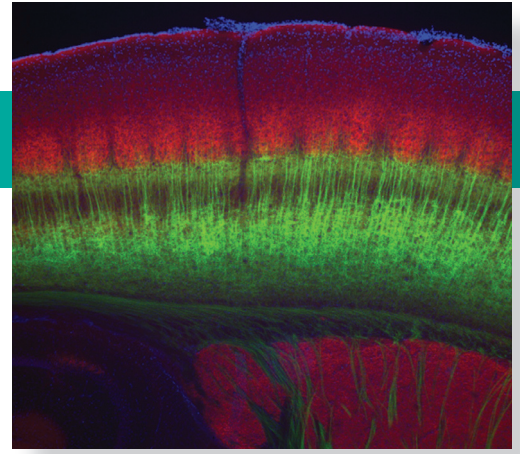


CAPÍTULO 9

O Olho



INTRODUÇÃO

PROPRIEDADES DA LUZ

- A Luz
- A Óptica

A ESTRUTURA DO OLHO

- Anatomia Geral do Olho
- Aparência Oftalmoscópica do Olho

QUADRO 9.1 DE ESPECIAL INTERESSE: Demonstrando os Pontos Cegos de seu Olho

- Anatomia da Secção Transversal do Olho

QUADRO 9.2 DE ESPECIAL INTERESSE: Disfunções da Visão

A FORMAÇÃO DA IMAGEM PELO OLHO

- Refração pela Córnea
- Acomodação pelo Cristalino

QUADRO 9.3 DE ESPECIAL INTERESSE: Corrigindo a Visão

- O Reflexo Pupilar à Luz
- O Campo Visual
- Acuidade Visual

ANATOMIA MICROSCÓPICA DA RETINA

- A Organização Laminar da Retina
- A Estrutura de um Fotorreceptor

QUADRO 9.4 A ROTA DA DESCOBERTA: Vendo Através do Mosaico de Fotorreceptores, por David Williams

- Diferenças Regionais na Estrutura da Retina e Suas Consequências na Visão

FOTOTRANSDUÇÃO

- Fototransdução nos Bastonetes
- Fototransdução nos Cones
- Percepção de Cores*

QUADRO 9.5 DE ESPECIAL INTERESSE: A Genética e as Cores que Vemos

- Adaptação à Escuridão e à Claridade
- O Papel do Cálcio na Adaptação à Claridade*
- Adaptação Local à Escuridão, à Claridade e às Cores*

O PROCESSAMENTO NA RETINA E SUAS EFERÊNCIAS

- O Campo Receptivo
- Os Campos Receptivos das Células Bipolares
- Os Campos Receptivos das Células Ganglionares
- Relações de Estrutura-Função*
- Células Ganglionares de Oposição de Cores*
- Fotorreceptores em Células Ganglionares
- Processamento em Paralelo

CONSIDERAÇÕES FINAIS

INTRODUÇÃO

A **visão** é um sentido notável – permite-nos apreciar objetos tão minúsculos e próximos como um mosquito pousado na ponta de nosso nariz, ou tão colossais e distantes quanto uma galáxia distante centenas de milhares de anos-luz. A sensibilidade à luz capacita os animais, entre eles os seres humanos, a detectar presas, predadores e parceiros do sexo oposto. Devido à luz que atinge nossas retinas após ser refletida pelos objetos ao nosso redor, nós, de certo modo, identificamos o mundo complexo que nos cerca. Embora esse processo pareça ser realizado sem grande esforço, ele é, na verdade, extremamente complexo. De fato, a construção de sistemas visuais computacionais tem sido um desafio extraordinário, mesmo que apenas dotados de pequena fração das capacidades do sistema visual humano.

A luz consiste em energia eletromagnética emitida na forma de ondas. Vivemos em um turbulento mar de radiação eletromagnética. Como em qualquer oceano, há ondas grandes e pequenas, ondas rápidas e ondas que se arrastam lentamente até a praia. As ondas colidem com os objetos, são absorvidas, espalhadas, refletidas e desviadas. Devido à natureza das ondas eletromagnéticas e às suas interações com o ambiente, o sistema visual consegue extrair informação acerca do mundo. É uma tarefa imensa e requer muita maquinaria neural. Todavia, a progressiva especialização da visão ao longo da evolução dos vertebrados trouxe vantagens surpreendentes. Essa especialização permitiu o surgimento de novas formas de comunicação, originou mecanismos encefálicos capazes de prever trajetórias de objetos e eventos no tempo e no espaço, facultou novas formas de produção de imagens mentais e abstrações e culminou com a criação do mundo da arte. A importância da visão pode ser exemplificada pelo fato de que mais de um terço do córtex cerebral humano está comprometido com a análise do mundo visual.

O sistema visual dos mamíferos começa pelo olho. No fundo deste órgão, encontra-se a **retina**, a qual contém fotorreceptores especializados na conversão de energia luminosa em atividade neural. A cavidade do olho atua como uma câmera fotográfica, projetando imagens nítidas do mundo sobre a retina. Como uma câmera, o olho ajusta-se automaticamente às diferenças de iluminação e focaliza automaticamente objetos de interesse. O olho também pode rastrear objetos de interesse (por movimentos oculares) e manter limpas as suas superfícies transparentes (por meio das lágrimas e do piscar dos olhos).

Embora muitas das funções do olho se assemelhem às de uma câmera, a retina é capaz de fazer muito mais do que simplesmente registrar passivamente os níveis de luz no espaço observado. De fato, como mencionado no Capítulo 7, a retina é efetivamente uma porção do encéfalo. (Pense nisso na próxima vez em que estiver olhando alguém nos olhos.) Em um certo sentido, cada olho tem duas retinas superpostas, uma especializada em baixos níveis de iluminação, como o que experimentamos do crepúsculo até o alvorecer do dia, e outra especializada em altos níveis de iluminação e na detecção da cor, geralmente utilizada durante o dia. Independentemente da hora do dia, contudo, o sinal de saída da retina não é uma representação fiel da intensidade da luz que sobre ela incide. A retina é, sobretudo, especializada na detecção de *diferenças* na intensidade da luz que cai sobre diferentes porções dela. O processamento de imagens começa na retina muito antes de qualquer informação visual alcançar o resto do encéfalo.

Os axônios dos neurônios retiniais reúnem-se em feixes, constituindo os nervos ópticos, encarregados de distribuir a informação visual (na forma de potenciais de ação) a diversas estruturas encefálicas que realizam diferentes funções. Algumas dessas estruturas estão envolvidas na regulação dos ritmos biológicos, sincronizando-os com o ciclo claro-escuro diário; outras estão envolvidas no

controle da posição do olho e de suas propriedades ópticas. Contudo, a primeira estação sináptica na via que serve à percepção visual ocorre em um grupo de células do tálamo dorsal, o *núcleo geniculado lateral* ou *NGL*. A partir do NGL, a informação ascende ao córtex cerebral, onde será interpretada e lembrada.

Neste capítulo, estudaremos o olho e a retina. Veremos como a luz transmite informação até o sistema visual, como o olho forma imagens sobre a retina e como esta converte a energia luminosa em sinais neurais que podem ser utilizados para extrair informação sobre diferenças de luminância* e de atributos da cor. No Capítulo 10, percorreremos o resto da via visual, partindo do olho e seguindo, através do tálamo, até as regiões corticais.

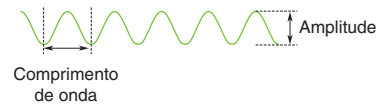
PROPRIEDADES DA LUZ

O sistema visual utiliza a luz para formar imagens do mundo ao nosso redor. Revisaremos brevemente, a seguir, as propriedades físicas da luz e as suas interações com o ambiente.

A Luz

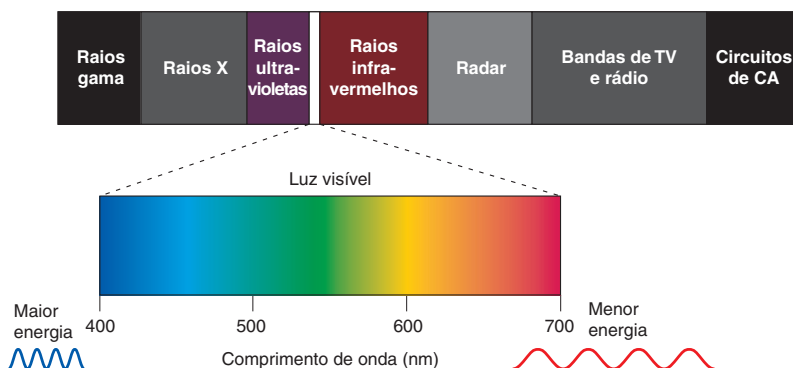
A radiação eletromagnética está em toda parte ao nosso redor. Origina-se de inumeráveis fontes, incluindo antenas de rádio, telefones móveis, máquinas de raios X e do sol. A luz é aquela porção da radiação eletromagnética que é visível para os nossos olhos. A radiação eletromagnética pode ser descrita como uma onda de energia e, como tal, possui *comprimento de onda*, a distância entre os sucessivos “picos” ou “vales”; *frequência*, o número de ondas por segundo; e *amplitude*, a diferença de altura entre o topo do pico e fundo do vale da onda (Figura 9.1).

O conteúdo energético da radiação eletromagnética é proporcional à sua frequência. As radiações de alta frequência (i.e., de comprimento de onda curto) têm maior conteúdo energético; são exemplos os raios gama, emitidos por certos materiais radioativos, e os raios X, empregados em técnicas de imageamento clínico, com comprimentos de onda inferiores a 10^{-9} m (< 1 nm). Por sua vez, as radiações de baixa frequência (i.e., de longo comprimento de onda) possuem menor energia; são exemplos as ondas de rádio e as de radar, que apresentam comprimentos de onda maiores que 1 mm. Apenas uma pequena parte do espectro eletromagnético é detectável pelo nosso sistema visual; a luz visível consiste em comprimentos de onda entre 400 e 700 nm (Figura 9.2). Como primeiramente

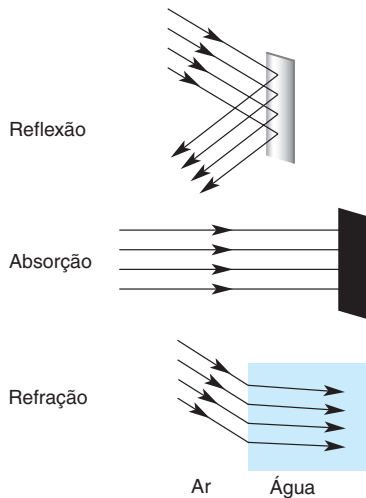


▲ FIGURA 9.1
Características da radiação eletromagnética.

*N. de T. Popularmente, chamaríamos esta propriedade de “luminosidade”, mas, como este é um livro técnico, devemos enfatizar que “luminosidade” é, na verdade, um atributo das cores (p. ex., o amarelo é mais luminoso que o azul); “luminância”, então, é o termo correto, e define-se como “a razão entre a intensidade do fluxo luminoso emitido por uma superfície em uma dada direção e a área da superfície emissora projetada sobre um plano perpendicular à direção considerada” (também “brilância fotométrica”).



◀ FIGURA 9.2
O espectro eletromagnético. Apenas a radiação eletromagnética com comprimentos de onda entre 400 e 700 nm é visível ao olho humano sem auxílio de instrumentos. Nesse espectro visível, diferentes comprimentos de onda aparecem como diferentes cores.



▲ FIGURA 9.3 Interações entre a luz e o ambiente. Quando a luz incide em um objeto em nosso ambiente, ela pode ser refletida, absorvida ou sofrer uma combinação desses dois processos. A percepção visual baseia-se na luz que entra diretamente no olho oriunda de um objeto luminoso, como um letreiro em neon, ou refletida por algum objeto. Imagens formam-se no olho por refração. No exemplo da parte inferior, a luz passa através do ar, e, então, pela água, com os raios luminosos curvando-se em relação à linha normal – uma linha imaginária ortogonal à interface ar-água.

mostrado por Isaac Newton, no início do século XVIII, a mistura de comprimentos de onda emitida pelo sol nessa faixa de comprimentos de onda é percebida pelo olho humano como “branco”, ao passo que a luz de um único comprimento de onda é geralmente percebida como uma das cores do arco-íris.* É interessante observar que uma cor “quente”, como o vermelho ou a cor de laranja, consiste em luz com maiores comprimentos de onda, possuindo, de fato, *menos* energia que uma cor “fria”, como o azul ou o violeta. Sem dúvida, as cores são atributos construídos em nosso cérebro, baseadas em nossas experiências subjetivas.

A Óptica

No vácuo, uma onda de radiação eletromagnética viaja em linha reta, podendo ser adequadamente descrita como um *raio* ou *radiação*. Raios de luz em nosso ambiente também viajam em linha reta, até o ponto em que interagem com átomos e moléculas da atmosfera ou objetos no solo. Essas interações incluem a reflexão, a absorção e a refração (Figura 9.3). O estudo dos raios de luz e suas interações é chamado de *óptica*.

A *reflexão* é causada pela luz que incide sobre uma superfície e retorna dentro do mesmo meio. A forma que um raio de luz se reflete depende do ângulo com que incide sobre a superfície. Um raio que atinge um espelho ortogonalmente (a 90°) é refletido de volta pelo mesmo caminho que passou, logo, com um ângulo de 180° , ao passo que um raio que atinge um espelho com um ângulo de 45° sofre uma reflexão de 90° , e assim por diante. A maior parte do que vemos consiste em luz refletida a partir de objetos em nosso ambiente.

A *absorção* é a transferência de energia luminosa para uma partícula ou superfície. Podemos perceber essa transferência de energia em nossa pele em um dia ensolarado, à medida que a luz visível vai sendo absorvida e nos aquece. Superfícies pretas absorvem a energia de todos os comprimentos de onda da luz visível. Alguns compostos absorvem a energia da luz dentro de certo intervalo de comprimentos de onda, refletindo, como consequência, os demais comprimentos de onda. Essa propriedade explica os pigmentos coloridos das tintas. Por exemplo, um pigmento azul absorve comprimentos de onda longos, porém reflete um conjunto de comprimentos de onda curtos, com média em 430 nm, sendo percebido como azul. Como veremos a seguir, as células fotorreceptoras da retina também possuem pigmentos e utilizam a energia absorvida da luz para gerar mudanças no potencial de membrana.

As imagens formam-se no olho por **refração**, isto é, o desvio na direção de raios de luz que pode ocorrer quando viajam de um meio transparente para outro. Quando você move a sua perna dentro da piscina, por exemplo, a forma estranha com que ela parece se deformar na superfície é produto da refração. Considere um raio de luz que atravessa do ar para a água da piscina: se este incidir ortogonalmente sobre a superfície da água, atravessará em linha reta, sem mudar de direção; se, porém, a luz atingir a superfície com um ângulo diferente de 90° , ela emergirá curvada em outra direção.** Esta mudança na direção do raio ocorre porque a velocidade da luz é diferente nos dois meios: a luz atravessa o ar mais rapidamente do que atravessa a água. Quanto maior a diferença

*N. de T. Desta observação, originariamente feita por Newton com seus prismas, vem a concepção de que uma “cor”, conforme percebida pelo encéfalo, corresponde univocamente a um determinado comprimento de onda, o que nem sempre é verdade. Especificamente neste caso, em que a luz branca é decomposta pelo prisma, quando olhamos as chamadas “cores de arco-íris” o fazemos geralmente no escuro e contra um fundo “vazio”, que é exatamente a ÚNICA situação em que cada cor equivale a um comprimento de onda específico. Na vida real, entretanto, as cores dos objetos devem ser identificadas em meio às cores de inúmeros outros objetos circundantes, sob os mais variados tipos de iluminação, de modo que o atributo “cor” não corresponderá mais unicamente a um determinado comprimento de onda, dependendo de outros fatores, como as luminosidades relativas.

**N. de T. As diferenças angulares entre os dois feixes são medidas em relação a uma linha imaginária ortogonal (a 90° do plano) da superfície, chamada de *normal*.

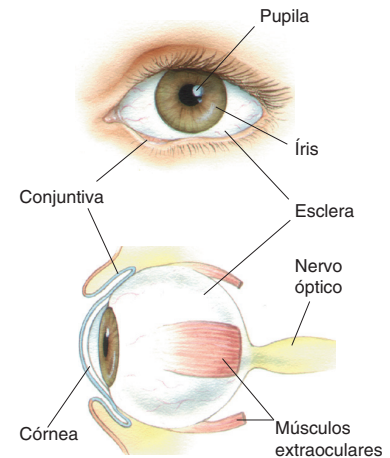
na velocidade da luz entre os dois meios, maior será o ângulo de refração. Os meios transparentes do olho promovem a refração dos raios luminosos* para, assim, formar imagens sobre a retina.

A ESTRUTURA DO OLHO

O olho é um órgão especializado para detecção, localização e análise da luz. Neste capítulo, descreveremos a estrutura desse notável órgão em termos de sua anatomia geral, aparência ao oftalmoscópio e anatomia em secção transversal.

Anatomia Geral do Olho

Quando olhamos nos olhos de alguém, para o que estamos realmente olhando? As principais estruturas são mostradas na Figura 9.4. A **pupila** é a abertura que permite que a luz entre no olho e alcance a retina; ela parece escura devido aos pigmentos que absorvem luz presentes na retina. A pupila está envolta pela **íris**, cuja pigmentação origina aquilo que chamamos de a cor dos olhos. A íris contém dois músculos que podem alterar o tamanho da pupila, um a torna menor quando se contrai, e o outro a torna maior. A pupila e a íris são cobertas por uma superfície vítrea transparente, a superfície externa do olho, a **córnea**. A córnea está em continuidade com a **esclera**, o “branco dos olhos”, que constitui a resistente parede do globo ocular. O globo ocular situa-se em um compartimento ósseo do crânio, também chamado de **órbita ocular**. Inseridos na esclera estão três pares de músculos, os **músculos extraoculares**, os quais movimentam o globo ocular dentro das órbitas. Esses músculos normalmente não são visíveis, pois localizam-se atrás da **conjuntiva**, uma membrana que se dobra para trás desde a parte interna das pálpebras, aderindo-se à esclera. O **nervo óptico**, reunindo os axônios da retina, emerge do olho em sua parte posterior, atravessa a órbita e alcança a base do encéfalo, próxima à glândula hipófise.

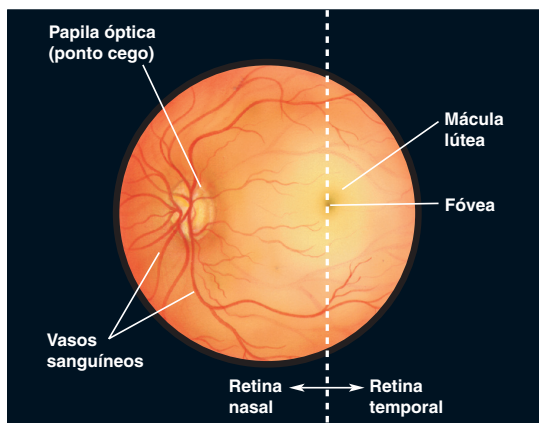


▲ FIGURA 9.4 Anatomia geral do olho humano.

Aparência Oftalmoscópica do Olho

Outro modo de vermos o olho é através do oftalmoscópio, um aparelho que permite examinar o fundo do olho como visto através da pupila, mostrando a retina (Figura 9.5). A característica mais evidente da retina, quando vista ao oftalmoscópio, são os vasos sanguíneos em sua superfície. Esses vasos retinianos se originam de uma pálida região circular, a **papila óptica**, que é também o ponto pelo qual as fibras do nervo óptico atravessam a retina, saindo do olho.

*N. de T. A densidade óptica do ar é de 1,0, ao passo que a da água (correspondente à densidade média dos tecidos biológicos – a córnea, inclusive) é de 1,33. Dessa diferença, decorre o grau de refração, isto é, “quanto” o feixe se desviará de sua direção original (medido angularmente em relação à normal – ver nota *, acima).



◀ FIGURA 9.5

Aparência da retina ao oftalmoscópio. A linha tracejada através da fóvea representa a demarcação entre o lado do olho próximo ao nariz (retina nasal) e aquele próximo ao ouvido (retina temporal). Essa linha imaginária cruza sobre a mácula, que é o centro da retina (que aqui parece um pouco mais para o lado para que a fotografia tirada pudesse mostrar a papila óptica se destacando no lado nasal da retina).



QUADRO 9.1 DE ESPECIAL INTERESSE

Demonstrando os Pontos Cegos de seu Olho

Um breve exame ao oftalmoscópio revela que existe um enorme “buraco” na retina. A região por onde os axônios do nervo óptico deixam o olho e os vasos sanguíneos entram na retina – a papila óptica – é completamente desprovida de fotorreceptores. Além disso, os vasos sanguíneos que cruzam a retina são opacos e impedem que a luz incida sobre os fotorreceptores abaixo deles. Embora normalmente não as notemos, essas regiões cegas podem ser demonstradas. Olhe para a Figura A. Segure o livro a aproximadamente 50 cm de distância, feche o seu olho direito e fixe o olhar na cruz com o seu olho esquerdo. Mova o livro (ou a sua cabeça) ligeiramente para a frente ou para trás e, eventualmente, você descobrirá uma posição em que o círculo negro desaparece. Nessa posição, o ponto não é visível porque está projetado sobre a papila óptica de seu olho esquerdo. Essa região do espaço visual é chamada de *ponto cego* para o olho esquerdo.

Os vasos sanguíneos são um pouco mais difíceis de serem mostrados, mas tentaremos. Pegue uma lanterna. Em um quarto escuro ou na penumbra, feche o seu olho esquerdo (ajuda se você segurar o olho fechado com os seus dedos, de forma que possa abrir melhor o olho direito). Olhe dire-

tamente para a frente com o olho direito aberto e acenda a lanterna, segurando-a do lado direito e a distância, em um ângulo em direção ao lado externo de seu olho direito. Oscile levemente a luz, para a frente e para trás, para cima e para baixo. Se tiver sorte, você verá uma imagem dos vasos sanguíneos de sua própria retina. Isso é possível porque a iluminação do olho neste ângulo oblíquo faz os vasos sanguíneos da retina lançarem longas sombras sobre as regiões adjacentes da retina. Para que as sombras sejam visíveis, elas devem ser movimentadas para a frente e para trás sobre a retina, daí a necessidade de oscilar o fecho de luz.

Se temos todas essas regiões insensíveis à luz na retina, por que o mundo visual nos parece um todo ininterrupto e sem “emendas”? A resposta é que há mecanismos no córtex visual que, aparentemente, “preenchem” essas regiões lacunosas. Esse preenchimento pode ser demonstrado com o estímulo mostrado na Figura B. Fixe o olhar na cruz com o seu olho esquerdo e movimente o livro para a frente e para trás: você acabará, em uma dada distância, enxergando uma linha contínua, ininterrupta. Neste ponto, a quebra da linha está incidindo sobre o ponto cego, e o encéfalo preenche a lacuna.



Figura A

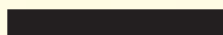
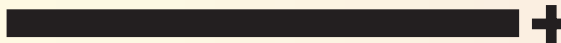
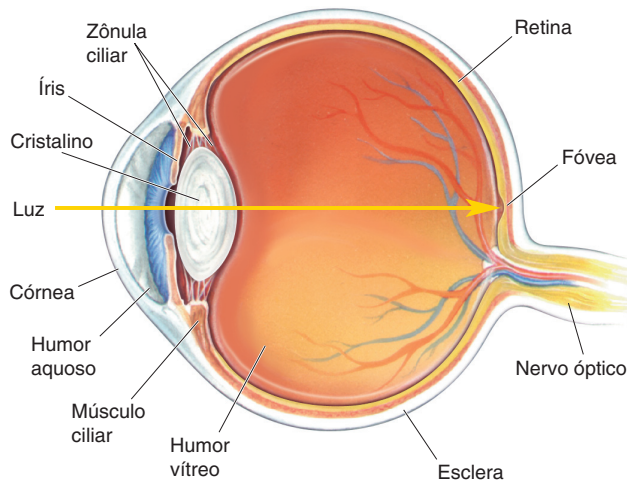


Figura B



É interessante observar que não é possível se produzir a sensação de luz na região da papila óptica, uma vez que ali não existem fotorreceptores. Também não podem se formar onde passam os grandes vasos sanguíneos, pois estes lançam sombras sobre a retina. Mesmo assim, a nossa percepção do mundo visual parece contínua, sem remendos: não percebemos nenhum “buraco” em nosso campo visual, pois o cérebro completa a nossa percepção dessas áreas. Há, porém, alguns truques que nos permitem demonstrar a existência das áreas “cegas” da retina (ver Quadro 9.1).

No centro de cada retina há uma região mais escura, com um aspecto amarelado. Esta é a **mácula lútea** (do latim para “mancha amarelada”), a parte da retina dedicada à visão central (em oposição à visão periférica). Além de sua cor, a mácula distingue-se pela relativa ausência de grandes vasos sanguíneos. Observe, na Figura 9.5, que os vasos sanguíneos se curvam a partir da papila óptica em direção à mácula; essa é também a trajetória das fibras do nervo óptico a partir da mácula em direção à papila. A relativa ausência de grandes vasos sanguíneos nessa região da retina é uma das especializações que melhoraram a qualidade da visão central. Outra especialização da retina central que pode, às vezes, ser observada ao oftalmoscópio é a **fóvea**, um ponto escuro com cerca de 2 mm de diâmetro. O termo *fóvea* vem do latim para “poço”, uma vez que este é o ponto em que a retina é mais delgada. A fóvea é um ponto de referência anatômica bastante conveniente, uma vez que define o centro da retina.



◀ FIGURA 9.6

O olho em uma seção transversal. Estruturas na porção anterior do olho regulam a quantidade de luz que pode penetrar e refratam a luz sobre a retina, projetando-a na parte posterior do olho.

Assim, a parte da retina que se situa mais próxima ao nariz com relação à fóvea é chamada de *nasal*, a parte que se situa mais próxima às têmporas é chamada de *temporal*, a parte da retina acima da fóvea é chamada de *superior* e a parte que fica abaixo, de *inferior*.

Anatomia da Seção Transversal do Olho

Uma visão do olho em seção transversal mostra o caminho percorrido pela luz quando esta atravessa a córnea em direção à retina (Figura 9.6). A córnea não apresenta vasos sanguíneos, sendo nutrida pelo fluido situado atrás dela, o **humor aquoso**. A seção transversal revela a lente, denominada **cristalino**, uma estrutura transparente posicionada atrás da íris. O cristalino é suspenso por ligamentos (chamados de *zônula ciliar*) que se ligam aos **músculos ciliares**, os quais conectam-se à esclera e formam um anel dentro do olho. Uma boa imagem mental dessa situação consiste em se imaginar tentando centralizar uma cereja no orifício de uma rosquinha utilizando palitos de dente: a cereja é o cristalino, os palitos representam as fibras da zônula ciliar e a rosquinha atua como o músculo ciliar que se fixa à esclera. Como veremos, o cristalino é uma lente flexível, e as mudanças em seu formato permitem que os nossos olhos ajustem o foco para diferentes distâncias visuais.

O cristalino também divide o interior do olho em dois compartimentos contendo fluidos ligeiramente diferentes. O humor aquoso é o fluido aquoso situado entre a córnea e o cristalino. O **humor vítreo**, mais viscoso e gelatinoso, situa-se entre o cristalino e a retina; a sua pressão mantém o globo ocular esférico.

Embora os olhos façam um trabalho notável em transmitir informação visual para o resto do encéfalo, vários distúrbios podem comprometer essa capacidade (Quadro 9.2).

A FORMAÇÃO DA IMAGEM PELO OLHO

O olho coleta raios de luz emitidos ou refletidos por objetos no ambiente e os focaliza sobre a retina, formando imagens. A focalização dos objetos é produto da combinação dos poderes de refração da córnea e do cristalino. Pode ser surpreendente saber que é a córnea, e não o cristalino, a lente responsável pela maior parte do poder de refração de seus olhos. A razão disso é que a luz atinge o olho ao se propagar pelo ar, e a córnea é predominantemente constituída por água. A refração ocorre, em boa parte, porque a luz viaja significativamente mais devagar na água do que no ar. Em comparação, menos refração



QUADRO 9.2 DE ESPECIAL INTERESSE

Disfunções da Visão

Assim que você conhecer a estrutura básica do olho, poderá entender como uma perda total ou parcial da visão pode resultar de anormalidades em vários componentes. Por exemplo, se houver um desequilíbrio entre os músculos extraoculares dos dois olhos, estes apontarão para direções diferentes. Este desalinhamento ou falta de coordenação entre os dois olhos é denominado *estrabismo*, e existem duas variedades para essa condição. Na *esotropia*, as direções para onde se dirige o olhar dos olhos convergem. Na *exotropia*, a direção do olhar diverge, e a pessoa é dita com olhos gâzeos (Figura A). Na maioria dos casos, o estrabismo de quaisquer dos tipos é congênito e deve ser corrigido no início da infância. O tratamento normalmente envolve o uso de óculos prismáticos ou a cirurgia dos músculos extraoculares para realinhar os olhos. Sem tratamento, as imagens enviadas pelos dois olhos para o cérebro são conflituosas, deteriorando a percepção de profundidade e, o mais importante, fazendo com que, no fim, o indivíduo suprima as imagens de um dos olhos. O olho dominante será normal, porém o olho suprimido tornar-se-á *ambliópico*, ou seja, com uma pequena acuidade visual. Se a intervenção médica for protelada até a idade adulta, essa condição não poderá mais ser corrigida.

Um tipo comum de disfunção da visão entre adultos mais idosos é a *catarata*, em que ocorre opacificação do cristalino (Figura B). Muitas pessoas com mais de 65 anos apresentam algum grau de catarata; se esta causar prejuízo significativo da visão, uma cirurgia será necessária. Em uma cirurgia para corrigir a catarata, o cristalino é removido e substituído por lentes plásticas artificiais. Embora essas lentes artificiais não possam ajustar o seu foco como o cristalino faz, elas permitem uma imagem clara e pode-se adotar o uso de óculos para a visão de perto ou de longe (ver Quadro 9.3).

O *glaucoma*, uma perda progressiva da visão associada a uma elevada pressão intraocular, é uma das principais causas de cegueira. A pressão do humor aquoso tem um papel crucial na manutenção do formato do olho. À medida que a pressão aumenta, todo o olho sofre uma força deformante, levando, por fim, a uma lesão da retina, no ponto fraco em que o nervo óptico deixa o olho. Os axônios no nervo óptico são comprimi-

dos, e a visão é gradualmente perdida a partir da periferia. Infelizmente, quando o indivíduo observar perda da visão mais central, a lesão já terá avançado, e uma parte significativa do olho estará cega de forma permanente. Por essa razão, são essenciais a detecção e o tratamento precoces, com medicação ou cirurgia para a redução da pressão intraocular.

A retina sensível à luz, na parte posterior do olho, é o local de numerosos distúrbios que representam um risco significativo de cegueira. Você já deve ter ouvido falar de algum boxeador profissional que apresentou *descolamento da retina*. Como o nome sugere, a retina desprende-se da parede sobre a qual se situa no olho, devido a um golpe aplicado à cabeça, ou devido ao encolhimento do humor vítreo. Uma vez que a retina inicia o seu descolamento, o fluido do humor vítreo escorre por trás das pequenas lacerações resultantes do trauma na retina, ajudando-a a separar-se ainda mais. Os sintomas de descolamento da retina incluem a percepção anormal de sombras e clarões de luz. O tratamento frequentemente inclui cirurgias a *laser* para cicatrizar as bordas da lesão retiniana, reposicionando, assim, a retina novamente no fundo do olho.

A *retinite pigmentosa* é caracterizada por uma degeneração progressiva dos fotorreceptores. Inicialmente, há uma perda de visão periférica e da visão noturna. Em seguida, esses sintomas podem avançar até a cegueira total. A causa dessa doença é desconhecida. Em algumas manifestações, ela apresenta um forte componente genético, e mais de 100 genes foram identificados, os quais podem conter mutações que levem à retinite pigmentosa. Não há cura atualmente, mas a administração de vitamina A pode retardar a sua progressão.

Em contrapartida à visão em túnel, geralmente presente em pacientes com retinite pigmentosa, as pessoas com *degeneração macular* perdem apenas a visão central. Essa condição é bastante comum, afetando mais de 25% de todos os norte-americanos com mais de 65 anos. Enquanto a visão periférica geralmente permanece normal, a capacidade de ler, assistir à televisão e reconhecer faces é perdida, à medida que os fotorreceptores centrais sofrem uma gradual deterioração. A cirurgia a *laser* pode, às vezes, minimizar perdas ulteriores da visão, porém atualmente a doença é incurável.



Figura A
Exotropia. (Fonte: Newell, 1965, p. 330.)

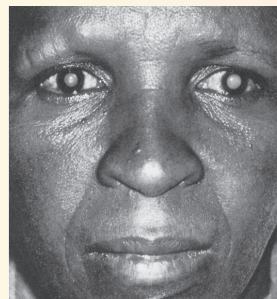
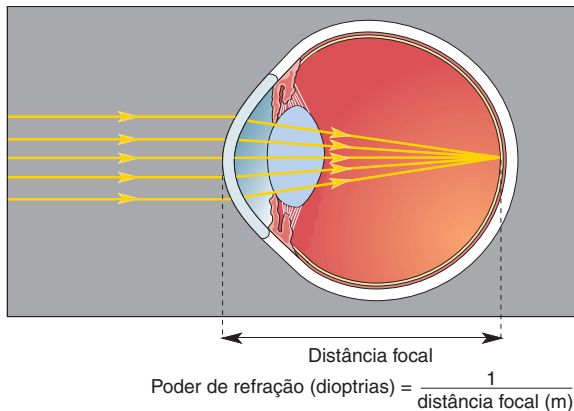


Figura B
Catarata. (Fonte: Schwab, 1987, p. 22.)

é produzida pelo cristalino, uma vez que a sua constituição aquosa não difere muito da dos humores aquoso e vítreo.*

*N. de T. Uma pequena diferença de densidade (compactação) do cristalino faz o seu índice de refração ser de 1,41, levemente superior ao da água (1,33), conferindo sua capacidade de refração adicional (ver nota anterior). Isso, aliado à sua flexibilidade, capaz de modificar a sua curvatura, permite focar objetos próximos localizados em diferentes pontos, a poucos metros do observador.



◀ FIGURA 9.7

A refração pela córnea. A córnea deve ter suficiente poder de refração (medido em dioptrias) que lhe permita focalizar a luz sobre a retina, localizada na parte posterior do olho.

Refração pela Córnea

Considere a luz emitida por uma fonte distante, digamos, uma estrela brilhante à noite. Esse astro emite luz em todas as direções, mas, devido à grande distância, os raios de luz que alcançam os nossos olhos aqui na Terra são praticamente paralelos. Esses raios paralelos atingem a nossa córnea de um lado a outro. Apesar disso, vemos a estrela como um ponto de luz, e não uma mancha clara, preenchendo nosso campo visual, uma vez que o olho utiliza a refração para focalizar a luz da estrela que chega à córnea, curvando os seus raios para que converjam sobre um único ponto na retina.

Lembre-se que, à medida que a luz atravessa para um meio onde sua velocidade é menor, ela curvará a sua direção perpendicularmente à superfície que separa os meios (ver Figura 9.3). Isso é precisamente o que ocorre quando a luz incide sobre a córnea e passa do ar para o humor aquoso. Conforme mostrado na Figura 9.7, os raios de luz que cruzam pelo centro do eixo óptico do olho perpendicular à superfície da córnea chegam diretamente na retina sem mudar de direção, mas os raios de luz que incidem sobre a superfície curvada da córnea em outros ângulos, que não perpendiculares, mudam de direção, de modo a convergir na parte posterior do olho. A distância da superfície refratora até o ponto onde os raios de luz paralelos convergem é chamada de *distância focal*. Essa distância depende da curvatura da córnea: quanto menor seu raio de curvatura, menor a distância focal. A equação na Figura 9.7 mostra que a recíproca da distância focal,* em metros, é usada como a unidade de medida denominada **dioptria**. A córnea tem um poder refrator de cerca de 42 dioptrias, o que significa que raios de luz paralelos que atingem a superfície da córnea se focalizarão a 0,024 m (ou 2,4 cm) atrás dela, aproximadamente a distância que separa a córnea da retina. Para perceber o grande poder de refração produzido pela córnea, convém observar que muitas lentes prescritas de óculos têm um poder de apenas umas poucas dioptrias.

Lembre-se que o poder de refração depende da diminuição da velocidade da luz na interface ar-córnea. Se substituíssemos o ar por um meio que seja atravessado pela luz com aproximadamente a mesma velocidade que ela atravessaria o olho, o poder de refração da córnea seria eliminado. É por essa razão que as coisas parecem borradas quando abrimos os olhos sob a água: a interface água-córnea é incapaz de produzir a focalização de uma imagem. Uma máscara de mergulho reconstitui a interface ar-córnea e, conseqüentemente, restaura o poder de refração do olho.

Acomodação pelo Cristalino

Embora a córnea realize a maior parte da refração do olho, o cristalino contribui com cerca de uma dúzia de dioptrias adicionais para a formação de uma imagem nítida de um ponto distante. Entretanto, o mais importante é que o

*N. de T. Recíproca matemática: se a distância focal é f , a sua recíproca será $1/f$.



QUADRO 9.3 DE ESPECIAL INTERESSE

Corrigindo a Visão

Quando os músculos ciliares estão relaxados e o cristalino está achatado, dizemos que o olho é *emétrope* se os raios paralelos de luz emitidos por uma fonte distante se focalizarem exatamente sobre a superfície posterior da retina. Dito de outra maneira, o olho emétrope focaliza raios paralelos de luz sobre a retina sem a necessidade de qualquer acomodação pelo cristalino (Figura A), e a acomodação é suficiente para focalizar as imagens de objetos em variadas distâncias.

Agora, considere o que ocorre quando o globo ocular apresentar um diâmetro anteroposterior muito pequeno. Sem acomodação, os raios luminosos paralelos são focalizados em algum ponto atrás da retina. Essa condição é conhecida como *hipermetropia*, *hiperopia* ou *presbitia*. O olho tem acomodação o suficiente para focalizar objetos distantes, mas o poder de acomodação do cristalino não é suficiente para a visualização de pontos próximos (Figura B), que ficam focalizados atrás da retina. A hipermetropia pode ser corrigida pela colocação de lentes convexas de vidro ou de plástico na frente do olho (Figura C). A parte anterior curva da lente, assim como a córnea, altera a direção dos raios luminosos rumo ao centro da retina. Uma vez que a luz passa novamente do vidro para o ar, quando deixa a lente, a parte de trás da lente também aumenta a refração (a luz quando passa do vidro para o ar é acelerada e direcionada, *afastando-se* da normal, que é ortogonal à superfície).

Se o globo ocular apresentar um diâmetro anteroposterior muito longo, em vez de muito curto, os raios paralelos convergem para um ponto antes da retina, atravessam e são novamente projetados sobre a retina, formando um círculo borrado. Esta condição é conhecida como *miopia*. O grau de refração fornecido pela córnea e pelo cristalino é mais que suficiente para visualizar objetos próximos, mas mesmo com o menor grau de acomodação, objetos distantes são focalizados em frente à retina (Figura D). Assim, para o olho míope ver objetos distantes com clareza, lentes artificiais côncavas de-

vem ser empregadas para trazer a imagem focada do ponto em questão de volta à superfície da retina (Figura E).

Alguns olhos apresentam irregularidades na curvatura da córnea ou do cristalino que levam a diferentes graus de refração nos planos horizontal e vertical. Esta condição, conhecida como *astigmatismo*, pode ser corrigida pelo uso de lentes artificiais que são mais curvas ao longo de um eixo do que do outro.

Mesmo que você seja um felizardo e tenha globos oculares de forma perfeita e um sistema de refração simétrico, provavelmente não escapará da *presbiopia* (do grego para “olho envelhecido”). Essa condição, um enrijecimento do cristalino que acompanha o processo de envelhecimento, é explicada pelo fato de que novas células do cristalino são produzidas durante toda a vida, não havendo, porém, perda celular. O enrijecimento prejudica a elasticidade do cristalino, tornando-o incapaz de mudar suficientemente de forma durante a acomodação de modo a focalizar tanto objetos próximos quanto distantes. A correção para a presbiopia, inventada por Benjamin Franklin, é obtida com o emprego de lentes bifocais. Essas lentes são côncavas na parte superior, a fim de auxiliar na visão à distância, e convexas na parte inferior, a fim de auxiliar na visão próxima.

Na hipermetropia e na miopia, o grau de refração conseguido pela córnea é muito pequeno ou muito grande para a espessura do globo ocular. No entanto, técnicas modernas podem, hoje, mudar o grau de refração produzido pela córnea. Na *ceratotomia radial*, um procedimento para a correção da miopia, são executadas incisões radiais muito finas na porção periférica da córnea. As incisões relaxam e achatam a córnea central, de modo a reduzir o grau de refração e minimizar a miopia. As técnicas mais recentes utilizam *laser* para dar novo formato à córnea. Na *ceratectomia fotorrefrativa (PRK)*, do inglês, *photorefractive keratectomy*, um *laser* é utilizado para esculpir a superfície externa da córnea, pela vaporização de camadas finas. A *ceratomileusis in situ* com

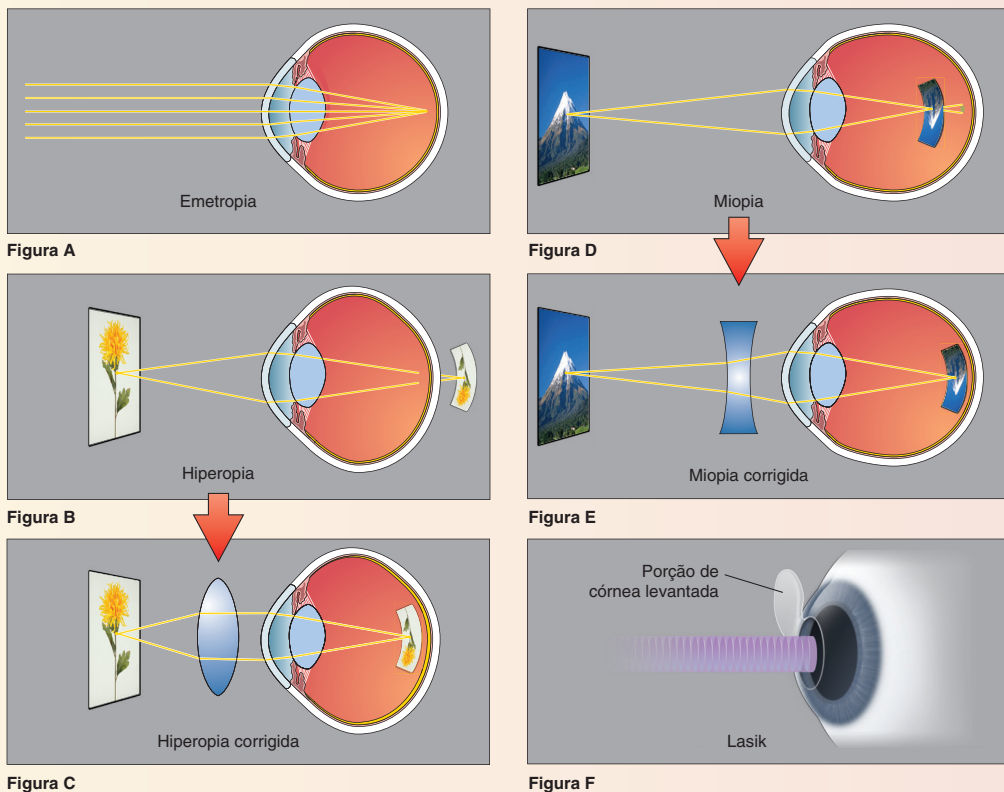
cristalino está envolvido na formação de imagens nítidas daqueles objetos mais próximos, situados a uma distância menor que 9 m em relação ao olho. Mais precisamente, esses raios divergem a partir de uma fonte de luz ou de um ponto sobre um objeto, e um maior poder de refração será necessário para focalizá-los na retina. Este poder adicional de focalização é fornecido pela mudança na curvatura do cristalino, um processo chamado de **acomodação** (Figura 9.8).

Lembre-se que os músculos ciliares formam um anel ao redor do cristalino. Durante a acomodação, os músculos ciliares contraem-se e aumentam de volume, reduzindo a área dentro do anel menor (i.e., o orifício dentro da rosquinha em nossa analogia), e, assim, diminuindo a tensão nos ligamentos suspensores. Consequentemente, o cristalino, devido à sua elasticidade natural, torna-se mais arredondado. Esse arredondamento aumenta a curvatura da superfície do cristalino, aumentando, dessa forma, seu poder de refração. Por sua vez, o relaxamento dos músculos ciliares aumenta a tensão nos ligamentos suspensores, o que produz a distensão do cristalino, que assume uma forma mais achatada.

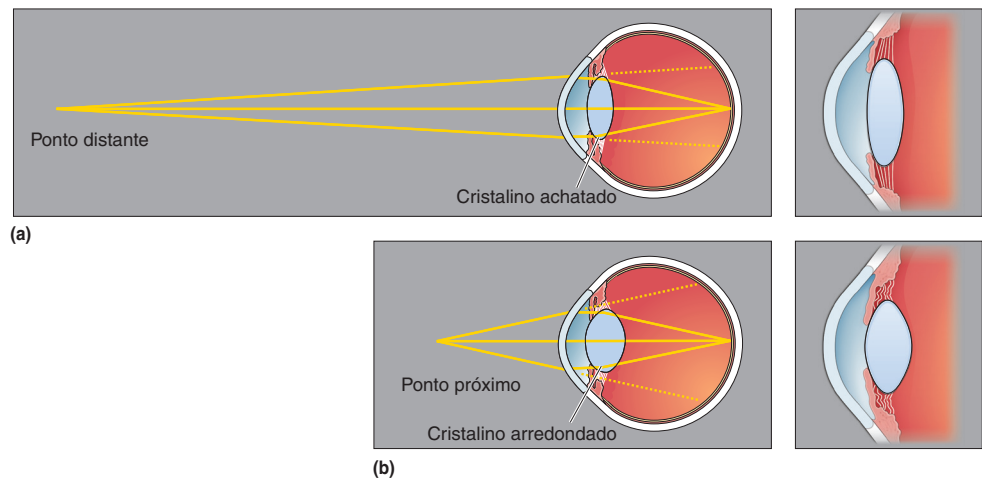
A capacidade de acomodação do cristalino é alterada com a idade. Uma criança pequena pode focalizar objetos próximos ao seu nariz, ao passo que muitos adultos de meia-idade não conseguem focalizar objetos a uma distância menor que o comprimento de um braço. Felizmente, lentes artificiais podem compensar esse e outros defeitos da óptica do olho (Quadro 9.3).

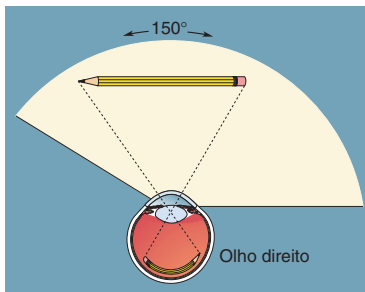
laser (LASIK, do inglês, *laser in situ keratomileusis*), tornou-se bastante comum, e você talvez tenha observado clínicas oferecendo esse procedimento em áreas de *shopping centers*. Nessa técnica, uma fina porção da córnea é levantada para que um microcerátomo ou laser possa esculpir a córnea a

partir do seu interior (Figura F). Métodos não cirúrgicos estão também sendo empregados para dar novo formato à córnea. Já existem, por exemplo, lentes de contato especiais “de contenção” ou anéis corneais plásticos que alteram o formato da córnea e corrigem erros de refração.



► **FIGURA 9.8**
Acomodação pelo cristalino. (a) Para o olho focalizar um ponto distante, não é necessária muita refração: o músculo ciliar relaxa, distendendo as fibras da zônula ciliar, o que leva ao achatamento do cristalino. (b) Objetos próximos necessitam de um maior poder de refração, o que se obtém com um cristalino mais esférico, arredondado: isso é obtido pela contração do músculo ciliar, de forma a diminuir a tensão nas fibras da zônula ciliar.





▲ FIGURA 9.9

O campo visual para um olho. O campo visual é o total do espaço que pode ser visto pela retina quando o olhar é fixado diretamente à frente. Observe como a imagem de um objeto no campo visual (o lápis) está invertida (direita-esquerda) sobre a retina. O campo visual estende-se em aproximadamente 100° para o lado temporal, mas apenas cerca de 60° para o lado nasal da retina, onde a visão é bloqueada pelo nariz.

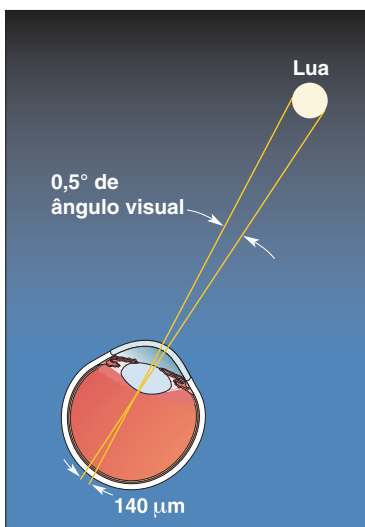
O Reflexo Pupilar à Luz

Além da córnea e do cristalino, a pupila também contribui para as qualidades ópticas do olho, ajustando-se continuamente a diferentes intensidades de luz no ambiente. Você mesmo pode verificar o fenômeno: pare diante de um espelho com as luzes apagadas por alguns segundos e, assim que as luzes forem acesas, observe as suas pupilas mudarem de tamanho. Este **reflexo pupilar à luz** envolve conexões entre a retina e neurônios do tronco encefálico que controlam os músculos que constriem a pupila. Uma propriedade interessante desse reflexo é que ele é *consensual*, isto é, mesmo a luz atingindo apenas um dos olhos, ela provocará a constrição pupilar de ambos os olhos. De fato, é incomum as pupilas não apresentarem o mesmo tamanho; a ausência do reflexo pupilar consensual à luz é frequentemente considerada sinal de algum distúrbio neurológico grave localizado no tronco encefálico.

Um efeito benéfico da constrição pupilar produzido pelo aumento do nível de luz é o aumento da profundidade de foco (o intervalo de distâncias ao olho que aparecem focadas), exatamente como se obtém ao diminuir a abertura (i.e., aumentando o fator “f”) da lente de uma câmera fotográfica. Podemos entender como isso funciona considerando dois pontos no espaço, um mais próximo, e outro, mais distante. Quando o olho se acomoda ao ponto mais próximo, a imagem do ponto mais distante na retina não mais é um ponto, mas sim um círculo borrado. A diminuição da abertura – pela constrição da pupila – reduz o tamanho desse círculo borrado, de modo que a sua imagem se aproxima mais da de um ponto. Desse modo, podemos fazer objetos distantes parecerem menos desfocados.

O Campo Visual

A estrutura dos olhos e a sua localização em nosso crânio limitam quanto podemos ver do mundo em um determinado momento. Examinaremos a extensão do espaço que pode ser visto por um olho. Segurando um lápis na vertical com a sua mão direita, feche o olho esquerdo e observe um ponto bem à frente. Mantendo o seu olho fixo nesse ponto, mova o lápis vagarosamente à direita (em direção ao seu ouvido direito) por meio de seu campo de visão, até que o lápis desapareça. Repita o exercício movendo o lápis à esquerda, até vê-lo desaparecer atrás de seu nariz, e, a seguir, para cima e para baixo. Os pontos a partir dos quais você não mais vê o lápis marcam os limites do **campo visual** para o seu olho direito. Agora, olhe para o meio do lápis enquanto o segura horizontalmente à sua frente. A Figura 9.9 mostra como a luz que se reflete nesse lápis atinge a sua retina. Observe que a imagem está invertida; o campo visual esquerdo tem sua imagem formada no lado direito da retina, e o campo visual direito tem sua imagem formada no lado esquerdo da retina. Do mesmo modo, a parte superior do campo visual tem sua imagem formada na porção inferior da retina, e a parte inferior do campo visual tem sua imagem na parte superior da retina.



▲ FIGURA 9.10

Ângulo visual. As distâncias através da retina podem ser expressas como graus de ângulo visual.

Acuidade Visual

A capacidade do olho de distinguir entre dois pontos próximos é chamada de **acuidade visual**. A acuidade visual depende de diversos fatores, principalmente do espaçamento dos fotorreceptores na retina e da precisão da refração do olho.

A distância através da retina pode ser medida em termos de graus de **ângulo visual**. Um ângulo reto compreende 90°; a lua, por exemplo, cobre um ângulo de cerca de 0,5° (Figura 9.10). Com o braço estendido, o seu polegar cobre um ângulo de cerca de 1,5°, e seu punho cobre cerca de 10°. Podemos falar da capacidade do olho de distinguir pontos separados por um determinado número de graus de ângulo visual. O quadro do teste de Snellen, que todos já vimos em

algun consultório médico, testa a nossa capacidade para discriminar caracteres (letras e números) a uma distância de 6 metros. A sua visão será de 20/20 quando você puder reconhecer uma letra que cobre um ângulo de 0,083°, que equivale a 5 minutos de arco (1 minuto é 1/60 de um grau).*

ANATOMIA MICROSCÓPICA DA RETINA

Agora que temos uma imagem formada sobre a retina, podemos passar para a neurociência da visão: a conversão da energia luminosa em atividade neural. Para começar nossa discussão sobre o processamento da imagem na retina, devemos observar a arquitetura celular desta que é uma porção do encéfalo.

O sistema básico de processamento da informação na retina é mostrado na Figura 9.11. A via mais direta para o fluxo da informação visual que deixa o olho parte dos **fotorreceptores** rumo às **células bipolares** e, daí, para as **células ganglionares**. Os fotorreceptores respondem à luz e influenciam o potencial de membrana das células bipolares a eles conectadas. As células ganglionares disparam potenciais de ação em resposta à luz, e esses impulsos se propagam, via nervo óptico, para o resto do encéfalo. Além das células presentes nessa via direta, desde os fotorreceptores até o encéfalo, o processamento na retina é influenciado por dois outros tipos celulares. As **células horizontais** recebem aferentes dos fotorreceptores e projetam neuritos lateralmente para influenciar as células bipolares vizinhas e os fotorreceptores. Uma ampla variedade de tipos de **células amácrinas** recebe aferentes das células bipolares, projetando-se lateralmente para influenciar células ganglionares vizinhas, células bipolares e outras células amácrinas.

Há três pontos importantes que devem ser lembrados aqui:

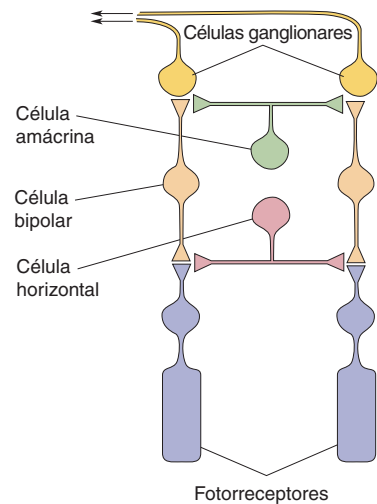
1. *Com apenas uma exceção, as únicas células sensíveis à luz na retina são os fotorreceptores cones e bastonetes.* Todas as outras células são influenciadas pela luz apenas por meio de interações sinápticas diretas e indiretas com os fotorreceptores. (Veremos a seguir quais tipos recentemente descobertos de células ganglionares também são sensíveis à luz; essas células incomuns, entretanto, não parecem ter um papel importante na percepção visual.)
2. *As células ganglionares são a única fonte de sinais de saída da retina.* Nenhum outro tipo de célula da retina projeta axônios através do nervo óptico.
3. *As células ganglionares são os únicos neurônios da retina que disparam potenciais de ação, e isso é essencial para a transmissão da informação para fora do olho.* Todas as outras células da retina despolarizam ou hiperpolarizam com uma taxa de liberação de neurotransmissores que é proporcional ao potencial de membrana, mas não disparam potenciais de ação.

Analisemos, a seguir, como os diferentes tipos celulares estão arranjados na retina.

A Organização Laminar da Retina

Como mostrado na Figura 9.12, a retina apresenta uma *organização laminar*: as células estão organizadas em camadas. Observe que as camadas estão aparentemente ordenadas ao contrário: a luz deve atravessar o humor vítreo, as células ganglionares e bipolares *antes* de atingir os fotorreceptores. Uma vez que as células retinianas que ficam no percurso da luz até os fotorreceptores são relativamente transparentes, a distorção da imagem é mínima à medida que a luz as atravessa. Um dos motivos para essa disposição “invertida” das camadas celulares é a posição do *epitélio pigmentar*, situado logo abaixo dos fotorreceptores,

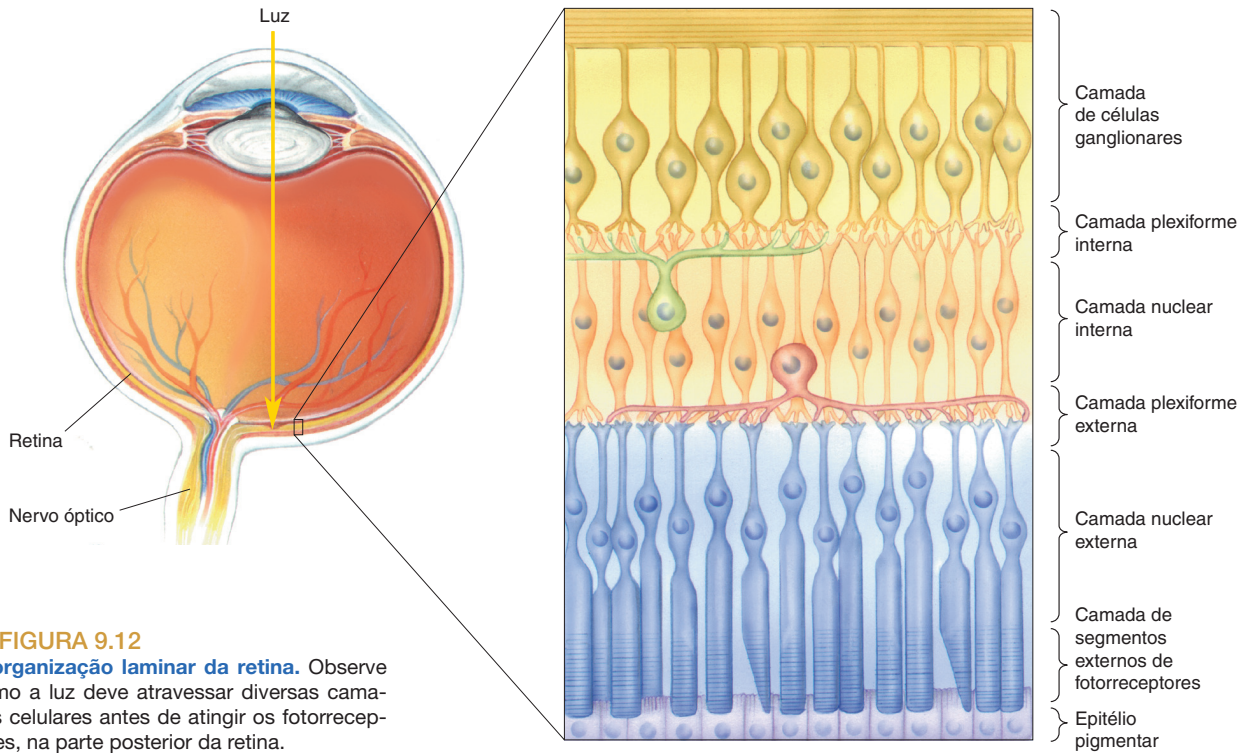
Axônios de células ganglionares projetando-se para o prosencéfalo



▲ FIGURA 9.11

O sistema básico de processamento da informação na retina. A informação sobre a luz flui dos fotorreceptores para as células bipolares e daí para as células ganglionares, as quais projetam axônios para fora do olho no nervo óptico. As células horizontais e amácrinas modificam as respostas das células bipolares e ganglionares via conexões laterais.

*N. de T. 20/20 refere-se a “enxergar (aquela letra) a 20 pés de distância” (medida inglesa que corresponde aproximadamente a 6 metros do afastamento-padrão desse teste).



▲ FIGURA 9.12
A organização laminar da retina. Observe como a luz deve atravessar diversas camadas celulares antes de atingir os fotorreceptores, na parte posterior da retina.

com seu papel crítico na manutenção dos fotorreceptores e dos fotopigmentos. O epitélio pigmentar também absorve qualquer luz que atravessasse completamente a retina, minimizando, assim, a dispersão da luz no fundo do olho, o que borraria a imagem. Muitos animais noturnos, como gatos e guaxinins, têm uma camada refletora sob os fotorreceptores, chamada de *tapete refletor* (tapete lúcido), que rebate a luz de volta aos fotorreceptores se ela atravessa a retina. O animal é, então, mais sensível a baixos níveis de luminância, devido a uma acuidade reduzida. Um efeito colateral interessante desse tapete refletor pode ser observado quando você dirige um fecho de luz para animais noturnos ou tira uma fotografia com *flash* desses animais: há um notável “brilho nos olhos”, no qual as pupilas parecem brilhar (Figura 9.13).

As camadas celulares da retina são designadas com relação ao centro do globo ocular. Não confunda essas designações imaginando a cabeça, em vez do olho: os fotorreceptores são a parte mais externa da retina, embora sejam a parte mais distante da porção da frente do olho e a parte mais profunda dentro da cabeça. A camada retiniana mais interna é a **camada de células ganglionares**, que contém os corpos celulares das células ganglionares. A seguir, no sentido de dentro para fora, há duas outras camadas que contêm corpos celulares de neurônios, a **camada nuclear interna**, que contém os corpos celulares de células bipolares, células horizontais e amácrinas, e a **camada nuclear externa**, que contém os corpos celulares dos fotorreceptores.

Entre a camada de células ganglionares e a camada nuclear interna está a **camada plexiforme interna** (“plexiforme” significa uma rede de conexões), que contém os contatos sinápticos entre células bipolares, células amácrinas e células ganglionares. Entre as camadas nucleares externa e interna está a **camada plexiforme externa**, onde os fotorreceptores estabelecem contatos sinápticos com células bipolares e horizontais. Por fim, temos a **camada dos segmentos externos dos fotorreceptores**, que contém os elementos fotossensíveis da retina. Os segmentos externos estão embebidos no epitélio pigmentar.

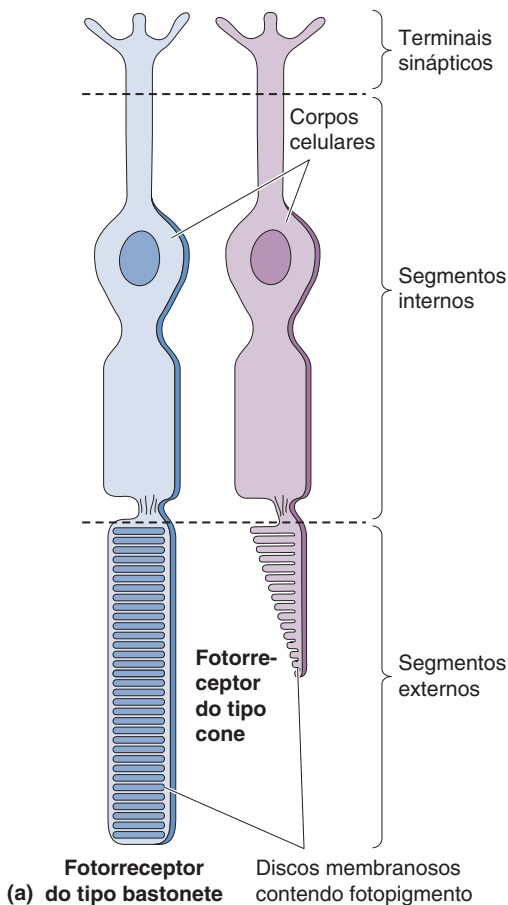


▲ FIGURA 9.13
O brilho dos olhos devido ao tapete refletor em gatos.

A Estrutura de um Fotorreceptor

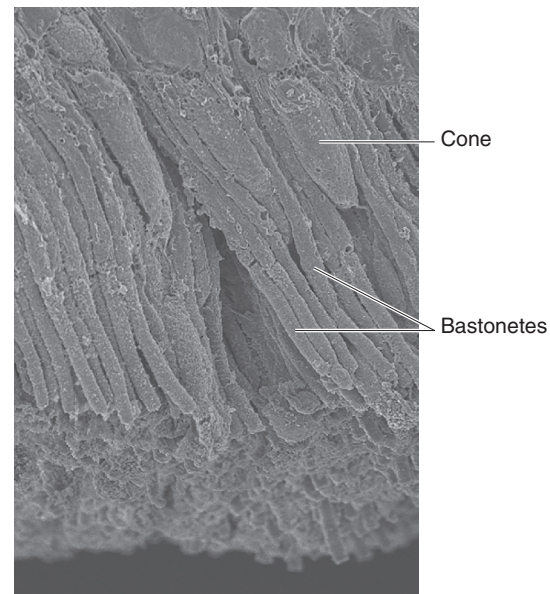
A conversão da radiação eletromagnética em sinais neurais ocorre nos fotorreceptores na parte posterior da retina. Cada fotorreceptor apresenta quatro regiões: um segmento externo, um segmento interno, um corpo celular e um terminal sináptico. O segmento externo contém uma pilha de discos membranosos. *Fotopigmentos* sensíveis à luz, localizados nas membranas desses discos, absorvem luz, determinando, dessa forma, alterações no potencial de membrana do fotorreceptor (como será discutido a seguir). A Figura 9.14 mostra os dois tipos de fotorreceptores encontrados na retina, os quais são facilmente distinguíveis pelo formato de seus segmentos externos. Os **fotorreceptores do tipo bastonete** apresentam um segmento externo longo e cilíndrico, contendo muitos discos. Os **fotorreceptores do tipo cone** apresentam um segmento externo mais curto e que gradualmente diminui de espessura, contendo um menor número de discos membranosos. O maior número de discos e a maior concentração de fotopigmentos nos bastonetes os tornam mais de mil vezes mais sensíveis à luz que os cones. Estima-se que haja cerca de 5 milhões de cones e 92 milhões de bastonetes em cada retina humana.

As grandes diferenças estruturais e de sensibilidade entre bastonetes e cones levaram os investigadores a considerar que os seres humanos teriam uma *retina duplex*: essencialmente, haveria dois sistemas complementares em um olho. Alguns animais têm apenas bastonetes ou apenas cones e, assim, não têm uma retina duplex. As diferenças estruturais entre cones e bastonetes estão relacionadas a importantes diferenças funcionais. Por exemplo, em um ambiente com



▼ FIGURA 9.14

Bastonetes e cones. (a) Os bastonetes contêm mais discos e tornam possível a visão com pouca intensidade de luz; os cones nos permitem ver sob a luz do dia. (b) Micrografia eletrônica de varredura de bastonetes e cones. (Fonte: cortesia de J. Franks e W. Halfter.)



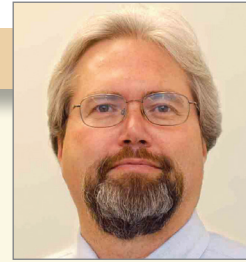


QUADRO 9.4

A ROTA DA DESCOBERTA

Vendo Através do Mosaico de Fotorreceptores

por David Williams



Quando entrei na Universidade, em 1975, quase nada sabíamos acerca da topografia das três classes de cones que formam a base da visão tricromática no olho humano. Embora Thomas Young tivesse deduzido, 175 anos antes, que a visão de cores dependia de três canais fundamentais, não sabíamos os números relativos dos três tipos de cones ou como eles estão arranjados na retina. Juntamente com meu orientador durante a pós-graduação, Don MacLeod, da Universidade da Califórnia, San Diego, usei métodos psicofísicos para mapear a sensibilidade da retina à luz violeta. Descobrimos que os cones S, que são estimulados por essa luz, estão distribuídos esparsamente ao longo de um mosaico de cones L e M. Também descobrimos que uma pessoa pode confiavelmente detectar um *flash* de luz que estimula apenas um dos cerca de 5 milhões de cones na retina.

Posteriormente, continuei retornando à questão da topografia do mosaico tricromático. Após diversas tentativas fracassadas ao longo dos anos, encontrei uma solução que surgiu de um lugar completamente inesperado. Eu tinha, há um longo tempo, interesse nos limites da acuidade visual. Enquanto investigava várias tecnologias com possibilidade de prevenir o embotamento óptico normal da imagem na retina, deparei-me com a óptica adaptativa, na qual os astrônomos utilizam um espelho deformador para corrigir imagens que ficam embaçadas devido à turbulência atmosférica quando observam imagens de estrelas usando telescópios na terra.

Um importante obstáculo ao uso da óptica adaptativa na ciência da visão é que os espelhos de telescópios custam cerca de 1 milhão de dólares. Felizmente, encontramos um engenheiro que construiu um espelho deformador mais acessível. Também tivemos sorte, pois o trabalho militar com óptica adaptativa havia recentemente deixado de ser classificado como confidencial, de modo que meu pós-doc, Junzhong Liang, e eu tivemos permissão para visitar o Starfire Optical Range (SOR), um telescópio rastreador de satélites de 16 milhões de dólares, equipado com óptica adaptativa. Eu fiquei desanimado com as legiões de engenheiros e com o sistema óptico dispendioso que eram necessários para o telescópio funcionar – mas, então, algo notável acon-

teceu. Bob Fugate, diretor do SOR, estava tentando medir aberrações atmosféricas utilizando as medidas da luz emitida a partir de um *laser* altamente potente e refletida em um espelho deixado na superfície da lua pelo programa Apollo. Ouvi Bob dizer, “Mova o feixe de luz para a direita, você não está atingindo qualquer parte da maldita lua!” Percebi, de repente, que eles estavam aprendendo desajeitadamente, tateando, como nós estávamos em meu laboratório – de modo que havia esperança, no final das contas.

Liang e eu corremos de volta para a Universidade de Rochester e, juntamente com outro pós-doc, Don Miller, construímos o primeiro sistema óptico adaptativo que podia corrigir todas as aberrações monocromáticas do olho. Isso iniciou uma pequena revolução na optometria e na oftalmologia, pois agora muitos outros defeitos ópticos do olho podiam ser corrigidos, bem mais do que era possível anteriormente. A acuidade visual de uma pessoa utilizando um sistema com óptica adaptativa pode ser melhor que a com os óculos mais cuidadosamente prescritos. Isso levou a uma melhor forma de corrigir a visão, utilizando-se cirurgia refrativa a *laser*, e levou, também, a um melhor delineamento de lentes de contato e lentes intraoculares.

Nós também equipamos uma câmera com óptica adaptativa para tirar as fotos mais nítidas já tiradas da retina humana viva, tão nítidas que se podiam ver cones individuais no mosaico de fotorreceptores. Poderíamos usar a óptica adaptativa também para identificar qual dos três fotopigmentos estava em cada cone observado no olho vivo nessas imagens, resolvendo o problema com o qual eu havia inicialmente me

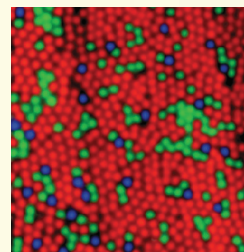


Figura A
O arranjo das três classes de cones no olho humano. (Fonte: Roorda e Williams, 1999.)

iluminação noturna, isto é, em condições *escotópicas*, apenas os bastonetes contribuem para a visão. Por outro lado, em ambientes com iluminação diurna, isto é, em condições *fotópicas*, os cones é que realizam a maior parte do trabalho. Em níveis intermediários de iluminação (iluminação de ambientes internos ou a iluminação do trânsito à noite), ou *condições mesópicas*, tanto os bastonetes quanto os cones são responsáveis pela visão.

Bastonetes e cones também diferem em outros aspectos. Todos os bastonetes contêm o mesmo fotopigmento, mas há três tipos de cones, cada qual com um pigmento diferente. Essas variações entre os pigmentos fazem os

deparado durante a graduação? Utilizando a óptica adaptativa e uma outra técnica, chamada de densitometria da retina, dois pós-docs de meu laboratório, Austin Roorda, e, posteriormente, Heidi Hofer, finalmente obtiveram uma resposta definitiva a essa questão. As três classes de cones são notavelmente desorganizadas (Figura A), diferentemente dos mosaicos altamente regulares dos olhos de muitos insetos. Além disso, os números relativos de cones M e L variam significativamente de uma pessoa para outra, apesar da similaridade da visão de cores nas pessoas (Figura B). Joe Carroll, outro pesquisador que foi meu pós-doc, prosseguiu nessa investigação, revelando a organização do mosaico em olhos

cegos para cores e naqueles com muitas mutações genéticas diferentes.

A óptica adaptativa também está sendo utilizada em estudos com imagens de muitas outras células na retina, incluindo células ganglionares, e é uma ferramenta valiosa no diagnóstico e no tratamento de doenças da retina. Eu certamente nunca teria previsto que avanços na tecnologia astronômica forneceriam essas ferramentas para a pesquisa da visão – ou que meu interesse na tricromacia do mosaico de cones durante a graduação produziria, 20 anos mais tarde, esses avanços na correção da visão e no imageamento de células isoladas.

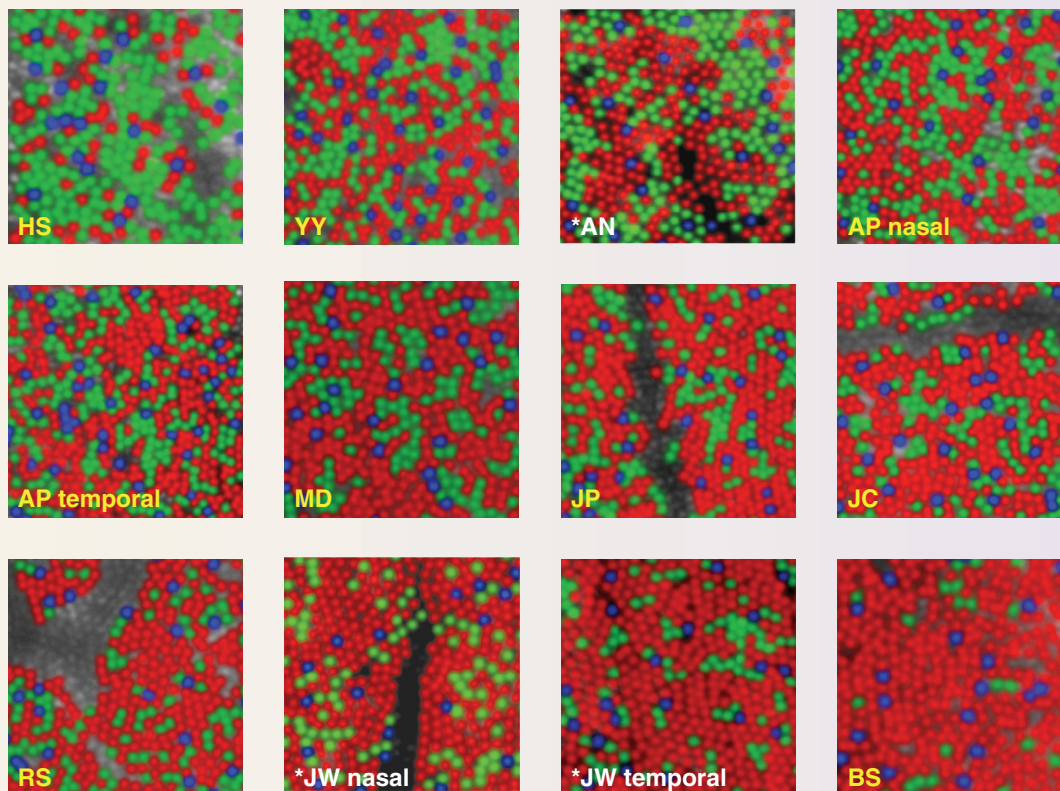


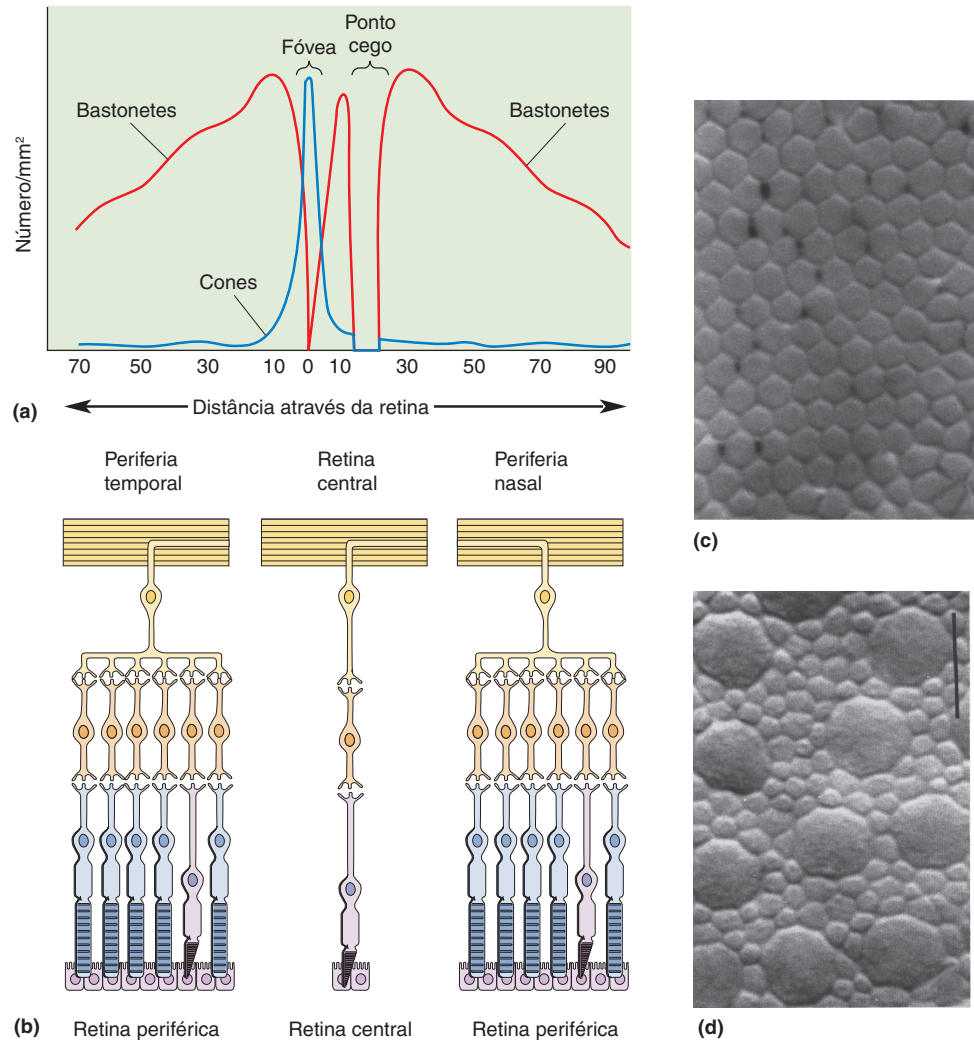
Figura B
Variações nos números relativos de cones em olhos com visão normal para cores. (Fonte: Hofer et al., 2005; Roorda e Williams, 1999.)

diferentes cones serem sensíveis a diferentes comprimentos de onda da luz. Com vermos adiante, apenas os cones, e não os bastonetes, são responsáveis pela nossa capacidade de ver cores. David Williams, da Universidade de Rochester, empregou de modo muito inteligente técnicas de imageamento para revelar, em extraordinário detalhes, a distribuição de cones em seres humanos. De modo surpreendente, em vez de um arranjo, como o arranjo ordenado de pixels em um monitor de computador, as retinas humanas mostram notável diversidade no arranjo e na distribuição dos fotorreceptores do tipo cone (Quadro 9.4).

Diferenças Regionais na Estrutura da Retina e Suas Consequências na Visão

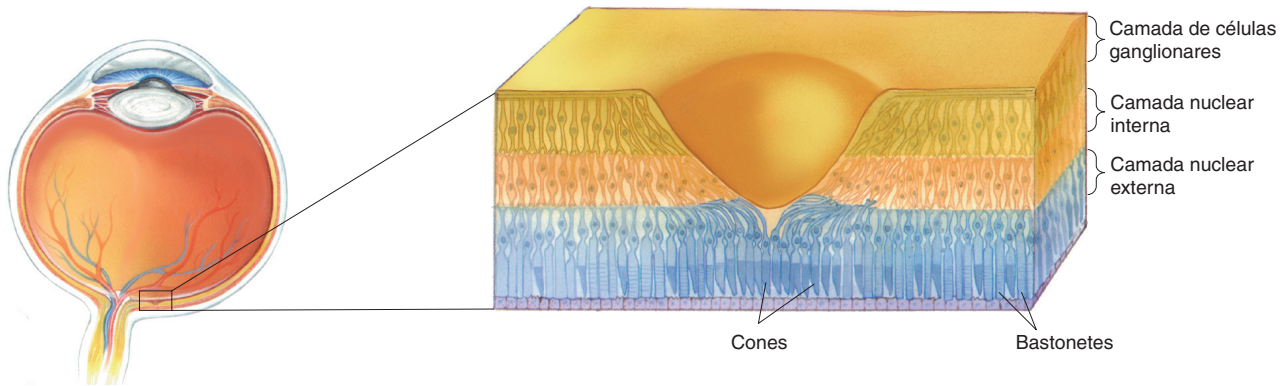
A estrutura da retina varia desde a fóvea até a periferia. A maior parte dos 5 milhões de cones está na fóvea, e a proporção diminui substancialmente na periferia da retina. Não há bastonetes na fóvea central, mas há muito mais bastonetes que cones na retina periférica. A distribuição de bastonetes e cones na retina está resumida na Figura 9.15.

As diferenças nos números e na distribuição de cones e bastonetes ao longo da retina têm consequências visuais importantes. Em níveis fotópicos de



▲ FIGURA 9.15

Diferenças regionais na estrutura da retina. (a) Os cones são encontrados principalmente na retina central, em um raio de 10 graus a partir da fóvea. Os bastonetes estão ausentes da fóvea e são encontrados principalmente na retina periférica. (b) Na retina central, relativamente poucos fotorreceptores transmitem informação diretamente para uma célula ganglionar; na retina periférica, muitos fotorreceptores fornecem sinais para uma célula ganglionar. Este arranjo torna a retina periférica mais capacitada para detectar luzes fracas, ao passo que a retina central está mais capacitada para a visão de alta resolução. (c) Esta seção ampliada da retina central humana mostra o denso empacotamento dos segmentos internos dos cones. (d) Em uma localização mais periférica sobre a retina, os segmentos internos dos cones são maiores e aparecem como ilhas em um mar de segmentos internos menores, pertencentes aos bastonetes. Uma barra de escala de 10 µm para as imagens em c e d é mostrada à direita em d. (Fonte para as partes c e d: Curcio et al., 1990, p. 500.)



▲ FIGURA 9.16

Secção transversal da fóvea. A camada de células ganglionares e a camada nuclear interna são deslocadas lateralmente para permitir que a luz atinja diretamente os fotorreceptores na fóvea.

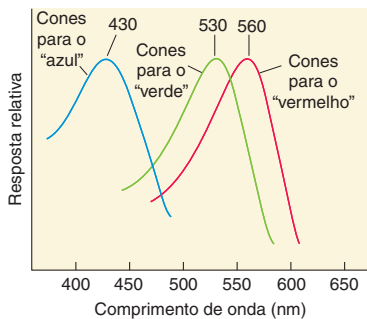
iluminação (luz do dia), a mais óbvia consequência é que *nós temos uma sensibilidade espacial muito maior em nossa retina central*. A acuidade visual é medida quando olhamos diretamente para símbolos em um quadro de testes, ajustando a imagem das características críticas sobre nossa fóvea, rica em cones. Lembre-se que a fóvea é uma porção mais delgada da retina, no centro da mácula. Em uma secção transversal, a fóvea aparece como uma depressão na retina. Essa aparência é devida ao deslocamento lateral de células acima dos fotorreceptores, permitindo que a luz atinja os fotorreceptores sem passar pelas demais camadas celulares da retina (Figura 9.16). Esta especialização estrutural maximiza a acuidade visual na fóvea, colocando para o lado outras células que poderiam dispersar a luz e borrar a imagem. Se você fosse realizar um teste oftalmológico enquanto olhasse ligeiramente para o lado do monitor, ou se você tentasse ler os títulos de livros em uma prateleira utilizando a sua visão periférica, você precisaria de letras muito maiores para conseguir as ler. Menos óbvio que a alta acuidade espacial na fóvea é o fato de que *não somos bons para discriminar cores em nossa retina periférica* devido ao menor número de cones. Você pode ser capaz de demonstrar esse fato olhando diretamente para a frente e movendo um pequeno objeto colorido lentamente para o lado.

As consequências das diferenças na distribuição de cones e bastonetes são muito diferentes em um ambiente com pouca iluminação, quando vemos apenas usando os bastonetes. Por exemplo, *a nossa retina periférica é muito mais sensível a baixos níveis de luz*. Em outras palavras, *a nossa visão central é cega em condições escotópicas de luz*. Isso ocorre porque os bastonetes respondem mais fortemente a baixos níveis de luz, se comparados com os cones, há mais bastonetes na retina periférica (e nenhum na fóvea central) e mais bastonetes se projetam para uma única célula bipolar ou ganglionar na retina periférica (facilitando, assim, a detecção de níveis baixos de luz). Você pode verificar essa maior sensibilidade da retina periférica em uma noite estrelada. (É divertido; experimente fazer isso com um amigo.) Inicialmente, tente orientar-se no escuro por cerca de 20 minutos e, então, olhe para uma estrela brilhante. Fixando o olhar nesta estrela, procure em sua visão periférica uma estrela pouco brilhante. Mova, então, os seus olhos para olhar esta última estrela. Você descobrirá que ela desaparece quando sua imagem cai na retina central (quando você olha diretamente para ela), mas reaparece quando sua imagem cai na retina periférica (quando você olha ligeiramente para o lado dela).

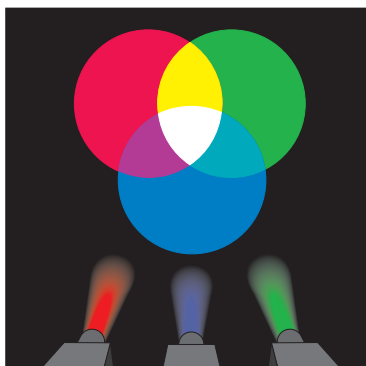
Uma vez que são os cones que tornam possível a percepção das cores, *somos incapazes de perceber diferenças de cor à noite, quando os bastonetes estão ativos, mas os cones não*. Uma árvore verde, um carro azul e uma casa vermelha, todos

parecem ter vagamente a mesma cor (ou falta de cor). O pico na sensibilidade dos bastonetes ocorre no comprimento de onda de cerca de 500 nm, e, em condições escotópicas de luz, os objetos tendem a parecer em um azul-esverdeado escuro. A perda de cor à medida que o sol se põe é um enorme efeito de percepção, mas que dificilmente percebemos, devido à sua familiaridade.

Todavia, a visão noturna para os seres humanos modernos não é devida exclusivamente aos bastonetes. Em áreas densamente povoadas, na verdade, podemos perceber alguma cor à noite, pois a iluminação nos postes e os sinais neon emitem luz o suficiente para ativar os cones. Esse fato é a base para os diferentes pontos de vista acerca de como devem ser as luzes indicadoras nos painéis dos automóveis. Um ponto de vista é que as luzes devem ser verde-azuladas e fracas, para aproveitar a sensibilidade espectral dos bastonetes. Um ponto de vista alternativo é que as luzes devem ser de um vermelho brilhante, pois este comprimento de onda afeta principalmente os cones, deixando os bastonetes não saturados e, assim, resultando em uma melhor visão noturna.



▲ FIGURA 9.21
A sensibilidade espectral dos três tipos de pigmentos dos cones. Cada fotopigmento absorve uma ampla faixa de comprimentos de onda do espectro luminoso (ver Figura 9.2).



▲ FIGURA 9.22
Misturando luzes coloridas. A mistura de luzes vermelha, verde e azul determina uma igual ativação dos três tipos de cones, resultando na percepção do “branco”.

Percepção de Cores. As cores que percebemos são determinadas principalmente pelas contribuições relativas de cada tipo de cone (para comprimentos de onda curtos, médios e longos) para o sinal na retina. O fato de que nosso sistema visual detecta as cores dessa forma foi, na verdade, predito mais de 200 anos atrás pelo físico britânico Thomas Young. Young mostrou, em 1802, que cada cor do arco-íris, incluindo o branco, poderia ser criada pela mistura de uma proporção adequada de luz vermelha, verde e azul (Figura 9.22). Ele propôs, quase corretamente, que na retina existe um conjunto de três tipos de receptores, cada tipo apresentando sensibilidade máxima a um diferente espectro de comprimentos de onda. As ideias de Young foram posteriormente defendidas por um influente fisiologista alemão do século XIX, Hermann von Helmholtz. (Entre as suas realizações está a invenção do oftalmoscópio, em 1851.) Essa concepção acerca da visão das cores veio a ser conhecida como **teoria tricromática de Young-Helmholtz**. De acordo com essa teoria, o encéfalo atribui cores com base em uma comparação da leitura (fotométrica) dos três tipos de cones.* Quando todos os tipos de cones são igualmente ativos, como no caso da luz de amplo espectro, percebemos o “branco”. Novas cores surgem de outras misturas. Por exemplo, a cor de laranja é uma mistura de vermelho e amarelo, e parece, de certo modo, vermelho, amarelo (vermelho, cor de laranja e amarelo são vizinhos no espectro de cores). Observe, contudo, que algumas misturas de cores são diferentes na sua percepção: nenhuma cor parece simultaneamente vermelha e verde ou azul e amarelo (e essas cores “opponentes” não são vizinhas no espectro de cores). Como veremos posteriormente, isso pode ser um reflexo de um processamento posterior de “oposição de cores” por células ganglionares.

A nomenclatura para a visão de cores pode ser complicada, portanto seja cuidadoso para não confundir a cor da luz com o “nome de cor” de um fotorreceptor do tipo cone. Não está correto pensarmos que a luz percebida como vermelho consiste em um único comprimento de onda de luz, ou que esse comprimento de onda é absorvido apenas pelos cones para comprimentos de onda longos. A realidade é que luzes coloridas geralmente contêm um amplo e complexo espectro de comprimentos de onda, que podem ativar parcialmente todos os três tipos de cones. As razões entre as ativações determinam a cor. Várias formas de cegueira para a cor resultam quando há ausência de um ou mais dos tipos de fotopigmentos dos cones (Quadro 9.5). Além disso, como discutimos anteriormente, se não tivéssemos cones, seríamos incapazes de perceber qualquer diferença entre as cores.

*N. de T. Esta teoria foi uma aproximação inicial ao problema da visão de cores, que é muito mais complexo. Já no século XIX, Herring introduzia o conceito de *oposição de cores*, com quatro cores fundamentais expressas nos três pares oponentes clássicos, vermelho-verde (e seus respectivos cones), azul-amarelo (o amarelo sendo visto conjuntamente pelos cones para o vermelho e para o verde) e claro-escuro (bastonetes). Recentemente, Edwin Land, nos anos de 1950, estudou o problema da *constância das cores* sob diferentes luminâncias e concluiu que os cones, na verdade, não fazem uma simples medida fotométrica de um comprimento de onda preferencial, mas medem – dentro de sua especificidade cromática – a *luminosidade* de um objeto com relação à luminosidade dos objetos de sua vizinhança: a “cor” será, então, construída no córtex visual a partir desse conjunto de medidas tomadas separadamente na retina (Teoria Retinex – é recomendada a leitura do artigo de Land no *Scientific American*, de dezembro de 1977).



QUADRO 9.5 DE ESPECIAL INTERESSE

A Genética e as Cores que Vemos

As cores que percebemos são determinadas principalmente pelas quantidades relativas de luz absorvida pelos pigmentos visuais vermelhos, verdes e azuis em nossos cones. Isso significa que é possível perceber qualquer cor do arco-íris ao misturar diferentes quantidades de luzes vermelha, verde e azul. Por exemplo, a percepção da luz amarela pode ser obtida por uma mistura adequada de luzes vermelha e verde. Uma vez que utilizamos um sistema de três cores, os seres humanos são ditos *tricromatas*. Entretanto, nem todos os tricromatas normais percebem as cores igualmente. Por exemplo, se a uma população de pessoas for pedido que escolham o comprimento de onda da luz que mais parece verde sem ser amarelada ou azulada, haverá pequenas variações nessas escolhas. Há, porém, anormalidades significativas da visão das cores que se estendem bem além dessas variações na visão tricromática normal.

A maior parte das anormalidades na visão de cores resulta de pequenos erros genéticos que levam à perda de um pigmento visual ou a uma alteração na sensibilidade espectral de um tipo de pigmento. As anormalidades mais comuns envolvem a visão das cores vermelha e verde e são muito mais frequentes em homens do que em mulheres. A razão para esse padrão é que os genes que codificam os pigmentos vermelhos e verdes estão no cromossomo X, ao passo que o gene que codifica o pigmento azul está no cromossomo 7. Os homens terão visão anormal das cores vermelho e verde se houver um defeito no único cromossomo X que eles possuem, herdado de suas mães. As mulheres terão visão anormal das cores vermelho e verde apenas se ambos os pais contribuírem com cromossomos X anormais.

Cerca de 6% dos homens apresentam um pigmento vermelho ou verde que absorve comprimentos de onda diferentes em relação aos pigmentos do resto da população. Os homens, neste caso, são, às vezes, denominados “cegos para cores”, mas, na verdade, eles veem um mundo bastante colorido. Essas pessoas são denominadas mais adequadamente como *tricromatas anômalos*, pois requerem misturas diferentes de vermelho, verde e azul para verem cores intermediárias (e branco) em relação às demais pessoas. A maioria dos tricromatas anômalos apresenta genes normais para codificar o pigmento azul e um dos outros pigmentos, ou o vermelho ou o verde, mas também apresenta um gene híbrido que codifica uma proteína com um espectro de absorção anormal, entre aqueles dos pigmentos vermelhos e verdes normais. Por exemplo, uma pessoa com um pigmento verde anômalo pode perceber uma luz amarela com uma mistura de vermelho e verde contendo menos vermelho que um tricromata normal. Tricromatas anômalos percebem todo o espectro de cores, assim como os tricromatas normais, porém em raras ocasiões discordam acerca da cor precisa de um objeto (p. ex., azul *versus* azul-esverdeado).

Cerca de 2% dos homens, na verdade, não apresentam um dos pigmentos, seja o vermelho ou o verde, de modo que são cegos para essas cores. Uma vez que isso os deixa com um sistema de duas cores, são denominados *dicromatas*. As pessoas que não apresentam o pigmento verde são me-

nos sensíveis ao verde e confundem certas cores vermelhas e verdes que parecem distintas para os tricromatas. Um “dicromata verde” pode perceber uma luz amarela tanto como luz vermelha quanto como verde; não há necessidade de uma mistura. Em contrapartida com os 8% de homens que não apresentam um dos pigmentos ou que possuem um pigmento anômalo, apenas 1% das mulheres apresentam essas anormalidades para a visão das cores.

As pessoas desprovidas de um dos pigmentos para as cores são consideradas cegas para as cores, mas, na verdade, são capazes de perceber cores. Estimativas relacionadas ao número de pessoas completamente desprovidas de visão para as cores são bastante variáveis, mas acredita-se que menos de 0,001% da população apresente essa condição. Em um dos tipos, ambos os pigmentos dos cones vermelhos e verdes estão ausentes, em muitos casos porque mutações dos genes para os pigmentos vermelho e verde os tornaram não funcionais. Essas pessoas são chamadas de *monocromatas* para o cone azul, e vivem em um mundo que varia apenas nas tonalidades, semelhante à percepção de um tricromata para um filme em preto e branco.

Embora a acromatopsia (falta de visão de cores) seja rara em seres humanos, na minúscula ilha de Pingelap, na Micronésia, mais de 5 a 10% da população é cega para cores e muitos mais são portadores não afetados. Sabe-se que a base para esse distúrbio é uma mutação genética associada a um desenvolvimento incompleto dos cones que os deixa não funcionais. Por que, contudo, a acromatopsia é tão comum em Pingelap? De acordo com os habitantes, no fim do século XVIII, um tufão matou grande parte da população da ilha, restando apenas cerca de 20 pessoas. Os indivíduos atualmente afetados pela acromatopsia parecem ser todos descendentes de um único indivíduo, que era um portador. Nas gerações que se seguiram, a incidência de acromatopsia cresceu com a endogamia na pequena população sobrevivente.

Estudos recentes têm mostrado que, mais precisamente, pode não haver tal coisa como uma visão normal para as cores. Em um grupo de homens classificados como tricromatas normais, descobriu-se que alguns deles necessitam de uma quantidade ligeiramente maior de vermelho do que outros para perceber o amarelo em uma mistura vermelho-verde. Essa diferença, que é pequena quando comparada com os déficits discutidos anteriormente, resulta de uma única alteração do gene do pigmento vermelho. Os 60% de homens que apresentam o aminoácido serina no sítio 180 do pigmento vermelho são mais sensíveis à luz com comprimento de onda longo que os 40% que possuem o aminoácido alanina nesse sítio. Imagine o que aconteceria se uma mulher apresentasse diferentes variedades de genes para o pigmento vermelho em seus dois cromossomos X. Ambos os genes seriam expressos, levando a diferentes pigmentos vermelhos em duas populações de cones. Em princípio, essa mulher teria uma capacidade acima do normal de discriminar cores, devido à sua visão tetracromática, uma raridade entre todos os animais.

Adaptação à Escuridão e à Claridade

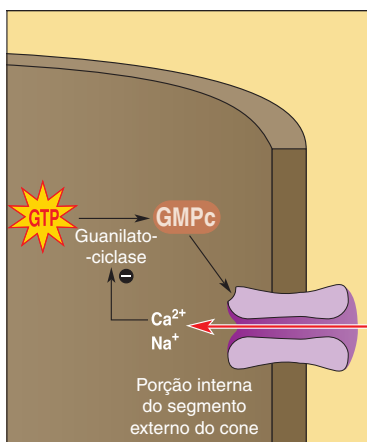
A transição da visão diurna, baseada nos cones, para a visão noturna, baseada nos bastonetes, não é instantânea. Dependendo da intensidade da luz inicial, pode levar minutos até aproximadamente uma hora para se alcançar a maior sensibilidade à luz no escuro (daí o tempo necessário para orientar-se no exercício de olhar as estrelas que sugerimos anteriormente). Esse fenômeno é denominado **adaptação ao escuro**. Na verdade, a sensibilidade à luz aumenta um milhão de vezes ou mais durante esse período.

A adaptação ao escuro é explicada por diversos fatores. Talvez o mais óbvio deles seja a dilatação das pupilas, que permite que mais luz penetre no olho. Todavia, o diâmetro da pupila humana varia somente de 2 a 8 mm; mudanças em seu tamanho podem aumentar a sensibilidade à luz apenas por um fator de cerca de 10. O principal componente da adaptação ao escuro envolve a regeneração da rodopsina para uma configuração molecular anterior ao desbotamento e o ajuste da circuitaria funcional da retina, de modo que informações vindas de mais bastonetes estejam disponíveis para cada célula ganglionar. Devido a esse grande aumento na sensibilidade, quando o olho adaptado ao escuro retorna para um ambiente com luz brilhante, torna-se temporariamente saturado. Isso explica o que ocorre logo que você sai para fora de casa em um dia bonito. Durante os próximos 5 a 10 minutos, os olhos sofrem uma **adaptação à claridade**, revertendo as alterações na retina que ocorreram durante a adaptação ao escuro. Essa adaptação ao escuro ou à claridade na retina duplex confere ao nosso sistema visual a capacidade de operar em intensidades de luz que variam desde uma noite sem luar até um brilhante meio-dia.

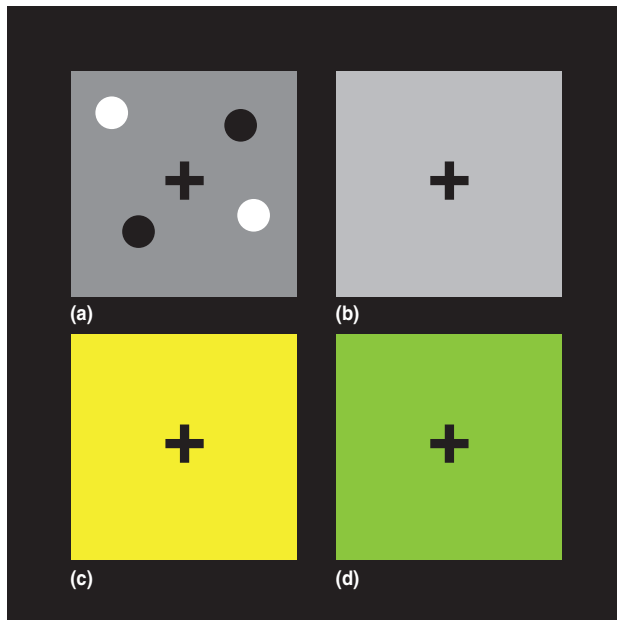
O Papel do Cálcio na Adaptação à Claridade. Além dos fatores mencionados acima, a capacidade do olho de adaptar-se a mudanças na intensidade da luz depende de alterações na concentração de cálcio dentro dos cones. Quando você sai de um cinema escuro para um dia luminoso, os cones estão inicialmente hiperpolarizados, tanto quanto possível (i.e., estão no E_K , que é o potencial de equilíbrio do K^+). Se os cones permanecessem nesse estado, seríamos incapazes de perceber as mudanças nos níveis de luz. Como discutido anteriormente, a constrição das pupilas ajuda um pouco, reduzindo a luz que entra no olho. A mudança mais importante, no entanto, é uma despolarização gradual da membrana, que retorna a um potencial de aproximadamente -35 mV (ver Figura 9.18c).

A razão para isso ocorrer se origina no fato de que os canais de sódio dependentes de GMPc, que discutimos anteriormente, também admitem cálcio (Figura 9.23). No escuro, o Ca^{2+} entra nos cones e promove um efeito inibitório sobre a enzima (guanilato-ciclase) que sintetiza o GMPc. Quando os canais dependentes de GMPc se fecham, o fluxo de Ca^{2+} para dentro dos fotorreceptores é reduzido, juntamente com o fluxo de Na^+ ; como resultado, mais GMPc é sintetizado, pois a sua enzima de síntese está menos inibida, permitindo, assim, que os canais dependentes de GMPc se abram novamente. Dito de forma mais simples, quando os canais se fecham, um processo que gradualmente os reabre é iniciado, mesmo que o nível de luz não mude. O cálcio também parece afetar os fotopigmentos e a fosfodiesterase, diminuindo as suas respostas à luz. Esses mecanismos baseados no cálcio asseguram que os fotorreceptores sejam sempre capazes de registrar mudanças relativas no nível de luz, embora informações sobre seu nível absoluto possam ser perdidas.

Adaptação Local à Escuridão, à Claridade e às Cores. O efeito que o tamanho da pupila tem sobre a adaptação à claridade ou à escuridão é o mesmo para todos os fotorreceptores. O desbotamento do fotorreceptor e de outros mecanismos adaptativos, como a influência do cálcio sobre os níveis de GMPc,



▲ FIGURA 9.23
O papel do cálcio na adaptação à luz. O Ca^{2+} entra no cone através dos mesmos canais acionados por GMPc que são utilizados pelo Na^+ ; ele inibe a síntese de GMPc.



◀ FIGURA 9.24

Adaptação à luz e às cores. Fixe o olhar na cruz em (a) durante 1 minuto e, então, olhe para (b), a fim de ver os efeitos da adaptação local da retina à luz e aos pontos escuros. Após adaptar-se à cor em (c) ou (d), o cinza em (b) parecerá ter uma cor opoente.

contudo, podem ocorrer apenas em determinados cones. Você pode demonstrar esse fato para si próprio com a Figura 9.24. Primeiro, fixe o olhar na cruz escura no centro do quadrado cinza na parte (a) durante cerca de um minuto. Os cones nos quais são projetados os pontos escuros adaptar-se-ão ao escuro, e os cones em que são projetados os pontos brancos farão uma relativa adaptação à luz. Agora olhe para a cruz no centro do quadrado branco grande na parte b. Devido à adaptação local dos cones, você agora deve ver pontos brancos onde houve adaptação ao escuro e pontos escuros onde ocorreu adaptação ao branco. A mesma ideia aplica-se à adaptação às cores. Primeiro, observe o quadrado amarelo ou verde nas partes (c) ou (d) da figura e adapte seletivamente seus cones. Mova, então, o olhar para o quadrado claro na parte (b). Você deve ver azul, se estiver adaptado ao amarelo, e vermelho, se estiver adaptado ao verde (as cores exatas dependem dos corantes utilizados na impressão). Essas demonstrações utilizam fixações anormalmente longas para revelar processos críticos de adaptação que estão continuamente funcionando para manter os receptores em uma situação em que possam fornecer informação útil.

O PROCESSAMENTO NA RETINA E SUAS EFERÊNCIAS

Agora que vimos como a luz é inicialmente convertida em atividade neural, voltaremos para o processo pelo qual a informação acerca da luz é transmitida para além do olho, para o resto do encéfalo. Como a única fonte das eferências da retina é representada pelos potenciais de ação disparados pelas células ganglionares, nosso objetivo é compreender qual informação as células ganglionares transmitem. É interessante observar que, bem antes da descoberta de como funcionam os fotorreceptores, os pesquisadores foram capazes de explicar algumas das formas pelas quais a retina processa imagens visuais. Desde cerca de 1950, os neurocientistas têm estudado as descargas de potenciais de ação nas células ganglionares da retina à medida que a retina é estimulada pela luz. Os pioneiros nesses estudos foram os neurofisiologistas Keffer Hartline e Stephen Kuffler, trabalhando nos Estados Unidos, e Horace Barlow, trabalhando na Inglaterra.

Os seus estudos revelaram quais aspectos da imagem visual são codificados como sinais de saída nas células ganglionares. Estudos iniciais em caranguejos e rãs abriram caminho para pesquisas em gatos e macacos. Descobriu-se que os mesmos princípios estão envolvidos no processamento de imagens pela retina em uma ampla variedade de espécies.

O progresso na compreensão de como as propriedades das células ganglionares são determinadas pelas interações sinápticas na retina tem sido lento. Isso ocorre porque *apenas células ganglionares disparam potenciais de ação*; todas as outras células na retina (com exceção de algumas células amácrinas) respondem à estimulação com alterações graduais no potencial de membrana. A detecção dessas mudanças graduais requer métodos tecnicamente complicados de registro intracelular, ao passo que os potenciais de ação podem ser detectados utilizando métodos simples de registro extracelular (ver Quadro 4.1). Apenas nos primeiros anos da década de 1970 é que John Dowling e Frank Werblin, da Universidade Harvard, foram capazes de demonstrar como as respostas das células ganglionares são construídas a partir das interações com células horizontais e bipolares.

A via mais direta para o fluxo de informação na retina é a partir de um fotorreceptor do tipo cone para uma célula bipolar e, daí, para uma célula ganglionar. Em cada estação sináptica, as respostas são modificadas por conexões laterais de células horizontais e amácrinas. Os fotorreceptores, como os outros neurônios, liberam neurotransmissores quando despolarizados. O transmissor liberado pelos fotorreceptores é o aminoácido glutamato. Como vimos, os fotorreceptores estão despolarizados no escuro e são *hiperpolarizados* pela luz. Temos, então, a situação contraintuitiva em que os fotorreceptores, na verdade, liberam menos moléculas de neurotransmissores quando atingidos pela luz do que no escuro. Contudo, podemos conciliar este aparente paradoxo se aceitarmos o ponto de vista de que o *escuro*, e não a *luz*, é o estímulo preferido para um fotorreceptor. Assim, quando uma sombra passa sobre um fotorreceptor, ele responde sofrendo uma despolarização e liberando mais neurotransmissor.

Na camada plexiforme externa, cada fotorreceptor efetua contatos sinápticos com dois tipos de células da retina: as células bipolares e as células horizontais. Lembre-se que as células bipolares estabelecem a via direta, desde os fotorreceptores até as células ganglionares; as células horizontais, por sua vez, fornecem informação lateralmente para a camada plexiforme externa, influenciando a atividade de células bipolares e fotorreceptores na vizinhança (ver Figuras 9.11 e 9.12).

Processamento em Paralelo

Um conceito importante que emerge de nossa discussão sobre a retina é a ideia de **processamento em paralelo** no sistema visual. O processamento em paralelo significa que diferentes atributos visuais são processados simultaneamente utilizando vias distintas. Por exemplo, nossa visão do mundo não se dá com um, mas com dois olhos que fornecem dois fluxos paralelos de informação. No sistema visual central, esses fluxos são comparados para se obter informações acerca da *profundidade*, isto é, a distância entre um objeto e o observador. Um segundo exemplo de processamento em paralelo são os fluxos independentes de informação sobre os níveis de claro e escuro originários de células ganglionares com centro-ON e centro-OFF em cada retina. Por fim, as células ganglionares de ambas as variedades, ON e OFF, apresentam diferentes tipos de campos receptivos e propriedades de resposta. As células M podem detectar contrastes sutis sobre os seus grandes campos receptivos e, provavelmente, contribuem para a visão de baixa resolução. As células P apresentam campos receptivos pequenos, adequados para a discriminação de detalhes finos. As células P e células não M e não P são especializadas para o processamento separado de informações referentes ao vermelho-verde e ao azul-amarelo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste capítulo, vimos como a luz emitida por objetos ou refletida a partir deles no espaço pode ter a sua imagem projetada através do olho sobre a retina. A energia luminosa é inicialmente convertida em mudanças nos potenciais de membrana no mosaico de fotorreceptores. É interessante observar que o mecanismo de transdução nos fotorreceptores é muito semelhante àquele das células receptoras olfatórias, ambos envolvendo canais iônicos ativados por nucleotídeos cíclicos. O potencial de membrana do fotorreceptor é convertido em um sinal químico (o neurotransmissor glutamato), o qual é, novamente, convertido em alterações do potencial de membrana de células bipolares e horizontais na pós-sinapse. Esse processo de sinalização elétrico-químico-elétrico se repete inúmeras vezes, até que a presença de luz, ou de sombra, ou de cor seja finalmente convertida em uma mudança na frequência de disparo de potenciais de ação das células ganglionares.

A informação oriunda de 97 milhões de fotorreceptores converge para 1 milhão de células ganglionares. Na retina central, particularmente na fóvea, relativamente poucos fotorreceptores alimentam cada célula ganglionar, ao passo que na retina periférica há milhares de fotorreceptores para cada célula ganglionar. Assim, o mapeamento do espaço visual no conjunto de fibras do nervo óptico não é uniforme. Em vez disso, existe, no “espaço neural”, uma super-representação dos poucos graus do espaço visual central (a fóvea), e, assim, os sinais oriundos daqueles cones em particular são mais importantes. Essa especialização assegura uma alta acuidade para a visão central, mas também requer que o olho se movimente constantemente para trazer as imagens dos objetos de interesse, de modo que fiquem sobre a fóvea.

Como veremos no próximo capítulo, há boas razões para acreditarmos que os diferentes tipos de informação oriundos de diferentes tipos de células ganglionares são, pelo menos nos primeiros estágios, processados de forma independente. Os fluxos paralelos de informação – por exemplo, dos olhos direito e esquerdo – permanecem segregados na primeira estação sináptica, no núcleo geniculado lateral do tálamo. O mesmo pode ser dito a respeito das estações sinápticas para as células M e P no NGL. No córtex visual, parece que vias paralelas podem processar diferentes atributos visuais. Por exemplo, a distinção entre neurônios que, na retina, fornecem ou não informação acerca das cores, é preservada no córtex visual. Em geral, cada uma das mais de duas dúzias de áreas corticais visuais pode se especializar na análise de diferentes tipos de sinais que saem da retina.