discretas no espaço. O tempo também tem sua unidade mínima nas constantes temporais da transdução, condução e transmissão de atividade neural.

*O nosso sistema nervoso transduz o movimento em uma imagem do espaço-tempo literalmente fragmentada, discretizada, picotada, segmentada em algum nível de seu processamento. Assim, em algum outro nível deste processamento, a consciência de um movimento será resultado da codificação do seqüenciamento e integração de um conjunto de “fotos” neurais estáticas, mesmo que apresentadas em uma taxa de amostragem imensa. Como já dissemos, os sistemas sensoriais não mostram esta segmentação à consciência. Na consciência, o movimento é tão contínuo quanto deveria ser, segundo toda a lógica da física e da geometria discutidas há séculos!*

Contudo, *o movimento aparente desmascara nosso sistema visual. Quando projetamos imagens realmente discretas tanto no tempo quanto no espaço em uma seqüência coerente, podemos ter a percepção de um movimento contínuo. Por exemplo, uma seqüência de fotos de um carro expostas com intervalos de tempo  $\Delta t$  fixos, onde a posição espacial deste carro varie em uma determinada direção e sentido, em um intervalo espacial fixo  $\Delta S$  de uma foto para outra. Com uma determinada taxa de apresentação desta seqüência de fotos (por exemplo, 24 fotos por segundo, ou  $\Delta t = 41,6$  milissegundos), temos a percepção de que o carro se move contínua e suavemente. Porém, não há movimento algum na realidade. Isto é*

---

ganglionar reúne inúmeros campos receptores de células bipolares e, indiretamente, de centenas a milhares de campos receptivos de fotorreceptores (STERLING, 1990) que convergem a esta célula ganglionar. Ainda na retina, células ganglionares podem dividir os mesmos fotorreceptores, materializando a sobreposição de campos receptores (MEISTER, 1996). Logo, consideraríamos como a unidade de transdução do espaço tanto um conjunto de campos sobrepostos que se ativam pela estimulação em um ponto de sobreposição (porém com intensidades diferentes) quanto a parte de um campo receptor não sobreposta por nenhum outro, que ativaria exclusivamente uma célula receptora. Na próxima seção descreveremos melhor como se formam e funcionam os campos receptores.

**movimento aparente.** A velocidade do carro está tanto em função da variação de  $\Delta S$  quanto em função da variação de  $\Delta t$ . Assim como a velocidade, a “continuidade” do movimento aparente também está relacionada a ambas variáveis. Quanto maior  $\Delta S$  ou  $\Delta t$ , menos “contínuo” o movimento se apresenta.

O movimento aparente pode se apresentar em duas modalidades: *o movimento aparente contínuo*, uma ilusão que espelha perfeitamente a realidade (como o cinema), e *o movimento aparente descontínuo*, aquele que produz uma clara impressão de movimento, porém é percebido como algo fragmentado (como dois flashes piscando alternadamente ou em seqüência). No movimento aparente, as *variáveis tempo e espaço são determinantes da sua percepção como contínuo (realístico) ou descontínuo*, (GEPSTEIN & KUBOVI, 2007). Já em 1915, KORTE (em CAELLI e FINLAY, 1981) colocou que *o contraste*, uma grandeza escalar, *determina a continuidade do movimento aparente*. Outros trabalhos têm proposto que o contraste interfere na percepção subjetiva de velocidade no movimento aparente (THOMPSON e STONE, 1997, ANSTIS et al, 2000; ANSTIS, 2004; BLAKEMORE e SNOWDEN, 1999). Nesta tese, também examinaremos como o contraste interfere na continuidade do movimento aparente.

O advento do cinema, a mais célebre e corriqueira aplicação do fenômeno do movimento aparente, somente foi possível com a descoberta do fenômeno por EXNER em 1875 (citado em ROECKELEIN, 1998). A dinâmica que se apresenta na imagem digital também é movimento aparente, através de uma taxa de quadros que varia de 60 a 120 Hz.

Sabemos que não existe deslocamento fisicamente discreto na natureza, pelo menos fora da intimidade dos *quanta* e seus saltos mágicos. Ou seja, na natureza, não há “movimento aparente”! Então, por que em nosso sistema visual evoluiu a

faculdade de gerar a ilusão do movimento aparente, seja contínuo ou descontínuo? Só há uma explicação lógica: *nossos mecanismos sensoriais funcionam de modo discreto, produzindo imagens segmentadas do mundo que precisam ser corrigidas pelos mecanismos perceptuais*. Assim, evoluíram, sim, mecanismos de integração destas imagens segmentadas para que a percepção consciente se aproxime da realidade! Quando uma seqüência de imagens estáticas produz a ilusão do movimento aparente, podemos supor que esta seqüência tenha uma freqüência de amostragem espacial-temporal maior ou igual à freqüência de amostragem do sistema nervoso. O resultado é a ilusão, a percepção de movimento onde ele não existe de fato!

Como há o fenômeno de completamento espacial ocorrendo no ponto cego (FIORANI Jr et al., 2003), por exemplo, *podemos considerar a percepção do movimento aparente como um completamento espacial e temporal*. EAGLEMAN e SEJNOWSKY (2000), explorando o *flash-lag*, trouxeram a idéia de uma janela de integração (interpolação) espacial-temporal no movimento. Diversos estudos sugerem quais partes do sistema visual estariam envolvidas neste completamento, exclusiva ou inclusivamente. O completamento ocorreria na integração do espaço pelos vastos campos receptores na região V5/MT (MIKAMI et al., 1986; NEWSOME et al., 1986; MUKCLI et al., 2002; LIU et al., 2004) onde a representação de movimento tem características níveis mais qualitativas do que topográficas. O completamento poderia também acontecer nas estações primárias, como V1 e V2 (JANCKE et al., 2004a; MUCKLI et al., 2005), onde ocorreria provavelmente por realimentação a partir de áreas superiores (YANTIS e NAKAMA, 1998; AHMED et al., 2008).

Integração de informações no sistema nervoso prediz múltiplas células (locais ou segregadas) interagindo de modo mais ou menos sincrônico. Muitas evidências que descreveremos aqui demonstram que o processamento visual primário se dá às custas de coletividades neurais que coordenam sua atividade. Logo, os estudos de unidades neuronais (mesmo que registros multiunitários) são capazes de nos revelar apenas uma parte da informação sobre o funcionamento destas coletividades. Muito há de se descobrir sobre o funcionamento do sistema como um todo (FRECHETTE et al., 2005), que pode ter características diferentes de suas unidades. Métodos de estudo que tenham um olhar macroscópico sobre a função neural (ressonância magnética funcional, eletro/magnetoencefalografia e imageamento por Dye) são capazes de nos fornecer um valioso entendimento sobre a função neural dentro de uma outra dimensão do problema – a dimensão do todo e não da unidade.

Desenvolvemos aqui um novo método para estudo da atividade retinotópica que se manifesta pelas coletividades neurais, método este que nos revelou aspectos interessantes a respeito da representação neural do movimento dentro das coletividades neurais no córtex cerebral que manifestam retinotopia (por exemplo, V1, V2 e V3), chamadas aqui de **córtex visual retinotópico**.

### **1.1 Dinâmica das Coletividades Neurais no Sistema Visual Retinotópico**

O estudo da fisiologia das coletividades neurais tem sido desenvolvido, por exemplo, através de imageamento óptico por Dye (AHMED et al., 2008; JANCKE et al., 2004; JIN et al., 2002; YANG et al., 2007) e por gravação multiunitária através de eletrodos intracorticais (NICOLELIS e al., 1997, NICOLELIS et al., 2003) ou retinianos (FRECHETTE et al., 2005), com o pioneirismo de Nicolelis.

A resposta ao movimento produzida por uma coletividade de células ganglionares retinianas (tipo parassol, que transduz sinais para a via magnocelular, sensível a movimento) foi estudada por FRECHETTE e seus colaboradores (2005), direcionando suas observações para a representação da velocidade de uma barra pela atividade de uma coletividade de mais de 100 células ganglionares, registradas simultaneamente. A coletividade claramente expressa velocidade (conforme a figura 1.1A), sendo que a distribuição das estimativas de velocidades por pares de células é normal (gaussiana), cuja medida central prevê a velocidade da barra com 99% de confiabilidade (figura 1.1B). As distribuições de velocidades são dependentes da dispersão dos campos receptivos, da extensão da retina percorrida pela barra, etc., demonstrando que a precisão da codificação de velocidade depende da interação entre as células da retina.

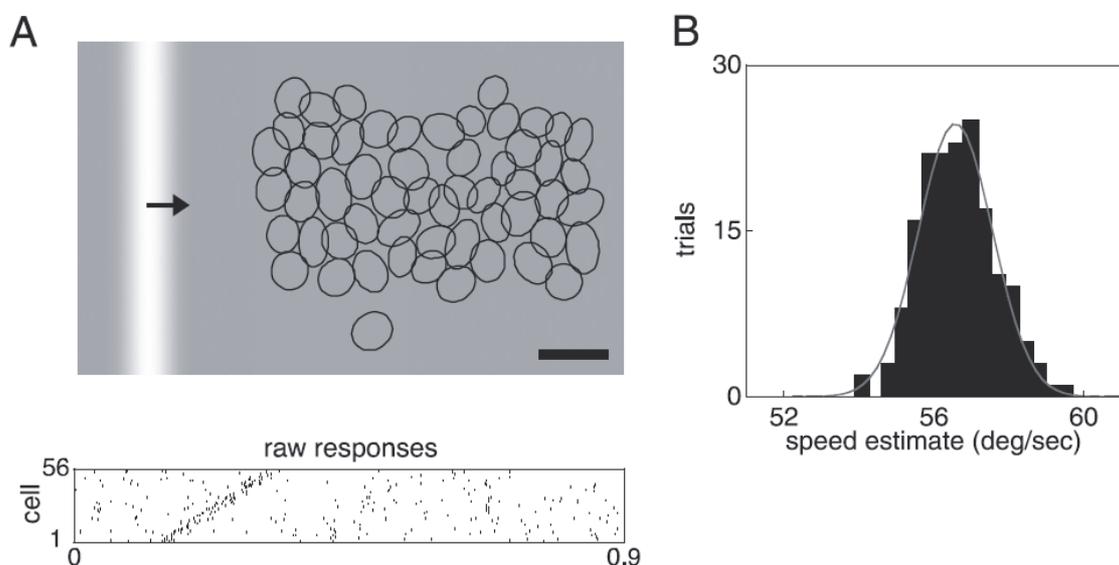


Figura 01.02. (A) Respostas (em *spikes*) de 56 células ganglionares de campos magnocelulares distribuídos na superfície da retina, em função do tempo (reproduzidos acima, barra negra = 2°), para uma barra deslocando-se em velocidade constante. Apesar da pequena dispersão observada na distribuição das atividades no espaço e tempo, o comportamento coletivo demonstra fidelidade com a realidade. (B) distribuição de velocidades estimadas com base na diferença temporal para o pico de atividade de duas células quaisquer. A distribuição demonstra a fidelidade da estimativa. Velocidade da barra: 58,1°/s, contraste de 98%. (FRECHETTE et al. 2005). Em B, *speed estimate(deg/sec)* = frequências de velocidades(graus/segundo).

Jancke, (JANCKE et al., 2004a, JANCKE et al., 2004b) através de eletrofisiologia e imageamento óptico com Dye, estudou a dinâmica do córtex visual retinotópico. Num destes estudos (JANCKE et al., 2004b), o córtex visual primário foi mapeado através de múltiplos eletrodos em paralelo, demonstrando que um objeto em movimento produz um padrão dinâmico de atividade, circunscrito aos respectivos campos receptivos nos quais este objeto se projeta, com latência bem definida e resposta linear a velocidade do móvel.

Ao contrario, NICOLELIS, em um trabalho mais antigo (1997), demonstra somatotopia em estruturas subcorticais; já no córtex somatossensorial primário (S1), há um padrão de resposta heterogêneo no tempo e no espaço para a coletividade, com uma correspondência topográfica em relação ao soma relativamente grosseira. Este trabalho de Nicolelis explicita como o estudo de coletividades pode demonstrar como as extrapolações baseadas em estudos unitários pode ser equivocada. Contudo, o experimento de JANCKE (2004b) é uma evidência empírica que nos permite julgar que há uma fidelidade topográfica na representação dinâmica de um objeto em movimento dentro do córtex visual retinotópico (pelo menos V1). O estado do sistema se manifesta nas variações de tensão elétrica das membranas pós-sinápticas, as quais produzem as respostas celulares (potenciais de ação) quando um limiar mínimo é atingido. Ao contrário do discreto potencial de ação, estas oscilações compõem resultantes elétricas de variação contínua em uma coleção de neurônios, chamadas de *potenciais pós-sinápticos*. Tanto o EEG quanto o imageamento óptico com Dye sensível a voltagem olham para estas oscilações de baixa frequência, que alcançam centenas de hertz, enquanto os potenciais de ação têm frequências centenas de vezes maiores.

Usando imageamento óptico com Dye, YANG e colaboradores (2007) estudaram a retinotopia do córtex visual primário utilizando estímulos em movimento contínuo (tanto radial quanto angular) com variação de amplitude calculada para compensar a magnificação cortical. A atividade relativa aos estímulos descreveu as trajetórias dos mesmos na superfície cortical de V1, tanto no espaço e no tempo. Estes trabalhos demonstram que o córtex visual retinotópico trabalha com bastante precisão topográfica durante o movimento <sup>4</sup>.

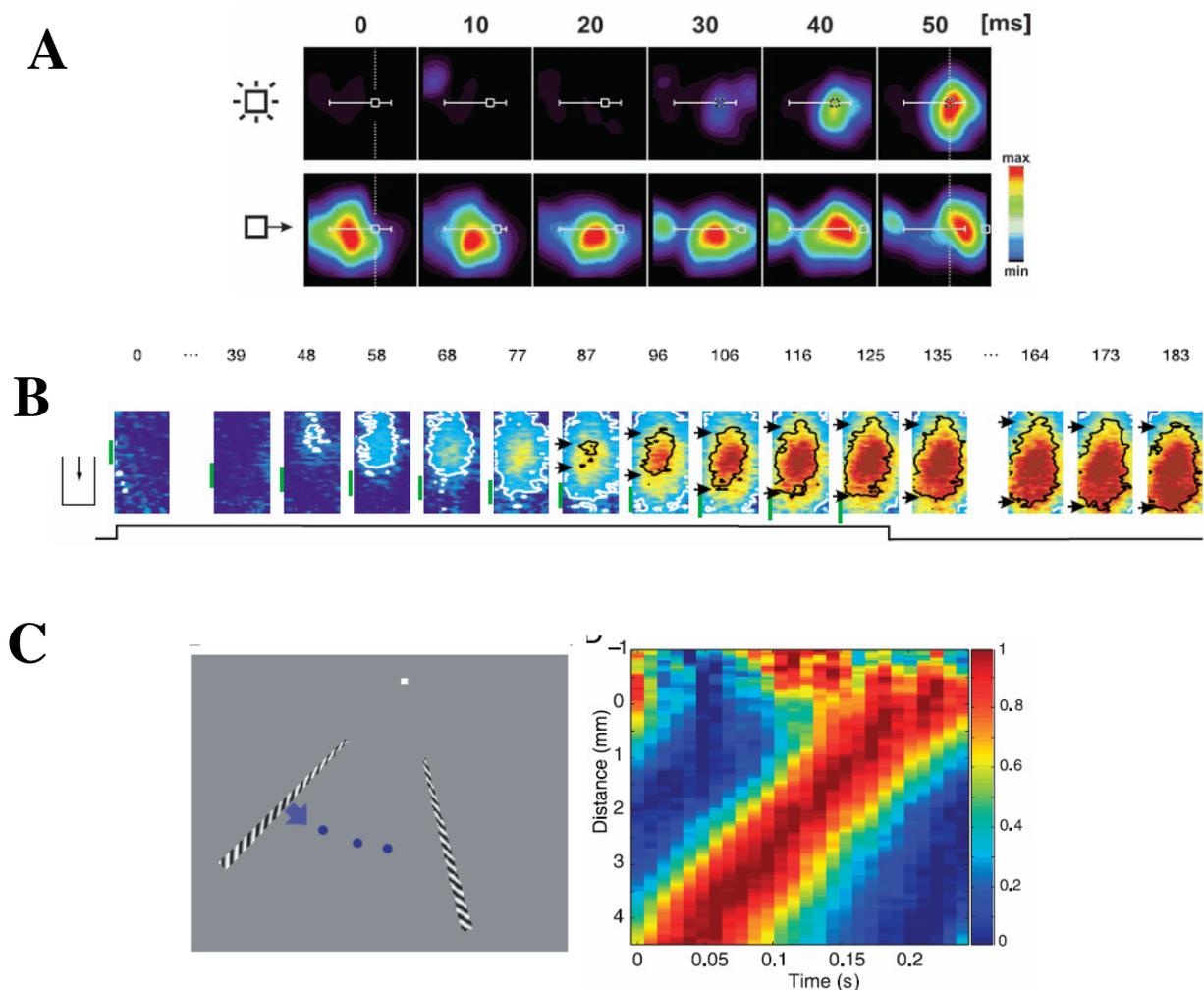


Figura 01.02. (O achado de Jancke et al. (2004b), distribuição de atividade cortical revelada por mapeamento simultâneo de inúmeros campos receptivos no córtex visual primário do gato com registro de um foco de atividade dinâmico em resposta direta e proporcional ao movimento de um móvel no campo visual. Na fileira de cima, a latência para a atividade em relação a um *flash* estático, enquanto

<sup>4</sup> Apesar da precisão espacial, um ponto de atividade em V1 parece sofrer dispersão radial ao longo do tempo, a qual já pode ser medida no gato independente da excentricidade (cerca de 2,4 mm de diâmetro, ver ALBUS, 1975), cujo padrão não é homogêneo, talvez por causa da organização colunar especializada de V1 (BOSKING et al., 2002), organização esta revista adiante.

que, na fileira de baixo, a dinâmica de um foco de atividade em relação a um móvel no campo visual. Os traçados em branco sobre as células gráficas representam a projeção cortical da posição do objeto (seja *flash* ou móvel) no campo visual, em cada instante  $t$ . Em (B), Achado de Jancke et al. (2004a) para movimento real no córtex visual de gato, revelada por imageamento óptico através de Dye. O quadro à extrema esquerda com um quadradinho verde representa o movimento no campo visual, as barras na face esquerda de cada sub-gráfico da seqüência de imagens representa a projeção estimada do quadradinho em movimento na superfície cortical observando a retinotopia previamente mapeada por eletrofisiologia. Na parte superior do painel, o tempo  $t$  (ms). Os contornos negros representam  $p < 0.05$  de igualdade, em comparação com a atividade de base. Em (C), observamos a integração espacial-temporal da atividade neural retinotópica em V1 (direita), relativa ao movimento da barra em deslocamento angular no campo visual (esquerda). Do trabalho de YANG e colaboradores (2007). Em C, *distance* = distância; *time* = tempo.

Em outro trabalho, JANCKE e cols. (2004a) demonstram também uma dinâmica de coletividades neurais a partir de movimento real e ilusório, no córtex visual primário, a nível de potenciais sinápticos de membrana de grupos de neurônios (potenciais de campo locais – *local field potentials*, LFP) revelados por imageamento óptico (JANCKE et al., 2004a).

Tanto com a técnica de imageamento com Dye (JANCKE et al., 2004a; AHMED et al., 2008) como através de RMf (MUCKLY et al., 2005; LARSEN et al., 2006), a atividade no córtex visual retinotópico relativa ao movimento aparente tem respeitado um padrão contínuo. Contudo, o trabalho de AHMED inicialmente mostrou que o córtex retinotópico respondeu aos *spots* originais no campo visual, e uma atividade de completamento apareceu somente em um segundo momento, quando uma onda de atividade vinda de regiões superiores redesenhou uma trajetória contínua de atividade. De qualquer forma, a coletividade celular do córtex visual primário parece responder de modo coerente à percepção do movimento ilusório.

Havendo tal correspondência entre a topografia da dinâmica de atividade e movimento, postulamos a existência de um padrão coletivo dinâmico, que reflita esta trajetória, apesar de o estímulo se deslocar descontinuamente no campo visual (movimento aparente).

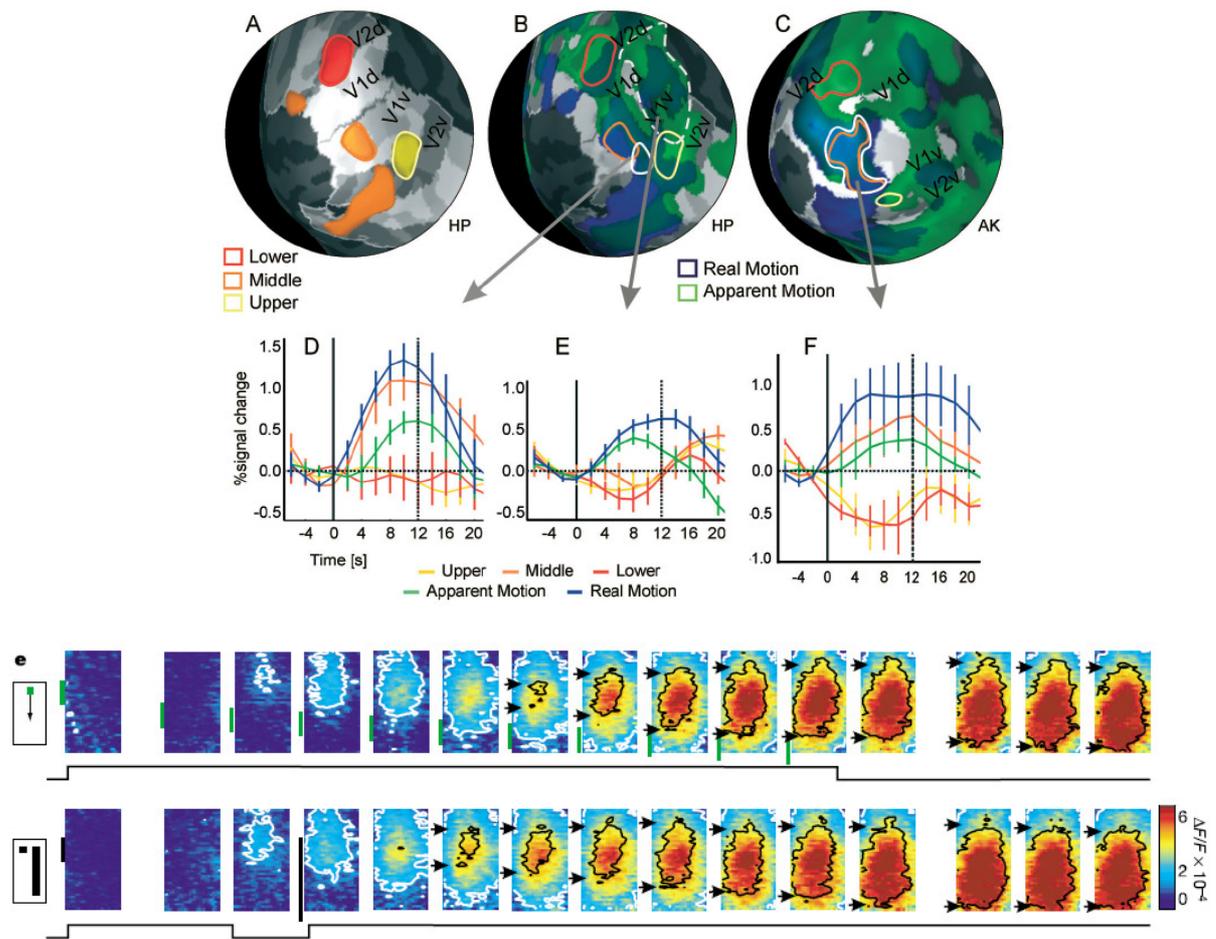


Figura 01.03. Acima, o experimento de MUCKLY e cols. (2005) de estudo da resposta cortical ao movimento aparente, através de RMf. Completamente dinâmico pela atividade do córtex retinotópico dentro do perímetro do deslocamento descontínuo do móvel no campo visual durante percepção de movimento aparente. De A a C, temos segmento aplanado de córtex contendo as regiões V1 e V2 obtido por RM. Em A, observamos a representação de estímulos estáticos projetados na porção inferior, média e superior do campo visual para o primeiro sujeito. Em B e C, temos nos contornos as mesmas representações dos estímulos estáticos para dois sujeitos diferentes. A distribuição de atividade para os movimentos real e aparente são representadas pelo preenchimento azul e verde, respectivamente. De D a E, a mudança relativa do sinal BOLD em função do tempo, para os objetos estáticos, movimento aparente e real, mostrando uma correspondência entre a atividade do movimento real, do objeto mediano e do movimento aparente. De A a F, *apparent motion* = movimento aparente; *real motion* = movimento real; *upper* = superior; *middle* = mediano; *lower* = inferior.

Abaixo, a figura do artigo de JANCKE e colaboradores (2004b) mostrando, no painel superior, a atividade cortical relativa ao movimento do *spot* representado lateralmente a cada célula do painel como um segmento verde. No painel inferior, a atividade cortical retinotópica relativa à ilusão do crescimento da barra, onde sucessivamente são apresentados um ponto e um segmento, conforme a primeira célula do painel inferior. As ondas quadradas ao longo das células dos painéis superior e inferior representam a seqüência temporal da estimulação.

Independente do movimento se apresentar como real ou aparente, uma onda de atividade parece propagar-se pela superfície do córtex retinotópico. Esta

atividade itinerante poderia ser uma composição de respostas focais dos campos receptores ou, então, ser uma propagação longitudinal ao longo do tecido cortical. Com o estudo dos campos elétricos gerados nesta superfície cortical, poderíamos determinar mais do que as imagens de uma dinâmica como também a natureza desta atividade. Se há uma propagação ao longo da superfície do córtex, estes campos elétricos deveriam organizar-se em um *continuum* ao longo dos campos receptores, compondo um vetor elétrico resultante orientado sobre a trajetória cortical da atividade retinotópica que espelha o movimento no campo visual. Logo, deveríamos detectar um vetor elétrico, análogo ao que se registra no miocárdio, através do ECG, por ser o miocárdio uma massa condutora pela qual se propaga uma atividade elétrica orientada no espaço através de sinapses elétricas (MALVIUNO e PLONSEY, 1995; ROHR, 2004).

A outra possibilidade, se esta atividade não for vetorial, deve significar que a dinâmica da atividade cortical não é uma propagação e, sim, uma ativação sucessiva de módulos espaciais (campos receptores) através de conexões tálamo-corticais *bottom-up* ou mesmo cortico-corticais *top-down*.

Elegemos, aqui, a *eletroencefalografia (EEG)* como o método para estudar o perfil e a natureza da atividade elétrica produzida por movimentos, através da estratégia de análise de *potenciais relacionados a eventos (PRE)*. Para estudarmos a natureza de uma atividade retinotópica relativa ao movimento, precisamos antes descobrir um PRE para movimentos no campo visual. Na próxima seção, trazemos os métodos de estudo da dinâmica funcional de coletividades neurais viáveis para experimentos com seres humanos.

## **1.2 Metodologias de Estudo da Dinâmica das Coletividades Neurais**

Apesar do grande investimento acadêmico, o estudo dos fenômenos neurofisiológicos e de seus mecanismos encontra grandes barreiras metodológicas no seu devir. Tais barreiras se traduzem na *limitação da representatividade das informações* ou então *no custo técnico-metodológico e financeiro* para obter estas informações. A representatividade dos dados pode ser questionada por causa da *necessidade de adoção de modelos biológicos não-humanos* (experimentos neurofisiológicos invasivos com pessoas são praticamente inviáveis) ou da *precariedade dos métodos para investigação não-invasiva em humanos*. À disposição para estudo não invasivo, temos os métodos de neuroimagem funcional (a Ressonância magnética funcional, RMf, descrita na revisão de MATTHEWS e JEZZARD, 2004) e as técnicas de estudo baseadas em eletro/magnetoencefalografia (EEG, MEG), tais como análise de potenciais/campos magnéticos relacionados a eventos (PRE, CRE), cuja modalidade mais conhecida são os potenciais evocados (PE) sensoriais e cognitivos, sejam PE visuais (ODOM et al., 2004), ou PE de longa latência, tal qual o P300 (POLICH, 2007, por exemplo).

Estes dois métodos icônicos de estudo da fisiologia neural em humanos deixam lacunas consideráveis, principalmente no que se refere à dinâmica da integração neural, qual necessita de dados acurados relativos tanto ao espaço (morfologia) quanto ao tempo (MAZZIOTA, 2002).

No caso da RMf, a cada dia, observamos maior acurácia espacial do método nos estudos funcionais do sistema visual, os quais têm tornado possível a descrição da retinotopia no córtex occipital humano (SERENO et al., 1995, TOOTEL et al., 1998; WANDELL et al., 2005; LARSSON & HEEGER, 2006; PITZALIS et al., 2006, QIU et al., 2006; DICKERSON, B. C., 2007), tal como descrito na figura 01.04.

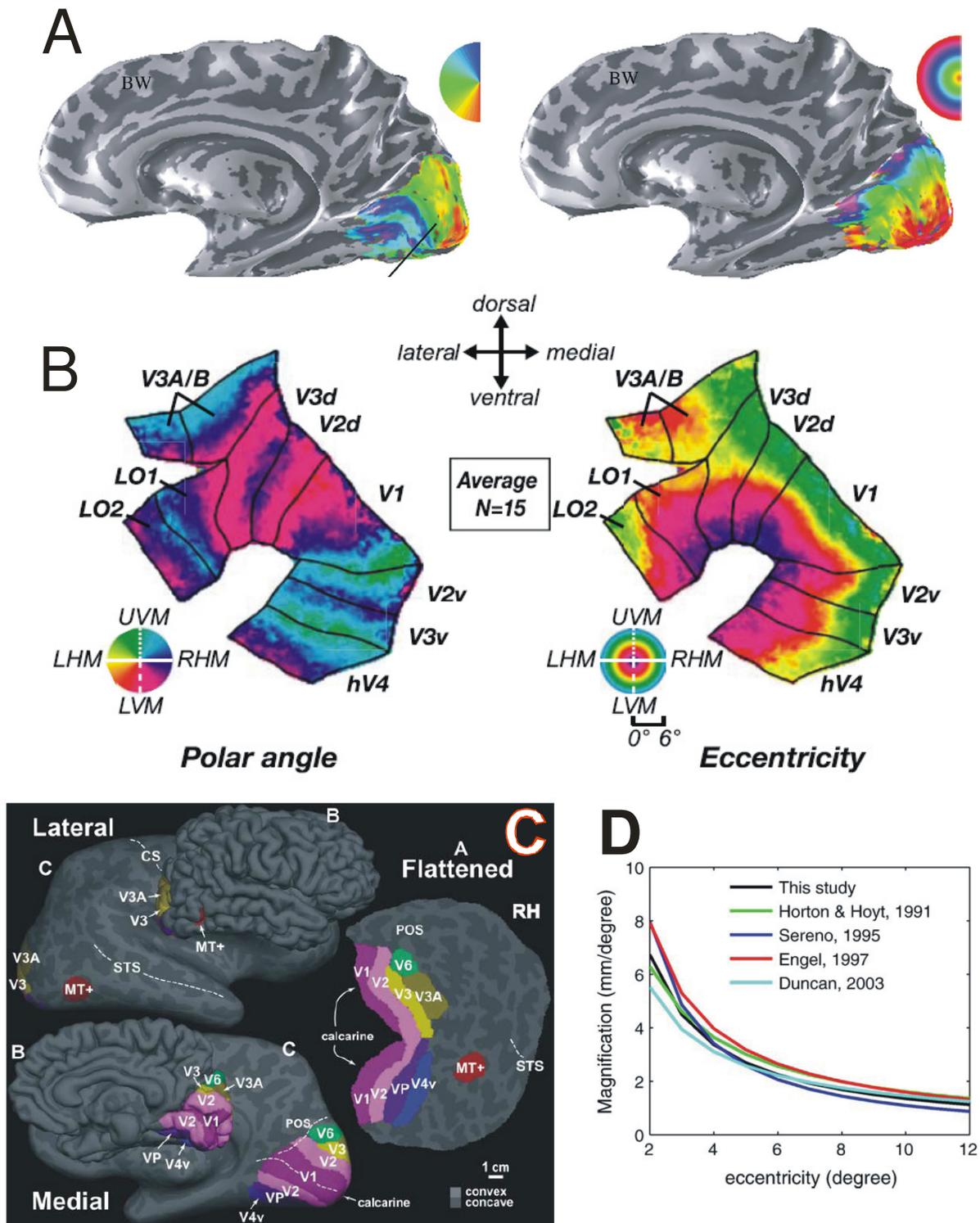


Figura 01.04. Estudo funcional da topografia do córtex retinotópico humano, composto principalmente por V1, V2 e V3. A e B: demonstração da retinotopia o córtex occipital medial (WANDELL et al., 2005 e LARSSON & HEEGER, 2006, respectivamente). C: Disposição destas áreas no córtex medial e lateral (PITZALIS et al., 2006). D: funções de magnificação cortical de V1, estimadas por estudos com RMf (em QIU et al., 2006). Em B, *average* = média; *polar angle* = ângulo polar; *eccentricity* = ecentricidade. Em C, *flatenned* = aplanado; *calcarine* = calcarina; *convex* = convexo; *concave* = côncavo. Em D, *magnification (mm/degree)* = magnificação (milímetros por grau); *eccentricity(degree)* = ecentricidade(grau).

Contudo, a resolução temporal do método é ruim. Os sinais BOLD (do inglês *blood oxygen level dependent*, que significa dependente do nível de oxigenação sanguínea) são adquiridos dentro de janelas temporais muito grandes, de quatro a dez segundos (LOGOTHETIS e WANDELL, 2004). A amplitude máxima do sinal BOLD ocorre até 2 segundos após a resposta neural relativa a um evento (MAZZIOTA, 2002, LOGOTHETIS e WANDELL, 2004). É complicado estudar a dinâmica funcional do cérebro dentro da realidade de suas escalas temporais, as quais têm resolução de poucos milissegundos. O que vemos através dos sinais BOLD é o somatório da atividade cerebral, extremamente dinâmica, dentro de uma faixa longa de tempo (algo que lembraria aquelas fotos de longa exposição, mostrando as trilhas de luz dos carros de uma via, por exemplo; como detectar velocidade, momento, trajetória através delas?). Estes sinais seriam considerados uma visão estática de um sistema extremamente dinâmico (NAIR, 2005).

Um possível limitante da fidedignidade da técnica reside no fato de ela basear-se em uma medida indireta da atividade neural, pois o sinal BOLD é relativo à concentração de oxihemoglobina no referido ponto da imagem, a qual não é uma variável direta da atividade neuronal (LOGOTHETIS e WANDELL, 2004). O sinal BOLD, por exemplo, não prediz com fidelidade amplitude de respostas (LOGOTHETIS e WANDELL, 2004; NAIR, 2005).

Quanto aos PRE/CRE, conseguimos detectar variações do comportamento neural em tempo real pois as oscilações nos campos no tecido cerebral são detectadas tão logo ocorrem. Sabemos que os PRE/CRE (uma vez que são derivados do EEG/MEG) se referem a oscilações de baixa frequência, na ordem de 0 a 60-70 Hz (GLOOR, 1985; MALVUIANO e PLONSEY, 1995). Estes métodos registram, então, os potenciais de campo locais (PCL), relativos a toda oscilação de

potencial elétrico das membranas pós-sinápticas dos neurônios piramidais corticais, que pode ou não resultar em potenciais de ação. O grande limitante deste método reside na *impossibilidade de sermos adequadamente informados a respeito da fonte da oscilação*. Normalmente, a fonte do PRE/CRE pode ser estimada através da comparação das ondas captadas por diferentes canais de elementos-detectors (eletrodos ou bobinas, respectivamente, no EEG e no MEG) distribuídos sobre o escalpe. Quanto mais canais, melhor a estimativa (MICHEL et al., 2004). Mesmo assim, são estimativas, hipóteses baseadas em modelos matemáticos que necessitam de suposições arbitrárias para operar, tais como, por exemplo, a pressuposição do número de sítios distintos que devem estar contribuindo simultaneamente para formação do sinal captado (MICHEL et al., 2004).

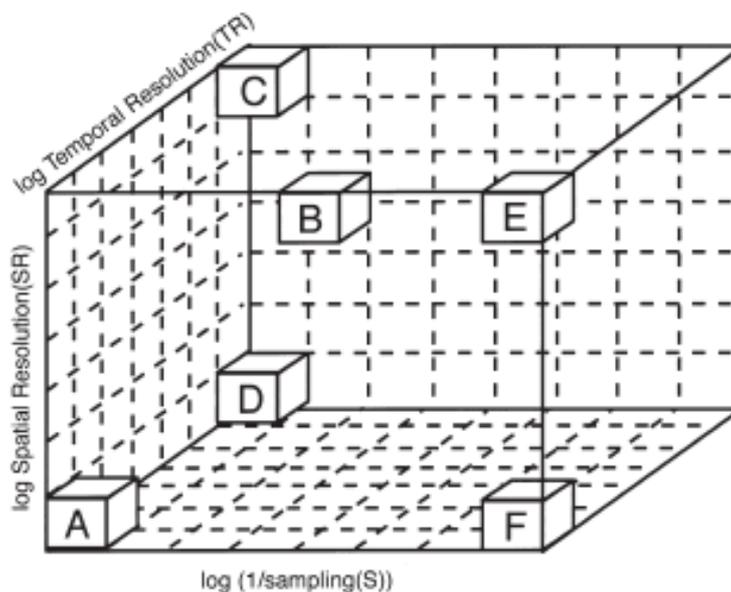


Figura 01.05. Gráfico de correlação entre as capacidades de resolução espacial, resolução temporal e amostragem necessária para obter o sinal evocado dos atuais métodos para estudo da fisiologia do sistema nervoso (MAZZIOTA, 2002). Os métodos apresentados são ilustrados como cubos neste gráfico. O cubo A representa o método ideal, ainda desconhecido (alta resolução temporal e espacial com baixa amostragem). O método F é a gravação com eletrodos celulares (alta resolução temporal e espacial porém necessitando de alta amostragem devido aos ruídos). A RM e o EEG são os cubos D e E, respectivamente, com alta resolução espacial e temporal respectivamente. B representa a MEG. *Temporal resolution* = resolução temporal; *spatial resolution* = resolução espacial; *1/sampling* = 1/amostragem.

As fontes de sinal podem ser estimadas pela amplitude escalar do mesmo, pois quanto mais afastado da fonte estiver o eletrodo de captação, menor será a amplitude do sinal. Além disso, sendo o sinal do EEG um vetor elétrico resultante da atividade de milhões de células abaixo do eletrodo de captação, com o uso de derivações bipolares, podemos estimar a fonte do sinal observando a amplitude e a polaridade da onda em função de cada referência. A amplitude da onda elétrica registrada em uma derivação bipolar é proporcional ao cosseno do ângulo formado entre o vetor resultante do campo elétrico e o eixo desta derivação. Campos paralelos à derivação resultam em ondas com amplitude positiva ou negativa (se o vetor aponta para o eletrodo de captação ou de referência, respectivamente), enquanto campos perpendiculares à derivação resulta em uma onda de amplitude 0.

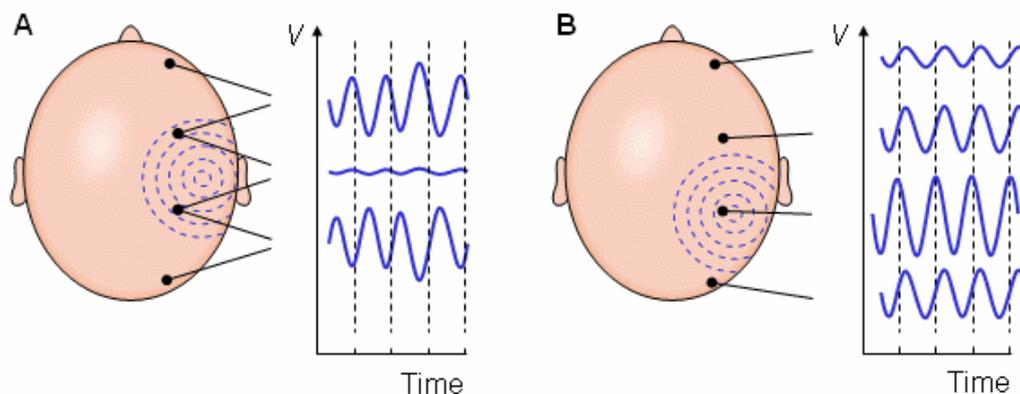


Figura 01.06. O registro do EEG através de derivações bipolares em (A) e derivação monopolar em (B). A fonte do sinal está no centro dos círculos concêntricos, que representam o campo elétrico da fonte. Com as derivações bipolares podemos reconhecer a fonte da atividade pelo caráter vetorial do campo elétrico, que interfere na polaridade dos acidentes elétricos oriundos da fonte do sinal (MALVIUNO e PLONSEY, 1995). *Time* = tempo.

O uso simultâneo destas duas metodologias, que se complementam (análise de campos e estudo do BOLD através de RMf), tem sido uma alternativa eficaz para a resolução do problema espaço/tempo do estudo neurofisiológico não-invasivo em humanos (SHIBASAKI, 2008).

Outra forma de realizar uma correlação segura entre estrutura-função utilizando a análise de campos seria através da observação de comportamentos peculiares nestas oscilações, os quais corresponderiam restritamente a uma determinada região neural. Por exemplo, determinados padrões de estimulação visual produzem uma onda occipital chamada C1, de latência aproximada em 80ms, cuja polaridade se inverte em dependência do hemisfério visual estimulado (DI RUSSO et al., 2001). Diversos autores, referenciados em DI RUSSO (2001), concordam que a fonte do componente C1, seguramente, seria o córtex visual primário, incluso dentro do sulco calcarino: observando a disposição dos neurônios piramidais no córtex, o potencial gerado pela atividade neural na banda superior da calcarina (relativa topograficamente ao hemisfério inferior) deveria ser de polaridade inversa ao potencial gerado na banda inferior do sulco (relativa, por sua vez, ao hemisfério superior). Um sinal occipital cujas características variem em função da posição do estímulo no campo visual pode estar relacionado a V1, ou V2/V3.

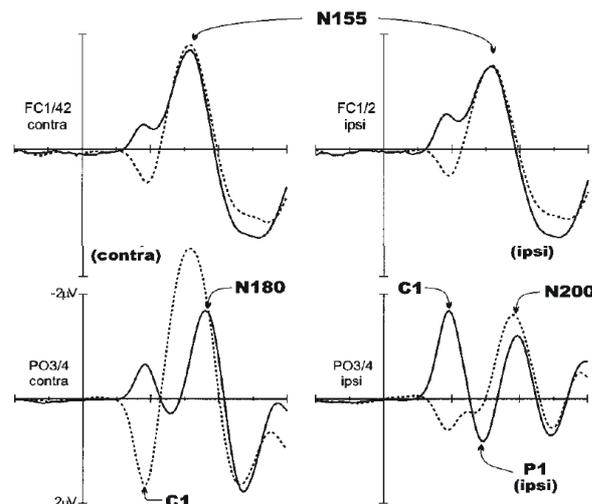


Figura 01.07. A polaridade do componente C1 depende do hemisfério onde é projetado. A inversão de polaridade sugere a projeção da imagem em banda oposta do córtex visual primário. Na figura, os PRE relacionados a um estímulo projetado ora nos hemisférios superior direito e esquerdo, ora nos hemisférios superior e inferior (respectivamente linha contínua e pontilhada). Os painéis superiores destacam canais fronto-centrais e os painéis inferiores destacam canais parieto-occipitais. Observe como os eletrodos anteriores já captam a atividade C1. De DI RUSSO et al., 2001. Contra = contralateral; ipsi = ipsilateral.

Alguns experimentos visaram mapear os córtices retinotópicos como os PE visuais multifocais (BASELER et al., 1994; KLITORNER e GRAHAM, 1999; HOOD et al., 2003; ZHANG e HOOD, 2004; BENGTTSSON et al., 2005). Com o trabalho pioneiro de BASELER (1994), evidenciou-se que é possível estimular em alta frequência (até 60Hz) com pequenos estímulos setoriais e obter componentes de pequena amplitude com polaridade e tensão relativas à posição do estímulo no campo visual. Estes trabalhos sugerem que a atividade registrada é retinotópica.

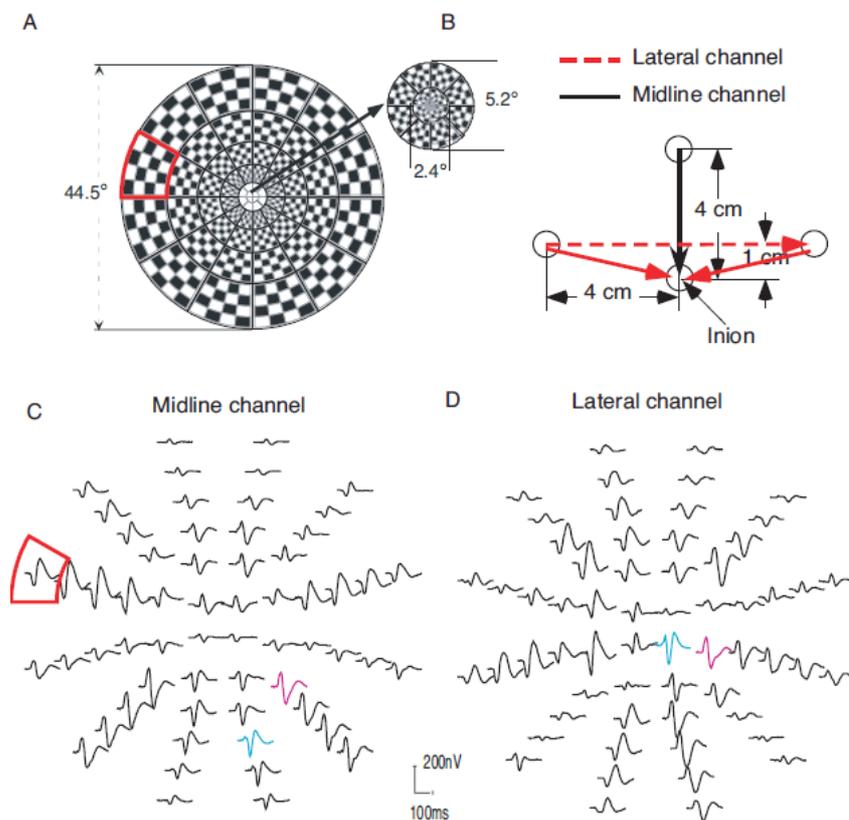


Figura 01.08. Exemplo de estímulo e resposta para potenciais evocados visuais multifocais. A: Padrão reverso de 60 setores para estimulação; cada setor reverte o padrão independentemente. B: posicionamento dos quatro eletrodos utilizados. C e D: média para 31 sujeitos dos sinais para cada setor, gravados com estimulação no olho direito; C, ondas para o canal central; D, ondas para a derivação [Canal da esquerda] – [canal da direita] (ZHANG e HOOD, 2004). *Midline channel* = canal na linha média; *lateral channel* = canal lateral.

A variação da amplitude em relação à excentricidade, observada tanto em potenciais evocados multifocais quanto PEV com estímulo único excêntrico, pode

ser uma evidência de correspondência retinotópica, mas também pode ser consequência de diversos fenômenos não relacionados à retinotopia, como redução da potência da atividade de regiões visuais múltiplas secundária à redução da potência da atividade de regiões primárias. A P100, uma onda clássica obtida através da reversão de padrão “xadrez”, tem sua amplitude e latência moduladas pela excentricidade e intensidade da estimulação, assim como também são moduladas pelo nível de consciência, o que evidenciaria uma origem secundária e terciária desta onda (CHIAPPA, 1997). Contudo, o PEV multifocal é uma maneira eficiente e rápida de mapear o campo visual funcionalmente, independente se o sinal é ou não uma atividade retrógrada para os córtices retinotópicos.

Inúmeras evidências aqui apresentadas demonstram que as coletividades neurais tanto na retina quanto nos córtices retinotópicos organizam sua atividade topograficamente, segundo a posição e trajetória do estímulo no campo visual, esteja este estímulo estático, em movimento real, em movimento aparente contínuo ou descontínuo. Ainda não temos na literatura observações acerca do comportamento elétrico dinâmico do córtex visual retinotópico, se este comportamento seria vetorial (como ocorre com o miocárdio), se este comportamento é meramente uma seqüência de projeções discretas das posições transduzidas pela retina, nem sabemos como a continuidade/descontinuidade do movimento aparente interfere nesta dinâmica.

O que, de fato, podemos esperar a respeito dos sinais retinotópicos que esperamos encontrar (sejam vetores de superfície ou não)? Para que tenhamos nossas hipóteses, é necessário abordar brevemente a respeito da dinâmica funcional do Sistema Visual retinotópico.

### 1.3 Dinâmica Funcional do Sistema Visual Retinotópico

O sistema visual dos mamíferos superiores é um mecanismo que tem um poderoso papel perceptual e cognitivo enquanto constrói representações complexas das imagens do mundo, o substrato para conceitos, significados, o conteúdo necessário da consciência visual, e causa de nossos comportamentos voluntários voltados para o ambiente (veja, por exemplo, POLLEN, 1999; PASUPATHY, 2006; CONNOR et al., 2007). Em paralelo, este mesmo sistema é um poderoso detector de transformações no ambiente, ou seja, movimentos. Como um sensor eficiente para movimentos, o sistema deve ser muito sensível (embora nem tanto específico) para uma rápida integração sensório-motora, que termina tanto em comportamentos mais simples ou então em realimentações (*feedbacks*) para as regiões visuais primárias otimizarem operações discriminativas de percepção (BULLIER, 2001; ORBAN, 2008). Tais comportamentos nem sempre estão à luz da consciência enquanto ocorrem (LIBET, 1999; POLEN, 1999; STOERIG e COWEY, 2007).

Acredita-se que ambas dinâmicas, enquanto faculdades paralelas de um mesmo sistema visual, são suportadas por dois sub-sistemas. O sub-sistema da percepção discriminativa é formado pela *via retino-talamo-cortical parvocelular* e, a partir dos córtices retinotópicos, ocupa o lobo occipito-temporal, onde se localizam inúmeras áreas dedicadas a percepção de formas, cores, texturas e figuras complexas (CALLAWAY, 1998; ORBAN, 2008). O sub-sistema da detecção de movimentos compõe a *via retino-talamo-cortical magnocelular*<sup>5</sup> e, a partir dos córtices retinotópicos (ou através de um *by-pass* do pulvinar para áreas corticais

---

<sup>5</sup> Somam-se referências recentes a respeito de o sistema koniocelular ser sensível a movimentos, cuja temporização se compara à do sistema magnocelular (ver MORAND et al., 2000). O canal koniocelular é ativado pelos cones S na retina (ondas curtas), respondendo a contraste cromático azul-amarelo, o canal tritanopico (SZMAJDA et al., 2008).

occipito-temporo-parietais como a MT/V5+ e MST) abraça o córtex occipito-parietal onde encontram-se áreas dedicadas ao processamento de características dos movimentos em relação espacial com o contexto, no qual se inclui o próprio *self* (CALLAWAY, 1998; ORBAN, 2008).

A segregação funcional nas vias parvo e magnocelulares tem início na retina: a nomenclatura dos sistemas deriva do tamanho das células ganglionares da retina, que são pequenas (parvo), chamadas de *midjets*, ou grandes (magno), chamadas de *parasol*. Para uma detalhada descrição da retina e sobre a dinâmica temporal das vias retinofugais, ver STERLING, 1990; LEE, 1996; SCHMOLESKY et al., 1998; BULLIER, 2001. O sistema parvocelular é sensível a contrastes cromáticos através de campos receptores de centro/periferia *ON/OFF* sensíveis ao vermelho e o verde; logo, as células fotorreceptoras do tipo cones são conectadas ao sistema parvocelular. Os seus campos receptivos são pequenos e centrais (na fóvea só há cones), o que confere a este sistema uma grande resolução. Contudo, o sistema parvocelular mostra uma resolução temporal ruim pois as respostas têm uma latência maior do que aquelas geradas pelo sistema magnocelular. Este, por ser mais rápido, tem um *timing* melhor. Porém os seus campos receptivos, grandes e mais abundantes na periferia da retina, conferem ao sistema magnocelular uma baixa resolução espacial. Enquanto o sistema parvocelular é sensível a cores, o magnocelular mostra grande sensibilidade para luminância<sup>6</sup>, através dos bastonetes da retina. Os campos receptivos magnocelulares também possuem oponência centro/periferia, respondendo apenas à luminância. De certa forma, poderíamos

---

<sup>6</sup> Campos magnocelulares também respondem à estimulação cromática com modulação de fases no canal R-G (sempre em defasagem de fase de meio ciclo), mesmo quando equiluminantes, em frequências de até 20Hz. Dentro do campo receptor magnocelular, há um subcampo construído por cones, responsivo a cores. Esta propriedade de muitos campos magnocelulares aumentam a sensibilidade de mamíferos para detecção de movimento (LEE e SUN, 2009).

dizer que *o sistema parvocelular evoluiu para enfocar e examinar enquanto o magnocelular para vigiar e detectar.*

Na retina, os campos retinianos têm bordas muito irregulares, porém sofrem pouca sobreposição e, ao mesmo tempo, ajustam seus perímetros uns aos outros evitando ao máximo descontinuidades na sua superfície, a qual é completamente recoberta por um denso mosaico de campos receptivos (GAUTHIER et al., 2009, ver figura 01.08). Isto garante uma boa resolução espacial e temporal para a transdução da imagem de estímulos em movimento no campo visual (FRECHETTE et al., 2005).

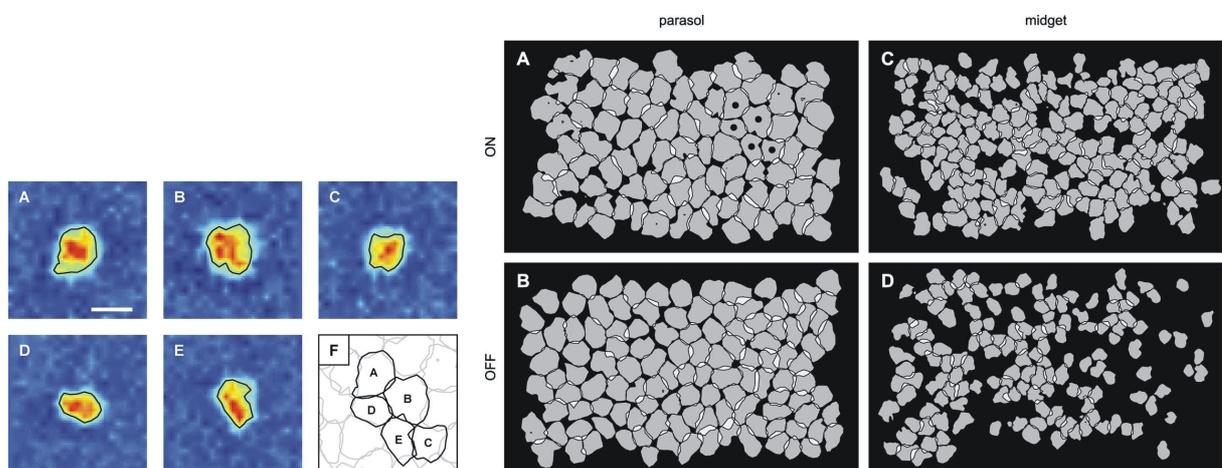


Figura 01.09. À esquerda, o mapeamento dos campos retinianos utilizando *spot* de luz. As tonalidades representam a frequência de resposta da célula ganglionar à estimulação local, sendo, quanto mais quente a cor, maior a taxa de resposta. À direita, quatro setores excêntricos da retina, com aproximadamente  $2,2 \text{ mm}^2$  da retina mapeados a distâncias entre 8 e 11 mm da fóvea, identificando campos receptivos magnocelulares centro *ON* e *OFF* (respectivamente A e B) e parvocelulares de centro *ON* e *OFF* (respectivamente, C e D). Ver GAUTHIER et al., 2009.

A segregação magno e parvocelular se mantém no relé talâmico no núcleo geniculado lateral dorsal do tálamo, chegando ao córtex visual primário respectivamente nas camadas  $4C\alpha$  e  $4C\beta$ . Então, uma complexa rede de interconexões se forma entre as camadas corticais de V1 para formação da variedade de campos receptores presentes neste córtex.

Como pode ser evidenciado nos estudos funcionais acima citados, o córtex visual retinotópico representa com fidelidade topográfica o campo visual,

apresentando maior resolução (campos receptores menores na retina) na porção central do mesmo. Os campos receptores de V1 e V2 foram extensivamente mapeados demonstrando uma distorção da retinotopia, dada por uma função logarítmica inversa da relação [campo visual (graus)] / [córtex visual primário (mm)], que corresponde inversamente ao tamanho dos campos receptores na retina (GATTASS et al., 1987). Veja no painel “D” da figura 01.04.

Apesar de sua refinada fidelidade topográfica com o campo visual, conferindo-lhe retinotopia, os campos receptores de V1 estudados em condições controladas exibem um comportamento qualitativo seletivo <sup>7</sup>. Desde os tempos de HUBEL e WIESEL (1962, 1968), nota-se que os campos receptores de V1 são muito mais sensíveis a bordas e contornos do que a diferenças de luminância, ou seja, respondem especialmente a atributos presentes no segmento de borda da imagem, tais como sua orientação (angulação radial). Muitos campos receptores demonstram seletividade quanto à direção de deslocamento de segmentos de imagem com determinada orientação (GATTASS et al., 2005; SHAPLEY et al., 2007, BOSKING, 2008; NAUHAUS et al., 2008).

---

<sup>7</sup> Esta nota de rodapé tem uma importância capital pois explicita, no nosso caso particular, como as condições de observação (ou seja, o contexto) influenciam as próprias observações. Como dito no texto acima, classicamente, desde a descoberta de HUBEL e WIESEL (1962), se estuda o comportamento de campos receptores em condições controladas, extremamente reduzidas e em animais sedados. Atualmente, tem-se estudado o comportamento dos campos receptores diante cenas naturais, complexas e diversas (por exemplo, DARRAGH et al., 2003, KAYSER et al., 2003; GUO et al., 2005; MALDONADO, 2007). Observa-se, nestes estudos, uma mudança ou até mesmo perda da seletividade de resposta dos campos receptores, comparando-se com aquelas condições controladas de estimulação. O comportamento dos CR pode ser muito mais plástico diante da complexidade contextual dos cenários reais, principalmente para as células simples, que passam a responder a diversas orientações em dependência da frequência espacial dos estímulos e, em algumas situações, respondendo a estímulos não orientacionais (DARRAGH et al., 2003). Complexas modulações da atividade dos campos receptores devido ao contexto têm sido observadas (GUO et al., 2005; PARADISO et al., 2006).

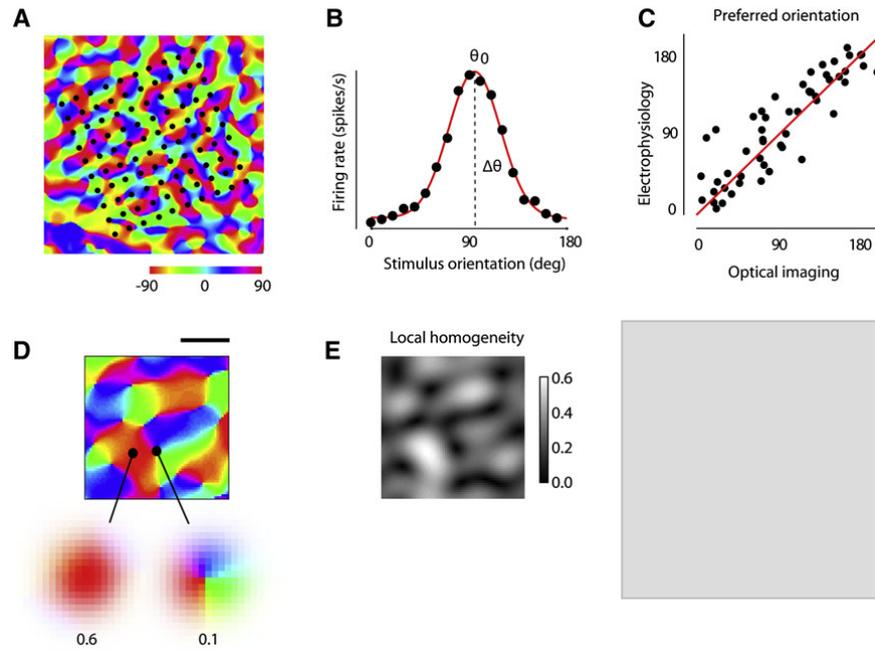


Figura 01.10. A: Panorâmica da superfície de V1 mostrando o mapa de orientação: cada cor representa uma coluna, região com células sensíveis a uma determinada orientação. B: Curva de resposta de uma célula às orientações possíveis demonstrando um comportamento normal. C: correlação entre eletrofisiologia e imageamento óptico funcional para a seletividade de segmentos corticais a orientações. D: detalhe do mapa de orientações destacando duas regiões com índices orientacionais correspondentes a um sítio seletivo e um sítio não-seletivo (*pinwheel*), respectivamente 0,6 e 0,1. E: mapa dos índices para uma determinada orientação no detalhe do mapa em D, nomeado como mapa de homogeneidade local (extraída de NAUHAUS et al., 2008). Em B, *firing rate (spikes/s)* = frequência de disparo (potenciais de ação por segundo); *stimulus orientation (deg)* = orientação do estímulo (graus). Em C, *preferred orientation* = orientação preferida; *electrophysiology* = eletrofisiologia; *optical imaging* = imageamento óptico. Em E, *local homogeneity* = homogeneidade local.

A taxa de resposta do campo receptor de V1 à inclinação de um segmento de imagem mostra uma distribuição gaussiana; a máxima taxa corresponde a orientação angular “preferida” desta célula, que, assim, demonstra um comportamento seletivo (veja figura 01.09, em NAUHAUS et al., 2008). As células sensíveis a orientações formam colunas de orientação, as quais organizam um mapa funcional de orientações na superfície do córtex visual primário, que é bem delimitado por conexões inibitórias colaterais para células sensíveis às demais orientações (LUND et al., 2003; NAUHAUS et al., 2008). Nas regiões limítrofes a várias orientações (*pinwheels*), estão células sem orientação definida, que podem ser aquelas que formam as células dos *blobs*, que não são orientacionais nem

direcionais (POLIMENI et al., 2007). Colunas com todas as diferentes orientações divergem de um *pinwheel* numa seqüência contínua de orientações contíguas, formando uma macro-unidade funcional de V1 chamada de hipercoluna, que poderia ser encarada como uma célula de detecção local da orientação de um bordo (HUBEL e WIESEL, 1977; LUND et al., 2003; TS'O et al., 2009).

Sobreposto ao mapa de orientações encontramos mapas de direcionalidade, formados por células sensíveis a direções específicas, células estas tanto simples quanto complexas (KISVÁRDAY et al., 2001, HIRSCH, 2003; YAO e JIN., 2007).

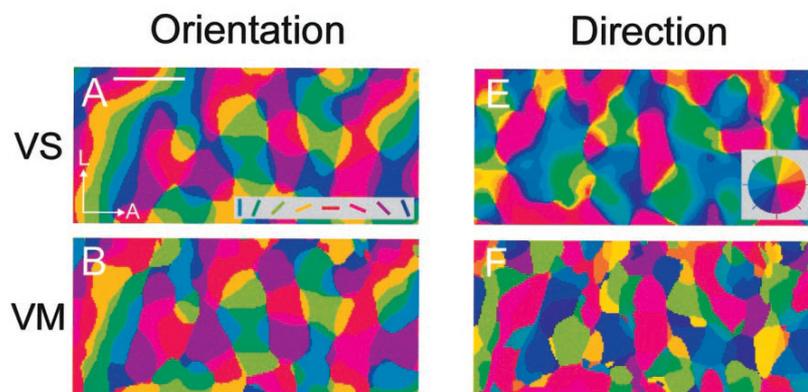


Figura 01.11. Construção de mapas funcionais para orientação (esquerda) e direcionalidade (direita) angulares na superfície de V1 através de duas metodologias distintas por somação vetorial (VS) e componente vetorial principal (VM), mapas estes obtidos com imageamento com DyE sensível a tensão elétrica (ver KISVÁRDAY et al., 2001). *Orientation* = orientação; *direction* = direção.

Mesmo observando evidências de fenômenos integrativos já em V1, a segmentação da representação do campo visual, complexo e contextualizado, em pequenas partes por módulos aparentemente discretos com sub-partes especializadas na codificação de pequenos segmentos dos contornos e das direções é um problema para a organização da reconstrução tanto de objetos como de movimentos pelos sistemas superiores. Sabemos que uma célula seletiva aumenta sua atividade quando sob um estímulo ótimo. Diante de um estímulo

complexo, diversas células, em diversos campos receptores de V1, estariam aumentando suas atividades em relação à atividade de base.

Porém, muito além de aumentar a sua atividade, as células dos campos receptores sincronizam-se entre si, mesmo aquelas responsivas a orientações ou direções diferentes, desde que reunidas sobre um mesmo estímulo do campo visual. Já no córtex visual primário, uma coletividade esparsa de unidades discretas, codificando fragmentos de um mundo, sincronizam suas atividades para reunir os fragmentos deste mosaico que compõem a representação de uma figura complexa projetada na retina, demonstrando, inclusive, sinergismo entre si (MONTANI et al., 2007). O sistema, a todo custo, busca reintegrar o que desintegrou (ECKHORN et al., 1988; SAMONDS et al., 2006).

Observamos uma grande segregação funcional já no córtex visual primário, que convive em paralelo com uma fiel representação retinotópica do que se encontra no campo visual. A coexistência da atividade qualitativa e topográfica poderia ser explicada pelas hipercolunas, que são grandes blocos de córtex que reúnem as possibilidades de representação de orientação e direção.

Mesmo sob um estímulo restrito, um determinado campo receptivo sincroniza seus circunvizinhos imediatos e, a longas distâncias, outros campos com mesma seletividade, através de conexões horizontais (MALACH et al., 1993; BOSKING et al., 1997, HESS et al., 2003); a coerência na atividade destas células também se relaciona à atividade de realimentação de centros visuais superiores (SMITH e KOHN, 2008). Como o EEG detecta oscilações sincronizadas, as células sincronizando suas atividades produziriam uma oscilação de potencial de campo local detectável pelo EEG ou MEG, atividade esta seletiva a determinado padrão de movimento ou contorno (KANEOKKE, 2006).

Outros trabalhos utilizando imageamento com Dye sensível a tensão para estudar coletividades em V1 (especificamente de células complexas) detectaram um padrão ao mesmo tempo topográfico e seletivo a orientações para barras em deslocamento (BOSKING et al., 2002; BENUCCI et al., 2007), conforme pode ser visto na figura 01.11. BOSKING e seus colaboradores (2002) demonstram que há resolução suficiente neste padrão de atividade híbrido para garantir uma representação satisfatória da posição de um estímulo no campo visual. Segundo BENUCCI, devem existir dois tipos de redes neurais funcionando paralelamente em V1, utilizando-se das mesmas células: uma específica para processamento de orientações, no domínio das formas, outra para processamento topográfico, no domínio do espaço. Esta conclusão se baseia no fato de que a atividade relativa à posição espacial do estímulo no espaço sofre propagação a uma velocidade de 0,3 m/s. Porém, não há propagação da atividade relativa à orientação espacial (a atividade de uma coluna de determinada orientação não se propaga para colunas de orientações progressivamente diferentes). A propagação de atividade relacionada à posição espacial do estímulo pode ser a manifestação de mecanismos integrativos colaterais intracorticais (importantes para o movimento, MIKAMI et al., 1986; BRINGUIER et al., 1999). Já o comportamento em aglomerado (*cluster*) da atividade relativa às orientações pode ser manifestação de circuitos colaterais inibitórios (importantes para a discriminação de formas, BUDD et al., 2001; JONES et al., 2001; SÈRIES et al., 2003; OKAMOTO et al., 2009).

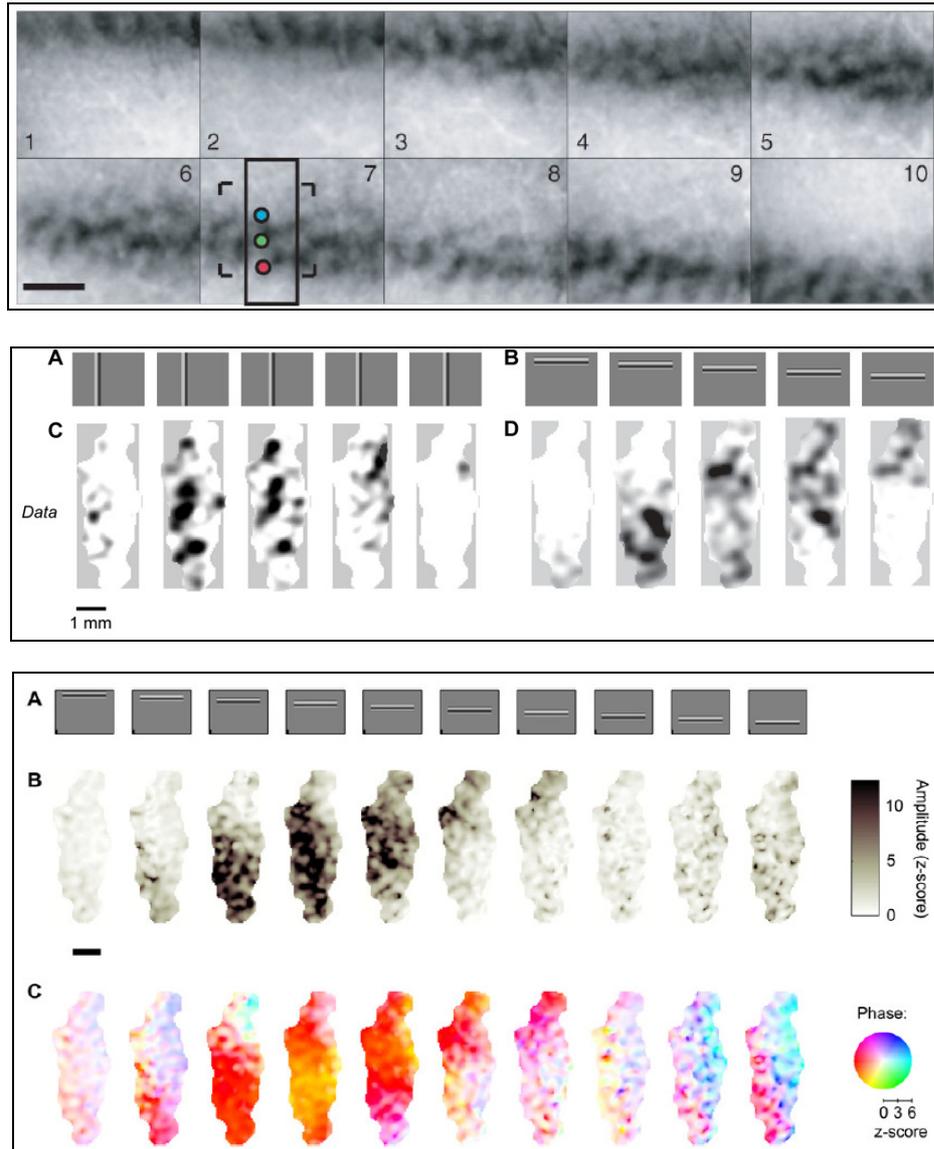


Figura 01.12. Topo: imageamento da atividade de V1 com Dye sensível a tensão elétrica, relativa à projeção de uma barra projetada em dez posições do campo visual que variam linearmente de 1 em 1 grau uma da outra. Observa-se o padrão heterogêneo da atividade, produzido pelas colunas de orientação que são seletivamente ativadas pela respectiva orientação do estímulo (BOSKING et al., 2002). Meio: Segmento de V1 em gato analisado através de imageamento com Dye sensível a tensão sob estímulos de barras em movimento. A segmentação é evidente pelas colunas direcionais (formadas por células complexas) ativadas seletiva e topograficamente pelo estímulo (ver BENUCCI et al., 2007). Embaixo: demonstração da variação espacial de intensidade e de fases da atividade cortical em função do tempo e da posição relativa ao estímulo, o que não acontece com variação de orientação do estímulo (ver BENUCCI et al., 2007).

Sumariando o que foi visto, tem-se que:

1. O sistema visual retinotópico é formado por unidades funcionais chamadas de campos receptores (CR). Estes campos receptores são mais discretos e segregados em estações como a retina, onde, apesar das influências laterais,

compõe um mosaico de células que transduz o campo visual em milhares de segmentos para o córtex visual primário. Os CR são unidades dinâmicas que conferem tanto ao córtex visual (V1, V2 e V3, principalmente) quanto à retina capacidade de representar com boa resolução a estrutura (forma) e a dinâmica (movimento no espaço) do conteúdo do campo visual.

2. A ilusão do movimento aparente tem sido correlacionada com um completamento cortical, dinâmico, demonstrando que a atividade retinotópica é modulada por processos integrativos. A continuidade da percepção de movimento, quando este é aparente, está inversamente relacionada ao contraste de luminância do objeto que se desloca no campo visual, contraste este segregado a duas vias distintas, originadas nas células ganglionares da retina: a magnocelular, mais rápida, sensível a baixas frequências espaciais e contraste de luminância, e a parvocelular, sensível a altas frequências espaciais e contraste de cor (pouco sensível ao contraste de luminância), mais lenta. Estas vias são consideradas os canais para transdução de informação relativa a movimento e forma, respectivamente. Logo, estímulos com alto contraste de luminância em relação ao seu contexto são transduzidos por ambas vias, as quais terminarão em circuitos diferentes de V1 que tratam a informação de forma diferente.

3. No córtex visual primário, coexistem campos receptores pequenos o suficiente para mapear o contexto visual – retinotopia, e colunas corticais altamente seletivas para orientação angular e direção de deslocamento de segmentos dos bordos das imagens, transduzidos nos campos receptores retinianos. Entre as propriedades dos campos receptores espaciais, encontramos a dispersão bidimensional da atividade puntual, denunciada pelas *traveling waves*, uma

propriedade que deve ser importante para a integração temporal e espacial da atividade retinotópica para a percepção do movimento como um *continuum*.

Assim, nesta tese, desenvolvemos um método para mapear funcionalmente o córtex visual retinotópico através de potenciais relacionados a eventos (PRE), obtidos com eletroencefalografia. Estes eventos são movimentos, tanto aparentes quanto reais, de um estímulo redondo ao longo de uma trajetória circular isocêntrica, projetados no campo visual binocular.

Variamos a luminância deste estímulo em movimento obtendo dois contrastes distintos, percebidos como movimento contínuo e descontínuo. Estes contrastes foram apurados através de testes psicofísicos para determinação do limiar perceptual entre continuidade e descontinuidade do movimento aparente em função da velocidade, contraste modular (Mitchelson) e polaridade do contraste (experimento 01).

Através de estímulos compondo *flashes* e movimentos, cujo contraste foi modulado, estudamos a representação da atividade magnocelular (relativa às colunas direcionais) e parvocelular (relativa às colunas orientacionais) uma vez determinando que os PRE são retinotópicos. Para isto, aplicamos movimento circular a estes estímulos com contrastes diferentes, velocidades diferentes, e pontos de partida do movimento diferentes. Obtemos os PRE relativos a estes padrões de movimento e estímulo, determinando um PRE que descreve a dinâmica da atividade no córtex visual retinotópico. Para apurar a natureza deste PRE, realizamos estimulação com *flashes* em alta frequência (30 Hz) sobre os pontos de deslocamento do estímulo sobre as trajetórias, obtemos os PRE para cada posição e simulamos uma onda de movimento integrando os PRE dos *flashes* no tempo e

espaço, comparamos as ondas originais com os modelos das simulações (experimento 02).

Para apurar o comportamento dos PRE relativos ao movimento em face à descontinuidade deste e para tentar definir a latência do PRE relativo ao movimento, testamos as trajetórias com uma interrupção (descontinuidade) de 90 graus e comparamos com as ondas relativas a trajetórias integrais, buscando através do ponto médio do pico de diferença entre ambas ondas, uma estimativa da latência das mesmas. Realizamos novas simulações e comparações com os PRE relativos aos *flashes* (experimento 03).

Para comparar o comportamento do córtex visual retinotópico sujeito ao movimento aparente (alto e baixo contraste) e o movimento real, realizamos registros eletroencefalográficos sob estimulação através de um movimento real com trajetória e velocidade características do movimento aparente utilizado no experimento 02. Sob estas condições experimentais, realizamos estimulação com flashes buscando, desta vez, comparar os PRE relativos ao movimento real com modelos de integração espaço-temporal de atividade local estática (experimento 04).

Com estes experimentos, buscamos responder as seguintes questões:

1. Através do EEG, podemos obter um PRE que reflète o movimento no córtex visual retinotópico?
2. Através deste PRE, manipulando contraste (e, com isto, selecionando atividade magno), podemos correlacionar atividade cortical retinotópica com a percepção de um movimento como contínuo ou descontínuo?

3. O movimento, seja aparente ou real, é uma reconstrução interna de uma sucessão de atividades focais dos respectivos campos receptores?

Nas próximas páginas, dividiremos esta tese por experimentos, onde dentro de cada seção, haverá uma respectiva metodologia, resultados e conclusões. Ao final do texto, encerramos com uma breve discussão geral sobre nossos achados e o que a literatura tem mostrado.

## 2 EXPERIMENTO 1: DETERMINAÇÃO DO LIMIAR DE PERCEPÇÃO DA CONTINUIDADE DO MOVIMENTO APARENTE.

O objetivo específico deste experimento *é determinar o limiar perceptual para julgamento do movimento como contínuo ou descontínuo*, para estabelecermos valores de contrastes correlacionados com tais julgamentos, para os próximos experimentos.

### 2.1 Metodologia

Através de um teste psicofísico de resposta forçada, os voluntários eram requeridos a dizer se determinado padrão de movimento era percebido como contínuo ou descontínuo. Variando o contraste de Mitchelson e a velocidade de deslocamento de um círculo em uma trajetória semi-circular, o limiar perceptual de continuidade e descontinuidade do movimento foi determinado.

#### 2.1.1. Voluntários

Contamos com a participação de 25 voluntários de ambos os sexos, com idade variando entre 20 e 51 anos (média 21,76 anos), que se encaixam nos seguintes critérios de inclusão <sup>8</sup>:

- a. Idade entre 18 e 65 anos,
- b. ausência de relatos de doenças oculares, retinianas ou de vias visuais,

---

<sup>8</sup> Utilizamos estes mesmos critérios de inclusão e exclusão nos demais experimentos

- c. ausência de alterações de refração visual ou alterações devidamente corrigidas,
- d. ausência de relatos de doenças neurológicas ou mentais,
- e. ausência de relatos de doenças que possam afetar a função visual.

Os critérios de exclusão da amostra para os indivíduos pré-selecionados foram os seguintes:

- a. apresentarem alteração de latência ou amplitude do componente P100 ao exame de potencial evocado visual com reversão de padrão.
- b. Apresentar alterações no eletroencefalograma.
- c. Apresentarem alterações ao exame clínico sumário de campimetria visual.
- d. Demonstrarem dificuldade de compreensão do experimento bem como do TCLE em anexo, independente de concordarem ou não com o TCLE,
- e. Estar em uso de medicações durante o período do experimento (sejam medicações de uso contínuo ou temporário)
- f. Apresentarem sinais de intoxicação por substância psicoativa ou relato de uso das mesmas nas 48 horas precedentes ao teste.

### *2.1.2 Estímulos*

Em um monitor com um tubo de raios catódicos (TRC) de 17" projetamos os movimentos sobre um fundo cinza de luminância  $6,85 \text{ cd/m}^2$  medida com uma célula

fotoelétrica encostada diretamente na superfície do monitor, obtido com a intensidade de branco igual a 150-150-150, no padrão *Red-Green-Blue* (RGB) digitalizado, que varia numa escala de 0-0-0 (preto) a 255-255-255 (branco) para os três canhões do monitor TRC.

No centro do monitor, havia um ponto de fixação vermelho, ao redor do qual um círculo cheio com 2 cm de diâmetro deslocava-se por uma trajetória semicircular, um arco com 4,5 cm de raio e 270° de extensão.

Para produzir o movimento aparente, a imagem de fundo e o ponto de fixação permaneciam inalterados, enquanto o estímulo circular deslocava-se ao longo da trajetória estabelecida, mudando sua posição angular (o *frame*) a cada 16 milissegundos (taxa de *refresh* igual a 60Hz). A posição angular dentro da trajetória radial que marcava o início do deslocamento circular era aleatória, assim como as demais condições do estímulo:

a) contraste: variamos a intensidade de branco do estímulo de 5 em 5 unidades RGB digitais para os três canhões do monitor, partindo de 100-100-100 até 200-200-200, mantendo-se o valor de fundo em 150-150-150. Obtivemos luminâncias estáveis, observadas na Tabela 01, que geraram os valores de contraste, segundo a equação de Michelson:

$$\frac{I_{\max} - I_{\min}}{I_{\max} + I_{\min}},$$

onde  $I_{\max}$  é a luminância máxima, e  $I_{\min}$  é a luminância mínima.

b) taxa de deslocamento (velocidade do movimento aparente): variamos a taxa de deslocamento através da variação da distância angular entre duas posições sucessivas na trajetória. Ou seja, quão mais distantes duas posições, maior a

velocidade do estímulo no movimento aparente. Utilizamos três distâncias angulares,  $6^\circ$ ,  $5^\circ$  e  $4,5^\circ$ , que produziam velocidades angulares de  $360^\circ/\text{s}$ ,  $300^\circ/\text{s}$  e  $270^\circ/\text{s}$ , respectivamente. Estas velocidades correspondem a 1 Hz, 0,84 Hz e 0,75 Hz de frequência de estimulação.

c) sentido de deslocamento: o movimento poderia ser em sentido tanto horário quanto anti-horário. Este parâmetro não foi considerado condição para agrupamento e análise de resultados.

#### 2.1.2.1 Determinação da curva de luminância do Monitor TRC

Apesar da inexistência de especificações técnicas quanto a intensidade de emissão luminosa pelo monitor em função do sinal digital de entrada, determinamos a curva de luminância do monitor enquanto este encontra-se nas condições dos demais experimentos.

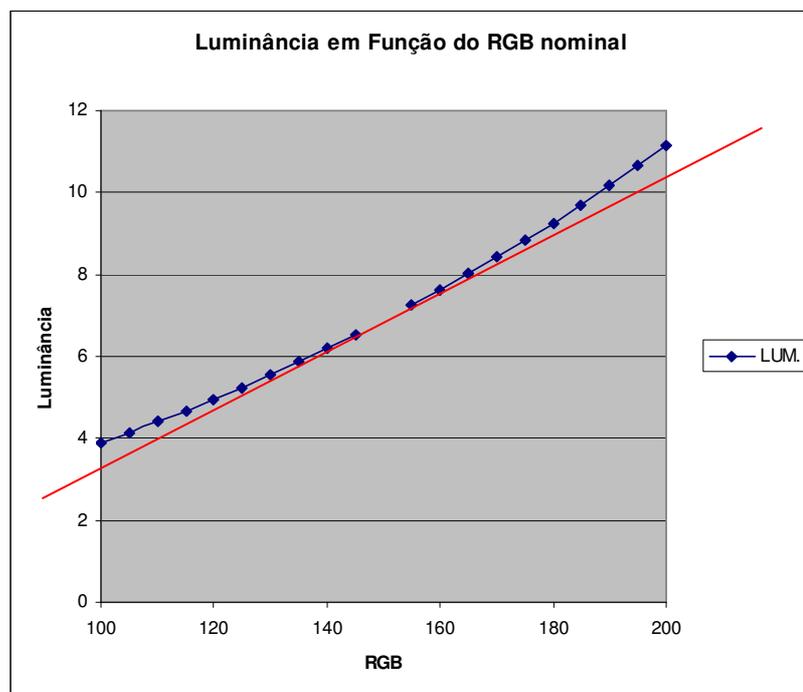


Figura 02.01. Curva de luminância do monitor TRC em função dos valores nominais RGB de intensidade, que variaram de 100 a 200. O segmento de reta vermelho é o coeficiente médio de inclinação da curva, mostrando seu comportamento logaritmico, dadas maiores variações de luminância com o incremento dos valores RGB.

Observamos que a razão [luminância]:[valores RGB] não é linear e, sim, uma curva logarítmica, mais retificada com valores RGB abaixo de 150 e mais inclinada com valores RGB acima de 150. Observe a figura 02.01:

Tabela 01. Intensidade RGB, luminância e contraste dos estímulos adotados.

Intensidade			Luminância (cd) do estímulo	Contraste (Michelson) com o background
Red	Green	Blue		
100	100	100	3,88	-0,76546
105	105	105	4,14	-0,65459
110	110	110	4,4	-0,55682
115	115	115	4,68	-0,46368
120	120	120	4,96	-0,38105
125	125	125	5,23	-0,30975
130	130	130	5,55	-0,23423
135	135	135	5,88	-0,16497
140	140	140	6,19	-0,10662
145	145	145	6,53	-0,049
155	155	155	7,26	0,056474
160	160	160	7,62	0,10105
165	165	165	8,01	0,144819
170	170	170	8,43	0,187426
175	175	175	8,83	0,224236
180	180	180	9,26	0,260259
185	185	185	9,7	0,293814
190	190	190	10,16	0,325787
195	195	195	10,65	0,356808
200	200	200	11,15	0,38565

Observação: da coluna, intensidade, as sub-colunas da esquerda e da direita ("Red" e "Blue") estão sombreadas com as respectivas intensidades de branco no padrão RGB, enquanto a coluna do meio ("Green") está sombreada com a intensidade de branco do fundo (no padrão RGB, o valor 150-150-150 = luminância 6,85 cd/m<sup>2</sup>).

Veja a figura 02.01 onde os estímulos e as trajetórias do deslocamento são projetadas. Na figura 02.02, tem-se uma visão do nosso experimento.

### 2.1.3. Procedimento de testagem

Numa sala escura, o voluntário assenta-se em uma poltrona confortável, de braços, e apóia o queixo em um fixador de cabeça, o qual assegura uma distância nasion-tela de 40 cm de um monitor TRC de 17". Nesta distância, raio da trajetória e o diâmetro do estímulo, em graus, ficam em  $6,5^\circ$  e  $2,5^\circ$ . No centro da tela, há um ponto de fixação no qual o sujeito deve manter o olhar. As trajetórias ocorrem tendo este ponto como centro. Para iniciar cada trajetória, o sujeito deve clicar um botão do *mouse*, quando surge no ponto de fixação a letra "M" vermelha. Após pressionado um dos botões, imediatamente ocorre a estimulação, cujas características (velocidade angular, contraste do estímulo, sentido, ponto inicial) são aleatórias. Após cada trajetória, aparecem imediatamente na tela as letras "R" e "A", respectivamente à esquerda e à direita do ponto de fixação. Estas letras são a indicação de qual botão do *mouse* (esquerdo ou direito) o sujeito deve clicar para declarar seu julgamento quanto à natureza do movimento: se real (ou contínuo), se aparente (ou descontínuo). Uma resposta sempre é exigida. Logo, contamos com um protocolo de *respostas forçadas para duas escolhas*. Cada padrão de movimento é apresentado por cinco vezes em ordem aleatória, porém nunca consecutivo. A figura 02.02 exibe os estímulos e as trajetórias do deslocamento empregados (neste caso, apenas não realizamos o registro de EEG).

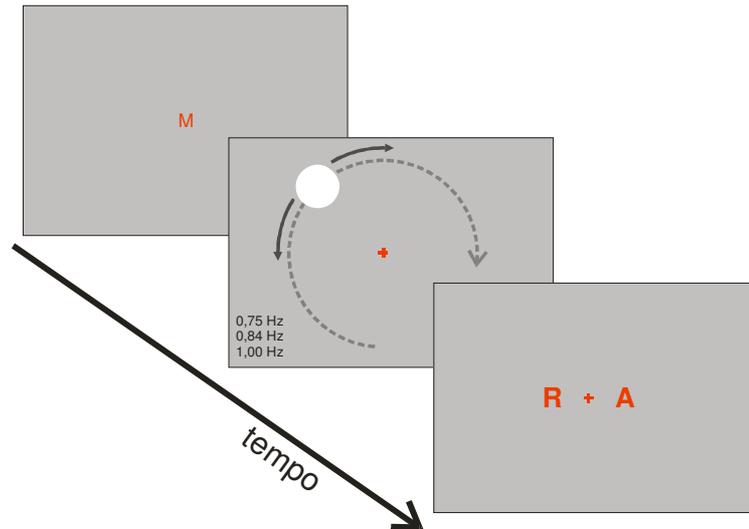


Fig 02.02. Após pressionar o botão do mouse sob indicação do aparecimento da letra “M” (primeiro painel), um estímulo circular de 2,5° de diâmetro, de luminância variável, percorre em sentido horário ou anti-horário 270° na tela numa trajetória circular, iniciando este deslocamento em uma posição angular aleatória. O estímulo pode se deslocar com frequências de 0,75Hz, 0,84Hz e 1,00Hz. Logo após, as letras R e A aparecem na tela (terceiro painel), quando o voluntário deve forçosamente dizer se o movimento foi contínuo (R, real) ou descontínuo (A, aparente) pressionando respectivamente ou o botão esquerdo ou o direito do mouse.

#### 2.1.4. Análise descritiva dos resultados

Realizamos a média geral das respostas dos voluntários, agrupadas as duas condições: contraste positivo e negativo e velocidade do movimento. Registramos a taxa de respostas do tipo “real” em função da taxa de contraste do estímulo, segundo a equação de Michelson (veja na tabela 2.1). Como o objetivo deste experimento é assegurar experimentalmente que estaremos trabalhando com dois contrastes que produzam movimento aparente contínuo e descontínuo, não utilizamos testes estatísticos nem ao menos análises descritivas de dispersão ou análise de distribuição de frequências.

## 2.2 Resultados

Os sujeitos da amostra, em média, desempenharam um comportamento expresso numa função sigmóide, típica em experimentos psicofísicos de tempo de reação ou escolha forçada. Expressamos os resultados como proporção de resposta “REAL”, ou seja, de julgamento se o movimento aparece como contínuo. Sobreposemos as curvas para contrastes positivos (estímulo com valor RGB maior que o fundo) e contrastes negativos (estímulo com valor RGB menor que o fundo). As figuras 02.03 a 02.05 trazem as curvas de respostas “REAL” para as três condições de velocidade do estímulo. Destacamos nas curvas o limiar psicofísico: ponto onde a proporção de respostas “REAL” é igual a 0,50, variável que nos indica o quão similares são os comportamentos em função da velocidade angular do estímulo.

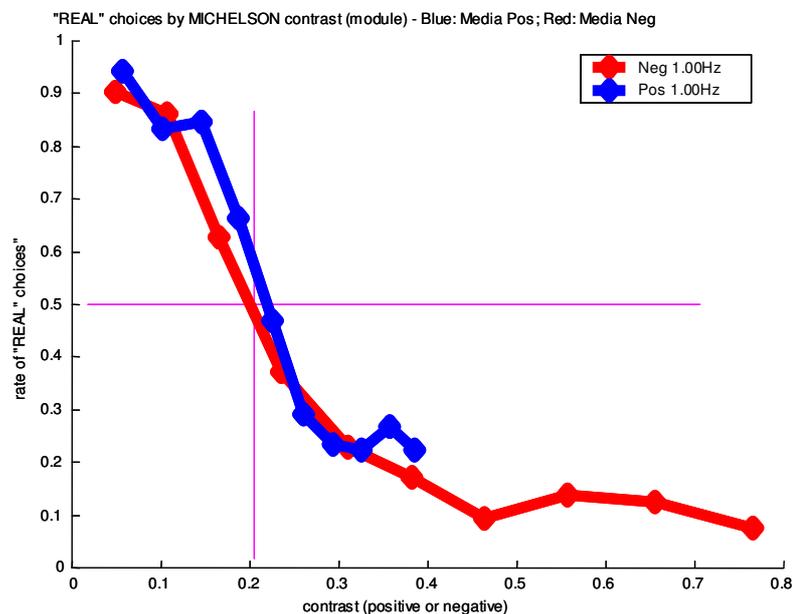


Fig 02.03. Curva da proporção de respostas “REAL” (movimento identificado como contínuo) em função do contraste de Michelson para estímulo com frequência de translação de 1,0 Hz (n = 25).

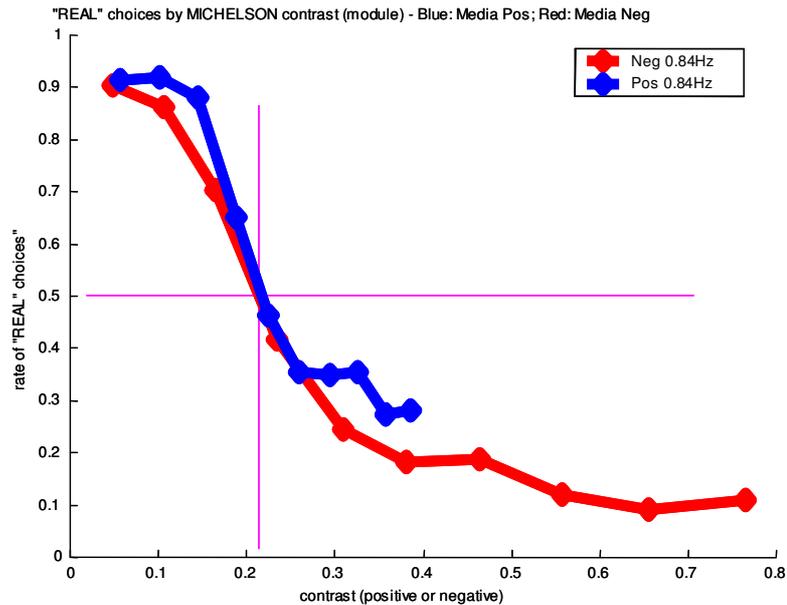


Fig 02.04. Curva da proporção de respostas “REAL” (movimento identificado como contínuo) em função do contraste de Michelson para estímulo com frequência de translação de 0,84 Hz (n=25).

Observamos que o valor de contraste de Michelson para o limiar psicofísico (0,50) é praticamente o mesmo para as três condições, variando entre 0,205 e 0,225 (positivo e negativo), que corresponde aproximadamente a intensidades RGB 175-175-175 e 130-130-130, considerando o padrão de luminância adotado para o fundo.

O valor extremo de contraste para percepção de continuidade (90% de respostas concordantes) gira em torno de 0,05 (correspondendo a valores RGB de 145-145-145 e 155-155-155). O valor extremo de contraste para percepção de descontinuidade no movimento não foi linear à escala de valores RGB utilizada, devido à não linearidade da razão [valor RGB]:[luminância do monitor TRC], a qual foi descrita na metodologia. Como a luminância varia mais com valores RGB abaixo de 150-150-150, o contraste com o background, por sua vez, também varia mais. Isto explica por que a curva de contrastes positivos de Michelson é mais curta que a curva de contrastes negativos. Apesar disto, ambas curvas mantêm um perfil

idêntico. Por extrapolação, podemos perceber que a percepção de continuidade não parece depender da polaridade do contraste.

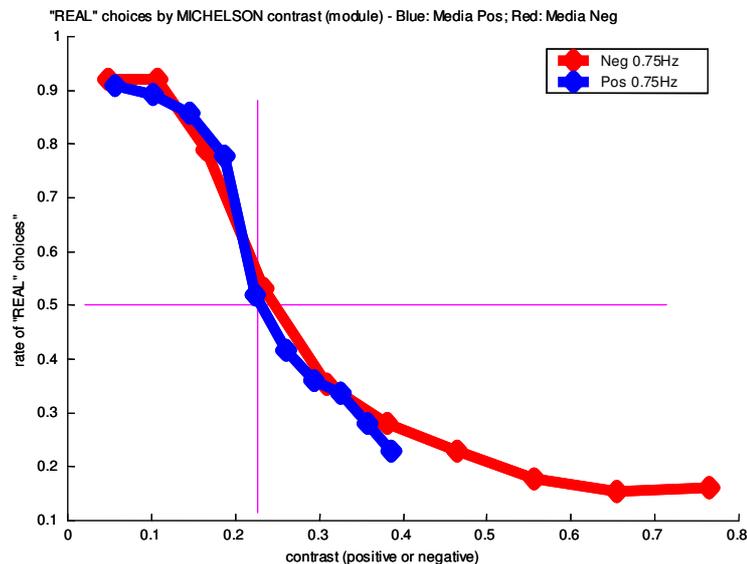


Fig 02.05. Curva da proporção de respostas “REAL” (movimento identificado como contínuo) em função do contraste de Michelson para estímulo com frequência de translação de 0,75 Hz (n=25).

## 2.3 Conclusões

Claramente, o contraste influi na percepção subjetiva de continuidade, o que foi denotado através do estudo de uma amostra de 25 pessoas, o qual já se esboça no comportamento dos indivíduos da amostra.

Não testamos estatisticamente a influência da velocidade no comportamento das amostras. Porém, a sabida influência da velocidade na percepção de continuidade do movimento aparente também aparece neste experimento.

Com base nestes resultados, podemos utilizar valores RGB 155-155-155 e 200-200-200 para os estímulos nos próximos experimentos a fim de considerar seus deslocamentos respectivamente como movimentos contínuos e descontínuos, independente da variação de velocidade angular adotada (300 °/s e 433 °/s).

### **3 EXPERIMENTO 2: REGISTRO DE PRE RELATIVO A TRAJETÓRIAS CIRCULARES DE MOVIMENTO APARENTE DESCONTÍNUO E CONTÍNUO E *FLASHES* DE ALTO E BAIXO CONTRASTE.**

Os objetivos específicos deste experimento são; (1) descrever um PRE que manifeste a representação retinotópica do movimento e que seja esta representação sensível ao contraste; (2) correlacionar estes PRE do movimento em baixo e alto contraste com o resultado da integração espacial e temporal dos flashes.

#### **3.1 Metodologia**

##### *3.1.1 Voluntários*

Contamos com a participação de 6 voluntários (quatro homens e duas mulheres), com idade variando entre 20 e 33 anos (média 22,34 anos), que se encaixam nos mesmos critérios de inclusão e exclusão enumerados para o experimento 01.

##### *3.1.2 Estímulos*

Utilizamos o mesmo monitor TRC do experimento 01, onde um estímulo circular percorre uma trajetória circular cujo centro é o ponto de fixação sobre um fundo cinza de luminância 6,85 cd. As dimensões do círculo e trajetória são as mesmas para o experimento 01. Contudo, o deslocamento do estímulo, agora, é ininterrupto. O estímulo realiza 30 ciclos completos de translação ao longo da

trajetória, sem variações. A figura 03.01 traz as características da estimulação. A taxa de apresentação de *frames* também foi de 60 Hz, mantendo-se também inalterados o ponto de fixação e fundo.

Conforme a figura 03.01 e tabela 03.01, os parâmetros que condicionaram a estimulação (e foram considerados na análise dos resultados), referentes a contraste, trajetória e taxa de deslocamento (ou apresentação) do estímulo foram os seguintes:

a) padrão de apresentação de estímulo: o estímulo ou era apresentado monotonicamente em posições sucessivas, gerando percepção de movimento, ou então em posições semi-aleatórias, não gerando percepção de movimento (*flashes*). No caso da apresentação do estímulo em posições sucessivas (“movimento”), o estímulo não se apresenta duas vezes em uma mesma posição dentro do mesmo ciclo de translação. Do mesmo modo, no caso da apresentação semi-aleatória, o estímulo só se apresenta novamente na mesma posição em um novo ciclo de apresentações, ou seja, o sorteio da posição de apresentação do estímulo se dá sem reposição das posições anteriormente sorteadas. A taxa de apresentação de estímulos para os padrões seqüenciais foi de 60Hz, enquanto que a taxa de apresentação de estímulos para o padrão semi-aleatório foi de 30 Hz: um frame com um estímulo (16,67 ms) e um frame sem estímulo (16,67 ms).

b) contraste: utilizamos duas taxas de contraste em relação ao fundo, segundo a equação de Michelson: 0,056, denominado “estímulo de baixo contraste”, e 0,38, denominado estímulo de alto contraste.

c) números de posições de estimulação por ciclo (velocidade do movimento aparente): os estímulos, apresentados a uma freqüência de 60 Hz, foram projetados em 72 ou 50 posições por cada ciclo (seja seqüencial ou aleatório). No caso da

apresentação em posições sucessivas, geramos movimento com velocidades angulares aparentes de  $300^\circ$  e  $433^\circ$ /segundo, relativas a freqüências de translação, respectivamente, de 0,83 Hz e 1,2 Hz. Trabalhamos, assim, com distâncias angulares de  $5^\circ$  e  $7,2^\circ$ .

d) sentido de deslocamento: o movimento poderia ser em sentido tanto horário quanto anti-horário, em se tratando de apresentação seqüencial do estímulo (movimento). No caso de apresentação em posições semi-aleatórias, não há sentido de deslocamento.

e) posição inicial de apresentação do estímulo: seja em apresentação seqüencial ou semi-aleatória, a posição inicial variou entre a posição 01 e a posição 20, as quais correspondem respectivamente ao marco  $0^\circ$  (ponto médio da metade direita do estímulo circular) ou a  $100^\circ$  (ou  $144^\circ$ ) deste marco, para trajetórias com 72 (ou 50) posições do ponto. Logo, se a trajetória tem sentido horário, as posições angulares do início da apresentação para trajetórias com 50 e 72 posições são, respectivamente,  $260^\circ$  e  $216^\circ$ . Como são agrupados 30 ciclos de uma mesma condição, a posição inicial é notada apenas ao iniciar-se o primeiro ciclo.

A tabela 03.01 traz as 20 condições experimentais de estimulação, baseadas na combinação destes cinco parâmetros. Esta tabela norteará as explanações sobre observações e resultados.

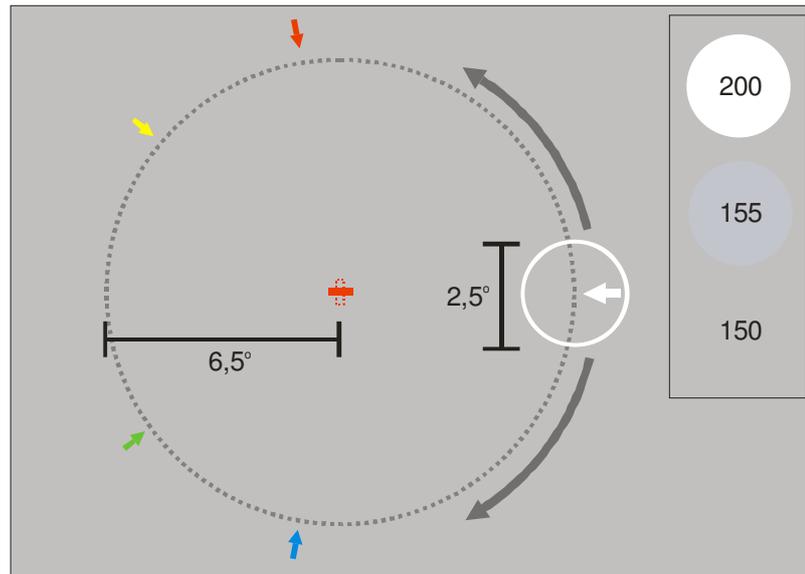


Figura 03.01. Estímulo, trajetória e fundo. Um estímulo de diâmetro  $2,5^\circ$  se desloca em uma trajetória circular de raio  $6,5^\circ$  no sentido horário ou anti-horário (setas em arco cinzas). No centro da trajetória, há um ponto de fixação retangular, vermelho, com  $0,25^\circ \times 0,10^\circ$  que muda sua orientação em  $90^\circ$  num período aleatório entre 4 e 8 segundos, evocando no sujeito a reação de pressionar o botão do *mouse* o mais rapidamente possível. As setas voltadas para a trajetória representam os pontos de partida do estímulo na trajetória: branca: 0 grau para todas velocidades angulares, vermelho e azul, para velocidade angular de  $300^\circ/s$  (respectivamente no sentido anti-horário e horário, a  $100^\circ$  e  $260^\circ$ ), e amarela e verde para velocidade angular de  $433^\circ/s$  (respectivamente no sentido anti-horário e horário, a  $144^\circ$  e  $216^\circ$ ). No quadro em destaque no canto superior direito da figura, estão os padrões de contraste utilizados, onde 200 representa a intensidade RGB do estímulo de maior contraste, 155 a intensidade RGB do estímulo de menor contraste e 150 a intensidade RGB do fundo.

Tabela 03.01 – condições de estimulação baseadas nos cinco parâmetros da mesma.

CONDIÇÃO	PARÂMETRO				
	A Apresentação	B contraste	C ciclo	D sentido	E início
2#01	Sequencial	Alto	1,2Hz	Horário	0 grau
2#02	Sequencial	Alto	1,2Hz	Horário	260 graus
2#03	Sequencial	Alto	1,2Hz	Anti-Horário	0 grau
2#04	Sequencial	Alto	1,2Hz	Anti-Horário	100 graus
2#05	Aleatória	Alto	1,2Hz	NA (*)	NA
2#06	Sequencial	Alto	0,83Hz	Horário	0 grau
2#07	Sequencial	Alto	0,83Hz	Horário	216 graus
2#08	Sequencial	Alto	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau
2#09	Sequencial	Alto	0,83Hz	Anti-Horário	144 graus
2#10	Aleatória	Alto	0,83Hz	NA	NA
2#11	Sequencial	Baixo	1,2Hz	Horário	0 grau
2#12	Sequencial	Baixo	1,2Hz	Horário	260 graus
2#13	Sequencial	Baixo	1,2Hz	Anti-Horário	0 grau
2#14	Sequencial	Baixo	1,2Hz	Anti-Horário	100 graus
2#15	Aleatória	Baixo	1,2Hz	NA	NA
2#16	Sequencial	Baixo	0,83Hz	Horário	0 grau

2#17	Sequencial	Baixo	0,83Hz	Horário	216 graus
2#18	Sequencial	Baixo	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau
2#19	Sequencial	Baixo	0,83Hz	Anti-Horário	144 graus
2#20	Aleatória	Baixo	0,83Hz	NA	NA

(\*) NA = não se aplica

### 3.1.3 Procedimento de testagem

A sala, instalações e a disposição do sujeito diante o monitor TRC são as mesmas do experimento 01. Durante a apresentação das condições, ocorre em paralelo um exercício atencional envolvendo o ponto de fixação. Num período aleatório que varia entre 4 e 8 segundos, o ponto de fixação, uma pequena barra vermelha de dimensões  $0,25^\circ \times 0,10^\circ$  muda de orientação em  $90^\circ$  no ponto de fixação. O sujeito é orientado a pressionar qualquer botão do *mouse* tão logo perceba uma mudança na orientação da barra. Este exercício é monitorado pelo tempo de reação, indicando se o sujeito está atento ou mesmo sonolento durante os testes, quando observamos o padrão de ondas no EEG em concomitância com os tempos de reação. Os tempos de reação foram gravados para serem utilizados como critério de exclusão de dados na análise dos resultados, posteriormente.

As condições descritas na tabela 03.01 são apresentadas aleatoriamente ao sujeito. O conjunto de todas as condições executadas chamamos de “teste”. Em cada condição, são apresentados 30 ciclos de estimulação conforme os parâmetros. As condições de apresentação semi-aleatória (#5, #10, #15, #20) foram repetidas uma vez dentro de cada teste, para aumentar a amostragem. Assim, são, na verdade, 24 condições apresentadas (quatro delas repetidas). Entre o término e início de cada condição, o ponto de fixação foi apagado permanecendo o fundo na tela por dois segundos, findos os quais a letra “M”, vermelha, aparece no lugar do

ponto de fixação, indicando que a próxima condição está pronta para começar quando o sujeito pressionar qualquer botão do *mouse*.

Executamos pelo menos 10 (dez) testes com cada sujeito. Como cada teste dura pelo menos 13 minutos, os 10 testes foram realizados em 2 ou 3 sessões para cinco dos seis sujeitos. Cada sessão se deu sob as mesmas condições ambientais. Entre as condições, o sujeito está livre para descansar. Quaisquer intervenções que se fizerem necessárias durante o teste (como, por exemplo, recolocação de um eletrodo de registro de EEG) são executadas entre condições.

Durante os testes, o sistema de estimulação emite continuamente um sinal de sincronização (*trigger*) em forma de pulsos para o eletroencefalógrafo quando o estímulo é apresentado em cada posição. Logo, o *trigger* muda seu estado (*ON* ou *OFF*) quando o estímulo muda de lugar na tela, o que ocorre a cada 16,67 ms ou 33,33 ms.

Todo o procedimento de cada teste é anotado em um livro próprio, bem como as intercorrências durante o mesmo.

#### *3.1.4 Registro do eletroencefalograma*

Para captação de sinais, utilizamos o sistema BrainNet BNT-36 (*EMSA*, Rio de Janeiro), que conta com 20 canais referenciados por 2 eletrodos auriculares (A1 e A2, os quais, em nossos experimentos, foram colocados sobre a proeminência dos ossos mastóideos). Com estes 20 canais, preparamos nos sujeitos montagem com derivações monopolares, seguindo o sistema internacional 10-20 de posicionamento de eletrodos (figura 03.02). Este equipamento conta com aferição de impedâncias intrínseca.

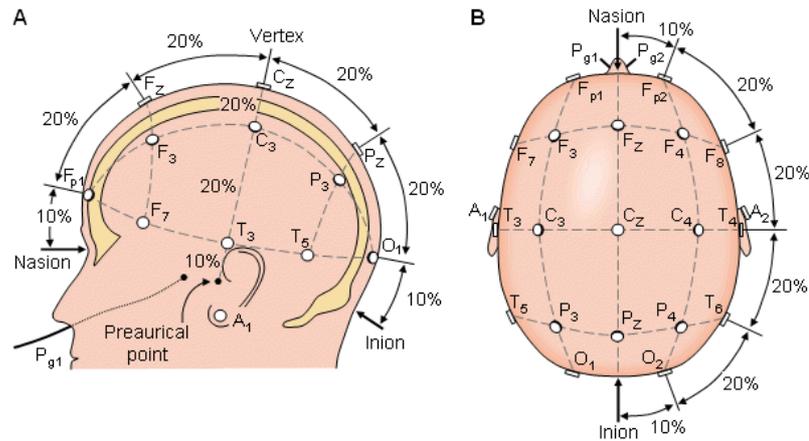


Fig 03.02. Montagem 10-20 (MALMIVUO e PLONSEY, 1995) .

O sinal de trigger é registrado por um canal específico existente no eletroencefalógrafo, chamado de TRIGG. Com um sistema computacional dedicado (*AcquireEEG*, desenvolvido pelo prof. Dr. Mauricio Cagy, da Universidade Federal Fluminense), realizamos as aquisições dos sinais com uma taxa de amostragem de 600 Hz, filtros digitais passa-alta e passa-baixa configurados para uma janela de 0,1 a 35 Hz, e *Notch* (para frequência de 60Hz). Cuidamos para que as impedâncias fossem mantidas abaixo dos 5,0 k $\Omega$ , enquanto que a literatura preconiza valores até 10,0 k $\Omega$ .

### 3.1.5 Processamento *off-line* dos sinais

#### 3.1.5.1 Tratamento e filtragem *off-line* dos sinais

O sinal é inicialmente tratado com dois dispositivos *off-line* automáticos:

a) filtro passa-alta para eliminação de oscilações de sinal de período maior de 02 segundos presentes em todos os canais, geralmente relativas a variações na tensão de base do sistema como um todo. Este filtro é implementado com uma

função de suavização por convolução a partir de uma curva gaussiana com extensão de 1200 pontos (2 segundos), que suaviza o traçado isolando as oscilações de frequência menor que 0,5 Hz. Estas oscilações correspondem às variações da tensão de base. Subtraímos do sinal de base tais ondas, ajustando, assim, o sinal.

b) filtro de amplitude, que elimina do traçado todos os trechos de amplitude modular maior que 2 desvios-padrões da média de amplitude do sinal para o respectivo canal. Neste caso, o valor de cada ponto eliminado é convertido em um NaN (*not-a-number*), elemento não numérico que não é computado em operações matemáticas. Assim, os pontos NaN são excluídos das amostras no caso de operações como média. Por este método, não mais do que 3% do sinal é descartado.

Sendo assim, ainda descartamos manualmente os trechos de sinal que continuam a apresentar anomalias, como variações bruscas e isoladas da tensão de base, estáticas de alta frequência e amplitude, durante um exame do sinal bruto. Os pontos do sinal referente às condições que apresentaram determinadas intercorrências anotadas durante os testes também são convertidos em NaNs. Descartamos:

a) o sinal correspondente ao canal que sofreu aumento da impedância para valores superiores a 10 k $\Omega$  durante determinada condição;

b) o sinal correspondente a todos os canais quando um dos eletrodos de referência auricular se desprende ou sofre aumento para mais de 10 k $\Omega$  durante uma testagem;

c) o sinal correspondente a condições onde a freqüência de tempos de reação no exercício psicofísico maiores do que 0,7 s é maior do que a média mais dois desvios-padrões da amostra.

Não excluimos trechos de sinal observando o espectro dominante de freqüências, uma vez que não há critério teórico ou empírico para determinar, por exemplo, uma taxa de banda alfa (8 a 12 Hz) que seja *outlier*, observando a natureza do nosso experimento. Acreditamos que o comportamento (sensível tanto a desatenção, sonolência quanto inobservância às orientações do teste) seja um critério seguro para determinar a validade dos trechos de sinal correspondentes a cada condição.

#### 3.1.5.2 Observação do espectro de freqüências ao longo do sinal

Mesmo não utilizando esta observação com fins analíticos, para fins ilustrativos, mapeamos o espectro de freqüências do sinal ao longo do tempo, dividindo este sinal em pequenas épocas de 1200 ms, das quais o espectro de potências é determinado via Transformada Discreta de Fourier e, assim, desenhamos em uma escala de amplitude em tons de cinza os espectros de potência de cada época, os quais, ordenados, formam um *layout* espectral do sinal como um todo.

#### 3.1.5.3 Determinação e promediação das épocas

Através de ambiente de programação apropriado, promediamos os sinais obtidos nos experimentos correlacionando-os a cada condição de estimulação. No

caso das estimulações seqüenciais, percebidas como movimentos em sentido horário ou anti-horário iniciados em diferentes posições angulares, promediamos o sinal dividido em épocas sincronizadas com o primeiro *trigger* (na posição 1, ou 0°) e o último *trigger* do ciclo (posição 50 ou 72), ou vice versa, dependendo do sentido da trajetória. Logo, independente do ponto inicial de apresentação do estímulo, promediamos o sinal em épocas iniciadas na posição 1 ou 50 / 72.

No caso da estimulação em apresentação semi-aleatória, obtivemos 50 ou 72 ondas promediadas, dependendo do número de posições de estimulação. As épocas são definidas a partir do *trigger* da respectiva posição (0 ms) até 500 ms após este *trigger*, quando sabemos que os componentes de média e longa latência relativo àquele estímulo já devem ter ocorrido (ver, por exemplo, CHIAPPA, 1997; HOLDER & VAEGAN, 2004). Para fins de análise dos potenciais dos *flashes*, reagrupamos as ondas 3 em 3 (para 72 posições) ou 2 em 2 (para 50 posições), resultando 24 ou 25 ondas, correspondentes aproximadamente a cada 15 graus da circunferência.

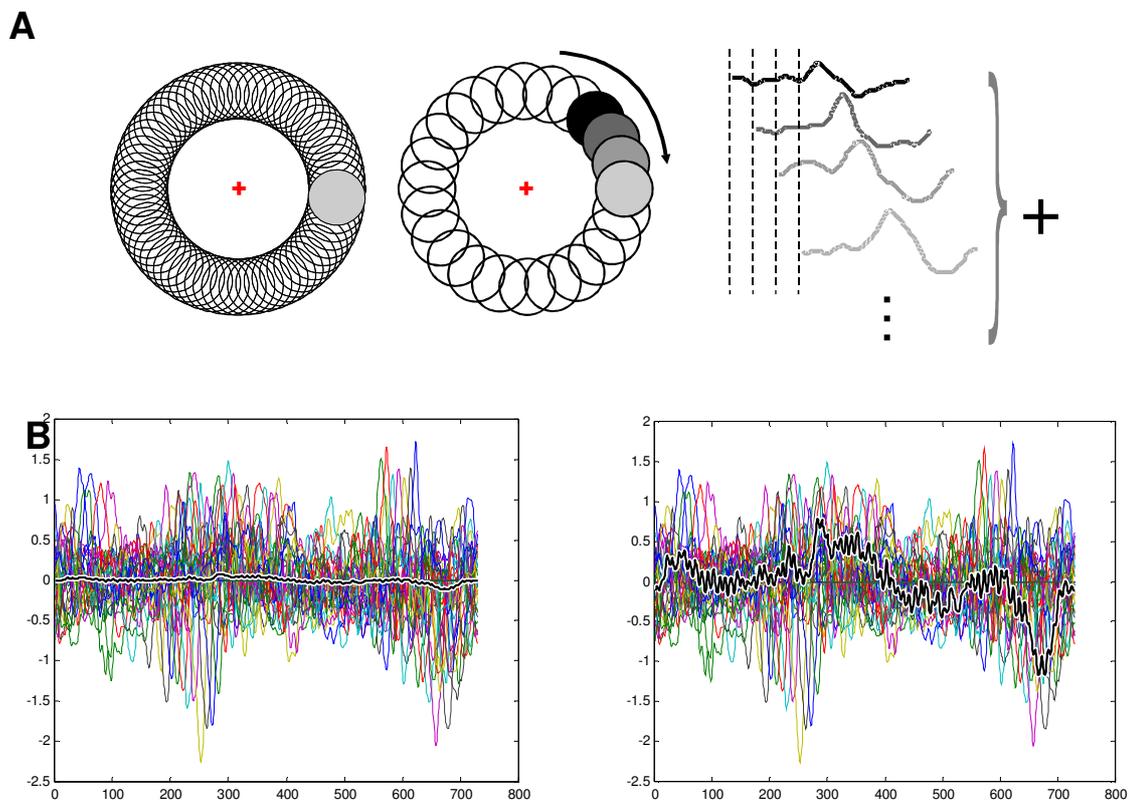
A operação de promediação é a média coerente dos valores de um respectivo ponto em cada uma das épocas. Como foi dito, os valores NaNs não são computados em operações como esta. Assim, por exemplo, caso haja 300 épocas selecionadas, e, em 20 delas, o décimo ponto é um NaN, para aquele ponto a amostra de médias terá 280 casos.

#### 3.1.5.4 Suavização das ondas promediadas

Utilizamos um algoritmo computacional para a suavização das ondas, ruidosas por natureza. Este realiza uma convolução nos sinais a partir de uma curva

gaussiana com dimensão aproximada de 10% do tamanho da janela de observação, suavizando os traçados. Por exemplo, em uma janela de observação de 1200 ms (tamanho de uma época, tempo que o estímulo leva para uma translação completa na frequência de 1,2 Hz), convoluímos com uma gaussiana de 120 ms. Nesta faixa de suavização, nenhum acidente relevante à trajetória é suprimido, uma vez que o ciclo completo da trajetória teria 1200 ms e o modelo prevê oscilações nesta ordem de período. Esta suavização afeta apenas qualquer oscilação com frequência maior que 8 Hz, configurando um verdadeiro filtro passa baixa (do tipo média-móvel). Em alguns casos específicos, usaremos convoluções com janelas maiores ou menores, casos estes que serão devidamente apontados quando ocorrerem.

### 3.1.5.5 Integração das ondas dos *flashes*



03.03. A: à esquerda, agrupamento dos 72 posições onde o círculo aparece aleatoriamente em uma locação por vez por 16 ms, a uma frequência de apresentação de 20 Hz. Para fins de ilustração, no centro, as ondas obtidas são reduzidas a 24 posições de distribuição uniforme na

trajetória. À direita, estas médias parciais são ordenadas (seja em sentido horário ou anti-horário, seja qual for o ponto inicial) e somadas de forma que haja um intervalo progressivo relativo a 16,67 ms entre cada onda e a sua anterior da seqüência ordenada (linhas pontilhadas). O resultado final da soma será comparado com as ondas obtidas com este círculo em movimento circular isocêntrico a uma velocidade de 0,83 Hz e 1,2 Hz (cada “*frame*” do movimento dura 16,67 ms!).

B: sobreposição dos PRE dos *flashes*, ordenados segundo a seqüência de uma trajetória anti-horária de início a 0 grau, deslocados no tempo 16,67 ms do seu antecessor. Acima, resultante da integração com amplitude original. Abaixo, resultante com amplitude normalizada através da multiplicação da maior amplitude da onda do modelo pelos pontos da onda do PRE e vice-versa.

Considerando um movimento ao longo de uma trajetória como uma composição de momentos que se sucedem, desejamos explorar a existência de uma relação intrínseca entre os ERP obtidos através de *flashes* e deslocamento seqüencial (movimento).

Podemos descobrir se o PRE oriundo do movimento corresponde à integração das ondas obtidas com a apresentação aleatória dos “momentos” que compõem o movimento, ordenadas em uma seqüência sucessiva. Somando aritmeticamente as 72 ou 50 ondas produzidas pela estimulação com os *flashes*, previamente ordenadas conforme a sucessão de *frames* do movimento, e desalinhas à direita no tempo por sucessivos intervalos de 16,67 ms (veja figura 03.03a), obtemos resultantes que serão comparadas às ondas produzidas pelo movimento de 0,83 Hz.

Devido à baixa amplitude dos modelos, a amplitude das ondas resultantes foi normalizada em relação à amplitude das ondas obtidas experimentalmente, caso a caso. Na figura 03.03b, observamos a sobreposição dos PRE obtidos com *flashes* temporalmente deslocados, e a onda resultante da sua integração.

### 3.1.5.6 Teste de Inferência estatística das amostras

As amostras foram formadas pelos promediados (os PRE) dos 6 sujeitos, para cada trajetória. Então, nosso estudo estatístico baseou-se na análise de uma

amostra de médias – cada PRE promediado é a média de pelo menos 300 segmentos de EEG correlacionados a determinada trajetória. Todavia, a variabilidade das épocas dentro de cada sujeito é muito grande, determinando um comportamento aparentemente individual para cada voluntário. Assim, a média dos PRE para cada condição foram analisadas e comparamos as amostras através de testes estatísticos. Considerando as médias das seis pequenas populações de 200 a 300 segmentos de EEG como as unidades amostrais, realizamos o teste não paramétrico de Wilcoxon para comparar as medianas, ponto a ponto de cada onda.

Para tanto, devido à enormidade de comparações (cada um dos 1000 pontos de uma curva deveria ser comparado com seu correspondente de outra curva), desenvolvemos um programa especialmente para realizar as inferências estatísticas, o qual nos rende duas saídas:

(1) lista gráfica linear, qualitativa, de pontos coloridos de vermelho e verde, ordenados em uma reta coincidente ao eixo das ordenadas (x) dos gráficos das ondas, de extensão igual à das curvas comparadas. Cada ponto colorido denota a probabilidade de igualdade entre os respectivos pontos em cada curva. Utilizamos pontos vermelhos para os correspondentes nestas curvas com valor-p de igualdade entre 0,05 e 0,01, e pontos azuis para  $p < 0,01$ ;

(2) curva em escala logarítmica das probabilidades em função dos pares de pontos comparados nas ondas. Esta curva nos permite a visualização gráfica da continuidade das probabilidades ao longo dos acidentes dos PRE comparados.

Para fins de aumentar a amostragem, agrupamos as respectivas trajetórias iniciadas a 0 e  $100^\circ/144^\circ$  ou  $260^\circ/216^\circ$  após corrigirmos a fase das mesmas, alinhando-as com a primeira posição normatizada, equivalente a  $0^\circ$ , que é o ponto médio da hemitrajétória direita.

Para comparações estatísticas entre as ondas e seus modelos, normalizamos suas amplitudes, uma vez que as amplitudes dos modelos é mais que dez vezes menor que das ondas reais. Logo, os testes estatísticos neste caso não levam em consideração a amplitude das ondas para determinação da probabilidade de igualdade. Assim infere-se estatisticamente acerca da igualdade ponto-a-ponto entre os perfis destas ondas, apenas. A normalização é feita multiplicando-se o valor de cada ponto de uma onda pela amplitude da outra onda, determinada pela diferença entre o valor máximo e mínimo daquela onda.

## 3.2 Resultados

### 3.2.1 Observações dos dados brutos

#### 3.2.1.1 Comportamento

Dos seis indivíduos estudados, apenas um teve condições eliminadas dentre seus 10 testes, conforme visto na tabela abaixo. A média global de ocorrências de respostas tardias (tempo de reação maior que 700 ms) foi de 1,12 resposta por condição, com desvio-padrão 0,73. Na tabela 03.02, observamos descritivamente estes resultados.

Tabela 03.02. Frequência média de respostas tardias por sujeito e condição e número de condições excluídas

Sujeito	Média de respostas tardias por condição	Desvio padrão da média das respostas tardias por condição	Número total de condições excluídas(*)	Número total de condições válidas
BF	0,62	0,41	0	192

BG	1,41	1,07	0	144
DA	1,12	0,75	0	240
DM	1,88	1,22	7	353
JM	0,95	0,33	0	240
TT	0,83	0,65	0	240

(\*)critério de exclusão: frequência de respostas tardias maior que a média total mais dois desvios-padrões.

### 3.2.1.2. Observação do espectro de potência das frequências

De um modo geral, a topografia das frequências dominantes por sujeito corresponde às expectativas teóricas, onde há uma predominância de banda alfa em eletrodos posteriores e frequências altas fronto-centrais. Nos eletrodos frontopolares, observamos claramente o efeito das piscadas no sinal. Nas figuras 03.04 a 03.09, respectivas aos canais Fp1, Fz, Cz, Pz e Cz, observamos os traçados de um teste do sujeito BF para tais canais na metade inferior das mesmas, e o perfil espectral deste traçado na metade superior das figuras. Sobreposto ao traçado de EEG de cada canal, está o sinal do *trigger*. Devido à compactação temporal do sinal nestas figuras, no traçado do *trigger*, aparecem “blocos” negros, correspondentes ao conjunto de pulsos relativos à ocorrência das apresentações de estímulo dentro de cada condição. Logo, o sinal relativo a cada uma das 24 condições está circunscrito ao trecho do bloco de *triggers*.

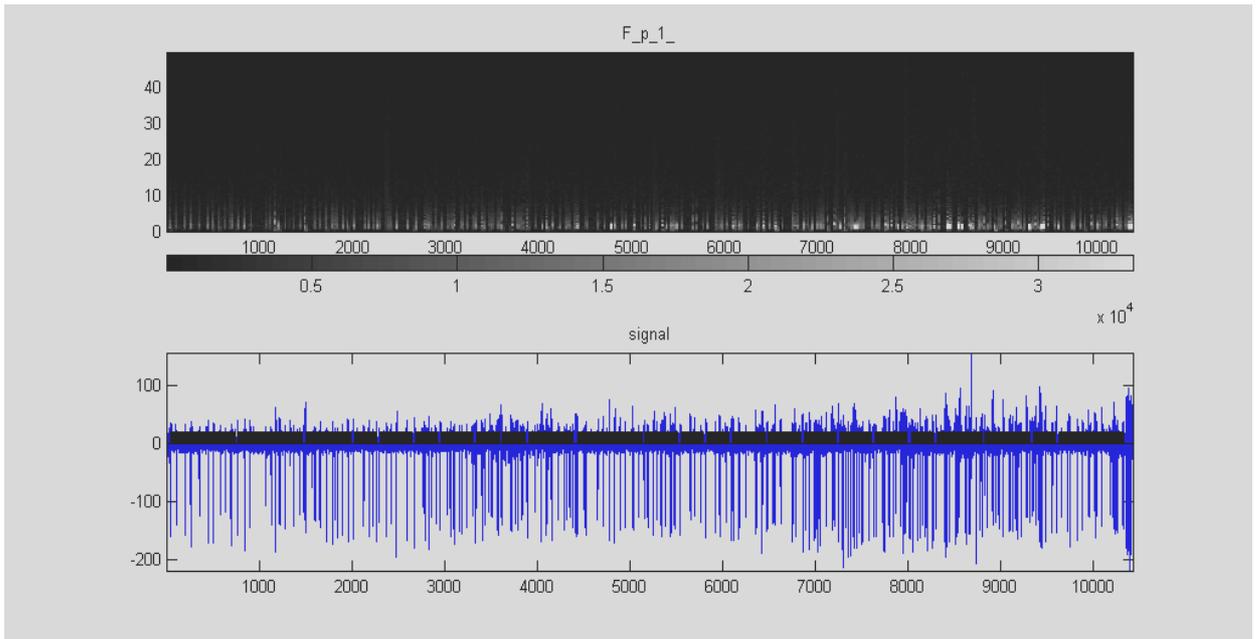


Fig 03.04. Traçado de EEG do canal Fp1 de um teste do sujeito BF na metade inferior, sobreposto à onda do canal de *trigger*. Na metade superior do gráfico, o espectro de freqüências em escala de cinza (potência, denotada na barra de escala). As faixas claras no espectro temporal (maior potência), que coincidem aos picos negativos no EEG, correspondem a piscadas. Observe que são atividades potentes em baixa freqüência (menor que 5 Hz, freqüência da onda elétrica da piscada). Os blocos observados no sinal de *trigger* são conjuntos de pulsos de *trigger* relativos à apresentação de estímulos durante as suas respectivas condições.

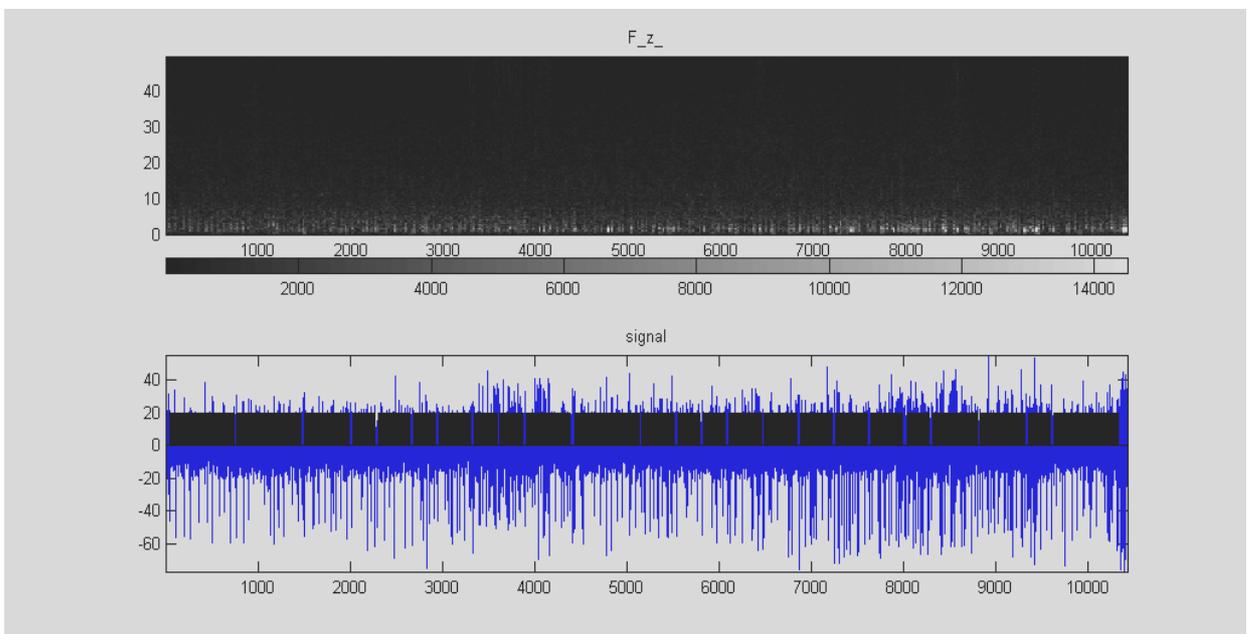


Fig 03.05. Traçado de EEG do canal Fz de um teste do sujeito BF na metade inferior, sobreposto à onda do canal de *trigger*. Na metade superior do grafico, o espectro de freqüências em escala de cinza (potência, denotada na barra de escala). Como na figura 03.05, ainda observamos influências das piscadas no espectro de freqüências dominantes. Vemos aumento da proporção de potências de maior freqüência.

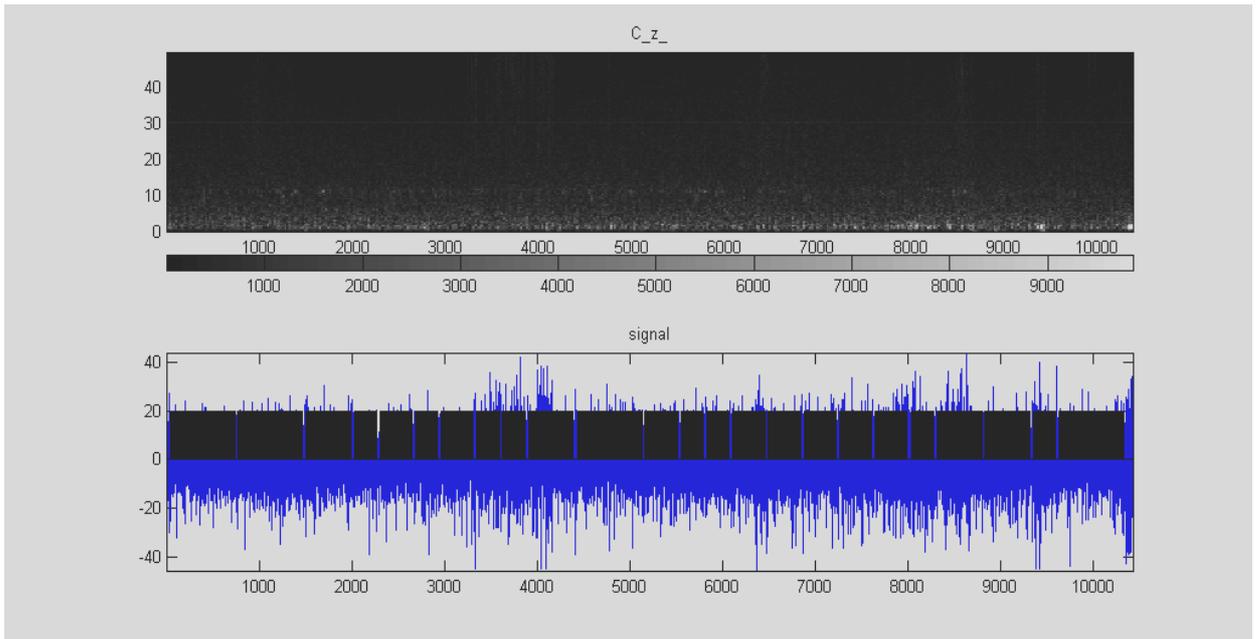


Fig 03.06. Traçado de EEG do canal Cz de um teste do sujeito BF na metade inferior, sobreposto à onda do canal de *trigger*. Na metade superior do grafico, o espectro de freqüências em escala de cinza (potência, denotada na barra de escala). Notável o aparecimento de uma tênue faixa por volta de 10 Hz (banda alfa) e uma linha de aumento de potência em 30 Hz, que é um sub-harmônico da oscilação da rede elétrica (60Hz). Algumas faixas de um aumento suave da potência corresponde a regiões de maior amplitude de sinal.

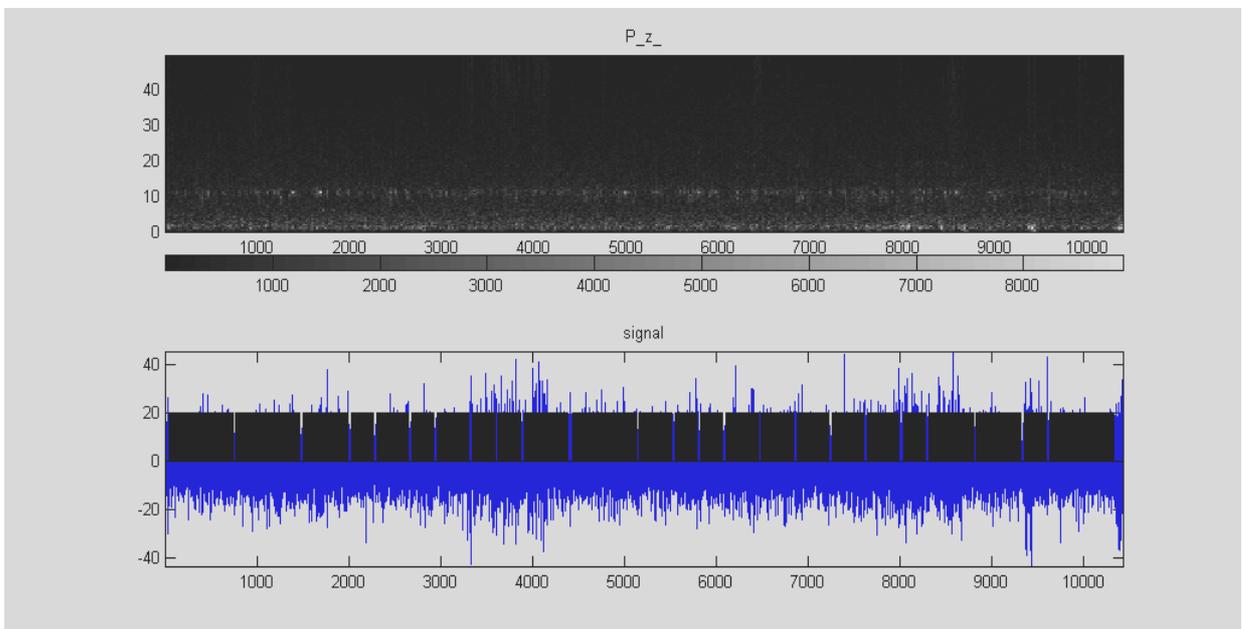


Fig 03.07. Traçado de EEG do canal Pz de um teste do sujeito BF na metade inferior, sobreposto à onda do canal de *trigger*. Na metade superior do grafico, o espectro de freqüências em escala de cinza (potência, denotada na barra de escala). A faixa por volta de 10 Hz (banda alfa) mostra-se evidente.

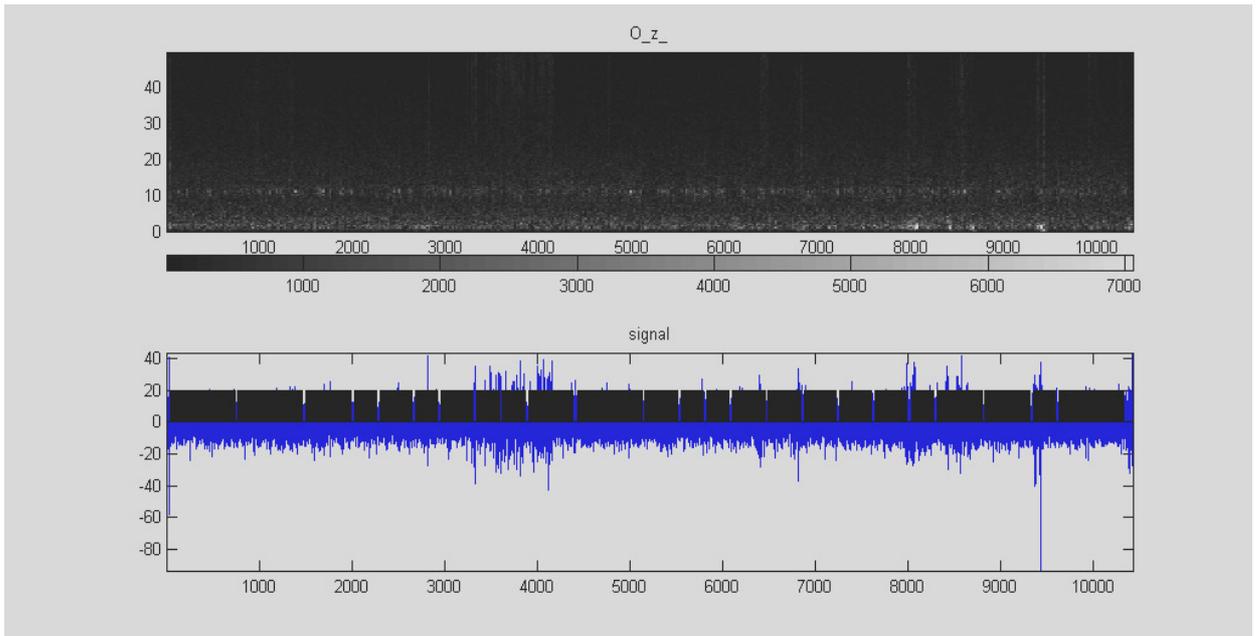


Fig 03.08. Traçado de EEG do canal Oz de um teste do sujeito BF na metade inferior, sobreposto à onda do canal de *trigger*. Na metade superior do grafico, o espectro de freqüências em escala de cinza (potência, denotada na barra de escala). A banda alfa apresenta-se mais intensa neste canal ao longo de todo traçado, com pontos de aumento transitório de potência, que pode denotar repouso visual transitório. Provavelmente, os trechos no sinal com aumento de amplitude, o qual se reflete no espectro temporal de freqüências, são ruídos inclusos no traçado de base. Como se apresenta em todos os canais visualizados, este aumento deve referir a ruídos inespecíficos na rede elétrica ou campos magnéticos nas proximidades.

### 3.2.1.3 Observação da homogeneidade do comportamento das épocas

Raramente, observamos no traçado bruto das épocas, ordenadas e justapostas, faixas de positividade e negatividade que descrevem homogeneidade na distribuição do PRE nas épocas. Obviamente, este aspecto corresponde às medidas de dispersão da amostra de pontos das épocas. O sujeito BF demonstrou os sinais com aparência mais homogênea neste experimento. Na figura 03.09, apresentamos uma série de 240 épocas relativas à condição 2#03, para o sujeito BF.

### Espectro de amplitude de todos os ciclos (n=240)

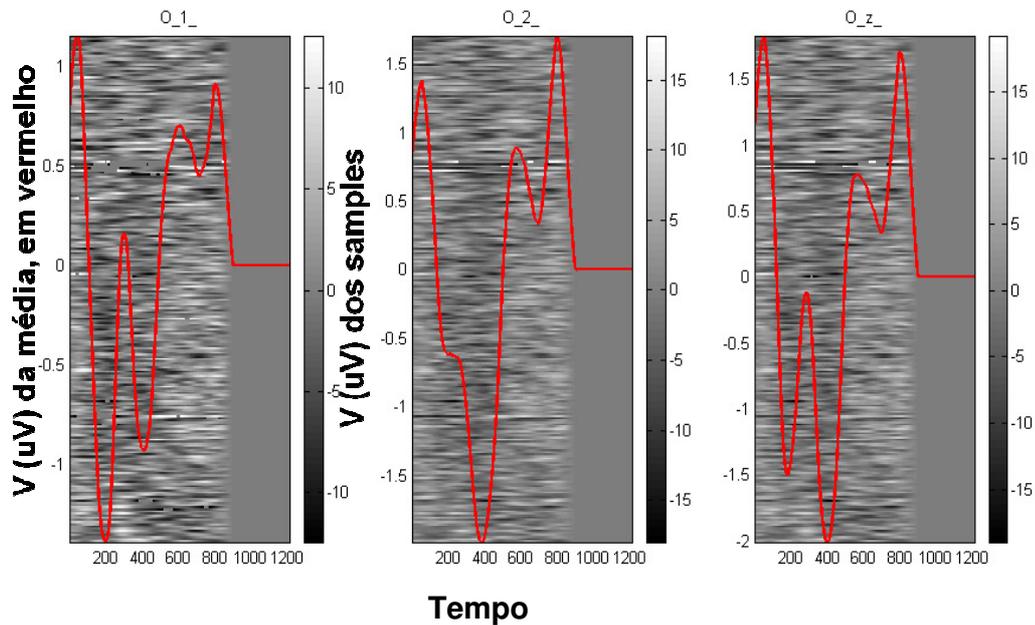


Fig 03.09. Ordenação das épocas para a condição 2#03 do sujeito BF (n=240), obtidas nos canais occipitais O1, O2 e Oz. A escala de cinza representa amplitude do sinal em cada época enquanto a escala numérica à esquerda representa a amplitude em microvolts da média das épocas, em vermelho.

#### 3.2.2 PRE relativo ao movimento – posição angular inicial de apresentação

Para qualquer parâmetro de contraste, sentido de deslocamento e velocidade angular, as condições de apresentação em movimento onde varia a posição angular de início do movimento resultaram em ondas muito parecidas (em alguns casos idênticas), cuja fase muda em função desta posição angular. As figuras 03.10 a 03.18 mostram a primeira evidência que o PRE relativo ao movimento é uma onda de caráter retinotópico pois, quando alinharmos as fases das ondas obtidas com posição inicial de apresentação diferentes (figura 03.10), observamos que as ondas são iguais para os eletrodos parietais e occipitais. Essa similaridade diminui em canais anteriores, demonstrando que outras atividades estão interferindo no

padrão das ondas. Com contraste baixo e velocidade angular menor, a variabilidade aumenta; como veremos na próxima sessão, a dispersão amostral é maior para baixos contrastes e velocidades mais lentas. Isto explica a menor amplitude das médias para as condições de baixo contraste (2#11 a 2#19), sendo as tensões menores que  $\pm 1,00 \mu V$ .

Quando se detecta alguma diferença estatisticamente entre as ondas, são esparsos os pontos que apresentam probabilidade de diferença menor que 0,05, de modo que não mostramos comparações estatísticas.

As figuras 03.11 a 03.18 mostram as ondas com fases alinhadas para todos os 20 canais do escalpe (média dos 6 sujeitos). As respectivas condições estão indicadas nas figuras.

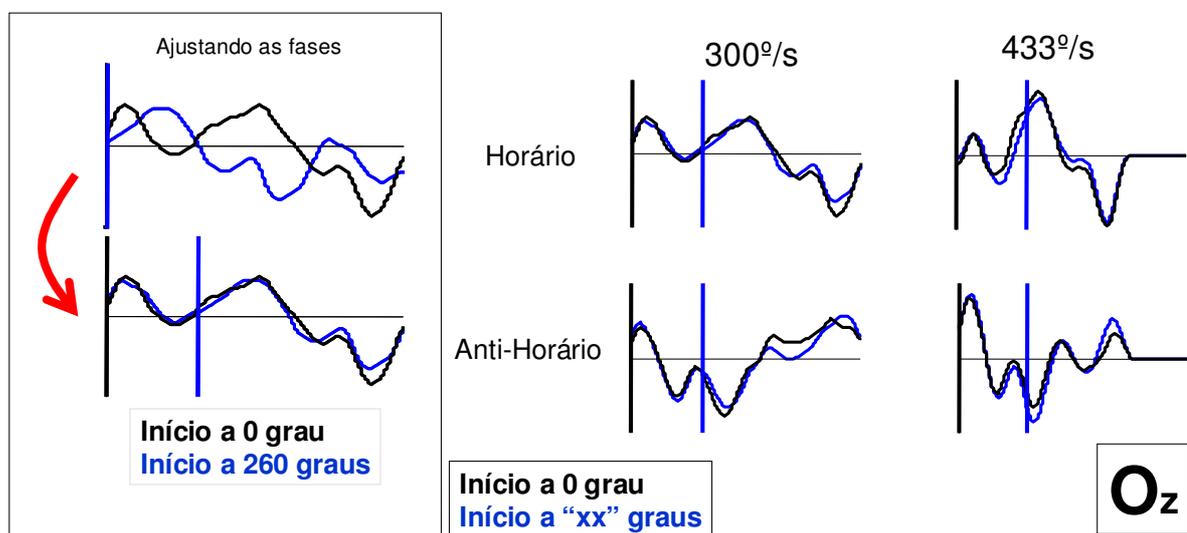


Fig 03.10. Quadro à esquerda: alinhamento das fases (abaixo) das ondas iniciadas nas suas respectivas posições angulares (acima), para trajetórias no sentido horário a  $300^\circ/s$ . À direita, o alinhamento das ondas obtidas com movimento iniciado em posições iniciais  $0$  e  $100^\circ$  (para velocidade angular  $300^\circ/s$ ) na coluna da esquerda superior; em posições iniciais  $0$  e  $260^\circ$  (para velocidade angular  $300^\circ/s$ ) na coluna da esquerda inferior; para posições iniciais  $0$  e  $144^\circ$  (para velocidade angular de  $433^\circ/s$ ) na coluna da direita superior; para posições iniciais  $0$  e  $216^\circ$  (para velocidade angular de  $433^\circ/s$ ) na coluna da direita inferior. Fileira superior: movimento em sentido anti-horário de alto contraste, fileira inferior, movimento em sentido horário de alto contraste. Os segmentos verticais negro e azul marcam a posição angular do início da trajetória das ondas obtidas. As médias apresentadas ( $n=6$ ) correspondem ao PRE captado pelo eletrodo  $O_z$ .

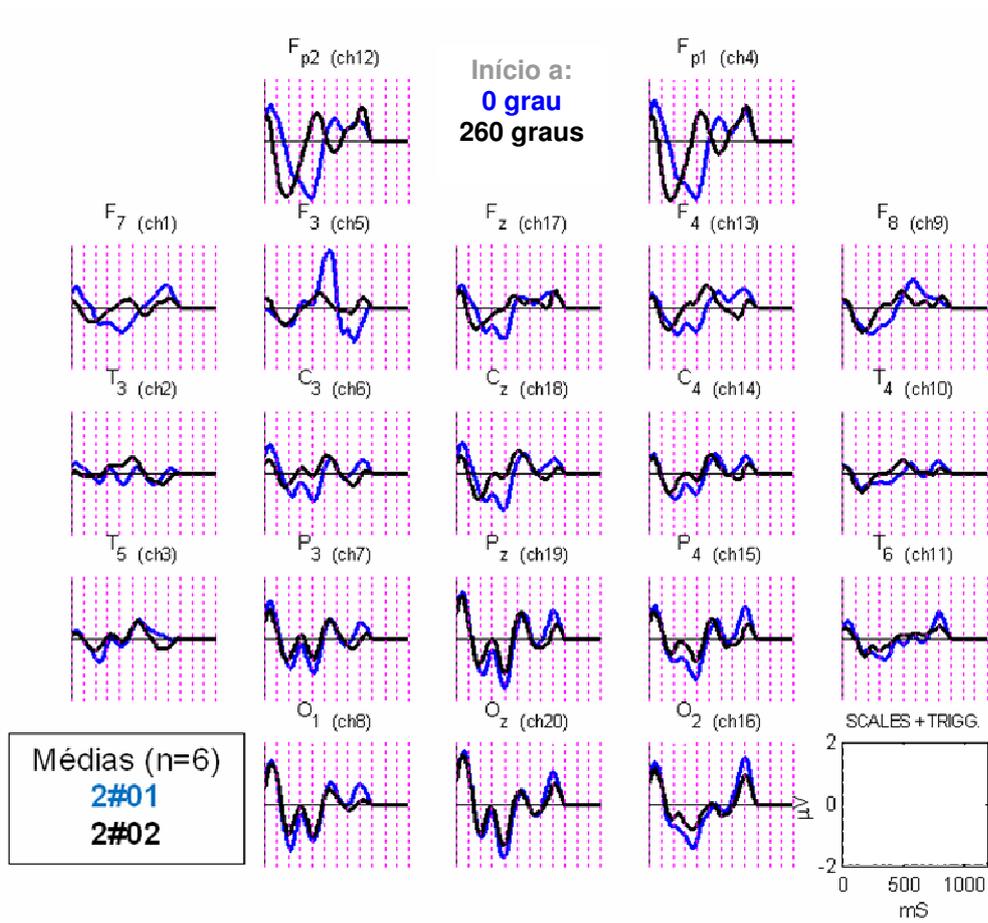


Fig 03.11. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#01 e 2#02, respectivamente em azul e preto (n=6).

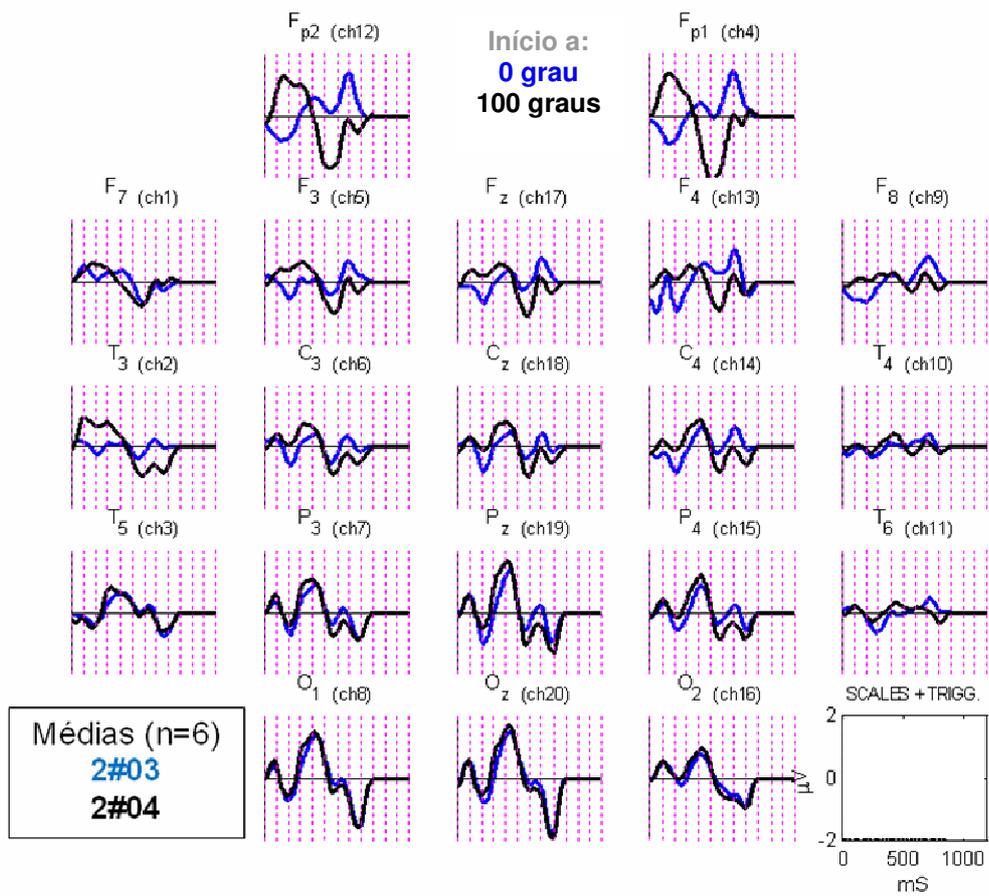


Fig 03.12. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#03 e 2#04, respectivamente em preto e azul (n=6).

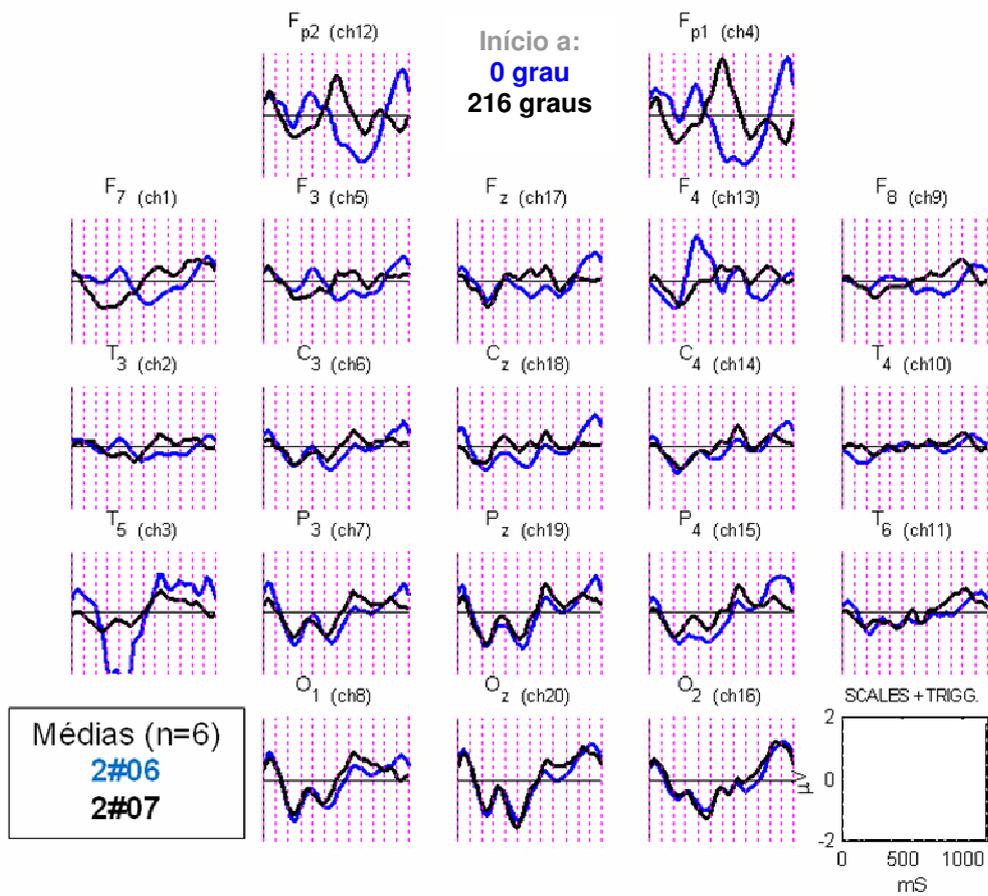


Fig 03.13. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#06 e 2#07, respectivamente em preto e azul (n=6).

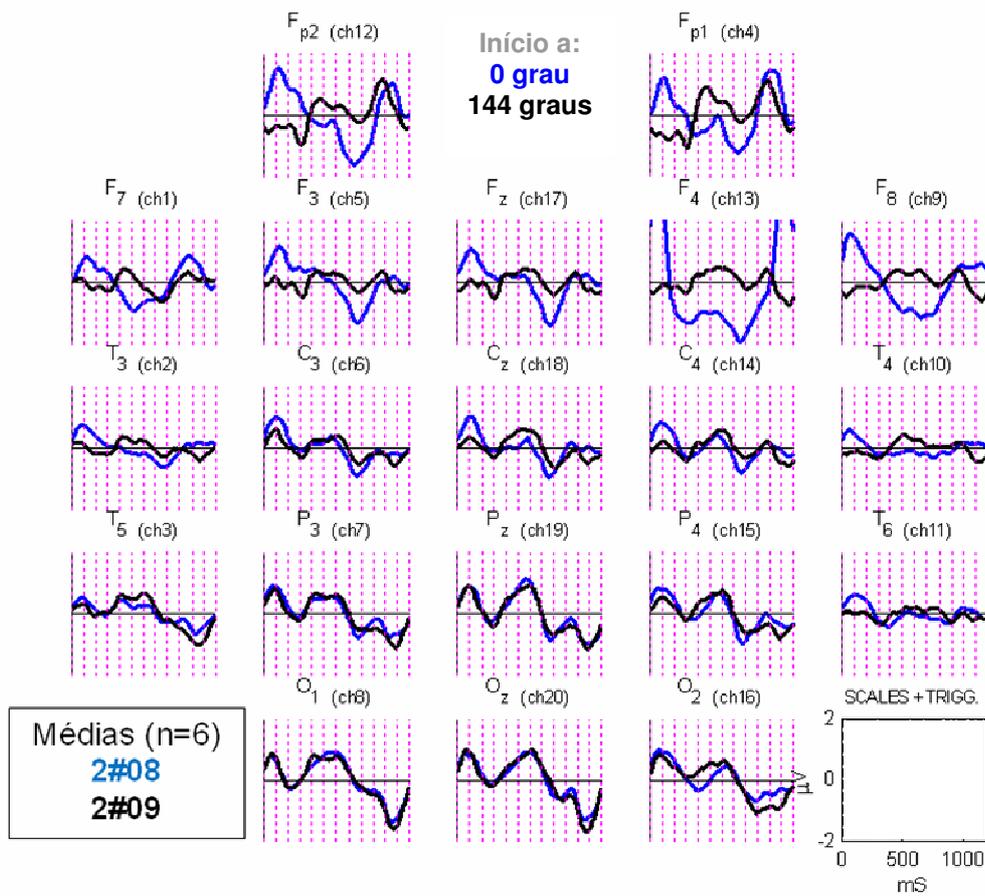


Fig 03.14. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#08 e 2#09, respectivamente em preto e azul (n=6).

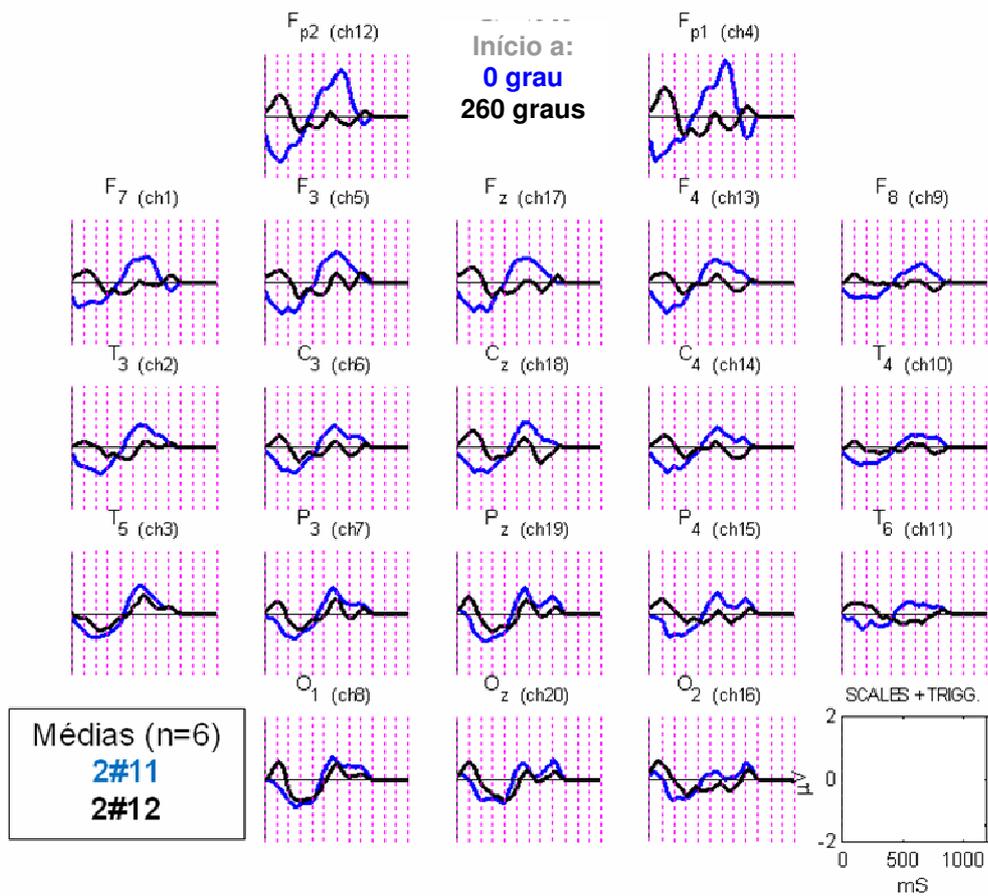


Fig 03.15. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#11 e 2#12, respectivamente em preto e azul (n=6).

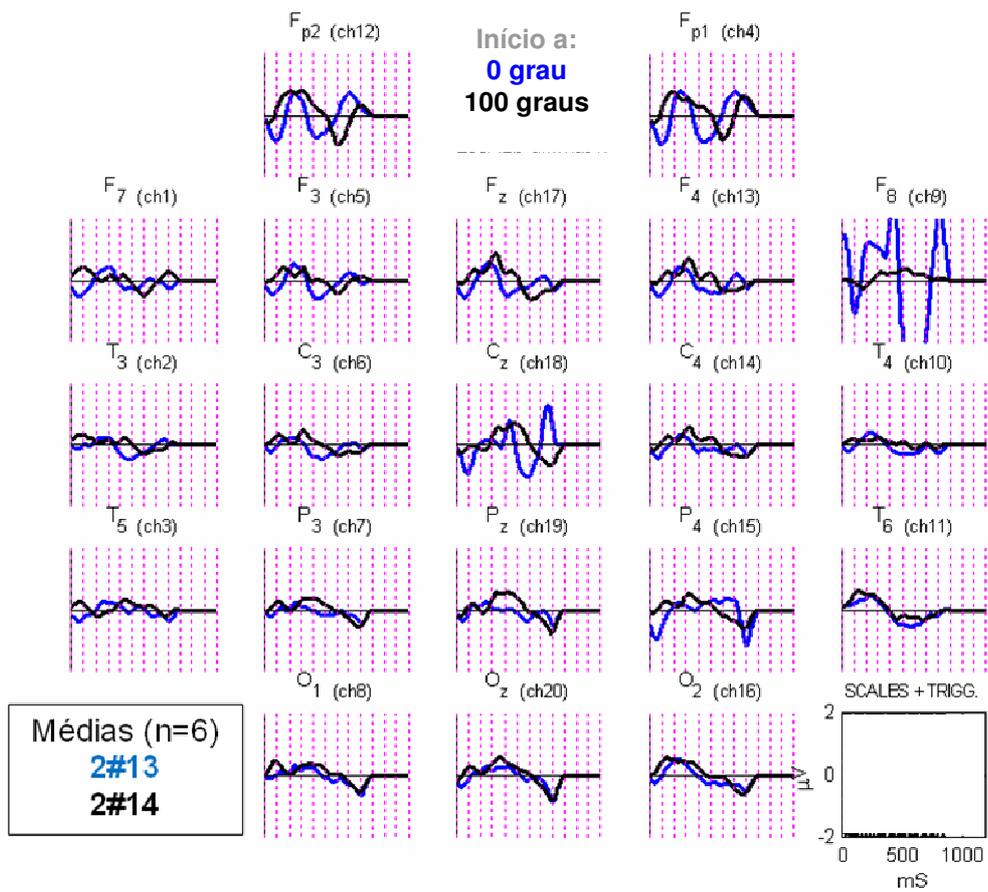


Fig 03.16. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#13 e 2#14, respectivamente em preto e azul (n=6).

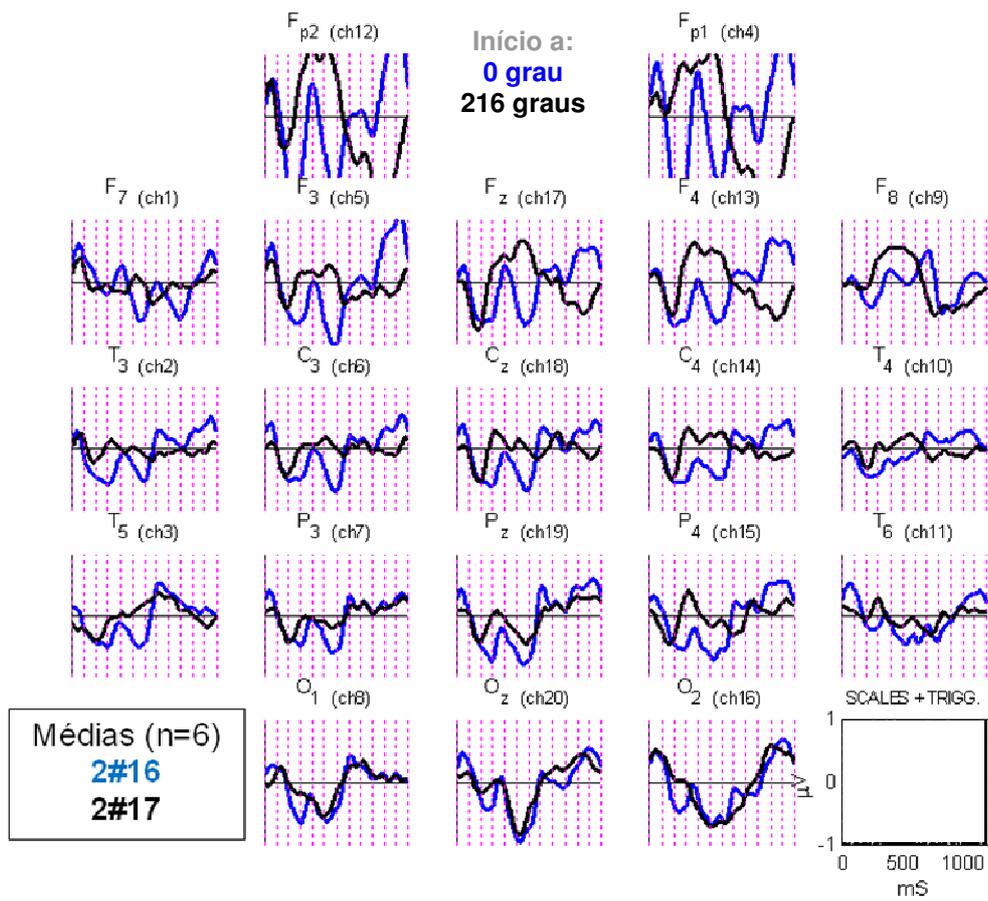


Fig 03.17. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#16 e 2#17, respectivamente em preto e azul (n=6).

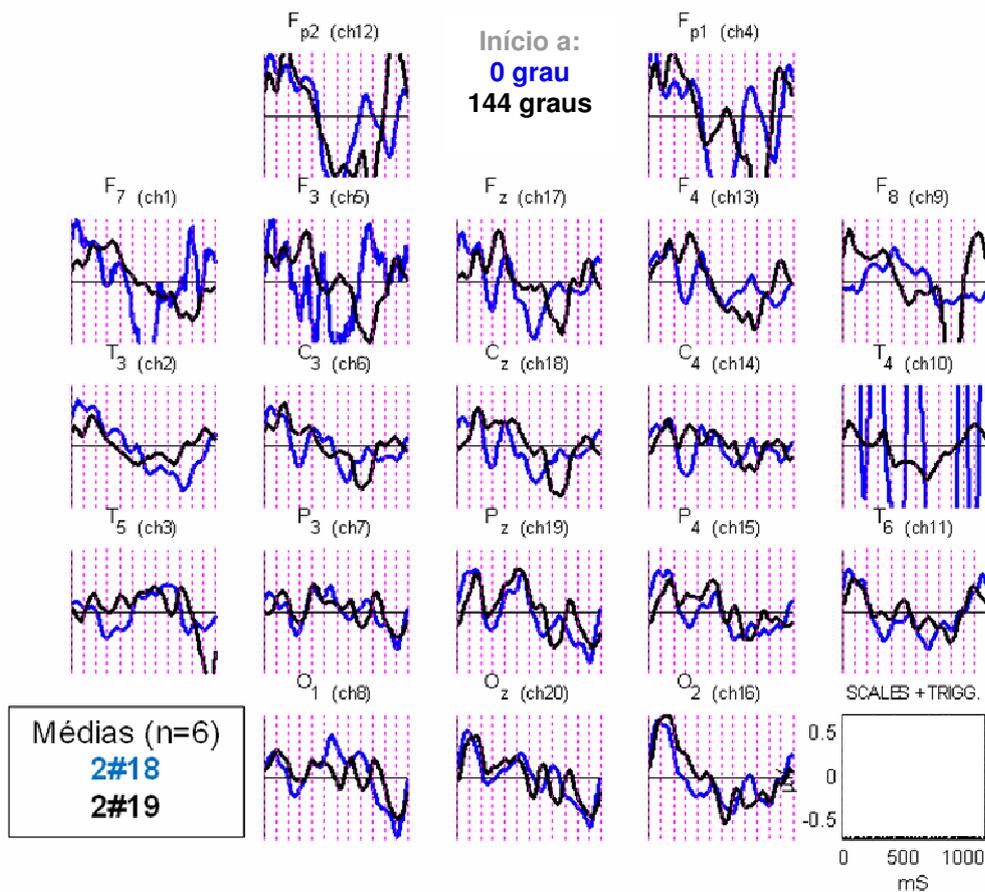


Fig 03.18. Sobreposição das ondas com fases alinhadas para as condições 2#18 e 2#19, respectivamente em preto e azul (n=6).

Mediante estas observações, agruparemos as ondas obtidas para ambas posições angulares de início de apresentação nas comparações vindouras.

### 3.2.3 PRE relativo ao movimento – Comparações

#### 3.2.3.1 Estimulação de alto contraste

Na figura 03.19 e 09.22, observamos os PRE para as apresentações a 1,2 Hz e 0,83 Hz (velocidades angulares de 433°/s e 300°/s) obtidos com trajetórias de sentidos diferentes, dos quais mostram-se os PRE dependentes: os maiores picos

das ondas mostram diferença estatística (*Wilcoxon-signed rank test*,  $p < 0,01$ ). A distribuição de diferenças é maior nos canais posteriores, que mostram uma relação maior com as características da trajetória no campo visual. Esta disparidade antero-posterior é mais evidente ainda para movimento mais lento. Observando as figuras 03.20 e 03.21, as quais trazem os casos das amostras, observa-se uma homogeneidade maior nos casos relativos aos canais posteriores e uma dispersão maior para os canais anteriores. Mesmo assim, há evidência estatística de que os PRE se propagam até os eletrodos frontais.

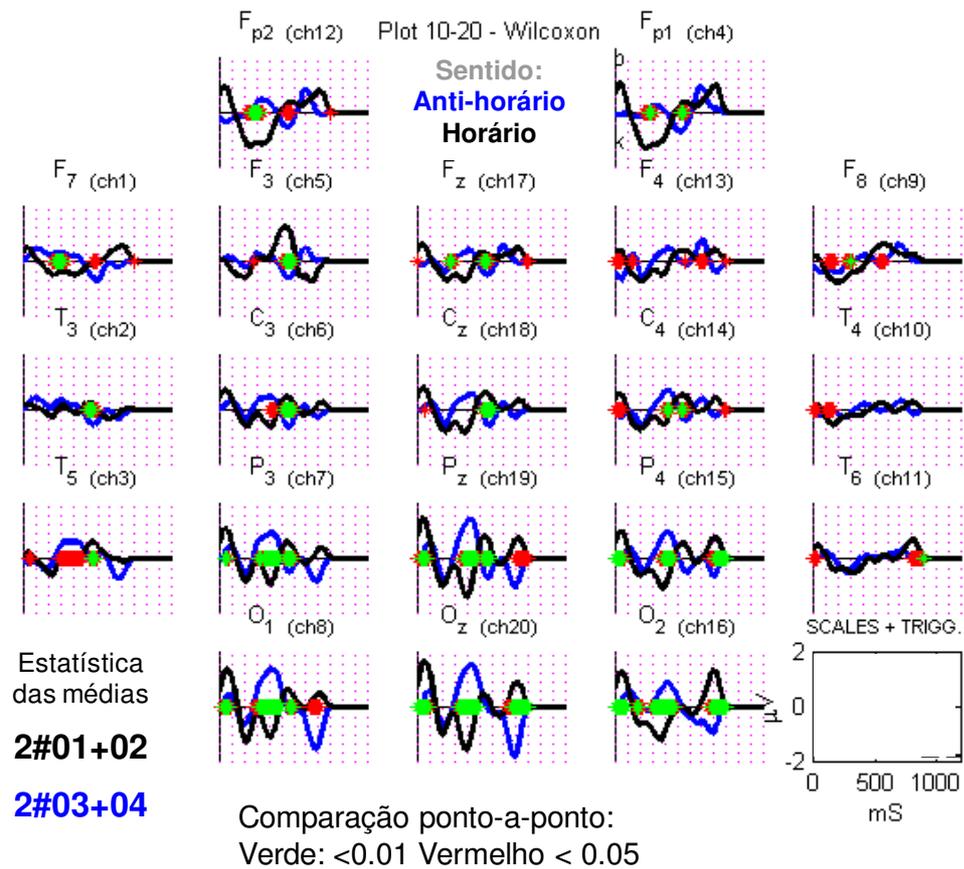


Fig 03.19. Sobreposição das ondas para as condições 2#01+02 (sentido horário a 1,2 Hz) e 2#03+04 (sentido anti-horário a 1,2 Hz) respectivamente em preto e azul ( $n=12$ ). Estatística, *Wilcoxon signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

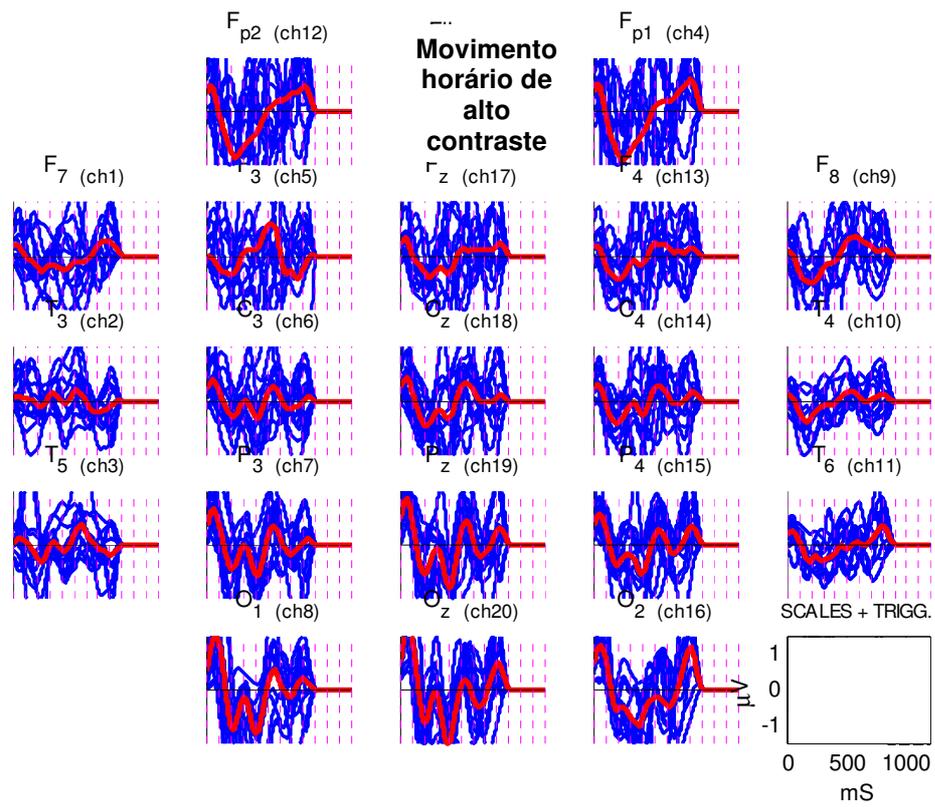


Fig 03.20. amostra para condição 2#01+02. Observe o aumento da variabilidade da amostra em canais anteriores. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100ms.

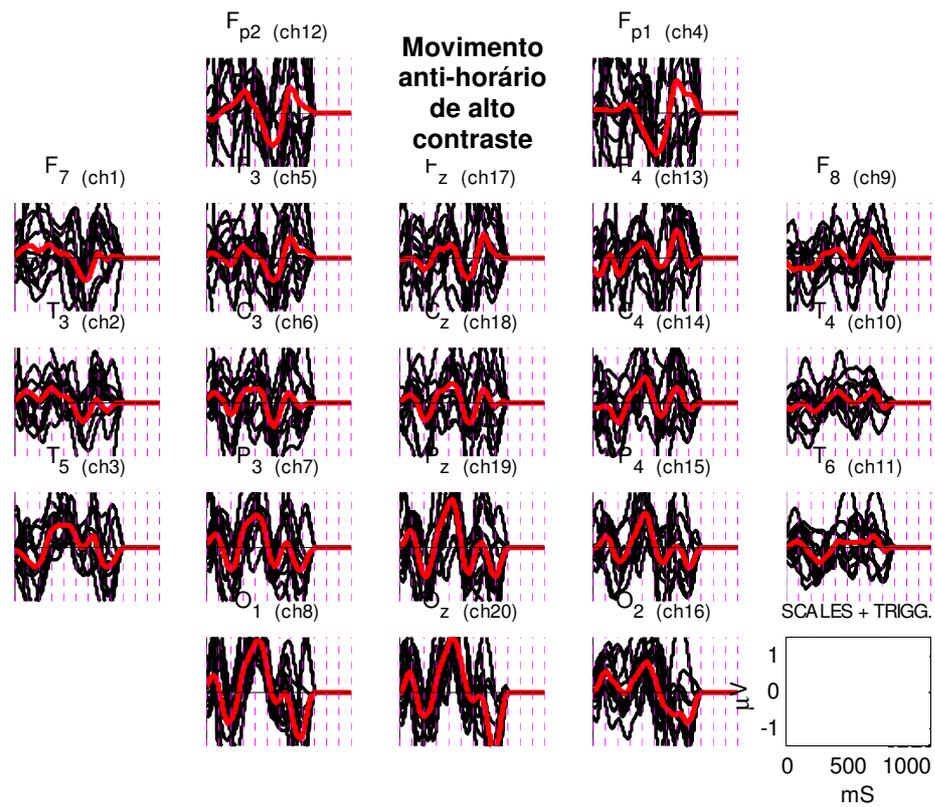


Fig 03.21. amostra para condição 2#03+04. Observe o aumento da variabilidade da amostra em canais anteriores. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100ms.

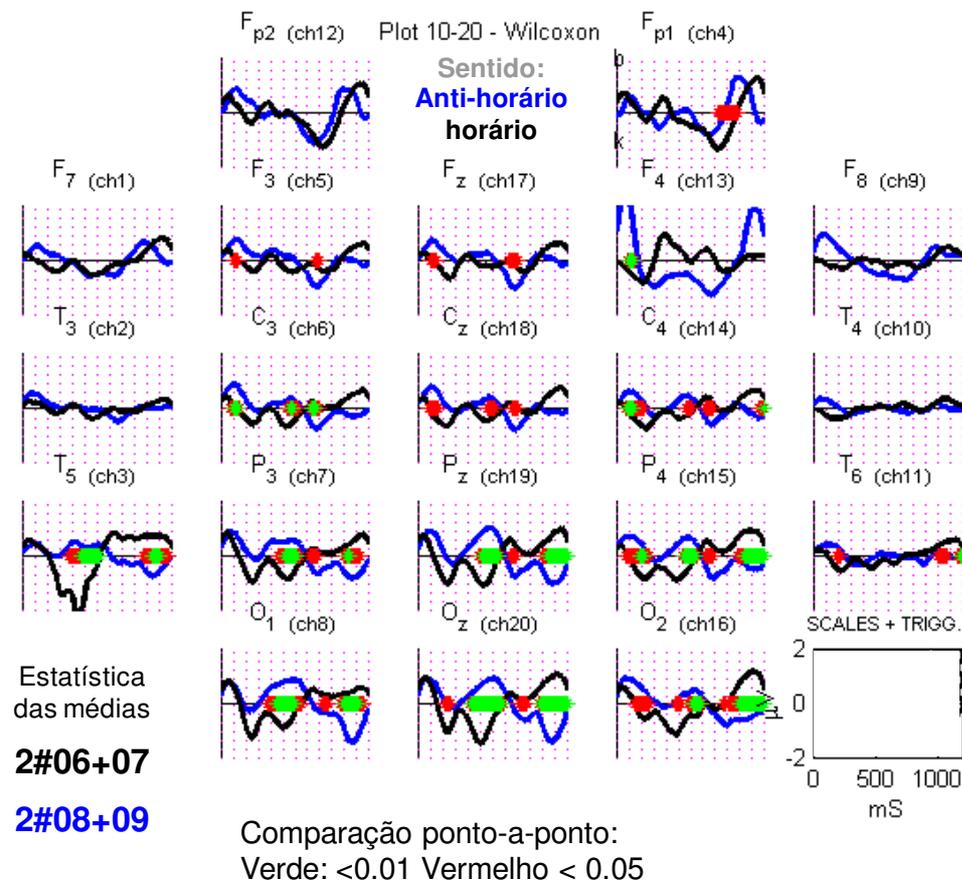


Fig 03.22. Sobreposição das ondas para as condições 2#06+07 (sentido horário a 0,83 Hz) e 2#08+09 (sentido anti-horário a 0,83 Hz) respectivamente em preto e azul ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

A inversão vertical dos PRE (exemplificando para o eletrodo Oz na figura 03.23) mostra uma semelhança entre os perfis porém com variações estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ , teste de Wilcoxon) nas primeiras porções das ondas para alto contraste e em acidentes diferentes de um modo geral. Estas diferenças colocam em questão a natureza destes PRE como vetores de propagação longitudinal.

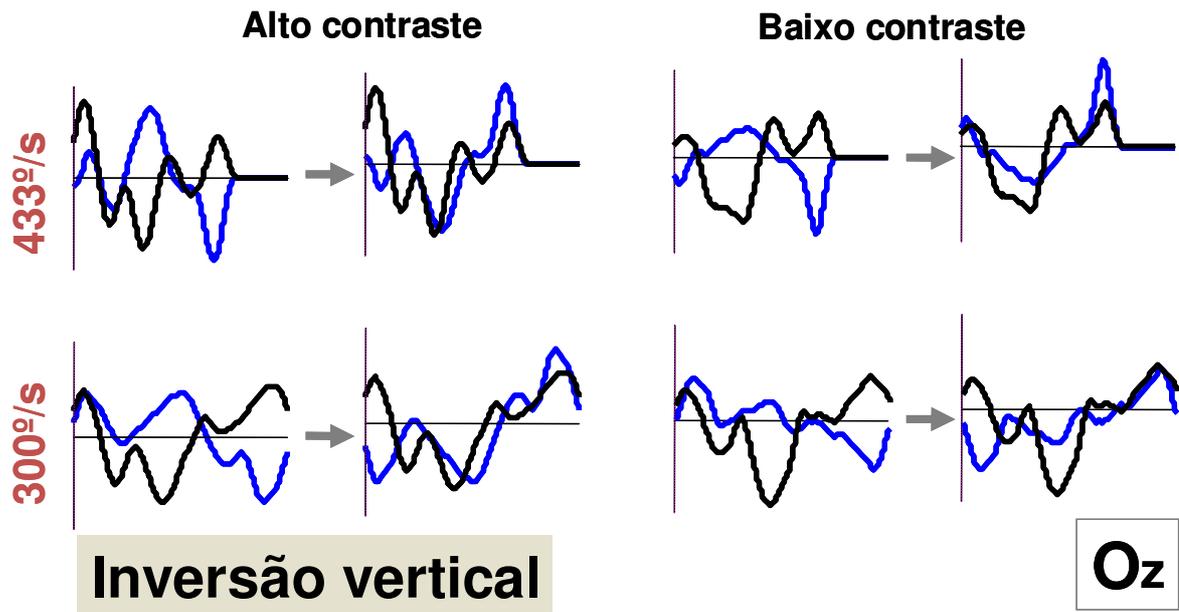


Fig 03.23. inversão vertical (de polaridade) dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste e baixo contraste no sentido anti-horário (em azul) para comparação do perfil com as ondas obtidas no sentido horário (pretas), com velocidade de  $300^{\circ}/s$  (acima) e  $433^{\circ}/s$  (abaixo). Médias dos PRE no canal Oz ( $n=12$ ). As escalas não apresentadas são mantidas das figuras 03.19 a 03.22.

A velocidade do estímulo não interfere na forma da onda mas, sim, no seu período, conforme vemos nas figuras 03.24 e 03.25, onde comparamos os PRE obtidos por estímulo de alto contraste com velocidades de  $300^{\circ}/s$  e  $433^{\circ}/s$ , para trajetórias no sentido horário e anti-horário, respectivamente. Na figura 03.26, destacamos a atividade nos eletrodos occipitais para ambos sentidos de deslocamento e distorcemos o período da onda obtida com velocidade menor observando como os perfis são praticamente idênticos.

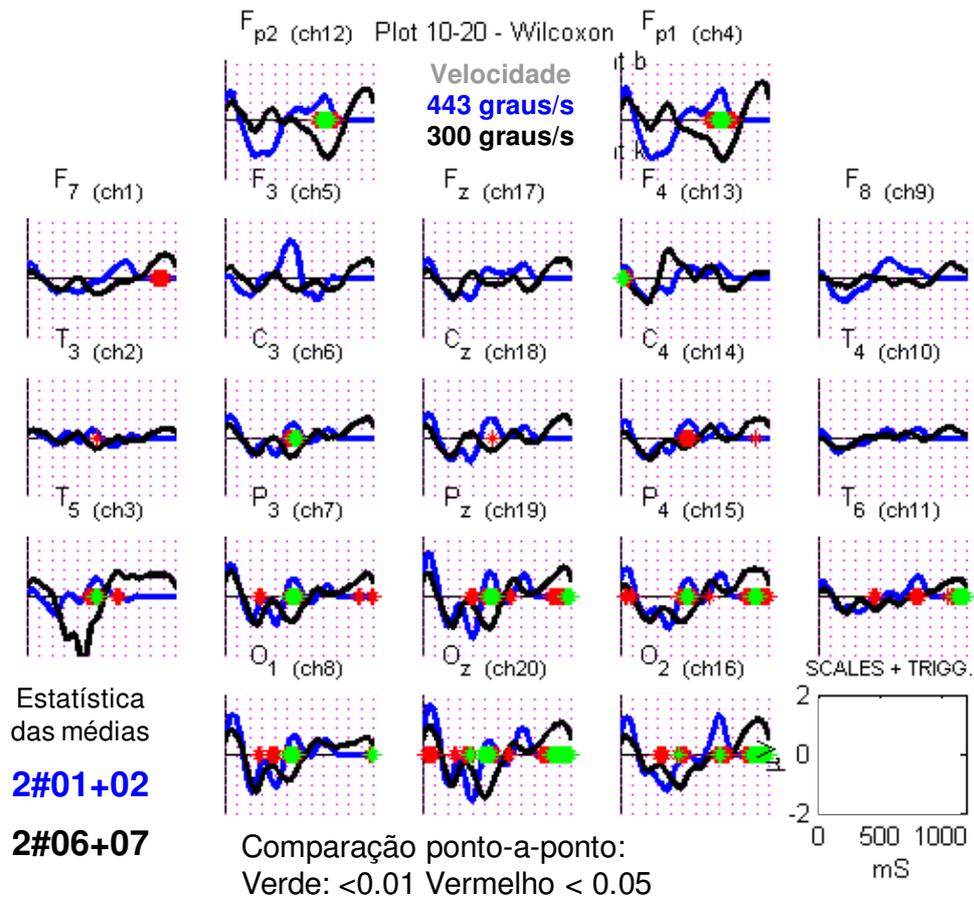


Fig 03.24. Comparação estatística dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste com velocidade de 433°/s (azul) e 300°/s (preto) para trajetória no sentido horário. Observe que a probabilidade de igualdade é muito pequena (menor que 0,01) em grande extensão das ondas, denotando que o perfil dos PRE depende da velocidade do estímulo (n=12). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

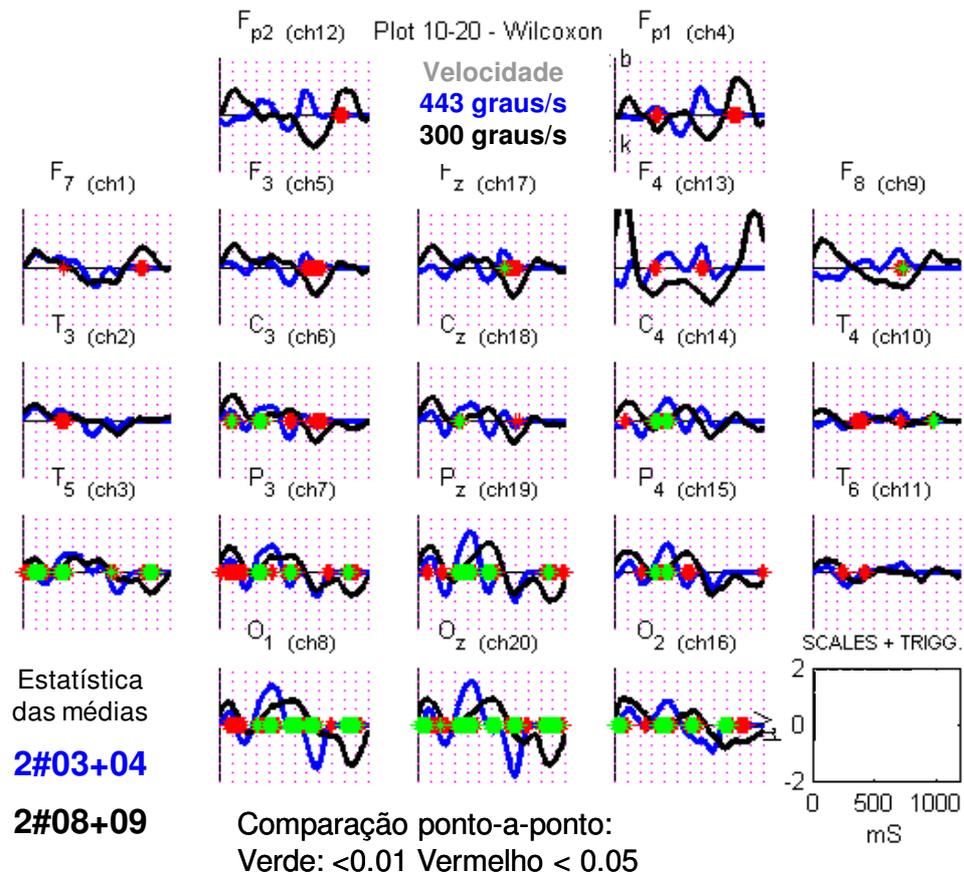


Fig 03.25. Comparação estatística dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste com velocidade de  $443^\circ/\text{s}$  (azul) e  $300^\circ/\text{s}$  (preto) para trajetória no sentido anti-horário. Observe que a probabilidade de igualdade é muito pequena (menor que 0,01) em grande extensão das ondas, denotando que o perfil dos PRE depende da velocidade do estímulo ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

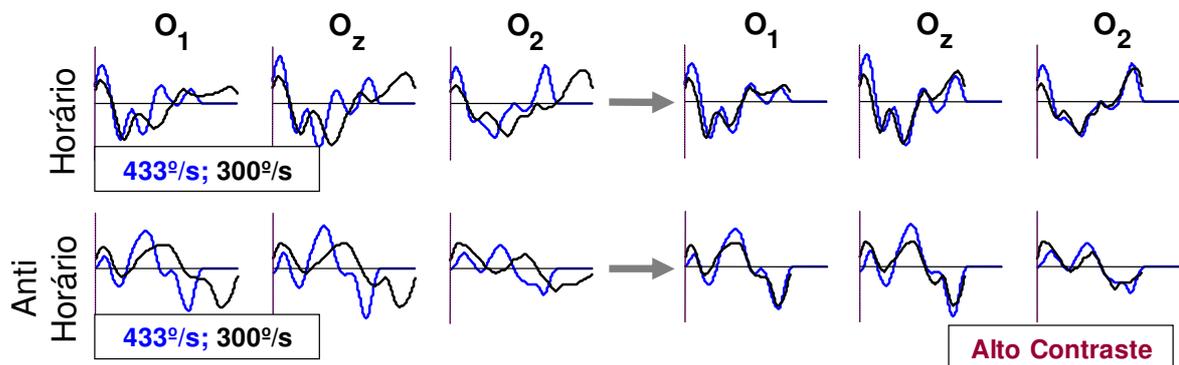


Fig 03.26. À esquerda, destaque dos PRE dos canais occipitais obtidos com estimulação de alto contraste com velocidade de  $433^\circ/\text{s}$  (azul) e  $300^\circ/\text{s}$  (preto) para trajetória no sentido horário (acima) e anti-horário (abaixo). À direita, distorção do período da onda obtida com velocidade menor, mostrando que, apesar da diferença do período, o perfil das ondas é muito semelhante. As escalas não apresentadas são mantidas das figuras 03.24 e 03.25.

Esta observação é mais uma evidência de que os PRE aqui estudados, relativos ao movimento, têm um comportamento típico de uma atividade retinotópica.

### 3.2.3.2 Estimulação de baixo contraste

Como na seção anterior, onde descrevemos e comparamos as condições de estimulação em alto contraste, aqui estaremos explorando o comportamento dos PRE sob estimulação em baixo contraste. Como já dissemos, de uma forma geral, as ondas apresentam menor amplitude, maior dispersão amostral e diferenças estatisticamente menos evidentes. Contudo, com baixo contraste, o sistema produz um comportamento muito semelhante àquele manifesto com estimulação de alto contraste.

Nas figuras 03.27 a 03.30, mais uma vez, comparamos PRE para as apresentações a 1,2 Hz e 0,83 Hz (velocidades angulares de 433°/s e 300°/s), respectivamente, obtidos com trajetórias de sentidos opostos. As probabilidades de diferenças estatísticas diminuíram para, na maioria,  $p < 0,05$ . Mantemos um padrão de mais diferenças em eletrodos posteriores para a velocidade de 433°/s. Com velocidade mais baixa, a ocorrência de diferença significativa praticamente desaparece, concentrando-se nas partes mais discrepantes das ondas. Ainda assim, há mais focos de valores-p menores que 0,05 nos eletrodos occipitais.

Na figura 03.28, que traz a amostra para movimento em sentido horário de estímulo de baixo contraste à velocidade de 433°/s, observamos uma dispersão maior do que para a condição análoga de alto contraste, e, ainda, homogênea por todos os canais. Na figura 03.29, onde vemos a amostra de ondas para o

deslocamento no sentido anti-horário, novamente vemos uma homogeneidade maior nos canais posteriores e uma dispersão maior para os canais anteriores.

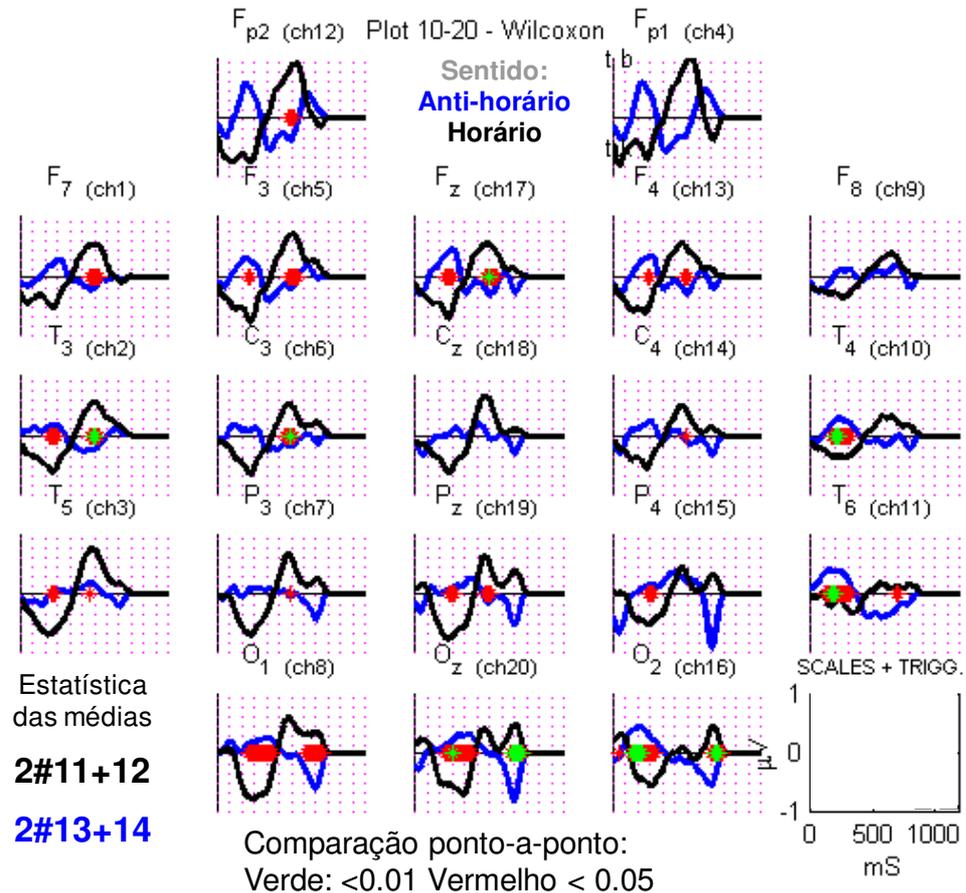


Fig 03.27. Sobreposição das ondas obtidas com estimulação em baixo contraste para as condições 2#11+12 (sentido horário a 1,2 Hz) e 2#13+14 (sentido anti-horário a 1,2 Hz), respectivamente em preto e azul ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

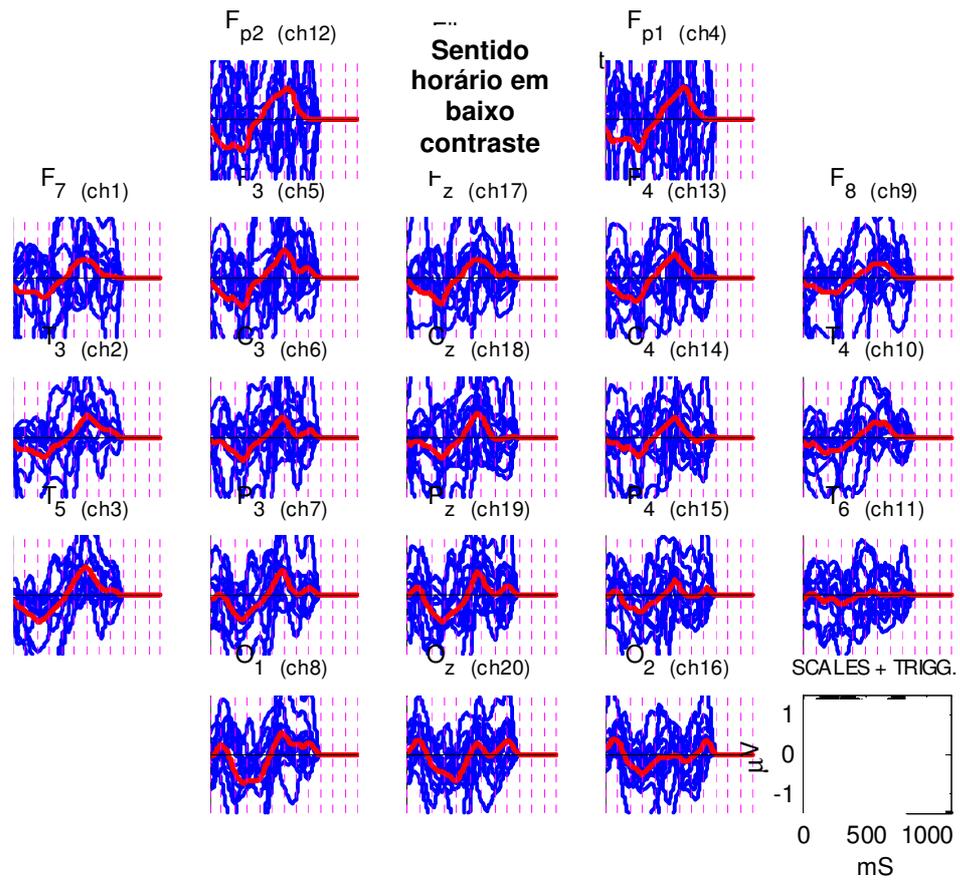


Fig 03.28. Amostra para condição 2#11+12. Observe o aumento generalizado da variabilidade da amostra em todos os canais, em comparação com estimulação de alto contraste. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100ms.

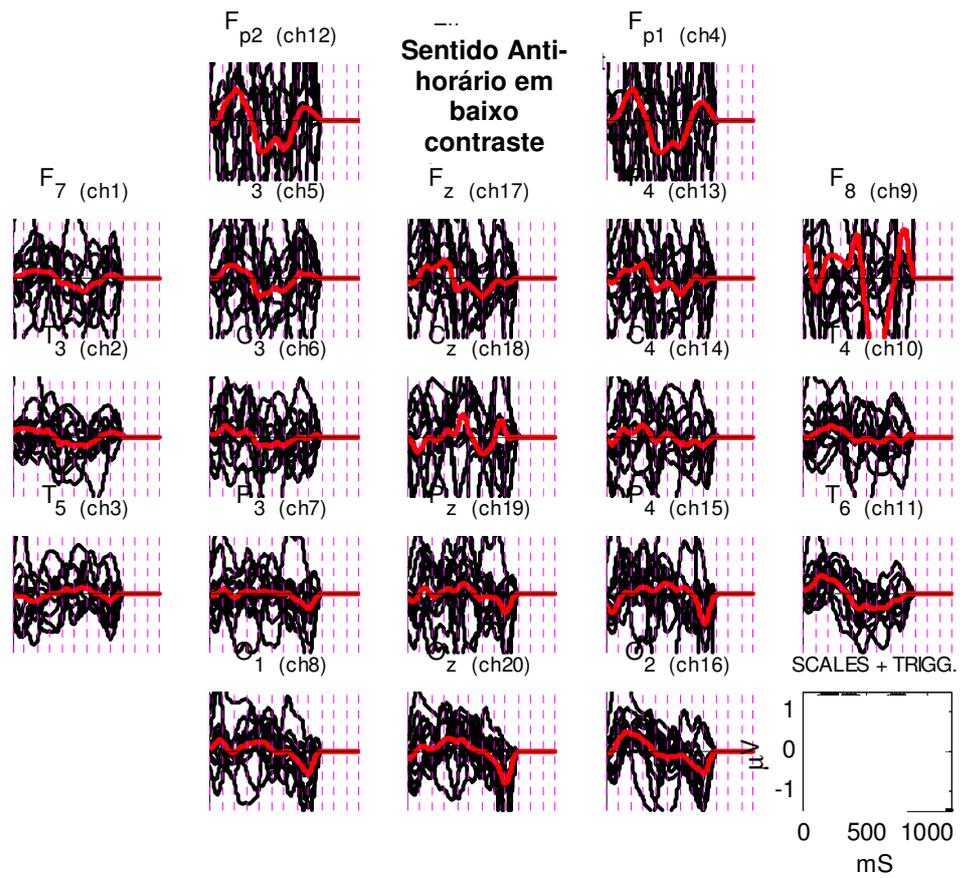


Fig 03.29. Amostra para condição 2#13+14. Neste caso, a variabilidade da amostra em canais anteriores é maior do que nos canais occipitais. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100ms.

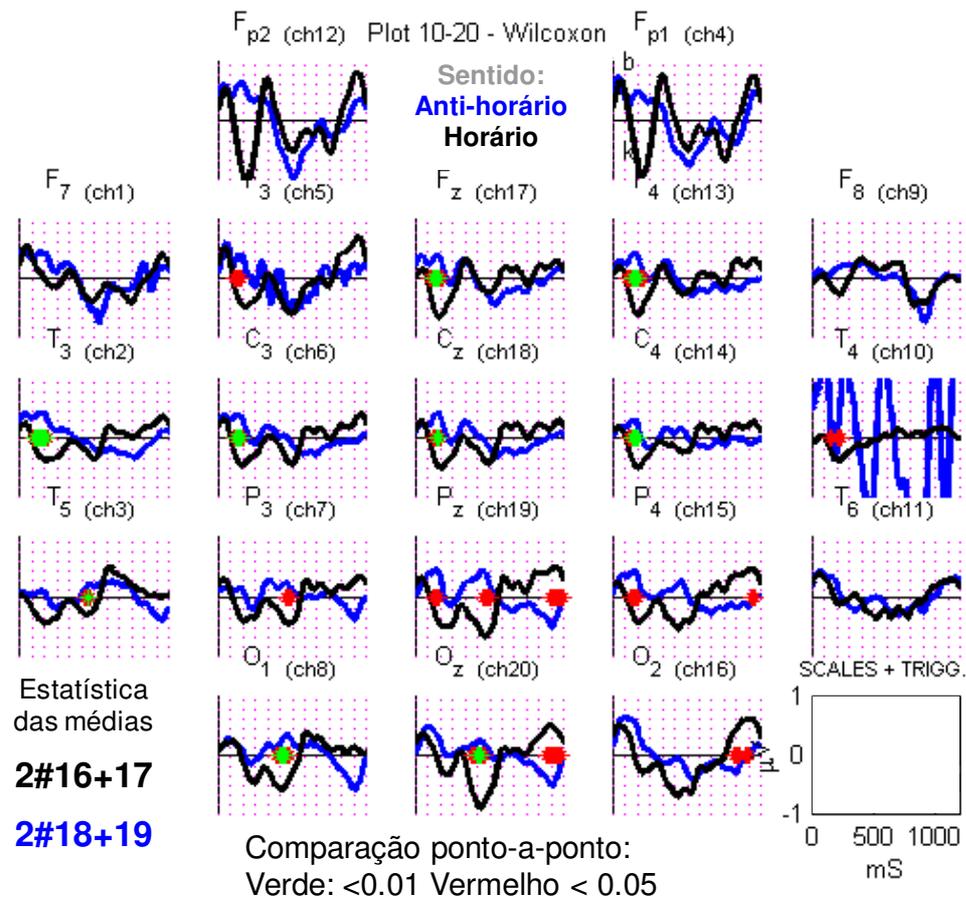


Fig 03.30. Sobreposição das ondas para as condições 2#16+17 (sentido horário a 0,83 Hz) e 2#18+19 (sentido anti-horário a 0,83 Hz), respectivamente em preto e azul ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Realizamos a inversão horizontal dos PRE (exemplificando para o eletrodo Oz na figura 03.31), o que revela uma semelhança entre os perfis com um pequeno deslocamento de fase (cerca de 100 ms), mostrando que estas ondas não têm um caráter vetorial, embora pareça haver uma especularidade no sinal em função da inversão do sentido da trajetória. Reveja a figura 03.23.

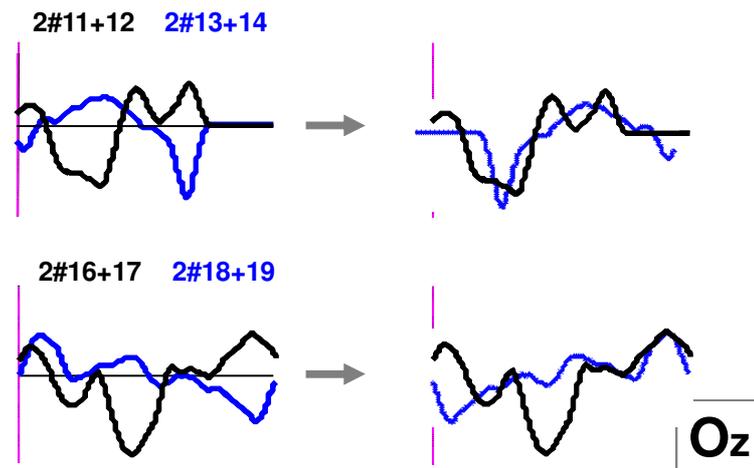


Fig 03.31. Inversão horizontal (coluna da direita) dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste, para sentidos opostos, com velocidade de 433°/s (acima) e 300°/s (abaixo). Médias dos PRE no canal Oz (n=12). As escalas não apresentadas são mantidas das figuras 03.19 a 03.22.

Para estímulos de baixo contraste, a velocidade do estímulo parece também ter efeito apenas no período e não no perfil da onda, tal qual mostram as figuras 03.32 e 03.33, onde comparamos os PRE obtidos por estímulo de baixo contraste com velocidades de 300°/s e 433°/s, para trajetórias no sentido horário e anti-horário, respectivamente. Mais uma vez, manipulamos o período da onda obtida com velocidade de 300°/s na figura 03.34, mostrando a coincidência dos perfis independente da velocidade do estímulo. Contudo, as significâncias estatísticas de igualdade são marcadamente menores para os movimentos em sentido anti-horário (figura 03.33).

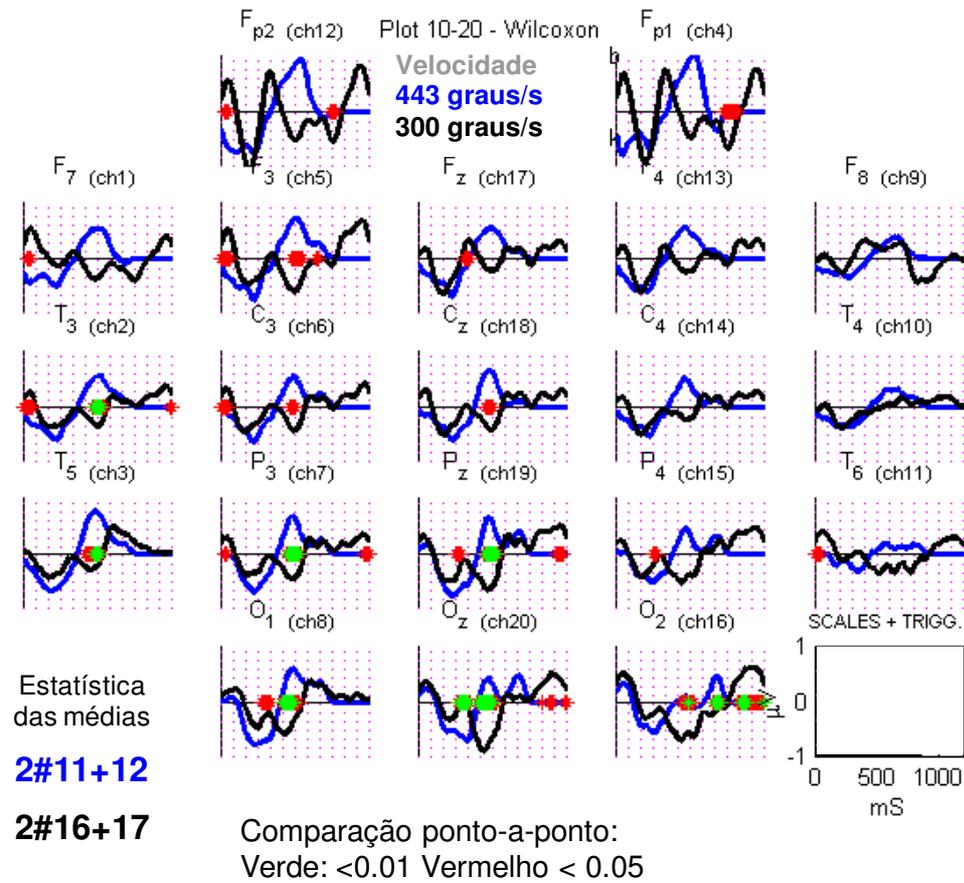


Fig 03.32. Comparação estatística dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste com velocidade de 433°/s (azul) e 300°/s (preto) para trajetória no sentido horário. Observe que a probabilidade de igualdade ainda é pequena (menor que 0,01) nos locais de maior diferença entre o formato das ondas para eletrodos occipitais ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

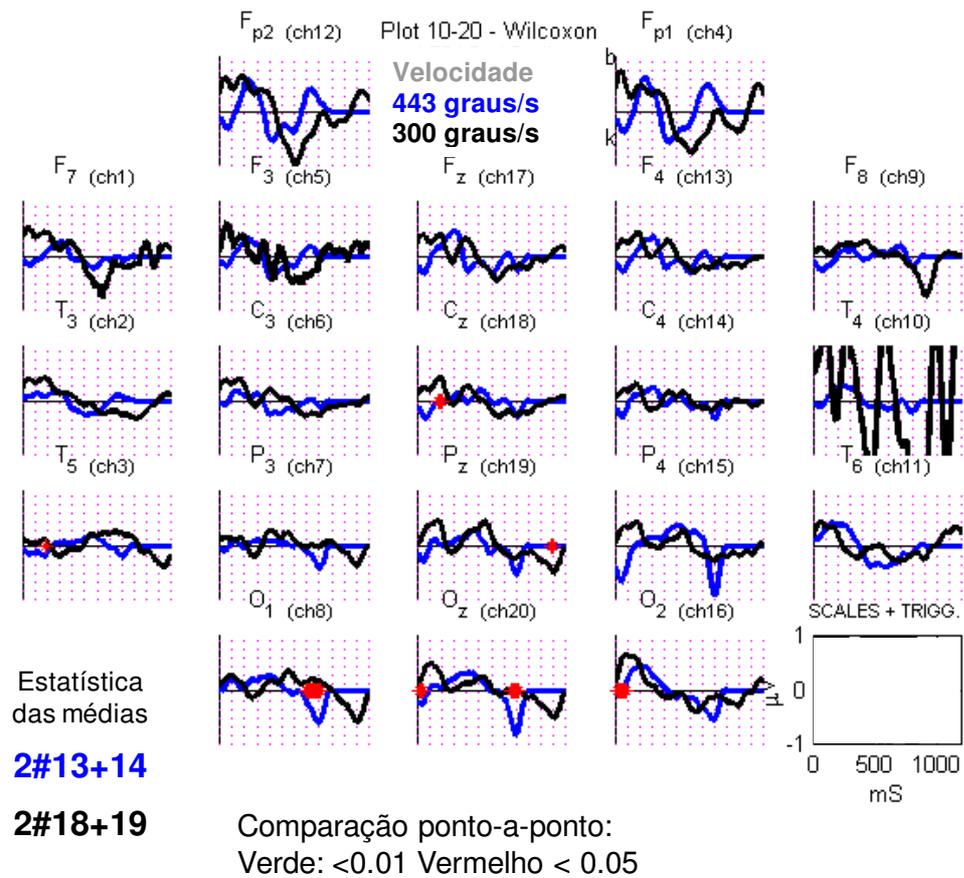


Fig 03.33. Comparação estatística dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste com velocidade de 433°/s (azul) e 300°/s (preto) para trajetória no sentido anti-horário. As probabilidades de diferença são poucas e concentradas em pontos restritos, observáveis apenas nos eletrodos occipitais (menor que 0,05, n=12). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

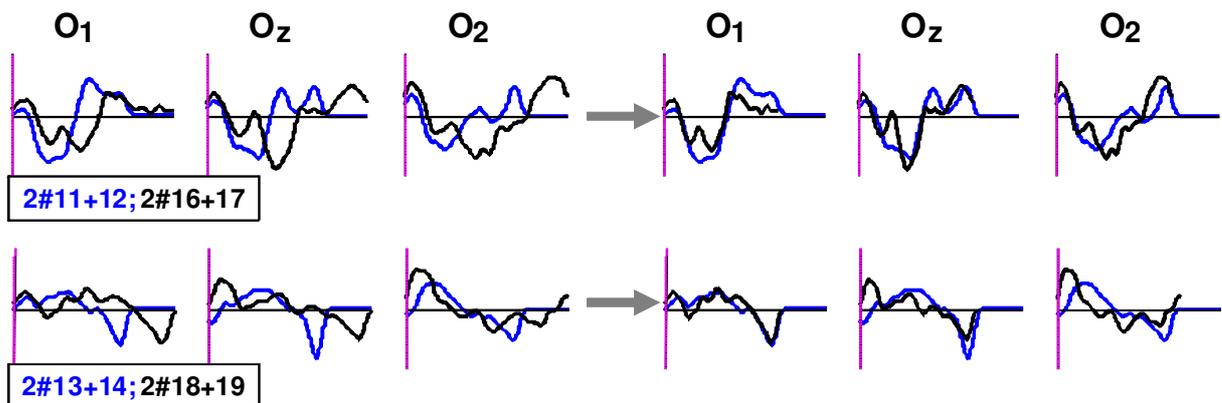


Fig 03.34. À esquerda, destaque dos PRE dos canais occipitais obtidos com estimulação de baixo contraste com velocidade de 433°/s (azul) e 300°/s (preto) para trajetória no sentido horário (acima) e anti-horário (abaixo). À direita, distorção do período da onda obtida com velocidade menor, mostrando que, apesar da diferença do período, o perfil das ondas continua sendo semelhante, embora isto seja menos evidente do que para as condições respectivas de alto contraste. As escalas não apresentadas são mantidas das figuras 03.32 e 03.33.

### 3.2.3.3 Comparando PREs para alto e baixo contrastes

Algumas diferenças entre os perfis das ondas obtidas com estimulação de baixo e alto contraste são aparentes: as ondas de alto contraste parecem algo mais acidentadas que aquelas de baixo contraste, que também apresentam menor amplitude por maior variabilidade populacional. Apesar disto, o perfil dos mesmo é bastante similar.

Para o movimento no sentido anti-horário em velocidade de  $443^\circ/\text{s}$ , o contraste influencia tanto a amplitude quanto a forma da onda, como pode ser visto nas figuras 03.35 e 03.36, esta última trazendo as ondas com amplitudes normalizadas, para comparações estatísticas relacionadas apenas ao perfil das mesmas.

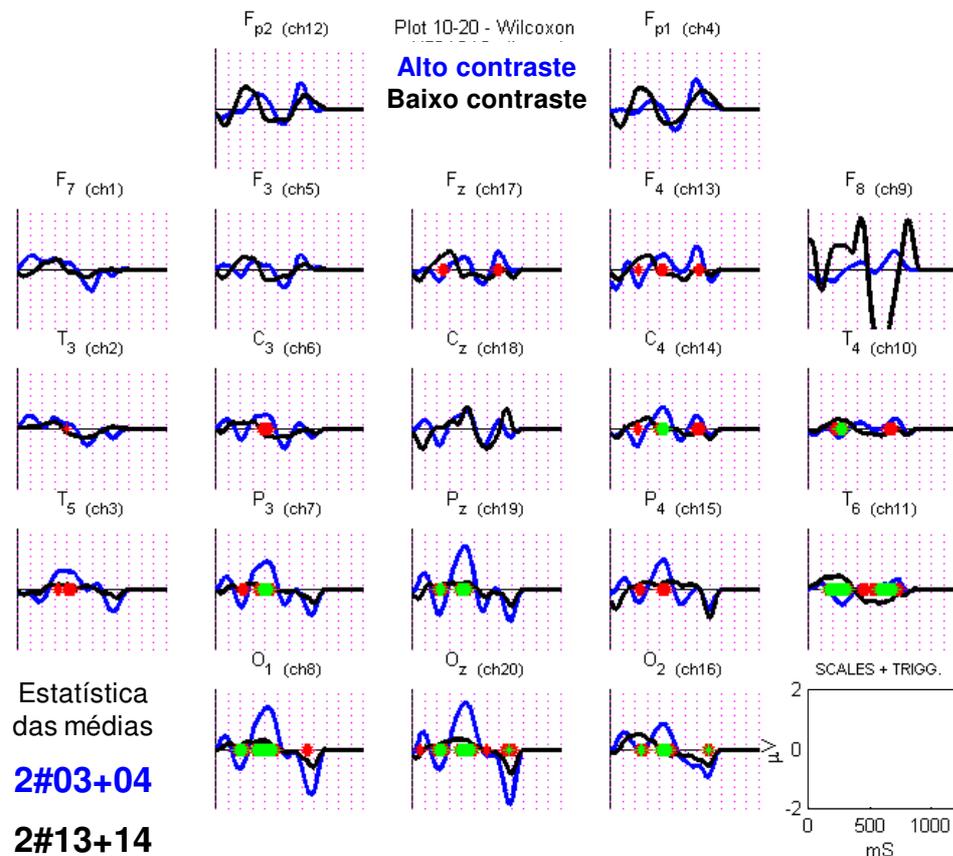


Fig 03.35. Comparando PRE obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido anti-horário em velocidade de  $433^\circ/\text{s}$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank*

test. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Observe escala no canto inferior direito. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

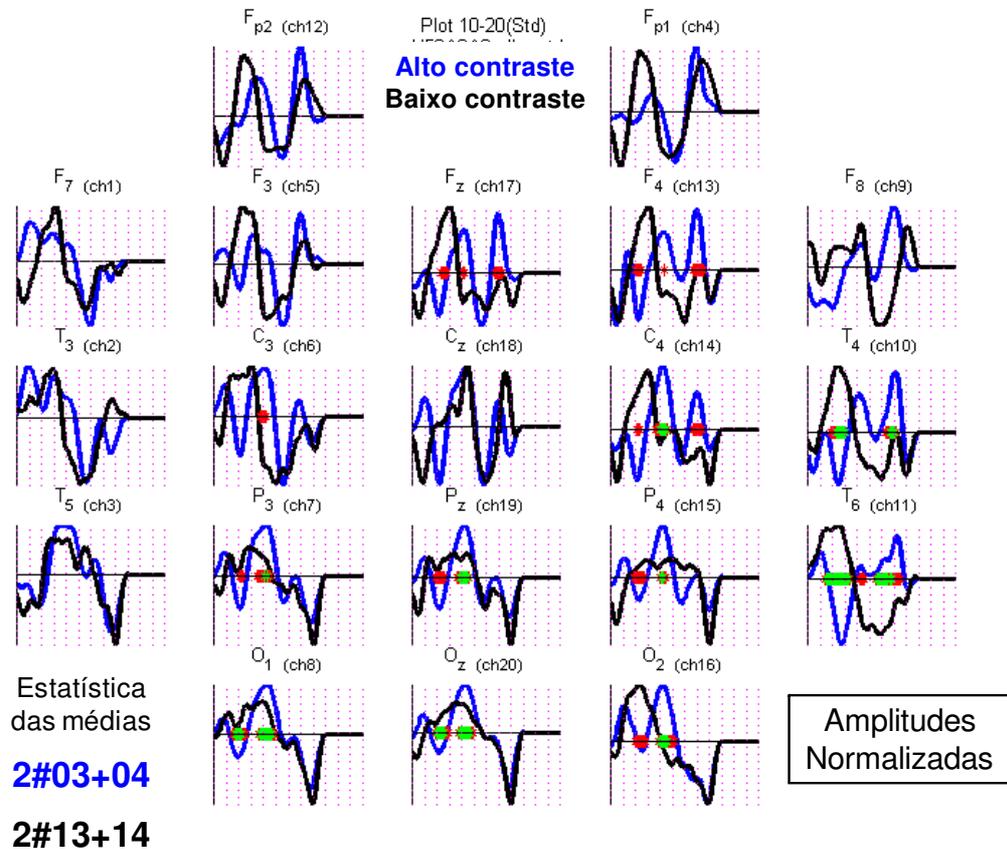


Fig 03.36. Comparando o perfil dos PRE com amplitudes normalizadas, obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido anti-horário em velocidade de  $433^\circ/s$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Escala de tempo igual à da figura 03.35. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Para o movimento no sentido horário em velocidade de  $443^\circ/s$ , o contraste influencia menos a amplitude (dado não mostrado) porém mantém influência no perfil dos PRE, que, com o aumento de contraste, aparece mais acidentado, assim como no caso descrito anteriormente. Na figura 03.37, trazemos as comparações estatísticas para estes PRE com amplitudes normalizadas. Nas figuras 03.38 e 03.39, trazemos as comparações para trajetórias anti-horárias em baixa velocidade ( $300^\circ/s$ ), estando as amplitudes das mesmas normalizadas na última figura. Nestas condições de estimulação, o contraste parece ter muito mais

influência sobre a amplitude do que sobre a forma das ondas, já que as amplitudes normalizadas mostraram muito menos probabilidade de diferença do que as ondas com amplitudes originais.

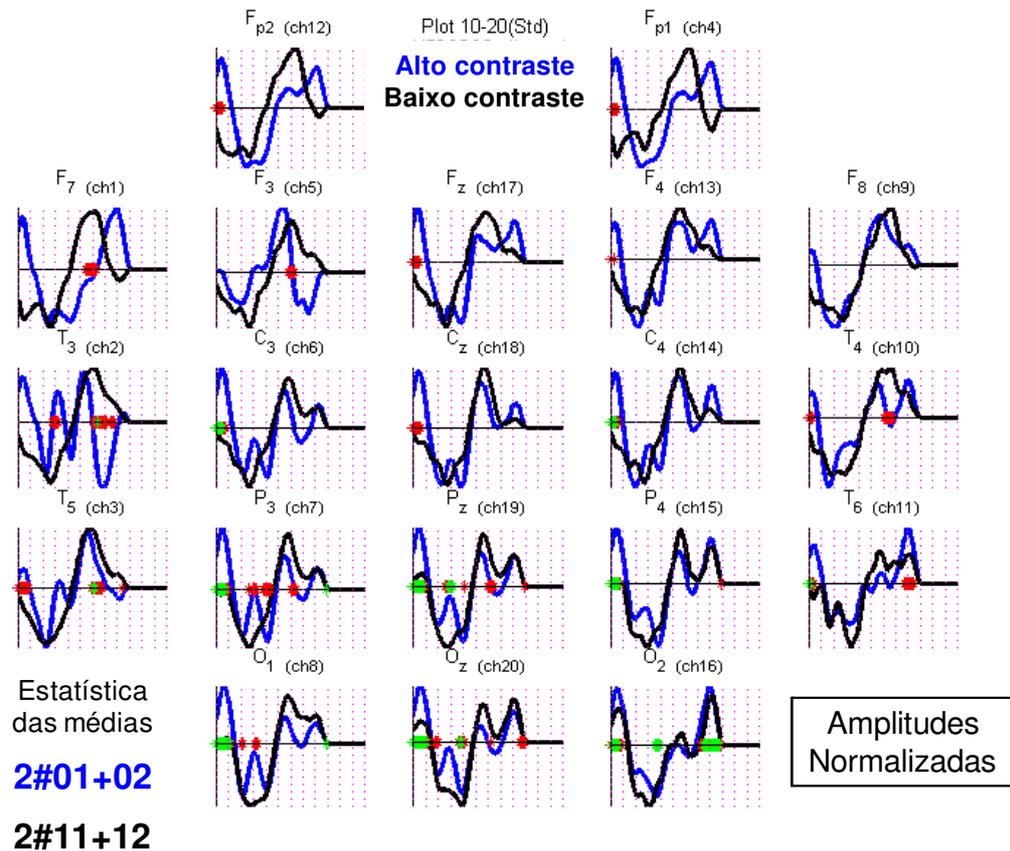


Fig 03.37. Comparando o perfil dos PRE com amplitudes normalizadas, obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido horário em velocidade de  $433^\circ/\text{s}$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Escala de tempo igual à da figura 03.35. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

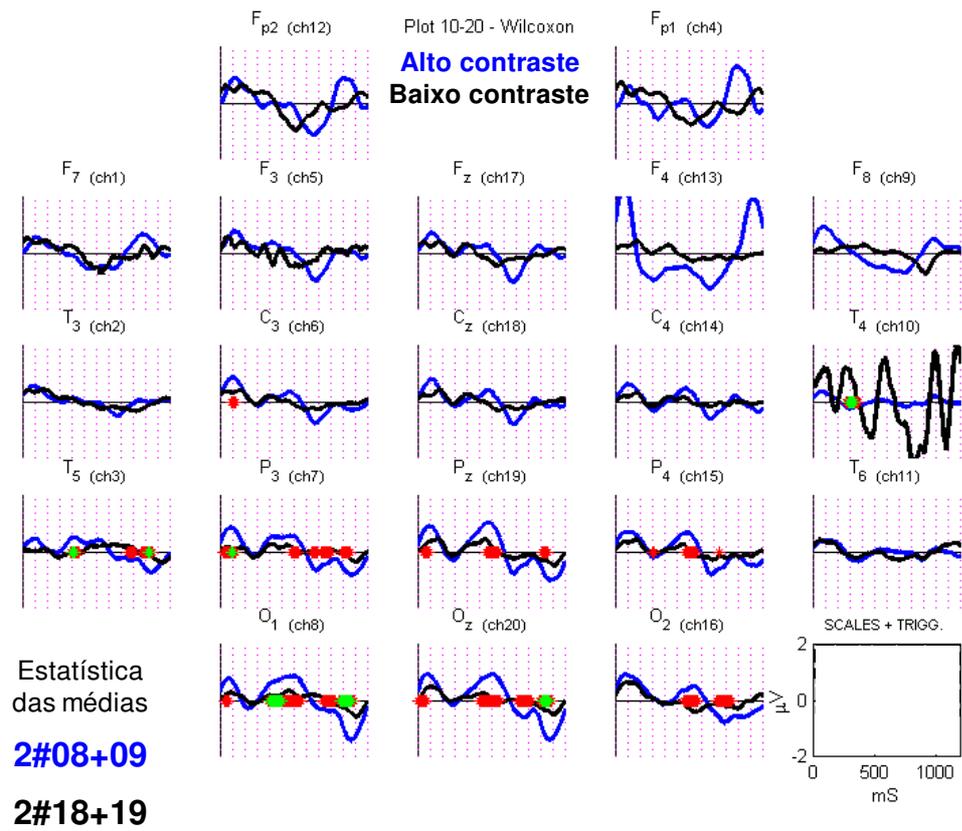


Fig 03.38. Comparação estatística dos PRE obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido anti-horário em velocidade de  $300^\circ/\text{s}$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

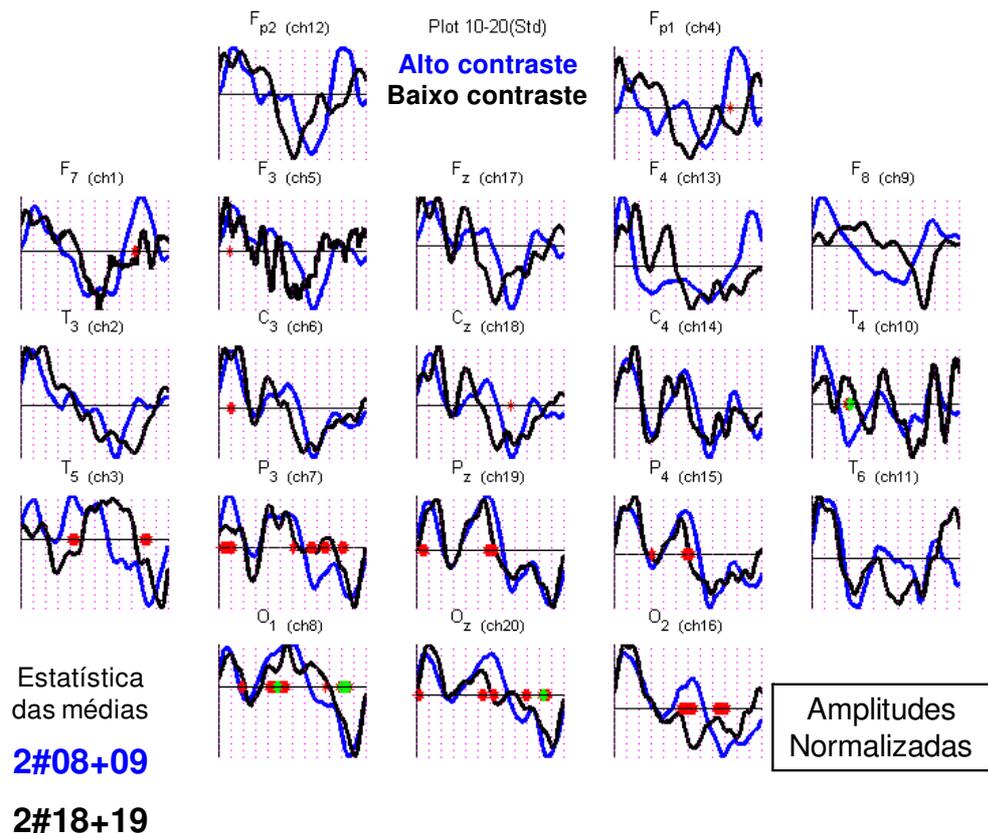


Fig 03.39. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE com amplitudes normalizadas, obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido anti-horário em velocidade de  $300^\circ/\text{s}$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

O movimento horário de baixa velocidade produz ondas tanto com amplitude quanto com formas muito similares. Mostramos apenas a comparação estatística para as formas das ondas, as quais estão com amplitudes normalizadas (figura 03.40). O contraste influencia pouco a forma e amplitude destas ondas. Quando comparamos as condições em relação ao contraste, observamos que, às vezes, ele influencia pouco tanto a forma quanto amplitude das ondas e, quando influencia, esta influência correlaciona-se mais com a amplitude. Apesar da maior homogeneidade e consistência estatística dos dados obtidos com estimulação de contraste mais elevado, a atividade produzida pelos estímulos de baixo e alto contraste é bastante congruente.

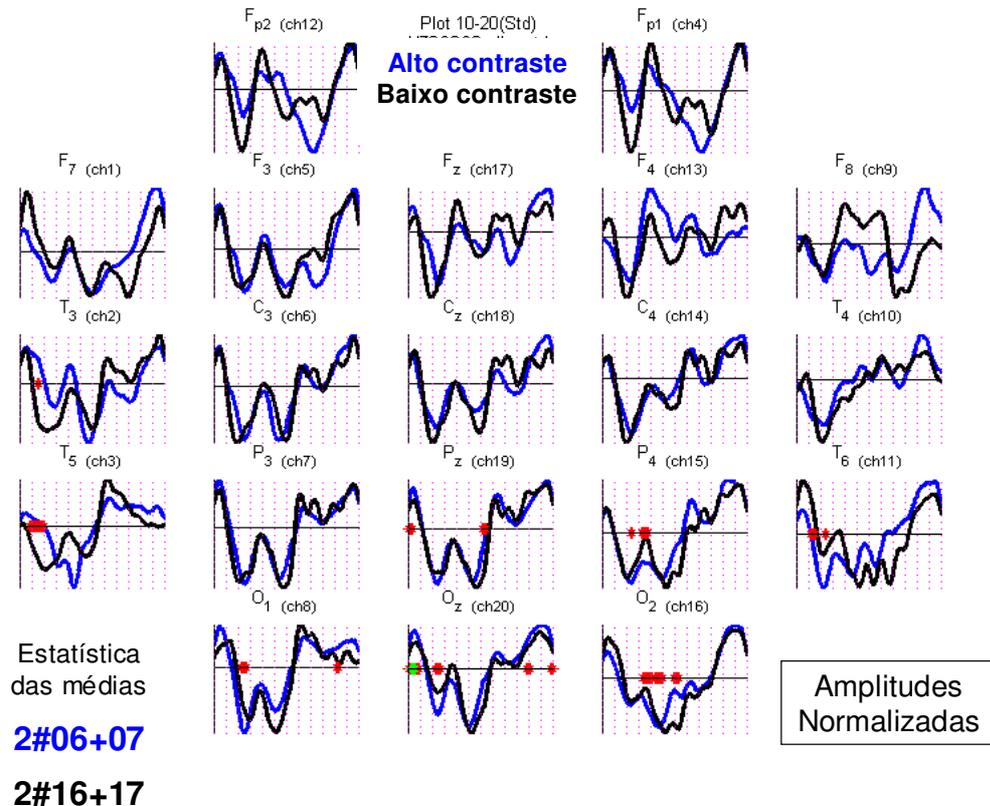


Fig 03.40. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE com amplitudes normalizadas, obtidos com estimulação em alto e baixo contraste (azul e preto), para trajetórias no sentido horário em velocidade de  $300^\circ/\text{s}$  ( $n=12$ ). Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$ . Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Os parâmetros aqui analisados para estimulação em alto e baixo contraste são congruentes com uma atividade retinotópica, uma vez que a topografia do estímulo modula a topografia das ondas de forma coerente com o que ocorre no campo visual.

### 3.2.4 PRE relativo aos flashes – descrição e comparações

Na figura 03.41, trazemos os PRE obtidos com estímulos de alto contraste apresentados aleatoriamente nas 72 posições, que corresponde às apresentações ordenadas que produzem movimento de velocidade  $300^\circ/\text{s}$ .

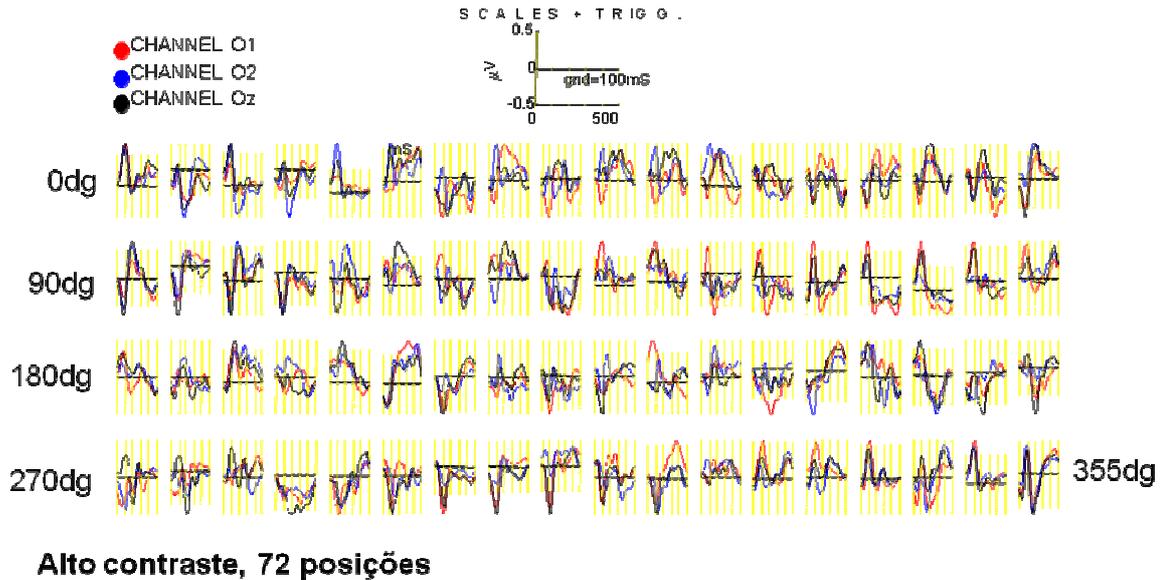


Fig 03.41. PRE para *flashes* de alto contraste (apresentações aleatórias) com duração de 16,67 ms, nas 72 posições da trajetória, a uma frequência de 30 Hz. As notações em graus marcam a posição angular dos PRE imediatos às mesmas. Os mesmos estão organizados em posições angulares sucessivas. Sobreponemos os PRE para os canais occipitais, conforme a legenda em cores na figura. Note que, em alguns gráficos, as linhas de grade amarelas (que representam divisões de 100 ms e tem um comprimento equivalente a 1  $\mu$ V) estão redimensionadas para adequar a escala à grande amplitude dos PRE contidos nos mesmos.

Para termos uma visualização dos PRE dentro do contexto da trajetória na qual foram gerados, dispomos os mesmos em uma circunferência ordenadamente segundo suas posições angulares correspondentes (veja a figura 03.42). Neste caso, realizamos a média de três ondas consecutivas reduzindo a matriz a 24 posições angulares. Observamos uma relação entre topografia da estimulação no campo visual e o formato dos PRE, com amplitudes e polaridades coerentes com o hemisfério estudado e a posição no campo visual. Analisaremos melhor estas características na figura 03.44, onde reduziremos a quadrantes as posições.

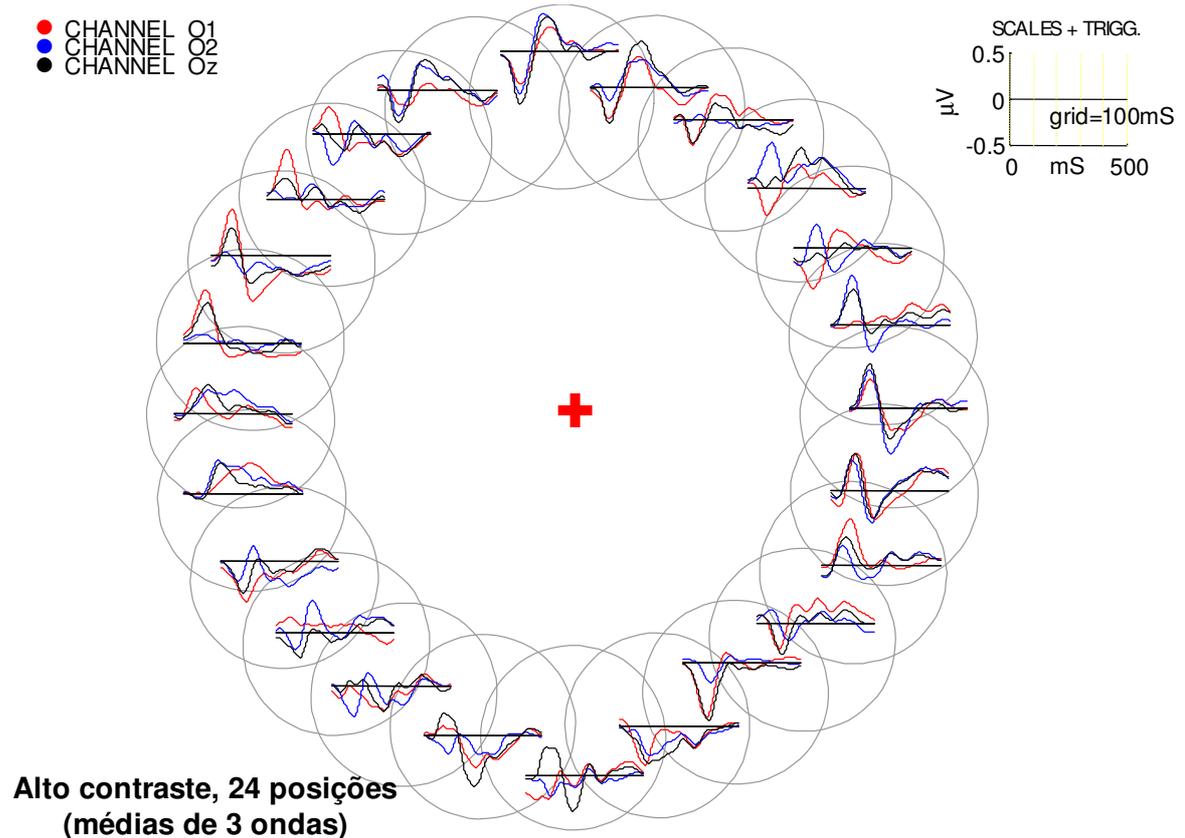


Fig 03.42. PRE para *flashes* de alto contraste (apresentações aleatórias) com duração de 16,67 ms a 30 Hz, reduzidos a 24 posições através da média de 3 flashes sucessivos. Sobreposamos os PRE para os canais occipitais, conforme a legenda em cores na figura. As circunferências correspondem a posições angulares. A escala de tensão e tempo está disposta no canto superior direito.

Na figura 03.43, trazemos as médias de 3 posições angulares relativas à estimulação com baixo contraste. Observamos que este padrão de contraste corresponde a PREs de amplitude menor e aparentemente menos acidentados. Na figura 03.44, onde reduzimos os PRE a quatro quadrantes, poderemos analisar melhor os acidentes em função do hemisfério captado e do quadrante do campo visual estimulado.

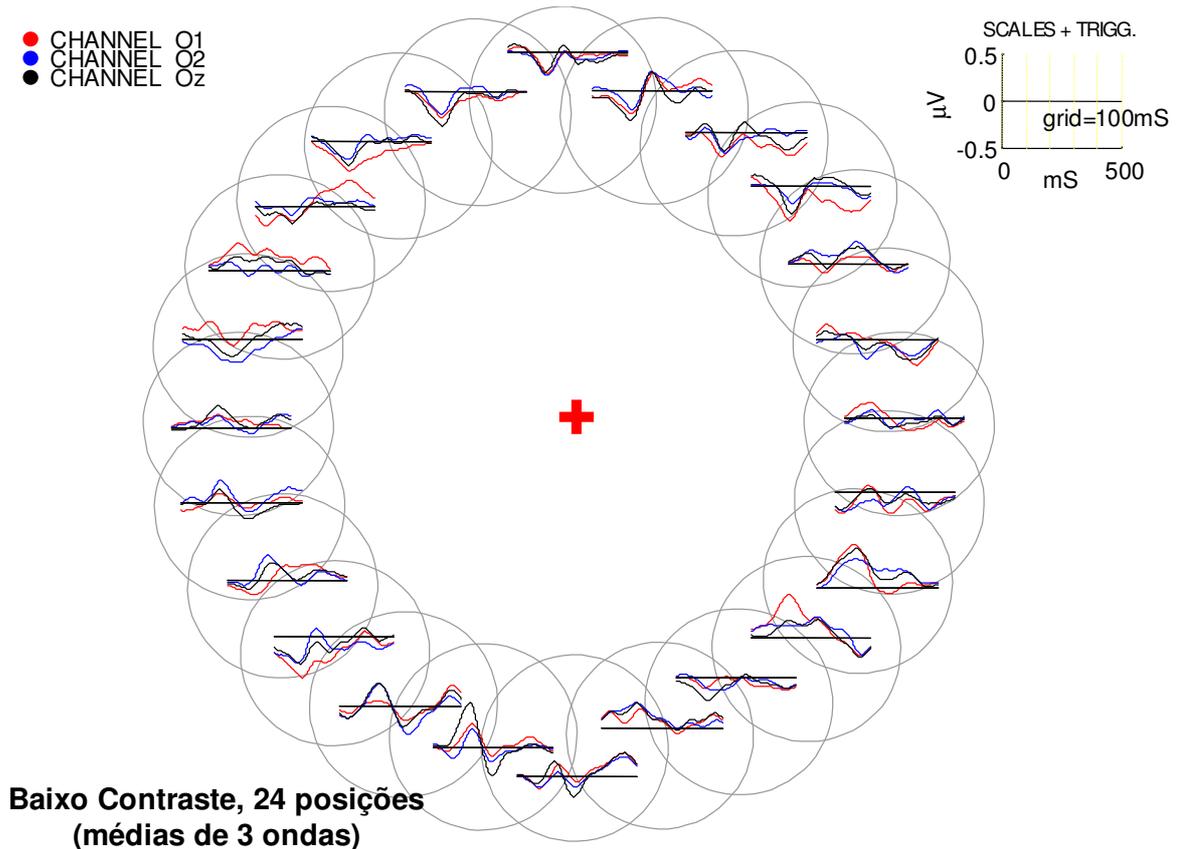


Fig 03.43. PRE para *flashes* de baixo contraste (apresentações aleatórias) com duração de 16,67 ms a 30 Hz, reduzidos a 24 posições através da média de 3 *flashes* sucessivos. Sobreposemos os PRE para os canais occipitais, conforme a legenda em cores na figura. As circunferências correspondem a posições angulares. A escala de tensão e tempo está disposta no canto superior direito.

O contraste interfere na amplitude e no perfil dos PRE, que são mais amplos e acidentados com alto contraste. Nesta situação, observamos uma inversão da polaridade das ondas em determinado sítio de captação (hemisfério) em relação ao hemicampo estimulado (direito ou esquerdo). Por exemplo, PRE gerados no hemicampo esquerdo (que são expressos no hemisfério direito) produzem PRE bifásicos, com uma negatividade antecedendo uma positividade em O<sub>1</sub>, e o contrário em O<sub>2</sub>. O inverso ocorre com estímulos no outro hemicampo. Este fenômeno é mais evidente para estimulação do hemicampo superior, cuja projeção sugere uma atividade de caráter vetorial no plano horizontal.

Para contrastes mais baixos, a amplitude da resposta em determinado hemisfério parece estar relacionada ao hemicampo estimulado (direito e esquerdo)

uma vez que, aparentemente, as amplitudes de ondas captadas por O<sub>1</sub> são maiores para estímulos no hemisfério direito.

As médias por quadrante revelam ondas cuja polaridade depende também da estimulação no hemisfério superior ou inferior, mais evidente quando utilizado baixo contraste no estímulo. Devido ao caráter bifásico das ondas obtidas com alto contraste, este fenômeno não é bem observado em tal circunstância de estimulação.

As observações acerca destas médias de quadrantes não foram testadas.

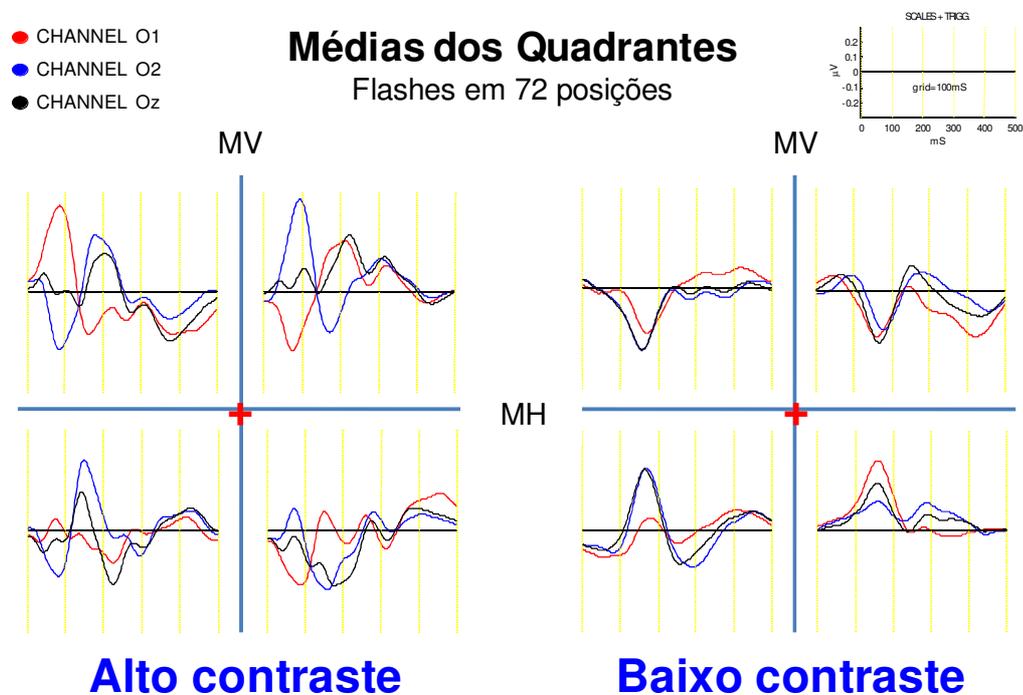


Fig 03.44. Médias dos PRE relativos a cada quadrante, para *flashes* de alto (esquerda) e baixo contraste (direita), com duração de 16,67 ms a 30 Hz. Sobreposamos os PRE para os canais occipitais, conforme a legenda em cores na figura. Os segmentos correspondem aos meridianos horizontal (MH) e vertical (MV) do campo visual, e a cruz vermelha coincide com a fóvea. As escalas são apresentadas no canto superior direito da figura..

### 3.2.5 Modelagem de PREs de movimento

Conforme descrito na metodologia, integramos os *flashes* obtidos tanto estimulando 72 quanto 50 posições buscando comparar o resultado desta

integração, o qual chamamos de modelos, com os PRE obtidos com o deslocamento. Como foi falado na metodologia, a amplitude original dos modelos é muito menor que dos PRE obtidos com deslocamentos. Por isso, normalizamos as amplitudes dos PRE e seus respectivos modelos, para comparação.

Denominamos os modelos com o nome da condição respectiva seguido da letra “m” entre parênteses.

#### 3.2.5.1 Modelando movimento de 300°/s

Observamos apenas algumas pequenas regiões de significância de igualdade menor que 5% nas médias tanto dos PRE quanto dos seus modelos. Para o movimento horário e anti-horário, em alto contraste, o perfil das ondas dos modelos corresponde com grande fidedignidade ao perfil das ondas dos PRE obtidas nos canais posteriores e mediais.

Apesar dos gráficos terem formas muito similares, a presença destas regiões estatisticamente diferentes denota a grande homogeneidade da amostra de modelos (lembramos que foi gerado modelos para cada voluntário, o que permite comparações estatísticas)

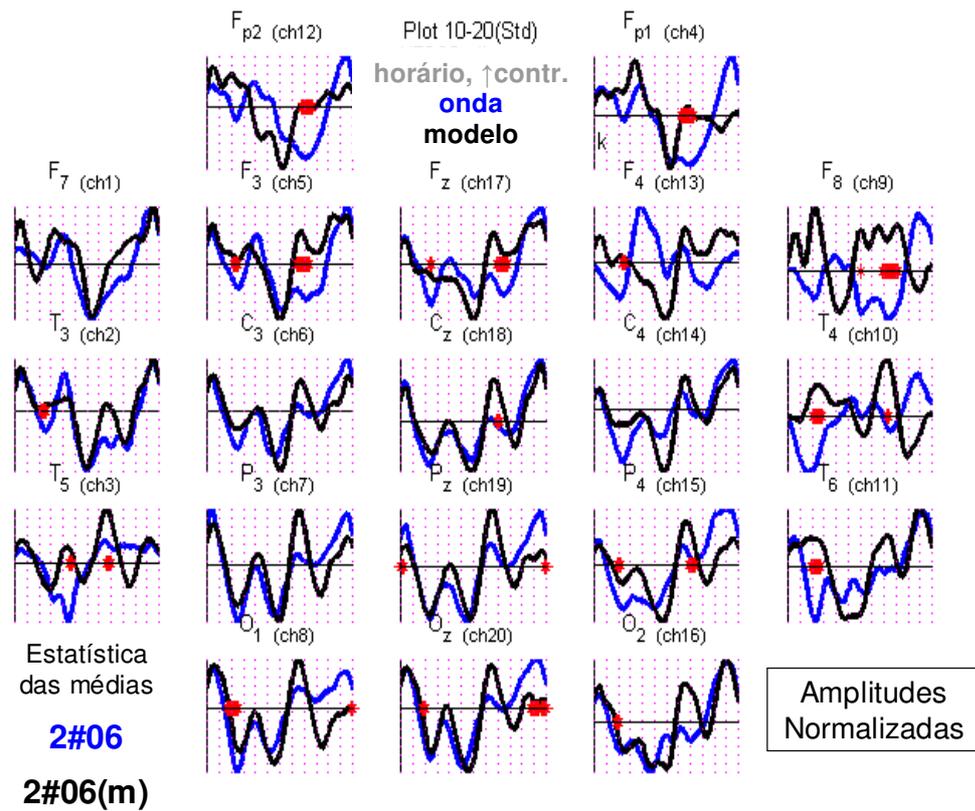


Fig 03.45. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em alto contraste no sentido horário a velocidade de 300°/s, e seu modelo. Amplitudes normalizadas, estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

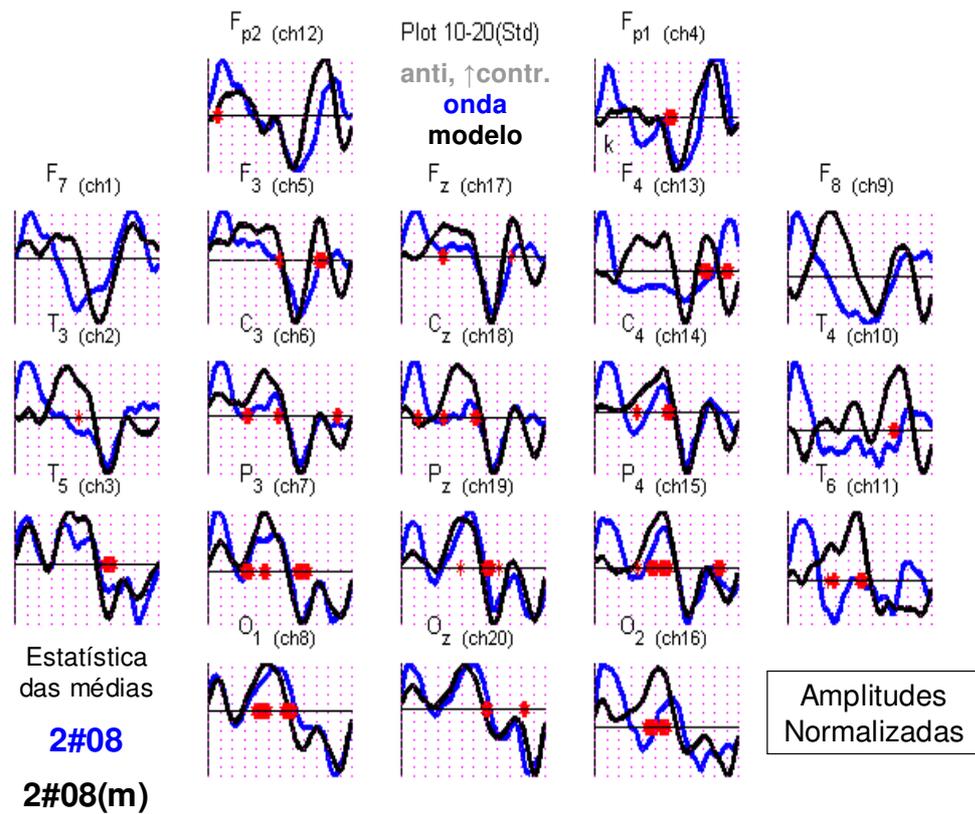


Fig 03.46. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em alto contraste no sentido anti-horário a velocidade de 300°/s, e seu modelo. Amplitudes normalizadas, estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Com baixo contraste, os modelos não apresentaram a mesma fidedignidade que observamos para a estimulação com alto contraste, a 300°/s. Para o sentido anti-horário, o modelo não foi representativo: os perfis são completamente diferentes. Porém, observamos apenas raríssimas ocorrências de probabilidades de diferença, o que denota um comportamento de grande dispersão da amostra do modelo, impossibilitando a inferência. Isto significa uma falha do modelo. No sentido horário, segue-se a regra dos modelos anteriores: há uma boa equivalência entre os perfis apenas do canal  $O_z$ ,  $P_z$  e  $O_1$ .

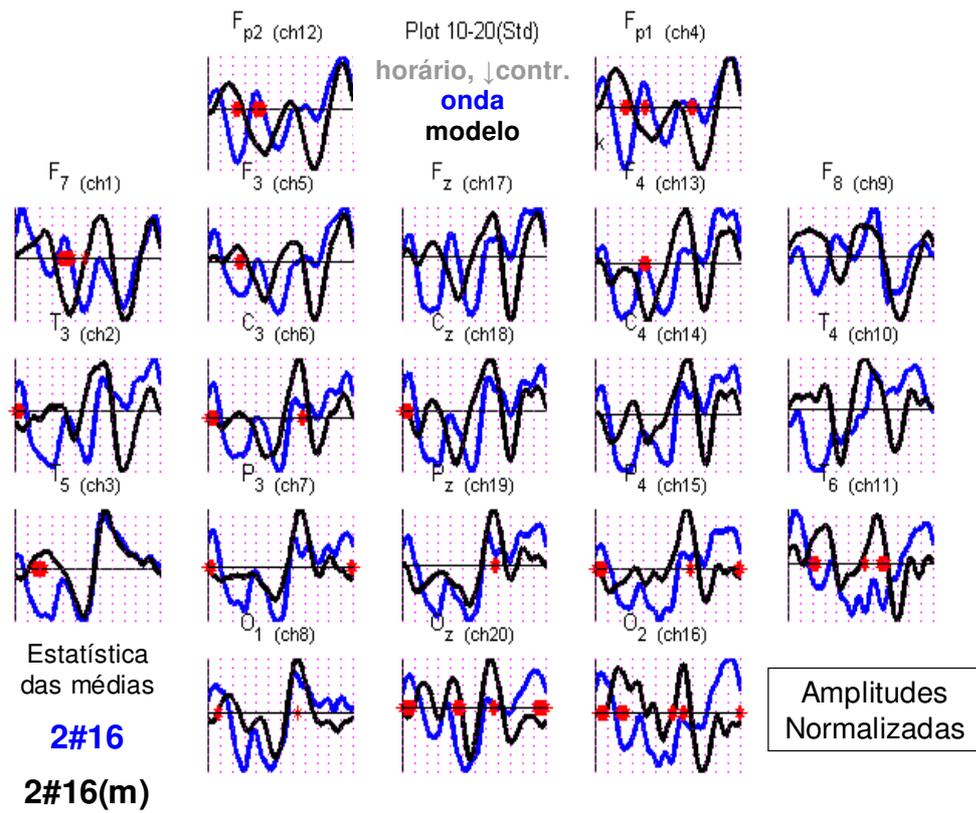


Fig 03.47. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em baixo contraste no sentido horário a velocidade de  $300^\circ/\text{s}$ , e seu modelo. Amplitudes normalizadas, estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

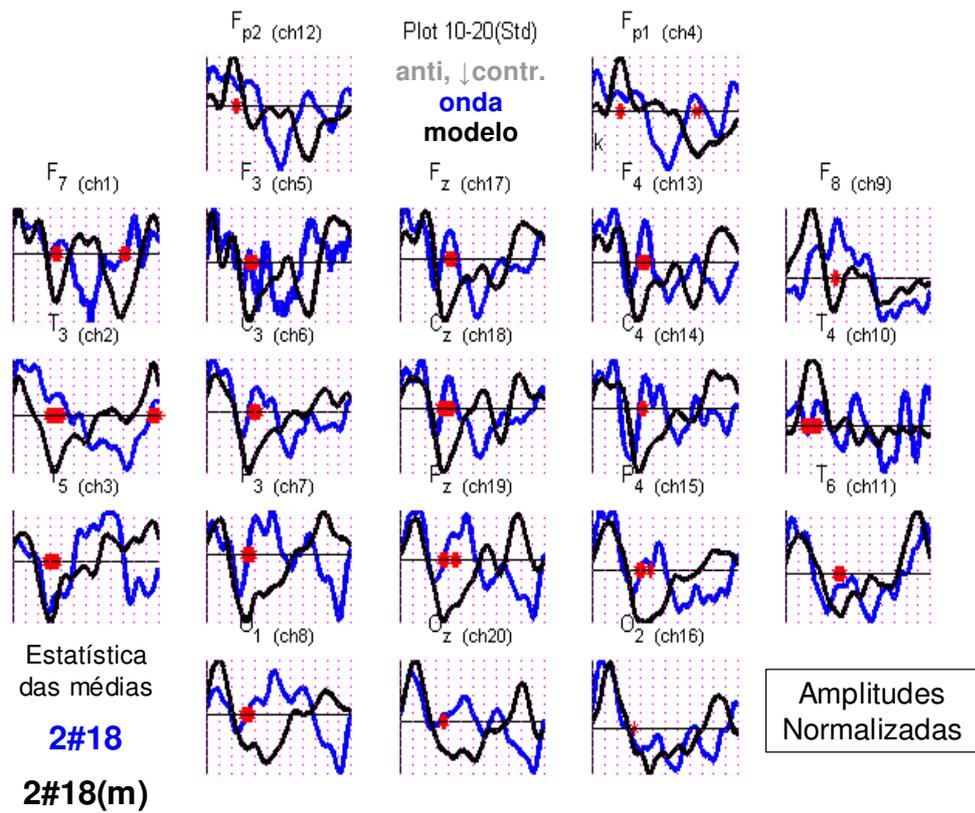


Fig 03.48. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em baixo contraste no sentido anti-horário a velocidade de  $300^\circ/\text{s}$ , e seu modelo. Amplitudes normalizadas, estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Interessante observar que os modelos 2#06(m) e 2#08(m) são mais congruentes com os PRE das condições 2#16 e 2#18, conforme pode ser visto nas figuras 03.49 e 03.50.

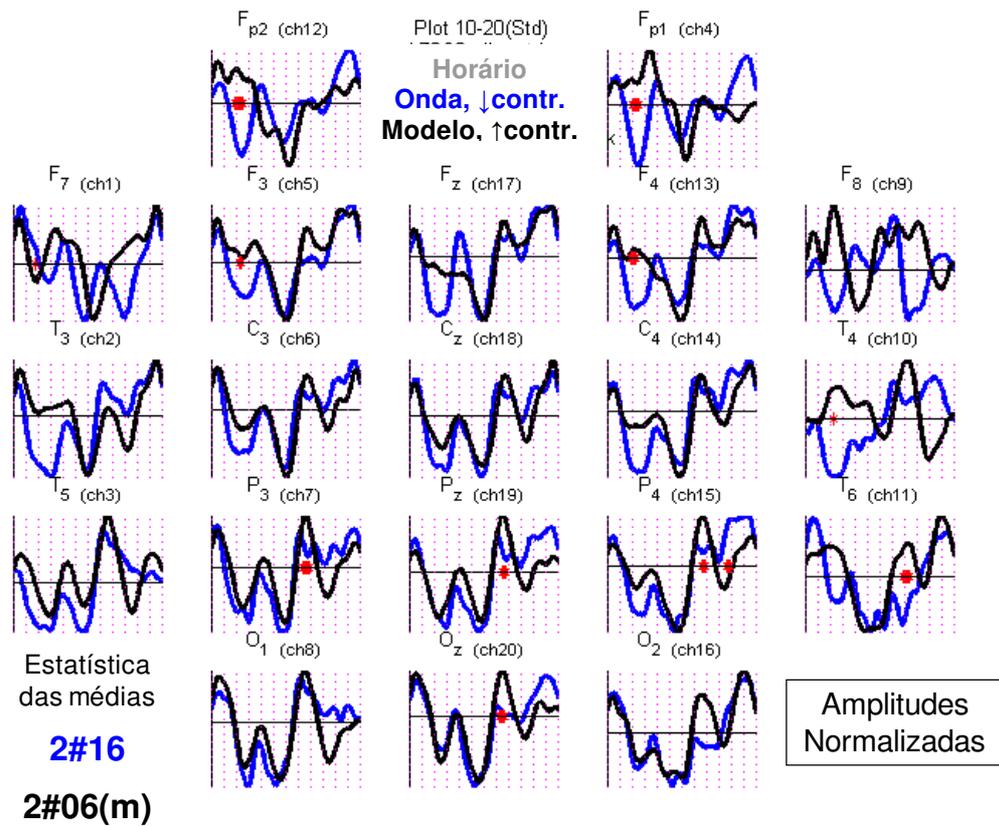


Fig 03.49. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em baixo contraste no sentido horário a velocidade de 300°/s, e o modelo para respectiva condição em alto contraste, 2#06(m). Amplitudes normalizadas, Estatística, Wilcoxon signed rank test. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual a da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100ms.

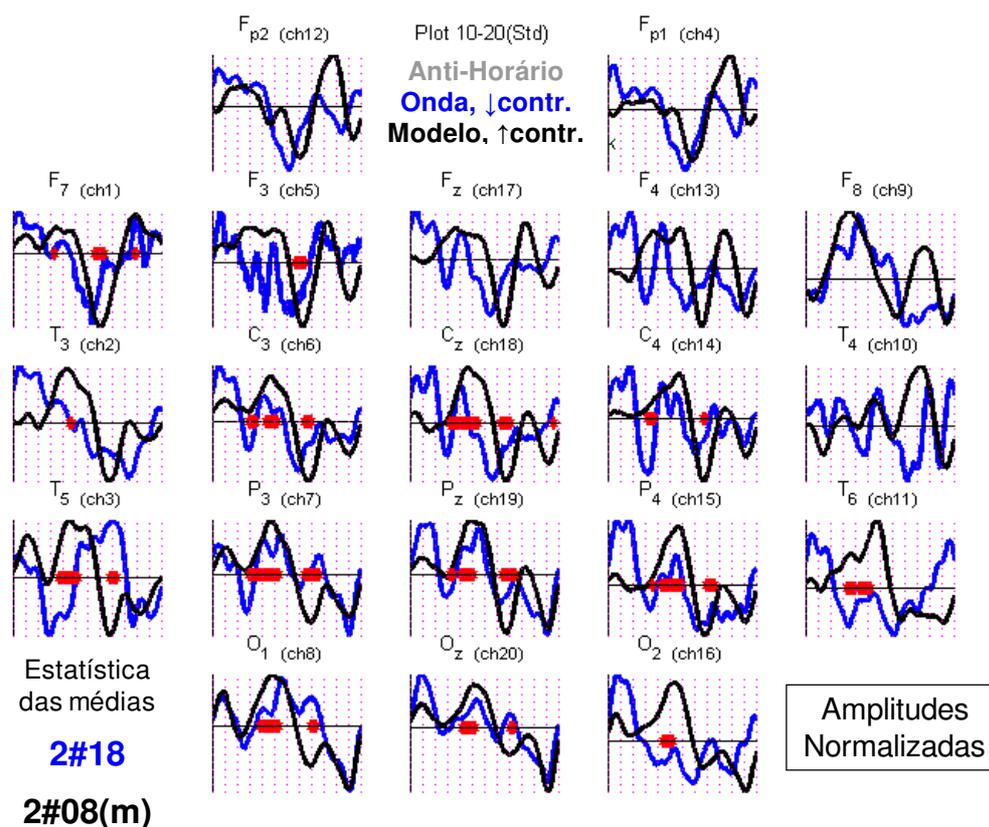


Fig 03.50. Comparação estatística do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em baixo contraste no sentido anti-horário a velocidade de 300°/s, e o modelo para respectiva condição em alto contraste, 2#08(m). Amplitudes normalizadas, estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala de tempo igual à da figura 03.38. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

### 3.2.5.2 Modelando movimento de 433°/s.

Os modelos para a maior velocidade foram menos representativos do que os anteriores, com apenas uma exceção, o movimento de baixo contraste no sentido horário (figura 03.53). Os demais modelos falharam em representar o perfil das ondas, conforme se observa nas figuras 03.51 a 03.54.

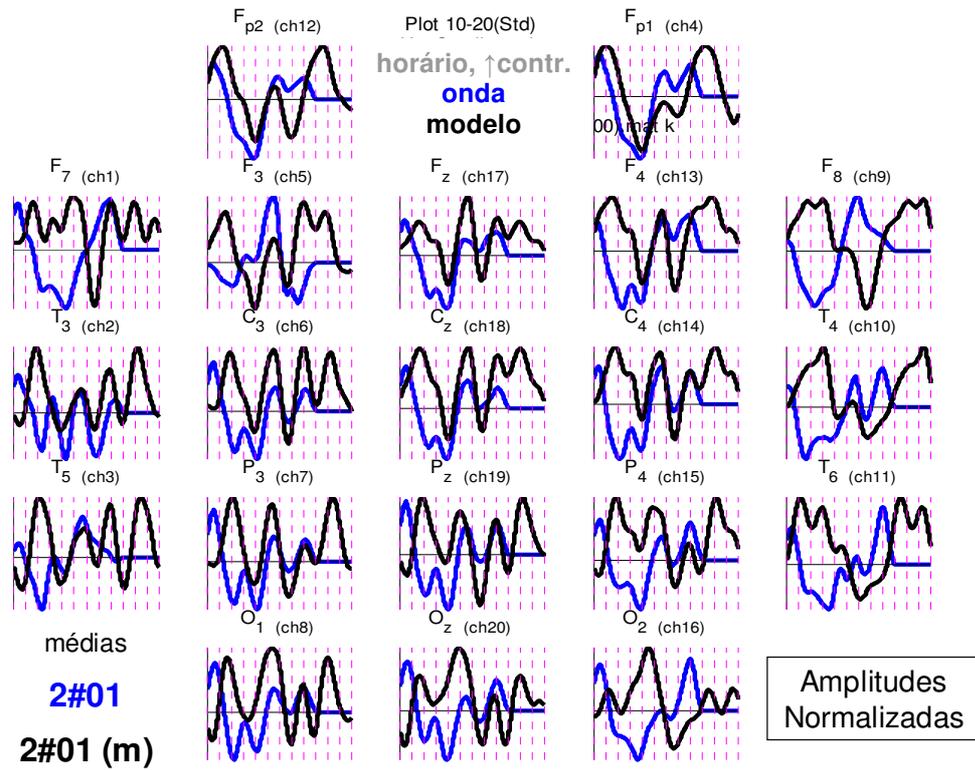


Fig 03.51. Sobreposição do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em alto contraste no sentido horário a velocidade de  $433^\circ/\text{s}$ , e seu modelo. Amplitudes normalizadas.

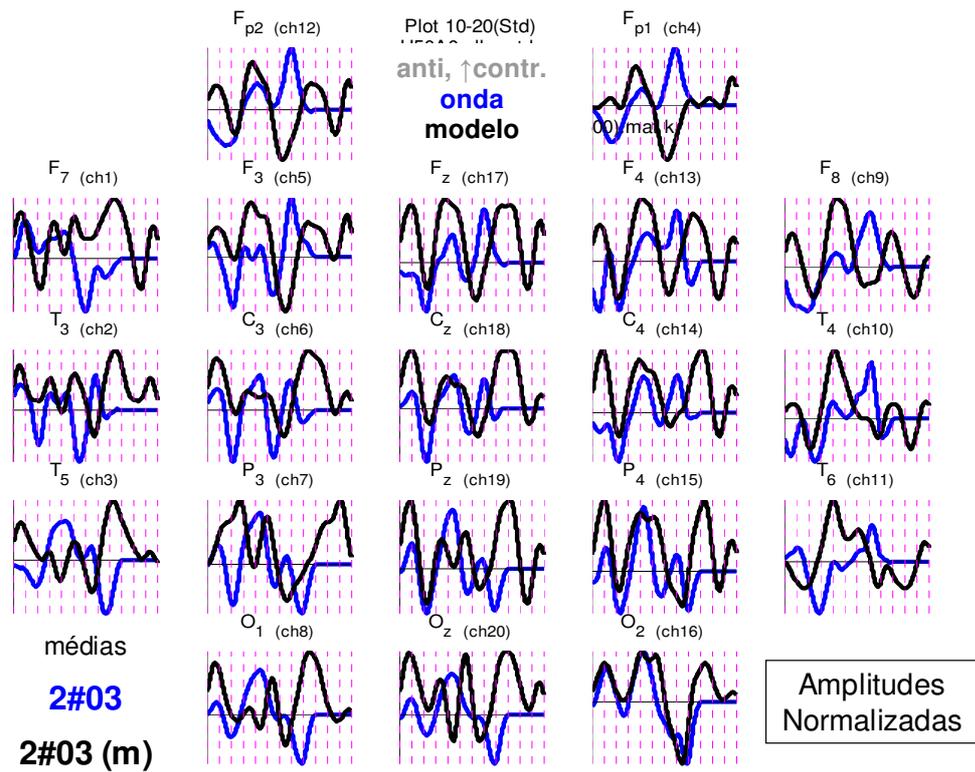


Fig 03.52. Sobreposição do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em alto contraste no sentido horário a velocidade de  $433^\circ/\text{s}$ , e seu modelo. Amplitudes normalizadas.

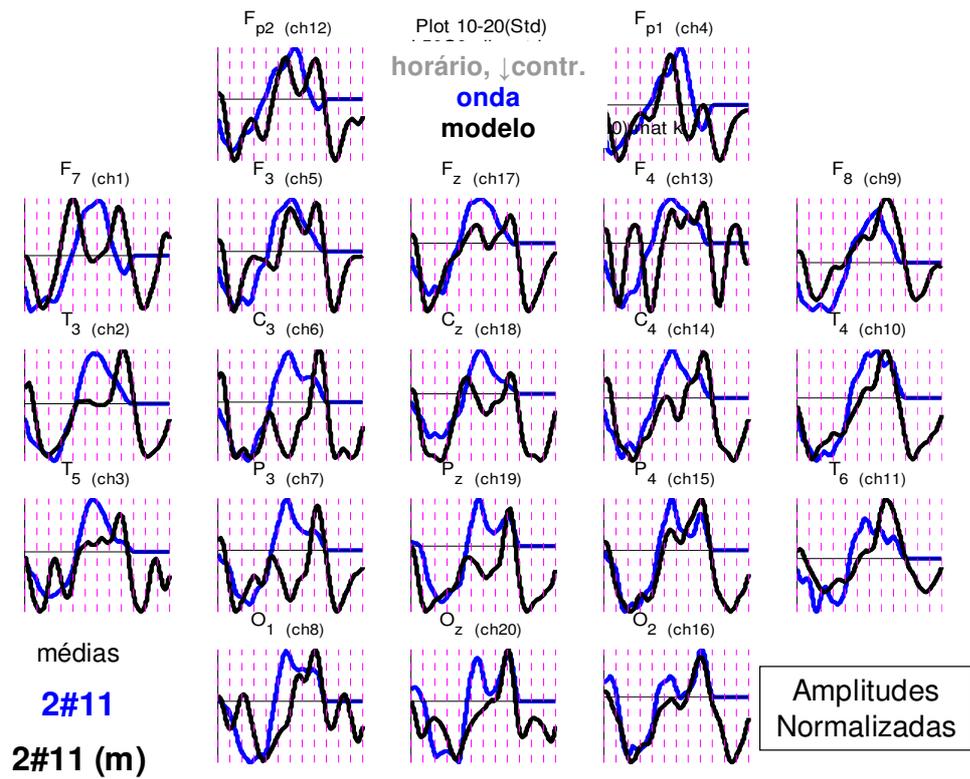
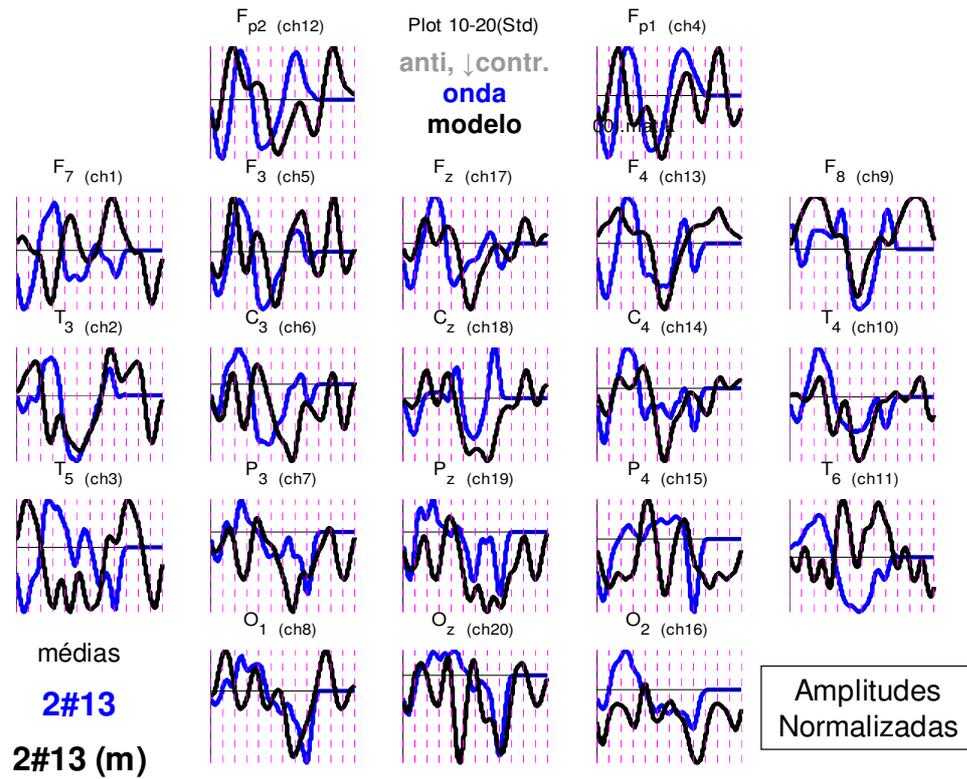


Fig 03.53. Sobreposição do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em alto contraste no sentido horário a velocidade de 433°/s, e seu modelo. Amplitudes normalizadas.



**Ondas PRE versus MODELO**

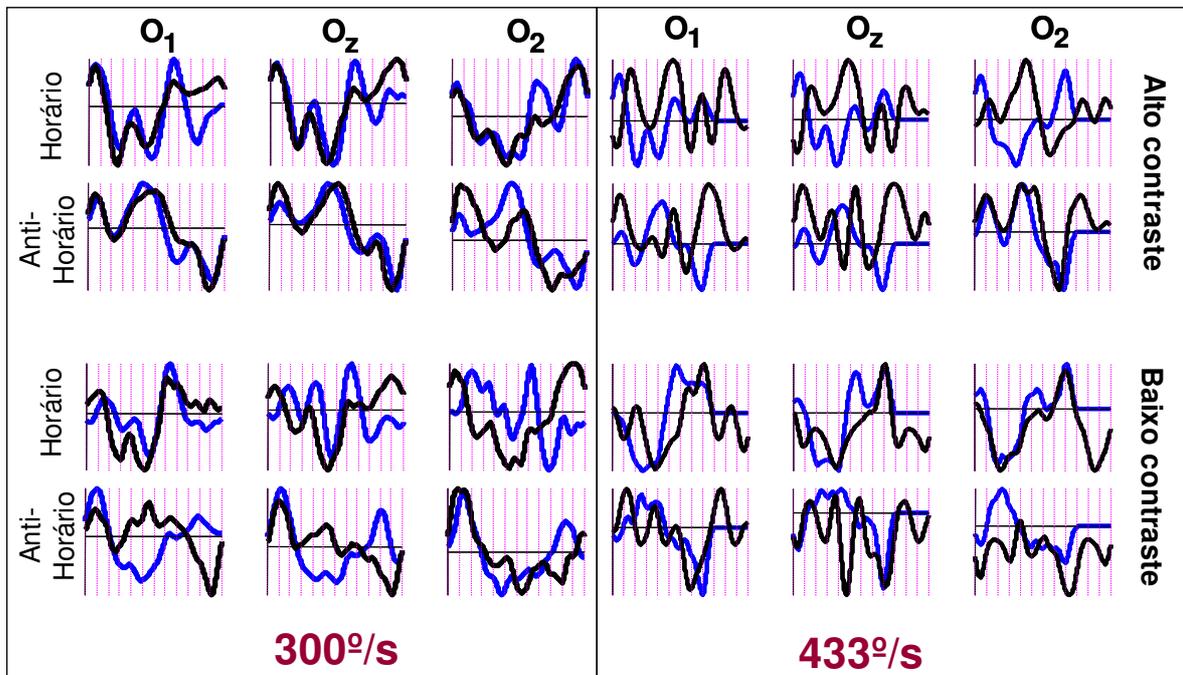
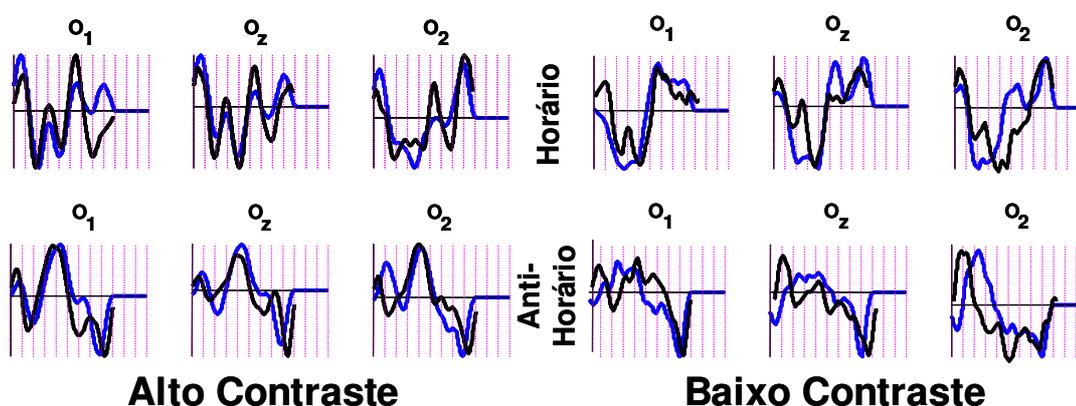


Fig 03.54. Acima: sobreposição do perfil das curvas dos PRE obtido com estimulação em baixo contraste no sentido anti-horário a velocidade de 433°/s, e seu modelo. Amplitudes normalizadas. Abaixo: resumo das comparações entre PRE e seus respectivos modelos, para os canais occipitais.

Contudo, os respectivos modelos gerados com os 72 *flashes* para movimentos lentos ( $300^\circ/\text{s}$ ), quando tiveram seus períodos deformados para 0,83 s (período do PRE para velocidade de  $433^\circ/\text{s}$ ), encaixaram-se nas ondas de alto contraste, como pode ser visto na figura 03.55.

O contraste e a velocidade são fatores determinantes da representatividade dos nossos modelos, gerados com a integração espacial e temporal dos PRE obtidos com estimulação por *flashes*. O baixo contraste prejudica a modelagem para ambas velocidades no sentido anti-horário. Contudo, a alta velocidade limita a modelagem dos PRE para estimulação com alto contraste, enquanto que não parece interferir na modelagem do PRE para movimento horário com baixo contraste.



**Ondas PRE  $433^\circ/\text{s}$**   
**MODELO  $300^\circ/\text{s}$  (período ajustado)**

Fig 03.55. Sobreposição dos PRE obtidos com estimulação a  $433^\circ/\text{s}$  e os modelos respectivos gerados para simulação dos PRE de movimento a  $300^\circ/\text{s}$ , com seu período deformado para 830 ms. Observamos as ondas captadas nos canais occipitais para movimentos com estímulo de alto contraste e baixo contraste, ciclando no sentido horário e anti-horário.

### 3.3 Conclusões

Enquanto o experimento mais longo e complexo desta tese, permitimo-nos, ao longo do texto, inserir alguns comentários e conclusões parciais a fim de facilitar o raciocínio sobre os nossos resultados. Vamos resumir nossas conclusões.

1. *A forma dos PRE obtidos com a estimulação em flashes depende da posição do estímulo no campo visual, tanto para alto quanto baixo contraste, sendo que estes últimos descrevem ondas menos amplas.*
2. *Os flashes em baixo contraste descrevem um comportamento compatível com o componente C1, onde observamos inversão de polaridade em função da estimulação do hemisfério superior ou inferior.*
3. *O perfil dos PRE obtidos com o movimento tem um caráter retinotópico evidenciando que se manifestam em nível de córtex visual retinotópico.*
4. *A retinotopia descrita pelos PRE relativos ao movimento é de resolução de, pelo menos, setores com  $2,5^\circ$  de diâmetro, que corresponde a regiões retinotópicas como V1 ou V2, uma vez que os PRE de movimento são bem representados pelos modelos reconstruídos a partir de PRE para flashes, setoriais.*
5. *O contraste e a velocidade angular determinam a consistência dos PRE quando comparamos os parâmetros testados ou observamos a dispersão na amostra.*
6. *O contraste determina características do formato da onda, que parece ser mais acidentado em alto contraste, mostrando um número maior de sub-componentes bem definidos ao longo do*

período da onda, o que não é consistente em baixos contrastes, que promovem PRE com perfil mais suave.

7. *Os PRE não aparentam ser uma composição de vetores elétricos longitudinais, tangenciais a superfície do córtex, uma vez que, com a inversão de polaridade, as ondas para sentidos diferentes não demonstram um perfil coincidente.*
8. *Os PRE para movimento, de um modo geral, mostram ser composições de atividades corticais focais, uma vez que os modelos gerados a partir da integração dos PRE para flashes, de um modo geral, representaram fidedignamente os PRE para movimentos.*
9. *O alto contraste determina PRE para movimento compostos por atividades focais mais discretas em comparação com a estimulação com baixo contraste, já que os modelos para PRE de alto contraste são mais fidedignos que os modelos para baixo contraste.*
10. *O aumento da velocidade do estímulo reduz a fidedignidade entre o respectivo PRE e seu modelo, o que é mais evidente para altos contrastes, sugerindo que, com o aumento das distâncias entre os setores de estimulação, o PRE do movimento em alto contraste não corresponde mais a uma composição de atividades focais.*
11. *Os PRE obtidos com velocidade maior demonstram boa correspondência aos modelos para a velocidade menor cujo período foi ajustado, tanto para alto quanto baixo contraste, sugerindo que, com o aumento da velocidade do estímulo, o PRE para o movimento corresponde à composição de atividades focais com interpolação entre os pontos de estimulação no movimento.*



## **4 EXPERIMENTO 03: REGISTRO DE PRE RELATIVO A TRAJETÓRIAS CIRCULARES DE MOVIMENTO APARENTE CONTÍNUO, COM FALHA**

Os objetivos específicos deste experimento são: (1) avaliar os efeitos de uma falha na trajetória no formato dos PRE de movimento, e (2) apurar as latências retino-corticais do PRE através do efeito da falha sobre esta atividade.

### **4.1 Metodologia**

#### *4.1.1 Voluntários*

Os mesmos 06 voluntários do experimento 02 participaram deste.

#### *4.1.2 Estímulos*

Neste experimento, mantivemos as trajetórias circulares centradas no ponto de fixação, com as mesmas dimensões para estas e o estímulo. O que diferencia a estimulação neste experimento é a presença de uma falha na trajetória de movimento, localizada entre 90° e 180°, onde o estímulo desaparece embora o tempo de apresentação relativo a este trecho continue sendo computado. Ou seja, como se o estímulo se ocultasse atrás do fundo enquanto se desloca neste arco da trajetória, invisível.

Utilizamos apresentações de deslocamento (movimento) em alto e baixo contraste, em ciclos a uma frequência de 0,83 Hz (velocidade angular de 300°/s), no sentido horário e anti-horário, em oito condições conforme a tabela 04.01. Observe

que os parâmetros indicados por A a E são os mesmos para o experimento 02. A tabela não apresenta o parâmetro A, que é apresentação seqüencial para todas as condições neste experimento. A falha (parâmetro F) invariavelmente acontece no quadrante superior direito da trajetória, no arco que se estende entre 90 e 180 graus da trajetória. Contudo, na tabela, a posição angular desta falha de 90° de extensão está indicada em relação ao sentido da trajetória e, assim, de onde a trajetória começa.

Tabela 04.01 – condições de estimulação do experimento 03..

CONDIÇÃO	PARÂMETRO (*)				
	B contraste	C ciclo	D sentido	E início	F falha
3#01	Alto	0,83Hz	Horário	0 grau	180 a 270°
3#02	Alto	0,83Hz	Horário	0 grau	Sem falha
3#03	Alto	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau	90 a 180°
3#04	Alto	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau	Sem falha
3#05	Baixo	0,83Hz	Horário	0 grau	180 a 270°
3#06	Baixo	0,83Hz	Horário	0 grau	Sem falha
3#07	Baixo	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau	90 a 180°
3#08	Baixo	0,83Hz	Anti-Horário	0 grau	Sem falha

(\*) os parâmetros de B a E são os mesmos do experimento 02.

Apesar de não registrarmos novamente testes com apresentações semi-aleatórias, utilizamos os dados obtidos no experimento 02 para modelar os PRE com falhas. A figura 04.01 nos traz a representação gráfica da trajetória com o posicionamento da falha.

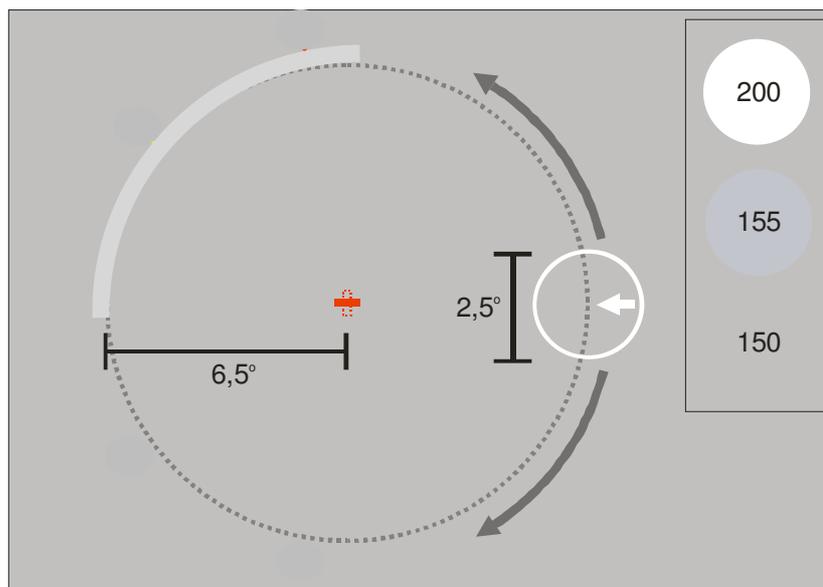


Fig. 4.1. Estimulação no experimento 03 obedece aos princípios descritos no experimento 02 conforme as condições na tabela 04.01. O arco cinza claro na figura representa a região da falha, fixa. Todos estímulos iniciam sua trajetória na posição zero grau (seta branca).

#### 4.1.3 Procedimento de testagem

Não há diferenças entre os procedimentos de testagem deste experimento com aqueles do experimento 02. Contudo, os testes, por terem apenas 8 condições cada, ficaram significativamente mais curtos, durando pelo menos cinco minutos cada.

#### 4.1.4 Registro do eletroencefalograma

Os registros foram executados exatamente como no experimento 02.

#### 4.1.5 Processamento off-line dos sinais

Utilizamos os mesmos procedimentos para tratamento e filtragem, promediação, suavização das ondas promediadas, modelagem de ondas para movimento a partir de *flashes*, bem como estatísticas.

Quanto à integração, modelamos as trajetórias com falhas apenas deixando um trecho vazio na matriz de dados dos *flashes* a serem integrados, relativa às posições das falhas.

Adicionalmente, realizamos a subtração do PRE obtido com a trajetória com falha de seu par. Do módulo da diferença, procuramos o ponto de maior amplitude para comparação com as características da trajetória com falha.

## 4.2 Resultados

A inclusão de uma falha de 90 graus no quadrante superior esquerdo da trajetória revelou-se nas ondas dos PRE obtidos com estímulo a 300°/s, como pode ser visto nas figuras 04.02, 04.03, 04.04 e 04.05, onde comparamos as ondas para cada condição de trajetória, com e sem sua falha. Na figura 04.05 observamos o módulo das diferenças entre os PRE de trajetórias com e sem falhas de estímulos com alto contraste, para os três eletrodos occipitais e os três eletrodos frontais. Na figura 04.04, modelamos a trajetória com falha e comparamos com a onda real.

Em todas as condições, parece que a falha influenciou a formação dos PRE, embora não haja uma evidência estatística de diferença em vários casos. Para alto contraste, a diferença mais significativa observa-se nos eletrodos centrais e frontais, um pico de atividade que aparece na segunda metade da onda, cuja posição na onda depende do sentido da trajetória: no sentido anti-horário, quando o estímulo

passa na falha após cerca de 300 ms, o pico positivo aparece evidente mais cedo em comparação com o PRE obtido pela trajetória em sentido horário, quando o estímulo entra na falha 600ms após a partida do ponto inicial (0 grau). Observe as figuras 04.02 e 04.04. Na figura 04.03, onde o movimento em sentido anti-horário com falha é modelado, este pico positivo não aparece no modelo. Porém, o modelo mostra-se bastante representativo para a trajetória com falha.

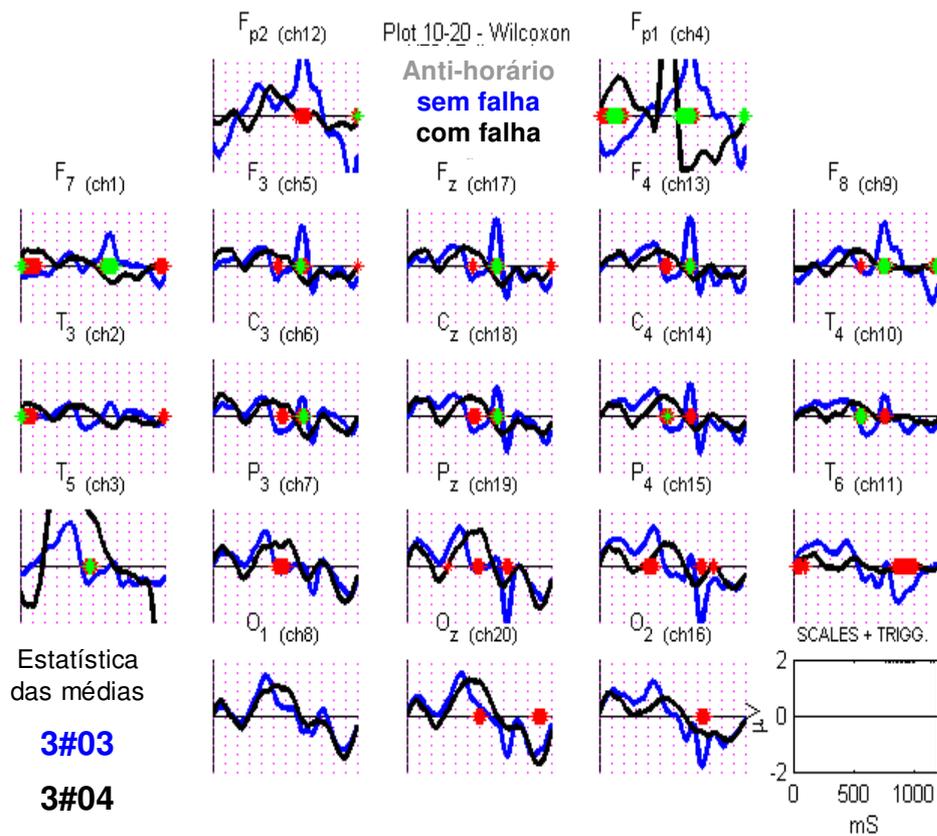


Fig 04.02. Comparação dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste a 300°/s em trajetórias com e sem falha (respectivamente em azul e preto) no sentido anti-horário. Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

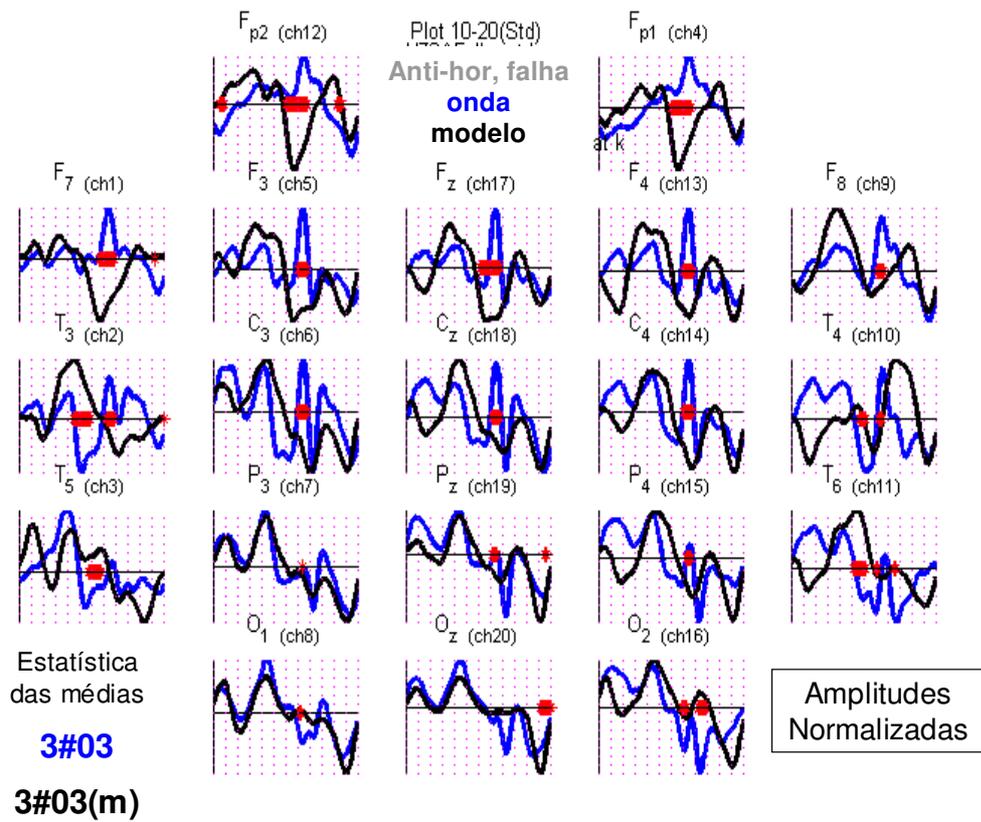


Fig 04.03. Comparação dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste a 300°/s em trajetórias com falha (respectivamente em azul e preto) e o seu modelo, baseado em estimulação com *flashes*. Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

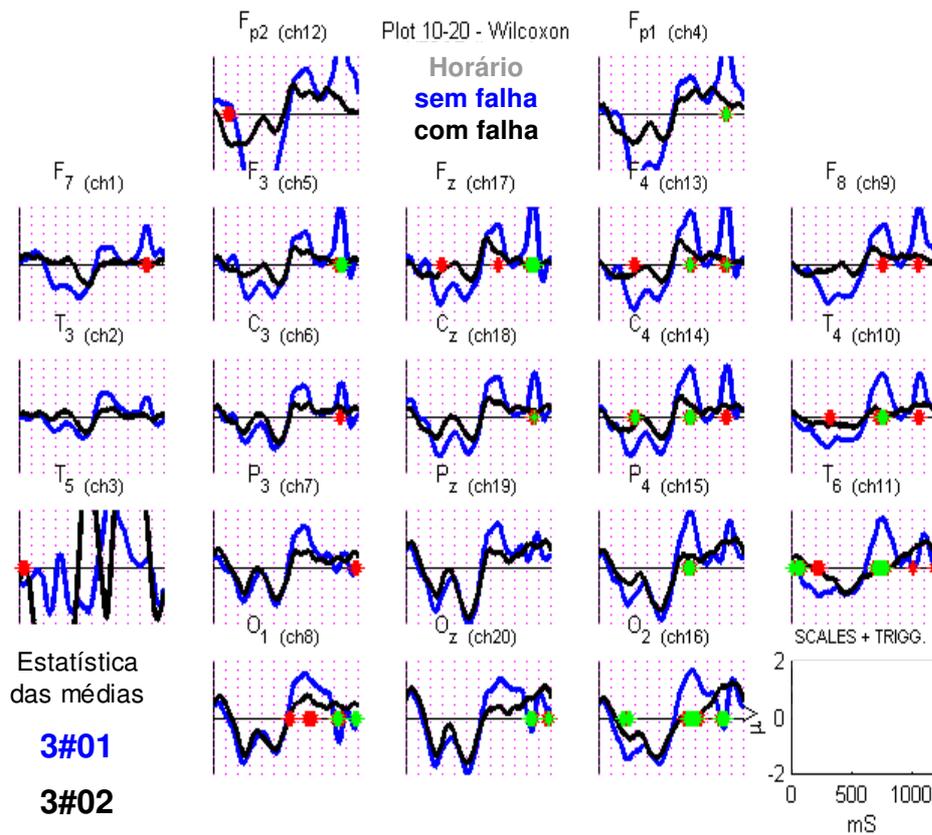


Fig 04.04. Comparação dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste a  $300^\circ/\text{s}$  em trajetórias com e sem falha (respectivamente em azul e preto) no sentido horário. Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

A distância entre estes picos positivos que aparecem nos PRE para sentido horário e anti-horário é de exatamente 300 ms, que é a diferença de tempo para o estímulo alcançar a falha em função do sentido da trajetória. Observe a figura 04.05.

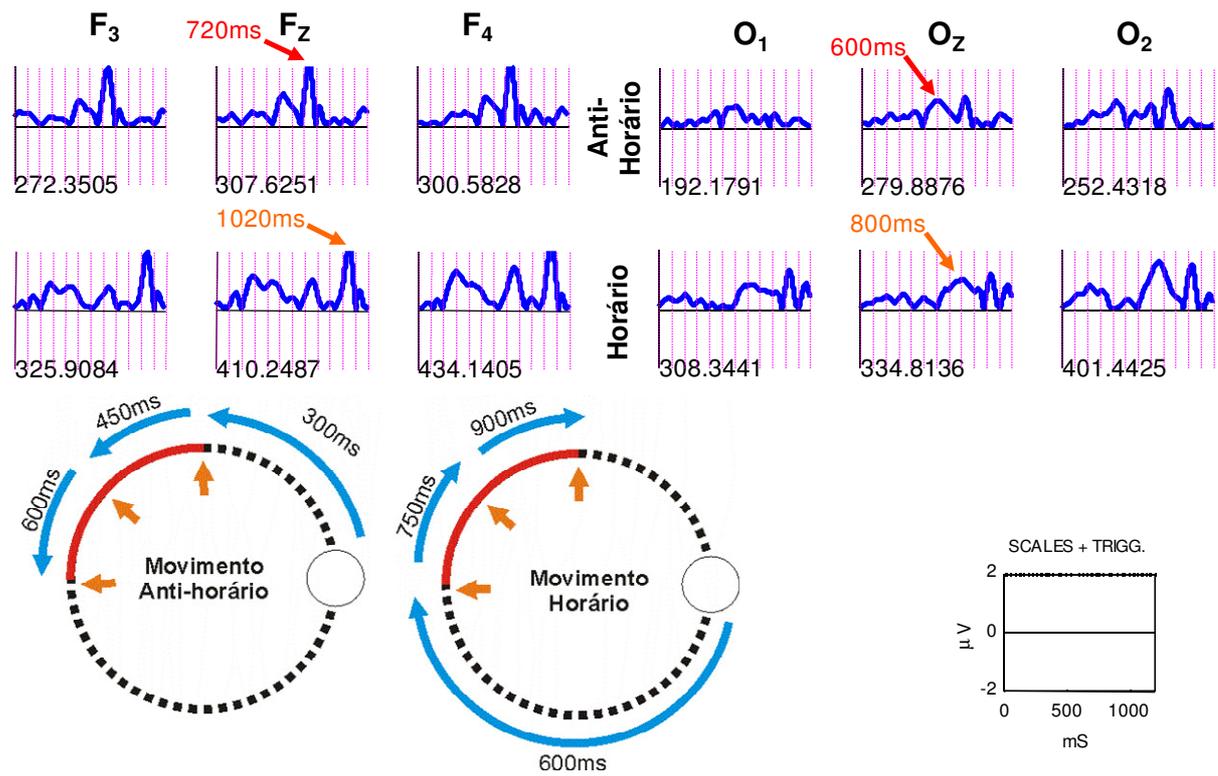


Fig 04.05. Módulo da diferença dos PRE obtidos com estimulação de alto contraste a 300°/s em trajetórias com e sem falha no sentido horário e anti-horário, para os eletrodos frontais (F<sub>3</sub>, F<sub>z</sub> e F<sub>4</sub>) e occipitais (O<sub>1</sub>, O<sub>z</sub> e O<sub>2</sub>). As setas indicam a posição no tempo da maior valor modular de diferença entre as ondas. Os valores nos cantos inferior esquerdo de cada gráfico são as áreas das respectivas curvas de diferença.

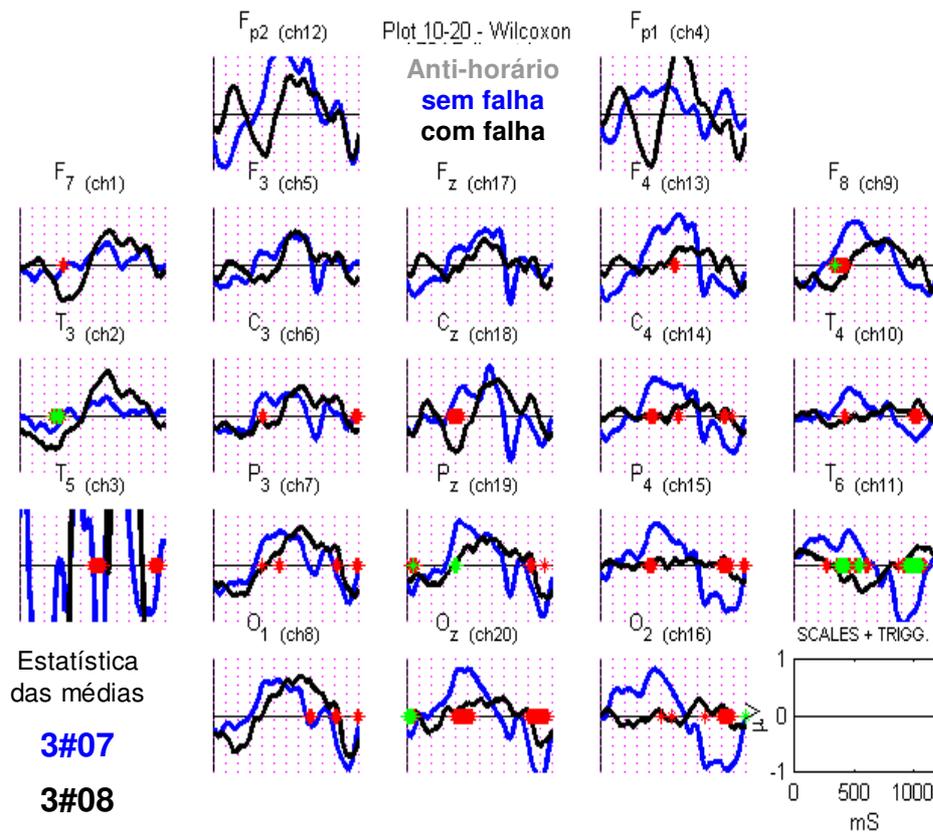


Fig 04.06. Comparação dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste a 300°/s em trajetórias com e sem falha (respectivamente em azul e preto) no sentido anti-horário. Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Escala. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

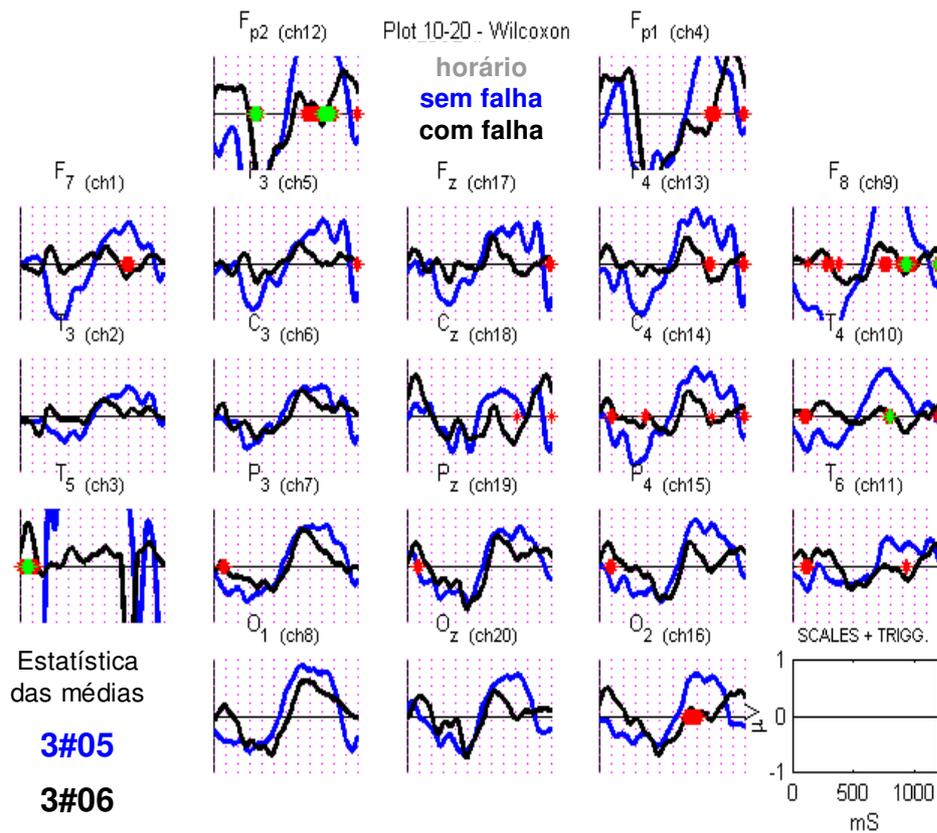


Fig 04.07. Comparação dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste a  $300^\circ/\text{s}$  em trajetórias com e sem falha (respectivamente em azul e preto) no sentido horário. Estatística: Wilcoxon *signed rank test*. Pontos vermelhos:  $p < 0,05$ ; pontos verdes,  $p < 0,01$  ( $n=6$ ). Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

### 4.3 Conclusões

É interessante observar que, aparentemente, a amplitude média dos PRE aumentou quando a falha foi inserida na trajetória de  $300^\circ/\text{s}$  dos estímulos de baixo contraste. Porém, devido à pouca consistência estatística da observação, vamos considerar esta observação com cautela. É interessante também notar-se que o pico positivo de latência variável observado anteriormente não foi observado quando se utiliza de baixo contraste para estimulação. No mais, podemos concluir com este experimento que:

1. A falha se reflete na trajetória principalmente em altos contrastes, mostrando *que a falha produz uma descontinuidade na atividade retinotópica.*
2. A modelagem bem sucedida da falha suprimindo os PRE relativos à região da falha da integração no modelo demonstra mais uma vez que *o PRE relativo ao movimento de alto contraste corresponde a uma composição de atividades retinotópicas focais.*
3. A incapacidade do modelo em representar a atividade frontal observada e a variação de latência da mesma em função do sentido da trajetória demonstram que *o pico de atividade frontal com movimento de alto contraste não é uma atividade retinotópica embora esteja estreitamente vinculada ao reinício do movimento.*
4. Observando a latência do componente frontal e sua variação bem como a do ponto de maior diferença de amplitudes nos PRE occipitais, concluímos que *a latência cortical dos PRE para movimento gira em torno de 100 a 150 ms.*

## **5 EXPERIMENTO 04: REGISTRO DE PRE RELATIVO A TRAJETÓRIA CIRCULAR DE MOVIMENTO REAL E *FLASHES* DE CONTRASTE VARIÁVEL**

O objetivo específico deste experimento é avaliar se o movimento real produz um PRE equivalente ao produzido pelo movimento aparente contínuo (de baixo contraste).

### **5.1 Metodologia**

#### *5.1.1 Voluntários*

Participaram deste experimento três sujeitos com idade de 20 anos, que também participaram dos experimentos anteriores.

#### *5.1.2 Estímulos*

Neste experimento, o estímulo descreve uma trajetória de movimento real, cuja trajetória e estímulo têm as mesmas características dos experimentos anteriores. Este padrão de estimulação foi obtido com um disco de cartolina negra, medindo 25 cm de diâmetro, fixo pelo seu centro a um rotor com rotação de 1,2 Hz, descrevendo a velocidade angular de  $433^\circ/\text{s}$  no sentido horário. Um círculo de cartolina branca com 2 cm de diâmetro foi afixado a 4,5 cm do centro do disco negro de cartolina. A imagem deste estímulo em fundo negro foi projetada por reflexo em uma superfície semitransparente de acrílico, inclinada a  $45^\circ$  do plano do disco,

horizontal, paralelo em relação ao plano de observação. A imagem refletida na superfície dista 40 cm do observador (distância inion-centro do disco), mantendo as dimensões originais do estímulo e trajetória digitais no campo visual. Atrás da superfície semitransparente, no plano vertical, está o monitor TRC utilizado nos experimentos anteriores. No monitor, apenas o fundo e o ponto de fixação eram projetados enquanto o movimento real era executado. Em outra condição, a apresentação de *flashes* no monitor foi executada tal qual no experimento 02, condição 2#15.

A luminância do fundo e do estímulo no monitor TRC e do ambiente (assim, do estímulo real, que é um reflexo) foram adequadas para produzir um cenário de contraste similar ao das condições 2#12 e 2#15.

Assim, reunimos duas condições neste experimento:

Tabela 05.01 – condições de estimulação do experimento 03.

CONDIÇÃO	PARAMETRO (*)					
	A apresentação	B contraste	C ciclo	D sentido	E innício	G natureza
4#01	Seqüencial	Baixo	1,2Hz	Horário	0 grau	Real
4#02	aleatório	Baixo	1,2Hz	NA(**)	NA	Digital (#)

(\*) os parâmetros de A a E são os mesmos do experimento 02.

(\*\*) não se aplica

(#) intensidade RGB 190-190-190

### 5.1.3 Procedimento de testagem

Inicialmente, o posicionamento do sujeito diante do monitor não se altera, porém o acrílico semitransparente foi acrescido, a 45° da tela e do plano horizontal. Abaixo do acrílico, o disco rotor foi colocado. Acompanhe a figura 05.01.

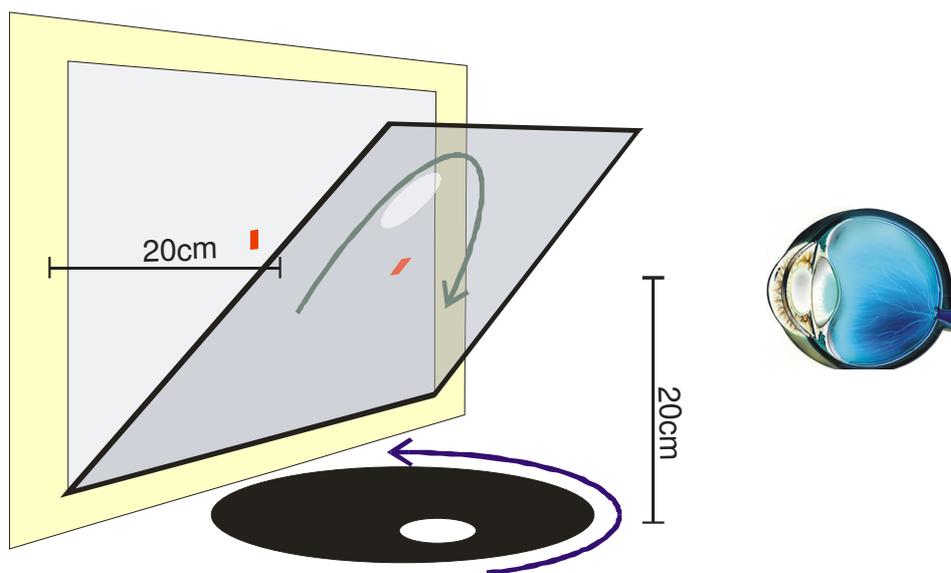


Figura 05.01. Aparato e procedimento de testagem do experimento 04.

O ambiente, neste caso, não foi escurecido. Uma fonte de luz incandescente iluminou o ambiente homogeneamente, acima do aparato e monitor de estimulação, onde a luminância média era de 5 cd. Refletido na superfície acrílica, via-se o disco e o estímulo circular, sobrepostos à imagem de fundo do monitor, onde o sujeito mantinha exatamente os mesmos procedimentos dos experimentos anteriores, porém nenhum estímulo aparecia no monitor, além do ponto de fixação para o exercício psicofísico. O sujeito era instruído a executar o exercício enquanto o disco girava em sentido horário a uma frequência de 1,2 Hz.

O sinal de *trigger* era um pulso elétrico desencadeado pelo fechamento de um circuito elétrico por um contato metálico aderido ao disco rotor, contato este alinhado à posição 0 grau do estímulo no reflexo sobre o acrílico semitransparente. Toda vez que um ciclo se completava, um pulso de *trigger* era registrado pelo EEG. Foram executados cerca de 1000 ciclos por sujeito.

Durante a apresentação do estímulo em seqüência semi-aleatória (flashes), os procedimentos se igualam aos outros experimentos anteriores.

#### 5.1.4 Registro do eletroencefalograma

Os registros foram executados exatamente como nos experimentos 02 e 03.

#### 5.1.5 Processamento off-line dos sinais.

O tratamento *off-line* dos sinais, filtragem, suavização das ondas promediadas, modelagem de ondas para movimento a partir de *flashes* também são os mesmos dos experimentos 02 e 03.

A promediação das épocas de movimento real se dá a partir da detecção do pulso de *trigger*, incluindo os próximos 1000 ms em cada época.

Dentre os critérios de exclusão de épocas, consideramos aquelas cujos períodos variam em mais de 5%. Como o movimento é real, mecânico, variações na velocidade de rotação podem ocorrer. Logo, todas épocas com variação da distância entre *triggers* maior do que 42 ms são eliminadas.

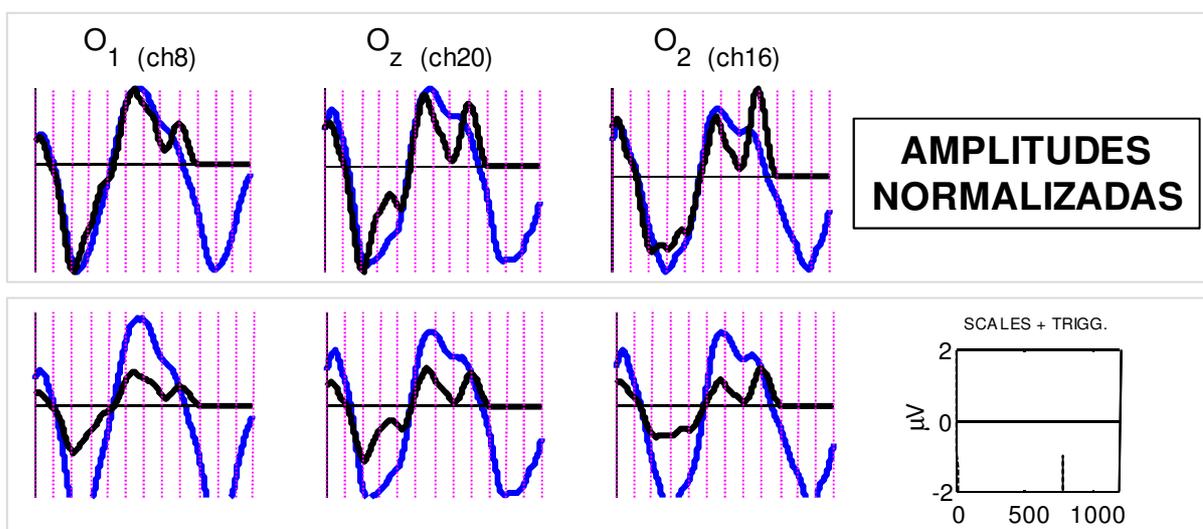
Como tratamos de apenas 3 sujeitos nesta amostra, realizamos apenas uma descrição dos resultados sem inferir significância estatística.

## 5.2 Resultados

Um importante limitante do experimento 04 é que, dos três sujeitos que realizaram o mesmo, apenas as ondas do sujeito BF foram selecionadas pelos critérios de exclusão de sinal. O *trigger* analógico nos demais sujeitos evidenciou uma variação sistemática no período da rotação do disco, da ordem de 0 a 10% de atraso. Isto significa que o disco desacelerou progressivamente para os sujeitos BG

e TT, o que alteraria o período do PRE relativo a movimento, prejudicando a qualidade dos resultados. No experimento do sujeito BF, o disco manteve estabilidade na sua rotação, com variações bem menores que 5% do tempo total do período.

Apesar deste problema, os sinais do sujeito BF levam a observações sugestivas. Na figura 05.02, destacamos os PRE obtidos com movimento real (azul) e com deslocamento do estímulo por posições consecutivas (preto), no sentido horário, para os canais occipitais. É evidente que ambas as ondas têm um perfil muito similar, principalmente para a primeira deflexão, negativa. Os últimos 300 ms dos gráficos mostram a primeira parte do próximo ciclo do movimento real.



### Movimento REAL x Deslocamento em baixo contraste

Fig 05.02. Sobreposição dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste a  $433^\circ/s$  com movimento real (azul) e apresentação de estímulo em posições consecutivas (preto), ambos no sentido horário. Dados para os canais occipitais. Acima, amplitudes normalizadas; abaixo, amplitudes originais, com a escala à direita dos respectivos gráficos. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Uma vez que obtivemos aproximadamente 1200 épocas correspondentes a um igual número de ciclos de movimento real, subdividimos esta grande amostra em

cinco sub-amostras com 240 épocas cada uma, o mesmo valor de épocas obtidas do voluntário BF no experimento 02, para movimento de baixo contraste à velocidade de 344°/s. Veja na figura 05.03 como os PRE das sub-amostras, consistentes entre si, apresentam maior similaridade com o PRE para movimento aparente, sugerindo que a suavização observada na grande média das 1200 épocas também pode ser um efeito de redução de ruído, o esperado na média de uma amostra tão extensa.

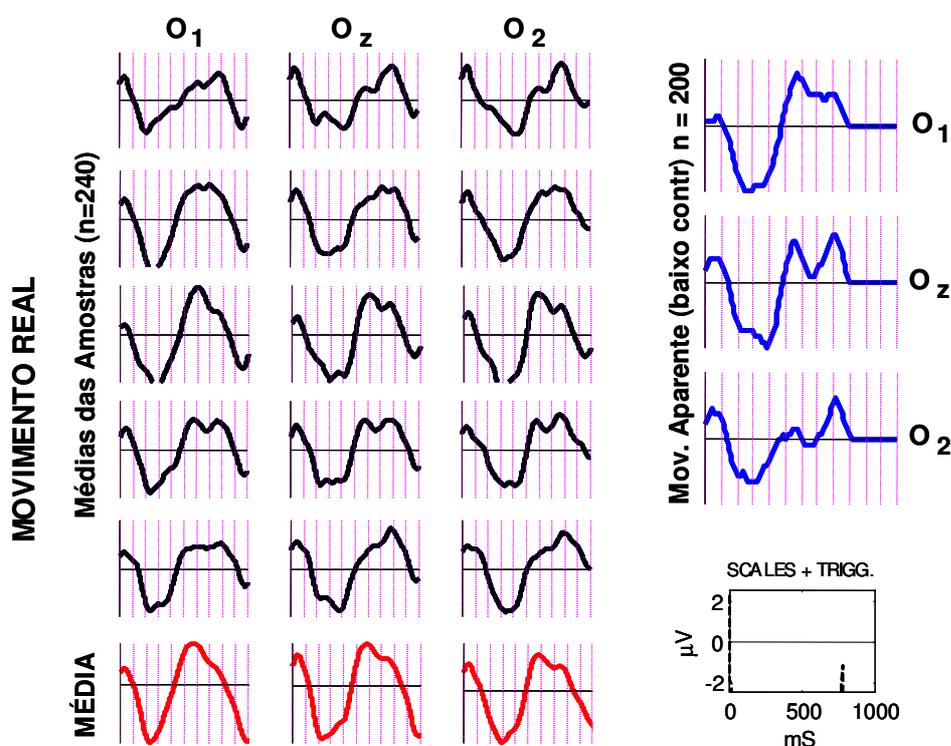


Fig 05.03. À esquerda, médias parciais da amostra de épocas para movimento real obtidas do voluntário BF, a qual foi reagrupada em sub-amostras com 240 épocas, do mesmo tamanho da amostra de épocas do PRE para movimento aparente de baixo contraste e velocidade 433°/s do mesmo voluntário (do experimento 02), vista em azul à direita. Em vermelho, no canto inferior esquerdo, estão os PRE obtidos com a média destas sub-amostras. Os PRE apresentados referem-se aos canais occipitais  $O_1$ ,  $O_z$  e  $O_2$ . A escala de tensão das ondas referentes ao movimento real está na parte inferior direita da figura. Cada divisão magenta corresponde a 100 ms.

O PRE obtido para o voluntário BF não pôde ser adequadamente modelado com as ondas obtidas na estimulação com *flashes* da condição 4#02 (apresentação em 50 posições, com intensidade RGB 190-190-190). Contudo, sobrepusemos os

PRE relativos ao movimento real à média dos modelos obtidos para a condição 2#11(m), bem como para o modelo 2#11(m) construído com os *flashes* do sujeito BF. Veja a figura 05.04.

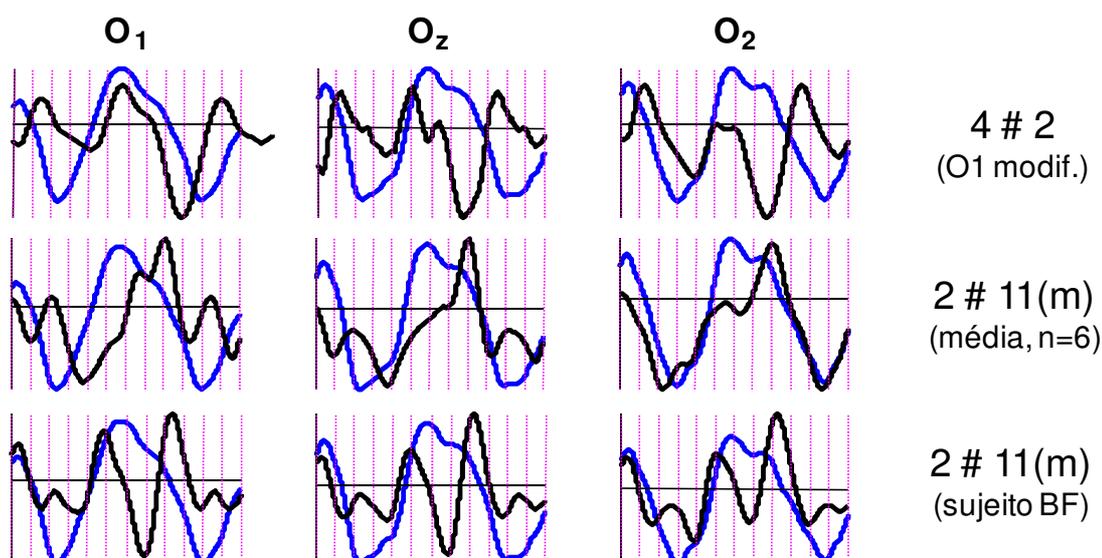


Fig 05.04. Sobreposição dos PRE obtidos com estimulação de baixo contraste a  $433^\circ/\text{s}$  com movimento real (azul) aos modelos construídos a partir da condição 4#02 (*flashes* de RGB 190, apresentados aleatoriamente em 50 posições numa frequência de 30 Hz, com duração de 16,67 ms), o modelo do 2#11(m) da amostra do segundo experimento ( $n=6$ , média) e, por fim, o modelo 2#11(m) construído a partir das ondas do sujeito BF estimulado com *flashes* de baixo contraste. Dados para os canais occipitais. Todas as amplitudes foram normalizadas. Gráfico da onda do modelo no canal O1 da fileira de cima teve seu período manualmente ajustado. Cada divisão pontilhada magenta equivale a 100 ms.

Nenhum dos modelos representa fidedignamente a onda do movimento, porém cada um deles mostra congruências com a onda para o movimento real. Nós ajustamos manualmente o período da onda do modelo do experimento 4, no eletrodo O1, observando que o perfil do PRE é muito semelhante ao do modelo, a despeito da contração temporal observada no período da onda oriunda da integração dos *flashes*.

Apesar de diferenças locais entre o PRE para movimento real e o PRE da condição 2#11, as evidências sugerem que ambas as ondas emergem de um processo neural de mesma natureza.

### 5.3 Conclusões

Como a nossa amostra viável é composta por apenas um voluntário, observando os critérios de exclusão na metodologia do experimento 02, realizamos conclusões firmando que as mesmas não correspondem a hipóteses estatisticamente testadas.

1. *O movimento real mantém um padrão retinotópico de atividade, uma vez que houve correspondência entre a onda obtida com o movimento real e o PRE para o movimento correspondente no experimento 02.*
2. *A atividade é mais contínua para o movimento real, o que pode ser observado ao dividirmos a amostra do voluntário em 3 subamostras com 240 épocas cada uma.*
3. Os modelos mostraram-se limitados em representar o movimento real, o que pode sugerir que *a atividade de movimento real é uma integração de atividades focais com uma resolução muito maior do que no movimento aparente.*

## 6 DISCUSSÃO

O movimento descreve uma atividade retinotópica que pode ser registrada através do eletroencefalograma, através da análise de potenciais relacionados a eventos (PRE) oriundos da média de uma amostra de épocas sincronizadas com um estímulo sensorial – no caso, um padrão de movimento. A representação retinotópica do movimento, enquanto uma atividade focal e dinâmica na superfície do córtex visual primário, já foi demonstrada por outros métodos, em modelos animais (JANCKE 2004b, YANG et al., 2007), sobreposta à organização do córtex em colunas orientacionais e direcionais, que tende a se propagar na superfície cortical (BOSKING et al., 2002; BENUCCI et al., 2007). Contudo, com recursos para estudo de coletividades, em humanos (RMf e EEG/EMG), ainda não se havia estabelecido um bom método que descrevesse as propriedades dinâmicas do córtex visual retinotópico. Os potenciais multifocais, que mostram componentes de polaridade e amplitude dependentes da região de estimulação no campo visual, podem nos dar inferência, inclusive, sobre a topografia do córtex visual primário (ZHANG e HOOD, 2004). Contudo, o potencial evocado multifocal é um estudo de momentos discretos, estáticos no tempo e no espaço não revelando muito mais do que a projeção do campo visual na topografia no córtex visual. Nossa metodologia estuda a fisiologia da dinâmica da retinotopia.

Alguns questionamentos poderiam correlacionar a nossa atividade a um artefato de eletrooculograma, uma vez que microssacadas destinadas a acompanhar a trajetória do móvel, inconscientes, poderiam produzir uma atividade similar captada occipitalmente dada a condução no volume. Esta hipótese está inteiramente descartada por dois motivos: (1) a percepção dos movimentos circulares ocorre em

segundo plano, uma vez que o sujeito está obrigatoriamente concentrado na tarefa psicofísica no ponto central de fixação. (2) se fosse uma atividade ocular, esta deveria ser muito consistente nos eletrodos frontais, o que não ocorre.

A representação retinotópica do movimento parece ser uma composição de sucessivos focos de atividade, integrada no tempo e no espaço, o que ficou claro com a modelagem, pelo menos para alto contraste. Como os PRE dos *flashes* que compuseram nossos modelos foram obtidos com estimulação em posições justapostas no campo visual, e como pequenas diferenças nas distâncias destas posições repercutiram nos resultados, concluímos que estes fenômenos retinotópicos ocorreram em regiões com campos receptores pequenos (na ordem de 1°), tal qual o córtex visual primário (veja dados oriundos de primatas não humanos em GATTASS et al., 1987; GATTASS et al., 2005; e humanos em SERENO et al., 1995; TOOTEL et al., 1998; WANDELL et al., 2005; LARSSON & HEEGER, 2006; PITZALIS et al., 2006, QIU et al., 2006; DICKERSON, B. C., 2007).

Desta forma, percepção da continuidade do movimento aparente deve estar correlacionada com a ocorrência de completamento entre estes focos de atividade durante o processo de composição da atividade (de fato, interpolação), como vários trabalhos têm demonstrado (por exemplo, JANCKE et al., 2004a, MUCKLY et al., 2005; LARSEN et al., 2006, AHMED et al., 2008). Nossos dados corroboram esta idéia uma vez que os modelos falham em reproduzir a representação de movimento com maior velocidade quando os *flashes*, substrato deste modelo, estão mais afastados. O modelo não prevê completamento. Porém, a atividade do movimento com velocidade maior é bem representada pelo modelo que integra maior número atividades focais, relativas a *flashes* em posições mais próximas no campo visual. Observe a figura 06.01, que ilustra nossa proposta.

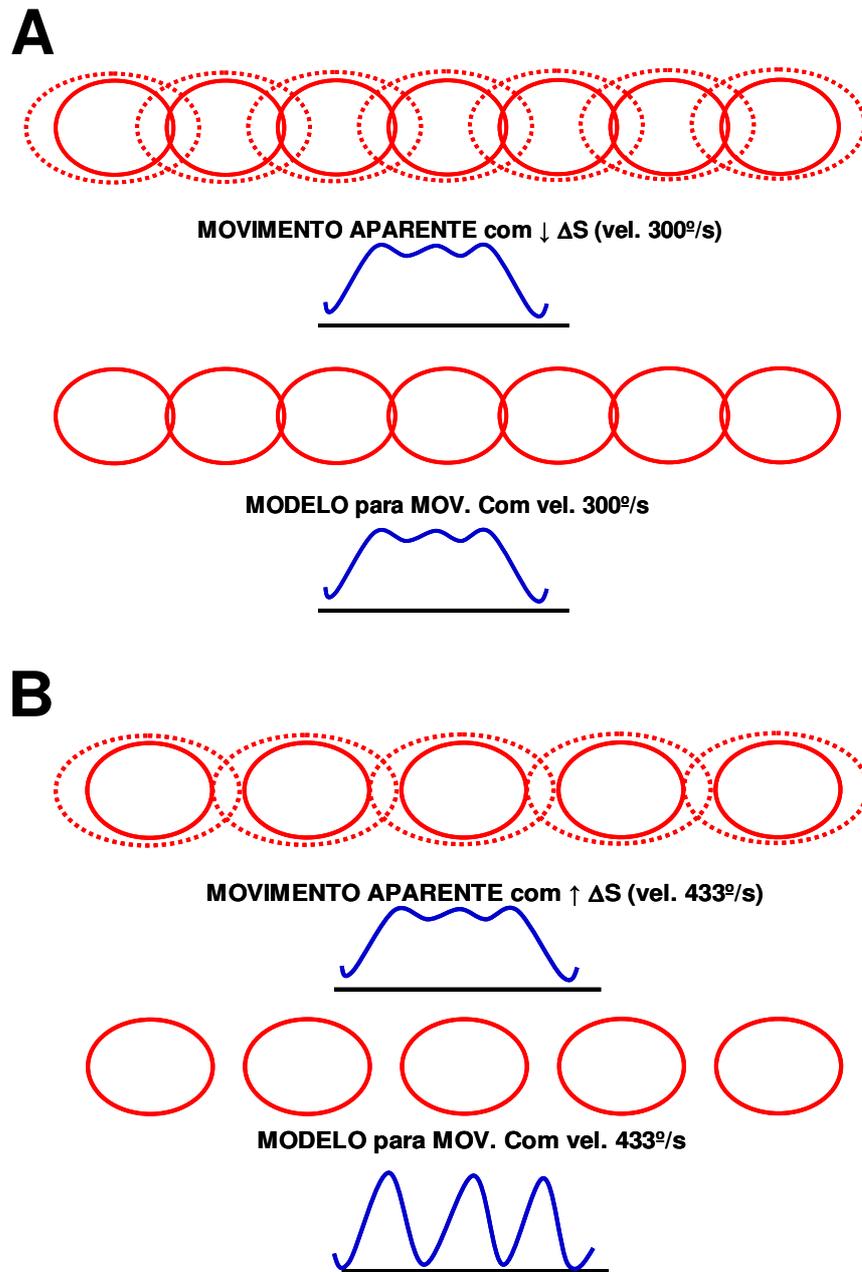


Fig. 06.01. Ilustração que descreve nossa teoria acerca da representatividade do modelo para baixa (A) e alta (B) velocidade. No modelo, o completamento não é previsto. Para maiores detalhes, ver texto.

Como em baixo contraste, quando as vias parvocelulares não devem ter expressão, os modelos são mais falhos, isto sugere que a representação de movimento em baixo contraste é mais contínua na superfície cortical, devido ao completamento, possivelmente produzido pela propagação longitudinal que acontece no cortex visual em resposta ao movimento. O movimento em alto

contraste, percebido como descontínuo, manifesta PRE mais acidentados, bem modelados, o que sugere menor propagação lateral no córtex visual retinotópico.

Mas por que no baixo contraste haveria maior propagação lateral, já que as vias magnocelulares estão sendo ativadas em alto contraste? Sabemos que há uma relação linear entre a atividade seletiva para as colunas de determinada orientação em função do contraste (LU e ROE, 2007; PALMER e MILLER, 2007). No córtex retinotópico, a ativação de um campo receptor pode gerar uma atividade supressora lateral (BUDD et al., 2001; JONES et al., 2001; SÈRIES et al., 2003; OKAMOTO et al., 2009), que será tão expressiva quanto mais intensa for a estimulação (PALMER e MILLER, 2007; WANG et al., 2009), considerando ainda que baixos contrastes podem gerar uma facilitação lateral (SÈRIES et al., 2003; ICHIDA et al., 2007). Tão importante é saber que as colunas de orientação, ativadas pelas vias parvocelulares em ampla atividade, levam à inibição das colunas que trabalham para outras orientações, o que é o substrato para a supressão cruzada (CROOK et al., 1998; OKAMOTO et al., 2009). Enquanto *flashes* em alto contraste produziriam atividades focais bem circunscritas e discretas, e movimento em baixo contraste produziria atividades focais que se propagam (gerando completamento), em contrabalanço, a atividade produzida pela associação de ambas as vias seria mais discreta e circunscrita no espaço neural, tanto no tempo quanto no espaço.

Outro importante motivo para menor fidelidade dos modelos para PRE relativos ao movimento de baixo contraste, assim como para a menor consistência destes PRE na comparação dos parâmetros de estimulação, é a menor razão sinal/ruído conseqüente da estimulação com estímulo de baixa intensidade (baixa energia). As baixas amplitudes inerentes aos PRE obtidos com baixo contraste corroboram este natural limitante dos protocolos experimentais.

No experimento 03, onde reforçamos nossa proposta acerca da representação do movimento como uma composição de atividades focais, buscamos também a latência retina-córtex do PRE introduzindo uma marca dentro desta onda relativa ao movimento, uma falha na trajetória. Não conseguimos determinar seguramente a latência observando a diferença produzida pela falha nos eletrodos occipitais, observando um valor 50 a 150 ms. Porém, associando esta informação ao componente frontal observado (cuja latência foi de 120 ms em relação ao final da falha), podemos estimar um tempo de 100 ms para que a resposta cortical relativa ao estímulo visual apareça no córtex retinotópico. Este é um valor relativamente elevado, observando as latências celulares vistas, por exemplo, em JANCKE et al. (2004b). Apesar de haver células dos córtices retinotópicos que respondem rapidamente ao estímulo, uma imensa população de células responde com latências diferentes, podendo alcançar mais de 100 ms (SCHMOLESKY et al., 1998; BULLIER, 2001). A latência aqui estimada está de acordo com as latências dos componentes de PRE clássicos, como a C1 (DI RUSSO et al., 2001) ou a P100 (CHIAPPA, 1997; ODOM et al., 2004). Observemos que esta latência refere-se ao tempo para a coletividade celular se sincronizar e produzir atividade suficientemente intensa para ser captada pelo EEG (ECKORN et al., 1988; KANEOKA, 2006; SAMONDS et al., 2006; MONTANI et al., 2007).

Apesar de termos uma amostra tão reduzida no experimento 04 (um único sujeito), obtivemos um grande número de épocas que, agrupadas em cinco pequenas amostras, mostraram consistência com os dados do voluntário para o paradigma análogo no experimento 02 e com a média dos voluntários naquele experimento e condição análoga. Logo, decidimos considerar este resultado na tese vigente como relevante. Como o perfil da onda obtida com movimento real tem

correspondência com a onda do movimento aparente contínuo, podemos concluir que o movimento real produz uma representação cortical de mesma natureza que o movimento aparente contínuo. Ou seja, mesmo com maior resolução espacial e o completamento lateral, o movimento real também é uma composição de atividades focais. Ou seja, o sistema visual discretiza (“digitaliza”) o movimento destruindo a sua continuidade real, que tem que ser “simulada” por mecanismos corticais de propagação lateral de atividade presentes nas estações retinotópicas.

Sugerimos que estas ondas não têm uma natureza vetorial, uma vez que os PRE obtidos com movimento para sentidos opostos deveriam ser a mesma onda, com inversão de polaridade. A significância estatística entre regiões das ondas sustenta esta observação. Se o movimento fosse uma representação contínua, deveria manifestar-se como um vetor elétrico no córtex visual, tal como a propagação de corrente elétrica no miocárdio, que é um fenômeno contínuo, descreve um vetor elétrico resultante através do ECG (GLOOR, 1985; MALVIUNO e PLONSEY, 1995). Para presumirmos a existência de um vetor elétrico, temos que considerar um *continuum* condutor, como acontece no miocárdio, cujas fibras condutoras mantêm sinapses elétricas por junções tipo *gap* (ROHR, 2004). Mesmo que os neurônios corticais apresentem propagação longitudinal de sua atividade, esta propagação não é contínua, pois se dá através de sinapses indiretas (químicas) como a regra para o cérebro. Logo, temos motivos suficientes para acreditar que a atividade observada não é vetorial.

Desenhemos um conjunto de experimentos que revela o comportamento do córtex visual retinotópico humano na representação do movimento real e aparente. Para tal, desenvolvemos um NOVO PROTOCOLO, uma nova forma de olhar para a dinâmica do córtex visual retinotópica até então não demonstrada. Descrevemos um

padrão rígido de atividade retinotópica, tanto relacionado ao movimento quanto a entidades discretas no espaço e no tempo (*flashes*). Reforçamos com este experimento os outrora indícios de uma representação retinotópica revelada por PRE. Esta inovação tem repercussões claras na pesquisa básica a respeito da fisiologia da percepção e, quiçá, no estudo das disfunções da percepção e integração da informação nos sistemas neurais. Acreditamos que consiste em uma nova forma de olhar o cérebro humano.

Formalizamos aqui a resposta as questões feitas na introdução desta tese:

1. Através do EEG, podemos obter um PRE que reflete o movimento no córtex visual retinotópico?

R.: sim.

2. Através deste PRE, manipulando contraste (e, com isto, selecionando atividade magno), podemos correlacionar atividade cortical retinotópica com a percepção de um movimento como contínuo ou descontínuo?

R. Sim. Mostramos diferenças estatisticamente significativas entre as ondas obtidas com contrastes diferentes.

3. O movimento, seja aparente ou real, é uma reconstrução interna de uma sucessão de atividades focais dos respectivos campos receptores?

R.: nossas evidências levam a crer que sim, observando os “modelos” de ondas de movimento, obtidos com a integração espacial e temporal das atividades dos flashes. Estes modelos ainda estabelecem uma correlação entre contraste e integração lateral no córtex visual.



## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHMED, B., HANAZAWA, A., UNDEMAN, C., ERIKSSON, D., VALENTINIENE, S., ROLAND, P. E. Cortical Dynamics Subservicing Visual Apparent Motion. **Cereb. Cortex** v.15, p. 2796-2810, 2008.

ALBUS, K. A quantitative study of the projection area of the central and the paracentral visual field in area 17 of the cat. I. The precision of the topography. **Exp. Brain Res.** v.24, p.159–179, 1975.

ANSTIS, S. M., SMITH, D. R., MATHER, G. Luminance processing in apparent motion, Vernier offset and stereoscopic depth. **Vision Research**, v.40, p.657–675, 2000.

ANSTIS, S. Factors affecting footsteps: contrast can change the apparent speed, amplitude and direction of motion. **Vision Research** v.44, p.2171–2178, 2007.

BASELER H.A., SUTTER E.E., KLEIN S.A., CARNEY, T. The topography of visual evoked response properties across the visual field. **Electroencephalogr Clin Neurophysiol.** v.90, p.65-81, 1994.

BENGTSSON, M., ANDREASSON, S., ANDERSSON, G. Multifocal visual evoked potentials—a method study of responses from small sectors of the visual fields. **Clin. Neurophysiol.**, v.116, p.1975–1983, 2005.

BENUCCI, A., FRAZOR, R.A., CARANDINI, M. Standing waves and traveling waves distinguish two circuits in visual cortex. **Neuron.** v.55, p.103-117, 2007.

BERRY II, M.J., MEISTER, M., MEISTER, M. Refractoriness and Neural Precision. The **J.Neurosci.**, v.18, p.2200–2211, 1998.

BLAKEMORE, M. R., SNOWDEN, R. J. The effect of contrast upon perceived speed: A general phenomenon? **Perception**, 28, p.33–48, 1999.

BOSKING, W.H., ZHANG, Y., SCHOFIELD, B., FITZPATRICK, D. Orientation Selectivity and the Arrangement of Horizontal Connections in Tree Shrew Striate Cortex The **J.Neurosci.**, v.17, p.2112–2127, 1997.

BOSKING, W.H., CROWLEY, J.C., FITZPATRICK, D. Spatial coding of position and orientation in primary visual cortex. **Nat. Neurosci.** 5, p.874–882. 2002.

BOSKING, W.H. V1 neurons: in tune with the neighbors. **Neuron**, v.57, p.627-628, 2008.

BRINGUIER, V., CHAVANE, F., GLAESER, L., FREGNAC, Y. Horizontal Propagation of Visual Activity in the Synaptic Integration Field of Area 17 Neurons. **Science**, v.283, p. 695-699, 1999.

BUDD, J.M.L., KISVÁRDAY, Z.F. Local lateral connectivity of inhibitory clutch cells in layer 4 of cat visual cortex (area 17). **Exp Brain Res**, v.140, p.245–250, 2002.

CAELLI, T., FINLAY, D. Intensity, spatial frequency, and temporal frequency determinants of apparent motion: Korte revisited. **Perception**, v.10, p.183 – 189, 1981.

CALLAWAY, E.M. Local circuits in primary visual cortex of the macaque monkey. **Annu Rev Neurosci**, v.21, p.47-74, 1998.

CHALUPA, L.M., GÜNHAN, E. Development of On and Off retinal pathways and retinogeniculate projections. **Progress in Retinal and Eye Research** v.23, p.31–51, 2004.

CHIAPPA, K. H. **Evoked potentials in clinical medicine**, third ed. New York: Lippincott-Raven, 1997.

CONNOR, C.E., BRINCAT, S.L., PASUPATHY, A. Transformation of shape information in the ventral pathway. **Curr Opin Neurobiol.**,v.7, p.140-147, 2007.

CROOK, J. M., KISVARDAY, Z. F., EYSEL, U. T. Evidence for a contribution of lateral inhibition to orientation tuning and direction selectivity in cat visual cortex: reversible inactivation of functionally characterized sites combined with neuroanatomical tracing techniques. **Eur. J.Neurosci.**, v.10, p. 2056–2075, 2007.

SMYTH, D., WILLMORE, B., BAKER, G. E., THOMPSON, I. D., TOLHURST, D. J. The Receptive-Field Organization of Simple Cells in Primary Visual Cortex of Ferrets under Natural Scene Stimulation. **J. Neurosci**, v. 23, p.4746–4759, 2003.

DI RUSSO, F., MARTÍNEZ, A., SERENO, M. I., PTZALIS, S., HILLYARD, S. A. Cortex Sources of the early components of the visual evoked potential. **Human Brain Mapping**, v.15, 95-111, 2001.

DICKERSON, B. C. Advances in Functional Magnetic Resonance Imaging: Technology and Clinical Applications. **Neurotherapeutics**, v.4, 360–370, p.2007.

EAGLEMAN, D.M., SEJNOWSKY, T.M. Motion integration and position in visual awareness. **Science**, v.287, p. 2036-2038, 2000.

ECKHORN, R., BAUER, R., JORDAN, W., BROSCHE, M., KRUSE, W., MUNK, M., REITBOECK, H.J. Coherent oscillations: a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat. **Biol Cybern.**, v.60,121-30, 1998.

FIORANI JR., M., OLIVEIRA, L., VOLCHAN, E., PESSOA, L., GATTASS, R., ROCHA-MIRANDA, C. E. Completion through a permanent scotoma: fast interpolation across the blind spot and the processing of occlusion. In.: De Weerd, P., Pessoa, L. (eds.) **Filling-In: from perceptual completion to cortical reorganization**. New York: Oxford Univ. Press. 2003. p. 177-186.

FRECHETTE, E. S., SHER, A., GRIVICH, M. I., PETRUSCA, D., LITKE, A. M., CHICHILNISKY, E. J. Fidelity of the ensemble code for visual motion in primate retina. **J Neurophysiol**, v.94, p.119–135, 2005.

GATTASS, R., SOUSA, A.P. ROSA, M.G. Visual topography of V1 in the Cebus monkey. **J. Comp. Neurol.** v.259, p.529-548, 1987.

GATTASS, R., NASCIMENTO-SILVA, S., SOARES, J.G., LIMA, B., JANSEN, A.K., DIOGO, A.C., FARIAS, M.F., BOTELH, M.M., MARIANI, O.S., AZZI, J., FIORANI, M. Cortical visual areas in monkeys: location, topography, connections, columns, plasticity and cortical dynamics. **Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.** v.360, p.709-731, 2005.

GAUTHIER, J.L., FIELD, G.D., SHER, A., GRESCHNER, M., SHLENS, J. Receptive fields in primate retina are coordinated to sample visual space more uniformly. **PLoS Biol** v.7(4): e1000063. doi:10.1371/journal.pbio.1000063, 2009.

GEPSTEIN, S., KUBOVI, M. The Lawful perception of apparent motion. **J.Vision**, v.7, p.1–15, 2005.

GLOOR, P. Neuronal generators and the problem of localization in electroencephalography: application of volume conductor theory to electroencephalography. **J. Clin. Neurophysiol.** v.2, p.327-354, 1985.

GOLDIN, A.L. Mechanisms of sodium channel inactivation. **Curr. Opinion in Neurobiol.**, v.13, 284–290, 2003.

GUO, K., ROBERTSON, R.G., MAHMOODI, S., YOUNG, M.P. Centre-surround interactions in response to natural scene stimulation in the primary visual cortex. **Eur J Neurosci.**, v.21, p.536-48, 2005.

HESS, R.F., HAYES, A., FIELD, D.J. Contour integration and cortical processing. **J. Physiol. Paris.**, v.97, p.105-119, 2003.

HIRSCH, J.A. Synaptic Physiology and Receptive Field Structure in the Early Visual Pathway of the Cat. **Cereb. Cortex.** V.13, p.63–69, 2003.

HOOD, D.C., ODEL, J.G., WINN, B.J. The multifocal visual evoked potential. **J Neuroophthalmol.** , v.23, p.279-289, 2003.

HUBEL, D. H., WIESEL, T. H. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. **J. Physiol.**, v.160, 106-154, 1962.

HUBEL, D. H., WIESEL, T. H. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. **J. Physiol. Lond.**, v.195, p.215–243, 1968.

HUBEL, D.H., WIESEL, T. H. Ferrier lecture. Functional architecture of macaque monkey visual cortex. **Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.**, v.198, p.1–59, 1977.

ICHIDA, J.M., SCHWABE, L., BRESSLOFF, P.C., ANGELUCCI, A. Response facilitation from the “suppressive” receptive field surround of macaque V1 neurons. **J. Neurophysiol.** v.98, p.2168–2181, 2007.

JANCKE, D., CHAVANE, F., NAAMAN, S., GRINVALD, A. Imaging cortical correlates of illusion in early visual cortex. **Nature**, v.428, p.423-426, 2004a.

JANCKE, D., ERLHAGEN, W., SCHONER, G., DINSE, H. R. Shorter latencies for motion trajectories than for flashes in population responses of cat primary visual cortex. **J. Physiol.**, v.556, p.971-982, 2004b.

JIN, W., ZHANG R., WU, J. Voltage-sensitive dye imaging of population neuronal activity in cortical tissue. **J. Neurosci. Methods**, v.115, p.13–27, 2002.

JONES, H. E., GRIEVE, K. L., WANG, W., SILLITO, A. M. Surround suppression in primate V1. **J Neurophysiol**, v.86, p. 2011–2028, 2001.

KANEOKE, Y. Magnetoencephalography: in search of neural processes for visual motion information. **Prog. Neurobiol.**, v.80, p.219-240, 2006.

KAYSER, C., SALAZAR, R.F., KÖNIG, P. Responses to natural scenes in cat V1. **J Neurophysiol**, v.90, p.1910–1920, 2003.

KISVÁRDAY, Z.F., BUZÁS, P., EYSEL, U.T. Calculating direction maps from intrinsic signals revealed by optical imaging. **Cereb Cortex.**, v.11, p.636-647, 2001.

KLISTORNER, A. I., GRAHAM, S. L. Multifocal pattern VEP perimetry: analysis of sectoral waveforms. **Doc. Ophthalmol.**, v.98, p.183–196, 1999.

LARSEN, A., MADSEN, K. A., LUND, T.E., BUNDESEN, C. Images of Illusory Motion in Primary Visual Cortex. **J. Cog. Neurosci**, v. 18, p.1174-1180, 2006.

LARSSON, J., HEEGER, D. J. Two Retinotopic Visual Areas in Human Lateral Occipital Cortex. **J. Neurosci**, v.26, p.13128 –13142, 2006.

LEE, B. B. Receptive field structure in the primate retina. **Vision Res**, v.36, p.631-644, 1996.

LEE, B.B., SUN, H. The chromatic input to cells of the magnocellular pathway of primates. **J. Vis.**, v.9, p.15.1-18, 2009

LIBET, B. How does conscious experience arise? The neural time factor. **Brain Res. Bull.**, v.50, p. 339–340, 1999

LIU, T., SLOTNICK, S.D., YANTIS, S. Human MT+ mediates perceptual filling-in during apparent motion. **Neuroimage.**, v.21, p.1772-1780, 2004.

LOGOTHETIS, N.K., WANDELL, B. A. Interpreting the BOLD signal. **Annu. Rev. Physiol.**,v.66, p.735–769, 2004.

LU, H.D., ROE, A W. Optical imaging of contrast response in macaque monkey V1 and V2. **Cereb. Cortex.**, v.17, p.2675-2695, 2007.

LUND, J.S., ANGELUCCI, A., BRESSLOFF, P.C. Anatomical substrates for functional columns in macaque monkey primary visual cortex. **Cereb Cortex.**, v.13, p.15-24, 2004.

MALACH, R., AMIR, Y., HAREL, M., GRINVALD, A. Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and in vivo targeted biocytin injections in primate striate cortex. **Proc Natl Acad Sci U S A.**, v.90, p.10469–10473, 1993.

MALDONADO, P.E., BABUL, C.M. Neuronal activity in the primary visual cortex of the cat freely viewing natural images. **Neuroscience.**, v.144, p.1536-1543, 2007.

MALMIVUO, J., PLONSEY, P. **Bioelectromagnetism: Principles and Applications of Bioelectric and Biomagnetic Fields.** New York: Oxford Univ. Press. 1995.

MATTHEWS, P. M., JEZZARD, P. Functional magnetic resonance imaging. **J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry**, v.75, p.6-12, 2004.

MAZZIOTTA, J. C. Time and Space. *In*. Toga, A. & Mazziotta, J. C. (eds) **Brain Mapping: methods.** New York: Elsevier Science, 2002, p.33 – 46.

MEISTER, M. Multineuronal codes in retinal signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci.* v.93, p. 609-614, 1996.

MICHEL, C.M., MURRAY, M.M., LANTZ, G.,GONZALEZ, S., SPINELLI, L., GRAVE DE PERALTA, R. EEG source imaging. **Clin Neurophysiol**, v.115, p.2195-2222, 2004.

MIKAMI, A., NEWSOME, W. T., WURTZ, R. H. Motion selectivity in macaque visual cortex. II. Spatiotemporal range of directional interactions in MT and V1. **J. Neurophysiol.**, v.55, p.1328–1339, 1986.

MONTANI, F., KOHN, A., SMITH, M.A., SCHULTZ, S.R. The Role of Correlations in Direction and Contrast Coding in the Primary Visual Cortex. **J. Neurosci.**, v.27, p.2338 –2348, 2007.

MORAND, S., THUT, G., DE PERALTA, R.G., CLARKE, S., KHATEB, A., LANDIS, T., MICHEL, C.M. Electrophysiological evidence for fast visual processing through the human koniocellular pathway when stimuli move. **Cereb Cortex**, v.10, p.817-25, 2000.

MOURÃO JR., C. A., ABRAMOV, D. M. **Curso de Biofísica**. Rio de Janeiro: Guanabara-Koogan. 2009. p. 51-55.

MUCKI, L., KRIEGESKORTE, N., LANFERMANN, H., ZANELLA, F.E., SINGER, W., GOEBEL, R. Apparent Motion: Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging of Perceptual Switches and States. **J Neurosci**, v. 22, 2002.

MUCKLI, L., KOHLER, A., KRIEGESKORTE, N., SINGER, W. Primary visual cortex activity along the apparent-motion trace reflects illusory perception. **Plos Biol**, v.3, e265, 2005.

NAIR, D. G. About being BOLD. **Brain Res. Reviews**, v.50, p.229 – 243, 2005.

NAUHAUS, I., BENUCCI, A., CARANDINI, M., RINGACH,, DL. Neuronal selectivity and local map structure in visual cortex. **Neuron**, v.57, p.673-679, 2008.

NEWSOME, W. T., MIKAMI, A., WURTZ, R. H. Motion selectivity in macaque visual cortex. III. Psychophysics and physiology of apparent motion. **J. Neurophysiol**, v.55, p.1340–1351, 1986.

NICOLELIS, M. A. L., GHAZANFAR, A. A., FAGGIN, B. M., VOTAW, S., OLIVEIRA, L. O. Reconstructing the engram: simultaneous, multisite, many single neuron recordings. **Neuron**, v.18, p.529-537, 1997.

NICOLELIS, M.A., DIMITROV, D., CARMENA, J.M., CRIST, R., LEHEW, G., KRALIK, J.D., WISE, S.P. Chronic, multisite, multielectrode recordings in macaque monkeys. **Proc Natl Acad Sci U S A.**, v.100, p.11041-11046, 2003.

ODOM, J. V., BACH, M., BARBER, C., BRIGELL, M., MARMOR, M. F., TORMENE, A.P., VAEGAN, G. E. Visual Evoked Potentials Standard. **Doc. Ophthalmologica**, v.108, p.115–123, 2004.

OKAMOTO, M., NAITO, T., SADAKANE, O., OSAKI, H., SATO, O. Surround suppression sharpens orientation tuning in the cat primary visual cortex. **Eur. J Neurosci**, v. 29, p. 1035–1046, 2009.

ORBAN, G.A. Higher Order Visual Processing in Macaque Extrastriate Cortex. **Physiol Rev**, v.88 p.59–89, 2008.

PALMER, S. E., MILLER, K. D. Effects of inhibitory gain and conductance fluctuations in a simple model for contrast-invariant orientation tuning in Cat V1. **J Neurophysiol**, v.98, p.63-78, 2007.

PARADISO, M.A., BLAU, S., HUANG, X., MACEVOY, S.P., ROSSI, A.F., SHALEV, G. Lightness, filling-in, and the fundamental role of context in visual perception. **Prog Brain Res**, v.155, p.109-123, 2006.

PASUPATHY, A. Neural basis of shape representation in the primate brain. **Prog Brain Res.**, v.154, p.293-313, 2006.

POLLEN, D.A., On the neural correlates of visual perception. **Cereb cortex**. 9: 4-19. 1999

POLICH, J. Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. **Clin. Neurophysiol**, v.118 , p.2128–2148, 2007.

POLIMENI, J.R., GRANQUIST-FRASER, D., WOOD, R.J., SCHWARTZ, E.L. Physical limits to spatial resolution of optical recording: clarifying the spatial structure of cortical hypercolumns. **Proc Natl Acad Sci U S A.**, v.102, p.4158-4163, 2003.

PITZALIS, S., GALLETTI, C., HUANG, R.S., PATRIA, F., COMMITTERI, G., GALATI, G., FATTORI, P., SERENO, M. I., Wide-Field Retinotopy Defines Human Cortical Visual Area V6. **J. Neurosci.**, v.26, p.7962–7973, 2006.

QIU, A., ROSENAU, B. J., GREENBERG, A. S., HURDAL, M. K., BARTA, P., YANTIS, S., MILLER, M. I. Estimating linear cortical magnification in human primary visual cortex via dynamic programming. **Neuroimage**, v.31, p.125-138, 2006.

RODIECK, R.W. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. **Vision Res.**, v.5, p.583–601, 1965.

ROECKELEIN, J. E. **Dictionary of theories, laws and concepts in psychology**. Greenwood press: Westport, 1998, p.37-38.

ROHR, S. Role of gap junctions in the propagation of the cardiac action potential. **Cardiovasc Res**, v.62, 309-322, 2004.

SAMONDS, J. M., ZHOU, Z., BERNARD, M. R., BONDS, A. B. Synchronous activity in cat visual cortex encodes collinear and cocircular contours. **J Neurophysiol**, v.95, p.2602–2616, 2006.

SCHMOLESKY, M. T., WANG, Y., HANES, D. P., THOMPSON, K. G., LEUTGEB, S., SCHALL, J. D., LEVENTHAL, A. G. Signal timing across the macaque visual system. **J. Neurophysiol**, v.79, p.3272–3278, 1998.

SENSEMAN, D. M. Spatiotemporal structure of depolarization spread in cortical pyramidal cell populations evoked by diffuse retinal light flashes. **Vis. Neurosci.**, v.16, p.65–79, 1999.

SERENO, M.I., DALE, A. M., REPPAS, J. B., KWONG, K. K., BELLIVEAU, J.W., BRADY, T. J., ROSEN, B. R., TOOTELL, R.B.H. Borders of multiple visual areas in human revealed by functional magnetic resonance imaging. **Science**, v.268, p.889-893, 1995.

SERIES, P. LORENCEAU, J. , FRÉGNAC, Y. The “silent” surround of V1 receptive fields: theory and experiments. **J Physiol**, v.97, p.453–474, 2003.

SHAPLEY, R., HAWKEN, M., XING, D. The dynamics of visual responses in the primary visual cortex. **Prog Brain Res.**, v.165, p.21-32, 2007.

SHIBASAKI, H. Human brain mapping: Hemodynamic response and electrophysiology. *Clin. Neurophysiol.*, 119 , 731 - 743 H (2008).

SINGER, W. Consciousness and the structure of neuronal representations, **Phil.Trans. R. Soc. Lond. B.**, v. 353, p.1829 – 1840, 1998.

SMITH, M. A., KOHN, A. Spatial and Temporal Scales of Neuronal Correlation in Primary Visual Cortex. **J Neurosci**, v. 28, p.12591–12603, 2008.

STERLING, P. Retina. In Shepherd, G (ed). **The synaptic organization of the Brain**, 3<sup>rd</sup> Ed. New York: Oxford Univ. Press. 1990. pp.170-213.

STOERIG, P., COWEY, A. Blindsight. **Curr Biol**. v.17, R822-4, 2007.

SZMAJDA, B.A., GRÜNERT, U., MARTIN, P.R. Retinal ganglion cell inputs to the koniocellular pathway. **J Comp Neurol.**, v.510, p.251-268, 2008.

THOMPSON, P., STONE, L.S. Contrast affects flicker and speed perception differently. **Vision Res.**, v.37, p.1255-60, 1997.

TOOTELL, R.B.H., HADJIKHANI, N. K., VANDUFFEL, W., LIU, A. K., MENDOLA, J.D., SERENO, M. I., DALE, A. M. functional analysis of primary visual cortex (V1) in humans. **Proc. Natl Acad Sci USA.**, v.95, p.811-817, 1998.

TONONI, G., EDELMAN, G. Consciousness and Complexity. **Science**, v.282, p.1846-1851, 1998.

TS'O, D.Y., ZARELLA, M., BURKITT, G. Whither the hypercolumn? **J Physiol.**, v.587, p.2791-2805, 2007.

WANDELL, B.A., BREWER, A. A., DOUGHERTY, R. F. Visual field map clusters in human cortex. *Phil. Trans. R. Soc.B.*, v.360, p.693-707, 2005.

WANG, C., BARDY, C., HUANG, J. Y., FITZGIBBON, T. DREHER, B. Contrast dependence of center and surround integration in primary visual cortex. **J Vision** 9(1):20, p.1-15.

YANG, Z., HEEGER, D. J., SEIDEMANN, E. Rapid and Precise Retinotopic Mapping of the Visual Cortex Obtained by Voltage-Sensitive Dye Imaging in the Behaving Monkey. **J Neurophysiol**, v.98, p.1002–1014, 2007.

YAO, X., JIN, L., HU, H. Pinwheel patterns give rise to the direction selectivity of complex cells in the primary visual cortex. **Brain Res.**, v.1170:140-146, 2007

ZHANG, X., HOOD, D.C. A principal component analysis of multifocal pattern reversal VEP. **J Vision**, v.4, 32-43, 2004.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)