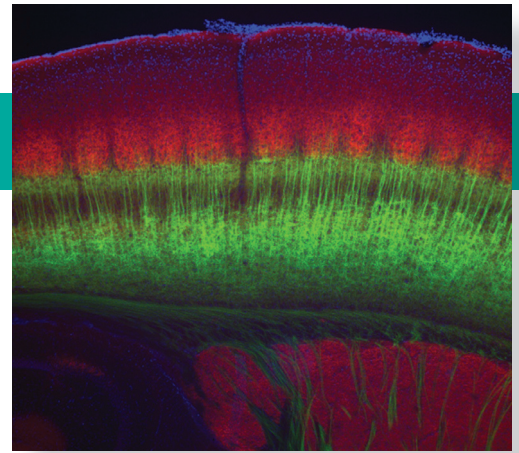


CAPÍTULO 10

O Sistema Visual Central



INTRODUÇÃO

A PROJEÇÃO RETINOFUGAL

O Nervo Óptico, o Quiasma Óptico e o Tracto Óptico
Hemicampos Visuais Direito e Esquerdo
Alvos do Tracto Óptico

QUADRO 10.1 DE ESPECIAL INTERESSE: Davi e Golias

Alvos Não Talâmicos do Tracto Óptico

O NÚCLEO GENICULADO LATERAL

A Segregação dos Sinais de Entrada de Acordo com o Olho e com o Tipo de Célula Ganglionar
Campos Receptivos
Sinais de Entrada Não Retinais ao NGL

ANATOMIA DO CÓRTEX ESTRIADO

Retinotopia
Laminação do Córtex Estriado
As Células das Diferentes Camadas
Aferências e Eferências do Córtex Estriado
Inervação de Outras Camadas Corticais a Partir da Camada IVC
Colunas de Dominância Ocular
Eferências do Córtex Estriado
Bolhas de Citocromo Oxidase

FISIOLOGIA DO CÓRTEX ESTRIADO

Campos Receptivos
Binocularidade
Seletividade de Orientação
QUADRO 10.2 ALIMENTO PARA O CÉREBRO: A Organização Cortical Revelada por Imageamento Óptico e de Cálcio
Seletividade de Sentido
Campos Receptivos Simples e Complexos
Campos Receptivos das Bolhas
Vias Paralelas e Módulos Corticais
Vias Paralelas
Módulos Corticais

PARA ALÉM DO CÓRTEX ESTRIADO

O Fluxo Dorsal
A Área MT
Áreas Dorsais e Processamento do Movimento
O Fluxo Ventral
A Área V4
A Área IT

QUADRO 10.3 A ROTA DA DESCOBERTA: Encontrando Faces no Encéfalo, por Nancy Kanwisher

DOS NEURÔNIOS À PERCEPÇÃO

QUADRO 10.4 DE ESPECIAL INTERESSE: A Magia da Visão em 3D

Hierarquia dos Campos Receptivos e Percepção
Processamento em Paralelo e Percepção

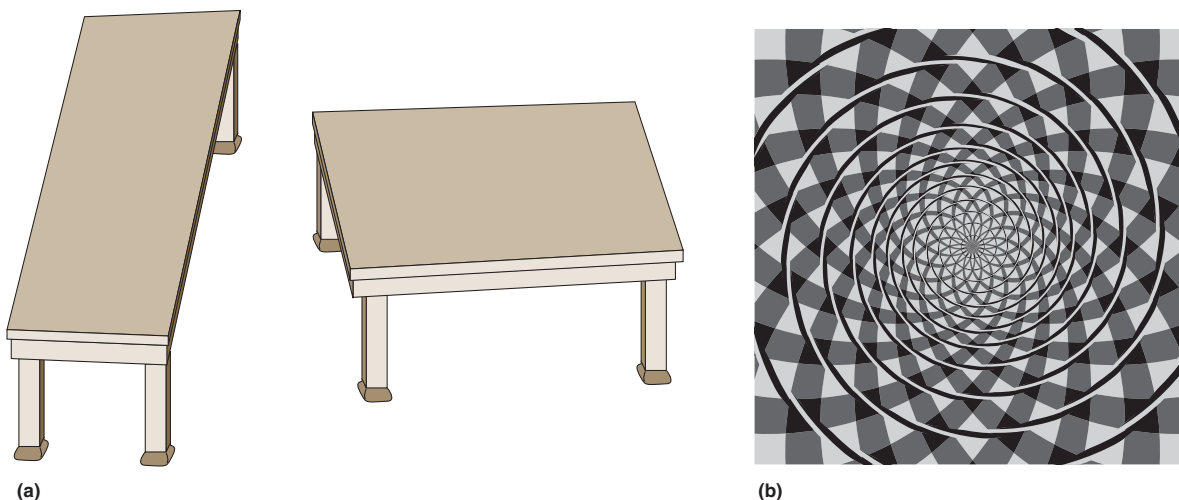
CONSIDERAÇÕES FINAIS

INTRODUÇÃO

Embora nosso sistema visual nos forneça uma representação unificada do mundo ao nosso redor, essa representação tem múltiplas facetas. Os objetos que vemos têm forma e cor. Eles têm uma posição no espaço e, às vezes, movem-se. Para que vejamos cada uma dessas propriedades, os neurônios em alguma parte do sistema visual devem ser sensíveis a elas. Além disso, uma vez que temos dois olhos, temos, na verdade, duas imagens visuais em nossa cabeça, e, de alguma forma, elas devem mesclar-se.

No Capítulo 9, vimos que o olho atua, em muitos aspectos, como uma câmera fotográfica. No entanto, a começar pela retina, o restante do sistema visual é de longe mais elaborado, imensamente mais interessante e capaz de realizar muito mais do que qualquer câmera. Por exemplo, vimos que a função da retina não é simplesmente passar adiante a informação acerca de padrões de luz e escuro projetados sobre ela. Em vez disso, a retina *extrai* informação acerca de diferenças no brilho e na cor. Há aproximadamente 100 milhões de fotorreceptores na retina, mas apenas 1 milhão de axônios partem do olho, carregando informação para o resto do encéfalo. Aquilo que percebemos acerca do mundo ao nosso redor, portanto, depende de qual informação é extraída pelas células que transmitem os sinais de saída da retina e de como tal informação é analisada e interpretada pelo resto do sistema nervoso central (SNC). Um exemplo disso é a cor. Não existe tal coisa como a “cor” no mundo físico; o que há é simplesmente um espectro de comprimentos de onda de luz visível, que são refletidos por objetos ao nosso redor. Com base na informação extraída pelos diferentes tipos de fotorreceptores*, entretanto, nosso cérebro sintetiza, de alguma forma, um verdadeiro arco-íris de cores e preenche nosso mundo com ele.

*N. de T. Como vimos no Capítulo 9, o atributo “cor” é produzido no córtex visual, reunindo informações providas pelos três tipos de cones e também dos bastonetes.



▲ FIGURA 10.1

Ilusões perceptuais. (a) Os dois tampos de mesa são de dimensões idênticas e são projetados sobre áreas da retina com tamanhos semelhantes. Para verificar por você mesmo, compare a extensão vertical da mesa à esquerda com a extensão horizontal da mesa à direita. Devido à interpretação em 3D do encéfalo da imagem que é projetada em 2D, os tamanhos percebidos são bastante distintos. (b) Essa é uma espiral ilusória. Tente traçá-la com seu dedo. (Fonte: parte a, adaptada de R. Shepard, 1990, p. 48; parte b, adaptada de J. Fraser, 1908.)

Neste capítulo, estudaremos como a informação extraída pela retina é analisada pelo sistema visual central. A via que trabalha para a percepção visual consciente inclui o *núcleo geniculado lateral (NGL)* do tálamo e o córtex visual primário, também chamado de *área 17, V1* ou *córtex estriado*. Veremos que a informação que converge por meio dessa via geniculocortical é segregada em canais separados (paralelos) de processamento, por neurônios especializados na análise de diferentes atributos do estímulo. O córtex estriado, então, retransmite essa informação para mais de duas dúzias de áreas corticais extraestriatais nos lobos occipital, temporal e parietal, e muitas delas parecem ser especializadas em diferentes tipos de análises.

Muito daquilo que sabemos acerca do sistema visual central foi primeiro investigado no gato doméstico e, após, no macaco rhesus, *Macaca mulatta*. Esse macaco depende principalmente da visão para sobreviver em seu hábitat, assim como nós, seres humanos. De fato, testes do desempenho do sistema visual desse primata mostram que ele é similar ao dos seres humanos em praticamente todos os aspectos. Assim, embora a maior parte deste capítulo se refira à organização do sistema visual do macaco, a maioria dos neurocientistas concorda que ele serve como um modelo muito próximo da realidade de nosso próprio encéfalo.

A neurociência da visão ainda não consegue explicar todos os aspectos da percepção visual (Figura 10.1). Todavia, progressos significativos foram feitos no que tange a uma questão básica: como os neurônios representam as diferentes facetas do mundo visual? Examinando aqueles estímulos que determinam respostas em diferentes neurônios no córtex visual e a forma como aparecem essas propriedades da resposta, começamos a perceber como o encéfalo representa o mundo visual ao nosso redor.

A PROJEÇÃO RETINOFUGAL

A via neural que sai do olho, a começar pelo nervo óptico, é frequentemente chamada de **projeção retinofugal**. O sufixo *-fugal*, do latim para “fuga”, é comumente utilizado em neuroanatomia para descrever uma via que se dirige para fora de uma estrutura. Assim, uma projeção “centrifugal” parte do centro, uma projeção “corticofugal” parte do córtex e uma projeção “retinofugal” parte da retina.

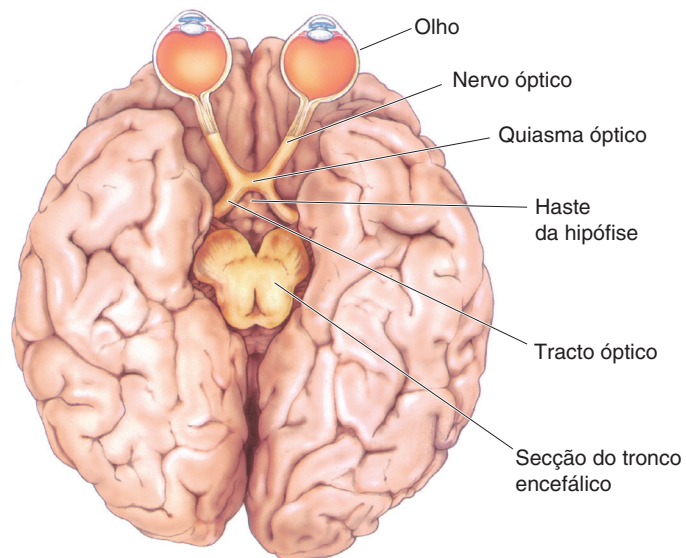
Começaremos nosso passeio através do sistema visual central observando como a projeção retinofugal se dirige a partir de cada olho rumo ao tronco encefálico de cada lado, e como a tarefa de analisar o mundo visual é inicialmente dividida entre (e organizada dentro de) certas estruturas do tronco encefálico. Enfocaremos, então, no principal expediente da projeção retinofugal que medeia a percepção visual consciente.

O Nervo Óptico, o Quiasma Óptico e o Tracto Óptico

Os axônios das células ganglionares que partem da retina passam através de três estruturas antes de estabelecerem suas sinapses no tronco encefálico. Os componentes dessa projeção retinofugal são, na ordem do percurso, o nervo óptico, o quiasma óptico e o tracto óptico (Figura 10.2). Os **nervos ópticos** deixam tanto o olho direito quanto o esquerdo, a partir da papila do nervo óptico, viajam através do tecido gorduroso por trás dos olhos em suas cavidades ósseas, chamadas de órbitas, e passam através de orifícios ou forames na base do crânio. Os nervos ópticos de ambos os olhos se combinam para formar o **quiasma óptico** (assim denominado por sua forma em “X”, a letra qui grega), que se localiza na base do encéfalo, imediatamente à frente de onde se posiciona a glândula hipófise.

► FIGURA 10.2

Projeção retinofugal. Esta vista da base do encéfalo mostra os nervos ópticos, o quiasma óptico e os tractos ópticos.

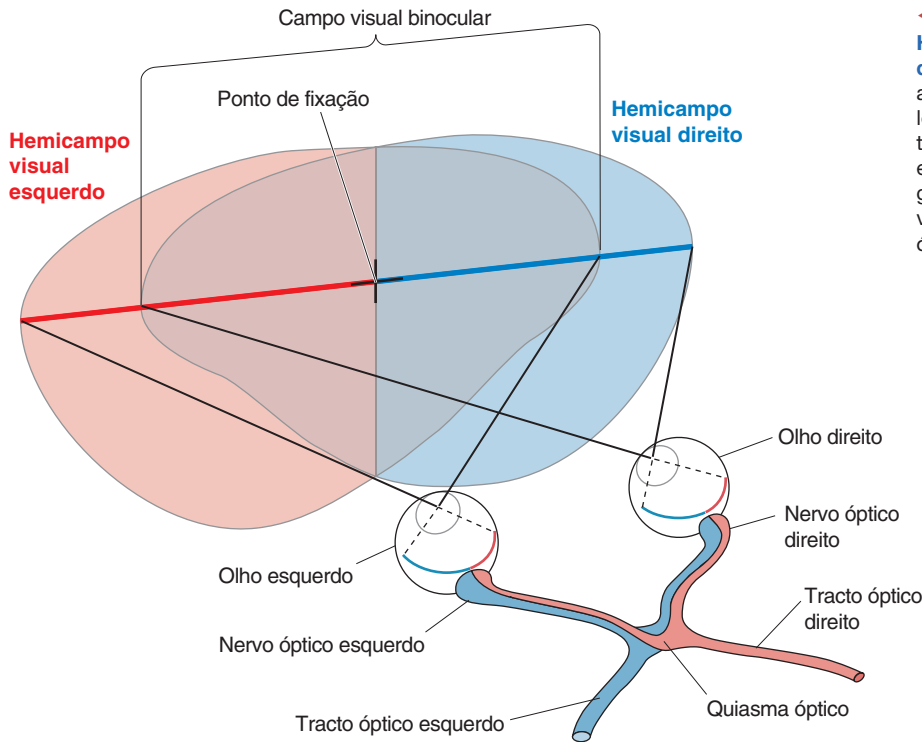


No quiasma óptico, os axônios que se originam nas porções nasais das retinas cruzam de um lado para o outro. O cruzamento de um feixe de fibras de um lado do cérebro para o outro é chamado de **decussação**. Uma vez que apenas os axônios originados nas retinas nasais cruzam, dizemos que uma decussação parcial da projeção retinofugal ocorre no quiasma óptico. Após a decussação parcial no quiasma óptico, os axônios das projeções retinofugais formam os **tractos ópticos**, que cursam logo abaixo da pia-máter, ao longo das superfícies laterais do diencéfalo.

Hemicampos Visuais Direito e Esquerdo

Para entender a importância da decussação parcial da projeção retinofugal no quiasma óptico, revisaremos o conceito de campo visual, introduzido no Capítulo 9. O campo visual completo é toda a região do espaço (medida em graus de ângulo visual) que pode ser vista com ambos os olhos olhando diretamente para a frente. Fixe seu olhar em um ponto bem à sua frente. Agora, imagine uma linha vertical passando através do ponto de fixação, dividindo o campo visual em duas metades, direita e esquerda. Por definição, os objetos que aparecem à esquerda dessa linha média estão no **hemicampo visual** esquerdo, e os objetos que aparecem à direita da linha média, no hemicampo visual direito (Figura 10.3).

Se você olhar diretamente à frente com ambos os olhos abertos e então fechar alternadamente primeiro um olho e depois o outro, verá que a porção central de ambos os hemicampos visuais é percebida por *ambas* as retinas. Essa região do espaço é, portanto, chamada de **campo visual binocular**. Observe que objetos na região binocular do hemicampo visual esquerdo serão visualizados na retina nasal do olho esquerdo e na retina temporal (lateral) do olho direito. Uma vez que as fibras da porção nasal da retina esquerda cruzam para o lado direito no quiasma óptico, toda a informação acerca do hemicampo visual esquerdo é dirigida para o lado direito do encéfalo. Lembre-se da regra do polegar: as fibras do nervo óptico cruzam no quiasma óptico, de modo que *o hemicampo visual esquerdo é “visto” pelo hemisfério direito, e o hemicampo visual direito é “visto” pelo hemisfério esquerdo*. Você pode se lembrar, do Capítulo 7, que há também uma decussação no tracto piramidal descendente, de modo que um lado do encéfalo controla o movimento do lado oposto do corpo. Por



◀ FIGURA 10.3

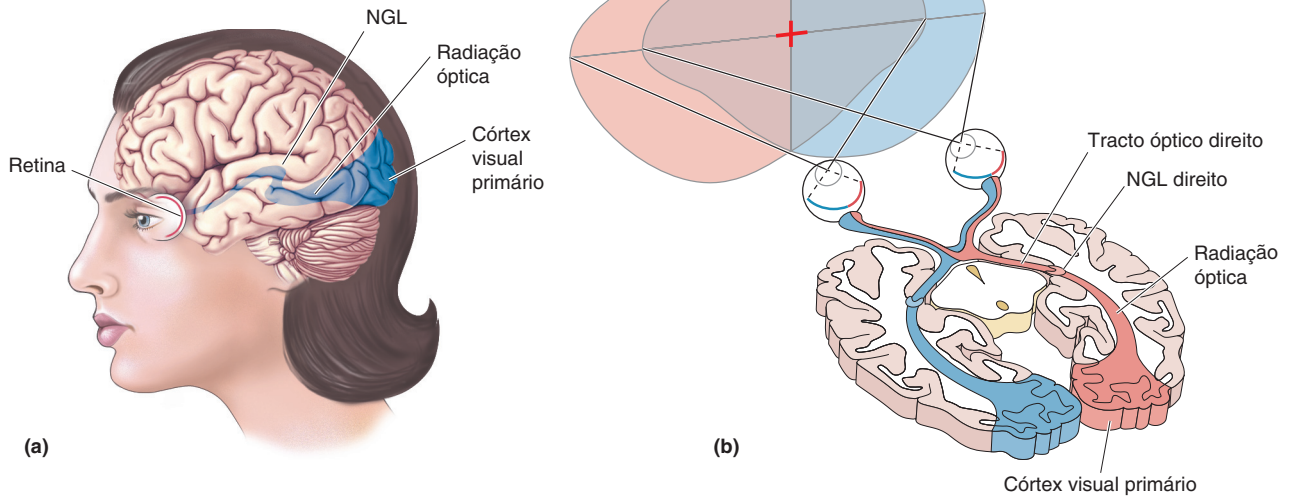
Hemisférios visuais direito e esquerdo. Células ganglionares em ambas as retinas que respondem a estímulos visuais no hemisfério visual direito projetam axônios no tracto óptico esquerdo. De forma similar, as células ganglionares que “veem” o hemisfério visual esquerdo se projetam no tracto óptico direito.

razões que não entendemos, as decussações são comuns nos sistemas motor e sensorial.

Alvos do Tracto Óptico

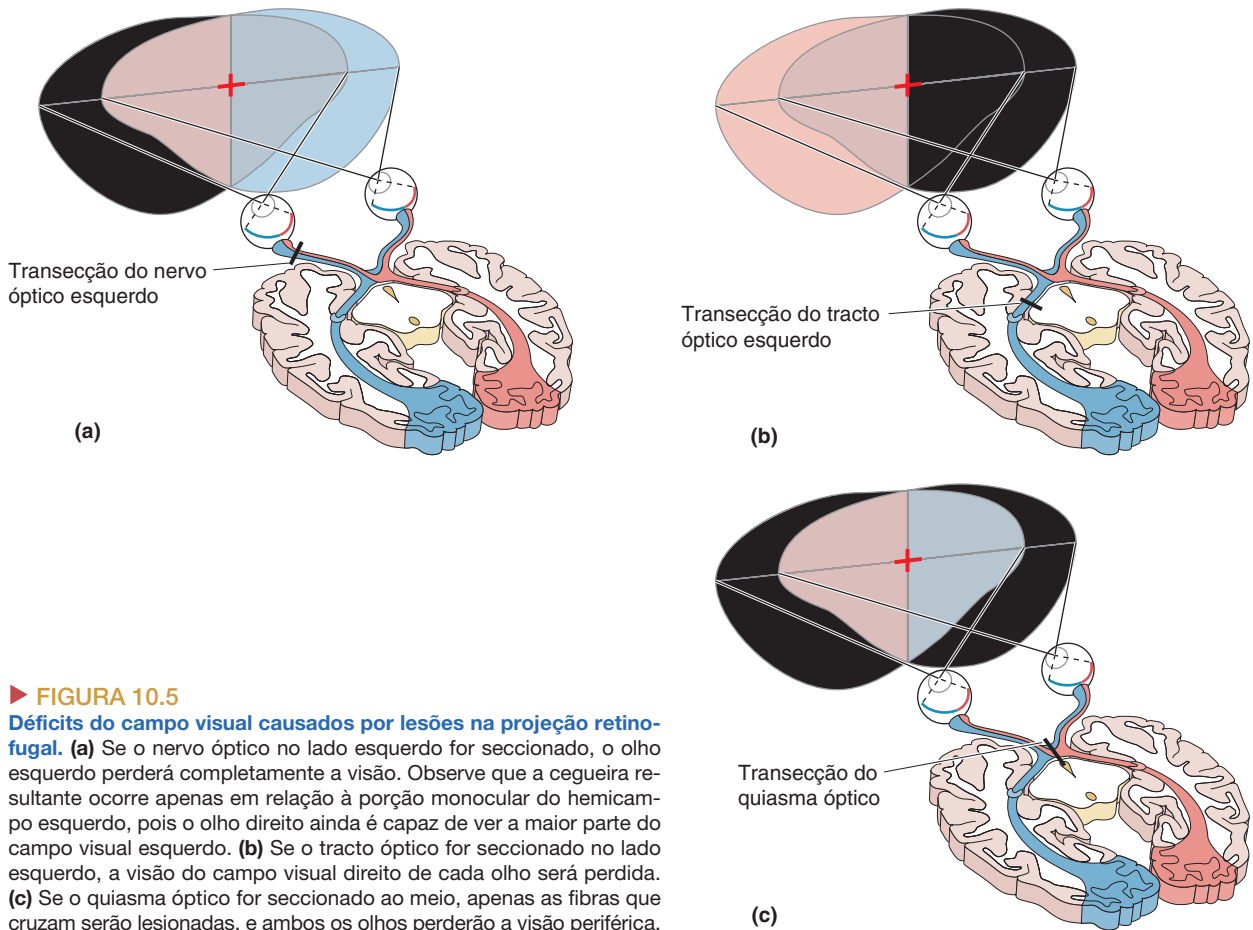
Um pequeno número de axônios do tracto óptico separam-se do conjunto para estabelecer conexões sinápticas com células no hipotálamo, e cerca de 10% do restante continuam após atravessarem o tálamo, indo inervar o mesencéfalo. A maior parte deles, contudo, inerva o **núcleo geniculado lateral (NGL)** do tálamo dorsal. Os neurônios do NGL originam axônios que se projetam para o córtex visual primário. Essa projeção do NGL para o córtex é chamada de **radiação óptica**. Lesões em qualquer parte da projeção retinofugal, do olho ao NGL e ao córtex visual em seres humanos, causam cegueira em parte ou em todo o campo visual. Dessa forma, sabemos que essa via medeia a percepção visual consciente (Figura 10.4).

A partir do que sabemos acerca de como o mundo visual está representado na projeção retinofugal, podemos prever os tipos de déficits perceptuais que resultariam de sua destruição em diferentes níveis, como poderia ser o caso em um traumatismo craniano, um tumor ou uma interrupção no fornecimento de sangue. Como mostrado na Figura 10.5, enquanto uma transecção do *nervo* óptico esquerdo deixaria uma pessoa cega apenas no olho esquerdo, uma transecção do *tracto* óptico esquerdo levaria à cegueira para o campo visual direito, como percebido por quaisquer dos olhos. Uma transecção na linha média do quiasma óptico afetaria apenas as fibras que cruzam a linha média. Uma vez que essas fibras se originam nas porções nasais de ambas as retinas, teríamos uma resultante cegueira apenas para as regiões do campo visual enxergadas pelas retinas nasais, ou seja, a periferia do campo visual em ambos os lados (Quadro 10.1). Visto que deficiências singulares se originam de lesões em diferentes sítios, os neuroftalmologistas e neurologistas podem localizar sítios de lesão averiguando os déficits no campo visual.



▲ FIGURA 10.4

A via visual que medeia a percepção visual consciente. (a) Uma visão lateral do cérebro humano com a via retinogeniculocortical mostrada no interior (em azul). (b) Uma secção horizontal do encéfalo, expondo a mesma via.



► FIGURA 10.5

Déficits do campo visual causados por lesões na projeção retinofugal. (a) Se o nervo óptico no lado esquerdo for seccionado, o olho esquerdo perderá completamente a visão. Observe que a cegueira resultante ocorre apenas em relação à porção monocular do hemisfério esquerdo, pois o olho direito ainda é capaz de ver a maior parte do campo visual esquerdo. (b) Se o tracto óptico for seccionado no lado esquerdo, a visão do campo visual direito de cada olho será perdida. (c) Se o quiasma óptico for seccionado ao meio, apenas as fibras que cruzam serão lesionadas, e ambos os olhos perderão a visão periférica.



QUADRO 10.1 DE ESPECIAL INTERESSE

Davi e Golias

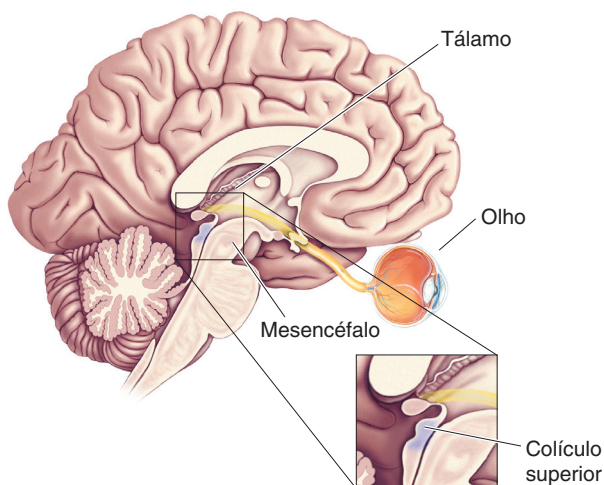
Muitos de vocês estão familiarizados com a famosa história de Davi e Golias, que aparece nas escrituras dos hebreus (Velho Testamento). Os exércitos dos filisteus e dos israelitas haviam se encontrado para a batalha, quando Golias, um filisteu, adiantou-se e desafiou os israelitas a resolver a disputa enviando seu melhor homem para enfrentá-lo em uma luta até a morte. Golias, parece, era um homem de grandes proporções, medindo mais de “seis côvados” de altura. Se você considerar que um côvado é a distância do cotovelo até a ponta do dedo médio, cerca de 50 cm, esse rapaz tinha mais de 3 m de altura! Golias estava armado até os dentes, com uma armadura, uma lança e uma espada. Para enfrentar esse gigante, os israelitas enviaram Davi, um pastor jovem e de pequena estatura, armado apenas com uma funda e 5 pedras. Veja como a ação é descrita na Versão Padrão Revisada da *Bíblia* (Samuel 1, 17:48):

O Filisteu, tendo-se, pois, levantado, pôs-se em marcha e avançou para Davi, e Davi apressou-se e correu ao combate em frente do Filisteu. E meteu sua mão no surrão, e tirou uma pedra, e a arrojou com a funda, dando-lhe volta, e feriu o Filisteu na testa; a pedra cravou-se na sua testa, e ele caiu com o rosto por terra.

Agora, por quê, você poderia perguntar, estamos dando uma lição de teologia em um livro de Neurociências? A resposta é que nossa compreensão da via visual oferece uma explicação (além da intervenção divina) de por que Golias estava em desvantagem nessa batalha. O tamanho corporal é regulado pela secreção do hormônio do crescimento pelo lobo anterior da glândula hipófise. Em alguns casos, o lobo anterior torna-se hipertrofiado (incha) e produz quantidades excessivas do hormônio, resultando em crescimento corporal de proporções incomumente grandes. Esses indivíduos são chamados de gigantes hipofisários e podem ter bem mais de 2,4 m de altura.

A hipertrofia da hipófise também prejudica a visão normal. Lembre-se que as fibras do nervo óptico que partem das retinas nasais cruzam no quiasma óptico, que se localiza logo ao lado do pedúnculo da hipófise. Qualquer aumento da hipófise comprime essas fibras que estão cruzando no quiasma óptico, resultando em perda da visão periférica, chamada de *hemianopsia bitemporal*, ou *visão em túnel*. (Veja se você consegue descobrir por que isso ocorre a partir do que você sabe sobre as vias visuais.) Podemos especular que Davi foi capaz de chegar próximo a Golias e o atingir porque o gigante hipofisário não conseguia o ver no ponto onde se encontrava.

Alvos Não Talâmicos do Tracto Óptico. Como dissemos, algumas células ganglionares da retina enviam axônios para inervar outras estruturas que não o NGL. Projeções diretas a uma parte do hipotálamo têm um papel importante na sincronia de uma variedade de ritmos biológicos – incluindo sono e vigília – com o ciclo diário de claro-escuro (ver Capítulo 19). Projeções diretas à parte do mesencéfalo chamada de *pretecto* controlam o tamanho da pupila e certos tipos de movimentos oculares. Cerca de 10% das células ganglionares na retina projetam-se para uma parte do tecto do mesencéfalo, chamada de **colículo superior** (colículo vem do latim para “pequena colina”) (Figura 10.6).



◀ FIGURA 10.6

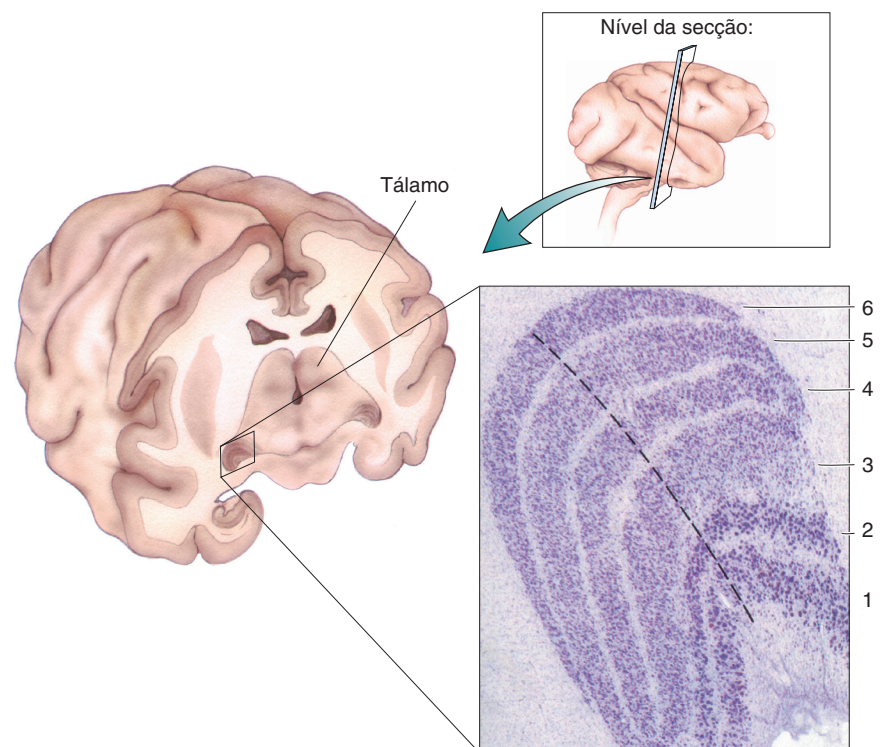
O colículo superior. Localizado no tecto do mesencéfalo, o colículo superior está envolvido na geração dos movimentos sacádicos dos olhos, os súbitos movimentos das posições dos olhos usados para esquadrihar uma página durante a leitura.

Esses 10% podem não parecer grande coisa como projeção, mas tenha em mente que, em primatas, isso significa cerca de 100 mil neurônios, o que equivale ao número *total* de células ganglionares da retina de um gato. De fato, o tecto do mesencéfalo é o principal alvo da projeção retinofugal em todos os vertebrados não mamíferos (peixes, anfíbios, aves e répteis). Nesses grupos de vertebrados, o colículo superior é chamado de **tecto óptico**. Essa é a razão pela qual a projeção da retina ao colículo superior é frequentemente chamada de **projeção retinotectal**, mesmo em mamíferos.

No colículo superior, um determinado conjunto de neurônios ativados por um ponto de luz comanda, via conexões indiretas com neurônios motores do tronco encefálico, movimentos do olho e da cabeça para trazer a imagem desse ponto no espaço para a fóvea. Esse ramo da projeção retinofugal está, dessa forma, envolvido na orientação dos olhos em resposta a novos estímulos na periferia visual. Vimos, no Capítulo 9, que apenas a fóvea tem uma concentração de cones suficientemente densa para uma visão de alta acuidade. Assim, os movimentos oculares são críticos para que imagens de objetos em nosso ambiente, que possam ser ameaçadores ou interessantes, sejam movidas para recair sobre a fóvea. Retornaremos ao colículo superior quando discutirmos os sistemas motores no Capítulo 14.

O NÚCLEO GENICULADO LATERAL

Os núcleos geniculados laterais direito e esquerdo, localizados no tálamo dorsal, são os principais alvos dos dois tractos ópticos. Vistos em uma secção transversal, cada NGL parece estar arranjado em seis camadas distintas de células (Figura 10.7). Por convenção, as camadas são numeradas de 1 a 6, começando pela camada 1, mais ventral. Em três dimensões, as camadas do NGL estão arranjadas como uma pilha de seis panquecas, uma sobre a outra. As panquecas



► **FIGURA 10.7**
O NGL do macaco. O tecido foi corado para mostrar os corpos celulares, que aparecem como pontos de cor púrpura. Observe, em especial, as seis camadas e o tamanho maior das células nas duas camadas ventrais (camadas 1 e 2). (Fonte: adaptada de Hubel, 1988, p. 65.)

não estão, contudo, deitadas de forma estendida; elas estão curvadas ao redor do tracto óptico, como a articulação de um joelho. Essa forma explica o nome geniculado, do latim *geniculatus*, significando “como um pequeno joelho”.

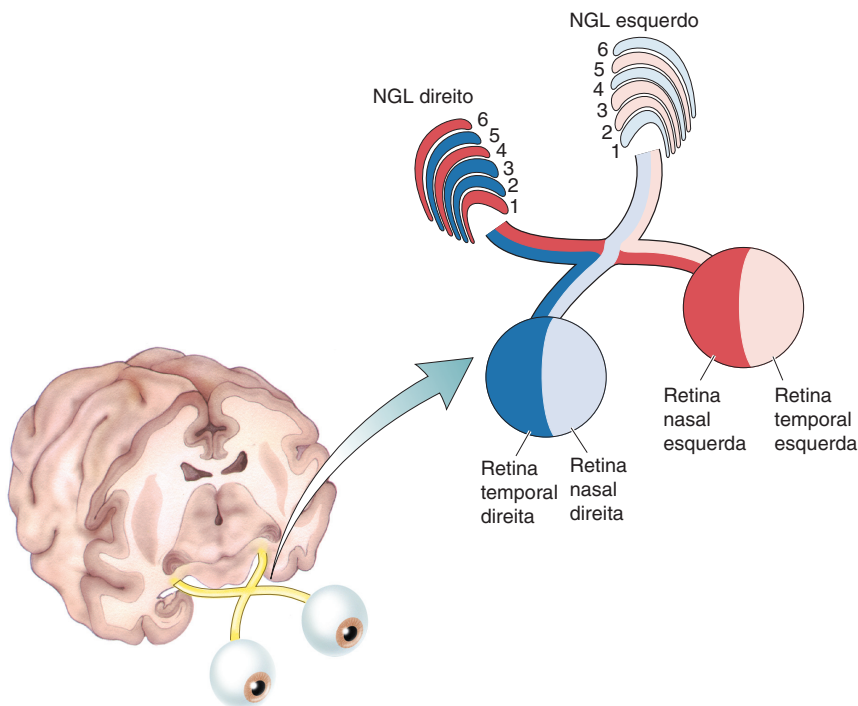
O NGL é a porta de entrada para o córtex visual e, assim, para a percepção visual consciente. Estudaremos, aqui, a estrutura e a função desse núcleo talâmico.

A Segregação dos Sinais de Entrada de Acordo com o Olho e com o Tipo de Célula Ganglionar

Os neurônios do NGL recebem impulsos sinápticos de células ganglionares da retina, e a maior parte dos neurônios do geniculado projeta um axônio para o córtex visual primário via radiação óptica. A segregação dos neurônios do NGL em camadas sugere que diferentes tipos de informação proveniente da retina estão sendo mantidos em separado nesta estação sináptica, e, de fato, é isso que ocorre: os axônios que chegam, originários de células ganglionares do tipo M, do tipo P e do tipo não M-e-não P das duas retinas, estabelecem sinapses em células de diferentes camadas do NGL.

Lembre-se, de nossa regra do polegar, que o NGL *direito* recebe informação acerca do campo visual *esquerdo*. O campo visual esquerdo é visto tanto pela retina nasal esquerda quanto pela retina temporal direita. No NGL, sinais oriundos dos dois olhos são mantidos separados. No NGL direito, os axônios do olho direito (ipsilateral) fazem sinapses em células do NGL nas camadas 2, 3 e 5. Os axônios do olho esquerdo (contralateral) fazem sinapses em células nas camadas 1, 4 e 6 (Figura 10.8).

Um exame mais detalhado do NGL na Figura 10.7 revela que as duas camadas ventrais, 1 e 2, contêm neurônios maiores, e as quatro camadas mais dorsais, 3 a 6, contêm células menores. As camadas ventrais são, então, chamadas de **camadas magnocelulares do NGL**, e as camadas dorsais são chamadas de **camadas parvocelulares do NGL**. Lembre-se, do Capítulo 9, que as células ganglionares da retina também podem ser classificadas em grupos magnocelulares



◀ FIGURA 10.8

Sinais oriundos da retina para as camadas do NGL. Os axônios da retina projetam-se, de modo que o NGL é excitado pela luz que atinge cada olho a partir do campo visual contralateral.

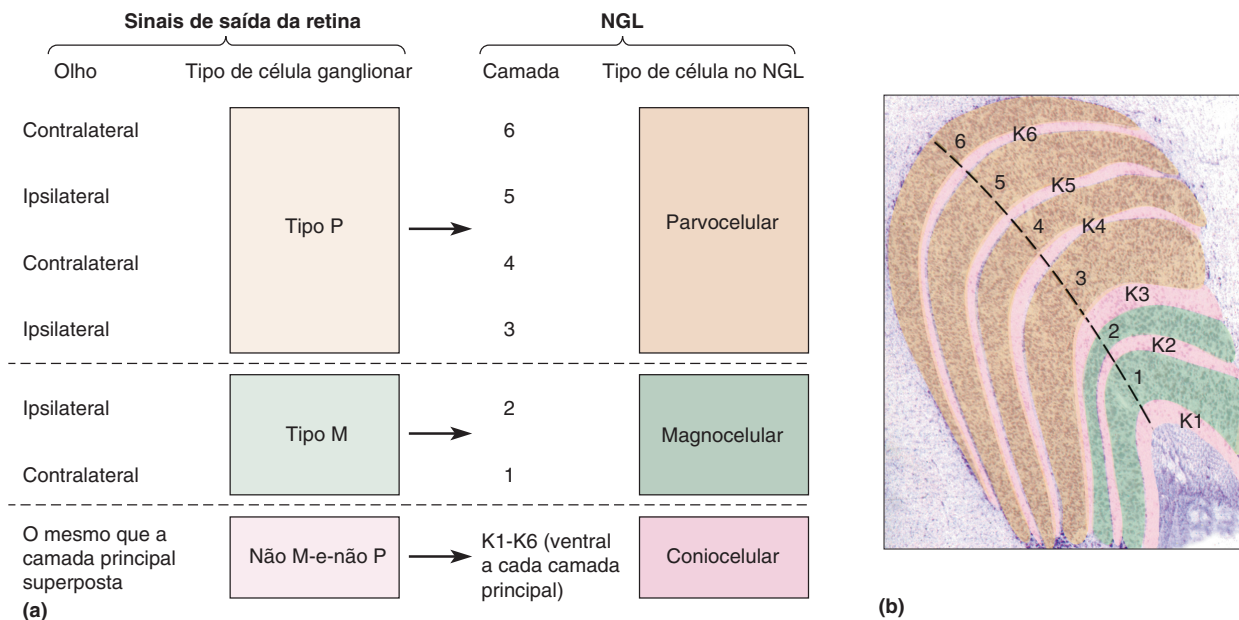
e parvocelulares. As células ganglionares do tipo P na retina projetam-se exclusivamente para o NGL parvocelular, ao passo que as células ganglionares do tipo M na retina se projetam inteiramente para o NGL magnocelular.

Além dos neurônios nas seis camadas principais do NGL, foi posteriormente descoberto que há numerosos neurônios minúsculos situados ventralmente a cada camada. As células nessas **camadas coniocelulares do NGL** (*konio*, do grego para “poeira”), algumas vezes chamadas de camadas K1 a K6, recebem aferências de células ganglionares da retina do tipo não M-e-não P e também se projetam para o córtex visual. Na maior parte das vezes, cada camada coniocelular recebe aferências do mesmo olho que a camada M ou P sobrejacente. Por exemplo, a camada K1 recebe aferência do olho contralateral, assim como os neurônios da camada 1. No Capítulo 9, vimos que, na retina, as células ganglionares dos tipos M, P e não M-e-não P respondem diferentemente a luz e a cores. No NGL, a informação diferente derivada das três categorias de células ganglionares da retina dos dois olhos permanece separada.

A organização anatômica do NGL apoia a ideia de que a retina forneça fluxos de informação que são processados em paralelo. Essa organização está resumida na Figura 10.9.

Campos Receptivos

Na Figura 9.25, vimos como o campo receptivo de uma célula ganglionar da retina pode ser mapeado registrando-se sinais elétricos no neurônio enquanto pontos de luz são acionados sobre a retina. De modo semelhante, inserindo-se um microeletrodo no NGL, é possível estudar descargas de potenciais de ação de um neurônio do geniculado em resposta a estímulos visuais e mapear seu campo receptivo. A surpreendente conclusão a partir desses estudos é que os campos receptivos visuais dos neurônios do NGL são quase idênticos àqueles das células ganglionares que os alimentam. Assim, por exemplo, os neurônios do NGL magnocelular têm campos receptivos organizados como centro-periferia relativamente



▲ FIGURA 10.9

A organização do NGL. (a) Os sinais das células ganglionares chegam a diferentes camadas do NGL. (b) Uma fina camada coniocelular (mostrada em cor-de-rosa) é observada ventralmente a cada uma das seis camadas principais.

grandes, respondem a estímulos do centro de seus campos receptivos com uma rajada transitória de potenciais de ação e são insensíveis a diferenças de comprimento de onda. No fim das contas, eles comportam-se como as células ganglionares do tipo M. Do mesmo modo, as células parvocelulares do NGL, assim como as células ganglionares do tipo P, têm campos receptivos centro-periferia relativamente pequenos e respondem à estimulação do centro de seus campos receptivos com um aumento sustentado na frequência de potenciais de ação; muitas delas exibem oponente de cores. Os campos receptivos de células nas camadas coniocelulares organizam-se como centro-periferia e exibem ou oposição claro/escuro, ou oposição de cores. Dentro de todas as camadas do NGL, os neurônios são ativados por apenas um dos olhos (i.e., são monoculares), e as células com centro-ON e com centro-OFF* apresentam-se interpostas.

Sinais de Entrada Não Retinais ao NGL

O que torna tão surpreendente a similaridade dos campos visuais do NGL e das células ganglionares é que a retina não é a principal fonte das entradas sinápticas para o NGL. Além de receber aferências da retina, o NGL recebe sinais de entrada de outras partes do tálamo e do tronco encefálico. A principal entrada, constituindo cerca de 80% das sinapses excitatórias, provém do córtex visual primário. Desse modo, seria razoável esperar que essa via de retroalimentação corticofugal alterasse significativamente as qualidades das respostas visuais registradas no NGL. Até agora, entretanto, não foi identificado nenhum papel claro para essa entrada maciça de impulsos. Uma hipótese é que a modulação “descendente” originária do córtex visual para o NGL acione sinais de saída subsequentes “ascendentes”, do NGL de volta para o córtex. Por exemplo, se quisermos prestar atenção seletivamente a uma parte de nosso campo visual, seríamos capazes de suprimir sinais oriundos de fora da área à qual a atenção está voltada. Teremos mais a dizer acerca dessa discussão relacionada à atenção no Capítulo 21.

O NGL também recebe entradas sinápticas de neurônios do tronco encefálico, cuja atividade está relacionada com o alerta e com a atenção (ver Capítulos 15 e 19). Você já “viu” um *flash* de luz quando você está assustado em um quarto escuro? Esse *flash* percebido pode ser o resultado da ativação direta de neurônios do NGL através dessa via. Normalmente, no entanto, essa aferência não evoca potenciais de ação diretamente nos neurônios do NGL. Pode, porém, modular poderosamente a magnitude das respostas do NGL a estímulos visuais. (Lembre-se da modulação, nos Capítulos 5 e 6.) Assim, o NGL é mais do que um simples relé da retina ao córtex; é o primeiro sítio na via visual ascendente onde aquilo que vemos é influenciado pela forma como nos sentimos.

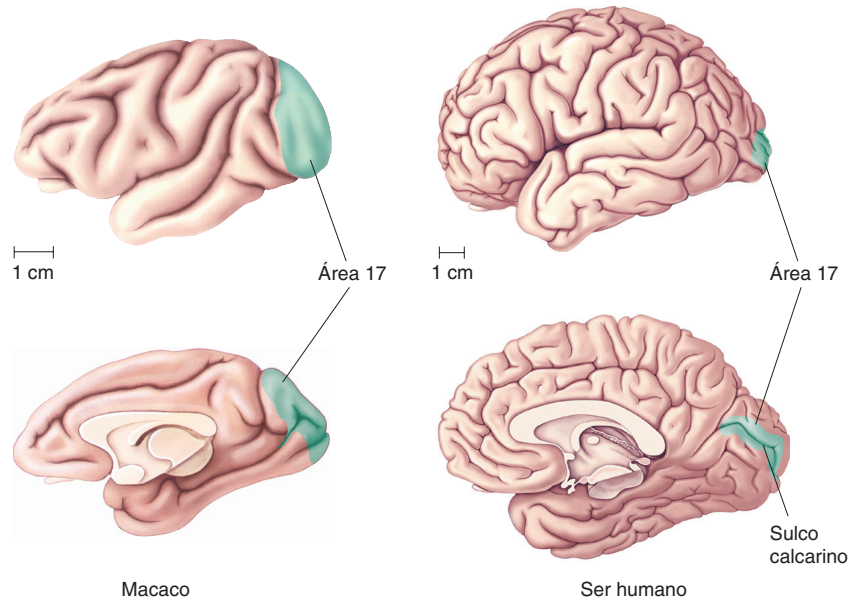
ANATOMIA DO CÓRTEX ESTRIADO

O NGL tem um único alvo sináptico principal: o córtex visual primário. Lembre-se, do Capítulo 7, que o córtex pode ser dividido em várias áreas distintas, com base em suas conexões e citoarquitetura. O **córtex visual primário** é a **área 17** de Brodmann e está localizado no lobo occipital do encéfalo dos primatas. A maior parte da área 17 localiza-se na superfície medial do hemisfério ao redor do sulco calcarino (Figura 10.10). Outros termos igualmente utilizados para designar o córtex visual primário são **VI** e **córtex estriado**. (O termo *estriado* refere-se ao fato de que a área V1 tem incomum densidade de faixas de axônios mielinizados que correm paralelos à superfície e que parecem brancos em seções não coradas do encéfalo.)

*N. de T. Referindo-se à organização do campo receptivo como centro-periferia, são chamadas “com centro-ON” as células que respondem quando *umenta* a luz que incide sobre elas (*on*, para “ligada”), e “com centro-OFF” aquelas que fazem o contrário, isto é, respondem quando a luz *diminui* (*off*, para “desligada”)

► FIGURA 10.10

O córtex visual primário. As visões da parte superior da figura são laterais; as visões da parte inferior são mediais.



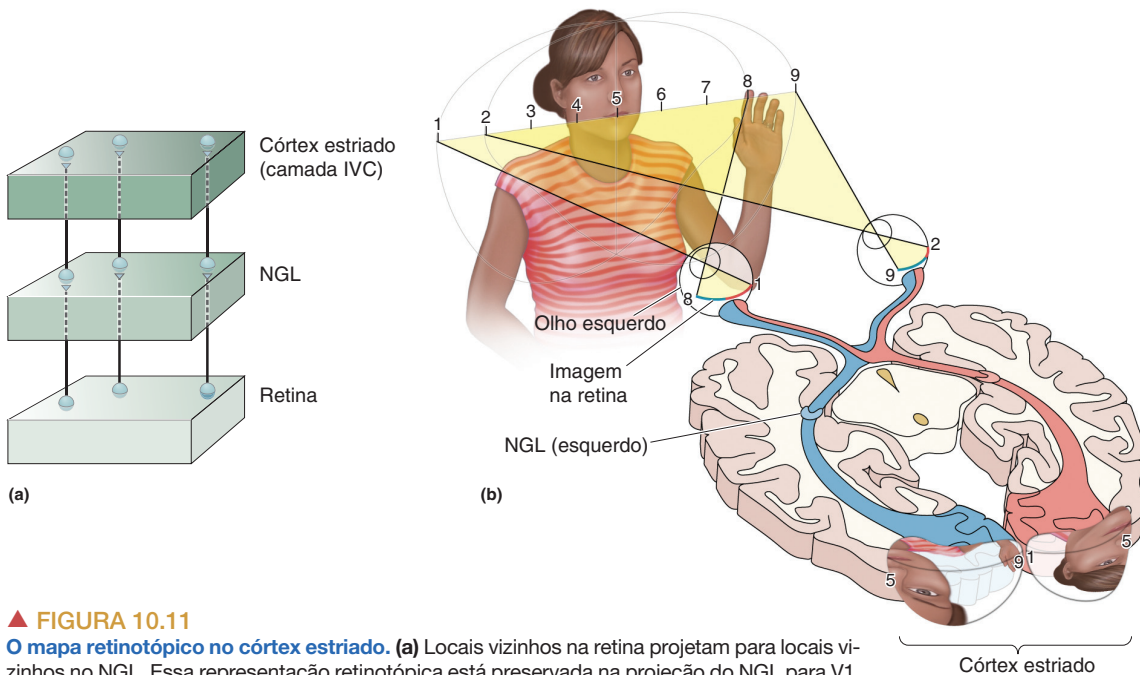
Vimos que axônios de diferentes tipos de células ganglionares da retina fazem sinapses em neurônios anatomicamente segregados no NGL. Nas seções a seguir, veremos a anatomia do córtex estriado e traçaremos as conexões que diferentes células do NGL estabelecem com neurônios corticais. Posteriormente, estudaremos como essa informação é analisada por neurônios corticais. Como no caso do NGL, encontraremos, também no córtex estriado, uma estreita correlação entre estrutura e função.

Retinotopia

A projeção que se inicia na retina e se estende ao NGL e à V1 ilustra uma característica organizacional geral do sistema visual central, chamada de retinotopia. A **retinotopia** é uma organização na qual células vizinhas na retina fornecem informação a locais também vizinhos em suas estruturas-alvo – nesse caso, o NGL e o córtex estriado. Desse modo, a superfície bidimensional da retina é *mapeada* sobre as superfícies bidimensionais das estruturas subsequentes (Figura 10.11a).

Há três pontos importantes para lembrarmos acerca da retinotopia. Primeiro, o mapeamento do campo visual em uma estrutura organizada de forma retinotópica é frequentemente distorcido, uma vez que o espaço visual não é amostrado uniformemente pelas células na retina. Lembre-se, do Capítulo 9, que há uma quantidade muito maior de células ganglionares com campos receptivos na (ou próximas à) fóvea do que na periferia. De modo correspondente, a representação do campo visual no córtex estriado é distorcida: há uma super-representação da região central do campo visual abrangendo poucos graus, ou seja, esta região está *magnificada*, no mapa retinotópico (Figura 10.11b). Em outras palavras, há muito mais neurônios no córtex estriado recebendo aferências da retina central do que neurônios recebendo sinais da retina periférica.

O segundo ponto a ser lembrado é que um ponto delimitado de luz pode ativar muitas células na retina e, frequentemente, muito mais células na estrutura-alvo, devido à sobreposição dos campos receptivos. A imagem de um ponto de luz na retina ativa, de fato, uma grande população de neurônios corticais; cada neurônio que contém aquele ponto em seu campo receptivo será potencialmente ativado. Assim, quando a retina for estimulada por um ponto de luz, a atividade no córtex estriado apresentará uma ampla distribuição, com um pico na localização retinotópica correspondente.



▲ FIGURA 10.11

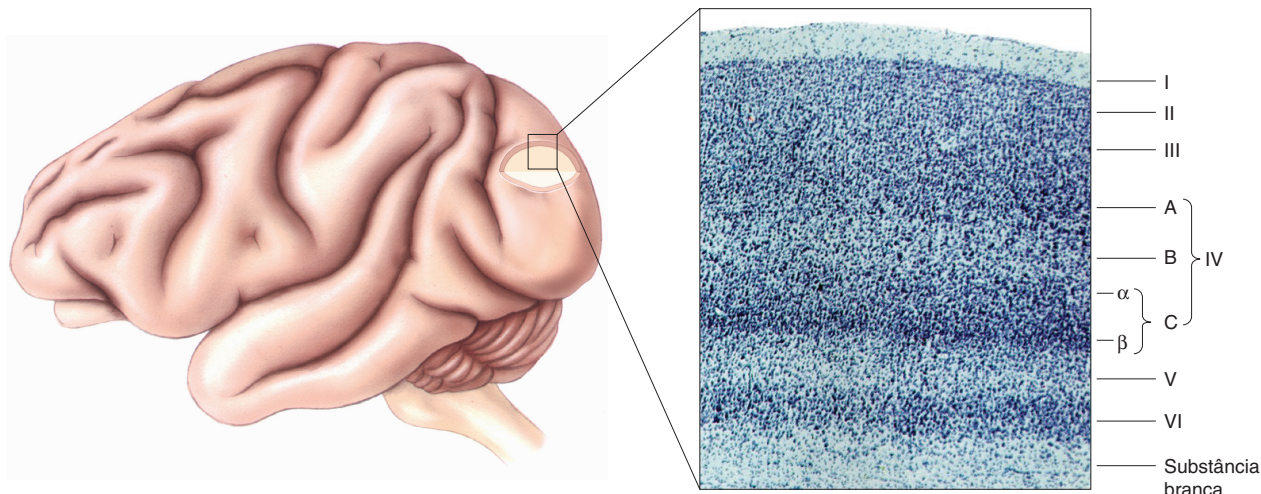
O mapa retinotópico no córtex estriado. (a) Locais vizinhos na retina projetam para locais vizinhos no NGL. Essa representação retinotópica está preservada na projeção do NGL para V1. (b) A porção inferior de V1 representa a metade superior do espaço visual, e a porção superior de V1 representa a metade inferior do espaço visual. Observe, também, que o mapa é distorcido, com maior quantidade de tecido dedicada à análise do campo visual central. Mapas semelhantes são encontrados no colículo superior, no NGL e em outras áreas corticais visuais.

Finalmente, não seja enganado pela palavra “mapa”. Não há figuras no córtex visual primário que possam ser olhadas por uma pessoa minúscula em nosso encéfalo. Se, por um lado, é verdade que o arranjo de conexões estabelece um mapeamento entre a retina e V1, nossa percepção baseia-se na interpretação que o encéfalo faz de padrões distribuídos de atividade, e não literalmente a partir de fotografias do mundo. (Discutiremos a percepção visual posteriormente neste capítulo.)

Laminação do Córtex Estriado

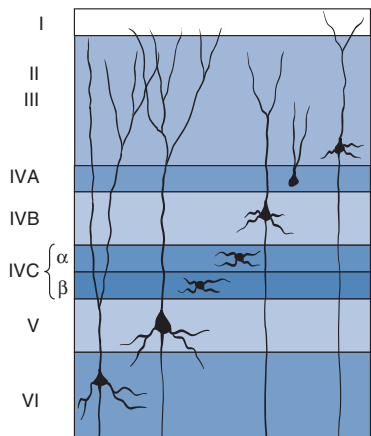
O neocórtex, em geral, e o córtex estriado, em particular, apresentam corpos celulares neuronais arranjados em cerca de meia-dúzia de camadas. Essas camadas podem ser claramente observadas em uma coloração de Nissl do córtex, a qual, conforme descrito no Capítulo 2, deixa um depósito do corante (normalmente azul ou violeta) no soma de cada neurônio. A começar pela substância branca (contendo fibras aferentes e eferentes do córtex), as camadas celulares são designadas usando-se numerais romanos VI, V, IV, III e II. A camada I, logo abaixo da pia-máter, é largamente desprovida de neurônios e consiste quase que inteiramente em axônios e dendritos de células de outras camadas (Figura 10.12). A espessura total do córtex estriado, desde a substância branca até a pia, é de cerca de 2 mm, a altura da letra “m” minúscula.

Como mostrado na Figura 10.12, a laminação do córtex estriado em um esquema de apenas seis camadas é, de certo modo, forçada. Há, na verdade, pelo menos nove camadas distintas de neurônios. Para manter, no entanto, a convenção de Brodmann de que o neocórtex tem seis camadas, os neuroanatomistas combinaram três subcamadas na camada IV, as quais foram chamadas de IVA, IVB e IVC. A camada IVC é, por sua vez, subdividida em duas subcamadas, chamadas de IVC α e IVC β . A separação anatômica dos neurônios em camadas sugere que há uma divisão de tarefas no córtex que é similar ao que



▲ **FIGURA 10.12**
A citoarquitetura do córtex estriado. O tecido foi submetido à coloração de Nissl para mostrar os corpos celulares, que aparecem como pontos de cor púrpura. (Fonte: adaptada de Hubel, 1988, p. 97.)

vimos no NGL. Podemos aprender muito sobre a forma como o córtex manipula a informação visual ao examinarmos a estrutura e as conexões de suas diferentes camadas.



▲ **FIGURA 10.13**
A morfologia dendrítica de algumas células no córtex estriado. As células piramidais são encontradas nas camadas III, IVB, V e VI, e as células estreladas espinhosas são encontradas na camada IVC.

As Células das Diferentes Camadas. Muitas formas de neurônios foram identificadas no córtex estriado, mas enfocaremos aqui os dois principais tipos, definidos pela aparência de suas árvores dendríticas (Figura 10.13). As *células estreladas espinhosas* são pequenos neurônios com dendritos cobertos de espinhos que se irradiam a partir do corpo celular (lembre-se dos espinhos dendríticos, do Capítulo 2). Elas são observadas principalmente nas duas subcamadas da camada IVC. Fora da camada IVC, há muitas *células piramidais*. Esses neurônios também são cobertos por espinhos e são caracterizados por um único dendrito apical espesso, que se ramifica à medida que ascende rumo à pia, e por múltiplos dendritos basais, que se estendem horizontalmente. Na Figura 10.13, o axônio é o neurito isolado descendo do soma de cada célula piramidal.

Observe que uma célula piramidal em uma camada pode ter dendritos que se estendem para dentro de outras camadas. Em geral, *apenas células piramidais enviam axônios para fora do córtex estriado* para formar conexões com outras partes do encéfalo. Os axônios de células estreladas, que são indistinguíveis dos dendritos na Figura 10.13, geralmente estabelecem conexões locais apenas dentro do córtex. Uma exceção a esta regra são os neurônios estrelados espinhosos na camada IVB, que projetam para a área V5, que discutiremos brevemente.

Além dos neurônios espinhosos, os neurônios inibitórios, desprovidos de espinhos, estão também espalhados em todas as camadas corticais. Esses neurônios formam apenas conexões locais.

Aferências e Eferências do Córtex Estriado

A distinta laminação do córtex estriado é remanescente das camadas que vimos no NGL. Nesse núcleo, cada camada recebe aferentes da retina e envia eferentes ao córtex visual. No córtex visual, a situação é diferente; apenas um subconjunto de camadas recebe sinais do NGL ou envia eferências para outra área cortical ou subcortical.

Os axônios oriundos do NGL terminam em diversas camadas corticais, mas principalmente na camada IVC. Vimos que os sinais de saída do NGL estão

divididos em fluxos de informação, por exemplo, oriundos das camadas magnocelulares e parvocelulares que servem os olhos direito e esquerdo. Esses fluxos permanecem anatomicamente segregados na camada IVC.

Os neurônios do NGL magnocelular projetam-se para a camada IVC α , e os neurônios do NGL parvocelular projetam-se para a camada IVC β . Imagine que as duas subcolunas da camada IVC sejam algo como panquecas, colocadas uma (α) sobre a outra (β). Uma vez que os sinais de entrada oriundos do NGL para o córtex são arranjados topograficamente, observamos que a camada IVC contém dois mapas retinotópicos parcialmente superponíveis, um vindo do NGL magnocelular (IVC α), e o outro, do parvocelular (IVC β). Os axônios de neurônios coniocelulares do NGL seguem uma via diferente, fazendo sinapses principalmente nas camadas I e III.

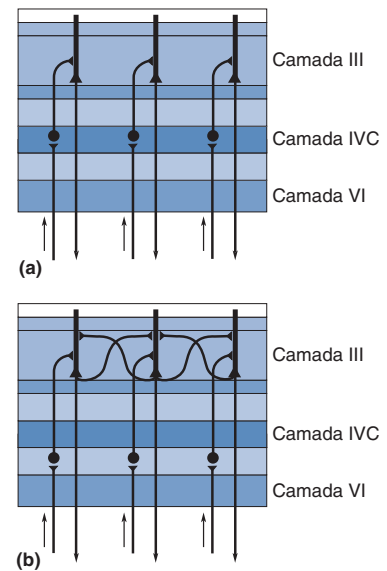
Inervação de Outras Camadas Corticais a Partir da Camada IVC.

A maior parte das conexões intracorticais ocorre ao longo de linhas radiais que cruzam as camadas perpendicularmente à superfície cortical, indo da substância branca à camada I. Esse padrão de *conexões radiais* mantém a organização retinotópica estabelecida na camada IV. Dessa forma, uma célula na camada VI, por exemplo, recebe informação da mesma parte da retina que uma célula acima dela na camada IV (Figura 10.14a). No entanto, os axônios de algumas células piramidais da camada III apresentam ramificações colaterais que estabelecem *conexões horizontais* dentro da camada III (Figura 10.14b). Conexões radiais e horizontais têm diferentes papéis na análise do mundo visual, como veremos posteriormente neste capítulo.

Deixando a camada IV, continua a haver considerável segregação anatômica dos fluxos de processamento magnocelulares e parvocelulares. A camada IVC α , que recebe informação do NGL magnocelular, projeta-se principalmente para células na camada IVB. A camada IVC β , que recebe informação do NGL parvocelular, projeta-se principalmente para a camada III. Nas camadas III e IVB, um axônio pode fazer sinapses com dendritos de células piramidais de todas as camadas.

Colunas de Dominância Ocular. Como são organizadas as aferências originárias dos olhos direito e esquerdo para o NGL quando esses sinais alcançam o córtex estriado? Elas se intermesclam ao acaso ou são mantidas segregadas? A resposta foi fornecida por um experimento pioneiro, realizado no início dos anos 1970, na Escola de Medicina de Harvard, pelos neurocientistas David Hubel e Torsten Wiesel. Eles injetaram um aminoácido radioativo em um dos olhos de um macaco (Figura 10.15). Esse aminoácido foi incorporado em proteínas de células ganglionares, e as proteínas foram transportadas pelos axônios das células ganglionares até o NGL (lembre-se do transporte anterógrado, do Capítulo 2). As proteínas radioativas deixaram os terminais axonais das células ganglionares e foram captadas por neurônios próximos do NGL. Todavia, não foram todas as células do NGL que captaram o material radioativo; apenas as células que estavam em posição pós-sináptica com relação aos sinais oriundos do olho injetado incorporaram as proteínas marcadas. Essas células, então, transportaram as proteínas radioativas para os terminais de seus axônios na camada IVC do córtex estriado. A localização dos terminais axonais radioativos foi visualizada pela colocação de um filme fotográfico sobre seções muito finas do córtex estriado, sendo o filme depois revelado como uma fotografia, um processo chamado de *autorradiografia* (introduzido no Capítulo 6). A coleção de grãos de prata escurecidos no filme marca a localização dos sinais de entrada radioativos oriundos do NGL.

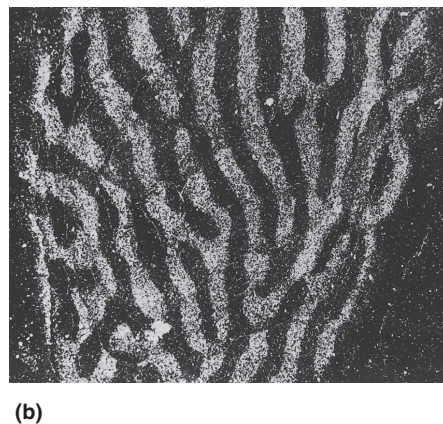
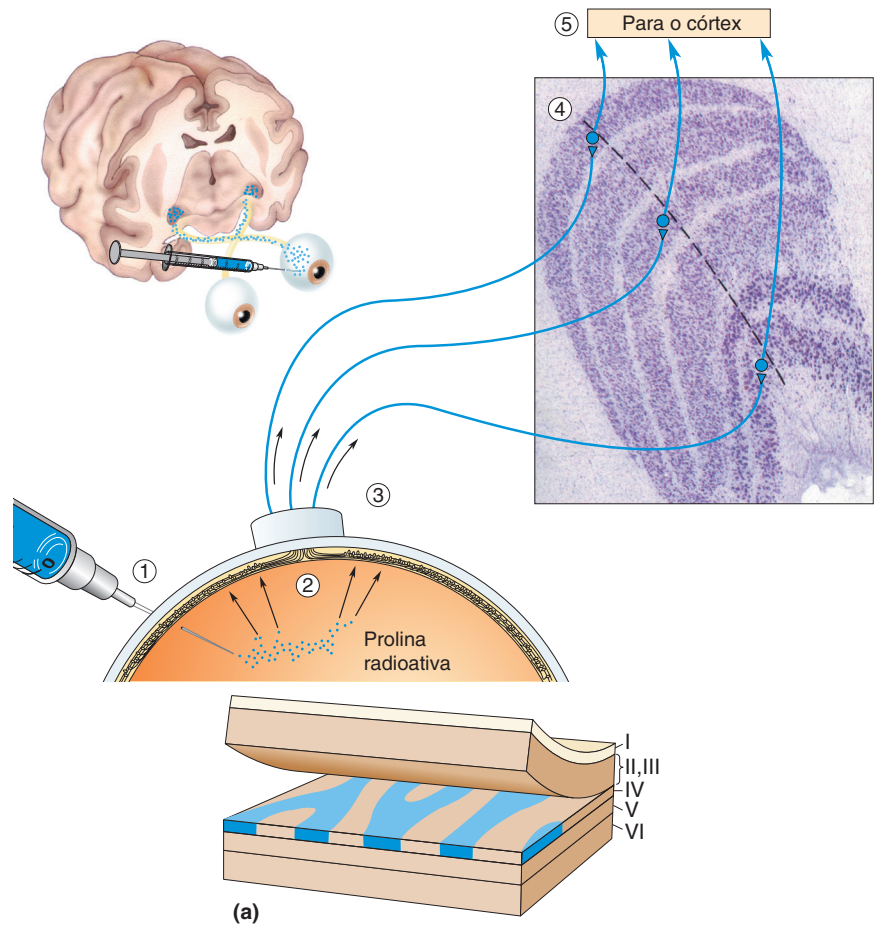
Em seções cortadas perpendicularmente à superfície cortical, Hubel e Wiesel observaram que a distribuição dos terminais axonais retransmitindo informação do olho injetado não era contínua na camada IVC, mas separada em uma série de segmentos igualmente espaçados, cada um deles com cerca de 0,5 mm de largura



▲ FIGURA 10.14 Padrões de conexões intracorticais. (a) Conexões radiais. (b) Conexões horizontais.

► FIGURA 10.15

Autorradiografia transneuronal. A prolina radioativa é ① injetada em um olho, onde é ② captada por células ganglionares da retina e incorporada em proteínas que são ③ transportadas pelos axônios até o NGL. Alguma radioatividade é extravasada dos terminais da retina e ④ captada por neurônios do NGL, sendo, então, ⑤ transportada até o córtex estriado. A localização da radioatividade pode ser determinada utilizando-se autorradiografia.



▲ FIGURA 10.16

Colunas de dominância ocular na camada IV do córtex estriado. (a) Organização das colunas de dominância ocular na camada IV do córtex estriado do macaco. A distribuição dos axônios do NGL que atendem a um olho está sombreada em azul. Em uma secção transversal (olhando lateralmente para a camada IV), essas zonas com especificidade quanto ao olho aparecem como retalhos na camada IV, cada um com cerca de 0,5 mm de largura. Quando as camadas superficiais são “descascadas”, permitindo uma visão das colunas de dominância ocular na camada IV a partir de cima, essas zonas se assemelham a listras de uma zebra. (b) Uma autorradiografia de uma secção histológica da camada IV, vista de cima. Duas semanas antes do experimento, um olho desse macaco foi injetado com prolina radioativa. Na autorradiografia, os terminais radioativos do NGL aparecem claros sobre um fundo escuro. (Fonte: LeVay et al., 1980.)

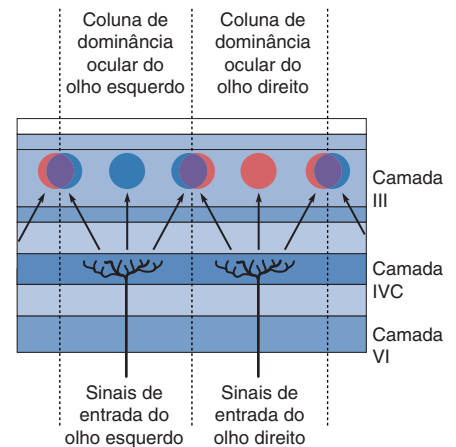
(Figura 10.16a). Em experimentos posteriores, o córtex foi seccionado tangencialmente, em paralelo à camada IV. Esse experimento revelou que os sinais de entrada na camada IV oriundos do olho esquerdo e do olho direito se estendem como uma série de estrias alternadas, como as listras de uma zebra (Figura 10.16b). Em vez de mesclarem-se ao acaso, os neurônios conectados aos olhos direito e esquerdo são tão distintos na camada IV como o são no NGL.

As células estreladas da camada IVC projetam axônios radialmente para cima, principalmente para as camadas IVB e III, onde, pela primeira vez, a informação vinda dos olhos esquerdo e direito começa a se misturar (Figura 10.17). Enquanto todos os neurônios da camada IVC recebem sinais de entrada de apenas um olho, a maior parte dos neurônios nas camadas II, III, V e VI recebe certa quantidade de sinais de entrada de cada um dos olhos. Por exemplo, um neurônio acima de um conjunto de neurônios na camada IVC recebendo sinais do olho esquerdo recebe sinais de entrada de neurônios de ambos os olhos, direito e esquerdo, da camada IVC, porém mais projeções vêm do olho esquerdo. Diz-se que os sinais de entrada para esse neurônio são “dominados” pelo olho esquerdo. Na Figura 10.17, os segmentos em vermelho e em azul formados por células na camada III são dominados pelo olho direito e pelo esquerdo, respectivamente; os segmentos em púrpura contêm neurônios que recebem quantidades aproximadamente iguais de sinais de ambos os olhos. Em função dos segmentos alternados para os sinais de entrada referentes aos olhos direito e esquerdo que alcançam a camada IV e todas as projeções radiais, os neurônios fora da camada IV estão organizados em bandas alternadas dominadas pelos olhos esquerdo e direito. As bandas de células que se estendem através da espessura do córtex estriado são chamadas de **colunas de dominância ocular**.

Eferências do Córtex Estriado. Como mencionado anteriormente, as células piramidais enviam axônios para fora do córtex estriado, para a substância branca. As células piramidais em diferentes camadas inervam diferentes estruturas. As células piramidais das camadas II, III e IVB enviam axônios para outras áreas corticais. As células piramidais da camada V enviam axônios descendentes para o colículo superior e para a ponte. As células piramidais da camada VI enviam uma projeção maciça de axônios para o NGL (Figura 10.18). Os axônios de células piramidais em todas as camadas também se ramificam e formam conexões locais no córtex.

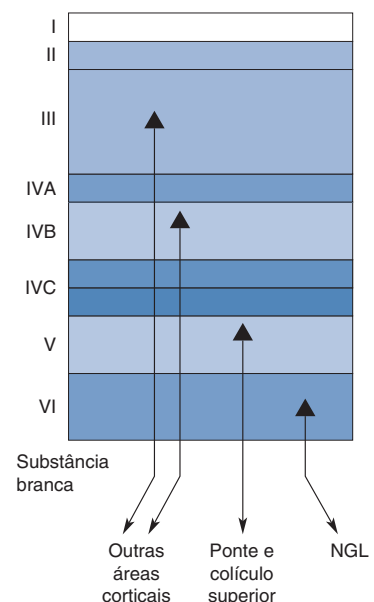
Bolhas de Citocromo Oxidase

Como vimos, as camadas II e III desempenham um papel central no processamento visual, fornecendo a maior parte da informação que deixa V1, indo para outras áreas corticais. Estudos anatômicos sugerem que as eferências de V1 se originam de duas populações distintas de neurônios nas camadas superficiais. Quando o córtex estriado é corado para revelar a presença da **citocromo oxidase**, uma enzima mitocondrial utilizada no metabolismo celular, a coloração não se apresenta distribuída uniformemente nas camadas II e III. A citocromo oxidase corada em seções transversais do córtex estriado parece mais propriamente com um conjunto de colunas, uma série de “pilares” dispostos em intervalos regulares, atravessando toda a espessura das camadas II e III e também nas camadas V e VI (Figura 10.19a). Quando o córtex é fatiado tangencialmente através da camada III, esses pilares se assemelham às manchas de um leopardo (Figura 10.19b). Esses pilares de neurônios ricos em citocromo oxidase acabaram recebendo a designação de **bolhas**. Estas estão organizadas em colunas, cada uma centrada em uma estria de dominância ocular na camada IV. Entre as bolhas, temos as regiões “interbolhas”. As bolhas recebem inervação direta das camadas coniocelulares do NGL, assim como sinais oriundos do NGL parvocelular e magnocelular, via camada IVC do córtex estriado.



▲ FIGURA 10.17

A combinação da informação a partir dos dois olhos. Os axônios projetam-se da camada IVC para camadas mais superficiais. A maior parte dos neurônios da camada III recebe sinais de entrada binoculares tanto do olho esquerdo quanto do olho direito. Há neurônios da camada III com respostas dominadas pelo olho direito (em vermelho), pelo olho esquerdo (em azul), ou com aproximadamente igual nível de resposta a sinais dos dois olhos (em púrpura). Devido à conectividade radial no córtex estriado, os neurônios em camadas acima e abaixo da camada IV são dominados pelo mesmo olho. As colunas de dominância ocular (entre as linhas verticais pontilhadas) contêm neurônios com sinais de entrada dominados por um olho, e as colunas apresentam alternância entre dominância ocular esquerda e direita.



▲ FIGURA 10.18

Eferências do córtex estriado.

FISIOLOGIA DO CÓRTEX ESTRIADO

Começando no início dos anos 1960, Hubel e Wiesel foram os primeiros a estudar sistematicamente a fisiologia do córtex estriado com microeletrodos. Eles eram estudantes de Stephen Kuffler, que estava, então, na Universidade Johns Hopkins, e, mais tarde, mudou-se com eles para Harvard. Eles ampliaram os métodos inovadores de Kuffler de mapeamento de campos receptivos para as vias visuais centrais. Após mostrarem que os neurônios do NGL se comportam de maneira semelhante às células ganglionares da retina, eles voltaram sua atenção para o córtex estriado, inicialmente em gatos e, posteriormente, em macacos. (Aqui, consideraremos o córtex de macaco.) Os trabalhos acerca da fisiologia do córtex estriado, que continuam hoje, são construídos nas bases sólidas fornecidas pelos estudos pioneiros de Hubel e Wiesel. Suas contribuições para a nossa compreensão do córtex cerebral foram reconhecidas com o Prêmio Nobel, em 1981.

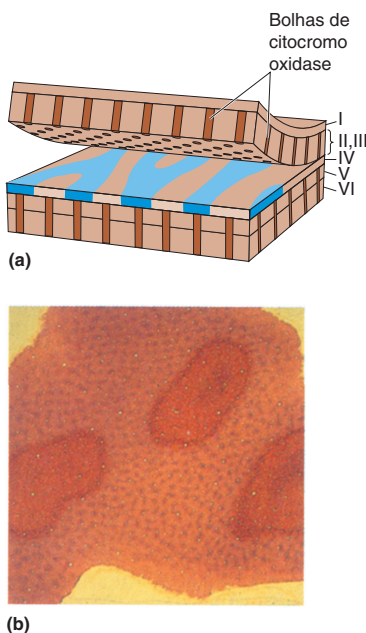
Campos Receptivos

Os campos receptivos dos neurônios na camada IVC são muito semelhantes aos dos neurônios magnocelulares e parvocelulares que lhes fornecem inervação. Isso significa que eles geralmente apresentam campos receptivos pequenos, monoculares, organizados como centro-periferia. Na camada IVC α , os neurônios são insensíveis aos comprimentos de onda da luz, ao passo que, na camada IVC β , os neurônios exibem oposição de cores centro-periferia. Fora da camada IVC (e em certa extensão dentro dela), estão presentes novas características de campos receptivos, não observadas na retina ou no NGL. Nós as estudaremos com alguma profundidade, pois fornecem evidências acerca do papel desempenhado por V1 no processamento e na percepção visual.

Binocularidade. Há uma correspondência direta entre o arranjo das conexões em V1 e as respostas dos neurônios à luz nos dois olhos. Cada neurônio nas camadas IVC α e IVC β recebe aferentes de uma camada do NGL representando o olho esquerdo ou o olho direito. Registros fisiológicos confirmam que esses neurônios são monoculares, respondendo à luz apenas em um dos olhos. Já vimos que os axônios que deixam a camada IVC divergem e inervam camadas corticais mais superficiais, mesclando os sinais de entrada oriundos dos dois olhos (ver Figura 10.17). Registros com microeletrodos confirmam esse fato anatômico; a maior parte dos neurônios nas camadas superficiais à IVC são binoculares, respondendo à luz em qualquer dos olhos. As colunas de dominância ocular demonstradas com autorradiografia refletem-se nas respostas dos neurônios V1. Acima dos centros dos segmentos de dominância ocular na camada IVC, os neurônios das camadas II e III são mais fortemente estimulados pelo olho representado na camada IVC (i.e., suas respostas são dominadas por um olho, embora eles sejam binoculares). Em áreas onde há uma mescla mais paritária das projeções dos olhos direito e esquerdo que chegam da camada IVC, os neurônios da camada superficial respondem de modo semelhante à luz em qualquer dos olhos.

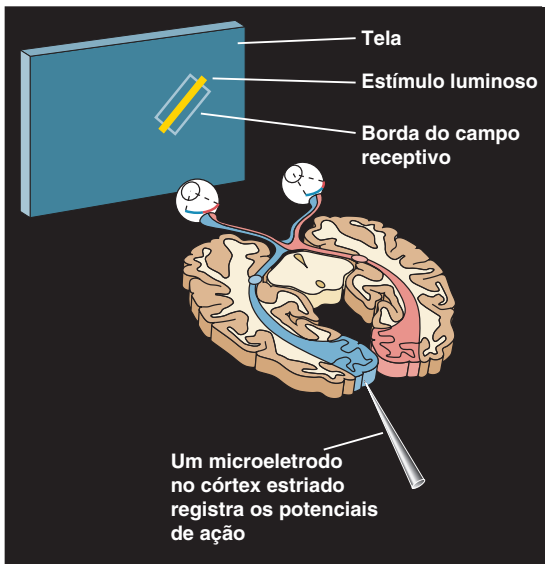
Diz-se que essas células têm **campos receptivos binoculares**, ou seja, que elas apresentam, na verdade, dois campos receptivos, um no olho ipsilateral e um no olho contralateral. A retinotopia é preservada, pois os dois campos receptivos de um neurônio binocular estão situados precisamente nas retinas, de modo que eles estão “olhando” para o mesmo ponto no campo visual contralateral. A construção de campos receptivos binoculares é essencial para animais binoculares, como os seres humanos. Sem eles, provavelmente seríamos incapazes de utilizar os sinais de entrada de ambos os olhos para construir uma imagem única do mundo ao nosso redor e realizar tarefas envolvendo motricidade fina que requerem visão estereoscópica, como passar um fio no buraco de uma agulha.

Seletividade de Orientação. A maior parte dos campos receptivos na retina, no NGL e na camada IVC apresenta-se circular e responde mais intensamente



▲ FIGURA 10.19
Bolhas de citocromo oxidase.

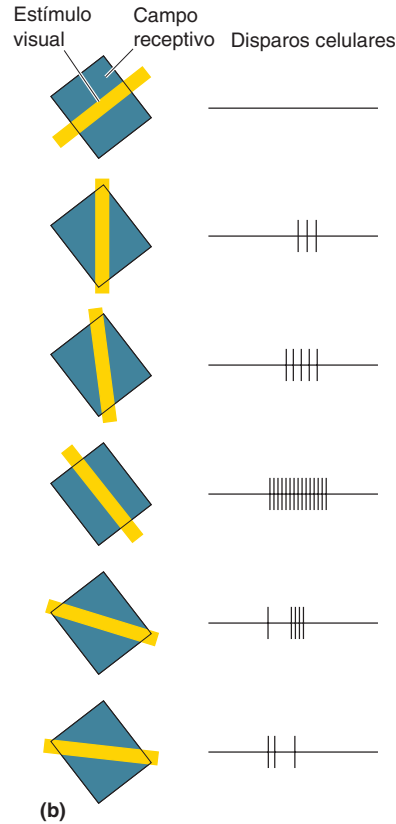
(a) A organização das bolhas de citocromo oxidase no córtex estriado de um macaco. O tecido que apresenta coloração mais escura para a citocromo oxidase tem aparência de pilares radiais nas camadas II, III, V e VI. Uma secção transversal tangencial à superfície mostra os segmentos individualizados que dão às bolhas esse nome (na parte inferior da camada III). (b) Uma fotografia de uma secção histológica da camada III, corada para citocromo oxidase e vista de cima. Os pontos escuros são bolhas de citocromo oxidase. (Fonte: cortesias do Dr. S.H.C. Hendry.)



(a)

▲ FIGURA 10.20

Seletividade de orientação. (a) As respostas de um neurônio com seletividade de orientação são monitoradas à medida que estímulos visuais são apresentados em seu campo receptivo. O estímulo visual é uma barra de luz. (b) As barras de luz de várias orientações (à esquerda) determinam respostas muito diferentes (à direita). A orientação ótima para este neurônio é de 45° no sentido anti-horário a partir da vertical.



a um ponto de luz do tamanho do centro do campo receptivo. Fora da camada IVC, encontramos células que não mais seguem esse padrão. Enquanto pequenos pontos podem determinar uma resposta de muitos neurônios corticais, geralmente é possível produzir uma resposta muito maior com outros estímulos. Principalmente por acidente, Hubel e Wiesel descobriram que muitos neurônios em V1 respondem melhor a uma barra de luz alongada que cruza seus campos receptivos. No entanto, a orientação da barra é crítica. A maior resposta é dada para uma barra com uma determinada orientação; barras perpendiculares à orientação ótima geralmente determinam respostas muito mais fracas (Figura 10.20). Diz-se que os neurônios que apresentam esse tipo de resposta exibem **seletividade de orientação**. A maior parte dos neurônios em V1, fora da camada IVC (e alguns dentro dela), apresenta essa seletividade. A orientação ótima para um neurônio pode ser qualquer ângulo ao redor do relógio.

Se neurônios em V1 podem apresentar qualquer orientação ótima, você poderia perguntar-se se neurônios vizinhos apresentam seletividade de orientação relacionada. Desde os primeiros trabalhos de Hubel e Wiesel, a resposta a essa questão tem sido um enfático “sim”. À medida que um microeletrodo avança radialmente (perpendicularmente à superfície) de uma camada à próxima, a orientação preferencial permanece a mesma para todos os neurônios seletivos encontrados, da camada II até a camada VI. Hubel e Wiesel denominaram essa coluna radial de células como **coluna de orientação**.

À medida que um microeletrodo avança tangencialmente (paralelamente à superfície) ao longo do córtex em uma única camada, a orientação preferencial desloca-se progressivamente. Sabemos agora, pelo uso de uma técnica chamada de *imageamento óptico*, que há um padrão em formato de mosaico para as orientações ótimas no córtex estriado (Quadro 10.2). Se um eletrodo é deslocado em certos ângulos através desse mosaico, a orientação preferida



QUADRO 10.2 ALIMENTO PARA O CÉREBRO

A Organização Cortical Revelada por Imageamento Óptico e de Cálcio

A maior parte daquilo que sabemos sobre as propriedades responsivas dos neurônios no sistema visual e em cada um dos demais sistemas no encéfalo foi aprendido a partir de registros intra ou extracelulares realizados com microeletrodos. Esses registros dão informações muito precisas sobre a atividade de uma ou de algumas células. No entanto, a não ser que alguém insira milhares de eletrodos, não é possível observar padrões de atividade em grandes populações de neurônios.

Uma visão da codificação neural em uma escala muito maior que aquela obtida quando observamos neurônios individuais nos é fornecida pelo imageamento óptico da atividade encefálica. Em uma versão de registro óptico, um corante sensível à voltagem é aplicado sobre a superfície do encéfalo. As moléculas do corante ligam-se às membranas celulares, e um conjunto de fotodetectores ou uma câmara de vídeo registra alterações nas propriedades ópticas, que são proporcionais a variações no potencial de membrana. Uma segunda maneira de se estudar a atividade cortical opticamente é formando imagens daquilo que chamamos de sinais intrínsecos. Quando os neurônios estão ativos, o volume san-

guíneo e a oxigenação mudam em determinado grau, proporcional à atividade neural. O fluxo sanguíneo e a oxigenação influenciam a reflexão da luz a partir do tecido encefálico, e as mudanças na reflectância podem ser utilizadas para avaliar a atividade neural. Uma luz é projetada sobre o encéfalo, e uma câmara de vídeo registra a luz refletida. Assim, quando sinais intrínsecos são utilizados para estudar a atividade cerebral, potenciais de membrana ou potenciais de ação não são medidos diretamente.

A Figura A é uma fotografia mostrando a vasculatura em parte do córtex visual primário. A Figura B mostra colunas de dominância ocular no mesmo segmento do córtex estriado, obtidas por métodos de imageamento óptico em áreas nas quais mudanças no fluxo sanguíneo ocorreram durante estimulação visual. Essa figura é, na verdade, uma subtração de duas imagens, uma realizada quando apenas o olho direito era estimulado visualmente menos outra, realizada quando apenas o olho esquerdo era estimulado. Conseqüentemente, as bandas escuras representam células dominadas pelo olho esquerdo, e as bandas claras representam células dominadas pelo olho direito. A Figura C é uma representação codificada

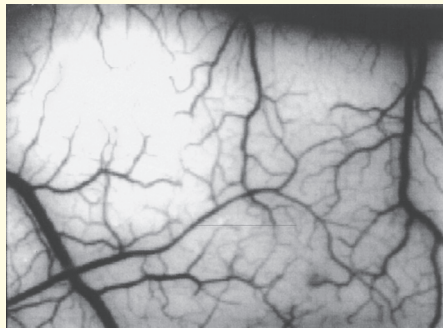


Figura A
Vasculatura na superfície do córtex visual primário.
(Fonte: Ts'o et al., 1990, Fig. 1A.)

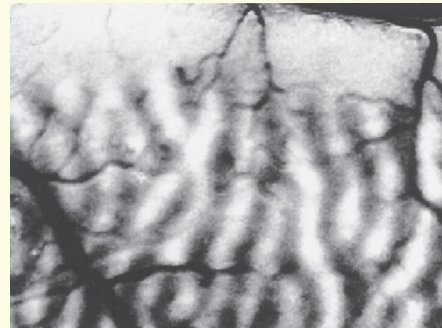


Figura B
Mapa de imageamento de sinais intrínsecos para as colunas de dominância ocular. (Fonte: Ts'o et al., 1990, Fig. 1B.)

apresentará uma rotação semelhante ao movimento do ponteiro dos minutos em um relógio, desde a orientação vertical (hora inteira) até 10 min após ou 20 min após, e assim por diante (Figura 10.21). Se o eletrodo é movido para outros ângulos, mudanças mais bruscas ocorrem na orientação preferencial. Hubel e Wiesel descobriram que uma rotação completa de 180 graus na orientação preferencial requer que se percorra em média cerca de 1 mm dentro da camada III.

A análise da orientação do estímulo parece ser uma das funções mais importantes do córtex estriado. Assim, acredita-se que neurônios com seletividade de orientação sejam especializados na *análise da forma dos objetos*.

Seletividade de Sentido. Muitos campos receptivos em V1 exibem **seletividade de sentido**; eles respondem quando uma barra de luz na orientação ótima se move perpendicularmente à orientação em um sentido, mas não no sentido oposto. As células com seletividade de sentido em V1 representam um subconjunto das células com seletividade de sentido. A Figura 10.22 mostra como uma célula com seletividade de sentido responde a um estímulo que se movimenta. Observe, nesse exemplo, que a célula responde a um estímulo alongado que se

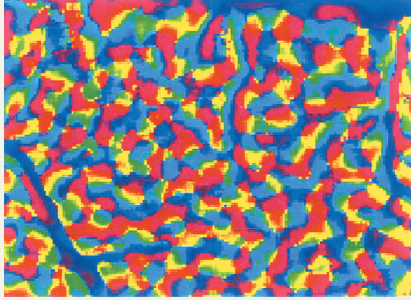


Figura C
Mapa de imageamento de sinais intrínsecos para orientações preferenciais. (Fonte: Ts'o et al., 1990, Fig. 1C.)

em cores conforme a orientação preferencial no mesmo segmento do córtex estriado. Quatro imagens ópticas foram registradas enquanto barras de luz em quatro orientações diferentes eram movimentadas ao longo do campo visual. Cada posição na figura está colorida de acordo com a orientação que produz a maior resposta em cada localização no encéfalo (azul = horizontal; vermelho = 45°; amarelo = vertical; verde = 135°). De forma consistente com resultados anteriores obtidos com eletrodos (ver Figura 10.21), em algumas regiões, a orientação muda progressivamente ao longo de uma linha reta. A técnica de registro óptico revela, entretanto, que a organização cortical com base na orientação é muito mais complexa do que um padrão idealizado de “colunas” paralelas.

Uma outra técnica, imageamento *in vivo* de cálcio com absorção de dois fótons, nos permite ver a atividade de milhares de neurônios com resolução de células individuais. Quando um neurônio dispara potenciais de ação, os canais de cálcio dependentes de voltagem abrem-se, e a concentração desse íon no soma aumenta. Essas mudanças de concentração podem ser medidas introduzindo-se no neurônio um corante fluorescente sensível a cálcio; a quantidade de luz fluorescente emitida a partir do neurônio correlaciona-se com a quantidade de cálcio no corpo celular e, ainda, com a taxa de disparo. A microscopia de dois fótons é utilizada para ve-

rificar a atividade neural em finas escalas temporal e espacial. A parte superior da Figura D mostra um mapa de preferência de orientações espaciais obtido com imageamento óptico de sinais intrínsecos em córtex visual de gatos. A parte inferior da Figura D mostra as preferências de orientação de neurônios individuais, com base em imageamento de cálcio com absorção de dois fótons. As colunas de orientação são vistas na aglutinação de células de mesma cor, e os resultados confirmam que as imagens ópticas resultam de preferências para orientação altamente consistentes célula a célula. As células com preferências de orientação progressivamente distintas estão organizadas como uma “almofada para alfinetes”, confirmando os resultados ópticos no nível de células individuais.

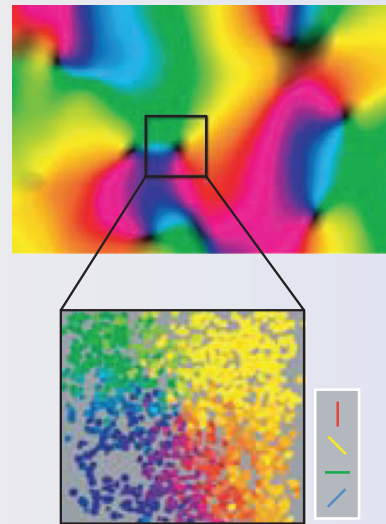


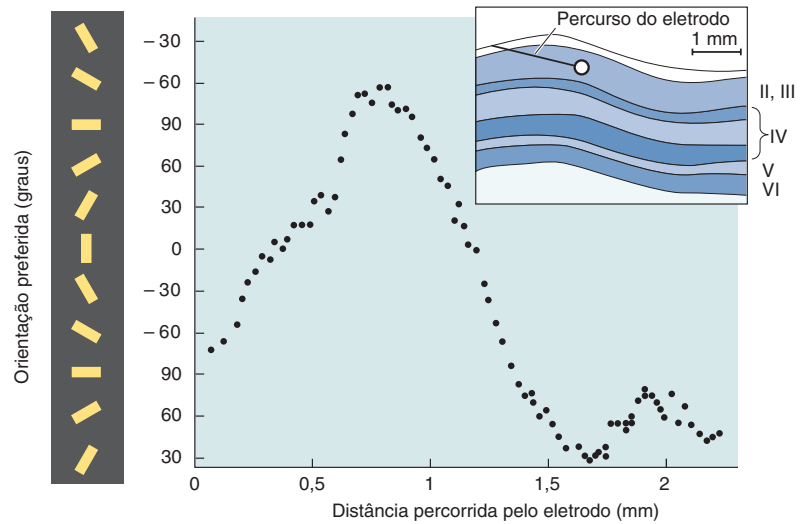
Figura D
Um mapa de orientações preferenciais com base em imageamento óptico de sinal intrínseco (parte superior). O imageamento de cálcio com absorção de dois fótons mostra as preferências de orientação de neurônios individuais (parte inferior). (Fonte: adaptada de Ohki e Reid, 2006, Fig. 1.)

move rapidamente para a direita, cruzando o campo receptivo, mas responde muito menos se o movimento for para a esquerda. A sensibilidade ao sentido do movimento do estímulo é uma característica dos neurônios que recebem sinais das camadas magnocelulares do NGL. Acredita-se que neurônios com seletividade de sentido sejam especializados na *análise do movimento de objetos*.

Campos Receptivos Simples e Complexos. Os neurônios no NGL apresentam campos receptivos com antagonismo centro-periferia, e essa organização é responsável pelas respostas dos neurônios a estímulos visuais. Por exemplo, um pequeno ponto no centro do campo receptivo pode determinar uma resposta muito mais forte do que um objeto maior, que também alcança a periferia, a qual tem resposta antagonista. O que sabemos acerca dos sinais de entrada dos neurônios em V1, responsáveis pela binocularidade, seletividade de orientação e de sentido em seus campos receptivos? A binocularidade é fácil; vimos que neurônios binoculares recebem aferentes de ambos os olhos. Os mecanismos subjacentes à seletividade de orientação e de sentido têm se mostrado mais difíceis de elucidar.

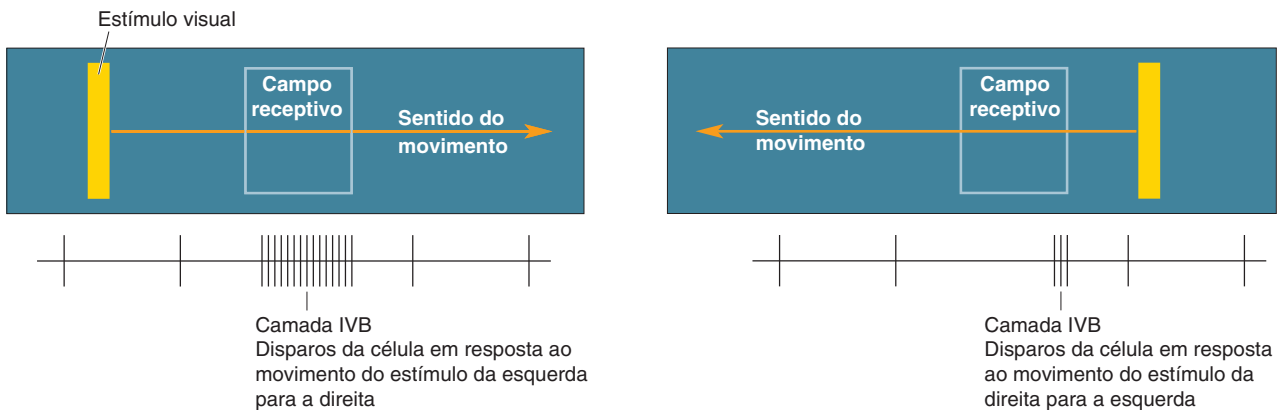
► FIGURA 10.21

Varição sistemática das preferências de orientação ao longo do córtex estriado. Na medida em que um eletrodo avança tangencialmente cruzando as camadas II e III do córtex estriado, a preferência de orientação dos neurônios encontrados é registrada e lançada no gráfico. No registro mostrado, a orientação preferida do neurônio encontrado inicialmente foi de aproximadamente -70° , e, na medida em que o eletrodo se moveu 0,7 mm, as orientações preferidas apresentaram uma rotação no sentido dos ponteiros do relógio. Quando o eletrodo se moveu mais um milímetro, as orientações preferidas apresentaram uma rotação no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio. (Fonte: adaptada de Hubel e Wiesel, 1968.)



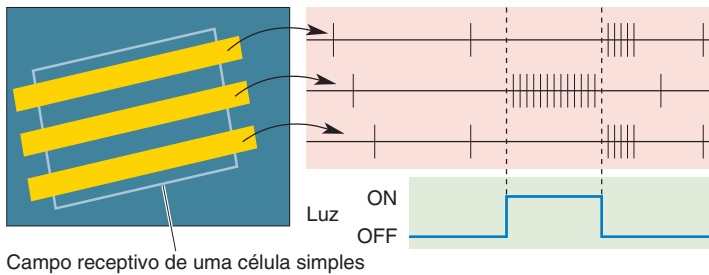
Muitos neurônios com seletividade de orientação apresentam um campo receptivo que se estende ao longo de um determinado eixo, com regiões com centro-ON ou centro-OFF flanqueadas em um ou ambos os lados por uma periferia antagonística (Figura 10.23a). Esse arranjo linear de áreas ON e OFF é análogo às áreas concêntricas com antagonismo que vimos nos campos receptivos da retina e do NGL. Tem-se a impressão de que os neurônios corticais recebem aferências convergentes das células do NGL com campos receptivos alinhados ao longo de um eixo (Figura 10.23b). Hubel e Wiesel denominaram os neurônios desse tipo como **células simples**. A segregação de regiões ON e OFF é uma propriedade que define as células simples, e é devida à estrutura desse campo receptivo que elas apresentam seletividade de orientação.

Outros neurônios com seletividade de orientação em VI não apresentam regiões ON e OFF distintas e, desse modo, não são considerados células simples. Hubel e Wiesel chamaram a maior parte dessas células de **células complexas**, visto que seus campos receptivos parecem ser mais complexos do que aqueles das células simples. As células complexas dão respostas ON e OFF a estímulos através de todo o campo receptivo (Figura 10.24). Hubel e Wiesel propuseram que as células complexas são construídas a partir de impulsos de diversas células simples com orientação semelhante. Isso, no entanto, continua a ser um tema de debate.



▲ FIGURA 10.22

Seletividade de sentido. Com um estímulo em forma de barra na orientação ótima, o neurônio responde fortemente quando a barra é deslocada para a direita, mas responde fracamente quando ela é deslocada para a esquerda.

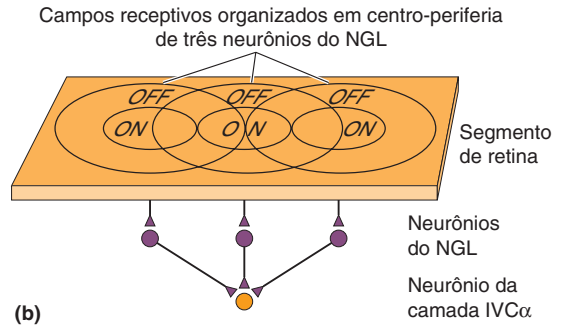


Campo receptivo de uma célula simples

(a)

▲ FIGURA 10.23

Campo receptivo de uma célula simples. (a) A resposta de uma célula simples a barras de luz na orientação ótima em diferentes locais do campo receptivo. Observe que a resposta pode ser ON (dispara se a luz está ligada) ou OFF (dispara se a luz está desligada), dependendo de onde está posicionada a barra em seu campo receptivo. Para esse neurônio, a localização no centro produz uma resposta “ligada” (ON), e as duas localizações mais periféricas produzem respostas “desligadas” (OFF). (b) Um campo receptivo de uma célula simples poderia ser construído pelas aferências convergentes de três neurônios do NGL com campos receptivos centro-periferia alinhados.

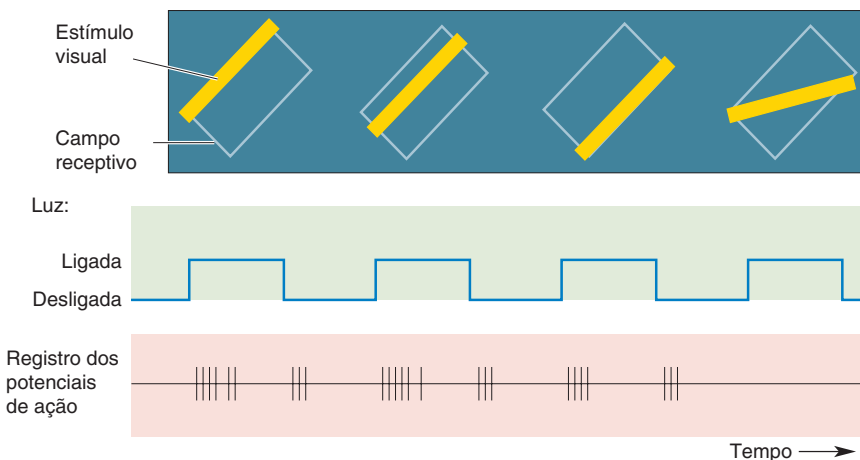


(b)

Neurônios do NGL
Neurônio da camada IVC α

Células simples e complexas são geralmente binoculares e sensíveis à orientação do estímulo. Diferentes neurônios mostram uma variedade de distintas sensibilidades à cor e ao sentido do movimento.

Campos Receptivos das Bolhas. Vimos repetidamente no sistema visual que, quando duas estruturas próximas são marcadas diferentemente com alguma técnica anatômica, há boas razões para suspeitarmos que os neurônios nessas estruturas sejam funcionalmente diferentes. Por exemplo, vimos como as diferentes camadas no NGL segregam diferentes tipos de sinais de entrada. Do mesmo modo, a laminação do córtex estriado está correlacionada com diferenças nos campos receptivos dos neurônios. A presença de distintas bolhas de citocromo oxidase fora da camada IV do córtex estriado imediatamente levantou a questão de se os neurônios nas bolhas respondem diferentemente dos neurônios interbolhas. A resposta é controversa. Os neurônios nas áreas interbolhas apresentam algumas ou todas as propriedades que discutimos acima: binocularidade, seletividade de orientação e seletividade de sentido. Eles incluem ambas as células, simples e complexas; algumas são sensíveis a determinados comprimentos de onda e outras não o são. As bolhas recebem sinais de entrada diretamente das camadas coniocelulares do NGL e sinais das células magnocelulares e parvocelulares via camada IVC. Estudos iniciais relataram



◀ FIGURA 10.24

Campo receptivo de uma célula complexa. Como uma célula simples, uma célula complexa responde melhor a uma barra de luz em determinada orientação. As respostas, entretanto, ocorrem tanto a situações de luz ligada quanto de luz desligada, independentemente da posição no campo receptivo.

que as células das bolhas, ao contrário das células interbolhas, são geralmente sensíveis a certos comprimentos de onda e monoculares, e não apresentam seletividade de orientação ou de sentido. Em outras palavras, elas assemelham-se às aferências coniocelulares e parvocelulares do NGL. Descobriu-se que os campos receptivos de alguns neurônios das bolhas são circulares. Alguns têm a organização com oposição de cores centro-periferia, como observado nas camadas parvocelulares e coniocelulares do NGL. Outros campos receptivos das células das bolhas apresentam oposição de cores vermelho-verde ou azul-amarelo nos centros de seus campos receptivos, sem quaisquer regiões periféricas. Outras células, ainda, apresentam tanto um centro com oponência de cores como uma periferia com oponência de cor; elas são chamadas de *células com oponência dupla*. Estudos mais recentes do V1 quantificaram a seletividade de células das bolhas e interbolhas e descobriram, de certo modo com surpresa, que, em geral, os neurônios das bolhas e interbolhas são similares, mostrando seletividade para ambas as características, orientação e cor.

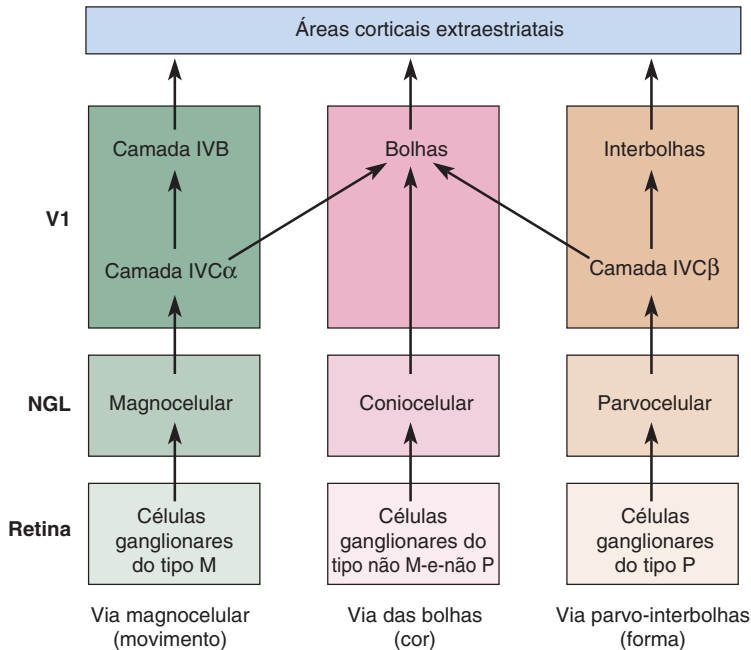
O que devemos concluir acerca das propriedades fisiológicas dos neurônios das bolhas? Apesar da marcação distinta para a citocromo oxidase, atualmente não há uma forma simples para distinguirmos as propriedades dos campos receptivos das células das bolhas em relação às células interbolhas vizinhas. De modo correspondente à maior atividade da citocromo oxidase nas bolhas, as taxas de disparos das células das bolhas são, em média, mais altas que aquelas das células interbolhas. Podemos apenas especular que futuras pesquisas poderão descobrir diferenças nos campos receptivos que melhor se correlacionem com as distinções anatômicas e de taxas de disparo. Acredita-se que neurônios sensíveis a comprimentos de onda sejam importantes para a *análise da cor de objetos*, mas não sabemos se seríamos cegos para cores sem as bolhas funcionais de citocromo oxidase.

Vias Paralelas e Módulos Corticais

Vimos que os neurônios na área V1 são claramente distintos entre si. Quando seções anatômicas de tecido são coradas, observa-se que neurônios em diferentes camadas, e mesmo dentro de uma mesma camada, mostram uma variedade de formas e configurações de neuritos. Chegando à V1 estão distintas projeções das camadas magnocelulares, parvocelulares e coniocelulares do NGL. Dentro de V1, as células são seletivas para diferentes orientações, sentidos de movimento e cores. Algumas células são monoculares, ao passo que outras são binoculares. Uma grande questão é a extensão na qual esse “*smorgasbord*” de neurônios é organizado em vias funcionais que desempenham funções únicas ou em módulos que operam cooperativamente.

Vias Paralelas. Uma vez que há grande interesse em entender como o cérebro compreende nosso complexo mundo visual, possíveis sistemas pelos quais a análise visual poderia ocorrer têm sido pesquisados com considerável atenção. Um modelo influente é baseado na ideia de que há três vias dentro de V1, as quais realizam diferentes funções em paralelo. Essas vias podem ser chamadas de via magnocelular, via parvo-interbolhas e via das bolhas (Figura 10.25). A *via magnocelular* começa em células ganglionares do tipo M na retina. Essas células enviam axônios para as camadas magnocelulares do NGL. Essas camadas se projetam para a camada IVC α do córtex estriado, que, por sua vez, projeta-se para a camada IVB. Uma vez que muitos desses neurônios corticais são seletivos para o sentido do movimento, a via magnocelular poderia estar envolvida na *análise do movimento de objetos e na orientação de ações motoras*.

A *via parvo-interbolhas* origina-se nas células ganglionares do tipo P, na retina, que se projetam para as camadas parvocelulares do NGL. Essas camadas enviam axônios para a camada IVC β do córtex estriado, que se projeta para as camadas II e III das regiões interbolhas. Os neurônios nessa via têm campos



◀ FIGURA 10.25

Um modelo hipotético de vias paralelas no córtex visual primário. Com base nas propriedades dos campos receptivos e no padrão de inervação dos aferentes do NGL, foi sugerido que há três vias distintas no córtex estriado. Sob cada via, uma função é sugerida. Pesquisas posteriores demonstraram mesclas e sobreposições de sinais magno, parvo e coniocelulares do NGL nas propriedades dos campos receptivos, levantando questões acerca das distinções, particularmente entre as vias das bolhas e das interbolhas.

receptivos pequenos com seletividade de orientação, de modo que talvez estejam envolvidos na *análise da forma fina de objetos*.

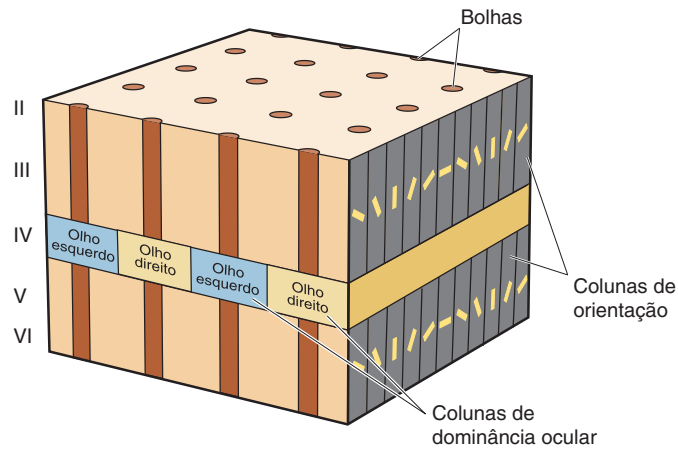
Por fim, a *via das bolhas* recebe aferências de um subconjunto de células ganglionares que são não M-e-não P. Essas células não M-e-não P se projetam para as camadas coniocelulares do NGL. O NGL coniocelular projeta-se diretamente para as bolhas de citocromo oxidase nas camadas II e III. Muitos neurônios nas bolhas são seletivos para cor, de modo que podem estar envolvidos na *análise da cor dos objetos*.

A descrição que fizemos acima é a versão simples da história; a realidade é mais complicada. Pesquisas têm mostrado que as três vias propostas não mantêm separados os sinais de células magnocelulares, parvocelulares e coniocelulares; ao contrário, eles são mesclados. Além disso, as propriedades dos campos receptivos, como orientação e sintonia para cores, são observadas em todas as vias propostas. Assim, não parece ser o caso de neurônios magnocelulares, parvo-interbolhas e das bolhas serem estritamente segregados, ou terem propriedades de campos receptivos inteiramente únicas. Atualmente, parece que as aferências do córtex estriado refletem a segregação magnocelular, parvocelular e coniocelular também observada no NGL, mas as eferências do córtex estriado têm uma forma diferente de processamento em paralelo. Por exemplo, a camada IVB contém muitos neurônios com seletividade de sentido e seus sinais de saída parecem ser dominados pelos sinais de entrada que chegam do NGL magnocelular; esses neurônios projetam para áreas corticais que se acredita estarem envolvidas na percepção do movimento. Coletivamente, essas observações são consistentes com a noção de que essa é uma via eferente particularmente envolvida na navegação e na análise do movimento. O caso de uma distinção entre forma e cor é menos convincente. Veremos posteriormente que, para além do córtex estriado, parece haver duas vias principais que manipulam diferentes tipos de informação visual, uma que segue para o lobo parietal, e que trata de movimento, e outra envolvida com cor e forma, que segue em direção ao lobo temporal.

Módulos Corticais. Os campos receptivos no córtex visual primário cobrem uma área angular do campo visual que vai desde uma fração de grau a diversos graus de amplitude, e células próximas têm campos receptivos que apresentam

► FIGURA 10.26

Um módulo cortical. Cada módulo cortical contém colunas de dominância ocular, colunas de orientação e bolhas de citocromo oxidase, de modo a analisar completamente uma parte do campo visual. O cubo idealizado mostrado aqui difere do arranjo verdadeiro, que não é tão regular ou ordenado.



bastante sobreposição. Por essas razões, mesmo um pequeno ponto de luz ativará milhares de neurônios em V1. Hubel e Wiesel mostraram que a imagem de um ponto no campo visual cai nos campos receptivos de neurônios em um segmento de 2×2 mm do córtex estriado de macacos. Esse bloco de córtex também contém dois conjuntos completos de colunas de dominância ocular, 16 bolhas e uma amostragem completa (em duplicata) de todas as possíveis orientações ao longo de 180° . Assim, Hubel e Wiesel argumentaram que um segmento de 2×2 mm do córtex estriado é necessário e suficiente para analisar a imagem de um ponto no espaço: *necessário*, pois sua remoção levaria a um ponto cego correspondente a esse ponto no campo visual, e *suficiente*, pois contém toda a maquinaria neural necessária para analisar a forma e a cor de objetos vistos através de qualquer olho. Essa unidade de tecido cerebral veio a ser chamada de **módulo cortical**. Devido ao tamanho finito dos campos receptivos e de alguma dispersão em suas localizações, um módulo cortical processa informação acerca de um pequeno fragmento do campo visual.

O córtex estriado é construído a partir de talvez um milhar de módulos corticais; um deles é mostrado na Figura 10.26. Podemos pensar em uma cena visual sendo simultaneamente processada por esses módulos, cada um deles “olhando” para uma parte da cena. Lembre-se que esses módulos são uma idealização. Imagens ópticas da atividade em V1 revelam que as regiões do córtex estriado que respondem aos dois olhos e a diferentes orientações não são tão regulares quanto sugere o “modelo de cubos de gelo”, na Figura 10.26.

PARA ALÉM DO CÓRTEX ESTRIADO

O córtex estriado é chamado de V1, significando “área visual 1”, porque é a primeira área cortical a receber informação do NGL. Para além de V1 situam-se umas duas dúzias de áreas distintas de córtex *extraestriatal*, que apresentam propriedades singulares de campos receptivos. A contribuição dessas áreas extraestriatais para a visão é ainda objeto de vigoroso debate. Parece, contudo, que há dois fluxos corticais de larga escala de processamento visual, um que se estende dorsalmente a partir do córtex estriado em direção ao lobo parietal e outro que se projeta ventralmente em direção ao lobo temporal (Figura 10.27).

O *fluxo dorsal* parece servir para a análise do movimento visual e para o controle visual da ação. Acredita-se que o *fluxo ventral* esteja envolvido na percepção do mundo visual e no reconhecimento de objetos. Esses fluxos de processamento foram estudados principalmente no cérebro de macaco, onde podem ser feitos registros de neurônios isolados. Contudo, pesquisas utilizando

imageamento por ressonância magnética funcional (IRMf) têm identificado áreas no encéfalo humano com propriedades análogas a áreas do encéfalo de macaco. As localizações de algumas das áreas visuais em seres humanos são mostradas na Figura 10.28.

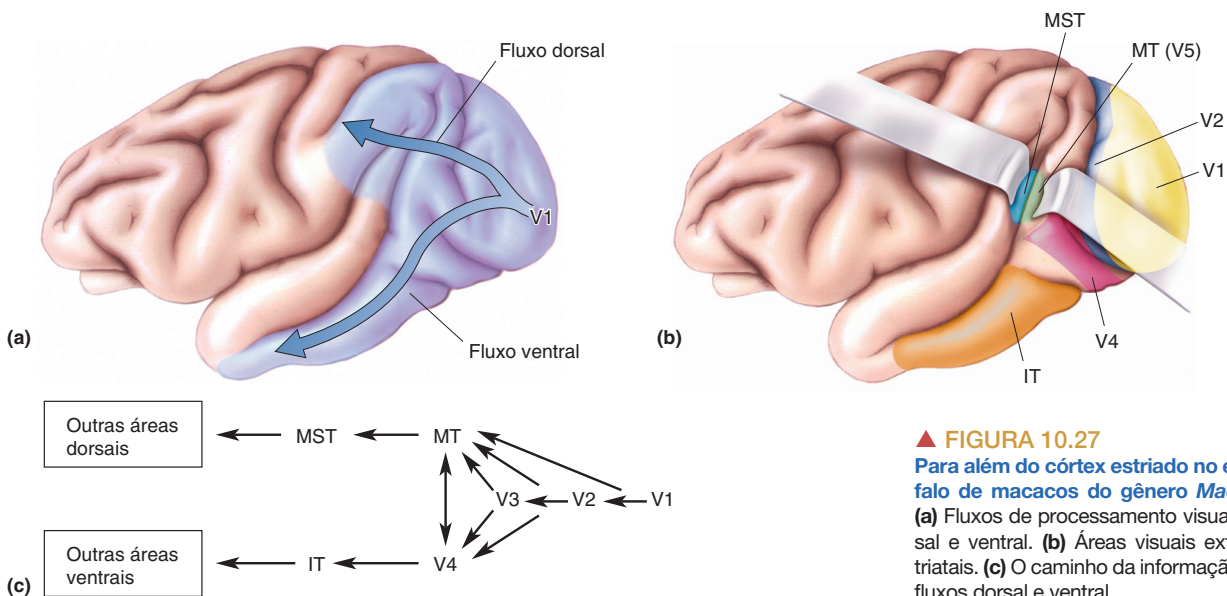
As propriedades dos neurônios do fluxo dorsal são mais semelhantes às das dos neurônios magnocelulares em V1, e os neurônios do fluxo ventral têm propriedades mais semelhantes às características das células parvo-interbolhas e bolhas em V1. Cada fluxo extraestriatal, contudo, recebe certa quantidade de sinais de entrada de todas as vias do córtex visual primário.

O Fluxo Dorsal

As áreas corticais que compõem o fluxo dorsal não estão arranjadas em uma hierarquia serial estrita, mas parece realmente haver uma progressão de áreas em que representações visuais mais complexas ou especializadas se desenvolvem. Projeções a partir de V1 estendem-se para as áreas designadas V2 e V3, porém examinaremos locais mais à frente no fluxo dorsal.

A Área MT. Há fortes evidências de que na área conhecida como V5 ou MT (devido à sua localização no lobo temporal médio em alguns macacos) ocorra um processamento especializado do movimento de objetos. A localização da área MT no encéfalo humano é mostrada na Figura 10.28b. A **área MT** recebe sinais de entrada de diversas outras áreas corticais, como V2 e V3, que estão organizados retinotopicamente, e é diretamente inervada por células da camada IVB do córtex estriado. Lembre-se que, na camada IVB, as células apresentam campos receptivos relativamente grandes, respostas transitórias a luz e seletividade de sentido. Os neurônios na área MT apresentam grandes campos receptivos que respondem ao movimento do estímulo em estreitos limites de sentidos. A área MT é mais notável pelo fato de que quase todas as células apresentam seletividade de sentido, diferentemente de áreas que aparecem anteriormente no fluxo dorsal ou em qualquer outro local do fluxo ventral.

Os neurônios na área MT também respondem a diferentes tipos de movimento, como o deslocamento de pontos de luz, que não são bons estímulos para células em outras áreas – parece que o movimento de objetos é mais importante do que sua estrutura. Talvez você tenha visto movimentos ilusórios em pinturas ou ilusões ópticas; tem sido mostrado que a área MT também é ativada



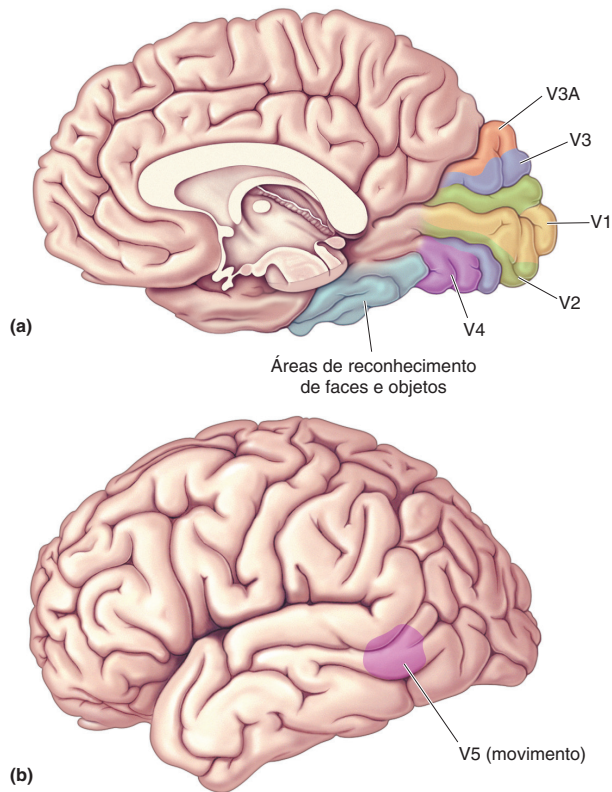
▲ FIGURA 10.27 Para além do córtex estriado no encéfalo de macacos do gênero *Macaca*. (a) Fluxos de processamento visual dorsal e ventral. (b) Áreas visuais extraestriadas. (c) O caminho da informação nos fluxos dorsal e ventral.

► FIGURA 10.28

Áreas visuais no encéfalo humano.

(a) Em comparação com macacos, as áreas visuais de seres humanos estão deslocadas para a porção medial do lobo occipital, e muitas estão enterradas nos sulcos. As áreas visuais mais primárias, incluindo V1, V2, V3, V3A e V4, estão organizadas de modo retinotópico. As áreas do lobo temporal envolvidas no reconhecimento de faces e de objetos não são retinotópicas.

(b) Uma variedade de áreas responsáveis ao movimento visual são observadas nos aspectos laterais do encéfalo. A área mais estudada entre estas é V5, também conhecida como MT. (Fonte: Zeki, 2003, Fig. 2.)



por algumas dessas imagens, sugerindo que seus neurônios nos informam qual movimento percebemos, e não necessariamente qual movimento ocorre. Uma maior especialização no processamento do movimento é evidenciada na organização da área MT. Essa área cortical está arranjada em colunas segundo o sentido do movimento, de forma análoga às colunas de orientação em V1. Presumivelmente, a percepção do movimento de qualquer ponto no espaço depende de uma comparação da atividade entre colunas correspondentes a todas as possibilidades dentro dos 360 graus de direções preferenciais.

William Newsome e colaboradores, da Universidade Stanford, mostraram que uma fraca estimulação elétrica da área MT de macacos do gênero *Macaca* parece alterar o sentido do movimento percebido para pequenos pontos de luz. Por exemplo, se a estimulação elétrica for aplicada em células de uma coluna cujo sentido preferencial é o movimento para a direita, o macaco toma decisões comportamentais que sugerem que ele tenha percebido um movimento naquele sentido. O sinal de movimento artificial, fornecido pela estimulação elétrica em MT, parece combinar-se com sinais de entrada visuais para o movimento. O fato de que o macaco nos demonstra, por meio de seu comportamento, a percepção de um sentido do movimento com base nessa combinação sugere que a atividade em MT desempenha um papel importante na percepção do movimento.

Áreas Dorsais e Processamento do Movimento. Além da área MT, existem no lobo parietal áreas com tipos adicionais de especialização para sensibilidade ao movimento. Por exemplo, na área conhecida como *área temporal superior medial (MST)*, há células com seletividade para movimento linear (como em MT), movimento radial (tanto centrípeto quanto centrífugo) e movimento circular (tanto no sentido horário quanto no sentido anti-horário). Não sabemos como o sistema visual faz uso de neurônios com propriedades de sensibilidade a movimentos complexos na área MST ou das células “mais simples” seletivas ao sentido em V1, MT e outras áreas. Entretanto, três papéis têm sido propostos:

1. *Navegação*: à medida que nos movemos pelo nosso ambiente, fluxos de objetos passam por nossos olhos, e os sentidos em que se movem e as velocidades dos objetos em nossa visão periférica fornecem informação valiosa que pode ser utilizada para navegação.
2. *Orientação do movimento dos olhos*: nossa habilidade para sentir e analisar o movimento também deve ser utilizada quando seguimos objetos com nossos olhos e quando movemos rapidamente nossos olhos para objetos que, em nossa visão periférica, chamaram a nossa atenção.
3. *Percepção do movimento*: vivemos em um mundo preenchido com movimentos, e a sobrevivência algumas vezes depende de nossa interpretação de objetos em movimento.

Fortes evidências de que as áreas corticais na vizinhança de MT e MST sejam críticas para a percepção do movimento em seres humanos vêm de casos extremamente raros em que lesões cerebrais prejudicam seletivamente a percepção do movimento. O caso mais claro foi relatado em 1983 por Josef Zihl e colaboradores, do Instituto de Psiquiatria Max Planck, em Munique, na Alemanha. Zihl estudou uma mulher que tivera um acidente vascular encefálico (AVE) com a idade de 43 anos, lesionando bilateralmente porções do córtex visual extraestriatal, as quais se sabia serem particularmente responsivas ao movimento (Figura 10.28b). Embora alguns efeitos adversos do AVE fossem evidentes, como dificuldade em designar objetos, testes neuropsicológicos mostraram que a paciente, no geral, estava bem e apresentava visão relativamente normal, exceto por um sério déficit: ela parecia incapaz de perceber movimentos visualmente. Antes que você decida que a ausência de percepção do movimento seria uma deficiência muito pequena, imagine como seria ver o mundo como uma série de fotografias. A paciente de Zihl reclamava que, quando colocava café em uma xícara, o líquido parecia estar parado – “congelado” – até que, subitamente, a xícara extravasava, e o líquido cobria a mesa. E o que era pior: ela tinha problemas para atravessar uma rua: em um momento ela percebia carros à distância e no momento seguinte eles estavam bem próximos a ela. Obviamente, essa perda de percepção do movimento teve profundos efeitos no estilo de vida dessa mulher. A implicação desse caso é que a percepção do movimento pode se basear em mecanismos especializados localizados além do córtex estriatal, no fluxo dorsal.

O Fluxo Ventral

Paralelamente ao fluxo dorsal, uma progressão de áreas desde V1, V2 e V3, correndo ventralmente em direção aos lobos temporais, parece ser especializada na análise de outros atributos visuais que não o movimento.

A Área V4. Uma das áreas mais estudadas do fluxo ventral é a **área V4** (ver Figuras 10.27b e 10.28a para a localização da área V4 em encéfalos de macacos e de seres humanos). A área V4 recebe sinais de entrada das regiões bolhas e interbolhas do córtex estriado via um relé em V2. Os neurônios na área V4 apresentam campos receptivos maiores do que células no córtex estriado, e muitas dessas células apresentam, ao mesmo tempo, seletividade de orientação e de cor. Embora haja considerável quantidade de pesquisas sendo realizadas acerca da função de V4, esta área parece ser importante para a percepção tanto da forma quanto da cor. Se essa área for lesionada em macacos, ocorrerão déficits de percepção envolvendo tanto forma quanto cor.

Uma síndrome clínica rara em seres humanos, conhecida como *acromatopsia*, é caracterizada por perda parcial ou completa da visão de cores, apesar da presença de cones funcionais normais na retina. Pessoas com essa condição descrevem seu mundo como algo monótono, consistindo em apenas tonalidades de cinza. Imagine quão pouco apetitosa uma banana cinza pareceria! Uma vez que a acromatopsia está associada a lesões corticais nos lobos occipital e



QUADRO 10.3

A ROTA DA DESCOBERTA



Encontrando Faces no Encéfalo

por Nancy Kanwisher

Durante meu primeiro ano na faculdade, em 1981, as primeiras imagens funcionais do córtex visual humano apareceram na capa da revista *Science*. Cativada pela tomografia por emissão de pósitrons (TEP), uma tecnologia notável que nos permitia pela primeira vez vislumbrar diretamente o funcionamento do encéfalo humano normal, escrevi um projeto de pesquisa utilizando esse método para investigar a visão humana e o enviei a todos os laboratórios de TEP no mundo (acho que havia 5 desses laboratórios na época). No entanto, foi preciso uma década batendo em portas antes que eu tivesse acesso a um esquadrinhador que usasse TEP e conseguisse realizar meu primeiro experimento.

A IRM funcional (IRMf) estava recém começando a ser uma técnica mais difundida na época, e uns poucos anos após, em 1995, tive o empolgante privilégio de ter uma fração de tempo semanal no uso de um aparelho de IRMf no Hospital Geral de Massachusetts. Em colaboração com um estudante de graduação, Josh McDermott, e um pós-doc, Marvin Chun, passei alguns dos momentos mais felizes de minha vida deitada dentro de um aparelho de IRMf, mordendo uma barra e observando Marvin e Josh (de cabeça para baixo) através do espelho sobre minha cabeça, enquanto eles operavam o esquadrinhador do lado de fora, na sala de controle. Que boa sorte incrível conseguir utilizar essa máquina surpreendente para investigar o território quase inexplorado do córtex visual humano!

Começamos tentando descobrir quais regiões encefálicas estão envolvidas na percepção do formato de objetos. Embora descobríssemos alguns efeitos intrigantes, eles eram fracos. Como eu não tinha subsídios para pagar pelo tempo no aparelho, eu sabia que meus privilégios com relação ao uso do *scanner* não continuariam, a menos que eu conseguisse um resultado importante – e logo!

A extensa literatura acerca do comportamento de indivíduos normais e com lesões encefálicas sugere fortemente que deva existir uma parte específica do encéfalo envolvida na

percepção de faces. Decidimos procurar por ela. Leslie Ungerleider e Jim Haxby e colaboradores, dos Institutos Nacionais da Saúde dos Estados Unidos (NIH), já haviam mostrado forte ativação da parte inferior dos lobos temporais quando as pessoas olhavam para faces. O que eles não investigaram era se essa resposta era *específica* para faces ou se a mesma região poderia também estar envolvida na percepção de outros estímulos visuais complexos. Essa questão específica se conectava diretamente a um dos debates mais longos e áridos na história das neurociências e das ciências cognitivas: em que extensão a mente e o encéfalo são compostos de mecanismos com propósitos especiais, cada um processando um tipo específico de informação?

Imaginamos então que, se existisse uma parte do encéfalo com um propósito específico envolvida seletivamente na percepção de faces, ela deveria produzir uma resposta mais forte quando as pessoas olham para faces do que quando olham para objetos. Para conseguir imagens de faces em quantidade suficiente, Marvin, Josh e eu buscamos um banco de “imagens de faces de calouros” de Harvard, onde todos os calouros iam para tirar foto para seus cartões da Universidade; perguntamos a eles se poderíamos usar suas fotos em nossos experimentos. Nós, então, esquadrinhamos participantes enquanto olhavam para as fotos de faces e para fotografias de objetos comuns.

Para nosso encanto, descobrimos que em quase todos os participantes a imagem mostrava uma clara “bolha” no lado lateral do giro fusiforme, principalmente no hemisfério direito, onde as estatísticas nos sugeriam que as respostas eram maiores quando as pessoas olhavam para faces do que quando olhavam para objetos. Não era, contudo, exatamente o mesmo lugar para todos os participantes. Para lidar com essa variabilidade anatômica e para tornar mais robusta nossa análise estatística, dividimos os dados para cada participante, utilizando metade dos dados para encontrar a região

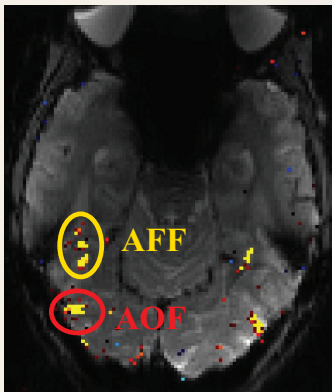
temporal, sem lesões em V1, no NGL ou na retina, a síndrome sugere que há processamento especializado de cor no fluxo ventral. Consistente com a coexistência, no fluxo ventral, de células sensíveis à cor e sensíveis à forma, a acromatopsia é normalmente acompanhada de déficits na percepção da forma. Alguns pesquisadores propõem que a área V4 é uma área particularmente crítica para a percepção de cor e de forma, mas as lesões associadas à acromatopsia geralmente não são limitadas à V4, e deficiências graves de visão parecem necessitar que a lesão atinja outras áreas corticais, além de V4.

A Área IT. Após V4, no fluxo ventral, há áreas corticais que contêm neurônios com complicados campos receptivos espaciais. Uma referência importante de V4 dirige-se a uma área no lobo temporal inferior, conhecida como **área IT** (ver Figura 10.27b e as áreas de reconhecimento na Figura 10.28a). Uma razão pela qual esta área é especialmente interessante é que ela parece ser a última área de processamento visual que é constituinte do fluxo ventral. Foi determinado que uma ampla variedade de cores e formas abstratas são bons estímulos para as células em IT. Como veremos no Capítulo 24, os sinais de saída da

usando o contraste faces *versus* objetos, e a outra metade dos dados para quantificar a resposta naquela região. Esse método de buscar uma “região de interesse” já havia sido usado com sucesso por pesquisadores que estudavam áreas visuais de baixo nível, e não foi um grande salto estendermos tal método para áreas corticais de alto nível.

Obviamente, a demonstração de que uma região do encéfalo é seletivamente responsiva a faces requer muito mais que mostrar que ela responde mais fortemente a faces do que a objetos. Ao longo dos anos que se seguiram, nós (e outros, em especial Greg McCarthy e Aina Puce, em Yale) testamos a hipótese de especificidade para faces contra numerosas hipóteses alternativas. A área fusiforme das faces (AFF) satisfaz os testes, passando em cada um deles (Figura A).

Outros laboratórios têm utilizado diferentes métodos para realizar descobertas surpreendentes, que aumentaram em muito a nossa compreensão acerca da AFF. Após encontrar áreas seletivas para faces em macacos usando IRMf, Doris Tsao e colaboradores, de Harvard, prosseguiram e relata-



(a)

Figura A
Área fusiforme das faces (AFF) de Nancy; AOF, área occipital das faces.
(Fonte: cortesia de N. Kanwisher.)

ram que a grande maioria das células nessa região responde quase exclusivamente a faces. (Nem mesmo eu havia acreditado que as regiões para faces eram *tão* seletivas!) David Pitcher e colaboradores, do Centro Universitário de Londres, provocaram um breve distúrbio em uma região com seletividade para faces logo além da AFF, usando estimulação magnética transcraniana, e mostraram que essa região é necessária para a percepção de faces (mas não para a percepção de objetos ou corpos). E Yoichi Sugita, da Agência de Ciência e Tecnologia do Japão, relatou que macacos criados por 2 anos sem jamais ver uma face mostravam capacidades de discriminação de faces semelhantes a adultos em sua primeira sessão de teste comportamental, sugerindo que a experiência com faces pode não ser necessária para estabelecer o circuito do sistema de processamento de faces.

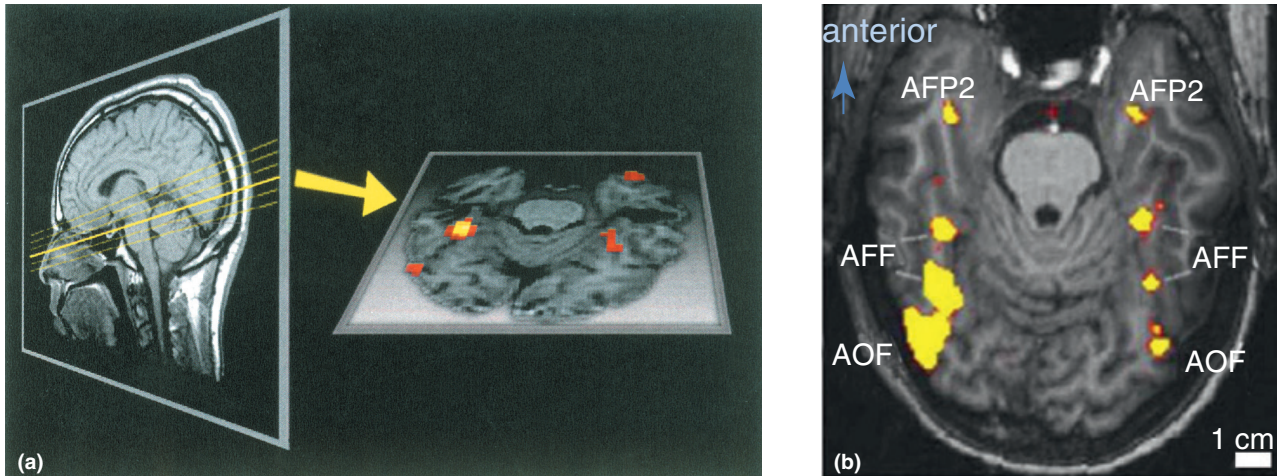
Nossa decisão original de trabalhar com faces foi uma decisão pragmática (precisávamos de um resultado rápido), e funcionou bem para nós. Contudo, estou igualmente orgulhosa das descobertas completamente inesperadas que fizemos posteriormente, como a área de lugar para-hipocampal (PPA, do inglês, *parahippocampal place area*) seletiva para cenas, trabalhando com Russell Epstein, e a área extraestriatal seletiva para corpos (EBA, do inglês, *extrastriate body area*), seletiva para corpos, trabalhando com Paul Downing. Ainda mais assombroso para mim foi a descoberta de Rebecca Saxe de uma área encefálica seletiva para pensar acerca dos pensamentos de outra pessoa. (Meu único papel era dizer a ela que esse experimento nunca funcionaria!)

Esses achados mostram que a mente e o encéfalo humanos contêm pelo menos alguns componentes muito especializados, cada um dos quais dedicado a resolver um problema computacional muito específico. Essas descobertas abrem um amplo cenário de novas questões. Quais computações estão acontecendo em cada uma dessas regiões? Como essas computações são implementadas em circuitos neurais? Quais outras regiões especializadas existem no encéfalo? Como se desenvolvem essas regiões especializadas? Por que alguns processos mentais conseguem seu próprio domínio territorial no encéfalo, ao passo que outros não o fazem? A abordagem dessas questões será um desafio excitante.

área IT seguem para estruturas do lobo temporal, envolvidas no aprendizado e na memória; a própria área IT pode ser importante tanto para a percepção visual quanto para a memória visual. O reconhecimento de um objeto claramente envolve uma combinação ou comparação de informações sensoriais que chegam com informações armazenadas.

Um dos achados mais intrigantes no que tange à área IT, conforme observado inicialmente por Charles Gross e colaboradores, então na Universidade de Princeton, é que uma pequena porcentagem de neurônios IT nos macacos responde fortemente a objetos surpreendentemente complexos, como figuras de faces. Essas células também podem responder a estímulos que não são faces, porém são as faces que produzem uma resposta especialmente vigorosa, algumas delas sendo estímulos mais efetivos do que outras.

Estudos do encéfalo humano usando IRMf parecem consistentes com os achados em macacos. Nancy Kanwisher e colaboradores, do Instituto de Tecnologia de Massachusetts (MIT), descobriram que há uma área no encéfalo humano que é mais responsiva a faces do que a outros estímulos (Quadro 10.3).



▲ FIGURA 10.29

Atividade no cérebro humano provocada por figuras de faces. Utilizando IRMf, a atividade cerebral foi registrada primeiro em resposta a faces e, após, em resposta a outros estímulos (não faces). **(a)** Na secção horizontal do encéfalo à direita, a área em vermelho e amarelo no lado esquerdo e a área simétrica em vermelho no lado direito, conhecida como área fusiforme das faces, mostram respostas significativamente maiores a faces. **(b)** Em estudos mais recentes, técnicas modificadas mostraram múltiplas áreas seletivas para faces, incluindo a área occipital das faces (AOF), a região anterior 2 das faces (AFP2, do inglês, *anterior face patch 2*) e a área fusiforme das faces (AFF). (Fonte: parte a, cortesia dos Drs. I. Gauthier, J.C. Gore e M. Tarr; parte b, cortesia de Weiner e Grill-Spector, 2012.)

Essa área está localizada no giro fusiforme e veio a ser chamada de *área fusiforme de faces* (Figura 10.29a). Poderia essa área desempenhar um papel especial na capacidade de reconhecer faces, que são de grande significado comportamental para os seres humanos? A descoberta de que há células com seletividade para faces e da existência da área fusiforme de faces motivou muito interesse, em parte devido à existência de uma síndrome denominada *prosopagnosia* – dificuldade em reconhecer faces, embora a visão seja, no mais, normal. Essa síndrome rara geralmente resulta de um AVE e está associada com lesão ao córtex visual extraestriatal, talvez incluindo a área fusiforme de faces.

Experimentos mais recentes revelaram que há, na verdade, cerca de meia dúzia de áreas no córtex dentro e próximo à área IT, as quais são principalmente sensíveis a faces, e neurônios em cada região apresentam distintos graus de sensibilidade à identificação de faces (Maria *versus* Suzana) e de outros atributos, como o lado da cabeça que é visto (esquerda, direita, de frente, por detrás) (Figura 10.29b). A implicação é de que múltiplas áreas visuais, incluindo porções da área IT, possam compor um sistema de áreas especializadas no reconhecimento facial. Em outros estudos de imagens do encéfalo humano, descobriu-se grupos de segmentos de regiões do encéfalo envolvidos em representações de cores e de objetos biológicos.

DOS NEURÔNIOS À PERCEPÇÃO

A *percepção* visual – a tarefa de identificar e atribuir significado a objetos no espaço – evidentemente requer a ação coordenada de muitos neurônios corticais. Contudo, quais neurônios em quais áreas corticais são responsáveis por aquilo que percebemos? Como é integrada a atividade simultânea de neurônios corticais bastante separados, e onde essa integração ocorre? A pesquisa em neurociências está apenas começando a abordar essas questões desafiadoras.

Algumas vezes, entretanto, observações básicas sobre os campos receptivos podem nos dar uma ideia acerca de como nós percebemos (Quadro 10.4).

Hierarquia dos Campos Receptivos e Percepção

Comparando as propriedades dos campos receptivos de neurônios em diferentes pontos do sistema visual, podemos ter alguma noção acerca das bases da percepção. Os campos receptivos dos fotorreceptores são simplesmente pequenos segmentos na retina, ao passo que aqueles das células ganglionares da retina têm uma estrutura organizada em centro-periferia. As células ganglionares são sensíveis a variáveis, como contraste e comprimento de onda da luz. No córtex estriado, encontramos campos receptivos simples e complexos que têm diversas novas propriedades, incluindo seletividade de orientação e binocularidade. Vimos que, em áreas corticais extraestriatais, as células respondem seletivamente a formas mais complexas, movimento de objetos e mesmo a faces. Parece que o sistema visual consiste em uma hierarquia de áreas nas quais os campos receptivos se tornam progressivamente maiores e mais complexos, na medida em que nos movemos para além de V1 (Figura 10.30). Talvez nossa percepção de objetos específicos se baseie na excitação de um pequeno número de neurônios especializados em alguma última área perceptiva adicional, que ainda não foi identificada. Será que o fato de uma pessoa ser capaz de reconhecer sua avó se baseia nas respostas de 5 ou 10 células com propriedades de campos receptivos tão altamente refinadas que as células respondem apenas a uma pessoa? A maior aproximação a isso são os neurônios com seletividade de faces na área IT. No entanto, mesmo essas células fascinantes não respondem a apenas uma face.

Embora ainda não esteja de modo algum bem estabelecido, há diversos argumentos contra a ideia de que a percepção se baseie em campos receptivos

Localização do campo receptivo no sistema visual	Estímulo ótimo
Célula ganglionar da retina com centro-ON	 Local cercado por círculo escuro
Célula simples em V1	 Barra de luz alongada
Córtex visual inferotemporal	 Face
?	 Avó

◀ FIGURA 10.30

Uma hierarquia de campos receptivos. Na medida em que seguimos da retina para o córtex visual extraestriatal, os campos receptivos tornam-se maiores e são seletivos para formas mais complexas. Atualmente, parece improvável que a percepção seja baseada em neurônios ainda não descobertos e altamente seletivos para cada objeto que reconhecemos, como nossa avó.



QUADRO 10.4 DE ESPECIAL INTERESSE

A Magia da Visão em 3D

Você provavelmente já viu livros ou cartazes mostrando padrões de marcas ou pontos coloridos que supostamente contêm uma figura em 3D que você poderá ver caso contorça seus olhos da maneira adequada. Entretanto, como é possível vermos três dimensões em um pedaço de papel de duas dimensões? A resposta baseia-se no fato de que nossos dois olhos sempre veem imagens ligeiramente diferentes do mundo, devido à distância entre eles em nossa cabeça. Quanto mais próximos os objetos estiverem de nossa cabeça, maior a diferença entre as duas imagens. Você pode facilmente demonstrar isso para si próprio colocando um dedo apontado para cima diante de seus olhos, em várias distâncias e observando-o alternadamente, com o olho esquerdo ou o olho direito fechado.

Muito tempo antes de sabermos qualquer coisa sobre neurônios binoculares no córtex cerebral, os estereogramas eram uma forma popular de recreação. Duas fotografias eram feitas com lentes separadas por uma distância semelhante àquela dos olhos humanos. Olhando a fotografia à esquerda com o olho esquerdo e a fotografia à direita com o olho direito (e relaxando os músculos oculares ou com um estereoscópio), o encéfalo combina as imagens e interpreta as diferentes vistas como dicas para a distância, fornecendo uma percepção tridimensional (Figura A).

Em 1960, Bela Julesz, trabalhando nos Laboratórios Bell, inventou estereogramas de pontos aleatórios (Figura B). A princípio, essas imagens pareadas de pontos ao acaso são semelhantes aos estereogramas do século XIX. A grande diferença é que o objeto escondido nas imagens não pode ser visto com visão binocular normal. Para ver o objeto em 3D, você deve direcionar seus olhos esquerdo e direito para as imagens à esquerda e à direita. O princípio para a construção das imagens em estéreo é a criação de um fundo de pontos

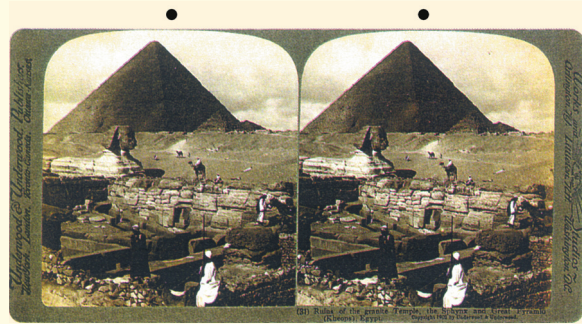


Figura A
Um estereograma do século XIX. (Fonte: Horibuchi, 1994, p. 38.)

randomicamente espaçados, e, sempre que uma área deve estar mais próxima ou mais distante na imagem fundida, os pontos mostrados para um olho são deslocados horizontalmente em relação àqueles do outro olho. Imagine-se olhando para um cartão branco coberto com pontos pretos distribuídos ao acaso enquanto o segura em frente a um grande pedaço de papel branco coberto com pontos similares. Se você olhar com um olho fechado e depois com o outro olho fechado, os pontos no cartão se deslocarão horizontalmente mais do que aqueles no papel que está distante, sendo o “fundo”. O par de imagens em estéreo captura essa diferença de pontos de vista e apaga qualquer outra indicação de que há um quadrado em frente, como as bordas do cartão. Estereogramas de pontos ao acaso chocaram muitos cientistas, porque, em 1960, acreditava-se que a profundidade era percebida apenas após as imagens em cada olho terem sido reconhecidas separadamente.

extremamente seletivos, como esses das “células-avó”. Primeiro, registros têm sido feitos da maioria das regiões do cérebro do macaco, mas não há evidências de que uma parte do córtex tenha células direcionadas a cada um dos milhões de objetos que nós todos reconhecemos. Segundo, uma seletividade tão grande parece ir contra o princípio geral de ajuste amplo associado ao sistema nervoso. Os fotorreceptores respondem a uma ampla gama de comprimentos de onda; as células simples respondem a muitas orientações; as células em MT respondem ao movimento em um certo número de sentidos; e as células que respondem a faces normalmente respondem a muitas faces. Além disso, as células seletivas para uma propriedade – orientação, cor, ou outra – são sempre sensíveis também a outras propriedades. Por exemplo, podemos enfatizar a seletividade de orientação de neurônios V1 e o modo pelo qual isso pode estar relacionado à percepção de forma, negligenciando o fato de que as mesmas células podem responder seletivamente a tamanho, sentido do movimento, e assim por diante. Finalmente, pode ser muito “arriscado” para o sistema nervoso apoiar-se em uma extrema seletividade. Um golpe na cabeça



Figura B
Um estereograma de pontos randomicamente espaçados e a percepção que resulta da fusão binocular das imagens. (Fonte: Julesz, 1971, p. 21.)

Nos anos 1970, Christopher Tyler, do Instituto de Pesquisa do Olho Smith-Kettlewell, criou autoestereogramas. Um autoestereograma é uma única imagem que, quando vista de forma adequada, permite a percepção de objetos em 3D (Figura C). Os autoestereogramas coloridos e, às vezes, frustrantes que você vê em livros têm base em uma velha ilusão, denominada *efeito papel de parede*. Se você olhar para um papel de parede que contenha um padrão repetitivo, você pode cruzar (ou divergir) seus olhos e ver uma parte do padrão com um olho e o próximo ciclo com o outro olho. O efeito faz o papel de parede parecer estar mais próximo (ou mais distante). Em um autoestereograma, o efeito papel de parede é combinado com estereogramas de pontos. Para ver o crânio em 3D na Figura C, você deve relaxar os músculos oculares, de modo que o olho esquerdo olhe para o ponto no topo da figura à esquerda e o olho direito para o ponto à direita. Você saberá que está conseguindo fazer isso quando ver três pontos no topo da imagem. Relaxe, continue olhando, e a figura tornar-se-á visível.

Uma das coisas fascinantes sobre os estereogramas é que você frequentemente deve olhá-los por dezenas de se-

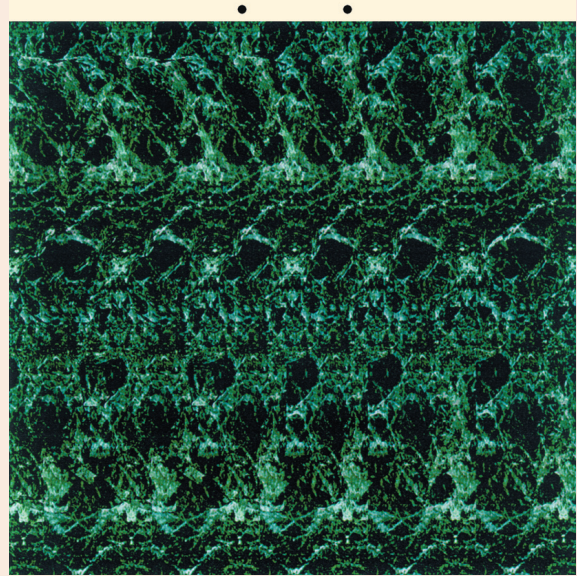


Figura C
Um autoestereograma. (Fonte: Horibuchi, 1994, p. 54.)

gundos ou mesmo minutos, enquanto seus olhos tornam-se “adequadamente” desalinhados e seu córtex visual “percebe” a correspondência entre o que é visto pelo olho direito e pelo esquerdo. Não sabemos o que está acontecendo no cérebro durante esse período, mas presume-se que envolva a ativação de neurônios binoculares no córtex visual.

poderia matar todas as cinco células-avó, e em um instante perderíamos a capacidade de reconhecê-la. Falaremos mais acerca da robustez do reconhecimento quando estudarmos o aprendizado e a memória nos Capítulos 24 e 25.

Processamento em Paralelo e Percepção

Se não contamos com as células-avó, como funciona a percepção? Uma hipótese alternativa é formulada considerando-se a observação de que o processamento em paralelo é utilizado em todo o sistema visual (e em outros sistemas do encéfalo). Encontramos o processamento em paralelo no Capítulo 9, quando discutimos células ganglionares dos tipos ON e OFF e M e P. Neste capítulo, vimos três canais paralelos que atingem V1. Indo além de V1, estão os fluxos de processamento dorsal e ventral, e as diferentes áreas relacionadas a esses dois fluxos apresentam uma inclinação, ou especialização, para várias propriedades dos estímulos. Talvez o encéfalo utilize um princípio de “divisão de trabalho” para a percepção. Dentro de uma dada área cortical, muitas células com ajustes amplos podem servir para representar características dos

objetos. Em uma escala mais ampla, um grupo de áreas corticais pode contribuir para a percepção, algumas dessas áreas estando envolvidas mais com cor ou forma, outras mais com movimento. Em outras palavras, a percepção pode ser melhor comparada como o som produzido por uma orquestra de áreas visuais, cada uma com diferentes papeis, do que com o som produzido por um único músico.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste capítulo, delineamos a organização da via sensorial do olho ao tálamo e daí ao córtex. Vimos que a visão, na verdade, envolve a percepção de numerosas propriedades distintas dos objetos – incluindo cor, forma e movimento – e essas propriedades são processadas em paralelo por diferentes células do sistema visual. Esse processamento de informação evidentemente requer uma segregação estrita dos sinais de entrada no tálamo, alguma convergência limitada de informação no córtex estriado e, por fim, uma divergência maciça de informação, à medida que esta passa para áreas corticais superiores. A natureza da forma distribuída do processamento cortical da informação visual é enfatizada quando se considera que os sinais de saída em 1 milhão de células ganglionares podem recrutar a atividade de bem mais de 1 bilhão de neurônios corticais nos lobos occipital, parietal e temporal! De alguma maneira, essa atividade cortical distribuída se combina para formar uma percepção única, sem costuras, do mundo visual.

Preste atenção às lições aprendidas com o sistema visual. Como veremos em capítulos posteriores, os princípios básicos de organização desse sistema – processamento em paralelo, mapeamento topográfico de superfícies sensoriais, relés sinápticos no tálamo dorsal, módulos corticais e múltiplas representações corticais – são também características dos sistemas sensoriais dedicados à audição e ao tato.



PALAVRAS-CHAVE

A Projeção Retinofugal

projeção retinofugal (p. 333)
 nervo óptico (p. 333)
 quiasma óptico (p. 333)
 decussação (p. 334)
 tracto óptico (p. 334)
 hemisfério visual (p. 334)
 campo visual binocular (p. 334)
 núcleo geniculado lateral (NGL) (p. 335)
 radiação óptica (p. 335)
 colículo superior (p. 337)
 tecto óptico (p. 338)
 projeção retinotectal (p. 338)

O Núcleo Geniculado Lateral

camada magnocelular do NGL (p. 339)
 camada parvocelular do NGL (p. 339)
 camada coniocelular do NGL (p. 340)

Anatomia do Córtex Estriado

córtex visual primário (p. 341)
 área 17 (p. 341)
 V1 (p. 341)
 córtex estriado (p. 341)
 retinotopia (p. 342)
 coluna de dominância ocular (p. 347)

bolha de citocromo oxidase (p. 347)

Fisiologia do Córtex Estriado

campo receptivo binocular (p. 348)
 seletividade de orientação (p. 349)
 coluna de orientação (p. 349)
 seletividade de sentido (p. 350)
 célula simples (p. 352)
 célula complexa (p. 352)
 módulo cortical (p. 356)

Para Além do Córtex Estriado

área MT (p. 357)
 área V4 (p. 359)
 área IT (p. 360)



QUESTÕES PARA REVISÃO

1. Após um feio acidente de bicicleta, você fica perturbado ao descobrir que não consegue ver coisa alguma no campo visual esquerdo. Onde foi lesionada a via retinofugal?
2. Qual a origem da maior parte dos sinais de entrada para o NGL *esquerdo*?
3. Parte do núcleo geniculado lateral foi lesionada. Você não consegue mais perceber movimento no campo visual direito de seu olho direito. Qual(is) camada(s) de qual NGL provavelmente tenha(m) sido lesionada(s)?
4. Liste a cadeia de conexões que liga um cone na retina a uma célula de uma bolha no córtex estriado. Há mais de uma via pela qual os cones se conectam à célula da bolha?
5. O que significa dizermos que há um mapa do mundo visual no córtex estriado?
6. O que é o processamento em paralelo no sistema visual? Dê dois exemplos.
7. Se uma criança nasce estrábica, e essa condição não é corrigida antes dos 10 anos, a percepção de profundidade binocular é perdida para sempre. Isso se explica por uma modificação na circuitaria do sistema visual. A partir de seu conhecimento do sistema visual central, onde você acha que a circuitaria foi modificada?
8. Quais camadas do córtex estriado enviam eferentes para outras áreas visuais corticais?
9. Quais novas propriedades de campo receptivo são observadas no córtex estriado e em outras áreas corticais que não estão presentes na retina ou no NGL?
10. Que tipo de experimento você poderia realizar para investigar a relação entre percepção visual e atividade neural no córtex visual?



LEITURAS ADICIONAIS

- De Haan EHF, Cowey A. 2011. On the usefulness of “what” and “where” pathways in vision. *Trends in Cognitive Science* 15:460-466.
- Gegenfurtner KR. 2003. Cortical mechanisms of colour vision. *Nature Reviews Neuroscience* 4:563-572.
- Grill-Spector K, Malach R. 2004. The human visual cortex. *Annual Reviews of Neuroscience* 27:649-677.
- Hendry SHC, Reid RC. 2000. The koniocellular pathway in primate vision. *Annual Reviews of Neuroscience* 23:127-153.
- Kreiman G. 2007. Single unit approaches to human vision and memory. *Current Opinion in Neurobiology* 17:471-475.
- Milner AD, Goodale MA. 2008. Two visual systems reviewed. *Neuropsychologia* 46:774-785.
- Nasso JJ, Callaway EM. 2009. Parallel processing strategies of the primate visual system. *Nature Reviews Neuroscience* 10:360-372.
- Sherman SM. 2012. Thalamocortical interactions. *Current Opinion in Neurobiology* 22:575-579.
- Tsao DY, Moeller S, Freiwald W. 2008. Comparing face patch systems in macaques and humans. *Proceedings of the National Academy of Science* 49:19514-19519.
- Zeki S. 2003. Improbable areas in the visual brain. *Trends in Neuroscience* 26:23-26.

Esta página foi deixada em branco intencionalmente.